

УДК 573.22, 629.7.05
DOI: 10.18287/2541-7525-2019-25-2-100-109

Дата поступления статьи: 2/IV/2019
Дата принятия статьи: 11/IV/2019

А.Ю. Переварюха

МОДЕЛИРОВАНИЕ ТЕМПОВ РОСТА ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ НАСЕКОМЫХ, ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОЕ ПО СТАДИЯМ ОНТОГЕНЕЗА¹

© Переварюха Андрей Юрьевич — кандидат технических наук, старший научный сотрудник лаборатории "Прикладная информатика", Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации Российской академии наук, 199178, Российская Федерация, г. Санкт-Петербург, 14-я линия Васильевского острова, 39.

E-mail: madelf@rambler.ru. ORCID: <http://orcid.org/0000-0002-1049-0096>

АННОТАЦИЯ

Наши исследования посвящены различным аспектам инвазионных процессов в биосистемах. При вторжении агрессивных насекомых 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, один особый вариант которой мы моделировали ранее. Со вспышками связан ряд изменений в физиологической регуляции, которые наблюдаются в экодинамике при экстремальных состояниях вида и среды. Классический пример изменений — появление мигрирующих крылатых форм у саранчи и обычно нелетающего интродуцированного в Ставропольском крае жука-листоеда *Zygogramma suturalis* при образовании фронта популяционной волны огромной плотности особей. Традиционные математические модели для описания темпов среднего весового прироста особей поколения не могут рассматривать ситуации стремительных инвазий, где сильно отличаются факторы конкуренции и выживаемости на разных стадиях развития насекомых, так как плотность поколений изменяется на порядки. Влияние на рост величины локального скопления не может быть постоянным в онтогенезе. На разных стадиях фактор общей численности отражается различно. Цель моделирования — получение бистабильной и гибкой динамической системы. В статье предлагается модель дифференцированного описания весового прироста на трех стадиях развития насекомых с неполным циклом превращений тремя сопряженными по начальным условиям дифференциальными уравнениями. В итоге реализуется непрерывно-дискретная динамическая система с гибридным представлением времени на интервале жизненного цикла. Модель будем использовать при дополнении гибридной вычислительной структуры для расчетов темпов убыли поколений, которые резко изменяются при запуске и затухании инвазионной вспышки численности. Роль играет отклонение темпов роста от оптимальных значений. Идея работы в том, что все процессы изменения численности или роста для насекомых необходимо моделировать по стадиям развития их онтогенеза.

Ключевые слова: модели динамики популяций, инвазии, вспышки насекомых, модели роста, стадии онтогенеза, гибридные системы, эффект Олли, бифуркации и циклы.

Цитирование. Переварюха А.Ю. Моделирование темпов роста чужеродных видов насекомых, дифференцированное по стадиям онтогенеза // Вестник Самарского университета. Естественнонаучная серия. 2019. Т. 25. № 2. С. 100–109. DOI: <http://doi.org/10.18287/2541-7525-2019-25-2-100-109>.



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

¹Работа выполнена в рамках проекта РФФИ: грант №17-07-00125, темы СПИИРАН № АААА-А16-116051250009-8.

UDC 573.22, 629.7.05
DOI: 10.18287/2541-7525-2019-25-2-100-109

Submitted: 2/IV/2019
Accepted: 11/IV/2019

A. Yu. Perevaryukha

MODELING THE GROWTH RATES OF ALIEN INSECTS SPECIFIED DIFFERENTIATED BY STAGES OF ONTOGENESIS²

© *Perevaryukha Andrey Yurievich* — Candidate of Engineering Sciences, senior research fellow of 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.

E-mail: madelf@pisem.net. **ORCID:** <http://orcid.org/0000-0002-1049-0096>

ABSTRACT

Our studies are devoted to various aspects of invasive processes in biosystems. When invading aggressive insects, the resistance of the biotic environment is significant, but the final time may be completely absent. Under conditions of high specific fecundity, there will be non-stationary regimes of changes in the abundance of individuals in the population. An outbreak with a phase of explosive growth is realized, so we modeled one particular variant of an outbreak of populations earlier. Outbreaks are associated with a number of changes in physiological regulation that are observed in ecodynamics under extreme conditions of the species and environment. A classic example of changes is the appearance of migratory winged forms in the locust and the usually flightless leaf beetle introduced in the Stavropol Territory *Zygogramma suturalis* during the formation of a population wave front with a huge density of individuals. Traditional mathematical models for describing the rates of average weight gain for individuals of a generation cannot consider situations of rapid invasions, where competition and survival factors at different stages of insect development are very different, since the density of generations varies by orders of magnitude. Effect on growth of local congestion value may not be constant in ontogenesis. The factor of the total number is reflected differently at different stages of life. The purpose of the simulation is to obtain a bistable and flexible dynamic system. The article proposes a model for a differentiated description of weight gain at three stages of development of insects with an incomplete cycle of transformations by three differential equations conjugated by initial conditions. As a result, a continuously discrete dynamic system with a hybrid representation of time on the life cycle interval is implemented. We will use the model when supplementing the hybrid computing structure for calculating the rate of decline of individuals of generations. Mortality changes dramatically with the launch and attenuation of an invasive outbreak. Here, the deviation of growth rates from optimal values plays a role. The idea of the work is that all processes: changes in numbers or growth for insects should be simulated by the stages of development of their ontogenesis.

Key words: models of population dynamics, invasion, insect outbreaks, growth models, stages of ontogenesis, hybrid systems, Allee effect, bifurcations and cycles, cognitive graphs, extinction of biological species.

Citation. Perevaryukha A.Yu. *Modelirovanie tempov rosta chuzherodnykh vidov nasekomykh differentsirovannoe po stadiyam ontogeneza* [Modeling the growth rates of alien insects specified differentiated by stages of ontogenesis]. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaya seriya* [Vestnik of Samara University. Natural Science Series], 2019, no. 25, no. 2, pp. 100–109. DOI: <http://doi.org/10.18287/2541-7525-2019-25-2-100-109> [in Russian].

Введение

Стремительное распространение чужеродных азиатских видов насекомых-вредителей — общая проблема для сохранения лесов России и Канады. Изучение и классификация факторов, которые провоцируют вспышки численности, — комплексная проблема. При вселении в разные биосистемы популяционная динамика пришельцев сильно различается. В рамках междисциплинарного проекта нами проводятся исследования по анализу распространения чужеродных видов насекомых с точки зрения динамических ха-

²The article is made with the support from the grant of the Russian Foundation for Basic Research, grant № 17-07-00125, and № AAAA-A16-116051250009-8 of SPIRAS.

рактеристик процессов их расселения при взаимодействии с автохтонной биотической средой: пищевыми ресурсами и атакующими паразитами. Динамика роста особей поколения по мере завоевания инвазионным видом нового ареала тоже относится к актуальной проблеме моделирования переходных режимов в существовании биосистем.

В предыдущей работе [1] мы предложили феноменологические сценарии развития процесса расселения агрессивного чужеродного вида в модификациях уравнений с запаздыванием. Модели рассматривают случаи: №1 — гибель агрессивного нового вида с $\min N_*(t; r\tau) = 0$ при независимой регуляции, №2 — успешное преодоление кризиса, №3 — закрепление вселенца на некотором допустимом малом пороге численности "бутылочного горлышка", который не угнетает среду, №4 — разрушение циклической траектории $N_*(t, r\tau)$ в (3) при $N(\hat{t}) > K$ и появление псевдопериодической траектории в момент $t > \hat{t} + \tau_2$. Данные сценарии далеко не полностью описывают наблюдаемые ситуации при инвазиях. Например, при распространении листовёртки в Северной Америке [2] наблюдаются резко возникающие и медленно затухающие пилообразные осцилляции к минимальному значению численности $\lim_{t \rightarrow \infty} \max N_*(t, r\tau) = L$. Одной из нерешенных проблем является получение бистабильной модели с циклами на разных уровнях численности.

1. Модели инвазий с циклической динамикой

Модификация уравнения в нашем варианте (1) исходит из логарифмической формы внутривидовой регуляции с запаздыванием и включает $K > L > 0$ нижний критический порог мягкого действия эффекта Олли:

$$\frac{dN}{dt} = r \ln \left(\frac{K}{N(t-\tau)} \right) N \times \sqrt[3]{N-L}. \quad (1)$$

Данная модель (1) объединяет идеи сразу трех известных уравнений математической биологии Гомпертца, Хатчинсона [3] и Базыкина [4], в котором было введено жесткое действие эффекта Олли. Данный эффект очень важен — он выражается в резком ухудшении эффективности воспроизводства, если численность в группе не оптимальная. В модели возникает циклическая динамика после бифуркации Андронова — Хопфа. Минимумы у полученного в решении (1) цикла не могут быть близкими к нулю, как в модели Гополсами — Куленовича [5] или уравнении Г. Хатчинсона [6]³:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right). \quad (2)$$

В экспериментах наблюдалась гибель популяции при перенасыщении ниши (знаменитые мышинные эксперименты Кэлхуна), что ранее не учитывалось моделями. В расширении модели мы предположили существование верхнего, уже очень большого предкритического уровня численности, который по смыслу противоположен нижнему уровню L . Модель (3) строится с двумя временными последствиями: $\tau_1 > \tau_2$ — регуляционным и конкурентным запаздываниями:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left(1 - \frac{N(t-\tau_1)}{K} \right) (H - N(t-\tau_2)). \quad (3)$$

Поведение модели (3) зависит от $N(0)$, что актуально именно для случая проникновения группы вселенцев. От размеров исходной численности зависит форма переходного режима. Как и в (1), и в модели Хатчинсона и Николсона в (3) возникает релаксационный цикл. Свойства цикла предсказуемы [8]. При сильном увеличении значения $r\tau$ произойдет другое резкое изменение поведения траектории от $N(0) < K$. Траектория при увеличении амплитуды неустойчивых колебаний не будет в итоге притягиваться к замкнутому подмножеству фазового пространства, как показано на рисунке, где не происходит изменений параметров по ходу вычислительного эксперимента.

Траектория решения вместо установления после бифуркации 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 неустойчивого режима колебаний считается катастрофической. В (3) предполагается наличие некоторого значимого порогового уровня $L < H < K$, при котором реализация репродуктивного потенциала максимальна $r \rightarrow \mathfrak{D}$. Реальная характеристика сформировавшейся популяции вида — удельная плодовитость самок \mathfrak{D} . Репродуктивный параметр в таких моделях отражает средний уровень дожития особей до репродуктивного возраста. Мы получили описание и затухающего, и катастрофического сценария развития инвазии, остался неопианным бистабильный характер распространения вселенца.

³Уравнение (2) не было предложено самим зоологом Г. Хатчинсоном, но только названо в его честь из-за популяционной идеи запаздывания. В работе [7] уравнения (2) нет.

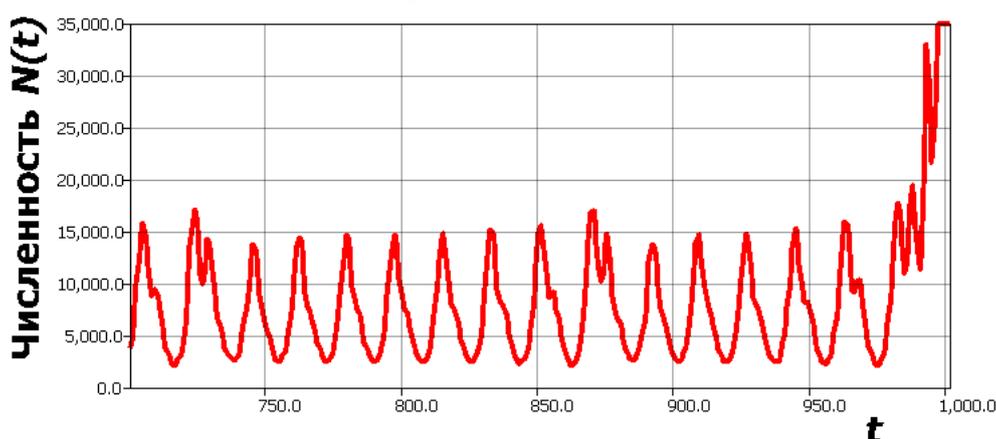


Рис. Разрушение релаксационного цикла $N_*(t) \rightarrow \infty$ в (3) $r_1 = 0.000033$

Полученные модели феноменологические и бифуркационные, требующие изменения параметров. Сейчас актуальная задача — описать структурные изменения, не прибегая к прямым вмешательствам в набор параметров. Для подобных задач есть опосредованные методы.

2. Проблема стабильности популяционных параметров

Альтернативный вариант моделирования — использовать отдельно расчеты процессов воспроизводства и убыли, которые регулируются вспомогательными факторами. Основным дополнительным фактором мы считаем скорость размерного развития поколения. Темпы развития — одна из самых переменчивых биологических характеристик, потому в настоящей статье модель роста будем строить на принципах стадийности онтогенеза насекомых.

Мы успешно применяем принцип сценарного моделирования для разных практических задач (эвтрофикации озера Чао, коллапса рыбных запасов Каспия, иммунного ответа на инфекцию). В основе идеи лежит алгоритм анализа развития некоторой ситуации, куда входят $N(0)$, базовые и вспомогательные параметры и воздействие из вне. Для нашей модели осетровых рыб Каспия воздействием был селективный промысел. Бифуркационным параметром традиционно считается коэффициент эффективности воспроизводства r , хотя для насекомых могут сдвигаться и L, K и асинхронно с r , τ считается консервативной величиной в популяционных моделях, но переменной в моделях инфекционных заболеваний. Репродуктивный параметр r допускает изменение в модельных сценариях. Емкость экологической ниши или уровень балансового равновесия K , нижний порог L и фактор регулирующего запаздывания τ остаются постоянными, хотя в реальности для инвазионных видов в неустойчивейшей биотической среде принцип постоянства видовых характеристик будет нарушаться. Экстремальные популяционные процессы развиваются вне рамок балансового равновесия со средой, так что величина K становится некоторым условным рудиментом, наследством из модели Ферхюльста–Пирла.

Ранее в работе о модели экосистемного уровня на основе когнитивных графов в [9] для проблемы искусственного воспроизводства осетровых рыб Волги мы показали, насколько репродуктивный процесс может быть сложным и самостоятельно нелинейным явлением. Тогда для проблемы осетровых Каспия мы отметили несогласованность условий искусственного метода воспроизводства с этапами жизненного цикла рыб. Нарушалась эволюционно сложившаяся скорость роста молоди рыб, что влияло на выживаемость партий выращенных в прудах рыб [10]. Замедление размерного развития может сказываться и на характере сценариев инвазионных процессов. Баланс анаболизма и катаболизма может становиться отрицательным и снова положительным при переходе между стадиями онтогенеза. Ресурсы при эруптивной фазе инвазии расходуются значительно быстрее. Популяционный взрыв может быть крайне вреден и для самого размножившегося вида. Исходя из соображений краткого нарушения принципов энергетического баланса, интересно моделировать некоторый параметр размерного развития в актуальных сейчас "экстремальных" случаях.

3. Структура гибридного модельного времени

Для нашего метода моделирования популяций требуется специальное представление времени в вычислительной среде, так как нужна алгоритмическая реализация переключений формы правой части уравнения, разрешенного относительно производной. Событийность и непрерывность можно совмещать в прикладном моделировании, существует несколько типов систем с переключениями, которые называют "гибридными" вычислениями, но это стал слишком широкий термин. Мы предпочитаем говорить о предикативно-переопределяемых или в других случаях о событийно-управляемых модельных системах и сценарных алгоритмах. В современных условиях развития вычислительной математики для решения задачи можно выбрать формализацию времени как мультимножества.

Изучение биологических особенностей насекомых-вредителей привело к выводам о существенном влиянии быстрых изменений в их онтогенезе, имеющем экспериментальное подтверждение в работах по исследованию смены этапов развития организмов. Для модели, учитывающей метаморфозы в жизненном цикле, целесообразно воспользоваться представлением модельного времени так:

$$\Upsilon = \bigcup_n \{Gap_pre_n, [T_{n-1}, T_n], Gap_post_n\},$$

где Gap_pre – "временная щель" для вычисления согласованных начальных условий и проверки предиката на левом конце промежутка очередного длительного поведения; Gap_post – аналогичная "щель", где определяются новые начальные условия на правом конце текущего i -промежутка Υ_i для решения следующей по порядку или выбранной по условиям предиката задачи Коши. T_i – время срабатывания перехода. В момент события становится истинным предикат данного из всего набора возможных событий. События приводят к смене поведения, формы правых частей уравнений. Таким образом, модельное *гибридное* (не тождественный термин непрерывно-дискретное) время определяется упорядоченной последовательностью кадров, в которых непрерывная составляющая времени перемежается пронумерованными дискретными отсчетами.

При достижении особых состояний в пространстве переменных состояния (событий) могут изменяться значения параметров основного уравнения – коэффициенты в правых частях, форма правой части или даже число уравнений. События описываются предикатами, определенными на решениях дифференциальных уравнений. Мы по многим причинам для задач математической биологии предпочитаем использовать вспомогательные уравнения для предикатов. Можно использовать расчеты скорости роста организмов, концентрации питательных веществ или кислорода. Так мы создадим правила для вычислительной среды и будем выделять из всего множества состояний системы то, которое приводит к изменению поведения. Конечное множество интервалов между событиями и будет соответствовать моделируемым стадиям развития. Для исследования гибридных систем разработаны специальные численные алгоритмы, например в инструментальной среде Rand Model Designer. Удобной формой представления непрерывно-дискретных систем является гибридный автомат, расширение идеи дискретных карт состояний с условными переходами. Вершинам графической формы сопоставлены процессы, описываемые дифференциальными уравнениями, а направленным дугам – события.

4. Структура стадийной модели роста

Для задачи описания численности поколений у насекомых используем уравнение убыли на интервале жизненного цикла, которое свяжем со вспомогательными уравнениями темпов размерного развития и пищевых ресурсов. Модель описывает размножение псиллид в вечнозеленых лесах с однократным размножением. Используем два параметра смертности, квадратичная α -убыль и линейная β -убыль. Первая модификация модели выживаемости до половозрелой стадии на интервале $[0, T]$ без учета стадийности имеет вид

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = -(\alpha w(t)N(t) + \theta(S)\beta)N(t), \\ \frac{dw}{dt} = \frac{g}{N + \zeta}, \theta(S) = \frac{1}{1 - \exp(-cS)}, \\ \frac{dg}{dt} = rg - \frac{rg^2}{G} - \nu N(t), \end{cases} \quad (4)$$

где S – величина нерестового запаса; $w(t)$ отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей; В третьем уравнении g описывает динамику количества доступных кормовых объектов согласно известному уравнению Ферхюльста – Пирла с учетом выедания корма $\nu N(t)$; убывающая функция $\theta(S) \rightarrow 1$ при $S \rightarrow \infty$ слабо влияет на вычисление итогового пополнения $N(T)$, если численность колонии насекомых достаточно велика, дополнение предназначено для

моделирования резкого снижения эффективности воспроизводства при деградации популяции. Триггер-функция важна для колониальных видов насекомых; ζ — параметр, учитывающий ограничение темпов развития, не зависящие от численности; c — параметр, характеризующий степень выраженности эффекта Олли; α — мгновенный коэффициент компенсационной смертности; β — мгновенный коэффициент декомпенсационной смертности. Эту терминологию и идею о важности разделения типов смертности в ювенальном онтогенезе ввел в 1954 году Ф. Нив для проблемы воспроизводства горбуши Канады [11], но эта забытая идея актуальна для многих других видов, создающих высокую плотность в местах размножения. $t \in [0, T]$ — специфичный для биологического вида интервал онтогенеза.

Метод представления "гибридных уравнений" нам удобен из-за широких возможностей совершенствования базовой модели, когда модель именно дополняется, а не пересматривается. Можно говорить об "интервале уязвимости" вида, если под активным прессом хищников и паразитов находится только одна неполовозрелая стадия, яйцо или гусеница. Паразиты атакуют именно конкретную узкую субстадию развития, так как энтомологи разделяют стадию гусениц на несколько возрастов. Сам характер развития у насекомых с метаморфозами (полного или неполного циклов превращений) подсказывает идею дифференцировки убыли по стадиям.

Из модели (4) можно получить функциональную зависимость $\Psi = N(T)$, $\Psi = \varphi(N(0))$, которую потом использовать в итерационной модели $\Psi_{n+1} = \varphi(\Psi_n)$ поколений. От свойств $\varphi(N(0))$ будут зависеть бифуркации и нелинейная динамика. Для бимодальной модели с альтернативными равновесиями актуален график зависимости, полученный при численном решении задачи Коши для всех $S \in \mathbb{Z}^+$ с начальными условиями $w(0) = w_0$, $g(0) = 0.5G$, $N(0) = \lambda S$, где λ — средняя плодовитость особей. В простом бимодальном случае $\varphi(N(0))$ тут представляет унимодальную кривую с уменьшающимся наклоном ниспадающей правой ветви (при параметрах $\alpha = 0.8 \cdot 10^{-14}$, по средней плодовитости самок за время наблюдений $\lambda = 227 \cdot 10^3$, $c = 2.5 \cdot 10^{-3}$, $G = 125000$, $T = 60$ сут.). Кривая должна иметь ненулевую горизонтальную асимптоту, две точки перегиба и две нетривиальные точки пересечения с биссектрисой координатного угла — собственно альтернативными равновесиями.

В случае важной роли метаморфозов у инвазивных насекомых, на первый взгляд, логично организовать прямое переопределение коэффициентов мгновенной смертности в первом уравнении (4) по мере наступления фиксированных отрезков времени T_k . Мы опробовали данный метод, столкнувшись с трудоемкой работой по параметрической идентификации, но получили ряд результатов. В этой статье мы предлагаем другой подход, который видится математически элегантным. Идея заключается в описании резких изменений скорости роста при смене этапов, что опосредованно влияет на выживаемость. Именно скорость роста особей определяет момент выхода поколения из-под действия превалирующих на данном этапе онтогенеза факторов смертности, связанных с хищничеством в отношении яиц, гусениц или нимф.

Традиционные модели скорости развития хорошо описывают рост уже сформировавшихся организмов. Известная зависимость связи роста от времени в форме, которая используется в промысловой ихтиологии: $W_t = W_\infty (1 - \exp(-kt - x))^3$, где указывается предельный вес организма W_∞ , не подходит задачам о вспышках и инвазиях. Вполне оправдано разделять уравнения для условного размерного развития на ранних стадиях онтогенеза и роста уже сформировавшихся особей. По литературным данным [12] известно, что рост насекомых в начальный период жизни происходит неравномерно — на первых стадиях жизненного цикла происходит помимо роста формирование систем жизнедеятельности организма. На последующих рост и половое созревание взрослой особи — имаго. Повышенная скорость чередуется с замедленной перед метаморфозами. К временной депрессии роста приводят условия конкуренции за пищевые ресурсы, так как кладки яиц откладываются кучно, особенно при инвазиях в локальных очагах. После приспособления органов к активному питанию и формирования органов движения происходит вновь увеличение прироста массы при активном поиске кормовых растений.

Второе вспомогательное уравнение для скорости размерного развития $w(t)$ из системы (4) заменим гибридной структурой (5) с дважды предикативно переопределяемой правой частью:

$$\frac{dw}{dt} = \begin{cases} q, & 0 < t < \gamma, \\ \varsigma \frac{g}{\sqrt{N} + \zeta}, & t > \gamma, w(t) < w_{k1}, \\ \eta^3 \sqrt{w(t)^2} - \mathfrak{B} \sqrt{w(t)}, & w_{k1} < w(t) < w_k, \end{cases} \quad (5)$$

где (0γ) — длительность периода развития организма до полного израсходования запасов питательных веществ яйца. У личинок некоторых видов организмов существует смешанный тип питания, γ определяется биологическими особенностями семейства насекомых. Тут интересно, что q необязательно может быть отличным от нуля положительным числом, так как никто не гарантирует именно положительный прирост, w_k интерпретируется как уровень развития, при достижении которого изменяется характер

метаболизма из-за увеличения активности питания, что влияет на выход из-под атак доминирующего паразита. Так, темпы роста определяют и продолжительность интервала уязвимости. При переходе к третьей модельной стадии развития полагается, что скорость роста свободно мигрирующих личинок может описываться известным уравнением Бергаланфи, где коэффициенты баланса анаболизма η и катаболизма \mathfrak{B} рассчитаны для многих видов животных [13], когда рост не определяется более плотностью поколения — без фактора конкуренции.

5. Модификация конкурентного балансового уравнения

Для задачи о популяции в условиях вспышки численности мы можем добавить в третье балансовое уравнение конкурентный фактор. Наиболее подходящий способ — учесть избыточную численность и ее влияние на развитие организма, использовать представления об оптимальном росте и отклонении от оптимального "свободного" развития. Функция давления конкуренции на прирост не может быть линейной из-за упоминаемого выше эффекта группы или принципа Олли. Фактор агрегированной группы очень хорошо показан для примера выращивания молоди осетровых рыб в прудах. Воспользуемся сложной зависимостью с двумя экстремумами $v(N)$ для давления численности личинок на темпы развития, $v(0) = 0$. Минимум будет соответствовать оптимальным значениям скопления $P > \kappa, \rho > b$.

$$v(N) = \frac{N}{\kappa \exp(-bN(Pe^{-\rho N} + 1))}. \quad (6)$$

Как известно, феноменологическое уравнение, предложенное фон Бергаланфи [14], результирующего действие анаболизма и катаболизма:

$$\frac{dw}{dt} = \eta \sqrt[3]{w(t)^\omega} - \mathfrak{B}w(t)^\sigma, w(0) = w_0. \quad (7)$$

Его частное удобное решение с $\sigma = 1, \omega = 2$ применяется как

$$w_t = \left(\eta/\mathfrak{B} - (\eta/\mathfrak{B} - w_0^{1/3}) \exp(-\mathfrak{B}t/3) \right)^3. \quad (8)$$

Однако никто не гарантирует $\sigma = 1, \omega = 2$ на всей длительности стадийного онтогенеза. Потому включим в конкурентное балансовое уравнения функцию давления плотности:

$$\frac{d\mathfrak{w}}{dt} = \frac{\eta}{\xi v(N(t))} \sqrt[3]{\mathfrak{w}(t)^\omega} - \mathfrak{B}\mathfrak{w}(t)^\sigma, \mathfrak{w}(0) = \mathfrak{w}_0. \quad (9)$$

Само решение (9) нас не очень интересует. Нам важно соотношение расчетов (9) и исходного независимого от численности уравнения баланса (7) просто в форме частного решения (8).

Теперь необходимо с учетом изложенного метода модифицировать систему (4) в первом ее уравнении. В модели для убыли численности можно использовать способ масштабированного относительного отклонения $\Delta_t = 10^{-2} * \mathfrak{w}_t/w_t$ размерного развития. Можно использовать в базовом уравнении простую разность, но так, чтобы избежать изменения знака:

$$\frac{dN}{dt} = -(\alpha \sqrt{\mathfrak{w} - w(t)^2} N(t) + \theta(S)\beta) N(t). \quad (10)$$

Так, в (10) мы получили учет непосредственного влияния отклонения из \mathfrak{w} от оптимальных темпов развития на выживаемость поколения, которая представляется кривой дожития.

Выводы

В статье рассмотрена модификация модели темпов роста с учетом стадий развития и конкуренции при повышенной численности поколения, что актуально для насекомых на этапе вспышки численности. Предложен метод формирования гибридной вычислительной структуры с переопределением дифференциальных уравнений по мере прохождения стадий онтогенеза. В модели давление на убыли численности теперь отражается через отклонение темпов роста от оптимальных, заданных классическим балансовым соотношением. Переменчивость показателя роста — вспомогательный фактор для показателей смертности, их дисбаланс влечет колебания выживаемости на ранних этапах онтогенеза. Небольшое изменение — увеличение выживаемости яиц для четырех поколений будет становиться фактором, провоцирующим стремительное увеличение численности имаго. Модели используют гибридное время как мультимножество непрерывных кадров. Преимущество предложенного метода в том, что составленную модель достаточно легко можно совершен-

ствовать. Базовая система — это только каркас, на который мы нанизываем факторы среды. Метод предполагает, что для конкретной задачи динамики объекта можно дополнять модель убыли и роста другими вспомогательными уравнениями и предикатами смены поведения. Цель дальнейших модификаций — функциональная зависимость $\varphi(N(0))$, она должна получить свойства, которые позволяют воспроизвести нелинейный сценарий развития и главное затухание острой инвазии. Биологическое обоснование метода — теория прохождения интервала уязвимости Ф. Ни-ва. Самопроизвольное затухание вспышки сложнее для моделирования, тогда как модели запуска вспышек известны и ранее, например предсказание динамики с использованием нейронных сетей в [17].

В предыдущей работе мы рассмотрели оригинальное математическое представление двух форм запаздывания в экологической регуляции, в данной статье обсудили прерывистость формирования дискретных поколений. Для подобных специфических, быстро начинающихся и внезапно завершающихся переходных явлений необходимы вычислительные методы с переключениями. При анализе популяционных сценариев мы будем использовать не непрерывную, как ранее [15], а дискретную составляющую траектории $\Psi_{n+1} = \varphi(\Psi_n)$. В итерациях сложной зависимости можно получить циклическое поведение различных периодов и ациклическое, как известный переход к хаосу по сценарию Фейгенбаума, если не нарушены условия теоремы Синжера [16]. Интерес представляют непритягивающиеся хаотические множества и фрактальные границы областей притяжения альтернативных аттракторов. Дискретная динамика богаче, чем непрерывная, только необходимо грамотно пользоваться всеми трансформациями аттракторов и давать им сущностное биологическое истолкование.

Литература

- [1] Переварюха А.Ю. Моделирование флуктуаций агрессивных чужеродных видов в непрерывных моделях с независимой регуляцией // Вестник Самарского университета. Естественнонаучная серия. 2018. Т. 24. № 4. С. 49–59. URL: <https://journals.ssau.ru/index.php/est/article/view/6504>.
- [2] Rasmussen A. Relaxation oscillations in spruce–budworm interactions // *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2011. V. 12, Iss. 1. P. 304–319. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2010.06.017>.
- [3] Hutchinson G. E. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven: Yale University Press., 1978. 125 p. URL: <https://archive.org/details/introductiontopo0000hutc>.
- [4] Bazykin A.D. Theoretical and mathematical ecology: dangerous boundaries and criteria of approach them // *Mathematics and Modelling*. / Ed. by A. Bazykin, Yu. Zarkhin. Nova Sci. Publishers, Inc., 1993. P. 321–328. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21044685>.
- [5] Gopalsamy K. Global stability in the Delay-Logistic Equation with discrete delays // *Houston J. Math*. 1990. V. 16. P. 347–356.
- [6] Arino J. An alternative formulation for a delayed logistic equation // *Journal of Theoretical Biology*. 2006. V. 241. P. 109–119. DOI: [10.1016/j.jtbi.2005.11.007](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.11.007).
- [7] Hutchinson G.E. Circular cause systems in ecology // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1948. V. 50. P. 221–246. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x>.
- [8] Ruan S. *Delay Differential Equations in Single Species Dynamics* // *Delay Differential Equations and Applications*. Berlin: Springer, 2006. P. 477–517. DOI: https://doi.org/10.1007/1-4020-3647-7_11.
- [9] Переварюха А.Ю. Нелинейная модель перелома 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>.
- [10] 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>.
- [11] Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia // *J. Fish. Res. Board Can.* 1953. V. 9. P. 450–491. DOI: [10.1139/f52-023](https://doi.org/10.1139/f52-023).
- [12] 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>.
- [13] Shi P.J. On the 3/4-exponent von Bertalanffy equation for ontogenetic growth // *Ecological Modelling*. 2014. Vol. 76. P. 23–28. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.12.020>.
- [14] Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth // *The Quarterly Review Of Biology*. 1957. V. 32. № 3. P. 217–231. DOI: <https://doi.org/10.1086/401873>.

- [15] Perevaryukha A.Y. Hybrid model of bioresources' dynamics: equilibrium, cycle and transitional chaos // *Automatic Control and Computer Sciences*. 2011. V. 45. № 4. P. 223–232. URL: DOI: <https://doi.org/10.3103/S0146411611040067>.
- [16] Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval // *SIAM journal of applied math*. 1978. V. 35. P. 260–268.
- [17] Гаязова А.О., Абдуллаев С.М. Прогнозирование численности *Microcystis aeruginosa* на основе правил нечеткой логики и нечетких нейронных сетей // *Вестник Южно-Уральского государственного университета. Сер.: Вычислительная математика и информатика*. 2012. № 2. С. 5–11. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=18918931>.

References

- [1] Perevaryukha A.Yu. *Modelirovanie fluktuatsii agressivnykh chuzherodnykh vidov v nepreryvnykh modelyakh s nezavisimoi regulyatsiei* [Simulation of fluctuations of aggressive alien species in continuous models with independent regulation]. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaya seriya* [Vestnik of Samara University. Natural Science series], 2018, no. 4, pp. 49–59. DOI: <http://dx.doi.org/10.18287/2541-7525-2018-24-4-48-58> [in Russian].
- [2] Rasmussen A. Relaxation oscillations in spruce–budworm interactions. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2011, V. 12, Issue 1, pp. 304–319. DOI: 10.1016/j.nonrwa.2010.06.017 [in English].
- [3] Hutchinson G.E. An Introduction to Population Ecology. Yale University Press.: New Haven, 1978, 125 p. Available at: <https://archive.org/details/introductiontopo0000hutc> [in English].
- [4] Bazykin A. Theoretical and mathematical ecology: dangerous boundaries and criteria of approach them. In: *Mathematics and Modelling*. Edited by A. Bazykin and Yu. Zarkhin. Nova Science Publishers, Inc., 1993, pp. 321–328. Available at: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21044685> [in English].
- [5] Gopalsamy K. Global stability in the Delay-Logistic Equation with discrete delays. *Houston Journal of Mathematics*, 1990, V. 16, pp. 347–356 [in English].
- [6] Arino J. An alternative formulation for a Delayed Logistic Equation. *Journal of Theoretical Biology*, 2006, V. 241, pp. 109–119. DOI: 10.1016/j.jtbi.2005.11.007 [in English].
- [7] Hutchinson G.E. Circular cause systems in ecology. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1948, V. 50, pp. 221–246. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x> [in English].
- [8] Ruan S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics. *Delay Differential Equations and Applications. NATO Science Series (II. Mathematics, Physics and Chemistry)*. V. 205. Springer, Dordrecht, 2006, pp. 477–517. DOI: https://doi.org/10.1007/1-4020-3647-7_11 [in English].
- [9] Perevaryukha A.Yu. *Nelineinaya model' perelova volzhskikh populyatsii na osnove kognitivnogo grafa vzaimodeistviya ekologicheskikh faktorov* [Nonlinear model of overfishing for the Volga sturgeon based on cognitive graph of interaction of environmental factors]. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaya seriya* [Vestnik of 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].
- [10] Perevaryukha A.Y. *Grafovaya model' vzaimodeistviya antropogennykh i bioticheskikh faktorov v produktivnosti Kaspiiskogo morya* [Graph model of 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].
- [11] Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1953, 9a(9): 450–491. DOI: 10.1139/f52-023 [in English].
- [12] 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: 10.1134/S0013873815020013 [in English].
- [13] Shi P.J. On the 3/4-exponent von Bertalanffy equation for ontogenetic growth. *Ecological Modelling*, 2014, V. 76, P. 23–28. DOI: 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.020 [in English].
- [14] Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review Of Biology*, 1957, V. 32, no. 3, pp. 217–231. DOI: <https://doi.org/10.1086/401873> [in English].
- [15] Perevaryukha A.Y. Hybrid model of bioresources' dynamics: equilibrium, cycle, and transitional chaos. *Automatic Control and Computer Sciences*, 2011, V. 45, no. 4, pp. 223–232. DOI: <https://doi.org/10.3103/S0146411611040067> [in English].
- [16] Singer D. Stable orbits and bifurcations of the maps on the interval. *SIAM Journal of Applied Math*, 1978, V. 35, pp. 260–268 [in English].

- [17] Gayazova A.O., Abdullaev S.M. *Prognozirovanie chislennosti Microcystis aeruginosa na osnove pravil nechetkoi logiki i nechetkikh neironnykh setei* [Forecasting of *Microcystis aeruginosa* seasonal dynamics using the fuzzy logic and fuzzy neural networks]. *Vestnik Yuzhno-Ural'skogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Vychislitel'naya matematika i informatika* [Bulletin of the South Ural State University. Series «Computational Mathematics and Software Engineering»], 2012, no. 2, pp. 5–11. Available at: <https://elibrary.ru/item.asp?id=18918931> [in Russian].