



ПЕРЕХОД ОТ РЕЛАКСАЦИОННЫХ КОЛЕБАНИЙ К ПСЕВДОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ТРАЕКТОРИИ В НОВОЙ МОДЕЛИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

А. Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН,
Россия, 199178 Санкт-Петербург, 14-линия В.О., 39
E-mail: temp_elf@mail.ru

В статье рассматривается моделирование возникновения колебаний численности биологических видов и сопутствующих резких перемен в развитии популяционного процесса. Индукторы возникновения многих долгопериодических флуктуаций, например, сельдяных циклов в Тихом океане, полностью не установлены. Изменения популяционных циклов могут принимать экстремальный характер, нарушать сложившуюся выравненность биологического разнообразия и вызывать значительные последствия для экосистем. Отдельные варианты вспышки численности способны развиваться достаточно долго в форме серии пиков и приводить к временной деградации самой среды обитания вида. Спонтанные колебания могут возникать у изолированных лабораторных популяций вне внешнего воздействия при поддержании постоянных условий эксперимента. Для математического объяснения внутренних механизмов появления колебательных режимов применяются дифференциальные уравнения с запаздыванием. Широко известны несколько таких моделей: Никольсона, Кушинга и наиболее подробно исследованное уравнение Хатчинсона, которые демонстрируют возникновение циклов сложной формы после бифуркации Андронова–Хопфа. Характеристики релаксационных колебаний таких моделей, например, огромная амплитуда пиков при нереальной глубине минимумов, мало соответствуют экологической действительности. Выход на пиковые показатели численности начинается обычно после преодоления пороговых значений, когда вдруг резко ослабляется действие механизмов регуляции. Актуальной задачей остается модификация уравнений с запаздыванием для рассмотрения особых наблюдаемых в реальности сценариев популяционного процесса, например специфических случаев вспышек численности насекомых. Предложена модификация модели Хатчинсона для описания частного, но критического для состояния леса сценария популяционной динамики – вспышки численности в форме серии пиков, но без стремящихся к нулю минимумов. Любая вспышка является переходным режимом существования вида в экосистеме. Далее нами разработана принципиально иная модель, которая включает один из наблюдавшихся сценариев завершения подобных процессов и пересматривает традиционную трактовку параметра пороговой емкости среды. В новом уравнении возникающие после бифуркации релаксационные колебания с увеличением амплитуды не формируют орбитально устойчивый цикл, но резко переходят в неограниченно возрастающую псевдопериодическую траекторию. Потеря свойства диссипативности траектории означает фатальные последствия для существования популяции вида в локальном ареале. Практическую значимость модель с аномальным переходом представляет для ситуаций инвазии чужеродных видов в изолированную экосистему и размножения адаптировавшихся к химикатам вредителей в агроценозах. В системной экологии сценарий неконтролируемого истощения ресурсов исторически связывается с проблемой острова Пасхи.

Ключевые слова: Модели критической динамики популяций, уравнения с запаздыванием, релаксационные колебания, сценарии вспышек, переходные режимы экосистем.

DOI: 10.18500/0869-6632-2017-25-2-51-62

Образец цитирования: Переварюха А.Ю. Переход от релаксационных колебаний к псевдопериодической траектории в новой модели динамики численности популяции // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2017. Т. 25, № 2. С. 51–62.

TRANSITION FROM RELAXATION OSCILLATIONS TO PSEUDOPERIODIC TRAJECTORY IN THE NEW MODEL OF POPULATION DYNAMICS

A. Yu. Perevaryukha

St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of RAS
Russia, 199178 St. Petersburg, 14-ya liniya V. O., 39.
E-mail: temp_elf@mail.ru

In this article we consider simulation of appearance oscillations in abundance of biological species and concomitant abrupt changes in the population development process. The inductors for the appearance of many long-period fluctuations, such as herring cycles in the Pacific Ocean, have not yet been fully established. Changes in population cycles can take extreme nature and violate prevailing uniformity of biological diversity, even evoke significant impacts on ecosystems. Certain variation of abundance outbreaks can grow long enough in the form of series of peaks and lead to temporary habitat degradation. Spontaneous oscillations can occur in isolated laboratory populations without any external influence, while maintaining permanent experimental conditions. For the mathematical explanation of the internal mechanisms for the appearance of oscillatory regimes are used differential equations with delay. Widely known several such models Nicholson, Cushing, and Hutchinson equations – greater detail studied. Models show the occurrence of complicated forms of cycles after the Andronov–Hopf bifurcation. Features of relaxation oscillations in these models, like huge amplitude peaks at unreal depth lows, very few correspond to ecological reality. Burst to peak values of a population usually start after overcoming some threshold when suddenly action of mechanisms of regulation abruptly reduced. Modification of equation with delay remains an actual task for analysis of particular scenarios that are observed in reality for the population, such as the specific cases or insect outbreaks. We have proposed the modification of the Hutchinson model to describe the rare but critical for the condition of the forest scenario of population dynamics – the outbreak in the form of a series of peaks, but without intermediate minimums approaching to zero. Any outbreak of is a transient regime of existence of species within the ecosystem. Further, we have developed a basically different model, which involve one of the observed scenarios for completion of such process and reviewing the traditional interpretation of the parameter threshold capacity of environment. Relaxation oscillations occurring after the bifurcation in the new equation with increasing amplitude do not form a stable orbital cycle, but they are rapidly moving in infinitely increasing pseudo-periodic trajectory. The loss of properties of being dissipative trajectory is indicates fatal consequences for the existence of species in the local natural environment. Model with abnormal transition has practical significance in the description for the situations of invasion of alien species in isolated ecosystems and breeding of pests in agricultural areas already adapt to toxic chemicals. In the field of system ecology scenario of uncontrolled of resource exhaustion historically associated with the problem of Easter Island.

Keywords: Critical models of population dynamics, equations with delay, relaxation oscillations, scenarios of outbreaks, transitional regimes of ecosystems.

DOI: 10.18500/0869-6632-2017-25-2-51-62

Paper reference: Perevaryukha A. Yu. Transition from relaxation oscillations to pseudoperiodic trajectory in the new model of population dynamics. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2017. Vol. 25. Issue 2. P. 51–62.

Введение

Статья рассматривает моделирование изменений в динамике численности популяций, которые сопровождаются переходными режимами, способными принимать критический характер. При всем многообразии известных популяционных моделей остается проблемой формализация отдельных сценариев развития популяционного процесса, которые не укладываются в общие представления о сбалансированности трофического взаимодействия. Большинство долго существующих экосистем имеют сложившуюся или циклически колеблющуюся выравненность биологического разнообразия видов, то есть устойчивы, и потому экстремальные ситуации наблюдаются чаще при инвазии видов, что особенно актуально в современных условиях для исходно изолированных сообществ и искусственных агроценозов. Регуляция эффективности воспроизводства включена в эволюционные механизмы поддержания стабильности экосистем, но иногда ее механизмы ослабевают, и далее происходит лавинообразное нарастание факторов нестабильности.

Ряд известных в системной экологии моделей предложены как дополнения уравнения экспоненциального роста численности $\dot{N} = \lambda N$ (λ – разность между мгновенной рождаемостью и убылью) в попытках формализовать саморегуляцию численности: $\dot{N} = \lambda N \cdot f(N^\mu)$, когда конкурентные факторы, силу действия которых отражает $\mu > 0$, в некоторый момент начинают тормозить скорость роста популяций. Первым описанием ограниченных возможностей размножения стала модель логистического роста, «logistic growth», предложенная в 1845 году Ферхюльстом [1] не для экологических задач, но для обсуждения актуальных социально-демографических проблем XIX века:

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

$$N(t) = \frac{N(0)e^{rt}}{1 + N(0)(e^{rt} - 1)/K}. \quad (1')$$

Асимптотика решения уравнения (1) для $\forall N(0) > 0$ подразумевала плавный выход численности популяции $N(t)$ с величиной репродуктивного потенциала r к стационарному значению $K = N(t_K)$, соответствующему балансу со средой. Кривая (1)' не рассматривалась Ферхюльстом как единственно возможная для модели ограниченного роста [2]. Далеко не всегда наблюдалось замедление темпов прироста населения, которое для (1) должно происходить после $\hat{N} > K/2$. В ряде альтернативных модификаций логистической модели варьируется именно положение точки кривой, где $f''(\hat{N}) = 0$.

В правую часть (1) можно добавить сомножитель $(N - L)$, увеличив число ее нулей,

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \cdot (N - L) \quad (2)$$

и получить дополнительно репеллерную точку равновесия $L > 0$, что предложил Базыкин для видов с минимально допустимой численностью группы [3].

Альтернативный способ – раздельно учесть смертность θ , зависящую от плотности скопления особей традиционно в квадратичной форме θN^2 , и естественную

убыль ϑ и увеличить аналогично до двух число характеристик (γ , κ) интенсивности плотностного регулирования прироста

$$\frac{dN}{dt} = r_1 \frac{\gamma N^2}{\gamma + \kappa N} - \vartheta N - \theta N^2,$$

но такая форма триггерной модели трудна для практического использования.

Для формы правой части (2) $f(N) \cdot (N - L)$ в вычислительных моделях еще необходима компенсирующая сверхбыстрый прирост перенормировка репродуктивного параметра $r_1 \ll r$, но движение траектории $N(t) \rightarrow 0$ выглядит слишком стремительным для естественного вымирания. Массовые вымирания видов далеко не редкость и до антропогенной эпохи, только происходили они «быстро» в масштабе геологического времени.

Решение (1'), предсказывающее плавный выход к равновесию с замедлением скорости прироста, считается основополагающим, на нём основана теория максимального устойчивого изъятия при управлении биоресурсами, но оно мало соответствует многообразию встречающихся в экспериментах флуктуаций. Особенно противоречиво для (1) и (2) выглядят экстремальные сценарии популяционных процессов – как вспышки численности насекомых, так и деградации промысловых запасов крупных долгоживущих рыб.

Для фундаментальных задач расширения математических методов системной экологии интересно получение моделей нестационарных и переходных режимов. Одним из интересных явлений представляется возникновение всплесков негармонических флуктуаций у насекомых-вредителей. Дискретными итерационными моделями, несмотря на разнообразие их поведения, вряд ли возможно описать несколько интересных примеров. Ограничением при разработке моделей достаточно нетривиальных ситуаций служит то обстоятельство, что обосновать можно использование производной не выше первого порядка. Для целей учета специфических факторов регулирования кратко рассмотрим свойства колебаний в моделях с запаздыванием, имеющих популяционную интерпретацию, и предложим оригинальные модификации уравнений.

1. Получение невынужденных релаксационных колебаний

Дифференциальные уравнения с запаздыванием вызывают интерес в естественных науках, так как поддерживают теоретическое математическое объяснение для сценариев возникновения сложных колебательных режимов, когда внешние периодические воздействия исключены условиями наблюдений.

Решения (1) и (2) плохо согласовывались с наблюдавшимися разнообразного вида флуктуациями популяций. Система дифференциальных уравнений для трофического взаимодействия видов позволяет, как известно, получить циклическое решение. Казалось бы, бифуркация рождения цикла в уравнениях перераспределения биомассы может объяснить колебания с отставанием по фазе, наблюдаемые в сообществе организмов. Противоречие в том, что колебания не прекращаются, если сообщество теряет высшее звено трофической цепи – хищника. В лабораторных экспериментах Никольсона [4] установлено, что колебания численности могут появляться у изолированной популяции насекомых, обитающих при постоянных условиях и получающих фиксированное количество корма.

Хатчинсон [5] предложил пере-
смотреть (1) исходя из запаздывающего
действия регуляции, что привело к урав-
нению с отклоняющимся по времени ар-
гументом – логистической модели с за-
паздыванием, «logistic delay differential
equation (DDE)»

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

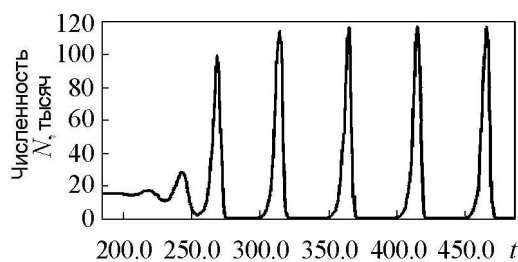


Рис. 1. Релаксационный цикл в уравнении (3), $K = 15000$

Введенное в уравнение запаздывание τ служит характеристикой использования и восстановления ресурсов. Дополнение «репродуктивного» множителя запаздыванием $rN(t - \tau_1) \cdot f[N(t), N(t - \tau_2)]$ имеет мало теоретического обоснования.

Возникающие в уравнении режимы поведения траектории подробно обсуждались в фундаментальных работах (обычно в однопараметрической форме: $\dot{N} = \lambda N(t)(1 - N(t + \tau))$) и продолжают исследоваться оригинальными современными методами, как в [6]. При малых значениях запаздывания τ динамика модели описет затухающие колебания $N(t) \rightarrow K$. В (3) установлена возможность возникновения бифуркации Андронова–Хопфа с появлением устойчивого предельного цикла $N_*(t, r)$. Нарушение устойчивости состояния равновесия зависит от величины $r\tau$. Дальнейшее увеличение $r\tau > \pi/2$ вызывает переход в режим релаксационных колебаний. Быстрое возрастание амплитуды колебаний выраженной негармонической формы [7] при увеличении временного промежутка между максимумами и минимумами, стремящиеся к неотличимым от нуля значениям, приводят такой релаксационный цикл (рис. 1) к затруднениям при экологическом обосновании. В аналитическом виде проблема обоснованности цикла модели (3) выражается следующим образом:

$$\min N_*(t, \lambda) = \exp \left(-e^\lambda + 2\lambda + \frac{1 + (1 + \lambda) \ln \lambda}{\lambda} + O \left[\frac{\ln^2 \lambda}{\lambda^2} \right] - 1 \right).$$

Многим лесным насекомым свойственны долгопериодические колебания численности, но вспышки не будут начинаться из глубоких минимумов. Обычно пики следуют после преодоления некоторого порогового значения, когда регуляция естественных врагов становится недостаточной. Формы переходов к флуктуациям для автохтонных и инвазионных популяций могут быть различными, поэтому продолжают быть актуальными исследования в данном направлении математической биологии, наиболее тесно связанном с теорией колебаний.

В [8] рассматривалась модификация модели Хатчинсона (с приведенными коэффициентами)

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) f(N(t - 1)), \quad (4)$$

где $f(x)$ – дифференцируемая функция, разложимая в асимптотический ряд, для которой выполняются условия

$$f(0) = 1, \quad f(x) = -a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{a_k}{x^k}, \quad x \rightarrow \infty, \quad a_0 > 0. \quad (4')$$

Условиям (4') соответствует предложенная в [9] функция

$$f(x) = \frac{(1-x)}{(1+cx)}. \quad (4'')$$

В данной модификации, известной в англоязычной литературе как «food-limited DDE» (модели с запаздыванием при ограничении ресурсов), где коэффициент c отражает траты расходуемых на воспроизводство ресурсов, расширяется число параметров, определяющих характеристики релаксационного цикла неклассической формы. Так, при увеличении c в (4'') сжимается амплитуда цикла.

Из дополнительных ограничений при преобразовании исходного уравнения (4) к сингулярно возмущенному $\dot{x} = F(x(t-1), \epsilon)$ и далее к предельному релейному уравнению с запаздыванием $\dot{x} = R(x(t-1))$ предполагается, что $\lambda \gg 1$. В результате для (4) с (4') утверждается существование единственного орбитально экспоненциально устойчивого цикла. Не ясно соответствие свойств цикла какому-либо нелинейному популяционному процессу, так как из утверждения о характеристиках колебаний в [8] получено:

$$\min N_*(t, \lambda) \sim C_1 \exp(-\lambda a_0), \quad C_1, a_0 = \text{const} > 0,$$

и, как отмечено ранее, λ изначально указывается имеющим достаточно большое значение. При использовании функции (4'') наши вычислительные эксперименты показывают влияние демпфирующего колебания параметра c на все характеристики цикла, что напрямую не обсуждается в [8], и требуется условие $c \gg 1$, так как при малых c свойства цикла (4) будут значительно менее интерпретируемы, чем свойства цикла (3).

2. Преодоление плохо интерпретируемых особенностей цикла

Более обоснованно, что между пиками колебаний численность удерживается на значительном уровне. Вернем параметр емкости среды K , неравномерно увеличив степень нелинейности в (4'')

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N^2(t-\tau)}{(K + cN^3(t-\tau))} \right). \quad (5)$$

В новой модификации удастся преодолеть проблему быстрого снижения минимумов $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow \epsilon, \epsilon \ll 1$, слишком низких для возможностей повторного быстрого роста численности при свойственных вредителям больших значениях r , при этом отойдя от условий (4'): $f(x) \rightarrow 0, x \rightarrow +\infty$.

Вычислительные исследования уравнения (5) позволяют говорить о математическом описании частного, но весьма неблагоприятного для лесного хозяйства варианта развития популяционной динамики. После бифуркации можем наблюдать сценарий перехода к релаксационному циклу (рис. 2), соответствующему вспышке численности вредителей, в виде последовательной серии пиков.

Основной значимый аспект (5) – очередной стремительный неконтролируемый рост численности начинается от значения, близкого к существовавшему перед бифуркацией равновесию, которое является результатом оптимального баланса репродуктивного потенциала и естественных регулирующих факторов.

Согласно всем постулатам системной экологии, динамика колебаний рис. 2 может реализоваться только на ограниченном временном интервале. Предполагаем, что достижение значения критической пороговой численности означает не уравнивание, но деградацию необходимой составляющей среды обитания.

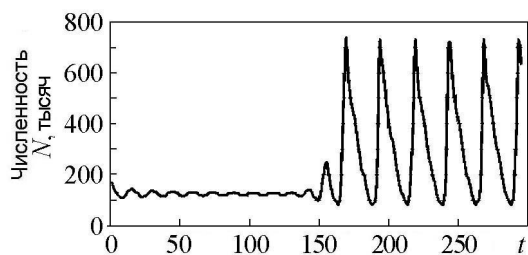


Рис. 2. Переход к релаксационному циклу в новой модели (5)

3. Модель с мягким порогом численности

Вспышка численности как переходный нелинейный процесс имеет не только начало, которое мы в (5) отождествляли с бифуркацией Андронова–Хопфа. Дальнейшая динамика ситуации не может быть исчерпывающе описана моделью с глобальным орбитально устойчивым подмножеством фазового пространства (циклом или хаотическим аттрактором), потому как вспышки – это экстремальные переходные режимы существования вида в среде. Завершение, часто оказывающееся неблагоприятным не только для биосистемы, но и для самой популяции, только в идеальном случае можно трактовать как обратную бифуркацию цикл – устойчивый фокус, то есть с восстановлением балансового равновесия.

В уравнении с запаздыванием можно получить описание еще одного специфического явления, которое не было рассмотрено в известных работах.

В случае вспышек насекомых понятие ёмкости экологической ниши из (1) утрачивает смысл асимптотического предела. Предположим существование предкритического порогового уровня $H < K$. Переход через мягкий порог имеет значение для механизмов контроля внутривидовой структуры. Тогда на динамику системы оказывает влияние отклонение $[H - N(t - \tau)]$, притом величина отклонения может быть как положительной, так и отрицательной. Модифицируем (3) следующим образом:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left(1 - \frac{N(t - \tau)}{K} \right) (H - N(t - \tau)). \quad (6)$$

Можно считать, что при смене знака отклонения члены правой части (воспроизводства и регуляции) меняются своими функциональными ролями в модели. Для правой части (6) не выполняются условия (4'), указанные для $f(x)$ при обосновании утверждения о глобальном аттракторе, поэтому не обязательно теорема (2.1) из [8] об орбитальной устойчивости такого цикла будет справедлива в нашем случае.

4. Вычислительный анализ новой модели

При малом значении запаздывания в (6) получаем затухающие осцилляции с $N \rightarrow H$. При увеличении τ или r_1 в таком уравнении (с $r_1 = 10^{-3}r$) возникнет притягивающий цикл (рис. 3, $K = 15000$, $H = 5000$).

На рис. 3 динамика после плавного прохождения бифуркационного изменения по сценарию Андронова–Хопфа при переходе r_1 через критическое значение

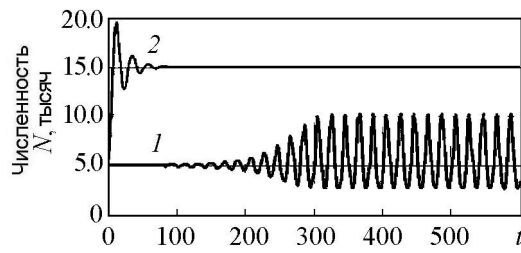


Рис. 3. Возникновение колебаний: 1 – цикл после бифуркации в (6), 2 – динамика (3) при аналогичных параметрах

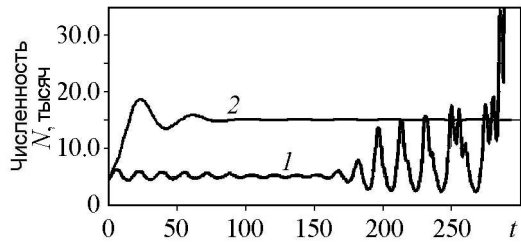


Рис. 4. Разрушение колебательного режима: 1 – выброс за границы емкости среды в (6), 2 – динамика (3) при аналогичном изменении параметра

(в вычислительном эксперименте рис. 3 все параметры модели сохраняются), показывает установление цикла при $N(0) = H + \epsilon$, $H = 5000$, $K = 15000$.

Цикл быстро становится релаксационным с возрастанием r_1 . Из обзора [10] теории колебаний в известных модификациях logistic DDE мы не можем утверждать его глобальную орбитальную устойчивость. Амплитуда колебаний в отличие от аналогичного случая модели (3) не возрастает до нереалистичных величин, остается в приемлемых границах. В (6) при $N(0) < H$ переход к установившимся флуктуациям происходит не плавно, но через скачкообразный переходный режим.

Предположим, давление на выживаемость ослабнет совсем. При более резком увеличении значения $r_1\tau$ про-

изойдет другое изменение поведения траектории, которая перестанет притягиваться к замкнутому подмножеству фазового пространства. При такой бифуркации траектория системы до установления цикла со всё увеличивающейся амплитудой будет резко выброшена за пределы допустимых для её существования значений при $N(t - \tau) > K$. На рис. 4 показана ситуация после бифуркации, когда в результате изменения параметра r_1 (в сравнении с аналогичным изменением r в (3) в момент $t = 150$) траектория в переходных релаксационных колебаниях преодолевает значение K , далее $N(t) \rightarrow \infty$ и реализуется сценарий «кризиса сверхмногочисленного поколения» вплоть до деструкции всей биосистемы.

Цикл сжимается и выбрасывается, вычислительный эксперимент заканчивается сообщением программы о переполнении при вычислениях с плавающей точкой. Такая потеря неустановившегося режима считается катастрофической.

5. Обобщение двух новых модификаций

Чтобы лучше представлять, почему не все варианты возникающих в уравнениях с запаздыванием решений имеют теоретическое значение в экологии систем, выпишем уравнение с объединением идей двух предложенных модификаций в следующем виде:

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) \left(\frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN^3(t - \tau))} \right) (H - N(t - \tau)), \quad (7)$$

увеличивая нелинейность в правой части до кубической. Тогда образующая для $N(0) < H$ релаксационный цикл траектория при уменьшении c начнет достаточно

параболически плавно и неограниченно возрастать (рис. 5, $c_0 = 0.11$, бифуркационное $\hat{c} = 0.1$, $\tau = 8$). Подобный путь потери решением свойства диссипативности видится необоснованным, и сценарий популяционной динамики вряд ли реализуется. Мы рассматривали ситуацию изолированной саморегулируемой популяции, поэтому должно присутствовать ограниченное сверху предельное состояние (равновесие, цикл или даже устойчивая по Пуассону хаотическая траектория), либо происходит деструкция биосистемы скачкообразно. Разрушение среды, такое как массовая гибель растительности, в результате неограниченного роста численности популяции вредителей скорее произойдет стремительно, чем при постепенном наращивании биомассы. В случае плавного параболического роста успевают включиться дополнительные, не связанные с конкуренцией регулирующие механизмы, например, эпизоотия у чрезмерно размножившейся популяции, которые способны снизить оказываемое на первичных продуцентов воздействие даже чужеродного вида-вселенца.

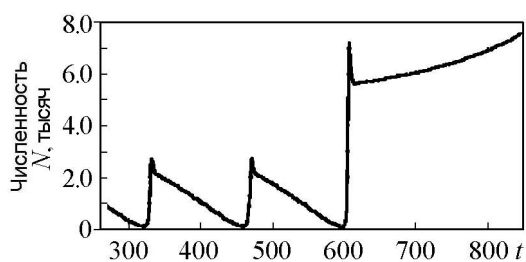


Рис. 5. Медленный сценарий ухода траектории из цикла в (7)

Заключение

При совершенствовании модели специфического сценария популяционной динамики насекомых, связанной с улучшением характеристик колебаний, мы получили уравнение, поведение решения которого описывает катастрофическое завершение серии пиков численности после бифуркации Андронова–Хопфа. В современном обзоре по применению различных уравнений с запаздыванием [11] в математической биологии сценарий с разрушением автоколебаний не рассматривался. Современные работы в данной области пошли по пути расширения параметров и рассмотрения уравнений с более чем одним запаздыванием: $N(t - \tau_1) \times N(t - \tau_2)$ [12]. Необходимо отметить, что для такого подхода должно быть грамотное биологическое обоснование самого появления эффекта запаздывающей регуляции. Запаздывание не есть свойство, присущее данному виду, как это можно часто прочитать, исходящее только из возраста полового созревания, иначе как трактовать циклы размножения одноклеточных? Запаздывание возникает при взаимодействии популяции с ее восстанавливающимися ресурсами, и может быть актуальным даже только для одной, самой старшей из стадий развития насекомого [13].

В уравнении обосновано значение H мягкого порогового состояния, в отличие от явной нижней критической точки L в (2) и жестким уровнем остановки прироста K в (1). Особенность предложенной модели возникновения/завершения взрывообразного популяционного процесса в том, что вместо дальнейшего увеличения амплитуды колебаний релаксационной формы при ослаблении факторов регуляции происходит выброс траектории в режим за рамками наличия условий дальнейшего прироста численности. Подобные свойства интересны для теоретической системной экологии, потому как относятся к анализу значительных трансформаций биоценозов.

Рассмотренные сценарии резких колебаний отличаются своей нерегулярностью возникновения и вариативностью. Некоторым популяциям вредителей действительно свойственно специфическое нерегулярное явление осциллирующей вспышки

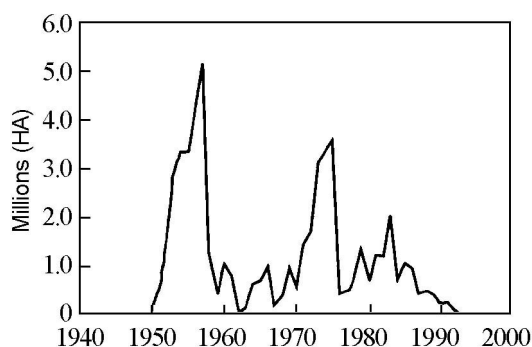


Рис. 6. Пилообразная вспышка листовертки в масштабах гибели леса, [15]

После вспышки в очаге индекс видового разнообразия претерпевает существенные изменения, соответственно область перестает быть пригодной для воспроизводства популяции, доминирующими на длительное время становятся другие виды растительности.

Работа выполнена в рамках проектов РФФИ №15-04-01226 (ФГБНУ ВИЗР), 15-07-01230, 17-07-00125 (СПИИРАН).

Библиографический список

1. *Verhulst P.* Recherches mathematiques sur la loi d'accroissement de la population // Nouveaux memoires de l'academie royale des sciences et belles-letters de Bruxelles. 1845. Vol.18. P. 1–38.
2. *Vacaer N.* A Short History of Mathematical Population Dynamics. London, Springer-Verlag, 2011.
3. *Базыкин А.Д.* Теоретическая и математическая экология: проблема опасных границ и критериев приближения к ним // Математика и моделирование. ОНТИ НЦБИ АН СССР. Пушино, 1990. С. 232–237.
4. *Nicholson A.* An outline of the dynamics of animal populations // Australian Journal of Zoology. 1954. Vol. 2. Issue 1. P. 9–65.
5. *Hutchinson G.* An Introduction to Population Ecology. New Haven, Yale University Press, 1978.
6. *Кащенко С.А.* Динамика логистического уравнения, содержащего запаздывание // Математические заметки. 2015. Т. 98. С. 85–100.
7. *Kolesov A.Yu., Kolesov Yu.S.* Relaxation Oscillations in Mathematical Models of Ecology. Rhode Island, AMS, 1993.
8. *Колесов А.Ю., Мищенко Е.Ф., Розов Н.Х.* Об одной модификации уравнения Хатчинсона // Журнал вычислительной математики и математической физики. 2010. Т. 50. № 12. С. 1990–2002.
9. *Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G.* Time lags in a «food-limited» population model // Applicable Analysis. 1988. Vol. 31. Issue 3. P. 225–237.
10. *Ladas G., Qian C.* Oscillation and global stability in a delay logistic equation // Dynamics and Stability of Systems. 1994. Vol. 9. Issue 2. P. 153–162.

11. Ruan S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics // Delay Differential Equations and Applications. Springer, Berlin, 2006. P. 477–517.
12. Lin X., Wang H. Stability analysis of delay differential equations with two discrete delays // Canadian Applied Mathematics Quarterly. 2012. Vol. 20. Issue 4. P. 519–533.
13. Perevaryukha A.Y. A model of development of a spontaneous outbreak of an insect with aperiodic dynamics // Entomological Review. 2015. Vol. 95. Issue 3. P. 397–405.
14. Cooke B., Nealis V., Regniere J. Insect defoliators as periodic disturbances in northern forest ecosystems // Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response. Elsevier, Burlington, 2007. P. 487–525.
15. Gray D.R. Historical spruce budworm defoliation records adjusted for insecticide protection in New Brunswick // Journal of the Acadian Entomological Society. 2007. Vol. 115. Issue 1. P. 1–6.

References

1. Verhulst P. Recherches mathematiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouveaux memoires de l'academie royale des sciences et belles-letters de Bruxelles*. 1845. Vol.18. P. 1–38.
2. Bacaer N. A Short History of Mathematical Population Dynamics. London, Springer-Verlag, 2011.
3. Bazykin A.D. Theoretical and mathematical ecology: dangerous boundaries and criteria of approach them. Mathematics and Modelling. Nova Sci. Publishers, N.-Y., 1993. P. 321–328.
4. Nicholson A. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*. 1954. Vol. 2. Issue 1. P. 9–65.
5. Hutchinson G. An Introduction to Population Ecology. New Haven, Yale University Press, 1978.
6. Kashchenko S.A. Dynamics of the logistic equation with delay. *Mathematical Notes*. 2015. Vol. 98. P. 98–110.
7. Kolesov A.Yu., Kolesov Yu.S. Relaxation Oscillations in Mathematical Models of Ecology. Rhode Island, AMS, 1993.
8. Kolesov A.Yu., Mishchenko E.F., Rozov N.K. A modification of Hutchinson's equation. *Computational Mathematics and Mathematical Physics*. 2010. Vol. 50. Issue 12. P. 1990–2002.
9. Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G. Time lags in a «food-limited» population model. *Applicable Analysis*. 1988. Vol. 31. Issue 3. P. 225–237.
10. Ladas G., Qian C. Oscillation and global stability in a delay logistic equation. *Dynamics and Stability of Systems*. 1994. Vol. 9. Issue 2. P. 153–162.
11. Ruan S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics. In the book: Delay Differential Equations and Applications. Springer, Berlin, 2006. P. 477–517.
12. Lin X., Wang H. Stability analysis of delay differential equations with two discrete delays. *Canadian applied mathematics quarterly*. 2012. Vol. 20. Issue 4. P. 519–533.

13. Perevaryukha A.Y. A model of development of a spontaneous outbreak of an insect with aperiodic dynamics. *Entomological Review*. 2015. Vol. 95. Issue 3. P. 397–405.
14. Cooke B., Nealis V., Regniere J. Insect defoliators as periodic disturbances in northern forest ecosystems. *Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response*. Elsevier, Burlington, 2007. P. 487–525.
15. Gray D.R. Historical spruce budworm defoliation records adjusted for insecticide protection in New Brunswick. *Journal of the Acadian Entomological Society*. 2007. Vol. 115. Issue 1. P. 1–6.

Поступила в редакцию 23.01.2017



Переварюха Андрей Юрьевич – родился в Астрахани (1980). Окончил Астраханский государственный технический университет (2004) по специальности «Автоматизированные системы обработки информации и управления» с дипломным проектом «Справочно-информационная система анализа данных экологического мониторинга состояния Каспийского бассейна». В Санкт-Петербургском институте информатики и автоматизации РАН защитил диссертацию «Анализ динамики возобновляемых биоресурсов с использованием комплекса гибридных моделей». Кандидат технических наук по специальности «Системный анализ». Старший научный сотрудник лаборатории Прикладной информатики СПИИРАН. Научные интересы – моделирование нелинейных явлений в биологических процессах, сценарии коллапса запасов осетровых рыб, смены вспышек численности и периодов депрессии насекомых-вредителей (по данным коллег из ФГНУ ВИЗР).

Россия, 199178 Санкт-Петербург, 14-линия В.О., 39
Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН
E-mail: temp_elf@mail.ru