

$$[q_2 S'(Q) - (c_2 - g(a + r))]\lambda = -(1 - g)\nu_X + (1 - (1 + k)g)\nu_Y - \nu_2;$$

2) условие трансверсальности:  $\lambda(z) = 1$ ;

3) условия неотрицательности:

$$\nu_X(t) \geq 0, \nu_Y(t) \geq 0, \nu_1(t) \geq 0, \nu_2(t) \geq 0, \mu(t) \geq 0, t \in [0, z];$$

4) условия дополняющей нежесткости:

$$\nu_1(t)K_1(t) = 0, \nu_2(t)K_2(t) = 0, \nu_X(t)[K_1(t) + K_2(t) - X(t)] = 0,$$

$$\nu_Y(t)[(1 + k)X(t) - K_1(t) - K_2(t)] = 0, \mu(t)D(t) = 0, t \in [0, z];$$

5) условия стационарности:  $1 - \lambda(t) + \mu(t) = 0, t \in [0, z]$ .

Анализ условий теоремы позволяет построить оптимальные программы инвестиций и дивидендов и соответствующие им программы распределения капитала между двумя технологическими процессами при различных значениях параметров задачи (3).

### Библиографические ссылки

1. Габасов Р., Габасова О.Р., Дмитриук Н.М. Синтез оптимальной политики для производственно-финансовой модели фирмы I. Построение магистралей // Автомат. и телемех., 1998. № 9. С. 100–117.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ КРИТИЧЕСКОГО СЦЕНАРИЯ ОСЦИЛЛЯТИВНОЙ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НАСЕКОМЫХ ФИТОФАГОВ

В.А. Дубровская, А.Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН

14-линия, 199178 Санкт-Петербург, Россия

madelf@pisem.net

**Введение.** Из лабораторных экспериментов энтомолога Никольсона стало понятно, что колебания численности могут появляться у изолированной популяций, обитающих при постоянных условиях и получающих фиксированное количество корма. Хатчинсоном была предложена модификация уравнения вида  $\dot{N} = rN(t)v(N^k(t-\tau))$  исходя из запаздывающего действия регуляции в размножении дафний, что привело к уравнению с отклоняющимся по времени аргументом «logistic DDE»:

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

Введенное в уравнение запаздывание  $\tau$  служит характеристикой не биологического вида, но эволюционно сложившегося механизма регуляции, к который некотором образом входят и связанные характеристики периода достижения имагинальной стадии онтогенеза  $\mathcal{T} > 0$ . Запаздывание именно в регуляции воспроизводства возникает из-за использования и восстановления ресурсов или накопления/распада отравляющих продуктов метаболизма. Для анализа комплекса естественных факторов в функции  $f(N(t-\tau))$  нами предложен клеточный автомат [2].

Возникающие в уравнении режимы поведения траектории были подробно исследованы во многих работах, в том числе отечественных [3]. При малых значениях запаздывания  $\tau$  динамика модели описывает затухающие колебания  $N(t) \rightarrow K$ . В (1) 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 при увеличении временного промежутка между максимумами и минимумами, стремящиеся к неотличимым от нуля значениям, приводят такой релаксационный цикл к затруднениям при экологическом обосновании.

**1. Модификация уравнения для  $\min N_*(t, r) > \delta, \delta > \epsilon > 0, r \gg 1$ .** Мы можем предложить математическое описание такого частного, но весьма неблагоприятного для лесного хозяйства сценария популяционной динамики, увеличив степень нелинейности правой части:

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

Так удастся сгладить недостаток у 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  $r$ :  $f(x) \rightarrow 0, x \rightarrow +\infty$ . В вычислительных исследованиях мы после бифуркации можем получить реализацию сценария пилообразной вспышки. Основным значимый аспект (2) — очередной стремительный неконтролируемый рост численности начинается от значения близкого к существовавшему перед бифуркацией равновесию, оптимального баланса со средой. Не хватает у всех аналогичных модификаций уравнений с запаздыванием некоторых триггерных свойств, чтобы рассматривать аспекты быстро-

го сценария самозавершения вспышек.

**2. Модификация с предкритической емкостью.** В случае вспышек насекомых-фитофагов понятие ёмкости экологической ниши из (1) утрачивает смысл, а равновесие при малой их численности имеет другую природу. Из анализа поведения непарного шелкопряда *Lymantria dispar* в лесах Канады предположим существование некоторого предкритического порогового уровня  $\mathcal{H} < K$  [1]. Для генерирующих вспышки популяций нижний критический порог полагается весьма малым  $L \ll \mathcal{H}$ . Положим, что достижение значения численности  $K$  означает не уравнивание, но деградацию необходимой составляющей среды обитания. 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 (2) следующим образом:

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

Динамика после плавного прохождения бифуркационного изменения по сценарию Андронова-Хопфа при переходе  $r_1$  через критическое значение, (в вычислительном эксперименте рис. 5 все параметры модели сохраняются) показывающая установление цикла при  $N(0) = \mathcal{H} + \epsilon$ ,  $H = 5000$ ,  $K = 15000$ .

Цикл быстро становится релаксационным с возрастанием  $r_1$ , из имеющейся например в теории о модификациях logistic DDE мы не можем подтвердить его глобальную устойчивость. Амплитуда колебаний в отличие аналогичного случая модели (2) не возрастает до нереалистичных величин, но остается в разумных для биологии границах. Скошенная форма пиков даже более похожа на реальные данные популяционной динамики. В при  $N(0) < \mathcal{H}$  переход к установившимся флуктуациям происходит не плавно, но через скачкообразный переходный режим.

При дальнейшем увеличении значения  $r_1 \tau$  произойдет другое резкое изменение поведения траектории, которая перестанет притягиваться к замкнутому подмножеству фазового пространства. Изменение репродуктивного параметра можно трактовать как следствие ослабления давления паразитов на выживаемость личинок. Если давление ослабнет совсем, то при такой бифуркации траектория системы до установления цикла со все увеличивающейся огромной амплитудой

может быть резко выброшена за пределы допустимых для её существования значений при  $N(t - \tau) > K$ . Такая потеря установившегося режима считается жесткой (катастрофической). Тогда ситуация после бифуркации, когда в результате изменения параметра  $r_1$  (в сравнении с аналогичным изменением  $r$  в (3) в момент  $t = 150$ ) траектория в релаксационных колебаниях преодолевает значение  $K$ , и далее  $N(t) \rightarrow \infty$  реализует сценарий кризиса перенасыщения, появления последнего сверхмногочисленного поколения и деструкцию всей биосистемы.

Выглядит перспективным объединение идей двух предложенных модификаций, но не все варианты возникающих в уравнениях с запаздыванием решений имеют прикладной экологический смысл. Можно представить обобщенное уравнение в следующем виде:

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

увеличивая нелинейность в правой части до кубической. Тогда образующая для  $N(0) < \mathcal{H}$  релаксационный цикл траектория при уменьшении  $\lambda$  начнет достаточно параболически плавно и неограниченно возрастать. Подобный путь потери решением свойства диссипативности видится экологически не обоснованным и сценарий популяционной динамики вряд ли реализуется. Мы рассматривали ситуацию изолированной саморегулируемой популяции, потому должно присутствовать ограниченное сверху предельное состояние (цикл или равновесие), либо происходит деструкция биосистемы скачкообразно.

Для (1) и (2) установлено свойство диссипативности траектории:

$$N(t) \leq \exp(r\tau).$$

Для новых моделей свойство диссипативности более не выполняется.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ №18-37-00026 для молодых ученых, №17-07-00125.

## Библиографические ссылки

1. Davidson D. European gypsy moth (*lymantria dispar* L.) outbreaks: a review of the literature // Gen. Tech. Rep. NE-278. Newtown Square. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Research Station. 15 p.
2. Переварюха А.Ю. Запаздывание в регуляции популяционной динамики — модель клеточного автомата // Динамические системы. 2017. Т. 7(35). №2. С. 157—165.
3. Сидоров В.В. Об исследовании популяционной модели Хатчинсона // Дифференциальные уравнения. 1985. Т. 21. С. 316—318.