

## ГИБРИДНАЯ МОДЕЛЬ АКТИВНОСТИ ИНВАЗИОННОЙ ПОЛИВОЛЬТИННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

*А.Ю. Переварюха*, Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация

Статья посвящена моделированию специфического сценария активности массово размножающихся видов насекомых. Междисциплинарными задачами для современных методов моделирования являются анализ инвазионных явлений в биосистемах, прогнозирование волн вторгающихся агрессивных чужеродных видов и выработка мер противодействия их вспышкам. Требуется классификация типов процессов и прогнозирование сценариев развития инвазий для разных вселенцев. Нетривиальность проблемы кроется в вариативности развития динамики схожих ситуаций из-за специфических факторов, влияющих на адаптацию популяций. Сезонные поколения проходят развитие до репродуктивной стадии онтогенеза в существенно различных условиях. В статье предложен метод организации гибридной модели динамики неперекрывающихся поколений различных сезонов для видов со стадийностью развития. Вычислительная модель формируется из последовательно решаемых дифференциальных уравнений с запаздыванием, согласованных с изменением действующих на поколения факторов. В разработанной гибридной модели различается длительность интервалов жизни сезонных поколений поливольтинных видов, что типично для насекомых-вредителей. Показано, что условия формирования череды смежных поколений становятся фактором пульсирующей активности инвазивных насекомых. В предложенном методе моделирования динамики численности поливольтинной популяции рассмотрена критическая важная выживаемость зимующей стадии поколения, что актуально для анализа вспышек насекомых. Структура гибридной модели применима для описания трансформаций на рынке IT-коммуникаций при принципиальном усовершенствовании одной из конкурирующих технологий.

*Ключевые слова:* гибридные модели; вычислительные сценарии; уравнения с запаздыванием; анализ инвазий; сезонные поколения; модели поливольтинных видов.

### Введение

Проблема исследования аномальных вспышек активности опасных видов, расширяющих свои ареалы в связи с климатическими изменениями, становится все более актуальной. Чрезвычайно многочисленные поколения вредителей спорадически вызывают гибель массивов леса и изменяют соотношение видов в биосистемах [1]. Если рассматривать особенности динамики, то к ситуациям «вспышек численности» при математическом рассмотрении относится несколько типов развития быстрых популяционных процессов с резкими, но качественно различными изменениями. Все аспекты экстремальных ситуаций экоддинамики не описываются одной общей моделью. В статье предложен метод формирования ситуативных моделей. Актуальные экологические аспекты адаптации чужеродных видов требуют расширения методов формализации и применения средств сценарного моделирования [2].

Специфика онтогенеза видов с неперекрывающимися поколениями приводит к резким режимам изменений за счет одного из сезонных поколений [3]. Значительные по амплитуде скачкообразные явления характерны для экоддинамики многих семейств насекомых отряда Lepidoptera, но их импульсный характер не удавалось описывать полностью непрерывными уравнениями или только дискретными моделями [4]. Онтогенез у всех насекомых имеет выраженную стадийность, соответственно у стадий разная выживаемость. Особи проходят до репродуктивного состояния три либо четыре

стадии для видов с полным циклом превращений. Если у популяции за год возникают несколько сменяющихся поколений (называется поливольтинная), то жизненный цикл стадий у сезонных поколений будет различен.

Цель работы – разработка метода представления популяционного процесса для поливольтинных массово размножающихся видов с различной продолжительностью стадий онтогенеза для смежных сезонных поколений. Новизна подхода в том, что вычислительная непрерывно-дискретная модель с переходами между двумя поколениями и условиями их развития строится на основе дифференциальных уравнений с запаздыванием, решаемых на смежных временных интервалах. Часто требуется длительное время для адаптации естественных хищников, эффективно атакующих новых вредителей. Модель можно дополнять включением ситуативно переопределяемых в правых частях функциональных компонентов адаптации автохтонных видов к появлению вселенца. Для анализа ситуаций с переходом к массовому размножению после периода депрессии автор предлагает при моделировании учитывать отдельные особенности воспроизводства и возникающую между смежными поколениями конкуренцию из-за фактора истощения медленно восстанавливающихся ресурсов.

## 1. Применимость непрерывных и дискретных моделей

Необходимо определить требуемые для описания специфических режимов экодинамики свойства траекторий моделей. В математической биологии применялись как итерационные модели, так и непрерывные системы дифференциальных уравнений для описания трофического взаимодействия видов. Сложную, циклическую и нерегулярную хаотическую динамику можно получить обоими способами формализации, но на самом деле получаемые варианты колебаний не эквивалентны при их трактовке. Для моделирования динамики численности насекомых предложен ряд моделей, большинство из которых итерационные динамические системы. Для многих насекомых-вредителей характерна неперекрываемость – череда последовательных поколений, а стадии онтогенеза не сосуществуют и не конкурируют. Для описания состояния взрослой части популяции нет необходимости вводить возрастную структуру, как в модели фон Ферстера для эксплуатации группы промысловых возрастов:

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \frac{\partial N}{\partial n} = f(N, t, n) - \Psi(t, n)N(t, n),$$

где  $f(N, t, n)$  – непрерывная функция, описывающая естественную смертность, а  $\Psi(t, n)$  – интенсивность действия промысла для популяции в зависимости от возрастной группы  $n$ .

Метод итерационного описания с воздействием  $x_{n+1} = \psi(x_n) - \Psi$  отличает видимая простота, что определило ряд теоретических работ [5]. Были предложены методы с приложением хаотической динамики при расчете связи числа взрослых и новой генерации:  $x_{n+1} = ax_n \exp(-bx_n) - qx_n$ , где  $q$  – доля лимита изъятия взрослых. В итерационной модели экодинамики впервые была экспериментально показана хаотизация траектории  $a > 14,77$  как цикла  $p = 2^i, i \rightarrow \infty$  [6]. На работы биолога Р. Мэя ссылался М. Фейгенбаум в фундаментальной работе [7]. Существенные недостатки применения подобных моделей в том, что от каскада бифуркаций и серии окон периодичности невозможно уйти и эти эффекты связанные [8]. Можно сформировать критерии адекватности свойств итерации для экодинамики, из которых следует необходимость нарушения условий теоремы Сингера [9] для оператора эволюции  $\psi(x; a), a > 1$  в виде соотношений  $\exists x, 0 < x < x_{max} : \mathcal{H}_{\psi(x)} > 0$ .

Часто можно прочесть, что циклические изменения многих популяций соответствуют возникающим циклам при бифуркациях удвоения  $x_1^* < x_2^* < x_3^* < \dots$  в моделях, но только по длине периода  $p$ -точек. В реальности циклы одного периода

отличаются порядком обхода точек  $x_i^*, i = 1 \dots p < \infty$  упорядоченных  $x_i^* < x_{i+1}^*$ . Популяционные циклы грызунов имеют выраженный пик при их завершении, после чего процесс перезапускается:

$$x_1^* < x_{i+1}^* < x_p^*, \quad \sum_{i=1}^{p-1} x_i^* < x_p^*.$$

В дискретной динамике унимодальных  $f'(x) \neq 0, x \neq x_{\max}$  итераций с всюду отрицательной производной Шварца – величиной, делающей каскад циклов  $p^{2^i}$  бесконечным:

$$\mathcal{H}_\psi = \frac{\psi'''(x)}{\psi'(x)} - \frac{3}{2} \left( \frac{\psi''(x)}{\psi'(x)} \right)^2 < 0.$$

Возможно получение других циклов и даже периодов  $p \neq 2^i$ , но только в очень узких параметрических диапазонах из  $a \in [1, \infty]$  и множестве:  $\mathcal{A} = \bigcup_{p=3}^{\infty} \{\mathcal{A}_p\}$  периодических окон при  $\mathcal{A}_p = [a_p, a_{p*}] \rightarrow 0, p = 3 \dots \rightarrow \infty$ . Ширина диапазона окна  $[a_p, a_{p*}] \rightarrow \max$  при  $p = 3$ .

Данные мониторинга вступают в противоречие с фундаментальными результатами. Порядок теоремы А.Н. Шарковского описывает сосуществование периодов циклов, где существенно различают четные и нечетные периоды. При этом порядок теоремы различает в перечне циклы  $p = 4 \times 2$  и  $p = 2^4$ , возникающие при разных значениях  $a$  [10]. В итерационном описании циклы  $p = i \times 2$  не могут быть широко распространенным явлением в экологии. Порядок заканчивается циклом  $p = 3$ , что означает сосуществование и всех других циклических траекторий. Популяция с циклическим режимом из трех поколений согласно установленному порядку Шарковского и расширенным результатам в теореме Ли – Йорка «Period Three Implies Chaos» [11] не может быть стабильной, но нечетное число поколений до пика циклической активности часто встречается у популяций арктических грызунов [12].

В итерациях можно использовать запаздывание:  $x_{n+1} = \psi(x_n)\varphi(x_{n-i})$ , или обобщенно:  $x_{n+1} = ax_n \exp(-\sum_{i=0}^m b_j x_{n-j}) - qx_n$ . Однако при данном способе формализации будут нарушены важные критерии теоремы Сингера о единственности  $\omega$ -предельного множества траектории. Тогда можно получить два альтернативных цикла  $p = 2^1$  – ситуация актуальная, но расчеты автора показывают, что параметрический диапазон их сосуществования  $[a_{2-2}, a_{2-2*}]$  опять будет крайне малым и трудно находимым.

Динамика итераций даже простых нелинейных функций нетривиальна. Существовало мнение, что разнообразие дискретной динамики лучше применимо для прогнозирования популяционных изменений, но необходимо выборочно подходить к сущностной интерпретации вычислений. Сложно обосновать экологическую реальность возникшего замкнутого множества, не содержащего как внутренних, так и изолированных точек. «Cantor set» образовано из-за несчетного числа неустойчивых точек всех  $2^i$ -циклов и всех их прообразов:  $\Lambda = \bigcup_j^{2^n} \psi^{-n}(x_j^*)$ . Варианты циклического поведения модели при анализе инвазий насекомых необходимо модифицировать для описания серий спорадических пиков.

Альтернативные известные применяемые модели динамики насекомых непрерывные. Расширение логистической модели для динамики численности американской бабочки еловой листовертки «spruce budworm», знаменитой редкими чрезвычайно разрушительными массовыми размножениями, предложили в [13] с дополнением логистического уравнения:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right) - \frac{BN^2}{E^2 + N^2}, \quad (1)$$

где  $r$  – репродуктивный потенциал,  $K$  – поддерживающая ёмкость экосистемы, а функция  $BN^2/(E^2 + N^2)$  отражает эффект хищничества с насыщением. Для (1) в [13] описано альтернативное устойчивое стационарное состояние высокой численности  $X^*$  при граничном неустойчивом  $\hat{X}^* < X^*$ . Модель (1) способна описывать вынужденный переход  $x^* \rightarrow X^*$ . Состояние популяции в среде на пиках вспышек не может быть устойчивым. Вспышку опасного вредителя исследуем как переходный режим, в котором экосистема не может существовать долгое время. Следовательно, нужно моделировать варианты потери устойчивости  $X^*$ , так как среда разрушается, ресурсы для развития следующих поколений истощаются. Развивающиеся после эпизодов массовых размножений экстремальные состояния биологического сообщества в трактовке автора – это нестационарные режимы существования. Соответственно, исследуемые явления не связаны с асимптотическим поведением решения модели.

## 2. Новая модель экодинамики при регуляции с запаздыванием

Включение запаздывающей регуляции – важный фактор и более естественно реализуемый в непрерывных моделях. Опыты А. Никольсона [14] дали интересный материал для анализа статистических данных и для развития теории уравнений с запаздыванием и актуальны для развития в настоящее время [15]. В ходе экспериментов поступал корм в лабораторные ящики, где при постоянных условиях были личинки и взрослые особи *Lucilia cuprina*. В зависимости от темпов поступлений корма характер колебаний популяции изменялся. Иногда популяция вдруг становилась критически малочисленной. Модель, построенная для описания экспериментов австралийского энтомолога с  $\dot{N} = f(N(t - \tau)) - qN(t)$ , где  $f$  – унимодальная функция, имеет ряд модификаций, например на основе введения диффузионной составляющей [16]. Для описания колебаний численности всех стадий вместе предложена модель с фиксированным запаздыванием  $\mathfrak{h}$  и с учетом независимой убыли  $q$ :

$$\frac{dN}{dt} = rN(t - \mathfrak{h}) \exp(-bN(t - \mathfrak{h})) - N(t)q, \quad r, b, q, \tau, \mathfrak{h} > 0. \quad (2)$$

Исследования уравнения показали, что у решения (2) возникает релаксационный цикл и далее динамика решения становится нерегулярной с увеличением  $r\mathfrak{h}$ . Уравнение (2) сохраняет основной недостаток своего раннего дискретного аналога:  $\exists t, N^*(r\mathfrak{h} > B, t) = 0 + \epsilon$ . Минимумы, стремящиеся к 0, невозможны для длительного продолжения флуктуаций.

Для единичных вспышек аperiодические флуктуации не столь интересны, но один вариант решения (2) может быть актуален. Логистическое уравнение, используемое в (1), предполагает монотонное приближение, что не актуально для насекомых при инвазии:

$$\forall t, r, N(0) < K : N(t) \leq K, \lim_{t \rightarrow \infty} N(r, t) = K.$$

При инвазионном процессе популяция часто может превышать некоторое время уравновешивающий уровень. Свойства (2) интереснее тем, что при не очень больших значениях  $r$  можно получить временное перенасыщение, но со стабилизацией состояния:

$$\exists t, r, \mathfrak{h} \forall N(0) : N(t, r\mathfrak{h}) > K : \lim_{t \rightarrow \infty} N(r\mathfrak{h}, t) = K.$$

Значение  $K$  в (1) аналогично по смыслу, но неравнозначно действующему уровню  $K$ . В опытах Никольсона стадии онтогенеза сосуществовали, что не естественно в экологии. Предложим новое параметрически ограниченное обобщение (1), (2) в популяционной модели для особой ситуации адаптационного воздействия среды с  $-F(N(t - \mathfrak{h}))$

с порогом влияния  $A$ :

$$\frac{dN}{dt} = rN(t - h) \exp(-bN(t - h)) - \frac{BN^2(t - h)}{(A - N(t - h))^2}. \quad (3)$$

Уравнение (3) может описать эффект «Bottle-neck». Изначально многочисленная популяция может проходить «бутылочное горлышко», восстанавливаясь к некоторому пороговому, но уже малочисленному значению в изменившихся условиях биотического окружения [17]. Таким способом опишем важное симметрично действующее последствие роста репродуктивной активности как обратный для перенасыщения экологической ниши популяцией вселенца эффект, но иногда связанный с резким адаптивно возникшим усилением биотического противодействия. Эффект активации противодействия можно усилить специальными мерами биологического контроля против конкретного инвазионного вида. Многие истощенные популяции при этом не прошли состояние долгого кризиса «Bottle-neck».

При анализе поведения моделей экодинамики с запаздыванием отметим, что по оценке адекватности колебаний  $f(x) = axe^{-bx}$  не самая лучшая формализация роли плотностной регуляции. Можно подобрать замену унимодальной функции:  $g(x) : \lim_{x \rightarrow \infty} g(x) = g^* > \epsilon$ . Модель (2) построена для общей численности, следовательно, в модификации описания данных опытов актуально ввести разделение в расчетах  $\dot{N}_1 = f(N_2)$ ,  $\dot{N}_2 = f_2(N_1)$  динамики стадий развития насекомых имаго/личинки (но в реальности стадий более двух). Условия этих опытов далеки от реальных ситуаций развития поколений насекомых-фитофагов, и их сложно описать даже уравнениями с  $F(N(t - h_1), \dots, (N(t - h_j)))$ .

### 3. Гибридные структуры для динамики поливольтинных видов

Альтернативным подходом к моделированию переходных процессов в биосистемах является разработка вычислительных гибридных моделей на основе непрерывных уравнений, но с событийными трансформациями и синхронным сдвигом параметров в правых частях. Для анализа вспышек фитофагов в бореальных лесах с долгой зимой интерес представляет формализация темпа убыли преимагинальных стадий. При этом длительность их онтогенеза в зависимости от сезона различна (обозначим как  $\tau$  и  $\mathcal{T}$ ) и часто не постоянна между сезонами, так как зависит от климатического фактора, потому для сценариев послужит управляющим параметром. Подход к моделированию можно принципиально усовершенствовать, если разделить дискретное размножение и дальнейшую изменяющуюся по скорости убыль поколения. Изменяя в сценарных экспериментах величины  $\tau$  и  $\mathcal{T}$ , можно оценивать роль колебаний погодных условий и, соответственно, влияние продолжительности зимовки находящихся в диапаузе особей зимнего поколения на динамику поколений и появление генераций необычно высокого уровня выживаемости и, как следствие, скачков численности.

Перспективным для проблем экодинамики считаем разработку разновидностей гибридных динамических систем. К широкому понятию гибридной динамики относят дискретно-непрерывные, импульсные, релейные, непрерывно-событийные представления динамических систем с разрывными нелинейностями. В динамические системы гибридных типов входят непрерывные интервалы как последовательности временных кадров, дискретные отсчеты, поверхности разрывов и временные «щели», фиксирующие особые состояния процесса. Гибридные непрерывно-событийные системы включают набор предикатов. События выделяются из пространства состояний предикативно по истинности набора условий, которые будем рассчитывать из других уравнений непрерывной системы. Необходимо вводить сопутствующие характеристики модели для выделения пространства событий.

Одно из основных отличий моделирования процессов в вычислительных гибридных структурах с переключениями активных форм правых частей в том, что в имитационных сценариях экодинамики требуется специальная алгоритмическая обработка модельного времени. События перемен в протекании процессов разнородны по своему возникновению и требуют в модели логических переменных для формирования порядка при их обработке.

Развиваемый подход с отдельными компонентами времени естественный для цикла развития насекомых. Беспозвоночные отличаются выраженной стадийностью развития. У многих насекомых с полным циклом превращений северных широт поколения не перекрываются и имеют различные условия развития, соответственно, у них проявляются иные механизмы, контролирующие формирование итогового половозрелого поколения. Особи сезонных поколений отличаются по жизнестойкости, обладают разной плодовитостью. Особи поколения находятся в долгом анабиозе до весны либо развиваются в весенних условиях.

Гибридная структура учитывает, что интервал времени между появлением половозрелых генераций может быть непостоянным. Учет численности опасных насекомых проводят по вредящей стадии. У чешуекрылых активное поражение наносят гусеницы старших возрастов. Так фиксируется состояние поколения  $N(\mathfrak{T})$  в некоторый момент  $\mathfrak{T}$  незавершенного цикла развития, сезонная численность  $\mathcal{N}$ , наиболее многочисленного повреждающего поколения. В ситуации вспышек численности вредителей состояние популяции оценивается уже только по размерам поражения площадей леса. Минимальные значения на таких графиках вспышек в литературе совсем не означают малочисленность популяции, но баланс с биотической средой. Измерения активности насекомых в сельском хозяйстве проводят дискретно и оценивают обычно по вредящей стадии.

При формировании уравнений учтем, что на развивающееся весной поколение активно оказывают давление паразиты, избирательно атакующие ранние стадии развития. Действие паразитов становится эффективным при высокой плотности жертв, что характерно для паразитической осы *Trichogramma evanescens*, поражающей яйца в скоплениях кукурузного мотылька. Эту особенность можно использовать для методов биологического подавления вселенцев. Будем описывать убыль численности поколения от  $N(0)$  до нового события размножения и реинициализации задачи Коши. Раздельно учтем факторы смертности у генерации  $N(t)$  в базовой модели убыли на интервале времени всего жизненного цикла:

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

где  $\alpha$  – компенсационный параметр убыли,  $\beta$  – коэффициент независимой от плотности смертности. Интегрируя (I), получим унимодальную зависимость для выживаемости от исходной генерации  $N(t) = \mathcal{F}(N(0))$  и через плодовитость  $\lambda$  от предшествующего поколения:

$$\int_{N(0)}^{N(t)} \frac{dN}{-(\alpha N(0) + \beta)N(t)} = \int_0^t dt, \ln \frac{N(0)}{N(t)} = t(\alpha N(0) + \beta), N(t) = \frac{N(0)}{\exp(t(\alpha N(0) + \beta))}.$$

Зависимость с  $\max \mathcal{F} = 1/at$  отражает, что для весеннего поколения сильна связь выживаемости с начальной численностью яиц  $N(0) = \lambda N(\mathcal{T})$  из-за действия активности естественных врагов, ориентирующихся на скопления жертв. Полученную при численном решении зависимость обосновано существенно модифицировать добавлением в (I)  $\mathfrak{F}[w(t)]$  – функционального поправочного сомножителя. Для перехода особей на

следующие стадии онтогенеза им необходимо поддерживать темпы роста. Совершенствуя модель (I) учтем, что на выживаемость влияют условия развития и конкуренция за медленно возобновляемые ресурсы:

$$\frac{dN}{dt} = -(\alpha\mathfrak{F}[w(t)]N(0) + \beta)N(t), \quad t \in [0, \tau]. \quad (4)$$

Темпы роста  $w(t) = l(N^{-k}(t))$ ,  $k \notin \mathbb{Z}$  отражаются на выживаемости поколения в благоприятных условиях и при меньшей продолжительности онтогенеза не столь критическим образом. Связь темпов развития  $\mathfrak{F}[w(t)]$  будет разной для поколения с длительной зимовкой, потому необходимо выбрать две формализации фактора темпов развития  $\mathfrak{F}$ .

Выход из-под атак доминирующего врага сопровождается достижением некоторой стадии развития, связанной с физиологическими изменениями. Метаморфозы могут происходить только после накопления достаточной массы  $w(t_d)$ . Обеспеченность пищевых потребностей отдельной особи, в свою очередь, зависит от  $N(t)$  и часто от предшествующего  $N(t - \mathfrak{h})$ , что определяет динамику среднего размерного развития поколения. Обоснованной представляется методика описания скорости убыли поколения в зависимости от темпов роста. Для скорости роста  $w(t)$  многих видов рыб на всем периоде жизни известно балансовое уравнение Л. фон Берталанффи:

$$\frac{dw}{dt} = \zeta \sqrt[3]{w(t)^2} - \sigma w(t), \quad w(0) = w_0.$$

Уравнение удовлетворительно описывает рост ряда животных на асимптотике приближения к  $w \rightarrow W_\infty$ , но исключая период раннего онтогенеза для видов с качественными метаморфозами. Для насекомых и рыб данное уравнение необходимо модифицировать. На рост достаточно сильно действует влияние скученности особей, и первые стадии развития проходят при эндогенном питании. Согласно наблюдениям [18], при увеличении плотности возникает асимметричное распределение размерной структуры популяции в сторону преобладания особей с меньшими размерами.

Гибридная структура позволяет рассчитывать изменения поколений от момента его генерации до его репродуктивной активности (у насекомых отряда *Lepidoptera* однократная). Для гибридных структур нет необходимости вводить разделения  $N_1, N_2$ . Опишем динамику убыли численности поколения на интервале  $t \in [0, \tau]$ , объединив в систему уравнения:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = - \left( \alpha \sqrt{\frac{\hat{w}}{w(t)}} N(0) + \beta \right) N(t), \\ \frac{dw}{dt} = \zeta \frac{w(t)^{2/3}}{\sqrt{N(t)}} - \sigma w(t). \end{cases} \quad (5)$$

Включение запаздывания из-за израсходования ресурсов в данном сегменте модели не актуально, так как темп пополнения ресурсов питания обычно высок.

Вызванные первичной высокой численностью  $N(0)$  атаки паразитов – это специфическое сезонное явление [19]. Опишем выживаемость второго поколения  $t \in [0, \mathcal{T}]$  следующей системой уравнений с оптимальным значением размерного развития  $\tilde{w}$  для зимующего поколения:

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = - \left( \alpha \sqrt{(\tilde{w} - w(t))^2} N(t) + \beta \right) N(t - \mathfrak{h}), \\ \frac{dw}{dt} = \frac{Q}{\sqrt[3]{N^2 + \zeta}}. \end{cases} \quad (6)$$

В системе (6)  $w(t)$  – отражает уровень размерного развития поколения, влияющий на увеличение пищевых потребностей. Фактор действует негативно при возможном исчерпании пищевых ресурсов.  $Q$  – параметр, учитывающий ограниченность количества доступных ресурсов;  $\zeta$  – параметр, учитывающий ограничение темпов развития, не зависящее от численности, и отражающий уровень конкуренции за ресурсы.  $\alpha$  – аналогично коэффициент смертности от скученности, но при  $N(t)$ .  $\beta$  – коэффициент независимой смертности. Учтём небольшое запаздывание  $h$ . Начальные условия:  $N(0) = \lambda N(\tau)$ ,  $w(0) = w_0$ ,  $\lambda$  – средняя плодовитость особей. Вспышку в форме краткого пика активности в предложенной модели запускает повышенная выживаемость зимующего поколения при сокращении времени зимовки и сниженном конкурентном факторе для весеннего поколения при его высокой плодовитости. Исчерпание ресурсов вспышкой прошлой генерации снижает возможности скорого повторения массового размножения из-за неоптимальной численности весеннего поколения.

## Заключение

В статье предложен метод построения специфической модели экодинамики в форме систем дифференциальных уравнений скорости убыли численности. Убыль взаимосвязана с размерным развитием на неравных интервалах онтогенеза у смежных поколений. Сопрягая решения (5), (6) на последовательных кадрах гибридного  $T = [0, \tau]_i \cup [0, T]_i$  времени в вычислительной среде [20], более естественно, чем итерациями  $x_{n+1} = \psi(x_n) - \Psi$  можно описывать нерегулярную смену сезонов с высокой и низкой численностью вредителя. Модель формализует различия у плотностной «паразитической» регуляции в сезонах: зависящей от  $N^2(t)$  текущей и исходной  $N(0)$  для развития летней генерации. Раздельно описав действие плотностной регуляции во взаимосвязи с темпами развития, удалось получить модель динамики выживаемости сопряженных поколений с различными условиями метаморфозов стадий и продолжительностью их онтогенеза  $\tau, T$ . Предложенный метод представляет интерес для дальнейшего совершенствования и расширения набора уравнений модели с целью ситуативной адаптации для анализа биофизических процессов с пороговой регуляцией активности. Развитие метода моделирования предполагается проводить для описания влияния ситуаций технологических трансформаций на социоинформационные процессы при резких изменениях функциональности коммуникационных платформ и различной адаптации к ним социальных групп.

*Работа проведена в рамках бюджетной темы СПБ ФИЦ РАН FFZF-2025-0006.*

## Литература

1. Goula, M. Acoustical Communication in Heteroptera (Hemiptera: Heteroptera) / M. Goula. – Dordrecht: Springer, 2008.
2. Meiyang Wang. Stability Analysis of a Delayed Paranthrene Tabaniformis (roth.) Control Model for Poplar Forests in China / Meiyang Wang, Leilei Han, Yuting Ding // Mathematics. – 2024. – V. 12. – P. 827–233.
3. Cooke, B.J. Variable Synchrony in Insect Outbreak Cycling Across a Forest Landscape Gradient: Multi-Scale Evidence from Trembling Aspen in Alberta / B.J. Cooke // Canadian Journal of Forest Research. – 2023. – V. 53, № 11. – P. 839–854.
4. Mikhailov, V.V. Principles of Simulation of Invasion Stages with Allowance for Solar Cycles / V.V. Mikhailov // Technical Physics Letters. – 2023. – V. 49, № 9. – P. 97–105.
5. May, R. Stability and Complexity in Model Ecosystems / R. May. – Princeton: Princeton University Press, 2001.
6. Moran, P.A.P. Some Remarks on Animal Population Dynamics / P.A.P. Moran // Biometrics. – 1950. – V. 6, № 3. – P. 250–258.

7. Feigenbaum, M.J. Universal Behavior in Nonlinear Systems / M.J. Feigenbaum // *Physica D: Nonlinear Phenomena*. – 1983. – V. 7, № 1-3. – P. 16–39.
8. Perevaryukha, A.Y. Modeling of a Crisis in the Biophysical Process by the Method of Predicative Hybrid Structures / A.Y. Perevaryukha // *Technical Physics*. – 2022. – V. 67, № 6. – P. 523–532.
9. Singer, D. Stable Orbits and Bifurcations of the Maps on the Interval / D. Singer // *SIAM Journal of Applied Math.* – 1978. – V. 35, № 2. – P. 260–268.
10. Kloeden, P.E. On Sharkovsky's Cycle Coexistence Ordering / P.E. Kloeden // *Bulletin of the Australian Mathematical Society*. – 1979. – V. 20, № 2. – P. 171–178.
11. Tien-Yien Li. Period Three Implies Chaos / Tien-Yien Li, A. Yorke // *The American Mathematical Monthly*. – 1975. – V. 82, № 10. – P. 985–992.
12. Andreassen, H.P. Population Cycles and Outbreaks of Small Rodents: Ten Essential Questions we Still Need to Solve / H.P. Andreassen, J. Sundell, F. Ecke et al. // *Oecologia*. – 2021. – V. 195. – P. 601–622.
13. Ludwig, D. Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems: The Spruce Budworm and Forest / D. Ludwig, D.D. Jones, C.S. Holling // *The Journal of Animal Ecology*. – 1978. – V. 47, № 1. – P. 315–332.
14. Nicholson, A. An Outline of the Dynamics of Animal Populations / A. Nicholson // *Australian Journal of Zoology*. – 1954. – V. 2, № 1. – P. 9–65.
15. Trofimova, I.V. Adequacy of Interpretation of Monitoring Data on Biophysical Processes in Terms of the Theory of Bifurcations and Chaotic Dynamics / I.V. Trofimova, A.Y. Perevaryukha, A.B. Manvelova // *Technical Physics Letters*. – 2022. – V. 48, № 12. – P. 305–310.
16. Brillinger, D. The Nicholson Blowfly Experiments: Some History and EDA / D. Brillinger // *Journal of Time Series Analysis*. – 2012. – V. 33. – P. 718–723
17. Miller, P. Evidence for Population Bottlenecks and Subtle Genetic Structure in the Yellow Rail / P. Miller, S.M. Haig, Th.D. Mullins, K.J. Popper, M. Green // *The Condor: Ornithological Applications*. – 2012. – V. 114, № 1. – P. 100–112.
18. Borisova, T.Yu. On the Physicochemical Method of Analysis of the Formation of Secondary Immunodeficiency as a Bioindicator of the State of Ecosystems Using the Example of Seabed Biota of the Caspian Sea / T.Yu. Borisova, A. Perevarukha // *Technical Physics Letters*. – 2022. – V. 48, № 7. – P. 251–257.
19. Frolov, A.N. Biological Features and Population Density Forecasts of the Beet Webworm *Pyrausta Sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraustidae) in the Period of Low Population Density of the Pest in Krasnodar Territory / A.N. Frolov, Y.M. Malyshev, Y.S. Tokarev // *Entomological Review*. – 2008. – V. 88. – P. 666–675.
20. Mikhailov, V.V. Computational Modeling of the Nonlinear Metabolism Rate as a Trigger Mechanism of Extreme Dynamics of Invasion Processes // V.V. Mikhailov, A.Y. Perevaryukha, I.V. Trofimova // *Technical Physics Letters*. – 2022. – V. 48, № 12. – P. 301–304.

Андрей Юрьевич Переварюха, кандидат технических наук, Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук (г. Санкт-Петербург, Российская Федерация), [madelf@rambler.ru](mailto:madelf@rambler.ru).

*Поступила в редакцию 21 января 2025 г.*

**HYBRID MODEL FOR ACTIVITY CYCLES OF THE INVASIVE MULTIVOLTINE POPULATION**

*A. Yu. Perevaryukha*, St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russian Federation, madelf@rambler.ru

The article is devoted to modeling a specific activity scenario for mass-producing insect species. Interdisciplinary tasks for modern modeling methods are the analysis of invasive phenomena in biosystems, forecasting waves of invading aggressive alien species and developing measures to counteract their outbreaks. It is necessary to classify process types and forecast invasion development scenarios for different types of invaders. The non-triviality of the problem lies in the variability of the dynamics of similar situations due to specific factors affecting the adaptation of populations. Seasonal generations develop to the reproductive stage of ontogenesis in significantly different conditions. The author proposes a method for organizing a hybrid model of the dynamics of non-overlapping generations of different seasons for species with stage development. The computational model is formed from sequentially solved differential equations with delay, consistent with the change in the factors affecting the generations. In the developed hybrid model, the duration of life intervals of seasonal generations of polyvoltine species varies, which is typical for insect pests. It is shown that the conditions for the formation of a succession of adjacent generations become a factor in the pulsating activity of invasive insects. The proposed method for modeling the dynamics of the number of a polyvoltine population considers the critically important survival of the wintering stage of the generation, which is relevant for the analysis of insect outbreaks in boreal forests. The structure of the hybrid model is applicable to the description of transformations in the IT communications market with a fundamental improvement of one of the competing technologies.

*Keywords:* hybrid models; computational scenarios; delayed equations; invasion process analysis; seasonal generations; multivoltine species models.

**References**

1. Goula M. *Acoustical Communication in Heteroptera (Hemiptera: Heteroptera)*. Dordrecht, Springer, 2008.
2. Meiyang Wang, Leilei Han, Yuting Ding. Stability Analysis of a Delayed Paranthrene Tabaniformis (Rott.) Control Model for Poplar Forests in China. *Mathematics*, 2024, vol. 12, pp. 827–233. DOI:10.3390/math12060827
3. Cooke B.J. Variable Synchrony in Insect Outbreak Cycling Across a Forest Landscape Gradient: Multi-Scale Evidence from Trembling Aspen in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, 2023, vol. 53, no. 11, pp. 839–854. DOI: 10.1139/cjfr-2022-0246
4. Mikhailov V.V. Principles of Simulation of Invasion Stages with Allowance for Solar Cycles. *Technical Physics Letters*, 2023, vol. 49, pp. 97–105.
5. May R. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton, Princeton University Press, 2001.
6. Moran P.A.P. Some Remarks on Animal Population Dynamics. *Biometrics*, 1950, vol. 6, no. 3, pp. 250–258. DOI: 10.2307/3001822
7. Feigenbaum M.J. Universal Behavior in Nonlinear Systems. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 1983, vol. 7, no. 1-3, pp. 16–39. DOI: 10.1016/0167-2789(83)90112-4
8. Perevaryukha A.Y. Modeling of a Crisis in the Biophysical Process by the Method of Predicative Hybrid Structures. *Technical Physics*, 2022, vol. 67, pp. 523–532. DOI: 10.1134/S1063784222070088
9. Singer D. Stable Orbits and Bifurcations of the Maps on the Interval. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 1978, vol. 35, no. 2, pp. 260–268.

10. Kloeden P.E. On Sharkovsky's Cycle Coexistence Ordering. *Bulletin of the Australian Mathematical Society*, 1979, vol. 20, no. 2, pp. 171–178. DOI: 10.1017/S0004972700010819
11. Li Tien-Yien., Yorke A. Period Three Implies Chaos. *The American Mathematical Monthly*, 1975, vol. 82, no. 10, pp. 985–992. DOI: 10.2307/2318254
12. Andreassen H.P., Sundell J., Ecke F. et al. Population Cycles and Outbreaks of Small Rodents: Ten Essential Questions we Still Need to Solve. *Oecologia*, 2021, vol. 195, pp. 601–622. DOI: 10.1007/s00442-020-04810-w
13. Ludwig D., Jones D.D., Holling C.S. Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems: The Spruce Budworm and Forest. *The Journal of Animal Ecology*, 1978, vol. 47, no. 1, pp. 315–332. DOI: 10.2307/3939
14. Nicholson A. An Outline of the Dynamics of Animal Populations. *Australian Journal of Zoology*, 1954, vol. 2, no. 1, pp. 9–65. DOI: 10.1071/ZO9540009
15. Trofimova I.V., Perevaryukha A.Y., Manvelova A.B. Adequacy of Interpretation of Monitoring Data on Biophysical Processes in Terms of the Theory of Bifurcations and Chaotic Dynamics. *Technical Physics Letters*, 2022, vol. 48, no. 12, pp. 305–310. DOI: 10.1134/s1063785022110025
16. Brillinger D. The Nicholson Blowfly Experiments: Some History and EDA. *Journal of Time Series Analysis*, 2012, vol. 33, pp. 718–723. DOI: 10.1111/j.1467-9892.2012.00787.x
17. Miller P., Haig S.M., Mullins Th.D., Popper K.J., Green M. Evidence for Population Bottlenecks and Subtle Genetic Structure in the Yellow Rail. *The Condor: Ornithological Applications*, 2012, vol. 114, no. 1, pp. 100–112. DOI: 10.1525/cond.2012.110055
18. Borisova T.Yu., Perevarukha A. On the Physicochemical Method of Analysis of the Formation of Secondary Immunodeficiency as a Bioindicator of the State of Ecosystems Using the Example of Seabed Biota of the Caspian Sea. *Technical Physics Letters*, 2022, vol. 48, no. 7, pp. 251–257. DOI: 10.1134/S1063785022090012
19. Frolov A.N., Malysh Y.M., Tokarev Y.S. Biological Features and Population Density Forecasts of the Beet Webworm *Pyrausta Sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraustidae) in the Period of Low Population Density of the Pest in Krasnodar Territory. *Entomological Review*, 2008, vol. 88, pp. 666–675. DOI: 10.1134/S0013873808060055
20. Mikhailov V.V., Perevaryukha A.Y., Trofimova I.V. Computational Modeling of the Nonlinear Metabolism Rate as a Trigger Mechanism of Extreme Dynamics of Invasion Processes. *Technical Physics Letters*, 2022, vol. 48, pp. 301–304. DOI: 10.1134/S1063785022110013

*Received January 21, 2025*