

## **МОДЕЛЬ ЭФФЕКТА СПОНТАННОГО КРИЗИСА В РАЗВИТИИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ИНВАЗИИ**

**А.Ю. Переварюха**

к.т.н., старший научный сотрудник, e-mail: temp\_elf@mail.ru

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН, Санкт-Петербург,  
Россия

**Аннотация.** Динамика образования новых популяций в результате вселения чужеродных видов в устойчивое сообщество — часть важного современного направления междисциплинарных исследований. Цель нашего исследования — анализ вариативности ситуаций после попадания новых видов в изолированные биосистемы с применением методов вычислительного моделирования. Инвазионные процессы существенно отличаются от динамики взаимодействия устоявшихся популяций, что требует модификации уравнений. В каждой новой среде создаётся особая система регуляции и противоборства с временным последствием, потому инвазионные процессы чрезвычайно вариативны, как COVID протекает у людей очень различно. Математического описания требует ряд резких по амплитуде и стремительных по времени изменений численности, которые отличаются от циклических режимов у известных моделей. Реакция ответа часто непостоянная и адаптируется, что отличает актуальные сейчас ситуации от обычных трофических цепей. Статья посвящена разработке вычислительной модели для одного из важных вариантов развития инвазионного процесса, который наблюдается при приближении численности новой популяции к опасному для среды порогу. В модели описан сценарий кризисной динамики инвазии при оказываемом средой противодействии, которое недостаточно для остановки инвазии из-за значительного запаздывания необходимого для выработки ответа. Показаны ситуации в экспериментальных и реальных экосистемах, которые соответствуют описанному в вычислительном эксперименте кризисному сценарию.

**Ключевые слова:** вычислительные методы экоддинамики, агрессивные инвазии, модели популяционной депрессии, адаптационные механизмы, краткий кризис, порог противодействия, регуляция с последствием.

### **Введение**

Исследование посвящено специфическим сценариям популяционных процессов в рамках математической биологии. Компьютерное моделирование кризисных явлений актуально для современных задач биологического контроля.

Нежелательные для экономики природопользования вселенцы на первых стадиях агрессивной инвазии часто не испытывают сопротивления со стороны биотического окружения. Быстрорастущая популяция в таких условиях оказывается вне области балансового равновесия с ресурсами среды обитания. Некомпенсируемая репродуктивная активность вызывает далее резкие перепады численности [1]. Активизация приспособившихся врагов происходит позднее, что резко меняет характер процесса стремительного роста численности вселенца, но редко останавливает инвазию. До момента появления приспособившегося эффективного вида-антагониста иногда требовались десятилетия. Так случилось с появлением в 1869 г. в Северной Америке нескольких особей бабочки непарного шелкопряда, спорадическими вспышками уничтожившей потом леса Канады [2]. Дополнительно известно из наблюдений, если существуют пороговые состояния, то величина исходной группы проникших особей влияет на дальнейшее развитие процесса.

Цель работы — разработка модели популяционного процесса для вида с большим репродуктивным потенциалом в ситуации с адаптивной формой противодействия. После первичной вспышки численность вселенца всегда снижается, но иногда обычное снижение резко переходит в фазу депрессии и даже с риском исчезновения — вариант «бутылочного горлышка». Давление антагонистов усиливается при достижении вселенцем пороговых значений численности, но не остаётся постоянным.

Ситуации в неустойчивых биосистемах со вспышками и с депрессиями требуют специальных подходов к моделированию [3]. В классической модели вспышки динамику определяют переходы между стационарными состояниями [4]. Сценарии с сериями вспышек и промежуточных кризисов остаются за рамками традиционных популяционных моделей равновесной или регулярной циклической динамики. Для модели инвазии с эффектом кризиса потребуется учёт времени запаздывания и в регуляции и в реакции окружения на нового конкурента. Новизной модельного сценария станет описание краткой формы популяционной депрессии, отличной от системного экологического кризиса.

## 1. Феномен популяционной цикличности и запаздывающая регуляция

Прогнозирование ожидаемой численности и/или допустимого изъятия из популяции остаётся важной практической задачей. Колебания численности возникали неоднократно у изолированных популяций в лабораториях. Для математического описания циклических изменений, которые не следуют из взаимодействий (прямого трофического «хищник – жертва» или адаптивного «паразит – хозяин»), в популяционной биологии Г. Хатчинсоном [5] предложено рассмотреть влияние запаздывания — некоторого предшествующего состояния биосистемы  $N(t - \psi(t))$  на скорость современного воспроизводства. Уравнений в теоретическом обзоре по экологии циклических биосистем [5] не было.

Непосредственно модель в форме уравнения предложена позднее, сперва

Е. Райтом  $y'(t) = -\alpha y(t-1)[1 + y(t)]^1$  [6], в дальнейшем «уравнение Хатчинсона» выписано Р. Мэем [7] в современном привычном экологам виде:

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

где  $r$  — традиционно репродуктивный потенциал популяции. Изначально  $r$  — разность между естественной смертностью и рождаемостью в единицу времени. Параметр  $K$  заимствован из модели ограниченного роста  $N(t) \rightarrow K$  Ферхюльста–Пирла, где отражает уровень насыщения экологической ниши. Фактически (1) это модификация  $\dot{N} = rf(N(t-\tau))$  с запаздыванием  $\tau$  для уравнения:

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

Заимствованный в другие модели хрестоматийный параметр  $K$  в (2) устанавливал доступный уровень неразрушающего заполнения среды: при  $0 < N(0) < K$  выполняется  $\max N(t) = K$ .

В разных работах по моделированию [8]  $K$  на самом деле следует трактовать с различными аспектами для разных сценариев в зависимости от ситуации и свойств выбранной  $f(N)$ . За разными трактовками  $K$  стоит теория экологической регуляции [9]. Ёмкость среды может опосредованно действовать на смертность, например через скорость роста личинок [10]. В экологии различают фундаментальную и реализованную экологические ниши [11].

Интерпретация  $K$  в моделях для анализа разных переходных процессов будет неоднозначна. При развитии экстремальных процессов в биосистемах численность агрессивного вселенца значимое время превышает гипотетическую балансовую ёмкость для биосистемы. Для летального патогена балансовой ёмкости не существует. Для многих явлений экодинамики использование при моделировании  $K$  как оптимальной ёмкости ниши или уровня-ограничителя только инструментальное средство.

Модель (1) предназначалась для наглядного описания колебаний  $\forall N(0) > 0$ , так как при  $r\tau = \pi/2$  наблюдается бифуркация рождения цикла [12]. Ёмкость насыщения экологической ниши  $K$  при  $r\tau > \pi/2$  становится точкой центра для возникшего цикла  $N_*(t; r\tau)$  со свойством  $\forall N(0), |\max N_*(t) - \min N_*(t)| \approx K$ . Уравнение (1) исследовано многими авторами [13, 14] и часто в однопараметрической форме:  $\dot{x} = \lambda x(t)(1 - x(t-\tau))$  без интерпретации.

Исследования (1) не закрыли многие проблемы в адекватном описании разнообразных популяционных колебаний. Развитие и усложнение (1) привело к появлению направления в моделировании — разработки уравнений с отклоняющимся аргументом в задачах моделирования биологических процессов. Уравнения с  $N(t-\tau)$  стали актуальны не только для динамики популяций. Применяются в изучении механизмов транскрипции ДНК→РНК и синтеза белков.

<sup>1</sup> Мы сохраняем оригинальные обозначения авторов, очевидно тут  $\alpha$  эквивалентно  $r$  в (1).

Развитие направления связано с проблемами, которые не имеют особого интереса с точки зрения теоретической математики, но значимы для вычислительного моделирования в биологической области.

М. Смит предложил [15] альтернативную для (1) модель флуктуаций насекомых в лабораторных опытах, но этот вариант уравнения не получил развития. В репродуктивном сомножителе запаздывание  $\tau$  – экологически избыточное включение:

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

Направление моделирования лимитированного средой роста продолжает развиваться в современных модификациях и с необычными коэффициентами, например:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \frac{(1 - N(t)/(K + \vartheta N))^{\Theta}}{(1 - N(t))/K(1 - \gamma)}. \quad (4)$$

Решения подобных (4) моделей описывают уравнивающиеся процессы  $\forall N(0) > 0$ . Не все такие уравнения имеет смысл дополнять включением  $t - \tau$ . Основное отличие у разных моделей ограниченного роста – положение точки перегиба  $N_p \neq 0$  на графике решения  $N(t)$ . Для модели (2) ордината точки перегиба  $N_p = K/2$ , абсцисса  $t_p = r^{-1} \ln(K - N(0))/N(0)$ . Положение ординаты точки перегиба  $N_p$  важно установить для задачи оптимальной эксплуатации и анализа сценариев с изъятием  $\dot{N} = rf(N(t)) - Q$ . Прирост численности в точке  $N_p$  максимизируется. Тогда популяция демонстрирует лучшую продуктивность, а весь излишек прироста можно изымать. Концепция чрезвычайно опасна для промысла популяций с критическими пороговыми состояниями<sup>2</sup>.

Для «модели Хатчинсона» известно несколько модификаций и вариантов обобщений уравнения [16]. Например, модификация в [17] подходит для случая разного времени взросления самцов и самок:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{c_1 N(t - \tau) + c_2 N(t - \tau_1)}{K} \right). \quad (5)$$

Модификация, где регуляция на основе  $K$  включена с относительной величиной насыщения:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left( \frac{K - N(t - \tau)}{(K + cN(t - \tau))} \right). \quad (6)$$

Модель  $\dot{N} = rf(N(t - \tau)) - F(N)$  с запаздывающей регуляцией, но без параметра ниши  $K$  с  $f(x) = rxe^{-bx}$  предложена на основе изучения экспериментов энтомолога А. Николсона:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t - \tau) \exp(-bN(t - \tau)) - \delta N(t). \quad (7)$$

<sup>2</sup> Из-за действия экологического эффекта Олли.

А. Николсон создал конкуренцию за ресурсы между тремя стадиями развития насекомых и вызвал колебания большой амплитуды. Смертность  $\delta$  добавлена в (7) произвольно, хищников/паразитов в опыте не использовали. При увеличении  $r\tau$  решение (7) демонстрирует релаксационные колебания [18], но с очень малыми минимальными значениями.

Важна сущностная трактовка возникновения  $\tau$  запаздывания  $t - \tau$ , или, обобщённо,  $t - \psi(t)$ . Величина времени  $\tau$  изначально в [5] относилась к регуляции эффективности воспроизводства через задержку онтогенетического развития. Изменение запаздывания по некоторому закону  $\tau = \psi(t)$  может возникать при существовании смежных поколений с разной длительностью онтогенеза, когда одно из поколений проходит зимовку, что является специфическим случаем. Длина жизненного цикла вида и интервалы между пиками численности у его популяций не всегда сопоставимые величины на шкале времени. Мы предлагаем разделять запаздывание при интерпретации моделей на репродуктивное (онтогенетическое), регуляционное из-за исчерпания ресурсов и адаптивное — время для выработки ответной реакции.

## 2. Проблемный аспект (1),(7) — приближение к нулю минимумов цикла

У метода получения осциллирующих решений в моделях с  $t - \tau$  есть проблема с точки зрения экологической обоснованности поведения решений. Если увеличивать  $r\tau > \pi/2$  в (1), то цикл  $N_*(t; r\tau)$  быстро приобретёт форму негармонических колебаний. Релаксационный цикл с увеличивающейся амплитудой по мере возрастания  $r\tau$  получит форму всё дальше отстающих друг от друга во времени  $\Lambda$ -образных пиков  $\max N_*(t) \gg K$ . Тогда траектория в минимумах цикла начинает сколь угодно близко приближаться к нулю. Говорят, что не выполнена равномерная отдалённость решения от нуля. Известно, что для модели в однопараметрической форме  $\dot{N} = \lambda N(t)(1 - N(t - \tau))$  выполняется:

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

Окрестности минимумов  $N(t_{min}) \approx \min N_*(t; \lambda\tau)$  колебаний, где траектория долго пробегает околонулевые значения  $\min N_*(t; \lambda\tau) \rightarrow 0 + \epsilon$ , становятся чрезвычайно длинными — для популяционной интерпретации решение нереалистично.

Следующий вариант модификации (1) анализировался в [19]:

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) f(N(t - 1)), \quad (8)$$

где предполагается  $\lambda \gg 1$ , а  $f(x)$  — дифференцируемая функция, разложимая в асимптотический ряд, для которой выполняются:

$$f(0) = 1, f(x) = -a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{a_k}{x^k}, x \rightarrow \infty, a_0 > 0. \quad (9)$$

Условиям (9) соответствует в [19] интерпретируемая биологически функция при относительной регуляции воспроизводства:

$$f(x) = \frac{(1-x)}{(1+\varsigma x)}. \quad (10)$$

Коэффициент  $\varsigma$  в (10) дополняет число параметров, определяющих характеристики у релаксационного цикла  $N_*(t)$ . При преобразованиях от исходного уравнения (8) к сингулярно возмущённому  $\dot{x} = F(x(t-1), \epsilon)$  и к предельному релейному уравнению  $\dot{x} = R(x(t-1))$  для (8) с (9) в [19] подтверждено существование единственного и орбитально устойчивого цикла  $N_*(t; \lambda\tau\varsigma)$ . Соответствие свойств цикла  $N_*(t)$  известному популяционному процессу в (8) с (10) из вводимых там ограничений (9) трудно обосновать, так как из утверждения о характеристиках колебаний в [19] установили:

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

Параметр  $\lambda$  был указан в [19] изначально большим. Проблема популяционной интерпретируемости циклического режима сохраняется в других модификациях моделей с  $N(t-\tau)$ . Серийные вспышки численности у насекомых-вредителей нельзя описать при свойстве минимумов:  $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow \epsilon$ , и  $\epsilon \ll 1$ . Особенно это проявляется для активных вселенцев при больших значениях  $r$ . Цикл  $N_*(t, r)$  достигает слишком малых величин для быстрого повторного достижения высоких значений численности. Включение в модель более чем двух переменных с большим запаздыванием биологически не убедительно. Сценарий образования вида-реликта происходит с постепенным убыванием доминировавшего ранее вида до равновесия, которое оказывается стабильно отделённым от нуля.

Известны экстремальные популяционные колебания у арктических грызунов с большой амплитудой и малыми минимумами, но это *неустойчивые* режимы, и 4-годовые периоды регулярно нарушаются с возможностью гибели локальных групп. Данные колебания аналогично не являются следствием взаимодействия «хищник – жертва».

### 3. Модели с активным противодействием и минимальным порогом

Для модели экстремальных популяционных процессов актуальна минимальная численность той группы, которая теоретически необходима для выживания локальной популяции [20, 21]. А. Д. Базыкиным [22] предложено уравнение с квадратичным фактором внешнего сопротивления  $-\delta N^2$  для описания сценария исчезновения популяции при пороговом эффекте:

$$\frac{dN}{dt} = r \frac{\gamma N^2}{\gamma + \sigma N} - \varsigma N - \delta N^2. \quad (11)$$

Принцип «агрегированной группы» говорит о том, что для популяции есть оптимальный для воспроизводства диапазон численности сообщества  $\bar{\Delta}N$ . Этот термин применим к общественным животным. Критический минимальный  $L$ -порог  $L < \inf \bar{\Delta}N$  из этого эффекта напрямую не следует, более того,  $L$ -порог плохо совместим с жёсткой функцией регуляции  $rf(N^k)$ ,  $k \geq 2$  в моделях. Многомиллионные колонии социальных насекомых не страдают от высокой плотности. Минимально необходимое количество рабочих насекомых действительно установлено для выживания пчелиных семей.

Из гипотезы об ослаблении конкуренции при  $N \approx L$  мы предлагаем использовать сомножитель  $\times \sqrt[k]{(N-L)}$  с  $rf(N^\theta)$ ,  $1 < \theta < 2$ ,  $k \in 2^i - 1$  в такой модификации:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)^\Theta \times \sqrt[k]{(N-L)}. \quad (12)$$

В нашей модели (12) диапазон воздействия негативного эффекта агрегированной группы (сильный эффект Олли) начинается непосредственно у  $L$ -порога.

#### 4. Модель перехода инвазионной вспышки в депрессию

Обоснуем новую модель  $\dot{N} = rf(N(t-\tau)) - F(N(t-\tau_1))$  для важной ситуации, которая не связана с возникновением устойчивого режима осцилляций. Представим сценарий, где при большом значении  $r$  не исчерпан потенциал увеличения численности образующейся инвазивной популяции с  $N(t) \rightarrow K$ , но происходит активация адаптирующегося всё это время  $t_\tau$  биотического сопротивления.

Включим отложенный фактор внешней убыли с запаздыванием  $\delta N(t-\tau)$  и используем в уравнении логарифмическую функцию для саморегуляции темпов роста численности:

$$\frac{dN}{dt} = N(t)r \ln \left( \frac{\mathfrak{K}}{N(t-\tau)} \right) - \delta N(t-\tau_1). \quad (13)$$

Для  $\dot{N} = rN \ln(K/N)$  ордината точки перегиба  $N_p = K/e$  на кривой решения лежит ниже, чем  $K/2$  у решения (2). Параметр ограниченной среды в данной модели не тождественен роли устойчивого равновесия в (2). В данной модификации  $\dot{N} = rf(N; \tau\mathfrak{K}) - F(N; \tau_1)$  мы используем в обозначениях  $\mathfrak{K}$ , так как достижение уровня  $N(t) = \mathfrak{K}$  возможно, но при больших  $r\tau$  только кратковременно. В вычислительном сценарии с (13) наблюдается гибель популяции агрессивного вселенца после двух максимумов осцилляций, как это было в опытах Г. Гаузе с интродукцией хищника в колонию жертвы [23]. Цель у Гаузе была экспериментально проверить с использованием инфузорий-антагонистов полученные в популяционных моделях «хищник-жертва» (Лотки, Вольтерра, Костицына) решения. Длительных колебаний в серии опытов с простейшими организмами получено не было. Через два или три периода опыт заканчивался  $N_1(t_1) = 0, N(t_2) = 0, t_2 > t_1$ . Оказалось, если активность вселённого хищника

не сдерживает иной фактор, то трофическая система из двух видов в реальности неустойчива. При уменьшении  $r$ -параметра траектория (13) демонстрирует обычные гармонические колебания  $N_*(t; \tau r)$ , как и (1). В (13) мы пожертвовали удобным свойством  $\forall t, N(0) \geq 0, N(t) \geq 0$ , но это незначительная сложность.

Для реальных процессов необходима более сложная форма противодействия, чем в (13). Непосредственно многовидовую регуляцию в естественной среде мы описать не сможем: так, у паразитов есть и свои естественные враги и факторы-регуляторы. В результате добиться полного уничтожения популяции, как у Гаузе, в реальных системах сложно. Включение нелинейности давления в форме  $F(N) = -\delta N^k(t - \tau_1), k > 1, \tau \geq \tau_1$  обосновано тем, что текущее воздействие паразитов будет определяться предшествующим состоянием популяции хозяина, но такое воздействие, в свою очередь, связано зависимостью с концентрацией доступных им для заражения жертв.

#### 4.1. Описание сценария преодоления внезапного кризиса

Многие популяции вселенцев преодолевают сопротивление в ситуации кризиса. Рассмотрим ситуацию активного противодействия, которое формируется спустя определённое время против быстро размножающейся популяции. Опишем противоборство в форме уравнения  $\dot{N} = rN(t)f(N(t - \tau)) - F(N^k(t - \tau_1); J)$  для случая регулируемого размножения вселенца, который способен воздействовать на свою среду. Представим, что ситуация внезапного обострения конкурентного противоборства развивается для популяции уже при приближении к некоторому порогу численности  $J$ , что значительно меньше теоретически допустимого предельного уровня  $\mathfrak{K}$ . Отразим в новой модели два явления: пороговый эффект и адаптивность противодействия активному росту численности вселенца в уравнении при логарифмической саморегуляции:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left( \frac{\mathfrak{K}}{N(t - \tau)} \right) - \delta \frac{N^m(t - \tau_1)}{(J - N(t))^2} - qN(t), \delta > q, m \geq 2, N(0) < J < \mathfrak{K}. \quad (14)$$

При приближении к порогу конкуренция при внешнем воздействии обостряется, однако уровень давления зависит от состояния популяции нелинейно и с возникновением глубокого кризиса давление антагонистов ослабляется, но не уменьшается до нуля.

В вычислительном сценарии для (14) на первом этапе происходит «логистическое» увеличение численности небольшой группы  $N(0) < J$ , но рост останавливается после  $N(t) > N_p$ . Вместо обычной стабилизации после краткого превышения равновесия далее начинается стадия резкой убыли численности с возрастанием  $F(N^2; J^{-1})$  при  $N \rightarrow J$ . Кризис наступает до момента, когда потенциал роста будет исчерпан внутривидовой  $\ln_K$ -регуляцией из-за исчерпания ресурсов среды. Воздействие специфических биотических внешних, но зависимых от численности  $N(t - \tau_1)$  факторов создаёт порог для начала депрессии. При приближении к пороговому уровню численности популяция вселенца

переходит в демографический кризис. Вариант развития исследуемой ситуации особой формы противоборства показан в вычислительном сценарии на рис. 1.

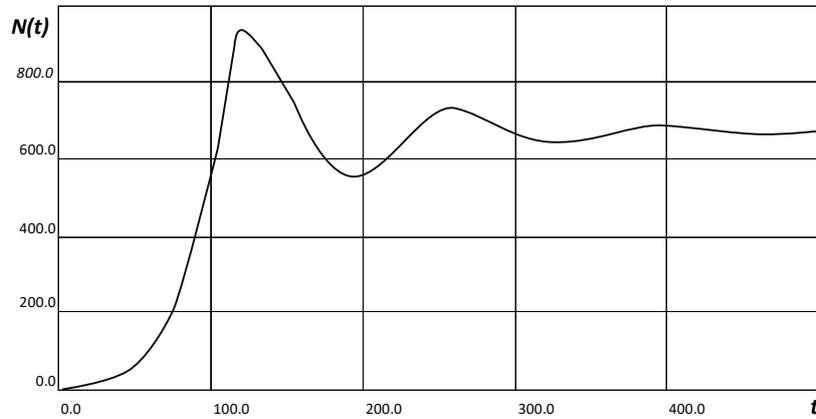


Рис. 1. Сценарий краткой индуцированной депрессии в новой модели (14) при  $m = 2, r = 7.17 \times 10^{-3}, J = 10^3, \mathfrak{K} = 15 \times 10^3, \tau = \tau_1 = 48, \delta = 10, q = 4.2 \times 10^{-3}, N(0) = 10$  (Вычислительная среда Rand Model Designer, алгоритм Ovren-Zennaro)

Популяция проходит этап депрессии численности, так как реакция её противников при кризисе непостоянная и в это время ослабляется. В результате популяционный кризис после переходных колебаний стабилизируется на уровне  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P < J$  при малых  $q < \delta$ . Параметр  $\mathfrak{K}$  тут теоретическая предельная ёмкость истощаемых ресурсов среды, которая изначально малой локальной группой не достигается. В иммунологической интерпретации только очень высокая доза заражения  $N(0) > J$  тут способна стать летальной. Для патогенного вируса априори не существует равновесной ёмкости ниши, так как вирус разрушает организм — свою среду. Дополнительное внешнее воздействие  $q$  в модели (14) интерпретируется как влияние терапии или искусственных антропогенных мер воздействия.

Модель (14) экологически применима для исходно малой группы  $N(0) < J/4$ . При  $N(0) = 2/3J, m > 2$  развитие покажет резкий эффект глубокого кризиса, но преодолемого  $N(t_m) \approx 0 + \epsilon, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P$ . Если уменьшать коэффициент воздействия окружения  $\delta$ , от которого зависит амплитуда сокращения численности при кризисе, то циклический режим сохраняется (вокруг уровня  $P$ ). Сценарии таких быстрых изменений на графиках имеют в англоязычной литературе образные названия: «хоккейная клюшка» (hockey stick graph), «бутылочное горлышко» (bottleneck), — а полученный в модели (14) относится к образу «саксофон» (быстрое снижение с неполным восстановлением).

Рассмотренный сценарий отличается от ситуации прохождения у вновь образующейся популяцией стадии длительного минимума при стабильной малочисленной группе особей с относительно малым  $r$ . Длительное состояние минимальной реликтовой группы принципиально отлично по эволюционным аспектам от перехода к резкому кризису с восстановлением. Увеличение чис-

ленности  $N(t) \rightarrow K$  в сценариях с длительным минимумом  $N(t) \approx L$  связано с нарастанием репродуктивного потенциала, где  $r \neq cost$ . Восстановление происходит чаще не за счёт увеличения индивидуальной плодовитости, но из-за возрастания выживаемости в ювенальном онтогенезе при появлении способов ухода от обнаружения врагами.

## 5. Биологическое обоснование для модельного сценария

Новой модели и вычислительному сценарию необходимо дать обоснование в реальных примерах. Известно из многих опытов ещё с 1930-х гг., что вирусы бактериофаги не могут полностью подавить колонию бактерий, вызывая только временный кризис. В эксперименте с вселением бактериофага в колонию бактерий возникший эффект депрессии успешно преодолевался бактериями при адаптации их антивирусного механизма эндонуклеазы *CRISPR-Cas9* (рис. 2). Специальный белок в клетке бактерии находил и разрезал молекулярными ножницами ДНК вируса, которую он опознавал по специальному короткому фрагменту. На выделение подходящего образца чужеродной ДНК необходимо время. В результате методы терапии бактериальных инфекций с вирусами бактериофагами быстро теряли эффективность и не оправдали ожиданий [24], хотя полного восстановления колонии бактерий не наблюдалось. Сейчас этот механизм адаптивной защиты активно используется учёными для геномного редактирования.

Полученный в (14) сценарий описывает динамику локальных популяций оленей, интродуцированных на островах в Канаде (рис. 3). Популяция при отсутствии хищников размножается, но олени при большой скученности уничтожают растительность и разрушают свою среду. Питание становится недостаточным, возникают эпизоотии, и смертность молодых особей увеличивается. Популяция входит в депрессию. Восстановление после кризиса зависит от способности к регенерации их пищевых ресурсов, что происходит с запаздыванием. На острове Врангеля популяция оленей погибла полностью. Полной регенерации не происходит, и так создаётся порог, который значительно меньше *исначальной* допустимой ёмкости экологической ниши. В системе присутствуют и конкурируют два запаздывания: репродуктивный цикл оленей и темпы восстановления среды. Это создаст колебания со снижением среднего значения. Северная растительность восстанавливается медленно. Интересно, что при искусственном изъятии популяция оленей стабилизируется,

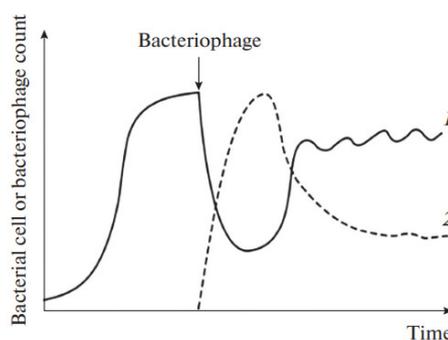


Рис. 2. Сценарий со взаимной адаптацией: восстановление колонии бактерий после вселения бактериофага [24]: 1 — динамика бактерий; 2 — динамика вирионов

но без изъятия флуктуации продолжают, что и подтверждает разработанная нами модель.

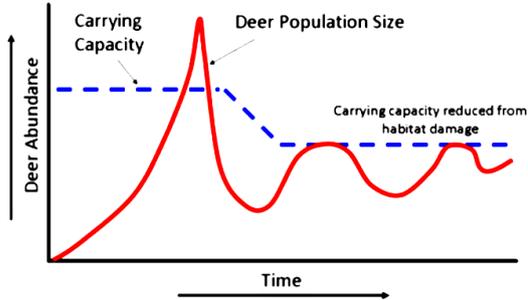


Рис. 3. Динамика популяций оленей при интродукции на острова по данным [25]

В (14) феноменологически описано сложно регулируемое противодействие. Ослабление давления определено зависимостью от порога обнаружения, что соответствует реакции паразитов на крупные скопления жертв [26].

Предложенную функцию воздействия  $F(N^m(t - \nu); J)$  можно включать в модель пилообразных колебаний вспышек вредителей для описания их демпфирования

в случае существования ограниченного лесного ресурса и противодействия естественных врагов-паразитов:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left( \frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN^3(t - \tau_1))} \right) - \delta \frac{N^m(t - \nu)}{(J - N(t))^2} - qN(t), \quad (15)$$

где  $\delta > q, m \geq 2, N(0) < J < K$ . Уравнение (15) можно использовать в составе «вольтерровских» систем для описания трофического взаимодействия с пороговыми эффектами.

Существуют интересные примеры кризисной динамики и вне области популяционных наблюдений. Так, в онкологии оставшиеся после подавления иммунотерапией опухолевые клетки могут вдруг снова переходить к стремительному делению [27], но эти сценарии – тема отдельного исследования.

## Заключение

Разработаны три модели специфических популяционных процессов на основе уравнений с запаздыванием для ситуаций активного сопротивления, которое оказывает биотическое окружение (возможно искусственно индуцированное) инвазионному виду с высоким репродуктивным потенциалом. Специфическая модель (14) для сценария прохождения кризиса инвазивной популяцией разработана на основе двух явлений запаздывания: в регуляции из-за восстановления необходимых ресурсов и порогового запаздывающего противодействия. Моделируемый кризис резко начинается в фазе быстрого роста при активном сопротивлении биотического окружения при приближении к пороговой численности. Увеличение  $\tau_1$  делает кризис более выраженным. Явления резкой смены быстрого роста глубокой депрессией наблюдались в экодинамике разных чужеродных популяций.

Рассмотренная модель (14) может получить дальнейшее развитие в контексте запаздывающей выработки иммунного ответа от Т-лимфоцитов CD8

на острую вирусную инфекцию. Полученный сценарий согласуется с вариантом хронизации очага инфекции. Модели в дальнейшем могут применяться для прямого описания противодействия в системах уравнений, где в функции  $F(N(t), Z(t - \xi))$  указывается непосредственно численность вида-антагониста. Модель (15) подходит для ситуации взаимодействия мутирующего вируса с иммунитетом организма, реагирующего на неактуальные уже антигены, что вызывает периодические рецидивы. Для случая вируса реакция иммунной системы часто зависит от начальной дозы заражения  $Z(0)$ .

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Greenwood D.J., Hall R.O., Tibbets T.M. A precipitous decline in an invasive snail population cannot be explained by a native predator // *Biological Invasions*. 2020. Vol. 22. P. 363–378. DOI: 10.1007/s10530-019-02093-8.
2. Andreadis T., Weseloh R. Discovery of *Entomophaga maimaiga* in North American gypsy moth, *Lymantria dispar* // *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1990. V. 87. P. 2461–2465. DOI: 10.1073/pnas.87.7.2461.
3. Nedorezov L.V. Analysis of Cyclic Fluctuations in Larch Bud Moth Populations with Discrete-Time Dynamic Models // *Biology Bulletin Reviews*. 2011. V. 72, N. 2. P. 407–414. DOI: 10.1134/S2079086411050057.
4. 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. V. 47, N. 1. P. 315–332. DOI: 10.2307/3939.
5. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology // *Ann. New York Acad. Sci.* 1948. V. 50. P. 221–248. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x.
6. Wright E.M. A non-linear difference-differential equation // *J. Reine Angew. Math.* 1955. V. 194. P. 66–87.
7. May R.M., Conway G.R., Hassell M.P. Time delays, density-dependence and single-species oscillations // *J. Anim. Ecol.* 1974. V. 43. P. 747–770. DOI: 10.2307/3535.
8. Шапкин А.М., Иванова Р.Г. Оценка ёмкости среды применительно таймырской популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*) // *Генетика и разведение животных*. 2018. Т. 2. P. 108–116.
9. Salesa L.P., Haywar M.W., Loyola R. What do you mean by «niche»? Modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept // *Acta Oecologica*. 2021. V. 110. P. 103–1070. DOI: 10.1016/j.actao.2020.103701.
10. Дубровская В.А., Трофимова И.В. Модель динамики структурированных субпопуляций осетровых рыб Каспия с учетом отклонений в темпах развития молоди // *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*. 2017. № 3. С. 76–86.
11. Северцов А.С. Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш // *Журнал общей биологии*. 2012. Т. 73. С. 323–333. DOI: 10.1134/S2079086413030080.
12. Kolesov A.Yu., Rozov N.Kh. The theory of relaxation oscillations for Hutchinson's equation // *Sb. Math.* 2011. V. 202. P. 829–858. DOI: 10.1070/SM2011v202n06ABEH004168

13. Сабатулина Т.Л. Об устойчивости обобщенного уравнения Хатчинсона с распределенным переменным запаздыванием // Вестник Пермского государственного технического университета. Механика. 2009. № 1. С. 46–56.
14. Глызин С.Д. Учёт возрастных групп в уравнении Хатчинсона // Моделирование и анализ информационных систем. 2007. Т. 14, № 3. С. 29–42.
15. Smith M. *Mathematical ideas in biology*. Cambridge University Press, London, 1968. 168 p.
16. Глызин Д.С., Кашенко С.А., Полстьянов А.С. Пространственно-неоднородные периодические решения в распределённом уравнении Хатчинсона // Моделирование и анализ информационных систем. 2009. Т. 16, № 4. С. 77–85.
17. Кашенко И.С., Кашенко С.А. Динамика уравнения с двумя запаздываниями, моделирующего численность популяции // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2019. Т. 27. С. 21–38. DOI: 10.18500/0869-6632-2019-27-2-21-38.
18. Liu Y., Wei J. Bifurcation analysis in delayed Nicholson blowflies equation with delayed harvest // *Nonlinear Dynamics*. 2021. V. 105. P. 1805–1819. DOI: 10.1007/s11071-021-06651-5.
19. Kolesov A.Y., Mishchenko E.F., Rozov N.K. A modification of Hutchinson's equation // *Computational Mathematics and Mathematical Physics*. 2010. V. 50. P. 1990–2002. DOI: 10.1134/S0965542510120031.
20. Никольский М.С. Об одной задаче оптимального управления, связанной с общей моделью А.Д. Базыкина «хищник–жертва» // *Дифференциальные уравнения*. 2011. Т. 47. С. 1638–1645. DOI: 10.1134/S00122661111110127.
21. Metzler W. Mathematical Modelling Bifurcations of equilibria in Bazykin's predator-prey model // *Mathematical Modelling*. 1985. V. 6. P. 111–123. DOI: 10.1016/0270-0255(85)90003-X.
22. Bazykin A.D., Khibnik A.I. Bilocal model of dissipative structure // *Biophysics*. 1982. V. 27, N. 1. P. 133–138.
23. Gause G.F. *The struggle for existence*. Baltimore: Williams Wilkins. 1934, 163 p.
24. Lenski R.E. Dynamics of Interactions between Bacteria and Virulent Bacteriophage // *Advances in Microbial Ecology*. 1988. Vol 10. P. 1–44. DOI: 10.1007/978-1-4684-5409-3\_1
25. Forest and Wildlife Research Center report: URL: <https://www.msudeer.msstate.edu/deer-habitat-carrying-capacity.php> (дата обращения: 10.01.2022).
26. Morozov A.S., Rytova S.V., Thompson L.C. Introducing entomophagous insects to control pests: prediction of target species density // *Russian Entomological Journal*. 2003. V. 12. P. 441–445.
27. Kuznetsov V.A., Knott G.D. Modeling tumor regrowth and immunotherapy // *Mathematical and Computer Modelling*. 2001. V. 33, I. 12–13. P. 1275–1287. DOI: 10.1016/S0895-7177(00)00314-9.

**MODEL OF THE EFFECT OF SPONTANEOUS CRISIS  
IN THE DEVELOPMENT OF BIOLOGICAL INVASION****A.Yu. Perevaryukha**

Ph.D.(Eng.), Senior Scientist Researcher, e-mail: temp\_elf@mail.ru

St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,  
St. Petersburg, Russia

**Abstract.** The dynamics of formation of new populations as result of the introduction of alien species into a stable community is an important modern direction of modern interdisciplinary research. The aim of the research is to analyze the variability of situations after the entry of new species into isolated biosystems using computational modeling methods. Invasive processes differ significantly from the dynamics of interaction of established populations, which requires modification of the equations. In each new environment, a special system of regulation and confrontation with a temporary aftereffect is created, therefore invasive processes are extremely variable, as now COVID infection occurs in people very differently. A number of abrupt in amplitude and rapid in time changes in population numbers, which differ from the cyclic regimes in the known models, require a mathematical description. The response of the response is not constant and adapts, which distinguishes current situations from ordinary trophic models. The article is devoted to the development of a computational model for one of the important variants of the development of the invasive process, which is observed when the population size approaches a threshold dangerous for the environment. The model describes the scenario of the crisis dynamics of invasion in the presence of environmental resistance, which is insufficient to stop the invasion due to the significant required development of a delay response. Real situations in experimental and real ecosystems are discussed, which correspond to the crisis scenario described in the computational experiment.

**Keywords:** computational methods in ecodynamics, aggressive invasions, modeling of population depression, adaptation mechanisms, brief crisis, threshold resistance, regulation with delay.

## REFERENCES

1. Greenwood D.J., Hall R.O., and Tibbets T.M. A precipitous decline in an invasive snail population cannot be explained by a native predator. *Biological Invasions*, 2020, vol. 22, pp. 363–378. DOI: 10.1007/s10530-019-02093-8.
2. Andreadis T. and Weseloh R. Discovery of *Entomophaga maimaiga* in North American gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 1990, vol. 87, pp. 2461–2465. DOI: 10.1073/pnas.87.7.2461.
3. Nedorezov L.V. Analysis of Cyclic Fluctuations in Larch Bud Moth Populations with Discrete-Time Dynamic Models. *Biology Bulletin Reviews*, 2011, vol. 72, no. 2, pp. 407–414. DOI: 10.1134/S2079086411050057.
4. Ludwig D., Jones D.D., and 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.

5. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.*, 1948, vol. 50, pp. 221–248. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x.
6. Wright E.M. A non-linear difference-differential equation. *J. Reine Angew. Math.*, 1955, vol. 194, pp. 66–87.
7. May R.M., Conway G.R., and Hassell M.P. Time delays, density-dependence and single-species oscillations. *J. Anim. Ecol.*, 1974, vol. 43, pp. 747–770. DOI: 10.2307/3535.
8. Shapkin A.M. and Ivanova R.G. Otsenka emkosti sredy primenitel'no taimyrskoi populyatsii dikogo severnogo olenya (Rangi fertarandus). *Genetika i razvedenie zhivotnykh*, 2018, vol. 2, pp. 108–116. (in Russian)
9. Salesa L.P., Haywar M.W., and Loyola R. What do you mean by "niche"? Modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept. *Acta Oecologica*, 2021, vol. 110, pp. 103–1070. DOI: 10.1016/j.actao.2020.103701.
10. Dubrovskaya V.A. and Trofimova I.V. Model' dinamiki strukturirovannykh subpopulyatsii osetrovyykh ryb Kaspiya s uchetom otklonenii v tempakh razvitiya molodi. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya*, 2017, no. 3, pp. 76–86. (in Russian)
11. Severtsov A.S. Sootnoshenie fundamental'noi i realizovannoi ekologicheskikh nish. *Zhurnal obshchei biologii*, 2012, vol. 73, pp. 323–333. DOI: 10.1134/S2079086413030080. (in Russian)
12. Kolesov A.Yu. and Rozov N.Kh. The theory of relaxation oscillations for Hutchinson's equation. *Sb. Math.*, 2011, vol. 202, pp. 829–858. DOI: 10.1070/SM2011v202n06ABEH004168
13. Sabatulina T.L. Ob ustoychivosti obobshchennogo uravneniya Khatchinsona s raspredelennym peremennym zapazdyvaniem. *Vestnik Permskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Mekhanika*, 2009, no. 1, pp. 46–56. (in Russian)
14. Glyzin S.D. Uchet vozrastnykh grupp v uravnenii Khatchinsona. *Modelirovanie i analiz informatsionnykh sistem*, 2007, vol. 14, no. 3, pp. 29–42. (in Russian)
15. Smith M. *Mathematical ideas in biology*. Cambridge University Press, London, 1968, 168 p.
16. Glyzin D.S., Kashchenko S.A., and Polst'yanov A.S. Prostranstvenno-neodnorodnye periodicheskie resheniya v raspredelennom uravnenii Khatchinsona. *Modelirovanie i analiz informatsionnykh sistem*, 2009, vol. 16, no. 4, pp. 77–85. (in Russian)
17. Kashchenko I.S. and Kashchenko S.A. Dinamika uravneniya s dvumya zapazdyvaniyami, modeliruyushchego chislennost' populyatsii. *Izvestiya vuzov. Prikladnaya nelineinaya dinamika*, 2019, vol. 27, pp. 21–38. DOI: 10.18500/0869-6632-2019-27-2-21-38. (in Russian)
18. Liu Y. and Wei J. Bifurcation analysis in delayed Nicholson blowflies equation with delayed harvest. *Nonlinear Dynamics*, 2021, vol. 105, pp. 1805–1819. DOI: 10.1007/s11071-021-06651-5.
19. Kolesov A.Y., Mishchenko E.F., and Rozov N.K. A modification of Hutchinson's equation. *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, 2010, vol. 50, pp. 1990–2002. DOI: 10.1134/S0965542510120031.
20. Nikol'skii M.S. Ob odnoi zadache optimal'nogo upravleniya, svyazannoi s obshchei model'yu A.D. Bazykina "khishchnik-zhertva". *Differentsial'nye uravneniya*, 2011, vol. 47, pp. 1638–1645. DOI: 10.1134/S0012266111110127. (in Russian)
21. Metzler W. *Mathematical Modelling Bifurcations of equilibria in Bazykin's predator-*

- prey model. *Mathematical Modelling*, 1985, vol. 6, pp. 111–123. DOI: 10.1016/0270-0255(85)90003-x.
22. Bazykin A.D. and Khibnik A.I. Bilocal model of dissipative structure. *Biophysics*, 1982, vol. 27, no. 1, pp. 133–138.
23. Gause G.F. *The struggle for existence*. Baltimore, Williams Wilkins, 1934, 163 p.
24. Lenski R.E. Dynamics of Interactions between Bacteria and Virulent Bacteriophage. *Advances in Microbial Ecology*, 1988, vol 10, pp. 1–44. DOI: 10.1007/978-1-4684-5409-3\\_1
25. Forest and Wildlife Research Center report: URL: <https://www.msudeer.msstate.edu/deer-habitat-carrying-capacity.php> (10.01.2022).
26. Morozov A.S., Rytova S.V., and Thompson L.C. Introducing entomophagous insects to control pests: prediction of target species density. *Russian Entomological Journal*, 2003, vol. 12, pp. 441–445.
27. Kuznetsov V.A. and Knott G.D. Modeling tumor regrowth and immunotherapy. *Mathematical and Computer Modelling*, 2001, vol. 33, iss. 12–13, pp. 1275–1287. DOI: 10.1016/S0895-7177(00)00314-9.

*Дата поступления в редакцию: 12.01.2022*