

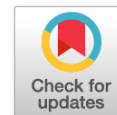
МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУКАХ
MATHEMATICAL METHODS IN NATURAL SCIENCES



Научная статья

DOI: 10.18287/2541-7525-2021-27-2-80-90

УДК 573.22, 629.7.05



Дата: поступления статьи: 15.03.2021
после рецензирования: 19.04.2021
принятия статьи: 28.05.2021

А.Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский
центр РАН, г. Санкт-Петербург, Российская Федерация
E-mail: madelf@rambler.ru. ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1049-0096>

СЦЕНАРНАЯ МОДЕЛЬ ЭФФЕКТА ВРЕМЕННОГО РЕЗКОГО
СОКРАЩЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ С БОЛЬШИМ
РЕПРОДУКТИВНЫМ ПАРАМЕТРОМ

АННОТАЦИЯ Наши продолжающиеся исследования посвящены различным аспектам прогнозирования инвазионных процессов в нестабильных биосистемах. Для моделирования интересны экстремальные явления. Цель статьи — описать в вычислительном эксперименте сценарий активного противодействия, которое временно подавляет развитие агрессивного инвазионного процесса. Воздействие в ситуации замедленной регуляции начинает сказываться не на малой начальной группе $N(0) \approx L$ особей вида-вселенца, но только при достижении критического порога численности. Актуальность — рассмотрим в модели сценарий, который можно интерпретировать как искусственно созданное противодействие при запаздывающей иммунной активации. В большинстве случаев после инвазии сохраняется присутствие вида, но ниже его биологического оптимума. Метод — используется модификация уравнения с двумя запаздываниями. Новизна — получена модель, где возможно преодоление кризиса или гибель популяции в зависимости от времени активации воздействия. Осцилляционный сценарий в модели не наблюдается. Уравнение с пороговым противодействием предполагает дальнейшее расширение и использование в составе многокомпонентных полимодельных комплексов.

Ключевые слова: модели динамики популяций; инвазии; вспышки насекомых; модели роста; пороговая регуляция; гибридные системы; эффект Олли; бифуркации и циклы; динамика эпидемии COVID-19.

Цитирование. Переварюха А.Ю. Сценарная модель эффекта временного резкого сокращения численности популяции с большим репродуктивным параметром // Вестник Самарского университета. Естественнонаучная серия. 2021. Т. 27, № 2. С. 80–90. DOI: <http://doi.org/10.18287/2541-7525-2021-27-2-80-90>.

Информация о конфликте интересов: авторы и рецензенты заявляют об отсутствии конфликта интересов.

© Переварюха А.Ю., 2021

Андрей Юрьевич Переварюха — кандидат технических наук, руководитель группы Биоинформатики и математической геофизики, Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН, 199178, Российская Федерация, г. Санкт-Петербург, 14-Линия Васильевского острова, 39.

Введение

При попадании чужеродного вида в новую среду дальнейшее развитие популяционного процесса зависит от нескольких факторов. Иногда эти факторы оказываются неожиданными для специалистов. Если динамика инвазионного процесса становится непредсказуемой и необходимые меры противодействия вовремя не принимаются, то последствия становятся чрезвычайно разрушительными.

Например, вселение бабочки *Cydalima perspectalis* в 2012 г. разрушило экосистему самшитовых рощ Черноморского побережья. Популяции видов-вселенцев очень различно ведут себя при попадании в разные новые ареалы. Например, вредоносный гребневик *Mnemiopsis leidyi* в Азовском и Каспийском морях демонстрировал разную и несхожую динамику. Бывает так, что вид, который в исходном ареале был малочисленный, в новой среде демонстрирует уверенный рост от малой исходной группы и даже с переходом к вспышке численности. Неудержимый рост случался с обычными европейскими речными моллюсками рода *Dreissena* при попадании в водоемы Северной Америки [1]. Интересно, что если в водоем попадал один из видов моллюсков, то наблюдался взрывообразный рост. Однако, если вселенцев было несколько, то итоговая их совместная биомасса оказывалась намного меньше той, которую мог бы достичь при захвате ареала один вселенец.

Фактор конкурентного противодействия вселенцу тоже относится к типу трудно предсказуемых явлений. Быстрорастущая популяция может в результате погибнуть при эпизоотии или сохраниться как малочисленная группа. Вирус герпеса устриц погубил многие попытки интродукции деликатесных моллюсков. Моделирование подобных процессов требует развитие методик математической биологии. Необходимо развивать сценарные методы, так как инвазионные процессы в экосистемах чрезвычайно вариативны, что в еще большей степени относится к новым вирусным инфекциям в популяциях. Известно, реакция иммунитета имеет некоторую вероятностную составляющую, это не стохастический, но не полностью предопределенный процесс. Запаздывающая реакция противодействия объединяет и сопротивление экосистем, и наши реакции иммунного ответа на вирусную инфекцию.

В серии предыдущих работ [2; 3] мы предложили феноменологические сценарии развития процесса расселения агрессивного чужеродного вида в модификациях уравнений с запаздыванием. Модели рассматривают случаи: №1 — гибель агрессивного нового вида с $\min N_*(t; \tau r) = 0$ при независимой регуляции, №2 — спорадические и колебательные режимы изменений, №3 — закрепление вселенца на некотором допустимом малом пороге численности «бутылочного горлышка», который не угнетает среду, №4 — разрушение циклической траектории $N_*(t, r\tau)$ в (1) при $N(t) > K$ и появление псевдопериодической траектории в момент $t > \hat{t} + \tau_2$. Данные сценарии далеко не полностью описывают наблюдаемые ситуации при инвазиях [4]. Например, при распространении вредителей кукурузного мотылька и непарного шелкопряда в Северной Америке [5] наблюдаются резко возникающие и медленно затухающие пилообразные осцилляции к минимальному значению численности $\lim_{t \rightarrow \infty} \max N_*(t, r\tau) = L$.

Одной из нерешенных проблем является получение в модели инвазивного сценария №5 — уверенного прохождения на первом этапе инвазии глубокого кризиса с повторной фазой быстрого роста численности. Цель работы — разработка новой специфической модели переходной кризисной динамики с быстрым восстановлением. Актуальность работы обусловлена задачей поиска способов биологического контроля опасных вселенцев, разработки методики целенаправленной интродукции естественных врагов. Задача сложна тем, что быстро или через некоторое время атакуемая популяция приспосабливается к врагу, вырабатывает ответную адаптацию к паразиту или иммунитет к патогенному микроорганизму. Время реакции среды и адаптации вида — важные характеристики процессов, которые можно отразить феноменологическим уравнением. Новизной работы будет разделение величин запаздывания по типам регуляции в предложенной модели. Данный вариант кризиса существенно отличается от рассмотренного нами ранее сценария промысловой деградации популяций осетровых рыб Каспийского моря в гибридной модели [6].

Разработанная нами ранее в [4] модель с катастрофическим разрушением образовавшегося цикла при увеличении амплитуды колебаний получила важное сущностное подтверждение по эпидемическим данным. В нашем уравнении возникал цикл, который быстро разрушался с образованием недиссипативной траектории без необходимости увеличить параметры:

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

Траектория при увеличении амплитуды неустоявшихся колебаний не будет в итоге притягиваться к замкнутому подмножеству фазового пространства, как показано на рис. 1, где не происходит изменений параметров по ходу вычислительного эксперимента. В декабре подобная динамика наблюдается в динамике пандемии COVID. После циклической динамики из серии трех эпидемических волн со сравнимыми максимумами в середине 2021 года число случаев заражения COVID в день стремительно увеличилось (рис. 2.) Так наша гипотетическая модель получила реальную интерпретацию.

1. Стабильность, колебания и запаздывание в моделях популяций

Цикличность в биосистемах — интересный и все еще загадочный феномен, который наблюдается экспериментально и для изолированных популяций. Обычно используют насекомых или аквариумных

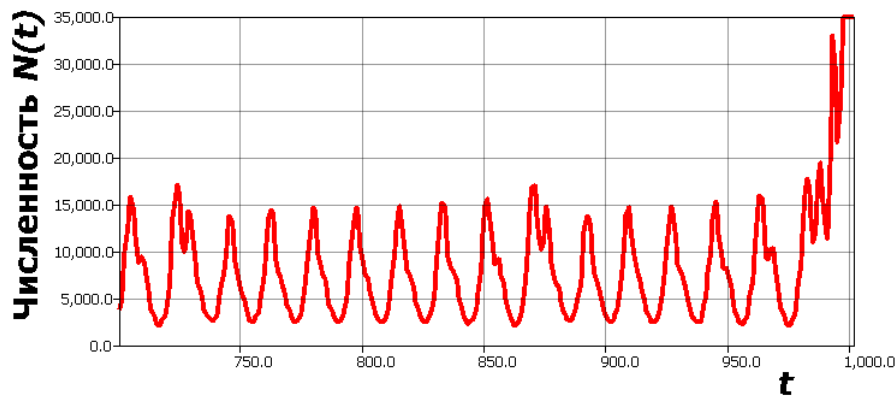


Рис. 1. Разрушение релаксационного цикла $N_*(t) \rightarrow \infty$ в (1) $r_1 = 0.000033$
 Fig. 1. Destruction of the relaxation cycle $N_*(t) \rightarrow \infty$ в (1) $r_1 = 0.000033$

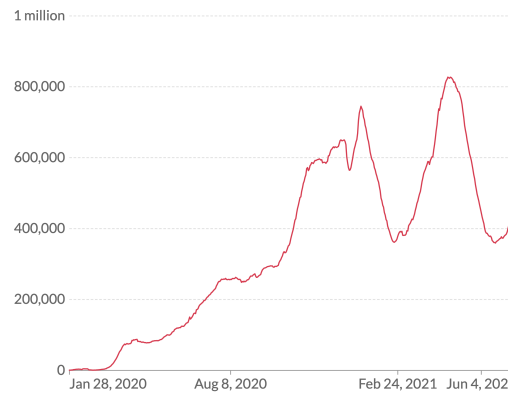


Рис. 2. График динамики заболеваемости COVID по регистрируемым случаям во всех странах
 Fig. 2. Graph of the dynamics of COVID incidence by reported cases in all countries

ракообразных. Подобные виды обладают высоким репродуктивным потенциалом, который в реальных условиях демпфируется факторами противодействия среды. При полной реализации репродуктивных возможностей вида в постоянных условиях возникают осцилляции с большой амплитудой. Теоретическое объяснение цикличности было найдено в эффекте запаздывания или регуляции с последствием.

Гидробиолог и «отец американской лимнологии» Джордж Эвелин Хатчинсон один из первых начал применять математические методы в экологии и в [7] указал на эффект влияния от предшествующих состояний, а Роберт Мэй позднее выписал феноменологическое расширение известной модели Ферхюльста $\dot{N} = rN(1 - N/K)$ с $t - \tau$:

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

В уравнении (2) возникает бифуркация рождения цикла $N_*(t; r\tau)$ при $r\tau > \pi/2$, исследованная во многих работах [8]. Емкость насыщения экологической ниши K тут играет роль точки центра: $\forall N(0), |\max N_*(t) - \min N_*(t)| \approx K$ [9]. Изначальная интерпретация параметра K как уравновешивающего предела ниши в других модификациях может меняться. Часто уравнение исследуют в однопараметрической форме: $\dot{x} = \lambda x(t)(1 - x(t - \tau))$. Включать запаздывание $rN(t - \tau)f(N(t); K)$ не оправданно из экологических соображений. Для модели Хатчинсона есть несколько обобщений [10]:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{c_1 N(t - \tau) + c_2 N(t - \tau_1)}{K} \right). \quad (3)$$

Модель Гополсэми [11] с вариативной регулирующей емкостью от уровня K интересна для моделирования серии пиков вредителей:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N(t - \tau)}{K + \varsigma N(t - \tau)} \right). \quad (4)$$

Модели бывают схожими по поведению их решений, но отличными по принципам интерпретации. Идея регуляции требует включения в (4) фиксированной характеристики — емкости насыщения

экологической ниши, которая теоретически может достигаться популяцией $\forall t \rightarrow \infty$. Подобный подход применим далеко не ко всем ситуациям. Нельзя определить, что представляет собой балансовая емкость $N = K$, $f(N) = 0$ в контексте взрывообразно развивающейся инвазии вселенца с неконтролируемым репродуктивным потенциалом в новой среде. Актуальный пример — острая вирусная инфекция. Вирус в организме иногда способен захватывать «нишу» и проникать во все доступные клетки, но тогда болезнь быстро заканчивается летально и до того как будут поражены абсолютно все клетки. Подобное верно для многих ситуаций, когда предел K -емкости может быть достигнут, но только на ограниченное время. До достижения состояния $N(t) \rightarrow K - \epsilon$ раньше начинаются необратимые изменения. Другой важный аспект: чтобы достичь предельно возможного K , $N(0)$ должно быть выше порога J . Важнее не предельная теоретическая емкость K , а положение неразрушительного порога J .

Модель с регуляцией $rf(N(t-\tau))$ без участия K -ёмкости ниши в форме известной в математической биологии функции Морана–Рикера $f(x) = rxe^{-bx}$ предложена при анализе лабораторных экспериментов А. Николсона:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t-\tau) \exp(-bN(t-\tau)) - \delta N(t). \quad (5)$$

Модель при увеличении $r\tau$ демонстрирует релаксационные колебания [12].

У метода получения осциллирующих решений в моделях с $t-\tau$ есть существенная проблема с точки зрения экологической обоснованности поведения решения. Потому простое включение $t-\tau$ в уже известные модели выглядит не совсем биологически убедительно при увеличении значений ключевых параметров $r\tau$.

Проблемы возникают для корректного описания в уравнениях с $t-\tau$ колебаний с большой амплитудой численности. Если увеличить $r\tau$ в (4), то цикл быстро приобретет форму негармонических колебаний. Релаксационный цикл с увеличивающейся амплитудой по мере возрастания $r\tau$ получает вид все дальше отстающих друг от друга во времени Λ -образных пиков $\max N_*(t) \gg K$. Траектория в минимумах цикла начинает сколь угодно близко приближаться к нулю [13]. Известно [14], что для модели (2) (в однопараметрической форме) 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 колебаний, где траектория пробегает «околонулевые» значения, становятся чрезвычайно длинными. Для популяционной интерпретации эта картина нереалистична, потому актуальна специфическая модификация модели для краткого популяционного кризиса.

В [15] рассматривалась модель колебаний:

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) f(N(t-1)), \quad (6)$$

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

$$f(0) = 1, f(x) = -a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{a_k}{x^k}, x \rightarrow \infty, a_0 > 0. \quad (7)$$

Свойствам (7) соответствует функция регуляции из уравнения Гоплсэми (4):

$$f(x) = \frac{(1-x)}{(1+\zeta x)}. \quad (8)$$

ζ в (4) тоже влияет на характеристики релаксационного цикла.

Из дополнительных ограничений при преобразовании исходного уравнения (4) к сингулярно возмущенному $\dot{x} = F(x(t-1), \epsilon)$ и к предельному релейному уравнению $\dot{x} = R(x(t-1))$ для (4) с (7) было подтверждено существование единственного орбитально устойчивого цикла $N_*(t; \lambda)$. Однако из утверждения о характеристиках колебаний в [15] получается:

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

Соответствие свойств цикла популяционному процессу проблематично, если λ изначально указывается достаточно большим значением. Проблема популяционной интерпретируемости циклического режима остается актуальной.

Серийные вспышки численности вселенцев нельзя описать при свойстве минимумов: $\min_{0 < t < T} N_*(t, r) \rightarrow \epsilon$, и $\epsilon \ll 1$, слишком низких для быстрого повторного достижения экстремально высоких значений численности. Известны экстремальные популяционные колебания у арктических зайцев и грызунов — «лемминговые циклы» с большой амплитудой и малыми минимумами, но это *неустойчивые* режимы существования и цикличности нарушаются при неблагоприятном внешнем возмущении.

2. Модификация с квадратичной функцией противодействия биотического окружения

Существует концепция минимальной критической численности группы, которая теоретически необходима для выживаемости локальной популяции. Локальные группы леммингов изредка действительно погибают. В известной модели Базыкина [16] введен L -порог непосредственно как априори существующее $\forall N(0), t$ неустойчивое равновесие $\forall N(t) < L, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) (N - L). \quad (9)$$

В эту версию бистабильной логистической модели можно было бы включить и запаздывание $(N(t - \tau_L) - L)$, но тут включение не получит разумной сущностной интерпретации. В реальности оценить заранее величину L -порога практически невозможно. Несколько малочисленных реликтовых видов существуют миллионы лет. Многие агрессивные инвазии начинались с единичных проникших особей. Для начала инфекционного процесса достаточно одного проникшего в организм вириона ВИЧ. Если верна гипотеза, для популяции критически опасно $N(t) \rightarrow L$, то жесткая квадратичная саморегуляция $rf(N^2)$ в уравнении (9) с $(N(t - \tau_L) - L)$ явно выглядит избыточной. Многомиллионные колонии социальных насекомых не страдают от высокой плотности, но минимально необходимое количество рабочих насекомых действительно известно для пчелиных семей. Существует менее известная модель с квадратичным фактором внешнего сопротивления $-\delta N^2$, которая лучше подходит для модификаций с $N(t - \tau)$:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 \frac{\gamma N^2}{\gamma + \sigma N} - \varsigma N - \delta N^2. \quad (10)$$

Изначально уравнения $\dot{N} = rN(t)f(N(t - \tau))$ предложили с целью описать колебания у популяций в стационарных условиях лаборатории, где τ предполагали характеристикой жизненного цикла вида. Интерпретация временных параметров — проблема. Часто длина жизненного цикла вида и период между пиками естественных популяционных колебаний просто несопоставимы между собой величины, что верно и для актуальной проблемы динамики волн эпидемии. Мы предлагаем рассматривать запаздывание τ как системную величину, относящуюся к многокомпонентному взаимодействию противоборствующих факторов.

Предложенные ранее модели с $f(N(t - \tau))$ рассматривали специфические колебательные режимы, но среди проблем математической экологии есть сценарии активного противоборства без периодических флуктуаций [17].

3. Моделирование фазы резкого кризиса в сценарии агрессивной инвазии

Далее мы рассмотрим новую модель для важной ситуации, которая не связана с возникновением режима осцилляций — актуального сценария преодоления внезапного кризиса в момент, когда еще не был исчерпан потенциал быстрого роста. Предложим модель на основе логарифмической формы регуляции для обоснования лабораторных экспериментов Г. Гаузе с гибелью обоих конкурирующих видов инфузорий в искусственной экосистеме после интродукции хищника [18]. В уравнение включен отложенный фактор. В следующей форме уравнения $\dot{N} = rN(t)f(N(t - \tau)) - F(N)$ мы получим сценарий гибели вида после колебаний при убыли с запаздыванием $\delta N(t - \tau)$:

$$\frac{dN}{dt} = N(t)r \ln \left(\frac{\mathfrak{K}}{N(t - \tau)} \right) - \delta N(t - \tau_1). \quad (11)$$

Этот вариант не совсем тот сценарий, что мы хотим описать в модели. Для $f(N) = rN \ln(K/N)$ точка перегиба N_p кривой решения $\dot{N} = f(N)$ лежит ниже $K/2$, так как $f(N_p) = 0, N_p = K/e$. Параметр ограниченной среды в данной модели не тождествен понятию «ёмкость ниши» у Ферхюльста или Хатчинсона. Потому мы используем в записи \mathfrak{K} . В вычислительном сценарии с (11) наблюдается гибель популяции агрессивного вселенца после двух максимумов осцилляций, как было в опытах Георга Гаузе с инфузориями — хищником и жертвой, это неустойчивая система. При уменьшении r -параметра траектория демонстрирует обычные затухающие $N(t) \rightarrow K$ гармонические колебания, но в (11) пожертвовали удобным свойством $\forall t, N(0) \geq 0, N(t) \geq 0$.

Включение нелинейности подавления $\delta N^k(t - \tau_1), \tau \geq \tau_1$ обосновано тем, что текущее воздействие паразитов может определяться предшествующим состоянием популяции хозяина, но такое воздействие в

свою очередь связано зависимостью с концентрацией доступных для заражения жертв. Формализованное в модели воздействие может в реальности отражать целенаправленное биологическое подавление вредных видов, которое осуществляют при выпуске их паразитических естественных врагов, например наездников семейств Braconidae, Ichneumonidae, которых специально разводят. Против непарного шелкопряда *Lymantria dispar* применяют распыление энтомопатогенных грибов *Beauveria bassiana*. Давление паразитов-наездников на популяцию фитофагов зависит от количества доступных им жертв в прошлом поколении, что отличается от хрестоматийного варианта «хищник–жертва». Однако методами биологического контроля полного подавления достичь удается крайне редко, так как их воздействие регулируется более сложным образом. Большинство жертв в ходе коэволюции вырабатывают средства адаптации к паразиту, потому паразит должен эволюционировать быстрее. Известно из наблюдений, что эффективность атак паразитов возрастает при скученности жертв [19], а при малой численности жертвы уходят от обнаружения. Патогенные микроорганизмы аналогично интенсивно распространяются только при повышенной плотности.

Существуют интересные сценарии экстремальной популяционной динамики с пороговой регуляцией. В экосистемах с высоким индексом биоразнообразия наблюдаются сложные многоступенчатые механизмы регуляции численности видов. Длительно доминирующим даже при высоком репродуктивном потенциале ни один из видов-конкуренентов стать не может. Тем не менее иногда наблюдаются нерегулярные короткие вспышки массовых размножений у уязвимых для естественных врагов вредителей в вечнозеленом лесу с очаговой дефолиацией леса. Псиллиды вдруг переходят к вспышке численности, хотя у них много врагов и нет химической защиты. В отряде перепончатокрылых существуют семейства ос-паразитов, которые атакуют других перепончатокрылых. Жизненный цикл паразитической осы должен быть точно приспособлен для развития личинки внутри конкретных хозяев. Действия всех паразитов специфичны, им подходят только определенные стадии развития их видов-хозяев. Обычно численность сверхпаразитов невысока при малом для насекомых r -параметре. Насекомых фитофагов эффективно регулируют паразитические наездники, но первичные паразиты сами становятся жертвами атак паразитов второго порядка *Coccidoctonus psyllae*, если их концентрация становится велика. Сверхпаразиты бывают даже третьего порядка, но у насекомых далеко не самая сложная система контроля. В результате межвидового соперничества паразитов у листоблошек появляется возможность для ограниченной во времени фазы роста численности, если их популяция преодолет порог и ускользнет от контроля первичных паразитов. Фаза роста скоро сменяется резким падением. Псиллиды не уничтожают растительность непосредственно, но в липких выделениях листоблошек развиваются патогенные для поврежденных листьев деревьев микроорганизмы.

Рассмотрим ситуацию активного противодействия, которое формируется спустя некоторое время против быстро размножающейся популяции. Биотическое сопротивление в свою очередь имеет сложную регуляцию и с запаздыванием $F(N^k, \tau_1)$. Через некоторое время популяция, внутренне регулируемая с собственным запаздыванием, начинает встречать сопротивление со стороны биотического окружения, и данный интервал времени тоже становится важной характеристикой процесса. Актуальный для всех нас сегодня пример — некоторые люди после контакта с вирусом эффективно мобилизуют адаптивный иммунитет и их B -лимфоциты скоро начинают вырабатывать иммуноглобулины IgG с высокой аффинностью к коротким белковым фрагментам вируса. У других иммунная активация происходит замедленно, вирус получает время на активное развитие в организме. В худшем для нас сценарии инфекция переходит в хроническое состояние с накоплением дальнейших мутаций. Механизм иммунной активации — процесс многоступенчатый и триггерный, с событийной компонентой, где не все события при выборе эпителий и активации наивных лимфоцитов априори предопределены. В полностью непрерывной модели для сущностного описания механизма запуска ответа недоступен, потому моделирование инфекционной динамики тут останется иллюстративным. Опишем противоборство для саморегулируемого размножения воздействующего на среду вселенца в форме уравнения $\dot{N} = rN(t)f(N(t-\tau)) - F(N^k(t-\tau_1); J)$.

Представим, что развивается ситуация внезапного обострения конкурентного противоборства для популяций при приближении к некоторому порогу численности J , что значительно меньше теоретически допустимой емкости. При приближении к порогу конкуренция при внешнем воздействии обостряется, однако уровень давления зависит от состояния популяции нелинейно. Отразим пороговый эффект противодействия активному росту численности с возникновением кризиса в уравнении при логарифмической саморегуляции:

$$\frac{dN}{dt} = N(t)r \ln \left(\frac{\mathfrak{K}}{N(t-\tau)} \right) - \delta \frac{N^m(t-\tau_1)}{(J-N(t))^2} - qN(t), \delta > q, m \geq 2, N(0) < J < \mathfrak{K}. \quad (12)$$

В вычислительном сценарии для модели (12) на первом этапе происходит увеличение численности небольшой группы $N(0) < J$ по варианту логистической кривой, но рост останавливается до

прохождения N_p . Вместо обычной стабилизации после краткого превышения равновесия «овершута» далее начинается стадия резкой убыли численности с возрастанием $F(N^2; J^{-1})$ при $N \rightarrow J$ до того, как потенциал роста будет исчерпан внутривидовой \ln_K -регуляцией из-за предела исчерпания ресурсов. Воздействие специфических биотических внешних, но зависимых от численности $N(t - \tau_1)$ факторов создает порог, при приближении к которому популяция переходит в демографический кризис (рис. 3).

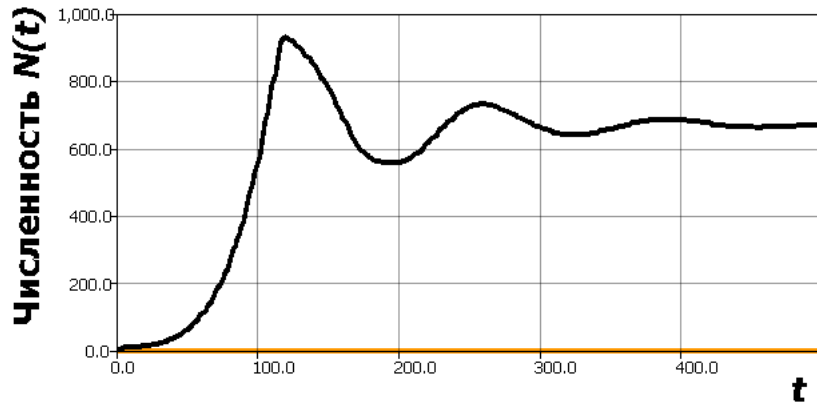


Рис. 3. Сценарий прохождения этапа кризиса в новой модели (12) при $m = 2, r = 7.17 \cdot 10^{-3}, J = 10^3, \mathfrak{K} = 15 \cdot 10^3, \tau = \tau_1 = 48, \delta = 10, q = 4.2 \cdot 10^{-3}, N(0) = 10$.
 Fig. 3. Scenario of passing through the crisis stage in the new model (12) with $m = 2, r = 7.17 \cdot 10^{-3}, J = 10^3, \mathfrak{K} = 15 \cdot 10^3, \tau = \tau_1 = 48, \delta = 10, q = 4.2 \cdot 10^{-3}, N(0) = 10$.

Популяция проходит глубокий кризис, так как реакция ее биотических противников аналогично ослабляется, и в результате популяционный процесс после переходных колебаний стабилизируется на уровне $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P < J$. Параметр \mathfrak{K} тут теоретическая предельная емкость пищевых ресурсов, которая для изначально малой локальной группы не достигается. В иммунологической интерпретации только очень высокая доза заражения $N(0)$ способна стать летальной. При уменьшении коэффициента воздействия δ , от которого зависит глубина кризиса, циклический режим сохраняется. Модель применима для исходно малой группы $N(0) < J/4$, при $N(0) = 2/3J, m > 2$ развитие покажет v -образный эффект одного из вариантов прохождения стадии «бутылочного горлышка» $N(t_m) \approx 0 + \epsilon, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P$. Очевидно, многие популяции не смогли преодолеть состояние «bottleneck» при увеличении q либо из-за внутренних причин, связанных с эффектом Олли [20]. В рассмотренном сценарии адаптируется именно внешнее воздействие как давление ос-паразитов. Для учета адаптации самой популяции (например, формирование иммунитета в группе [21]) можно использовать корректировку в регуляции $\ln(\sqrt{(\mathfrak{K} - N(t - \nu))^2 / N(t - \tau)})$. Ограничивающий показатель воздействия $J, N(t) < J, \forall t, 0 < N(0) < J$ в уравнении (12) зеркально симметричен по смыслу критическому порогу L из уравнения с критическим порогом как нижней грани для существования локальной популяции $0 < N(0) < L, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$. Пороговый уровень \bar{J} можно включать и в составляющую логарифмической регуляции.

Выводы

Экстремальная динамика инвазивной популяции в основном зависит от двух факторов: 1) истощение необходимых ресурсов и разрушение среды; 2) активация биотического сопротивления со стороны автохтонного окружения либо из-за специально интродуцированных конкурентов или патогенов. Для популяций крупных долгоживущих животных эти два фактора могут накладываться. Полученный в модели сценарий хорошо описывает динамику локальных популяций оленей на островах Канады (рис. 4), куда они были интродуцированы. Популяция при отсутствии хищников размножается, но олени при большой скученности уничтожают растительность и разрушают свою среду. Питание становится недостаточным, смертность молодых особей увеличивается. Снижается прирост биомассы [22]. Популяция входит в кризис. Восстановление после кризиса зависит от способности к регенерации их пищевых ресурсов, что происходит с запаздыванием. Полной регенерации не происходит и так создается порог, который значительно меньше предельно допустимой емкости 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 после вытаптывания. Интересно, что при хоте и искусственном изъятии

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

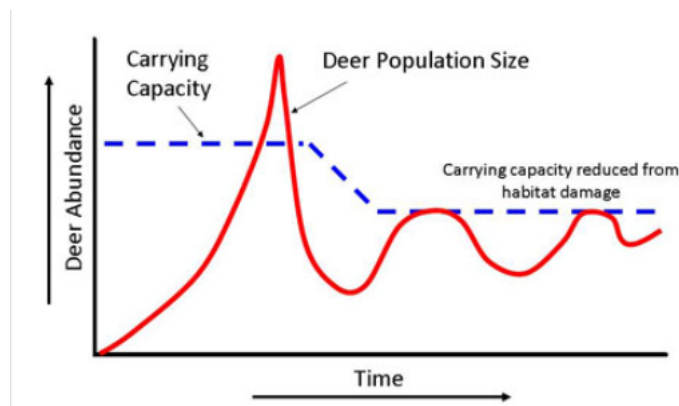


Рис. 4. Динамика популяций оленей при их интродукции на острова в Канаде по данным сайта <https://www.msudeer.msstate.edu/deer-habitat-carrying-capacity.php>

Fig. 4. Dynamics of deer populations during their introduction to the islands in Canada according to the website <https://www.msudeer.msstate.edu/deer-habitat-carrying-capacity.php>

Разработанная модель может стать основой для серии сценарных модификаций с использованием разных вариантов функций регуляции:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\Theta \right) \sqrt[3]{(N - L)} - F(N(t - \tau); J). \quad (13)$$

Подобные варианты интересны для моделирования замедленного иммунного ответа.

Литература

- [1] Carlton T. The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* Found in North America in 1986 and 1987 // *Journal of Great Lakes Research*. 2008 Vol. 34, Iss 4. P. 770–773. DOI: 10.1016/S0380-1330(08)71617-4.
- [2] Переварюха А.Ю. Моделирование флуктуаций агрессивных чужеродных видов в непрерывных моделях с независимой регуляцией // *Вестник Самарского университета. Естественная серия*. 2018. Т. 24. № 4. С. 49–59. DOI: <https://doi.org/10.18287/2541-7525-2018-24-4-48-58>.
- [3] Переварюха А.Ю. Нелинейная модель перелома волжских популяций на основе когнитивного графа взаимодействия экологических факторов // *Вестник Самарского университета. Естественная серия*. 2016. № 1-2. С. 92–106. URL: <http://journals.ssau.ru/index.php/est/article/view/4269>.
- [4] Переварюха А.Ю. Моделирование темпов роста чужеродных видов насекомых, дифференцированное по стадиям онтогенеза // *Вестник Самарского университета. Естественная серия*. 2019. Т. 25. № 2. С. 100–109. DOI: <http://doi.org/10.18287/2541-7525-2019-25-2-100-109>.
- [5] Rasmussen A. Relaxation oscillations in spruce–budworm interactions // *Nonlinear Analysis: Real World Applications*. 2011. Vol. 12, Iss. 1. P. 304–319. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2010.06.017>.
- [6] Переварюха А.Ю. Графовая модель взаимодействия антропогенных и биотических факторов в продуктивности Каспийского моря // *Вестник Самарского университета. Естественная серия*. 2015. № 10 (132). С. 181–198. URL: <http://journals.ssau.ru/index.php/est/article/view/4460>; <https://elibrary.ru/item.asp?id=25377165>.
- [7] Hutchinson G.E. Circular cause systems in ecology // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1948. Vol. 50. P. 221–246. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x>.
- [8] Kaschenko S.A., Loginov D.O. About global stable of solutions of logistic equation with delay // *Journal of Physics: Conf. Series*. 2017. Vol. 937. P. 120–139. DOI: <http://dx.doi.org/10.1088/1742-6596/937/1/012019>.
- [9] Hutchinson G. E. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven: Yale University Press, 1978. 125 p. DOI: <http://doi.org/10.2307/3808396>.
- [10] Arino J. An alternative formulation for a delayed logistic equation // *Journal of Theoretical Biology*. 2006. Vol. 241. P. 109–119. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.11.007>.
- [11] Gopalsamy K. Global stability in the Delay-Logistic Equation with discrete delays // *Houston Journal of Mathematics*. 1990. Vol. 16, No. 3, P. 347–356. URL: <https://math.uh.edu/~hjm/restricted/archive/v016n3/0347GOPALSAMY.pdf>.

- [12] Ruan S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics // Delay Differential Equations and Applications. Springer, Berlin. 2006. P. 477–517. DOI: http://doi.org/10.1007/1-4020-3647-7_11.
- [13] Hale J. Persistence in infinite dimensional systems // SIAM Journal on Mathematical Analysis. 1989. Vol. 20. P. 388–395. DOI: <http://doi.org/10.1137/0520025>.
- [14] Glyzin D.S., Kashchenko S.A., Polstyanov A.S. Spatially inhomogeneous periodic solutions of the Hutchinson equation with distributed saturation // Modeling and analysis of information systems. 2011. Vol. 7. P. 37–45. URL: <https://www.mais-journal.ru/jour/article/view/1074>.
- [15] Kolesov A.Y., Mishchenko E.F., Rozov N.K. A modification of Hutchinson's equation // Computational Mathematics and Mathematical Physics. 2010. Vol. 50. P. 1990–2002. DOI: <http://doi.org/10.1134/S0965542510120031>.
- [16] Bazykin A.D. Theoretical and mathematical ecology: dangerous boundaries and criteria of approach them // Mathematics and Modelling. / Ed. by A. Bazykin and Yu. Zarkhin. Nova Sci. Publishers, Inc., 1993. P. 321–328. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21044685>.
- [17] Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia // J. Fish. Res. Board Can. 1953. Vol. 9. P. 450–491. DOI: <http://doi.org/10.1139/f52-023>.
- [18] Gause G.F. The Struggle for Existence. Baltimore, 1934. DOI: <http://doi.org/10.1097/00010694-193602000-00018>.
- [19] Frolov A.N. The beet webworm *Loxostege sticticalis* l. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology objectives: The periodicity of pest outbreaks // Entomological Review. 2015. № 2. P. 147–156. DOI: <http://doi.org/10.1134/S0013873815020013>.
- [20] Борисова Т.Ю. Проблемные аспекты моделирования популяционных процессов и критерии их согласования // Математические машины и системы. 2017. № 1. С. 71–81. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29222382>; <http://dspace.nbuu.gov.ua/bitstream/handle/123456789/117507/06-Borisova.pdf?sequence=1>.
- [21] Дубровская В.А. О критериях обоснованности для анализа нелинейных эффектов в моделях эксплуатируемых популяций // Проблемы механики и управления: Нелинейные динамические системы. 2016. Т. 48. С. 74–83. URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=28876214>.
- [22] Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth // The Quarterly Review Of Biology. 1957. Vol. 32. № 3. P. 217–231. DOI: <http://doi.org/10.1086/401873>.



Scientific article

DOI: 10.18287/2541-7525-2021-27-2-80-90

Submitted: 15.03.2021

Revised: 19.04.2021

Accepted: 28.05.2021

A.Yu. Perevaryukha

Laboratory of Applied Computer Science, St. Petersburg Institute
for Informatics and Automation of the Russian
Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russian Federation

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

SCENARIOS MODEL OF THE EFFECT OF A TEMPORARY SHARP REDUCTION OF POPULATION WITH A LARGE REPRODUCTIVE PARAMETER¹

ABSTRACT

Our ongoing research is devoted to various aspects of predicting invasive processes in unstable biosystems. Extreme events are interesting for modeling. The purpose of this work is to describe in a computational experiment a scenario of active counteraction, which temporarily suppresses the development of an aggressive invasive process. The impact in a situation of slow regulation begins to affect not the small initial group $N(0) \approx L$ of individuals of the invading species, but only when the critical population threshold is reached. Relevance — let us consider in the model a scenario that can be interpreted as an artificially created resistance in case of delayed immune activation. In most cases, after invasion, the presence of the species remains, but below its biological optimum. Method — a modification of the equation with two delays is used. Novelty — a model has been obtained where it is possible to overcome the crisis or the death of the population, depending

¹The article is made with the support from the SPIIRAS.

on the time of activation of the impact. The oscillatory scenario is not observed in the model. The equation with a threshold reaction assumes further expansion and use in the composition of multicomponent polymodel complexes.

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

Citation. Perevaryukha A.Yu. Scenarios model of the effect of a temporary sharp reduction of population with a large reproductive parameter. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaia seriia = Vestnik of Samara University. Natural Science Series*, 2021, vol. 27, no. 2, pp. 80–90. DOI: <http://doi.org/10.18287/2541-7525-2021-27-2-80-90>. (In Russ.)

Information about the conflict of interests: authors and reviewers declare no conflict of interests.

© Perevaryukha A.Yu., 2021

Andrey Yu. Perevaryukha — Candidate of Technical Sciences, head of the Bioinformatics and Mathematical Geophysics Group, Laboratory of Applied Computer Science, St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of the Russian Academy of Sciences, 39, 14-th Linia, VI, Saint Petersburg, 199178, Russian Federation.

References

- [1] Carlton T. The Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* Found in North America in 1986 and 1987. *Journal of Great Lakes Research*, 2008, vol. 34, issue 4, pp. 770–773. DOI: [http://doi.org/10.1016/S0380-1330\(08\)71617-4](http://doi.org/10.1016/S0380-1330(08)71617-4).
- [2] Perevaryukha A.Yu. Modeling fluctuations of invasive alien species in continuous models with independent regulation. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaia seriia = Vestnik of Samara University. Natural Science Series*, 2018, vol. 24, no. 4, pp. 49–59. DOI: <https://doi.org/10.18287/2541-7525-2018-24-4-48-58>. (In Russ.)
- [3] Perevaryukha A.Yu. Nonlinear model of overfishing for the Volga sturgeon based on cognitive graph of interaction of environmental factors. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaia seriia = Vestnik of Samara University. Natural Science Series*, 2016, no. 1-2, pp. 92–106. Available at: <https://journals.ssau.ru/est/article/view/4269>. (In Russ.)
- [4] Perevaryukha A.Yu. Modeling the growth rates of alien insects specified differentiated by stages of ontogenesis. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaia seriia = Vestnik of Samara University. Natural Science Series*, 2019, vol. 25, no. 2, pp. 100–109. DOI: <http://doi.org/10.18287/2541-7525-2019-25-2-100-109>. (In Russ.)
- [5] Rasmussen A. Relaxation oscillations in spruce–budworm interactions. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2011, vol. 12, Issue 1, pp. 304–319. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.nonrwa.2010.06.017>.
- [6] Perevaryukha A.Yu. Graph model of interaction of anthropogenic and biotic factors for the productivity of the Caspian Sea. *Vestnik Samarskogo universiteta. Estestvennonauchnaia seriia = Vestnik of Samara University. Natural Science Series*, 2015, no. 10 (132), pp. 181–198. Available at: <https://journals.ssau.ru/est/article/view/4460>; <https://elibrary.ru/item.asp?id=25377165>. (In Russ.)
- [7] Hutchinson G.E. Circular cause systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1948, vol. 50, pp. 221–246. DOI: <http://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x>.
- [8] Kaschenko S.A., Loginov D.O. About global stable of solutions of logistic equation with delay. *Journal of Physics: Conf. Series*, 2017, vol. 937, pp. 120–139. DOI: <http://dx.doi.org/10.1088/1742-6596/937/1/012019>.
- [9] Hutchinson G.E. An Introduction to Population Ecology. Yale University Press: New Haven, 1978, 125 p. DOI: <https://doi.org/10.2307/3808396>.
- [10] Arino J. An alternative formulation for a Delayed Logistic Equation. *Journal of Theoretical Biology*, 2006, vol. 241, pp. 109–119. DOI: <http://doi.org/10.1016/j.jtbi.2005.11.007>.
- [11] Gopalsamy K. Global stability in the Delay-Logistic Equation with discrete delays. *Houston Journal of Mathematics*, 1990, vol. 16, no. 3, pp. 347–356. Available at: <https://math.uh.edu/hjm/restricted/archive/v016n3/0347GOPALSAMY.pdf>.
- [12] Ruan S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics. In: *Delay Differential Equations and Applications*. Berlin: Springer, 2006, pp. 477–517. DOI: http://doi.org/10.1007/1-4020-3647-7_11.
- [13] Hale J. Persistence in infinite dimensional systems. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 1989, vol. 20, pp. 388–395. DOI: <http://doi.org/10.1137/0520025>.

- [14] Glyzin D.S., Kashchenko S.A., Polstyanov A.S. Spatially inhomogeneous periodic solutions in the Hutchinson equation with distributed saturation. *Modeling and Analysis of Information Systems*, 2011, vol. 18, no. 1, pp. 37–45. Available at: <https://www.mais-journal.ru/jour/article/view/1074>.
- [15] Kolesov A.Y., Mishchenko E.F., Rozov N.K. A modification of Hutchinson's equation // *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, 2010, vol. 50, pp. 1990–2002. DOI: <http://doi.org/10.1134/S0965542510120031>.
- [16] Bazykin A. Theoretical and mathematical ecology: dangerous boundaries and criteria of approach them. *Mathematics and Modelling*. Ed. by A. Bazykin and Yu. Zarkhin. New York: Nova Science Publishers, Inc., 1993, pp. 321–328. Available at: <https://elibrary.ru/item.asp?id=21044685>.
- [17] Neave F. Principles affecting the size of pink and chum salmon populations in British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1953, vol. 9a, no. 9, pp. 450–491. DOI: <http://doi.org/10.1139/f52-023>.
- [18] Gause G.F. *The Struggle for Existence*. Baltimore, 1934. DOI: <http://doi.org/10.1097/00010694-193602000-00018>.
- [19] Frolov A.N. The beet webworm *Loxostege sticticalis* l. (Lepidoptera, Crambidae) in the focus of agricultural entomology objectives: The periodicity of pest outbreaks. *Entomological Review*, 2015, no. 2, pp. 147–156. DOI: <http://doi.org/10.1134/S0013873815020013>.
- [20] Borisova T.Yu. Problematic aspects of modeling population processes and criteria for their agreement. *Mathematical machines and systems*, 2017, no. 1, pp. 71–81. Available at: <https://elibrary.ru/item.asp?id=29222382>; <http://dspace.nbuv.gov.ua/bitstream/handle/123456789/117507/06-Borisova.pdf?sequence=1>. (In Russ.)
- [21] Dubrovskaya V.A. On validity criteria for the analysis of nonlinear effects in models of exploited populations. *Problems of Mechanics and Control*, 2016, vol. 48, pp. 74–83. Available at: <https://elibrary.ru/item.asp?id=28876214>. (In Russ.)
- [22] Bertalanffy L. Quantitative laws in metabolism and growth. *The Quarterly Review Of Biology*, 1957, vol. 32, no. 3, pp. 217–231. DOI: <http://doi.org/10.1086/401873>.