

УДК: 519.7, 57.087

Модели популяционного процесса с запаздыванием и сценарий адаптационного противодействия инвазии

А. Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский федеральный исследовательский центр РАН,
Россия, 199178, г. Санкт-Петербург, ул. 14-я линия Васильевского острова, д. 39

E-mail: temp_elf@mail.ru

Получено 16.07.2021, после доработки — 08.08.2021.

Принято к публикации 12.08.2021.

Изменения численности у образующихся популяций могут развиваться по нескольким динамическим сценариям. Для стремительных биологических инвазий оказывается важным фактор времени выработки реакции противодействия со стороны биотического окружения. Известны два классических эксперимента с разным завершением противоборства биологических видов. В опытах Гаузе с инфузориями вселенный хищник после кратких осцилляций полностью уничтожал свой ресурс, так его r -параметр для созданных условий стал избыточен. Собственная репродуктивная активность не регулировалась дополнительными факторами и в результате становилась критичной для вселенца. В экспериментах Утиды с жуками и выпущенными паразитическими осаами виды сосуществовали. В ситуации, когда популяцию с высоким репродуктивным потенциалом регулируют несколько естественных врагов, могут возникать интересные динамические эффекты, наблюдавшиеся у фитофагов в вечнозеленом лесу Австралии. Паразитические перепончатокрылые, конкурируя между собой, создают для быстро размножающихся вредителей псиллид систему регуляции с запаздыванием, когда допускается быстрое увеличение локальной популяции, но не превышающее порогового значения численности вредителя. В работе предложена модель на основе дифференциального уравнения с запаздыванием, описывающая сценарий адаптационной регуляции для популяции с большим репродуктивным потенциалом при активном, но запаздывающем противодействии с пороговой регуляцией данного вновь возникшего воздействия. За кратким максимумом следует быстрое сокращение численности, но минимизация не становится критической для популяции. Показано, что усложнение функции регуляции биотического противодействия приводит к стабилизации динамики после прохождения минимума численности быстро размножающимся видом. Для гибкой системы переходные режимы «рост/кризис» ведут к поиску нового равновесия в эволюционном противостоянии.

Ключевые слова: моделирование инвазий, адаптационные механизмы регуляции, биологическая интерпретация запаздывания, сценарий популяционного кризиса

UDC: 519.7, 57.087

Models of population process with delay and the scenario for adaptive resistance to invasion

A. Yu. Perevaryukha

St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
39, 14th line of Vasilyevsky Island, St. Petersburg, 199178, Russia

E-mail: temp_elf@mail.ru

Received 16.07.2021, after completion — 08.08.2021.

Accepted for publication 12.08.2021.

Changes in abundance for emerging populations can develop according to several dynamic scenarios. After rapid biological invasions, the time factor for the development of a reaction from the biotic environment will become important. There are two classic experiments known in history with different endings of the confrontation of biological species. In Gause's experiments with ciliates, the infused predator, after brief oscillations, completely destroyed its resource, so its r -parameter became excessive for new conditions. Its own reproductive activity was not regulated by additional factors and, as a result, became critical for the invader. In the experiments of the entomologist Uchida with parasitic wasps and their prey beetles, all species coexisted. In a situation where a population with a high reproductive potential is regulated by several natural enemies, interesting dynamic effects can occur that have been observed in phytophages in an evergreen forest in Australia. The competing parasitic hymenoptera create a delayed regulation system for rapidly multiplying psyllid pests, where a rapid increase in the psyllid population is allowed until the pest reaches its maximum number. A short maximum is followed by a rapid decline in numbers, but minimization does not become critical for the population. The paper proposes a phenomenological model based on a differential equation with a delay, which describes a scenario of adaptive regulation for a population with a high reproductive potential with an active, but with a delayed reaction with a threshold regulation of exposure. It is shown that the complication of the regulation function of biotic resistance in the model leads to the stabilization of the dynamics after the passage of the minimum number by the rapidly breeding species. For a flexible system, transitional regimes of growth and crisis lead to the search for a new equilibrium in the evolutionary confrontation.

Keywords: modeling of invasions, adaptation mechanisms of regulation, biological interpretation of delay argument, scenario of population crisis

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2022, vol. 14, no. 1, pp. 147–161 (Russian).

Введение

Распространение нежелательных чужеродных видов стало повсеместным явлением как из-за непреднамеренной человеческой деятельности, так и вследствие изменения климата и естественного сдвига границ ареалов. Исследование биологических инвазий превратилось в отдельное междисциплинарное научное направление. В этой области исследований востребованы математические методы описания специфических явлений, которые относятся к резким переходным процессам и пороговым эффектам. Нежелательные пришельцы вступают в противоборство с автохтонными видами, стремительно захватывая ареал, либо просто медленно занимают достаточно свободную нишу. Часто вселение проходит относительно незаметно, но в отдельных случаях вселенец внезапно переходит к взрывообразному размножению. Эпизоды всплесков численности — это на самом деле многообразные по динамике экологические явления [Epstein, Smale, 2018], для которых при моделировании более проблематичны не первые фазы запуска, а варианты завершения. Судьба вселенца после единичной или продолжающейся «серийной» вспышки может быть различна. Например, агрессивный аргентинский муравей *Linepithema humile* создавал в новых ареалах крупные колонии, но потом скопления исчезали, как и выпущенный для борьбы с аллергенной амброзией листоед *Zygogramma suturalis* исчезал после вспышки в форме бегущей волны с фронтом высокой плотности.

Характер динамики инвазий даже одного вида вариативен, так как механизмы противодействия могут отличаться. Например, численность вредоносного вселенца гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Каспийском и в Азовском морях демонстрировала различные качественные изменения трендов [Kideys, 2002]. Одни виды приспосабливаются быстро (как *Mnemiopsis leidyi*), тогда как их прямые антагонисты значительно медленнее (как хищный гребневик *Beroe ovata*), потому временной фактор активации противодействия важен для моделирования. Вселение чужеродных видов может быть преднамеренным, когда проводится целенаправленная акклиматизация и интродукция особей. Такие мероприятия организуют с двумя целями: во-первых, для увеличения продуктивности биосистемы для прямого хозяйственного использования, промысла или расширения «кормовой базы»; во-вторых, для борьбы с другими ранее вселившимися вредными инвазивными видами. Далеко не всегда последствия от интродукций видов верно просчитываются на длительную перспективу, примером тому служит современная ситуация с донным фаунистическим комплексом Каспийского моря. Вселенные виды средиземноморского комплекса более продуктивны, чем автохтонные, но не приспособлены к колебаниям солености. Высокая экологическая пластичность отдельных видов делает их динамику труднопредсказуемой.

Статья посвящена моделированию специфического сценария развития популяционного процесса, когда быстро растущая популяция встречает в некоторый момент эффективное биотическое противодействие, способное в итоге полностью ее подавить. Мы рассмотрим модель для одного из интересных вариантов динамики с прохождением минимума численности после фазы быстрого роста. В случае если эффективность противодействия сама регулируется сложной внутренней зависимостью, то тогда эволюционные механизмы позволяют найти неразрушающее среду и популяцию равновесное состояние, которое при этом много меньше теоретически доступной ниши.

Модели популяционной динамики и эффект запаздывания

Уравнения с запаздыванием давно используются в математической биологии, главным образом для целей описания различных форм колебательной популяционной динамики. Включение запаздывания $N(t-\tau)$ в уравнения $\dot{N} = rf(N(t), N(t-\tau))$ понадобилось как способ описания осцилляций, которые часто возникают у изолированных популяций в лабораторных постоянных условиях. Идея о запаздывании возникла исходно в данной задаче именно как феноменологический

инструмент для получения сложных режимов поведения, когда их возникновение не объясняется взаимодействием нескольких противоборствующих видов. Изначально величина запаздывания τ трактовалась в уравнениях как время, необходимое для формирования половозрелой особи — онтогенетическая задержка развития. Известно несколько ситуаций, когда данная трактовка действия возраста созревания заведомо неприменима для объяснения τ . Жизненный цикл некоторых насекомых или тихоокеанской сардины *Sardinops melanostictus* оказывается несопоставимо короче, чем многолетний период демонстрируемых ими колебаний. Сущностная трактовка проявления запаздывания в популяционных процессах и форма отражения его в моделях с функцией регуляции $\dot{N} = f(N^k(t), N(t - \tau); K)$ остается вопросом дискуссионным. Подобные флуктуации происходят со многими видами тысячи (если не миллионы) лет и являются установившимся режимом существования вида в экосистеме. Другие по своей сути эффекты при чередовании резких пиков и минимумов возникают для популяции в новой среде.

Интересно, что самые известные популяционные уравнения с запаздыванием не были разработаны теми, чьи имена эти уравнения теперь носят. «Уравнения Хатчинсона» не было в работе самого Г. Е. Хатчинсона [Hutchinson, 1948]¹. Уравнение было исследовано позднее в работе У. Райта [Wright, 1955], но сформулировано там без привычных параметров с популяционной интерпретацией:

$$y'(t) = -\alpha y(t-1)[1 + y(t)], \quad \alpha > 0. \quad (1)$$

Современная привычная запись «уравнения Хатчинсона» с тремя параметрами имеет вид

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

Модель (2) является расширением с запаздыванием для известной «логистической кривой» со свойством решения $\dot{N}(t) > K$, $N(0) < K$ модели Ферхюльста–Пирла:

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

Монотонное достижение стабильности $N(t) \rightarrow K$ с $\forall N$, $0 < N < K$: $f'(N) \geq 0$ без экстремумов $\max N(t) > K$ — ситуация идеалистическая, особенно для активного вида в новой среде. Интересно, что сам Ферхюльст в работе 1845 г. выписал модель роста населения Европы несколько не в том виде, в каком нам сейчас привычно видеть уравнение его имени²:

$$M \frac{dp}{dt} = mp - np^m.$$

Обобщенный репродуктивный r -коэффициент появился тут позднее, хотя использовался еще в модели геометрического демографического роста Эйлером $N_n = (1+r)^n N_0$ [Васаер, 2011]. Ферхюльст оценил по данным переписей показатели прироста и убыли, рассчитав таким способом для населения родной ему Бельгии предел $K = 6,5$ млн, что сейчас превышено в $\approx 1,9$ раза. Непосредственная популяционная характеристика «средняя плодовитость κ » используется только в уравнениях динамики убыли численности поколений $\dot{N} = -v(N(t), N(0))$, $N(0) \sim \kappa$. Запаздывание было включено именно в ту часть модели (2), которая отвечает за конкурентную регуляцию численности с фиксированной емкостью ниши K , но не в множитель эффективности воспроизводства. Включение τ в репродуктивную составляющую $\dot{N} = rN(t-\tau)f(N(t))$ большинством

¹ В этой большой статье 1948 г. об общих принципах экологического моделирования ситуация с запаздыванием при израсходовании ресурсов приведена Хатчинсоном в подстраничной сноске со ссылкой на результаты другого автора.

² Автор долго искал, почему решение уравнения (3) получило название логистической кривой, но единственное похожее объяснение — от греческого слова *logistikos*, которое означало просто «расчеты». В XIX в. все сложные вычисления проводились с таблицами логарифмов.

авторов не считается биологически оправданным [Ruan, 2006]. «Мальтузианский» коэффициент r (введенный гораздо раньше Л. Эйлером) по своей исходной трактовке есть разность между убылью и рождаемостью и уже включает естественную смертность. Главное отличие разных модификаций (3) $\dot{N} = rf(N^k; K) -$ в положении N_p точки перегиба $f'(N_p) = 0$ — в этом (гипотетическом) состоянии продуктивность (темпы образования новой биомассы) популяции максимальна. На наличии такого состояния суперпродуктивности основывались концепции оптимального промысла — maximum sustainable yield (MSY). Слепое следование оптимизационным алгоритмам не раз становилось причиной истощения запасов [Михайлов, Решетников, 2018]. В современных работах набор параметров исходной модели (3) стремятся расширить, но не менять базового принципа регуляции от фиксированной K -емкости экологической ниши. Применялся вариант Θ -логистической модификации (3):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\Theta \right), \quad \Theta > 1. \quad (4)$$

Или, например, в таком варианте из [Wei, Juang, Zhang, 2015]:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \frac{1 - \frac{N(t)}{(K+EN)^\Theta}}{1 - \frac{N(t)}{K(1-\gamma)}}. \quad (5)$$

Уравнение с включением $N(t - \tau)$ можно выразить как $\dot{N} = rf(t, N(t), N_t(\cdot))$, где $N_t(\cdot) = \{N(t + u), -\tau \leq u < 0\}$ — функциональная «предыстория». Для вычисления моделей с запаздывающим аргументом помимо начальных условий $N(0)$ к уравнениям, нужно задать начальную функцию-предысторию $y_0(u)$ для интервала $[-u, 0]$. В задачах экоддинамики используют в расчетах обычно стационарную функцию-историю $y_0(u) \equiv \text{const}$. Математическая теория уравнений с запаздыванием вне прикладного контекста развита в работах школы А. Д. Мышкиса [Мышкис, 1951]. Для прикладных задач проблема сейчас заключается в улучшении свойств циклического режима, в том числе в нестационарном случае $N(t - \tau(t))$. Вариант Борздыко для нестационарной среды $\dot{N} = N(t)(a(t) - b(t)N(t - \tau))$, где $a(t), b(t) \in C^2 > 0, t \in [0, \tau]$, не получил практического применения [Борздыко, 1985].

Исследованию свойств решения уравнения Хатчинсона посвящено множество работ [Kashchenko, 2013] (но обычно в однопараметрической форме: $\dot{x} = \lambda x(t)(1 - x(t + \tau))$), и предложено несколько обобщений для уравнения (2), в том числе отечественными авторами [Kolesov, Rozov, 2011], и для систем связанных уравнений [Glyzin, Kolesov, Rozov, 2019].

На некоторые свойства решения (2) при его расширениях и модификациях достаточно мало обращают внимания. Основная проблема для применения моделей со сложным поведением и бифуркациями — сохранение биологической интерпретируемости в достаточном диапазоне значений бифуркационных параметров. Параметры моделей неравноправны по качественному влиянию. Некоторые получаемые в решениях фазовые портреты становятся непригодными для сущностного истолкования, эти эффекты сужают тот диапазон значений параметров, который в реальности мы можем использовать. Приходится накладывать дополнительные ограничения в вычислительных экспериментах, что проблематично для сценариев при управляемом внешнем воздействии [Repevayukha, 2016]. Этот нюанс особенно характерен для дискретных популяционных моделей с возникновением каскадов бифуркаций и появлением циклов всех периодов $p \rightarrow \infty$ (встречается для итераций функций Рикера, Шепарда, Кушинга и др.) и отмечен еще В. В. Меншуткиным [Меншуткин, 1971].

Адекватность свойств колебательных режимов для популяционных моделей

В уравнении (2) возникает бифуркация рождения цикла $N_*(t; r\tau)$ при $r\tau > \pi/2$ [Глызин, Колесов, 1989]. Емкость насыщения экологической ниши K тут играет роль точки центра, вокруг которого возникает цикл $|\max N_*(t) - \min N_*(t)| \approx K$. Однако традиционная интерпретация параметра K в других модификациях может изменяться, становясь часто математическим рудиментом. Проблемы возникают для корректного описания в уравнениях с $t - \tau$ экстремальных вариантов экодинамики — стремительных изменений и колебаний с большой амплитудой численности. Если увеличить $r\tau$ в (2), то цикл быстро приобретет форму негармонических колебаний, что актуально и для других модификаций. Релаксационный цикл с увеличивающейся амплитудой по мере возрастания $r\tau$ получает вид все дальше отстающих друг от друга во времени Λ -образных пиков $\max N_*(t) \gg K$. Подобная динамика «пилообразных колебаний» известна для динамики серийных вспышек некоторых видов бабочек в бореальных лесах [Cooke, Lorenzetti, 2006]. Однако в наших расчетах траектория в минимумах цикла начинает сколь угодно близко приближаться к нулю. Для модели (2) (в однопараметрической форме) были получены [Faria, 2006] характеристики цикла:

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

Окрестности глубоких минимумов таких колебаний, где траектория долго пробегает околонулевые значения, становятся чрезвычайно длинными, потому, для популяционной интерпретации, нереалистичными. Сценарий образования вида-реликта выглядит иначе. В [Kolesov, Mishchenko, Rozov, 2010] рассматривалась модификация (2):

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

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

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

Условием (7) соответствует биологически интерпретируемая функция регуляции:

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

Таким способом расширяется число параметров, определяющих характеристики релаксационного цикла, так как при увеличении ζ в (8) амплитуда колебаний сокращается.

Из дополнительных ограничений при преобразовании исходного уравнения (4) к сингулярно возмущенному $\dot{x} = F(x(t-1), \epsilon)$ и предельному релейному уравнению с запаздыванием $\dot{x} = R(x(t-1))$ для (4) с (7) установлено существование единственного орбитально устойчивого цикла. Однако соответствие свойств цикла популяционному процессу снова проблематично, так как из утверждения о характеристиках колебаний в [Kolesov, Mishchenko, Rozov, 2010] получается:

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

Так как λ изначально указывается достаточно большим значением, то проблема популяционной интерпретируемости циклического режима в модификации остается. 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 возможностей повторного быстрого роста численности при характерных для насекомых-вредителей больших значениях r . На графиках динамики всплеск численности в отчетах приводят площади пораженного вредителем леса, но не нужно подстраивать модель популяции под этот опосредованный показатель. Один из вариантов решения проблемы с глубокими минимумами цикла $N_*(t; r\tau) \approx 0$ при больших τ приводит к необходимости неравномерного увеличения показателя степени в числителе и в знаменателе:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N^k(t - \tau)}{K + \zeta N^{k+1}(t - \tau)} \right). \quad (9)$$

Проблема влияния критического L -порога численности

В теоретической биологии достаточно долго обсуждается необходимость наличия минимальной численности особей L для поддержания существования популяции. Гипотеза популяционного L -минимума отражена в известной модели Базыкина, где L оказывается неустойчивым равновесием $\forall N(t) < L, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right) \times (N - L). \quad (10)$$

Интересно объединить идеи двух моделей — (10) и Θ -логистической (4) (где оправдано $0 < \Theta < 1$) — в новой гибко настраиваемой модификации, так как успех в выживаемости потомства при увеличении $N(t)$ в крупных колониях, например общественных насекомых, намного превосходит негативное влияние от внутривидовой конкуренции:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^\Theta \right) \sqrt[3]{N - L}, \quad \Theta \in \left[\frac{1}{2}, \frac{3}{4} \right]. \quad (11)$$

Квадратичная регуляция для создающих крупные колонии видов избыточна, но малая численность группы становится опасной.

Явление, известное в экологии как эффект Олли, говорит о важности оптимальной численности группы для размножения [Neverova, Khlebopros, Frisman, 2017]. Эффект для практики рыболовства часто связан с неожиданным снижением эффективности воспроизводства при недостаточной численности в малых группах рыб на нерестилищах. Этот эффект особенно актуален для видов с выраженным социальным поведением. Однако снижение численности $N(t) = K \rightarrow L$ не всегда ведет к вымиранию. Известно несколько реликтовых видов, находящихся длительно в малочисленном, но стабильном состоянии, как лопастеперая рыба *Latimeria menadoensis*, амударьинский лопатонос *Pseudoscaphirhynchus kaufmanni*, гаттерия *Sphenodon punctatum*. Сценарий образования локального убежища «рефугиума» для ранее многочисленного доминирующего вида в теории эволюции — один из интересных редких вариантов развития популяционных процессов. Оценить на практике величину минимальной группы достаточно сложно для конкретного вида без экспериментальных исследований. С другой стороны, некоторые опасные и стремительные инвазии начинались с единичных проникших экземпляров. В реальности судьба популяции в окрестности L -порога определяется случайными вероятностными факторами. Мы знаем только об удачных инвазиях единичных особей, но мы не знаем, сколько было случайных проникновений, которые закончились без образования популяции. В любом случае для двуполой популяции в модели разумно определить минимальную границу группы не менее двух особей. Альтернативный известный вариант модели эффекта минимальной группы без явного использования L -порога имеет вид

$$\frac{dN}{dt} = r_1 \frac{\gamma N^2}{\gamma + \sigma N} - \zeta N - \delta N^2.$$

Моделирование регуляции без фиксации K -емкости ниши

Базовая идея регуляции по Ферхюльсту требует включения фиксированной характеристики среды как емкости насыщения экологической ниши, которая может достигаться популяцией и сколь угодно долго. Подобный подход применим далеко не ко всем ситуациям в экодинамике. Трудно определить, что представляет собой балансовая емкость K , $f(K) = 0$ в контексте взрывообразно развивающейся инвазии вселенца с неконтролируемым репродуктивным потенциалом в новой среде. Более актуальный сегодня пример — острая вирусная инфекция. Патогенный вирус в организме иногда действительно захватывает «нишу» и заражает все доступные клетки, после чего процесс скоро заканчивается — летально. Подобное верно для многих ситуаций, когда верхний предел K -емкости может быть достигнут, но только на ограниченное время, так часто еще до достижения такого состояния начинаются необратимые изменения среды.

Модель с $rf(N(t - \tau))$ и запаздывающей с регуляцией в форме функции У.Рикера $f(x) = rxe^{-bx}$ предложена на основе данных лабораторных экспериментов австралийского энтомолога Николсона и носит в литературе название Nicholson's blowflies equation:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t - \tau) \exp(-bN(t - \tau)) - \delta N(t). \quad (12)$$

Эксперименты предполагали конкуренцию за ресурсы между разными стадиями развития насекомых, внешняя смертность δ добавлена феноменологически. Модель (12) при увеличении $r\tau$ демонстрирует широкий спектр релаксационных циклических и апериодических колебаний [Györi, Trofimchuk, 2002], но проблема минимумов $\lim_{\tau \rightarrow \infty} \min N_*(t, r\tau) = \epsilon$ сохраняется. Недостатки функции rxe^{-bx} обсудим в следующей работе. Далее предложим модификации для двух разных сценариев регуляции биотического противодействия. Далее мы используем запаздывание для простого варианта модели исчезновения популяции после колебаний без L -порога.

Модель сценария гибели для осциллирующей популяции

Актуально предложить модель исчезновения агрессивного вида с избыточным репродуктивным потенциалом после двух максимумов колебаний и без нереалистичного прохождения траекторией ϵ -окрестности нуля. Выберем для несложной модификации вместо квадратичного логарифмическое соотношение для саморегуляции и включим фактор дополнительной убыли. 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 «емкость ниши» в данной модели не тождественен той роли, что изначально полагалось у Ферхюльста, Пирла или Хатчинсона¹, потому мы используем в записи \mathfrak{K} :

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

Вычислительный эксперимент для популяции с высоким репродуктивным потенциалом в модели демонстрирует осцилляции, и траектория проходит два максимума численности. После второго пика, большего по сравнению с первым пиком, сразу при попадании в фазу глубокого минимума процесс завершается. Вычислительная среда сообщает об остановке расчетов при переходе через нулевое значение, и так реализуется сценарий гибели популяции. Критическим фактором для популяции в данном сценарии гибели становится собственный высокий репродуктивный потенциал, так как при сокращении r -параметра можно получить затухающие осцилляции. В модификации (13) при добавлении нелинейной внешней убыли придется пожертвовать удобным свойством $\forall t N(0) \geq 0, N(t) \geq 0$. В вычислительном эксперименте (см. рис. 1) мы

¹ Устойчивого равновесия или особой точки типа «центр».

сравнили динамику модели (13) с поведением (2) при аналогичном дополнении модели Хатчинсона с фактором смертности от внешних причин δ и при одинаковых значениях параметров K , τ . Можно сказать, что изъятие в (2) парадоксально делает популяцию более стабильной в режиме без глубоких периодов депрессии численности. Сценарий необходимости изъятия для избегания кризисов согласуется с реальными специфическими ситуациями. Например, популяцию слонов в Национальном парке Крюгера приходится контролировать путем изъятия особей [van Aarde, Whyte, Pimm, 1999], так как иначе не избежать кризиса в экосистеме, причем эффективно действует изъятие особей, находящихся в репродуктивном возрасте. Слоны, как ни странно, не хотят замедлять воспроизводство при приближении к теоретически рассчитанной для них K -емкости.

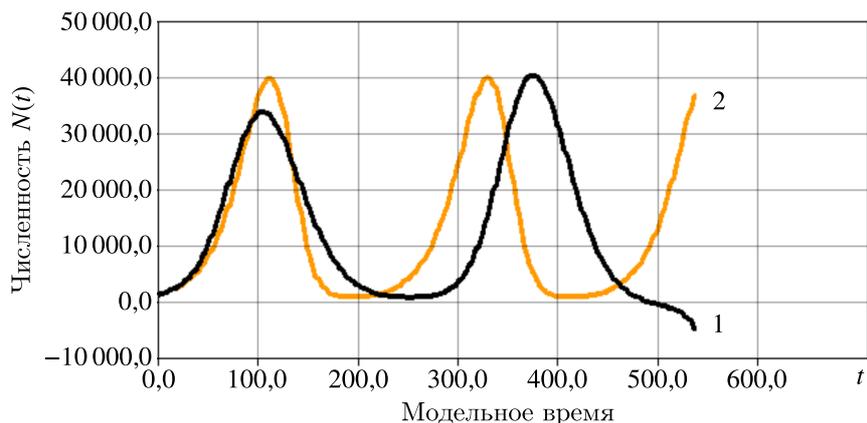


Рис. 1. Сравнение поведения решений моделей: 1 — динамика модели (13) в сценарии исчезновения вселенца при значениях $r = 0,0175$, $\delta = 0,007$, $N(0) = 10^3$, $\tau = 48$, $G = 15 000$; 2 — решение модели Хатчинсона с внешним изъятием, $r = 0,05$, $N(0) = 10^3 + 10$, $\delta = 0,007$

Подобный сценарий феноменологически описывает динамику исчезновения хищника после полного исчерпания пищевого ресурса в некоторых лабораторных экспериментах Гаузе с вселением хищной инфузории в колонию жертвы, на рис. 2 из оригинальной работы [Gause, 1934] именно уложились два максимума.

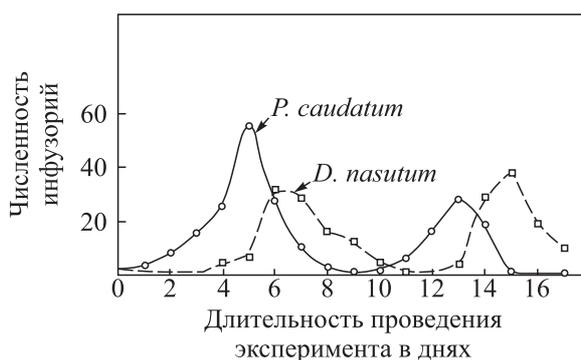


Рис. 2. Динамика двух противоборствующих видов инфузورий с гибелью популяций: жертвы *P. caudatum* и вселенного хищника *D. nasutum* из экспериментов Гаузе

Г. Гаузе ставил серии повторяющихся опытов, в том числе с искусственным изъятием лишних хищников и с убежищами для жертв. В своей книге Г. Гаузе отмечает роль случайных эффектов для судьбы лабораторных популяций инфузورий, так как на самом деле результаты его опытов не были predeterminedными, как это получается в наших моделях при заданных начальных

условиях. В энтомологических экспериментах С. Утиды с паразитическими осами и зерновыми жуками наблюдались длительные флуктуации всех видов [Fujii, 1999], которые тем не менее трудно назвать циклическими и регулярными, скорее спорадические всплески активности. Далее мы используем включение запаздывания во внешней регуляции для интересной популяционной задачи о временном кризисе, которая не связана с флуктуациями.

Модель преодоления кризиса с пороговой регуляцией противодействия

В реальности формализованное в модели воздействие может отражать целенаправленное биологическое подавление вредных видов, которое осуществляют при выпуске их паразитических естественных врагов, например наездников семейств Braconidae, Ichneumonidae или энтомпатогенных грибов *Beauveria bassiana*, которых специально разводят. Давление наездников на популяцию зависит от количества доступных им жертв в прошлом поколении, что отличается от хрестоматийного варианта «хищник–жертва». Однако полного подавления методами биологического контроля достичь удается крайне редко, так как их воздействие регулируется более сложным образом. Так, эффективность атак паразитов возрастает при скученности жертв [Fefelova, Frolov, 2008], патогенные микроорганизмы аналогично интенсивно распространяются только при повышенной плотности.

Рассмотрим ситуацию активного противодействия, которое формируется спустя некоторое время против быстро размножающейся популяции. Такое сопротивление в свою очередь имеет сложную регуляцию $F(N)$ и с запаздыванием, в форме уравнения $\dot{N} = rN(t)f(N(t - \tau)) - F(N^k(t - \tau_1))$. Через некоторое время популяция, внутренне регулируемая с собственным запаздыванием, начинает встречать сопротивление со стороны биотического окружения, и данный интервал времени τ_1 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 (эпитопам) вируса. У других иммунная активация происходит замедленно, вирус получает время на активное развитие в организме, и в худшем для нас сценарии инфекция, столкнувшись с ослабленным иммунитетом, переходит в хроническое состояние, с накоплением дальнейших мутаций. Механизм иммунной активации — процесс многоступенчатый и триггерный, с событийной компонентой, где не все события при выборе эпитопов и активации наивных лимфоцитов априори предопределены. В полностью непрерывной модели для существенного описания непосредственно механизм запуска ответа недоступен, потому моделирование инфекционной динамики тут останется иллюстративным.

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-конкурентов стать не может. Однако иногда наблюдаются нерегулярные короткие вспышки массовых размножений у уязвимых для естественных врагов вредителей в вечнозеленом лесу с очаговой дефолиацией леса. В работе [Clark, 1964] описана ситуация в вечнозеленом эвкалиптовом лесу, когда псиллиды (листоблошки) вдруг переходят к вспышке численности, хотя у них много врагов и нет химической защиты. В отряде перепончатокрылых существуют семейства ос-паразитов, которые атакуют и откладывают яйца в других перепончатокрылых паразитах. Жизненный цикл осы-паразита должен быть точно приспособлен для развития внутри конкретного хозяина. Действия всех паразитов специфичны, им подходят только определенные стадии развития 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. В результате межвидового соперничества паразитов у листоблошек появляется возможность для ограниченной во времени фазы роста численности, если их популяция преодолевает 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. На рисунке из [Clark, 1964] показана динамика популяционного процесса с фазами развития вспышек псиллиды *Cardiaspina albitextura* с пороговыми численности (см. рис. 3). Такие краткие вспышки и последующие кризисы имеют локальный характер и не несут сплошных поражений леса.

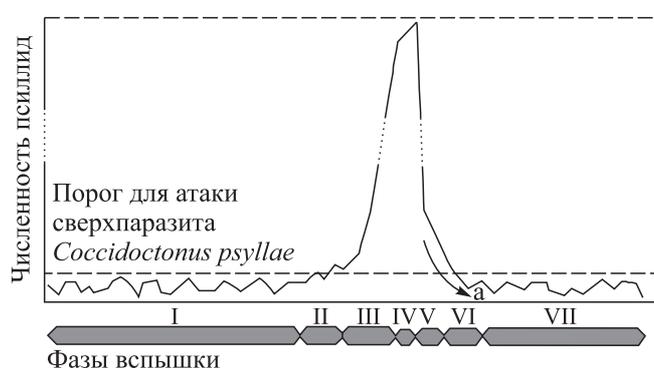


Рис. 3. Пример пороговой регуляции: динамика краткой вспышки псиллид с основными фазами из [Clark, 1964]

Представим, что развивается ситуация внезапного обострения конкурентного противоборства для популяций при приближении к некоторому порогу численности J , что значительно меньше теоретической допустимой емкости. При приближении к порогу конкуренция при внешнем воздействии обостряется и возникает кризис, однако уровень давления зависит от состояния популяции нелинейно. Выразим в уравнении пороговый эффект противодействия агрессивному росту численности с логарифмической саморегуляцией следующим образом:

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

В сценарии модели (14) на первом этапе происходит увеличение численности небольшой группы $N(0) < J$ по варианту логистической кривой, но рост останавливается до прохождения точки перегиба. Вместо обычной стабилизации после краткого превышения равновесия «овершута» далее начинается стадия резкой убыли численности при возрастании $F(N^m)$, $m = 2$, до того, как потенциал роста будет исчерпан внутривидовой регуляцией и ограниченностью ресурсов. Воздействие специфических биотических внешних, но зависящих от численности $N(t-\tau_1)$ факторов создает порог, при приближении к которому популяция переходит в демографический кризис (см. рис. 4). Параметр \mathfrak{R} тут — теоретическая предельная емкость пищевых ресурсов, которая для малой локальной группы не достигается.

Популяция проходит глубокий кризис, так как реакция ее биотических противников аналогично ослабляется, и в результате популяционный процесс после переходных колебаний стабилизируется на уровне $\lim_{t \rightarrow \infty} = P < J$. При уменьшении коэффициента воздействия δ , от которого зависит глубина кризиса, циклический режим сохраняется. Модель применима для ис-

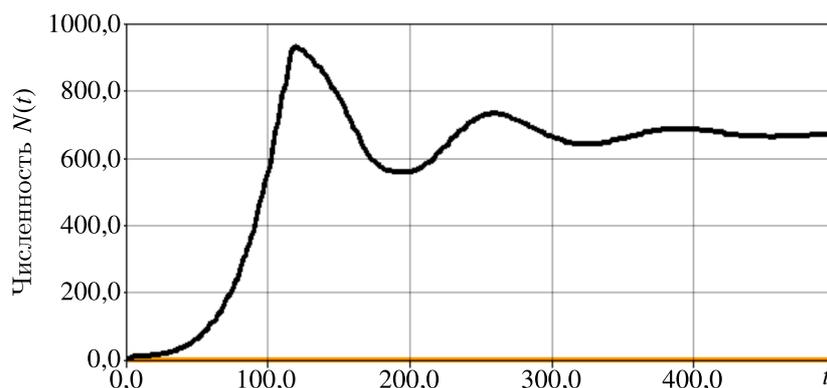


Рис. 4. Сценарий преодоления кризиса в разработанной модели (14) при $m = 2$, $r = 7,17 \times 10^{-3}$, $J = 10^3$, $\mathcal{R} = 15 \times 10^3$, $\tau = \tau_1 = 48$, $\delta = 10$, $q = 4,2 \times 10^{-3}$, $N(0) = 10$

ходно малой группы $N(0) < J/4$, при $N(0) = 2/3J$, $m > 2$, развитие станет v -образным эффектом прохождения стадии «бутылочного горлышка» $N(t) \rightarrow \epsilon$. В сценарии адаптируется именно внешнее воздействие, для учета адаптации самой популяции можно использовать корректировку в регуляции $\ln\left(\frac{\sqrt{(\mathcal{R} - N(t - \nu))^2/N(t - \tau)}}{N(t - \tau)}\right)$. Ограничивающий показатель воздействия J , $N(t) < J$, $\forall t$, $0 < N(0) < J$, в уравнении (14) зеркально симметричен по смыслу критическому порогу L из уравнения А. Д. Базыкина как нижней грани для существования локальной популяции $0 < N(0) < L$, $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$. В развитии модели логично представить, что J не является константой, но, возможно, станет ступенчатой триггерной функцией [Perevayukha, 2018]. Например, в простом варианте порог J колеблется от смены сезонов по периодическому закону $J(\omega(t))$.

Заключение

Разработана модель для специфического сценария преодоления резкого кризиса, который возникает после быстрого роста популяции с высоким r -параметром. Подобные быстрые переходы между трендами роста и депрессии актуальны для многих инвазионных процессов. Идея модели — в том, что уровень сопротивления должен меняться по своим внутренним причинам, адаптируясь к предшествующему состоянию вида-антагониста. В сценарии с (14) уровень оказываемого противодействия регулируется нелинейным образом. В нашей модификации (11) учтен эффект Олли для популяции, требующей большой плотности особей для эффективного размножения.

Многие популяции, включая наших предков после переселения в Европу, проходили состояние малочисленной локальной группы, но впоследствии продолжили рост численности. Исследовать свойства переходных режимов неустановившихся биологических процессов гораздо интереснее, чем анализировать форму асимптотических состояний [Plyusnina et al., 2005]. Для каждого специфического сценария требуется разработка целенаправленной модели. Соответственно ситуации должна меняться трактовка используемых в моделях величин, которые имеют границы адекватности [Борисова, Соловьева, 2017]. Иногда ситуации, влекущие избыточную численность одного из видов, создаются искусственно. В Китае наладили производство деликатесных моллюсков в морских садках, их плотность стала очень большой. После достижения порога началась эпизоотия нового штамма вируса герпеса устриц, и, несмотря на все усилия, достичь прежних объемов производства моллюсков не удастся. Включение пороговых значений в модель может получить интерпретацию и в случае регуляции при действии каннибализма в одновидовой системе.

Запаздывание в модели мы биологически интерпретируем как агрегированную величину из нескольких функциональных составляющих для данной среды. Во временные факторы регуляции с последствием могут включаться скорость истощения/восстановления ресурсов среды, время онтогенетического развития, длительность миграции и образования скоплений для размножения. Потому мы рассматриваем регуляцию с отставанием во времени для слагаемого в правой части $-F(N(t - \tau_1))$ как атрибут процессов взаимодействия взаимно адаптирующихся компонентов экосистемы, но не априорное свойство самих видов. Как мы хорошо знаем, на некоторые инфекции иммунная реакция у нас вырабатывается быстро и эффективно, на другие — длительно и недостаточно. Поведение модели при увеличении q можно интерпретировать как иллюстративный сценарий для образования колеблющегося очага хронической инфекции после острой стадии с применением терапии. Тогда переменный уровень $J(t)$ должен функционально отражать текущее состояние организма. Иммунный ответ имеет не только механизмы активации, но и средства ингибирования. Иногда организм сам преждевременно тормозит излишне интенсивный иммунный ответ, когда вирусная нагрузка несколько снижается, так как гиперактивация иммунитета и выброс провоспалительных цитокинов выше порога — это опасное состояние. Описание действия иммунных механизмов требует расширения числа уравнений и даже не пороговой функции регуляции, а предикативной смены формы правой части. Поведение «иммунологической» модели для вирусной инфекции должно зависеть и от начальной дозы заражения $N(0)$, так в экспериментах с заражением мышей качество иммунного ответа резко менялось при повышении концентрации инокулянта гриппа [Marois, Cloutier, Garneau, 2012], то есть возможны зависимость $F(N(t - \tau_1), N(0))$ и вариант $\tau_1(t) \rightarrow 0$.

В дальнейших исследованиях актуальна разработка модели сценария, где гибель популяции происходит не из окрестности малочисленного равновесия L -порога или флуктуаций с $\min N_*(t; r\tau) \rightarrow \epsilon$, но после достижения предельной теоретической емкости: $N(t) \rightarrow \aleph$. Такую численность в ситуации бурного роста со слишком медленным сопротивлением $\tau_1 \rightarrow \infty$ среда поддерживать уже неспособна: $\forall N(t) \geq \aleph \lim_{t \rightarrow T_0} N(t) = 0$. Примеры таких ситуаций нередки, завезенные на острова северные олени не собираются балансировать свою численность на приемлемом уровне [Mikhailov, Spesivtsev, 2020], в результате пастбища без охоты оказываются вытоптаннами и популяция копытных деградирует.

Список литературы (References)

- Борздыко В. И. Об исследовании популяционной модели Хатчинсона // Дифференциальные уравнения. — 1985. — Т. 21, № 2. — С. 316–318.
- Botrdyiko V. I. Ob issledovanii populyatsionnoy modeli Khatchinsona [On the study of the Hutchinson population model] // Differentsial'nyye uravneniya [Differential equations]. — 1985. — Т. 21, No. 2. — P. 316–318 (in Russian).
- Борисова Т. Ю., Соловьева И. В. Проблемные аспекты моделирования популяционных процессов и критерии их согласования // Математические машины и системы. — 2017. — № 1. — С. 71–81.
- Borisova T. Yu., Solov'eva I. V. Problemnyye aspekty modelirovaniya populyatsionnykh protsessov i kriterii ikh soglasovaniya [Problematic aspects of modeling population processes and criteria for their agreement] // Matematicheskiye mashiny i sistemy [Mathematical machines and systems]. — 2017. — No. 1. — P. 71–81 (in Russian).
- Глызин С. Д., Колесов Ю. С. Аттрактор биллокальной модели уравнения Хатчинсона с диффузией при большом коэффициенте линейного роста // Доклады АН СССР. — 1989. — Т. 307. — С. 351–353.
- Glyzin S. D., Kolesov Yu. S. Attraktor bilokal'noy modeli uravneniya Khatchinsona s diffuziyey pri bol'shom koeffitsiyente lineynogo rosta [Attractor of the bilocal model of the Hutchinson equation with diffusion for a large coefficient of linear growth] // Doklady AN SSSR [Reports of the USSR Academy of Sciences]. — 1989. — Vol. 307. — P. 351–353 (in Russian).
- Меншуткин В. В. Математическое моделирование популяций и сообществ водных животных. — Л.: Наука, 1971. — 198 с.
- Menshutkin V. V. Matematicheskoye modelirovaniye populyatsiy i soobshchestv vodnykh zhyvotnykh [Mathematical modeling of populations and communities of aquatic animals]. — Leningrad: Nauka, 1971. — 198 p. (in Russian).

- Мышкис А. Д.* Линейные дифференциальные уравнения с запаздывающим аргументом. — М.–Л., Гостехиздат, 1951. — 255 с.
Mishkis A. D. Lineynyye differentsial'nyye uravneniya s zapazdyvayushchim argumentom [Linear Delay Differential Equations]. — М.–Л.: Gostekhizdat, 1951. — 255 p. (in Russian).
- Михайлов В. В., Решетников Ю. С.* Модель динамики популяции рыб с расчетом темпов роста особей и сценариев гидрологической обстановки // Информационно-управляющие системы. — 2018. — № 4. — С. 31–38.
Mikhailov V. V., Reshetnikov Yu. S. Model of fish population dynamics with calculation of growth rates of individuals and scenarios of hydrological conditions // Informatsionno-upravlyayushchiye sistemy [Information and Control Systems]. — 2018. — No. 4. — P. 31–38 (in Russian).
- Bacaer N. A.* Short History of Mathematical Population Dynamics. — London: Springer-Verlag, 2011. — 232 p.
- Clark L. R.* The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) // Australian Journal of Zoology. — 1964. — Vol. 12, No. 3. — P. 362–380.
- Cooke B. J., Lorenzetti F.* The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Quebec, Canada // Forest Ecological Management. — 2006. — Vol. 226. — P. 110–121.
- Epstein G. I., Smale D. A.* Between-habitat variability in the population dynamics of a global marine invader may drive management uncertainty // Marine Pollution Bulletin. — 2018. — Vol. 137. — P. 488–500.
- Faria T.* Asymptotic stability for delayed logistic type equations // Mathematical and computer modeling. — 2006. — Vol. 43. — P. 433–445.
- Fefelova Yu. A., Frolov A. N.* Distribution and mortality of corn earworm (*Helicoverpa armigera*, Lepidoptera, Noctuidae) on maize plants in Krasnodar territory // Entomological Review. — 2008. — Vol. 88, No. 4. — P. 480–484.
- Fujii K.* Overview of S. Utida's research // Researches on Population Ecology. — 1999. — Vol. 41, No. 1. — P. 11–13.
- Gause G. F.* The Struggle for Existence. — Baltimore: Williams and Wilkins, 1934. — 163 p.
- Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh.* A self-symmetric cycle in a system of two diffusely connected Hutchinson's equations // Sb. Math. — 2019. — Vol. 210, Iss. 2. — P. 184–233.
- Gyori I., Trofimchuk S. I.* On the existence of rapidly oscillatory solutions in the Nicholson blowflies equation // Nonlinear Analysis. — 2002. — Vol. 48, No. 7. — P. 1033–1042.
- Hutchinson G. E.* Circular causal systems in ecology // Ann. New York Acad. Sci. — 1948. — Vol. 50, No. 2. — P. 221–246.
- Kashchenko S. A.* Asymptotics of the solutions of the generalized Hutchinson equation // Automatic Control and Computer Sciences. — 2013. — Vol. 47, No. 3. — P. 470–494.
- Kideys K. E.* The invasive ctenophore Mnemiopsis problem in the Black and Caspian Seas // Biomare Newsletter. — 2002. — Vol. 3. — P. 55–67.
- Kolesov A. Yu., Mishchenko E. F., Rozov N. K.* A modification of Hutchinson's equation // Computational Mathematics and Mathematical Physics. — 2010. — Vol. 50, No. 12. — P. 1990–2002.
- Kolesov A. Yu., Rozov N. K.* The theory of relaxation oscillations for Hutchinson's equation // Mat. Sbornik. — 2011. — Vol. 202, No. 6. — P. 51–82.
- Marois I., Cloutier A., Garneau E.* Initial infectious dose dictates the innate, adaptive, and memory responses to influenza in the respiratory tract // Journal of Leukocyte Biology. — 2012. — Vol. 92, No. 1. — P. 107–21.
- Mikhailov V. V., Spesivtsev A. V.* Evaluation of the Dynamics of Phytomass in the Tundra Zone Using a Fuzzy-Opportunity Approach // Studies in Computational Intelligence. — 2020. — Vol. 868. — P. 449–454.

- Neverova G. P., Khlebopros R. G., Frisman E. Y.* The Allee effect in population dynamics with a seasonal reproduction pattern // *Biophysics*. — 2017. — Vol. 62, No. 6. — P. 967–976.
- Perevaryukha A. Yu.* Modeling Abrupt Changes in Population Dynamics With Two Threshold States // *Cybernetics and Systems Analysis*. — 2016. — Vol. 52, No. 4. — P. 623–630.
- Perevaryukha A. Yu.* Phenomenological computational model for the development of a population outbreak of insects with its bifurcational completion // *Mathematical Models and Computer Simulations*. — 2018. — Vol. 10, No. 4. — P. 501–511.
- Plyusnina T. Yu., Lavrova A. I., Riznichenko G. Yu., Rubin A. B.* Modeling the ph and transmembrane potential banding along the cell membrane of alga *Chara corallina* // *Biophysics*. — 2005. — Vol. 50, No. 3. — P. 434–440.
- Ruan S.* Delay differential equations in single species dynamics. — Springer: Dordrecht, 2006. — 138 p.
- van Aarde R., Whyte I., Pimm L.* Culling and the dynamics of the Kruger National Park African elephant population // *Animal Conservation*. — 1999. — Vol. 2, No. 4. — P. 287–294.
- Wei J., Juang H., Zhang Y.* A review of two population growth models and an analysis of factors affecting the Chinese population growth // *Asian Journal of Economic Modelling*. — 2015. — Vol. 3, No 1. — P. 8–20.
- Wright E. M.* A nonlinear differential difference equation // *J. Reine Angew. Math.* — 1955. — Vol. 194, No. 4. — P. 66–87.