



УДК 519.6, 517.926

**Сценарии прохождения состояния
«бутылочного горлышка» инвазионным видом
в новой модели динамики численности популяции**

А. Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН
Россия, 199178 Санкт-Петербург, 14-я линия В.О., 39
E-mail: temp_elf@mail.ru

Поступила в редакцию 14.04.2018, принята к публикации 26.05.2018

Тема. Развитие исследований в области математического моделирования специфических экологических ситуаций и переходных режимов, которые возникают в нелинейных популяционных процессах со сложной внутренней регуляцией. **Цель.** Разработка методов моделирования трудно предсказуемых и резких изменений в сообществах конкурирующих видов, происходящих после вторжения и адаптации вида с потенциально высоким репродуктивным потенциалом в новый ареал с благоприятными условиями размножения. **Актуальность.** При развитии стремительной вспышки численности не работают обычные, легко математически формализуемые принципы регулирования эффективности воспроизводства популяций. К сценариям, относящимся к области проявления экстремальной динамики численности, неприменимы традиционные модели математической биологии для описания асимптотического роста численности или устойчивых колебательных режимов. **Метод.** Выработка активного противодействия вторжению часто существенно запаздывает, потому методом математического описания переходных ситуаций выбраны дифференциальные уравнения с запаздыванием. Предполагается, что вспышка численности есть группа явлений, разнородная по своим динамическим характеристикам, этапам и причинам. Вспышки у насекомых отряда Hemiptera отличаются по фазам и продолжительности от нашествия чешуекрылых вредителей Lepidoptera. Отличаются варианты развития и завершения вспышек. **Результат.** Основным результатом работы стал модельный сценарий на основе модификаций дифференциальных уравнений с запаздыванием, когда после бурной первичной инвазии вторгшийся вид проходит режим «бутылочного горлышка» – предельно малой группы особей, способной к дальнейшему выживанию при благоприятных условиях. При рассмотрении в модификации модели активного противодействия инвазии предполагается, что нежелательный вид способен существенно трансформировать свое новое биотическое окружение. **Обсуждение.** Один из рассмотренных вычислительных сценариев приводит к разрушению возникшего в уравнении циклического режима. Моделируемая ситуация отражает элиминацию опасного вида-конкурента из нового ареала после «бутылочного горлышка». Реальные биологические процессы в нестационарных средах предусматривают несколько вариантов пути. Альтернативный вариант полученного модельного сценария в модификации уравнения с независимым изъятием особей из группы – завершение вспышки чужеродного вида с формированием устойчивого малочисленного и возможно скрытого очага-убежища, который назван «режим рефугиума».

Ключевые слова: уравнения с запаздыванием, чужеродные виды, минимальная численность, переходные режимы, циклы, иммунный ответ, моделирование инвазионных процессов.

<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-5-63-80>

Образец цитирования: Переварюха А.Ю. Сценарии прохождения состояния «бутылочного горлышка» инвазионным видом в новой модели динамики численности популяции // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2018. Т. 26, № 5. С. 63–80. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-5-63-80>

Scenarios of the passage of the «population bottleneck» by an invasive species in the new model of population dynamics

A. Yu. Perevaryukha

St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of the Russian Academy of Sciences
39, 14th Linia, VI, 199178 St. Petersburg, Russia

E-mail: temp_elf@mail.ru

Received 14.04.2018, accepted for publication 26.05.2018

Topic. The subject of the article is the expansion of the author's research series in the direction of mathematical modeling of specific ecological situations and transitional regimes that arise in nonlinear population processes with complex internal regulation. **Aim.** The purpose of the article is to develop methods for modeling difficult-to-predict and abrupt changes in the ecology of communities of competing species. Such events occur after the invasion and adaptation of a species with a potentially high reproductive potential to a new area with favorable reproduction conditions. **Relevance.** The significance of the environmental problem we are considering based on the fact that when developing a rapid outbreak of insect, ordinary and easily mathematically formalized principles for regulating the efficiency of population reproduction do not work. In scenarios related to the manifestation of extreme population dynamics, traditional models of mathematical biology for describing asymptotic growth of populations or stable oscillatory regimes will not be applicable. **Method.** Activation of inclusion in the active counteraction for aggression is often significantly delayed, therefore, differential equations with delay are chosen by the mathematical description of transient situations. We believe in the development of new models that outbreaks of populations are a group of phenomena that are heterogeneous in their dynamic characteristics, stages and causes. The outbreaks of Hemiptera's insects differ in terms of phases and duration from invasions of Lepidoptera pests. Variants of development and completion of outbreaks differ. **Result.** The main result of our work will be a model scenario based on modifications of differential equations with delay, when after invasive invasion the invading species passes through the «bottleneck mode» – of a critically small group of individuals, capable of further survival only under favorable conditions. We solved the problem of bottleneck in the population dynamics when considering in the modification of the active counteraction model of invasion, it is assumed that the undesirable species is able to substantially transform its new biotic environment. **Discussion.** One of the considered computational scenarios leads to the destruction of the cyclic regime that appeared in the equation, which reflects the elimination of the dangerous competitor species from the new habitat. Real biological processes of insect dynamics provide for several variants of final paths. An alternative version of the scenario obtained by us in the modification of the equation with independent withdrawal is the completion of the outbreak of the alien species with the formation of a stable small group, perhaps in the hidden shelter for the so-called «refugium mode».

Key words: equations with delay, alien species, minimum number, transitional regimes, cycles, immune response, modeling of invasive processes.

<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-5-63-80>

References: Perevaryukha A.Yu. Scenarios of the passage of the «population bottleneck» by an invasive species in the new model of population dynamics. *Izvestiya VUZ, Applied Nonlinear Dynamics*, 2018, vol.26, iss.5, p.63–80. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-5-63-80>

Введение

Известные модели математической экологии рассматривают балансовые состояния и трансформации между режимами (пусть даже хаотическими) сосуществования видов, но в пределах допустимых интервалов. Эти модели разработаны для диссипативных структур. В работе [1] описан случай опасной инвазии популяции в модели с образованием особой, экстремальной динамики численности $N(t)$, когда при большом репродуктивном r -потенциале вторгшегося вида достигнутое балансовое равновесие (то есть регулярные осцилляции $N_*(t)$) является лишь промежуточным. В развитии сценария инвазии становится невозможным наличие замкнутого ограниченного притягивающего подмножества фазового пространства, характеризующего компромисс вида и среды.

Моделированию нестационарных процессов в водных экосистемах при изменении состава рыбного населения посвящена работа [2] (на примере ситуации озера Севан после снижения его уровня) и работа [3] (на примере фауны реки Меконг). Модели построены с использованием дискретных функциональных итераций.

Рассмотрим экстремальные ситуации в непрерывной форме. Для описания динамики популяции в этом случае воспользуемся моделью, предложенной нами ранее в [1, с. 57, ур-ние (6)]. Для удобства изменим трактовку параметра экологической ниши (в новом обозначении \mathfrak{K}) и введем уровень предкритического насыщения (в новом обозначении Υ)

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

здесь τ – запаздывающая регуляция. В уравнении (1) при увеличении r происходит не только бифуркация рождения цикла, но разрушение колебательного режима – переход от релаксационного цикла $N_*(r, t)$ к псевдопериодической траектории: $\sup N(t) = \infty$. Сценарий трактуется как разрушение среды из-за влияния нового, агрессивного вида при отсутствии достаточно сильных механизмов его внешнего контроля. Модель предполагает, что имеется два пороговых значения емкости для вселившегося опасного вида. Один из порогов Υ это уровень, при котором инвазионный вид уже способен вступать в активное противоборство. Второй порог \mathfrak{K} приводит к состоянию, когда деструктивные процессы, вызванные его размножением, становятся необратимыми.

Во многих ситуациях инвазии наблюдается, что чем меньше группа особей, тем сильнее влияние внешних случайных факторов на флуктуации. Известно множество попыток целенаправленного вселения (особенно в Волго-Каспийском регионе [4]), но многие целенаправленные интродукции недостаточно массовых групп заканчивались неудачно. Даже опасно размножившийся сейчас краб *Paralithodes camtschaticus* (крупный хищник) прижился в Баренцевом море не с первого раза. Порог численности Υ обусловлен уровнем адаптации, при котором стохастические факторы, не описываемые явно, более не проявляют главенствующей роли в успехе воспроизводства. Потому важно было учесть отклонение $\omega = (\Upsilon - N(t - \tau))$, корректирующее эффективность репродуктивного процесса.

В вычислительном эксперименте, результаты которого приведены на рис. 1, была реализована демографическая катастрофа вида в нестабильной (подверженной

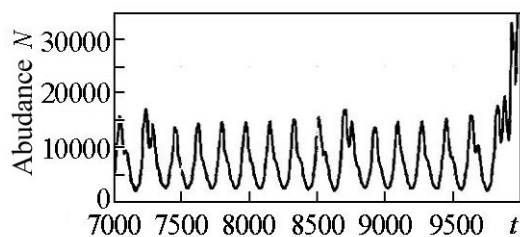


Рис. 1. Переходный колебательный режим и $N(t) \rightarrow \infty$ в (1), описывающий особый сценарий деструкции всей биосистемы, $\Upsilon = 5000$, $\mathfrak{K} = 15000$

Fig. 1. Transient oscillatory mode which describes a special scenario of the destruction of a total biosystem, $\Upsilon = 5000$, $\mathfrak{K} = 15000$

сто увеличения амплитуды колебаний потеря диссипативных свойств траекторией решения – в форме резкого образования неограниченной $N(t) \rightarrow \infty$ псевдопериодической траектории.

Полученный сценарий демографической катастрофы наиболее близок к кризису островной популяции. Типичный пример: завезенные на острова северные олени без охоты способны так вытаптывать медленно восстанавливающуюся почву, что долговременный баланс репродуктивного потенциала и слишком хрупкой среды без внешнего регулирования становится невозможен. Далеко не всегда достижение некоторого значения численности $\Upsilon < \bar{N} < \mathfrak{K}$ должно замедлить скорость прироста. Зачастую, при большом количестве особи более эффективно противостоят хищникам и подавляют конкурентов. Так, инвазионный моллюск [5] *Dreissena polymorpha* образует плотные неприступные щиты-скопления, а объединяющиеся в колонии грибы и простейшие организмы ведут химическую войну с конкурентами.

Циклы мелких северных грызунов в экологической реальности неустойчивы и могут смениться долгой депрессией при неблагоприятных условиях среды на пике численности [6].

Другая трактовка моделируемого сценария – периодически рецидивирующая в организме инфекция с летальным завершением, что типично для ряда трансмиссивных инфекционных заболеваний, а именно: при заболевании малярией иммунный ответ организма формируется медленно и действует слабо; болезни Брилля – рецидивный сыпной тиф, проявляющийся через многие годы после первичного заражения.

Полученный сценарий в (1) достаточно специфичен и не может претендовать на обобщение взрывообразных случаев поведения видов, включая вторженцев. Трактующаяся как типичная, ситуация короткой вспышки, не несущей пролонгированных последствий, описанная в популярной книге Ю. Одума [7], является только одним из вариантов вспышки. Данный хрестоматийный пример приведен по наблюдениям насекомого-вредителя в вечнозеленом лесу, значит при достаточно особых условиях. Если первые фазы процессов перехода к взрывообразной динамике численности обладают значимыми признаками сходства, то завершение экстремальной динамики весьма разнообразно по формам динамики.

внешнему воздействию) среде обитания. Можно образно назвать такие виды «вторженцами», выделяя их среди других безобидных гостей – «вселенцев». Заметим, что разрушительные последствия вызывают не так много видов. Часто проникновения чужеродных «alien species» видов замечают только дотошные зоологи.

При увеличении $r\tau < \hat{r}$ в (1) возникнет устойчивый цикл $N_*(r\tau, t)$ релаксационной формы – известное общее свойство подобных уравнений. При $r\tau + \delta_r > \hat{r}$ в сценарии наблюдается вме-

В настоящей статье рассматривается моделирование сценариев динамики популяции с высоким репродуктивным потенциалом, приводящих к прохождению диапазона значений малой численности, или так называемого «бутылочного горлышка» («bottleneck»). Подобный переход может становиться критическим для дальнейшего существования вида в среде. Смены фаз инвазий чужеродных видов происходят различным образом, в том числе по негативному для самого вселенца сценарию с его дальнейшим исчезновением. Прохождение «бутылочного горлышка»

может быть связано с внезапным появлением негативного фактора у стабильной ранее популяции. Так, на рис. 2 [8] проиллюстрирован сценарий динамики культивируемой в лабораторных условиях колонии бактерий при введении вируса-бактериофага. В данном случае показан благополучный для обоих видов сценарий, но не единственно возможный – уничтожение бактерии привело бы к исчезновению и вируса. В данном случае ключевым становится интервал времени до момента, когда сработает механизм модификации кластеров с образцами генов вирусов и распространится резистентность именно к такому вирусу.

Бактерии способны вырабатывать контрмеры и противостоять вирусу, поэтому колония проходит минимальную численность к новому промежуточному равновесию – вирусу аналогично необходимо изменяться для выживания. У бактерий открыт механизм CRISPR-Cas [9] антивирусного защитного механизма встроенного в геном, куда помещаются ДНК-кластеры вирусов и совместно с белками Cas это обеспечивает высокую вероятность нахождения по записанному образцу чужеродных нуклеиновых кислот и их разрыв. Традиционными моделями трофической цепи «хищник–жертва» такой сценарий не описывается. Рассмотрим связанные с проблемой моделирования инвазий варианты моделей регуляции динамики, включая важный фактор запаздывания.

1. Базовые принципы формализации популяционной регуляции

Описание действия саморегуляции численности в зависимости от условий размножения – вечная задача в математической экологии. Условия разнятся из-за биологического окружения в немалой степени. Актуально продолжить модифицировать методы моделирования критического проявления отставания в регуляции численности, так как взятая за основу в (1) квадратичная зависимость саморегуляции численности популяции обладает рядом недостатков, хотя и является для математической экологии краеугольным камнем фундамента научного направления. В современных быстро меняющихся из-за антропогенного фактора условиях и адаптации чужеродных видов интересен сценарный подход к рассмотрению явлений, связанных со

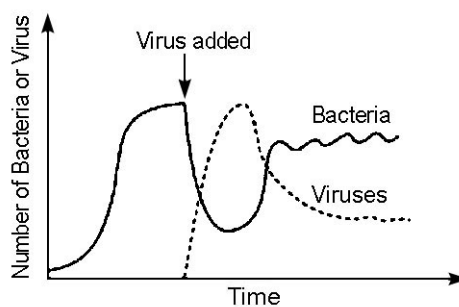


Рис. 2. Успешное прохождение «бутылочного горлышка» колонией бактерий после вторжения вируса-бактериофага [8]

Fig. 2. Successful passage of the «bottleneck» by a colony of bacteria after the invasion of the bacteriophage virus [8]

стремительным сдвигом индекса выравненности биологического разнообразия или подобными резкими нарушениями равновесия.

Уравнение (1) является расширением для популярной модели Г.Е. Хатчинсона, которая впервые обоснована в 1948 году [10]. Эта модель, в свою очередь, представляет собой осцилляционную вариацию на тему известного уравнения модели $\dot{N} = rf(N^2)$ ограниченного роста $\sup N(t) = K$ популяции Ферхюльста [11]. В какую именно из составляющих правой части $f(N^n)$ популяционных моделей следует включать τ -запаздывание дискутировалось в некоторых работах [12].

Будет ли популяция на всем возможном диапазоне численности подчиняться уравнению монотонного $\forall N(0) < K, t \rightarrow \infty : N(t) \leq K$ асимптотического роста – оставалось для демографии вопросом. Авторы первых моделей, которые называют *популяционными*, интересовал человеческий социум их стран, а не динамика вредителей или бактерий. Скорее из социально-экономических соображений полагалось у уравнения $\dot{N} = rf(N^2)$ наличие точки $f(N) = 0 : f(N) < 0, N > \tilde{N}$ снижения скорости прироста до его остановки, как в логистической модели на уровне «насыщения среды» $f(N^*) = 0, N^* = K$. Мы полагаем, базовое понятие *емкость среды* K в контексте перехода к взрывообразному размножению имеет ограниченную область применения в модельном представлении квадратичной (степенной) зависимости регулирования, что необходимо учитывать при построении усовершенствованных моделей. Из-за иной трактовки параметра мы заменили в (1) привычное обозначение K на \mathfrak{K} , бывают ситуации у вида в конкретной среде, когда не находится объема экологической ниши как конечного ненулевого супремума. То есть достичь предельного объема \mathfrak{K} возможно, но остаться в таком состоянии нереально.

Хрестоматийная квадратичная саморегуляция численности изначально не рассматривалась Ферхюльстом, основателем математических методов популяционных исследований, как единственно возможная для модели ограниченного роста. Коэффициентам M, m, p^u – оригинальным параметрам модели – сам Ферхюльст придавал несколько иной демографический смысл, чем сейчас трактуется при описании модели лимитированного роста в учебниках экологии. Аутентичная запись 1845 года

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

Современная запись логистической модели ($k = 1$)

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^k \right).$$

На графике рис. 2 динамики роста колонии бактерии точка перегиба и замедления прироста оказывается существенно выше, чем полагается по модели Ферхюльста $K/2$, но аспект несовпадения можно корректировать, например, в модификации Ричардса $k > 1$ [13].

В варианте А. Базыкина для минимально допустимой численности группы особей $\dot{N} = rF(N^2) \times (N - L)$, параметр L оказывается неустойчивым равновесием [14]. Для такой критической группы представляется интересным, из соображений о причинах возникновения экологического «эффекта Олли» (необходимости создавать группы особей для лучшей выживаемости потомства), объединить идеи в варианте

более гибко настраиваемой модели. Действительно, если виду необходимо создавать крупные скопления, значит это эволюционно целесообразно (допустимо $k < 1$) и компенсирует действие внутривидовой конкуренции

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \left(\frac{N}{K} \right)^k \right) (N - L), \quad k \in [1/2, 3/2]. \quad (1^*)$$

Однако не будем рассматривать вариант (1*) как принципиально новую модель и далее предложим альтернативный вариант.

1.1. Базовые модификации с запаздыванием. Включение запаздывания остается лучшим способом математически описать нетривиальную переходную ситуацию в феноменологической модели, когда межвидовое взаимодействие слишком сложно, как при регуляции насекомых-вредителей паразитами нескольких уровней (сверхпаразиты, атакующие других паразитических перепончатокрылых), либо отсутствует, как в опытах с лабораторными популяциями. Для возникающих резких режимов флуктуаций используются уравнения с запаздыванием, так как подобные колебательные режимы наблюдаются у популяций при постоянных условиях и без участия хищников, значит, нет возможности перевести ситуацию к системе уравнений с классической бифуркацией Андронова–Хопфа. В экспериментах конкуренция за ресурсы может существовать между различными стадиями онтогенеза лабораторной популяции.

Моделируемая популяция в результате естественного отбора может стать гетерогенной по ключевым для выживания признакам. В приведенном примере некоторая часть бактерий приобретает механизм противодействия вирусу, но для подобных адаптаций требуется время.

В модели Хатчинсона [15], на которую мы опирались для построения новой модели (1), впервые учтена ситуация появления запаздывающей регуляции τ

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

Запаздывание необходимо для феноменологического описания флуктуаций, возникающих без давления извне [16]. При малых значениях запаздывания динамика изученной во многих работах модели (I) опишет затухающие колебания $N(t) \rightarrow K$ [17]. В (I) установлена возможность возникновения бифуркации Андронова–Хопфа с появлением устойчивого предельного цикла $N_*(t, r)$. Нарушение критерия устойчивости состояния равновесия зависит от величины $r\tau$ [18]. Дальнейшее увеличение $r\tau > \pi/2$ вызывает переход в режим релаксационных колебаний. Модель биологически адекватна для варианта колебаний вокруг равновесия при малой амплитуде. Быстрое увеличение амплитуды колебаний выраженной негармонической формы при малом временном промежутке между максимумами и стремящимися к нулю минимумами выводят такой релаксационный цикл за рамки допустимого экологического обоснования.

Базовая для данных модификаций логистическая модель Ферхюльста остается актуальной [19] для специалистов по сравнительному анализу и аппроксимации данных наблюдений. Уравнение в модификации Гопалсами «food-limited equation»

для лучшей настройки характеристик негармонических колебаний [20] имеет следующую форму:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \frac{K - N(t - \tau)}{K + cN(t - \tau)}. \quad (I^*)$$

Модель рассмотрена в [21] с приведенными коэффициентами

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

где f – бесконечно дифференцируемая функция, разложимая в асимптотический ряд. Условием удовлетворяет функция $f(x) = (1 - x)/(1 + cx)$.

Для (I*) установлено существование единственного устойчивого релаксационного цикла неклассической формы. В такой модели коэффициент $c > 0$ становится еще одним параметром, определяющим характеристики цикла. При увеличении c сжимается амплитуда, но $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow 0$ сохраняется. Можно считать такие уравнения моделями со смешанной регуляцией при наличии в уравнении множителя $(-N(t)N(t - \tau))$.

Еще одна модификация на основе (I*) была предложена и рассмотрена автором в [22] применительно к задаче моделирования локальной вспышки численности бабочки-вредителя еловых лесов

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \frac{K - N^2(t - \tau)}{K + cN^3(t - \tau_1)} - qN(t). \quad (I^{**})$$

Модель использовалась только для улучшения характеристик пульсации цикла необычно длительной вспышки. В (I**) очередной пик $\max N_*(cr\tau, t)$ продолжающейся вспышки вредителя должен начинаться от некоторого значимого уровня численности L^+ . Аспект необходимо учитывать из соображений, изложенных в следующем разделе.

1.2. Проблемный аспект включения $f(N(t - \tau))$ в модели популяций.

В уравнениях с запаздыванием, как известно, не составляет сложности получить и анализировать вычислительными методами после бифуркации колебательные режимы сложной формы (даже аperiодические). Имеется вопрос об адекватности характеристик полученных режимов при увеличении параметров для описания резких изменений. Усложнение колебаний и рост амплитуды могут сопровождаться понижением минимума цикла до ε -окрестности нуля, и вряд ли могут соотноситься с наблюдением за общей численностью популяции.

В уравнениях Хатчинсона или модели «blowflies equation» при росте амплитуды релаксационного цикла ограничением для практики являются очень малые, сколь угодно близкие к нулю, минимумы колебаний, но сменяющиеся мгновенными пиками численности [21]. Предложенным в (I**) способом удастся отчасти сгладить недостаток у минимумов: $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow \varepsilon$, и $\varepsilon \ll 1$, слишком низких для возможностей повторного быстрого роста численности при свойственных вредителям больших r . На всех графиках мониторинга лесного хозяйства о последствиях вспышек численности насекомых приводятся размеры пораженной территории, но

не численность вредителя. Численность насекомых совсем не близка нулевой, если сплошного поражения леса не отмечается на графике. Поэтому при разработке новых модификаций уравнений вида $\dot{x} = rx(t)f(x^k(t - \tau))$, $k > 1$ нужно обращать внимание именно на указанную проблему метода моделирования флуктуаций.

1.3. Модификация уравнения с критически малым порогом. Вопрос о биологической (точнее экологическо-физиологической) природе проявления действия предшествующих состояний в регуляции является дискуссионным. Термин «эридитарность», который употреблял Вольтерра, не закрепился в биологическом лексиконе, обычно говорят о «системе с запаздыванием», хотя точнее в данном контексте назвать «механизмом отложенного действия». Автор согласен с точкой зрения, что τ не связано с каким-то одним интервалом времени в онтогенезе вида, но оказывается аспектом взаимодействия системного, надпопуляционного уровня.

Качественное изменение режима поведения траектории в подобных моделях может возникать при изменении репродуктивного (еще говорят «мальтузианского») r -параметра, либо величины запаздывания τ . Мало реалистично, что обе величины $r\tau$ в некоторой ситуации будут изменяться вдруг и сразу, но допустимо, что и запаздывающая регуляция могла быть не постоянной: $N(t - \bar{\tau}(t))$.

При дальнейших исследованиях в контексте популяционного взаимодействия будем считать, что изменения связаны именно с коэффициентом r . Временная зависимость $r(t)$ мальтузианского параметра экологически объяснима эффектом полной реализации возможностей репродуктивной активности при адаптации вторгшегося вида к обновленным условиям существования. В условиях биологических инвазий это представляется нам общим случаем. Пусть срок адаптации станет еще одним обоснованием необходимости включения запаздывания.

Нужно отметить, что r -параметр в реальности агрегированная математическая величина. Непосредственная характеристика популяции – средняя плодовитость λ , но плодовитость не используется в моделях вида $\dot{N} = rN(t)F(N^k(t - \tau))$, $t \in [0, \infty]$, только при моделировании выживаемости отдельных дискретных поколений: $\dot{N} = -N(t)\psi(N(0))$, $t \in [0, T]$. Изменение запаздывания τ является, по мнению автора, специфическим случаем, актуальным в контексте рассмотрения активации иммунного ответа организма на проникновение инфекции.

При низкой плотности популяции происходят особые процессы, связанные с эффектом «бутылочного горлышка», состояния с предельно низкой численностью. Существует представление о минимально возможной низкой численности, которая допустима для существования популяции. Заметим, гипотеза модели Базыкина может не выполняться для некоторых видов, например, расселение сорной рыбы ротана *Perccottus glenii* происходит с попадаем в водоемы единичных особей. Формализовать данное представление на первый взгляд просто – добавить множитель $\dot{N} = rf(N)(N - L)$, но интересно это сделать иначе, чем предложил Базыкин с $f(N) = (N - N^2/K)$ в [14].

Модифицируем уравнение (I) формы $\dot{N} = rf(N)$ с применением иной функции в правой части $v(N) = \ln(K/N)$, но сохраняющей свойство $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$ и имеющей другое положение точки $v'(\tilde{N}) = 0$ относительно K . Для описания эффек-

та Олли введем в правую часть уравнения дополнительный множитель $u(N) = \sqrt[3]{(N-L)}$, получаем

$$\frac{dN}{dt} = r \ln\left(\frac{K}{N}\right) N \sqrt[3]{(N-L)}, \quad (2)$$

где r – традиционно репродуктивный потенциал. В правую часть (2), где $v(N) = 0$, $\ln(N/K) = 1$, добавлен множитель $u(N)$, что увеличивает число нулей правой части: $N = 0$, $N = L$. Подобным образом можно описать минимальную численность, связанную с эффектом Олли [23], самым простым образом: $N < 0$, $N < L$. Данное явление правильно представлять как триггерное (проявляющееся вдруг и резко), но в моделях вида $\dot{N} = rv(N(t-\tau)u(N))$ это не учитывается. Снижение репродуктивного потенциала начинает наблюдаться, когда состояние популяции далеко не оптимальное. В оптимальном состоянии большой группы особей эффект никак не сказывается на регуляции численности, его невозможно выявить статистически. Из экологических представлений выбор правой части в виде $rN \ln(K/N)u(N^n)$ и степени $n = 1/3$ более логичен, чем для функции квадратичной регуляции $f(N) = rN(1 - N/K)$.

Вымирание $N(t) \rightarrow 0$ в модели вида (1*) будет выглядеть стремительным и безвозвратным явлением. Указание явного порога L – математически наглядный, но не самый элегантный метод описания эффекта Олли, когда эффективность репродуктивного цикла резко снижается в малой группе. Величина L не может быть известна заранее при определении доли промыслового изъятия q . Многие популяции могут восстанавливать численность от единичных сохранившихся особей и через некоторое время демонстрировать режимы вспышки. Тогда как огромные ранее запасы трески Северо-Восточной Атлантики не восстановились после стремительного коллапса в 1992 году (по данным работы [24]). Сходства коллапса запасов трески Канады и осетровых рыб Каспия объяснила наша гибридная модель в работе [25] с переходной хаотической динамикой.

Наступление длительного периода депрессии или даже полное исчезновение популяций (характерно для ряда островных сообществ, где нет разреженной границы ареала) может происходить как раз не из состояния близкого к L , но при запрещенном для (1*) режиме: $\exists t < \infty : N(t) > K, N(0) < K$. Закономерно, что большинство случаев вымирания приходится на островных эндемиков.

2. Модификация модели затухания вспышки

Актуальной для практики биологического контроля является задача модели сценария подавления флуктуаций и перевод популяции нежелательного чужеродного вида через «бутылочное горлышко» к некоторому новому незначительному стационарному уровню, не воздействующему активно на среду.

Предлагается модификация с использованием функции $v(N) = \ln(K/N)$, но с запаздыванием τ

$$\frac{dN}{dt} = r_{\ln} N(t) \ln\left(\frac{K}{N(t-\tau)}\right). \quad (3)$$

Уравнение (3) описывает актуальный для развития инвазии чужеродного вида сценарий развития единичной вспышки численности. Взрывообразный рост при исчерпании ресурсов приводит к малочисленному состоянию. Далее траектория медленно асимптотически приходит к не воздействующему на среду балансу K . На рис. 3 показано сравнение динамики (1) и (3) при одинаковых значениях $K, \tau, N(0)$ и значении $r = r_{\text{in}} + 10$. Для модели Хатчинсона тут видна отмеченная выше проблема интерпретации траектории – два резких пика при стремящихся к нулю минимумах. При полном соответствии параметров в сценарии траектория уравнения Хатчинсона $N(0) < K$ монотонно $N(t) \rightarrow K$, качественно повторяя поведение модели Ферхюльста.

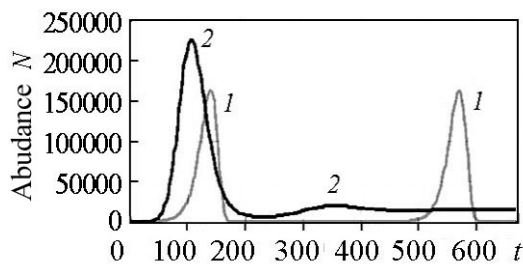


Рис. 3. 1 – релаксационный цикл в уравнении (1), 2 – однократная вспышка в (3). $K = 15000, \tau = 48, r_{\text{in}} = 0.017$

Fig. 3. 1 – the relaxation cycle in equation (1), 2 – the single outbreak in (3). $K = 15000, \tau = 48, r_{\text{in}} = 0.017$

Описываемая уравнением (3) ситуация развивалась в случае интродуцированного для борьбы с инвазионным сорняком амброзией фитофага американского жука-зигогаммы (*Zigogramma suturalis*) [26]. Популяция листоеда образовала волну, распространилась фронтом большой плотности, но далее прошла «бутылочное горлышко» и теперь трудно поддается учету, иногда обнаруживаются единичные экземпляры.

Аналогично уравнение (3) может описывать длительное сохранение очага хронической инфекции в организме после окончания активного распространения заражения.

3. Модель сценария элиминации вида-вторженца

При дополнении (3) множителем $N \sqrt[3]{(N - L)}$

$$\frac{dN}{dt} = r_g \ln \left(\frac{K}{N(t - \tau)} \right) N \sqrt[3]{(N - L)} \quad (3^*)$$

получим, что в решении модели (3*) при аналогичных параметрах после достижения $\max N(t)$ на графике не наблюдается успешного прохождения траекторией «бутылочного горлышка». Популяция вида-вторженца заканчивает катастрофическую вспышку $N(t) \equiv 0$. В таких случаях внезапного исчезновения говорят о неизбежной элиминации инвазионной популяции. В вычислительном сценарии вид-вторженец исчез из ареала. Он чрезмерно интенсивно исчерпал ресурсы, которые не могли восстановиться быстро для выхода инвазионного вида из стадии «бутылочного горлышка».

Подобных примеров ухода из ареала достаточно много. В 1930–1950 годах в Каспийское море целенаправленно акклиматизировали и вселяли многие виды рыб, но активно размножилась только черноморская кефаль в Южном Каспии, а черноморская камбала не выдержала конкуренции с тогда многочисленными популяциями осетровых.

Результат элиминации после фазы активного размножения можно получить и более естественным математическим средством. Можно добавить в правую часть (3*) вместо $u(N)$ параметр независимой убыли ($-qN(t)$), который отразит целенаправленное изъятие в целях борьбы с вселенцем,

$$\frac{dN}{dt} = r_{\ln} \ln \left(\frac{K}{N(t-\tau)} \right) - qN(t) \quad (4)$$

и это изменит качественный характер решения. В (4) после первой вспышки при инвазии следует вторая, действительно катастрофическая вспышка, но второй глубокий минимум становится последним. Вычислительный эксперимент завершается, так как $N(t) < 0$ недопустимо – происходит иной вариант разрушения колебаний, чем описан в [1]. Модифицируем уравнение (I), дополнив его параметром независимой убыли, как это было сделано в (4),

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

Сравнение динамики (II) и (4) при одинаковых параметрах приведено на рис. 4. В конце второй вспышки наблюдается гибель популяции по модели (4).

Данный вычислительный сценарий соответствует ходу одного из экспериментов Г.Ф. Гаузе в работе 1934 года [27] (классической для экспериментальной популяционной динамики, переизданной в 2003) с исчерпанием вида-жертвы после второго

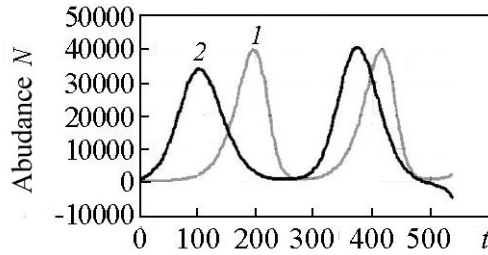


Рис. 4. 1 – релаксационный цикл в (II), 2 – повторная катастрофическая вспышка и гибель популяции по (4). $K = 15000$, $\tau = 48$, $r_{\ln} = 0.017$, $q = 007$

Fig. 4. 1 – relaxation cycle in (II), 2 – repeated catastrophic outbreak and population death in equation (4). $K = 15000$, $\tau = 48$, $r_{\ln} = 0.017$, $q = 007$

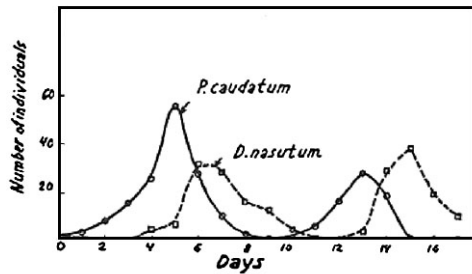


Рис. 5. Динамика инфузорий из опыта Гаузе [27]

Fig. 5. The dynamics of infusorians from Gause experience [27]

пика вида-хищника. Гаузе исследовал взаимодействие инфузорий (активный хищник *Didinium nasutum* пожирал другой вид *Paramecium caudatum*), с целью экспериментальной проверки математической теории Вольтерры и Лотки. В серии опытов с различными начальными условиями и размерами сосудов ему не удавалось получить продолжительных колебаний. Хищник после вторжения полностью уничтожал жертву в пробирке, как в эксперименте с иммиграцией рис. 5 [27], где после второго большего максимума хищника *Paramecium caudatum*, как ресурса, больше не оставалось.

Не получив экспериментального подтверждения теории Вольтерры, сам Гаузе результаты эксперимента с исчезновением вида объяснял так: «когда имеется большое число особей *Paramecium* и *Didinium*, оказывается возможным по известным дифференциальным уравнениям предсказать течение процесса борьбы за существование.

Однако в критические моменты смены одного цикла другим, когда число особей очень невелико, различные «случайные моменты» приобретают большое значение. В результате оказывается невозможным определить развитие в каждом отдельном случае, и мы вынуждены снова иметь дело лишь с вероятностными изменениями». Заметим, что циклические колебания были получены при взаимодействии в более пластичной системе «паразит–хозяин» с лабораторными популяциями насекомых.

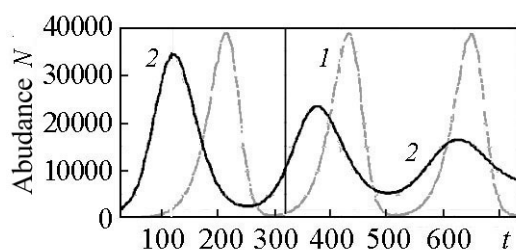


Рис. 6. 1 – релаксационный цикл (II), 2 – затухающие колебания в (4). $K = 15000$, $\tau = 48$, $r_{in} = 0.017$, $q = 0.06$

Fig. 6. 1 – relaxation cycle (II), 2 – damped oscillations in (4). $K = 15000$, $\tau = 48$, $r_{in} = 0.017$, $q = 0.06$

При $q < \bar{q}$ мы получим второй пик меньше первого и обычные затухающие колебания. Сценарий, изображенный на рис. 6, показывает эффективность включения борьбы с чужеродным видом именно в период минимумов после первой вспышки.

Из новых модификаций уравнений следует «экологический» вывод, что после фазы экстремальной динамики инвазионный вид оказывается на некоторое время в уязвимом состоянии. Данный сценарий гораздо более благоприятен для среды, чем приведенный на рис. 1.

В (I) можно получить сценарий $\exists t_M, N(0) < K, \tau > \bar{\tau} : N(r\tau, t_M) > K, \lim_{t \rightarrow \infty} N(r\tau, t) = K$, но подобный режим модели Хатчинсона не будет катастрофической вспышкой, лишь незначительным переполнением экологической ниши, и мы не увидим прохождения минимально возможных значений численности. Добавление независимой убыли в (I) улучшает свойства цикла в части смещения $\min N_*(r\tau, t)$. Сомножитель $\sqrt[3]{(N - L)}$ действует аналогично во всех вариантах уравнений.

Формы колебаний для автохтонных и инвазионных популяций, формирующихся в новой среде, могут быть различными. Помимо затухающих и гармонических колебаний может возникать и противоположное явление – возникновение флуктуации с затяжными пиками численности. Для отдельных насекомых вредителей, как *Ostrinia nubilalis*, характерна ситуация с переходом к пилообразной вспышке численности в виде серии коротких пиков между длительной депрессии.

Наиболее очевидна трактовка запаздывания в биологическом процессе на примере развития инфекции, противоборства вируса с аппаратом иммунной системы – сложного комплекса взаимодействующих разновидностей клеток. Состояние и реакцию иммунного комплекса крайне сложно описать детальной непрерывной моделью, потому феноменологическое описание востребовано.

Динамика процесса, полученного в модели (3), хорошо соответствует сценарию именно перетекания острой вирусной инфекции в хроническую форму заболевания по схеме, изображенной на рис. 7 [28]. На характерной для многих инфекций схеме отмечен интервал запаздывающего проявления иммунного ответа, который, как мы знаем, можно во многих случаях сократить своевременной вакцинацией. Развивающиеся из клеток-предшественников иммунные клетки проходят процедуру отбора и дифференцировки и только потом оказываются на месте столкновения. Если величина временного интервала активации ответа возрастёт при ослабленно

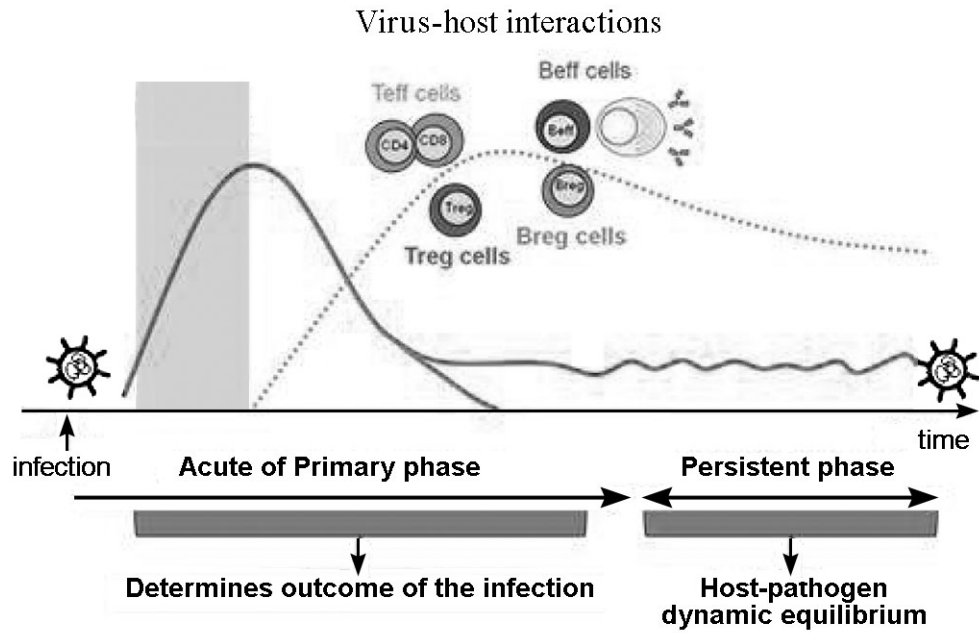


Рис. 7. Схема хронической инфекции при иммунном ответе с запаздыванием [28]

Fig. 7. Scheme of chronic infection with immune response with delay [28]

функционирующем иммунитете, то распознающие чужие антигены специфические *T*-цитотоксические лимфоциты появляются медленно. Запаздывание качественной реакции организма может иметь самые неблагоприятные последствия.

4. Обобщенная модель прохождения «бутылочного горлышка»

Состояние после минимума численности бывает обратимо. В популяционной экологии в таких ситуациях говорят об образовании «рефугиума» – убежища для реликтового вида.

Предложенная модель (4) с запаздыванием на основе функции Гомпертца тоже может являться базовой для дальнейших модификаций с усложнением зависимости $\ln(F(N(t - \tau)))$ формы противодействия со стороны биотического окружения. Дополнения правой «репродуктивной» части запаздыванием $rN(t - \tau)f[N(t), N(t - \tau)]$ не несут экологического смысла.

Пропорциональное линейное представление внешней регуляции ($-qN$) скорее свойственно антропогенному изъятию, биотическое противодействие отражается более сложно ($-V(N^k, N(t - \tau))$). Соединим предложенные модификации в обобщенной модели. Следующее уравнение будет учитывать нелинейно действующий фактор сопротивления биотического окружения вторгающемуся виду:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln\left(\frac{K}{N(t - \tau)}\right) (\Upsilon - N(t - \tau)) - \gamma \frac{N^m(t)}{B + N^2(t)}. \quad (5)$$

Таким образом получим сценарий прохождения критического минимума – эффект «бутылочного горлышка», после которого популяция стабилизируется на уровне

$\Gamma < N(0)$. Это аналогично ситуации с колониями бактерий и вируса-бактериофага в вычислительном эксперименте, приведенном на рис. 8 (при тех же значениях, что и ранее, $\gamma = 0.4$, $\Upsilon < B < K$, $B = 10000$, $m = 3$). Сценарий описывает более сильную независимую реакцию среды на увеличение численности вселенца. Слагаемое $N^m/(B + N^2(t))$ означает, что активность давления хищников/антител пропорциональна скоплению доступных жертв. Так может проявляться адаптация интродуцированного вида из числа насекомых-паразитов, атакующего определенные стадии онтогенеза нового вида-вредителя.

Мы для (5) модифицировали формализацию конкурентного давления, увеличив степень нелинейности в предложенном слагаемом для описания возникновения вспышек еловой листовёртки в провинциях Востока Канады из уравнения в работе [29] на основе квадратичной саморегуляции,

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) - \gamma \frac{N^2(t)}{B + N^2(t)}. \quad (6)$$

Однако (6) не описывает спонтанного завершения вспышки.

Заключение

Мы последовательно рассмотрели актуальные модификации модели динамики локальной популяции для описания инвазионных процессов, способных принимать экстремальный характер. Сценарии учитывали, что некоторая традиционно фиксируемая в моделях ёмкость среды может не являться балансовым равновесием. Иногда адаптировавшийся инвазионный вид не встречает активного давления со стороны автохтонных видов и продолжает активно размножаться. В таком сценарии происходит разрушение среды обитания. Так, на Черноморском побережье Краснодарского края после проникновения в 2012 году самшитовой огнёвки *Cydalima perspectalis* произошла гибель самшитовых рощ – островков медленно растущего реликтового растения. Исследования по поиску в родном ареале бабочки подходящего вселенца для её биологического подавления (естественного врага) пока не принесли практических результатов [30].

Предлагаемые модели феноменологически описывают варианты поведения при инвазии для разных уровней регуляции эффективности воспроизводства и конкурентного противодействия чужеродному виду. Предполагается, что причина влияния запаздывания в регуляции обусловлена комплексом факторов. Отражаемое в $F(N(t - \tau))$ явление, в трактовке автора, не связано с некоторым единственным параметром, относящимся к экологии вида (как возраст созревания имаго насекомых или время анадромной миграции молоди рыб). Величина τ служит характеристикой

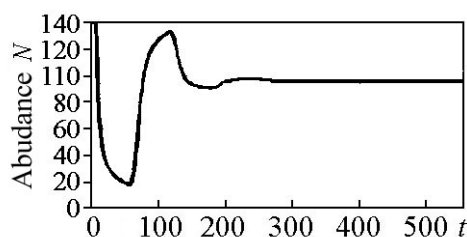


Рис. 8. Сценарий прохождения «бутылочного горлышка» со стабилизацией

Fig. 8. Scenario of passage of the «bottle neck» with stabilization

комплексного взаимодействия вида в конкретной среде, включая противоборствующее биотическое окружение и истощение ресурсов.

Модификация предложенной модели при выраженном сопротивлении среды позволила описать именно кризис инвазионной популяции после повторной вспышки численности. В иммунологической трактовке сценария при повторной вспышке активности инвазионный объект сталкивается с популяцией прошедших отбор специфических иммунных клеток, уверенно связывающихся с антигенами. Интересно, что пандемия гриппа столетней давности резко закончилась после второго выраженного пика. В заключительной обобщенной модификации модели (5) последнее слагаемое правой части отражает специфическое включение регулирующего фактора, вызванное избыточной численностью вселенца, что допускает прохождение «бутылочного горлышка».

По сравнению с (1) новая обобщенная модель, включающая фактор нелинейного сопротивления биотического окружения, учитывает, что разрушение ресурсной базы в реальности наступает при некоторой конечной численности M , $K \geq M$.

Вспышки численности и инвазионные процессы являются переходными режимами существования, потому их не имеет смысла рассматривать в терминах аттракторов и асимптотической динамики уравнений. Вариативность проявления экстремальной динамики популяционных процессов велика, причем у очень далеких по таксономической классификации видов динамика инвазии может быть удивительно сходной, но один и тот же вселенец в новых экосистемах может показывать различную динамику.

Биологические процессы предусматривают несколько вариантов, которые нельзя моделировать, изменив просто значения параметров в уравнении. Необходимо уточнять функцию сопротивления среды. Остается актуальным дальнейшее расширение методов вычислительного моделирования: например, при использовании непрерывно-дискретной структуры модели для задачи математического описания частного, но весьма показательного сценария популяционной динамики возникновения затухающих флуктуаций. Отличие в том, что после вспышки колебания наблюдаются не вокруг равновесия $\lim_{t \rightarrow \infty} N_*(t) = K$, но Λ -образные и с фиксированным минимумом $\lim_{t \rightarrow \infty} N_*(t) = \min N_*(t) = L$ интервала промежуточной депрессии численности. Аналогично, не все инфекции развиваются по описываемому моделью (4) сценарию с контролируемой хронизацией $t > T$, $N(t) < M$. Когда вирус способен минимизировать ответное воздействие (штамм, изменяющий белки оболочки или скрывшийся в недоступной для Т-клеток ткани), медленно подавлять ключевые звенья иммунной системы (вызывать иммунодефицит с $\gamma \rightarrow 0$), то его повторная стремительная (и отчасти внезапная) вспышка активности становится сокрушительной для организма – вариант динамики по типу предлагаемой модели (1).

Для вычислительного исследования предложенных нами уравнений существуют современные производительные и проверенные библиотеки численных алгоритмов. Алгоритмы строятся на основе применения явной схемы Рунге–Кутты с плотным выводом, таким как метод Owrten–Zennaго 5-го порядка [31]. Особенности применения схем Рунге–Кутты и модификация алгоритма стабилизации границ для уравнений с запаздыванием описаны в [32]. В настоящее время для локальных однородных уравнений вычислительные средства достаточно надежны.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ: № 17-07-00125 (СПИИРАН).

References

1. Perevaryukha A.Yu. Transition from relaxation oscillations to pseudoperiodic trajectory in the new model of population dynamics. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2017, vol. 25, no. 2, pp. 51–62 (in Russian).
2. Reshetnikov Yu.S., Tereshchenkov V.G. Quantitative level of research in fish ecology and errors associated with it. *Russian Journal of Ecology*, 2017, vol. 48, pp. 233–239.
3. Halls A. Dynamics of river fish populations in response to hydrological conditions: A simulation study. *River Research and Applications*, 2004, vol. 20, pp. 985–1000.
4. Slynko Yu.V., Dgebuadze U.U., Novitskiy U.A., Kchristov A.O. Invasions of alien fishes in the basins of the largest rivers of the Ponto-Caspian Basin: Composition, vectors, invasion routes, and rates. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2011, no. 1, pp. 74–89.
5. Daunys D. Impact of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* invasion on the budget of suspended material in a shallow lagoon ecosystem. *Helgoland Marine Research*, 2006, vol. 60, pp. 113–121.
6. Gilg O., Sittler T. Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic. *Global Change Biology*, 2009, vol. 15, pp. 2634–2652.
7. Odum H.T. *Systems Ecology*. New York, Wiley, 1983, p. 644.
8. URL: <https://local-brookings.k12.sd.us/krscience/open/ESSAYS.htm>
9. Rath D., Amlinger L. The CRISPR-Cas immune system: Biology, mechanisms and applications. *Biochimie*, 2015, vol. 117, pp. 119–128.
10. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.*, 1948, vol. 50, pp. 221–246.
11. Shirsat N. Revisiting Verhulst and Monod models: Analysis of batch and fed-batch cultures. *Cytotechnology*, 2015, Vol. 67, pp. 515–530.
12. Haderler K.P. Where to put delays in population models, in particular in the neutral case. *Canadian Applied Mathematics Quarterly*, 2003, vol. 11, no. 2, pp. 150–173.
13. Birch D., Colin T. A New generalized logistic sigmoid growth equation compared with the Richard's growth equation. *Annals of Botany*, 1999, vol. 83, no. 6, pp. 713–723.
14. Bazykin A.D. *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*. London, WSP, 1998, 198 p.
15. Hutchinson G.E. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven, Yale University Press, 1978, 234 p.
16. Balanova Z., Ruan H.G.E. Hutchinson's delay logistic system with symmetries and spatial diffusion. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 2008, vol. 9, pp. 154–182.
17. Jones G.S. The existence of periodic solutions of $f'(x) = \alpha f(x(t-1)) + f(x)$. *J. Math. Anal. Appl.*, 1962, vol. 5, pp. 435–450.
18. Kashchenko S.A. Dynamics of the logistic equation with delay. *Mathematical Notes*, 2015, vol. 98, no. 2, pp. 98–110.
19. Sakanoue S. Extended logistic model for growth of single-species populations. *Ecological Modeling*, 2007, vol. 2005, no. 1, pp. 159–168.

20. Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G. Time lags in a «food-limited» population model. *Applicable Analysis*, 1988, vol. 31, no. 3, pp. 225–237.
21. Kolesov A., Mishchenko E., Kolesov Yu. A modification of Hutchinson's equation. *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, 2010, no. 12, pp. 1990–2002.
22. Perevaryukha A.Yu. Comparative modeling of two special scenarios of extreme dynamics in forest ecosystems: Psillides in Australia and spruce budworm moth in Canada. *Journal of Automation and Information Sciences*, 2018, no. 5, pp. 22–33.
23. Hutchings J.A. Renaissance of a caveat: Allee effects in marine fish. *ICES Journal of Marine Science*, 2014, vol. 71, no. 8, pp. 2152–2157.
24. Roughgarden J. Why fisheries collapse and what to do about it. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1996, vol. 93, pp. 5078–5083.
25. Perevaryukha A.Yu. Computer modeling of sturgeon population of the Caspian sea with two types of aperiodic oscillations. *Radio Electronics Computer Science Control*, 2015, vol. 1, no. 1, pp. 26–32.
26. Pushkin C.V. Introduction of striped leaf-eating insect *Zygoramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) in Stavropol territory. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2008, no. 1, pp. 42–44.
27. Gause G.F. *The Struggle for Existence*. Baltimore, Williams & Wilkins, 1934, 163 p.
28. Meyerhans A. Virus-host interactions
URL: <https://www.upf.edu/web/virology-unit/virus-host>
29. Ludwig D., Jones D., Holling 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.
30. Wan H. Biology and natural enemies of *Cydalima perspectalis* in Asia: Is there biological control potential in Europe? *Journal of Applied Entomology*, 2014, vol. 138, no. 10, pp. 715–722.
31. Verner J., Zennaro M. Continuous explicit Runge–Kutta methods of order 5. *Mathematics of computation*, 1995, vol. 64, pp. 1123–1146.
32. Baker T., Paul H. Computing stability regions Runge–Kutta methods for delay differential equations. *IMA Journal of Numerical Analysis*, 1994, vol. 14, no. 4, pp. 347–362.



Переварюха Андрей Юрьевич – родился в Астрахани (1980). Окончил Астраханский государственный технический университет (2004) по специальности «Автоматизированные системы обработки информации и управления» с дипломным проектом «Справочно-информационная система анализа данных экологического мониторинга состояния Каспийского бассейна». Защитил диссертацию «Анализ динамики возобновляемых биоресурсов с использованием комплекса гибридных моделей» (2010, СПИИРАН) по материалам деградации осетровых рыб Каспийского моря. Кандидат технических наук по специальности «Системный анализ». Старший научный сотрудник лаборатории прикладной информатики СПИИРАН. Научные интересы – моделирование нелинейных явлений в биологических процессах: коллапс запасов промысловых рыб, анализ всплеск численности и депрессии численности насекомых вредителей, процесс эвтрофирования водоемов, изменение темпов роста организмов.

Россия, 199178 Санкт-Петербург, 14-я линия В.О., 39
 Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН
 E-mail: temp_elf@mail.ru