

УДК 519.6, 517.926

<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2020-28-1-62-76>

## Моделирование осциллирующей популяционной динамики гидробионтов в системе «ресурс–потребитель» с помощью клеточных автоматов

*А. Ю. Переварюха*

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

*Поступила в редакцию 19.06.2019, принята к публикации 21.12.2019,  
опубликована 26.02.2020*

**Тема.** Статья посвящена моделированию специфического биологического нелокального взаимодействия вида-ресурса и его потребителя при значимой роли нескольких временных факторов. **Метод.** Для представления динамики резких изменений численности популяций в модели разработан новый алгоритм изменения состояния клеточных автоматов с окрестностью Мура. Принято троичное множество состояний клеток. Игровое поле выбрано в форме квадратной решетки. Новизной алгоритма является включение разнородных форм запаздывания в модель распространения группы красных клеток среди зеленых. Правила игры предусматривают несколько конкурирующих между собой параметров времени при формировании популяции потребителя и учитывают задержку восстановления израсходованных ресурсов. **Результаты.** В системе получены осциллирующие режимы двух типов клеток, где более важным параметром оказывается время восстановления вида-ресурса, чем репродуктивная активность их потребителя. В сценарии распространения исходной группы красных клеток в виде инвазионного фронта колебания потребителя и ресурса в итоге синхронизируются. **Практическая значимость.** Модель может описывать особенности пространственно неоднородного инвазионного процесса, когда после вспышки вселенец более не способен образовывать крупные скопления. Динамика модели с медленно синхронизирующимися колебаниями наблюдалась для опасного вселенца – гребневика *Mnemiopsis leidyi* и его конкурента – медузы *Aurelia aurita* как переходный режим после инвазии гребневика в Черное море. Появление в модели фронта распространения инвазии подтверждается последними экспериментами с генномодифицированным вирусом в клеточной культуре.

**Ключевые слова:** временные параметры в моделях, критические сценарии популяционной динамики, механизмы регуляции процессов, клеточные автоматы, алгоритмы с запаздыванием, синхронизированные циклы, модели инвазий в водные экосистемы.

**Образец цитирования:** Переварюха А.Ю. Моделирование осциллирующей популяционной динамики гидробионтов в системе «ресурс–потребитель» с помощью клеточных автоматов // Известия вузов. ПНД. 2020. Т. 28, № 1. С. 62–76. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2020-28-1-62-76>

*Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).*

**Финансовая поддержка.** Работа выполнена в рамках бюджетной темы СПИИРАН АААА-А16-116051250009-8.

## Modeling of oscillating population dynamics of aquatic organisms in the «resource–consumer» system using cellular automata

A. Yu. Perevaryukha

St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of RAS  
39, 14th Linia, VO, St. Petersburg 199178, Russia  
E-mail: temp\_elf@mail.ru

Received 19.06.2019, accepted 21.12.2019, published 26.02.2020

**Theme.** The article is devoted to modeling a specific biological nonlocal interaction of a species that is a resource and another species – its consumer, with the significant role of several time factors. **Method.** To represent the dynamics of sharp changes in the number of two populations in the model, we developed a new algorithm for changing the state of cellular automata using the Moore neighborhood. In the new model, the ternary state of the cells became available and the playing space was selected in a square lattice form. The novelty of the algorithm is the inclusion of heterogeneous forms of delay in the model for the propagation of red and green cells. The rules provide for several competing time parameters that act during the formation of the consumer population and take into account the delay in restoring spent resources. **Result.** We have obtained oscillating modes in the system of cells, where the recovery time of the species-resource is more important than the reproductive activity of the consumer. In the scenario of proliferation the initial group of red cells among the green ones, consumer and resource fluctuations are eventually synchronized. **Practical significance.** The model can describe the features of a spatially heterogeneous invasive process when, as a result, the invader is no longer able to form large clusters. Dynamics with slowly synchronizing oscillations was observed for the dangerous invader of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and its rival, the jellyfish *Aurelia aurita*, after the ctenophore invasion in the Black Sea. The appearance in the new model of the front of propagation of invasion is confirmed by recent experiments with gene-modified virus in cell culture.

*Key words:* time parameters in models, critical scenarios of population dynamics, mechanisms of regulation of processes, cellular automaton, algorithm with delay, synchronized cycles, dangerous invasions.

*Reference:* Perevaryukha A. Yu. Modeling of oscillating population dynamics of aquatic organisms in the «resource–consumer» system using cellular automata. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2020, vol. 28, no. 1, pp. 62–76. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2020-28-1-62-76>

*This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).*

*Acknowledgements.* The work was carried out under SPIIRAS budget theme AAAA-A16-116051250009-8.

### Введение

Статья посвящена актуальной тематике – моделированию нелинейных явлений в контексте современных проблем экологии. Наиболее значимые результаты сейчас можно получить, если рассматривать нетривиальные эффекты в неустойчивых биосистемах и анализировать экстремальные ситуации, которые возникают и завершаются в популяционных процессах. Модельные сценарии «вспышки и коллапса» относятся к экстремальным состояниям биосистем, но они не описывают все многообразие развития событий после вселения агрессивного вида с большим  $r$ -параметром ( $r$  – репродуктивная характеристика). Случайно попавшая на остров Гуам древесная змея уничтожила местные популяции птиц, в результате остановилось обновление лесов, так как семена деревьев распространяли птицы. Так одно случайное вселение изменило всю экосистему и запустило ряд перестроек в трофической цепи. Зоологи не успевают обновлять карты ареалов многих видов вредителей лесов [1]. Исследование инвазионных процессов в водных экосистемах чрезвычайно сложно, потому что невозможно прогнозировать, какой вид окажется вдруг опасным нежелательным вселенцем. Наблюдаются самые неожиданные примеры вторжений. В Северной Америке на пространстве Великих Озер в 2019 г. активным пришельцем оказался обыкновенный европейский линь *Tinca tinca*. В исходном ареале на Нижней Волге линь достаточно редкая рыба, никогда не демонстрировала случаев массового размножения, и автор

не ловил столь крупных экземпляров, как сейчас вылавливают канадские рыбаки в Онтарио. Часто пришлые виды становятся более плодовитыми и крупными, чем в своем исходном ареале [2], что необходимо учитывать при подборе структуры моделей. Ситуации резких сдвигов показателей биоразнообразия являются переходными для взаимодействующих популяций. Вселение сопровождается резкими и нестационарными режимами существования фаунистического сообщества вплоть до поиска нового промежуточного равновесия.

В данной работе мы используем принципиально другой подход к математической формализации взаимодействия биологических видов, чем применили ранее при моделировании важного переходного режима с появлением «бутылочного горлышка» у локальной популяции (эффекта «bottleneck») – дифференциальных уравнений с запаздыванием. Известно, что в динамике функциональных итераций с внешним возмущением  $x_{n+1} = F(x_n, x_{n-1}) + Q[x_n]$  спектр нелинейных эффектов очень широк [3]. В дискретной динамике итераций эффекты и метаморфозы фазового пространства несколько иные, чем в непрерывных системах [4]. Вместо «седло-узел» в дискретных системах реализуется касательная бифуркация, множества точек-репеллеров тут заменяют сепаратрисы, а аналогом бифуркации Андронова–Хопфа служит явление удвоение периода цикла  $p = 2^{i+1}$ . Явления похожи, но не тождественны по своей сути. Специалисты-биологи для задач прогнозирования пополнения запасов рыб и оценки допустимой величины промыслового изъятия традиционно используют именно дискретные, матричные или итерационные расчеты и регрессионный анализ [5]. Единицы измерения и состояния популяций и времени в отчетах о наблюдениях биологов всегда дискретные.

Для решения задачи описания специфического сценария инвазии воспользуемся дискретным представлением для нелокального случая биологического процесса, но не итерационным, а алгоритмическим. Так как агрегация и диссипация скоплений особей важный фактор, то выберем формализм клеточных автоматов.

Моделирование с применением клеточных автоматов стало популярно в теоретической биологии после работ А. Дьюдни об алгоритмической системе «Wa-Tor» [6]. Математические игры с решетками клеток популяризировал журнал «Scientific American» как головоломки для программистов [7]. В предельно абстрактной модели рыбы и акулы вели войну на тороидальной водяной планете, и что действительно важно и необходимо отметить об этом алгоритме – получить невырождающиеся колебания рыб и акул для Дьюдни оказалось очень сложно, потребовались долгие настройки алгоритма и начальных расстановок. Цикл легко возникает в модели Лотки–Вольтерры, в реальных экспериментах с живыми организмами добиться длительных осцилляций «хищник–жертва» непросто [8]. Клеточные автоматы активно использовались в задачах, где важна пространственная агрегация особей. Например, решетки из больных, здоровых, восприимчивых клеток применялись при моделировании распространения эпидемий [9], где важный параметр – это вероятность передачи заболевания. В биологические автоматные модели вводилась вероятностная составляющая и перемешивание, как для системы «хищник–жертва» в работе [10]. Мы используем детерминированный подход. Основная цель – рассмотрение факторов запаздывания в новом алгоритме преобразования клеток, который описывает особенности взаимодействия ограниченных ресурсов среды и распространяющегося инвазионного вида. Подобный вариант взаимодействия «ресурс–потребитель» для моделирования более сложен, чем хрестоматийная ситуация «хищник–жертва», потому как репродуктивный  $r$ -потенциал активного вида на самом деле зависит от наличия ресурса, который может возобновляться эффективно либо с существенным запаздыванием.

## 1. Проблемы анализа последствия в моделях экодинамики

Уравнения с отклоняющимся аргументом стали популярны в работах по моделированию природных процессов из-за свойств их решений [11]. Ранее нам удалось получить модель сцена-

рия разрушения инвазионным видом своей новой среды обитания [12], что важно для популяций в замкнутом ареале. Вариант особого сценария катастрофы переполнения для популяционной динамики рассмотрен в следующем уравнении:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N(t - \tau)}{\mathfrak{K}} \right) (\Upsilon - N(t - \tau_1)). \quad (1)$$

В (1) мы получили интересный вариант решения – с увеличением  $r\tau$  после обычной бифуркации Андронова–Хопфа амплитуда появившегося цикла плавно увеличивается и вдруг траектория резко выбрасывается  $N(t) \rightarrow \infty$ . Релаксационный цикл разрушается, но у решения сохраняется псевдопериодическая компонента. Сценарий описывает разрушение среды, которое вызвано ростом популяции с пороговым эффектом в эффективности воспроизводства и без эффективного сопротивления среды. В (1) пришлось отказаться от традиционных обозначений характеристик популяции и ввести оригинальные. Обозначение  $\mathfrak{K}$  имеет иную трактовку, чем балансовая ёмкость насыщения  $K$  экологической ниши с  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$ ,  $\forall N(0)$ ,  $r > 0$  из уравнений Гомпертца и Ферхюльста–Пирла.

Ранее мы описали в модели сценарий прохождения «бутылочного горлышка» вселившимся видом – особого предкритического состояния при малой численности [13]. В следующей модификации уравнения удалось анализировать сценарий перехода от опасной вспышки численности вторгшегося вида к предельно низкому уровню численности его малой реликтовой группы:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left( \frac{\mathfrak{K}}{N(t - \tau)} \right) - \Omega(N^k(t - \nu)). \quad (2)$$

Получен сценарий сохранения латентного уровня первичной опасной бурно развивающейся инвазии. В (2) полагается, что вторгшийся вид сразу разрушает свою среду без бифуркационных изменений, а балансовой емкости у процесса просто нет изначально. В (2) рассмотрены формы независимой убыли численности с  $\Omega(N^k(t - \nu))$ ,  $\nu > \tau$  – формой активного сопротивления биотического окружения, которое и определяет асимптотику после первичной вспышки инвазии. Модель интерпретируется как сценарий отложенного действия клеточного иммунитета на инфекцию. Мы неспроста вместо обычного  $\tau_1$ ,  $\tau_2$  использовали в (2) разные обозначения для времени запаздывания:  $\nu$  при  $\Omega$  и  $\tau$  при  $r$ -параметре воспроизводства. В заключение статьи покажем, что это разные по своей сути величины.

В обе наши модели включено запаздывание в регуляции. Подобный метод с  $t - \tau$  используется в целом ряде известных моделей математической биологии, начиная с модели Хатчинсона [14]. Предыстория везде полагалась константой. В следующем широко известном уравнении возникает релаксационный цикл [15]:

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

С (3) связана проблема, которая важна для реальных биологических ситуаций. Если мы увеличим  $r\tau \gg \pi/2$  в (3), то получим у циклов  $N_*(t; r\tau)$  глубокие затяжные депрессии численности:  $\lim_{r \rightarrow \infty} \min N_*(t; r\tau) = 0$ . Околонулевые минимумы цикла в (3) недопустимы для долгого существования реальной популяции. Возможно в модели (3) конечное значение величины репродуктивного потенциала  $\exists \mathcal{R}$ ,  $1 < \mathcal{R} < \infty$  и  $\lim_{r \rightarrow \mathcal{R}} \min N_*(t; r\tau) = \delta < \varepsilon$ , что гарантированно означает вымирание популяции, но сценарий таких колебаний биологически не обоснован. Для лабораторных популяций допустим сценарий вымирания наоборот из-за чрезмерно высоких значений  $\max N_*(t; r\tau) \gg K$ , когда достигается закритическая высокая плотность особей.

Более сложное поведение получено в модели, называемой «Nicholson's blowflies differential equations revisited» [17]<sup>1</sup>. В (4) функционально выражает авторегуляцию эффективности воспроизводства экспоненциальная  $e^{-f(N)}$  нелинейность, которая демпфирует репродуктивную активность [18] ( $\alpha, \gamma, \beta = \text{const} > 0$ ):

$$\frac{dN}{dt} = \alpha N(t - \tau) e^{-\gamma N(t - \tau)} - \beta N(t). \quad (4)$$

Параметр  $\beta$  в (4) скорее отражает искусственное изъятие, чем противодействие естественной среды. Естественное противоборство видов немонотонно зависит как от плотности исходной группы вселенца [19], так и от скорости адаптации автохтонных видов [20].

Для прогнозирования путей инвазионных явлений актуальны модели с рассмотрением динамики пространственного распределения особей – включения диффузии. Для популяционных задач предполагается тип диффузии, где поток особей пропорционален их концентрации. Например, в модификации уравнений с добавлением диффузионного слагаемого:

$$\frac{\partial N(x, t)}{\partial t} = rN(x, t) \left( 1 - \frac{N(x, t - \tau)}{K} \right) + D \frac{\partial^2 N(x, t)}{\partial x^2}, \quad (5)$$

где  $D$  – диффузионный коэффициент [21]. У подобного подхода имеется принципиальное возражение. Запаздывание и пространственная диффузия не являются независимыми, то есть особи вида-вселенца не находились изначально вместе в некоторый момент в прошлом, на который отбрасывает регуляцию  $\tau$ .

Запаздывание впервые использовано в математической экологии для цели описания колебаний у лабораторных популяций – изолированных от столкновения с другими видами. Тип взаимодействия «хищник–жертва» для экспериментов исключен. Суть явления запаздывания (или отложенного действия регуляции) далеко не однозначно трактуется. Существует проблема установления значения параметра  $\tau$  согласно данным из реальных наблюдений. Иногда указывается, что запаздывание в (3) связано с временем созревания взрослой особи вида. Эта трактовка противопоставляет свойства модели Хатчинсона экологическим реалиям. Колебания в природе свойственны мелким грызунам с коротким сроком созревания (например, знаменитые лемминговые циклы). Долговременные флуктуации характерны для тихоокеанской сельди, хотя этот вид способен достигать зрелости на второй год. Такие явления противоречат тому, что в модели (3) значение  $\tau$  – это бифуркационный параметр. Согласно модели (3) при увеличении времени созревания рыб будет возникать цикл. Если  $\tau$  в (3) мы интерпретируем как время ювенильного развития организма, то из-за его возрастания будет соответственно увеличиваться амплитуда колебаний, а минимумы колебаний станут чрезвычайно малыми и попадут в  $\varepsilon$ -окрестность нуля. Отметим, что нам не известны сейчас примеры увеличения продолжительности полового созревания у промысловых рыб, тогда как сокращение длины жизненного цикла многократно наблюдалось.

Полученные циклические решения в уравнениях – только феноменологическое описание результата скрытых механизмов. Для инженерной математики проблема получения бифуркации Андронова–Хопфа может выглядеть странной. Ведь можно подобрать колебательные уравнения без  $t - \tau$  (осциллятор ван дер Поля). Только специфика области экодинамики такова, что производную высших порядков в популяционной проблематике не используют. Набор методов построения непрерывных моделей биосистем ограничен, потому стали популярны различные формы гибридных структур со сложным представлением времени [22], например, непрерывно-событийным [23]. Задачи моделирования роста на уровне клеток и тканей организма не описываются непрерывными методами.

<sup>1</sup>Русское название неблагозвучно, энтомолог Николсон изучал динамику навозных мух [16].

## 2. Запаздывание в регуляции и инвазионные процессы

Запаздывание в регуляции чрезвычайно значимо при анализе инвазионных процессов – вторжении чужеродных видов. Часто вселенцы способны переходить к стремительному размножению с краткой фазой вспышки численности. Некоторые виды насекомых-вредителей переходят к взрывообразной динамике моментально после вселения, как бабочка-огневка *Cydalima perspectalis* в районе Адлера. Другие вредители от проникновения и до вспышки десятилетиями скрывают угрозу, как непарный шелкопряд *Lymantria dispar* в Канаде. Характер инвазионного процесса посменно регулируют оба типа запаздывания – и в регуляции воспроизводства, и в сопротивлении среды. Фактор резкого отложенного включения факторов подавления со стороны среды очевиден на многих примерах. Для *Lymantria dispar* нашелся патогенный грибок, который смог «распробовать» вредителя, а с кукурузным мотыльком приходится бороться методами генной инженерии [24]. Именно данный тип включения приводит к сценарию, когда после первичной вспышки вдруг происходит резкое падение численности активного вселенца, как у гребневика *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море [25].

Таким образом, существует проблема истолкования модельного запаздывания  $\tau$ , определения связи его величины с какой-то непосредственной популяционной характеристикой или свойствами условий обитания. Можно назвать много случаев, когда временные масштабы процессов даже приблизительно не совпадают с интервалом  $t \in [0, T]$  времени индивидуального развития. При повторяющихся с более чем четвертьвековыми промежутками пилообразных вспышках численности никакие сдвиги характеристик онтогенеза бабочки еловой листовёртки не могут быть причиной бифуркации [26]. Для понимания вклада реальных факторов переведем непрерывную формулировку в задачу дискретной динамики, но не в форме функциональных итераций  $x_{n+1} = \psi(x_n) - qx_n$  как в [27], но в форме программируемого набора правил преобразования и с управляющими параметрами. Достаточно очевидно, что дискретный аналог модели будет иметь качественные отличия от поведения дифференциальных уравнений.

Модели с  $t - \tau$  активно предлагаются в разных прикладных областях, с тех пор как появились надежные численные алгоритмы. Запаздыванием можно дополнять разные составляющие правой части популяционных уравнений, но необходимо дать явлению интерпретацию. Иногда определить сущностный смысл абстрактных величин сложнее, чем просто расширить количество слагаемых в правой части. Далее рассмотрим алгоритмическое представление динамики биосистемы с отложенными временными характеристиками и с пространственным распределением её элементов. Будем наглядно анализировать пример эволюции исходного набора разнотипных клеток – элементарных единиц популяции и её ресурсов по особому алгоритму.

## 3. Клеточные автоматы с факторами запаздывания

Непрерывность единиц измерения совсем не обязательна для популяционной динамики, потому возникают альтернативные методы описания процессов, автоматы и когнитивные графы. Клеточный автомат, знаменитый как «Conway's Game of Life» [29], был популяризован Джоном Конвеем для объяснения процессов самоорганизации в различных естественных науках и просто как наглядная модель при обучении программированию. Популярность «Жизни» объясняется всего двумя правилами расчета следующего поколения группы клеток, которые могут быть живыми либо мёртвыми. Если рядом с мёртвой клеткой в решетке три живые, то мёртвая становится живой. Живая остаётся в своём состоянии, если рядом есть две или три живые. Меньше двух или больше трех – гибель. Игровое поле может быть ограниченным, замкнутым – в виде компьютерной эмуляции поверхности тора (наиболее часто встречающийся вариант) или бесконечным, как изначально полагал Конвей. При этом простота правил с бинарным разде-

лением клеток в решетке обеспечивает огромное разнообразие форм и интересных вариантов расстановки живых клеток в первом поколении, которые приводят к устойчивым или периодическим вариантам итоговой расстановки, называемым фигурами. Существует модификация «Жизни» с непрерывным пространством и с очень впечатляющей визуальной реализацией. Игра «Аква–Тор» имеет игровое поле в форме тора и обладает периодическим режимом [30].

Было бы интересно создать принципиально отличный вариант клеточного автомата и от игры Конвея и от алгоритма Дьюдни, где можно было бы рассматривать включение и выключение эффектов запаздывания. Для иллюстрации проблемы параметрического выражения действия запаздывания в динамических моделях и как новый объект для поиска форм самоорганизации мы предложим математическую игру с более сложными правилами. Пусть клетка автомата будет иметь не два, а три допустимых состояния  $\{G(\text{green}), R(\text{red}), D(\text{dead})\}$ . Основной параметр автомата, относящийся к сущности возникновения запаздывающей регуляции, будет интересно изменять и в сценариях типичных инвазий, и по ходу игры, имитируя так эволюционную адаптацию сообщества к появлению агрессора.

Определим следующие правила алгоритма нового автомата для вычислительного исследования динамики белых (мертвых), зеленых и красных клеток:

- I. Задано аналогичное игре «Жизнь» поле клеток в замкнутом варианте. Каждая клетка имеет 8 смежных – окрестность Мура. Изначально пусть в каждой клетке растет дерево<sup>2</sup>. В зеленой клетке содержащей, пригодное для жизни дерево, может поселиться зверек (пусть это будет белочка). Условная «Белка» будет пользоваться деревом и клетка станет красной.
- III. Взрослый грызун каждый шаг может плодиться: давать  $r(= 2)$  потомка, если хотя бы в одной из смежных с его клеткой тоже живет белка в дупле дерева.
- IV. Если в окрестности грызуна оказывается занято более  $m = 5$  клеток, то белка погибает от перенаселенности, а орех высыхает. Клетка из красной становится белой.<sup>3</sup>
- V. Грызуны медленно подтачивают изнутри стволы своих деревьев. Установим, что дерево высыхает и белка погибает – клетка становится белой. До смерти дерева живущий в нем грызун может размножиться не более  $k(= 3)$  раз. Будем считать, что орехи без белок могут жить неограниченно.
- VI. Потомки белок станут взрослыми, и могут приступить к размножению, пропуская  $k = 1$  шаг игры, если к этому моменту займут пригодный орех, иначе потомок гибнет. Новый грызун занимает ближайший свободный орех с наименьшим числом занятых соседних клеток. В алгоритме для уточнения положим, что осматриваются смежные клетки по часовой стрелке.
- VII. Для занятия дерева молодой грызун может мигрировать за шаг времени игры на фиксированное расстояние не более  $l(= 2)$  соседних клеток (аналог «скорости света» из алгоритма Конвея). [Вариант алгоритма, подразумевающий активную миграцию, более реалистично описывает ситуацию у гидробионтов.] Если нет достижимого для потомка свободного дерева, то такая бездомная белка погибает.
- VIII. На месте упавшего ореха вырастает новое дерево за  $\mathcal{T}$  отсчетов модельного времени. Так белая клетка становится зеленой и ресурсы восстанавливаются.

В правилах преобразования состояния клеток заложено сразу несколько аспектов, относящихся к явлению запаздывающей регуляции. Факторы мы можем далее варьировать в экспериментах и

<sup>2</sup>Примем поле «allgreen», чтобы не усложнять вычисления подбором начального набора зеленых клеток–орехов.

<sup>3</sup>Для моделирования распространения вируса в культуре клеток пункт IV избыточен.

модификациях модели. Более того, эти факторы являются противоборствующими в игре. Какой из временных факторов будет превалирующим в действительности, оценим в экспериментах. Сценарии далеко не исчерпывают все возможности поведения автомата с тремя цветами клеток, зеленый – дерево, красный – грызун, белый – мертвая клетка. Будем считать, что четвертый возможный фактор накопления отравляющих продуктов метаболизма, связанный с зависимостью от предшествующих состояний, преодолевается за счет диффузии.

#### 4. Вычислительный анализ свойств автоматной модели

В «Жизни» не было изменяемых параметров. В клеточных автоматах обычно интересует ход изменений фигур по отношению к некоторому начальному расположению занятых клеток. Пространственные изменения на первом этапе анализа алгоритма будут второстепенны. Нелинейная динамика моделей с запаздыванием связана с бифуркациями при изменении параметров, а не с начальными условиями, но в нашем случае исходное расположение красных будет оказывать влияние на размножение и распространение популяционных волн, потому введем понятие стандартных фигур расположения в центре поля. Определим способ расположения красных клеток в форме начального ромба. В рамках междисциплинарного Проекта по исследованию инвазий априори полагается, что исходная группа вселенцев должна быть компактной.

Параметр  $\mathcal{T}$  мы предлагаем сделать управляющим в вычислительных исследованиях. Используем его для оценки воздействия в сценариях с замедлением темпов восстановления ресурсов, что согласуется с экологической реальностью. Из логики ситуации вытекает  $\mathcal{T} > k$ . Назовем следующие сценарные эксперименты анализом восстановительного эффекта отложенной регуляции, начальная численность деревьев связана с размером игрового поля  $D_0 = 5 \cdot 10^4$ , начальная численность белок  $B_0 = 10^3$ . При малых  $\mathcal{T}$  число обоих видов клеток приходит к стационарному состоянию в ограниченном игровом поле. При  $\mathcal{T}=14$  уже возникают колебания. При увеличении времени восстановления деревьев мы получим незатухающие и, что более интересно, синхронизирующиеся по фазе флуктуации числа белок/деревьев в игровом поле (рис. 1)  $\mathcal{T} = 30$  шагов автомата.

Колебания после нескольких переходных циклов приобретают согласованность пиков и минимумов у грызунов и деревьев, когда популяции приобретают большую пространственную однородность. Все появляющиеся на месте мертвых клеток орехи сразу занимают белками, что нивелирует разность фаз их циклов. Существует множество разновидностей систем дифференциальных уравнений для взаимодействия «хищник–жертва», но автору не известен вариант поведения модели с синхронизацией динамики – адаптивной настройкой в результате коэволюции [31]. Из вычислительного эксперимента очевидно, что низкая скорость возобновления ресурсов, то есть большое значение

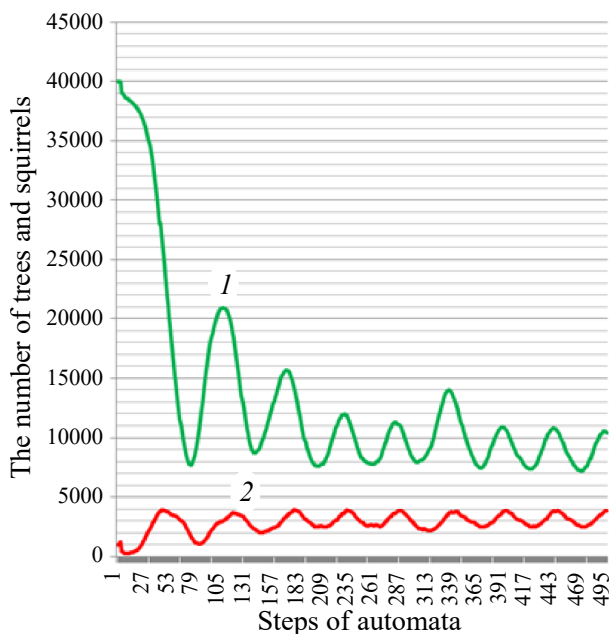


Рис. 1. Динамика заполненных клеток автомата: 1 – динамика количества клеток-деревьев; 2 – изменения клеток-белок

Fig. 1. Dynamics of colored cells of the automaton: 1 – dynamics of number of «tree» cells; 2 – changes in the cells of «rodent squirrels»



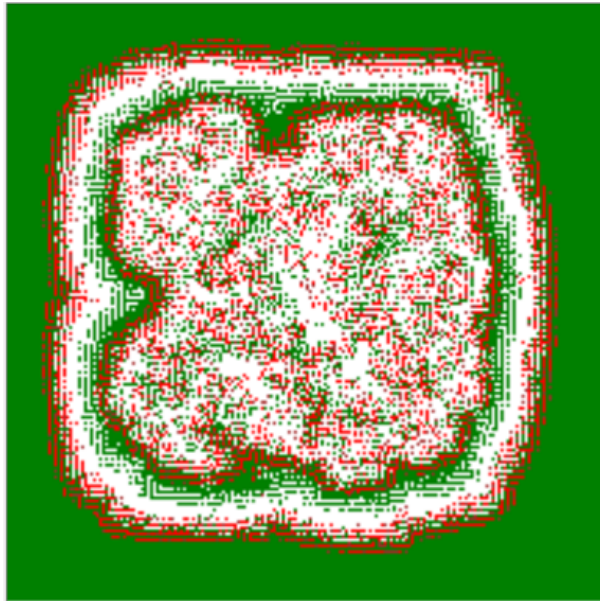


Рис. 2. Фронт распространения клеток-белок в игровом поле

Fig. 2. The front of spread of «squirrel» cells in the grid of the game field

переходит к вспышкам [33]. Начальное значение красных клеток для экспериментов мы подбирали именно из таких соображений. Изменение скорости созревания наших грызунов сдвигает уровень итогового балансового равновесия, вокруг которого наблюдаются осцилляции.

Алгоритм генерирует интересные пространственные распределения клеток в решетке, например, образование серии узких фронтов распространения плотности белок (рис. 2) фрактальной структуры, обзор многообразия которые выходят за рамки целей нашей статьи.

Расположение исходных клеток в экспериментах можно задавать осмысленным или случайным образом в решетке игрового квадрата. Все плотные исходные образования кластеров белок, крупные группы и движущиеся красные фронты в итоге распадаются, и состояние игрового поля в асимптотике выглядит однородно перемешанным.

## 5. Об адапционном и регуляционном запаздывании

Мы рассмотрели факторы временного последействия в оригинальном алгоритме клеточно-автомата, преобразующего состояние клеток из троичного набора значений – популяционных единиц в игровом поле. Правила автомата включают отложенное действие истощаемых ресурсов, интервал достижения зрелости, миграционную активность. Фактически мы расширили автомат типа «Игра Жизнь» на три возможных состояния и отказались от постоянной «скорости света» как единственной временной характеристики. Рождение клеток двух видов и гибель (превращение в свободную ячейку) происходят с разными временными характеристиками, что приводит к осциллирующей динамике двух видов живых клеток.

Алгоритм автомата подсказывает некоторые концептуальные идеи – дифференцировать запаздывание инвазионных процессах по его физическому смыслу. Разграничим, как в модели (2), адапционное  $\nu$  как вполне очевидное, и более сложно проявляющееся неявное – регуляционное  $\tau$ . В (1), (3) и (4) действует только регуляционное. В адапционном случае запаздывание связано с задержкой выработки ответа на вызовы среды. Так, при попадании инфекции в ор-

ние  $\tau$ , является вызывающим колебания белок фактором. Если скорость озеленения поля будет совсем мала, то это вызовет исчезновение красных клеток. В уравнении Хатчинсона при больших значениях запаздывания  $\tau$  траектория проходит околонулевые значения – глубокие минимумы, за которыми следует резкий, просто огромный пик вспышки численности. Для нашего алгоритма такие нереальные пики с последующими значениями  $R = 0 + \epsilon$  для живых клеток исключены. Для моделей вида (3) и (4) возможны сколь угодно близкие к нулю положительные численности. Правила автомата запрещают размножение менее двух несмежных красных клеток, что делает нереальными резкие пики, которые нереалистичны с точки зрения экологии. Малая группа грызунов не может дать вспышку численности, для вспышки нужна некоторая пороговая численность [32]. Интересно, что популяция средних размеров и много больше пороговой аналогично не

организм иммунная система отвечает не сразу, с задержкой появляются нужные антитела и специальные лимфоциты-киллеры именно для данных антигенов. Для колоний бактерий это время приобретения резистентности к антибиотикам и устойчивости к вирусам-бактериофагам через известный механизм CRISPR-Cas разрушения вражеских нуклеиновых кислот [28]. Если запаздывание иммунной реакции велико, то развитие инвазии заканчивается гибелью, и этот сценарий тоже предусматривает наша модель (2).

Более проблематично связать с реальными сущностями последствие в регуляции репродуктивной активности величины  $N$  во времени на  $\tau$  условных единиц. Непосредственные популяционные характеристики – это средняя плодовитость, репродуктивный возраст и продолжительность жизни, время между нерестами для осетровых рыб, величина интервала уязвимости на ранних стадиях развития [33]. Репродуктивный параметр  $r$  уже достаточно абстрагирован, это разница между мгновенной рождаемостью и смертностью. Мы априори полагаем, что  $\forall t : r > 0$ , так установилось в обобщенных моделях биологии со времен Ферхюльста и Вольтерры [34] и применяется в моделях морской гидробиологии [35]. Очевидно, что условие  $r > 0$  не всегда будет выполнено в реальности, иначе не было бы постепенно вымирающих без явных внешних абиотических воздействий популяций.

### Заключение

Новый алгоритм преобразования клеток включает три динамически взаимодействующих фактора: онтогенетическую задержку для формирования организма, необходимость восстановления ресурсов для дальнейшего развития популяции и диффузионную составляющую. Как мы видим, диффузионная компонента зависит от темпа развития взрослого организма. При моделировании экстремальной популяционной динамики нереально считать  $N(t - \tau)$  априори присущей виду характеристикой. Эффект последствия выражается как проекция взаимодействия с переменчивой средой.

Предложенный автомат поддерживает идею, что временное последствие не относится к свойствам вида или только среды, но представляет собой неаддитивную характеристику процесса их взаимодействия. В частном случае взаимодействием будет прямое противоборство вида в конкурентном биотическом окружении. Для развития методов моделирования перспективным выглядит пересмотр формализации предела экологической ниши с добавлением временного фактора  $K(t)$ . Запаздывание в нашем варианте автомата связано именно с замедленным формированием экологической ниши. Ресурсы большой ниши (так, орехов изначально много больше белок), могут достаточно быстро разрушаться при инвазии активно размножающегося вида. Данное запаздывание превалирует над другими временными факторами.

В условиях нарастающей опасной инвазии величина временного последствия не может выражаться единственным параметром, не зависящим от времени. Адаптация это процесс взаимный, потому видом-вселенцем часто генерируются последовательно уменьшающиеся пики численности.

В нашем алгоритме формирование среды происходит медленнее взросления грызунов, но в экологии возможны и обратные варианты. Таким образом, исследуемое в новом автомате запаздывание относится к наиболее консервативному параметру модели (3) – константе емкости ниши  $K$ , вокруг которой в модели Хатчинсона возникают колебания. В нашей предыдущей работе [12] мы добавили в популяционную модель величину порога полунасыщения  $\Upsilon$ , и устойчивые колебания выше емкости экологической ниши стали невозможны. Запаздывание в подобных моделях реализовать для вычислений несложно со времен работы [38], но откуда проистекает его физика, авторам моделей часто не известно.

Работа по математической биологии без фактического подтверждения реальности поведения предложенных моделей является бессмысленной. Подобный сценарий с адаптацией флуктуаций реализовался на практике после вселения вредоносного гребневика в 1980 г. *Mnemiopsis*

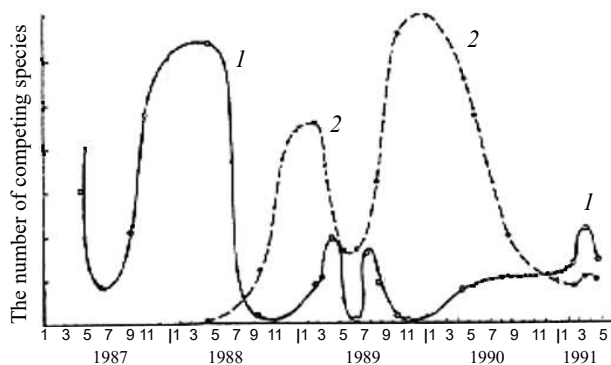


Рис. 3. Синхронизирующиеся колебания численности видов-конкурентов [36]: 1 – медузы; 2 – гребневика

Fig. 3. Synchronized fluctuations in the number of competing species in the Black Sea from [36]: 1 – jellyfish *Aurelia aurita*; 2 – ctenophore

внутри – широкие кластеры мертвых клеток. Движущаяся узкая популяционная волна, подобная гребню степного пожара – противоречивое явление, и считалось, что продвижение фронтом противоречит принципам экологии. В недавних исследованиях (декабрь 2019) о новом онколитическом вирусе в эксперименте, зафиксированном на видео онкологами компании Virosure Australia Pty Ltd, было показано именно образование фронта распространения вируса в среде клеток. Только концентрированная инвазионная волна позволит уничтожить опухоль, что ранее представлялось нереальным для репликации вирусов. Автор статьи не мог опубликовать свои результаты с интерпретацией взаимодействия модели вирус–клетка вместо абстрактных белок и деревьев. Оказалось, что такой механизм передачи вируса от клетки к клетке действительно существует, а не является фантазией математиков, он назван «сёрфингом», и на видео от австралийских и корейских ученых мы видим ромбовидный фронт. Их исследования находятся пока на пробирочном этапе, но если итоговый результат подтвердит нашу автоматную модель, то опухолевые клетки с вирусом после прохождения фронта придут к колеблющемуся динамическому равновесию в ограниченном диапазоне численности, при котором опухоль распадется на фрагменты и не сможет далее стать летальной – а это уже очень значительное достижение в терапии. Движущийся фронт может распространяться только в достаточно плотной среде, в модели нельзя получить повторное образование волны красных клеток после диссипации всех скоплений. Следовательно, метод полного уничтожения опухоли необходимо будет реализовать при первой инвазии вируса. Интересно организовывать встречное движение нескольких фронтов в однородной среде. В реальности, а не в пробирке, опухоль не однородная, но гетерогенная [39], так что до клинической практики результаты пока далеки. Возможно, для модели «вирус–опухоль» реалистично будет перейти к алгоритму с динамически изменяемой матрицей соседства клеток в решетке. На момент редактирования статьи информация об экспериментах представлена на ресурсе <https://www.virosureusa.net>, пока нет публикаций про новый генномодифицированный вирус в официальной научной периодике.

Клеточные автоматы имеют широкий спектр применения для представления разнообразных ситуаций в технических и живых системах [40], но их пространственное поведение априори зависит от изначально заданной расстановки [41].

### Библиографический список

1. Moseyko A.G., Orlova-Benkovskaya M.Y., Guskova E.V., Kolov S.V. New data on the distribution of *Colasposoma Dauricum* (Mannerheim, 1849) (Coleoptera, Chrysomelidae) in Russia and Kazakhstan // *Entomological Review*. 2018. Vol. 98, № 3. P. 324–328.

leidy в Черное море. Вселенец вступил в противоборство с автохтонным конкурентом – медузой вида *Aurelia aurita*. При переходном процессе максимум гребневика соответствовал минимуму медузы, но в результате после первичной вспышки динамика обоих видов-антагонистов пришла к согласованным по фазе колебаниям (рис. 3 из [36]). Подобный сценарий постепенной синхронизации представляется достаточно специфическим вариантом развития ситуации после инвазии. В Каспийском и Азовском морях вредный для рыбного промысла гребневик демонстрирует иную динамику, в том числе уже при участии его прямого хищника вида *Beroe ovata* [37].

При распространении исходной красной группы возникает узкий плотный фронт, а

2. Науменко Е.Н. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Sergo-pagis Pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря // *Российский Журнал Биологических Инвазий*. 2018. № 1. С. 68–77.
3. Кузнецов А.П., Кузнецов С.П., Седова Ю.В. «Нелинейный минимум» в теории дискретных отображений // *Известия вузов. ПНД*. 2006. Т. 14, № 4. С. 89–118.
4. Исаева О.Б., Обычев М.А., Савин Д.В. Динамика дискретной системы с оператором эволюции, задаваемым неявной функцией: От отображения Мандельброта к унитарному отображению // *Нелинейная динамика*. 2017. Т. 13, № 3. С. 331–348
5. Михайлов А.И., Бобырев А.Е., Булгакова Т.И., Шереметьев А.Д. Возвращаясь к вопросу о популяционной регуляции: Обобщенная модель формирования пополнения промысловых популяций рыб // *Журнал общей биологии*. 2019. Т. 80, № 6. С. 418–426.
6. Dewdney A. Sharks and fish Wage an ecological War on the toroidal planet  $W_a$ -Tor // *Scientific American*. 1984. Vol. 250. P. 14–22.
7. Dewdney A. A Core War bestiary of viruses, worms and other threats to computer memories // *Scientific American*. 1985. Vol. 252, no. 3. P. 14–19.
8. Тютюнов Ю.В., Титова Л.И. От Лотки–Вольтерры к Ардити–Гинзбургу: 90 лет эволюции трофических функций // *Журнал общей биологии*. 2018. Т. 79, № 6. С. 428–448.
9. Шабунин А.В. SIRS-модель распространения инфекций с динамическим регулированием численности популяции: Исследование методом вероятностных клеточных автоматов // *Известия вузов. ПНД*. 2019. Т. 27, № 2. С. 5–20.
10. Ефимов А.В., Шабунин А.В. Влияние перемешивания и диффузии на пространственно-временную динамику в стохастической системе Лотки–Вольтерры с дискретным фазовым пространством // *Известия вузов. ПНД*. 2009. Т. 17, № 1. С. 57–76.
11. Ruan S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics // *Delay Differential Equations and Applications*. Berlin.: Springer, 2006. P. 477–517.
12. Переварюха А.Ю. Переход от релаксационных колебаний к псевдопериодической траектории в новой модели динамики численности популяции // *Известия вузов. ПНД*. 2017. Т. 25, № 2. С. 51–62.
13. Переварюха А.Ю. Сценарии прохождения состояния «бутылочного горлышка» инвазионным видом в новой модели динамики численности популяции // *Известия вузов. ПНД*. 2018. Т. 26, № 5. С. 63–80.
14. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology // *Ann. New York Acad. Sci.* 1948. Vol. 50. P. 221–246.
15. Борздыко В.И. Об исследовании популяционной модели Хатчинсона // *Дифференциальные уравнения*. 1985. Т. 21. С. 316–318.
16. Nicholson A. An outline of the dynamics of animal populations // *Australian Journal of Zoology*. 1954. Vol. 2, iss. 1. P. 9–65.
17. Berezansky L. Nicholson’s blowflies differential equations revisited: Main results and open problems // *Applied Mathematical Modelling*, 2010, vol. 34. P. 1405–1417.
18. Brillinger D. The Nicholson blowfly experiments: some history and EDA // *Journal of Time Series Analysis*. 2012. Vol. 33, iss. 5. P. 718–723.
19. Il'ichev V.G., Il'icheva O.A. Spatial Adaptation of Populations in Ecological Models // *Biophysics*. 2018. Vol. 63, iss. 2. P. 274–281.
20. Kozlov K.N., Samsonov A.M., Samsonova M.G. The differential evolution entirely parallel method for model adaptation in systems biology // *Biophysics*. 2015. Vol. 60, no. 6. P. 1016–1017.
21. Gourley S.A., Ruan S. Dynamics of the diffusive Nicholson’s blowflies equation with distributed delay // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section A Mathematics*. 2000. Vol. 130. P. 1275–1291.
22. Skobelev V.V., Skobelev V.G. Some problems of analysis of hybrid automata // *Cybernetics and Systems Analysis*. 2018. Vol. 54, no. 4. Pp. 517–526.
23. Perevaryukha A.Yu. Comparative modeling of two especial scenarios of bioresources collapses: Canadian Atlantic cod and Caspian sea sturgeon // *Journal of Automation and Information Sciences*. 2017. Vol. 49, no. 6. С. 22–34.

24. Frolov A.N., Grushevaya I.V. Non-randomness of fluctuations in the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (hbn.) (Lepidoptera, Crambidae) long-term population dynamics in Krasnodar territory // *Entomological Review*. 2019. Vol. 99, no. 1. С. 33–44.
25. Kideys A.E. The invasive ctenophore *Mnemiopsis* problem in the Black and Caspian Seas // *Biomare Newsletter*. 2002. Vol. 3. P. 5–6.
26. Cooke B., Neali S V., Regniere J. Insect Defoliators as Periodic Disturbances in Northern Forest Ecosystems. In: *Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response*. Burlington: Elsevier, 2007. P. 487–525.
27. Perevaryukha A.Y. Modeling abrupt changes in population dynamics with two threshold states // *Cybernetics and Systems Analysis*. 2016. Vol. 52, no. 4. P. 623–630.
28. Emerson B., Andrade K. Virus-Host and CRISPR Dynamics in Archaea-Dominated Hypersaline Lake Tyrrell, Victoria, Australia // *Archaea*, 2013, Article ID 370871, 12 p.
29. Gardner M. Mathematical games: The fantastic combinations of John Conway’s new solitaire game «Life» // *Scientific American*. 1970. Vol. 223. P. 120–123.
30. Астафьев Г.Б., Короновский А.А., Храмов А.Е. Клеточные автоматы: Учебно-методическое пособие. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 2003. 24 с.
31. Molchanov A.M. Relaxation model of adaptation // *Biophysics*. 1970. Vol. 15, no. 2. P. 373–382.
32. Novikov E.A., Panov V.V., Moshkin M.P. Density-dependent regulation in populations of northern red-backed voles (*Myodes rutilus*) in optimal and suboptimal habitats of southwest Siberia // *Biology Bulletin Reviews*. 2012. Vol. 2, iss. 5. P. 431–438.
33. Perevaryukha A.Yu. Comparative analysis of the results of modeling of extreme population processes for fish and insects // *Journal of Automation and Information Sciences*. 2019. Vol. 51, iss. 2. P. 11–21.
34. Bacaer N. *A Short History of Mathematical Population Dynamics*. London.: Springer-Verlag, 2011. 160 p.
35. Nikitina A.V., Ugolnitsky G.A., Usov A.B., Chistyakov A.E. Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov sea // *Mathematical Models and Computer Simulations*. 2017. Vol. 9, no 1. P. 101–107.
36. Gurney W., Blythe S.P., Nisbet R.M. Nicholson’s blowflies revisited // *Nature*. 1980. Vol. 287. P. 17–21.
37. Shushkina E.A., Vinogradov M.Ye. Long-term changes in the biomass of plankton in open areas of the Black Sea // *Oceanology*. 1991. Vol. 31. P. 716–721.
38. Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (ctenophora: lobata) in the inshore areas of the Black sea: 25 years after its outbreak // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2018. Vol. 9, no. 1. P. 86–93.
39. Martin N.T., Bell J. Oncolytic virus combination therapy: Killing one bird with two stones // *Molecular Therapy*. 2018. Vol. 26. P. 1414–1422.
40. Valkovskiy V.A. Realization of arithmetic computations in alternating codes on cellular automata // *Journal of Automation and Information Sciences*. 2000. Vol. 32, iss. 1. P. 35–47.
41. Perepelitsa V.A., Maksishko N.K., Kozin I.V. Using a model of cellular automata and classification methods for prediction of time series with memory // *Cybernetics and Systems Analysis*. 2006. Vol. 42, iss. 6. P. 807–816.

## References

1. Moseyko A.G., Orlova-Benkovskaya M.Y., Guskova E.V., Kolov S.V. New data on the distribution of *Colasposoma dauricum* (Mannerheim, 1849) (Coleoptera, Chrysomelidae) in Russia and Kazakhstan. *Entomological Review*, 2018, vol. 98, no. 3, pp. 324–328.
2. Naumenko E.N. Seasonal and long-term population dynamics of the invader *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the Vistula (Kaliningrad) Bay of the Baltic Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2018, no. 1, pp. 68–77 (in Russian).
3. Kuznetsov A.P., Kuznetsov S.P., Sedova Yu.V. «Nonlinear minimum» in the theory of discrete mappings. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2006, vol. 14, no. 4, pp. 89–118 (in Russian).

4. Isaeva O.B., Obychev M.A., Savin D.V. Dynamics of a discrete system with an evolution operator defined by an implicit function: From the Mandelbrot map to the unitary map. *Nonlinear Dynamics*, 2017, vol. 13, no. 3, pp. 331–348 (in Russian).
5. Mikhailov A.I., Bobyrev A.E., Bulgakova T.I., Sheremetyev A.D. Returning to the issue of population regulation: A generalized model for the formation of replenishment of commercial fish populations. *Zhurnal obshchey biologii*, 2019, vol. 80, no. 6, pp. 418–426 (in Russian).
6. Dewdney A. Sharks and fish Wage an ecological War on the toroidal planet Wa-Tor. *Scientific American*, 1984, vol. 250, pp. 14–22.
7. Dewdney A. A Core War bestiary of viruses, worms and other threats to computer memories. *Scientific American*, 1985, vol. 252, no. 3, pp. 14–19.
8. Tyutyunov Yu.V., Titova L.I. From Lotka-Volterra to Arditi-Ginzburg: 90 years of the evolution of trophic functions. *Zhurnal obshchey biologii*, 2018, vol. 79, no. 6, pp. 428–448 (in Russian).
9. Shabunin A.V. Sirs-model of the spread of infections with dynamic population control: A probabilistic cellular automaton study. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2019, vol. 27, no. 2, pp. 5–20 (in Russian).
10. Efimov A.V., Shabunin A.V. The effect of mixing and diffusion on spatio-temporal dynamics in the Lotka-Volterra stochastic system with a discrete phase space. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*, 2009, vol. 17, no. 1, pp. 57–76 (in Russian).
11. Ruan S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics // Delay Differential Equations and Applications. Berlin.: Springer, 2006, pp. 477–517.
12. 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).
13. 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, no. 5, pp. 63–80 (in Russian).
14. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.*, 1948, vol. 50, pp. 221–246.
15. Borzdyko V.I. About study of Hutchinson population model. *Differential Equations*, 1985, vol. 21, pp. 316–318 (in Russian).
16. Nicholson A. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology*, 1954, vol. 2, no. 1, pp. 9–65.
17. Berezansky L. Nicholson's blowflies differential equations revisited: Main results and open problems. *Applied Mathematical Modelling*, 2010, vol. 34, pp. 1405–1417.
18. Brillinger D. The Nicholson blowfly experiments: Some history and EDA. *Journal of Time Series Analysis*, 2012, vol. 33, iss. 5, pp. 718–723.
19. Il'ichev V.G., Il'icheva O.A. Spatial Adaptation of Populations in Ecological Models. *Biophysics*, 2018, vol. 63, iss. 2, pp. 274–281.
20. Kozlov K.N., Samsonov A.M., Samsonova M.G. The differential evolution entirely parallel method for model adaptation in systems biology. *Biophysics*, 2015, vol. 60, no. 6, pp. 1016–1017.
21. Gourley S.A., Ruan S. Dynamics of the diffusive Nicholson's blowflies equation with distributed delay. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section A Mathematics*, 2000, vol. 130, pp. 1275–1291.
22. Skobelev V.V., Skobelev V.G. Some Problems of Analysis of Hybrid Automata. *Cybernetics and Systems Analysis*, 2018, vol. 54, iss. 4, pp. 517–526.
23. Perevaryukha A.Yu. Comparative modeling of two especial scenarios of bioresources collapses: Canadian Atlantic cod and Caspian sea sturgeon. *Journal of Automation and Information Sciences*, 2017, vol. 49, no. 6, pp. 22–34.
24. Frolov A.N., Grushevaya I.V. Non-randomness of fluctuations in the European corn borer *Ostrinia nubilalis* (hbn.) (Lepidoptera, Crambidae) long-term population dynamics in Krasnodar territory. *Entomological Review*, 2019, vol. 99, no. 1, pp. 33–44.
25. Kideys A.E. The invasive ctenophore *Mnemiopsis* problem in the Black and Caspian Seas. *Biomare Newsletter*, 2002, vol. 3, pp. 5–6.

26. Cooke B., Neali S.V., Regniere J. Insect Defoliators as Periodic Disturbances in Northern Forest Ecosystems. In: Plant Disturbance Ecology: The Process and the Response. Burlington: Elsevier, 2007, pp. 487–525.
27. Perevaryukha A.Y. Modeling Abrupt changes in population dynamics with two threshold states. *Cybernetics and Systems Analysis*, 2016, vol. 52, no. 4, pp. 623–630.
28. Emerson B., Andrade K. Virus-Host and CRISPR Dynamics in Archaea-Dominated Hypersaline Lake Tyrrell, Victoria, Australia. In: *Archaea*, 2013, Article ID 370871, 12 p.
29. Gardner M. Mathematical games: The fantastic combinations of John Conway's new solitaire game «Life». *Scientific American*, 1970, vol. 223, pp. 120–123.
30. Astafiev G.B., Koronovsky A.A., Hramov A.E. Cellular Automata: Teaching aid. Saratov: Publishing House of the State Scientific and Research Center «College», 2003. 24 p. (in Russian).
31. Molchanov A.M. Relaxation model of adaptation. *Biophysics*, 1970, vol. 15, no. 2, pp. 373–382.
32. Novikov E.A., Panov V.V., Moshkin M.P. Density-dependent regulation in populations of northern red-backed voles (*Myodes Rutilus*) in optimal and suboptimal habitats of southwest Siberia. *Biology Bulletin Reviews*, 2012, vol. 2, iss. 5, pp. 431–438.
33. Perevaryukha A.Yu. Comparative analysis of the results of modeling of extreme population processes for fish and insects. *Journal of Automation and Information Sciences*, 2019, vol. 51, iss. 2, pp. 11–21.
34. Bacaer N. A Short History of Mathematical Population Dynamics. London: Springer-Verlag, 2011. 160 p.
35. Nikitina A.V., Ugolnitsky G.A., Usov A.B., Chistyakov A.E. Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov sea. *Mathematical Models and Computer Simulations*, 2017, vol. 9, no. 1, pp. 101–107.
36. Shushkina E.A., Vinogradov M.Ye. Long-term changes in the biomass of plankton in open areas of the Black Sea. *Oceanology*, 1991, vol. 31, pp. 716–721.
37. Finenko G.A., Anninsky B.E., Datsyk N.A. Mnemiopsis Leidyi A. Agassiz, 1865 (ctenophora: lobata) in the inshore areas of the Black sea: 25 years after its outbreak. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2018, vol. 9, no. 1, pp. 86–93.
38. Gurney W., Blythe S.P., Nisbet R.M. Nicholson's blowflies revisited. *Nature*, 1980, vol. 287, pp. 17–21.
39. Martin N.T., Bell J. Oncolytic virus combination therapy: Killing one bird with two stones. *Molecular Therapy*, 2018, vol. 26, pp. 1414–1422.
40. Valkovskiy V.A. Realization of arithmetic computations in alternating codes on cellular automata. *Journal of Automation and Information Sciences*, 2000, vol. 32, iss. 1, pp. 35–47.
41. Perepelitsa V.A., Maksishko N.K., Kozin I.V. Using a model of cellular automata and classification methods for prediction of time series with memory. *Cybernetics and Systems Analysis*, 2006, vol. 42, iss. 6, pp. 807–816.



*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