

УДК 519.2

Научная статья

## Сценарий инвазионного процесса в модификации популяционного уравнения Базыкина с запаздывающей регуляцией при большом репродуктивном потенциале

*А. Ю. Переварюха*

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН,  
г. Санкт-Петербург, 14-линия Васильевского острова, д. 39, Россия.

E-mail: temp\_elf@mail.ru

В работе обсуждается моделирование варианта развития стремительного инвазионного процесса. Появление опасных чужеродных видов в конкурентных биосистемах приводит к экстремальными явлениям в динамике популяций. Инвазии генерируют фазу активного распространения чужеродного вида, но после вспышек часто следует фаза резкой депрессии. Изменения процесса связаны с активным противодействием, которое имеет отложенный интервал времени активации и пороговый уровень максимизации воздействия  $J$ . Для математической формализации последовательно следующих этапов вспышки/кризиса использованы уравнения с отклоняющимся аргументом. Во варианте уравнения с запаздывающей настройкой биотического противодействия  $\dot{x} = rf(x(t-\tau)) - \mathfrak{F}(x^m(t-\nu); J)$  описан вариант прохождения кризиса, который наступает именно в фазе стремительного роста и до достижения уровня балансового равновесия с ресурсами среды. За счет пороговой обратной связи конкурентное давление после глубокого кризиса ослабляется и инвазивная популяция переходит в режим затухающих осцилляций. Асимптотический уровень равновесия в сценарии с кризисом оказывается гораздо меньше теоретически допустимого предельного уровня численности для чужеродного вида в данной среде. Уравнение имеет интерпретацию и для описания ослабляющейся выработки иммунного ответа в ситуации хронизации инфекционного процесса.

*Ключевые слова: моделирование экстремальных явлений, пороговые эффекты, уравнения с запаздыванием, нелинейная экологическая регуляция.*

 DOI: 10.26117/2079-6641-2022-39-2-91-102

Поступила в редакцию: 30.04.2022

В окончательном варианте: 02.06.2022

Для цитирования. Переварюха А. Ю. Сценарий инвазионного процесса в модификации популяционного уравнения Базыкина с запаздывающей регуляцией при большом репродуктивном потенциале // Вестник КРАУНЦ. Физ.-мат. науки. 2022. Т. 39. № 2. С. 91-102.  DOI: 10.26117/2079-6641-2022-39-2-91-102

Коммент публикуется на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.ru>)

© Переварюха А. Ю., 2022

Финансирование. Исследование выполнялось без финансирования

## Введение

Инвазионные процессы генерируют чрезвычайно разнообразный и неожиданный характер смены этапов в своем развитии. Часто опасный вселенец переходит к фазе вспышке численности. Вспышка не означает, что чужеродный вид в итоге сформирует устойчивую популяцию. Отмечены случаи, когда быстро росшие в новом ареале колонии вселенцев внезапно резко сокращались или погибали [1]. Чрезмерная плотность провоцирует отложенную во времени, но резкую по характеру ответную реакцию со стороны антагонистического окружения (патогенных микроорганизмов, вирусов или паразитов).

Цель работы — разработка модели сценария преодоления агрессивным вселенцем сопротивления местных соперничающих видов, которое способно вызвать состояние депрессии у формирующейся популяции. Для биосистемы с неустановившимся видовым составом актуальны специфические модификации уравнений инвазионных сценариев. Ряд факторов противодействия с пороговой зависимостью резко включается только при высокой плотности, что будет учтено в новой модели. Специально выпускаемых антагонистов сейчас используют для целенаправленного противодействия вредным видам-пришельцам.

Для моделей неравновесной популяционной динамики традиционные математические методы нужно целенаправленно модифицировать для новых возникающих задач. Проблема в этой области специфична потому, что в отличие от механики в уравнениях математической биологии не обосновано применение старших производных  $\ddot{N} = rf(\dot{N}) - F(N)$  для получения режима колебаний.

Модели строились на базовых принципах регуляции популяций с репродуктивным потенциалом  $r$  при ограниченном уровне емкости среды  $K$ :  $\dot{N}(t) > K$  если  $N(0) < K$ , как популярное уравнение Ферхюльста-Пирла:

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

Модели монотонного ограниченного роста с решением в форме «логистической кривой» (или убывания  $N(t)$ ), который выполняется для  $\forall N(0) > 0$  (без внешнего воздействия) предлагалось много (в том числе систем таких уравнений) [2]. В расширенном варианте (1) использовали  $\Theta$ -логистическую модификацию (2):

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\Theta \right), \quad \Theta > 1, \quad (2)$$

для учета мер ограничения воспроизводства необычную современную модификацию (3):

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \frac{(1 - N(t)/(K + \vartheta N))^\Theta}{1 - N(t)/K(1 - \gamma)}. \quad (3)$$

Обзор по разнообразию свойств «логистических кривых» приведен в [3]. Однако, при интерпретации стремительных инвазий стандартная емкость у ниши  $K$  — только абстрактная математическая величина.

## Модели с $rN(t-\tau)$ — феноменологический метод описания колебаний

Запаздывающее действие регулирующих воспроизводство факторов в (2) и (3) теоретически объясняет цикличность у изолированных популяций. Уравнение с включением  $N(t-\tau)$  можно выразить  $\dot{N} = rf(t, N(t), N_t(\cdot))$ , где  $N_t(\cdot) = \{N(t+u), -\tau \leq u < 0\}$  функциональная «предыстория». Для вычисления траектории моделей с запаздывающим аргументом помимо начальных условий  $N(0)$  к уравнениям нужно задать начальную функцию-предысторию  $y_0(u)$  для интервала  $[-u, 0]$ . В задачах экодинамики используют в расчетах обычно стационарную функцию-историю  $y_0(u) \equiv \text{const}$ .

Эколог Дж. Хатчинсон в [4] указал на эффект влияния от предшествующих состояний, а Р. Мэй позднее выписал феноменологическое расширение модели (1) с  $t-\tau$ :

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right). \quad (4)$$

В уравнении (4) возникает бифуркация рождения цикла  $N_*(t; r\tau)$  при  $r\tau > \pi/2$  [5], исследованная во многих работах [6]. Емкость насыщения экологической ниши  $K$  становится точкой центра:  $\forall N(0), |\max N_*(t) - \min N_*(t)| \approx K$ . Изначальная интерпретация параметра  $K$  как уравнивающего предела ниши в других модификациях может меняться. Часто уравнение исследуют в однопараметрической форме:  $\dot{x} = \lambda x(t)(1 - x(t-\tau))$ . Включать запаздывание  $rN(t-\tau)f(N(t); K)$  неоправданно из экологических соображений. Для модели Хатчинсона есть несколько обобщений. Модель Гополсэми [7] с вариативной регулирующей емкостью от уровня  $K$  интересна для развития:

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

Модели бывают схожи по поведению их решений, но отличными по принципам их интерпретации. Идея регуляции требует включения в (5) фиксированной характеристики — емкости насыщения  $K$  экологической ниши, которая теоретически может достигаться популяцией при  $t \rightarrow \infty$ . Подобный подход применим далеко не ко всем ситуациям. Нельзя определить, что представляет физически балансовая емкость  $N = K, f(N) = 0$  в контексте взрывообразно развивавшейся инвазии с неконтролируемым репродуктивным  $r$ -потенциалом у вселенца в новой активной среде. Актуальный пример — острая вирусная инфекция и  $\mathfrak{I}$ -лимфоциты с рецептором  $\mathfrak{C}\mathfrak{D}8+$ . Вирус в организме иногда способен захватывать «нишу» и проникать во все доступные клетки, но тогда болезнь быстро заканчивается летально и до того момента, как будут поражены абсолютно все клетки. Подобное верно для многих ситуаций, когда предел  $K$ —емкости может быть достигнут, но только на ограниченное время. До достижения состояния  $N(t) \rightarrow K - \epsilon$  раньше начинаются необратимые изменения. Другой важный аспект данной регуляции — чтобы достичь предельно возможного  $N = K$  исходная группа  $N(0)$  должна быть выше

порога  $N(0) > J$ . Важнее в иммунологических сценариях не предельная теоретическая емкость  $K$ , а положение неразрушительного порога для присутствия вируса  $J$ . Модель с регуляцией  $rf(N(t-\tau))$  без участия  $K$ -ёмкости ниши в форме известной в математической биологии функции Морана–Рикера  $f(x) = rx e^{-bx}$  предложена при анализе лабораторных экспериментов с популяциями насекомых<sup>1</sup>:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t-\tau) \exp(-bN(t-\tau)) - \delta N(t). \quad (6)$$

Модель (6) при увеличении  $r\tau$  демонстрирует релаксационные колебания [8].

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

Проблемы наблюдаются при корректном описании в уравнениях с  $t-\tau$  колебаний с большой амплитудой численности. Если увеличивать значение  $r\tau < \infty$  в (4), то цикл  $N_*(t)$  быстро приобретет форму негармонических колебаний. Релаксационный цикл с увеличивающейся амплитудой по мере возрастания  $r\tau$  получает вид все дальше отстающих друг от друга во времени  $\Lambda$ -образных пиков  $\max N_*(t) \gg K$ . Траектория у решения в минимумах цикла  $N_*(t)$  будет сколь угодно близко приближаться к оси абсцисс [9].

Известно [10], что для модели (4) (в её однопараметрической форме) выполняется соотношение:

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

Окрестности минимумов колебаний  $\min N_*(t) \ll K$ , где траектория  $N(t)$  пробегает «околонулевые» значения, становятся избыточно длинными. Для популяционной интерпретации картина приближения к оси абсцисс нереалистична. Следовательно, актуальна специфическая модификация модели депрессии для краткого и однократного популяционного кризиса.

Проблема свойств цикла достаточно известная для многих моделей. В [11] рассмотрена однопараметрическая модель вида:

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) f(N(t-1)), \quad (7)$$

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

$$f(0) = 1, f(x) = -a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{a_k}{x^k}, x \rightarrow \infty, a_0 > 0. \quad (8)$$

<sup>1</sup> Модель называется «Nicholson's blowflies equation», но сам энтомолог Николсон уравнение (6) не выписывал.

Свойствам (8) соответствует функция регуляции из уравнения (5):

$$f(x) = \frac{(1-x)}{(1+\sigma x)}, \quad (9)$$

где  $\sigma$  в (5) тоже влияет на характеристики релаксационного цикла.

Из дополнительных ограничений при преобразовании исходного уравнения (4) к сингулярно возмущенному  $\dot{x} = F(x(t-1), \epsilon)$  и к предельному релейному уравнению вида  $\dot{x} = R(x(t-1))$  для (4) с (8) было подтверждено существование единственного орбитально устойчивого цикла  $N_*(t; \lambda)$ . Однако, из утверждения о характеристиках колебаний в [11] у  $N_*(t; \lambda)$  получается:

$$\min N_*(t, \lambda) \sim U_1 \exp(-\lambda a_0), \quad U_1, a_0 = \text{const} > 0.$$

Соответствие свойств цикла популяционному процессу колебаний проблемно, если  $\lambda$  в (4) изначально указывается значением  $\lambda \gg \epsilon$ . Проблема популяционной интерпретируемости для циклического режима  $N_*(t; \lambda)$  остается актуальной.

## Описание новой модели с нелинейным и пороговым противодействием

Существует концепция минимальной критической численности  $L$  группы, которая теоретически необходима для выживаемости локальной популяции. Локальные группы леммингов изредка действительно погибают. В известной модели А. Базыкина [12] введен  $L$ -порог как априори существующее  $\forall N(0), t$  неустойчивое равновесие  $\forall N(t) < L, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$ :

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

В эту версию бистабильной логистической модели можно было бы включить и запаздывание  $(N(t - \tau_L) - L)$ , но данное включение в (10) не получит разумной сущностной интерпретации. В реальности оценить заранее величину  $L$ -порога практически невозможно. Несколько малочисленных реликтовых видов существуют миллионы лет. Многие агрессивные инвазии начинались с единичных проникших особей.<sup>2</sup> Для начала инфекционного процесса достаточно одного проникшего в организм вириона ВИЧ, который сумеет при этом заразить одну активированную клетку  $\mathcal{T}$ -лимфоцит с рецептором  $\mathcal{CD}_4+$ . Время жизни вириона составляет несколько часов, и это время не соотносится с длительностью инфекционного процесса.

Если верна гипотеза о жестком критическом барьере  $L$  численности  $K > L > 2$ , то для популяции критически опасно  $N(t) \rightarrow L$ , то строгая квадратичная саморегуляция  $rf(N^2)$  в уравнении (10) с  $(N(t - \tau_L) - L)$  явно выглядит избыточной. Многомиллионные колонии социальных насекомых не страдают от высокой плотности, но минимально необходимое количество рабочих насекомых действительно

<sup>2</sup>Для двуполой популяции в любом сценарии логично установить  $N(t) < 2, r = 0$ .

известно для пчелиных семей. А.Д. Базыкиным предложена модель (11) с особым квадратичным фактором для внешнего сопротивления  $-\delta N^2$ , что лучше подходит для модификаций с  $rN(t-\tau_1)$ :

$$\frac{dN}{dt} = r_1 \frac{\gamma N^2}{\gamma + \sigma N} - \sigma N - \delta N^2. \quad (11)$$

Далее мы рассмотрим новую модель для важной ситуации, которая не связана с возникновением режима осцилляций — актуального сценария преодоления внезапного кризиса в момент, когда еще не был исчерпан потенциал быстрого роста. В следующей форме нашего уравнения  $\dot{N} = rN(t)f(N(t-\tau)) - F(N(t-\tau_1))$  можно получить сценарий гибели вида после колебаний при увеличении  $r$  с учетом эффекта воздействия с запаздыванием  $\delta N(t-\tau_1)$ :

$$\frac{dN}{dt} = N(t)r \ln \left( \frac{\kappa}{N(t-\tau)} \right) - \delta N(t-\tau_1). \quad (12)$$

При уменьшении  $r$ -параметра траектория (12) демонстрирует обычные затухающие  $N(t) \rightarrow K$  гармонические колебания. Это не совсем тот сценарий, что мы хотим получить.

Включение нелинейности  $F = \delta N(t-\tau_1)$ ,  $\tau \geq \tau_1$  обосновано тем аспектом, что текущее воздействие паразитов может определяться предшествующим состоянием популяции хозяина, но такое воздействие в свою очередь связано зависимостью с концентрацией доступных для заражения жертв. В тропических сообществах микроорганизмов борются сотни подавляющих друг друга видов бактерий и грибов. Формализованное в новой модели воздействие должно отражать целенаправленное биологическое подавление вредных видов, которое осуществляют при выпуске их паразитических естественных врагов, например наездников из семейств Braconidae, Ichneumonidae, которых специально разводят. Методами биологического контроля полного подавления достичь удается крайне редко, так их воздействие ос регулируется более сложным образом:  $F = \delta N^k(t-\tau_1)$ . Известно из наблюдений, что эффективность атак ос-паразитов возрастает при скученности жертв [13], но при малой численности жертвы уходят от обнаружения ос.

Рассмотрим ситуацию активного противодействия, которое формируется спустя некоторое время против быстро размножающейся популяции. Биотическое сопротивление в свою очередь имеет сложную регуляцию и с запаздыванием  $F(N^k, \tau_1)$ . Через некоторое время популяция, внутренне регулируемая с собственным запаздыванием, начинает встречать сопротивление со стороны биотического окружения, и данный интервал времени  $\Delta v$  тоже становится важной характеристикой процесса. Актуальный для всех нас сегодня пример — некоторые люди после контакта с вирусом эффективно мобилизуют адаптивный иммунитет и их  $\mathfrak{B}$ -лимфоциты скоро начинают вырабатывать иммуноглобулины IgG с высокой аффинностью к коротким белковым фрагментам «эпитопам» вируса. У других иммунная активация происходит замедленно, вирус получает время на активное развитие в организме. Иногда выбранные эпитопы для  $\mathfrak{B}$ -лимфоцитов оказываются слишком вариабельны. В худшем для нас сценарии инфекция переходит в хроническое

состояние с накоплением дальнейших мутаций. Механизм иммунной активации процесс многоступенчатый и триггерный, с событийной компонентой, где не все события при выборе эпитопов и активации наивных лимфоцитов априори предопределены. В полностью непрерывной модели для сущностного описания механизма запуска ответа недоступен из-за сложной цепочки активаций клеток, моделирование инфекционной динамики тут останется иллюстративным. Формализуем противоборство для воздействующего на среду вселенца в форме уравнения  $\dot{N} = rN(t)f(N(t-\tau)) - F(N^k(t-\tau_1); J)$ .

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

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left( \frac{\mathfrak{K}}{N(t-\tau)} \right) - \delta \frac{N^m(t-\tau_1)}{(J-N(t))^2} - qN(t), \delta > q, m \geq 2, N(0) < J < \mathfrak{K}. \quad (13)$$

В вычислительном сценарии для модели (13) на первом этапе происходит увеличение численности малой группы  $2 < N(0) < J$  по варианту логистической кривой, но рост останавливается до прохождения точки перегиба  $N_p$ . Вместо стабилизации и краткого превышения  $N(t) > \mathfrak{K}$  равновесия «овершута» фиксируется стадия резкой убыли численности с возрастанием  $F(N^2; J^{-1})$  при  $N \rightarrow J$  до того, как рост замедлен конкурентным подавлением из-за исчерпания ресурсов. Воздействие специфических биотических внешних, но зависимых от численности  $N(t-\tau_1)$  факторов создает порог. При приближении к нему популяция переходит в демографический кризис с краткой депрессией рисунке.

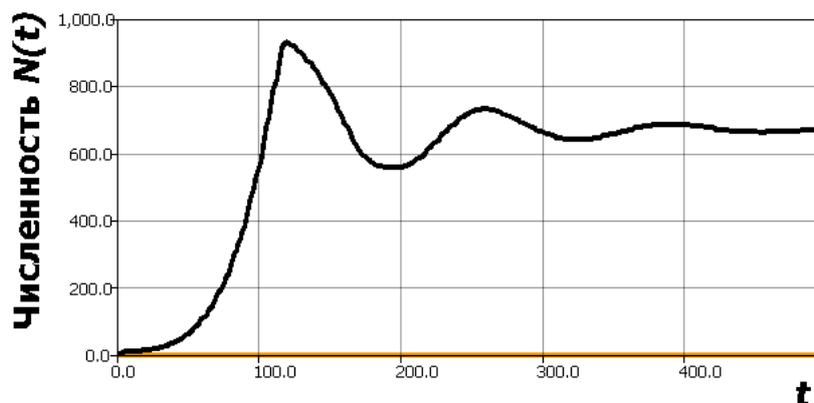


Рисунок. Сценарий прохождения этапа кризиса в новой модели (13) при  $m = 2$ ,  $r = 7.17 \times 10^{-3}$ ,  $J = 10^3$ ,  $\mathfrak{K} = 15 \times 10^3$ ,  $\tau = \tau_1 = 48$ ,  $\delta = 10$ ,  $q = 4.2 \times 10^{-3}$ ,  $N(0) = 10$ .

Figurę. Scenario of passing the crisis stage in the new model (13) when  $m = 2$ ,  $r = 7.17 \times 10^{-3}$ ,  $J = 10^3$ ,  $\mathfrak{K} = 15 \times 10^3$ ,  $\tau = \tau_1 = 48$ ,  $\delta = 10$ ,  $q = 4.2 \times 10^{-3}$ ,  $N(0) = 10$ .]

Популяция проходит депрессию, так как реакция ее биотических противников аналогично ослабляется. В результате популяционный процесс после переходных колебаний стабилизируется на уровне  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P < J$ . Параметр  $\mathcal{K}$  тут теоретическая предельная емкость пищевых ресурсов, которая для изначально малой локальной группы не достигается. В иммунологической интерпретации только очень высокая доза заражения  $N(0)$  способна вызвать летальный сценарий  $N(t) \rightarrow \mathcal{K}$ . При уменьшении параметра действия среды  $\delta$ , от которого зависит минимум кризиса, циклический режим сохраняется. Модель применима для исходно малой группы  $N(0) < J/4$ , при  $N(0) = 2/3J$ ,  $m > 2$  развитие покажет  $v$ -образный эффект одного из вариантов прохождения «бутылочного горлышка»  $N(t_m) \approx 0 + \epsilon$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P$ . Очевидно, многие популяции и вирусы не смогли преодолеть состояние «bottleneck» при увеличении  $q$ , часто из-за внутренних причин [14]. В рассмотренном сценарии адаптируется именно внешнее воздействие (например, иммунное). Для учета адаптации самой популяции можно использовать корректировку в регуляции  $\ln(\sqrt{(\mathcal{K} - N(t - v))^2}/N(t - \tau))$ . Ограничивающий показатель воздействия  $J, N(t) < J, \forall t, 0 < N(0) < J$  в уравнении (13) зеркально симметричен по смыслу критическому  $L$ -порогу  $2 < L < \mathcal{K}$  из уравнения (10) как нижней грани для продолжительного существования локальной популяции  $0 < N(0) < L, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$ . Пороговый плавающий уровень  $\bar{J}(t)$  можно включать и в составляющую логарифмической регуляции.

## Заключение

Разработана модель для актуального варианта динамики взаимодействия вида вселенца с активной биотической средой. В некоторый момент противодействие обостряется, но давление полностью не может искоренить эту популяцию, так как его эффективность зависит от относительного уровня присутствия самого вселенца. Явления прохождения кризисов наблюдались при внесении бактериофагов в колонию бактерий, когда после активного подавления оставшиеся клетки приобретали устойчивость к вирусу. В другом злободневном примере иммунная реакция организма в ответ на вирус иногда имеет свойство преждевременно ингибироваться. В составе иммунных механизмов есть клетки «хелперы», отвечающие за активацию иммунного ответа, а есть иммунные клетки, инициирующие подавление ответа, если активировано уже слишком много лимфоцитов. Их баланс может нарушаться и это ведет к длительному присутствию вируса. Два схожих по динамике процесса могут быть отражены одним феноменологическим уравнением, однако, мы помним, они разные по своей сути – либо адаптируется вселенец, либо теряется эффективность воздействия. В результате присутствие в системе вселенца сохраняется, но его давление значительно меньше, чем теоретически доступная вторгшемуся виду предельно возможная емкость для разрушения среды.

По сравнению с известными уравнениями (10) и (11) формализация воздействия в (13) зададим пороговым образом, что объясняется еще одним уровнем контроля (например, сверхпаразиты для насекомых или клетки-супрессоры для

Т-лимфоцитов). В развитии (13) логично представить, что  $J(t)$  не является априори константой биотического окружения, но зависит от сопутствующих изменений. В простом варианте порог колеблется от смены сезонов по периодическому закону  $J(\omega(t))$ . Для многих разрушающих свою среду популяций (слоны в небольших национальных парках) актуален другой вариант прохождения кризиса – размеры экологической ниши неожиданно и резко коллапсируют до критических значений. Потому локальные популяции слонов регулируются искусственно [15], так как сам по себе К-фактор ниши не является для них достаточно эффективным регулятором. Это подтверждает идею, что регулируемое изъятие парадоксально делает популяцию более стабильной в режиме без глубоких периодов депрессии численности. Существуют периодические явления, которые никак не связаны с запаздыванием, например, строгая цикличность появления взрослых цикад, так эти насекомые усложнили задачу осам-паразитам с помощью математики.

Уравнения с  $t - \tau$  применяются для разных задач в обширной области математической биологии. Интересно объединить идеи двух моделей: (10) и  $\Theta$ -логистической (допустимо  $0 < \Theta < 1$ ) в новой гибко настраиваемой модификации, так как успех в выживаемости потомства при увеличении  $N(t)$  в крупных колониях намного превосходит негативное влияние от внутривидовой конкуренции:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \left( \frac{N}{K} \right)^\Theta \right) \sqrt[3]{(N-L) - F(N(t-\tau); J)}, \Theta \in [1/2, 3/4]. \quad (14)$$

Квадратичная регуляция для создающих крупные колонии видов в (14) избыточна, но малая численность группы становится опасной. Модификация (14) с функцией Морана–Рикера не выглядит оправданной:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t-\tau) \exp(-bN(t-\tau)) - F(N(t-\gamma)).$$

Большинство модификаций моделей затрагивали компонент регуляции  $f(N)$ , тогда как  $r$ -параметр традиционно считается независимым и постоянным  $\forall t, r = \text{const} > 0$  показателем размножения [16]. В реальности это может не выполняться при создании условий  $N(t) \gg K$  и при  $N(t) \ll N_p$ . Для иммунологических моделей интересен сценарий, где проявляется «дозозависимый» иммунный ответ. В моделях инвазий может оказаться важной пространственная конфигурация исходной начальной группы особей, что отмечено в работе А.В. Никитиной [17].

**Конкурирующие интересы.** Конфликтов интересов в отношении авторства и публикации нет.

**Авторский вклад и ответственность.** Автор участвовал в написании статьи и полностью несет ответственность за предоставление окончательной версии статьи в печать.

## Список литературы

1. Simberloff D., Gibbons L. Now you see them, Now you don't! - Population crashes of established introduced species, *Biological Invasions*, 2004. vol. 6, no. 2, pp. 116-172.
2. Peleg M., Corradini M. G., Normand M. D. The logistic (Verhulst) model for sigmoid microbial growth curves revisited, *Food Research International*, 2007. vol. 40, no. 7, pp. 808-818.

3. Куркин А. А., Куркина О. Е., Пелиновский Е. Н. Логистические модели распространения эпидемий, *Труды НГТУ им. П.Е. Алексеева*, 2020. Т. 2, № 2, С. 9-18.
4. Hutchinson G. E. Circular causal systems in ecology, *Ann. New York Acad. Sci.*, 1948. vol. 50, no. 2, pp. 221-246.
5. Glyzin S. D., Kolesov A. Y., Rozov N. K. A self-symmetric cycle in a system of two diffusely connected Hutchinson's equations, *Sbornik: Mathematics*, 2019. vol. 210, no. 2, pp. 184-233.
6. Kaschenko S. A., Loginov D. O. About global stable of solutions of logistic equation with delay, *Journal of Physics: Conf. Series*, 2017. vol. 937, no. 2, pp. 120-139.
7. Gopalsamy K. Persistence and Global Stability in a Population Model, *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 1998. vol. 224, no. 3, pp. 59-80.
8. Khokhlov A. D. Population survival conditions in Nicholson's models with delay, *Bulletin of the South Ural State University. Series: Mathematics. Mechanics. Physics*, 2010. vol. 30, no. 3, pp. 29-32.
9. Hale J. Persistence in infinite dimensional systems, *SIAM J. Math. Anal.*, 1989. vol. 20, no. 4, pp. 388-395.
10. Glyzin D. S., Kashchenko S. A., Polstyano A. S. Spatially inhomogeneous periodic solutions of the Hutchinson equation with distributed saturation, *Modeling and analysis of information systems*, 2011. vol. 7, no. 1, pp. 37-45.
11. Kolesov A. Y., Mishchenko E. F., Rozov N. K. A modification of Hutchinson's equation, *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, 2010. vol. 50, no. 12, pp. 1990-2002.
12. Базыкин А. Д., Апонина Е. А. Модель экосистемы трех трофических уровней с учетом существования нижней критической плотности популяции продуцента, *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем*, 1981. Т. 4, № 2, С. 186-203.
13. Buck J., Hechinger R. Host density increases parasite recruitment but decreases host risk in a snail-trematode system, *Ecology*, 2017. vol. 98, no. 8, pp. 2029-2038.
14. Perevaryukha A. Yu. An iterative continuous-event model of the population outbreak of a phytophagous hemipteran, *Biophysics*, 2016. vol. 61, no. 2, pp. 334-341.
15. Aarde V., Whyte T., Pimm L. Culling and the dynamics of the Kruger National Park African elephant population, *Animal Conservation*, 1999. vol. 2, no. 4, pp. 287-294.
16. Борисова Т. Ю., Соловьева И. В. Проблемные аспекты моделирования популяционных процессов и критерии их согласования, *Математические машины и системы*, 2017. Т. 1, № 1, С. 71-81.
17. Nikitina A. V. Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov Sea, *Math. Mod. Comp. Simul.*, 2017. vol. 2, no. 1, pp. 101-107.



Переварюха Андрей Юрьевич ✉ – кандидат технических наук, старший научный сотрудник, Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, Россия,  ORCID 0000-0002-1049-0096.

## Scenario of the invasive process in the modification of Bazykins population equation with delayed regulation and high reproductive potential

*A. Yu. Perevaryukha*

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

E-mail: temp\_elf@mail.ru

The paper discusses modeling of the variant of the development of a rapid invasive process in competitive biosystems. The emergence of dangerous alien species leads to extreme phenomena in the dynamics of populations. Invasions generate a phase of active spread of the alien species, but outbreaks are often followed by a phase of sharp depression. Changes in the process are associated with active resistance, which has a delayed activation time interval and a threshold level of maximizing the impact  $J$ . For the mathematical formalization of the successively following stages of the outbreak/crisis, equations with a deviating argument are used. In a variant of the equation with a delayed tuning of the biotic reaction  $\dot{x} = rf(x(t-\tau)) - \mathfrak{F}(x^m(t-\nu); J)$ , a variant of the passage of the crisis that occurs it is in the phase of rapid growth until a balance is reached with the resources of the environment. Due to the threshold feedback, the competitive pressure after a deep crisis is weakened and the invasive population goes into a mode of damped oscillations. The asymptotic level of equilibrium in the scenario with a crisis turns out to be much less than the theoretically permissible limiting level of abundance for an alien species in a given environment. The new Equation also has an interpretation to describe the weakening development of the immune response in a situation of chronicity of the infectious process.

*Key words: modeling of extreme events, threshold effects, equations with delay, nonlinear ecological regulation.*

 DOI: 10.26117/2079-6641-2022-39-2-91-102

Original article submitted: 30.04.2022

Revision submitted: 02.06.2022

**For citation.** Perevaryukha A. Yu. Scenario of the invasive process in the modification of Bazykins population equation with delayed regulation and high reproductive potential. *Vestnik KRAUNC. Fiz.-mat. nauki.* 2022, **39**: 2, 91-102.  DOI: 10.26117/2079-6641-2022-39-2-91-102

**Competing interests.** The author declares that there are no conflicts of interest with respect to authorship and publication.

**Contribution and responsibility.** The author contributed to the writing of the article and is solely responsible for submitting the final version of the article to the press. The final version of the manuscript was approved by the author.

*The content is published under the terms of the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.ru>)*

© Perevaryukha A. Yu., 2022

**Funding.** The work was done without financial support

## References

- [1] Simberloff D., Gibbons L. Now you see them, Now you don't! - Population crashes of established introduced species, *Biological Invasions*, 2004, vol. 6, no. 2, pp. 116-172
- [2] Peleg M., Corradini M.G., Normand M.D. The logistic (Verhulst) model for sigmoid microbial growth curves revisited, *Food Res. Internat.*, 2007, vol. 40, no. 7, pp 808-818
- [3] Kurkin A. A., Kurkina O. E., Pelinovsky E. N. Logistic models of the spread of epidemics, *Proceedings of NSTU im. R.E. Alekseeva*, 2020, vol. 2, no. 2. pp. 9-18 (In Russian).
- [4] Hutchinson G. E. Circular causal systems in ecology, *Ann. New York Acad. Sci.*, 1948, vol. 50, no. 2, pp. 221-246
- [5] Glyzin S. D., Kolesov A. Y., Rozov N. K. A self-symmetric cycle in a system of two diffusely connected Hutchinson's equations, *Sbornik: Mathematics*, 2019, vol. 210, no. 2, pp. 184-233
- [6] Kaschenko S. A., Loginov D. O. About global stable of solutions of logistic equation with delay, *Journal of Physics: Conf. Series*, 2017. vol. 937, no. 2, pp. 120-139
- [7] Gopalsamy K. Persistence and Global Stability in a Population Model, *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 1998, vol. 224, no. 3, pp. 59-80
- [8] Khokhlov A. D. Population survival conditions in Nicholson's models with delay, *Bulletin of the South Ural State Univer. Series: Math. Mech. Phys.*, 2010, vol. 30, no. 3, pp. 29-32
- [9] Hale J. Persistence in infinite dimensional systems, *SIAM J. Math. Anal.*, 1989, vol. 20, no. 4, pp. 388-395
- [10] Glyzin D. S., Kashchenko S. A., Polstyanov A. S. Spatially inhomogeneous periodic solutions of the Hutchinson equation with distributed saturation, *Modeling and analysis of information systems*, 2011, vol. 7, no. 1, pp. 37-45
- [11] Kolesov A. Y., Mishchenko E. F., Rozov N. K. A modification of Hutchinson's equation, *Comput. Math. and Math. Phys.*, 2010, vol. 50, no. 12, pp. 1990-2002
- [12] Bazykin A. D., Aponina E. A. Model of an ecosystem of three trophic levels taking into account the existence of a lower critical density of the producer population, *Problemy ekologicheskogo monitoringa i modelirovaniya ekosistem*, 1981, vol. 4, no. 2, pp. 186-203.
- [13] Buck J., Hechinger R. Host density increases parasite recruitment but decreases host risk in a snail-trematode system, *Ecology*, 2017, vol. 98, no. 8, pp. 2029-2038
- [14] Perevaryukha A. Yu. An iterative continuous-event model of the population outbreak of a phytophagous hemipteran, *Biophysics*, 2016, vol. 61, no. 2, pp. 334-341
- [15] Aarde V., Whyte T., Pimm L. Culling and the dynamics of the Kruger National Park African elephant population, *Animal Conservation*, 1999, vol. 2, no. 4, pp. 287-294
- [16] Borisova T. Yu., Solovieva I. V. Problematic aspects of modeling population processes and criteria for their agreement, *Math. mach. and sys.*, 2017, vol. 1, no. 1, pp. 71-81 (In Russian).
- [17] Nikitina A. V. Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov Sea, *Math. Mod. Comp. Simul.* 2017, vol. 2, no. 1, pp. 101-107.



*Perevaryukha Andrey Yurievich* ✉ – PhD (Tech.), senior researcher, Saint Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, senior researcher, Saint Petersburg, Russian,  ORCID 0000-0002-1049-0096.