

сценария интродукции против вселенца его естественного врага, для активности которого важна высокая численность. Исследован сценарий, когда специальный выпуск паразитов против нежелательного чужеродного вида не будет эффективным средством, что показано на примере адаптивного бактериально-антивирусного механизма. Подтверждено, что действие запаздывания при моделировании инвазий нецелесообразно отождествлять с характеристиками биологических видов. Модель применима для анализа хронического инфекционного процесса при подавленной иммунной активации.

Ключевые слова: запаздывание в регуляции процессов, инвазии, критические сценарии популяционной динамики, адаптационные механизмы в моделях, пороговые состояния, эффект внезапного кризиса, динамика COVID-19 в Бразилии и Канаде.

Введение

Актуальность исследования обусловлена тем, что действие пороговых эффектов, нарушающих функционирование многоуровневой системы регуляции, приводит к неравновесным и экстремальным ситуациям развития популяционных процессов [3]. Статья продолжает серию наших работ по моделированию специфических ситуаций в популяционной динамике и прогностическому анализу нелинейных экологических явлений. Вновь обнаруживаемые эффекты быстрых изменений при инвазиях и эпидемии коронавируса требуют выработки ответных мер. Для построения прогнозов нами исследуются сценарии развития процессов, вызванных вселением агрессивных чужеродных видов (инвазионных) при активном, но не постоянном противодействии им со стороны биотического окружения.

Интересно анализировать наблюдавшиеся в разных экосистемах события популяционных всплесков и кризисов именно с позиций нелинейной динамики. Альтернативных вариантов развития процесса после вселения вида с высоким репродуктивным потенциалом по данным наблюдений можно выделить около десяти [8]. Аналогично тому, как сейчас по-разному переносят коронавирусную инфекцию люди и даже генетически близкие. Можно классифицировать сценарии по группам изменений и типам бифуркаций. В предыдущей работе [5] мы построили дискретную алгоритмическую модель инвазии на основе формализма клеточных автоматов с разнородными эффектами запаздывания и получили интересную динамику образования популяционных фронтов с дальнейшим их разрушением. В данной работе мы вернемся к непрерывным феноменологическим моделям для оценки активного противодействия с пороговой зависимостью роста численности чужеродного вида.

Цель настоящего исследования — разработать непрерывную модель одного из актуальных сценариев инвазионного процесса при создаваемых биотической средой факторах противодействия, адаптирующихся к ситуации. Значимость моделирования противодействия с адаптацией обоснована необходимостью биологической борьбы с чужеродными организмами, когда после вселения нежелательного вида проводится целенаправленная интродукция антагонистов. В этой роли часто используют специфических паразитов, динамику которых необходимо своевременно прогнозировать. В результате в некоторый момент после начала инвазии создается конкурентная система противоборства, которая,

в отличие от известных хрестоматийных систем «хищники — жертва», имеет адаптационные механизмы. Рассматриваемая проблема отличается тем, что возникает вариативность итогового состояния, но полного подавления инвазивного вида не происходит [21].

Для данной задачи необходимо адекватное включение фактора запаздывания в разные функциональные составляющие модели с целью оценить скорость прохождения возникающей депрессии. Оказываемое воздействие с запаздывающей активацией мы выразим нелинейной зависимостью, так как адаптирующееся давление является следствием трудно формализуемой многоуровневой схемы регуляции, но распространенной в сообществах с высоким индексом биоразнообразия [30]. Время отставания начала реакции — фактор, определяющий течение процесса, что не так критично для видов в экосистеме, но для иммунной системы регуляция скорости ответа — это вопрос выживания.

1. Запаздывание в интерпретации колебаний в экологической и эпидемической динамике

В [7] мы рассказали о развитии популярных биологических моделей осцилляционной динамики с запаздыванием и отметили некоторые из проблем применения метода моделирования. Потому минимизируем обзорную часть. Это не означает, что обзор современных результатов по этой прикладной тематике не будет интересным. Данная область остается развивающимся и перспективным направлением вычислительного моделирования, где появляются интересные задачи за пределами популяционных проблем и экологии биоценозов. Отдельный аналитический обзор новых результатов даже необходим. Уравнения с запаздыванием с появлением надежных численных алгоритмов нашли применение в гемодинамике, клеточной биохимии, молекулярной генетике, при рассмотрении процессов синтеза белков и репликации нуклеиновых кислот и в эпидемиологии.

Интересны не только достижения, но и сохраняющиеся проблемы для математического метода в биологии, как, например, хаотические режимы. В первую очередь такие системы пытаются применить там, где возникает сложная периодичность и когда взаимодействуют процессы с разной скоростью протекания. Модели с распределенным запаздыванием сейчас ожидаемо развиваются для актуальной эпидемиологии. Традиционные SIRS-модели эпидемии не смогли предсказать четыре «волны» распространения коронавируса и проблема далека от решения². Эти модели описывали локальные сценарии вспышек гриппа, но у предыдущих пандемий гриппа не было четырех волн³. По нашему мнению, более значим анализ не «эпидемических волн», а тренда эволюции вируса и эффекта триггерного взаимодействия вируса с компонентами иммунной системы. Иммунные процессы с событийными изменениями и каскадами реакций не описываются полностью непрерывными структурами и с $x(t - \psi(t))$, велика роль вероятностной составляющей.

Противоборствующие виды совсем не всегда следуют решению флуктуационной модификаций модели Лотки — Вольтерра. Такие известные примеры колебаний, как циклы леммингов и периодическая активность бабочки листовертки в регионах Канады — это неустойчивые явления и нарушаются при возмущении среды. Локальные группы могут погибать. Как мы уже отмечали на примерах борьбы двух чужеродных гребневиков *Mnemiopsis leidyi* vs *Beroe ovata* в Каспийском и Черном морях [15], если противоборство затягивается, то происходит процесс коэволюции [19]. В реальности виды-антагонисты с течением процесса после инвазии подстраиваются под динамику

конкурента, потому колебания могут зеркально синхронизироваться [10]. В классических лабораторных экспериментах «хищник / жертва» у Гаузе не успевала возникнуть адаптация, и хищная инфузория после вселения полностью уничтожила колонию жертвы через два пика колебаний [2]. В сценариях опытов «бактерии / вирус» результат другой. Не только паразиты адаптируются к жизненному циклу вида-ресурса.

Многие популяции могут генерировать колебания численности с периодом, который никак не связан длиной их жизненного цикла и без прямого давления вида-соперника [17]. Теория временного последствия прошлого состояния (запаздывающая регуляция) появилась в математической биологии после того, как в лабораторных экспериментах подтвердилось [25], что флуктуации численности (в том числе сложные и нерегулярные) могут возникать у изолированных популяций. Искусственно поддерживаемая биологическая система получает ресурсы, не испытывает межвидового трофического взаимодействия или сезонных воздействий, но образуется цикл $N_*(t; r\tau)$ со значительной амплитудой. Для формализации появления популяционных колебаний одновидовой системы Хатчинсоном [18] предложено известное «логистическое уравнение» $\dot{N} = rN(t)(1 - N(t)/K)$ дополнить одним запаздыванием $N(t - \tau)$ в регуляции: $\dot{N} = rN(t)(1 - N(t - \tau)/K)$, так как уже были известны критерии бифуркации рождения цикла [20]. Проблема модификаций у уравнения $\dot{N} = rN(t)f(N(t - \tau))$ в том, что если в сценарии нужно увеличить амплитуду возникших при $r\tau > \pi/2$ колебаний, то минимумы у цикла станут нереально глубокими $\min N_*(t; r\tau) \rightarrow 0 + \epsilon$, статистически не отличимыми от нуля [9]. Потому нет смысла включать более двух переменных $x_i(t - \tau_i)$ в популяционную модель. Включать $(t - \tau)$ при r : $\dot{N} = rN(t - \tau)f(N(t - \tau))$ — экологически не оправданно. В экспериментах с мидиями или с насекомыми существовала конкуренция между стадиями их онтогенеза, потому перспективен другой вариант — моделирование с непосредственным описанием выживаемости последовательных стадий до формирования взрослых особей.

Обзор хорошо изученных популяционных уравнений с запаздыванием дан в статье [12]. Популяционные модели с $f(\tau_1, \tau_2)$ продолжают предлагаться [16], например, так: с $t - \tau_1, t - \tau_2$, позволяя отдельно учесть разное время созревания у самцов и самок:

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

Для практического применения уравнений вида (1) нужно оценить, что в своей сущности представляет включенный интервал времени в форме запаздывания $t - \tau$, отбрасывающий на текущие значения системы давление предшествующих состояний. Для многих случаев это не может быть время достижения зрелости, потому $\dot{N} = rN(t - \tau)F(N(t))$ часто абстрактный прием в моделировании. Аналогично требует уточнение в моделях смысл параметра ограничителя K [11]. Для многих случаев агрессивных инвазий или острых инфекций достигаемая вселенцем максимальная численность не может соответствовать понятию «емкость экологической ниши» как балансовому равновесию вида со средой (или точки центра для гармонических колебаний), K -равновесие просто невозможно.

2. Подтверждение модельного сценария разрушения эпидемического цикла

Каждый метод моделирования обладает своими недостатками, все зависит от решаемых задач. Включение в модель запаздывания $x(t - \tau)$ — способ разнообразить

варианты поведения траектории, не расширяя структуру и не увеличивая размерность фазового пространства. Вопрос определения связи величины τ с какой-то непосредственной популяционной характеристикой или точными свойствами условий обитания далеко не закрыт. Неожиданно возник повод снова обсудить предложенную автором ранее теоретическую модификацию и дать модели новую практическую интерпретацию.

Модификации моделей с запаздыванием представляют значимость для исследования редких (к счастью) сценариев популяционной динамики, которые мы относим к типу экстремальных. Например, длительные «пилообразные» вспышки численности вредителей периодически заканчиваются масштабной дефолиацией лесных массивов в субарктических регионах. В этом году есть очевидный повод акцентировать внимание специалистов на некоторые необычные динамические явления.

В предложенной нами в [6] модели получен вариант разрушения колебаний без необходимости дальнейшего увеличения r , $H = 1/3K$:

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

Модель была основана на нашей идее, что для механизмов контроля имеет значение переход $N(t - \gamma)$ через предкритический порог H . Величина H трактовалась как мягкое пороговое состояние «преднасыщения» среды, когда при $N(t) \rightarrow H + \epsilon$ популяция вселенца уже начинает разрушительно воздействовать на среду. В сценарии на динамику инвазионного процесса оказывает влияние отклонение $[H - N(t - \gamma)]$, притом величина отклонения может быть как положительной, так и отрицательной. В иммунологической трактовке при такой вирусной нагрузке организм через небольшой интервал задержки сталкивается с опасными симптомами. Модель (2) описала вычислительный сценарий с «выбросом» траектории из цикла. После образования колебаний при превышении значения в момент $\max N_*(t_{\max}; r\tau\gamma)$ предельного для экосистемы уровня траектория далее $N(t) \rightarrow \infty$ с остановкой расчетов. В модели (2) релаксационный цикл оказывается переходным режимом существования, а образование неограниченной траектории оценено нами как катастрофическая динамика.

В 2017 г. у автора не было реального биологического примера разрушения цикла с неконтролируемой вспышкой. Модель (2) описывала гипотетический сценарий катастрофы переполнения среды. В феврале 2023 г. при продолжающейся пандемии COVID-19 уже наблюдали несколько примеров динамики перехода от регулярных колебаний числа заражений к вспышке с резким возрастанием случаев на порядок. Сценарий с разрушением режима образовавшихся в первой фазе эпидемического процесса колебаний наблюдался весной 2021 г. в динамике эпидемии в южных штатах Бразилии. На рисунке 1 данные о случаях госпитализации с COVID-19, где установившийся циклический режим сменяется стремительным ростом числа больных.

В декабре 2021 г. после долгих колебаний с незначительной амплитудой аналогично резкая стремительная вспышка случаев COVID-19 произошла в Дании. Это явление сильно отличается от простого сценария плавного увеличения амплитуды волн заражений с ростом параметра вирулентности возбудителя. Одно из запаздываний τ очевидно по смыслу, так как заражаемость сейчас зависит от количества зараженных ранее, становящихся распространителями через некоторое время. Второе запаздывание γ интерпретируем у (2) из представления об активных распространителях внутри локальных социальных групп и накоплении ранее цепочек заражений.



Рис. 1. Нарушение циклической динамики эпидемии COVID-19 стремительной вспышкой на Юге Бразилии по данным о госпитализации за день с www.setor-saude.com.br

3. Моделирование стадии прохождения популяционной депрессии

Используем в модели вместо квадратичной зависимости логарифмическую форму регуляции. В таком упрощенном варианте уравнения с внешним воздействием биотической среды дополнение модели фактором противодействия с отдельным запаздыванием изменит качественный характер решения:

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

Определим такое запаздывание адаптационным ν и будем отличать его от феноменологического регуляционного τ из уравнений Хатчинсона или Николсона. Для $f(N) = rN \ln(K/N)$ ордината точки перегиба N_p на кривой решения $\dot{N} = f(N)$ лежит ниже $K/2$, так как $f'(N_p) = 0, N_p = K/e$. В данной модификации мы используем в обозначении \mathcal{K} , так как достижение уровня может быть кратковременным при больших r . В вычислительном сценарии с (3) наблюдается гибель популяции агрессивного вселенца после двух максимумов осцилляций, как случилось в опытах у Гаузе [2]. При уменьшении r траектория демонстрирует обычные гармонические колебания $N_*(t; \tau r)$.

Усовершенствуем (3) с включением нелинейности $F(N) = -\mathcal{Q}N^k(t - \nu), \tau \geq \nu$, что обосновано ситуацией, когда текущее воздействие паразитов может определяться предшествующим состоянием популяции хозяина. Такое воздействие в свою очередь связано зависимостью с концентрацией доступных для заражения жертв выше или ниже некоторого обнаруживаемого уровня.

Формализованное в модели с $F(N)$ воздействие в реальности способно отражать целенаправленное биологическое подавление вредных видов насекомых, которое осуществляют при выпуске их паразитических естественных врагов. В качестве регуляторов используют ос-паразитов из семейств Braconidae, Ichneumonidae, которых специально разводят. Против непарного шелкопряда *Lymantria dispar* применяли распыление энтомопатогенных грибов вида *Beauveria bassiana*. Давление ос-паразитов на популяцию фитофагов зависит от количества доступных осам жертв в прошлом поколении, что отличается от хрестоматийного варианта «хищник — жертва». Методами биологического контроля полного подавления достичь удается крайне редко, так как их воздействие регулируется сложнее. Большинство жертв в ходе коэволюции вырабатывают

средства адаптации к паразиту, потому паразит и должен эволюционировать быстрее. Известно из наблюдений, что эффективность атак паразитов возрастает при скученности жертв [24]. При малой численности вредители уходят от обнаружения ос-паразитов. Патогенные микроорганизмы аналогично интенсивно распространяются только при повышенной плотности.

Существуют интересные сценарии экстремальной популяционной динамики с пороговой регуляцией [27]. В экосистемах с высоким индексом биоразнообразия наблюдаются сложные многоступенчатые механизмы регуляции численности видов. Длительно доминирующим даже при высоком репродуктивном потенциале ни один из видов-конкуренентов стать не может. Тем не менее иногда наблюдаются нерегулярные короткие вспышки массовых размножений у вредителей леса с очаговой потерей листвы. В [13] описана ситуация в эвкалиптовом лесу, когда мелкие псиллиды вдруг переходят к вспышке численности, хотя у них много врагов. В отряде Hymenoptera есть семейства ос, которые атакуют и откладывают яйца в других паразитах отряда Hymenoptera. Жизненный цикл паразитической осы точно приспособлен для развития личинки внутри конкретных хозяев. Действия всех паразитов специфичны. Для атак осам подходят только определенные стадии развития их жертв. Обычно численность сверхпаразитов невысока при малом для насекомых r -параметре. Насекомых фитофагов эффективно регулируют паразитические наездники, но первичные паразиты сами становятся жертвами атак паразитов второго и третьего порядка, если их концентрация становится велика — у видов из отряда Hymenoptera сложная система взаимной регуляции, которую непосредственно не описать. В результате межвидового соперничества ос у их жертв появляется возможность для ограниченной во времени фазы роста численности. Однако фаза роста скоро сменяется резкой депрессией, так как ресурсы среды не выдерживают такой вспышки и восстанавливаются медленно.

Формализуем ситуацию активного противодействия, которое формируется спустя определенное время против быстро размножающейся популяции. Через некоторое время популяция, внутренне регулируемая с собственным запаздыванием, начинает встречать сопротивление со стороны биотического окружения, и данный интервал времени тоже становится важной характеристикой процесса. Биотическое сопротивление в свою очередь имеет сложную регуляцию и с запаздыванием $F(N^k, \nu)$.

Опишем противоборство для регулируемого размножения воздействующего на среду вселенца в форме уравнения $\dot{N} = rN(t)f(N(t-\tau)) - F(N^k(t-\nu); J; Q)$. Представим, что ситуация внезапного обострения конкурентного противоборства развивается 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 $N(t-\nu)$ нелинейно и с возникновением кризиса ослабляется. Значит в модели инвазии должна присутствовать $\Psi(N(t-\nu))$ пороговая функция сопротивления:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t)F(N(t-\tau)) - \Psi(N(t-\nu)).$$

Отразим пороговый эффект противодействия активному росту численности вселен-

ца в уравнении при логарифмической регуляции с функцией сопротивления:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left(\frac{\mathcal{K}}{N(t - \tau)} \right) - \mathcal{Q} \frac{N^m(t - \nu)}{(J - N(t))^2} - qN(t), \quad (4)$$

$$\mathcal{Q} > q, \quad m \geq 2, \quad N(0) < J < \mathcal{K}.$$

В практически интересном вычислительном сценарии для (4) на первом этапе происходит увеличение численности небольшой группы $N(0) < J$ по варианту логистической кривой. Далее рост останавливается до N_p . Вместо стабилизации $N(t) \rightarrow K, N(t_s) < K$ после краткого превышения равновесия K (так называемого в экологии «овершота») далее начинается стадия резкой убыли численности с возрастанием $F(N^2; J^{-1})$ при $N \rightarrow J$ до того, как потенциал роста исчерпан внутривидовой \ln_K -регуляцией из-за предела возможности восстановления ресурсов. Воздействие специфических биотических внешних, но зависящих от численности $N(t - \nu)$ факторов создает порог, при приближении к которому популяция переходит в промежуточный демографический кризис $|J - \min N(t)| \rightarrow \max$ в вычислительном эксперименте на рисунке 2.

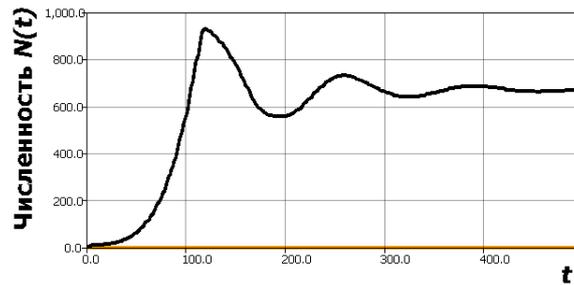


Рис. 2. Сценарий прохождения краткого кризиса растущей популяцией со стабилизацией при адаптации давления

$$m = 2, r = 7,17 \times 10^{-3}, J = 10^3, \mathcal{K} = 15 \times 10^3, \tau = \nu = 48,$$

$$\mathcal{Q} = 10, q = 4,2 \times 10^{-3}, N(0) = 10$$

Моделируемая популяция проходит этап депрессии, так как реакция ее биотических противников в форме функции

$$\mathcal{Q} \frac{N^m(t - \nu)}{(J - N(t))^2}$$

аналогично ослабляется.

В результате популяционный процесс из кризиса после переходных колебаний стабилизируется на уровне $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P < J$ при малых $q < \mathcal{Q}$. Параметр \mathcal{K} тут теоретическая предельная емкость истощаемых ресурсов среды. Эта пороговая емкость изначальной малой локальной группой не достигается. Мы отличаем эту трактовку от абстрактного понятия «экологическая ниша». K такой же результат эволюции биосистем. Особенно это важно в условиях инвазии, так как сам биологический вид формирует нишу.

4. Сценарии преодоления кризиса при адаптивном противоборстве с инвазионным видом

Модельный сценарий отличен от ситуации прохождения новой популяцией кризиса в форме «бутылочного горлышка» при стабильной малочисленной группе особей и при временном падении репродуктивного потенциала [29]. Иной вариант итога попадания в стадию депрессии заключается в медленном образовании устойчивого реликтового вида с малым r , но в рассмотренном модельном сценарии r у вида предполагается нами большим. Как следует из свойств решения, популяции не смогли бы преодолеть этап кризиса при увеличении независимой нерегулируемой убыли до $q \approx Q$. Многократное прохождение $\lim_{t \rightarrow t_m} N(t) = \min N(t; r\tau)$ экологически нереалистичный сценарий из-за сопутствующих рисков вырождения $\min N(t; r\tau) \approx 0 + \epsilon$.

Функцию воздействия $F(N^m(t-\nu); J)$ можно включать в модель пилообразных колебаний вспышек вредителей для описания их демпфирования в случае существования ограниченного ресурса и противодействия естественных врагов и ос-паразитов:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN^3(t - \tau_1))} \right) - \delta \frac{N^m(t - \nu)}{(J - N(t))^2} - qN(t), \quad (5)$$

$$\delta > q, \quad m \geq 2, \quad N(0) < J < K.$$

Описанный кризис резко начинается в фазе быстрого роста при активном сопротивлении биотического окружения $t = [\nu, T_J]$ при приближении к пороговой численности. Увеличение ν делает кризис более выраженным. Явления резкой смены быстрого роста глубокой депрессией наблюдались в экодинамике разных чужеродных популяций. Исторический пример — кризис человеческой популяции, быстрорастущей после появления оседлого земледелия в Европе. После проникновения в Европу и активного расселения *Homo sapiens* по археологическим данным испытали резкое сокращение населения, известное как «Неолитический крах» [14]. После кризиса образовалось длительное равновесие, сменившееся новым трендом повышения численности населения Европы. По масштабам исторической шкалы пример восстановления после продолжительного, но не самого глубокого кризиса, соответствующего модельному сценарию. Депрессия — один из вариантов популяционных кризисов, другой вариант кризиса — демографический взрыв в форме пульсирующей спорадической вспышки численности [28]. Моделируемую нами депрессию вселенца следует отличать от эффекта коллапса популяции из-за нерегулируемого промысла [4].

Рассмотрим примеры реальных ситуаций, для которых применим описываемый моделью динамический сценарий. Актуальный для всех нас сегодня пример — иммунный ответ на коронавирус. Некоторые люди после контакта с вирусом эффективно мобилизуют адаптивный иммунитет. Их активированные В-лимфоциты в результате антиген-зависимой бласттрансформации скоро начинают вырабатывать иммуноглобулины IgG с высокой аффинностью к коротким фрагментам (эпитопам) коронавируса. У других иммунная активация и деление клеток происходит медленно, вирус получает время на развитие в организме. В худшем сценарии инфекция, столкнувшись с ослабленным иммунитетом, переходит в хроническое состояние с накоплением дальнейших мутаций. Если иммунный ответ слишком интенсивный, то это уже опасно для самого организма. Иммунные реакции нужно строго регулировать и в нужное время тормозить активацию, потому есть специальные Т-лимфоциты, которые снижают активность других иммунокомпетентных клеток. Рассмотрим два примера адаптивной динамики.

4.1. Пример установления равновесия после атаки бактериофага из-за адаптации *CRISPR – Cas9*

В иммунологической трактовке только очень высокая доза заражения $N(0)$ способна стать летальной. При уменьшении коэффициента воздействия Q , от которого зависит глубина кризиса $|K - \min N(t_m)|$, циклический режим сохраняется. Сценарий применим для исходно малой группы $N(0) < J/4$, при $N(0) = 2/3J, m > 2$ развитие покажет резкий эффект глубокого кризиса формы $N(t_m) \approx 0 + \epsilon, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P$.

В эксперименте с вселением бактериофага в колонию бактерий возникший эффект депрессии успешно преодолевался бактериями при адаптации их антивирусного механизма эндонуклеазы *CRISPR – Cas9*. Оставшиеся бактерии добавляли фрагменты ДНК вируса в наборы сигнатур *CRISPR* для их распознавания и уничтожения путем разрыва ДНК белком *Cas9*. В результате методы терапии бактериальных инфекций с вирусами бактериофагами быстро теряли эффективность и не оправдали ожиданий [22]. В экспериментах с вселением вирусов происходила после депрессии стабилизация колонии бактерий (рис. 3).

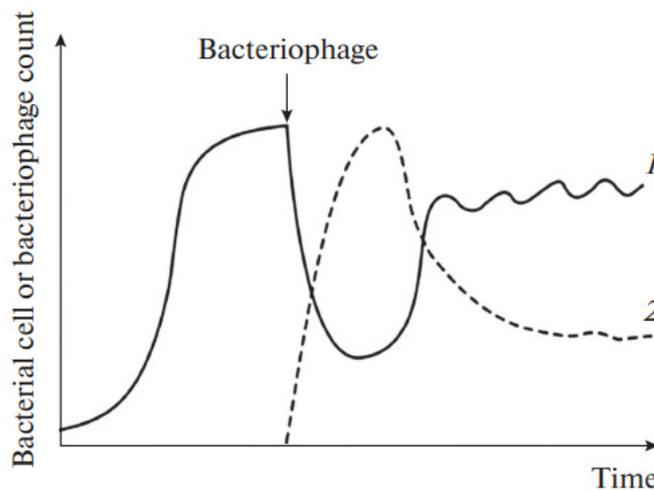


Рис. 3. Сценарий прохождения краткого кризиса колонией кишечной палочки после вселения вируса бактериофага из-за действия защитного механизма *CRISPR – Cas9* [22],
 1 — численность бактерий кишечной палочки; 2 — концентрация вирионов

Начальная концентрация вирионов должна быть очень велика для полного уничтожения колонии бактерий, что в условиях организма не достижимо. Система *CRISPR – Cas9* активно используется для геномного редактирования.

4.2. Пример стабилизации волн эпидемической динамики после вспышки COVID-19

Распространение нового вируса в популяции часто приводит к колебательным затухающим режимам эпидемической динамики. Региональные эпидемии COVID демонстрируют очень разнообразную динамику. Так, в Японии в январе 2023 г. уже восьмая по счету волна заболеваемости коронавирусом, которая превосходит показатели предыдущих волн. В некоторых странах к январю 2023 г. отмечено не более трех эпидемических

волн. В Индии и ЮАР с лета 2022 г. происходит длительное плавное затухание эпидемии. Интересно, что некоторые варианты развития эпидемии COVID-19 согласуются со сценарием разработанной модели. Так, в Канаде число ежедневно регистрируемых симптоматических, требующих внимания медиков, случаев после наибольшей вспышки стремится к некоторому стационарному значению на рисунке 4, хотя общее число положительных случаев ПЦР тестов на коронавирус в Канаде в это время стабильно уменьшается.

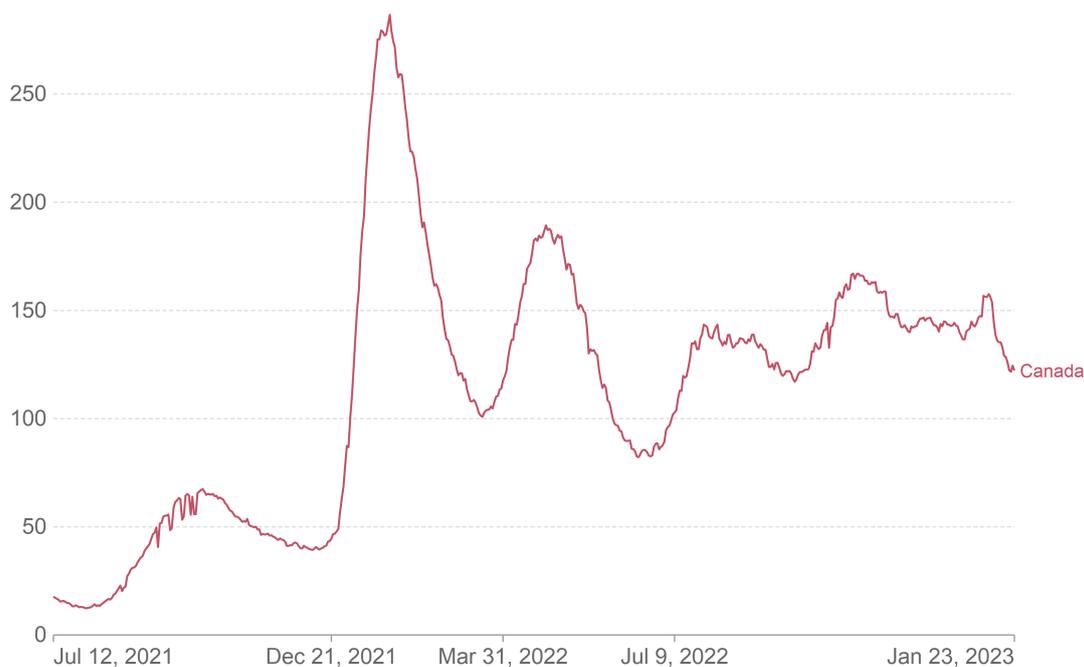


Рис. 4. Сценарий стабилизации числа случаев госпитализации с COVID-19 в Канаде после серии эпидемических вспышек по базе данных <https://ourworldindata.org/coronavirus>

Именно число требующих госпитализации случаев сейчас определяет эпидемическую динамику COVID-19, так как массовое ПЦР тестирование перестали проводить в большинстве стран, где провели массовую вакцинацию, и легкие случаи заболевания перестали попадать в статистику заражений. Обратим внимание, как динамика числа госпитализаций с COVID-19 в Канаде сильно отличается от приведенного на рисунке 1 сценария скачкообразного роста заболеваемости в Бразилии.

Заключение

Разработана специфическая модель для сценария прохождения кризиса инвазивной популяцией на основе регуляции из-за восстановления необходимых ресурсов и порогового запаздывающего противодействия, позволяющая аннулировать ситуации после первичной вспышки. Новизна модели в том, что воздействие не остается постоянным для всех стадий процесса, например, если численность ос-паразитов зависит от предшествующих ситуаций, но эффективность атак ос зависит от текущей плотности доступных им жертв. Запаздывание в экодинамике — это следствие процедуры взаимной адаптации к

новому окружению и восстановлению ресурсов.

Рассмотренная модель (4) получит дальнейшее развитие в контексте динамики иммунного ответа на острую вирусную инфекцию. Полученный сценарий согласуется с вариантом хронизации COVID-19. Реакция составляющих иммунной системы существенно различается при их столкновении с разными антигенами (точно причины этого нам пока неизвестны). Понятно уже сейчас, что долговременная иммунная защита от коронавируса менее эффективна (по сравнению с корью, ветряной оспой и др.) и концентрация иммуноглобулинов у большинства резко снижается менее чем через год [23]. При выработке активной реакции со стороны среды на инвазию запаздывание далее может стать изменяющейся величиной, тогда как в предыдущей нашей автоматной модели при анализе влияния восстановления ресурсов запаздывание оставалось постоянным параметром. Уравнение (5) можно использовать в составе «вольтерровских» систем трофического взаимодействия, как в работах А.В. Никитиной [26] по моделям инвазионной биоты Азовского моря, но такие модели будут иметь узкий диапазон биологически интерпретируемых значений параметров [1].

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Работа выполнена в рамках Проекта РНФ № 23-21-00339.

² Очевидно, что 4-я волна не станет заключительной из-за резких появлений серии мутаций у новых штаммов Omicron в 2023 году.

³ И «испанка», и «свиной» грипп обходились двумя максимумами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борисова, Т. Ю. Проблемные аспекты моделирования популяционных процессов и критерии их согласования / Т. Ю. Борисова, И. В. Соловьева // Математические машины и системы. — 2017. — № 1. — С. 71–78.

2. Буров, Д. А. Исследование хаотической динамики в модели Вольтерра — Гаузе / Д. А. Буров, Д. Л. Голицын // Труды Института системного анализа Российской академии наук. — 2011. — № 4. — С. 16–22.

3. Будянский, А. В. Моделирование динамики популяций на неоднородном ареале: инвазия и мультистабильность / А. В. Будянский, В. Г. Цибулин // Биофизика. — 2022. — № 67 (1). — С. 174–182. — DOI: 10.31857/S0006302922010197

4. Михайлов, В. В. Модель динамики популяции рыб с расчетом темпов роста особей и сценариев гидрологической обстановки / В. В. Михайлов, Ю. С. Решетников // Информационно-управляющие системы. — 2018. — № 4. — С. 31–38. — DOI: 10.31799/1684-8853-2018-4-31-38

5. Переварюха, А. Ю. Моделирование пространственного развития инвазий в дискретной среде / А. Ю. Переварюха // Математическая физика и компьютерное моделирование. — 2020. — № 23 (1). — С. 44–67. — DOI: 10.15688/mpcm.jvolsu.2020.1.5

6. Переварюха, А. Ю. Разрушение релаксационных колебаний в новой модели экстремальной динамики численности популяции / А. Ю. Переварюха // Вестник Волгоградского государственного университета. Серия 1, Математика. Физика. — 2017. — № 1 (38). — С. 55–65. — DOI: <https://doi.org/10.15688/jvolsu1.2017.1.6>

7. Переварюха, А. Ю. Сценарии осцилляций и гибели в новой непрерывной модели эруптивной фазы инвазии чужеродного вида / А. Ю. Переварюха // Математическая физика и компьютерное моделирование. — 2019. — № 1. — С. 54–70. — DOI: <https://doi.org/10.15688/mpcm.jvolsu.2019.1.5>

8. Русаков, А. В. Исследование динамики биомассы bt-растений при инвазии bt-устойчивых насекомых-вредителей. Математическая модель / А. В. Русаков, А. Б. Медвинский // Биофизика. — 2009. — № 54 (4). — С. 733–741.
9. Bazykin, A. D. Nonlinear Dynamics of Interacting Populations / A. D. Bazykin. — London : WSP, 1998. — 198 p.
10. Bilio, M. E. Is the comb jelly really to blame for it all? Mnemiopsis leidyi and the ecological concerns about the Caspian Sea / M. E. Bilio // Marine Ecology Progress Series. — 2004. — Vol. 269, № 9. — P. 183–173. — DOI: 10.3354/meps269173
11. Birch, D. A New Generalized Logistic Sigmoid Growth Equation Compared with the Richards Growth Equation / D. Birch, T. Colin // Annals of Botany. — 1999. — Vol. 83, № 6. — P. 713–723. — DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0877>
12. Bocharov, G. A. Numerical modelling in biosciences using delay differential equations / G. A. Bocharov // Journal of Computational and Applied Mathematics. — 2000. — Vol. 125, № 1. — P. 183–199. — DOI: 10.1016/S0377-0427(00)00468-4
13. Clark, L. R. The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae) / L. R. Clark // Aust. J. Zool. — 1964. — № 12. — P. 362–380.
14. Colledge, S. Neolithic population crash in northwest Europe associated with agricultural crisis / S. Colledge // Quaternary Research. — 2019. — № 92. — P. 686–707. — DOI: 10.1017/qua.2019.42
15. Finenko, G. A. Reproduction characteristics and growth rate of ctenophore *Beroe ovata* larvae in the Caspian and Black sea waters / G. A. Finenko // Marine Ecological Journal. — 2011. — Vol. 10, № 1. — P. 77–85.
16. Gopalsamy, K. Time lags in a “food – limited” population model / K. Gopalsamy, M. Kulenovic, G. Ladas // Applicable Analysis. — 1988. — Vol. 31, № 3. — P. 225–237.
17. Hillis, W. D. Co-evolving parasites improve simulated evolution as an optimization procedure / W. D. Hillis // Physica D. — 1990. — Vol. 22. — P. 228–234. — DOI: 10.1016/0167-2789(90)90076-2
18. Hutchinson, G. An Introduction to Population Ecology / G. Hutchinson. — New Haven : Yale University Press, 1978. — 234 p.
19. Kideys, A. E. The invasive ctenophore *Mnemiopsis* problem in the Black and Caspian Seas / A. E. Kideys // Biomare Newsletter. — 2002. — Vol. 3, № 2. — P. 55–67. — DOI: 10.3354/meps314171
20. Kolesov, A. A modification of Hutchinson’s equation / A. Kolesov, E. Mishchenko, Yu. Kolesov // Computational Mathematics and Mathematical Physics. — 2010. — № 12. — P. 1990–2002. — DOI: 10.1134/S0965542510120031
21. Kovalev, O. V. The role of solitary population waves in efficient suppression of adventive weeds by introduced phytophagous insects / O. V. Kovalev, Y. V. Tyutyunov // Entomological Review. — 2014. — Vol. 94. — P. 310–319. — DOI: 10.1134/S0013873814030026
22. Lenski, R. E. Dynamics of Interactions between Bacteria and Virulent Bacteriophage / R. E. Lenski // Advances in Microbial Ecology. — 1988. — № 10. — P. 1–44. — DOI: 10.1007/978-1-4684-5409-3_1
23. Luo, C. Dynamic changes and prevalence of SARS-CoV-2 IgG/IgM antibodies: Analysis of multiple factors / C. Luo, M. Liu // International Journal of Infectious Diseases. — 2021. — № 108. — P. 57–62. — DOI: 10.1016/j.ijid.2021.04.078
24. Malysh, J. M. Natural infection of the beet webworm *Loxostege sticticalis* l. (Lepidoptera: Crambidae) with three microsporidia and host switching in *Nosema ceranae* / J. M. Malysh, A. N. Frolov // Parasitology Research. — 2018. — № 117 (9). — P. 3039–3044. — DOI: 10.1007/s00436-018-5987-3
25. Nicholson, A. J. An outline of the dynamics of animal populations / A. J. Nicholson // Australian Journal of Zoology. — 1954. — Vol. 2, № 1. — P. 9–65. — DOI: 10.1071/ZO9540009
26. Nikitina, A. V. Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov Sea / A. V. Nikitina // Mathematical Models and Computer Simulations. — 2017. —

№ 9. — P. 101–107. — DOI: <https://doi.org/10.1134/S2070048217010112>

27. Perevaryukha, A. Yu. A Continuous Model for Oscillating Outbreak Population of the Phytophagous Moth, Tent Caterpillar, *Malacosoma disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae) / A. Yu. Perevaryukha // *Biophysics*. — 2020. — № 1. — P. 118–130. — DOI: <https://doi.org/10.31857/S0006302920010160>

28. Perevaryukha, A. Yu. An iterative continuous-event model of the population outbreak of a phytophagous Hemipteran / A. Yu. Perevaryukha // *Biophysics*. — 2016. — № 2. — P. 334–341. — DOI: <https://doi.org/10.1134/S0006350916020147>

29. Perevaryukha, A. Yu. Simulation of Scenarios of a Deep Population Crisis in a Rapidly Growing Population / A. Yu. Perevaryukha // *Biophysics*. — 2021. — № 6. — P. 974–991. — DOI: [10.1134/S0006350921060130](https://doi.org/10.1134/S0006350921060130)

30. Provorov, N. A. Coevolution of partners and integrity of symbiotic systems / N. A. Provorov, N. I. Vorob'ev // *Biology Bulletin Reviews*. — 2012. — Vol. 2. — P. 400–412. — DOI: [10.1134/S2079086412050076](https://doi.org/10.1134/S2079086412050076)

REFERENCES

1. Borisova T.Yu., Soloveva I.V. Problemnye aspekty modelirovaniya populyatsionnykh protsessov i kriterii ikh soglasovaniya [Problematic Aspects of Modeling Population Processes and Criteria for Their Agreement]. *Matematicheskie mashiny i sistemy* [Mathematical Machines and Systems], 2017, no. 1, pp. 71-78.

2. Burov D.A., Golitsyn D.L. Issledovanie khaoticheskoy dinamiki v modeli Volterra — Gauze [Investigation of Chaotic Dynamics in the Volterra — Gause Model]. *Trudy Instituta sistemnogo analiza Rossiyskoy akademii nauk*, 2011, no. 4, pp. 16-22.

3. Budyanskiy A.V., Tsibulin V.G. Modelirovanie dinamiki populyatsiy na neodnorodnom areale: invaziya i multistabilnost [Modeling Population Dynamics in a Heterogeneous Area: Invasion and Multistability]. *Biofizika* [Biophysics], 2022, no. 67 (1), pp. 174-182. DOI: [10.31857/S0006302922010197](https://doi.org/10.31857/S0006302922010197)

4. Mikhaylov V.V., Reshetnikov Yu.S. Model dinamiki populyatsii ryb s raschetom tempov rosta osobey i stsensariev gidrologicheskoy obstanovki [Model of Fish Population Dynamics with Calculation of Growth Rates of Individuals and Scenarios of Hydrological Conditions]. *Informatsionno-upravlyayushchie sistemy* [Information and Control Systems], 2018, no. 4, pp. 31-38. DOI: [10.31799/1684-8853-2018-4-31-38](https://doi.org/10.31799/1684-8853-2018-4-31-38)

5. Perevaryukha A.Yu. Modelirovanie prostranstvennogo razvitiya invaziy v diskretnoy srede [Modeling the Spatial Development of Invasions in a Discrete Environment]. *Matematicheskaya fizika i kompyuternoe modelirovanie* [Mathematical Physics and Computer Simulation], 2020, no. 23 (1), pp. 44-67. DOI: [10.15688/mpcm.jvolsu.2020.1.5](https://doi.org/10.15688/mpcm.jvolsu.2020.1.5)

6. Perevaryukha A.Yu. Razrushenie relaksatsionnykh kolebaniy v novoy modeli ekstremalnoy dinamiki chislennosti populyatsii [Destruction of the Relaxation Oscillations in the Model of Extreme Dynamics of the Population]. *Vestnik Volgogradskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 1, Matematika. Fizika*, 2017, no. 1 (38), pp. 55-65. DOI: <https://doi.org/10.15688/jvolsu1.2017.1.6>

7. Perevaryukha A.Yu. Stsenarii ostsillyatsiy i gibeli v novoy nepreryvnoy modeli eruptivnoy fazy invazii chuzherodnogo vida [Scenarios of Oscillations and Death in a New Continuous Model of the Eruptive Phase of Invasion of a Foreign Species]. *Matematicheskaya fizika i kompyuternoe modelirovanie* [Mathematical Physics and Computer Simulation], 2019, no. 1, pp. 54-70. DOI: <https://doi.org/10.15688/mpcm.jvolsu.2019.1.5>

8. Rusakov A.V., Medvinckiy A.B. Issledovanie dinamiki biomassy bt-rasteniy pri invazii bt-ustoychivyykh nasekomykh-vrediteley. Matematicheskaya model [Investigation of the Biomass Dynamics of Bt-Plants During the Invasion of Bt-Resistant Pest Insects. Mathematical Model]. *Biofizika* [Biophysics], 2009, no. 54 (4), pp. 733-741.

9. Bazykin A.D. *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*. London, WSP, 1998. 198 p.

10. Bilio M.E. Is the Comb Jelly Really to Blame for It All? *Mnemiopsis Leidy* and the Ecological Concerns About the Caspian Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2004, vol. 269, no. 9, pp. 183-173. DOI: 10.3354/meps269173
11. Birch D., Colin T. A New Generalized Logistic Sigmoid Growth Equation Compared with the Richards Growth Equation. *Annals of Botany*, 1999, vol. 83, no. 6, pp. 713-723. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0877>
12. Bocharov G.A. Numerical Modelling in Biosciences Using Delay Diferential Equations. *Journal of Computational and Applied Mathematics*, 2000, vol. 125, no. 1, pp. 183-199. DOI: 10.1016/S0377-0427(00)00468-4
13. Clark L.R. The Population Dynamics of *Cardiaspina Albitextura* (Psyllidae). *Aust. J. Zool.*, 1964, no. 12, pp. 362-380.
14. Colledge S. Neolithic Population Crash in Northwest Europe Associated with Agricultural Crisis. *Quaternary Research*, 2019, no. 92, pp. 686-707. DOI: 10.1017/qua.2019.42
15. Finenko G.A. Reproduction Characteristics and Growth Rate of Ctenophore *Beroe Ovata* Larvae in the Caspian and Black Sea Waters. *Marine Ecological Journal*, 2011, vol. 10, no. 1, pp. 77-85.
16. Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G. Time Lags in a “Food – Limited” Population Model. *Applicable Analysis*, 1988, vol. 31, no. 3, pp. 225-237.
17. Hillis W.D. Co-Evolving Parasites Improve Simulated Evolution as Anoptimization Procedure. *Physica D*, 1990, vol. 22, pp. 228-234. DOI: 10.1016/0167-2789(90)90076-2
18. Hutchinson G. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven, Yale University Press, 1978. 234 p.
19. Kideys A.E. The Invasive Ctenophore *Mnemiopsis* Problem in the Black and Caspian Seas. *Biomare Newsletter*, 2002, vol. 3, no. 2, pp. 55-67. DOI: 10.3354/meps314171
20. Kolesov A., Mishchenko E., Kolesov Yu. A Modification of Hutchinson’s Equation. *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, 2010, no. 12, pp. 1990-2002. DOI: 10.1134/S0965542510120031
21. Kovalev O.V., Tyutyunov Y.V. The Role of Solitary Population Waves in Efficient Suppression of Adventive Weeds by Introduced Phytophagous Insects. *Entomological Review*, 2014, vol. 94, pp. 310-319. DOI: 10.1134/S0013873814030026
22. Lenski R.E. Dynamics of Interactions Between Bacteria and Virulent Bacteriophage. *Advances in Microbial Ecology*, 1988, no. 10, pp. 1-44. DOI: 10.1007/978-1-4684-5409-3_1
23. Luo C., Liu M. Dynamic Changes and Prevalence of SARS-CoV-2 IgG/IgM Antibodies: Analysis of Multiple Factors. *International Journal of Infectious Diseases*, 2021, no. 108, pp. 57-62. DOI: 10.1016/j.ijid.2021.04.078
24. Malysh J.M., Frolov A.N. Natural Infection of the Beet Webworm *Loxostege Sticticalis* L. (Lepidoptera: Crambidae) with Three Microsporidia and Host Switching in *Nosema Ceranae*. *Parasitology Research*, 2018, no. 117 (9), pp. 3039-3044. DOI: 10.1007/s00436-018-5987-3
25. Nicholson A.J. An Outline of the Dynamics of Animal Populations. *Australian Journal of Zoology*, 1954, vol. 2, no. 1, pp. 9-65. DOI: 10.1071/ZO9540009
26. Nikitina A.V. Optimal Control of Sustainable Development in the Biological Rehabilitation of the Azov Sea. *Mathematical Models and Computer Simulations*, 2017, no. 9, pp. 101-107. DOI: <https://doi.org/10.1134/S2070048217010112>
27. Perevaryukha A.Yu. A Continuous Model for Oscillating Outbreak Population of the Phytophagous Moth, Tent Caterpillar, *Malacosoma Disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae). *Biophysics*, 2020, no. 1, pp. 118-130. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0006302920010160>
28. Perevaryukha A.Yu. An Iterative Continuous-Event Model of the Population Outbreak of a Phytophagous Hemipteran. *Biophysics*, 2016, no. 2, pp. 334-341. DOI: <https://doi.org/10.1134/S0006350916020147>
29. Perevaryukha A.Yu. Simulation of Scenarios of a Deep Population Crisis in a Rapidly Growing Population. *Biophysics*, 2021, no. 6, pp. 974-991. DOI: 10.1134/S0006350921060130
30. Provorov N.A., Vorob’ev N.I. Coevolution of Partners and Integrity of Symbiotic Systems. *Biology Bulletin Reviews*, 2012, vol. 2, pp. 400-412. DOI: 10.1134/S2079086412050076

MODELING RECOVERY EFFECT FROM THE INVASIVE POPULATION DEPRESSION BY THE THRESHOLD AND DELAYED EQUATION

Andrey Yu. Perevaryukha

Ph.D. in Technical Sciences, Senior Research Fellow,
St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences
temp_elf@mail.ru
<https://orcid.org/0000-0002-1049-0096>

14th line of Vasilyevsky ostrov, 39, 199178 Saint Petersburg, Russian Federation

Abstract. The article discusses the modeling of extreme invasive processes using the formalization of the threshold resistance. To analyze the diversity of invasion scenarios into biosystems, it is interesting to model the crisis in the equation, where time factors in the regulation of reproduction and resistance compete. The aim of the work is to substantiate a model for describing the effect of the passage of a crisis during a rapid seizure of an area with an interpretation of the parameters of the time lag. To demonstrate the ways of development of the population process during invasion, we have developed equations with delay for actual ecological situations. The use of population models with a deviating argument $\dot{x} = rF(x^k(t-\tau)) - \Psi(x^m(t-\nu))$ phenomenologically describes specific situations in ecological resistance and in rapidly developing invasive processes without the occurrence of cycles. The action of delay in the model is divided by us into regulatory internal and adaptive, from the side of the biotic environment. The effect of a sharp but brief population depression is described in a computational experiment. A computational study of the influence of a given initial state of the invasive group and the activation time of the counteraction on overcoming the depression was carried out. The practical significance lies in modeling the introduction scenario against the invader of its natural enemy, for whose activity a high population is important. A scenario has been studied when a special release of parasites against an unwanted alien species will not be an effective means, which is shown by the example of an adaptive bacterial antiviral. It has been confirmed that it is inappropriate to identify the effect of delay in modeling invasions with the characteristics of biological species. The model is applicable to the analysis of the infectious process in a suppressed immune response.

Key words: delay in the regulation of processes, invasive species, critical scenarios of population dynamics, adaptation mechanisms in models, threshold states, the effect of a sudden crisis, COVID-19 in Brasilia and Canada.