



DOI: <https://doi.org/10.15688/mpcm.jvolsu.2020.1.5>

УДК 57.02.001.57, 517.929, 519.1, 27.35.43, 510.6 Дата поступления статьи: 4.10.2019
ББК 22.176 Дата принятия статьи: 18.12.2019

МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗВИТИЯ ИНВАЗИЙ В ДИСКРЕТНОЙ СРЕДЕ ¹

Андрей Юрьевич Переварюха

Кандидат технических наук, старший научный сотрудник,
Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН
temp_elf@mail.ru
14-я линия Васильевского острова, 39, 199178 г. Санкт-Петербург,
Российская Федерация

Аннотация. Рассматривается проблема моделирования процессов биологических инвазий в пространстве с применением нового алгоритма размножения и гибели составляющих популяции отдельных клеток. Включение в непрерывную модель запаздывания $x(t - \tau)$ — очевидный способ разнообразить варианты поведения траектории, не расширяя структуру и не увеличивая размерность фазового пространства. Использование популяционных моделей с отклоняющимся аргументом $\dot{x} = rf(x - \tau) - \Psi(x^k(t - \nu))$ в некоторых случаях не следует реалиям. Явная форма запаздывания пригодна для включения в феноменологические модели быстро созревающих видов. Актуальна пространственная модель, где временные факторы смогут задаваться наглядно. Цель работы — исследовать алгоритм преобразования состояния клеток в пространстве квадратной решетки и получить нестационарную динамику кластеров двух популяций с явной интерпретацией параметров временного запаздывания. Для демонстрации путей развития инвазии с комплексом реалистичных факторов временного последствия предложен алгоритм клеточного автомата. Наш алгоритм не является очередной модификацией «Жизни» или «Аква-Тора», так как используется окрестность с восемью соседними точками и три цвета клеток в квадратной решетке. За явление запаздывания в алгоритме отвечают параметры ограничения скорости размножения особей, обновления среды и время миграции новых особей к доступным им ресурсам. Проведена вычислительная реализация трансформации заданного начального состояния клеток при инвазии согласно правилам преобразования. Показан сценарий цикличности двух основных величин в системе. Возникновение или разрушение циклов зависит от скорости обновления светло-серых клеток. Формы трансформации состояния клеток подтверждают, что формализуемое запаздывание в модели Николсона в гораздо большей степени относится к

динамике взаимодействия вида-вселенца и поддерживающей условия его существования среды. Действие запаздывания τ не имеет смысла при моделировании отождествлять с характеристикой непосредственно биологического вида. При выработке ответной реакции со стороны среды на инвазию запаздывание ν иное по сути, чем при восстановлении ресурсов. Практическая значимость заключается в моделировании перемещения гребня инвазионной волны и итоговой синхронизации пиков колебаний у противоборствующих видов-хищников *Beroe ovata* и *Mnemiopsis leidyi* в Черном и Азовском морях — экологической системы «хищник $A \iff$ хищник B ». Колебательное поведение численности двух популяций отличается от сценариев, которые можно получить в непрерывных моделях.

Ключевые слова: алгоритмические модели, запаздывание в моделях процессов, критические сценарии популяционной динамики, механизмы регуляции, популяционные фронты инвазий, синхронизация колебаний хищников, *Beroe ovata*, распространение инфекций.

Введение

Не все биологические процессы можно анализировать непрерывными моделями, хотя автор в предыдущих публикациях разрабатывал модели противоборства популяций в форме дифференциальных уравнений, но указывал их ограничения. Взаимное пространственное расположение объектов влияет на динамику как живых клеток в составе органов, так и гнезд в колонии птиц. Биологические инвазии — яркий пример экстремальных процессов с начальной пространственной неоднородностью, которые трудно описать диффузионными уравнениями из-за неустойчивости пространственной агрегации особей. Клеточные автоматы имеют преимущество наглядности при рассмотрении процессов распространения возмущений в сложной среде, но в то же время оперируют условными фиксированными правилами преобразования типов клеток [22]. Известны примеры распада начального скопления образующейся популяции. Длительно подавлять инвазивный сорняк амброзию путем интродукции листоеда *Zygogramma suturalis* [25] не получилось, после быстрого угасания единичной популяционной волны жук более не образовывал фронты распространения высокой плотности и сейчас зигограмма редко встречается. Статья посвящена модели распространения популяции, где алгоритмически реализованы проблемные аспекты для моделирования биологических систем с запаздыванием и нелокальным гетерогенным ареалом. Обсудим алгоритм автомата, который детерминировано опишет взаимодействие конкурирующих особей популяции при их распространении из центра игрового поля в среде с жизненными ресурсами, которые будут исчерпываться и возобновляться различными темпами. Модифицированный алгоритм помогает выявить связь сразу между несколькими временными факторами. Мы исследуем влияние временных характеристик онтогенеза и миграции активных темно-серых клеток на образование пространственных неоднородностей в момент распространения исходной плотной группы в доступной среде и дальнейшую асимптотическую декластеризацию при распределении клеток на замкнутом игровом поле, когда доступность ресурсов естественно понижается и среда теряет исходную однородность. В отличие от модели «Аква-Тор» с рыбами и акулами наши клетки не заинтересованы напрямую уничтожать друг друга, хотя их совместное сосуществование будет вызывать гибель.

Совместно рассмотрим факторы пространственного расселения и задержки онтогенетического развития в автоматной модели. В отличие от анализа игры «Жизнь» вычислительное исследование будет проводиться с изучением влияния изменения темпа возобновления ресурсов клеток-«деревьев», а не в зависимости от начальной конфигурации клеток, которая полагается в данном варианте стандартной. Дискретная модель практически актуальна для классификации первых фаз в ситуациях активного распространения инвазивных видов: с фронтами высокой плотности и дальнейшим распадом плотных кластеров из-за медленного восстановления жизненных ресурсов.

1. Проблема связи длины жизненного цикла и периода колебаний численности

Многие популяции могут генерировать колебания численности (в том числе нерегулярные) с периодом, который никак не связан длиной стадий жизненного цикла вида. Инвазии чужеродных видов могут происходить различным образом, в том числе по негативному для вселенца сценарию с его дальнейшим исчезновением, но основной сценарий предполагает негармонические колебания.

В моделях видового противоборства r -параметры оказываются бифуркационными. Изменение одного влечет метаморфозы фазового портрета. В реальных устойчивых биосистемах все характеристики популяций — результат коэволюции [32], они меняются не по отдельности, но согласованно. Если резко увеличить репродуктивную активность одной составляющей, то вместо колебаний с низким минимумом просто повысим риск вымирания другого трофического звена. Исчезновение одного вида отразится на устойчивости всей биосистемы. В системах уравнений резкие качественные изменения описываются именно параметрическими бифуркациями одного из параметров. Непосредственные характеристики видов рыб и насекомых — это плодовитость λ . Для непрерывных моделей вольтерровских трофических цепей не существует отдельных сезонных поколений или разделения убыли по возрастным группам. Из классической флуктуационной модели Лотки-Вольтерра следует, что колебания у хищника и жертвы должны сдвигаться по фазе. Колебания согласно модели не могут быть полностью согласованы или строго зеркально находиться в противофазе — сперва пик и жертвы, затем с опозданием следует максимум хищника, как красиво показано в Википедии. В реальности противоборствующие виды совсем не следуют данному известному стандартному решению. В Черном море в конце 1980-х размножился уничтожающий зоопланктон гребневик-пришелец *Mnemiopsis leidyi*, потом появился его естественный враг *Beroe ovata* и сразу резко снизил его численность [15]. Возникла надежда, что процесс завершится как в экспериментах с инфузориями Г. Гаузе — произойдет обоюдное исчезновение гребневиков, но естественная система в море гибче лабораторной. Два инвазионных гребневика в южной части Черного моря в настоящее время показывают синхронизированную динамику, но строго зеркальную с колебаниями популяции анчоуса [23]. Вредоносный планктоноядный вселенец *Mnemiopsis leidyi* и подавляющий его хищный теплолюбивый гребневик *Beroe ovata* в результате переходного режима в неклассической системе «хищник — жертва» получили прямую согласованность появления популяционных максимумов (рис. 1) у берегов Турции, что в северных границах их ареалов так отчетливо не наблюдается из-за больших сезонных перепадов температуры воды.

В Южном Каспии *Mnemiopsis leidyi* после вспышки численности демонстрировал затухающие пилообразные осцилляции без влияния хищника *Beroe ovata*. Зависимость динамики *Mnemiopsis leidyi* и планктона явно противофазная, минимум мнемииопсиса

четко соотносится с максимумом планктона на юге Каспийского моря [26].

Хищник с течением процесса инвазии подстраивается под динамику вида-ресурса, которая сильно зависит от абиотических факторов, неоднородных в ареале гребневиков [20]. *Beroe ovata* уничтожает взрослых особей *Mnemiopsis leidyi*, но последний успешно может поедать планктонных личинок своего врага. Данная система отличается от обычной «хищник → жертва», можно назвать «хищник $A \iff$ хищник B », где объект «хищник A » — доминирующий вид, но отнюдь не неуязвимый. На ранних стадиях онтогенеза практически все хищные гидробионты становятся жертвами, поэтому существует в ихтиологии понятие длина «интервала уязвимости» — времени в жизненном цикле.

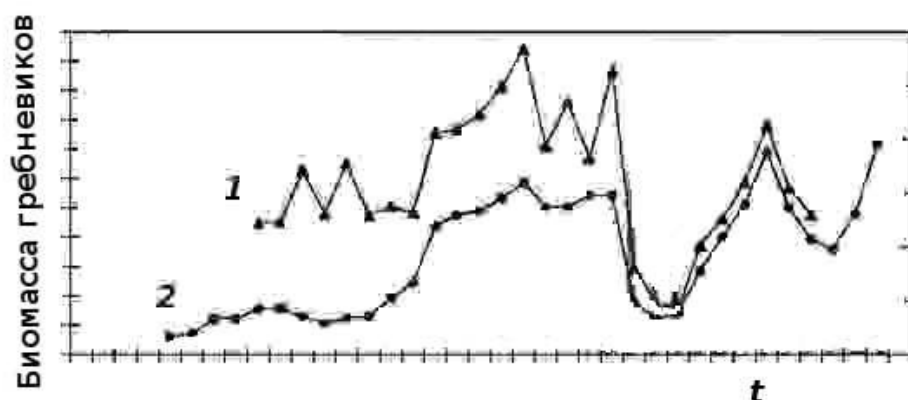


Рис. 1. Согласованная динамика колебаний биомассы двух чужеродных гребневиков в Черном море: 1 — *Mnemiopsis leidyi*; 2 — *Beroe ovata*

Примечание. Источник [10]

В известных классических лабораторных экспериментах G. Gause не успевала проходить никакая адаптация, хищная инфузория полностью уничтожала жертву, что мы обсуждали ранее. Циклы легко получить в системе «паразит — хозяин», где принципиально иные факторы регуляции, ведь паразит априори должен быть адаптирован к жизненному циклу хозяина. Есть группа факторов, которые нельзя учитывать традиционными уравнениями. Помимо коэволюции значимо стремление к пространственной агрегации на первых стадиях инвазии чужеродного вида. Стремление к объединению групп стабилизирует образующуюся популяцию [3], что выгода от таксиса превышает потери от конкуренции. Именно создавая пространственную неоднородность с замедленным перемещением хищника, удавалось в лабораториях получить колеблющуюся двухвидовую биосистему.

Пространственная неоднородность популяций — важный фактор для инвазивных процессов расселения чужеродных видов. Образующуюся популяцию агрессивного пришельца трудно рассматривать как усредненное распределение частиц по территории. В таких случаях существуют активные очаги и волны миграции за их пределы. Темпы распространения в среде зависят от наличия сконцентрированных ресурсов.

Взаимодействие с подавляющими размножение видами-конкурентами не обязательно для появления флуктуаций. Математически мы не можем описать такое невынужденное осциллирующее поведение системой уравнений с бифуркацией Андронова-

Хопфа. Существует два применяемых математических способа описать подобные варианты динамики (без импульсных воздействий, дельта-функций и других специальных дискретно-триггерных доопределений). Из многих примеров инвазий агрессивных чужеродных видов в неоднородном пространстве Ω понятно, что свойства r -параметра репродуктивной активности просто не могут сохраняться $\forall t, \Omega$. Фазы типичной инвазии предполагают сложную и пороговую зависимость репродуктивной активности и одновременно естественной смертности от численности. Для практики интересны более вероятные варианты — резкое включение сопротивления биотического окружения в некоторый момент процесса, независимого от r, τ -параметров вида-вселенца.

2. Методы рассмотрения феномена регуляции с запаздыванием

Так как в лабораторных экспериментах с изолированными от давления конкурентов популяциями условия постоянны, то возникла идея в зависимости от предшествующего во времени состояния численности описать ту регуляцию, которая периодически сдерживала размножение. Проще говоря, изменяла знак правой части. Некоторый универсальный интервал времени нашей модели, который отбрасывает действие сиюминутной регуляции приращения численности в прошлое состояние. Идея появилась у биологов ранее, чем математическая теория уравнений с $t - \tau$ была полностью разработана [29]. С запаздыванием (можно включать более одного) получают для систем малой размерности вычислительную реализацию многих нелинейных эффектов (включая хаотическое движение). Для практического применения уравнений нужно оценить, что в своей сущности представляет собой данный интервал времени в форме запаздывания $t - \tau$, отбрасывающий на текущие значения системы гнет предшествующих состояний. Для задач оптимизации промысла актуально было бы обосновать биологическую природу подобного поведения, соотнести интервал $(-\tau, 0]$ с некоторой реальной характеристикой биосистемы, указать, является ли величина времени отбрасывания вспять τ независимой константой для вида или появляется только в данной среде.

Запаздывание (точнее временное последствие прошлого состояния) появилось в математической биологии и теоретической экологии по причине того, что в ряде наблюдений и лабораторных экспериментов подтвердилось [28], что флуктуации численности могут возникать у изолированных в аквариуме популяций. Искусственно поддерживаемая биологическая система получает ресурсы, не испытывает межвидового трофического взаимодействия и осциллирует — образуется цикл $N_*(t; r\tau)$ со значительной амплитудой. Если быть скрупулезным, то цикл в экспериментах был получен в экологическом понимании этого термина, а не строго математическом. Для формализации появления популяционных колебаний одновидовой и саморегулируемой системы Хатчинсоном [21] предложено известное логистическое уравнение Ферхюльста-Пирла просто дополнить запаздыванием, не меняя более ничего. Помимо начальных условий для непрерывной модели там нужно задать некоторую функцию-предысторию, но обычно указывают ее единичной константой. Проблема уравнений, что если нам нужно увеличить амплитуду колебаний, то минимумы цикла станут нереально глубокими $\min N_*(t; r\tau) \rightarrow 0 + \epsilon$, статистически для экологов не отличимыми от нуля. Со времен работ А.Д. Базыкина считается, что популяционная модель должна сохранять адекватность только для некоторого существенного значения $N(t) > L$ [9]. Для некоторой популяции необходима для продолжения роста надкритическая численность L^+ . Само значение $N(t) = L$ в модели А.Д. Базыкина равновесное $N'(t) = 0$. Существование жесткого L -порога актуально, но

не обязательно в конкретной ситуации. В мягкой трактовке порога уровень численности L^- означает возникновение вероятности $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$. Так, рыба ротан-головешка распространяется единичными экземплярами, опасные инфекции проникают в кровь штучными вирионами. Однако не каждая попытка инвазии заканчивается успешно, иначе все вокруг было бы заражено гепатитом и заселено ротаном. Иммунную систему вирусу нужно обмануть, а рыбам найти безопасное убежище. После передачи нового зоонозного вирусного заболевания от животных в человеческую популяцию заразность вируса первое время очень высока, как сейчас происходит с распространением коронавируса 2019-nCoV из Китая, но экстремальная фаза эпидемий всегда заканчивается и затухает, как произошло с «испанским гриппом» в 1918 году. Однако, по имеющимся сообщениям, стойкий иммунитет к повторному заражению мутантным 2019-nCoV не вырабатывается, поэтому для такого алгоритма «иммунные» клетки окажутся неактуальны, но тогда станет возможно тривиальное итоговое равновесие в игровом поле.

В стохастической трактовке судьбы популяций считается, что на минимальных значениях $N(t) \rightarrow L$ эффективность размножения инвазионных организмов — это вероятностная величина. С точки зрения теории вероятности удачная рекомбинация вирусных белков из нескольких разных штаммов очень маловероятное событие, нужно несколько редких событий сразу, чтобы куски РНК успешно перестроились в одной клетке у летучей мыши и рядом оказался восприимчивый человек — с которого началась эпидемия в Китае. Прогнозировать такие явления невозможно, вот потому мы предпочитаем детерминированные модели для биологических задач.

Обзор известных решений и существующих интересных проблем популяционных уравнений с запаздыванием дан в [12], оставшиеся трудности приведены в [24]. Каждый метод моделирования обладает своими недостатками, все зависит от уровня детализации решаемых задач. В дискретных моделях промысловой ихтиологии логично разделяют убыль и пополнение, не агрегируя их разность одним r -параметром. Энтомологи оценивают выживаемость в процентах для каждой стадии развития вредителей от $N(0)$. В непрерывной модели можно заменить константу r периодической функцией $\omega_r(t)$, $\exists t : \omega_r(t) < 0$. Так, можно учесть сезонность — внешний, независимый от биотического взаимодействия фактор, вызывающий периодические изменения в преобладании убыли над рождаемостью. Масштабные вспышки численности вредителей периодически заканчиваются дефолиацией лесных массивов в субарктических регионах. Мы предложили три новых уравнения для описания специфических ситуаций. В предыдущей работе [4] мы модифицировали уравнение Николсона следующим образом:

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

где дополнили концепцию предельной поддерживающей емкости среды K действующим на выраженность регуляции предкритическим уровнем численности H . В новой модели релаксационный цикл после бифуркации Андронова — Хопфа оказывается переходным режимом существования. Последующее образование псевдопериодической и неограниченной траектории трактуется как катастрофическая популяционная динамика.

Другая модификация была предложена автором в задаче моделирования вспышки численности бабочки-вредителя еловых лесов, для улучшения характеристик цикла:

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

В (2) очередной пик $\max N_*(cr\tau, t)$ продолжающейся вспышки вредителя должен начинаться от некоторого значимого уровня численности $\hat{N} > L^+$.

В уравнении (3) отражен вариант целенаправленного противоборства в целях борьбы среды с опасным вселенцем, где мы учли запаздывающую реакцию биосистемы с $\nu_1 \leq \tau$. Модель (3) предполагалось применить как часть многовидовой модели функционирования иммунного ответа. Для третьей модификации мы использовали логарифмическую форму саморегуляции вместо степенной:

$$\frac{dN}{dt} = r \ln \left(\frac{K}{N(t - \tau)} \right) - \Omega N(t - \nu_1). \quad (3)$$

Дополнение модели фактором противодействия с запаздыванием изменит качественный характер решения [8]. Во многих случаях, особенно если речь идет о специфическом иммунном противодействии вторжению, убыль определяется сложным функционалом. Более обоснованно включать запаздывание в функцию Ψ , которая в явной форме описывает внешнее многофакторное давление. Определим такое запаздывание адаптационным ν и будем отличать его от феноменологического регуляционного τ из уравнения Г. Хатчинсона. Время адаптации — ключевой фактор при моделировании специфического противоборства с инфекцией в форме $\dot{x} = ru(x^p, x^n) - \Psi(x(t - \nu))$, $p, n > 1$ из-за отложенной во времени выработки иммунного ответа организмом. В такой модели мы смогли получить сценарий прохождения минимального диапазона численности (рис. 2) с итоговой стабилизацией инвазии на нейтральном для среды уровне L^+ . В модели длительный уровень приближения $N(t) \rightarrow K$ означает разрушение среды вселенцем, что произойдет при $N(t) \rightarrow \infty$. Ситуация актуальна, например, для исследования формирования очага хронических инфекций (как очаг Гона при инфицировании *Mycobacterium tuberculosis*) после острой стадии или сохранения малочисленной локальной популяции $\min N(t) < L$, которая в дальнейшем при улучшении условий способна восстановить ареал.

Множественное прохождение видов таких минимумов — экологически нереалистичный сценарий. Прежде всего каждому околочитическому минимуму сопутствует риск вымирания из-за снижения генетического разнообразия и просто неудачных сезонных условий. Набор вариантов поведения решения любых уравнений ограничен [18]. Формы развития инвазионных процессов и смены фаз у вспышек численности чрезвычайно разнообразны и не описываются двумя бифуркациями. Существует проблема экологического истолкования запаздывания τ . Вопрос определения связи величины τ с какой-то непосредственной популяционной характеристикой или точными свойствами условий обитания далеко не закрыт. Неизвестен способ заранее рассчитать и предсказать запаздывание именно для данной популяции, а не подбирать τ под другие абстрактные параметры. Можно назвать много случаев, когда временные масштабы обсуждаемых экстремальных явлений даже приблизительно не совпадают с интервалом $t \in [0, T]$ критического индивидуального развития — как у насекомых в бореальных лесах или сельди в Тихом океане. При повторяющихся с более чем четвертьвековыми промежутками пилообразных вспышках численности сдвиги характеристик онтогенеза живущей месяцы бабочки еловой листовертки не могут быть причиной бифуркации. Активность листовертки приводит к появлению серии отстоящих друг от друга крайне многочисленных поколений. Затухающие осцилляции свойственны вредителю *Malacosoma disstria* в провинции Онтарио [6]. Аналогично циклы у короткоциклового сардина *Sardinops melanostictus* иваси наблюдаются с периодом ≈ 30 лет. Сейчас запасы этой рыбы верну-

лись на максимум, но добывать сардину как во времена продуктового дефицита 1989 г. в СССР экономической выгоды нет.

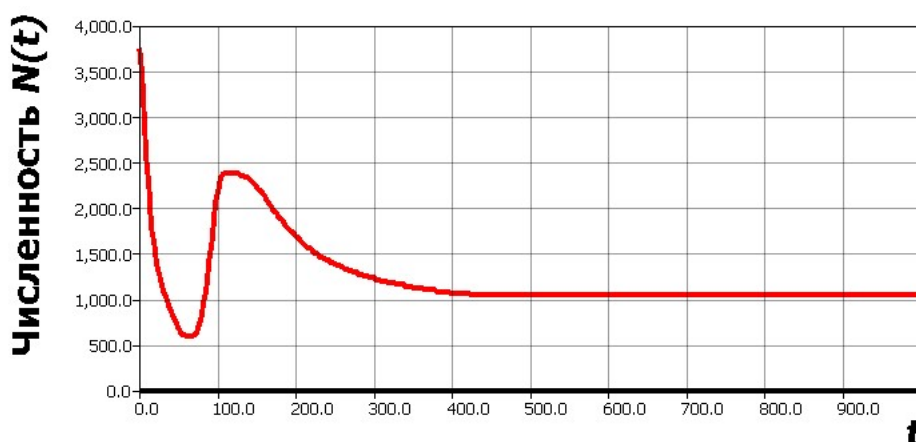


Рис. 2. Сценарий прохождения единичного популяционного минимума при инвазии $N(0) > L$, $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) \rightarrow L^+$

Из множества разных примеров экстремальных процессов в экологии и иммунологии мы пришли к выводу — ресурсы среды не могут описываться величиной «экологической ниши», как априори данной свыше характеристикой. Абстрактная величина ниши \mathcal{K} — такой же результат эволюции, особенно в условиях инвазии, как и сам биологический вид, который пользуется ее ресурсами, но вынужден приспосабливаться [11]. Понятие «экологической ниши», по мнению автора, не имеет смысла, когда инвазия распространяется в пространстве плотным фронтом особей.

Взаимодействующие виды в реальной среде часто живут в разных временных шкалах, как огромный кит и криль — планктонные рачки, которыми кит питается. Если частота обновления поколений видов несоизмерима, то как мы можем сопоставлять их параметры смертности и убыли в одной системе. Автор решил посмотреть на проблемы моделирования колебаний и волн инвазий в пространстве с иной математической методологии. В настоящей статье автор предлагает модифицированные методы моделирования критического проявления биологического запаздывания в пространственном аспекте, где в дискретную модель можно включать свойство медленной эволюции параметров среды. Дискретные модели ближе к реальности, когда позволяют рассматривать популяционную систему как группу сменяющихся поколений. Если τ во всех перечисленных моделях — это абстрактные совокупные характеристики, то актуален метод, где возможно разделить в модели набор временных факторов и получить циклические колебания. Пространственные алгоритмические модели подходят для внедрения временного последствия, только ранее этот механизм регуляции не считали важным. Дополнительное отличие в том, что итоговое состояние и расположение клеток для автомата зависит от формы и даже размеров игрового поля (помимо начальной формы расстановки клеток).

3. Алгоритмические модели в математической биологии

Для кардинального расширения набора явных временных факторов модели и наглядного анализа их влияния используем методы дискретной математики. Переведем

проблему, которую призваны были описать непрерывные уравнения, в задачу дискретной динамики, но не в обычную итерационную $x_{n+1} = \psi(x_n)$, как в работе [5] по управлению промыслом осетровых рыб. Выберем алгоритмическую форму — предложим традиционный клеточный автомат, но с некоторым оттенком запаздывающей регуляции. Теоретические идеи применения клеточных автоматов изложены Дж. фон Нейманом, его работы имеют современную интерпретацию [13], так как эти методы нашли особенно широкое применение в отдельных разделах биологии [19], вирусологии и онкологии.

Непрерывность единиц измерения совсем не обязательна для популяционной динамики, поэтому актуальны альтернативные методы описания процессов. Современные направления моделирования в экологии включают многоагентные системы, детерминированные или вероятностные автоматы и когнитивные графы с импульсными процессами. Клеточный автомат, знаменитый как «Conways Game of Life» [16], был популяризован Джоном Конвеем для объяснения процессов самоорганизации в различных естественных науках и просто как наглядная модель порождаемой сложности при обучении программированию. Популярность объясняется всего двумя правилами расчета следующего поколения группы клеток, которые могут быть живыми либо умершими. Если рядом с мертвой клеткой три живых клетки, то мертвая становится черной и живой. «Живая» черная останется в данном состоянии не всегда, но если рядом есть две или три живые. Игровое поле может быть ограниченным, замкнутым в виде компьютерной симуляции тора или бесконечным (наиболее часто встречающийся вариант), как изначально полагал Конвей. Существует модификация «Жизни» с непрерывным пространством без клеток с очень впечатляющей визуальной реализацией. При этом простота правил с бинарным разделением клеток обеспечивает огромное разнообразие форм в процессе игры на основе поиска особых вариантов расстановки живых клеток в первом поколении. Такие начальные наборы приводят к так называемым фигурам — устойчивым группам клеток как «улей», или периодическим вариантам итоговой расстановки, «флип-флоп» конфигураций, возвращающихся в исходное состояние через каждые два хода, как «часы» и «жаба». Наиболее знаменит бесконечно удаляющийся «планер». Для нашей задачи будет интересен фронт распространения исходной группы темно-серых клеток, имитирующий популяционную волну, которая не сможет при этом удаляться от центра бесконечно.

После появления в 1970 г. знаменитой игры «Жизнь» предлагались другие алгоритмы автоматных моделей абстрактных примеров развития биологических ситуаций. В игре Конвея только одна временная составляющая и она константа во всех вариантах «Жизни», что в жизни нереальная идеализация. Исследованием форм в «Жизни» занимаются программисты, для биологической интерпретации созданы другие алгоритмы. Интересный вариант для биологического противоборства в автоматной форме был рассмотрен Дьюдни в знаменитой работе «Акулы и рыбы ведут экологическую войну на тороидальной планете Аква-Тор». Статья написана в популярной форме и отличается замечательной научной иронией. На русском перепечатана в приложении «В мире науки» [14]. Игровое поле планеты выбрано замкнутым в форме тора и использовалась окрестность фон Неймана. В алгоритме нет необходимости соседствовать с объектом своего вида для размножения, так как, шутит автор, — оба враждующих вида размножаются в океане планеты бесполом путем. В результате исследования первой программной реализации Аква-Тора акулы всегда вымирали от голода и иногда уничтожив всех рыб. Так, не знавший об опытах Гаузе компьютерный математик неожиданно для себя показал, что сложно получить классические модельные осцилляции двух видов

в однородной среде, что ранее установили многие лабораторные эксперименты «хищник — жертва». Дьюдни пишет, что для алгоритма далеко не сразу смог подобрать согласованные параметры размножения и начальных расстановок для получения невырожденных осцилляций. Игра с рыбами и акулами получила множество модификаций и усложнений характеристик, приближенных к реальности. Далее автор наделил рыб примитивным интеллектом — «способностью оглядываться по сторонам» в поисках врага и позволил акулам координировать действия. Мы не можем сказать, вводил ли кто-то побочный временной параметр в алгоритм, как, например, время насыщения хищника после успешной атаки. Наиболее интересным, по мнению самого Дьюдни, из вариантов войны акул с рыбами является автомат Берггрена «Эволюция», где характеристики видов направленно эволюционируют, что позволяет достичь на планете естественного равновесия. Эволюционные автоматы нашли применение в моделировании распространения опухолей [17]. Проблема в том, что по мере роста опухоли происходят дальнейшие мутации, приводящие к гетерогенной популяции опухолевых клеток, причем некоторые клетки обладают большей способностью мигрировать, размножаться или разрушать окружающую ткань. Поэтому методика инъекций онколитических вирионов столкнется с проблемой — гетерогенной и изменчивой средой для распространения вирионов, что необходимо учесть в реальном моделировании.

Многие модели биологического взаимодействия «хищник — жертва» были реализованы с применением клеточных автоматов. Подобные алгоритмы позволяют учитывать миграцию особей к добыче, как, например, в работе [1] и вероятностные факторы успеха атаки, где были получены и классические осцилляции, и стохастические колебания. Автоматные модели неоднократно применяли для описания кластерного характера распространения абстрактной эпидемии. По условиям алгоритмов «восприимчивая» клетка становится «больная» и выздоравливает или погибает с некоторой вероятностью, но эти перемены происходят априорно без учета времени, проведенного в этом состоянии. В таких моделях часто разными ухищрениями авторы борются с кластеризацией на заведомо ограниченном квадратном поле (вероятно, подозревая недостатки простых методов генерации случайных чисел), тогда как в адекватной модели агрегированные и диссипационные состояния должны возникать спонтанно.

4. Алгоритмическое описание инвазионной модели «Белки»

Мы не будем предлагать модификацию для жертвы, хищника или передачи инфекции, так как таких ситуаций много в работах отечественных авторов [2]. Менее обсуждались другие актуальные формы экологического взаимодействия помимо хрестоматийного жертвы и хищника — конкуренция за жизненный ресурс, взаимопользительный мутуализм и симбиоз, самые разные формы паразитизма, включая очень распространенный у насекомых-наездников семейств Ichneumonidae, Encyrtidae сверхпаразитизм, когда паразита бабочек подавляют другие паразиты высших порядков. Ранее мы предложили алгоритм модели, более похожий на вариант «паразит — хозяин» в [4], когда паразит заинтересован в как можно более длительном благополучии своего ресурса и учли замедленное развитие организма хозяина. Алгоритм можно потом совершенствовать дополнительными взаимодействиями. Так, интродукция паразитов иногда является единственным средством остановить инвазионную волну опасного вредителя [34]. Вопрос о сущностной эколого-физиологической природе запаздывания в регуляции дискуссионный. В алгоритмическом представлении мы не считаем его связанным

с каким-то одним интервалом времени в онтогенезе вида или свойством среды, мы считаем запаздывание свойством не самих объектов, а результатом сложных взаимных реакций.

В игре Дьюдни предполагал, что рыбы планеты Аква-Тор питаются вездесущим и изобилующим океаническим планктоном, который присутствует в каждой клетке, которая не занята рыбой или акулой. Мы рассмотрим вариант алгоритма, когда ресурс не используется для питания, а позволяет обеспечивать непосредственное существование. Идея нашей работы не получить еще одну альтернативную колебательную систему «хищник — жертва». Нам важнее рассмотреть феномен запаздывающей регуляции с важной пространственной составляющей в алгоритмической форме — в виде автомата, трансформирующего состояние набора клеток не пошагово, но с задержкой. Добавим в новый алгоритм временные составляющие: время пользования ресурсом, время восстановления ресурсов, время взросления белки и время для занятия ресурса. Мы предлагаем построить гибкую двухуровневую систему с запаздыванием для каждого звена. Идея компьютерного алгоритма — учесть факторы и взросления, и миграции, и скорости исчерпания ресурсов так, чтобы эти временные факторы стали конкурирующими. Ресурс для нашего верхнего звена трофической цепи условных «темно-серых белок» — не просто мертвые белые клетки, но наполненные жизненно важными свойствами. Для образования из белых клеток новых светло-серых требуется время. Помимо параметрического фактора хороший алгоритм автомата подразумевает широчайшую зависимость состояний от начальных построений набора клеток. Для игры «Жизнь» с двумя типами клеток мертвая/живая разнообразие самовоспроизводящихся фигур оказалось потрясающе велико, но для нашей задачи фигуры далеко не главное. Более того, начальная инвазионная группа вселенцев предполагается плотной и связной на поле, что упростит задачу выбора начальной расстановки.

Наша цель — создать вариант клеточного автомата, где можно было бы рассматривать принципиальные отличия с включением (и выключением) эффектов запаздывания. Далеко не факт, что усложнение правил и увеличение количества параметров приведет к усложнению фигур. Нас так же будут интересовать резкие колебания общего числа разных типов клеток больше, чем повторяемость фигур. Пусть клетка автомата будет иметь не два, а три допустимых состояния — цвета. Клетка имеет соседей по вертикали, по горизонтали и по диагонали, так как тип окрестности фон Неймана только с четырьмя соседями-клетками, по нашему мнению, сужает возможности алгоритма. Чрезвычайно важно, что параметр автомата, относящийся к сущности возникновения запаздывающей регуляции при обновлении ресурсов (или взросления), будет интересно изменять по ходу вычислительных экспериментов в программе. Так можно имитировать эволюционную адаптацию сообщества к появлению нового вида, изменения условий обитания. Можно усложнять вычисления подбором хорошего начального набора светло-серых клеток на экране компьютера.

4.1. Десять правил алгоритма модели

Определим следующие десять правил нашего алгоритма для вычислительного исследования динамики мертвых белых, древесных светло-серых и живых темно-серых клеток в квадратном поле²:

- I. Задано поле клеток в замкнутом варианте квадрата. Каждая клетка имеет 8 смежных «окрестность Мура». Изначально пусть в каждой клетке растет дерево «орех».

В клетке, содержащей пригодное для питания дерево, может поселиться потребитель ресурса, который будет пользоваться орехом — клетка станет темно-серой. Будем считать, что наш потребитель — это пушной зверь «белка», который медленно истощает ресурсы дерева.

- II. В замкнутом варианте решетки пограничные клетки квадрата получают усеченную окрестность Мура из пяти клеток.
- III. Взрослый грызун каждый сезон может плодить $r(= 2)$ потомка, если хотя бы в одной из смежных с его клеткой тоже живет его сородич.
- IV. Если вокруг живой белки оказывается занято более $m = 5$ клеток, то грызун погибает от перенаселенности, а его плодоносящий орех высыхает — клетка становится мертвой и белой.
- V. Белки медленно подтачивают изнутри свои деревья. Орех высыхает и белка в дупле погибает вместе с ним — клетка становится мертвой. До обрушения дерева живущий в дупле грызун может размножиться не более $k(= 3)$ раз — временной фактор скорости исчерпания ресурсов среды.
- VI. В первом варианте игры будем считать, что свободные деревья без белок могут жить неограниченно долго.
- VII. Потомки белки станут взрослыми не сразу. Звери могут приступить к размножению, пропуская $k = 1$ шаг игры, если к этому моменту займут пригодный орех, а иначе потомок гибнет — временной фактор онтогенеза. Новый грызун занимает ближайший свободный орех с наименьшим числом занятых соседних темно-серых клеток. В алгоритме для уточнения положим, что осматриваются смежные клетки по часовой стрелке.
- VIII. Необходимо включить миграционное усложнение. Для занятия пригодного дерева молодой зверь может мигрировать за шаг игры на расстояние не более $l(= 2)$ соседних клеток — это предельная скорость распространения взаимодействия.
- IX. Если нет достижимого дерева, то никакая новая темно-серая клетка не вступает в игровое поле.
- X. На месте упавшего ореха вырастает новый за \mathcal{T} отсчетов модельного времени и мертвая клетка становится светло-серой — временной фактор скорости восстановления ресурсов.

Десять правил будем считать базовыми. В правилах, по которым преобразуются состояния клеток в поле, нами утверждено сразу несколько аспектов, относящихся к явлению запаздывающей регуляции. Силу проявления факторов мы можем далее варьировать в экспериментах и дальнейших модификациях модели. Главное, что мы должны отметить — все эти факторы являются противоборствующими при заполнении игрового поля. Какой из временных факторов будет превалирующим в действительности, оценить можно далее в программных экспериментах, которые далеко не исчерпывают все возможности поведения автомата с тремя цветами клеток: светло-серый — пустое ореховое дерево, темно-серый — белка живет в дереве, белый — временно пустая клетка. Алгоритм предполагает дальнейшее совершенствование и детализацию. Можно увеличить число временных факторов, например, сделав некоторые орехи временно «замкнутыми» — недоступными для поселения белок³, позаимствовав этот аспект из эпидемических моделей [35]. Изначально автор предполагал рассмотреть в алгоритме ситуацию с инвазивным кактусом опунцией *Cactoblastis cactorum*, которая заполонила

равнины Австралии, и против этого сорного растения специально выпускали кактусовую бабочку-огневку *Cactoblastis cactorum*. В результате борьбы видов опунция сохранила только небольшие пятнистые участки. Так как, к сожалению, данных о расселении бабочки найти нам не удалось, то автор решил избрать абстрактный вариант «орехи — белки» для объяснения правил.

4.2. Вычислительный анализ свойств алгоритма

Автоматные модели анализируют иначе, чем системы уравнений с применением численных методов при поиске бифуркационных состояний [36]. Нелинейная динамика описанных выше моделей с запаздыванием связана с бифуркациями при изменении параметров, а не с начальными условиями. В детерминированных клеточных автоматах обычно интересует ход изменений и повторяемость по отношению к некоторому начальному расположению занятых клеток. Общая статистика по числу разных клеток в данном случае будет более интересна. Мы не будем прибегать к стохастическому изменению состояния клеток, но случайное распределение можно использовать при задании начального набора, но не во всем игровом поле, а в некотором его подмножестве.

Модель не является модификацией игр Конвея или Дьюдни, алгоритм занимает промежуточное равноудаленное положение от известных автоматов, так как наши белки и орехи не ведут экологическую войну. В «Жизни» просто не предусматривалось изменяемых параметров, но нам для сравнения они необходимы, в том числе для лучшей адаптации при программной реализации алгоритма. Пространственные изменения на первом этапе анализа алгоритма не очень значимы, нам интересно сравнивать поведение основных величин как количества цветных клеток со свойствами приведенных выше известных непрерывных моделей. Мы отказались как от излишне абстрактного для экологии бесконечного варианта поля или тороидального варианта, поэтому все образовавшиеся движущиеся фигуры, гребни и фронты в итоге будут разбиваться и проходить диссипацию. Ареал нашей обычной белки *Sciurus vulgaris* широк — от Пиренеев до Сахалина, но даже самый большой ареал вида все равно ограничен. В нашем случае анализа алгоритма исходное расположение условных «белок» будет оказывать влияние на их размножение, поэтому введем понятие стандартного расположения начального центрального ромба. Расположение в экспериментах можно задавать случайным образом в клетках ромба в центре игрового поля, из которых минимум треть должна быть заполнена.

Параметр \mathfrak{T} мы предлагаем сделать управляющим в вычислительных исследованиях, использовать его для оценки воздействия в сценариях с замедлением темпов восстановления ресурсов, что согласуется с экологической реальностью. Из логики ситуации вытекает $\mathfrak{T} > \kappa$. Назовем следующие сценарные эксперименты анализом эффекта восстановительного фактора среди всех проявлений отложенной регуляции. Пусть начальная численность деревьев связана с размером игрового поля $D_0 = 4 * 10^5$, начальная для белок $B_0 = 10^3$. Асимптотикой будем считать тысячу шагов автомата в поле 200×200 . В расчетах при малых \mathfrak{T} число обоих видов цветных клеток приходит к стационарному состоянию в ограниченном игровом поле. При $\mathfrak{T} = 14$ уже возникают продолжительно сохраняющиеся колебания белок/деревьев, где темно-серые и светло-серые максимумы будут согласованы. При увеличении значения времени восстановления деревьев мы получим незатухающие синхронные по амплитуде флуктуации числа всех цветных клеток в игровом поле — рисунок 3, $\mathfrak{T} = 30$ — динамика в отсчете шагов автомата.

Скорость согласования фаз колебаний светло-серых и темно-серых зависит и от B_0 . В начале работы алгоритма пик у цикла орехов опережает пик белок, как в классической модели «хищник — жертва», но в асимптотике колебания светло-серых и темно-серых клеток в поле синхронные — наглядная коэволюция в действии. Звездочкой «*» мы отметили отдельный пик клеток-деревьев посреди релаксирующих колебаний с уменьшением амплитуды, в дифференциальном уравнении такой пик выше двух соседних получить не представляется возможным. В автоматной модели мы подобный интересный сценарий наблюдаем, так как восстановление массово погибших ранее живых клеток будет происходить такими импульсами, что согласуется с наблюдениями за реальной динамикой смены поколений грызунов. Темная масса распространяется в пространстве именно плотной волной.

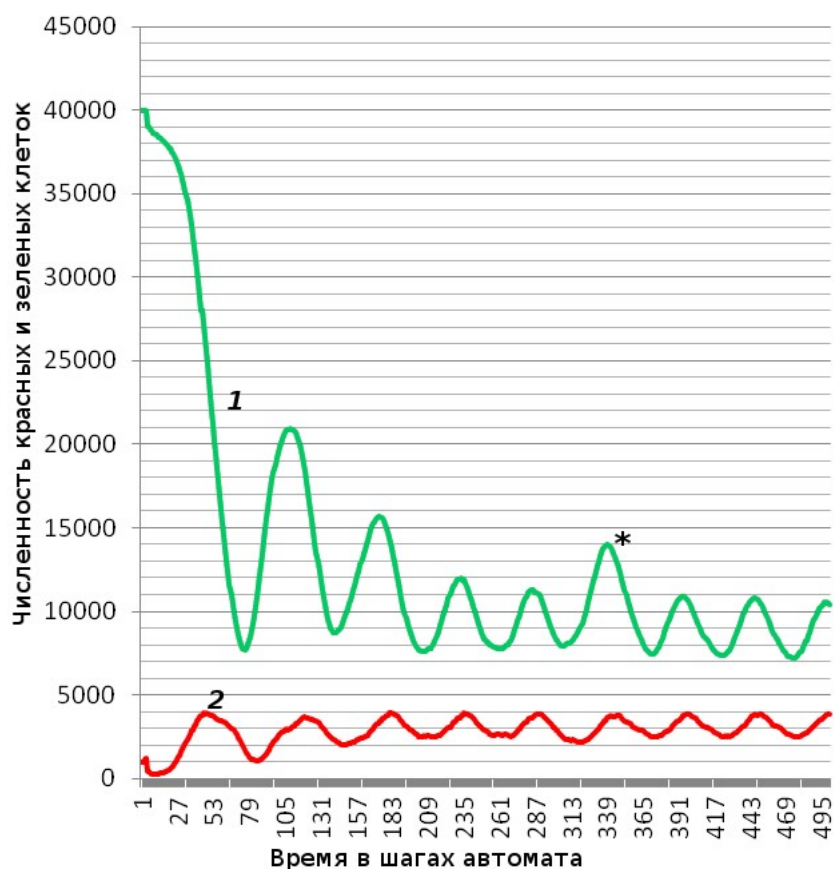


Рис. 3. Динамика цветных клеток в игровом поле по отсчетам шагов автомата:
 1 — изменение количества клеток-деревьев; 2 — изменение количества клеток-белок;
 «*» — импульсный пик

Подобное явление мы отметили на примере противоборства чужеродных гребневи-ков в южном секторе Черного моря. Из вычислительного эксперимента очевидно, что низкая скорость возобновления ресурсов и большое значение \mathcal{T} является фактором, вызывающим колебания. Данное свойство полностью соответствует экологической реальности — в бореальных лесах наблюдаются пилообразные осциллирующие вспышки активности насекомых [27], во влажных эвкалиптовых лесах — единичные пики вспы-

шек [31]. Если скорость зарастания орехами игрового поля будет совсем мала $\mathfrak{T} \rightarrow \infty$, то это вызовет в перспективе исчезновение и всех темно-серых клеток. В уравнении Хатчинсона при больших запаздываниях траектория проходит околонулевые значения — глубокие минимумы, за которыми следует резкий пик вспышки численности. Для решений уравнений возможны сколь угодно близкие к нулю положительные численности. Правила автомата запрещают размножение менее двух несмежных темно-серых клеток, что делает нереальными резкие пики, которые нереалистичны с точки зрения экологии. Изменение скорости онтогенетических изменений у наших грызунов сдвигает уровень итогового балансового равновесия в игровом поле.

5. Особенности пространственных структур в модели

Автомат генерирует интересные пространственные распределения клеток, например, образования двух узких фронтов распространения плотности белок (рис. 4) — внутреннего и внешнего. Обзор многообразия переходных режимов и движущихся фигур выходит за рамки целей нашей статьи.

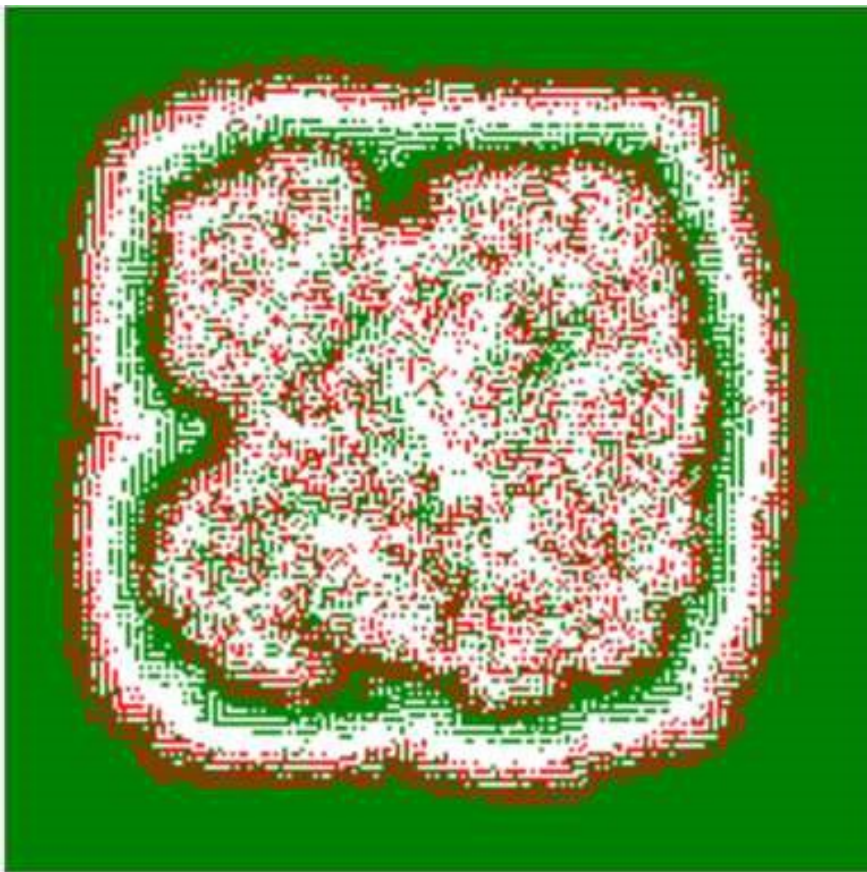


Рис. 4. Фронт распространения клеток «белок» в ореховом игровом поле $n = 100$

Алгоритм автомата может генерировать интересные переходные режимы динамики неоднородного распространения в пространстве, например, для исходной «стаи белок», которая стартует из центрального ромба по направлению к угловым границам игрового поля — тут мы увидим узкий фронт и большие безжизненные кластеры белых кле-

ток. В реальности явление начала отмирания деревьев будет соответствовать эффекту «бутылочного горлышка», о котором мы писали в предыдущих статьях. Практически актуальным является задача модели сценария управления с целью подавления флуктуаций и перевода популяции опасного чужеродного вида через диапазон минимальной численности к некоторому новому незначительному стационарному уровню, не воздействующему активно на среду.

Белые пространства станут светло-серыми, но белки там появятся очень не скоро (рис. 5) и малыми стайками.

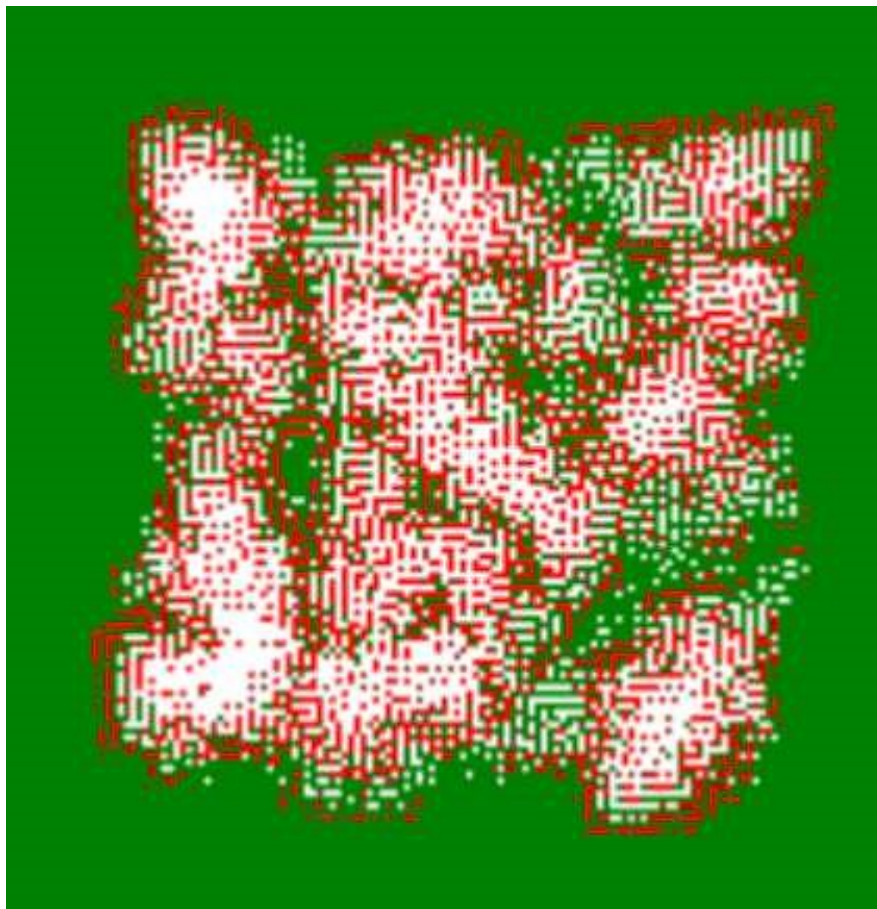


Рис. 5. Пространственные неоднородности и скученность живых клеток в переходном режиме инвазии $n = 160$

Первоначальный плотный фронт может переходить в итоговое асимптотическое достаточно разреженное и гомогенизированное состояние без масштабной кластеризации темно-серых клеток с небольшой относительно размеров поля колеблющейся численностью (рис. 6) белок, меньшей числа мертвых клеток. Вариант описывает сценарий сохранения малочисленной группы после активной фазы инвазии, о чем мы писали ранее на примере гребневика.

Структуры плотного фронта проходят диссипацию, кластеров более 6–7 смежных белок не наблюдается. Итоговые результаты значительно отличаются от известных автоматных моделей для всплесков численности, как морской звезды на коралловом рифе в работе [33], так как мы включили фактор смертности от повышенной плотности.

Очевидно, что, увеличивая фактор темпа возобновления ресурсов, можно получить сценарий полного исчезновения темно-серых клеток при существовании в поле некоторого малого количества светло-серых.

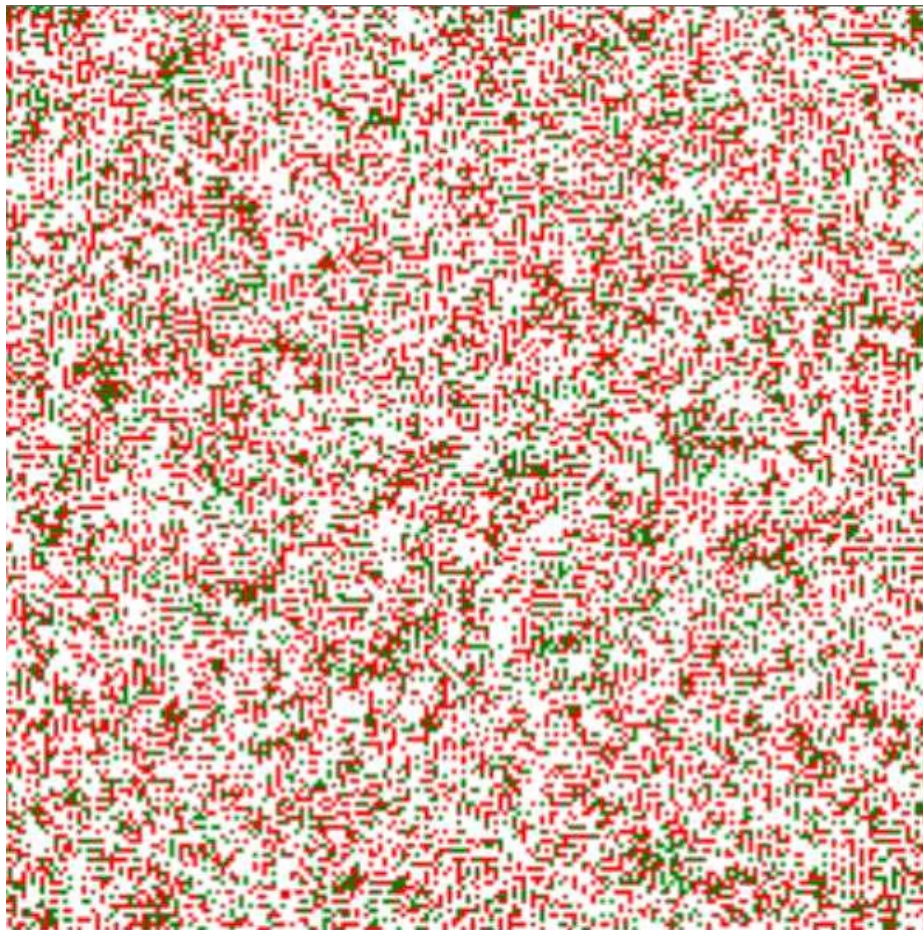


Рис. 6. Асимптотическое перемешанное состояние игрового поля $n = 10^4$

Заключение

Для иллюстрации проблемы составного выражения действия запаздывания в динамических моделях популяций, неравномерно распределенных в пространстве, мы предложили алгоритм автомата с временными параметрами. Предложенный алгоритм преобразования клеток включает три динамически взаимодействующих фактора: онтогенетическую задержку для формирования организма, необходимость восстановления ресурсов для дальнейшего развития популяции и диффузионную составляющую. В условиях начальной фазы агрессивной инвазии величина временного последствия не может выражаться единственным параметром, не зависящим от времени существования системы. Как мы видим, миграционная активность зависит и от темпа развития взрослой особи. Важнейшим временным параметром для долговременного существования имитированной темно-серыми клетками популяции оказывается скорость восстановления жизненных ресурсов.

Вычислительная реализация нового алгоритма показала, что возможно при увеличении значения одного временного параметра наблюдать циклические колебания в системе. Переходные режимы проходят без экстремально низких значений численности. Видом-вселенцем часто генерируются последовательно уменьшающиеся пики численности и переход в итоге к слабо выраженным флуктуациям, так как коэволюция видов стремится к уравниванию [30]. Дополнительно алгоритм подразумевает сложные пространственные неоднородности — формирование и распад фронта популяционной волны. В асимптотике происходит естественная декластеризация и клетки распределяются равномерно по игровому полю (в нашем замкнутом варианте поля клеток) мелкими группами и реверсивной волны не наблюдается. Предложенный автомат поддерживает идею, что временное последствие не относится к свойствам вида или только среды, но представляет собой неаддитивную характеристику процесса нелокального взаимодействия на некотором ограниченном ареале. В частном случае это будет прямое противоборство вселившегося вида с ответной рекреацией биотического окружения.

В терминах непрерывных моделей запаздывание в нашем варианте автомата связано именно с замедленным формированием экологической ниши. Ресурсы большой ниши, так как орехов изначально много больше белок, могут быстро разрушаться при инвазии активно размножающегося вида. Данное запаздывание превалирует над другими временными факторами. Формирование среды происходит медленнее взросления, но в экологии возможны и обратные варианты. Таким образом, исследуемое в новом автомате запаздывание относится к наиболее консервативному параметру логистической модели — константе емкости ниши K , вокруг которой в модели (2) возникают колебания. Поэтому собственно величина ниши K для наших инвазионных моделей не интересна. При моделировании экстремальной популяционной динамики нереально считать $(t - \tau)$ априори присущей виду характеристикой, или эффект последствия выражается как проекция взаимодействия с переменчивой средой. Для развития методов моделирования перспективным выглядит пересмотр формализации предела экологической ниши с добавлением временного фактора. В нашей предыдущей работе [7] мы добавили в популяционную модель величину порога полунасыщения $H(t - \tau)$ — с включением запаздывания, и устойчивые колебания выше порога экологической ниши стали невозможны, траектория цикла разрушается и уходит $N(t) \rightarrow \infty$. В автоматной модели полного разрушения среды не происходит, но мы видим после бурной инвазии в поле переход в малочисленное состояние рассеянных мелких групп. Мы отметили интересный вариант колебательного поведения количества клеток, которое ранее не смогли получить в непрерывных моделях с $N(t - \tau)$ — нестационарность тренда изменения цикла.

В статье мы обсудили проблемы непрерывных методов моделирования экологических систем в контексте их сравнения с подходами дискретной математики. Алгоритм безусловно рассчитан на дальнейшую модификацию и совершенствование при описании пространственных взаимодействий видов-конкурентов. Для дальнейших модификаций желательно было бы десять базовых правил алгоритма не изменять, но дополнять новыми аспектами. Автоматное представление взаимодействия популяций по типу использования медленно возобновляющегося ресурса при распространении инвазии в пространстве можно модифицировать и усложнить ограничениями. Легче всего изменить форму игрового поля, но у автора нет ресурсов продолжать работы в данном направлении моделирования с методами дискретной математики. Интересно включить в алгоритм «хищника А» — особую клетку «куницу», природного врага белок, только перед этим нужно понять, какую экологическую теорию мы хотим обсудить на примере автоматной

модели. Куница по логике должна перемещаться быстрее, но размножаться медленнее и иметь смешанный для контрастности при черно-белой печати цвет.

Классические модели «хищник — жертва» уже не актуальны и рассмотрены множество раз в самых разнообразных вариантах, нового придумать там невозможно. Перспективно рассмотреть ситуацию экологической войны, когда два вида клеток способны уничтожать друг друга, когда при некоторых условиях верх одерживать может только одна из сторон, так происходит при борьбе иммунных клеток с вирусной инфекцией. Актуально учесть стадийность развития клетки, согласно принципам экологии, если регуляция усиливается от увеличения плотности поколения, то сильнее это проявляется на ранних стадиях развития. Еще одна интересная идея — сделать временные параметры алгоритма не априорными, а условными — зависящими от состояния двух популяций, когда размножение может ускоряться или замедляться. Для интерпретации модели интересно было бы использовать некоторые данные космического мониторинга распространения фитомассы в Арктике с расчетом индекса NDVI.

ПРИМЕЧАНИЯ

¹ Работа выполнена в рамках проекта РФФИ № 17-07-00125 и бюджетной темы СПИИ РАН АААА-А16-116051250009-8.

² В оригинальной программной реализации естественным образом использовались красные и зеленые цвета типов клеток для анализа автомата «Белки».

³ Фактически аналог «иммунных» клеток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арзамасцев, А. А. Компьютерное моделирование системы «хищник — жертва» с использованием клеточных автоматов / А. А. Арзамасцев // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и Технические науки. — 2007. — № 2. — С. 274–283.

2. Баранов, Р. А. Игра клеточных автоматов для многомерных уравнений конкуренции / Р. А. Баранов // Моделирование, декомпозиция и оптимизация сложных динамических процессов. — 2018. — № 1. — С. 121–129.

3. Никитина, А. В. Модели таксиса, стабилизирующие экологическую систему Таганрогского залива / А. В. Никитина // Известия ЮФУ. Технические науки. — 2009. — № 7. — С. 173–177.

4. Переварюха, А. Ю. Запаздывание в регуляции популяционной динамики — модель клеточного автомата / А. Ю. Переварюха // Динамические системы. — 2017. — № 2. — С. 157–165.

5. Переварюха, А. Ю. Интерпретация поведения моделей динамики биоресурсов и моментальная хаотизация в новой модели / А. Ю. Переварюха // Нелинейный мир. — 2012. — № 4. — С. 255–262.

6. Переварюха, А. Ю. Непрерывная модель для осциллирующей вспышки численности чешуекрылого фитофага *Malacosoma disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae) / А. Ю. Переварюха // Биофизика. — 2020. — № 1. — С. 138–151. — DOI: <https://doi.org/10.31857/S0006302920010160>.

7. 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>.

8. 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>.

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](https://doi.org/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](https://doi.org/10.1016/S0377-0427(00)00468-4).

13. Castillo-Ramirez, A. Von Neumann Regular Cellular Automata / A. Castillo-Ramirez // *Lecture Notes in Computer Science*. — 2017. — Vol. 10248, № 5. — P. 44–55. — DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-58631-1_4.

14. Dewdney, A. K. Sharks and fish wage an ecological war on the toroidal planet Wa-Tor / A. K. Dewdney // *Scientific American*. — 1984. — Vol. 251, № 6. — P. 14–20.

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. Gardner, M. *Mathematical Games* — The fantastic combinations of John Conway's new solitaire game "life" / M. Gardner // *Scientific American*. — 1970. — Vol. 223, № 4. — P. 120–123.

17. Gerlee, P. An Evolutionary Hybrid Cellular Automaton Model of Solid Tumour Growth / P. Gerlee // *J. Theor. Biol.* — 2007. — Vol. 246, № 4. — P. 583–603. — DOI: [10.1016/j.jtbi.2007.01.027](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.01.027).

18. 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.

19. Green, D. G. Cellular automata models in biology / D. G. Green // *Mathematical and Computer Modelling*. — 1990. — Vol. 13, № 6. — P. 69–74. — DOI: [https://doi.org/10.1016/0895-7177\(90\)90010-K](https://doi.org/10.1016/0895-7177(90)90010-K).

20. 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](https://doi.org/10.1016/0167-2789(90)90076-2).

21. Hutchinson, G. *An Introduction to Population Ecology* / G. Hutchinson. — New Haven : Yale University Press, 1978. — 234 p.

22. Kalmykov, L. V. Axiomatic cellular automata modelling as a promising way to a general theory of ecological physics / L. V. Kalmykov // *MOJ Eco Environ Sci*. — 2012. — Vol. 2. — P. 22–30. — DOI: [10.15406/mojes.2017.02.00014](https://doi.org/10.15406/mojes.2017.02.00014).

23. 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](https://doi.org/10.3354/meps314171).

24. 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](https://doi.org/10.1134/S0965542510120031).

25. 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](https://doi.org/10.1134/S0013873814030026).

26. Moradi, M. V. Variability of satellite derived chlorophyll-a in the southern Caspian Sea following an invasion of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* / M. V. Moradi // *J. of Applied Remote Sensing*. — 2017. — Vol. 7, № 1. — P. 125–147. — DOI: [10.1117/1.JRS.7.073490](https://doi.org/10.1117/1.JRS.7.073490).

27. Nenzen, H. Epidemiological landscape models reproduce cyclic insect outbreaks

/ H. Nenzen // *Ecological Complexity*. — 2017. — Vol. 31. — P. 78–87. — DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.04.004>.

28. 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.

29. Odum, H. T. *Systems ecology* / H. T. Odum. — New Yourk : Wiley, 1983. — 644 p.

30. Pisa, H. The influence of fluctuating population densities on evolutionary dynamics / H. Pisa // *Evolution*. — 2019. — Vol. 73, № 7. — P. 1341–1355. — DOI: <https://doi.org/10.1111/evo.13756>.

31. Piyaratne, M. Catastrophic behavior of aphid population dynamics: An analysis of swallowtail model / M. Piyaratne // *Computational Ecology and Software*. — 2014. — Vol. 4, № 3. — P. 135–146. — DOI: [doi:10.0000/issn-2220-721x-compuecol-2014-v4-0012](https://doi.org/10.1000/issn-2220-721x-compuecol-2014-v4-0012).

32. 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.

33. Reichelt, R. E. Crown-of-thorns dispersal in the Great Barrier Reef — A Simulation Study / R. E. Reichelt // *Maths Comput. Simuln.* — 1988. — Vol. 30, № 5. — P. 145–150. — DOI: 10.1007/978-3-642-46726-4_2.

34. Wan, H. Biology and natural enemies of *Cydalima perspectalis* in Asia: Is there biological control potential in Europe? / H. Wan // *Journal of Applied Entomology*. — 2014. — Vol. 138, № 10. — P. 715–722. — DOI: <https://doi.org/10.1111/jen.12132>.

35. Wang, W. An Epidemic Model with Population Dispersal and Infection Period / W. Wang // *SIAM Journal on Applied Mathematics*. — 2006. — Vol. 66, № 4. — P. 1454–1472. — DOI: <https://doi.org/10.1137/050622948>.

36. Wolfram, S. Cellular automata as models of complexity / S. Wolfram // *Nature*. — 1984. — Vol. 311, № 5985. — P. 419–424. — DOI: <https://doi.org/10.1038/311419a0>.

REFERENCES

1. Arzamastsev A.A. Kompyuternoe modelirovanie sistemy «khishchnik — zhertva» s ispolzovaniem kletochnykh avtomatov [Computer Simulation of a Predator-Prey System Using Cellular Automata]. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya: Estestvennye i Tekhnicheskie nauki*, 2007, no. 2, pp. 274–283.

2. Baranov R.A. Igra kletochnykh avtomatov dlya mnogomernykh uravneniy konkurentsii [The Game of Cellular Automata for Multidimensional Competition Equations]. *Modelirovanie, dekompozitsiya i optimizatsiya slozhnykh dinamicheskikh protsessov* [Modeling, decomposition and optimization of complex dynamic processes], 2018, no. 1, pp. 121–129.

3. Nikitina A.V. Modeli taksisa, stabiliziruyushchie ekologicheskuyu sistemu Taganrogskogo zaliva [Taxis Models Stabilizing the Ecological System of the Taganrog Bay]. *Izvestiya YuFU. Tekhnicheskie nauki*, 2009, no. 7, pp. 173–177.

4. Perevryukha A.Yu. Zapazdyvanie v regulyatsii populyatsionnoy dinamiki — model kletochnogo avtomata [Delay in the Regulation of Population Dynamics --- a Cellular Automaton Model]. *Dinamicheskie sistemy*, 2017, no. 2, pp. 157–165.

5. Perevryukha A.Yu. Interpretatsiya povedeniya modeley dinamiki bioresursov i momentalnaya khaotizatsiya v novoy modeli [Interpretation of Behavior for Models of the Dynamics of Bioresources and Instantly Chaotization in the Proposed Model]. *Nelineynyy mir*, 2012, no. 4, pp. 255–262.

6. Perevryukha A.Yu. Nepreryvnaya model dlya ostsilliruyushchey vspyshki chislennosti cheshuekrylogo fitofaga *Malacosoma disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae) [A Continuous Model for Oscillating Outbreak Population of the Phytophagous Moth, Tent Caterpillar, *Malacosoma Disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae)]. *Biofizika* [Biophysics], 2020, no. 1, pp. 138–151. DOI: <https://doi.org/10.31857/S0006302920010160>.

7. 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* [Science Journal of VolSU. Mathematics. Physics], 2017, no. 1 (38), pp. 55-65. DOI: <https://doi.org/10.15688/jvolsu1.2017.1.6>.

8. 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>.

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. Castillo-Ramirez A. Von Neumann Regular Cellular Automata. *Lecture Notes in Computer Science*, 2017, vol. 10248, no. 5, pp. 44-55. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-58631-1_4.

14. Dewdney A.K. Sharks and Fish Wage an Ecological War on the Toroidal Planet Wa-Tor. *Scientific American*, 1984, vol. 251, no. 6, pp. 14-20.

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. Gardner M. Mathematical Games --- The Fantastic Combinations of John Conway's New Solitaire Game "Life". *Scientific American*, 1970, vol. 223, no. 4, pp. 120-123.

17. Gerlee P. An Evolutionary Hybrid Cellular Automaton Model of Solid Tumour Growth. *J. Theor. Biol.*, 2007, vol. 246, no. 4, pp. 583-603. DOI: 10.1016/j.jtbi.2007.01.027.

18. Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G. Time Lags in a «food--Limited» Population Model. *Applicable Analysis*, 1988, vol. 31, no. 3, pp. 225-237.

19. Green D.G. Cellular Automata Models in Biology. *Mathematical and Computer Modelling*, 1990, vol. 13, no. 6, pp. 69-74. DOI: [https://doi.org/10.1016/0895-7177\(90\)90010-K](https://doi.org/10.1016/0895-7177(90)90010-K).

20. 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.

21. Hutchinson G. *An Introduction to Population Ecology*. New Haven, Yale University Press, 1978. 234 p.

22. Kalmykov L.V. Axiomatic Cellular Automata Modelling as a Promising Way to a General Theory of Ecological Physics. *MOJ Eco Environ Sci*, 2012, vol. 2, pp. 22-30. DOI: 10.15406/mojes.2017.02.00014.

23. 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.

24. 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.

25. 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.

26. Moradi M.V. Variability of Satellite Derived Chlorophyll-A in the Southern Caspian Sea Following an Invasion of Ctenophore Mnemiopsis Leidy. *J. of Applied Remote Sensing*, 2017,

vol. 7, no. 1, pp. 125-147. DOI: 10.1117/1.JRS.7.073490.

27. Nenzen H. Epidemiological Landscape Models Reproduce Cyclic Insect Outbreaks. *Ecological Complexity*, 2017, vol. 31, pp. 78-87. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2017.04.004>.

28. 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.

29. Odum H.T. *Systems ecology*. New Yourk, Wiley, 1983. 644 p.

30. Pisa H. The Influence of Fluctuating Population Densities on Evolutionary Dynamics. *Evolution*, 2019, vol. 73, no. 7, pp. 1341-1355. DOI: <https://doi.org/10.1111/evo.13756>.

31. Piyaratne M. Catastrophic Behavior of Aphid Population Dynamics: An Analysis of Swallowtail Model. *Computational Ecology and Software*, 2014, vol. 4, no. 3, pp. 135-146. DOI: [doi:10.0000/issn-2220-721x-compuecol-2014-v4-0012](https://doi.org/10.1000/issn-2220-721x-compuecol-2014-v4-0012).

32. 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.

33. Reichelt R.E. Crown-Of-Thorns Dispersal in the Great Barrier Reef — A Simulation Study. *Maths Comput. Simuln*, 1988, vol. 30, no. 5, pp. 145-150. DOI: 10.1007/978-3-642-46726-4_2.

34. Wan H. Biology and Natural Enemies of *Cydalima Perspectalis* in Asia: Is There Biological Control Potential in Europe?. *Journal of Applied Entomology*, 2014, vol. 138, no. 10, pp. 715-722. DOI: <https://doi.org/10.1111/jen.12132>.

35. Wang W. An Epidemic Model with Population Dispersal and Infection Period. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 2006, vol. 66, no. 4, pp. 1454-1472. DOI: <https://doi.org/10.1137/050622948>.

36. Wolfram S. Cellular Automata as Models of Complexity. *Nature*, 1984, vol. 311, no. 5985, pp. 419-424. DOI: <https://doi.org/10.1038/311419a0>.

MODELLING OF SPATIAL SPREADING OF INVASIONS IN THE DISCRETE HOMOGENEOUS ENVIRONMENT

Andrey Yu. Perevaryukha

Candidate of Technical Sciences, Senior Researcher,
Saint Petersburg Institute for Informatics and Automation
of the Russian Academy of Sciences
temp_elf@mail.ru

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

Abstract. We consider the problem of modeling important processes of biological invasions in discrete space using a new algorithm for reproduction and death of the constituent populations of individual cells. The inclusion of $x(t - \tau)$ in the continuous model of the delay is an obvious way to diversify the options for the behavior of the trajectory, but without expanding the structure and increasing the dimension of the phase space. Using population models with a deviating argument $\dot{x} = rf(x - \tau) - \Psi(x^k(t - \nu))$ in some cases does not follow the realities of life. An explicit form of delay is suitable for inclusion in the phenomenological models of rapidly ripening species. Another spatial model is relevant, where time factors can be set visually. The goal of our work is to investigate the algorithm for transforming the state of cells in the space of a square lattice and to obtain the unsteady dynamics of clusters of two populations with an explicit interpretation of the parameters of time delay. To demonstrate the development of invasion

with a complex of realistic factors of the temporary aftereffect, we propose a cellular automaton algorithm. Our algorithm is not yet another modification of “Life” or “Aqua-Tor”, since the neighborhood with eight adjacent points and three colors of cells in a square lattice are used. For the lag phenomenon in the new algorithm, the following parameters are responsible: restrictions on the rate of reproduction of individuals and updating the environment, and also the time of migration of new individuals to their resources in space. We carry out a computational implementation of the transformation of the given initial state of cells during invasion in accordance with the transformation rules. The scenario for the cyclicity of the two main quantities in the system is shown. The occurrence or destruction of cycles depends on the rate of renewal of green cells. The forms of transformation of the state of cells confirm that the delay that we formalize in the Nicholson model is much more relevant to the dynamics of the interaction of the invader species and the environment that supports its existence. The effect of the delay of the value τ does not make sense in modeling when identifying it with the characteristic of a directly biological species. When developing a response from the environment to invasion, the lag of the value ν is different in essence than when restoring resources. The practical significance of our work lies in modeling the movement of the crest of the invasive wave and the final synchronization of vibration peaks in such warring predator species as *Beroe ovata* and *Mnemiopsis leidyi* in the Black and Azov Seas an ecological system in the form of “predator $A \iff$ predator B ”. The oscillatory behavior of two populations differs from the scenarios that can be obtained in continuous models.

Key words: algorithmic models, delay in process models, critical scenarios of population dynamics, regulation mechanisms, population invasion fronts, synchronization of predators oscillations, *Beroe ovata*, infections spreading.