

## Моделирование трех вариантов динамики популяций с большим репродуктивным потенциалом в новой среде

А. Ю. ПЕРЕВАРЮХА

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН, 199178,  
Санкт-Петербург, Россия

Контактный автор: Переварюха Андрей Юрьевич, e-mail: [temp\\_elf@mail.ru](mailto:temp_elf@mail.ru)

Поступила 25 февраля 2019 г., доработана 12 января 2021 г., принята в печать 20 февраля 2021 г.

Предложены модели на основе уравнений с запаздывающей регуляцией и отложенным включением противодействия для динамики инвазивных популяций с высоким репродуктивным потенциалом. В новой среде интродуценты с большим  $r$ -параметром способны демонстрировать нестационарные и экстремальные режимы изменения численности из-за некомпенсируемой репродуктивной активности. Истощение необходимых им ресурсов делает невозможными орбитально устойчивые циклы. Уравнения в вычислительных сценариях описывают: 1) стабилизацию малочисленной группы после однократной вспышки и коллапса; 2) гибель вселенца при колебательной динамике с запаздывающим внешним давлением; 3) успешное прохождение популяцией с логистическим типом роста предкритического минимума при адаптации к резко усилившемуся противоборству — распространенный сценарий кризиса на подъеме, подтвержденный экспериментами. Третье уравнение отражает актуальное межвидовое взаимодействие с пороговой регуляцией. Развитие моделируемой ситуации заканчивается стабильным состоянием после глубокого кризиса в фазе быстрого роста численности. Сценарий основан на данных экспериментов с интродукцией вируса-бактериофага в колонию бактерий с механизмом защиты CRISPR-Cas.

*Ключевые слова:* вычислительные сценарии инвазивных процессов, регуляция и запаздывание, модели осцилляций, биологическое подавление видов-вселенцев, кризис агрессивной популяции, избыточный  $r$ -параметр, CRISPR-Cas.

*Цитирование:* Переварюха А.Ю. Моделирование трех вариантов динамики популяций с большим репродуктивным потенциалом в новой среде. Вычислительные технологии. 2021; 26(2):21–43. DOI:10.25743/ICT.2021.26.2.003.

### Введение

Рассмотрим моделирование особых вариантов развития ситуаций в популяционном взаимодействии. Цель работы заключается в модификации моделей для вычислительного описания специфического характера стадий популяционных процессов при отложенном резком включении факторов регуляции. Актуальность поиска новых прогностических уравнений обусловлена явлениями, которые возникают для видов с большими репродуктивными возможностями при их спонтанном расселении в уязвимых экосистемах.

Некоторые ситуации уникальны, но другие встречаются регулярно. Репродуктивный потенциал видов с большой плодовитостью избыточен. Их  $r$ -параметр рассчитан эволюцией на преодоление неблагоприятных факторов и действие видов-конкуренентов. Репродуктивная активность инвазивного вида в новых условиях часто не компенсируется [1]. Естественные враги и патогенные организмы на значительном интервале времени из регуляции исключаются, остаются только регулирующие факторы внутривидового противоборства и ограничения ресурсов. В частном случае реакция противодействия вторжению оказывается замедленной, но импульсной — “патогенные факторы” могут включиться со значительным отставанием, но сразу вызвать популяционный кризис.

В работе [2] представлена дискретно-непрерывная модель для оценки скорости воспроизводства осетровых рыб Каспия. Возможность сохранения их запасов определена выживаемостью молоди в ранней “речной” жизни. В модели на основе динамически переопределяемой вычислительной структуры вычисляется половозрелое пополнение  $R = N(T)$ . Система представлена в виде набора трех правых частей уравнения, последовательно описывающих выживаемость поколений  $N(0) \rightarrow N(T)$  на стадиях онтогенеза молоди при  $t \in [0 \dots \xi, \dots T]$ :

$$\frac{dN}{dt} = \begin{cases} -(\alpha w(t)N(t) + \theta(N(0))\beta)N(t), & 0 < t < \xi, \\ -(\alpha_1 N(\xi)/w(\xi) + \beta)N(t), & \xi < t < \xi + \tau, \\ -(\alpha_2 w(t)N(t))N(t - \tau), & w(t) < w_3, t < T. \end{cases} \quad (I)$$

Здесь  $[0, \xi]$  — длительность периода развития икринка→личинка,  $\xi$  — основная биологическая характеристика и независимая от  $w(t)$ ;  $\alpha$  — мгновенный коэффициент смертности;  $\beta$  — мгновенный коэффициент независимой от избыточной плотности смертности;  $w_3$  — модельный уровень развития, при достижении которого резко ослабляется действие факторов смертности. Показатель размерного развития рассчитывается по вспомогательному уравнению  $\dot{w} = f(N^{-1/3})$ . Модификация правой части уравнения для  $w(t)$  позволит настраивать модель для различных видов. Действие “эффекта Олли” с выраженностью  $\kappa$  учтено поправочной функцией  $\theta(N(0)) = (1 - \exp(-\kappa N(0)))^{-1}$ , имеющей следующие свойства:  $\theta(S) \rightarrow 1$  при  $S \rightarrow \infty$ ,  $R = N(T)$ ,  $N(0) = \lambda S$ . Известные модели отражали это явление дополнительным неустойчивым равновесием  $L$ , но в нашем методе у итерации при  $S \approx x^*$  равновесие  $\psi(x^*) = x^*$  исчезает и траектория  $\lim_{n \rightarrow \infty} \psi^n(x_0) = 0$ . Значимость порогового эффекта Олли в экодинамике показана в обзорной работе [3].

Анализ модели проведен для дискретной составляющей траектории — итераций  $R_{n+1} = \psi(R_n)$  с полученной зависимостью  $\psi(S)$ ,  $S \in \mathbb{N}$ , на основе численного решения трех уравнений на трех интервалах гибридного времени:  $[0, \xi)$ ,  $[\xi, t_w = \xi + \tau)$ ,  $[t_w, T]$ . Как основной результат в [2] описан локально-несвязный характер границы областей притяжения  $\partial\Omega$  двух аттракторов ( $x_0^* = 0$  и  $x_4^*$ ) и рассмотрены аperiodические колебания, когда области притяжения имеют негладкую  $\partial\Omega$ . Переходный хаотический режим модели между двумя пороговыми значениями позволил у многочисленной раннее популяции имитировать возникновение локальной неустойчивости из-за чрезмерной эксплуатации. Модель показала, что, когда оптимальный план промысла и долгосрочный прогноз рыболовства даже для запаса из многих поколений невозможны в состоянии хаотических флуктуаций, переход в стадию деградации биоресурсов происходит стремительно. Формула (I) расширена для случая внутривидовых группировок у осетровых рыб [4].

В математической биологии дискретные и непрерывные модели имеют разные функциональные возможности и области применения. Дискретные “когортные” и регрессионные модели применяются в рыбохозяйственном планировании. Новизна свойств итерационных моделей из-за универсальности бифуркаций сценария Фейгенбаума и порядка циклов теоремы А. Шарковского [5] практически исчерпана. В разных по биологическим принципам моделях видны одинаковые изменения, что было отмечено еще не знавшим фундаментальных причин Р. Мэем [6]. Некоторые авторы [7] строят дискретные модели водных сообществ, намеренно избегая хаотических режимов.

В объяснении теоретических экологических проблем дифференциальные уравнения представляют собой феноменологическое и качественное описание процесса. В настоящей работе для анализа динамических эффектов при образовании новых популяций нами использованы непрерывные модели. Последовательно рассмотрим модификации моделей для переходных режимов популяций в дифференциальных уравнениях для сценариев различных форм активного, но запаздывающего противодействия. Результатом станет описание динамики трех актуальных сценариев, которые могут возникать при биологической инвазии. Для практики наиболее интересен сценарий резкого кризиса после стадии быстрого роста численности без флуктуаций.

## 1. Обзор известных методов и имеющихся проблем

В водных и лесных экосистемах инвазии порождают вариативные и изменчивые процессы, что подтверждается множеством примеров. Сценарии для одного вида в разной среде могут быть взаимоисключающими. Так, гребневик-хищник *Beroe ovata* в Черном море — активный спонтанный вселенец [8], но в Каспийском не смог адаптироваться даже после специального выпуска. Судьба популяции вселенца определяется после первичной вспышки и зависит от скорости восполнения ресурсов и отложенного действия факторов сопротивления. Агрессивный вторгшийся вид, несмотря на большую плодовитость, может исчезнуть из нового ареала. Известны факторы, которые способствуют спонтанному исчезновению агрессора, это каннибализм или прямое уничтожение ресурсной базы. Комплекс факторов биологического сопротивления процессу стабилизации численности вида-вселенца вызывает пороговые явления, как, например, “бутылочное горлышко”.

Для интерпретации некоторых вычислительных результатов и обсуждения рамок применимости моделей сформулируем предварительные ограничения.

*Предложение 1.* Динамику популяции от исходной группы  $0 < N(0) < M \in \mathbb{N}$  будем считать детерминированной динамической системой  $N(t; \Gamma)$  на достаточно большом конечном временном интервале времени  $\mathcal{T}$ , если существует интервал значений биологических характеристик  $\Delta\Gamma_i$  для всех  $\gamma_i \in \Gamma$ , и этот параметрический интервал применим на ограниченном диапазоне допустимых значений численности  $[L > +\epsilon, \mathcal{L} < \infty]$ .

*Предложение 2.* Допустим, что только одна  $\gamma_i$  из набора характеристик вида  $\Gamma$  способна претерпевать эволюционные изменения скачкообразно в рамках интервала  $\Delta\Gamma_i$  и вне зависимости от текущей численности  $N(t)$ .

*Предложение 3.* Как следствие, будем считать, что при малых значениях  $N(t) \rightarrow 0$  процесс определяется случайными событиями. При большой величине  $N(t)$  популяция приходит в состояние демографического переполнения, где набор экологических характеристик, используемых в модели, не может сохранять ранее эволюционно достигнутые взаимно согласованные значения.

Известен метод формализации внутренних регулирующих факторов в уравнениях для динамики популяций с постоянством  $r$ -параметра. Для решения популяционного уравнения  $\dot{N} = rf(N^k)$  традиционно полагалось наличие точки  $f'(\tilde{N}) = 0 : f'(N) < 0, N > \tilde{N}$ , снижения скорости прироста до его остановки. Прирост прекращается на уровне “насыщения среды”  $f(N^*) = 0, N^* = K$ . В логистической модели Ферхюлстом в середине XIX в. введен квадратичный закон регулирования  $k = 2$ . При выборе формы функции регуляции  $f(N)$  Ферхюлст не основывался на реальных наблюдениях. Все модификации модели роста  $N(0) \rightarrow K$  выполняющегося  $\forall N(0)$  различаются именно положением точки перегиба  $\tilde{N}$  у кривой решения относительно  $K$ . В этой точке скорость прироста численности максимальна, потому перемещение биосистемы в такое состояние считается выгодным для оптимизации промысла. Уравнение VLM (Verhulst Logistic Model) популярно потому, что дает очевидное и “удобное” решение для точки перегиба —  $K/2$ . Идея существования оптимальной точки в практике эксплуатации приводила к истощению и даже становилась причиной коллапса промысловых запасов рыб [9]. В экспериментах по изучению роста колоний простейших на питательном субстрате точка перегиба оказывалась непредсказуемо существенно выше (или ниже), чем при численности насыщения  $N = K/2$  [10].

Известно много вариантов модификаций логистических уравнений ограниченного роста численности  $\exists N(t) > K, N(0) < K$ . Современная обобщенная запись  $\Theta$ -логистической модели балансового роста численности  $N(t) \rightarrow K$  [11] представляется так:

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

Сравнение модификаций модели (1) приведено в ряде обзорных работ по балансируемой и равновесной асимптотической динамике популяций [12, 13]. Сегодня такие модели применяются для прогноза человеческой популяции в Китае [14]. Подобные модели могут быть существенно более сложными, чем  $\Theta$ -логистическая (1), например, она имеет большее число параметров:

$$\frac{dN}{dt} = rN \frac{(1 - N/(K + EN))^\Theta}{1 - N/K(1 - \gamma)}. \quad (2)$$

Модели (1) и (2) относятся к идеалистическому представлению о монотонном протекании популяционных процессов. В настоящей работе нас интересуют методы описания экстремальной динамики, переходных и пороговых явлений. Процессы при инвазии видов разделяются на несколько стадий. Явление “вспышки численности” в действительности имеет несколько форм динамики, стадий развития и способов завершения. Единичный хрестоматийный  $\Lambda$ -пик для насекомых — один из тривиальных вариантов. А. Берриман в [15] сравнил три сценария с нерегулярными колебаниями численности в итерационной хаотической модели. Классификации явлений вспышек насекомых по типам регуляции на основе примеров поведения вредителей: шелкопряда *Lymantria dispar*, короеда *Ips typographus* и пихтового усача *Monochamus urussovi* в лесах Сибири — посвящены работы А. Исаева, Р. Хлебопроса и Л. Недорезова [16–18]. В данной задаче, по нашему мнению, самым сложным аспектом становится математическое описание вариативности завершения экстремальных процессов, которые допустимы для одного вида.

В контексте задачи о сценарном моделировании вторжения видов полагаем, что важная характеристика в (1) — емкость среды для данного вида  $K \forall N(0) > 0 : \lim_{t \rightarrow \mathcal{T}} N(t; r) = K$ , в описании перехода к фазе взрывообразного размножения она имеет условный характер. Инвазивный вид в ограниченное время может достигать огромной численности, но итоговое равновесие при  $t \rightarrow \infty$  может быть существенно меньше теоретически допустимого  $K$ . В новом окружении у вида возникают ситуации, когда для него не находится экологической  $K$ -ниши, так как в процессе захвата ареала биотическая среда деградирует. Более того, при наличии теоретически полностью доступной емкости экологической ниши ( $K > K$ ) в отсутствие конкурентов при некоторых начальных условиях  $N(0) > L$  частный популяционный процесс пойдет по такому сценарию, что популяция не выживет, попав в минимум “бутылочного горлышка”.

Форма замедляющегося прироста  $N(0) \rightarrow K$  в реальности может выполняться не для всех начальных условий:  $\exists N(0) > 0, \lim_{t \rightarrow \mathcal{T}} N(t; r) = 0$ . Проникновение единичных особей не означает успешного расселения [19]. Идею необходимой группы особей описывает вариант модели логистического роста в записи А.Д. Базыкина для минимально допустимой численности группы особей  $\dot{N} = rF(N^2) \cdot (N - L)$ , и  $L > 0$  оказывается неустойчивым равновесием [20]. Если группа мала ( $N < L$ ), то популяция вырождается, как, например, происходило с островными популяциями карликовой лисы *Urocyon littoralis* [21]. Известно много безуспешных интродукций рыб в Каспийское море. Крупного хищника камчатского краба *Paralithodes camtschaticus* в Баренцево море вселяли несколько раз [22]. Не с первой попытки краб-вселенец сформировал там отдельную популяцию после фазы первичной вспышки. Расплывчатое понятие “экологическая пластичность вида” трудно формализовать параметрами. Метод с включением в уравнение  $L$  как явного порога ( $N - L$ ) уже сильно изменяет асимптотику решения и положение точки перегиба.

Для учета в модели фактора пороговой  $L$ -группы представляется интересным объединить идеи в варианте более гибко настраиваемой модели. Если виду необходимо поддерживать крупные скопления (как у общественных насекомых), значит, это эволюционно целесообразно (допустимо  $\Theta < 1$ ). Успех воспроизводства при увеличении  $N(t)$  намного превосходит действие внутривидовой конкуренции, что можно отразить вариативностью модели:

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

Модификация исходит из причин возникновения экологического эффекта агрегированной группы — необходимости укрупнять группы особей для лучшей выживаемости потомства. Представляется логичным, что квадратичная регуляция VLM избыточна для колониальных видов. Существуют многомиллионные колонии термитов, которым высокая плотность совсем не мешает и скорость прироста не падает пропорционально  $N^2$ , но для них опасна малая численность ( $N \rightarrow L$ ). Для отдельных видов явного  $L$ -порога не наблюдается, рыба ротан-головешка *Percocottus glenii* расселяется по озерам единичными особями. Заметим, что пока не предлагалась модификация модели для случая  $\exists N(0) > K, \lim_{t \rightarrow \mathcal{T}} N(t; r) = 0$ . Биологически обоснована иная ситуация: если созданная (возможно искусственно) в ограниченной среде численность организмов чрезмерно велика ( $N(t) \gg L$ ), то локальная группа прекращает существование за конечное время  $\mathcal{T}$ .

## 2. Регуляция численности в моделях с эффектом запаздывания

Колебания, в том числе апериодические, возникают у изолированных популяций — в одновидовых лабораторных системах [23]. Интересно, что в лабораторных условиях получить устойчивые колебания в системе видов хищник – жертва сложнее, чем для насекомых в одновидовом случае. Способ математически описать колебания в одновидовой авторегулируемой системе состоит во включении в модель регуляции запаздывающего характера (способы с периодическими импульсами  $\sin(\Psi(t - \tau))$  и другие оставим за рамками статьи). В опытах с лабораторными популяциями межвидовое противоборство отсутствует, но флуктуации появляются. Для некоторых ситуаций проблему невозможно свести к системе двух уравнений с бифуркацией Андронова – Хопфа. Например, межвидовое взаимодействие с участием сверхпаразитов слишком сложно. Регулируют активность насекомых-вредителей паразиты нескольких уровней (сверхпаразиты, атакующие других паразитических перепончатокрылых). Эпидемия может приобретать пульсирующую динамику, как, например, заболеваемость COVID-19 в Иране.

Включение запаздывания  $\tau$  — феноменологический метод моделирования для группы экологических ситуаций с колебательной спецификой. Считаем  $\tau$  агрегированной характеристикой для регуляции численности вида в данной среде. Запаздывание в такой трактовке относится к взаимодействию компонентов экосистемы, а не к свойствам отдельных видов. Короткоцикловые рыбы (как сардина *Sardinops melanostictus*) генерируют регулярные колебания численности с четвертьвековым периодом [24], что во много раз превосходит продолжительность жизни поколения тихоокеанских сардин.

Для возникающих резких режимов флуктуаций можно использовать уравнения с регуляцией  $f(N(t), N^k(t - \tau))$ , так как подобные колебательные режимы наблюдаются у популяций и без участия хищников, паразитов. Модель VLM с запаздыванием Delayed VLM или Hutchinson's equation — самое известное и исследованное популяционное уравнение:

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

Дж. Хатчинсон не был первым, кто рассмотрел последствие (или эрeditарность) в популяционных процессах математически, ранее этот способ предлагал В. Вольтерра для интегродифференциальных систем. Уравнение изучено во многих работах (см., например, [25]), в том числе вычислительными методами. Поведение вновь предлагаемых модификаций будем сопоставлять с (4) для наглядности графиков при приближенном значении параметров, но без существенных выводов, так как биологическая трактовка параметров в правых частях будет различна (специально используем обозначения  $K$  и  $\mathcal{K}$ ).

Современные численные методы анализа жестких решений систем с запаздыванием в библиотеках вычислительных сред основаны на реализации алгоритма Дорманда–Принса пятого порядка или неявного метода Рунге–Кутты, применяется также алгоритм Белена–Зеннаро [26]. Уравнение с запаздыванием можно представить как  $\dot{N} = rf(t, N(t), N_t(\cdot))$ , где  $N_t(\cdot) = \{N(t+u), -\tau \leq u < 0\}$  — функциональная “предыстория”. Для вычисления моделей с запаздывающим аргументом помимо начальных условий  $N(0)$  к уравнениям нужно задать начальную функцию-предысторию  $y_0(u)$  для интервала  $[-u, 0]$ . В задачах популяционной биологии используют обычно стационарную функцию-историю  $y_0(u) \equiv \text{const}$ .

Запаздывание активации процессов — важный аспект для многих экологических ситуаций помимо популяционных взаимодействий [27], например для регенерации биоты акваторий после нефтяных загрязнений, что продемонстрировано в модели прогноза эвтрофикации Азовского моря А. Никитиной [28]. Для некоторых задач показана допустимость перехода от уравнения с запаздывающим аргументом к системе ОДУ небольшой размерности, описывающих промежуточные стадии процесса, как предложено в математической модели функционирования системы белков-онкомаркеров в [29].

При малых значениях  $r\tau$  динамика модели опишет случай краткого превышения балансовой емкости “ecological overshoot” ( $N(t) > K$ ) явления или затухающие колебания ( $N(t) \rightarrow K$ ). В уравнении (4) установлена возможность возникновения бифуркации Андронова–Хопфа, как и в моделях на основе DVLM. Появляется устойчивый цикл  $N_*(t; r\tau)$  [30]. Нарушение критерия устойчивости точки-фокуса зависит от величины  $r\tau$ . Существенное увеличение  $r\tau > \pi/2$  вызывает переход в режим релаксационных колебаний, негармонических и с чрезвычайно низкими минимумами. При циклах с минимумами около нуля мы сталкиваемся с отмеченной выше параметрической границей адекватности, которая есть у каждой биологической модели.

Модель (4) имеет альтернативные варианты модификаций [31]. В некоторых модификациях несколько изменяется интерпретация смысла  $K$  (но не  $r$ ), в частности, она достаточно громоздко усложняется, но без емкости ниши:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \frac{\mu\nu N(t-\tau)}{\nu e^{\nu\tau} + \kappa(e^{\nu\tau} - 1)N(t-\tau)} - \kappa N^2(t).$$

Модель не включает явно  $K$ , а коэффициент  $\kappa > 0$  становится параметром, определяющим характеристики цикла  $N_*(t; r\tau)$ , но  $\min_{0 < t < T_*} N_*(t; r\tau) \rightarrow 0$  сохраняется. В другой модификации с  $\mathcal{K} < K$  после бифуркации Андронова–Хопфа наблюдается резкое превращение неустановившегося цикла при увеличении амплитуды  $\max N_*(t) > K$  в траекторию  $N(t) \rightarrow \infty$  с псевдопериодической компонентой:

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

В данной модификации  $K$  отражает предкритический уровень численности с вариантом решения для экологической катастрофы переполнения емкости среды, а  $\mathcal{K}$  — оптимальный выдерживаемый уровень.

**Проблемный аспект метода.** Аспект понижения минимумов цикла до  $\epsilon$ -окрестности нуля значим из соображений популяционной интерпретации, так как говорит о неустойчивости моделируемого объекта не в математическом, но в биологическом понимании. Модель (4) биологически адекватна при значениях  $r\tau$ , описывающих вариант колебаний вокруг равновесия, когда  $|\max N_*(t) - \min N_*(t)| \approx K$ . При попытке рассмотреть сильное запаздывание и большой репродуктивный потенциал для нетривиальной переходной ситуации (вспышки, депрессии) получим резкие пики с переходами к длительным минимальным состояниям. Адекватность характеристик полученных режимов — проблема для метода моделирования, когда требуется описание резких изменений при увеличении параметров.

О необходимости модификаций уравнений с запаздыванием для преодоления недостатков моделей Николсона и Хатчинсона с нереалистично длительным пребыванием траектории в окрестности  $\min N_*(t)$  говорилось неоднократно (см., например, работы

ярославских авторов [32]), но не было отмечено конкретных актуальных экологических сценариев для целей усовершенствования. В [33] для получения лучших свойств колебаний предложен следующий вариант уравнения:

$$\frac{dN}{dt} = rNf(N(t-1)), \quad f(N) = \frac{1-N}{1+cN}, \quad c > 0.$$

Многие авторы выбирали путь в направлении увеличения числа уравнений — в системах комплексных пространственно-распределенных или диффузионно связанных уравнений Хатчинсона [34]. Поиск метода параметрической идентификации таких сложных систем из-за необходимости получения обоснованного в биологии поведения становится отдельной нетривиальной задачей.

В работе [35] проведен анализ экспериментальных данных о численности мух из опытов Николсона. На основе численного решения двух уравнений с запаздыванием (для имаго и личинок) сделан вывод о том, что согласно модели лабораторная популяция насекомых могла неожиданно вымереть при продолжении эксперимента. Отмечен немаловажный аспект — проводить осмысленный численный анализ системы уравнений удалось в достаточно узкой области пространства параметров. “Попасть” в эту область исходя из общих соображений о характеристиках популяции автору [35] не представляется возможным. Здесь снова сталкиваемся с ранее отмеченной для итераций  $x_{n+1} = \psi(a; x_n) + Q[x_i]$  проблемой [36], когда параметрические рамки приемлемого поведения многих биологических моделей со сложной колебательной динамикой узкие и имеют место несвязные диапазоны значений  $\Delta a \rightarrow \epsilon$ . Циклы у итераций различаются не только величиной периода, но и порядком обхода их точек. Интервалы интерпретируемого поведения трудно отыскать, даже имея сведения о характеристиках популяции. Интересные для моделирования экодинамики режимы поведения в пространстве параметров уравнений могут перемежаться с необъяснимыми метаморфозами фазового портрета.

А. Берриман и Р. Турчин в [37] обратили внимание на методический аспект установления реальной значимости факторов, зависящих от плотности популяции насекомых, и выявления признаков регуляции с запаздыванием по статистической обработке наблюдений. Прямая автокорреляционная зависимость от плотности насекомых при регуляции численности с запаздыванием, определенная по статистическим данным, оценена как редкая ситуация [38]. В литературе нет единого мнения о применимости методик статистической обработки. Для популяций грызунов с устойчивыми популяционными циклами на севере Англии в [39] приведено подтверждение действия запаздывания по имеющимся данным реальных наблюдений. У полевок *Microtus agrestis* действует гибкий механизм регуляции жизненного цикла — половое созревание может происходить по замедленному варианту, когда молодые особи, родившиеся при избыточной плотности, пропускают весенний сезон размножения. Потому механизмы эффекта delayed density-dependence при моделировании целесообразно разделять на внутренние, связанные с состоянием группы особей, и связанные с межвидовыми взаимодействиями в экосистеме.

Вспышки численности вселенцев нельзя описать при свойстве минимумов:  $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow \epsilon$ ,  $\epsilon \ll 1$ , слишком низких для возможностей повторного быстрого роста численности при больших значениях  $r$ , обычных для насекомых. На графиках, отражающих последствия вспышек численности насекомых, приводятся размеры сплошь пораженной ими территории леса. В отчетах не фиксируется числен-



ность непосредственно вредителя. Количество гусениц на единицу площади не близко нулю, если сплошного поражения леса не отмечено на графике. В бореальных лесах вспышки вредителей часто имеют серию пиков численности, как регулярно происходит с еловой листоверткой в Канаде. При разработке новых модификаций уравнений вида  $\dot{x} = rx(t)f(x^k(t - \tau))$ ,  $k > 1$ , нужно обращать внимание на указанную в предложении 3 проблему сущностной интерпретации получаемых флуктуаций. Модель Ферхюльста и все ее модификации  $N(0) > L$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$  применимы для видов, которые просто заполняют, но не разрушают свою среду обитания.

### 3. Сценарий затухания первичной вспышки (boom-bust)

Будем исходить из принципа, что запаздывание в популяционных моделях — агрегированная характеристика взаимодействия вида со средой, но не биологическая константа, как длина стадии онтогенеза  $\xi$  в гибридной модели (I). При сущностном обосновании трех новых модификаций исходим из точки зрения, что  $\tau$  связано не с каким-то одним интервалом времени в онтогенезе вида, а с аспектом взаимодействия системного уровня. Онтогенетическая задержка развития до половозрелой стадии — один из компонентов системной запаздывающей регуляции. Эколого-физиологическая природа действия предшествующих состояний в регуляции понимается противоречиво. Говорят о “системе с запаздыванием”, хотя в данном контексте лучше использовать термин “механизм опаздывающей реакции”. В работе [40] о модели альтернативного сплайсинга РНК запаздывание — агрегированная величина, складывающаяся из суммарного времени сплайсинга пре-мРНК в мРНК и транспорта мРНК из ядра в цитоплазму клетки.

Качественное изменение режима поведения траектории в популяционных моделях может возникать при неустойчивости репродуктивного  $r$ -параметра либо величины запаздывания  $\tau$ . Малореалистично, что изменение двух этих величин в некоторой ситуации будет синхронизировано. Примем, что изменения связаны именно с  $r$  как разницей между мгновенной естественной убылью и рождаемостью. Более типичный случай представляет собой реализация возможностей репродуктивной активности при адаптации вида к обновленным условиям существования — эволюционная “ $r$ -стратегия”. Изменение запаздывания  $\tau$  является, по нашему мнению, случаем узкоспецифичным, актуальным в контексте рассмотрения скорости выработки иммунного ответа на проникновение инфекции. Например, при сравнении времени активации наивных иммунных клеток и появления антител IgG для ранее вакцинированного организма, но тогда имеет смысл говорить о моделях с  $N(t - \psi(t))$ .

После первичной вспышки численность вселенца может столь же резко коллапсировать до минимально возможной группы. Тип процесса с такой быстрой сменой трендов в популяционной экологии имеет название boom-bust dynamics [41] (примерный русскоязычный эквивалент “вспышка – коллапс”). Виден резкий рост, но потом кризис в  $\vee$ -образной форме. При численности популяции  $N(t) \rightarrow L$ ,  $N(0) > L$  происходят особые процессы, связанные с эффектом малой группы с предельно допустимой численностью на ограниченном временном интервале  $\hat{t} \in \mathcal{T}$ . В данном случае нас интересует не асимптотическое состояние траектории модели, а достаточно краткий переходный эффект.

Модель перехода от фазы быстро размножающейся популяции в состояние длительной депрессии можно описать функцией  $f(N) = \ln(G/N)$ . Логистическая кривая для

предложенного в [42] уравнения  $\dot{N} = rN \ln(K/N)$  имеет точку перегиба  $K/e$ . Модифицируем уравнение с регуляцией  $N(t - \tau)$ :

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

Уравнение (5) описывает актуальный для развития инвазии чужеродного вида сценарий единичной вспышки численности от исходной малой группы. Первоначальный стремительный рост при исчерпании ресурсов резко приводит вид к малочисленному состоянию. Далее траектория асимптотически стремится к не воздействующему на среду балансу  $G$ . Мы специально использовали другое обозначение параметра, так как интерпретация фазы процесса  $N(t) \rightarrow G$  отличается от достижения емкости ниши  $K$  из моделей Ферхюльста или Хатчинсона

На рис. 1 показана динамика (4) и (5) при одинаковых значениях  $G = K = 15\,000$ ,  $\tau = 48$ , близких  $N(0)$ , но разных  $r$  вне сущностного контекста (небольшая разница у  $N(0)$  здесь только с целью различать траектории на графиках). Для уравнения Дж. Хатчинсона  $r = 0.07$ ,  $N(0) = 14$ ,  $K = 15\,000$ . Решение DVLM здесь показывает появление релаксационных колебаний — резких пиков при  $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow \epsilon$  и очень длинном интервале времени с  $N(t) \approx 0 + \epsilon$ . В экологической реальности все повторные пики численности избыточны.

Для сравнения моделей  $r$ -параметры специально подобраны так, чтобы максимумы у осциллирующих решений двух уравнений в вычислительном эксперименте были равновеликими. При полном соответствии  $r\tau < \pi/2$ , и тогда решение (4) не покажет колебаний  $\lim_{t \rightarrow \infty} |\max N_*(t) - \min N_*(t)| = 0$ , но при  $N(0) < K$  монотонно  $N(t) \rightarrow K$ .

Можно предложить вариант соединения идеи с предыдущей модификацией для критически малой  $L$ -группы в форме уравнения с  $\tau > \tau_1$  и рассмотреть ситуации исчезновения вселенца после сложного колебательного режима:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left( \frac{G}{N(t - \tau)} \right) \sqrt[3]{(N(t - \tau_1) - L)}. \quad (5^*)$$

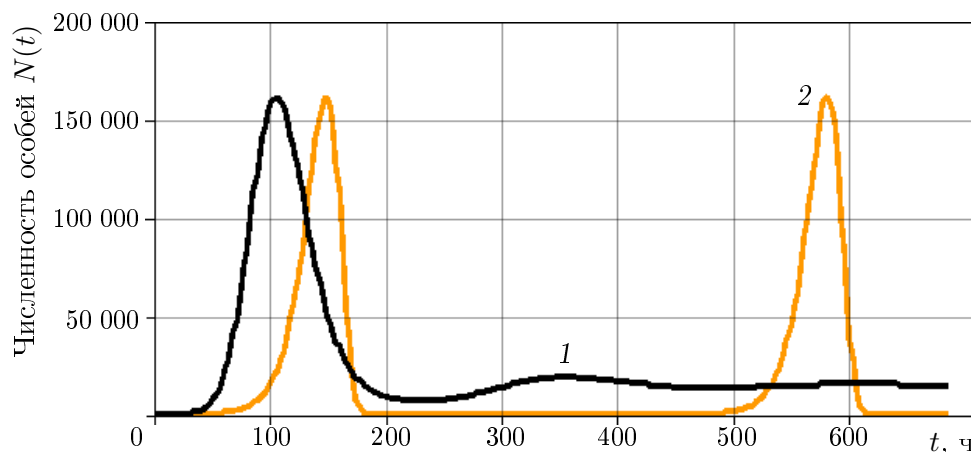


Рис. 1. Сравнение двух моделей: 1 — решение в форме boom-bust модели (5) при  $r = 0.0175$ ,  $N(0) = 15$ ,  $\tau = 48$ ; 2 — цикл с околонулевыми минимумами в уравнении (4) при  $r = 0.07$

Fig. 1. Comparison of two models: 1 — solution as boom-bust dynamics of model (5) at  $r = 0.0175$ ,  $N(0) = 15$ ,  $\tau = 48$ ; 2 — solution as cycle with near-zero minima in equation (4) at  $r = 0.07$

В такой модели параметрический диапазон  $r$ ,  $\tau$ ,  $\tau_1$  для продолжения существования вида-реликта достаточно узок. Это свойство подтверждает принцип теории эволюции о редкости сохранения реликтовых переходных форм, таких как рыба *Latimeria chalumnae*.

Описываемая вычислительным сценарием вспышки и коллапса ситуация развивалась в случае интродуцированного американского жука *Zigogramma suturalis* [43] для борьбы с сорняком амброзией на полях Ставропольского края. Популяция фитофага распространилась фронтом большой плотности, но теперь изредка обнаруживают единичные экземпляры жуков. Модель (5) считаем базовой для последующих специфических модификаций популяционных уравнений с запаздыванием. Уравнения (5) и (5\*) пригодны для использования в задаче явного описания межвидового противоборства как часть системы из нескольких уравнений с разными функциями регуляции.

Феномен взрывообразного популяционного роста из-за его природной вариативности интересен для рассмотрения далее на примере двух актуальных частных случаев ситуации. При модификациях с включением в правую часть уравнения нелинейной функции  $F[N(t - u)]$ , регулируемого с запаздыванием противодействия биотической среды  $\dot{N} = rf[N(t - \tau)] - F[N(t - u)]$ , придется отказаться от удобного свойства  $\forall t N(t) \geq 0$ ,  $N(0) \geq 0$ .

#### 4. Сценарий исчезновения после серии вспышек (population crash)

Вселившаяся популяция даже с высоким репродуктивным потенциалом в результате обострения конкурентной борьбы или внезапного истощения кормовых ресурсов может полностью исчезнуть из нового ареала. В Каспийское море в 1950–1960 гг. искусственно акклиматизировали многие виды морских рыб (кету, горбушу, камбалу, барабульку), но сегодня из рыб-вселенцев сохранилась там только кефаль *Liza aurata*.

Многочисленные примеры исчезновения (эффект популяционного краха — population crash), как казалось, уже успешно вселенных популяций, приведены в статье “Сейчас вы их видите, а теперь уже нет!” [45]. Итоговый “крах популяций” можно описать в решении с флуктуациями, если в модификации уравнения учесть внешнее давление с запаздыванием, которое свойственно не хищникам, а вирусам или паразитам. Особое целенаправленное изъятие (например, инсектицидную обработку в целях борьбы с нежелательным насекомым-вселенцем) отразим с использованием биологических средств подавления, энтомопатогенных вирусов или такого вида, как миниатюрная паразитическая оса *Trichogramma evanescens*. Биологические способы защиты растений становятся все более совершенными и популярными.

Дополним уравнение (5) актуальной составляющей противоборства — внешним фактором убыли  $-qN(t - \tau)$ :

$$\frac{dN}{dt} = N(t)r \ln \left( \frac{G}{N(t - \tau)} \right) - qN(t - \tau). \quad (6)$$

Модель в вычислительном эксперименте, представленная на рис. 2, показывает прекращение существования популяции только после повторной вспышки, которая более выражена, чем первый пик активности. Второй глубокий минимум становится последним с  $N(t_0) = 0$ , вычислительный эксперимент завершается сообщением вычислительной среды о некорректных значениях переменных. При значениях  $r = 0.0175$ ,  $q = 0.007$ ,

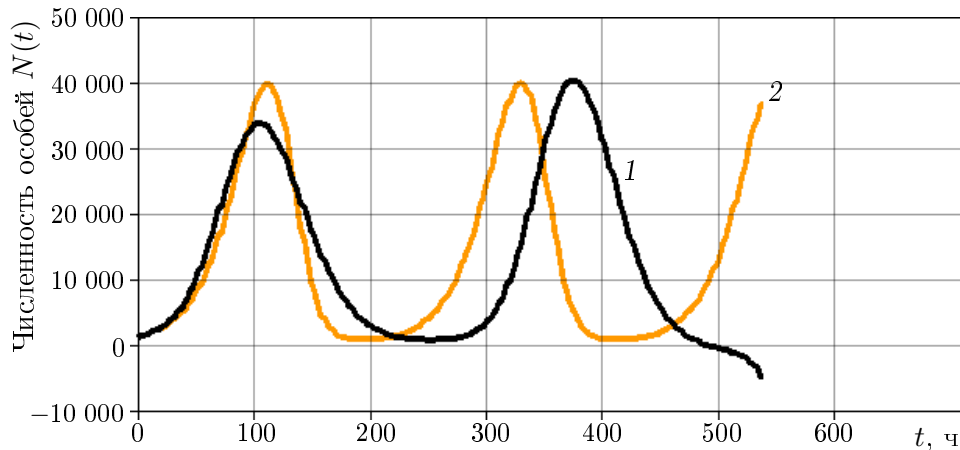


Рис. 2. Сценарий уничтожения вселенца: 1 — повторная катастрофическая вспышка и гибель популяции по (6); 2 — цикл в решении (4\*) при  $r = 0.05$ ,  $N(0) > 10^2$

Fig. 2. Scenario of the invader destruction: 1 — repeated catastrophic outbreak and death of the population according to (6); 2 — cycle in solution of (4\*) at  $r = 0.05$ ,  $N(0) > 10^2$

$N(0) = 10^3$ ,  $\tau = 48$ ,  $G = 15\,000$  в (6) происходят исчезновение и остановка расчетов, так как решение демонстрирует значения  $N(t > \bar{t}) < 0$  за рамками интерпретации. Для модели Хатчинсона с изъятием (4\*) здесь  $r = 0.05$ ,  $N(0) = 10^3$ ,  $q = 0.007$  и минимумы перестают быть длительными околонулевыми:

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

Для практики управления биоресурсами поведение (4\*) интерпретируется необычно. Согласно модели изъятие из популяции делает с биологической точки зрения динамику более стабильной и предотвращает глубокий кризис. Подобное явление наблюдалось в реальности: олени, завезенные специально на остров Беринга, после прекращения охоты погибли, так как размножились и вытоптали пастбища. В Национальном парке Крюгера, исходя из практических соображений, регулярно изымают из стада лишних слонов.

В предложенной нами модели (6) с внешней конкурентной убылью интересно то, что именно увеличение  $r$ -параметра ведет к ситуации  $N(t) = 0$ . При уменьшении репродуктивной активности до  $r = 0.017$  происходят обычные регулярные флуктуации. В случае уменьшения исходной группы до  $N(0) = 10^2$  исчезновение происходит после первого  $\max N_*(t)$ . При  $q = 0.006$  наблюдаются затухающие колебания  $N(t) \rightarrow \hat{G} < G$ ,  $\hat{G} = 10\,645$ .

Экологическое объяснение эффекту исчезновения после режима колебаний можно найти в классических экспериментах Г. Гаузе [44] с двумя видами инфузорий — хищником и добычей. В лабораторных чашках из-за активности хищника получить продолжительные колебания ему не удавалось. Усложняя условия, Гаузе строил эксперименты с изъятием лишних хищников и наличием убежища для инфузории-жертвы, но приходил к мнению о нестабильности колебаний в данной лабораторной системе. Агрессивный хищник полностью уничтожал вид-ресурс за конечное время  $\bar{t}$  часто после второго максимума. По мнению Гаузе, так экспериментально опровергается модель колебаний численности видов В. Вольтерра в простой трофической цепи.

Модельный сценарий подсказывает, что для практики включение борьбы с чужеродным видом эффективно именно в интервале около минимума после пика первой вспышки, а не в фазе нарастания вспышки, когда запуск эруптивной фазы предотвратить не удастся. Для реальной биосистемы продлить фазу взрывообразного роста — самое нежелательное, что можно получить. Если изъятие недостаточно ( $q < \hat{q}$ ), то второй пик получается меньше первого и происходят обычные затухающие колебания. Если используется функциональное представление изъятия для (6) в форме  $-qN(t)$ , то сценария с  $N(t) < 0$  после двух вспышек не получается.

Внешнее давление может быть организовано сложнее, чем пропорциональное изъятие  $-qN(t-\tau)$ , так как реакция паразитов определена скоплением их жертв, что хорошо установлено на примере использования ос *Trichogramma evanescens* против мотылька *Ostrinia nubilalis* — вредителя кукурузы [46].

## 5. Сценарий порогового кризиса

Третий моделируемый нами популяционный сценарий занимает промежуточное положение. Существует ситуация внезапного обострения конкурентного противоборства популяций при приближении к некоторому порогу плотности  $J$ , что значительно меньше теоретической емкости экологической ниши, который будет балансировать растущую популяцию и ресурсы среды. Обычно активно размножающегося вселенца при повышении численности задолго до уровня, когда он может разрушительно воздействовать на среду, настигает эпизоотия. Популяция, испытывая внешнее неблагоприятное давление, сокращается до группы особей, которой вполне может грозить полное вымирание при сохранении тренда убыли. Потом вступают в действие некоторые адаптационные механизмы, и время адаптации действительно важно для выживания. После преодоления кризиса популяция начинает восстанавливать свою численность до нового равновесия, которое меньше теоретической емкости, но не угрожает вымиранию. Для математического обоснования теории инвазий такой тип переходной динамики наиболее интересен, так как ранее моделями популяций не рассматривался.

Отразим противоборство росту численности вселенца нелинейным характером зависимости сопротивления среды от времени  $\sigma > q$  в уравнении с порогом агрессии биотического окружения  $J$ :

$$\frac{dN}{dt} = N(t)r \ln \left( \frac{G}{N(t-\tau)} \right) - \sigma \frac{N^m(t-\tau)}{(J-N(t))^2} - qN(t). \quad (7)$$

Увеличение численности малой группы ( $N(0) < J = 1000$ ) в первой фазе идет по хрестоматийному логистическому закону  $N(t) \rightarrow K$ , но вместо точки перегиба, замедления или стадии ecological overshoot начинается фаза резкой убыли. В сценарии, приведенном на рис. 3 (показатель реакции на плотность вселенца  $m = 2$ ), потенциал логистического роста популяции не исчерпан внутривидовой регуляцией. Сопротивление специфических внешних, но зависимых от численности факторов создает порог, при приближении к которому начинается кризис, когда смертность внезапно превышает рождаемость.

Моделируемая популяция после состояния “бутылочного горлышка” в результате совместной адаптации стремится к балансу на уровне несколько ниже, чем  $J$ , и намного меньше  $G$ . Решение сохранит колебательную динамику при уменьшении параметра

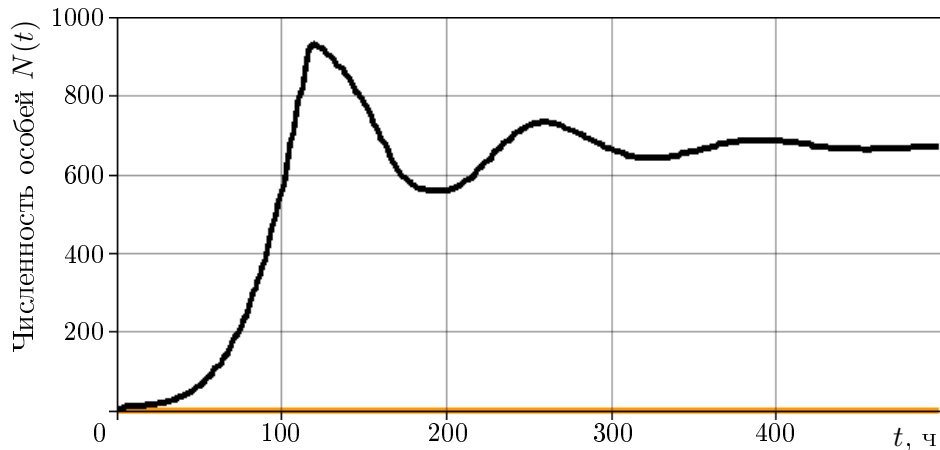


Рис. 3. Модельный сценарий прохождения популяционного кризиса в (7) с порогом у логистической популяции при  $m = 2$ ,  $r = 7.17 \cdot 10^{-3}$ ,  $J = 10^3$ ,  $G = 15 \cdot 10^3$ ,  $\tau = 48$ ,  $\sigma = 10$ ,  $q = 4.2 \cdot 10^{-3}$ ,  $N(0) = 10$

Fig. 3. Model scenario for the transition of population crisis in (7) with threshold for population of the logistic type at  $m = 2$ ,  $r = 7.17 \cdot 10^{-3}$ ,  $J = 10^3$ ,  $G = 15 \cdot 10^3$ ,  $\tau = 48$ ,  $\sigma = 10$ ,  $q = 4.2 \cdot 10^{-3}$ ,  $N(0) = 10$

$\sigma < 7.8$ . Небольшие возмущения  $N(0)$  при  $N(0) \ll J$  не влияют на динамический сценарий, где эти значения различались на порядок  $10^3$ . В случае приближения начальных условий  $N(0) \rightarrow J$  можно наблюдать ситуацию попадания траектории в глубокий V-образный минимум с неполным восстановлением. При  $N(0) > J$  наблюдается решение в виде одной из форм логистической кривой. В (7) уровень-ограничитель  $J$ ,  $N(t) < J \forall t$ ,  $0 < N(0) < J$ , по биологическому смыслу противоположен критическому порогу  $L$  из уравнения Базыкина как нижней грани существования локальной группы  $0 < N(0) < L$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$ .

## 6. Обсуждение результатов

Уравнение становится обоснованной популяционной моделью после сравнения его свойств с реальными процессами или наблюдениями в экспериментах, где имитировалось запаздывающее включение противодействия. В интерпретации причин сценария с резким кризисом речь может идти о взаимодействии паразит–хозяин, когда виды со временем имеют возможность адаптироваться в процессе борьбы. Классические примеры взаимной адаптации в противоборстве наблюдаются в колониях микроорганизмов, в ходе химической борьбы бактерий и грибов-микросциетов, и эта борьба однажды позволила открыть пенициллин. Оказалось, что бактерии через некоторое время способны вырабатывать разрушающие пенициллин ферменты  $\beta$ -лактамазы и так приобретать резистентность. Участвуя в другом исследовании, автор обратил внимание на историю открытия метода геномного редактирования CRISPR/Cas. Изначально средство молекулярных ножниц использовалось бактериями для сопротивления паразитирующим вирусам [47]. О приобретении устойчивости бактерий к культивируемым вирусам было известно еще из опытов 1930-х гг. В экспериментах [48] в колонию быстро делящихся бактерий *Escherichia coli* внедрялся бактериофаг, что вызывало резкий кризис колонии (рис. 4). Далее происходила адаптация антивирусного механизма CRISPR/Cas в геноме,

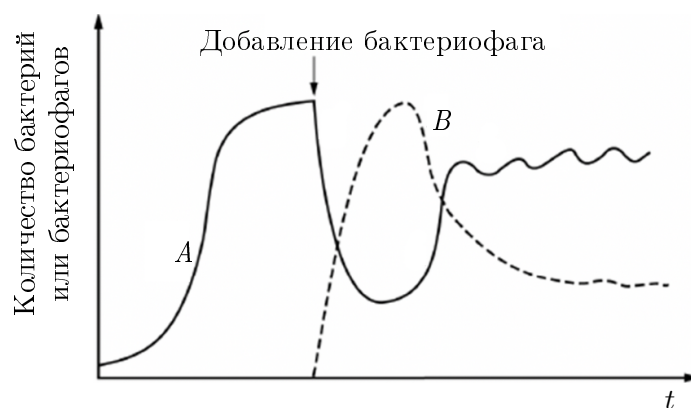


Рис. 4. Сценарий адаптации колонии бактерий к атакам бактериофага и прохождения кризиса:  $A$  — динамика колонии кишечной палочки,  $B$  — изменение концентрации вируса

Fig. 4. Scenario of adaptation of bacterial colony to bacteriophage attacks after overpassing crisis:  $A$  — dynamics of *Escherichia coli* colony,  $B$  — dynamics of concentration of free viruses

и оставшиеся бактерии *Escherichia coli* повышали шансы на выживание при заражении вирусом.

Колонии бактерий в опытах с вирусами-фагами чаще переходили в состояние колебаний у равновесия либо погибали при запаздывании адаптации. Геномные изменения — это не полностью predetermined события и природные средства CRISPR/Cas, которые распознают и разрезают цепочки ДНК в нужном участке с некоторой вероятностью. Бактериофаги не стали панацеей от патогенных микроорганизмов, но именно эпизоотии эффективно останавливают многие агрессивные инвазии. В настоящее время проводится поиск вирусов-патогенов для самшитовой огневки *Cydalima perspectalis*.

Полученные свойства модели имеют интересную интерпретацию в описании вспышек численности распространяющихся насекомых — псиллид в Австралии из работы Л.Р. Кларка [49]. Непрерывную модель сценария пока никто не построил. Единичная вспышка обычно малочисленных эвкалиптовых листоблошек начиналась после преодоления ими пороговой численности. Уравнение Ферхюльста говорит о замедлении темпов прироста после точки перегиба, но с насекомыми-фитофагами происходит ровно наоборот. Размножение вредителей вдруг ускоряется, если их становится достаточно много [50], но эта численность еще не угрожает жизни леса. Ускоренное размножение сменяется фазой депрессии численности.

Предложенное уравнение (7) может объяснить фактор порогового развития вспышек, но порог  $J$  — это свойство не самих вредителей, а их врагов — паразитических наездников из большого семейства *Encyrtidae*. В Австралии описан сценарий экстремальной динамики, где порог для запуска вспышки псиллид создают другие насекомые — сверхпаразиты подсемейства *Encyrtinae*. Эти осы не атакуют вредителей, но косвенно регулируют их размножение. Паразиты второго порядка выбирают для атаки других многочисленных стебельчатобрюхих паразитов, так как умеют распознавать маркеры первичного заражения личинок фитофагов. Если численность первичных паразитов увеличивается до  $J$ , то они сами превращаются в жертву и быстро подавляются. Опасным инвазивным видом в такой иерархии выступает оса-сверхпаразит. В Новой Зеландии при появлении австралийской осы *Coccidectonus psyllae* начались вспышки эвкалиптовых псиллид [51].

Для описания разных форм противоборства математические методы необходимо тонко настраивать. Взаимодействие паразит – хозяин принципиально отличается от упо-

минавшейся коллизии хищник – жертва из опытов Г. Гаузе. Система с псиллидами и осами более гибкая за счет факторов избирательности атак паразитов, стратегии адаптации иммунитета хозяев, синхронизации длительности стадий онтогенеза. В опытах с паразитическими осами и зерновыми жуками энтомологи неоднократно наблюдали устойчивые длительные флуктуации, как в известных экспериментах С. Утиды [52].

## Заключение

Представлены три модификации популяционных моделей для математической интерпретации разных сценариев, возникающих после проникновения активных чужеродных видов. Набор описанных ситуаций не исчерпывает всю вариативность динамики биологических инвазий. К частному случаю инвазий можно отнести протекание вирусных инфекций. После заражения гепатитом С может наблюдаться разнообразное сочетание латентных, острых и хронических стадий с повторными рецидивами в зависимости от текущего состояния сложного конгломерата клеток иммунной системы [53]. Систематика многообразия форм динамики современных инвазивных процессов — актуальная теоретическая проблема, где разные исследователи ищут собственные оригинальные подходы [54]. Практическая цель состоит в поиске эффективного вида-конкурента.

В первой модификации нами получен сценарий превращения активно расселявшегося вида в реликтовый. Согласно сценарию, повторных пиков активности не наблюдается, чем данная модификация модели отличается от моделей Хатчинсона и Николсона при сопоставимых значениях параметров. Оставшаяся малочисленная группа пребывает в гомеостазе. Во втором сценарии опасный вселенец борется прежде всего с собственными потребностями и разрушительной активностью. В сценарии после второго максимума  $N_*(t; r\tau)$  популяция попадает в недопустимое для себя состояние. Если уменьшать репродуктивный параметр в (6), то результат будет более благополучный. Сценарий показывает, что иногда необходимая адаптация для гиперактивных вселенцев состоит не в увеличении, а в сокращении  $r$ -параметра. По недавно опубликованным исследованиям вирус ВИЧ в Африке в результате сложной эволюции становится менее смертоносным [55]. Стратегия ВИЧ — максимально долгая скрытная репликация.

Третий наиболее специфичный сценарий, полученный в модели (7), затрагивает обширную проблему пороговых состояний биосистем. Активность одного вида иногда создает особые состояния для другого, не связанного с первым непосредственным взаимодействием. В экспериментах [56] показано существование порога истощения популяции альвеолярных макрофагов, вызванного вирусом гриппа А, и такое сокращение ведет к развитию в легких вторичной бактериальной инфекции. В интерпретации динамики инвазионных видов пороговые состояния часто не являются априори существующими барьерами всплеск или порогами выживания минимальной  $L$ -группы, но возникают уже на этапе адаптации к среде как эффект “бутылочного горлышка” при нетривиальной многовидовой регуляции для вида с избыточным репродуктивным потенциалом. Для популяции кризис  $V$ -образной формы возникает в модели при приближении к порогу достаточно высокой численности. Полученные модели в дальнейших работах интересно рассматривать в составе систем двухуровневого взаимодействия.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках проектов РФФИ (№ 19-37-90120, 18-01-00626) и бюджетной темы СПб ФИЦ РАН № 0073-2019-0003. Руководитель: член-корреспондент РАН Р.М. Юсупов.



## Список литературы

- [1] **Elofsson K., Gren I.M.** Regulating invasive species with different life history. *Journal of Bioeconomics*. 2015; (17):113–136.
- [2] **Переварюха А.Ю.** Исследование аperiodического режима в новой гибридной модели динамики биологической популяции. *Вычислительные технологии*. 2010; 15(2):87–102.
- [3] **Розенберг Г.С.** Уорд Клайд Олли и принцип агрегации особей. Самарская Лука: Проблемы региональной и глобальной экологии. 2020; 29(3):77–88.
- [4] **Dubrovskaya V.A., Perevaryukha A.Yu., Trofimova I.V.** Model of dynamics of structured subpopulations of sturgeon fish in the Caspian Sea takes into account deviations in the rate of development of immature fish. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2017; (3):76–86.
- [5] **Старостина В.В., Тепляков В.В.** Вокруг теоремы Шарковского. *Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Серия: Естественные науки*. 2013; (4):97–104.
- [6] **May R.** Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*. 1976; (261):459–467.
- [7] **Mikhailov V.V., Perevaryukha A.Yu., Reshetnikov Yu.S.** Model of fish population dynamics with calculation of individual growth rate and hydrological situation scenarios. *Information and Control Systems*. 2018; (4):31–38.
- [8] **Bilio M., Niemann U.** Is the comb jelly really to blame for it all? *Mnemiopsis leidyi* and the ecological concerns about the Caspian Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 2004; (269):173–183.
- [9] **Larkin P.A.** An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1977; (106):1–11.
- [10] **Peleg M., Corradini M.G., Normand M.D.** The logistic (Verhulst) model for sigmoid microbial growth curves revisited. *Food Research International*. 2007; 40(7):808–818.
- [11] **Gilpin M.E., Ayala F.J.** Global models of growth and competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1973; (70):3590–3593.
- [12] **Shepherd J.J., Stacey A., Grozdanovski T.** Analysis of the power law logistic population model with slowly varying coefficients. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. 2012; 35(2):238–248.
- [13] **Zwanzig R.** Generalized Verhulst laws for population growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1973; 70(11):3048–3051.
- [14] **Wei J., Juang H., Zhang Y.** A review of two population growth models and an analysis of factors affecting the Chinese population growth. *Asian Journal of Economic Modelling*. 2015; 3(1):8–20.
- [15] **Berryman A.A.** Identification of outbreak classes Author links open overlay panel. *Mathematical and Computer Modelling*. 1990; 13(6):105–116.
- [16] **Berryman A.A., Stenseth N.C., Isaev A.S.** Natural regulation of herbivorous forest insect populations. *Oecologia*. 1987; (71):174–184.
- [17] **Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В., Кондаков Ю.П.** Динамика численности лесных насекомых. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние; 1984: 224.
- [18] **Isaev A.S., Kiselev V.V., Ovchinnikova T.M.** Simulation of forest insect outbreaks. Goldammer J.G., Furyaev V.V. (eds) *Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia*. Forestry Sciences. Springer, Dordrecht; 1996; (48):414–430.
- [19] **Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Isaev A.S., Khlebopros R.G.** Dynamics of forest insect density: Bifurcation approach. *Journal of Theoretical Biology*. 1997; 186(3):267–278.

- [20] **Bazykin A.D.** Nonlinear dynamics of interacting populations. Singapore: World Scientific; 1998: 196.
- [21] **Angulo E., Roemer G.W., Berec L., Gascoigne J., Courchamp F.** Double Allee effects and extinction in the island fox. *Conservation Biology*. 2007; (21):1082–1091.
- [22] **Zelenina D.A., Mogue N.S., Volkov A.A., Sokolov V.I.** Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea: A comparative study of introduced and native populations. *Russian Journal of Genetics*. 2008; (44):859–867.
- [23] **Rajput L., Gilal A., Bukero A., Magsi F., Mohi-Ud-Din I., Mastoi I.** Population fluctuation and damage potential of red flour beetle on different dry fruits under laboratory conditions. *Journal of Basic and Applied Sciences*. 2016; (12):202–204.
- [24] **Velikanov A.Y.** Pacific sardine (*Sardinops melanostictus*) migrations to the shores of Sakhalin Island in the 20th–early 21st centuries. *Journal of Ichthyology*. 2016; (56):715–727.
- [25] **Bocharov G., Rihan F.** Numerical modelling in biosciences using delay differential equations. *Journal of Computational and Applied Mathematics*. 2000; (125):183–199.
- [26] **Bellen A., Zennaro M.** Numerical solution of delay differential equations by uniform corrections to an implicit Runge–Kutta method. *Numerische Mathematik*. 1985; 47(2):301–316.
- [27] **Nikitina A.V., Ugolnitsky G.A., Usov A.B., Chistyakov A.E., Puchkin M.V., Semenov I.S., Sukhinov A.I.** Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov Sea. *Mathematical Models and Computer Simulations*. 2017; 9(1):101–107.
- [28] **Nikitina A.V., Semenyakina A.A.** Mathematical modeling of eutrophication processes in Azov sea on supercomputers. *Computational Mathematics and Information Technologies*. 2017; 1(1):82–101.
- [29] **Воропаева О.Ф., Козлова А.О., Сенотрусова С.Д.** Численный анализ перехода от уравнения с запаздыванием к системе ОДУ в математической модели сети онкомаркеров. *Вычислительные технологии*. 2016; 21(2):12–25.
- [30] **Sun C., Han M., Lin Y.** Analysis of stability and Hopf bifurcation for a delayed logistic equation. *Chaos, Solitons, Fractals*. 2007; 31(3):672–682.
- [31] **Kruthika H.A., Mahindrakar A.D., Pasumathy R.** Stability analysis of nonlinear time-delayed systems with application to biological models. *International Journal of Applied Mathematics and Computer Science*. 2017; 27(1):91–103.
- [32] **Kolesov A.Yu., Rozov N.Kh.** The theory of relaxation oscillations for Hutchinson’s equation. *Siberian Mathematical Journal*. 2011; 202(6):829–858.
- [33] **Kolesov A.Y., Mishchenko E.F., Rozov N.K.** A modification of Hutchinson’s equation. *Computational Mathematics and Mathematical Physics*. 2010; (50):1990–2002.
- [34] **Glyzin S.D., Kolesov A.Yu., Rozov N.Kh.** A self-symmetric cycle in a system of two diffusely connected Hutchinson’s equations. *Siberian Mathematical Journal*. 2019; 210(2):184–233.
- [35] **Glyzin S.D.** Mathematical model of Nicholson’s experiment. *Modelling and Analysis of Information Systems*. 2017; 24(3):365–386.
- [36] **Переварюха А.Ю.** Нелинейные эффекты и переходные режимы в динамике новых моделей управления биоресурсами. *Информатика и автоматизация (Труды СПИИРАН)*. 2011; (16):243–255.
- [37] **Berryman A., Turchin P.** Detection of delayed density dependence: Comment. *Ecology*. 1997; 78(1):318–320.

- 
- [38] **Turchin P.** Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature*. 1990; (344):660–663.
- [39] **Ergon T., Ergon R., Begon M., Telfer S., Lambin X.** Delayed density-dependent onset of spring reproduction in a fluctuating population of field voles. *Oikos*. 2011; (120):934–940.
- [40] **Когай В.В., Хлебодарова Т.М., Фадеев С.И., Лихошвай В.А.** Сложная динамика в системах альтернативного сплайсинга мРНК: Математическая модель. Вычислительные технологии. 2015; 20(1):38–52.
- [41] **Strayer D.L., D'Antonio C.M., Fowler M.S., Geist J., Hilt S., Jaric I., Jones G., Latzka W. et al.** Boom-bust dynamics in biological invasions: Towards an improved application of the concept. *Ecology Letters*. 2017; (20):1337–1350.
- [42] **Gompertz B.** On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new method of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 1825; (27):513–585.
- [43] **Aistova E., Bezborodov V.** *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) in the South of the Russian Far East (Primorskii Territory): Results of introduction. *Entomological Review*. 2015; (95):1066–1069.
- [44] **Gause G.F.** The struggle for existence. Baltimore: Williams & Wilkins; 1934: 163.
- [45] **Simberloff D., Gibbons L.** Now you see them, Now you don't! — Population crashes of established introduced species. *Biological Invasions*. 2004; 6(2):161–172.
- [46] **Фролов А.Н., Малыш Ю.М.** Плотность размещения и смертность яиц и гусениц младших возрастов кукурузного мотылька на растениях кукурузы. *Вестник защиты растений*. 2004; (1):42–55.
- [47] **Shiriaeva A., Fedorov I., Vyhovskiy D., Severinov K.** Detection of CRISPR adaptation. *Biochemical Society Transactions*. 2020; 48(1):257–269.
- [48] **Lenski R.E.** Dynamics of interactions between bacteria and virulent bacteriophage. *Advances in Microbial Ecology*. 1988; (10):1–23.
- [49] **Clark L.R.** The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). *Australian Journal of Zoology*. 1964; 12(3):362–380.
- [50] **Perevaryukha A.Y.** A model of development of a spontaneous outbreak of an insect with aperiodic dynamics. *Entomological Review*. 2015; 95(3):397–405.
- [51] **Berry J.A.** Key to the New Zealand species of *Psyllaephagus* Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae) with descriptions of three new species and a new record of the psyllid hyperparasitoid *Coccidoctonus psyllae* Riek (Hymenoptera: Encyrtidae). *Australian Journal of Entomology*. 2007; (46):99–105.
- [52] **Fujii K.** Overview of S. Utida's research. *Researches on Population Ecology*. 1999; (41):11–13.
- [53] **Simmonds P.** Variability of hepatitis C virus. *Hepatology*. 1995; (21):570–583.
- [54] **Dubrovskaya V.A., Perevaryukha A.Yu., Soloveva I.V.** The crisis in the simulation technology of population processes and options for its correction. *Technical Sciences and Technology*. 2016; (1):248–259.
- [55] **Payne R., Muenchhoff M., Mann J., Roberts E., Matthews P., Adland E., Hennenstall A., Huang K., Brockman M., Brummeet Z. et al.** Impact of HLA-driven HIV adaptation on virulence in populations of high HIV seroprevalence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014; (111):5393–5400.
- [56] **Smith A.** A critical, nonlinear threshold dictates bacterial invasion and initial kinetics during influenza. *Scientific Reports*. 2016; (6):38703.
-

## MATHEMATICAL MODELLING

DOI:10.25743/ICT.2021.26.2.003

**Simulation of three variants of population dynamics with large reproductive potential in a new environment**

PEREVARYUKHA ANDREY YU.

St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, 199178, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Perevaryukha Andrey Yu., e-mail: temp\_elf@mail.ru

*Received February 25, 2019, revised January 12, 2021, accepted February 20, 2021***Abstract**

The research addresses mathematical description of three nontrivial avenues for development of population processes. Such events arise after invasions of aggressive species. Invasive processes do not lead to an equilibrium (stable balance) between ecosystems and the environment or regular cyclical changes. The method we have chosen allows simulation of several variants for the reaction of the environment to the appearance of a competitor with a large reproductive potential. We discarded the idea of interpreting the balance capacity of the ecological niche, but used threshold levels for the reaction of the environment instead. We have proposed models based on equations with delayed regulation and delayed activation of counteraction for the dynamics of invasive populations in an environment without mechanisms controlling their reproduction. Some species, when introduced into a new habitat, are able to demonstrate nonstationary and extreme regimes of growths due to uncompensated reproductive activity. The species with a large  $r$ -parameter deplete significant resources they need to live, which make stable development impossible, including orbitally stable cycles. We have developed new equations that describe the following scenarios: 1) boom-bust dynamics stabilization at the level of a small group after a single outbreak is the most common scenario for insect pests; 2) the destruction and disappearance of the invader during the oscillatory dynamics and with the regulation with delayed external pressure; 3) scenario for a threshold crisis — successful passage of a population with a logistic increase in the subcritical minimum while adapting to a suddenly intensified confrontation. It is a frequently observed variant that confirmed by experiments with bacterial colonies. The third variant of our modification of the equation describes the most interesting scenario of interspecies interaction with threshold regulation. Development of simulated situation here ends up in stable state after the deep crisis during phase of rapid growth of the population size. We substantiated the model scenario based on experimental data for introduction of the bacteriophage virus into bacterial colony with the CRISPR-Cas mechanism. Our models can be used to study variability of the immune response.

*Keywords:* computational scenarios of invasive processes, regulation and phenomenon of time lag in ecology, modelling of oscillations, biological suppression of invading species, crisis of aggressive population, excess value of  $r$ -parameter, CRISPR-Cas adaptation.

*Citation:* Perevaryukha A.Yu. Simulation of three variants of population dynamics with large reproductive potential in a new environment. Computational Technologies. 2021; 26(2):21–43. DOI:10.25743/ICT.2021.26.2.003. (In Russ.)

**Acknowledgements.** The research was carried out in the framework of the project on state assignment SPC RAS 0073-2019-0003, with financial support from the Russian Foundation for Basic Research, projects 19-37-90120, 18-01-00626.

**References**

1. **Elofsson K., Gren I.M.** Regulating invasive species with different life history. *Journal of Bioeconomics*. 2015; (17):113–136.
2. **Perevaryukha A.Yu.** Research on aperiodic behavior in a new hybrid model of population dynamics. *Computational Technologies*. 2010; 15(5):87–102. (In Russ.)
3. **Rosenberg G.S.** Warder Clyde Allee and the principle of special aggregation. *Samarskaya Luka: Problemy regional'noy i global'noy ekologii*. 2020; 29(3):77–88. (In Russ.)
4. **Dubrovskaya V.A., Perevaryukha A.Yu., Trofimova I.V.** Model of dynamics of structured subpopulations of sturgeon fish in the Caspian Sea takes into account deviations in the rate of development of immature fish. *Journal of the Belarusian State University. Biology*. 2017; (3):76–86.
5. **Starostina V.V., Teplyakov V.V.** Around Sharkovsky's theorem. *Arctic Environmental Research*. 2013; (4):97–104. (In Russ.)
6. **May R.** Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature*. 1976; (261):459–467.
7. **Mikhailov V.V., Perevaryukha A.Yu., Reshetnikov Yu.S.** Model of fish population dynamics with calculation of individual growth rate and hydrological situation scenarios. *Information and Control Systems*. 2018; (4):31–38.
8. **Bilio M., Niermann U.** Is the comb jelly really to blame for it all? *Mnemiopsis leidyi* and the ecological concerns about the Caspian Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 2004; (269):173–183.
9. **Larkin P.A.** An epitaph for the concept of maximum sustained yield. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1977; (106):1–11.
10. **Peleg M., Corradini M.G., Normand M.D.** The logistic (Verhulst) model for sigmoid microbial growth curves revisited. *Food Research International*. 2007; 40(7):808–818.
11. **Gilpin M.E., Ayala F.J.** Global models of growth and competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1973; (70):3590–3593.
12. **Shepherd J.J., Stacey A., Grozdanovski T.** Analysis of the power law logistic population model with slowly varying coefficients. *Mathematical Methods in the Applied Sciences*. 2012; 35(2):238–248.
13. **Zwanzig R.** Generalized Verhulst laws for population growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1973; 70(11):3048–3051.
14. **Wei J., Juang H., Zhang Y.** A review of two population growth models and an analysis of factors affecting the Chinese population growth. *Asian Journal of Economic Modelling*. 2015; 3(1):8–20.
15. **Berryman A.A.** Identification of outbreak classes Author links open overlay panel. *Mathematical and Computer Modelling*. 1990; 13(6):105–116.
16. **Berryman A.A., Stenseth N.C., Isaev A.S.** Natural regulation of herbivorous forest insect populations. *Oecologia*. 1987; (71):174–184.
17. **Isaev A.S., Khlebopros R.G., Nedorezov L.V., Kondakov Y.P., Kiselev V.V.** *Dinamika chislenosti lesnykh nasekomykh [Population Dynamics of Forest Insects]*. Nauka: Novosibirsk; 1984: 224. (In Russ.)
18. **Isaev A.S., Kiselev V.V., Ovchinnikova T.M.** Simulation of forest insect outbreaks. Goldammer J.G., Furyaev V.V. (eds) *Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia*. Forestry Sciences. Springer, Dordrecht; 1996; (48):414–430.
19. **Bazykin A.D., Berezovskaya F.S., Isaev A.S., Khlebopros R.G.** Dynamics of forest insect density: Bifurcation approach. *Journal of Theoretical Biology*. 1997; 186(3):267–278.
20. **Bazykin A.D.** *Nonlinear dynamics of interacting populations*. Singapore: World Scientific; 1998: 196.
21. **Angulo E., Roemer G.W., Berec L., Gascoigne J., Courchamp F.** Double Allee effects and extinction in the island fox. *Conservation Biology*. 2007; (21):1082–1091.
22. **Zelenina D.A., Mugue N.S., Volkov A.A., Sokolov V.I.** Red king crab (*Paralithodes camtschaticus*) in the Barents Sea: A comparative study of introduced and native populations. *Russian Journal of Genetics*. 2008; (44):859–867.
23. **Rajput L., Gilal A., Bukero A., Magsi F., Mohi-Ud-Din I., Mastoi I.** Population fluctuation and damage potential of red flour beetle on different dry fruits under laboratory conditions. *Journal of Basic and Applied Sciences*. 2016; (12):202–204.
24. **Velikanov A.Y.** Pacific sardine (*Sardinops melanostictus*) migrations to the shores of Sakhalin Island in the 20th–early 21st centuries. *Journal of Ichthyology*. 2016; (56):715–727.
25. **Bocharov G., Rihan F.** Numerical modelling in biosciences using delay differential equations. *Journal of Computational and Applied Mathematics*. 2000; (125):183–199.

26. **Bellen A., Zennaro M.** Numerical solution of delay differential equations by uniform corrections to an implicit Runge–Kutta method. *Numerische Mathematik*. 1985; 47(2):301–316.
27. **Nikitina A.V., Ugolnitsky G.A., Usov A.B., Chistyakov A.E., Puchkin M.V., Semenov I.S., Sukhinov A.I.** Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov Sea. *Mathematical Models and Computer Simulations*. 2017; 9(1):101–107.
28. **Nikitina A.V., Semenyakina A.A.** Mathematical modeling of eutrophication processes in Azov sea on supercomputers. *Computational Mathematics and Information Technologies*. 2017; 1(1):82–101.
29. **Voropaeva O.F., Kozlova A.O., Senotrusova S.D.** Numerical analysis of the transition from the equation with retarded argument to the ODE system in a mathematical model of the tumor markers network. *Computational Technologies*. 2016; 21(2):12–25. (In Russ.)
30. **Sun C., Han M., Lin Y.** Analysis of stability and Hopf bifurcation for a delayed logistic equation. *Chaos, Solitons, Fractals*. 2007; 31(3):672–682.
31. **Kruthika H.A., Mahindrakar A.D., Pasumarthi R.** Stability analysis of nonlinear time-delayed systems with application to biological models. *International Journal of Applied Mathematics and Computer Science*. 2017; 27(1):91–103.
32. **Kolesov A.Yu., Rozov N.Kh.** The theory of relaxation oscillations for Hutchinson’s equation. *Siberian Mathematical Journal*. 2011; 202(6):829–858.
33. **Kolesov A.Y., Mishchenko E.F., Rozov N.K.** A modification of Hutchinson’s equation. *Computational Mathematics and Mathematical Physics*. 2010; (50):1990–2002.
34. **Glyzin S.D., Kolesov A.Yu., Rozov N.Kh.** A self-symmetric cycle in a system of two diffusely connected Hutchinson’s equations. *Siberian Mathematical Journal*. 2019; 210(2):184–233.
35. **Glyzin S.D.** Mathematical model of Nicholson’s experiment. *Modelling and Analysis of Information Systems*. 2017; 24(3):365–386.
36. **Perevayukha A.Yu.** Nonlinear phenomena and transient modes in the dynamics of new bioresources control models. *Informatics and Automation (SPIIRAS Proceedings)*. 2011; (16):243–255. (In Russ.)
37. **Berryman A., Turchin P.** Detection of delayed density dependence: Comment. *Ecology*. 1997; 78(1):318–320.
38. **Turchin P.** Rarity of density dependence or population regulation with lags? *Nature*. 1990; (344):660–663.
39. **Ergon T., Ergon R., Begon M., Telfer S., Lambin X.** Delayed density-dependent onset of spring reproduction in a fluctuating population of field voles. *Oikos*. 2011; (120):934–940.
40. **Kogai V., Khlebodarova T.M., Fadeev S.I., Likhoshvai V.A.** Complex dynamics in alternative mRNA splicing: Mathematical model. *Computational Technologies*. 2015; 20(1):38–52. (In Russ.)
41. **Strayer D.L., D’Antonio C.M., Fowler M.S., Geist J., Hilt S., Jaric I., Jones G., Latzka W. et al.** Boom-bust dynamics in biological invasions: Towards an improved application of the concept. *Ecology Letters*. 2017; (20):1337–1350.
42. **Gompertz B.** On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new method of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 1825; (27):513–585.
43. **Aistova E., Bezborodov V.** *Zygogramma suturalis* (Coleoptera, Chrysomelidae) in the South of the Russian Far East (Primorskii Territory): Results of introduction. *Entomological Review*. 2015; (95):1066–1069.
44. **Gause G.F.** *The struggle for existence*. Baltimore: Williams & Wilkins; 1934: 163.
45. **Simberloff D., Gibbons L.** Now you see them, Now you don’t! — Population crashes of established introduced species. *Biological Invasions*. 2004; 6(2):161–172.
46. **Frolov A.N., Malyshev J.M.** Distributional densities and mortality of eggs and immature larvae of the European corn borer, *os trinia nubilalis*, on maize. *Plant Protection News*. 2004; (1):42–55. (In Russ.)
47. **Shiriaeva A., Fedorov I., Vyhovskyi D., Severinov K.** Detection of CRISPR adaptation. *Biochemical Society Transactions*. 2020; 48(1):257–269.
48. **Lenski R.E.** Dynamics of interactions between bacteria and virulent bacteriophage. *Advances in Microbial Ecology*. 1988; (10):1–23.
49. **Clark L.R.** The population dynamics of *Cardiaspina albitextura* (Psyllidae). *Australian Journal of Zoology*. 1964; 12(3):362–380.
50. **Perevayukha A.Y.** A model of development of a spontaneous outbreak of an insect with aperiodic dynamics. *Entomological Review*. 2015; 95(3):397–405.

51. **Berry J.A.** Key to the New Zealand species of *Psyllaephagus* Ashmead (Hymenoptera: Encyrtidae) with descriptions of three new species and a new record of the psyllid hyperparasitoid *Coccidoctonus psyllae* Riek (Hymenoptera: Encyrtidae). *Australian Journal of Entomology*. 2007; (46):99–105.
52. **Fujii K.** Overview of S. Utida's research. *Researches on Population Ecology*. 1999; (41):11–13.
53. **Simmonds P.** Variability of hepatitis C virus. *Hepatology*. 1995; (21):570–583.
54. **Dubrovskaia V.A., Perevaryukha A.Yu., Soloveva I.V.** The crisis in the simulation technology of population processes and options for its correction. *Technical Sciences and Technology*. 2016; (1):248–259.
55. **Payne R., Muenchhoff M., Mann J., Roberts E., Matthews P., Adland E., Hempenstall A., Huang K., Brockman M., Brummett Z. et al.** Impact of HLA-driven HIV adaptation on virulence in populations of high HIV seroprevalence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014; (111):5393–5400.
56. **Smith A.** A critical, nonlinear threshold dictates bacterial invasion and initial kinetics during influenza. *Scientific Reports*. 2016; (6):38703.