

А.Ю. ПЕРЕВАРЮХА
**ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ИНВАЗИИ С
ЭФФЕКТОМ ДЕПРЕССИИ**

Переварюха А.Ю. Динамическая модель популяционной инвазии с эффектом депрессии.

Аннотация. Статья посвящена исследованию актуального сценария развития популяционных процессов в современных нестабильных биосистемах методами компьютерного моделирования. Биологические инвазии стали чрезвычайно распространенным явлением из-за изменений климата, целенаправленной деятельности с задачей улучшения продуктивности экосистем и случайного стечения обстоятельств. Динамика ситуаций после вселения чужеродного вида чрезвычайно разнообразна. Далеко не всегда вселенец гладко занимает экологическую нишу, как в логистических моделях. В отдельных случаях реализуется явление вспышки численности вплоть до начала разрушения видом своей новой среды. Развитие ситуации после инвазии зависит от суперпозиции биотических и абиотических факторов. На динамику численности вселенца влияет благоприятность сложившихся условий, возможность реализации репродуктивного потенциала и сопротивление биотического окружения. Противодействие развивается с запаздыванием и проявляется при достижении вселенцем значительной численности. Обоснована и разработана непрерывная модель инвазионного процесса с резким переходом в состояние депрессии численности. Стадия популяционного кризиса завершается с переходом к равновесию, так как оказываемое биотической средой сопротивление в модельном сценарии адаптивно и пороговым образом зависит от численности вида-вселенца. Применение вычислительного феноменологического описания сценария с активным, но запаздывающим противодействием среды практически целесообразно для оценки ситуаций при выработке мер искусственного противодействия нежелательному вселенцу. В модели существует режим сохранения колебаний после выхода из стадии депрессии, если эффективность подавления вселенца оказывается недостаточной.

Ключевые слова: динамические модели, вычислительные сценарии, активные инвазии, кризис и депрессия, имитационные модели в экологии, управление в биосистемах.

1. Введение. Рассматривается моделирование особых ситуаций, когда регулируемое противодействие агрессивно размножающемуся виду в биологическом сообществе вырабатывается с запаздыванием и приводит к резкому переходу в фазу депрессии численности вселенца. Для остановки распространения вредоносного инвазивного вида сейчас часто проводится специальная интродукция вида-антагониста, но эффективность такого метода подавления на практике непостоянная. Необходимо обоснование модели для специфического сценария популяционной динамики, описывающей управляемую активность вида-антагониста против чужеродной популяции, но с механизмом их коадаптации.

Цель работы – разработка модели популяционного процесса для вида с большим репродуктивным потенциалом в ситуации с адаптивной формой противодействия его распространению в среде. После первичной

вспышки численность вселенца всегда снижается, но иногда обычное снижение резко переходит в фазу депрессии и даже с риском исчезновения – вариант «бутылочного горлышка». Давление антагонистов усиливается при достижении вселенцем пороговых значений численности, но не остается постоянным.

Основной результат работы – в вычислительном эксперименте получен сценарий преодоления глубокой депрессии для атакуемого вида с высоким репродуктивным коэффициентом и с дальнейшим установлением равновесного состояния. Примером описанной ситуации служит динамика растущей колонии бактерий, задействовавших адаптационный механизм защиты после вселения нового вируса-бактериофага. Преодоление кризиса в данном взаимодействии начинается, если работает эндонуклеаза системы *CRISPR/CAS 9* (сейчас этот механизм стал средством геномного ДНК-редактирования). Через некоторое время у выживших бактерий *E. coli* эндонуклеаза *CAS 9* обучается распознавать выбранные особые короткие фрагменты ДНК у данного штамма вируса и разрывать в этом месте цепочку нуклеотидов. Потому терапия инфекций с применением бактериофагов теряет эффективность.

В классической модели вспышки динамику определяют переходы между стационарными состояниями [1]. Для инвазионных процессов стационарных состояний еще не существует. Развиваются резкие переходные режимы, а устойчивые равновесия появляются позднее при эволюционном становлении обновленной биосистемы [2]. Сценарии с сериями вспышек и промежуточных кризисов остаются за рамками традиционных популяционных моделей равновесной или регулярной циклической динамики. В предыдущих работах мы разрабатывали дискретные итерационные модели популяционных процессов на основе гибридных структур [3]. Нами были предложены критерии адекватности поведения при возникновении нелинейных эффектов и хаотического поведения траектории моделей с функциональными итерациями для регулирования эксплуатации запасов осетровых рыб Каспия [4]. Для модели инвазии с эффектом кризиса требуется учет времени запаздывания и в регуляции и в реакции окружения на нового конкурента. Выберем для исследуемой ситуации непрерывное моделирование – дифференциальные уравнения с отклоняющимся аргументом, где запаздывающая регуляция диверсифицирована по своему генезису.

Новизной работы является применение уравнения со сосредоточенным запаздыванием в трех функциональных компонентах и описание краткой формы популяционной депрессии, отличной от системного экологического кризиса «бутылочного горлышка».

2. Моделирование цикличности и запаздывающая регуляция.

Цикличность активности многих популяций остается не полностью изученным природным феноменом. Цикличность численности видов наблюдается на островах Арктики, в Индийском океане и в экспериментальных лабораторных аквариумах. Наличие противостояния жертвы и хищника не является обязательным условием для колебаний [5]. Внутривидовая конкуренция между стадиями развития достаточна. Для математического описания колебаний, которые не следуют из взаимодействий видов-антагонистов, Г. Хатчинсоном в теоретическом обзоре [6] предложено при моделировании рассмотреть влияние запаздывания – предшествующего состояния биосистемы $N(t - \psi(t))$ на скорость современного воспроизводства.

Модели с запаздыванием развивали одновременно несколько специалистов. Математическая модель в форме уравнения с $y(t - 1)$ предложена У. Райтом: $y'(t) = -\alpha y(t - 1)[1 + y(t)]$ (оригинальные обозначения Райта) [7]. Позднее похожее уравнение с двумя параметрами обосновано Р. Мэем в таком виде [8]:

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

где параметр $r > 0$ — традиционно репродуктивный потенциал популяции в феноменологических моделях. $N(t)$ — текущая численность, для $N(t - \tau)$ используется константная функция-предыстория. Параметр K перенесен из модели ограниченного роста $N(t) \rightarrow K$, где отражает уровень насыщения стабилизированной экологической ниши. Уравнение (1) это обобщение $\dot{N} = rf(N(t - \tau))$ с запаздыванием τ для уравнения Ферхюльста [9]:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rf(N(t)) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right). \quad (2)$$

Заемствованный потом в другие модели хрестоматийный параметр K в (2) устанавливал доступный уровень неразрушающего заполнения среды: при $0 < N(0) < K$ выполняется $\max N(t) = K$, но это теоретическое условие.

Теоретически важную величину K следует трактовать с различными аспектами для разных ситуаций инвазий, но в зависимости от параметров и свойств выбранной $f(N)$. За вариантами трактовки K стоит теория об экологической регуляции [10]. Ёмкость среды может воздействовать

вать на смертность опосредованно [11]. Теоретически фундаментальную K и реализованную \mathcal{K} экологические ниши вида надо различать [12].

Сущность параметра K в моделях для анализа циклических и хаотических режимов неоднозначно интерпретировалась. При развитии экстремальных процессов в биосистемах численность агрессивного вида-вселенца долго превышает гипотетическую балансовую ёмкость, возможную для биосистемы: $N(t) \gg \hat{K}$. Для летального патогена или смертоносного паразита балансовой ёмкости $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) \rightarrow K$ не существует и в ряде других ситуаций $K \neq const$.

Циклическую траекторию обозначим $N_*(t; \mathbf{R})$, где \mathbf{R} – множество параметров, влияющих на амплитуду колебаний. Модель (1) использовалась для объяснения цикличности $\forall N(0) > 0$. При $r\tau > \pi/2$ решение демонстрирует бифуркацию появления цикла $N_*(t)$ [13]. Предельная ёмкость заполнения видом своей экологической ниши K при $r\tau \gg \pi/2$ будет точкой центра для возникшего цикла $N_*(t; r\tau)$ со свойством $\forall N(0), |\max N_*(t) - \min N_*(t)| \approx K$. Уравнение (1) анализировалось в [14, 15] в однопараметрической форме: $\dot{x} = \lambda x(t)(1 - x(t - \tau))$.

Мейнард Смит предложил вместо (1) для флуктуаций экспериментальных популяций насекомых модель с разными величинами отставания в регуляции τ_1, τ_2 и убылью от внешних факторов среды δ [16]:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t - \tau_1)\left(1 - \frac{N(t - \tau_2)}{K}\right) - \delta N(t). \quad (3)$$

Существуют усложнения для описания ограниченной динамики роста [17], с коэффициентами варьирования ёмкости ниши ϑ, γ и двумя показателями жесткости внутривидовой регуляции Θ, κ :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t - \tau) \frac{(1 - N(t)/(K + \vartheta N(t)))^\Theta}{(1 - N(t))^\kappa / K(1 - \gamma)}. \quad (4)$$

Многие «логистические» модели не имеет смысла дополнять рассмотрением $t - \tau$. Запаздывание τ_1 избыточно по экологическим представлениям вносить в репродуктивный компонент логистических моделей: $rN(t - \tau_1)$. Отличие у разных кривых ограниченного и лимитированного средой увеличения численности – положение точки перегиба кривой $N_p \neq 0$ на графике решения $N(t)$. Для модели (2) ордината у точки перегиба $N_p = K/2$, а абсцисса этой точки N_p будет вычисляться нами следующим образом: $t_p = r^{-1} \ln(K - N(0))/N(0)$. Свойство нахождения на кривой точки перегиба $N_p, f''(t_p) = 0$ требуется установить для проведения оптимальной эксплуатации биоресурсов и анализа сценариев с изъятием

$\dot{N} = rf(N(t)) - Q$. Прирост dN/dt в N_p максимален, – излишек запаса $N(t) - N_p$ можно использовать для промысла, но только при условии отсутствия порогового эффекта. Для (1) предложены модификации и обобщения уравнения [18]. Следующее уравнение [19] подходит для конкуренции внутривидовых объединений, например, сезонных нерестовых групп осетровых рыб Каспийского моря:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t - \tau_3) \left(1 - \frac{c_1N(t - \tau_2) + c_2N(t - \tau_1)}{K} \right). \quad (5)$$

Можно применить K вместе с относительной величиной насыщения ниши, как было показано нами ранее:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N(t - \tau)}{K + cN(t - \tau)} \right). \quad (6)$$

Модель $\dot{N} = rf(N(t - \tau)) - F(N)$ с запаздывающей регуляцией, но без параметра ниши K с $f(x) = rxe^{-bx}$ предложена на основе изучения поведения лабораторных популяций, где b отражает уровень воздействия негативных факторов конкуренции, а δ дополнительный фактор убыли:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t - \tau) \exp(-bN(t - \tau)) - \delta N(t). \quad (7)$$

В опытах создана конкуренция за ресурсы между стадиями развития насекомых [20], что вызвало колебания большой амплитуды. δ в (7) убыль от факторов каннибализма. При увеличении $r\tau$ траектория (7) демонстрирует релаксационные колебания, но со значениями $\min N_*(t; r\tau) \rightarrow \epsilon < \sigma$.

Важно сущностное толкование причин возникновения τ запаздывания: $t - \tau$ или обобщенно $t - \psi(t)$. Величина интервала τ изначально по [6] относилась к регуляции эффективности восполнения запасов через задержку онтогенетического развития. Регуляция запаздывания в форме функции $\tau = \psi(t)$ возникает при анализе динамики поколений с разной длиной стадий онтогенеза. Длина жизненного цикла вида T и интервалы ΔT между пиками численности у разных его популяций часто несопоставимые величины. Автор предлагает запаздывание при интерпретации моделей $\dot{N} = rf(N(t - \tau)) - F(N)$ разграничить как репродуктивное (онтогенетическое время T), регуляционное из-за времени восстановления ресурсов и адаптивное – требуется для выработки ответной реакции иммунитета организма или среды в широком понимании.

Развитие и усложнение (1) привело к появлению направления в моделировании – разработки уравнений с отклоняющимся аргументом в задачах моделирования биологических процессов. Уравнения с $N(t - \tau)$ стали актуальны не только для динамики популяций и эпидемий. Применяются в изучении механизмов транскрипции ДНК, синтеза и распада сложных органических молекул. Исследования моделей не закрыли многие проблемы в адекватном описании разнообразных популяционных колебаний. Развитие направления связано с проблемами, которые не имеют особого интереса с точки зрения теоретической математики, но значимы для вычислительного моделирования в биологической области. Развиваются модели с использованием дробного дифференцирования. Далее остановимся на важном проблемном аспекте адекватности метода.

3. Исследование минимумов цикла $N_*(t; r\tau)$ популяционных моделей. Метод моделирования требует подтверждения адекватности, соответствия траектории наблюдениям и теории. Для корректного включения $t - \tau$ нужно обсудить проблемы. Часто нам нужно увеличить значение $r\tau > \pi/2$ в (2) или (4). Тогда цикл $N_*(t; r\tau)$ приобретет форму негармонических колебаний. Релаксационный цикл с увеличивающейся амплитудой по мере возрастания $r\tau$ получит форму далёких друг от друга Λ -образных максимумов $\max N_*(t) \gg K$. Соответственно, решение $N_*(t)$ в минимумах сколь угодно близко будет приближаться к $0 + \epsilon$ и для $N_*(t)$ не соблюдается равномерная отдаленность траектории цикла $N_*(t, r\tau)$ от нуля. Известно, что в однопараметрической форме $\dot{N} = \lambda N(t)(1 - N(t - \tau))$ выполняется:

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

Интервалы вокруг минимумов $N(t_{min}) \approx \min N_*(t; \lambda\tau)$ колебаний, где $N_*(t; \lambda\tau)$ длительно демонстрирует околонулевые значения $\min N_*(t; \lambda\tau) \rightarrow 0 + \epsilon$, становятся нереально длинными и «затянутыми». Траектория $N_*(t, r\tau)$ слишком прижата к оси абсцисс.

Интересный вариант уравнения изучен в [21]:

$$\frac{dN(t)}{dt} = \lambda N(t) f(N(t - 1)), \quad (8)$$

где безразмерный параметр $\lambda \gg 1$, а $f(x)$ — дифференцируемая функция, всегда разложимая в асимптотический ряд. Для $f(x) \forall x$ выполняются

ограничения:

$$f(0) = 1, f(x) = -a_0 + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{a_k}{x_k}, x \rightarrow \infty, a_0 > 0. \quad (9)$$

Ограничениям (9) удовлетворяет в [21] функция $f(x)$ при относительной регуляции воспроизводства с коэффициентом ς :

$$f(x) = \frac{(1-x)}{(1+\varsigma x)}. \quad (10)$$

При анализе характеристик релаксационного цикла $N_*(t)$ проведено преобразование: от уравнения (8) к сингулярно возмущенному $\dot{x} = F(x(t-1), \epsilon)$ и к предельному релейному уравнению $\dot{x} = R(x(t-1))$. Так в (8) с (9) в [21] подтверждено присутствие орбитально устойчивого цикла $N_*(t; \lambda\tau\varsigma)$. Соответствие экстремальных точек цикла $\min N_*(t)$ экосистемному процессу в (8) с (10) из вводимых ограничений (9) трудно обосновать, так как из утверждения о характеристиках колебаний в [21] получена оценка:

$$\min N_*(t, \lambda) \sim C_1 \exp(-\lambda a_0), C_1, a_0 = \text{const} > 0.$$

Значение λ декларируется в [21] большим. Проблема экосистемной интерпретируемости цикла $N_*(t; \lambda\tau\varsigma)$ сохраняется в других модификациях моделей с $N(t-\tau)$. Длительный пульсирующие вспышки численности у вредителей нельзя прогнозировать при свойстве: $\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow \epsilon$, и $\epsilon \ll 1$. Это будет верно и для активных вселенцев при больших значениях λ . Цикл $N_*(t; \lambda\tau)$ достигает малых величин $0 + \epsilon$ для быстрого повторного установления высоких значений.

Все популяционные колебания с большой амплитудой («лемминговые циклы») – в действительности нестабильны и разрушаются агрессивным внешним воздействием факторов среды.

4. Моделирование с явной минимальной численностью $N < L, N(t) \rightarrow 0$. В некоторых специфических ситуациях значима минимальная численность для той группы [22], которая практически необходима для поддержания локальной популяции [23].

А. Д. Базыкин [24] предложил уравнение с противодействием $-\delta N^2$ для описания сценария гибели популяции (из-за сильного эффекта Олли) с коэффициентами варьирования внутривидовой конкуренции ϑ, γ и линейной естественной убылью ς :

$$\frac{dN(t)}{dt} = r \frac{\gamma N(t)^2}{\gamma + \vartheta N(t)} - \varsigma N(t) - \delta N(t)^2. \quad (11)$$

Принцип «агрегированной группы» в экологии состоит в том, что для популяции есть оптимальный интервал численности взрослой части сообщества $\Delta \bar{N}$. Сущностно L -порог допустимого существования группы $L < \inf \Delta \bar{N}$ из эффекта Олли напрямую не следует. Для общественных животных (насекомых, стайных рыб) L -порог несовместим со строгой функцией регуляции $r f(N^k), k \geq 2$ в (3). Многომиллионные колонии социальных насекомых не страдают от высокой плотности. Минимально необходимое количество L рабочих насекомых действительно установлено для успешного существования семей медоносных пчел.

Обосновано предположив эффект ослабления конкуренции при $N \approx L$ мы предлагаем включить сомножитель $\times \sqrt[k]{(N - L)}$ с $r f(N^k), 1 < \Theta < 2, k \in 2^i - 1$ в модификации модели Базыкина:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right)^\Theta \times \sqrt[k]{(N(t) - L)}. \quad (12)$$

В нашей модели (12) диапазон воздействия негативного эффекта для малой группы начинается строго у окрестности порога: $N(t) \rightarrow L + \epsilon$.

В предложенной нами ранее модели в [25] кризисного процесса получен вариант разрушения неустановившихся колебаний при увеличенном r , где $\mathcal{H} = 1/3K, \tau_1 = 2/3\tau, r\tau > \pi$:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t - \tau)}{K}\right) (\mathcal{H} - N(t - \tau_1)), \tau_1 < \tau. \quad (13)$$

Модель (13) описала вычислительный сценарий с «выбросом» траектории из цикла, что соответствует демографической катастрофе. После образования колебаний при превышении значения максимумом цикла предельного для экосистемы уровня траектория $N(t) \rightarrow \infty$. Сценарий разрушения цикла с (13) не требовал увеличения $r \rightarrow R$ в ходе вычислительного эксперимента.

5. Модель перехода инвазионной вспышки в депрессию. Разработаем уравнение в форме $\dot{N} = rf(N(t - \tau)) - F(N(t - \tau_1))$ для интересной ситуации в ходе извазионного процесса. Имитируем сценарий, где при большом значении $r < \pi/2$ не исчерпан потенциал увеличения численности образующейся инвазивной популяции с $N(t) \rightarrow K$, но возрастает активация адаптирующегося все это время t_τ биотического сопротивления.

Цикл $N_*(t)$ для ситуации инвазии со вспышкой неактуален. Включим в новую модель фактор внешней убыли $\delta N(t - \tau_1)$ с отложенным действием и иначе трактуемый регулирующий параметр \mathfrak{K} :

$$\frac{dN}{dt} = N(t)r \ln \left(\frac{\mathfrak{K}}{N(t - \tau)} \right) - \delta N(t - \tau_1). \quad (14)$$

Для $\dot{N} = rN \ln(K/N)$ ордината точки перегиба $N_p = K/e$ на кривой решения лежит ниже, чем $K/2$. Параметр ограниченной ниши у новой среды в нашей модели не аналогичен роли устойчивого равновесия в (2). В данной модификации $\dot{N} = rf(N; \tau\mathfrak{K}) - F(N; \tau_1)$ мы используем в обозначениях \mathfrak{K} , так как достижение уровня $N(t) = \mathfrak{K}$ возможно, но при больших $r\tau$ только кратковременно. В вычислительном сценарии с (14) наблюдается гибель популяции агрессивного вселенца после двух максимумов осцилляций, как это было в опытах Гаузе с интродукцией хищника в колонии их жертвы [26]. Длительных колебаний $\lim_{t \rightarrow \infty} |\max N_*(t) - \min N_*(t)| = const$ в серии опытов с двумя противоборствующими организмами инфузориями получено не было. Опыт заканчивался $N_1(t_1) = 0, N(t_2) = 0, t_2 > t_1$. Для ситуации, когда активность вселенного хищника не сдерживает иной фактор, то трофическая система из двух видов неустойчивая. При уменьшении r -параметра траектория (14) демонстрирует обычные гармонические колебания $N_*(t; \tau r)$ как и (1). В (14) нарушается свойство $\forall t, N(0) \geq 0, N(t) \geq 0$, но это незначительная и решаемая нами сложность. Мы преодолевали схожую математическую проблему ранее в [27].

Для инвазионных процессов в конкурентной среде требуется более сложная форма противодействия, чем в (14) с $-\delta N(t - \tau_1)$, так как у инфузории жертвы не было шансов на адаптацию. Многовидовую регуляцию мы описать не сможем, так у паразитов и хищников в естественной среде есть и свои естественные враги, патогены и факторы-регуляторы. В результате усложнения схемы регуляции добиться полного уничтожения популяции вселенца в реальных экосистемах сложно. Включение нелинейности давления в форме $\mathcal{F}(N) = -\delta N^k(t - \tau_1), k > 1, \tau \geq \tau_1$

обосновано тем, что текущее воздействие патогенных факторов будет определяться предшествующим состоянием популяции вселенцев. Учтем, что такое воздействие в свою очередь связано зависимостью $\omega(t, \tau)$ с текущей концентрацией доступных им для атаки организмов.

5.1. Описание фазы депрессии $\min N_*(t; r\tau) \rightarrow \epsilon, r\tau < \infty$ **после активной инвазии.** Популяции вселенцев вынуждены преодолевать развитие адаптационного кризиса $\min N_*(t; r\tau) \rightarrow \epsilon$. Будем моделировать ситуацию активного противодействия, которое формируется спустя определенное время против быстро размножающейся локальной группы. Опишем противоборство абстрактной биотической среды в форме уравнения $\dot{N} = rN(t)f(N(t-\tau)) - F(N^k(t-\tau_1); J)$ для случая регулируемого размножения вселенца, который способен воздействовать на свою среду. Представим, что ситуация внезапного обострения конкурентного противоборства развивается для популяции уже при приближении к порогу численности, который обозначим как J . В модели J полагаем значительно меньше теоретически допустимого \mathcal{K} в случае инвазии предельного уровня \mathfrak{K} или предкритического \mathcal{H} . Отразим в новой модели два явления: пороговый эффект и адаптивность противодействия активному росту численности вселенца в уравнении при логарифмической саморегуляции:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \ln \left(\frac{\mathfrak{K}}{N(t-\tau)} \right) - \delta \frac{N^m(t-\tau_1)}{(J-N(t))^2} - qN(t), \quad (15)$$

$$\delta > q, m \geq 2, N(0) < J < \mathfrak{K}. \quad (16)$$

При приближении $N(t)$ к порогу $\max N(t) \rightarrow J - \epsilon$ конкуренция при внешнем воздействии обостряется, однако уровень давления Υ зависит от состояния популяции нелинейно:

$$\Upsilon = \delta \frac{N^m(t-\tau_1)}{(J-N(t))^2} \rightarrow \min,$$

когда с возникновением глубокого кризиса давление антагонистов ослабляется, но Υ не уменьшается до нулевой отметки: $\Upsilon > \epsilon$.

В вычислительном сценарии для (15) на первом этапе происходит «логистическое» увеличение численности небольшой группы $N(0) < J$, но рост останавливается после $N(t) > N_p$. Вместо обычной стабилизации $\lim_{t \rightarrow \infty} |\max N(t) - \min N(t)| \rightarrow 0$ после краткого превышения равновесия далее начинается стадия резкой убыли численности с возрастанием $F(N^2; J^{-1})$ при $N \rightarrow J$. Кризис наступает до момента t_J , когда потенциал роста будет исчерпан внутривидовой $\ln_{\mathcal{K}}$ -регуляцией

из-за исчерпания ресурсов среды. Воздействие специфических биотических внешних, но зависимых от численности $N(t - \tau_1)$ факторов создает порог для начала депрессии. При приближении к пороговому уровню численности популяция вселенца переходит в демографический кризис. Исследуемое развитие ситуации особой формы противоборства показано в вычислительном сценарии на рисунке 1¹.

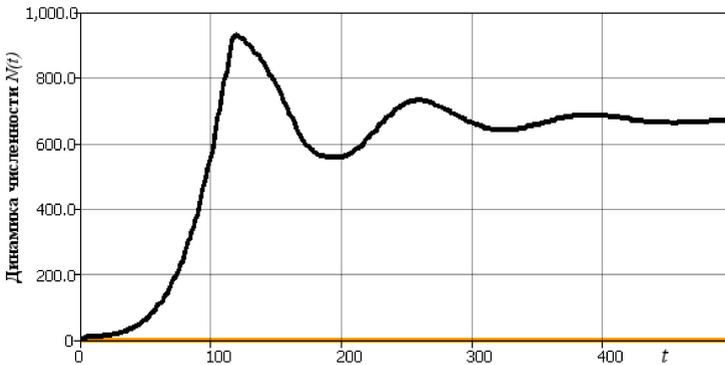


Рис. 1. Сценарий краткой индуцированной активностью антагонистов депрессии в новой модели (15) при $m = 2, r = 7.19 \times 10^{-3}, J = 10^3, \mathfrak{K} = 15 \times 10^3, \tau = \tau_1 = 48, \delta = 10, q = 4.1 \times 10^{-3}, N(0) = 10$

Популяция проходит этап депрессии численности, так как реакция её противников при кризисе непостоянная и в это время ослабляется. В результате популяционный кризис после переходных колебаний стабилизируется на уровне $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P$ и так, что $P < J$ при малых $q < \delta$. Параметр \mathfrak{K} тут теоретическая предельная ёмкость истощаемых ресурсов среды, которая изначально малой локальной группой не достигается. В иммунологической интерпретации только очень высокая доза заражения $N(0) > J$ тут способна стать летальной. Для патогенного вируса априори не существует равновесной ёмкости ниши, так как вирус разрушает организм – свою среду. Дополнительное внешнее воздействие q в модели (15) интерпретируется как влияние терапии или искусственных антропогенных мер воздействия, например интродукция паразитов против вредителей.

Модель (15) экологически применима для исходно малой группы $N(0) < J/4$. При $N(0) = 2/3J, m > 2$ развитие покажет резкий эффект глубокого кризиса, но преодолимого $N(t_m) \approx 0 + \epsilon, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = P$.

¹Вычислительная среда «Rand Model Designer» алгоритм «Ovren—Zennaro».

Если уменьшать коэффициент воздействия окружения δ , от которого зависит амплитуда сокращения численности при кризисе, то циклический режим сохраняется (вокруг уровня P). Сценарии таких быстрых изменений на графиках имеют в англоязычной литературе образные названия: «хоккейная клюшка» (hockey stick graph), «бутылочное горлышко» (bottleneck), а полученный в модели (15) относится к образу «саксофон» (быстрое снижение с неполным восстановлением).

Рассмотренный сценарий отличается от ситуации прохождения у вновь образующейся популяцией стадии длительного минимума при стабильной малочисленной группе особей с относительно малым r . Длительное состояние минимальной реликтовой группы принципиально отлично по эволюционным аспектам от перехода к резкому кризису с восстановлением. Увеличение численности $N(t) \rightarrow K$ в сценариях с длительным минимумом $N(t) \approx L$ связано с нарастанием репродуктивного потенциала, где $r \neq cost$. Восстановление происходит не за счет увеличения индивидуальной плодовитости, но из-за возрастания выживаемости в ювенальном онтогенезе при появлении способов ухода от обнаружения.

6. Экологическое обоснование свойств динамики вычислительного сценария. Построению модели и вычислительному сценарию необходимо дать обоснование в реальных примерах. Известно из многих опытов еще с 1930-х гг., что вирусы бактериофаги не могут полностью подавить колонию бактерий, вызывая только временный кризис. В эксперименте с вселением бактериофага в колонию бактерий возникший эффект депрессии успешно преодолевался бактериями при адаптации их антивирусного механизма эндонуклеазы *CRISPR/CAS 9*. Специальный белок в клетке бактерии находил и разрезал молекулярными «ножницами» ДНК вируса, которую он опознавал по её специальному короткому фрагменту. На выделение подходящего образца чужеродной ДНК необходимо время. В результате методы терапии бактериальных инфекций с вирусами бактериофагами быстро теряли эффективность и не оправдали ожиданий [28], хотя полного восстановления колонии бактерий не наблюдалось. Сейчас этот механизм ножниц адаптивной защиты активно используется для точечного геномного редактирования.

Полученный в (15) сценарий описывает динамику локальных популяций оленей, интродуцированных на островах в Канаде. Колебания могут сохраняться в модели. Популяция при отсутствии хищников размножается, но олени при большой скученности уничтожают растительность Арктики и разрушают свою среду. Питание становится недостаточным, возникают эпизоотии, и смертность молодых особей увеличивается. Популяция входит в депрессию. Восстановление после ϵ -кризиса зависит

от способности к регенерации их пищевых ресурсов, что происходит с запаздыванием. На острове Врангеля популяция оленей погибла полностью. Полной регенерации не происходит и так создается порог, который значительно меньше *изначальной* допустимой емкости экологической ниши K . В системе присутствуют и конкурируют два запаздывания: репродуктивный цикл оленей и темпы восстановления среды. Это создаст колебания со снижением среднего значения. Северная растительность восстанавливается медленно. Интересно, что при искусственном изъятии популяция оленей стабилизируется, но без изъятия q флуктуации продолжают, что и подтверждает разработанная нами модель. Регуляция искусственных популяций необходима.

В уравнении (15) феноменологически описано сложно регулируемое активное противодействие Υ . Ослабление давления определено зависимостью от порога обнаружения, что соответствует возрастающей активности патогенов или паразитов в плотных скоплениях [30].

Предложенную функцию воздействия $F(N^m(t - \nu); J)$ можно включать в модель затухающих колебаний активности вредителей леса:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N^k(t - \tau)}{(K + cN^m(t - \tau))} \right), m = k + 1. \quad (17)$$

Таким способом мы смогли получить описание демпфирования серии всплеск в случае существования ограниченного лесного ресурса и противодействия естественных врагов-паразитов:

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN^3(t - \tau_1))} \right) - \delta \frac{N^m(t - \nu)}{(J - N(t))^2} - qN(t), \quad (18)$$

$$\delta > q, m \geq 2, N(0) < J < K. \quad (19)$$

Уравнение (18) можно использовать в составе «вольтерровских систем» для описания трофического взаимодействия с двумя пороговыми эффектами: пороговым сопротивлением со стороны среды и эффектом выживаемости агрегированной группы особей.

Существуют интересные примеры кризисной динамики и помимо популяционных наблюдений, например при терапии с применением иммунных клеток [31].

7. Заключение. Разработаны модели специфических популяционных процессов на основе уравнений с запаздыванием для ситуаций активного сопротивления, которое оказывает биотическое окружение (возможно искусственно индуцированное) инвазионному виду с высоким репродуктивным потенциалом. Модель (15) для сценария прохождения кризиса инвазивной популяцией разработана на основе двух явлений запаздывания: в регуляции из-за восстановления необходимых ресурсов и порогового запаздывающего противодействия. Моделируемый кризис резко начинается в фазе быстрого роста при активном сопротивлении биотического окружения при приближении к пороговой численности. Увеличение τ_1 сделает кризис более выраженным. Явления резкой смены быстрого роста глубокой депрессией наблюдались в экодинамике разных чужеродных популяций [32].

Рассмотренная модель (15) может получить дальнейшее развитие в контексте запаздывающей выработки иммунного ответа от T -лимфоцитов $CD8+$ на острую вирусную инфекцию. Полученный сценарий согласуется с вариантом хронизации очага инфекции [33]. Новые модели в дальнейшем могут применяться для прямого описания противодействия в системах уравнений, где в функции $F(N(t), \Xi(t - \xi))$ указывается непосредственно численность вида-антагониста. Модель (18) подходит для ситуации взаимодействия мутирующего вируса с иммунитетом организма, реагирующего на неактуальные уже антигены, измененные участки белков вируса, что вызывает периодические рецидивы заболевания. Для случая вируса гриппа $A1N1$ реакция иммунной системы часто зависит от начальной дозы заражения $\Xi(0)$.

Моделирование кризисных явлений традиционными численными алгоритмами актуально для современных задач биологического контроля. Нежелательные для экономики природопользования вселенцы на первых стадиях агрессивной инвазии часто не испытывают сопротивления со стороны биотического окружения. Быстрорастущая популяция в таких условиях оказывается вне области балансового равновесия $\mathfrak{K} \pm \epsilon$ с ресурсами среды обитания, как для чужеродного хищного гребневика *Beroe ovata* в Азовском море согласно результатам Никитиной А.В. [34].

Некомпенсируемая репродуктивная активность вызывает резкие перепады численности. Активизация приспособившихся врагов происходит позднее, что резко меняет характер процесса стремительного роста численности вселенца, но редко останавливает инвазию. До момента появления приспособившегося эффективного вида-антагониста иногда требовались десятилетия. Так случилось с появлением в 1868 г. в Северной Америке нескольких особей бабочки непарного шелкопряда *Lymantria*

dispar [35], спорадически уничтожавшей потом леса. Дополнительно известно из наблюдений, если существуют пороговые состояния, то величина исходной группы проникших особей влияет на дальнейшее развитие процесса. Интерес представляет точечное включение стохастической компоненты в непрерывные модели. Влияние фактора стохастичности в биологических процессах достаточно ограниченное. возмущающее влияние, которое вносит долю неопределенности в варианты развивающегося процесса, но не делает его случайным. Перспективным методом описания не полностью предопределенных ситуаций при активации ответа среды является возмущение равномерно распределенной случайной величиной $\hat{\gamma}$ значения запаздывания $F(N(t - \gamma\tau_1))$ и получение возмущенной циклической траектории $\widehat{N}_*(t)$ с непостоянной амплитудой колебаний.

Литература

1. Ludwig D., Jones D.D., Holling C.S. Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems: The Spruce Budworm and Forest // *The Journal of Animal Ecology*. 1978. vol. 47. no. 1. pp. 315–332.
2. Myers J.H., Cory J.S. Biological Control Agents: Invasive Species or Valuable Solutions? // *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. 2017. vol. 12. pp. 20–26.
3. Переварюха А.Ю. Нелинейные эффекты и переходные режимы в динамике новых моделей управления биоресурсами // *Труды СПИИРАН*. 2011. № 16. С. 243–255.
4. Переварюха А.Ю. Об определении фрактальных объектов в динамике моделей управления биоресурсами // *Труды СПИИРАН*. 2012. № 24. С. 211–221.
5. Desharnais A., Laifu L. Stable Demographic Limit Cycles in Laboratory Populations of *Tribolium castaneum* // *Journal of Animal Ecology*. 1987. vol. 56. pp. 885–906.
6. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology // *Ann. New York Acad. Sci.* 1948. vol. 50. pp. 221–248.
7. Wright E.M. A non-linear difference-differential equation // *J.Reine Angew. Math.* 1955. vol. 194. pp. 66–87.
8. May R.M., Conway G.R., Hassell M.P. Time delays, density-dependence and singlespecies oscillations // *J. Anim. Ecol.* 1974. vol. 43. pp. 747–770.
9. Nedorezov L.V. Approximation of time series of paramecia caudatum dynamics by the Verhulst and Gompertz models: a non-traditional approach // *Biophysics*. 2015. vol. 60. pp. 457–465.
10. Salesa L.P., Haywar M.W., Loyola R. What do you mean by «niche»? Modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept // *Acta Oecologica*. 2021. vol. 110. pp. 103–1070.
11. Дубровская В.А., Трофимова И.В. Модель динамики структурированных субпопуляций осетровых рыб Каспия с учетом отклонений в темпах развития молоди // *Журнал Белорусского государственного университета. Биология*. 2017. № 3. С. 76–86.
12. Северцов А.С. Соотношение фундаментальной и реализованной экологических ниш // *Журнал общей биологии*. 2012. Т. 73. С. 323–333.
13. Kolesov A.Yu., Rozov N.Kh. The theory of relaxation oscillations for Hutchinson's equation // *Sb. Math.* 2011. vol. 202. pp. 829–858.

14. Сабатулина Т.Л. Об устойчивости обобщенного уравнения Хатчинсона с распределенным переменным запаздыванием // Вестник Пермского государственного технического университета. Механика. 2009. № 1. С. 46-56.
15. Глызин С.Д. Учет возрастных групп в уравнении Хатчинсона // Моделирование и анализ информационных систем. 2007. Т. 14. № 3. С. 29–42.
16. Smith M. *Mathematical ideas in biology*. Cambridge University Press, London, 1968, 168 p.
17. Liz E. Delayed logistic population models revisited // *Publ. Mat.* 2014. vol. 58. pp. 309–331.
18. Глызин Д.С., Кащенко С.А., Полстянов А.С. Пространственно-неоднородные периодические решения в распределенном уравнении Хатчинсона // Моделирование и анализ информационных систем. 2009. Т. 16. № 4. С. 77–85.
19. Кащенко И.С., Кащенко С.А. Динамика уравнения с двумя запаздываниями, моделирующего численность популяции // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2019. Т. 27. С. 21–38.
20. Liu Y., Wei J. Bifurcation analysis in delayed Nicholson blowflies equation with delayed harvest // *Nonlinear Dynamics*. 2021. Vol. 105. P. 1805–1819.
21. Kolesov A.Y., Mishchenko E.F., Rozov N.K. A modification of Hutchinson's equation // *Computational Mathematics and Mathematical Physics*. 2010. vol. 50. pp. 1990–2002.
22. Никольский М.С. Об одной задаче оптимального управления, связанной с общей моделью А.Д. Базыкина «хищник–жертва» // Дифференциальные уравнения. 2011. Т. 47. С. 1638–1645.
23. Metzler W. *Mathematical Modelling Bifurcations of equilibria in Bazykin's predator-prey model* // *Mathematical Modelling*. 1985. vol. 6. pp. 111–123.
24. Bazykin A.D., Khibnik A.I. Bilocal model of dissipative structure // *Biophysics*. 1982. vol. 27. no. 1. pp. 133–138.
25. Perevaryukha A.Y. An iterative continuous-event model of the population outbreak of a phytophagous Hemipteran // *Biophysics*. 2016. vol. 61. pp. 334-341.
26. Gause G.F. *The struggle for existence*. Baltimore: Williams Wilkins. 1934, 163 p.
27. Perevaryukha A.Y. A continuous model for oscillating outbreaks of the population of a phytophagous moth, the tent caterpillar, *Malacosoma disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae) // *Biophysics*. 2020. vol. 65. № 1. pp. 118-130.
28. Lenski R.E. Dynamics of Interactions between Bacteria and Virulent Bacteriophage // *Advances in Microbial Ecology*. 1988. vol 10. pp. 1–44.
29. Forest and Wildlife Research Center report: <https://www.msudeer.msstate.edu/deer-habitat-carrying-capacity.php>
30. Morozov A.S., Rytova S.V., Thompson L.C. Introducing entomophagous insects to control pests: prediction of target species density // *Russian Entomological Journal*. 2003. vol. 12. pp. 441–445.
31. Kuznetsov V.A., Knott G.D. Modeling tumor regrowth and immunotherapy // *Mathematical and Computer Modelling*. 2001. vol. 33. no. 12–13. pp. 1275–1287.
32. Mikhailov V.V., Reshetnikov Yu.S. Model of Fish Population Dynamics with Calculation of Individual Growth Rate and Hydrological Situation Scenarios // *Information and Control Systems*. 2018. no. 4, pp. 31–38.
33. Luo C., Liu M. Dynamic changes and prevalence of SARS-CoV-2 IgG/IgM antibodies: Analysis of multiple factors // *International Journal of Infectious Diseases*. 2021. vol. 108. pp. 57–62.
34. Nikitina A.V., Sukhinov A.I. Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov Sea // *Mathematical Models and Computer Simulations*. 2017. vol. 9. no. 1. pp. 101–107.

35. Andreadis T., Weseloh R. Discovery of *Entomophaga maimaiga* in North American gypsy moth, *Lymantria dispar* // Proc. Nat. Acad. Sci. U S A. 1990. vol. 87. pp. 2461—2465.

Переварюха Андрей Юрьевич — канд. техн. наук, старший научный сотрудник, лаборатория прикладной информатики и проблем информатизации общества, Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр Российской академии наук (СПб ФИЦ РАН). Область научных интересов: моделирование нелинейных явлений в биологических процессах: коллапс запасов промысловых рыб, анализ всплеск численности и депрессии численности насекомых вредителей, изменение темпов роста организмов, экстремальные инвазионные процессы, сценарии кризиса и депрессии, клеточные автоматы, экспертное управление. Число научных публикаций РИНЦ — 161. madelf@rambler.ru; 14-я линия В.О., 39, 199178, Санкт-Петербург, Россия; р.т.: +7(812)328-3337.

A. PEREVARYUKHA
**DYNAMIC MODEL OF POPULATION INVASION WITH
DEPRESSION EFFECT**

Perevaryukha A. Yu. **Dynamic Model of Population Invasion with Depression Effect.**

Abstract. The article is devoted to the study of one of the current scenarios for the development of population processes in contemporary ecological systems. Biological invasions have become extremely common due to climate change, economic activities to improve ecosystem productivity, and random events. The invader does not always smoothly occupy an ecological niche, as in logistic models. The dynamics of the situations we have chosen after the introduction of an alien species is extremely diverse. In some cases, the phenomenon of an outbreak of abundance is quickly realized up to the beginning of the destruction by the species of its new range. The development of the situation in the process of invasion depends on the superposition of biotic and abiotic factors. The dynamics of the abundance of the invader is affected by the favorable conditions and, to a greater extent, by the possibility of realizing the reproductive potential and the resistance of the biotic environment. Counteraction develops with a delay and manifests itself when the invader reaches a significant number. In the work, a continuous model of the invasive process with a sharp transition to a state of population depression has been developed. The stage of the population crisis ends with the transition to equilibrium, since the resistance in the model scenario depends adaptively and in a threshold way on the number. The problem of computational description of a scenario with active but delayed environmental resistance is practically relevant for situations of developing measures of artificial resistance to an undesirable invader. In the solution of our model, there is a mode of prolonged stable fluctuations after exiting the depression stage.

Keywords: dynamic models, computational scenarios, active invasions, crisis and depression, simulation models of ecology, control in biosystems.

Perevaryukha Andrey — Ph.D., Senior researcher, Laboratory of applied informatics and problems of information society, St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (SPC RAS). Research interests: modeling of nonlinear phenomena in biological processes: the collapse of commercial fish stocks, analysis of outbreaks and depressions in the number of insect pests, changes in the growth rates of organisms, extreme invasive processes, crisis and depression scenarios, cellular automata, expert management. The number of publications — 161. madelf@rambler.ru; 39, 14-th Line V.O., 199178, St. Petersburg, Russia; office phone: +7(812)328-1919.

References

1. Ludwig D., Jones D.D., Holling C.S. Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems: The Spruce Budworm and Forest. *The Journal of Animal Ecology*. 1978. vol. 47. no. 1. pp. 315–332.
2. Myers J.H., Cory J.S. Biological Control Agents: Invasive Species or Valuable Solutions? *Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services*. 2017. vol. 12. pp. 20–26.
3. Perevaryukha A. Yu. [Nonlinear effects and transitional regimes in the dynamics of new models of bioresource management]. *SPIIRAS Proceedings — Trudy SPIIRAN*. 2011. no. 16. pp. 243–255. (In Russ.).

4. Perevaryukha A.Yu. On the definition of fractal objects in the dynamics of bioresource management models. SPIIRAS Proceedings — Trudy SPIIRAN. 2012. no. 24. pp. 211—221.
5. Desharnais A., Laifu L. Stable Demographic Limit Cycles in Laboratory Populations of *Tribolium castaneum*. Journal of Animal Ecology. 1987. vol. 56. pp. 885–906.
6. Hutchinson G.E. Circular causal systems in ecology. Ann. New York Acad. Sci. 1948. vol. 50. pp. 221—248.
7. Wright E.M. A non-linear difference-differential equation. J. Reine Angew. Math. 1955. vol. 194. pp. 66—87.
8. May R.M., Conway G.R., Hassell M.P. Time delays, density-dependence and singlespecies oscillations. J. Anim. Ecol. 1974. vol. 43. pp. 747—770.
9. Nedorezov L.V. Approximation of time series of paramecia caudatum dynamics by the Verhulst and Gompertz models: a non-traditional approach. Biophysics. 2015. vol. 60. pp. 457–465.
10. Salesa L.P., Haywar M.W., Loyola R. What do you mean by «niche»? Modern ecological theories are not coherent on rhetoric about the niche concept Acta Oecologica. 2021. vol. 110. pp. 103–1070.
11. Dubrovskaya V.A., Trofimova I.V. [Model of the dynamics of structured subpopulations of Caspian sturgeons taking into account deviations in the rate of development of juveniles]. Journal of the Belarusian State University. Biology — Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya . 2017. no. 3. pp. 76–86. (In Russ.).
12. Severtsov A.S. [Correlation between fundamental and realized ecological niches]. Journal of General Biology — Zhurnal obshchey biologii. 2012. T. 73. C. 323–333. (In Russ.).
13. Kolesov A.Yu., Rozov N.Kh. The theory of relaxation oscillations for Hutchinson's equation. Sb. Math. 2011. vol. 202. pp. 829—858.
14. Sabatulina T.L. [On the stability of the generalized Hutchinson equation with distributed variable delay]. Bulletin of the Perm State Technical University. Mechanics. — Vestnik Permskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Mekhanika. 2009. no. 1. pp. 46–56.
15. Glyzin S.D. [Accounting for age groups in the Hutchinson equation]. Modeling and analysis of information systems — Modelirovaniye i analiz informatsionnykh sistem. 2007. vol. 14. no. 3. pp. 29–42. (In Russ.).
16. Smith M. Mathematical ideas in biology. Cambridge University Press, London, 1968, 168 p.
17. Liz E. Delayed logistic population models revisited. Publ. Mat. 2014. vol. 58. pp. 309–331.
18. Glyzin D.S., Kashchenko S.A., Polstyanov A.S. [Spatially inhomogeneous periodic solutions in the distributed Hutchinson equation]. Modeling and analysis of information systems — Modelirovaniye i analiz informatsionnykh sistem. 2009. vol. 16. no. 4. pp. 77–85. (In Russ.).
19. Kashchenko I.S., Kashchenko S.A. [Dynamics of an equation with two delays simulating the size of a population]. Izvestiya vuzov. Applied nonlinear dynamics. – Izvestiya vuzov. Prikladnaya nelineynaya dinamika. 2019. vol. 27. pp. 21–38. (In Russ.).
20. Liu Y., Wei J. Bifurcation analysis in delayed Nicholson blowflies equation with delayed harvest. Nonlinear Dynamics. 2021. vol. 105. pp. 1805–1819.
21. Kolesov A.Y., Mishchenko E.F., Rozov N.K. A modification of Hutchinson's equation. Computational Mathematics and Mathematical Physics. 2010. vol. 50. pp. 1990–2002.
22. Nikolsky M.S. [On one optimal control problem related to the general model of A.D. Bazykin «predator–prey»]. Differential Equations. 2011. vol. 47. pp. 1638–1645. (In Russ.).

23. Metzler W. Mathematical Modelling Bifurcations of equilibria in Bazykin's predator-prey model. *Mathematical Modelling*. 1985. vol. 6. pp. 111–123.
24. Bazykin A.D., Khibnik A.I. Bilocal model of dissipative structure. *Biophysics*. 1982. vol. 27. no. 1. pp. 133–138.
25. Perevaryukha A.Y. An iterative continuous-event model of the population outbreak of a phytophagous Hemipteran. *Biophysics*. 2016. vol. 61. no. 2. pp. 334–341.
26. Gause G.F. *The struggle for existence*. Baltimore: Williams Wilkins. 1934, 163 p.
27. Perevaryukha A.Y. A continuous model for oscillating outbreaks of the population of a phytophagous moth, the tent caterpillar, *Malacosoma disstria* (Lepidoptera, Lasiocampidae). *Biophysics*. 2020. vol. 65. no. 1. pp. 118–130.
28. Lenski R.E. Dynamics of Interactions between Bacteria and Virulent Bacteriophage. *Advances in Microbial Ecology*. 1988. vol 10. pp. 1–44.
29. Forest and Wildlife Research Center report: <https://www.msudeer.msstate.edu/deer-habitat-carrying-capacity.php>
30. Morozov A.S., Rytova S.V., Thompson L.C. Introducing entomophagous insects to control pests: prediction of target species density. *Russian Entomological Journal*. 2003. vol. 12. pp. 441–445.
31. Kuznetsov V.A., Knott G.D. Modeling tumor regrowth and immunotherapy. *Mathematical and Computer Modelling*. 2001. vol. 33. no. 12–13. pp. 1275–1287.
32. Mikhailov V.V., Reshetnikov Yu.S. Model of Fish Population Dynamics with Calculation of Individual Growth Rate and Hydrological Situation Scenarios. *Information and Control Systems*. 2018. no. 4, pp. 31–38.
33. Luo C., Liu M. Dynamic changes and prevalence of SARS-CoV-2 IgG/IgM antibodies: Analysis of multiple factors. *International Journal of Infectious Diseases*. 2021. vol. 108. pp. 57–62.
34. Nikitina A.V., Sukhinov A.I. Optimal control of sustainable development in the biological rehabilitation of the Azov Sea. *Mathematical Models and Computer Simulations*. 2017. vol. 9. no. 1. pp. 101–107.
35. Andreadis T., Weseloh R. Discovery of *Entomophaga maimaiga* in North American gypsy moth, *Lymantria dispar*. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1990. vol. 87. pp. 2461–2465.