

УДК 517.91

## **Моделирование стохастически обусловленных популяционных инвазий в уравнениях с запаздывающим противодействием\***

Переварюха А.Ю.<sup>1</sup>, Трофимова И.В.<sup>2</sup>, Михайлов В.В.<sup>1</sup>

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН<sup>1</sup>,  
Санкт-Петербургский Государственный Университет<sup>2</sup>

*Аннотация:* Агрессивные инвазионные процессы все интенсивнее наблюдаются в северных экосистемах из-за климатических изменений. Южные виды активно вытесняют автохтонную фауну. Процессы при инвазиях оказываются чрезвычайно разнообразны даже для одного переселяющегося вида в разных средах. Актуальны сценарии изменения биоразнообразия сообществ в моделях с различным заданным воздействием. Нами предложены математические модели сценариев противоборства вселенцев и биотической среды, описанные уравнениями с возмущенным запаздывающим воздействием, имитирующим адаптацию. Получен прогноз ситуации длительных колебаний численности в модели с итоговым состоянием критического минимума после первичной вспышки избыточно агрессивного инвазионного вида.

*Ключевые слова:* моделирование инвазионных процессов, стохастическое возмущение, уравнения с запаздыванием.

### **1. Введение**

Динамика инвазионных процессов отличается значительным качественным разнообразием. Построение общей модели инвазии не представляется возможным, поскольку для описания возникающих экологических ситуаций со стремительными изменениями требуются различные нелинейные эффекты, которые не будут совместимы в одной схеме развития процесса. Математический аппарат целесообразно выбирать исходя из актуальной задачи. Определение нужных свойств решения имитирующей поведением биосистемы динамической модели необходимо проводить на основе анализа конкретной исследуемой ситуации. Вариантов ситуаций множество, некоторые – уникальны, другие поддаются типизации. Актуально создание общепринятой классификации типов развития инвазионных процессов в краткой и долгосрочной перспективах. Много внимания уделяется моделированию эруптивной стадии вселения чужеродного организма – первым фазам развития инвазионного процесса, которые часто сопровождаются стремительными вспышками с угрозой для среды, тогда как на самом деле для экодинамики наиболее интересна длительная асимптотическая динамика. Для моделирования различных ситуаций можно выбирать дискретные или непрерывные системы, которые лучше соответствуют динамическим свойствам обстановки в биосистеме, отраженной на графиках наблюдений. С анализа графиков и факторов изменения численности необходимо начинать системный анализ ситуации и далее выбирать подходящий метод математической формализации на основе критериев соответствия. Нелинейные эффекты формируют наш набор опи-

---

\* Работа выполнена при поддержке РФФ (проект РФФ № 23-21-00339) в СПб ФИЦ РАН.

сательных средств. Для моделирования вариантов развития ситуации с переходом инвазии от стремительной вспышки к глубокой депрессии нами выбраны уравнения с отклоняющимся аргументом в качестве математического средства описания процессов. В функциональные составляющие регуляции актуально внести стохастическое возмущение для имитации вариативности развития. Дополнительно мы учли фактор неполной предопределенности при формировании запаздывающего ответа. В модели добавлен аспект заранее неизвестного времени выработки противодействия со стороны автохтонного биотического окружения.

## 2. Уравнение для сценария инвазионного кризиса

С целью выбора искусственного противодействия расселению агрессивного инвазионного вида насекомых или моллюсков проводится специальная интродукция еще одного вида-антагониста. Примеров включения биологической борьбы достаточно много, но эффективность такого метода подавления на практике непостоянна. Такое популярное направление как «биохакинг» развивает методики активного вмешательства и подавления инвазионных процессов, например, с использованием патогенных микроорганизмов: вирусов и микромицетов, способных поражать личиночные стадии насекомых. Разработаны математические модели в дифференциальных уравнениях для специфических сценариев популяционной динамики, описывающие активность вида-антагониста против чужеродной популяции. Уравнения включают два механизма борьбы: с временной отложенной адаптацией и с запаздывающей активацией воздействия. 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 кишечной палочки, задействовавших адаптационный механизм защиты после вселения нового вируса-бактериофага. Преодоление кризиса при взаимодействии случается, если РНК-белковый комплекс *CRISPR/Cas-9* у выживших кишечных палочек через небольшой промежуток времени обучается распознавать выбранные уникальные краткие фрагменты генома в 20 оснований, присутствующего только в РНК данного штамма вируса, и разрывать в этом месте цепочку нуклеотидов. Вирусы мутируют в ответ. По причине адаптации и разнообразия вирионов терапия с бактериофагами теряет эффективность.

Имитационное моделирование для лимитированного средой роста продолжает развиваться в современных модификациях с коэффициентами с  $\dot{N} = rF(N(t))^\ominus$ :

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

где  $N(t)$  – численность вида,  $r$  – репродуктивный потенциал,  $K$  – емкость экологической ниши,  $\gamma$  – равномерно распределенная случайная величина,  $\vartheta$  – числовой параметр. Решения (1) описывают уравнивающиеся процессы  $\forall N(0) > 0$ . Не все уравнения можно дополнять включением  $t - \tau$ . Основное отличие у моделей ограниченного роста в положении точки перегиба  $N_p \neq 0$  на графике решения  $N(t)$ . Положение ординаты точки перегиба  $N_p$  важно для выбора оптимальной эксплуатации и расчета вылова  $\dot{N} = rf(N(t)) - Q$ . Оптимально:  $N_p = \frac{K}{2}$ , абсцисса  $t_p = r^{-1} \frac{\ln(K - N(0))}{N(0)}$ . Прирост численности в  $N_p$  максимален, популяция демонстрирует лучшую продуктивность [1]. Идея, что излишек прироста можно изымать

чрезвычайно опасна для промысла популяций с критическими пороговыми состояниями. Модель  $\dot{N} = rf(N(t - \tau)) - F(N)$  с запаздывающей регуляцией без параметра ниши  $K$  с  $f(x) = rxe^{-bx}$  предложена для опытов А. Николсона с лабораторными насекомыми:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t - \tau) \exp(-bN(t - \tau)) - \delta N(t), \quad (2)$$

где  $\delta$  – гибель от факторов среды,  $b$  – уровень внутренней конкуренции за ресурсы. При  $r\tau \gg \frac{\pi}{2}$  модель (2) демонстрирует релаксационные колебания  $\min N_*(t) \rightarrow \epsilon$ .

Сравним динамику разработанной нами детерминированной модели инвазионного процесса для агрессивного вселенца с  $N(t - \tau)$  и модель инвазии в форме уравнения с отклоняющимся аргументом, где величина запаздывания  $\tau$  возмущена равномерно распределенной случайной величиной  $\gamma \in [-0.5, 0.5]$ , что отражает влияние случайных факторов на небольшую исходную группу особей-вселенцев. Для включения стохастической компоненты лучше возмущать именно величину запаздывания  $\gamma\tau$ , что качественно отразится на сценариях завершения инвазионного процесса. Возмущение репродуктивного параметра  $r$  не несет существенного смысла, но стохастика запаздывания  $\tau$  позволяет рассматривать сценарии — сравнивать различные варианты, актуальные для разрушающих среду вредителей.

Выполнено моделирование специфических экстремальных кризисных процессов популяций вне равновесного состояния популяции со средой. Исследуемые экстремальные биофизические процессы происходят при инвазиях агрессивных чужеродных видов в адаптирующуюся среду. Время адаптации нового биотического окружения и восстановление истощенных активным вселенцем ресурсов среды важные характеристики уравнений с возмущенным запаздыванием и с пороговыми триггерными функциями популяционного процесса. Для отражения запаздываний различного феноменологического типа эффекты запаздывания разделены на три типа по биологическому генезису и роли в развитии процессов. Инвазионные процессы проходят этап кризисной динамики  $N(t) \rightarrow 0 + \epsilon$  и сопровождаются длительными осцилляциями. Биосистема получит несколько сценариев динамики кризиса, включая гибель  $N(t_\infty) = 0$ . Зададим пороговое развитие инвазионного популяционного процесса с кризисом в уравнении с функцией сопротивления среды  $\dot{N} = F(N(t - \tau)) - \Psi(N(t - \nu))$ . Пороговый эффект реакции агрессивному росту численности вселенца выразим  $\ln_K$ -регуляцией в функции противодействия  $\Psi(N(t - \nu))$  и при  $Q > q$ ,  $m \geq 2$ ,  $N(0) < J < K$  так:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left( \frac{K}{N(t - \tau)} \right) - Q \frac{N^m(t - \nu)}{(J - N(t))^2} - qN(t). \quad (3)$$

Разработанной нами модели (3) на начальном этапе идет увеличение численности небольшой группы  $N(0) < J$ . Далее рост остановлен. Вместо стабилизации  $N(t) \rightarrow K$ ,  $N(t_S) < K$  или превышения равновесия  $K$  начинается стадия резкого кризиса с возрастанием  $F(N^2; J^{-1})$  при  $N \rightarrow J$ , потенциал роста еще не нивелирован  $\ln_K$ -регуляцией.

При анализе стремительных инвазий и инфекций актуален сценарий, когда достигнутая численность  $N(t) \rightarrow K$  не будет устойчивой. Стохастическое возмущение динамики значимо при активации противоборства в состоянии критическом для среды. При приближении к порогу разрушения среды наблюдается усиление противодействия, что типично для иммунного ответа организма. Время активации вариативно, но не менее  $\tau_1$ . Пусть  $\tau_1$  варьируется случайной величиной  $\gamma$  в ограниченном

диапазоне. Предложим модель инвазии с возмущенным равномерной случайной величиной запаздыванием  $(t - \tau_1\gamma)$ :

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left( \frac{\mathcal{K}}{N(t - \tau_1\gamma)} \right) - \frac{\delta N^2(t - \tau_1\gamma)}{(J - N(t))^2} - qN(t), \delta > q, \gamma(\omega) \in [1, 2]. \quad (4)$$

Приближение  $N(t)$  к пороговому значению  $J$ ,  $N(0) < J < \mathcal{K}$  влечет резкий переход в глубокий популяционный кризис  $N(t) \rightarrow 0 + \epsilon$ . Сценарий преодоления кризиса с образованием колебаний  $N(t) \rightarrow N_*(t)$ ,  $\max N_*(t) < J$  зависит от стохастических  $\tau$ -факторов. Согласно (4) популяция гарантированно погибает при увеличении репродуктивного потенциала  $r$ . Можно показать, что существует  $r = \bar{r}$ , что для события

$$\lim_{t \rightarrow \bar{t}} N(t; \bar{r}\tau) = 0$$

вероятность  $P > 0$  и  $\exists \hat{r} > \bar{r}$ ,  $t < \infty$  реализуется для данного события  $P = 1$ .  $\hat{r}$  критический порог репродуктивной активности, ведущий к инвазионному кризису после вспышки.

## Литература

1. Соловьева Т.Н., Переварюха А.Ю. Динамическая модель деградации запасов осетровых рыб со сложной внутривидовой структурой // Информационно-управляющие системы. 2016. № 4 (83). С. 60-67.

MSC 34D20

## Modeling stochastically driven population invasions in equations by delayed counteraction

A.Yu. Perevaryukha<sup>1</sup>, I.V. Trofimova<sup>2</sup>, V.V. Mikchailov<sup>1</sup>

St. Petersburg Federal Research Center RAS<sup>1</sup>,  
St. Petersburg State University<sup>2</sup>

*Abstract:* Aggressive invasive processes are increasingly observed in the northern ecosystems due to climate change, southern species are actively crowding out the autochthonous fauna. Processes during invasions turn out to be extremely diverse even for one migratory species in different environments. It is important to consider scenarios for changing the biodiversity of communities in models with variously specified impacts. To describe scenarios of confrontation between invaders and the biotic environment, the paper proposes equations with a perturbed delayed action that simulates adaptation. A description of the situation of long-term fluctuations in abundance with the final state of a critical minimum after the primary outbreak of an overly aggressive invasive species is obtained.

*Keywords:* Modeling of invasion processes, stochastic perturbation, equations with delay.

### References

1. Solovieva T.N., Perevaryukha A.Yu. Dynamic model of degradation of stocks of sturgeons with a complex intrapopulation structure, *Information and control systems*, 2016. Vol. 4. P. 60-67 (in Russian).