

УДК 519.6, 517.926
DOI 10.23671/VNC.2019.1.27734

СЦЕНАРИИ КРИТИЧЕСКОЙ ВСПЫШКИ ЧИСЛЕННОСТИ ИНВАЗИОННОГО ВИДА В МОДИФИКАЦИИ УРАВНЕНИЯ ГОМПЕРТЦА[#]

А. Ю. Переварюха¹

¹ Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН,
Россия, 199178, Санкт-Петербург, 14 линия, 39

E-mail: temp_elf@mail.ru

Аннотация. В работе обсуждается проблема моделирования вариантов развития ситуаций экстремального характера в популяционном процессе, способных возникнуть из-за активного размножения чужеродных видов. Для математической формализации явлений использованы уравнения с отклоняющимся аргументом. В данном экологическом контексте интересно рассмотреть не возникновение циклов или свойств устойчивых колебательных режимов в решениях уравнений, а проведение поиска специфических переходных сценариев популяционной динамики. Предлагается последовательно ряд модификаций на основе уравнения Гомпертца, как оказалось, подходящего для совершенствования не менее обоснованно, чем модели Хатчинсона или Николсона. В вариантах с учетом функции сопротивления биотического окружения получены сценарии гибели популяции после вспышки и образования устойчивой малочисленной группы с прохождением предельно допустимой барьерной численности. Полученные вычислительные сценарии имеют практическую интерпретацию при анализе развития событий после вселения опасных новых видов в консервативные экосистемы. Усовершенствована оригинальным дополнением модель для случая существования явного критически низкого L -порога численности, гибко корректирующая свойства популяционной динамики при интервально проявляющемся действии эффекта Олли. Полученные модельные сценарии сходны для группы инвазионных и опасных инфекционных процессов, что подтверждает нашу идею о том, что кибернетические механизмы регуляции превалируют над видовой экологической специфичностью чужеродных популяций.

Ключевые слова: уравнения с запаздыванием, экстремальные состояния популяций, переходные режимы, циклы, моделирование инвазионных процессов, чужеродные виды, кибернетика биологического противоборства.

Mathematical Subject Classification (2000): 37N25, 92C42, 81T80.

Образец цитирования: Переварюха А. Ю. Сценарии критической вспышки численности инвазионного вида в модификации уравнения Гомпертца // Владикавк. мат. журн.—2019.—Т. 21, вып. 1.—С. 51–61. DOI: 10.23671/VNC.2019.1.27734.

Введение

В предыдущей работе [1] мы рассмотрели варианты актуальных модификаций биологических моделей на основе известного уравнения популяционной динамики с запаздыванием $N(t - \tau)$ Хатчинсона [2]. В исследованном многими авторами уравнении математической экологии

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

[#] Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 17-07-00125.

© 2019 Переварюха А. Ю.

происходит бифуркация Андронова — Хопфа и образуется цикл $N_*(t; r\tau)$ релаксационной формы [3], что соответствует экспериментальным данным, однако, колебания при увеличении значения $r\tau$ становятся непригодными для популяционной интерпретации — у каждой модели в предметной области есть параметрический диапазон ее адекватности.

С ростом амплитуды минимумы нереалистично низкие $\min N_*(t; r\tau) \rightarrow 0 + \epsilon$. Пики всплеск численности насекомых-вредителей начинаются не от околонулевых состояний, это общий недостаток двух известных уравнений с $N(t - \tau)$. Как отмечено в работе [4]*, если за большим всплеском следует очень глубокий минимум численности, то такое поведение должно приводить к вымиранию, а в модели (I) при большой амплитуде моментально за низким минимумом следует максимум $|\min_{0+\epsilon} N_*(t_{\min}) - \max N_*(t_{\max})| \rightarrow \infty$, $\lim_{r\tau \rightarrow \infty} |t_{\max} - t_{\min}| = 0$. Данное свойство экологически противоречиво. На графиках сезонных пиков численности (у кукурузного мотылька в Краснодарском крае или инвазионного гребневика в Каспийском море) можно увидеть пики после нулевых значений, но такие графики показывают только особей взрослой стадии развития. Численность личиночной стадии не попадает в учет и на графики, но состояние вида в промежутках между пиками совершенно не близко к нулевому. Аналогично на графиках всплеск вредителей леса показывают размеры пораженных насаждений.

Тем не менее, в реальности существуют специфические сценарии пролонгированного популяционного процесса со значительной амплитудой перепадов численности вида, но такие экологические явления — ограниченные во времени режимы, серийные всплески самопроизвольно затухают. Ситуации при инвазии стремительно размножающегося вселенца не укладываются в рамки обобщенных представлений моделей с наличием баланса вид — среда обитания, т. е. со всюду положительной траекторией $\lim_{t \rightarrow \infty} \sup N(t) < \mathcal{M}$. Сценарий с вымиранием после катастрофической вспышки реалистичен. Как мы покажем далее, сценарий такой деструкции описывается математически в нашей новой модели.

Следующий вариант (1) нашей модификации из [1] был предназначен для преодоления проблемы «глубоких минимумов» у возникшего цикла при значительной амплитуде с ростом репродуктивного потенциала r :

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(\frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN^3(t - \tau))} \right). \quad (1)$$

Так удастся несколько скорректировать свойство у минимумов колебаний:

$$\min_{0 < t < T_*} N_*(t, r) \rightarrow \epsilon, \quad \epsilon \ll 1.$$

Второй вариант (2) из [1] с предкритическим порогом H , резко меняющим эффективность воспроизводства, показывает сценарий стремительного, катастрофического кризиса после разрушения переходного колебательного режима:

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N \left(1 - \frac{N(t - \tau)}{\mathfrak{K}} \right) (H - N(t - \tau)). \quad (2)$$

В модели невынужденной деструкции популяции при переполнении среды величина \mathfrak{K} не тождественна по смыслу параметру K — балансовому равновесию или «емкости экологической ниши» для любого $N(0) > 0$, $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$ из модели (4), с единственным вариантом $N(t) \rightarrow K$. Фактически тут мы в непрерывную модель внесли триггерные свойства в виде смены знака у $(H - N(t - \tau))$.

* На примере популярной модели — уравнения «Nicholson's blowflies revisited».

Для любой новой популяционной модели необходимо обосновать биологическую интерпретацию поведения решения, так для объединенной модификации:

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N(t) \left(\frac{K - N^2(t - \tau)}{(K + cN^3(t - \tau))} \right) (H - N(t - \tau)), \quad (3)$$

подходящего обоснования поведения траектории плавного перехода к $N(t) \rightarrow \infty$ мы не нашли. Перечисленные модификации основаны на расширении уравнения Ферхюльста — Пирла:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right), \quad N(t) = \frac{N(0)e^{rt}}{1 + N(0)(e^{rt} - 1)/K}. \quad (4)$$

Помимо данной модели и квадратичного закона имеются альтернативные способы формализации ограничения репродуктивной активности популяции, приводящей к остановке роста. Существуют альтернативные актуальные сценарии развития/завершения популяционных вспышек помимо варианта единичного «треугольного пика» на графике (согласно [5]) или деструкции всей поддерживающей среды обитания. Наша цель — предложить для сценариев математическое описание.

1. Модификации модели регуляции на основе функции Гомпертца

В данной работе мы рассмотрим модификации моделей для актуальной группы ситуаций, относящейся не к ограниченно-балансовой, но к экстремальной популяционной динамике, когда после вспышки численности в критическое состояние попадает чрезмерно активный в отношении благополучия среды инвазионный вид.

В модели Хатчинсона можно получить сценарий

$$(\exists t_M)(N(0) < K)(\tau > \bar{\tau}) : N(r\tau, t_M) > K, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N(r\tau, t) = K,$$

но подобный режим модели (I) оказывается несущественным временным переполнением экологической ниши, он не будет выглядеть угрожающей экосистеме вспышкой, относящейся к интересующей нас экстремальной динамике численности.

Обзор задач моделирования особого характера популяционных процессов и экстремальной динамики численности дан в предыдущей работе [1]. Один из методов моделирования подобных нестационарных и переходных режимов — формализация запаздывающей регуляции для вычислительного анализа уравнений с отклоняющимся аргументом. Большие современные обзоры по экологическим моделям с запаздыванием представлена в [6] и ранее в работах Гопалсами [7], предложившего два варианта модели (I). Это направление моделирования стало развиваться экстенсивно с увеличением параметров запаздывания $N(t - \tau_1), \dots, N(t - \tau_2), \dots, N(t - \tau_3)$, часто избыточным. Отечественные авторы рассматривали динамику обобщенного уравнения Хатчинсона для случая возрастных групп [8] и двух запаздываний [9].

Модификации модели Ферхюльста — Пирла отличаются положением точки перегиба на кривой асимптотического роста, так как в реальности она редко попадает на значение $K/2$. Рассмотрим варианты модификации модели с запаздыванием на основе функции Гомпертца из уравнения:

$$\frac{dN}{dt} = r \ln \left(\frac{K}{N} \right) N, \quad N(t) = K \exp \left(\ln \left(\frac{N(0)}{K} \right) e^{-rt} \right), \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K. \quad (5)$$

Данную модель применяли в онкологическом контексте для феноменологического описания динамики развития некоторых опухолей [10]. Видимое качественное отличие графика функции Гомпертца от модели Ферхюльста — положение точки \tilde{N} перегиба $F''(\tilde{N}) = 0$ на кривой решения. Включим в модель запаздывающую регуляцию, но иначе, чем в [11], так как дополнение репродуктивного сомножителя $N(t - \tau) \times r$ избыточно:

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

В относительно простой модификации мы обнаружили актуальный вариант динамики (точнее, параметрический диапазон поведения) завершения взрывообразного роста. На рис. 1 показано сравнение динамики (I) и (6) при одинаковых значениях K , τ , $N(0)$. Для модели Хатчинсона тут видна отмеченная нами проблема границы интерпретации параметрических диапазонов — два резких пика у релаксационного цикла при стремящихся к нулю минимумах.

Уравнение (6), помимо очевидных циклических режимов, способно описать более актуальный для развития инвазии чужеродного вида сценарий — особое развитие ограниченной во времени стремительной однократной вспышки численности при малых $N(0)$. Взрывообразный рост при исчерпании ресурсов приходит к малочисленному состоянию. Далее траектория медленно асимптотически приходит к не воздействующему на среду балансу K . В форме полученного решения протекают некоторые вирусные заболевания — из острой фазы инфекции переходят в хроническую (или латентную стадию), если всегда запаздывающий ответ со стороны иммунной системы недостаточен для полного подавления возбудителя. Развитие ВИЧ в организме аналогично приводит после первичной вспышки активности вирионов к длительному относительному балансу в противоборстве, но при нарушении баланса из-за нарастающего запаздывания при поиске ответа на изменчивость вируса следует быстрая повторная вспышка, уже фатальная.

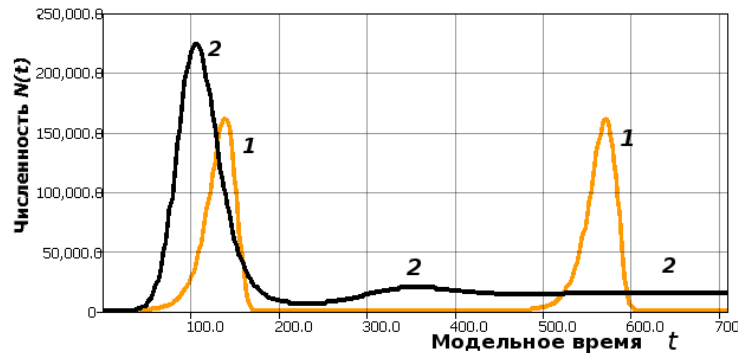


Рис. 1. 1 — релаксационный цикл в (I), 2 — единичная завершающаяся вспышка в (6), $K = 15000$, $\tau = 48$, $r = 0,017$.

При полном соответствии параметров в сценарии траектория уравнения Хатчинсона на $N(0) < K$ монотонно $N(t) \rightarrow K$. Параметры K , τ , $N(0)$, H можно сохранять при сравнении вычислительных экспериментов, предыстория $N([- \tau, 0)) = \text{const}$. Значение репродуктивного параметра необходимо масштабировать при модификации уравнений для получения экологически объяснимой качественно динамики. В обобщенном виде уравнение с $k > 1$ внешним воздействием:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left(\left(\frac{K}{N(t - \tau)} \right)^k \right) - \mathcal{Q}[N(t)], \quad (7)$$

где $\mathcal{Q}[N(t)]$ отражает внешнее давление биотической/иммунной среды и может быть нелинейной функцией, даже зависимостью от $\mathcal{Q}_\tau N(t - \mathcal{T})$, $\mathcal{T} \neq \text{const}$, в нетривиальном противоборстве с изменяющимся вирусом.

3. Моделирование противоборства с инвазией

В большинстве случаев новый вид с высоким репродуктивным потенциалом встречает сопротивление. От эффективности ответной реакции зависит и форма переходного режима и итоговое состояние. Без активного противодействия грозит сценарий демографической катастрофы для среды, описываемый моделью из предыдущей работы. Добавим в правую часть базового уравнения в параметрическом диапазоне флуктуаций простую составляющую независимой убыли $\mathcal{Q} = \sigma N(t)$, $0 < \sigma = \text{const}$ — так отражается целенаправленное регулируемое изъятие, например, в целях промысловой эксплуатации вида:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left(\frac{K}{N(t - \tau)} \right) - \sigma N(t), \quad (8)$$

В модели после первой вспышки при старте инвазии/заражения следует следующая, действительно катастрофическая. Второй глубокий минимум не становится причиной пика, но вычислительный эксперимент завершается, так как $N(t) < 0$ недопустимо. Данную модель перспективно использовать в системах уравнений прямого межвидового противоборства с $\mathcal{Q} = qP(t)$, учитывая прямое действие вида-конкурента P .

Для моделей развития инфекций крайне трудно описать динамику очень разнотипных клеток иммунитета, потому феноменологическое описание сценариев лаконичной моделью актуально. Количественный ответ иммунной системы не полностью определяет эффективность подавления, иногда антитела или клетки «Т-киллеры» не способны распознать вирионы.

Проведем сравнение в вычислительном эксперименте с модификацией модели Хатчинсона с аналогичным дополнением внешнего воздействия при тех же параметрах на рис. 2 при $\sigma = \bar{\sigma} = 0,007$:

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

Остановка расчетов для нашего варианта модели: $N(t) < 0$. Дополнения «репродуктивного показателя» запаздыванием $rN(t - \tau)f[N(t), N(t - \tau)]$ не несут экологического смысла. Популяционное объяснение сценария содержится в графиках экспериментов Г. Гаузе [12] с двумя видами инфузорий, хищником и добычей. Из-за активности хищника там не удавалось получить ни продолжительных колебаний, ни равновесий. Вселенный хищный вид быстро уничтожал полностью свой ресурс после первого либо второго максимума и сам погибал. При наблюдении экстремальной динамики в экспериментах биологами была подвергнута сомнениям известная модель Лотки — Вольтерра с ее теорией возникновения циклов. На самом деле эксперименты не могли опровергать выводы из модели Вольтерра, которая рассматривает ординарный балансируемый случай межвидового противоборства, тогда как Гаузе наблюдал вариант экстремального популяционного взаимодействия — иной по типу процесс, самый наглядный пример которого — инфекция с летальным завершением. К подобному характеру динамики относится поведение без ограниченного положительного (не нулевого) предельного множества траектории системы.

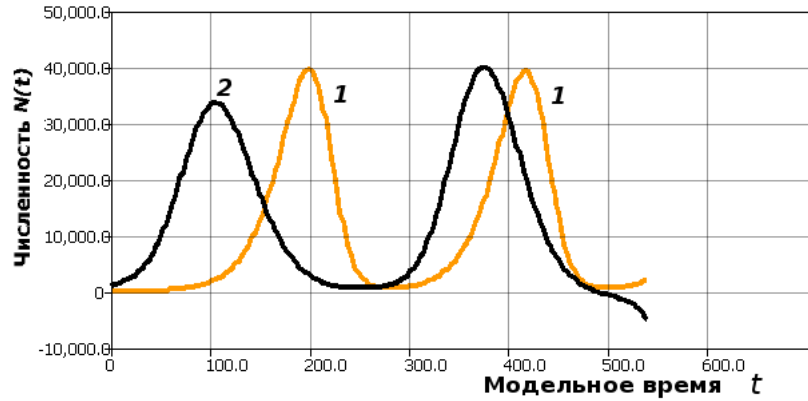


Рис. 2. 1 — релаксационный цикл (I^*), 2 — повторная катастрофическая вспышка и гибель популяции по (8) $K = 15000$, $\tau = 48$, $r = 0,017$, $\sigma = 0,007$.

Итоговый результат противоборства инвазии разумеется зависит от уровня сопротивления. При $\sigma < \bar{\sigma}$ мы получим второй пик меньше первого и обычные затухающие колебания. Сценарий (рис. 3) подсказывает для практики, что эффективно включение борьбы с чужеродным видом именно в период минимумов после первой вспышки, а не в момент нарастания самой вспышки, что только продлит фазу взрывообразного роста.

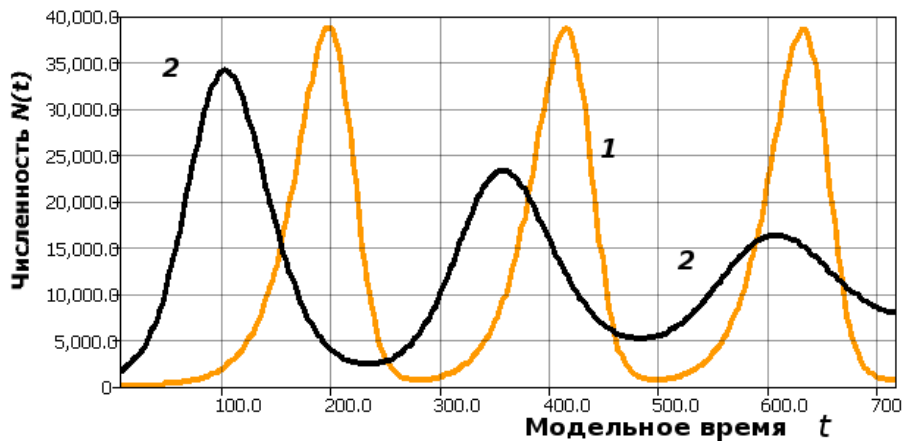


Рис. 3. 1 — релаксационный цикл (I), 2 — затухающие колебания (8) $K = 15000$, $\tau = 48$, $r = 0,017$, $\sigma = 0,006$.

В случае инвазии агрессивного вида, когда авторегуляция при повышении плотности слабая, биотическое сопротивление не оказывается, не включается фактор каннибализма — мы увидим сценарий разрушения среды. Например, в настоящее время проходит гибель самшитовых рощ после вселения опасного вредителя *Cydalima perspectalis* на Черноморском побережье.

4. Модель инвазии с нелинейным сопротивлением среды

Реакция среды не всегда пропорциональна и выражается фиксированной долей изъятия σ , но может отражаться сложной зависимостью. Так, численность паразитических перепончатокрылых, подавляющих размножение насекомых-вредителей, регулируется факторами миграционной активности. Линейное представление внешней регуляции $-\sigma N$

скорее свойственно антропогенному изъятию, биотическое противодействие отражается нетривиально, у любого хищника есть предел насыщения и внутривидовая конкуренция за территорию.

Соединим предложенные нами модификации в итоговой обобщенной модели, которая будет учитывать нелинейно действующий фактор сопротивления биотического окружения вторгающемуся виду:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left(\frac{K}{N(t-\tau)} \right) (\mathcal{U} - N(t-\tau)) - \gamma \frac{N^m(t)}{B + N^2(t)}. \quad (9)$$

Так мы получим сценарий прохождения предкритического популяционного минимума — эффект «bottleneck», после которого популяция уравнивается на уровне Γ — в вычислительном эксперименте рис. 4 (при тех же значениях что и ранее: $\gamma = 0,4$, $\mathcal{U} < B < K$, $B = 10000$, $m = 3$). Относящийся к другому типу экстремальной динамики сценарий описывает более сильную независимую реакцию среды на увеличение численности вселенца. Выражение формы биотического давления $N^m/(B + N^2(t))$ отражает фактор, что сопротивление при $N(0) > \min N(t; r\tau)$ не может резко повышаться сразу за увеличением численности вселенца. Так может проявляться адаптация насекомых-паразитов, атакующего определенные стадии онтогенеза нового в среде вида насекомого-вредителя.

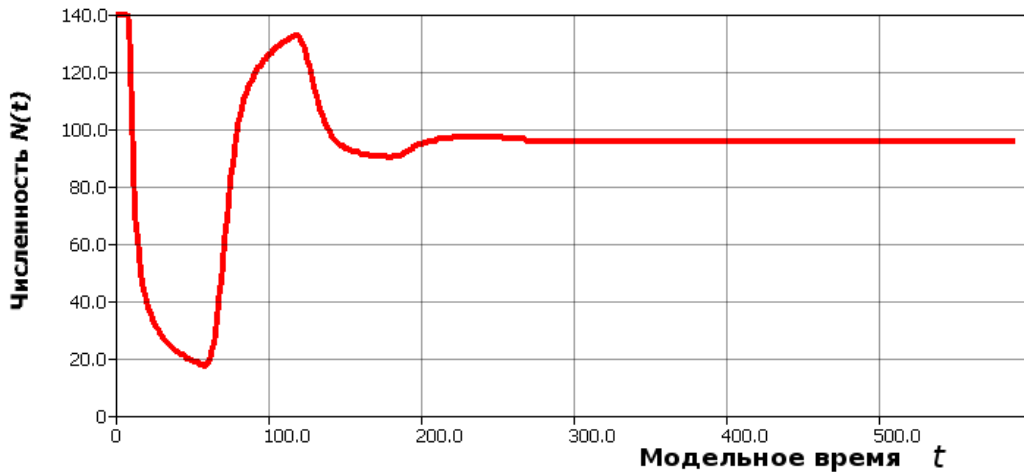


Рис. 4. Сценарий предкритического минимума со стабилизацией в (9).

Для обобщенной модификации мы учли опыт известной экстремальной модели для описания возникновения вспышек еловой листовёртки в Северной Америке из классической работы по применению теории катастроф [13] — уравнения с альтернативными аттракторами (малым и большим равновесием) на основе квадратичной саморегуляции:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) - \gamma \frac{N^2(t)}{B + N^2(t)}, \quad (10)$$

но пересмотрели в (9) формализацию внешнего давления из (10) — увеличили степень нелинейности в предложенном слагаемом, так модель Холлинга не описывает спонтанного завершения фазы стремительного роста численности. Таким образом, предложенная модель с запаздыванием на основе функции Гомпертца может являться базовой для дальнейших модификаций с усложнением зависимости $\ln(F(N(t-\tau)))$ формы противодействия со стороны биотического окружения.

5. Модификация уравнения Базыкина

В завершении нашей серии модификаций предложим модификацию для известной модели Базыкина $\dot{N} = rF(N(t - \tau)) \times (N - L)^m$ [14], рассмотрению свойств которой мы уделили внимание в предыдущей статье [1]. Модель применима к ситуации с наличием пороговой численности $L > 1$ в явном виде — группы особей, обязательной для недопущения вымирания вида при $N(t_k) < L : \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = 0$. Запишем новый вариант таким образом:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left(\left(\frac{K}{N(t - \tau_2)} \right)^k \right) \sqrt[3]{N(t - \tau_1) - L}. \quad (11)$$

Для описания критического размера $N(t) \rightarrow L$ -группы особей нам представляется интересным из соображений о причинах возникновения экологического эффекта Олли (когда желательно укрупнять группы особей для лучшей выживаемости потомства) именно вариант гибко настраиваемой модели (11). Если виду необходимо создавать крупные скопления, значит эволюционно целесообразно $k < 1$ и успех воспроизводства намного превосходит действие внутривидовой конкуренции. Снижение репродуктивного потенциала начинает наблюдаться, когда состояние популяции далеко не оптимальное. В наилучшем состоянии большой группы особей эффект Олли [15] никак не проявляется на регуляции численности. Потому выбор $v(N) = \ln(K/N)$ и степени $m = 1/3$ более логичен, чем для квадратичной регуляции $f(N) = rN(1 - N/K)$, так вымирание не будет почти мгновенным неотвратимым явлением, как в модели Базыкина. В реальности вымирание биологических таксонов может растянуться во времени на геологические периоды. Вспышка численности малой группы насекомых при попадании в новую среду в описываемой моделью ситуации нереальна.

6. Заключение

В работе предложены три модификации модели специфических сценариев популяционной динамики на основе базового уравнения Гомпертца, расширенного для случая запаздывающей регуляции. Модели актуальны при описании инвазионных процессов. Из главного результата работы — модификации уравнения с нелинейностью внешнего воздействия (9) — следует практический вывод для выработки мер противодействия вселенцу (но не вирусной инфекции). Нет смысла включать противодействие на этапе нарастания вспышки численности, так только продлится интервал вспышки. После фазы стремительного роста инвазионный вид через некоторое время оказывается в промежуточном уязвимом состоянии малой группы, но данный интервал без дополнительного воздействия вид может успешно преодолеть. Человеческая популяция аналогично проходила сквозь подобное состояние, называемое в популяционной биологии «бутылочным горлом». Далеко не все популяции способны преодолеть кризис, как показывают наши модельные сценарии, ведь иначе стремительные вселения были бы ординарным, но не эпизодическими событиями.

Модификации качественно отличаются от хорошо изученных аналогов, так в (I) допустимо

$$(\exists t_M)(N(0) < K)(\tau > \bar{\tau}) : N(r\tau, t_M) > K, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} N(r\tau, t) = K,$$

но только в виде незначительного переполнения экологической ниши, не влекущего критических последствий. Добавление независимой убыли в (I*) улучшает свойства цикла

в части смещения $\min N_*(r\tau, t)$, но в таком случае уже нет промежутка прохождения минимально возможных значений численности после фазы вспышки.

Наиболее наглядны из встречающихся в реальности ситуаций биологического противоборства с запаздывающей регуляцией — сценарии протекания инфекций, способных оказывать разрушительное воздействие на организм. Уровень накопления возбудителя, соотносящийся с «емкостью ниши» практически достижим, но в таком состоянии организм существовать долго не способен и переходный режим острой фазы завершается. Вариант завершения зависит от функции иммунного сопротивления, где важнейший фактор время выработки ответа. Соответствует полученному модельному сценарию переход к хроническому течению — на рис. 5 показан типичный вариант динамики вирусного гепатита *C*. На схеме пунктиром показано нарастание иммунного ответа, специфиче-

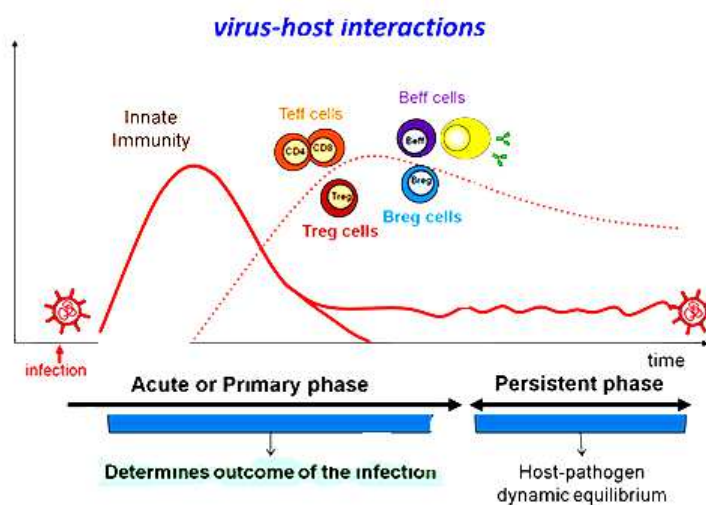


Рис. 5. Динамика инфекции гепатита и иммунного ответа [16].

ских клеток в крови. Становится очевидна важность рассмотрения запаздывания в экстремальных процессах, тут от скорости проявления иммунного ответа зависит тяжесть последствий заболевания. Иммунная система представляет собой сложный конгломерат разнотипных клеток с взаимной активацией, дифференцировкой и главное индивидуальной памятью, потому это наиболее сложная для математического описания физиологическая структура, для проявления результативности которой мы можем подобрать феноменологическое сценарное описание.

Перспективным средством борьбы с нежелательными инвазиями считается целенаправленная акклиматизация естественных конкурентов, но в настоящее время имеется только несколько успешных примеров биологического подавления. Дальнейшей актуальной задачей представляется моделирование сценариев явного противоборства инвазионных видов. В экологии достаточное количество кратковременных, но важных явлений, которые трудно рассматривать в рамках традиционной асимптотической динамики.

Литература

1. Переварюха А. Ю. Сценарий невынужденной деструкции популяции в модификации уравнения Хатчинсона // Владикавк. мат. журн.—2017.—Т. 19, № 4.—С. 58–69. DOI: 10.23671/VNC.2018.4.9168.
2. Hutchinson G. An Introduction to Population Ecology.—New Haven: Yale Univ. Press, 1978.—234 p.
3. Kolesov A. Yu., Mishchenko E. F., Rozov N. Kh. A modification of Hutchinson's equation // Comp. Math. and Math. Phys.—2010.—Vol. 50, № 12.—P. 1990–2002. DOI: 10.1134/S0965542510120031.

4. Глызин С. Д. Математическая модель эксперимента Николсона // Модел. и анализ информ. систем.—2017.—Т. 24, № 3.—С. 365–386. DOI: 10.18255/1818-1015-2017-3-365-386.
5. Odum H. T. Systems Ecology.—N. Y.: Wiley, 1983.—644 p.
6. Ruan S. Delay differential equations in single species dynamics // Delay Differential Equations and Appl.—Berlin: Springer, 2006.—P. 477–517. DOI: 10.1007/1-4020-3647-7_11.
7. Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G. Time lags in a «food-limited» population model // Applicable Analysis.—1988.—Vol. 31, № 3.—P. 225–237. DOI: 10.1080/00036818808839826.
8. Глызин С. Д. Учет возрастных групп в уравнении Хатчинсона // Модел. и анализ информ. систем.—2007.—Т. 14, № 3.—С. 29–42.
9. Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh. Extremal dynamics of the generalized Hutchinson equation // Comp. Math. and Math. Phys.—2009.—Vol. 49, № 1.—P. 71–83. DOI: 10.1134/S0965542509010059.
10. Laird A. K. Dynamics of tumor growth // British J. of Cancer.—1964.—Vol. 18, № 3.—P. 490–502. DOI: 10.1038/bjc.1964.55.
11. Piotrowska J., Forysz U. The nature of Hopf bifurcation for the Gompertz model with delays // Mathematical and Computer Modelling.—2011.—Vol. 54, № 9–10.—P. 2183–2198. DOI: 10.1016/j.mcm.2011.05.027.
12. Gause G. F. The Struggle for Existence.—Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.—163 p.
13. Ludwig D., Jones D., Holling S. Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems: The Spruce Budworm and Forest // The Journal of Animal Ecology.—1978.—Vol. 47, № 1.—P. 315–332.
14. Bazykin A. D. Nonlinear Dynamics of Interacting Populations.—London: WSP, 1998.—198 p.
15. Hutchings J. A. Renaissance of a caveat: Allee effects in marine fish // ICES J. of Marine Science.—2014.—Vol. 71, № 8.—P. 2152–2157. DOI: 10.1093/icesjms/fst179.
16. URL: <https://www.upf.edu/web/virology-unit/virus-host>.

Статья поступила 11 мая 2018 г.

ПЕРЕВАРЮХА АНДРЕЙ ЮРЬЕВИЧ

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН,
старший научный сотрудник лаборатории прикладной информатики
РОССИЯ, 199178, Санкт-Петербург, 14-линия, 39

E-mail: temp_elf@mail.ru

<http://orcid.org/0000-0002-1049-0096>

*Vladikavkaz Mathematical Journal
2019, Volume 21, Issue 1, P. 51–61*

SCENARIOS OF CRITICAL OUTBREAK OF INVASIVE SPECIES IN NEW MODIFICATION OF GOMPERTZ EQUATION

Perevarukha, A. Yu.¹

¹ Saint Petersburg Institute for Informatics and Automation
of the Russian Academy of Sciences,
14-th Liniya, V.I., 39, Saint Petersburg 199178, Russia
E-mail: temp_elf@mail.ru

Abstract. The paper discusses the problem of modeling the variants of the development of situations of extreme type in the population process that can arise due to the propagation of alien species. For mathematical formalization of phenomena, equations with a delay argument are used. In the above-mentioned environmental context, it is interesting to consider not the occurrence of cycles or the properties of stable oscillation modes in the solution of such equations. We urgently need to search for specific transitional scenarios of population dynamics. A series of modifications based on the Gompertz equation is proposed successively, as proved to be more suitable for improvement than the Hutchinson or Nicholson models. In models involving the function of the resistance of the biotic environment, scenarios of the death of the population after the

outbreak were obtained. An alternative variant of the numerical scenario is the formation of a stable small group with the passage of the permissible barrier number of adults in the population. The resulting computational scenarios have a practical interpretation in the analysis of the possible development of events after the introduction of dangerous new species into conservative ecosystems. Improved by the original complement and model for an explicitly critical low L -quantity, flexible correction of the properties of the population dynamics under the action of the Allee effect, than the function $\dot{N} = F(N^2) \times (N(t) - L)$ from the well-known Bazykin model. The resulting model scenarios are similar for a group of invasive and dangerous infectious processes, which undermine our idea that cybernetic regulatory mechanisms take precedence over ecological species specificity of alien populations.

Key words: delayed equations, extreme states of populations, transitional regimes, cycles, modeling of invasive processes, alien species, cybernetics of biological warfare.

Mathematical Subject Classification (2000): 37N25, 92C42, 81T80.

For citation: Perevarukha, A. Yu. Scenarios of Critical Outbreak of Invasive Species in New Modification of Gompertz Equation, *Vladikavkaz Math. J.*, 2019, vol. 21, no. 1, pp. 51–61 (in Russian). DOI: 10.23671/VNC.2019.1.27734.

References

1. Perevarukha, A. Yu. Scenario of Involuntary Destruction of a Population in a Modified Hutchinson Equation, *Vladikavkaz Math. J.*, 2017, vol. 19, no. 1, pp. 58–69 (in Russian). DOI: 10.23671/VNC.2018.4.9168.
2. Hutchinson, G. *An Introduction to Population Ecology*, New Haven, Yale Univ. Press, 1978, 234 p.
3. Kolesov, A. Yu., Mishchenko, E. F. and Rozov, N. Kh. A Modification of Hutchinson's Equation, *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, 2010, vol. 50, no. 12, pp. 1990–2002. DOI: 10.1134/S0965542510120031.
4. Glyzin, S. D. Mathematical Model of Nicholson's Experiment, *Modeling and Analysis of Information Systems*, 2017, vol. 24, no. 3, pp. 365–386 (in Russian). DOI: 10.18255/1818-1015-2017-3-365-386.
5. Odum, H. T. *Systems Ecology*, N. Y., Wiley, 1983, 644 p.
6. Ruan, S. Delay Differential Equations in Single Species Dynamics, *Delay Differential Equations and Appl.*, Berlin, Springer, 2006, pp. 477–517. DOI: 10.1007/1-4020-3647-7_11.
7. Gopalsamy, K., Kulenovic, M. and Ladas, G. Time Lags in a «Food-Limited» Population Model, *Applicable Analysis*, 1988, vol. 31, no. 3, pp. 225–237. DOI: 10.1080/00036818808839826.
8. Glyzin, S. D. A Registration of Age Groups for the Hutchinson's Equation, *Modeling and Analysis of Information Systems*, 2007, vol. 14, no. 3, pp. 29–42 (in Russian).
9. Glyzin, S. D., Kolesov, A. Yu. and Rozov, N. Kh. Extremal Dynamics of the Generalized Hutchinson Equation, *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, 2009, vol. 49, no. 1, pp. 71–83. DOI: 10.1134/S0965542509010059.
10. Laird, A. K. Dynamics of Tumor Growth, *British Journal of Cancer*, 1964, vol. 18, no. 3, pp. 490–502. DOI: 10.1038/bjc.1964.55.
11. Piotrowska, J. and Forysz, U. The Nature of Hopf Bifurcation for the Gompertz Model with Delays, *Mathematical and Computer Modelling*, 2011, vol. 54, no. 9–10, pp. 2183–2198. DOI: 10.1016/j.mcm.2011.05.027.
12. Gause, G. F. *The Struggle for Existence*, Baltimore, Williams & Wilkins, 1934, 163 p.
13. Ludwig, D., Jones, D. and Holling, 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.
14. Bazykin, A. D. *Nonlinear Dynamics of Interacting Populations*, London, WSP, 1998, 198 p.
15. Hutchings, J. A. Renaissance of a Caveat: Allee Effects in Marine Fish, *ICES Journal of Marine Science*, 2014, vol. 71, no. 8, pp. 2152–2157. DOI: 10.1093/icesjms/fst179.
16. URL: <https://www.upf.edu/web/virology-unit/virus-host>.

Received May 11, 2018

ANDREY YU. PEREVARYUKHA
Saint Petersburg Institute for Informatics and Automation
of the Russian Academy of Sciences,
14-th Liniya, V.I., 39, Saint Petersburg 199178, Russia,
Senior Researcher of the Laboratory of Applied Informatics
E-mail: temp_elf@mail.ru
<http://orcid.org/0000-0002-1049-0096>