

УДК 517.929+616.9

# Моделирование спонтанного перехода от критической $K$ -емкости к альтернативным асимптотическим состояниям популяции<sup>1</sup>

А. Ю. Переварюха

Санкт-Петербургский институт информатики и автоматизации РАН

Санкт-Петербург 199178. E-mail: temp\_elf@mail.ru

**Аннотация.** Обсуждается моделирование критического развития инвазионного процесса популяции с большим репродуктивным  $r$ -параметром. Ситуации вселения чужеродных видов могут вариативно вызывать явление вспышек, что зависит от исходной группы  $N(0)$ , регуляции и сопротивления среды. Мы предлагаем описать вариативность новыми уравнениями с запаздыванием. Разработана модель, где в зависимости от соотношения параметров  $r, \tau, \gamma$  реализуется два практически значимых сценария после монотонного достижения максимума  $N(t) \rightarrow \max N(t_m)$  численности. Разрушение инвазионной популяции при истощении ресурсов через некоторое время  $t_\infty > t_m$  реализуется с выходом траектории к  $N(t) \rightarrow \infty$ . При меньших значениях репродуктивной активности реализуется монотонное снижение от  $K$ -емкости к малочисленному равновесному уровню:  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = L, L < \max N(t_m)$ . Подобным образом, в зависимости от изменений исходного состояния  $N(0)$ , может развиваться острая инфекция — по летальному пути, либо с превращением в хроническую на стабильном  $\mathfrak{H}$ -уровне. Рассмотрена модель с нелинейным противодействием инвазии. Получен сценарий прохождения популяцией предкритического минимума численности  $\min N(t) < L < K$  после неустойчивого равновесного  $N(t_k) \approx K, t_k < \infty$ . Сценарий наблюдается при резком усилении активного сопротивления со стороны биотического окружения или выработке запаздывающего иммунного ответа, тогда  $\exists N(0), N(t) \rightarrow L \ll K$ . В сценариях не наблюдается разрушающихся релаксационных циклов  $N_*(t; \tau r)$ , как в ранее предложенном нами уравнении  $\dot{N} = rf(N^2(t - \tau))(H - N(t - \tau))$  для ситуации деструкции биосистемы.

**Ключевые слова:** уравнения с запаздыванием, критические сценарии динамики популяции, механизмы регуляции, сценарии активных инвазий, иммунный ответ, неустойчивая  $K$ -емкость.

## Modeling of invasive process with spontaneous transition from critical $K$ -capacity of the environment to an alternative asymptotic states of population

A. Yu. Perevaryukha

St. Petersburg Institute for Informatics and Automation of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199178 .

**Abstract.** In the article we discuss the simulation of critical development of the invasive process of a population with a high reproductive  $r$ -parameter. Situations of invasion of alien species can variably cause the phenomenon of outbreaks, depending on the regulation,  $N(0)$  and resistance of the

<sup>1</sup>Работа выполнена по проекту РФФИ 17-07-00125 и частично бюджетной темы АААА-А16-116051250009-8 СПИИРАН.

environment. We propose to describe variability by new equations with delay. We have developed a model where, depending on the ratio of the parameters  $r, \tau, \gamma$ , two practically significant scenarios are realized after a monotonic attainment of the maximum of the invaded species  $N(t) \rightarrow \max N(t_m)$ . Destruction of the invasive population after depletion of the environment's exhaustion after a time  $t_\infty > t_m$  is realized with the output of the trajectory to unlimited growth  $N(t) \rightarrow \infty$ . With the installation of slightly lower values of reproductive activity, a monotonic decrease to a small equilibrium level is realized:  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = L, L < \max N(t_m)$ . Similarly, depending on minor changes in  $N(0)$ , an acute infection can develop — along the lethal pathway, or with the transformation into a chronic one, for example hepatitis C. In the second part, we considered the model of the scenario of the population passing through the critical minimum of the population  $\min N(t) < L < K$  after an unstable equilibrium  $N(t_k) = K$ . The scenario is observed with a sharp increase in the resistance of the biotic environment or the development of a delayed immune response, then the situation occurs  $N(t) \rightarrow L \ll K$ . The appearance of relaxation cycles, as in the previously proposed equation  $\dot{N} = rf(N^2(t - \tau))(H - N(t - \tau))$ , we do not observe. The equation in a scenario with a spontaneous transition from the  $K$ -capacity of saturation of the environment to the minimum  $\mathfrak{H}$ -equilibrium describes the chronicization of viral hepatitis. Model scenarios consider the form of an immune response.

**Keywords:** ODE with delay, critical scenarios of population dynamics, regulation mechanisms, scenarios of acute invasions, immune response, hepatitis C, unstable  $K$ -capacity.

**MSC 2010:** 34A09, 65L07

## 1. Введение

В предыдущей работе [3] нами обсуждался вариант развития экстремально-го характера динамики численности популяции после бифуркации Андронова–Хопфа. Была предложена модель, являющаяся модификацией известного уравнения Хатчинсона из [16]:

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

Модель (1) является расширением популярного уравнения Ферхюльста с известным свойством: для произвольного  $N(0) > 0, \lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$  [5]. В (1)  $K$ -емкость традиционно усредненный равновесный уровень. В модели (1) полагаем, что эффект авторегуляции действует с не от текущего состояния  $N(t)$ , но через функцию-предысторию от существовавшего в прошлом. Однако, квадратичный закон регуляции в правой части оставался и в нашей новой модели из [3], хотя  $\dot{N} = rNf(N^2)$  исключительно умозрительная конструкция. Подобные уравнения ранее строились для объяснения некоторых лабораторных экспериментов [14] и их решения активно исследовались многими авторами [6].

Флуктуации численности с большой амплитудой возникали у изолированных популяций насекомых в лабораторных опытах [7]. Для (1) известно существование орбитально устойчивого цикла [1]. В уравнениях с несколькими включениями  $N(t - \tau)$  можно получить сложную аperiодическую динамику [20], но не в аperiодичности и хаотичности состоит наша цель их усовершенствования. Проблема подобных моделей, как (1) (или «blowfly equation» [10]) — образование «глубоких минимумов» релаксационного цикла. Как отмечено в [2]: «лабораторная популяция, которую изучал Николсон, могла неожиданно вымереть...». В реальности

трудно представить гибель адаптированной популяции с высокой способностью к самовосстановлению. Вид мух *Lucilia cuprina* не разрушает природную среду.

В настоящей статье мы опишем альтернативные по отношению к классической квадратичной форме зависимости для математического выражения авторегуляции с запаздыванием  $rf(N(t - \tau))$ . Рассмотрим сценарии явного и неявного противодействия вселению со стороны биотического окружения. С такой запаздывающей регуляцией сталкивался каждый из нас в виде ответа иммунной системы, сложно устроенного набора из активирующихся по цепочке разновидностей групп клеток, действие которых можно описать наверно только феноменологически. Покажем в новых уравнениях альтернативность путей развития взрывообразного популяционного процесса, не связанного с образованием  $N_*(t; r\tau)$ -циклов.

## 2. Базовая формализация для запаздывающей регуляции

Для цели приведения в соответствие поведения модели с запаздыванием и свойствами реально наблюдавшихся осцилляций с большой амплитудой мы предложили модификацию, увеличив степень нелинейности  $N^k$  в правой части [4]. Преодолев проблему «глубоких минимумов», модифицировав модель из [11], можно получить математическое описание весьма опасного, но нечастого сценария популяционной динамики. Подобный сценарий описан в [9] как начало пилообразной вспышки у насекомых-фитофагов — опасного кольчатого шелкопряда в лесах Канады. Мы получим описание для начала вспышки в уравнении:

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

Полученная серия пиков в (2) без нереального свойства минимума  $\min N_*(r\tau, t) \rightarrow 0 + \epsilon$  и с наибольшим  $\max N_*(r\tau, t_{m1}) > \max N_*(r\tau, t_{m1} + t_p)$  в самом начале вспышки, как на рис. 1 после бифуркации: В биологической реальности, когда амплитуда

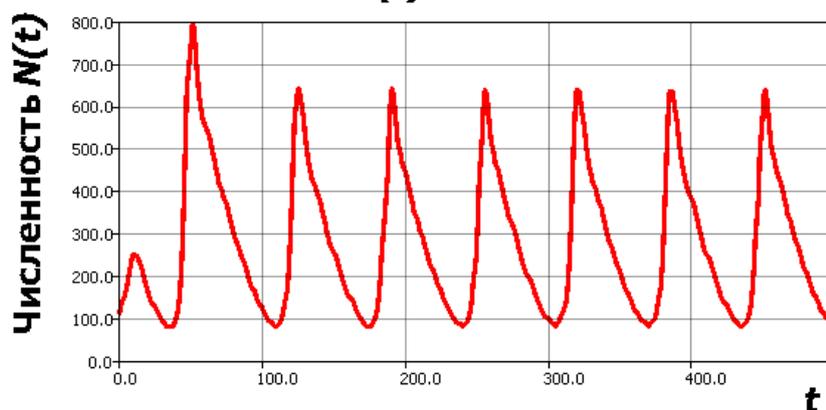


Рис. 1. Колебания в (2) с  $\min N_*(r\tau, t_1) \rightarrow L > \epsilon$ .

$|\max N_*(r\tau, t) - \min N_*(r\tau, t)| \rightarrow \mathcal{A}_*(r\tau)$  велика, то пульсирующая вспышка должна демпфироваться:  $\overline{N}_*(r\tau, t) = K$ . Либо полностью уничтожить поддерживающую среду за конечное время. Известные модели [13] предполагали возможность неограниченного возрастания амплитуды  $\mathcal{A}_*(r\tau)$ . пилообразная вспышка насекомых должна затухать сама при  $\mathcal{A}_*(r\tau) < K$  и переходить в иной режим.

Мы рассмотрели ранее расширение (1) как уравнение с ёмкостью полунасыщения  $0 < \mathfrak{H} < K$  в (3). Эта введенная нами величина  $\mathfrak{H}$  альтернативна критически низкому — неустойчивому равновесию  $\mathfrak{L}$ -порогу численности  $\mathfrak{L} < K$  из модели Базыкина <sup>2</sup>

$$\frac{dN}{dt} = r_1 N(t) \left( 1 - \frac{N(t-\tau)}{K} \right) (\mathfrak{H} - N(t-\tau)). \quad (3)$$

Знак множителя  $(\mathfrak{H} - N(t-\tau))$  тут может менять ролями слагаемые логистического уравнения. В уравнении (3) мы получили ситуацию, когда после бифуркации Андронова–Хопфа происходит появление и разрушение релаксационных колебаний с образованием псевдопериодической и не диссипативной траектории. На рис. 2 показан вычислительный эксперимент для сценария с выбросом цикла ( $N(t) \rightarrow \infty, \bar{r} = 0.000173, K = 15000, \mathfrak{H} = 5000, \tau = 4$ ) после увеличения амплитуды. Расчет останавливается ошибкой переполнения, ведь любая популяция

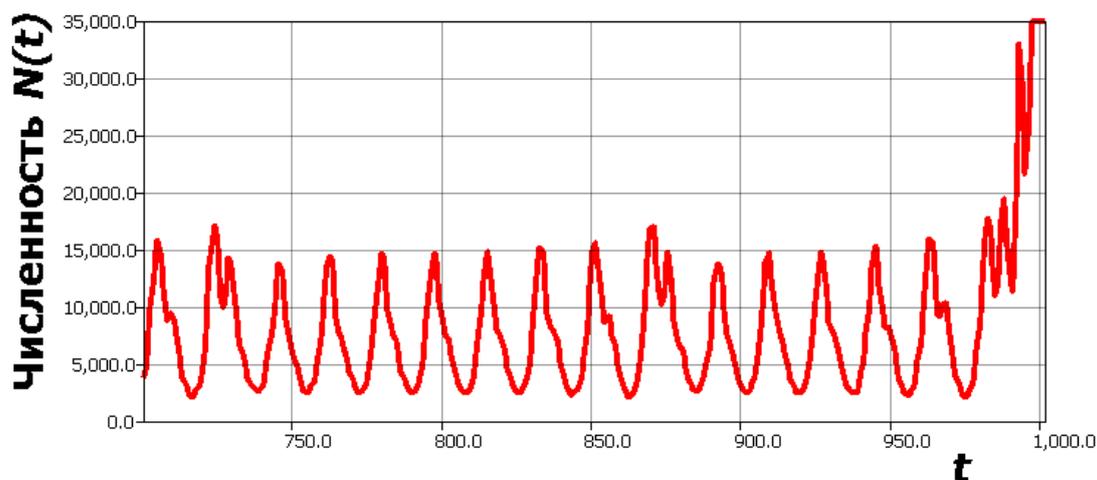


Рис. 2. Разрушение релаксационного цикла в модели (3).

конечна. Модель динамики в (3) трактует тот факт, что  $\mathcal{A}_*(r\tau)$  не может быть неограниченной характеристикой при любых  $r\tau$ . Полученный сценарий описывает возможность разрушения видом среды, что может наблюдаться для специфического случая островной популяции. Как известно из наблюдений, популяционные циклы млекопитающих в арктических широтах — неустойчивое явление.

<sup>2</sup>Можно рассмотреть соединенное уравнение с регуляцией:  $r f(N^2(t)) \times (\mathfrak{H} - N(t-\tau)) \times (N(t) - \mathfrak{L})$ , но нам проблематично предложить его интерпретацию.

В моменты  $\max N_*(r\tau, t_{m1})$  они способны изменять среду обитания. Северные ареалы испытывают помимо биотического нерегулярное климатическое воздействие. Как показал опыт с оленями на острове Беринга, для поддержания популяции в колеблющемся балансе необходимо независимое изъятие:  $-\Psi(N)$  в уравнении  $\dot{N} = rf(N(t-\tau)) - \Psi$ . Иначе без охоты почва будет ими вытоптана. Простое решение  $\Psi = const$ . Возможен вариант  $\Psi(N(0))$ . Модель с постоянной независимой долей убыли  $Q$ :

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

Инвазионные процессы могут развиваться различным образом и необязательно проходить через выраженную колебательную динамику, подобную малярийной инфекции. Часто наблюдается явление вспышки численности. Быструю вспышку явно нелогично описывать как орбитально устойчивый цикл. Вспышка инвазионного вида — переходный режим существования вида в волатильной среде и не описывается асимптотическим состоянием траектории.

После первой фазы роста численности дальнейшая картина вспышек разнообразна. Вид может стать доминирующим в локальном ареале, вытеснив автохтонные и прийти в равновесие — этот сценарий описывается известными моделями: на основе квадратичной регуляции или «blowfly equation» с экспоненциальной.

Возникают и описаны экологами другие экстремальные ситуации инвазий, для которых авторегуляция как в (2) не соответствует реальности.

### 3. Логарифмическая авторегуляция для трех сценариев инвазии

Квадратичное давление плотности на размножение это только частная гипотетическая формализация. В реальности многие популяции предпочитают высокую стабильную плотность и с трудом переносят малочисленные состояния. Птицы образуют колонии, насекомые-фитофаги формируют большие скопления, как тли и псиллиды. Плотность не мешает социальным насекомым: пчелам и муравьям. Таким образом, выражение с отрицательным  $-rN^2/K$  не обязательное условие поддержания баланса со средой в динамической модели с сосредоточенным запаздыванием типа (1). Дополнительно учтем, что популяция в модели должна быть при включенном действии регуляции ограниченной  $\sup N(t) < \mathcal{M} \in \mathbb{N}$ , так как  $N(t) \rightarrow \infty$  мы считаем разрушением её экосистемы. Экстремальная динамика может провоцироваться без флуктуаций с большой амплитудой.

Выберем другую форму правой части  $f(N) = rN \ln(K/N)$ , достигающую равновесия при  $\ln(K/N) = 1$ , включим в уравнение запаздывание  $rN(t) \ln(K/N(t-\tau))$  и предпороговую величину  $\mathfrak{H}$ :

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

Уравнение может описывать достаточно актуальный характер инвазионного процесса, который может кардинально поменяться при небольшом изменении  $r$ -параметра, нас интересуют значительные значения  $\tau \approx 50$ . Более того, популяционная модель может иметь альтернативную асимптотику без возмущений параметров  $r, \tau, \mathfrak{H}$ .

В первом сценарии происходит логистический рост численности и затухающие осцилляции (как в уравнении Хатчинсона при малых  $r\tau$ )  $N(t) \rightarrow K$ , но далее равновесие оказывается неустойчивым. Траектория покидает окрестность значения  $K$  и  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) \rightarrow \infty$  как на рис. 3. Решение не ограничено ( $\tau = 58, K = 15000, r = 0.000003350, \mathfrak{H} = 5000$ ) и заканчивается ошибкой переполнения. Модель

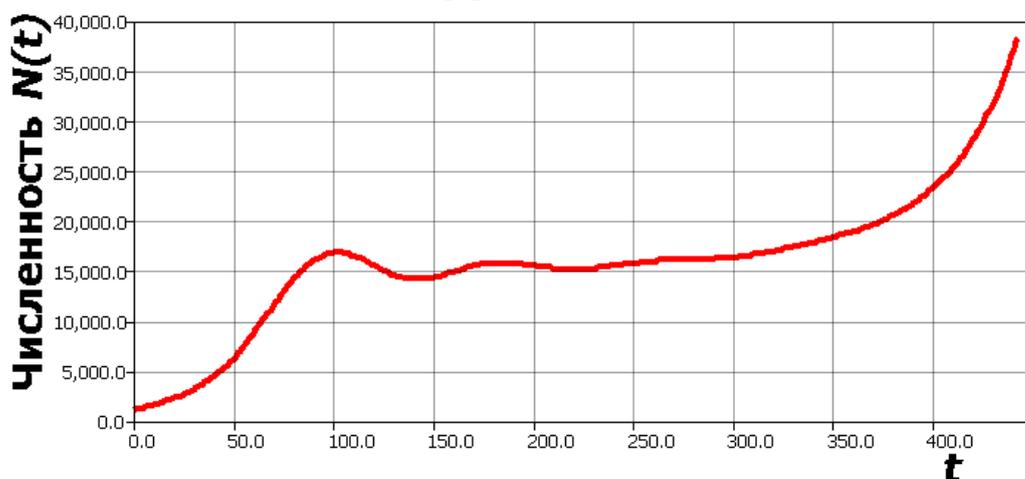


Рис. 3.  $N(t) \rightarrow \infty$  после  $N(t) \approx K$  в (4) при  $N(0) = 190$ .

демонстрирует разрушение среды после мнимой стабилизации, но как мы знаем вариант переходного режима зависит от начальных условий. Важно и  $\hat{t}$  — время квазистаблизации  $N(t) \approx K$ . Увеличим  $N(0)$  так, что  $N(0) < \mathfrak{H}$  и мы увидим другую картину на рис. 4 (аналогичные значения параметров) при изменении начальных условий —  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) \rightarrow \mathfrak{H}$ . Очевидно  $N(0) \rightarrow \mathfrak{H}$  сокращает длительность затухающих колебаний. Подобное произошло с инвазивным гребневиком в Черном море [17]. Существует сценарий перехода от затухающих колебаний в окрестности  $K$  к колебаниям в окрестности  $\mathfrak{H}$ , собственно в этот момент  $\mathfrak{H} - N(t - \tau) = 0, t \rightarrow \infty$  и такое равновесие устойчиво к возмущениям (рис. 5а). Данный сценарий показывает естественное снижение численности после захвата ареала инвазивным видом с критически опасным  $K$ . Спонтанное падение после достижения  $K$ -емкости вызвано активным конкурентным противоборством с автохтонной биотой. Подобным ответом на чрезмерное размножение инвазионного агента может служить иммунная система организма, которая, тем не менее, не всегда способна подавить полностью чужеродный объект. Пороговой величиной выступает  $N(0)$ . Инвазионный процесс останавливается на равновесии, но это существенный уровень: в нашем эксперименте  $\mathfrak{H} = K/3$ .

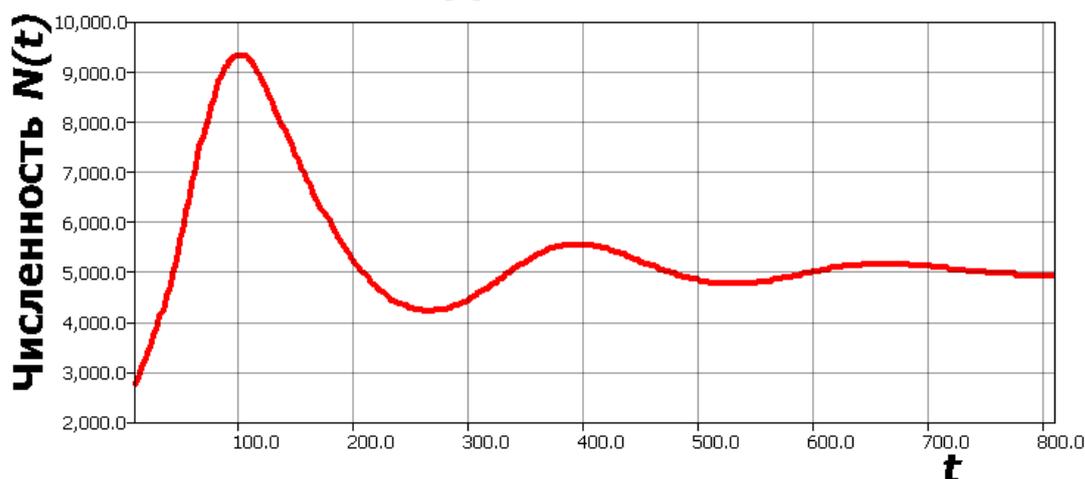


Рис. 4. Стабилизация инвазии  $N(t) \rightarrow \mathfrak{N}$ ,  $\max N(t) < K$  в (4) при  $N(0) = 2190$ .

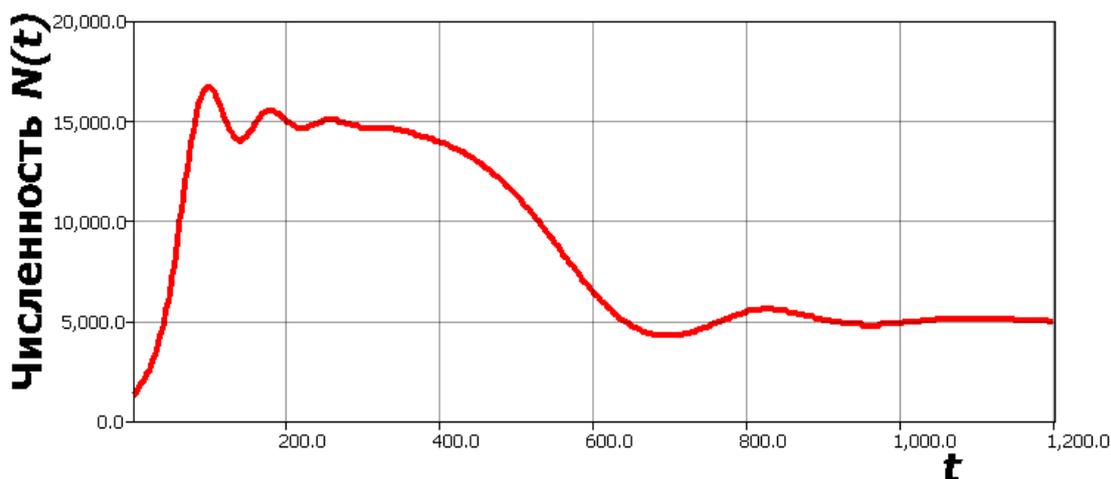


Рис. 5. Спонтанный переход  $\lim_{t \rightarrow t_m} N(t) = K \pm \epsilon$ ,  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = \mathfrak{N}$  в (4) при  $N(0) = 1099 \ll \mathfrak{N}$ .

Сценарий нашей модели (4) наилучшим образом укладывается в протекание хронического гепатита С. При немного запаздывающей выработке антител к вирусу HCV — из равновесия (рис. 5б), которое не может быть устойчивым (так как печень долго его не выдержит  $K$ -ёмкости), содержание вирусной РНК достигает предельно возможной для жизни концентрации.

ALT на графике протекания инфекции — *Alanine aminotransferase*, это фермент, который обнаруживается в крови при разрушении клеток печени. Появляется Аланинаминотрансфераза резко, но с запаздыванием по сравнению с РНК HCV-вируса.

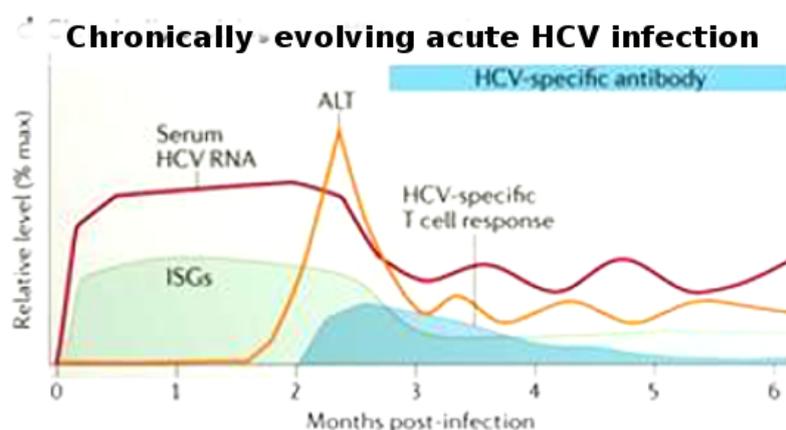


Рис. 6. Превращение гепатита из острой  $N(t) \rightarrow K$  в хроническую  $N(t) \rightarrow \mathfrak{H}$  форму [21].

Независимое постоянное изъятие  $Q$  (или антивирусная терапия):

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left( \frac{K}{N(t-\tau)} \right) (\mathfrak{H} - N(t-\tau)) - QN(t-\tau_1).$$

Уравновесит процесс с меньшим  $\mathcal{L} < \mathfrak{H}$  значением равновесия. Воздействие может быть сложнее  $Q = const$ , как в форме с адаптационным запаздыванием  $\Psi[N(t-\mathcal{T})]$ .

#### 4. Сценарий прохождения предкритического $\mathcal{L}$ -минимума

В природе известно существование реликтовых популяций. Ранее эти виды были более многочисленными, даже доминирующими. Потом условия изменились. Конкурентное давление биотического окружения усилилось. Вид резко сокращает численность пройдя через глубокий овражный  $\mathcal{L}$ -минимум. Очевидно, не все популяции были способны преодолевать малочисленное состояние, иначе вторжения случайных вселенцев были бы постоянны. В экологии эффект коллапса до предельно малой численности назван стадией горлышка бутылки. Человеческая популяция Евразии тоже проходила малочисленное состояние горлышка на ранних этапах после выхода группы людей из Африки.

Дальнейшая судьба видов-реликтов может быть различна, рассмотрим варианты в следующих уравнениях.

##### 4.1. Модель с активным сопротивлением

Предложим модель сильного конкурентного/иммунного давления с  $\Psi(N^m(t)) \neq const$ :

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \ln \left( \frac{K}{N(t-\tau)} \right) (\mathfrak{H} - N(t-\tau)) - \gamma \frac{N^m(t)}{B + N^2(t)}. \quad (5)$$

Так мы получим сценарий прохождения критического минимума — эффект «bottleneck», после которого популяция уравнивается на уровне  $\mathcal{L} < N(0)$ , как на рис. 6 (при тех же значениях, что и ранее,  $\gamma = 0.4, \mathfrak{H} < B < K, B = 10000, m = 3$ ) Сценарий описывает более сильную независимую реакции среды на

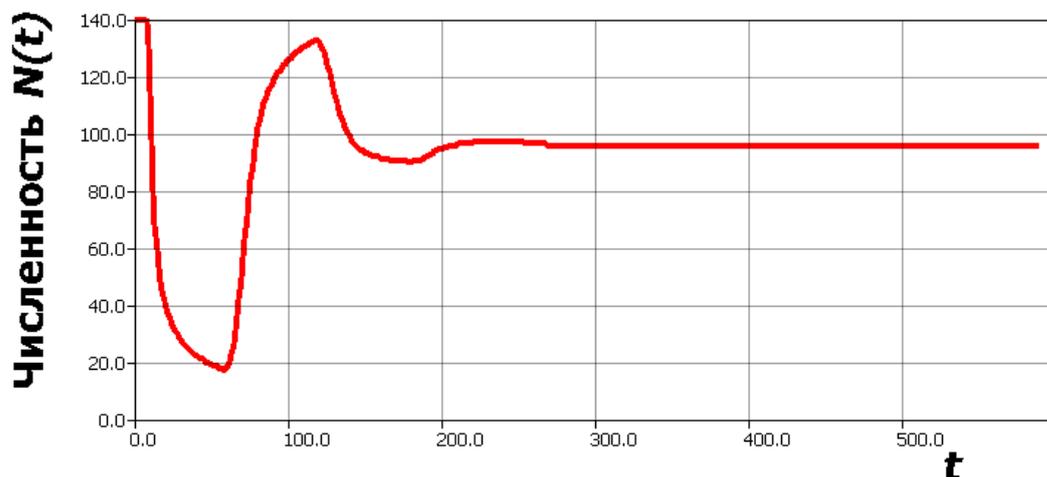


Рис. 7. Сценарий прохождения опасного  $\mathcal{L}$ -минимума численности.

увеличение численности вселенца. Слагаемое  $N^m/(B + N^2(t))$  означает, что активность давления хищников/антител пропорционально скоплению доступных жертв. Уравнение было предложено Людвигом, Джонсом и Холлингом [15] для описания вспышек уничтожающей леса в Канаде еловой листовертки в такой форме:

$$\frac{dN}{dt} = rN(t) \left( 1 - \frac{N(t)}{K} \right) - \gamma \frac{N^2(t)}{B + N^2(t)}, \quad (6)$$

Для модификации в (6) использовалось базовое уравнение Ферхюльста.

В полученном нами сценарии многочисленная популяция приобретает статус «исчезающий вид». Процесс исчезновения может растянуться на много лет. Подобный сценарий реализуется для осетровых рыб Каспийского моря из-за сокращения путей для нереста и интенсивного промысла на миграционных путях [19].

#### 4.2. Сценарий хронизации «bottleneck» опасной инвазии

Сценарий «bottleneck» для инвазионного вида с очень большим  $r_g = 10^3 \times r$  отличается стремительным падением численности  $t_l = \tau$  как на рис. 7. Следует стабилизация на низком уровне «бутылочного горлышка»:  $N(t) \rightarrow \mathcal{L}, N(0) < \mathcal{L} < \mathfrak{H}$ . В некоторых случаях модель можно переписать как зависимость изъятия от начальной численности:

$$\frac{dN}{dt} = r_g N(t) \ln \left( \frac{K}{N(t - \tau)} \right) (\mathfrak{H} - N(t - \tau)) - \gamma \frac{N^2(0)}{B + N^2(t - \tau)}. \quad (7)$$

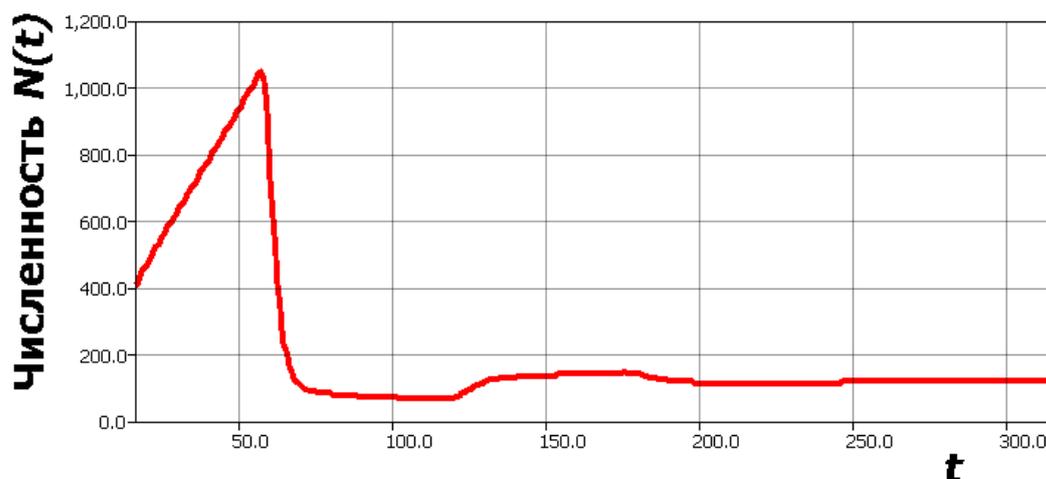


Рис. 8. “Bottleneck” в (5) при большом репродуктивном  $r_g$ -параметре.

Сценарий в (7) с  $\Psi[N(0), N(t - \mathcal{T})]$ ,  $\mathcal{T} \gg \tau$  требует в дальнейшей нашей работе отдельного экологического обоснования.

## 5. Заключение

Мы моделировали варианты развития агрессивного инвазионного процесса, для чего было формализовано запаздывающее противодействие распространению вторгшегося вида в уравнениях (4) и (5).

В теоретической экологии господствует представление о достижении (возможно, осциллирующим образом) для некоторого  $t > 0$ ,  $r = const$ ,  $N(0) < K$  значения  $N(t) > K$ . Однако, в результате завершения активной фазы инвазии теория предполагает для  $\forall N(0)$  равновесие  $\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K$ , где  $N \approx K$  означает занятие доступной экологической ниши видом. В модели (4) рассмотрен специфический сценарий, когда уже достигнутое фиксированное равновесие  $N(t) = K$  вызывает с некоторой задержкой  $\hat{t}$  разрушение самой среды. Состояние  $K$ -емкости в нашем сценарии может быть достигнуто, но не является устойчивым. Потеря после  $N(t) > K$ ,  $t > t_m$  диссипативных свойств траектории означает деструкцию экосистемы.

В предложенном уравнении сценарий развития зависит от  $N(0)$ . Следовательно, в прогнозировании сценария важно изначальное количество вторгшегося чужеродного объекта, стимулирующего ответную реакцию. Парадоксально, но если вторжение малозаметно, то и реакция слабая и медленная. Потому инфекции на первых фазах выгодно затаиться. Вычислительно можем определить пороговое  $\bar{N}(0)$ . Включение в модель регуляции противоборства  $\Psi$ , зависящего от степени  $\Psi(N^2(t))$  опишет сценарий прохождения популяции критического минимума и превращения вселенца в реликтовую форму.

Наиболее интересно, что в модели можно описать перетекание острой инфек-

ции в хроническую стадию постоянного присутствия часто незаметного очага, например в примере развития заболевания гепатита-С [8], как показано на рис. 8 с динамикой фермента ALT и HCV-антител [21]. В динамике заболевания наглядно видно, что срабатывание эффективного ответа отражается на инвазионном виде именно резким образом.

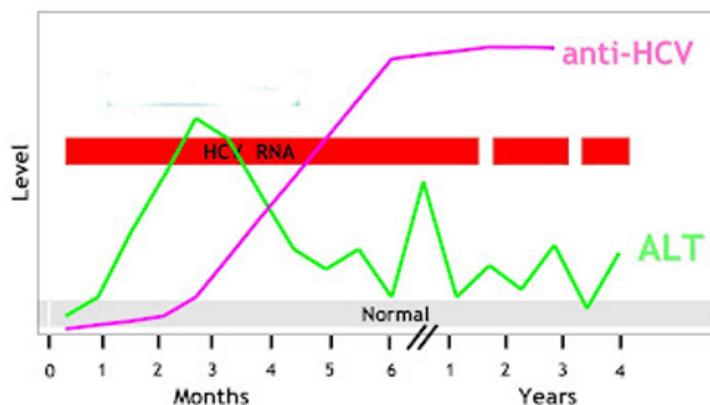


Рис. 9. Переход в хроническую стадию и повторная активность HCV.

В реальности опасный чужеродный агент будет ждать ослабления контроля по внешним причинам и вновь может пробовать перейти в острую фазу. Вирусам это необходимо для дальнейшего распространения. Вид функции  $\Psi(N^m(t - \tau))$ , отражающий характер сопротивления среды:  $\dot{N} = rf(N^k; K; \mathfrak{H}) - \Psi(N^m(t - \tau))$  приобретает важную роль.

В данной интерпретации модели причина запаздывающей регуляция очевидна — это иммунный ответ организма. Уровень сопротивления организма контролирует достаточно сложно устроенная система взаимодействия иммунокомпетентных клеток различной специализации  $T$ -,  $B$ -лимфоцитов, проходящих отбор для производства необходимых антител. Естественным образом образуется запаздывание реакции ответа, которое в обычном случае корректируется нами вакцинацией. Фактически прививка позволят сдвигать влево момент проявления ответа лимфоцитарной реакции в нашем вычислительном сценарии рис. 7. Количественные показатели ответа — уровень присутствия антител, но это не достаточный показатель. Важна их качественная способность — связываться с нужной целью. В случае ВИЧ запаздывание эффективного ответа будет нарастать из-за увеличивающегося разнообразия вирионов, и становится критическим фактором в деструкции организма этим инвазионным агентом. Сценарий интересен взрывным моментом превращения латентной фазы вновь в острую стадию и летальную. Обратный переход к активности от  $\mathcal{L}$ -минимума мы обсудим в следующей работе.

### Список цитируемых источников

1. Борздыко В. И. Об исследовании популяционной модели Хатчинсона // Дифференциальные уравнения. — 1985. — Т. 21. — С 316–318.

- Borzdyko V. I. An investigation of Hutchinson's population model. *Differ. Uravn.* 21:2, 316–318 (1985). (in Russian)
2. Глызин С. Д. Математическая модель эксперимента Николсона // Моделирование и анализ информационных систем. 2017. — №3. — С. 365–386.  
Glyzin S. D. Mathematical model of the Nicholson experiment. *Modeling and analysis of information systems.* 24:3, 365–386 (2017). (in Russian)
  3. Переварюха А. Ю. Модель сценария популяционного кризиса в результате бифуркации Андронова–Хопфа // Динамические системы. — 2016. — Т. 6(34), №2. — С. 149–159.  
Perevaryukha A. Yu. The scenario of the population crisis as a result of the Andronov-Hopf bifurcation. *Dinamicheskie Sistemy* 6(34):2, 121–130 (2016). (in Russian)
  4. Переварюха А. Ю. Импульсный процесс в анализе специфических популяционных сценариев коллапса // Динамические системы. — 2015. — Т. 5(33), №3-4. — С. 203–213.  
Perevaryukha A. Yu. Pulsed process in the analysis of specific population scenarios of collapse. *Dinamicheskie Sistemy* 5(33):3-4, 203–213 (2015). (in Russian)
  5. *Vacaer N.* A Short History of Mathematical Population Dynamics. — London: Springer-Verlag, 2011. — 160 p.
  6. *Berezansky L., Braverman E., Idels L.* Nicholson's blowflies differential equations revisited: Main results and open problems // *Applied Mathematical Modelling.* — 2010. — Vol. 34. — P. 1405–1417.
  7. *Brillinger D.* The Nicholson blowfly experiments: some history and EDA // *Journal of Time Series Analysis.* — 2012. — Vol.33, Iss.5. — P. 718–723.
  8. *Busch M P., Shafer K A.* Acute-phase hepatitis C virus infection: implications for research, diagnosis, and treatment // *Clinical Infectious Diseases.* — 2005. — Vol. 40. — P. 959–961.
  9. *Cooke B., Neali S V., Regniere J.* Insect Defoliators as Periodic Disturbances in Northern Forest Ecosystems // *Plant disturbance ecology: the process and the response.* — Burlington.: Elsevier, 2007. — P. 487–525.
  10. *Gourley S. A., Ruan S.* Dynamics of the diffusive Nicholson's blowflies equation with distributed delay // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section A Mathematics.* — 2000. — Vol. 130. — P. 1275–1291.
  11. *Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G.* Time lags in a «food-limited» population model // *Applicable Analysis.* — 1988. — Vol. 31. — P. 225–237.
  12. *Gopalsamy K.* Global stability in the Delay-logistic Equation with discrete delays // *Houston J. Math.* — 1990. — Vol. 16. — P. 347–356.
  13. *Gopalsamy K., Kulenovic M., Ladas G.* Environmental periodicity and time delays in a «food-limited» population model // *Journal of Mathematical Analysis and Applications.* — 1990. — Vol. 147. — P. 545–555.
  14. *Gurney W., Blythe S. P., Nisbet R. M.* Nicholson's blowflies revisited // *Nature.* — 1980. — Vol. 287. — P. 17–21.
  15. *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.

16. *Hutchinson G.* An Introduction to Population Ecology. — New Haven.: Yale University Press. — 1978, 260 p.
17. *Kideys A. E.* The invasive ctenophore Mnemiopsis problem in the Black and Caspian Seas // Biomare Newsletter. — 2002. — Vol. 3. — P. 5–6.
18. *Nicholson A.* An outline of the dynamics of animal populations // Australian Journal of Zoology. — 1954. — Vol. 2, Iss. 1. — P. 9–65.
19. *Perevaryukha A. Y.* Uncertainty of asymptotic dynamics in bioresource management simulation // Journal of Computer and Systems Sciences International. — 2011. — Vol. 50. — P. 491–498.
20. *Ruan S.* Delay Differential Equations in Single Species Dynamics // Delay Differential Equations and Applications. — Berlin.: Springer, 2006. — P. 477–517.
21. *Shin E., Sung S.* Immune responses and immunopathology in acute and chronic viral hepatitis // Nature Reviews Immunology. — 2016. — Vol. 16. — P. 509–523.

Получена 09.03.2018