Математическая биология и биоинформатика. 2011. Т. 6. № 1. С. 1-13.
URL: http://www.matbio.org/2011/Pertsev2011(6_1).pdf

=============МАТЕРИАЛЫ III МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ============
==========«МАТЕМАТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ И БИОИНФОРМАТИКА»==========

УДК: 519.245:57.022

Стохастическая модель динамики биологического сообщества в условиях потребления особями вредных пищевых ресурсов[1]

Перцев Н.В.[*], Логинов К.К.[**]

Омский филиал Института математики им. С.Л. Соболева,
Сибирское отделение Российской академии наук, Омск, Омская область, Россия

Аннотация. Представлена стохастическая модель, описывающая динамику биологического сообщества в условиях потребления особями пищевых ресурсов, содержащих вредные вещества. Для построения модели использован вероятностный аналог модели Лотки–Вольтерра в форме многомерного нелинейного процесса рождения и гибели, дополненного дифференциальными уравнениями для количества пищевых ресурсов. Снижение численности популяций сообщества описывается гибелью особей не только за счет их конкуренции и самолимитирования, но и за счет потребления пищевых ресурсов, содержащих вредные вещества. Построены рекуррентные соотношения, задающие правила изменения численности популяций и количества пищевых ресурсов в среде обитания особей. На основе метода Монте-Карло разработан алгоритм моделирования динамики численности популяций и количества пищевых ресурсов. Приведены результаты вычислительных экспериментов по изучению динамики двух конкурирующих популяций, особи которых потребляют комплект из четырех пищевых ресурсов, содержащих два вредных вещества.

Ключевые слова: *стохастическая модель, нелинейный процесс рождения и гибели, модель Лотки–Вольтерра, пищевые ресурсы, вредные вещества, метод Монте-Карло, вычислительный эксперимент.*

ВВЕДЕНИЕ

Одно из современных направлений в моделировании биологических сообществ посвящено изучению динамики популяций в нестационарных условиях среды обитания. Учет нестационарных условий среды обитания требует построения довольно сложных моделей, учитывающих переменные факторы, влияющие на жизнедеятельность особей. Примером таких факторов являются различные пищевые ресурсы, возобновление которых зависит от природных условий и антропогенных воздействий на среду обитания особей. Кроме того, результаты хозяйственной деятельности человека приводят к накоплению различных веществ, попадающих в среду обитания особей. Некоторые из таких веществ могут потребляться особями в составе пищевых ресурсов. Потребляемые вещества способны оказать вредное воздействие на особей и даже привести к их гибели. Исследованию влияния вредных веществ на динамику популяций посвящено достаточно большое количество

[1] Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект N 09–01–00098) и Сибирским отделением РАН (интеграционный проект N 26).

* homlab@ya.ru
** kloginov85@mail.ru

публикаций (см., например, [1–20]). В этих работах изучаются детерминированные модели динамики популяций, развивающихся в условиях воздействия вредных и токсичных веществ. В основу моделей положены классические системы дифференциальных уравнений (модели Ферхюльста–Пирла, Гаузе, Лотки–Вольтерра). Уравнения классических моделей дополнены слагаемыми, отражающими гибель особей при непосредственном контакте с токсичными веществами или при потреблении вредных веществ, а также уравнениями для количества токсичных (вредных) веществ. Из обзора работ [1–20] видно, что основное направление в исследовании динамики популяций, развивающихся в условиях воздействия вредных и токсичных веществ, связано с использованием аппарата дифференциальных уравнений, и практически отсутствуют стохастические модели. Одними из первых в разработке стохастических моделей этого направления являются работы [21, 22], где приведено теоретико-вероятностное описание динамики конкурирующих популяций при непосредственном воздействии на особей токсичного вещества. Предполагается, что контакты особей с токсичным веществом приводят к их гибели. Модель, предложенная в [21, 22], включает в себя дифференциальное уравнение, описывающее условно-детерминированную переменную, отражающую количество токсичного вещества на промежутках времени между скачкообразным изменением численности популяций.

Настоящая работа посвящена стохастическому моделированию динамики популяций, подверженных воздействию отдельных вредных веществ и наборов таких веществ, потребляемых особями популяций в составе пищевых ресурсов. В задачи работы входит: 1) формализация динамики популяций в условиях потребления вредных веществ с помощью постулатов случайного процесса рождения и гибели, 2) разработка алгоритма моделирования динамики популяций на основе метода Монте-Карло, 3) численное исследование динамики двух конкурирующих популяций, особи которых потребляют комплект из четырех веществ, два из которых при взаимодействии образуют вредное вещество.

ОПИСАНИЕ МОДЕЛИ

Рассмотрим биологическое сообщество, состоящее из особей популяций $X_1,\ldots,X_m$. Полагаем, что динамика сообщества определяется следующими факторами:

- особи дают потомство;
- особи погибают вследствие конкуренции за среду обитания с другими особями сообщества;
- приток особей извне и миграция особей отсутствуют;
- в среду обитания особей поступают вещества $C_1,\ldots,C_n$, которые потребляются особями в составе пищевых ресурсов;
- потребление отдельных веществ C_j или некоторых их комбинаций может приводить к гибели особей;
- с течением времени вещества C_j распадаются и становятся безопасными для особей.

Принимаем, что вещества $C_1,\ldots,C_n$ доступны для любой особи каждой популяции (конкуренция особей сообщества за эти вещества отсутствует). Одна особь популяции X_i способна потреблять любую комбинацию веществ $C_1,\ldots,C_n$, пока не достигнет предела насыщения. Каждое вещество C_j может потребляться особью в несколько приемов. Время, затрачиваемое особями на потребление веществ $C_1,\ldots,C_n$, считаем бесконечно малым, т.е. принимаем, что потребление веществ и уменьшение их количества происходит мгновенно.

Для описания динамики сообщества рассмотрим случайный процесс $\mathbf{Z}(t) = (\mathbf{x}(t), \mathbf{c}(t))$, где $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), \ldots, x_m(t))$ – вектор численностей популяций, компоненты которого неотрицательны и целочисленны, $\mathbf{c}(t) = (c_1(t), \ldots, c_n(t))$ – вектор с неотрицательными компонентами, описывающими количество веществ $C_1, \ldots, C_n$ в среде обитания особей в момент времени *t*. Введем следующие параметры модели:

- $\beta_i > 0$ – интенсивность производства потомства особями популяции X_i;
- $\lambda_i(\mathbf{u}) = \sum_{j=1}^{m} \gamma_{ij} u_j$ – интенсивность гибели одной особи популяции X_i вследствие конкуренции с особями сообщества за среду обитания, при условии, что $\mathbf{x}(t) = \mathbf{u} = (u_1, \ldots, u_m) \in Z_+^m$, $\gamma_{ij} \geq 0$;
- $\mu_i > 0$ – интенсивность поиска пищевых ресурсов особями популяции X_i;
- $r_j(t) \geq 0$ – функция, задающая скорость поступления вещества C_j в среду обитания особей;
- $\delta_j > 0$ – интенсивность снижения количества вещества C_j за счет естественного распада;
- $F_i(y_1, \ldots, y_n, w_1, \ldots, w_n) \in [0,1]$ – вероятность того, что одной особью популяции X_i будет потреблено не более $y_1, \ldots, y_n$ веществ $C_1, \ldots, C_n$ при условии, что на момент начала потребления количество этих веществ равно $w_1, \ldots, w_n$, ($y_j \geq 0, w_j \geq 0$ для всех $j = 1, \ldots, n$, $\sum_{j=1}^{n} w_j > 0$), $F_i(0, \ldots, 0, w_1, \ldots, w_n) = 0$, $F_i(w_1, \ldots, w_n, w_1, \ldots, w_n) = 1$;
- $\varphi_i(z_1, \ldots, z_n) \geq 0$ – функция, определяющая вероятность гибели особи популяции X_i под воздействием комплекса вредных веществ, образующихся при потреблении веществ $C_1, \ldots, C_n$ в количестве $z_1, \ldots, z_n$;
- $\mathbf{x}(0) \in Z_+^m$ – начальные численности популяций;
- $\mathbf{c}(0) \in R_+^n$ – начальное количество веществ, поступающих в среду обитания особей.

Полагаем, что каждая функция $r_j(t)$ определена и ограничена на промежутке $[0, \infty)$, является кусочно-непрерывной (непрерывна справа) и $r_j(t)$ тождественно не равна 0, $t \in [0, \infty)$. Кроме того, считаем, что для любого фиксированного $t \in [0, \infty)$ найдется $r_j(t)$ такая, что $r_j(t) > 0$. Это означает, что в среду обитания особей постоянно поступает хотя бы одно вещество C_j. Каждая функция $\varphi_i(v_1, \ldots, v_n)$ определена на множестве $0 \leq v_1 < \infty$, …, $0 \leq v_n < \infty$, не убывает по переменным $v_1, \ldots, v_n$, $\varphi_i(0, \ldots, 0) = 0$. Перечисленные свойства указывают на то, что образование вредных веществ возможно при потреблении особями популяции X_i некоторой группы веществ из всего набора $C_1, \ldots, C_n$, причем каждое отдельное вещество C_j может оказаться вредным.

Перейдем к формализации процесса $\mathbf{Z}(t) = (\mathbf{x}(t), \mathbf{c}(t)), t \geq 0$. Для описания законов изменения $\mathbf{x}(t)$ и $\mathbf{c}(t)$ используем подход, опирающийся на многомерный случайный процесс рождения и гибели [23]. Рассмотрим промежуток времени $(t, t+h)$ бесконечно малой длины, $h > 0$, $h \to 0$. Полагаем, что изменение численности особей сообщества и количества веществ $C_1, \ldots, C_n$ за $(t, t+h)$ определяется следующими процессами:

- рождение новых особей;
- гибель особей вследствие конкуренции за среду обитания;
- расход веществ $C_1,\dots,C_n$ при потреблении их особями сообщества и гибель особей под воздействием потребленных вредных веществ;
- поступление веществ $C_1,\dots,C_n$ в среду обитания особей.

Введем семейство функций $C_{j,\tau,b}(t)$, $\tau \ge 0$, $v \ge 0$, $j = 1,\dots,n$, как набор решений задач Коши

$$\frac{dC_{j,\tau,b}(t)}{dt} = r_j(t) - \delta_j C_{j,\tau,b}(t),\ \ t \ge \tau,\ C_{j,\tau,b}(\tau) = b,\ j = 1,\dots,n. \tag{1}$$

В уравнении (1) под $dC_{j,\tau,b}(t)/dt$ понимается правосторонняя производная. Каждая функция $C_{j,\tau,b}(t)$ отражает динамику количества вещества C_j при условии, что на промежутке времени $t \ge \tau$ ни одна из особей сообщества это вещество не потребляет.

Вероятности переходов $\mathbf{x}(t)$ за промежуток $(t, t+h)$, $h \to +0$, связанные с рождением новых особей и гибелью особей вследствие конкуренции запишем с помощью соотношений:

$$P(\mathbf{x}(t+h) = \mathbf{u} + \mathbf{e}_i \mid \mathbf{x}(t) = \mathbf{u}) = \beta_i u_i h + o(h),$$
$$P(\mathbf{x}(t+h) = \mathbf{u} - \mathbf{e}_i \mid \mathbf{x}(t) = \mathbf{u}) = \lambda_i(\mathbf{u}) u_i h + o(h),\ i = 1,\dots,m,$$

где $\mathbf{e}_i \in \mathrm{Z}^m$ вектор, у которого координата с номером *i* равна 1, а остальные координаты равны 0. Приведенные соотношения дополним описанием событий, обусловленных потреблением особей веществ $C_1,\dots,C_n$. Будем считать, что за промежуток $(t, t+h)$, $h \to +0$, с вероятностью $\mu_i h + o(h)$ любая особь популяции X_i независимо от других особей сообщества начинает потреблять вещества $C_1,\dots,C_n$. Если в момент времени *s* было потреблено $z_1(s),\dots,z_n(s)$ веществ $C_1,\dots,C_n$ ($s > t > \tau$), то оставшееся их количество равно $C_{j,\tau,v}(s) - z_j(s)$, $j = 1,\dots,n$. Полагаем, что с вероятностью $\exp(-\varphi_i(z_1(s),\dots,z_n(s)))$ особь выживает, а с вероятностью $1 - \exp(-\varphi_i(z_1(s),\dots,z_n(s)))$ погибает под воздействием вредных веществ. В последнем случае численность популяции X_i уменьшается на единицу.

Определим случайную последовательность $0 = t_0 < t_1 < \ldots \le \infty$ моментов скачков процесса $\mathbf{Z}(t)$, вызванных изменениями численности популяций. Для всех $k \in \mathrm{Z}_+$, $\mathbf{u} \in \mathrm{Z}_+^m$, $\mathbf{v} \in \mathrm{R}_+^n$, $\tau \ge 0$, $s \ge 0$ положим

$$P(t_{k+1} > \tau + s \mid t_k = \tau, \mathbf{Z}(t_k) = (\mathbf{u},\mathbf{v})) = \exp(-Q_u s), \tag{2}$$

где $Q_u = \sum_{i=1}^m (\beta_i + \lambda_i(\mathbf{u}) + \mu_i) u_i$ отражает суммарную интенсивность всех событий, которые могут происходить с особями сообщества. Отметим, что $Q_u = 0$ тогда и только тогда, когда $\mathbf{u} = 0$. Из этого следует, что последовательность $\{t_k\}$ может состоять из конечного числа элементов: если в момент $t_k = \tau$ все популяции выродились ($\mathbf{u} = 0$), то $Q_u = 0$ и $P(t_{k+1} > \tau + s \mid t_k = \tau, \mathbf{Z}(t_k) = (0,\mathbf{v})) = 1$ для любого $s \ge 0$. В этом случае полагаем, что $t_{k+1} = +\infty$, а последовательность $\{t_k\}$ состоит из $k+2$ элементов. Если $\mathbf{u} \ne 0$, то формула (2) указывает на экспоненциальное распределение продолжительности времени до очередного скачка процесса $\mathbf{Z}(t)$.

Пусть известны момент скачка $t_k = \tau < \infty$ и состояние процесса $\mathbf{Z}$ в этот момент: $\mathbf{Z}(t_k) = (\mathbf{u},\mathbf{v})$, где $\mathbf{u} = (u_1,\dots,u_m)$, $\mathbf{v} = (v_1,\dots,v_n)$ – некоторые вектора. Обозначим

$\mathbf{C}_{\tau,v}(t) = (C_{1,\tau,v_1}, \ldots, C_{n,\tau,v_n})$. Примем, что до момента следующего скачка процесс $\mathbf{Z}(t)$ определяется равенством

$$\mathbf{Z}(t) = (\mathbf{u}, \mathbf{C}_{\tau,v}(t)) \text{ для всех } t \in (t_k, t_{k+1}). \quad (3)$$

Определим теперь случайный скачок процесса $\mathbf{Z}(t)$ в момент t_{k+1} для всех $k \in \mathrm{Z}_+$ таких, что $t_{k+1} < \infty$. Зафиксируем индексы *j*, *i* и введем случайную величину $\eta_{ji}(\tau')$, равную количеству вещества C_j, которое будет потреблено одной особью популяции X_i в момент τ', если в этот момент потребление началось. Закон распределения векторной случайной величины $\boldsymbol{\eta}_i(\tau') = (\eta_{1i}(\tau'), \ldots, \eta_{ni}(\tau'))$ зададим с помощью функции $F_i(\mathbf{y}, \mathbf{w})$, где $\mathbf{y} \in \mathrm{R}_+^n$, $\mathbf{w} \in \mathrm{R}_+^n$. Для всех $i = 1, \ldots, m$, $0 \le \tau < \tau' < \infty$, $\mathbf{u} \in Z_+^m$, $\mathbf{u} \ne 0$, $\mathbf{v} \in \mathrm{R}_+^n$, $\mathbf{y} \in \mathrm{R}_+^n$, положим

$$P(\mathbf{Z}(\tau') = (\mathbf{u} + \mathbf{e}_i, \mathbf{C}_{\tau,v}(\tau')) \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', \mathbf{Z}(t_k) = (\mathbf{u}, \mathbf{v})) = \frac{\beta_i u_i}{Q_u}, \quad (4)$$

$$P(\mathbf{Z}(\tau') = (\mathbf{u} - \mathbf{e}_i, \mathbf{C}_{\tau,v}(\tau')) \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', \mathbf{Z}(t_k) = (\mathbf{u}, \mathbf{v})) = \frac{\lambda_i(\mathbf{u}) u_i}{Q_u}, \quad (5)$$

$$P(\eta_{1i}(\tau') \le y_1, \ldots, \eta_{ni}(\tau') \le y_n \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', \mathbf{Z}(t_k) = (\mathbf{u}, \mathbf{v})) = F_i(\mathbf{y}, \mathbf{C}_{\tau,v}(\tau')), \quad (6)$$

$$P(\mathbf{Z}(\tau') = (\mathbf{u} - \mathbf{e}_i, \mathbf{C}_{\tau,v}(\tau') - \mathbf{y}) \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', \mathbf{Z}(t_k) = (\mathbf{u}, \mathbf{v}), \boldsymbol{\eta}_i(\tau') = \mathbf{y}) =$$
$$= (1 - e^{-\varphi_i(y_1, \ldots, y_n)}) \frac{\mu_i u_i}{Q_u}, \quad (7)$$

$$P(\mathbf{Z}(\tau') = (\mathbf{u}, \mathbf{C}_{\tau,v}(\tau') - \mathbf{y}) \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', \mathbf{Z}(t_k) = (\mathbf{u}, \mathbf{v}), \boldsymbol{\eta}_i(\tau') = \mathbf{y}) = e^{-\varphi_i(y_1, \ldots, y_n)} \frac{\mu_i u_i}{Q_u}. \quad (8)$$

Покажем, что равенства (4)–(8) полностью определяют распределение скачка процесса $\mathbf{Z}(t)$ и, кроме того, после скачка численности популяций и количество потребляемых веществ останутся неотрицательными.

Из свойств решений задач (1) следует, что хотя бы для одного *j* верно $C_{j,\tau,v_j}(\tau') > 0$. Поэтому равенство (6) корректно определяет векторную случайную величину $\boldsymbol{\eta}_i(\tau')$, распределенную на m-мерном параллелепипеде $[0, \mathbf{C}_{\tau,v}(\tau')]$. Поскольку сумма вероятностей (4), (5), (7), (8) равна 1, то в этом случае распределение скачка полностью определено. Отсюда также следует, что после скачка количество каждого потребляемого вещества не может стать отрицательным.

Заметим, наконец, что численности популяций не могут стать отрицательными. Действительно, если $Q_u > 0$, а для фиксированного *i* верно $u_i = 0$, то вероятности (4), (5), (7), (8) равны нулю и численность популяции X_i не может уменьшиться. Если же $u_1 = \ldots = u_m = 0$, то $Q_u = 0$ и распределение скачка процесса $\mathbf{Z}(t)$ определять не требуется, поскольку, как указано выше, $t_{k+1} = +\infty$. Совокупность формул (1)–(8) завершает построение процесса $\mathbf{Z}(t)$.

Аналитическое исследование процесса $\mathbf{Z}(t)$ представляет собой достаточно трудную задачу. В следующем разделе описан алгоритм, позволяющий вычислять реализации процесса $\mathbf{Z}(t)$ методом Монте-Карло [24, 25].

АЛГОРИТМ ЧИСЛЕННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

Алгоритм моделирования опирается на рекуррентные формулы, отражающие динамику численности популяций и количества потребляемых особями веществ на заданном конечном отрезке $[0,T]$. Пусть далее

$$\mathbf{x}(t)=col(x_1(t),\ldots,x_m(t)),\ \mathbf{c}(t)=col(c_1(t),\ldots,c_n(t)),\ \mathbf{r}(t)=col(r_1(t),\ldots,r_n(t))$$

означают векторы-столбцы, $\mathbf{L}(a)=diag(\exp(-\delta_1 a),\ldots,\exp(-\delta_n a))$ – диагональная матрица, $a\geq 0$. Используя (1)–(8), можно записать следующие соотношения:

- $t_0=0$, $\mathbf{x}(t_0)=\mathbf{x}^{(0)}$, $\mathbf{c}(t_0)=\mathbf{c}^{(0)}$;
- $t_{k+1}=t_k+\xi(t_k)$; $k=0,1,2,\ldots,t_{k+1}\leq T$;
- $\mathbf{x}(t)=\mathbf{x}(t_k)$, $\mathbf{c}(t)=\mathbf{L}(t-t_k)\mathbf{c}(t_k)+\int_{t_k}^{t}\mathbf{L}(t-s)\mathbf{r}(s)\,ds$, $t\in(t_k,t_{k+1})$;
- $\mathbf{x}(t_{k+1})=\mathbf{x}(t_k)+\boldsymbol{\Delta}_x(t_k)$, $\mathbf{c}(t_{k+1})=\mathbf{L}(t_{k+1}-t_k)\mathbf{c}(t_k)+\int_{t_k}^{t_{k+1}}\mathbf{L}(t_{k+1}-s)\mathbf{r}(s)\,ds-\boldsymbol{\Delta}_c(t_k)$,

где $\mathbf{x}^{(0)}$, $\mathbf{c}^{(0)}$ – векторные случайные величины с известными законами распределения, задающие начальную численность популяций $X_1,\ldots,X_m$ и начальное количество веществ $C_1,\ldots,C_n$, $\xi(t_k)$ – случайная величина, равная продолжительности времени до очередного скачка процесса $\mathbf{Z}(t)$, $\boldsymbol{\Delta}_x(t_k),\boldsymbol{\Delta}_c(t_k)$ – векторные случайные величины, описывающие величину скачка процесса $\mathbf{Z}(t)$ в момент времени t_{k+1}. Законы распределения величин $\xi(t_k),\boldsymbol{\Delta}_x(t_k),\boldsymbol{\Delta}_c(t_k)$ при фиксированном $\mathbf{Z}(t)=(\mathbf{u},\mathbf{v})=(\mathbf{x}(t_k),\mathbf{c}(t_k))$ заданы формулами (1)–(8). Условимся далее, что α – это случайное число с равномерным на (0; 1) распределением, которое генерирует датчик случайных чисел, причем на каждом шаге алгоритма используется новое случайное число.

Для запуска алгоритма полагаем $k=0$, $t_k=0$, $\mathbf{Z}(t_k)=(\mathbf{x}(0),\mathbf{c}(0))$.

Пусть $k=0$ или завершилась k-ая итерация, в результате которой были вычислены $t_k=\tau$ и $\mathbf{Z}(t_k)=(\mathbf{u},\mathbf{v})$. Опишем итерацию с номером $k+1$.

Алгоритм вычисления момента времени t_{k+1} имеет вид:

1) *если* $Q_u=0$*, то присвоить* $t_{k+1}=+\infty$;
2) *иначе присвоить* $t_{k+1}=\tau-\ln(\alpha)/Q_u$.

Для вычисления состояния процесса $\mathbf{Z}(t_{k+1})$ используется следующий алгоритм:

1) *присвоить* $\tau'=t_{k+1}$, $\rho=\alpha Q_u$;
2) *для всех* $i=1,\ldots,m$ *выполнять пункты* 2.1 *и* 2.2;
2.1) *присвоить* $\rho=\rho-\beta_i u_i$;
2.2) *если* $\rho\leq 0$, то $\mathbf{Z}(\tau')=(\mathbf{u}+\mathbf{e}_i,\mathbf{C}_{\tau,v}(\tau'))$ *и завершить работу*;
3) *для всех* $i=1,\ldots,m$ *выполнять пункты* 3.1 *и* 3.2;
3.1) *присвоить* $\rho=\rho-\lambda_i(\mathbf{u})u_i$;
3.2) *если* $\rho\leq 0$, то $\mathbf{Z}(\tau')=(\mathbf{u}-\mathbf{e}_i,\mathbf{C}_{\tau,v}(\tau'))$ *и завершить работу*;
4) *для всех* $i=1,\ldots,m$ *выполнять пункты* 4.1 *и* 4.2;
4.1) *присвоить* $\rho=\rho-\mu_i u_i$;
4.2) *если* $\rho\leq 0$, *то выполнять пункты* 4.2.1-4.2.3;
4.2.1) *вычислить реализацию* ***y*** *векторной случайной величины* $\eta_i(\tau')$ *с функцией*

распределения $F(\mathbf{y}) = F_i(\mathbf{y}, \mathbf{C}_{\tau,\nu}(\tau'))$;

4.2.2) *если* $\alpha < 1 - \exp(-\varphi_i(\mathbf{y}))$, *то* $\mathbf{Z}(\tau') = (\mathbf{u} - \mathbf{e}_i, \mathbf{C}_{\tau,\nu}(\tau') - \mathbf{y})$ *и завершить работу*;

4.2.3) *иначе* $\mathbf{Z}(\tau') = (\mathbf{u}, \mathbf{C}_{\tau,\nu}(\tau') - \mathbf{y})$ *и завершить работу.*

Значения величин $\mathbf{C}_{\tau,\nu}(\tau')$, рассматриваемых как параметры функций $F_i(\mathbf{y}, \mathbf{C}_{\tau,\nu}(\tau'))$, находятся из семейства задач (1). Каждая задача (1) сводится к решению линейного дифференциального уравнения, для нахождения которого можно применить аналитический или один из численных методов.

ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Рассмотрим сообщество, состоящее из популяций X_1 и X_2. Примем, что в среду обитания особей поступают вещества C_1, C_2, C_3, C_4. Пары потребленных веществ (C_{j_1}, C_{k_1}), (C_{j_2}, C_{k_2}) являются вредными соответственно для особей популяций X_1 и X_2. Обозначим через $n_1(t) = \mathbf{E}x_1(t)$, $n_2(t) = \mathbf{E}x_2(t)$ математические ожидания численностей популяций X_1, X_2 в момент времени *t*. Целью вычислительных экспериментов является изучение динамики $n_1(t)$, $n_2(t)$ в зависимости от параметров μ_1, μ_2, характеризующих интенсивность потребления особями веществ C_j, и функций $r_j(t)$, описывающих скорость поступления этих веществ в среду обитания особей, $j = 1,2,3,4$.

В качестве базовых параметров модели β_i и γ_{ij}, $i, j = 1,2$, выбраны такие, что

$$\frac{\gamma_{12}}{\gamma_{22}} < \frac{\beta_1}{\beta_2} < \frac{\gamma_{11}}{\gamma_{21}}. \tag{9}$$

Эти неравенства означают, что детерминированная модель Лотки–Вольтерра для численности $z_1 = z_1(t)$, $z_2 = z_2(t)$ двух конкурирующих популяций

$$\begin{gathered} \dot{z}_1 = \beta_1 z_1 - \gamma_{11} z_1^2 - \gamma_{12} z_1 z_2, \\ \dot{z}_2 = \beta_2 z_2 - \gamma_{21} z_2 z_1 - \gamma_{22} z_2^2,\ t > 0, \\ z_1(0) = z_1^{(0)} > 0,\ z_2(0) = z_2^{(0)} > 0, \end{gathered} \tag{10}$$

имеет глобально асимптотически устойчивое положение равновесия $z_1^* > 0$, $z_2^* > 0$.

Стохастический аналог модели (10) изучался в работах [26–28]. В частности, были получены квазистационарные вероятности нахождения процесса $\mathbf{Z}(t) = (x_1(t), x_2(t))$ в состоянии $u_1, u_2 (t \to +\infty)$ при условии, что обе популяции не вырождаются. Результаты расчетов с помощью метода Монте-Карло показали, что гистограмма квазистационарного распределения близка к поверхности двумерного нормального закона, причем центр гистограммы располагается достаточно близко к точке z_1^*, z_2^* [28].

Ниже приведены результаты вычислительных экспериментов с моделью (1)–(8), полученные на основе описанного в п.2 алгоритма. Число независимых реализаций процесса $\mathbf{Z}(t)$ в каждом из экспериментов равно $N = 1000$. Вычисления проводились на суперкомпьютере МВС–1000/128, установленном в Омском филиале Института математики им. С.Л. Соболева СО РАН. Моделирование *N* независимых реализаций процесса $\mathbf{Z}(t)$ осуществлялось путем распределения 100 реализаций по 10 независимым процессорам с финальным осреднением по стандартным формулам. Для генерации псевдослучайных чисел на различных процессорах применялся 128-и битный конгруэнтный датчик псевдослучайных чисел [29]. Для контроля вычислений использовалась моделирующая программа, представленная в работе [30].

Опишем используемую в расчетах схему потребления особями популяции X_i веществ $C_1,\ldots,C_4$, которая раскрывает смысл функций $F_i(\mathbf{y},\mathbf{C}_{\tau,v}(\tau'))$ и сущность алгоритма моделирования векторной случайной величины $\boldsymbol{\eta}_i(\tau')=(\eta_{1i}(\tau'),\ldots,\eta_{4i}(\tau'))$.

Введем обозначения:

- $\psi_i(\tau')=\sum_{j=1}^{4}\eta_{ji}(\tau')$ – суммарное количество веществ $C_1,\ldots,C_4$, потребленных одной особью популяции X_i;
- $\mathbf{H}_{\tau,v}(\tau')=(H_{1,\tau,v_1}(\tau'),\ldots,H_{4,\tau,v_4}(\tau'))$ – имеющееся количество веществ $C_1,\ldots,C_4$ на момент времени τ' с учетом их потребления особями популяций X_1, X_2;
- $\theta_{ji}>0$ – фиксированное количество вещества C_j, которое может потребить особь популяции X_i за однократное поглощение пищевых ресурсов;
- $\omega_i>0$ – пороговый уровень количества потребленных одной особью популяции X_i веществ $C_1,\ldots,C_4$, при превышении которого особь прекращает потребление.

Полагаем, что перед началом потребления $\mathbf{H}_{\tau,v}(\tau')=\mathbf{C}_{\tau,v}(\tau')$. Отметим, что для этой величины верно неравенство $\sum_{j=1}^{4}H_{j,\tau,v_j}(\tau')>0$. Кроме того, полагаем, что начальные значения величин $\eta_{ji}(\tau')=0$, $j=1,2,3,4$. Вероятность выбора конкретного вещества C_j особью популяции X_i задаем формулой

$$p_{ji}=\frac{H_{j,\tau,v_j}(\tau')}{\sum_{k=1}^{4}H_{k,\tau,v_k}(\tau')},\ j=1,2,3,4, \tag{11}$$

при условии, что $\sum_{k=1}^{4}H_{k,\tau,v_k}>0$. Если особь выбрала вещество C_k, то она потребляет его в количестве $w_k=\min\left\{H_{k,\tau,v_k}(\tau'),\theta_{ki}\right\}$. Принимаем, что после потребления особью вещества C_k величина $H_{k,\tau,v_k}(\tau')$ уменьшилась, а величина $\eta_{ki}(\tau')$ увеличилась на w_k. Процесс выбора особью популяции X_i очередного вещества C_j повторяется с учетом новых значений вероятностей (11). Потребление особью популяции X_i веществ $C_1,\ldots,C_4$ завершается, если $\psi_i(\tau')\geq\omega_i$ или $\sum_{k=1}^{4}H_{k,\tau,v_k}(\tau')=0$.

Таблица 1. Доверительные интервалы для $n_1(t)$, $n_2(t)$ на уровне доверия 0.95

Эксперимент 1		
t	$n_1(t)$	$n_2(t)$
0	450.00 ± 0.00	450.00 ± 0.00
100	455.44 ± 1.57	448.39 ± 1.45
200	454.89 ± 1.59	447.26 ± 1.47
300	457.19 ± 1.58	446.16 ± 1.45
400	454.85 ± 1.66	448.29 ± 1.48
500	455.53 ± 1.56	448.17 ± 1.38
Эксперимент 2		
0	450.00 ± 0.00	450.00 ± 0.00
100	385.87 ± 1.63	264.31 ± 1.47
200	385.53 ± 1.63	263.91 ± 1.45
300	386.23 ± 1.58	263.41 ± 1.42

400	385.12 ± 1.63	263.15 ± 1.41
500	386.51 ± 1.61	262.17 ± 1.39
Эксперимент 3		
0	450.00 ± 0.00	450.00 ± 0.00
100	539.77 ± 1.72	224.38 ± 1.44
200	539.32 ± 1.61	225.63 ± 1.43
300	540.19 ± 1.62	224.26 ± 1.44
400	540.05 ± 1.61	224.09 ± 1.43
500	539.53 ± 1.71	224.65 ± 1.38

Все вычисления проводились для набора параметров

$$\beta_1 = 5,\ \beta_2 = 3.6,\ \gamma_{11} = 0.008,\ \gamma_{12} = 0.003,\ \gamma_{21} = 0.001,\ \gamma_{22} = 0.007, \tag{12}$$

и фиксированных начальных численностях популяций: $x_1(0) = x_2(0) = 450$. Для набора (12) неравенства (9) выполнены, причем $(z_1^*, z_2^*) = (456.6, 449.1)$. При проведении первых трех экспериментов принято, что скорости поступления веществ C_j в среду обитания особей являются постоянными, т.е. $r_j(t) = \bar{r}_j > 0$, $j = 1,\ldots,4$. Отсюда следует, что

$$C_{j,\tau,v_j}(t) = (v_j - \bar{r}_j/\delta_j)\exp(-\delta_j(t-\tau)) + \bar{r}_j/\delta_j,\ t \ge \tau.$$

Эксперимент 1. Полагаем, что потребление веществ $C_1,\ldots,C_4$ особями популяций X_1, X_2 никогда не приводит к их гибели, т.е. все вещества и любая их комбинация считаются безопасными для особей. В этом случае, используя результаты [28], можно ожидать, что с течением времени $n_1(t)$, $n_2(t)$ будут стремиться к квазистационарным значениям, близким к z_1^*, z_2^*. Такое поведение отражено в табл. 1. Видно, что для фиксированного $i = 1,2$ доверительные интервалы для математических ожиданий $n_i(t)$ при различных t перекрываются. Это свидетельствует о том, что $n_1(t)$, $n_2(t)$ вышли на некоторые квазистационарные значения n_1^*, n_2^*. Поскольку границы доверительных интервалов близки к z_1^*, z_2^*, то можно говорить о близости n_i^* и z_i^*, $i = 1,2$.

Эксперимент 2. В этом эксперименте принято, что пары потребленных веществ (C_1, C_2), (C_3, C_4) являются вредными соответственно для особей популяций X_1, X_2. Функции, определяющие вероятности гибели особей популяций X_1, X_2 под воздействием комплекса вредных веществ, имеют вид $\varphi_1(z_1,\ldots,z_4) = \sigma_{(1,2)} z_1 z_2$, $\varphi_2(z_1,\ldots,z_4) = \sigma_{(3,4)} z_3 z_4$, где $\sigma_{(j,k)}$ отражает степень токсичности комбинации веществ (C_j, C_k), $\sigma_{(1,2)} = 110$, $\sigma_{(3,4)} = 125$. Из табл. 1 видно, что в данном эксперименте средние численности популяций поддерживаются на положительных квазистационарных уровнях, а значения этих уровней значительно снижаются по сравнению со случаем, представленным в эксперименте 1.

Следующие два эксперимента предполагают, что потребление некоторых комбинаций веществ C_j может приводить к гибели особей популяции X_2. Зафиксируем параметры, описывающие поступление веществ C_j и их потребление особями популяций X_1, X_2:

$$\mu_1 = 1.6,\ \mu_2 = 1.8,\ \omega_1 = 4,\ \omega_2 = 5,$$

$$c_1(0) = 7,\ c_2(0) = 5,\ c_3(0) = 4,\ c_4(0) = 6,$$

$$\bar{r}_1 = 1300,\ \bar{r}_2 = 1250,\ \bar{r}_3 = 1500,\ \bar{r}_4 = 1400,$$
$$\delta_1 = 10,\ \delta_2 = 10,\ \delta_3 = 30,\ \delta_4 = 20,$$
$$\theta_{11} = \theta_{12} = 0.58,\ \theta_{21} = \theta_{22} = 0.9,\ \theta_{31} = \theta_{32} = 1.2,\ \theta_{41} = \theta_{42} = 0.7.$$

Эксперимент 3. Здесь полагаем, что все вещества C_j и любая их комбинация считаются безопасными для особей популяции X_1, а пара потребленных веществ (C_3, C_4) является вредной только для особей популяции X_2, $\varphi_1(z_1,\ldots,z_4) \equiv 0$, $\varphi_2(z_1,\ldots,z_4) = \sigma_{(3,4)} z_3 z_4$, $\sigma_{(3,4)} = 125$. Из табл. 1 видно, что средняя численность популяции X_2 значительно уменьшается, а численность популяции X_1 увеличивается по сравнению с квазистационарными уровнями из эксперимента 1.

Эксперимент 4. По аналогии с экспериментом 3 полагаем, что все вещества C_j и любая их комбинация считаются безопасными для особей популяции X_1, пара потребленных веществ (C_3, C_4) является вредной только для особей популяции X_2, $\varphi_1(z_1,\ldots,z_4) \equiv 0$, $\varphi_2(z_1,\ldots,z_4) = \sigma_{(3,4)} z_3 z_4$, $\sigma_{(3,4)} = 125$. Будем считать, что вещество C_4 представляет собой промышленные или бытовые отходы, которые могут поступать в среду обитания особей в течение промежутка времени $t \in [10,15]$. Скорость поступления вещества C_4 определим следующим образом: $r_4(t) = q(t)Q$, где $Q > 0$ – исходное (накопленное) количество вещества C_4, $q(t) = 0$ для всех $t \notin [10,15]$ и $q(t) = q_i$, $t \in [10+i-1, 10+i)$, $0 \le q_i \le 1$, $i = 1,\ldots,5$, $\sum_{i=1}^{5} q_i = 1$. Параметры q_i задают различные варианты $r_4(t)$ в виде ступенчатой функции и представлены в табл. 2. Принимаем, что $Q = 1000$ и в начальный момент времени вещество C_4 отсутствует, $c_4(0) = 0$. Обозначим через $D_4(t)$ математическое ожидание количества особей популяции X_2, погибших от воздействия пары вредных веществ (C_3, C_4) за промежуток времени $[t-1, t)$, $t = 11,\ldots,15$. В табл. 3 представлена зависимость $D_4(t)$ от набора параметров q_i, $i = 1,\ldots,5$, определяющих динамику вещества C_4. Для всех приведенных вариантов вероятность вырождения популяций равна 0.

Таблица 2. Значения параметров q_i, используемых для задания функции $r_4(t)$

Набор	q_1	q_2	q_3	q_4	q_5
1	1.0	0.0	0.0	0.0	0.0
2	0.5	0.5	0.0	0.0	0.0
3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
4	0.1	0.1	0.3	0.1	0.4

Таблица 3. Доверительные интервалы для $D_4(t)$ на уровне доверия 0.95

Время t	Варианты набора параметров q_i			
	1	2	3	4
11	471.85±1.68	448.56±1.65	408.35±1.51	374.33±1.53
12	0.88±0.06	347.21±1.65	330.07±1.53	313.72±1.46
13	0.00	0.54±0.04	320.85±1.58	346.35±1.63
14	0.00	0.00	318.72±1.59	289.73±1.56
15	0.00	0.00	317.95±1.61	352.83±1.69

Из табл. 3 видно, что во всех вариантах поступление вещества C_4 в среду обитания особей приводит к появлению погибших особей. Для варианта 1 гибель особей относительно быстро завершается, а среднее количество особей, погибших за весь период $t \in [10,15]$, сравнимо с квазистационарным уровнем численности популяция без учета воздействия вредных веществ (табл. 1, эксперимент 1). Для вариантов 3, 4 характерен высокий уровень среднего количества погибших особей в каждый отдельный период времени, причем среднее количество особей, погибших за весь период $t \in [10,15]$, является довольно большим. Вариант 2 носит промежуточный характер. Результаты вычислений показывают, что процесс поступления вещества C_4 в среду обитания особей в небольших количествах, но «растянутый по времени», может приводить к значительному росту общего количества погибших особей. Накопление погибших особей, в свою очередь, можно рассматривать как появление нового фактора, загрязняющего среду обитания не только для особей популяций X_1, X_2, но и для особей других популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе представлен теоретико-вероятностный подход к разработке нелинейных стохастических моделей динамики популяций в нестационарной среде обитания в случае, когда особи популяций взаимодействуют не только с другими особями сообщества, но и с отдельными компонентами этой среды. В рамках предложенной модели особи потребляют поступающие вещества, тем самым снижая их количество, а потребленные вредные вещества приводят к гибели особей. Использованный подход можно рассматривать как развитие классического процесса рождения и гибели, неоднородного во времени. Неоднородность этого процесса описывается с помощью условно-детерминированных функций, удовлетворяющих линейными дифференциальными уравнениями на случайных промежутках времени, задаваемых скачками в численностях популяций.

Аналитическое исследование построенной модели является весьма затруднительным, поэтому для изучения характерных режимов динамики популяций использована серия вычислительных экспериментов с привлечением метода Монте-Карло. Результаты проведенных экспериментов показали, что для уменьшения времени счета достаточно проводить распараллеливание вычислений по отдельным реализациям моделируемого случайного процесса. Более того, для приведенной и аналогичных ей моделей можно использовать не только суперкомпьютеры и вычислительные кластеры, но и многоядерные персональные ЭВМ или сети таких ЭВМ.

Разработанная модель допускает развитие в следующих направлениях:

1) использование более сложных уравнений для описания процесса загрязнения среды обитания особей, например, дифференциальных уравнений параболического типа;

2) учет сезонности процесса размножения особей;

3) применение индивидуум-ориентированного подхода, при котором для каждой особи учитывается текущее количество потребленных веществ, количество вредных веществ, потребленных за определенный период, а также время, в течение которого особь является «сытой», т.е. не занимается поиском пищевых ресурсов.

Предложенная модель и ее возможные обобщения могут быть использованы для изучения последствий загрязнения среды обитания особей при случайном или целенаправленном воздействии токсичных и вредных веществ на особей конкретных популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Hallam T.G., Clark C.E., Lassiter R.R. Effects of toxicants on populations: A qualitative approach. I. Equilibrium environment exposure. *Ecol. Model.* 1983. V. 18. P. 291–304.
2. Hallam T.G., Clark C.E., Jordan G.S. Effects of toxicants on populations: A qualitative approach. II. First order kinetics. *J. Math. Biol.* 1983. V. 18. P. 25–37.
3. Hallam T.G., De Luna J.L. Effects of toxicants on populations: A qualitative approach. III. Environmental and food chain pathways. *J. Theoret. Biol.* 1984. V. 109. P. 411–429.
4. Ma Z., Gui G., Wang W. Persistence and extinction of a population in a polluted environment. *Math. Biosci.* 1990. V. 101. P. 75–97.
5. Freedman H.I., Shukla J.B. Models for the effect of toxicant in single-species and Predator-prey systems. *J. Math. Biol.* 1991. V. 30. P. 15–30.
6. Крестин С. В., Розенберг Г.С. Об одном механизме «цветения воды» в водохранилище равнинного типа. *Биофизика*. 1996. Т. 41. Вып. 3. С. 650–654.
7. Dubey B. Modelling the effect of toxicant on forestry resources. *Indian J. Appl. Math.* 1997. V. 28. P. 1–12.
8. Dubey B., Hussain J. Modelling the interaction of two biological species in a polluted environment. *J. Math. Anal. Appl.* 2000. V. 246. P. 58–79.
9. Jinxiao P., Zhen J., Zhien M. Thresholds of Survival for an n-Dimensional Volterra Mutualistic System in a Polluted Environment. *J. of Math. Anal. Appl.* 2000. V. 252. P. 519–531.
10. Xiao Y., Chen L. Effects of toxicants on a stage-structured population growth model. *Appl. Math. and Comput.* 2001. V. 123. P. 63–73.
11. Mukherjee D. Persistence and global stability of a population in a polluted environment with delay. *J. of Biol. Sys.* 2002. V. 10. № 3. P. 225–232.
12. Liu B., Chen L., Zhang Y. The effects of impulsive toxicant input on a population in a polluted environment. *J. of Biol. Sys.* 2003. V. 11. № 3. P. 265–274.
13. Dubey B., Hussain J. Nonlinear models for the survival of two competing species dependent on resource in industrial environments. *Nonlinear Analysis: Real World Applications.* 2003. V. 4. P. 21–44.
14. Пичугина А.Н. Интегродифференциальная модель популяции, подверженной воздействию вредных веществ. *Сиб. журнал инд. матем.* 2004. Т. VII. № 4(20). С. 130–140.
15. Карелина Р.О., Перцев Н.В. Построение двусторонних оценок для решений некоторых систем дифференциальных уравнений с последействием. *Сиб. журнал инд. матем.* 2005. Т. VIII. № 4(24). С. 60–72.
16. Naresh R., Sundar S., Shukla J. Modelling the effect of an intermediate toxic product formed by uptake of a toxicant on plant biomass. *Appl. Math. and Comput.* 2006. V. 182. P. 151–160.
17. Feng Z., Liu R., DeAngelis D.J. Plant-herbivore interactions mediated by plant toxicity. *Theor. Popul. Biol.* 2008. V. 73. P. 449–459.
18. Li Z., Chen F. Extinction in periodic competitive stage-structured Lotka-Volterra model with effects of toxic substances. *J. of Comput. and Appl. Math.* 2009. V. 231. P. 143–153.
19. Перцев Н.В., Царегородцева Г.Е., Пичугина А.Н. Анализ устойчивости положений равновесия одной модели популяционной динамики. *Вест. Ом. ун-та.* 2009. № 2. С. 46–49.

20. Перцев Н.В., Царегородцева Г.Е. Математическая модель динамики популяции, развивающейся в условиях воздействия вредных веществ. *Сиб. журнал индустр. математики.* 2010. Т. XIII. № 1(41). С. 109–120.
21. Логинов К.К. Вычислительные аспекты имитационного моделирования динамики конкурирующих популяций в условиях воздействия токсичных веществ. В: *Стохастические модели в биологии и предельные алгебры=Stochastic models in biology and limit algebras:* Международная конференция (2-7 августа 2010 г.). Труды конференции. Ом. Филиал Ин-та математики им. С.Л. Соболева СО РАН. Омск: Изд-во Ом. гос. ун-та, 2010. С. 54–55.
22. Пичугин Б.Ю., Перцев Н.В., Логинов К.К. Стохастическая модель динамики популяций, развивающихся в условиях воздействия токсичных веществ. В: *«Математическая биология и биоинформатика»:* Доклады III Международной конференции, г. Пущино, 10-15 октября 2010 г. Под ред. В.Д. Лахно. М.: ООО «МАКС Пресс», 2010. С. 208–209.
23. Баруча-Рид А.Т. *Элементы теории марковских случайных процессов и их приложения.* М.: Наука, 1969. 512 с.
24. Соболь И.М. *Численные методы Монте-Карло.* М.: Наука, 1973. 311 с.
25. Ермаков С.М., Михайлов Г.А. *Курс статистического моделирования.* М.: Наука. 1976. 319 с.
26. Калинкин А.В. Марковские ветвящиеся процессы с взаимодействием. *Успехи математических наук.* 2002. Т. 57. Вып. 2(344). С. 23–84.
27. Калинкин А.В., Ланге А.М., Мастихин А.В., Шапошников А.А. Численные методы Монте-Карло для моделирования схем взаимодействия при дискретных состояниях. *Вестник МГТУ.* 2005. Вып. 2. С. 53–74. (Серия «Естественные науки»).
28. Калинкин А.В., Ланге А.М. Вероятностный аналог модели конкуренции Г.Ф. Гаузе. В: *Стохастические модели в биологии и предельные алгебры=Stochastic models in biology and limit algebras:* Международная конференция (2-7 августа 2010 г.): Труды конференции. Ом. Филиал Ин-та математики им. С.Л. Соболева СО РАН. Омск: Изд-во Ом. гос. ун-та, 2010. С. 40–43.
29. Марченко М.А. Комплекс программ MONC для распределенных вычислений методом Монте-Карло. *Сиб. журнал выч. математики.* 2004. Т. 7. № 1. С. 43–55.
30. Перцев Н.В., Пичугин Б.Ю. Применение метода Монте-Карло для моделирования динамики сообществ взаимодействующих индивидуумов. *Вестник Воронежского государственного технического университета.* 2006. Т. 2. № 5. С.70–77. (Серия «Вычислительные и информационно-телекоммуникационные системы»).

Материал поступил в редакцию 20.12.2010, опубликован 17.01.2011.