ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИЙ НА ОСНОВЕ φ-ВЕТВЯЩИХСЯ ПРОЦЕССОВ И РАСПРЕДЕЛЕННЫХ ВЫЧИСЛЕНИЙ

К.К. Логинов, Н.В. Перцев (Омск)

Введение

Ветвящиеся случайные процессы Гальтона-Ватсона широко используются для описания динамики популяций с неперекрывающимися поколениями. Одно из современных направлений в применении этих процессов связано с учетом различных условий среды обитания особей. Работы [1, 2] посвящены изучению динамики популяций с учетом емкости среды обитания особей. В [3] исследованы процессы, описывающие динамику популяций, развивающихся в случайной среде обитания особей. Непрерывно-дискретная стохастическая модель, учитывающая взаимодействие и гибель особей популяции на промежутках времени между очередными сезонами размножения, представлена в работе [4]. В работе авторов [5] рассмотрена модель динамики популяции с неперекрывающимися поколениями, построенная на основе φ-ветвящегося процесса Гальтона-Ватсона [6].

Одной из важных проблем, изучаемых в этих работах, является анализ вероятности вырождения популяции в зависимости от параметров модели. Обозначим через $x(t)$ численность популяции в момент времени $t \geq 0$. Будем говорить, что популяция выродилась к моменту времени t, если $x(t) = 0$. Число $P(t) = P\{x(t) = 0\}$ будем называть вероятностью вырождения популяции к моменту времени t. Положим $P_\infty = \lim_{t\to\infty} P(t)$ – вероятность вырождения популяции за бесконечный промежуток времени. Известно, что для классического и φ-ветвящегося процессов Гальтона-Ватсона вероятности $P(t)$ и P_∞ удовлетворяют некоторым уравнениям, которые задаются с помощью производящей функции численности потомства одной особи. Для представленных выше моделей данный способ нахождения $P(t)$ и P_∞ практически неприменим. Поэтому актуальной является задача получения оценок этих вероятностей с помощью метода Монте-Карло. Специфика поставленной задачи требует проведения вычислений на больших промежутках времени, для чего необходимо применение экономичных алгоритмов моделирования и хорошо проверенных датчиков псевдослучайных чисел с достаточно длинным периодом [7, 8].

В задачи настоящей работы входит: 1) разработка алгоритма имитационного моделирования динамики популяции с учетом влияния потребленных пищевых ресурсов; 2) создание моделирующей программы, ориентированной на распределенные вычисления; 3) проведение вычислительных экспериментов по оцениванию вероятности вырождения популяции в зависимости от параметров модели.

Уравнения модели

Обозначим через $\{t_k\}$ последовательность моментов времени, в которых особи дают потомство: $t_k = t_{k-1} + \tau$, $t_0 = 0$, $k \in Z$, $k \geq 1$, $\tau \in Z$, $\tau > 1$. Предварительно рассмотрим случай неограниченного количества пищевых ресурсов, необходимых для воспроизводства потомства. Уравнения модели в этом случае имеют вид:

$$x(t_0) = x^0,\ x(t_k) = \sum_{j=1}^{\varphi(x(t_{k-1}))} \xi_{k,j},\ k = 1, 2, \ldots$$

Здесь использованы следующие обозначения. Константа $x^0 > 0$ – начальная численность особей. Случайная величина $\xi_{k,j}$ – численность потомства от одной особи. Все

$\xi_{k,j}$ являются независимыми между собой, одинаково распределенными неотрицательными целочисленными случайными величинами с конечным математическим ожиданием $A = E\xi_{k,j}$, и не зависящими от случайной величины $\varphi(x(t_{k-1}))$. Случайная величина $\varphi(x(t_{k-1}))$ описывает количество особей, рожденных в момент времени t_{k-1} и доживших до момента времени t_k в условиях воздействия различных факторов, влияющих на гибель особей. Для задания закона распределения $\varphi(x(t_{k-1}))$ используются постулаты случайного процесса чистой гибели. Полагаем, что за произвольный промежуток времени $(t, t+h)$, $h \to +0$, любая существующая особь независимо от других особей и истории развития популяции погибает с вероятностью $\mu h + o(h)$ и сохраняется с вероятностью $1 - \mu h + o(h)$, где $\mu > 0$ – интенсивность гибели особей. Пусть η_t – продолжительность времени до гибели особи, существующей в момент времени t (без учета моментов сезонного размножения особей). Эта величина имеет экспоненциальное распределение: $P(\eta_t > a) = exp(-\mu a)$, $a \geq 0$. Пусть $x(t_{k-1}) = z \in Z_+$ – фиксировано, тогда $\varphi(x(t_{k-1}))$ имеет биномиальное распределение $\varphi(x(t_{k-1})) \sim B(z, exp(-\mu\tau))$. Выражение $p_{\mu,\tau} = exp(-\mu\tau)$ задает вероятность для особи, родившейся в момент времени t_{k-1}, дожить до момента времени t_k. Обозначим через $A_{\mu,\tau} = A\, exp(-\mu\tau)$ репродуктивный потенциал особей популяции. Известно, что при $A_{\mu,\tau} \leq 1$ верно $P_\infty = 1$. Если $A_{\mu,\tau} > 1$, то численность популяции при условии ее невырождения в конечные моменты времени неограниченно возрастает при $t_k \to \infty$.

Перейдем к уравнениям модели с учетом влияния пищевых ресурсов, необходимых для воспроизводства особей популяции. Зафиксируем промежуток времени $[t_{k-1}, t_k]$. Пусть $\{t_{k-1}^{(i)}\}$ – последовательность моментов времени, в которые особи потребляют пищевые ресурсы, $t_{k-1}^{(i)} = t_{k-1} + i$, $i = 1,2,\ldots,\tau$. Обозначим:

$x_{k-1,\,i} = x\,(t_{k-1}^{(i)})$ – численность популяции в момент времени $t_{k-1}^{(i)}$,

$c_{k-1,\,i} = c\,(t_{k-1}^{(i)})$ – количество пищевых ресурсов в среде обитания особей в момент времени $t_{k-1}^{(i)}$,

$u_{k-1,\,i} = u\,(t_{k-1}^{(i)})$ – текущее количество потребленных одной особью пищевых ресурсов в момент времени $t_{k-1}^{(i)}$,

$\varphi(x_{k-1,\tau})$ – количество особей популяции из числа $x\,(t_{k-1}) = x_{k-1,\,0}$, доживших до момента t_k и способных давать потомство,

w_k – средневзвешенное количество потребленных пищевых ресурсов за промежуток времени $(t_{k-1}, t_k]$ в расчете на одну особь,

$0 < q < 1$ – коэффициент «распада» пищевых ресурсов, находящихся в среде обитания особей,

$0 < \delta < 1$ – коэффициент «распада» потребленных особью пищевых ресурсов,

$r_{k-1,i} \geq 0$ – количество пищевых ресурсов, поступивших в среду обитания особей за промежуток времени $[t_{k-1}^{(i-1)}, t_{k-1}^{(i)})$,

$\omega > 0$ – количество пищевых ресурсов, которое способна потребить одна особь в момент времени $t_{k-1}^{(i)}$,

$0 \le \rho(i) \le 1$ – заданная невозрастающая функция, отражающая вклад потребленных пищевых ресурсов $u_{k-1,i}$ в величину w_k, $i = 0,1,\ldots,\tau$,

$\beta(w_k)$ – вероятность события, состоящего в том, что каждая из доживших до момента t_k особей способна дать потомство в зависимости от значения величины w_k,

$c^0 \ge 0$ – начальное количество пищевых ресурсов в среде обитания особей.

Считаем, что $\beta(w)$ – неубывающая функция, $w \in R_+$, $\beta(0) = 0$, $\lim\limits_{w \to +\infty} \beta(w) = 1$.

Законы изменения величин $x_{k-1,i}$, $c_{k-1,i}$, $u_{k-1,i}$ зададим с помощью следующих соотношений. Для каждого $i = 1,2,\ldots,\tau$, $k = 1,2,\ldots$, полагаем:

$$x_{k-1,i} \sim B(x_{k-1,i-1}, \exp(-\mu)),$$

$$c_{k-1,i} = q\, c_{k-1,i-1} + r_{k-1,i} - \min(q\, c_{k-1,i-1}, \omega\, x_{k-1,i}),$$

$$u_{k-1,i} = 0 \cdot I\{x_{k-1,i} = 0\} + I\{x_{k-1,i} > 0\} \cdot \left(\delta\, u_{k-1,i-1} + \min\left(\frac{q\, c_{k-1,i-1}}{x_{k-1,i}}, \omega\right)\right), \quad (1)$$

$$w_k = \sum_{i=0}^{\tau} u_{k-1,i}\, \rho(\tau - i), \quad \varphi(x_{k-1,\tau}) \sim B(x_{k-1,\tau}, \beta(w_k)), \quad x_{k,0} = \sum_{j=1}^{\varphi(x_{k-1,\tau})} \xi_{k,j},$$

$$c_{k,0} = c_{k-1,\tau}, \quad u_{\overline{k},0} = 0, \quad x_{\overline{0,0}} = x^0, \quad c_{\overline{0,0}} = c^0, \quad u_{\overline{0,0}} = 0,$$

где $I\{H\}$ – индикатор события H. Специфика и оригинальность модели (1) состоит в том, что в ней представлено конкретное приложение φ-ветвящихся процессов к популяциям, развивающимся в нестационарных условиях среды обитания. Уравнения модели (1) позволяют прогнозировать динамику численности популяции в зависимости от параметров, отражающих поступление и потребление пищевых ресурсов, а также коэффициентов смертности особей и их рождаемости.

Алгоритм моделирования и вычислительные эксперименты

Алгоритм моделирования опирается на формулы (1), которые позволяют находить реализации исследуемых величин $x_{k-1,i}$, $c_{k-1,i}$, $u_{k-1,i}$ на заданном конечном отрезке $[0,T]$. Алгоритм реализован в виде моделирующей программы на языке программирования C++ для персональных и высокопроизводительных ЭВМ. Параллельная версия программы разработана с использованием интерфейса MPI по принципу «один процессор – одна реализация». Вычисления проводились на кластерах nks-g6 и smp16x256 Сибирского суперкомпьютерного центра (г. Новосибирск). Число независимых реализаций процесса $x(t)$ в каждом из экспериментов равно $N = 1000$. Моделирование независимых реализаций процесса $x(t)$ осуществлялось путем распределения N реализаций по 10 независимым процессорам с финальным осреднением по стандартным формулам математической статистики. Для генерации псевдослучайных чисел на различных процессорах применялся 128-и битный конгруэнтный датчик псевдослучайных чисел с периодом 2^{126} [8].

Заметим, что система уравнений модели (1) не может быть исследована аналитически, за исключением простейших частных случаев. Вместе с тем видно, что модель (1) имеет поглощающее состояние $x = 0$ для переменной $x_{k-1,i}$. Другими словами, если при некотором t верно $x(t) = 0$, то с вероятностью единица $x(t') = 0$, $t' > t$. Так как в модели принято, что количество пищевых ресурсов ограничено, то неограниченный рост популяции не представляется возможным. Отсюда вытекает предположение, состоящее в том, что для любых значений параметров модели верно равенство $P_\infty = 1$. Это предположение справедливо для частного, но важного случая. Если принять, что для всех $i = 1,\ldots,\tau$,

$k = 1, 2, \ldots$, верно $u_{k-1,i} = \omega$ (все особи потребляют максимально возможное количество пищевых ресурсов), то величина w_k примет вид $w_k = \omega \sum_{i=1}^{\tau} \rho(\tau - i) = \theta = const$. Введем модифицированное значение репродуктивного потенциала особей популяции $A_{\mu,\tau,\theta} = A\, exp(-\mu\tau)\beta(\theta)$, который может служить одной из числовых характеристик, определяющих характер динамики популяции в зависимости от наличия пищевых ресурсов. При выполнении неравенства $A_{\mu,\tau,\theta} < 1$ имеем, что $P_\infty = 1$. Действительно, для любого $k = 1,2,\ldots$, верно $P(w_k \le \theta) = 1$. Рассматривая φ-ветвящийся процесс Гальтона-Ватсона с репродуктивным потенциалом $A_{\mu,\tau,\theta}$, получим вырождение популяции при $A_{\mu,\tau,\theta} < 1$.

Случай $A_{\mu,\tau,\theta} \ge 1$ не поддается аналитическому исследованию. Поэтому для проверки предположения о вырождении популяции рассмотрим результаты численного моделирования на частном примере. Для оценки вероятности вырождения популяции будем опираться на неравенство Чебышева: если η – неотрицательная случайная величина с математическим ожиданием $0 < E\eta < \infty$ и $\varepsilon > 0$ – заданное число, то $P(\eta > \varepsilon) \le E\eta / \varepsilon$. Обозначим через $n(t) = Ex(t)$ математическое ожидание численности популяции в момент времени t. Для проведения вычислений примем, что случайная величина $\xi_{1,1}$ имеет распределение Пуассона с параметром $\lambda > 0$. Функции $\rho(i)$, $\beta(w)$ зададим следующим образом: $\rho(i) = 1/(1+i)$, $i = 0,1,\ldots,\tau$, $\beta(w) = 2w/(1+2w)$, $w \ge 0$. Положим $\tau = 5$, $q = 0.2$, $\delta = 0.3$, $\omega = 1$, $\lambda = 3$, $r_{k-1,i} = 700$ для всех $k, i = 1,2,\ldots$ Зафиксируем начальные численности популяции и пищевых ресурсов: $x^0 = 500$, $c^0 = 25$. Будем варьировать параметр μ, значения которого определяют $A_{\mu,\tau,\theta}$.

Таблица 1

Доверительные интервалы для *n(t)* на уровне доверия 0.95 (эксперименты 1-4)

t	$n(t)$		t	$n(t)$	
	1	2		3	4
	$\mu = 0.190$, $A_{\mu,\tau} = 1.16$, $A_{\mu,\tau,\theta} = 0.952$	$\mu = 0.186$, $A_{\mu,\tau} = 1.18$, $A_{\mu,\tau,\theta} = 0.971$		$\mu = 0.178$, $A_{\mu,\tau} = 1.23$, $A_{\mu,\tau,\theta} = 1.01066$	$\mu = 0.177$, $A_{\mu,\tau} = 1.238$, $A_{\mu,\tau,\theta} = 1.016$
0	500.00 ± 0.00	500.00 ± 0.00	0	500.00 ± 0.00	500.00 ± 0.00
1000	58.89 ± 5.54	218.13 ± 7.38	10000000	147.95 ± 11.55	292.67 ± 10.97
3000	5.19 ± 1.98	146.03 ± 8.54	30000000	34.35 ± 6.81	172.60 ± 12.18
5880	0.00 ± 0.00	86.23 ± 8.00	50000000	4.12 ± 2.27	105.22 ± 10.92
20000	0.00 ± 0.00	6.32 ± 2.54	100000000	0.00 ± 0.00	28.95 ± 6.43
41880	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	150000000	0.00 ± 0.00	9.15 ± 3.81
60000	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00	236000000	0.00 ± 0.00	0.00 ± 0.00

В табл. 1 приведены доверительные интервалы для $n(t)$ на уровне 0,95 при различных значениях $A_{\mu,\tau} > 1$ и $A_{\mu,\tau,\theta}$. Цифрами 1–4 обозначены номера экспериментов. Из табл. 1 видно, что в экспериментах 1, 2 популяция вырождается, причем время до вырождения значительно возрастает при малом увеличении репродуктивного потенциала $A_{\mu,\tau}$. В экспериментах 3, 4 средняя численность популяции поддерживается на положительном уровне довольно продолжительный отрезок времени, постепенно снижаясь до нуля. Ана-

логичные результаты получены при вариации других параметров модели, таких, как $1 < A_{\mu,\tau,\theta} < 1.02$.

Заключение

Результаты вычислительного эксперимента позволяют дополнить аналитическое исследование модели для ситуации, при которой классический репродуктивный потенциал особи $A_{\mu,\tau} > 1$. Результаты табл.1 показывают, что если положить $A_{\mu,\tau,\theta} = 1 + \varepsilon$, где $\varepsilon > 0$ – достаточно малое число, то можно говорить о том, что $P_\infty = 1$. Однако в общем случае не удается установить факт ограниченности сверху $n(t) = Ex(t)$ и, как следствие, нельзя утверждать, что $P_\infty = 1$. Видно, что ограниченность пищевых ресурсов сдерживает возможный рост популяции и она может не вырождаться в течение достаточно продолжительного промежутка времени. Однако в общем случае равенство $P_\infty = 1$ имеет лишь предположительный характер и требует дополнительного исследования.

Отметим, что структура модели (1) позволяет изменять и дополнять уравнение для пищевых ресурсов, не затрагивая основную вероятностную схему. В частности, для описания динамики пищевых ресурсов могут быть использованы не только разностные уравнения, но и системы обыкновенных дифференциальных уравнений или уравнений в частных производных параболического типа. Все эти уравнения позволяют с разных позиций формализовать среду обитания особей и учесть специфику развития тех или иных популяций. Сочетание этого подхода с параллельными вычислениями дает мощный инструмент для изучения динамики популяций, развивающихся в нестационарной среде обитания.

Построенная модель позволяет оценить влияние пищевых ресурсов, в том числе ресурсов, содержащих вредные и токсичные вещества, на процессы рождения и гибели особей и может быть использована в экологических приложениях, связанных с изучением причин снижения численностей биологических сообществ.

Работа поддержана СО РАН (Интеграционный проект № 47, 2012−2014 гг.)

Литература

1. **Клоков С.А., Топчий В.А.** Оценки среднего времени фиксации в популяциях постоянного объема // Сибирский математический журнал. – 2006. – Т. 34. – № 6. – С. 1275–1288.
2. **Топчий В.А.** Время вырождения срезаемых на высоком уровне процессов Гальтона-Ватсона // Теория вероятностей и ее применения. – 2009. – Т. 54. – Вып. 2. – С. 336–353.
3. **Ватутин В.А., Дьяконова Е.Е.** Ветвящиеся процессы в случайной среде и бутылочные горлышки в эволюции популяций // Теория вероятностей и ее применения. – 2006. – Т. 51. – № 1. – С. 22–47.
4. **Нагаев С.В., Недорезов Л.В., Вахтель В.И.** Вероятностная непрерывно-дискретная модель динамики численности изолированной популяции // Сибирский журнал индустриальной математики. – 1999. – Т. II. – № 2(4). – С.147–152.
5. **Логинов К.К., Перцев Н.В.** Применение φ − ветвящихся процессов для исследования динамики популяции в условиях ограниченного количества пищевых ресурсов // Вестник Омского Университета. – 2011. – № 2. – С. 24–29.
6. **Зубков А.М.** Аналогии между ветвящимися процессами Гальтона-Ватсона и φ-ветвящимися процессами // Теория вероятностей и ее применения. – 1974. – Т. 19. – № 2. – С. 319–339.
7. **Ермаков С.М., Михайлов Г.А.** Курс статистического моделирования. – М.: Наука, 1976.
8. **Марченко М.А.** Комплекс программ MONC для распределенных вычислений методом Монте-Карло // Сибирский журнал вычислительной математики. – 2004. – Т. 7. – №. 1. – С. 43–55.