На правах рукописи

Логинов Константин Константинович

Имитационное моделирование динамики популяций, развивающихся в нестационарной среде

05.13.18 — Математическое моделирование, численные методы и комплексы программ

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата физико-математических наук

Омск – 2012

Работа выполнена в Омском филиале Учреждения Российской академии наук Института математики им. С. Л. Соболева СО РАН

Научный руководитель:
доктор физико-математических наук, профессор,
Перцев Николай Викторович

Официальные оппоненты:
доктор физико-математических наук, профессор,
Калинкин Александр Вячеславович

кандидат физико-математических наук, доцент,
Вакилов Андрей Николаевич

Ведущая организация:
Учреждение Российской академии наук Институт вычислительной математики и математической геофизики СО РАН, г. Новосибирск

Защита диссертации состоится 1 марта 2012 г. в 13 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.179.07 при Омском государственном университете им. Ф. М. Достоевского по адресу: 644099, г. Омск, ул. Певцова, 13, ОФИМ СО РАН

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Омского государственного университета им. Ф. М. Достоевского

Автореферат разослан «__» ____________ 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета А. М. Семенов

Общая характеристика работы

Актуальность темы. Одно из современных направлений в исследовании популяционной динамики связано с применением теории случайных процессов, описывающих миграцию, репродукцию, гибель и превращение особей. Наиболее разработанный подход к построению моделей опирается на случайный процесс рождения и гибели, а также ветвящиеся процессы, включая процессы с взаимодействием частиц (см., например, D.G. Kendall, 1948 г., T. Harris, 1966 г., P. Jagers, 1975 г., 1997 г., T.G. Hallam, 1983 г., Б.А. Севастьянов, 1971 г., 1974 г., 1982 г., А.М. Зубков, 1985 г., 1993 г., Л.В. Недорезов, 1997 г., А.В. Калинкин, 2001 г., В.А. Ватутин, 2005 – 2008 г.г., В.И. Афанасьев, 2005 г., В.А. Топчий, С.А. Клоков, 2005 г., 2006 г., Б.Ю. Пичугин, 2006 г. и др.).

Важным аспектом в исследовании динамики популяций является учет нестационарных условий среды обитания особей. На динамику популяций оказывают влияние разнообразные факторы, среди которых можно выделить ресурсы питания, температурный режим, емкость среды, загрязняющие и токсичные вещества. Перечисленные факторы могут быть подвержены значительным изменениям, что в свою очередь отражается на продолжительности жизни особей, численности их потомства и миграционной активности. Учет нестационарных условий среды обитания в сочетании с конкуренцией и самолимитированием особей, а также взаимодействием особей с компонентами окружающей среды, приводит к значительным трудностям при построении и исследовании стохастических моделей популяционной динамики. Существующие аналитические методы зачастую неприменимы в конкретных задачах. Поэтому актуальной является разработка имитационных моделей популяционной динамики на основе теоретико–вероятностного описания, численных методов Монте–Карло и программ для высокопроизводительных ЭВМ. Имитационные модели позволяют изучать динамику популяций в условиях совместного влияния разноообразных факторов на отдельно взятых особей. Результаты имитационного моделирования дают возможность оценивать не только математические ожидания численностей популяций, но и их дисперсии, корреляции между численностями различных популяций, вероятности вырождения популяций и другие числовые характеристики.

Целью диссертационной работы является создание семейства стохастических моделей, вычислительных алгоритмов и моделирующих программ, предназначенных для исследования динамики популяций, развивающихся в нестационарных условиях среды обитания особей.

Задачи работы:

1. Построение стохастических моделей динамики популяций с учетом влияния условий среды обитания на процессы репродукции и гибели особей (непостоянная продолжительность периодов между сезонным размножением особей, переменное количество пищевых ресурсов, приходящихся на одну особь, огра-

ниченное количество мест репродукции особей, воздействие на особей вредных и токсичных веществ).
2. Исследование построенных моделей на основе изучения вспомогательных систем разностных и дифференциальных уравнений для математических ожиданий численностей популяций.
3. Разработка алгоритмов и моделирующих программ, реализующих построенные модели на многопроцессорных и многоядерных ЭВМ.
4. Проведение вычислительных экспериментов для изучения характерных режимов динамики численности популяций и условий их вырождения.

Научная новизна.
1. На основе процессов Гальтона-Ватсона и φ-ветвящихся процессов впервые построены модели динамики популяций с сезонным размножением, учитывающие зависимость числа производимых особями потомков от нестационарных условий среды обитания (длительность до начала очередного сезона размножения особей; объем пищевых ресурсов, приходящихся на одну особь; количество мест, доступных для репродукции особей).
2. Для моделей с сезонным размножением особей, учитывающих количество доступных для особей мест репродукции, впервые установлено, что динамика популяций определяется репродуктивным потенциалом особей $A > 0$, вычисляемом в рамках линейной мажорирующей системы для математических ожиданий численностей популяций: для $A \leqslant A_*$ популяции вырождаются с вероятностью 1; при $A > A_*$ вероятность вырождения популяций за достаточно длительный период времени практически равна нулю, где $A_* > 1$ — некоторое пороговое значение.
3. Для стохастической модели динамики конкурирующих популяций, развивающихся в условиях воздействия на особей токсичных веществ, впервые исследованы режимы динамики популяций в терминах устойчивости положений равновесия вспомогательной системы нелинейных дифференциальных уравнений для условных математических ожиданий численностей популяций и количества токсичного вещества.
4. Для стохастических моделей динамики конкурирующих популяций, подверженных воздействию вредных и токсичных веществ, разработаны эффективные алгоритмы численного моделирования и программы, ориентированные на многопроцессорные и многоядерные ЭВМ.

Теоретическая ценность. На основе процессов Гальтона-Ватсона, φ – ветвящихся процессов, нелинейного процесса рождения и гибели предложены подходы к построению и исследованию стохастических моделей динамики популяций, развивающихся в нестационарной среде обитания. Построенные модели представляют основу для создания моделей популяционной динамики в нестационарных условиях с учетом индивидуально-ориентированного описания особей.

Практическая ценность. Построенные модели и комплекс программ могут быть использованы при разработке технологий мониторинга и прогнозирования состояния окружающей среды, предотвращения и ликвидации ее загрязнения, оценки воздействия природных и антропогенных факторов на динамику различных популяций.

Методы исследования. В работе использованы методы теории вероятностей, ветвящихся случайных процессов и математической статистики, численные методы Монте-Карло, элементы теории обыкновенных дифференциальных уравнений, методология проведения вычислительных экспериментов на базе высокопроизводительных ЭВМ. Осреднение результатов вычислительных экспериментов проводилось с помощью стандартных формул математической статистики по выборкам из $N = 1000$ и $N = 2000$ реализаций.

Положения, выносимые на защиту.

1. Подходы к построению моделей динамики популяций с сезонным размножением особей на базе стохастических рекуррентных уравнений; аналитические и численные методы исследования моделей.
2. Разработка моделей динамики конкурирующих популяций на базе нелинейного процесса рождения и гибели и системы линейных дифференциальных уравнений на случайных промежутках времени.
3. Алгоритмы статического моделирования динамики популяций с учетом нелинейных эффектов и нестационарных условий среды обитания особей.
4. Характерные режимы динамики популяций, полученные по результатам вычислительных экспериментов на многопроцессорных и многоядерных ЭВМ.

Личный вклад. Все основные результаты диссертации получены соискателем самостоятельно.

Апробация работы. Результаты диссертации докладывались на 2-ой и 3-ей Международной научной конференции «Современные проблемы прикладной математики и математического моделирования» (г. Воронеж, 2007, 2009 г.г.), на 2-ой сессии научной школы-практикума молодых ученых и специалистов «Технологии высокопроизводительных вычислений и компьютерного моделирования» в рамках 6-ой Всероссийской межвузовской конференции молодых ученых (г. Санкт-Петербург, 2009 г.), на Всероссийской конференции по вычислительной математике КВМ-2009 (г. Новосибирск, 2009 г.), на Международной конференции «Новые алгебро–логические методы решения систем уравнений в алгебраических системах», секция «Вероятностные модели динамики популяций» (г. Омск, 2009 г.), на Международной конференции «Стохастические модели в биологии и предельные алгебры» (г. Омск, 2010 г.), на 3–ей международной конференции «Математическая биология и биоинформатика» (г. Пущино, 2010 г.), на семинаре отдела численных методов Монте-Карло Института вычислительной математики и математической геофизики СО РАН (г. Новосибирск, 2010 г.), на научных семинарах лаборатории теоретико-вероятностных методов Омского филиала Учреждения Российской академии наук Института математики им. С. Л. Соболева СО РАН (г. Омск, 2007 – 2011 гг.).

Публикации. Результаты диссертации опубликованы в 11 научных работах.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения и списка литературы (95 наименований). Объем диссертации — 131 страница. В каждой главе используется своя нумерация разделов, утверждений и формул. Работа содержит 28 диаграмм и 11 таблиц.

Содержание работы

Во введении обосновывается актуальность темы диссертации, приводятся задачи работы и краткое содержание диссертации.

В первой главе приведен обзор детерминированных и стохастических моделей динамики популяций, опирающихся на дифференциальные уравнения, случайные процессы рождения и гибели, случайные процессы с взаимодействием частиц, процессы Гальтона-Ватсона, φ–ветвящиеся процессы и ветвящиеся процессы в случайной среде. Представленный обзор показывает, что детерминированные и стохастические модели динамики популяций в нестационарной среде представляют собой достаточно сложный объект для исследования.

Во второй главе рассматриваются две стохастические модели динамики изолированных популяций с сезонным размножением особей. Раздел 2.1 посвящен исследованию динамики популяции с переменной длительностью периодов между сезонами размножения особей. В основу модели положен ветвящийся процесс Гальтона-Ватсона. Специфика модели состоит в том, что процессы рождения и гибели особей зависят от воздействия ряда факторов, которые влияют на численность и выживаемость потомства, а также на продолжительность жизни особей. Процесс рождения особей задается следующим образом: в моменты времени $t_k = k + \delta_k$, $k = 0, 1, \ldots$, каждая оплодотворенная особь производит потомство, численность которого зависит от величины δ_k. При выполнении неравенства $\delta_k \leqslant 0$ от каждой оплодотворенной особи появляется $0 < m_1 < \infty$ особей. Если $\delta_k > 0$, то величина потомства от одной оплодотворенной особи составляет m_2 особей, $0 \leqslant m_2 \leqslant m_1$. Величины δ_k образуют ограниченную числовую последовательность, $|\delta_k| \leqslant q < 1$, $\delta_0 = 0$. Обозначим $\lambda > 0$ — интенсивность гибели особей; α — вероятность оплодотворения одной особи в течение промежутка (t_{k-1}, t_k), $0 < \alpha < 1$; $y(t_k)$ — численность особей в момент времени t_k.
Уравнения модели имеют вид:

$$y(t_0) = y_0 > 0, \quad y(t_k) = \sum_{i=1}^{y(t_{k-1})} \eta_i(t_k), \quad k = 1, 2, \ldots,$$

где $\eta_i(t_k)$ — i.i.d. случайные величины, независящие от $y(t_{k-1})$, y_0 — начальная численность популяции (заданная константа).

Закон распределения величин $\eta_i(t_k)$ таков:

$$P(\eta_1(t_k) = 0) = 1 - \exp\big(-\lambda\,\Delta t_k\big), \quad P(\eta_1(t_k) = 1) = (1-\alpha)\,\exp\big(-\lambda\,\Delta t_k\big),$$
$$P(\eta_1(t_k) = \mu_k + 1) = \alpha\,\exp\big(-\lambda\,\Delta t_k\big),$$

где $\Delta t_k = t_k - t_{k-1} = 1 + \delta_k - \delta_{k-1}$, $\mu_k = m_1\,\mathbf{I}\{\delta_k \leqslant 0\} + m_2\,\mathbf{I}\{\delta_k > 0\}$.

Утверждение 1. *Математическое ожидание* $\mathsf{E}(y(t_k))$ *и дисперсия* $\mathsf{D}(y(t_k))$ *численности популяции удовлетворяют рекуррентным соотношениям*

$$\mathsf{E}(y(t_0)) = y_0, \;\; \mathsf{E}(y(t_k)) = H_k\,\mathsf{E}(y(t_{k-1})),$$
$$\mathsf{D}(y(t_0)) = 0, \;\; \mathsf{D}(y(t_k)) = M_k + H_k^2\,\mathsf{D}(y(t_{k-1})), \quad k = 1, 2, \ldots,$$

где

$$M_k = \sigma_k^2\,\mathsf{E}(y(t_{k-1})), \quad \sigma_k^2 = B_k^2 - H_k^2,$$
$$B_k^2 = \exp\big(-\lambda\,(1 + \delta_k - \delta_{k-1})\big)\,\big(1 + \mu_k\,(\mu_k + 2)\,\alpha\big),$$
$$H_k = \exp(-\lambda\,\Delta t_k)\,(1 + \mu_k\,\alpha), \;\; k = 1, 2, \ldots$$

Из утверждения 1, находим, что

$$\mathsf{E}(y(t_k)) = y_0\,\exp(-\lambda\,t_k)\,\prod_{j=1}^{k}(1 + \mu_j\,\alpha), k = 1, 2, \ldots$$

Достаточные условия вырождения популяции или ее неограниченного роста зависят от поведения $\mathsf{E}(y(t_k))$ при $t \to \infty$. Обозначим верхний репродуктивный потенциал особи через $A_U = \exp(-\lambda)\,(1 + m_1\,\alpha)$, а нижний репродуктивный потенциал через $A_L = \exp(-\lambda)\,(1 + m_2\,\alpha)$.

Следствие 1. *Если* $\lim\limits_{t\to\infty} \mathsf{E}(y(t_k)) = 0$*, (например, при* $A_U < 1$*), то популяция вырождается с вероятностью 1; если* $\lim\limits_{t\to\infty} \mathsf{E}(y(t_k)) = +\infty$*, (например, при* $A_L > 1$*), то численность популяции неограниченно возрастает при условии ее невырождения в какой-либо момент* t_k*.*

На основе метода Монте-Карло разработан алгоритм численного моделирования динамики $y(t_k)$ и создана моделирующая программа (язык программирования C++). Приведены результаты вычислительных экспериментов, иллюстрирующих режимы вырождения и неограниченного роста популяции.

В разделе 2.2 построена модель, описывающая динамику популяции в условиях переменного количества пищевых ресурсов, приходящихся на одну особь. В основу модели положен φ-ветвящийся процесс Гальтона-Ватсона. Главная особенность модели заключается в том, что при наступлении очередного сезона размножения не все дожившие особи популяции могут давать потомство. Предполагается, что особи должны иметь определенный уровень потребленных пищевых ресурсов, необходимых для воспроизводства потомства.

В случае неограниченного количества пищевых ресурсов, необходимых для воспроизводства потомства, модель задается соотношениями

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

где $x(t)$ — численность популяции в момент времени t, x^0 — начальная численность особей (заданная константа), $\xi_{k,j}$ — i.i.d. случайные величины с математическим ожиданием $0 < A < \infty$, независящие от $\varphi(x(t_{k-1}))$, $\{t_k\}$ — последовательность моментов времени, в которых особи дают потомство в количестве $\xi_{k,j}$, $t_k = t_{k-1} + \tau$, $t_0 = 0$, $k \in \mathbb{Z}_+$, $k \geqslant 1$, $\tau \in \mathbb{Z}_+$, $\tau > 1$. 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. В этом случае случайная величина $\varphi(x(t_{k-1}))$ имеет условное биномиальное распределение: если $x(t_{k-1}) = z \in \mathbb{Z}_+$, то $\varphi(x(t_{k-1})) \sim B(\exp(-\mu\,\tau), z)$, где $\mu > 0$ — интенсивность гибели особей. Обозначим через $\{t_{k-1}^{(i)}\}$ последовательность моментов времени, в которые особи потребляют пищевые ресурсы, $t_{k-1}^{(i)} = t_{k-1} + i$, $i = 1, \ldots, \tau$. Для фиксированного $t_{k-1}^{(i)}$ полагаем, что $x_{k-1,i} = x(t_{k-1}^{(i)})$ — численность популяции, $c_{k-1,i} = c(t_{k-1}^{(i)})$ — количество пищевых ресурсов в среде обитания особей, $u_{k-1,i} = u(t_{k-1}^{(i)})$ — текущее количество потребленных одной особью пищевых ресурсов, $r_{k-1,i}$ — количество пищевых ресурсов, поступивших в среду обитания особей в данный момент времени. Уравнения модели в случае учета влияния пищевых ресурсов на воспроизводство особей популяции имеют вид:

$$\begin{aligned}
&x_{k-1,i} \sim B(\exp(-\mu), x_{k-1,i-1}), \quad k = 1, 2, \ldots, \ i = 1, \ldots, \tau,\\
&c_{k-1,i} = q\, c_{k-1,i-1} + r_{k-1,i} - \min(q\, c_{k-1,i-1}, \omega\, x_{k-1,i-1}),\\
&u_{k-1,i} = \mathbf{I}\{x_{k-1,i-1} > 0\}\,\big(\delta\, u_{k-1,i-1} + \min\big(q\, c_{k-1,i-1}/x_{k-1,i-1}, \omega\big)\big),\\
&w_k = \sum_{i=0}^{\tau} u_{k-1,i}\, \rho(\tau - i), \quad \varphi(x_{k-1,\tau}) \sim B(\beta(w_k), x_{k-1,\tau}),\\
&x_{k,0} = \sum_{j=1}^{\varphi(x_{k-1,\tau})} \xi_{k,j}, \quad c_{k,0} = c_{k-1,\tau}, \quad u_{k,0} = 0, \quad x_{0,0} = x^0, \quad c_{0,0} = c^0, \quad u_{0,0} = 0.
\end{aligned}$$

Для изучения характерных режимов динамики численности популяции $x(t)$ применялся метод Монте-Карло. Разработан алгоритм статистического моделирования и моделирующая программа на языке программирования C++. Представлены результаты вычислительных экспериментов для режима вырождения популяции и стационарного режима, при котором численность популяции поддерживается на высоком положительном уровне. Эти режимы выбирались исходя из значений репродуктивного потенциала особи

$$A_{\mu,\tau,\theta} = A\,\beta(\theta)\,\exp(-\mu\,\tau),$$

где $A\,\beta(\theta)$ — математическое ожидание численности потомства одной особи с учетом максимально возможного средневзвешенного за промежуток (t_{k-1}, t_k) количества потребленных пищевых ресурсов θ, $\beta(\theta)$ — вероятность события, состоящего в том, что каждая из доживших до момента t_k особей способна дать потомство в зависимости от конкретного значения величины θ. Вычислительные эксперименты показывают, что при $A_{\mu,\tau,\theta} \leqslant 1$ популяция вырождается с вероятностью 1 (это соответствует известным результатам для φ-ветвящихся процессов). В случае $A_{\mu,\tau,\theta} > 1$ численность популяции поддерживается на стационарном положительном уровне довольно длительный промежуток времени, вероятность вырождения популяции практически равна нулю. На (рис. 1) представлены типичные режимы динамики средней численности популяции: стационарный режим ($A_{\mu,\tau,\theta} > 1$) и режим вырождения ($A_{\mu,\tau,\theta} \leqslant 1$).

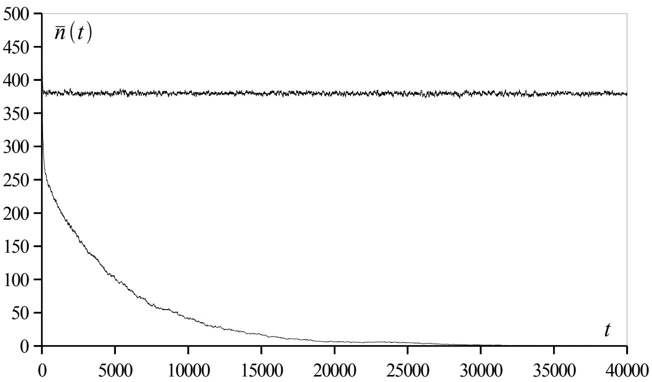

Рис. 1. Стационарный режим и вырождение популяции (модель из раздела 2.2)

В третьей главе рассматривается нелинейная стохастическая модель динамики популяции с учетом возрастной структуры особей и ограниченности мест репродукции. Процесс воспроизводства потомства задается следующим образом: в момент времени $t = 0, 1, 2, \ldots,$ особи репродуктивного возраста производят кладку яиц в местах репродукции, в момент времени $t+1$ из яиц появляются особи нулевого возраста. Предполагается, что: 1) количество мест репродукции фиксированно; 2) на конкретном месте потомство появляется только у особи, пришедшей туда последней; 3) некоторые места репродукции могут иметь преимущество перед другими местами. Модель задается марковским случайным векторным процессом $x(t) = (x_0(t), \ldots, x_\tau(t))$, где $x_i(t)$ — количество особей возраста i в момент времени t, $i = 0, \ldots, \tau$. Уравнения модели имеют вид:

$$x_0(t+1) = \sum_{j=1}^{n} \mathbf{I}\left\{x_\tau^j(t) > 0\right\}\,\psi_j(t),$$

$$x_i(t+1) = x_{i-1}(t) - \sum_{j=1}^{x_{i-1}(t)} \xi_{(i-1)j}(t),\; i = 1, \ldots, \tau,$$

$$x_i(0) = x_i^0 \geqslant 0,\; i = 0, \ldots, \tau,$$

где τ — предельный возраст особи; $\xi_{ij}(t)$ — i.i.d. случайные величины, отражающие гибель особи i-го возраста, независящие от $x_i(t)$; n — количество мест репродукции; $x_r^j(t)$ — количество особей репродуктивного возраста, пришедших производить кладку на место репродукции с номером j; $\psi_j(t) \geqslant 0$ — дискретная случайная величина, равная величине потомства от одной особи, независящая от $x_r^j(t)$; x_i^0 — начальные численности особей (заданные константы). Обозначим $0 < l_1 \leqslant l_2 < \tau$ — границы репродуктивного возраста особей, q_j — вероятность предпочтения особью j–го места репродукции, p_{k-1} — вероятность для особи возраста $k-1$ дожить до возраста k, λ_j — среднее число потомков от одной особи на месте репродукции под номером j.

Утверждение 2. *Для математических ожиданий* $\mathsf{E}x_i(t)$ *численностей особей справедливы оценки* $0 \leqslant \mathsf{E}x_i(t) \leqslant z_i(t) \leqslant \bar{z}_i$, $i = 0, \ldots, \tau$, $t = 1, 2, \ldots$, *где* $z_i(t)$ *удовлетворяют системе уравнений*

$$
\begin{aligned}
&z_0(t+1) = \sum_{j=1}^{n} \lambda_j \left(1 - (1-q_j)^{\sum_{i=l_1}^{l_2} z_i(t)}\right),\\
&z_i(t+1) = (1 - p_{i-1})\, z_{i-1}(t),\ \ i = 1, \ldots, \tau,\\
&z_i(0) = x_i(0),\ \ i = 0, \ldots, \tau,
\end{aligned}
$$

а константы $\bar{z}_i$ *задаются соотношениями:*

$$
\bar{z}_0 = \sum_{j=1}^{n} \lambda_j, \quad \bar{z}_k = (1 - p_{k-1}) \max\{z_{k-1}(0), \bar{z}_{k-1}\}, \quad k = 1, \ldots, \tau.
$$

Обозначим через $R(i) = \prod\limits_{k=0}^{i-1}(1 - p_k), R(0) = 1$ — функцию дожития особей до возраста i и введем репродуктивный потенциал особи A по формуле:

$$
A = \sum_{j=1}^{n} \lambda_j \, \ln \frac{1}{(1 - q_j)} \sum_{i=l_1}^{l_2} R(i).
$$

Утверждение 3. *Пусть* $A < 1$. *Тогда переменные* $z_i(t)$ *из утверждения 2 таковы, что для каждого* $i = 0, \ldots, \tau$, *существует* $\lim\limits_{t \to +\infty} z_i(t) = 0$.

Следствие 2. *При выполнении неравенства* $A < 1$ *имеем, что для каждого* $i = 0, \ldots, \tau$, $\mathsf{E}x_i(t) \to 0$ *при* $t \to +\infty$, *т.е. популяция вырождается с вероятностью 1.*

На основе метода Монте-Карло построен алгоритм численного моделирования и разработана моделирующая программа (язык программирования C++). Проведены вычислительные эксперименты при различных значениях репродуктивного потенциала A. Вычисления показывают, что при $A < 1$ популяция вырождается за относительно короткий промежуток времени. При $1 \leqslant A < A_*$, где $A_* = 1.3$, время до вырождения популяции значительно возрастает. В случае $A > A_*$ численность популяции поддерживается на положительном стационарном уровне довольно продолжительный промежуток времени. Этот уровень оценивается сверху стационарным решением системы разностных уравнений, приведенной в утверждении 2. Таким образом, вычислительные эксперименты показывают, что вероятность вырождения популяции в случае $A > A_*$ за длительный период времени практически равна нулю. Описанные результаты продемонстрированы на (рис. 2); пунктирной линией показана верхняя оценка математического ожидания численности популяции.

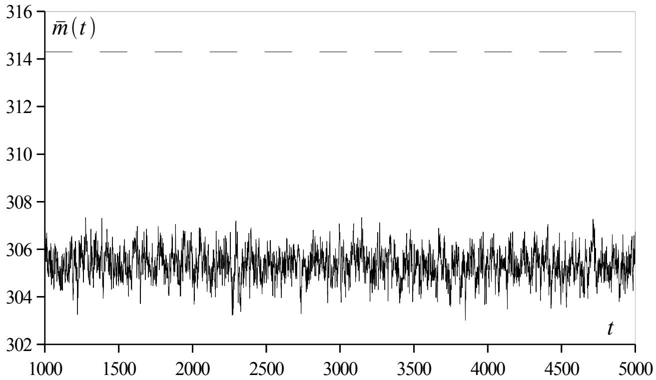

Рис. 2. Стационарный режим динамики популяции при $A > A_*$

В четвертой главе построены и исследованы две стохастические модели динамики конкурирующих популяций, развивающихся в условиях воздействия на особей вредных и токсичных веществ. Рассматривается биологическое сообщество, состоящее из особей, принадлежащих популяциям $X_1, \dots, X_m$, особи которых дают потомство и погибают вследствие конкуренции с другими особями сообщества. Приток особей и их миграция отсутствуют.

Раздел 4.1 посвящен стохастической модели динамики конкурирующих популяций, развивающихся в условиях воздействия токсичных веществ. Предполагается, что в среду обитания особей поступает токсичное вещество, взаимодействие особей с этим веществом может приводить к их гибели. В качестве модели рассматривается случайный процесс $Z(t) = (x(t), c(t)),\ \ t \geqslant 0$, где $x(t) = (x_1(t), \dots, x_m(t))$ — вектор численностей популяций, компоненты которого неотрицательны и целочисленны, $c(t) \geqslant 0$ — количество токсичного вещества в среде обитания особей в момент времени t. Вводится семейство детерминированных функций $C_{\tau,v}(t)$, $\tau \geqslant 0$, $v \geqslant 0$, которые описывают динамику изменения количества токсичного вещества при условии, что особи сообщества с ним не контактируют. Каждая из функций указанного семейства является решением задачи Коши

$$\dot{C}_{\tau,v}(t) = r(t) - \delta\, C_{\tau,v}(t), \quad t \geqslant \tau, \quad C_{\tau,v}(\tau) = v,$$

где под $\dot{C}_{\tau,v}(t)$ понимается правосторонняя производная; $r(t)$ — функция, задающая скорость поступления токсичного вещества в среду обитания особей; δ — интенсивность снижения количества токсичного вещества за счет естественного распада и потери токсичности. Случайная последовательность $0 = t_0 < t_1 < \dots \leqslant \infty$ моментов скачков процесса $Z(t)$ задается следующим образом: для всех $k \in \mathbb{Z}_+$, $u \in \mathbb{Z}_+^m$, $\tau \geqslant 0$, $v \geqslant 0$, $s \geqslant 0$,

$$\mathsf{P}\big(t_{k+1} > \tau + s \,|\, t_k = \tau, Z(t_k) = (u,v)\big) = \exp\left(-\int\limits_{\tau}^{\tau+s} Q_{\tau,u,v}(t)\,dt\right),$$

где $Q_{\tau,u,v}(t) = \sum\limits_{i=1}^{m}(\beta_i + \lambda_i(u) + \mu_i\, C_{\tau,v}(t))\, u_i$; β_i — интенсивность производства потомства особями популяции X_i; $\lambda_i(u) = \sum\limits_{j=1}^{m} \gamma_{ij}\, u_j$ — интенсивность гибели одной особи популяции X_i вследствие конкуренции с особями сообщества; μ_i — интенсивность контактов одной особи популяции X_i с токсичным веществом. При фиксированных $t_k = \tau < \infty$ и $Z(t_k) = (u,v)$ предполагается, что до момента следующего скачка процесс $Z(t)$ определяется равенством $Z(t) = (u, C_{\tau,v}(t))$ для всех $t \in (t_k, t_{k+1})$. Обозначим через $F_i(w,c) \in [0,1]$ — вероятность того, что в момент контакта особи популяции X_i с токсичным веществом будет израсходовано не более $w \geqslant 0$ токсичного вещества при условии, что на момент контакта общее количество токсичного вещества равно $c > 0$, $F_i(0,c) = 0$, $F_i(w,c) = 1$ при $w \geqslant c$; $\sigma_i > 0$ — пороговое количество токсичного вещества для особей популяции X_i: если в момент контакта особи с токсичным веществом израсходовано больше чем σ_i этого вещества, то особь погибает. Случайный скачок процесса $Z(t)$ в момент t_{k+1} для всех $k \in \mathbb{Z}_+$ таких, что $t_{k+1} < \infty$, определяется следующим образом: рассматривается случайная величина $\theta_i(\tau')$, равная количеству токсичного вещества, которое будет израсходовано в момент τ', если в этот момент произойдет контакт особи популяции X_i с токсичным веществом. Для $i = 1, \dots, m$, $0 \leqslant \tau < \tau' < \infty$, $u \in \mathbb{Z}_+^m$, $u \neq 0$, $v \geqslant 0$, $w \geqslant 0$,

$$\mathsf{P}\big(Z(\tau') = (u + e_i, C_{\tau,v}(\tau')) \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u,v)\big) = \frac{\beta_i\, u_i}{Q_{\tau,u,v}(\tau')},$$

$$\mathsf{P}\big(Z(\tau') = (u - e_i, C_{\tau,v}(\tau')) \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u,v)\big) = \frac{\lambda_i(u)\, u_i}{Q_{\tau,u,v}(\tau')},$$

$$\mathsf{P}\big(\theta_i(\tau') \leqslant w \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u,v)\big) = F_i(w, C_{\tau,v}(\tau')),$$

$$\mathsf{P}\big(Z(\tau') = (u - e_i, C_{\tau,v}(\tau') - w) \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u,v), \theta_i(\tau') = w\big) = \\ = \mathbf{I}\{w > \sigma_i\}\, \frac{\mu_i\, C_{\tau,v}(\tau')\, u_i}{Q_{\tau,u,v}(\tau')},$$

$$\mathsf{P}\big(Z(\tau') = (u, C_{\tau,v}(\tau') - w) \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u,v), \theta_i(\tau') = w\big) = \\ = \mathbf{I}\{w \leqslant \sigma_i\}\, \frac{\mu_i\, C_{\tau,v}(\tau')\, u_i}{Q_{\tau,u,v}(\tau')},$$

где $e_i \in \mathbb{Z}^m$ — вектор, у которого координата номер i равна 1, а остальные координаты равны 0.

Аналитическое исследование построенной модели практически невозможно. Вместе с тем, указан частный случай модели, при котором удается объяснить эффект вырождения одной из популяций в терминах анализа устойчивости положений равновесия вспомогательной системы дифференциальных уравнений. Пусть далее рассматривается динамика двух конкурирующих популяций в условиях, когда уровень токсичного вещества в среде обитания особей достаточно высок. Положим $\theta_i(\tau') = \min\{C_{\tau,v}(\tau'), \eta_i(\tau')\}$, где $\eta_i(\tau')$ — случайная величина, равномерно распределенная на промежутке $[0, \omega_i]$, $\sigma_i < \omega_i$, $i = 1, 2$, $\omega = \max\{\omega_1, \omega_2\}$. Обозначим

$$m_1(t) = \mathsf{E}\big(x_1(t)|c(t) > \omega\big),\ m_2(t) = \mathsf{E}\big(x_2(t)|c(t) > \omega\big),\ m_3(t) = \mathsf{E}\big(c(t)|c(t) > \omega\big).$$

Для описания динамики $m_1(t)$, $m_2(t)$, $m_3(t)$ предложена следующая система дифференциальных уравнений (без учета условных моментов второго порядка — дисперсий и ковариаций):

$$\begin{aligned}
&\dot m_1(t) = \beta_1\, m_1(t) - \gamma_{11}\, m_1^2(t) - \gamma_{12}\, m_1(t)\, m_2(t) - \mu_1\, p_1\, m_1(t)\, m_3(t),\\
&\dot m_2(t) = \beta_2\, m_2(t) - \gamma_{21}\, m_1(t)\, m_2(t) - \gamma_{22}\, m_2^2(t) - \mu_2\, p_2\, m_2(t)\, m_3(t),\\
&\dot m_3(t) = \bar r - \delta\, m_3(t) - \mu_1\, q_1\, m_1(t)\, m_3(t) - \mu_2\, q_2\, m_2(t)\, m_3(t),\\
&m_1(0) = x_1(0),\ m_2(0) = x_2(0),\ m_3(0) = c(0) > \omega,
\end{aligned}$$

где $p_i = 1 - \sigma_i/\omega_i$, $q_i = 0.5\,\omega_i$, $i = 1, 2$, $r(t) = \bar r = const > 0$. Установлены условия асимптотической устойчивости неотрицательных положений равновесия этой системы. Для конкретных наборов параметров модели показано, что вырождение популяций в рамках стохастической модели соответствует асимптотической устойчивости положений равновесия вида $(0, m_2^*, m_3^*)$ при вырождении популяции X_1 и $(m_1^*, 0, m_3^*)$ при вырождении популяции X_2, $m_i^* > 0$, $i = 1, 2, 3$.

В разделе 4.2 исследуется стохастическая модель динамики популяций в условиях потребления особями вредных пищевых ресурсов. В данной модели в среду обитания особей поступают вещества $C_1, \dots, C_n$, которые потребляются особями в составе пищевых ресурсов, причем потребление отдельных веществ C_j или некоторых их комбинаций может приводить к гибели особей. Предполагается, что одна особь популяции X_i способна потреблять любую комбинацию веществ $C_1, \dots, C_n$, пока не достигнет предела насыщения. Каждое вещество C_j может потребляться особью в несколько приемов. В качестве модели динамики сообщества рассматривается случайный процесс $Z(t) = (x(t), c(t))$, где $x(t) = (x_1(t), \dots, x_m(t))$ — вектор численности популяций, компоненты которого неотрицательны и целочисленны, $c(t) = (c_1(t), \dots, c_n(t))$ — вектор с неотрицательными компонентами, описывающими количество веществ $C_1, \dots, C_n$ в среде обитания особей в момент времени t. Вводится семейство функций $C_{j,\tau,b}(t)$, $\tau \geqslant 0$, $b \geqslant 0$, как набор решений задач Коши

$$\frac{dC_{j,\tau,b}(t)}{dt} = r_j(t) - \delta_j\, C_{j,\tau,b}(t), \quad t \geqslant \tau, \quad C_{j,\tau,b}(\tau) = b, \quad j = 1, \ldots, n,$$

где $r_j(t)$ — функция, задающая скорость поступления вещества C_j в среду обитания особей; δ_j — интенсивность снижения количества вещества C_j за счет естественного распада. Случайная последовательность $0 = t_0 < t_1 < \cdots \leqslant \infty$ моментов скачков процесса $Z(t)$, вызванных изменениями численности популяций определяется следующим образом: для всех $k \in \mathbb{Z}_+$, $u \in \mathbb{Z}_+^m$, $v \in \mathbb{R}_+^n$, $\tau \geqslant 0$, $s \geqslant 0$,

$$\mathsf{P}\big(t_{k+1} > \tau + s \,|\, t_k = \tau, Z(t_k) = (u, v)\big) = \exp(-Q_u\, s),$$

где $Q_u = \sum\limits_{i=1}^{m} (\beta_i + \lambda_i(u) + \mu_i)\, u_i$; β_i — интенсивность производства потомства особями популяции X_i; $\lambda_i(u) = \sum\limits_{j=1}^{m} \gamma_{ij}\, u_j$ — интенсивность гибели одной особи популяции X_i вследствие конкуренции с особями сообщества; μ_i — интенсивность поиска пищевых ресурсов особями популяции X_i. При фиксированных $t_k = \tau < \infty$ и $Z(t_k) = (u, v)$ до момента следующего скачка процесс $Z(t)$ определяется равенством $Z(t) = (u, C_{\tau,v}(t))$ для всех $t \in (t_k, t_{k+1})$. Обозначим через $F_i(y_1, \ldots, y_n, w_1, \ldots, w_n)$ — 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 $w_1, \ldots, w_n$; $\eta_{ji}(\tau')$ — случайная величина, равная количеству вещества C_j, которое будет потреблено одной особью популяции X_i в момент τ'. Случайный скачок процесса $Z(t)$ в момент t_{k+1} определяется с помощью следующих соотношений:

$$\mathsf{P}\big(Z(\tau') = (u + e_i, C_{\tau,v}(\tau')) \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v)\big) = \frac{\beta_i\, u_i}{Q_u},$$

$$\mathsf{P}\big(Z(\tau') = (u - e_i, C_{\tau,v}(\tau')) \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v)\big) = \frac{\lambda_i(u)\, u_i}{Q_u},$$

$$\mathsf{P}\big(\eta_{1i}(\tau') \leqslant y_1, \ldots, \eta_{ni}(\tau') \leqslant y_n \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v)\big) = \\ = F_i(y, C_{\tau,v}(\tau')),$$

$$\mathsf{P}\big(Z(\tau') = (u - e_i, C_{\tau,v}(\tau') - y) \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v), \eta_i(\tau') = y\big) = \\ = \big(1 - \exp\big(-\varphi_i(y_1, \ldots, y_n)\big)\big)\, \frac{\mu_i\, u_i}{Q_u},$$

$$\mathsf{P}\big(Z(\tau') = (u, C_{\tau,v}(\tau') - y) \,|\, t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v), \eta_i(\tau') = y\big) = \\ = \exp\big(-\varphi_i(y_1, \ldots, y_n)\big)\, \frac{\mu_i\, u_i}{Q_u}.$$

Изучение характерных режимов динамики популяций в рамках моделей, построенных в разделах 4.1 и 4.2, проводилось на основе методов Монте–Карло. С помощью метода «максимального сечения» построен экономичный алгоритм имитационного моделирования. Для проведения вычислительных экспериментов разработан комплекс моделирующих программ на языке С++. В расчетах выбраны параметры, при которых детерминированный аналог данных моделей без учета влияния токсичных и вредных веществ имеет ненулевое глобально асимптотически устойчивое положение равновесия. Вычисления показали, что учет влияния токсичных и вредных веществ в среде обитания особей существенно снижает уровень популяции или даже может приводить к ее вырождению. На (рис. 3) приведен пример снижения средней численности популяций X_1, X_2 при воздействии токсичных веществ (цифрами 3, 4 обозначены оценки математических ожиданий $\mathsf{E}x_1(t)$, $\mathsf{E}x_2(t)$ соответственно) по сравнению со стационарным уровнем при отсутствии воздействия токсичных веществ (1, 2 соответственно).

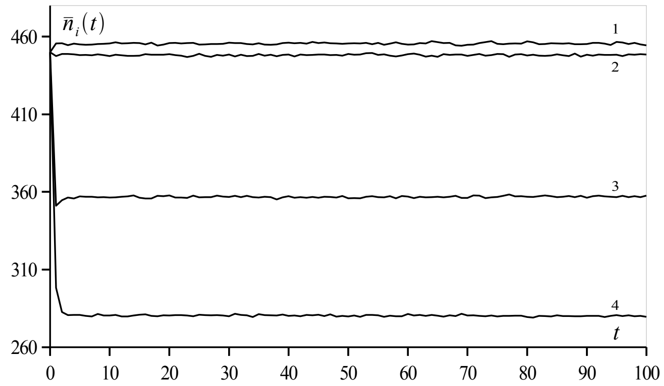

Рис. 3. Снижение средней численности популяций при воздействии токсичных веществ (модель из раздела 4.1)

Для повышения эффективности проведения вычислительных экспериментов с моделями были разработаны параллельные алгоритмы для многопроцессорных и многоядерных ЭВМ с использованием технологий MPI и OpenMP. Эти алгоритмы построены так, что различными процессорами независимо друг от друга осуществляется вычисление заданного количества реализаций моделируемого случайного процесса с последующим финальным осреднением на главном процессоре с помощью стандартных формул математической статистики. Вычисления проводились на вычислительном кластере НКС-30Т Сибирского Суперкомпьютерного Центра (г. Новосибирск); на суперкомпьютере МВС – 1000/128 и четырехъядерном компьютере Core2Quad 2.66 ГГц 3Гб RAM, установленных в Омском филиале Учреждения Российской академии наук Института математики им. С. Л. Соболева СО РАН. Параллельные расчеты производились также с помощью системы MONC на базе локальной сети Омского филиала Учреждения Российской академии наук Института математики им. С. Л. Соболева СО РАН.

В заключении приводятся основные результаты диссертации.

1. Построено семейство стохастических моделей динамики популяций, учитывающих влияние нестационарных условиях среды обитания на репродукцию

особей и продолжительность их жизни.
2. Разработаны подходы для аналитического исследования поведения математических ожиданий численностей популяций и условий их вырождения на основе нелинейных систем разностных и дифференциальных уравнений.
3. Разработаны алгоритмы численного моделирования и комплекс программ, реализующих построенные модели на ЭВМ, включая программы для многопроцессорных и многоядерных ЭВМ.
4. Аналитически и численно исследовано влияние нестационарных условий среды обитания особей на характерные режимы динамики популяций, включая вырождение популяций и поддержание их численностей на ненулевых уровнях в течение длительного периода времени.

Работы автора по теме диссертации

Публикации в журналах, рекомендованных ВАК РФ:

1. Леоненко В.Н., Логинов К.К. Вычислительные аспекты имитационного моделирования распространения туберкулеза // Научно-технический вестник Санкт-Петербургского Государственного Университета информационных технологий, механики и оптики. 2010. № 4 (68). С. 99 – 103.

2. 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.

3. Перцев Н.В., Логинов К.К. Стохастическая модель динамики биологического сообщества в условиях потребления особями вредных пищевых ресурсов // Математическая биология и биоинформатика. 2011. Т. 6, № 1. С. 1 – 13.

4. Перцев Н.В., Пичугин Б.Ю., Логинов К.К. Статистическое моделирование динамики популяций, развивающихся в условиях воздействия токсичных веществ // Сибирский журнал индустриальной математики. 2011. Т. 14, № 2(46). С. 84 – 94.

Прочие публикации:

5. Логинов К.К. Вычислительные аспекты имитационного моделирования динамики конкурирующих популяций в условиях воздействия токсичных веществ // Труды международной конференции «Стохастические модели в биологии и предельные алгебры». Омск, 2010. С. 54 – 55.

6. Логинов К.К. Математическая модель динамики популяции, развивающейся в нестационарной среде // Вестник Омского Университета. 2009. № 2. С. 50 – 54.

7. Логинов К.К. Статистическое моделирование динамики конкурирующих популяций в условиях воздействия вредных веществ // Международная школа – семинар «Новые алгебро–логические методы решения систем уравнений в алгебраических системах», секция «Вероятностные модели динамики популяций». Омск, 2009. С. 43 – 44.

8. Логинов К.К., Перцев Н.В. Имитационное моделирование динамики популяции, развивающейся в нестационарной среде // Материалы 3-ей международной научной конференции «Современные проблемы прикладной математики и математического моделирования». Воронеж, 2009. С. 61–62.

9. Перцев Н.В., Логинов К.К. Применение ветвящихся случайных процессов для моделирования динамики популяции с сезонным размножением // Материалы 2–ой международной научной конференции «Современные проблемы прикладной математики и математического моделирования». Воронеж, 2007. С. 149 – 150.

10. Перцев Н.В., Логинов К.К. Стохастическая модель популяционной динамики в условиях ограниченности мест репродукции // Сборник статей 2–ой международной научно–технической конференции «Аналитические и численные методы моделирования естественнонаучных и социальных проблем». Пенза, 2007. С. 174 – 177.

11. Пичугин Б.Ю., Перцев Н.В., Логинов К.К. Стохастическая модель динамики популяций, развивающихся в условиях воздействия токсичных веществ // Доклады 3–ей международной конференции «Математическая биология и биоинформатика». Пущино, 2010. С. 208 – 209.

В [1] Логинову К.К. принадлежит планирование и проведение вычислительного эксперимента на основе системы MONC (разработка ИВМиМГ СО РАН). В [2] Логинову К.К. принадлежат построение и результаты исследования модели, в том числе — результаты численного исследования. В [3] Логиновым К.К. создан вариант модели, для которой учитывается потребление особями комплекса различных пищевых ресурсов, разработан алгоритм моделирования и проведен вычислительный эксперимент. В [4] Логинову К.К. принадлежат результаты аналитического и численного исследования динамики двух конкурирующих популяций, развивающихся под воздействием токсичного вещества. В работах [8 – 11] Логинову К.К. принадлежат результаты аналитического исследования моделей и результаты вычислительных экспериментов, полученных с помощью разработанных моделирующих программ.