

Н. В. Перцев, Б. Ю. Пичугин, К. К. Логинов, «Статистическое моделирование динамики популяций, развивающихся в условиях воздействия токсичных веществ», Сиб. журн. индустр. матем., 14:2 (2011), 84–94.

Статья поступила: 03.06.2010

---

УДК 519.245:57.022

Статистическое моделирование динамики популяций,  
развивающихся в условиях воздействия токсичных веществ  
Н. В. Перцев, Б. Ю. Пичугин, К. К. Логинов<sup>1</sup>

Представлена стохастическая модель, описывающая динамику конкурирующих популяций, особи которых подвержены воздействию токсичных веществ. Для построения модели использован вероятностный аналог модели Лотки–Вольтерра в форме многомерного неоднородного нелинейного процесса рождения и гибели. Постулаты процесса рождения и гибели дополнены описанием механизма воздействия токсичного вещества на смертность особей. Построены рекуррентные соотношения, описывающие динамику численностей популяций и количества токсичного вещества в среде обитания особей. Разработан алгоритм моделирования динамики численности популяций на основе метода Монте–Карло. Приведены результаты вычислительных экспериментов по изучению условий вырождения популяций и условий, обеспечивающих поддержание их численностей на ненулевых стационарных уровнях.

Ключевые слова: стохастическая модель, нелинейный процесс рождения и гибели, нестационарная среда обитания, модель Лотки–Вольтерра, токсичные вещества, метод Монте–Карло, вычислительный эксперимент.

## 1. Введение

Одно из современных направлений в моделировании живых систем связано с изучением динамики популяций, развивающихся в нестационарных условиях среды обитания. На динамику популяций могут оказывать влияние разнообразные факторы, среди которых можно выделить температурный режим, емкость среды, наличие или недостаток ресурсов питания, загрязняющие вещества и т.д. Продолжительность жизни особей, численность и выживаемость их потомства может снижаться под воздействием разнообразных токсичных веществ, поступающих в среду обитания. Исследованию влияния этого фактора на динамику популяций посвящено достаточно большое количество публикаций (см., например, [1–15]). В этих и ряде других работ используются системы дифференциальных уравнений, построенные на базе логистической модели (модель Ферхюльста–Пирла) и модели динамики конкурирующих популяций (модель Лотки–Вольтерра) [16, 17]. Уравнения классических моделей дополнены слагаемыми, отражающими гибель особей при непосредственном контакте с токсичными веществами, а также уравнениями для количества токсичных веществ.

Необходимо отметить, что использование дифференциальных уравнений имеет некоторые ограничения. Следует учитывать, что численность популяций составляет иногда несколько десятков, сотен или тысяч особей. Это создает определенные проблемы при интерпретации решений детерминированных моделей и требует привлечения целочисленных переменных. Кроме того, построение моделей динамики популяций может опираться на стохастический подход, который предполагает вероятностную формализацию

---

<sup>1</sup>Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект N 09–01–00098) и Сибирским отделением РАН (интеграционный проект N 26).

процессов репродукции и взаимодействия особей. Результаты работ [18–22] показывают, что решения дифференциальных уравнений далеко не всегда дают удовлетворительное описание математических ожиданий численностей популяций, моделируемых с помощью нелинейного процесса рождения и гибели или ветвящегося процесса с взаимодействием частиц. Развитие и исследование стохастических моделей значительно усложняется при рассмотрении динамики популяций в случайной и переменной среде [23]. В связи с этим возникает потребность в разработке алгоритмов и программ, позволяющих изучать динамику популяций с помощью метода статистического моделирования. Этот метод позволяет оценивать не только математические ожидания численностей популяций, но и их дисперсии, корреляции и другие числовые характеристики (см., например, [24–26]).

Настоящая работа посвящена статистическому моделированию динамики конкурирующих популяций, подверженных воздействию токсичных веществ, поступающих в среду обитания особей. В задачи работы входит: 1) формализация динамики популяций в условиях гибели особей при непосредственном воздействии на них токсичных веществ, 2) разработка алгоритма моделирования динамики популяций на основе метода Монте–Карло, 3) численное исследование динамики двух популяций, развивающихся в условиях конкуренции и воздействия токсичных веществ.

## 2. Описание модели

Будем рассматривать биологическое сообщество, состоящее из особей, принадлежащих популяциям  $A_1, \dots, A_m$ . Динамика сообщества определяется следующими факторами:

- особи дают потомство,
- особи погибают вследствие конкуренции с другими особями сообщества,
- приток особей извне и миграция особей отсутствуют,
- в среду обитания особей поступает токсичное вещество,
- взаимодействие особей с токсичным веществом может приводить к их гибели,
- токсичное вещество расходуется при взаимодействии с особями,
- с течением времени токсичное вещество распадается.

В качестве модели такого сообщества рассмотрим случайный процесс

$$Z(t) = (x(t), c(t)), \quad t \geq 0,$$

где  $x(t) = (x_1(t), \dots, x_m(t))$  — вектор численностей популяций, компоненты которого неотрицательны и целочисленны,  $c(t) \geq 0$  — количество токсичного вещества в среде обитания особей в момент времени  $t$ . Для формализации процесса  $Z(t)$  используем следующие параметры:

- $\beta_i > 0$  — интенсивность производства потомства особями популяции  $A_i$ ;
- $\lambda_i(u) = \sum_{j=1}^m \gamma_{ij} u_j$  — интенсивность гибели одной особи популяции  $A_i$  вследствие конкуренции с особями сообщества, если численности популяций описываются вектором  $u = (u_1, \dots, u_m) \in \mathbb{Z}_+^m$ ,  $\gamma_{ij} \geq 0$ ;
- $r(t) \geq 0$  — кусочно-непрерывная, ограниченная на  $[0; \infty)$  функция, задающая скорость поступления токсичного вещества в среду обитания особей;
- $\delta > 0$  — интенсивность снижения количества токсичного вещества за счет естественного распада и потери токсичности;
- $\mu_i > 0$  — интенсивность контактов одной особи популяции  $A_i$  с токсичным веществом;

- $F_i(w, c) \in [0; 1]$  — вероятность того, что в момент контакта особи популяции  $A_i$  с токсичным веществом будет израсходовано не более  $w \geq 0$  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  $w \geq c$ ;
- $\sigma_i > 0$  — пороговое количество токсичного вещества для особей популяции  $A_i$ : если в момент контакта особи с токсичным веществом израсходовано больше чем  $\sigma_i$  этого вещества, то особь погибает;
- $x(0) \in \mathbb{Z}_+^m$  — начальные численности популяций;
- $c(0) \geq 0$  — начальное количество токсичного вещества.

Кроме того, введем семейство детерминированных функций  $C_{\tau,v}(t)$ ,  $\tau \geq 0$ ,  $v \geq 0$ , которые задают динамику количества токсичного вещества при условии, что особи сообщества с ним не контактируют. Примем, что каждая из функций указанного семейства является решением задачи Коши

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

где под  $\dot{C}_{\tau,v}(t)$  понимается правосторонняя производная.

Перейдем к построению процесса  $Z(t) = (x(t), c(t))$ ,  $t \geq 0$ . Определим случайную последовательность  $0 = t_0 < t_1 < \dots \leq \infty$  моментов скачков процесса  $Z(t)$ . Для всех  $k \in \mathbb{Z}_+$ ,  $u \in \mathbb{Z}_+^m$ ,  $\tau \geq 0$ ,  $v \geq 0$ ,  $s \geq 0$  положим

$$\mathbf{P}(t_{k+1} > \tau + s \mid t_k = \tau, Z(t_k) = (u, v)) = \exp\left(-\int_{\tau}^{\tau+s} Q_{\tau,u,v}(t) dt\right), \quad (1)$$

где  $Q_{\tau,u,v}(t) = \sum_{i=1}^m (\beta_i + \lambda_i(u) + \mu_i C_{\tau,v}(t)) u_i$ . Отметим, что  $Q_{\tau,u,v}(t) = 0$  тогда и только тогда, когда  $u = 0$ . Из этого следует, что последовательность  $\{t_k\}$  может состоять из конечного числа элементов: если в момент  $t_k = \tau$  все популяции выродились ( $u = 0$ ), то  $Q_{\tau,u,v}(t) \equiv 0$  и  $\mathbf{P}(t_{k+1} > \tau + s \mid t_k = \tau, Z(t_k) = (0, v)) = 1$  для любого  $s \geq 0$ . В этом случае полагаем, что  $t_{k+1} = \infty$ , а последовательность  $\{t_k\}$  состоит из  $k + 2$  элементов.

Пусть известны момент скачка  $t_k = \tau < \infty$  и состояние процесса  $Z$  в этот момент  $Z(t_k) = (u, v)$ . Примем, что до момента следующего скачка процесс  $Z(t)$  определяется равенством

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

Определим теперь случайный скачок процесса  $Z(t)$  в момент  $t_{k+1}$  для всех  $k \in \mathbb{Z}_+$  таких, что  $t_{k+1} < \infty$ . Для этого введем случайную величину  $\theta_i(\tau')$ , равную количеству токсичного вещества, которое будет израсходовано в момент  $\tau'$ , если в этот момент произойдет контакт особи популяции  $A_i$  с токсичным веществом. Для всех  $i = 1, \dots, m$ ,  $0 \leq \tau < \tau' < \infty$ ,  $u \in \mathbb{Z}_+^m$ ,  $u \neq 0$ ,  $v \geq 0$ ,  $w \geq 0$  положим

$$\mathbf{P}(Z(\tau') = (u + e_i, C_{\tau,v}(\tau')) \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v)) = \frac{\beta_i u_i}{Q_{\tau,u,v}(\tau')}, \quad (2)$$

$$\mathbf{P}(Z(\tau') = (u - e_i, C_{\tau,v}(\tau')) \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v)) = \frac{\lambda_i(u) u_i}{Q_{\tau,u,v}(\tau')}, \quad (3)$$

$$\mathbf{P}(\theta_i(\tau') \leq w \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v)) = F_i(w, C_{\tau,v}(\tau')), \quad (4)$$

$$\begin{aligned} P(Z(\tau') = (u - e_i, C_{\tau,v}(\tau') - w) \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v), \theta_i(\tau') = w) = \\ = \mathbf{1}\{w > \sigma_i\} \frac{\mu_i C_{\tau,v}(\tau') u_i}{Q_{\tau,u,v}(\tau')}, \end{aligned} \quad (5)$$

$$\begin{aligned} P(Z(\tau') = (u, C_{\tau,v}(\tau') - w) \mid t_k = \tau, t_{k+1} = \tau', Z(t_k) = (u, v), \theta_i(\tau') = w) = \\ = \mathbf{1}\{w \leq \sigma_i\} \frac{\mu_i C_{\tau,v}(\tau') u_i}{Q_{\tau,u,v}(\tau')}, \end{aligned} \quad (6)$$

где  $e_i \in \mathbb{Z}^m$  — вектор, у которого координата номер  $i$  равна 1, а остальные координаты равны 0,  $\mathbf{1}\{\cdot\}$  — индикаторная функция, равная 1, когда условие в скобках выполнено и 0 — в противном случае.

Покажем, что равенства (2)–(6) полностью определяют распределение скачка процесса  $Z(t)$  и, кроме того, после скачка численности популяций и количество токсичного вещества останутся неотрицательными.

При  $C_{\tau,v}(\tau') > 0$  равенство (4) корректно определяет случайную величину  $\theta_i(\tau')$ , распределенную на промежутке  $(0, C_{\tau,v}(\tau')]$ . В самом деле, по определению, функция  $F_i(w, c)$  при фиксированном  $c > 0$  является функцией распределения, сосредоточенного на промежутке  $(0, c]$ . Поскольку сумма вероятностей (2), (3), (5), (6) равна 1, то в этом случае распределение скачка полностью определено. Отсюда также следует, что после скачка количество токсичного вещества не может стать меньше нуля.

Если  $C_{\tau,v}(\tau') = 0$ , то правая часть равенства (4), а вместе с ней и величина  $\theta_i(\tau')$  не определены, так как функция  $F_i(w, c)$  не определена при  $c = 0$ . Но в этом случае вероятности (5), (6) равны нулю при любом  $w$ . Поэтому распределение скачка полностью определяется равенствами (2), (3), а определять распределение величины  $\theta_i(\tau')$  не требуется. Количество токсичного вещества после такого скачка не меняется.

Заметим, наконец, что численности популяций не могут стать отрицательными, так как вероятности (3) и (5) равны нулю при  $u_i = 0$  для всех  $i = 1, \dots, m$ .

Таким образом, построение процесса  $Z(t)$  завершено.

Аналитическое исследование процесса  $Z(t)$  представляет собой достаточно трудную задачу. В следующем разделе описан алгоритм, позволяющий вычислять реализации процесса  $Z(t)$  методом Монте–Карло [27].

### 3. Алгоритм численного моделирования

Алгоритм моделирования итеративный. На каждой итерации с номером  $k = 1, 2, \dots$  описанным ниже способом вычисляются момент  $t_k$  очередного скачка и состояние процесса  $Z(t_k)$ . Алгоритм завершает свою работу, когда реализация процесса будет вычислена на некотором заданном конечном отрезке  $[0; T]$ .

Условимся далее, что  $\alpha$  — это случайное число, которое генерирует датчик случайных чисел, причем на каждом шаге алгоритма используется новое случайное число.

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

Пусть  $k = 0$  или завершилась  $k$ -ая итерация, в результате которой были вычислены  $t_k = \tau$  и  $Z(t_k) = (u, v)$ . Опишем итерацию с номером  $k + 1$ . Для нахождения момента  $t_{k+1}$  воспользуемся методом постоянного сечения [28]. Функцию  $Q_{\tau,u,v}(t)$ , стоящую под интегралом в (1), ограничим сверху константой  $\bar{Q}_{\tau,u,v} = \sum_{i=1}^m (\beta_i + \lambda_i(u) + \mu_i \bar{C}_{\tau,v}) u_i$ , где

$\bar{C}_{\tau,v} = \max\{v, \bar{r}/\delta\}$ ,  $\bar{r} = \sup_{t \in [0; T]} r(t)$ .

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

- 1) если  $\bar{Q}_{\tau,u,v} = 0$ , то присвоить  $t_{k+1} = \infty$ ;
- 2) иначе выполнять пункты 2.1 – 2.3;

- 2.1) присвоить  $s = \tau - \ln(\alpha)/\bar{Q}_{\tau,u,v}$ ;
- 2.2) пока  $s \leq T$  и  $\alpha > Q_{\tau,u,v}(s)/\bar{Q}_{\tau,u,v}$  присваивать  $s = s - \ln(\alpha)/\bar{Q}_{\tau,u,v}$ ;
- 2.3) присвоить  $t_{k+1} = s$ .

Отметим, что математическое ожидание и дисперсия числа шагов в цикле 2.2 этого алгоритма ограничены, так как промежуток моделирования ограничен, а величина  $\bar{Q}_{\tau,u,v}$  в цикле не меняется.

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

- 1) присвоить  $\tau' = t_{k+1}$ ,  $\rho = \alpha Q_{\tau,u,v}(\tau')$ ;
- 2) для всех  $i = 1, \dots, m$  выполнять пункты 2.1 и 2.2;
  - 2.1) присвоить  $\rho = \rho - \beta_i u_i$ ;
  - 2.2) если  $\rho \leq 0$ , то  $Z(\tau') = (u + e_i, C_{\tau,v}(\tau'))$  и завершить работу;
- 3) для всех  $i = 1, \dots, m$  выполнять пункты 3.1 и 3.2;
  - 3.1) присвоить  $\rho = \rho - \lambda_i(u) u_i$ ;
  - 3.2) если  $\rho \leq 0$ , то  $Z(\tau') = (u - e_i, C_{\tau,v}(\tau'))$  и завершить работу;
- 4) для всех  $i = 1, \dots, m$  выполнять пункты 4.1 и 4.2;
  - 4.1) присвоить  $\rho = \rho - \mu_i C_{\tau,v}(\tau') u_i$ ;
  - 4.2) если  $\rho \leq 0$ , то выполнять пункты 4.2.1–4.2.3;
    - 4.2.1) вычислить реализацию  $w$  случайной величины  $\theta_i(\tau')$  с функцией распределения  $F(w) = F_i(w, C_{\tau,v}(\tau'))$ ;
    - 4.2.2) если  $w > \sigma_i$ , то  $Z(\tau') = (u - e_i, C_{\tau,v}(\tau') - w)$  и завершить работу;
    - 4.2.3) иначе  $Z(\tau') = (u, C_{\tau,v}(\tau') - w)$  и завершить работу.

Значения величин  $Q_{\tau,u,v}(s)$  и  $Q_{\tau,u,v}(\tau')$  находятся с использованием функции  $C_{\tau,v}(t)$ , которая является решением линейного дифференциального уравнения. Для решения этого уравнения можно применить аналитический или один из численных методов [29, 30].

#### 4. Вычислительные эксперименты

Обозначим через  $n_1(t) = \mathbf{E}x_1(t)$ ,  $n_2(t) = \mathbf{E}x_2(t)$ ,  $n_3(t) = \mathbf{E}c(t)$  математические ожидания численностей двух конкурирующих популяций и количества токсичного вещества в момент времени  $t$ . Целью вычислительных экспериментов является изучение динамики  $n_1(t)$ ,  $n_2(t)$ ,  $n_3(t)$  в зависимости от параметров  $\mu_1, \mu_2, \sigma_1, \sigma_2$ , характеризующих интенсивность контактов особей с токсичным веществом и степень его токсичности. При проведении вычислений принято, что скорость поступления токсичного вещества в среду обитания особей является постоянной, т.е.  $r(t) = \bar{r} > 0$ . Отсюда следует, что

$$C_{\tau,v}(t) = (v - \bar{r}/\delta) e^{-\delta(t-\tau)} + \bar{r}/\delta, \quad t \geq \tau.$$

Параметры  $\beta_i$ ,  $\gamma_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$ , выбраны так, что

$$\frac{\gamma_{12}}{\gamma_{22}} < \frac{\beta_1}{\beta_2} < \frac{\gamma_{11}}{\gamma_{21}}. \quad (7)$$

Эти неравенства означают, что детерминированная модель Лотки–Вольтерра для численности  $y(t) = (y_1(t), y_2(t))$  двух конкурирующих популяций

$$\begin{aligned} \dot{y}_1(t) &= (\beta_1 - \gamma_{11} y_1(t) - \gamma_{12} y_2(t)) y_1(t), \\ \dot{y}_2(t) &= (\beta_2 - \gamma_{21} y_1(t) - \gamma_{22} y_2(t)) y_2(t), \quad t > 0, \\ y_1(0) &= x_1(0), \quad y_2(0) = x_2(0), \end{aligned} \quad (8)$$

имеет глобально асимптотически устойчивое положение равновесия  $y_1^* > 0$ ,  $y_2^* > 0$ .

Система уравнений, аналогичная (8), возникает и для описанной выше стохастической модели, рассматриваемой без учета воздействия на особей токсичного вещества. Нетрудно показать, что в этом случае уравнения для  $n_1(t), n_2(t)$  имеют вид:

$$\begin{aligned}\dot{n}_1(t) &= (\beta_1 - \gamma_{11} n_1(t) - \gamma_{12} n_2(t)) n_1(t) - \gamma_{11} D x_1(t) - \gamma_{12} \text{cov}(x_1(t), x_2(t)), \\ \dot{n}_2(t) &= (\beta_2 - \gamma_{21} n_1(t) - \gamma_{22} n_2(t)) n_2(t) - \gamma_{22} D x_2(t) - \gamma_{21} \text{cov}(x_1(t), x_2(t)), \quad t > 0, \\ n_1(0) &= x_1(0), \quad n_2(0) = x_2(0).\end{aligned}\tag{9}$$

Система уравнений (9) не является замкнутой, поскольку содержит дисперсии  $D x_1(t)$ ,  $D x_2(t)$  и ковариации  $\text{cov}(x_1(t), x_2(t))$  численностей популяций  $x_i(t)$ ,  $i = 1, 2$ . Без учета этих слагаемых система (9) совпадает с системой (8). Системы (8) и (9) используются как вспомогательный аппарат для анализа возможной динамики  $n_1(t), n_2(t)$ . Один из вариантов возможного обобщения системы (9) с учетом токсичного вещества представлен в следующем разделе.

Ниже приведены результаты вычислительных экспериментов, полученные на основе описанного алгоритма. Число независимых реализаций процесса  $Z(t)$  в каждом из экспериментов равно  $N = 2000$ . Вычисления проводились на суперкомпьютере МВС-1000/128, установленном в Омском филиале Института математики им. С. Л. Соболева СО РАН. Моделирование  $N$  независимых реализаций процесса  $Z(t)$  осуществлялось путем распределения 100 реализаций по 20 независимым процессорам с финальным осреднением по стандартным формулам [27]. Для генерации псевдослучайных чисел на различных процессорах применялся 128-и битный конгруэнтный датчик псевдослучайных чисел [31]. На всех рисунках переменные  $\bar{n}_i(t)$  означают оценки математических ожиданий  $n_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$ . В табл.1. приведены доверительные интервалы для  $n_1(t), n_2(t), n_3(t)$ .

Для проведения вычислений использован фиксированный набор параметров

$$\beta_1 = 5, \quad \beta_2 = 3.6, \quad \gamma_{11} = 0.008, \quad \gamma_{12} = 0.003, \quad \gamma_{21} = 0.001, \quad \gamma_{22} = 0.007.\tag{10}$$

Для набора (10) неравенства (7) выполнены, причем  $(y_1^*, y_2^*) = (456.6, 449.1)$ . Начальные численности популяций фиксированы и равны:  $x_1(0) = x_2(0) = 450$ . Принято, что  $\theta_i(\tau') = \min\{C_{\tau,v}(\tau'), \eta_i(\tau')\}$ , где  $\eta_i(\tau')$  — случайная величина, равномерно распределенная на промежутке  $[0, \omega_i]$ ,  $\sigma_i < \omega_i$ .

**Эксперимент 1.** Полагаем, что токсичное вещество отсутствует в среде обитания особей, т.е.  $c(0) = 0$ ,  $\bar{r} = 0$ ,  $\delta = 0$ . В этом случае  $n_1(t), n_2(t)$  удовлетворяют системе уравнений (9). Предполагая малость дисперсий  $D(x_1(t)), D(x_2(t))$  и ковариации  $\text{cov}(x_1(t), x_2(t))$ , можно ожидать, что с течением времени  $n_1(t), n_2(t)$  будут стремиться к стационарным значениям, близким к  $y_1^*, y_2^*$ . Такое поведение представлено на рис. 1, 2 и в табл. 1.

Следующие два эксперимента показывают, что воздействие на особей токсичного вещества существенно снижает среднюю численность популяций или может приводить к вырождению какой-либо из популяций. Для описания динамики количества токсичного вещества использованы параметры  $\bar{r} = 130$ ,  $\delta = 10$ . Начальный уровень токсичного вещества  $c(0) = 10$ . Параметры  $\omega_1 = 0.05$ ,  $\omega_2 = 0.03$ .

**Эксперимент 2.** Параметры:  $\mu_1 = 0.13$ ,  $\mu_2 = 0.15$ ,  $\sigma_1 = 0.005$ ,  $\sigma_2 = 0.007$ . Из рис. 3 – 5 и табл. 1 видно, что в этом эксперименте средние численности популяций поддерживаются на положительных стационарных уровнях. Вместе с тем, средние численности популяций значительно снижаются по сравнению со случаем отсутствия токсичного вещества (см. эксперимент 1).

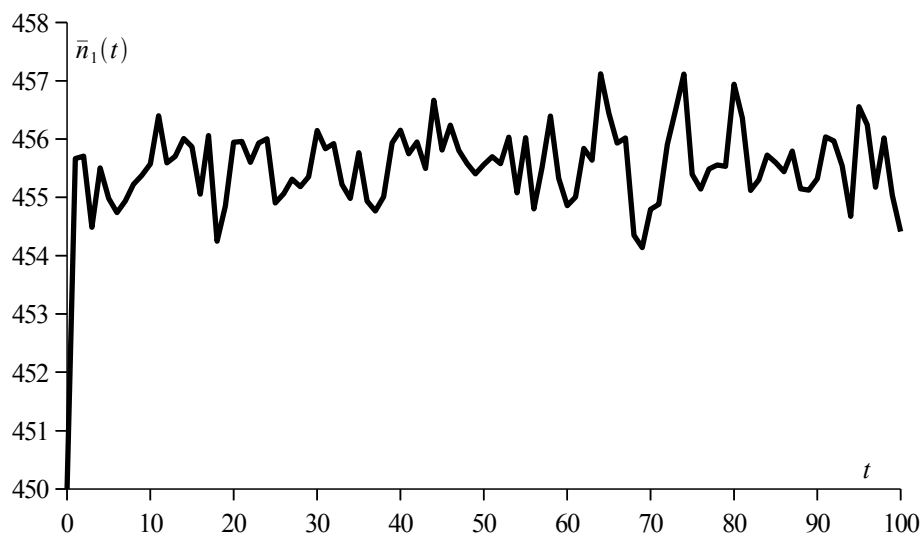


Рис. 1: Динамика  $\bar{n}_1(t)$  в отсутствии токсичного вещества.

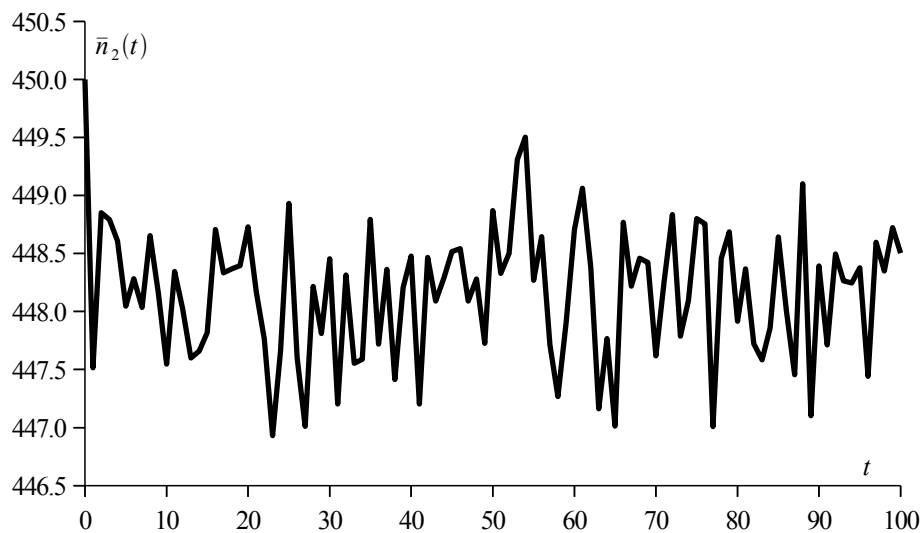


Рис. 2: Динамика  $\bar{n}_2(t)$  в отсутствии токсичного вещества.

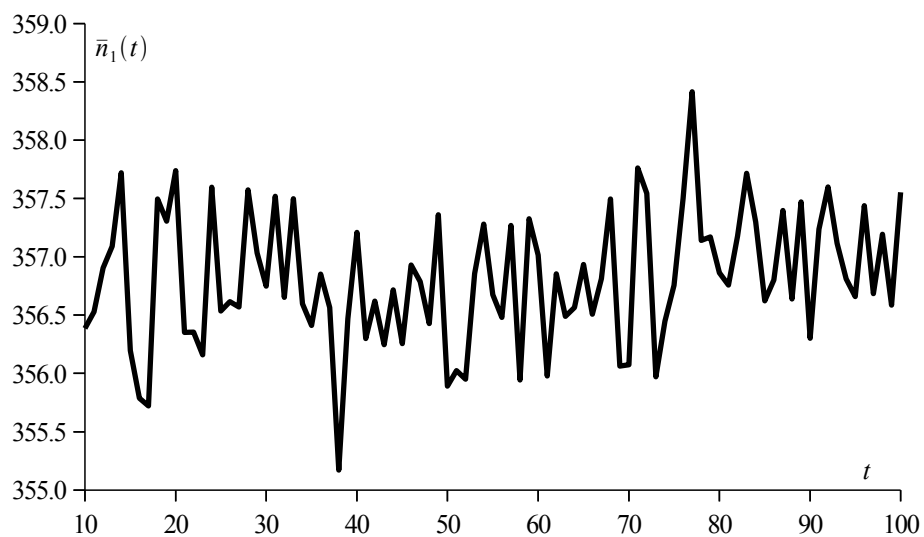


Рис. 3: Стационарный режим динамики  $\bar{n}_1(t)$  при воздействии токсичного вещества.



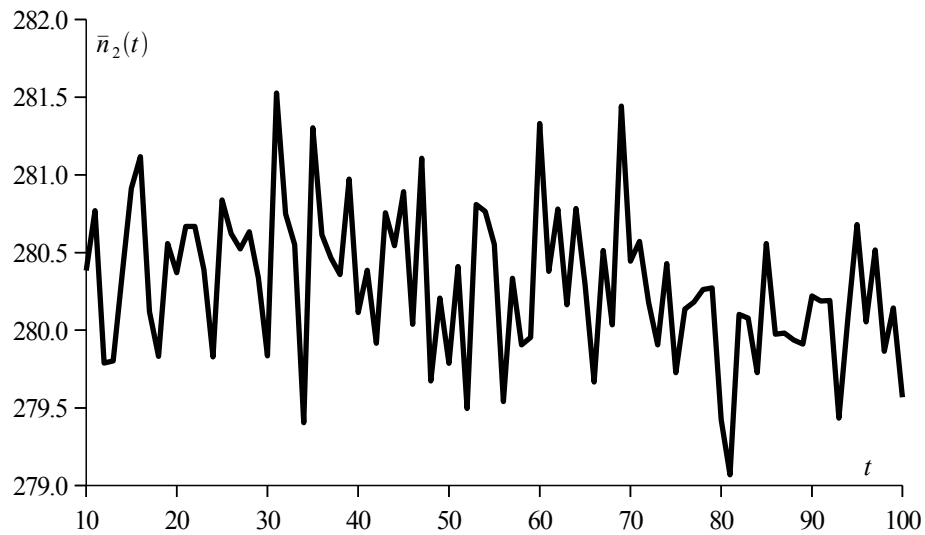


Рис. 4: Стационарный режим динамики  $\bar{n}_2(t)$  при воздействии токсичного вещества.

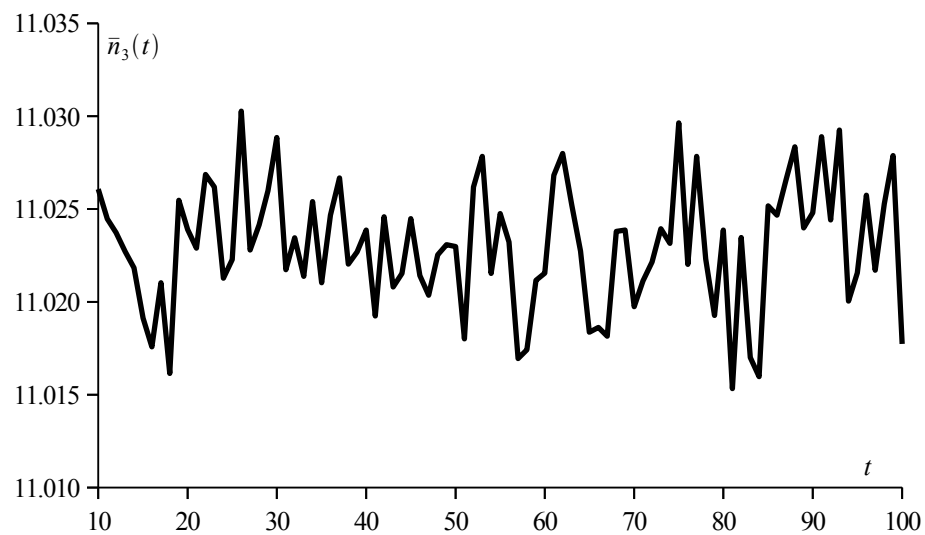


Рис. 5: Стационарный режим динамики  $\bar{n}_3(t)$  при воздействии токсичного вещества.

**Эксперимент 3.** Параметры:  $\mu_1 = 0.13$ ,  $\mu_2 = 0.35$ ,  $\sigma_1 = 0.005$ ,  $\sigma_2 = 0.004$ . По сравнению с экспериментом 2, данный набор параметров описывает ситуацию, при которой токсичное вещество оказывает более сильное влияние на особей второй популяции. Результаты вычислений, представленные на рис. 6 – 8 и в табл. 1, показывают, что указанное изменение параметров приводит к вырождению популяции  $A_2$  и сохранению популяции  $A_1$ .

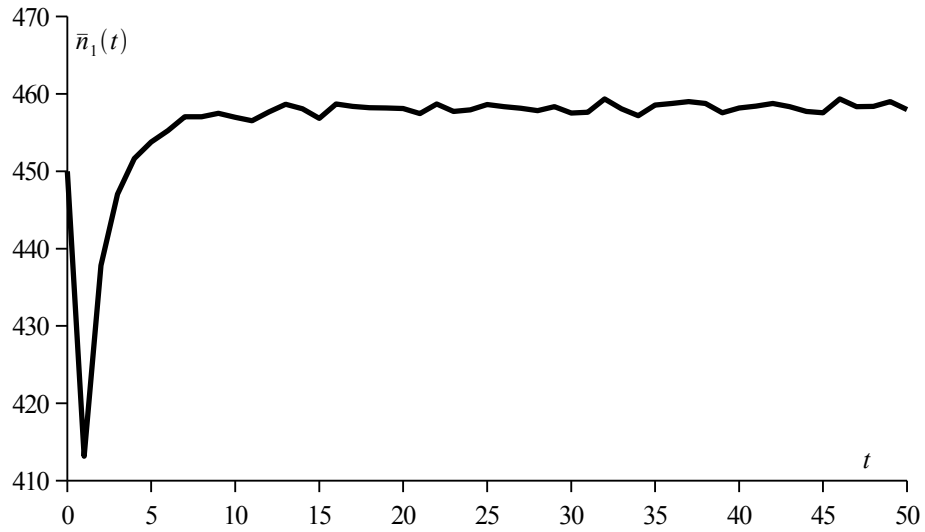


Рис. 6: Динамика  $\bar{n}_1(t)$  при вырождении популяции  $A_2$ .

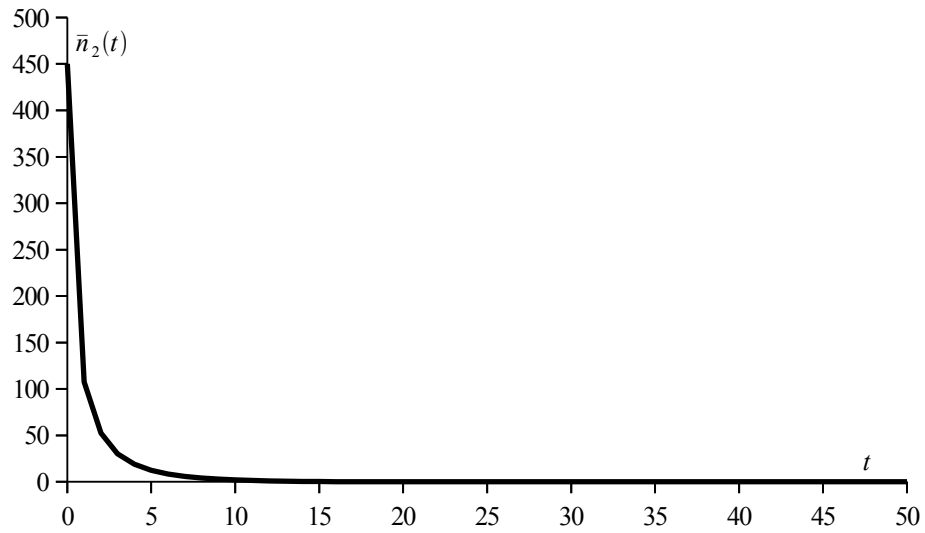


Рис. 7: Динамика  $\bar{n}_2(t)$  при вырождении популяции  $A_2$ .

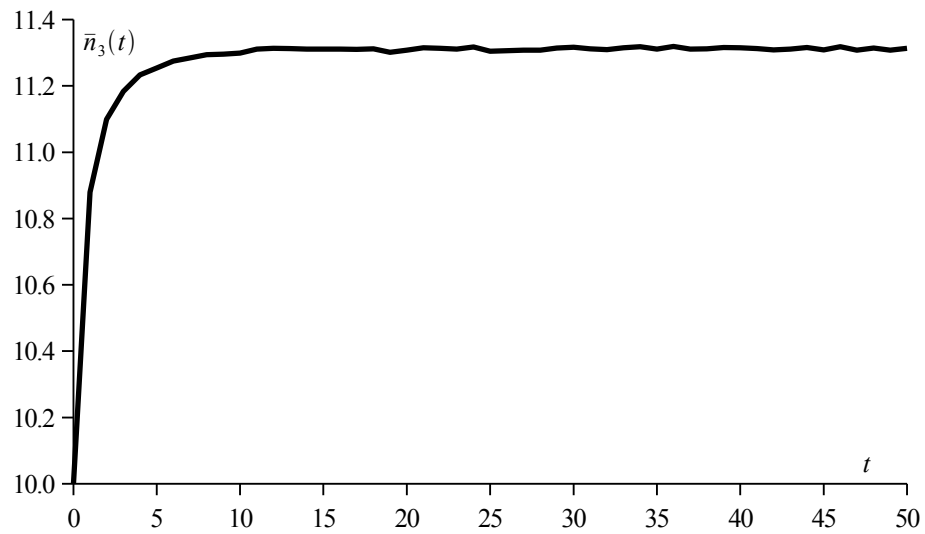


Рис. 8: Динамика  $\bar{n}_3(t)$  при вырождении популяции  $A_2$ .

Таблица 1: Доверительные интервалы для  $n_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$ , на уровне доверия 0.95

Эксперимент 1		
$t$	$n_1(t)$	$n_2(t)$
0	$450 \pm 0.0$	$450 \pm 0.0$
25	$454.9 \pm 1.16$	$448.93 \pm 1.02$
50	$455.56 \pm 1.12$	$448.87 \pm 1.02$
75	$455.39 \pm 1.12$	$448.8 \pm 1.03$
100	$454.41 \pm 1.13$	$448.5 \pm 1.00$

Эксперимент 2			
$t$	$n_1(t)$	$n_2(t)$	$n_3(t)$
10	$356.38 \pm 1.17$	$280.38 \pm 1.04$	$11.026 \pm 0.0069$
25	$356.53 \pm 1.15$	$280.84 \pm 1.03$	$11.022 \pm 0.0072$
50	$355.89 \pm 1.13$	$279.79 \pm 1.02$	$11.023 \pm 0.007$
75	$356.75 \pm 1.13$	$279.73 \pm 1.03$	$11.03 \pm 0.0073$
100	$357.55 \pm 1.14$	$279.57 \pm 1.00$	$11.018 \pm 0.0072$

Эксперимент 3			
$t$	$n_1(t)$	$n_2(t)$	$n_3(t)$
0	$450 \pm 0.0$	$450 \pm 0.0$	$10 \pm 0.0$
10	$456.96 \pm 1.09$	$1.97 \pm 0.24$	$11.299 \pm 0.007$
20	$458.12 \pm 1.08$	$0.07 \pm 0.05$	$11.308 \pm 0.0072$
30	$457.5 \pm 1.11$	$0.0 \pm 0.0$	$11.317 \pm 0.0071$
50	$457.96 \pm 1.11$	$0.0 \pm 0.0$	$11.314 \pm 0.0073$

## 5. Исследование динамики численности популяций на основе приближенных уравнений для математических ожиданий

Приведенные выше результаты показывают, что динамика популяций существенным образом зависит от вариации параметров  $\bar{r}$ ,  $\delta$ ,  $\mu_1$ ,  $\sigma_1$ ,  $\mu_2$ ,  $\sigma_2$ , задающих уровень токсичного вещества в среде обитания особей, интенсивность и силу его воздействия на особей. Кроме того, важное значение имеет набор параметров  $\beta_i$ ,  $\gamma_{ij}$ ,  $i, j = 1, 2$ , используемых для вычисления приближенных значений математических ожиданий численностей популяций в отсутствие токсичного вещества. Естественным образом возникает вопрос о соотношениях между параметрами модели, определяющими те или иные варианты поведения численностей изучаемых популяций. Ниже представлен один из возможных подходов к решению этого вопроса.

Предположим, что уровень токсичного вещества в среде обитания особей достаточно высок. Положим  $\omega = \max\{\omega_1, \omega_2\}$ . Рассмотрим условные математические ожидания

$$\begin{aligned}
 m_1(t) &= \mathbf{E}(x_1(t)|c(t) > \omega), \quad m_2(t) = \mathbf{E}(x_2(t)|c(t) > \omega), \quad m_3(t) = \mathbf{E}(c(t)|c(t) > \omega), \\
 m_{11}(t) &= \mathbf{E}(x_1^2(t)|c(t) > \omega), \quad m_{22}(t) = \mathbf{E}(x_2^2(t)|c(t) > \omega), \quad m_{12}(t) = \mathbf{E}(x_1(t)x_2(t)|c(t) > \omega), \\
 m_{13}(t) &= \mathbf{E}(x_1(t)c(t)|c(t) > \omega), \quad m_{23}(t) = \mathbf{E}(x_2(t)c(t)|c(t) > \omega). \tag{11}
 \end{aligned}$$

Используя аналогию с системой (9), будем считать, что уравнения для  $m_1(t)$ ,  $m_2(t)$ ,  $m_3(t)$  имеют вид:

$$\begin{aligned}
 \dot{m}_1(t) &= \beta_1 m_1(t) - \gamma_{11} m_{11}(t) - \gamma_{12} m_{12}(t) - \mu_1 p_1 m_{13}(t), \\
 \dot{m}_2(t) &= \beta_2 m_2(t) - \gamma_{22} m_{22}(t) - \gamma_{21} m_{12}(t) - \mu_2 p_2 m_{23}(t), \quad t > 0, \tag{12}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}\dot{m}_3(t) &= r(t) - \delta m_3(t) - \mu_1 q_1 m_{13}(t) - \mu_2 q_2 m_{23}(t), \\ m_1(0) &= x_1(0), \quad m_2(0) = x_2(0), \quad m_3(0) = c(0) > \omega,\end{aligned}$$

где  $p_i = 1 - \sigma_i/\omega_i$ ,  $q_i = 0.5\omega_i$ ,  $i = 1, 2$ . Пусть далее  $r(t) = \bar{r} > 0$ . Исходя из результатов вычислительных экспериментов, можно предположить, что существуют

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} m_i(t) = m_i, \quad \lim_{t \rightarrow +\infty} m_{kj}(t) = m_{kj}, \quad (13)$$

причем  $m_1, m_2, m_3, m_{11}, m_{22}, m_{12}, m_{13}, m_{23}$  удовлетворяют системе уравнений (12) при  $\dot{m}_i(t) = 0$ ,  $i = 1, 2, 3$ , а именно

$$\beta_1 m_1 - \gamma_{11} m_{11} - \gamma_{12} m_{12} - \mu_1 p_1 m_{13} = 0, \quad (14)$$

$$\beta_2 m_2 - \gamma_{22} m_{22} - \gamma_{21} m_{12} - \mu_2 p_2 m_{23} = 0, \quad (15)$$

$$\bar{r} - \delta m_3 - \mu_1 q_1 m_{13} - \mu_2 q_2 m_{23} = 0. \quad (16)$$

Для обоснования этого предположения используем полученные ранее  $N = 2000$  независимых реализаций процесса  $Z(t)$ . Зафиксируем момент времени  $t$ . Используя выборку объемом  $k = 100$ , определим случайные величины

$$z_1(t) = \beta_1 \bar{m}_1(t) - \gamma_{11} \bar{m}_{11}(t) - \gamma_{12} \bar{m}_{12}(t) - \mu_1 p_1 \bar{m}_{13}(t),$$

$$z_2(t) = \beta_2 \bar{m}_2(t) - \gamma_{22} \bar{m}_{22}(t) - \gamma_{21} \bar{m}_{12}(t) - \mu_2 p_2 \bar{m}_{23}(t),$$

$$z_3(t) = \bar{r} - \delta \bar{m}_3(t) - \mu_1 q_1 \bar{m}_{13}(t) - \mu_2 q_2 \bar{m}_{23}(t),$$

где выражения вида  $\bar{m}_i(t)$ ,  $\bar{m}_{ij}(t)$  означают средне-выборочные оценки математических ожиданий  $m_i(t)$ ,  $m_{ij}(t)$ . Предполагая, что равенства (14) – (16) выполнены, можно ожидать, что  $Ez_i(t) = 0$ ,  $i = 1, 2, 3$ . Рассмотрим, в частности, статистическую гипотезу  $H_0$ , состоящую в том, что  $Ez_1(t) = 0$ . Проверим эту гипотезу на уровне значимости  $\alpha = 0.05$ . Используя имеющиеся данные, сформируем выборку

$$z_{1,1}(t), z_{1,2}(t), \dots, z_{1,20}(t), \quad (17)$$

для которой вычислим величину

$$T(z_1(t)) = \frac{|\bar{z}_1(t)|\sqrt{20}}{S_{z_1(t)}}. \quad (18)$$

В формуле (18)  $\bar{z}_1(t)$ ,  $S_{z_1(t)}$  – выборочное среднее и выборочное среднеквадратическое отклонение, вычисленные по данным (17). Предполагая, что выборка (17) извлечена из генеральной совокупности с нормальным распределением, сравним величину  $T(z_1(t))$  с критическим значением  $t_{0.05;19} = 2.093$  распределения Стьюдента (двусторонний критерий, уровень значимости  $\alpha = 0.05$ , число степеней свободы  $df = 19$ ). В случае выполнения неравенства  $T(z_1(t)) < t_{0.05;19}$  гипотезу  $H_0$  принимаем, в противном случае – отклоняем. Аналогичным образом поступаем для величин  $z_2(t)$ ,  $z_3(t)$ .

В табл. 2 приведены результаты расчетов величин  $T(z_i(t))$ ,  $i = 1, 2, 3$ , для наборов параметров, указанных в эксперименте 2. Табл. 3 содержит значения  $T(z_1(t))$ ,  $T(z_3(t))$  для набора параметров из эксперимента 3. Проверка гипотез о принадлежности выборок вида (17) к генеральным совокупностям с нормальным распределением осуществлялась в пакете «Statistica» [32] с помощью критериев Шапиро–Уилка и Колмогорова (с учетом вероятностей Лиллиефорса) на уровне значимости  $\alpha = 0.05$ . Для всех используемых выборок эта гипотеза была принята.

Таблица 2: Значения  $T(z_i(t))$ ,  $i = 1, 2, 3$ , для параметров модели из эксперимента 2

$t$	$T(z_1(t))$	$T(z_2(t))$	$T(z_3(t))$
75	0.793	1.051	0.569
100	0.488	1.575	1.962

Таблица 3: Значения  $T(z_1(t))$ ,  $T(z_3(t))$  для параметров модели из эксперимента 3

$t$	$T(z_1(t))$	$T(z_3(t))$
40	0.136	0.041
50	0.369	0.488

Анализ данных из табл. 2 показывает, что гипотезы  $Ez_i(75) = 0$ ,  $Ez_i(100) = 0$ ,  $i = 1, 2, 3$ , принимаются. Аналогично, из табл. 3 получаем, что гипотезы  $Ez_i(40) = 0$ ,  $Ez_i(50) = 0$ ,  $i = 1, 3$ , принимаются. Отсюда следует, что система уравнений (14) – (16) может рассматриваться как система относительно стационарных значений (13) числовых характеристик (11) процесса  $Z(t)$ .

Опираясь на результаты проверки указанных гипотез, можно предположить, что математические ожидания  $m_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$ , описываются системой (12). Более того, отбрасывая в (12) слагаемые, связанные с дисперсиями и ковариациями изучаемых величин, получим систему уравнений, которая может приближенно описывать динамику  $m_i(t)$ :

$$\begin{aligned}
 \dot{m}_1(t) &= (\beta_1 - \gamma_{11} m_1(t) - \gamma_{12} m_2(t)) m_1(t) - \mu_1 p_1 m_1(t) m_3(t), \\
 \dot{m}_2(t) &= (\beta_2 - \gamma_{21} m_1(t) - \gamma_{22} m_2(t)) m_2(t) - \mu_2 p_2 m_2(t) m_3(t), \quad t > 0, \\
 \dot{m}_3(t) &= \bar{r} - \delta m_3(t) - \mu_1 q_1 m_1(t) m_3(t) - \mu_2 q_2 m_2(t) m_3(t), \\
 m_1(0) &= x_1(0), \quad m_2(0) = x_2(0), \quad m_3(0) = c(0) > \omega.
 \end{aligned} \tag{18}$$

На примере результатов экспериментов 2 и 3 покажем, что анализ устойчивости положений равновесия модели (18) тесно связан с поведением математических ожиданий  $n_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$ , численностей популяций в стохастической модели. Обозначим через  $m^{(s)} = (m_1, m_2, m_3)$  положения равновесия модели (18) с неотрицательными компонентами. Задача нахождения  $m^{(s)}$  сводится к решению системы уравнений

$$\begin{aligned}
 (\beta_1 - \gamma_{11} m_1 - \gamma_{12} m_2 - \mu_1 p_1 m_3) m_1 &= 0, \\
 (\beta_2 - \gamma_{21} m_1 - \gamma_{22} m_2 - \mu_2 p_2 m_3) m_2 &= 0, \\
 \bar{r} - \delta m_3 - \mu_1 q_1 m_1 m_3 - \mu_2 q_2 m_2 m_3 &= 0.
 \end{aligned}$$

Для изучения условий устойчивости положений равновесия  $m^{(s)}$  используем теорему Ляпунова об устойчивости по первому приближению. Обращаясь к системе линейного приближения, получаем, что характеристическое уравнение имеет вид  $\lambda^3 + a \lambda^2 + b \lambda + c = 0$ . Значения констант  $a, b, c$  зависят от  $m^{(s)}$ . Как известно, для асимптотической устойчивости нулевого решения системы линейного приближения необходимо и достаточно выполнения неравенств:  $a > 0, b > 0, ab > c > 0$ . Используя эти неравенства, можно выписать

соотношения на параметры модели, приводящие к асимптотической устойчивости или неустойчивости конкретного  $m^{(s)}$ .

При наборе параметров из эксперимента 2 в модели (18) существуют три положения равновесия:

- $m_1^{(s)} = (0; 0; 13)$  — неустойчивое,
- $m_2^{(s)} = (0; 314.84; 12.58)$  — неустойчивое,
- $m_3^{(s)} = (459.58; 0; 12.62)$  — неустойчивое,
- $m_4^{(s)} = (358.06; 282.12; 11.02)$  — асимптотически устойчивое.

Для набора параметров из эксперимента 3 имеем следующие положения равновесия:

- $m_1^{(s)} = (0; 0; 13)$  — неустойчивое,
- $m_2^{(s)} = (459.58; 0; 12.62)$  — асимптотически устойчивое.

Таким образом, результаты исследования детерминированной модели (18) позволяют объяснить динамику математических ожиданий  $n_i(t)$ ,  $i = 1, 2, 3$ , для исходной стохастической модели (сосуществование двух конкурирующих популяций и вырождение одной из них). Следует отметить, что эти результаты носят частный характер, поскольку получены для конкретных наборов параметров модели.

## 6. Заключение

В работе предложен подход к построению и численному исследованию стохастической модели, описывающей динамику популяций в условиях воздействия токсичных веществ, поступающих в среду обитания особей. Модель может быть использована для изучения режимов динамики популяций в условиях случайного загрязнения среды обитания особей или целенаправленного воздействия токсичных веществ на особей конкретных популяций. Предложенная модель допускает естественное развитие в следующих направлениях: 1) использование более сложных моделей для описания процесса загрязнения среды обитания особей; 2) учет токсичных веществ, поступающих в составе разнообразных ресурсов питания и приводящих к снижению репродуктивного потенциала особей.

## Литература

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., Hussain J. Modelling the interaction of two biological species in a polluted environment // *J. Math. Anal. Appl.* 2000. V. 246. P. 58–79.
8. 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.
9. 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. N. 3. P. 265–274.

10. 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.
11. Пичугина А.Н. Интегродифференциальная модель популяции, подверженной воздействию вредных веществ // *Сиб. журнал индустр. математики*. 2004. Т. VII. N. 4(20). С. 130–140.
12. 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.
13. Feng Z., Liu R., DeAngelis D.J. Plant–herbivore interactions mediated by plant toxicity // *Theor. Popul. Biol.* 2008. V. 73. P. 449–459.
14. 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.
15. Перцев Н.В., Царегородцева Г.Е. Математическая модель динамики популяции, развивающейся в условиях воздействия вредных веществ // *Сиб. журнал индустр. математики*. 2010. Т. XIII. N. 1(41). С. 109–120.
16. Вольтерра В. Математическая теория борьбы за существование. М.: Наука, 1976.
17. Свиричев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978.
18. Баруча – Рид А.Т. Элементы теории марковских случайных процессов и их приложения. М.: Наука, 1969.
19. Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах. М.: Мир, 1979.
20. Нагаев С.В., Недорезов Л.В., Вахтель В.И. Вероятностная непрерывно–дискретная модель динамики численности изолированной популяции // *Сиб. журнал индустр. математики*. 1999. Т. II. Вып. 2(4). С. 147–152.
21. Демидов С.А., Калинин А.В., Стрыгина Л.А. Ветвящийся процесс со схемой взаимодействия частиц вида «хищник–жертва» // *Обозрение прикладной и промышленной математики. Вероятность и статистика*. 1999. Т. 6. N. 1. С. 137–138.
22. Калинин А.В. Марковские ветвящиеся процессы с взаимодействием // *Успехи математических наук*. 2002. Т. 57. Вып. 2(344). С. 23–84.
23. 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. N. 1. С. 22–47.
24. Пичугин Б. Ю. Стохастическая модель изолированной популяции с сезонным размножением и самолимитированием // *Сиб. журнал индустр. математики*. 2003. Т. 6, N. 4(16). С. 75–81.
25. Калинин А.В., Ланге А.М., Мاستихин А.В., Шапошников А.А. Численные методы Монте–Карло для моделирования схем взаимодействия при дискретных состояниях // *Вестник МГТУ. Сер. Естественные науки*. 2005. Вып. 2. С. 53–74.
26. Перцев Н.В., Пичугин Б.Ю. Применение метода Монте–Карло для моделирования динамики сообществ взаимодействующих индивидуумов // *Вестник Воронежского государственного технического университета*. 2006, Т. 2. N. 5. С. 70–77. Серия «Вычислительные и информационно-телекоммуникационные системы».
27. Ермаков С.М., Михайлов Г.А. Курс статистического моделирования М.: Наука, 1976.
28. Соболев И.М. Численные методы Монте–Карло. М.: Наука, 1973.

29. Хайрер Э., Нёрсетт С., Ваннер Г. Решение обыкновенных дифференциальных уравнений. Нежесткие задачи. М.: Мир, 1990.

30. Хайрер Э., Нёрсетт С., Ваннер Г. Решение обыкновенных дифференциальных уравнений. Жесткие задачи. М.: Мир, 1999.

31. Марченко М.А. Комплекс программ MONC для распределенных вычислений методом Монте–Карло // Сиб. журнал выч. математики. 2004. Т. 7. N. 1. С.43–55.

32. Боровиков В.П. Statistica: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. СПб.: Питер, 2001.

Омский филиал Института математики им. С.Л. Соболева СО РАН

644099, Омск, ул. Певцова, 13

E-mail: homlab@ya.ru