

УДК 519.948:57

## Численное стохастическое моделирование пространственно неоднородной популяции\*

Н.В. Перцев, В.А. Топчий, К.К. Логинов

Институт математики им. С.Л. Соболева Сибирского отделения Российской академии наук, просп. Акад. Коптюга, 4, Новосибирск, 630090

E-mails: homlab@ya.ru (Перцев Н.В.), topchij@gmail.com (Топчий В.А.), kloginov85@mail.ru (Логинов К.К.)

Английская версия этой статьи печатается в журнале “Numerical Analysis and Applications” № 2, Vol. 17, 2024.

**Перцев Н.В., Топчий В.А., Логинов К.К.** Численное стохастическое моделирование пространственно неоднородной популяции // Сиб. журн. вычисл. математики / РАН. Сиб. отд-ние. — Новосибирск, 2024. — Т. 27, № 2. — С. 217–232.

Построена непрерывно-дискретная стохастическая модель, описывающая эволюцию пространственно неоднородной популяции. Структура популяции задается в терминах графа с двумя вершинами и двумя односторонними ребрами. Граф отражает пребывание индивидуумов популяции в вершинах и их переходы между вершинами по ребрам. Индивидуумы поступают в популяцию из внешнего источника в каждую из вершин графа. Длительности перемещения индивидуумов по ребрам графа постоянны. Индивидуумы могут погибать или превращаться в индивидуумов других популяций, не рассматриваемых в модели. Сформулированы предположения модели, приведены вероятностная формализация модели и алгоритм численного моделирования, основанный на методе Монте-Карло. Исследованы законы распределения численности популяций. Представлены результаты вычислительного эксперимента.

**DOI:** 10.15372/SJNM20240207

**EDN:** OCNXYX

**Ключевые слова:** динамика популяций, компартментная система, ориентированный граф, ветвящийся случайный процесс, система массового обслуживания, распределение Пуассона, метод Монте-Карло, вычислительный эксперимент.

**Pertsev N.V., Topchii V.A., Loginov K.K.** Numerical stochastic modeling of a spatially heterogeneous population // Siberian J. Num. Math. / Sib. Branch of Russ. Acad. of Sci. — Novosibirsk, 2024. — Vol. 27, № 2. — P. 217–232.

A continuous-discrete stochastic model is constructed to describe the evolution of a spatially heterogeneous population. The population structure is defined in terms of a graph with two vertices and two unidirectional edges. The graph describes the presence of individuals in the population at the vertices and their transitions between the vertices along the edges. Individuals enter the population from an external source at each of the vertices of the graph. The duration of movement of individuals along the edges of the graph is constant. Individuals may die or turn into individuals of other populations not considered in the model. The assumptions of the model are formulated, the probabilistic formalization of the model and the numerical simulation algorithm based on the Monte Carlo method are given. Distribution patterns of the population are studied. The results of a computational experiment are presented.

**Keywords:** population dynamics, compartmental system, oriented graph, branching random process, queuing system, Poisson distribution, Monte Carlo method, computational experiment.

---

\*Работа выполнена в рамках государственного задания Института математики им. С.Л. Соболева СО РАН (проект № FWNF-2022-0003).

## Введение

При моделировании живых систем часто возникает необходимость в изучении динамики пространственно неоднородных популяций. Характерные примеры представляют собой система кроветворения и система иммунитета человека. Различные клетки этих систем (эритроциты, лейкоциты, тромбоциты, лимфоциты и их клетки-предшественники) проходят не только стадии размножения и превращения, но и перемещаются между различными органами (комpartmentами), под которыми понимаются костный мозг, тимус, селезенка, лимфатические узлы, органы кровообращения и другие органы. Перемещение клеток между compartmentами осуществляется по нескольким путям, например через лимфатические и кровеносные сосуды. Длительность перемещения клеток между compartmentами зависит от конкретного пути и ряда факторов, регулирующих скорость кровотока, скорость течения лимфы и других физиологических параметров.

Описание моделей пространственно неоднородных популяций удобно вести в терминах эволюции индивидуумов на графах. При детерминированном подходе для моделирования динамики пространственно неоднородных популяций обычно используются дифференциальные уравнения высокой размерности, включая уравнения с запаздыванием и уравнения в частных производных. Типичные модели приведены в [1–5] и содержащихся в них ссылках на работы других авторов.

При стохастическом подходе динамику пространственно неоднородных популяций можно описывать в терминах графов с многомерным процессом рождения и гибели [6] или ветвящихся процессов Севастьянова [7], Крампа–Мода–Ягерса [8] с частицами нескольких типов. Примеры построения стохастических моделей динамики пространственно неоднородных популяций в приложении к задачам иммунологии приведены в [9–11]. Специфика моделей из [9–11] проявляется в том, что длительности перемещения частиц по ребрам графа могут задаваться тремя способами: константами; функциями, зависящими от времени; семействами случайных величин с законами распределения, отличными от экспоненциального или геометрического. Результаты работ [9, 11] показывают, что в отдельных случаях модели допускают детальное аналитическое исследование и, более того, достаточно рассмотреть простейший вариант модели, в которой имеются две вершины и два соединяющих их ребра. Здесь можно использовать результаты теории систем массового обслуживания. Переход к аналитическому исследованию более общего варианта модели с несколькими вершинами графа и несколькими ребрами осуществляется по аналогии с простейшим вариантом. Вместе с тем, для изучения переходных процессов, отражающих динамику численности популяций частиц на конечных промежутках времени, требуется разработка алгоритма численного моделирования и моделирующей программы на основе метода Монте–Карло. Отметим, что результаты аналитического исследования моделей можно рассматривать как тестовые примеры для проверки правильности работы алгоритмов численного моделирования и моделирующих программ.

В задачи настоящей работы входят: 1) формализация стохастической модели динамики популяции в терминах эволюции индивидуумов на графе с двумя вершинами и двумя односторонними ребрами; 2) аналитическое исследование закона распределения численности популяции; 3) разработка алгоритма численного моделирования динамики популяции на основе метода Монте–Карло; 4) проведение вычислительных экспериментов с моделью.

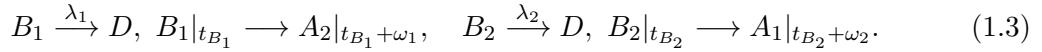
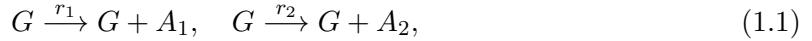
## 1. Обозначения и предположения модели

Рассмотрим популяцию, эволюционирующую на графе с двумя вершинами  $V_1, V_2$  и двумя односторонними ребрами  $R_{12}, R_{21}$ . Вершины  $V_1, V_2$  интерпретируются как некоторые компартменты, в которых индивидуумы проводят основное время своей жизнедеятельности. Ребра  $R_{12}, R_{21}$  интерпретируются как различные пути, по которым индивидуумы перемещаются соответственно из  $V_1$  в  $V_2$  и из  $V_2$  в  $V_1$ . Длительности перемещения индивидуумов по ребрам графа задаются константами, значения которых зависят от направления перемещения. Индивидуумы могут погибать или превращаться в индивидуумов других популяций, не рассматриваемых в модели. Новые индивидуумы популяции поступают из внешнего источника  $G$ .

Пусть вещественная переменная  $t \geq 0$  означает время. Эволюция популяции начинается в момент времени  $t = 0$ , причем при  $t = 0$  индивидуумы в популяции отсутствуют. С момента появления каждого из индивидуумов его поведение не зависит от поведения других индивидуумов, присутствующих в популяции одновременно с ним. Обозначим:

- $A_1, A_2$  — индивидуум, находящийся соответственно в вершине  $V_1, V_2$ ;
- $B_1, B_2$  — индивидуум, находящийся соответственно на ребре  $R_{12}, R_{21}$ .

Схема поступления, переходов и превращений индивидуумов в символьной записи имеет следующий вид:



В (1.1) используются фиктивные индивидуумы, находящиеся в  $G$ . Для фиксированного  $j = 1, 2$  и  $r_j > 0$  время до поступления из  $G$  очередного индивидуума  $A_j$  имеет экспоненциальное распределение с параметром  $r_j$ , который также задает интенсивность пуссоновского потока индивидуумов  $A_j$  из источника  $G$ . Если  $r_j = 0$ , то индивидуумы  $A_j$  из источника  $G$  не поступают. Полагаем, что  $r_1 + r_2 > 0$ , т. е. поток индивидуумов в популяцию из  $G$  не пустой.

В (1.2) для фиксированного  $i = 1, 2$  принято, что время пребывания индивидуума  $A_i$  в вершине  $V_i$  определяется минимумом из двух независимых случайных величин. Первая величина означает время до превращения индивидуума  $A_i$  в индивидуума  $D$  и имеет экспоненциальное распределение с параметром  $\mu_i > 0$ . Вторая величина означает время до превращения индивидуума  $A_i$  в индивидуума  $B_i$  (время до перехода индивидуума  $A_i$  из вершины  $V_i$  на ребро  $R_{ij}$ ,  $j = 1, 2, j \neq i$ ) и имеет экспоненциальное распределение с параметром  $\gamma_i > 0$ . Константа  $\mu_i$  задает интенсивность превращения индивидуума  $A_i$ , находящегося в вершине  $V_i$ , в индивидуума  $D$ , константа  $\gamma_i$  — в индивидуума  $B_i$ .

В (1.3) для фиксированных  $i, j = 1, 2, j \neq i$ , величина  $t_{B_i} > 0$  означает момент появления индивидуума  $B_i$  на ребре  $R_{ij}$  (момент осуществления перехода индивидуума  $A_i$  из вершины  $V_i$  на ребро  $R_{ij}$ ). Поступивший индивидуум  $B_i$  имеет экспоненциально распределенное время жизни с параметром  $\lambda_i > 0$ , не зависящее от  $t_{B_i}$  и срезаемое на уровне  $\omega_i > 0$ . Константа  $\lambda_i$  задает интенсивность превращения индивидуума  $B_i$ , находящегося на ребре  $R_{ij}$ , в индивидуума  $D$ . Константа  $\omega_i$  означает длительность перемещения индивидуума  $B_i$  по ребру  $R_{ij}$ . Если индивидуум  $B_i$  не превратится в индивидуума  $D$  за промежуток времени  $(t_{B_i}, t_{B_i} + \omega_i)$ , то в момент времени  $t_{B_i} + \omega_i$  он превратится в индивидуума  $A_j$  (поступит в вершину  $V_j$ , вероятность этого события равна  $e^{-\lambda_i \omega_i}$ ).

Случайные величины, указанные в (1.1)–(1.3), взаимно независимы, случайные величины, используемые в (1.1), (1.2), не зависят от величин  $t_{B_1}, t_{B_2}$ , приведенных в (1.3).

## 2. Рекуррентные соотношения для переменных модели

### 2.1. Переменные модели

Динамику популяции будем описывать с помощью случайного процесса

$$H(t) = (X(t), Y(t), \Omega(t)), \quad t \in [0, T_{\text{mod}}], \quad (2.1)$$

где константа  $T_{\text{mod}} > 0$  задает длительность промежутка моделирования,

$$X(t) = (X_{A_1}(t), X_{B_1}(t), X_{A_2}(t), X_{B_2}(t), X_D(t)), \quad (2.2)$$

$$Y(t) = (Y_{B_1}(t), Y_{B_2}(t)), \quad (2.3)$$

$$\Omega(t) = (\Omega_{B_1}(t), \Omega_{B_2}(t)). \quad (2.4)$$

Зафиксируем  $t \in [0, T_{\text{mod}}]$  и определим компоненты  $X(t)$ ,  $Y(t)$ ,  $\Omega(t)$ , используемые в (2.1)–(2.4). При  $t > 0$  под  $X(t)$  в (2.2) понимается случайный вектор с неотрицательными целочисленными компонентами. Компоненты  $X_{A_1}(t)$ ,  $X_{B_1}(t)$ ,  $X_{A_2}(t)$ ,  $X_{B_2}(t)$  означают численность индивидуумов  $A_1$ ,  $B_1$ ,  $A_2$ ,  $B_2$ , находящихся в момент времени  $t$  соответственно в вершине  $V_1$ , на ребре  $R_{12}$ , в вершине  $V_2$  и на ребре  $R_{21}$ . Компонента  $X_D(t)$  является вспомогательной и задает количество всех индивидуумов  $A_1$ ,  $B_1$ ,  $A_2$ ,  $B_2$ , превратившихся в индивидуумов  $D$  за промежуток времени  $[0, t]$ . Учитывая предположения модели, полагаем, что  $X(0) = (0, 0, 0, 0, 0)$  — неслучайный вектор.

Обратимся к (2.3), (2.4) и рассмотрим компоненты  $Y(t)$ ,  $\Omega(t)$ . Пусть  $j = 1, 2$  — фиксировано,  $i = 1, 2$ ,  $i \neq j$ . Полагаем, что при  $t > 0$  целочисленная случайная переменная  $Y_{B_j}(t)$  означает количество индивидуумов  $A_j$ , поступивших из вершины  $V_j$  на ребро  $R_{ji}$  и превратившихся в индивидуумов  $B_j$  за промежуток времени  $[0, t]$ . Учитывая предположения модели, принимаем, что  $Y_{B_j}(0) = 0$  — константа, и  $Y(0) = (0, 0)$  — неслучайный вектор. При  $t \geq 0$  под  $\Omega_{B_j}(t)$  понимается семейство уникальных типов индивидуумов  $B_j$ , которое имеет следующий вид:

$$\Omega_{B_j}(t) = \emptyset, \text{ если } Y_{B_j}(t) = 0, \quad (2.5)$$

$$\Omega_{B_j}(t) = \left\{ (t_{B_j}(k), \varphi_{B_j}(k), \eta_{B_j}(k)) : t_{B_j}(k) \leq t, 1 \leq k \leq Y_{B_j}(t) \right\}, \text{ если } Y_{B_j}(t) \geq 1. \quad (2.6)$$

В формуле (2.6) индекс  $k$  означает порядковый номер очередного поступившего на ребро  $R_{ji}$  индивидуума  $B_j = B_j(k)$ . Тройка

$$(t_{B_j}(k), \varphi_{B_j}(k), \eta_{B_j}(k)) \quad (2.7)$$

задает уникальный тип индивидуума  $B_j(k)$ ,  $1 \leq k \leq Y_{B_j}(t)$ . Здесь  $t_{B_j}(k) \leq t$  — момент появления индивидуума  $B_j(k)$  на ребре  $R_{ji}$ ,  $\varphi_{B_j}(k)$  — длительность пребывания индивидуума  $B_j(k)$  на ребре  $R_{ji}$  до превращения этого индивидуума в индивидуума  $D$  или индивидуума  $A_i$ ,  $\eta_{B_j}(k)$  — индикатор “судьбы” индивидуума  $B_j(k)$ . Полагаем, что

$$\varphi_{B_j}(k) = \min\{\xi_{B_j}(k), \omega_j\}, \quad (2.8)$$

$$\eta_{B_j}(k) = 0, \text{ если } \xi_{B_j}(k) \leq \omega_j, \quad \eta_{B_j}(k) = 1, \text{ если } \xi_{B_j}(k) > \omega_j, \quad (2.9)$$

где  $\xi_{B_j}(k)$  — экспоненциально распределенная случайная величина с параметром  $\lambda_j$ . Для любых фиксированных  $k_1$ ,  $k_2$  все случайные величины  $\xi_{B_1}(k_1)$ ,  $\xi_{B_2}(k_2)$ , используемые в (2.8), (2.9), взаимно независимы и не зависят от моментов времени  $t_{B_1}(k_1)$ ,  $t_{B_2}(k_2)$ .

## 2.2. Обоснование структуры переменных

В (1.1)–(1.3) отсутствует размножение индивидуумов, а превращения индивидуумов приводят только к перераспределению значений компонент  $X(t)$ . Так, из (1.2) следует, что изменение  $X_{A_1}(t) \rightarrow X_{A_1}(t) - 1$  приводит к изменению  $X_{B_1}(t) \rightarrow X_{B_1}(t) + \Delta_1$  или  $X_D(t) \rightarrow X_D(t) + 1 - \Delta_1$ , где  $\Delta_1 = 0$ ; 1 — случайная величина, принимающая указанные значения с вероятностями  $\mu_1/(\gamma_1 + \mu_1)$ ,  $\gamma_1/(\gamma_1 + \mu_1)$ . Тогда численность тройки  $(X_{A_1}(t), X_{B_1}(t), X_D(t))$  подвержена изменению, но суммарная численность сохраняется неизменной (вероятность выполнения равенства равна 1):

$$X_{A_1}(t) - 1 + X_{B_1}(t) + \Delta_1 + X_D(t) + 1 - \Delta_1 = X_{A_1}(t) + X_{B_1}(t) + X_D(t).$$

Из (1.1) следует, что динамика  $X(t)$  в первую очередь определяется пуассоновским потоком с интенсивностью  $r_1 + r_2$ . Для каждого фиксированного  $t > 0$  “расширенная” численность популяции  $X_{\text{sum}}(t) = X_{A_1}(t) + X_{B_1}(t) + X_{A_2}(t) + X_{B_2}(t) + X_D(t)$  представляет собой случайную величину, имеющую распределение Пуассона с параметром  $(r_1 + r_2)t$ .

В (1.3) используются константы  $\omega_1, \omega_2$ , отражающие длительности переходов индивидуумов между  $V_1$  и  $V_2$ . Указанные длительности отличны от случайных величин с экспоненциальным или геометрическим распределениями, не имеющих “памяти”. Поэтому необходимо учитывать предысторию развития популяции, обусловленную моментами поступления индивидуумов  $B_1, B_2$  на ребра  $R_{12}, R_{21}$  и длительностями их пребывания на ребрах с учетом возможного превращения в индивидуумов  $D$ .

Опираясь на (1.2), устанавливаем, что индивидуумы  $B_j(k)$  появляются на ребре  $R_{ji}$  по одному, и продолжительность времени до появления очередного индивидуума  $B_j(k)$  имеет экспоненциальное распределение, параметрически зависящее от  $X(t)$ . В частности, интенсивность перехода индивидуума  $A_j$  из вершины  $V_j$  на ребро  $R_{ji}$  равна  $\gamma_j X_{A_j}(t)$ . Учитывая абсолютную непрерывность экспоненциального распределения, получаем, что индивидуумы  $B_j(k)$  различимы между собой в том смысле, что вероятность совпадения  $t_{B_j}(k) + \varphi_{B_j}(k)$  для различных троек (2.7) равна нулю. Более того, для любых фиксированных  $k_1, k_2$  в указанном смысле различимы между собой индивидуумы  $B_1(k_1), B_2(k_2)$ .

Зафиксируем  $t \in [0, T_{\text{mod}}]$  и выразим  $X_{B_j}(t)$  через  $Y_{B_j}(t)$  и  $\Omega_{B_j}(t)$ . Если  $Y_{B_j}(t) = 0$ , то следуя (2.5), полагаем, что  $X_{B_j}(t) = 0$ . Если  $Y_{B_j}(t) \geq 1$ , то следуя (2.6), полагаем, что  $X_{B_j}(t) = |\widehat{\Omega}_{B_j}(t)|$  — мощность семейства

$$\widehat{\Omega}_{B_j}(t) = \left\{ (t_{B_j}(k), \varphi_{B_j}(k), \eta_{B_j}(k)) \in \Omega_{B_j}(t) : t_{B_j}(k) + \varphi_{B_j}(k) > t \right\}. \quad (2.10)$$

Семейство  $\widehat{\Omega}_{B_j}(t)$ , приведенное в (2.10), учитывает всех индивидуумов  $B_j$ , существующих в момент времени  $t$ , а именно: индивидуумов, появившихся на ребре  $R_{ji}$  до момента  $t$  (включительно), и завершающих свое пребывание на этом ребре в моменты времени, следующие за  $t$ .

## 2.3. Рекуррентные соотношения

Выборочные функции процесса  $H(t)$  на промежутке времени  $[0, T_{\text{mod}}]$  зададим с помощью последовательности пар

$$(t_m, H(t_m)), \quad m = 0, 1, 2, \dots, \quad t_m \leq T_{\text{mod}}, \quad (2.11)$$

где  $t_0 = 0$  — начальный момент времени, компоненты  $H(t_0)$  таковы, что

$$X(t_0) = (0, 0, 0, 0, 0), \quad Y(t_0) = (0, 0), \quad \Omega(t_0) = (\Omega_{B_1}(t_0), \Omega_{B_2}(t_0)) = (\emptyset, \emptyset). \quad (2.12)$$

Во всех последующих выкладках используем два выражения:  $\exp(\beta)$  — экспоненциальное распределение с параметром  $\beta > 0$ ,  $P_{2,n}$  — вероятность выполнения соотношений, указанных в формуле с номером  $(2, n)$ .

Пусть  $m = 0$ ,  $\tau_0 \sim \exp(\rho_0)$ ,  $\rho_0 = r_1 + r_2$ . Положим

$$t_1 = \min \{T_{\text{mod}}, t_0 + \tau_0\}. \quad (2.13)$$

Примем предварительно, что

$$H(t) = H(t_0), \quad t \in [t_0, t_1]. \quad (2.14)$$

Если в (2.13)  $t_1 = T_{\text{mod}}$ , то (2.14) завершает описание процесса  $H(t)$ .

Если в (2.13)  $t_1 = t_0 + \tau_0$ , то

$$X_{A_1}(t_1) = X_{A_1}(t_0) + 1 = 1, \quad P_{2,15} = r_1 \rho_0^{-1}, \quad (2.15)$$

$$X_{A_2}(t_1) = X_{A_2}(t_0) + 1 = 1, \quad P_{2,16} = r_2 \rho_0^{-1}. \quad (2.16)$$

Заметим, что  $P_{2,15} + P_{2,16} = 1$ .

Зафиксируем  $m = 1, 2, \dots$  и компоненты  $H(t_m)$  в форме неслучайных векторов с целочисленными неотрицательными компонентами

$$X(t_m) = (X_{A_1}(t_m), X_{B_1}(t_m), X_{A_2}(t_m), X_{B_2}(t_m), X_D(t_m)), \quad (2.17)$$

$$Y(t_m) = (Y_{B_1}(t_m), Y_{B_2}(t_m)) \quad (2.18)$$

и неслучайных семейств уникальных типов индивидуумов  $B_1, B_2$ :

$$\Omega(t_m) = (\Omega_{B_1}(t_m), \Omega_{B_2}(t_m)), \quad (2.19)$$

$$\Omega_{B_j}(t_m) = \left\{ (t_{B_j}(k), \varphi_{B_j}(k), \eta_{B_j}(k)) : t_{B_j}(k) \leq t_m, 1 \leq k \leq Y_{B_j}(t_m) \right\},$$

если  $Y_{B_j}(t_m) \geq 1$ ,  $j = 1, 2$ , (2.20)

$$\Omega_{B_j}(t_m) = \emptyset, \text{ если } Y_{B_j}(t_m) = 0, j = 1, 2. \quad (2.21)$$

Опираясь на (1.1), (1.2), (1.4), (2.10), (2.17)–(2.21), введем ряд величин:

$$\tau_m \sim \exp(\rho_m), \quad \rho_m = r_1 + r_2 + (\mu_1 + \gamma_1)X_{A_1}(t_m) + (\mu_2 + \gamma_2)X_{A_2}(t_m), \quad (2.22)$$

$$\psi_{B_j}^{(m)} = \min_{1 \leq k \leq Y_{B_j}(t_m)} \{t_{B_j}(k) + \varphi_{B_j}(k) : t_{B_j}(k) + \varphi_{B_j}(k) > t_m\}, \text{ если } X_{B_j}(t_m) \geq 1, j = 1, 2, \quad (2.23)$$

$$\psi_{B_j}^{(m)} = +\infty, \text{ если } X_{B_j}(t_m) = 0, j = 1, 2. \quad (2.24)$$

Обозначим через  $(t_{B_j}(*), \varphi_{B_j}(*), \eta_{B_j}(*))$  единственную тройку элементов из  $\Omega_{B_j}(t_m)$ , на которой в (2.23) достигается равенство  $\psi_{B_j}^{(m)} = t_{B_j}(*) + \varphi_{B_j}(*)$ ,  $j = 1, 2$ .

Положим

$$t_{m+1} = \min \{T_{\text{mod}}, \psi_{B_1}^{(m)}, \psi_{B_2}^{(m)}, t_m + \tau_m\}. \quad (2.25)$$

Примем предварительно, что

$$H(t) = H(t_m), \quad t \in [t_m, t_{m+1}]. \quad (2.26)$$

Если в (2.25)  $t_{m+1} = T_{\text{mod}}$ , то (2.26) завершает описание процесса  $H(t)$ .

Пусть в (2.25)  $t_{m+1} = \psi_{B_1}^{(m)}$ . Тогда

$$\begin{aligned} X_{B_1}(t_{m+1}) &= X_{B_1}(t_m) - 1, \\ X_{A_2}(t_{m+1}) &= X_{A_2}(t_m) + \eta_{B_1}(*), \quad X_D(t_{m+1}) = X_D(t_m) + 1 - \eta_{B_1}(*). \end{aligned} \quad (2.27)$$

Пусть в (2.25)  $t_{m+1} = \psi_{B_2}^{(m)}$ . Тогда

$$\begin{aligned} X_{B_2}(t_{m+1}) &= X_{B_2}(t_m) - 1, \\ X_{A_1}(t_{m+1}) &= X_{A_1}(t_m) + \eta_{B_2}(*), \quad X_D(t_{m+1}) = X_D(t_m) + 1 - \eta_{B_2}(*). \end{aligned} \quad (2.28)$$

Пусть в (2.25)  $t_{m+1} = t_m + \tau_m$ . Тогда имеет место одно из перечисленных ниже соотношений (группы соотношений) в соответствии с указанными вероятностями:

$$X_{A_1}(t_{m+1}) = X_{A_1}(t_m) + 1, \quad P_{2,29} = r_1 \rho_m^{-1}; \quad (2.29)$$

$$X_{A_2}(t_{m+1}) = X_{A_2}(t_m) + 1, \quad P_{2,30} = r_2 \rho_m^{-1}; \quad (2.30)$$

$$X_{A_1}(t_{m+1}) = X_{A_1}(t_m) - 1, \quad X_D(t_{m+1}) = X_D(t_m) + 1, \quad P_{2,31} = \mu_1 X_{A_1}(t_m) \rho_m^{-1}; \quad (2.31)$$

$$X_{A_2}(t_{m+1}) = X_{A_2}(t_m) - 1, \quad X_D(t_{m+1}) = X_D(t_m) + 1, \quad P_{2,32} = \mu_2 X_{A_2}(t_m) \rho_m^{-1}; \quad (2.32)$$

$$X_{A_1}(t_{m+1}) = X_{A_1}(t_m) - 1, \quad X_{B_1}(t_{m+1}) = X_{B_1}(t_m) + 1, \quad Y_{B_1}(t_{m+1}) = Y_{B_1}(t_m) + 1,$$

$$\Omega_{B_1}(t_{m+1}) = \Omega_{B_1}(t_m) \bigcup (t_{B_1}(k), \varphi_{B_1}(k), \eta_{B_1}(k)), \quad P_{2,33} = \gamma_1 X_{A_1}(t_m) \rho_m^{-1}, \quad (2.33)$$

где  $k = Y_{B_1}(t_{m+1})$ ,  $t_{B_1}(k) = t_{m+1}$ ,  $\xi_{B_1}(k) \sim \exp(\lambda_1)$ ,  $\varphi_{B_1}(k) = \min\{\xi_{B_1}(k), \omega_1\}$ ,  $\eta_{B_1}(k) = 0$  при  $\varphi_{B_1}(k) = \xi_{B_1}(k)$ ,  $\eta_{B_1}(k) = 1$  при  $\varphi_{B_1}(k) = \omega_1$ ;

$$X_{A_2}(t_{m+1}) = X_{A_2}(t_m) - 1, \quad X_{B_2}(t_{m+1}) = X_{B_2}(t_m) + 1, \quad Y_{B_2}(t_{m+1}) = Y_{B_2}(t_m) + 1,$$

$$\Omega_{B_2}(t_{m+1}) = \Omega_{B_2}(t_m) \bigcup (t_{B_2}(k), \varphi_{B_2}(k), \eta_{B_2}(k)), \quad P_{2,34} = \gamma_2 X_{A_2}(t_m) \rho_m^{-1}, \quad (2.34)$$

где  $k = Y_{B_2}(t_{m+1})$ ,  $t_{B_2}(k) = t_{m+1}$ ,  $\xi_{B_2}(k) \sim \exp(\lambda_2)$ ,  $\varphi_{B_2}(k) = \min\{\xi_{B_2}(k), \omega_2\}$ ,  $\eta_{B_2}(k) = 0$  при  $\varphi_{B_2}(k) = \xi_{B_2}(k)$ ,  $\eta_{B_2}(k) = 1$  при  $\varphi_{B_2}(k) = \omega_2$ .

Отметим, что  $P_{2,29} + \dots + P_{2,34} = 1$ .

Заменяя  $m$  на  $m + 1$  и возвращаемся к соотношениям (2.17)–(2.34).

### 3. Алгоритм численного моделирования

Для получения реализаций случайного процесса  $H(t)$  применяется метод Монте-Карло. В начале вычислений задаются параметры модели и фиксируется промежуток моделирования  $[0, T_{\text{mod}}]$ . Задается константа  $\psi_\infty > T_{\text{mod}}$ , используемая для величин  $\psi_{B_1}^{(m)}$ ,  $\psi_{B_2}^{(m)}$  в формуле (2.24) вместо символа “ $+\infty$ ”. Далее моделируется последовательность (2.11), опирающаяся на соотношения (2.12)–(2.34). Моделирование конкретной реализации останавливается, когда  $t_{m+1} \geq T_{\text{mod}}$ . Моделирование процесса  $H(t)$  завершается при получении заданного количества реализаций. Для генерации возникающих случайных величин используются формулы и датчики псевдослучайных чисел, описанные в [12–15]. Алгоритм моделирования имеет два варианта.

Первый (упрощенный) вариант предполагает изучение динамики переменных  $X_{A_1}(t)$ ,  $X_{A_2}(t)$  и переменных  $\tilde{X}_{B_1}(t)$ ,  $\tilde{X}_{B_2}(t)$ , учитывающих только тех индивидуумов  $B_1$ ,  $B_2$ , которые не превращаются в индивидуумов  $D$  в процессе перемещения по ребрам  $R_{12}$  и  $R_{21}$ . Зафиксируем  $j = 1, 2$ ,  $i = 1, 2$ ,  $i \neq j$ . После осуществления превращения  $A_j \rightarrow B_j$  новая тройка (2.7) включается в  $\Omega_{B_j}(t)$  с вероятностью  $e^{-\lambda_j \omega_j}$  и не включается в  $\Omega_{B_j}(t)$  с вероятностью  $1 - e^{-\lambda_j \omega_j}$ . Следуя (2.9), семейство  $\Omega_{B_j}(t)$  заменим на семейство  $\tilde{\Omega}_{B_j}^{(\ell)}(t)$ , содержащее тройки

$$(t_{B_j}(k), \varphi_{B_j}(k), \eta_{B_j}(k)) = (t_{B_j}(k), \omega_j, 1). \quad (3.1)$$

Для троек (3.1) при фиксированном  $t \in (0, T_{\text{mod}}]$  будут выполнены соотношения

$$t_{B_j}(1) + \omega_j < t_{B_j}(2) + \omega_j < \cdots < t_{B_j}(k) + \omega_j < \cdots < t_{B_j}(Y_{\tilde{B}_j}(t)) + \omega_j. \quad (3.2)$$

Соотношения (3.2) существенно снижают вычислительные затраты на поиск величин  $\psi_{B_1}^{(m)}$ ,  $\psi_{B_2}^{(m)}$ , указанных в (2.23). Здесь фактически реализуется принцип “первым пришел – первым ушел”. В этом варианте алгоритма динамика переменных  $X_{B_1}(t)$ ,  $X_{B_2}(t)$ ,  $X_D(t)$  не имеет содержательного значения.

Второй (основной) вариант алгоритма учитывает индивидуумов  $B_1$ ,  $B_2$  за счет введения вспомогательных семейств уникальных типов индивидуумов. Зафиксируем  $j = 1, 2$ . Опираясь на (2.9), семейство  $\Omega_{B_j}(t)$  представим в виде двух подсемейств:  $\tilde{\Omega}_{B_j}^{(\ell)}(t)$ , содержащего тройки (3.1), и  $\tilde{\Omega}_{B_j}^{(d)}(t)$ , содержащего тройки

$$(t_{B_j}(k), \varphi_{B_j}(k), \eta_{B_j}(k)) = (t_{B_j}(k), \xi_{B_j}(k), 0). \quad (3.3)$$

Для очередного индивидуума  $B_j(k)$  генерируем случайную величину  $\xi_{B_j}(k) \sim \exp(\lambda_j)$ . Если  $\xi_{B_j}(k) > \omega_j$ , то индивидуума  $B_j(k)$  “зачисляем” в подсемейство  $\tilde{\Omega}_{B_j}^{(\ell)}(t)$ , в противном случае – в подсемейство  $\tilde{\Omega}_{B_j}^{(d)}(t)$ . Если принять, что  $\lambda_j^{-1}$  существенно больше  $\omega_j$ , то вероятность “зачисления” индивидуума  $B_j(k)$  в подсемейство  $\tilde{\Omega}_{B_j}^{(d)}(t)$  будет очень мала. В этом случае поиск элементов, указанных в (2.23), и пополнение  $\Omega_{B_j}(t)$  новыми элементами сводится к относительно простой и нетрудоемкой вычислительной процедуре.

Для экономии памяти тройку (3.1) можно заменить на  $(t_{B_j}(k))$ , а тройку (3.3) – на пару  $(t_{B_j}(k), \xi_{B_j}(k))$ . Кроме того, элементы подсемейств  $\tilde{\Omega}_{B_j}^{(\ell)}(t)$ ,  $\tilde{\Omega}_{B_j}^{(d)}(t)$ , не используемые в (2.23), можно исключать как “отработавшие” к моменту времени  $t$ .

#### 4. Аналитические результаты

Опишем общий подход к аналитическому исследованию динамики популяции индивидуумов на больших графах и приведем результаты исследования для графа с двумя вершинами. Введем предположения модели, обобщающие (1.1)–(1.3).

Предположение  $H_1$  – структура графа. Граф включает некоторое количество вершин и соединяющих их односторонних ребер, по которым могут перемещаться индивидуумы. Переходя с вершин по исходящим из них ребрам на другие вершины, индивидуум может попасть за несколько шагов с любого элемента графа на любой другой.

Предположение  $H_2$  – источники индивидуумов. В каждую из вершин входит независимый от поведения процесса пуссоновский поток индивидуумов с произвольными фиксированными интенсивностями.

Предположение  $H_3$  — *эволюция индивидуумов*. Все индивидуумы имеют общий глобальный тип, но превращения индивидуумов зависят от их положения на графе. Если индивидуум попал в некоторую вершину графа, то время его пребывания в этой вершине является минимумом двух независимых случайных величин — допустимого времени пребывания в этой вершине и продолжительности жизни индивидуума, обусловленной его превращением в индивидуума  $D$  (гибель или превращение в индивидуума другой, не рассматриваемой в модели популяции). При наличии нескольких ребер, выходящих из вершины, переход индивидуума на эти ребра задается набором вероятностей. На каждом из ребер графа индивидуумы могут проводить фиксированное время, зависящее от ребра. Если продолжительность жизни индивидуума на ребре превосходит его время пребывания на ребре, то индивидуум переходит в соответствующую вершину, иначе индивидуум исключается из популяции. Характеристики эволюции отдельно взятого индивидуума определяются положением в конкретной вершине или на конкретном ребре графа. Все индивидуумы эволюционируют независимо от поведения других индивидуумов.

Пусть далее сокращение ППИ означает пуассоновский поток индивидуумов. Обозначим через  $g(t)$  — ППИ поток, интенсивность которого  $g(t) \geq 0$  может зависеть от времени  $t \geq 0$ . Положим, что выражение  $m(t)$  — Пуас означает случайный процесс с распределением Пуассона в любой момент времени  $t \geq 0$  со средним  $m(t) \geq 0$ , которое может зависеть от времени.

Представленную в рамках предположений  $H_1$ ,  $H_2$ ,  $H_3$  модель можно интерпретировать, как многотипный ветвящийся процесс [7]. Тип индивидуума определяется элементом графа, на который попал индивидуум (вершина или ребро), с иммиграционными ППИ в вершины графа. В данной модели индивидуумы либо гибнут (исключаются из популяции), либо порождают одного индивидуума другого типа. Это означает, что введенный ветвящийся процесс является докритическим с иммиграцией и, как следствие, обычно имеет стационарное распределение на бесконечности. Вычисление этого распределения на основе ветвящихся процессов стандартно, но довольно трудоемко. Ниже предложен упрощенный подход, основанный на специфике модели.

Изучаемый в модели процесс можно описать в терминах многокомпонентных систем массового обслуживания. Входящие в вершины ППИ постоянной интенсивности при любом распределении времени пребывания с конечным средним по приведенной ниже теореме 1 порождают неубывающие асимптотически такие же исходящие ППИ, которые делятся на две части: покидающие систему и переходящие на некоторое ребро. Они будут ППИ, и их интенсивности пропорциональны вероятностям гибели индивидуумов и перехода на другой элемент графа. Вероятности переходов на ребра определены заранее заданной стохастической матрицей  $Q = \{q_{ij}\}$ . На ребрах входящие асимптотически ППИ делятся снова на два ППИ (покидающих систему и переходящих на выбранную вершину) пропорционально соответствующим вероятностям. Индивидуумы могут неоднократно посещать элементы графа. В итоге все входящие потоки на элементы графа будут асимптотически постоянными ППИ. Их явные выражения описываются системой линейных уравнений, зависящей от вероятностей сохранения частиц в системе и стохастической матрицы вероятностей переходов на ребра. Система легко решается. При известных входящих ППИ численность индивидуумов на всех элементах графа будет иметь распределение Пуассона со средним, определенным в теореме 1.

Перейдем к детальному описанию свойств модели с двумя вершинами. Все процессы будем рассматривать на полуоси  $t \in [0, \infty)$ . Если аргумент некоторой функции, зависящей от  $t$ , отрицателен, то полагаем ее равной нулю. Запись  $f * W(t)$  для функции  $f(t)$  и распределения  $W(t)$  обозначает их свертку  $f * W(t) = \int_0^t f(t-u) dW(u)$ .

Обозначим через  $\mathcal{M}$  общую модель эволюции индивидуумов в вершине:

- а) в вершину входит  $\rho(t)$ —ППИ неубывающей интенсивности;
- б) времена пребывания индивидуумов в вершине независимы и одинаково распределены с абсолютно непрерывным распределением  $U_\zeta(t) = \mathbf{P}(\zeta < t)$  и конечным средним  $m_0 = \mathbf{E}\zeta$ ;
- в)  $Z(t)$  — численность индивидуумов в вершине в момент времени  $t$ , среднее этой численности —  $m(t) = \mathbf{E}Z(t)$ .

Приведем естественное обобщение теоремы Мирасола [16] для явного вида численности индивидуумов в произвольный момент времени в вершине с произвольным распределением длительности пребывания.

**Теорема 1.** В модели  $\mathcal{M}$  случайная величина  $Z(t)$  будет  $m(t)$ —Пуас, где

$$m(t) = \int_0^t \rho(t-u)(1-U_\zeta(u)) du.$$

Если  $\rho(t) \rightarrow \rho > 0$  при  $t \rightarrow \infty$ , то распределение  $Z(t)|_{t \rightarrow \infty}$  будет  $\rho m_0$ —Пуас, а исходящий поток — асимптотически  $\rho$ —ППИ.

Отметим, что в [16] описан случай  $\rho(t) \equiv \rho > 0$ . Приведем явные значения параметров входящих и выходящих потоков, условия их пуассоновости и распределения численности индивидуумов в любой момент времени в вершине графа в случае  $U_\zeta(t) = \exp(\nu)$ .

**Следствие.** Если в теореме 1  $U_\zeta(t) = W_\nu(t) = 1 - e^{-\nu t}$  и  $m(t) = \nu^{-1} \rho * W_\nu(t)$ , то распределение  $Z(t)$  будет  $m(t)$ —Пуас, а исходящий поток будет  $\rho * W_\nu(t)$ —ППИ.

Применим следствие 1 к модели, определенной (1.1)–(1.3). Пусть далее индексы  $i, j$ , связанные с вершинами и ребрами графа, принимают значения  $i, j = 1, 2$ , причем  $i \neq j$  при одновременном рассмотрении вершины  $V_i$  и ребра  $R_{ij}$ . Матрица  $Q = \{q_{ij}\}$  переходных вероятностей из вершин на ребра имеет вид:  $q_{11} = q_{22} = 0$ ,  $q_{12} = q_{21} = 1$ .

Если в вершину  $V_i$  входит  $\rho(t)$ —ППИ, то исходит  $\rho * W_{\gamma_i + \mu_i}(t)$ —ППИ, но определенное соотношением (1.2) прореживание процесса (превращение в индивидуума  $D$ ) переводит последний ППИ в  $\rho_1(t)$ —ППИ на входе в  $R_{ij}$ , где  $\rho_1(t) = \gamma_i(\gamma_i + \mu_i)^{-1} \rho * W_{\gamma_i + \mu_i}(t)$ . Далее этот ППИ с учетом соотношения (1.3) в момент времени  $t$  при выходе из  $R_{ij}$  и входе в вершину  $V_j$  превращается в  $\rho_1(t - \omega_i) e^{-\lambda_i \omega_i}$  — ППИ. В итоге входящий в вершину  $V_i$   $\rho(t)$ —ППИ после первого прохождения через ребро  $R_{ij}$  порождает входящий в вершину  $V_j$   $\rho_2$ —ППИ:

$$\rho_2 = K_i \rho * W_{\gamma_i + \mu_i}(t - \omega_i), \text{ где } K_i = \gamma_i(\gamma_i + \mu_i)^{-1} e^{-\lambda_i \omega_i}. \quad (4.1)$$

Внешний  $r_i$ —ППИ, входящий в вершину  $V_i$ , назовем потоком нулевого уровня и обозначим его интенсивность  $r_i^0(t) \equiv r_i$ . После прохождения им ребра  $R_{ij}$  на входе в  $V_j$  он превращается в  $r_i^1(t)$ —ППИ 1-го уровня. Далее, возвращаясь в вершину  $V_i$  после прохождения ребра  $R_{ji}$ , получаем  $r_i^2(t)$ —ППИ 2-го уровня и так далее. Явные значения  $r_i^k(t)$  интенсивностей ППИ  $k$ -го уровня определяются соотношениями (4.1) при подстановке  $\rho(t) = r_i^{k-1}(t)$  с поочередным использованием одношаговых переходов в вершины  $V_j$  и  $V_i$ .

По индукции при  $W_i^{*0}(t) = 1$  легко получить явные формулы для интенсивностей:

$$r_i^{2k}(t) = r_i K_i^k K_j^k W_{\gamma_i + \mu_i}^{*k} * W_{\gamma_j + \mu_j}^{*k}(t - k\omega_i - k\omega_j), \quad (4.2)$$

$$r_i^{2k+1}(t) = r_i K_i^{k+1} K_j^{k+1} W_{\gamma_i + \mu_i}^{*(k+1)} * W_{\gamma_j + \mu_j}^{*k}(t - (k+1)\omega_i - k\omega_j). \quad (4.3)$$

Остановимся на задаче вычисления сверток  $W_{a_1}^{*k_1} * W_{a_2}^{*k_2}(t)$ . В случае  $W_{a_i}^{*k_i}(t)$  мы имеем гамма-распределение с параметрами  $(k_i, a_i)$  и плотностью

$$f_{k_i, a_i}(x) = \frac{a_i^{k_i}}{(k_i - 1)!} x^{k_i - 1} e^{-a_i t} \text{ при } t > 0.$$

Если  $a_i \neq a_j$ , то свертка  $W_{a_i}(t)$  и  $W_{a_j}(t)$  является их линейной комбинацией:

$$W_{a_i} * W_{a_j}(t) = W_{a_j}(t) a_i (a_i - a_j)^{-1} - W_{a_i}(t) a_j (a_i - a_j)^{-1}.$$

Это позволяет выразить  $W_{a_1}^{*k_1} * W_{a_2}^{*k_2}(t)$  через линейную комбинацию гамма-распределений порядка, не старше  $k_1 + k_2$ .

Потоки  $k$ -го уровня  $r_i^k(t)$  при четных  $k$  повторно входят в  $V_i$ , а при нечетных  $k$  — в  $V_j$ . При слиянии ППИ их интенсивности складываются. Поэтому с учетом представлений (4.2) и (4.3) суммарная по всем источникам и уровням интенсивность на входе в  $V_i$  в момент времени  $t = r_{V_i}^{\text{in}}(t)$  будет равна

$$r_{V_i}^{\text{in}}(t) = r_i \sum_{k=0}^{\infty} r_i^{2k}(t) + r_j \sum_{k=0}^{\infty} r_j^{2k+1}(t). \quad (4.4)$$

Отметим, что  $r_i^{2k}(t)|_{t \rightarrow \infty} = r_i K_i^k K_j^k$ ,  $r_i^{2k+1}(t)|_{t \rightarrow \infty} = r_i K_i^{k+1} K_j^k$ . Поэтому слагаемые в (4.4) оцениваются сверху через убывающую геометрическую прогрессию. С другой стороны, функции, определенные в (4.2) и (4.3), при любом фиксированном  $t$  отличны от нуля только для конечного числа уровней. Суммируя геометрические прогрессии из (4.4) при  $t \rightarrow \infty$  и обозначая  $\Delta = (\mu_1 + \gamma_1)(\mu_2 + \gamma_2) - \gamma_1 \gamma_2 e^{-\lambda_1 \omega_1} e^{-\lambda_2 \omega_2} > 0$ , получаем представление

$$r_{V_i}^{\text{in}}(\infty) = r_{V_i}^{\text{in}}(t)|_{t \rightarrow \infty} = \frac{r_i(\mu_i + \gamma_i)(\mu_j + \gamma_j) + r_j \gamma_j e^{-\lambda_j \omega_j} (\mu_i + \gamma_i)}{\Delta}, \quad i \neq j. \quad (4.5)$$

Вернемся к обозначениям (2.2). Опираясь на следствие 1 и приведенные затем выкладки, устанавливаем, что  $X_{A_i}(t)$  будет  $(\mu_i + \gamma_i)^{-1} r_{V_i}^{\text{in}} * W_{\gamma_i + \mu_i}(t)$  — Пуас, а на ребро  $R_{ij}$  входит суммарный  $r_{R_{ij}}^{\text{in}}(t)$  — ППИ, где  $r_{R_{ij}}^{\text{in}}(t) = \gamma_i(\gamma_i + \mu_i)^{-1} r_{V_i}^{\text{in}}(t)$ . Последний поток можно разбить на две части: гибнущих на этом ребре  $(1 - e^{-\lambda_i \omega_i}) r_{R_{ij}}^{\text{in}}(t)$  — ППИ с функцией распределения продолжительности жизни  $U_{\zeta}(t) = (1 - e^{-\lambda_i t})(1 - e^{-\lambda_i \omega_i})^{-1}$ ,  $t \in [0, \omega_i]$ , и переходящих в вершину  $V_j$   $e^{-\lambda_i \omega_i} r_{R_{ij}}^{\text{in}}(t)$  — ППИ.

По теореме 1 численность индивидуумов на  $R_{ij}$ , порождаемых этими потоками, будет Пуассоновской, что сохранится для их суммы  $X_{B_i}(t)$ . Среднее для суммы совпадает с суммой средних, которая после приведения подобных равна

$$\mathbf{E} X_{B_i}(t) = \int_0^{\min\{t, \omega_i\}} r_{R_{ij}}^{\text{in}}(t-u) e^{-\lambda_i u} du.$$

**Теорема 2.** Для модели, определенной (1.1)–(1.3), при  $t \rightarrow \infty$  суммарные входящие в  $V_i$  ППИ имеют интенсивность (4.5), а входящие на  $R_{ij}$  — интенсивность

$$r_{R_{ij}}^{\text{in}}(\infty) = r_{R_{ij}}^{\text{in}}(t)|_{t \rightarrow \infty} = \gamma_i(\gamma_i + \mu_i)^{-1} r_{V_i}^{\text{in}}(\infty).$$

Численность индивидуумов на элементах графа имеет пуассоновское распределение со средними, сходящимися при  $t \rightarrow \infty$  к

$$\mathbf{E} X_{A_i}(\infty) = (\gamma_i + \mu_i)^{-1} r_{V_i}^{\text{in}}(\infty) = (r_i(\mu_j + \gamma_j) + r_j \gamma_j e^{-\lambda_j \omega_j}) \Delta^{-1}, \quad (4.6)$$

$$\mathbf{E} X_{B_i}(\infty) = \lambda_i^{-1} (1 - e^{-\lambda_i \omega_i}) \gamma_i(\gamma_i + \mu_i)^{-1} r_{V_i}^{\text{in}}(\infty) = \lambda_i^{-1} (1 - e^{-\lambda_i \omega_i}) \gamma_i \mathbf{E} X_{A_i}(\infty). \quad (4.7)$$

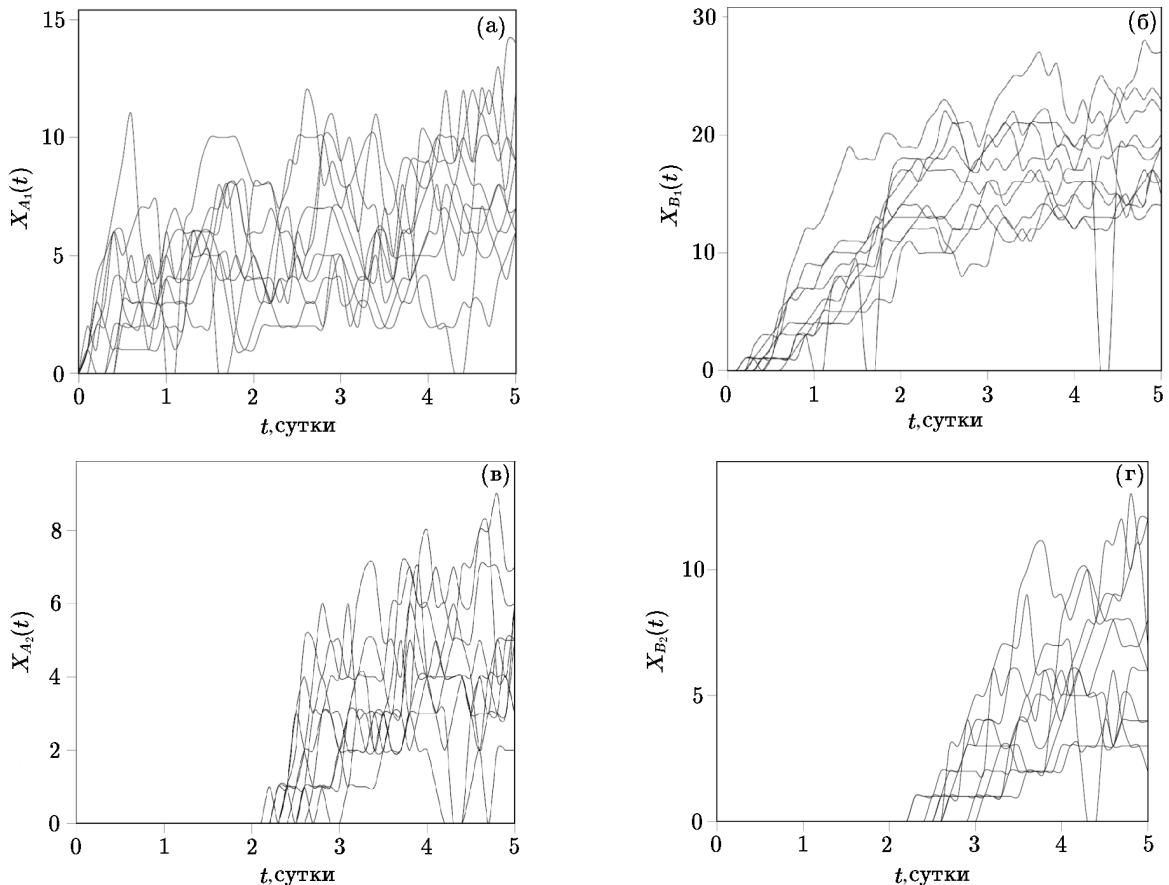
## 5. Результаты вычислительных экспериментов

Целью вычислительных экспериментов является изучение динамики типичных реализаций и математических ожиданий переменных  $X_{A_1}(t)$ ,  $X_{B_1}(t)$ ,  $X_{A_2}(t)$ ,  $X_{B_2}(t)$ .

**Эксперимент 1.** В первом эксперименте индивидуумы поступают из  $G$  только в вершину  $V_1$ , приток индивидуумов в вершину  $V_2$  из  $G$  отсутствует. Параметры таковы (в скобках указана размерность каждого из параметров в соответствующей строке):

$$\begin{aligned} r_1 &= 9.5, \quad r_2 = 0, \quad \mu_1 = 0.1, \quad \mu_2 = 0.05 \quad (\text{сутки}^{-1}), \\ \lambda_1 = \lambda_2 &= 0.1, \quad \gamma_1 = 1.8, \quad \gamma_2 = 1.5 \quad (\text{сутки}^{-1}), \\ \omega_1 &= 2, \quad \omega_2 = 1 \quad (\text{сутки}). \end{aligned}$$

На рисунке 1 приведены десять типичных реализаций переменных  $X_{A_1}(t)$ ,  $X_{B_1}(t)$ ,  $X_{A_2}(t)$ ,  $X_{B_2}(t)$  для эксперимента 1.



**Рис. 1.** Типичные реализации в эксперименте 1: (а)  $X_{A_1}(t)$ ; (б)  $X_{B_1}(t)$ ; (в)  $X_{A_2}(t)$ ; (г)  $X_{B_2}(t)$

Из рис. 1 наглядно видно, как изменяется численность популяции в вершине  $V_2$  (переменная  $X_{A_2}(t)$ ) и на ребре  $R_{21}$  (переменная  $X_{B_2}(t)$ ) в условиях отсутствия поступления индивидуумов в вершину  $V_2$  из внешнего источника. В течение промежутка времени  $t \in [0, 2]$  суток в вершине  $V_2$  и на ребре  $R_{21}$  индивидуумы отсутствуют, а потом начинают появляться за счет индивидуумов вершины  $V_1$ , перемещающихся по ребру  $R_{12}$  и поступающих в вершину  $V_2$ .

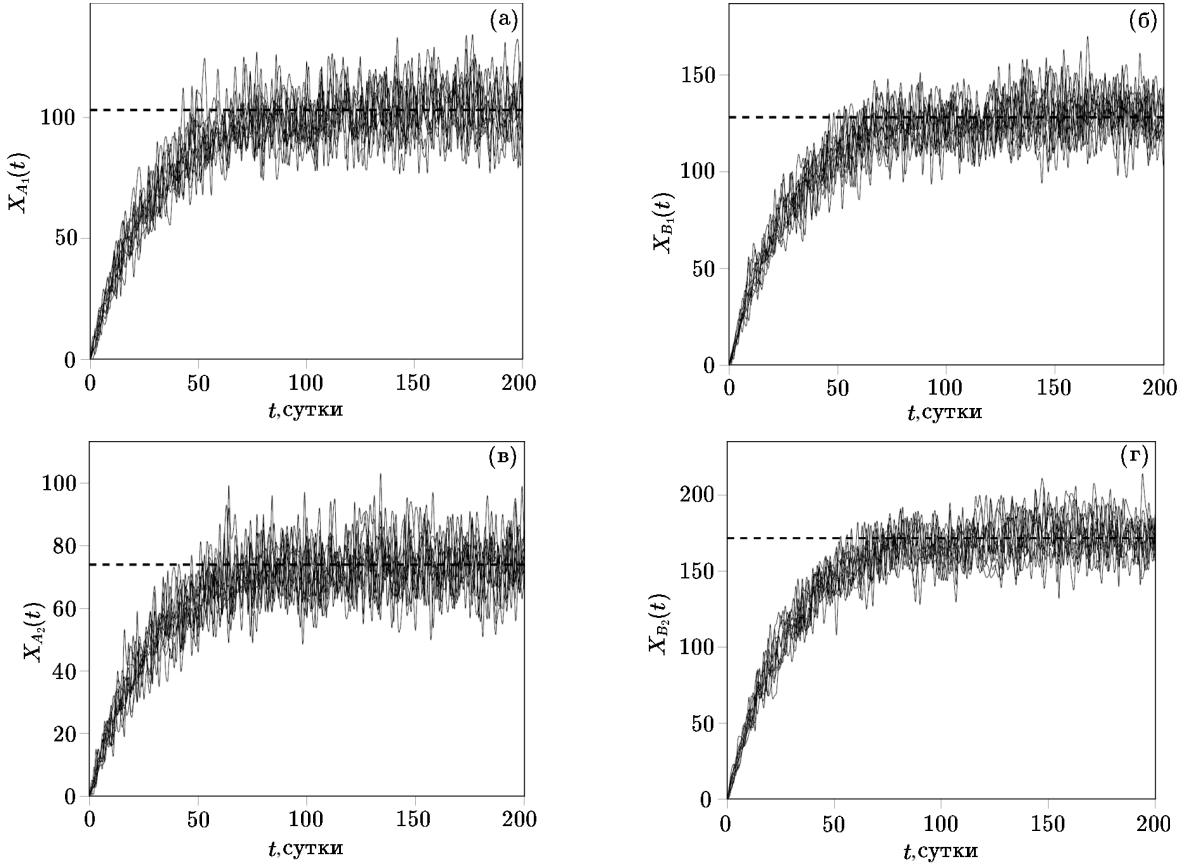
**Эксперимент 2.** Во втором эксперименте приток индивидуумов осуществляется в обе вершины  $V_1, V_2$ ; по сравнению с экспериментом 1 значительно увеличены интенсивности  $\gamma_1, \gamma_2$  перехода индивидуумов из вершин на ребра, а также значительно уменьшены параметры  $\lambda_1, \lambda_2$  и  $\omega_1, \omega_2$  (в скобках указана размерность каждого из параметров в соответствующей строке):

$$r_1 = 9, \quad r_2 = 8, \quad \mu_1 = 0.1, \quad \mu_2 = 0.05 \quad (\text{сутки}^{-1}),$$

$$\lambda_1 = \lambda_2 = 0.01, \quad \gamma_1 = 5, \quad \gamma_2 = 7 \quad (\text{сутки}^{-1}),$$

$$\omega_1 = 0.249, \quad \omega_2 = 0.332 \quad (\text{сутки}).$$

На рис. 2 представлено по десять типичных реализаций переменных  $X_{A_1}(t), X_{B_1}(t), X_{A_2}(t), X_{B_2}(t)$  для эксперимента 2 (пунктирные линии — значения  $\mathbf{E}X_{A_1}(\infty) = 103.01$ ,  $\mathbf{E}X_{B_1}(\infty) = 128.09$ ,  $\mathbf{E}X_{A_2}(\infty) = 74.01$ ,  $\mathbf{E}X_{B_2}(\infty) = 171.72$ , см. (4.6), (4.7)).



**Рис. 2.** Типичные реализации в эксперименте 2: (а)  $X_{A_1}(t)$ ; (б)  $X_{B_1}(t)$ ; (в)  $X_{A_2}(t)$ ; (г)  $X_{B_2}(t)$

В таблице представлены интервальные оценки математических ожиданий  $\mathbf{E}X_{A_1}(t), \mathbf{E}X_{B_1}(t), \mathbf{E}X_{A_2}(t), \mathbf{E}X_{B_2}(t)$  для эксперимента 2 при различных  $t$ , полученные по выборке из 1000 реализаций случайного процесса  $H(t)$  на уровне доверия  $P = 0.99$  [17].

Рис. 2 и таблица показывают рост численности популяции в вершинах и на ребрах графа в течение переходного периода  $t \in [0, 150]$  суток. При  $t \in [150, 200]$  суток динамика численности популяции носит колебательный характер относительно стационарных уровней  $\mathbf{E}X_{A_1}(\infty), \mathbf{E}X_{B_1}(\infty), \mathbf{E}X_{A_2}(\infty), \mathbf{E}X_{B_2}(\infty)$ , заданных выражениями (4.6), (4.7).

**Таблица.** Интервальные оценки математических ожиданий  $EX_{A_1}(t)$ ,  $EX_{B_1}(t)$ ,  $EX_{A_2}(t)$ ,  $EX_{B_2}(t)$  на уровне доверия  $P = 0.99$  для эксперимента 2

$t$ , сутки	$EX_{A_1}(t)$	$EX_{B_1}(t)$	$EX_{A_2}(t)$	$EX_{B_2}(t)$
0	0	0	0	0
10	$31.116 \pm 0.442$	$38.105 \pm 0.500$	$22.358 \pm 0.369$	$50.885 \pm 0.595$
50	$85.965 \pm 0.771$	$106.286 \pm 0.840$	$61.506 \pm 0.646$	$142.765 \pm 0.944$
100	$99.493 \pm 0.818$	$124.807 \pm 0.904$	$71.971 \pm 0.662$	$167.008 \pm 1.058$
150	$102.771 \pm 0.821$	$127.480 \pm 0.924$	$73.746 \pm 0.692$	$170.926 \pm 1.064$
200	$102.326 \pm 0.836$	$127.861 \pm 0.920$	$73.538 \pm 0.690$	$171.845 \pm 1.056$

## 6. Заключение

В работе представлена стохастическая модель эволюции пространственно неоднородной популяции, структура которой задается в терминах графа с двумя вершинами и двумя односторонними ребрами. Модель и ее более общий вариант допускают детальное аналитическое исследование. Установлен пуассоновский закон распределения численности популяции и дано явное выражение параметров распределения при  $t \rightarrow \infty$  для численности индивидуумов в вершинах и на ребрах графа. Разработаны рекуррентные соотношения для переменных модели, включающих не только численность индивидуумов в вершинах и на ребрах графа, но и семейства уникальных типов индивидуумов, обеспечивающих учет предыстории развития популяции. Построен алгоритм численного моделирования, предусматривающий два варианта описания семейств уникальных типов индивидуумов. Результаты вычислительного эксперимента показывают характерную динамику популяции в течение переходного периода, начиная с нулевой численности, и последующую динамику после выхода на стационарный уровень, который соответствует аналитическим результатам.

Представленная в работе стохастическая модель является естественным развитием компартментных моделей динамики популяций, задаваемых системами дифференциальных уравнений с запаздыванием [1, 5]. Применение построенной стохастической модели целесообразно для описания динамики малочисленных популяций, индивидуумы которых обладают некоторыми специфическими признаками и образуются с относительно малой интенсивностью на конкретном промежутке времени. Так, например, если в организме человека проникает небольшое число вирусных частиц ВИЧ-1, то они могут попасть в некоторый лимфатический узел, где способны заразить клетки-мишени (макрофаги, дендритные клетки, CD4+T-лимфоциты). Зараженные клетки-мишени проходят несколько стадий или этапов своего развития, по завершению которых начинают производить новые вирусные частицы. Простейший вариант непрерывно-дискретной стохастической модели динамики инфекции ВИЧ-1 в лимфатическом узле приведен в [18]. Некоторые зараженные клетки и вирусные частицы могут покидать лимфатический узел и перемещаться в другие лимфатические узлы, способствуя распространению инфекции ВИЧ-1 по организму зараженного человека. Для детального описания процесса распространения инфекции ВИЧ-1 по организму зараженного человека можно использовать предложенную в настоящей работе модель.

## Литература

1. Gyori I., Eller J. Compartmental systems with pipes // Math. Bios. — 1981. — Vol. 53. — P. 223–247.
2. Nakaoka S., Shingo I., Sato K. Dynamics of HIV infection in lymphoid tissue network // J. Math. Biol. — 2016. — Vol. 72. — P. 909–938.

3. Mozokhina A.S., Mukhin S.I., Lobov G.I. Pump efficiency of lymphatic vessels: numeric estimation // Russ. J. Numer. Anal. Math. Modelling. — 2019. — Vol. 5, № 34. — P. 261–268.
4. Savinkov R., Grebennikov D., Puchkova D., Chereshnev V., Sazonov I., Bocharov G. Graph theory for modeling and analysis of the human lymphatic system // Mathematics. — 2020. — Vol. 8, № 12. — Article № 2236. — DOI: 10.3390/math8122236.
5. Перцев Н.В. Применение дифференциальных уравнений с переменным запаздыванием в компартментных моделях живых систем // Сиб. журн. индустр. математики. — 2021. — Т. 24, № 3. — С. 55–73. Перевод: Pertsev N.V. Application of differential equations with variable delay in the compartmental models of living systems // J. Applied and Industrial Mathematics. — 2021. — Vol. 154, № 3. — P. 466–482. — DOI: 10.1134/S1990478921030091.
6. Клейнрок Л. Теория массового обслуживания. — М.: Машиностроение, 1979.
7. Севастьянов Б.А. Ветвящиеся процессы. — М.: Наука, 1971.
8. Jagers P. Branching Processes with Biological Applications. — London: Wiley & Sons, 1975.
9. Логинов К.К., Перцев Н.В., Топчий В.А. Стохастическое моделирование компартментных систем с трубками // Матем. биол. и биоинф. — 2019. — Т. 14, № 1. — С. 188–203.
10. Бочаров Г.А., Логинов К.К., Перцев Н.В., Топчий В.А. Прямое статистическое моделирование динамики ВИЧ-1 инфекции на основе немарковской стохастической модели // Журн. вычисл. матем. и мат. физики. — 2021. — Т. 61, № 8. — С. 1245–1268. Перевод: Bocharov G.A., Loginov K.K., Pertsev N.V., Topchii V.A. Direct statistical modeling of HIV-1 infection based on a non-Markovian stochastic model // Comp. Mathem. and Math. Physics. — 2021. — Vol. 61, № 8. — P. 1229–1251. — DOI: 10.1134/S0965542521060026.
11. Topchii V.A., Pertsev N.V. Critical multitype branching processes on a graph and the model of the HIV infection development // Сиб. электр. матем. изв. — 2023. — Т. 20, № 1. — С. 465–476.
12. Marchenko M.A., Mikhailov G.A. Parallel realization of statistical simulation and random number generators // Russ. J. Numer. Anal. Math. Modelling. — 2002. — Vol. 17, № 1. — P. 113–124.
13. Marchenko M. PARMONC — a Software Library for Massively Parallel Stochastic Simulation. Parallel Computing Technologies. — Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. — (Lec. Notes in Comp. Sci.; 6873).
14. Михайлов Г.А., Войтишек А.В. Численное статистическое моделирование. Методы Монте-Карло. — М.: Изд. центр “Академия”, 2006.
15. Михайлов Г.А. Замечания о практически эффективных алгоритмах численного статистического моделирования // Сиб. журн. вычисл. математики / РАН. Сиб. отд-ние. — Новосибирск, 2014. — Т. 17, № 2. — С. 177–190. Перевод: Mikhailov G.A. Some remarks on the efficient algorithms of numerical statistical simulation // Numerical Analysis and Applications. — 2014. — Vol. 7, № 2. — P. 147–158. — DOI: 10.1134/S1995423914020086.
16. Mirasol Noel M. Letter to the editor—the output of an  $M/G/\infty$  queuing system is Poisson // Operations Research. — 1963. — Vol. 11, iss. 2. — P. 282–284. — DOI: 10.1287/opre.11.2.282.
17. Крамер Г. Математические методы статистики. — М.: Мир, 1975.
18. Pertsev N.V., Loginov K.K. Stochastic modeling in immunology based on a stage-dependent framework with non-Markov constraints for individual cell and pathogen dynamics // Math. Biol. Bioinf. — 2023. — Vol. 18, № 2. — P. 543–567. — DOI: 10.17537/2023.18.543.

Поступила в редакцию 20 декабря 2023 г.  
После исправления 9 февраля 2024 г.  
Принята к печати 4 марта 2024 г.

## Литература в транслитерации

1. Gyori I., Eller J. Compartmental systems with pipes // Math. Bios. — 1981. — Vol. 53. — P. 223–247.
2. Nakaoka S., Shingo I., Sato K. Dynamics of HIV infection in lymphoid tissue network // J. Math. Biol. — 2016. — Vol. 72. — P. 909–938.
3. Mozokhina A.S., Mukhin S.I., Lobov G.I. Pump efficiency of lymphatic vessels: numeric estimation // Russ. J. Numer. Anal. Math. Modelling. — 2019. — Vol. 5, № 34. — P. 261–268.
4. Savinkov R., Grebennikov D., Puchkova D., Chereshnev V., Sazonov I., Bocharov G. Graph theory for modeling and analysis of the human lymphatic system // Mathematics. — 2020. — Vol. 8, № 12. — Article № 2236. — DOI: 10.3390/math8122236.
5. Percev N.V. Primenenie differencial'nykh uravnenii s peremennym zapazdyvaniem v kompartmentnykh modelyakh zhivykh sistem // Sib. zhurn. industr. matematiki. — 2021. — T. 24, № 3. — S. 55–73. Perevod: Pertsev N.V. Application of differential equations with variable delay in the compartmental models of living systems // J. Applied and Industrial Mathematics. — 2021. — Vol. 154, № 3. — P. 466–482. — DOI: 10.1134/S1990478921030091.
6. Kleinrok L. Teoriya massovogo obsluzhivaniya. — M.: Mashinostroenie, 1979.
7. Sevast'yanov B.A. Vetyvashchesya processy. — M.: Nauka, 1971.
8. Jagers P. Branching Processes with Biological Applications. — London: Wiley & Sons, 1975.
9. Loginov K.K., Percev N.V., Topchii V.A. Stokhasticheskoe modelirovanie kompartmentnykh sistem s trubkami // Matem. biol. i bioinf. — 2019. — T. 14, № 1. — S. 188–203.
10. Bocharov G.A., Loginov K.K., Percev N.V., Topchii V.A. Pryamoe statisticheskoe modelirovanie dinamiki VICH-1 infekcii na osnove nemarkovskoi stokhasticheskoi modeli // Zhurn. vychisl. matem. i mat. fiziki. — 2021. — T. 61, № 8. — S. 1245–1268. Perevod: Bocharov G.A., Loginov K.K., Pertsev N.V., Topchii V.A. Direct statistical modeling of HIV-1 infection based on a non-Markovian stochastic model // Comp. Mathem. and Math. Physics. — 2021. — Vol. 61, № 8. — P. 1229–1251. — DOI: 10.1134/S0965542521060026.
11. Topchii V.A., Pertsev N.V. Critical multitype branching processes on a graph and the model of the HIV infection development // Sib. elektr. matem. izv. — 2023. — T. 20, № 1. — S. 465–476.
12. Marchenko M.A., Mikhailov G.A. Parallel realization of statistical simulation and random number generators // Russ. J. Numer. Anal. Math. Modelling. — 2002. — Vol. 17, № 1. — P. 113–124.
13. Marchenko M. PARMONC — a Software Library for Massively Parallel Stochastic Simulation. Parallel Computing Technologies. — Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2011. — (Lec. Notes in Comp. Sci.; 6873).
14. Mikhailov G.A., Voitishek A.V. Chislennoe statisticheskoe modelirovanie. Metody Monte-Karlo. — M.: Izd. centr “Akademiya”, 2006.
15. Mikhailov G.A. Zamechaniya o prakticheski effektivnykh algoritmakh chislennogo statisticheskogo modelirovaniya // Sib. zhurn. vychisl. matematiki / RAN. Sib. otd-nie. — Novosibirsk, 2014. — T. 17, № 2. — S. 177–190. Perevod: Mikhailov G.A. Some remarks on the efficient algorithms of numerical statistical simulation // Numerical Analysis and Applications. — 2014. — Vol. 7, № 2. — P. 147–158. — DOI: 10.1134/S1995423914020086.
16. Mirasol Noel M. Letter to the editor—the output of an  $M/G/\infty$  queuing system is Poisson // Operations Research. — 1963. — Vol. 11, iss. 2. — P. 282–284. — DOI: 10.1287/opre.11.2.282.
17. Kramer G. Matematicheskie metody statistiki. — M.: Mir, 1975.
18. Pertsev N.V., Loginov K.K. Stochastic modeling in immunology based on a stage-dependent framework with non-Markov constraints for individual cell and pathogen dynamics // Math. Biol. Bioinf. — 2023. — Vol. 18, № 2. — P. 543–567. — DOI: 10.17537/2023.18.543.