УДК 519.642.4

Е. Г. Галкин[1] **, А. А. Никитин**[2]

СТОХАСТИЧЕСКАЯ ГЕОМЕТРИЯ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКИ: МОДЕЛЬ ДИКМАНА С НЕПОДВИЖНЫМИ ОСОБЯМИ*

В статье собраны основные подходы к исследованию стохастического процесса популяционной динамики с непрерывным временем и пространством и с неподвижными особями, выведена счетная система интегро-дифференциальных уравнений, соответствующих динамике пространственных моментов этого процесса, и описан способ нахождения приближенного решения при помощи метода моментов.

Ключевые слова: фматематическое моделирование, интегро-дифференциальные уравнения, математическая биология.

1. Введение. На протяжении последних лет компьютерное моделирование занимает все более важное место в различных областях научного знания. Современные информационные технологии позволяют увидеть, как те или иные естественно-научные факторы влияют на итоговое поведение рассматриваемой системы. Это позволяет глубже понять зависимости между входящими в систему объектами и согласовать модель с реальными наблюдениями. В настоящей статье будет рассмотрена модель стационарного биологического сообщества. Эта модель была предложена в работах У. Дикмана и Р. Лоу [1, 2], и изучалась нами ранее в цикле статей (см., например, [3–6]). Главная цель нынешней работы — построение математической интерпретации и формализации указанной биологической модели, вывод основных уравнений динамики пространственных моментов.

Для понимания причин возникновения этой модели имеет смысл сравнить имеющиеся на тот момент варианты описания популяционной динамики. Наиболее простыми и хорошо изученными моделями являются уравнения Ферхюльста и Лоттки–Вольтерры для динамики одного или нескольких видов с непрерывной численностью. Для них существуют аналитические решения и численные методы, позволяющие находить решения для нескольких видов. Эти модели легко расширяются добавлением сезонности [7], задержек, влияющих на численность [8] и моделированием шума при помощи случайных возмущений и стохастического интегрирования [8]. Но при этом они не способны описать пространственную структуру популяции, которая может значительно влиять на численность и условия сосуществования видов. Для моделирования пространственной динамики используются клеточные автоматы с детерминированными и стохастическими правилами [9], но сложность выведения зависимости поведения автомата в зависимости от изменений параметров, а также необходимость проведения большого числа симуляций для исследования пространства параметров и начальных условий препятствуют исследованию подобных моделей. Уравнения диффузии-реакции позволяют описать пространственную структуру популяции со слабым перемешиванием от передвижения [10], но не подходят для описания неподвижных популяций. Модель, предложенная У. Дикманом и Р. Лоу решает задачу моделирования популяционной динамики растительных сообществ со сложной пространственной структурой.

Пространственная модель популяционной динамики, предложенная У. Дикманом и Р. Лоу, требует мультидисциплинарного подхода. Среди многих задач, возникших в ходе работы над

[1] НИУ ВШЭ, студ., e-mail: radiation7@mail.ru

[2] Факультет ВМК МГУ, доц., к.ф.-м.н., НИУ ВШЭ, доц., e-mail: nikitin@cs.msu.ru

* Публикация подготовлена в результате проведения исследования (№ проекта 18–05–0011) в рамках Программы «Научный фонд НИУ ВШЭ» в 2018–2019 гг. и в рамках государственной поддержки ведущих университетов Российской Федерации «5–100».

этой моделью, можно выделить следующие: постановка задачи и выбор ключевых биологических характеристик моделируемого процесса, программная реализация случайного процесса в ограниченной области, связь между процессом пространственной динамики в ограниченной и бесконечной областях, статистическая проверка гипотез для процесса в ограниченной области, нахождение решений для динамики процесса, замыкание уравнений моментов случайного точечного процесса, позволяющее найти приближенное решение для первого и второго момента; условия существования решения и методы поиска решений для замкнутых уравнений моментов.

В этой статье собраны все имеющиеся результаты, имеющие отношения к математической формализации этой модели.

2. Стохастическая пространственная модель популяционной динамики с дискретной популяцией. Модель У. Дикмана и Р. Лоу. Эта модель, впервые представленная в работах У. Дикмана и Р. Лоу [1, 2] позволяет описывать популяционную динамику не перемещающихся на протяжении жизни особей, таких как растения. Основы этой модели описываются локально, все возможные события можно рассмотреть на примере взаимодействия двух особей. Для одной особи в точке x_0 мы задаем следующие случайные величины: d — смертность (не зависит от времени и других особей); $t_d \sim \mathrm{Exp}(\lambda = d)$ — случайная величина, распределенная экспоненциально — время жизни одной изолированной особи; $t_b \sim \mathrm{Exp}(\lambda = b)$ — случайная величина с экспоненциальным распределением и параметром b — время до рождения новой особи. При рождении новой особи она может появиться недалеко от первой с расстоянием, которое задается случайной величиной с заданным распределением $m(x)$, $x_b \sim m(x-x_0)$. Конкурентная смертность задается функцией $W(\xi)$, которая для удобства разделяется на параметр d' и нормированную на 1 функцию $w(\xi)$ (т.е. нормированную так, чтобы интеграл по всей области от данной функции стал равен 1). Для двух особей конкурентная смертность одной из них — случайная величина, имеющая экспоненциальное распределение с параметром $d'w(x_0-x_1)$, $t_{d'} \sim \mathrm{Exp}(\lambda = d'w(x_0-x_1))$. В дальнейшем распределение рождаемости и функция смертности считаются радиально симметричными, а сам процесс рассматривается в k измерениях, $k = 1, 2, 3$. Для изучения глобальных свойств полученных моделей мы должны постулировать следующее: распределение особей не зависит от координат, не меняется при параллельном переносе и повороте (стационарность). Никакие две особи не находятся в одной точке и никакие два события не происходят в один момент времени с ненулевой вероятностью (поле Маркова для k пространственных измерений и одного временного). Мы можем изучать поведение этого процесса на множестве $\mathbb{R}^k \oplus \mathbb{R}_+$ при помощи теории случайных точечных процессов [11].

3. Вывод уравнений динамики. Рассмотрим возможные события в замкнутом ограниченном множестве D с малым диаметром, которые могут произойти за малый промежуток времени δt. Приведем здесь вероятности рождения и смерти в этом множестве за данный промежуток времени при начальном условии случайного точечного процесса Φ_t:

$$f^+(x^+|\Phi_t) = \mathbb{P}(x^+ \in \Phi_{t+\delta t}/\Phi_t \cap D) = \left[b \sum_{x_0 \in \Phi_t} m(x_0 - x^+)|D| \right] \delta t + \overline{o}(\delta t),$$

$$f^-(x^-|\Phi_t) = \mathbb{P}(x^- \in \Phi_t/\Phi_{t+\delta t} \cap D) = N_t(D) \left[d + d' \sum_{\substack{x_0 \in \Phi_t \\ x_0 \neq x^-}} w(x_0 - x^-) \right] \delta t + \overline{o}(\delta t).$$

Случайная величина $\Delta N_{\delta t}(D)$, равная изменению численности в области D за промежуток времени δt, есть разность f^+ и f^-:

$$\Delta N_{\delta t}(D) = \left[b \sum_{x_0 \in \Phi_t} m(x_0 - x^+)|D| - N_t(D) \left[d + d' \sum_{\substack{x_0 \in \Phi_t \\ x_0 \neq x^-}} w(x_0 - x^-) \right] \right] \delta t + \overline{o}(\delta t).$$

Возьмем математическое ожидание обеих частей, поделим на δt и $|D|$:

$$\frac{\mathbb{E}\Delta N_{\delta t}(D)}{\delta t|D|} = b\mathbb{E}\sum_{x_0\in\Phi_t} m(x_0-x^+) - \frac{d}{|D|}\mathbb{E}\sum_{x_0\in\Phi_t} \mathbb{1}_D(x_0) - \frac{d'}{|D|}\mathbb{E}\sum_{\substack{x_0,x^-\in\Phi_t\\ x_0\neq x^-\\ x^-\in D}} w(x_0-x^-) + \overline{o}_t(1).$$

При стремлении диаметра области D к нулю ($\mathrm{diam(D)} \to 0$) и с учетом определения первого и второго факториального моментов, получим

$$\frac{\Delta g_1(x_1,t)}{\delta t} = b\int m(x_0-x_1)g_1(x_0,t)dx_0 - dg_1(x_1,t_1) - d'\int w(x_0-x_1)g_2(x_1,x_2,t)dx_0 + \overline{o}_t(1).$$

Процесс стационарен, и можно рассматривать второй момент как зависящий только от относительного расстояния, а первый момент имеет постоянную величину в пространственных координатах. При предельном переходе $\delta t \to 0$ получим уравнение динамики первого момента

$$\frac{\partial g_1(t)}{\partial t} = (b-d)g_1(t) - d'\int w(\xi)g_2(\xi,t)d\xi.$$

Аналогичную процедуру можно повторить для установления уравнения динамики произвольного момента. Возьмем n замкнутых ограниченных непересекающихся областей $D_1,\dots,D_n$ с малым диаметром, одинаковой формой и размером, и рассмотрим вероятности изменения численности в этих областях. Нас интересует случайная величина $\Delta[N_{\delta t}(D_1)\dots N_{\delta t}(D_n)]$, равная изменению численности в областях $D_1,\dots,D_n$ за промежуток времени δt. Из стационарности процесса следует, что

$$\Delta N_{\delta t}(D_1) = \Delta N_{\delta t}(D_k) \quad \forall k = 2,\dots,n.$$

С учетом этого и свойства Маркова получим

$$\Delta[N_{\delta t}(D_1)\dots N_{\delta t}(D_n)] = n\Delta N_{\delta t}(D_1)N_{\delta t}(D_2)\dots N_{\delta t}(D_n) + \overline{o}(\delta t).$$

Используя формулу для $\Delta N_{\delta t}(D)$ получим следующее уравнение для динамики изменения:

$$\begin{aligned}\Delta[N_{\delta t}(D_1)\dots N_{\delta t}(D_n)] = nN_{\delta t}(D_2)\dots N_{\delta t}(D_n)\Bigg[b\sum_{\substack{x_0\in\Phi_t\\ x^+\in D_1}} m(x_0-x^+)|D_1| -\\ - N_{\delta t}(D_1)\Big(d + d'\sum_{\substack{x_0\in\Phi_t\\ x_0\neq x^-\\ x^-\in D_1}} w(x_0-x^-)\Big)\Bigg]\delta t + \overline{o}(\delta t)\end{aligned}.$$

Поделим обе части на $n|D_1|\dots|D_n|\delta t$, возьмем математические ожидание обеих частей и получим

$$\begin{aligned}\frac{\mathbb{E}\Delta[N_{\delta t}(D_1)\dots N_{\delta t}(D_n)]}{n|D_1|\dots|D_n|\delta t} = \mathbb{E}\left[\frac{N_{\delta t}(D_2)\dots N_{\delta t}(D_n)}{|D_2|\dots|D_n|}\Big(b\sum_{\substack{x_0\in\Phi_t\\ x^+\in D_1}} m(x_0-x^+)\Big)\right] -\\ - \mathbb{E}\left[\frac{N_{\delta t}(D_1)\dots N_{\delta t}(D_n)}{|D_1|\dots|D_n|}\Big(d + d'\sum_{\substack{x_0\in\Phi_t\\ x_0\neq x^-\\ x^-\in D_1}} w(x_0-x^-)\Big)\right] + \overline{o}_t(1).\end{aligned}$$

Разделим правую часть равенства на три части и воспользуемся определением индикатора. Наша цель — получить суммы по гарантированно разным точкам для дальнейшего перехода к факториальным моментам. Получим для правой части:

$$
\begin{aligned}
&\mathbb{E}\left[\frac{b}{|D_2|\dots|D_n|}\sum_{\substack{x_0\in\Phi_t\\x^+\in D_1\\x_2\in D_2,\dots,x_n\in D_n\\x_0\neq x_k\ \forall k=2,\dots,n}} m(x_0-x^+)\right]+\\
+&\mathbb{E}\left[\frac{b}{|D_2|\dots|D_n|}\sum_{\substack{k=2,\dots,n\\x^+\in D_1\\x_2\in D_2,\dots,x_n\in D_n}} m(x_k-x^+)\right]-\\
-&\mathbb{E}\left[\frac{d}{|D_1|\dots|D_n|}\sum_{\substack{x_0\in D_1\\x_2\in D_2,\dots,x_n\in D_n}} w(x_0-x^-)\right]-\\
-&\mathbb{E}\left[\frac{d'}{|D_1|\dots|D_n|}\sum_{\substack{x_0\in\Phi_t\\x^-\in D_1\\x_2\in D_2,\dots,x_n\in D_n\\x_0\neq x_k\ \forall k=2,\dots,n}} w(x_0-x^-)\right]-\\
-&\mathbb{E}\left[\frac{d'}{|D_1|\dots|D_n|}\sum_{\substack{k=2,\dots,n\\x^-\in D_1\\x_2\in D_2,\dots,x_n\in D_n}} w(x_k-x^-)\right]
\end{aligned}
\tag{1}
$$

Первые два слагаемых уравнения (1) соответствуют рождаемости, третье — безусловной смертности, а последние два — конкурентной смертности. При стремлении размера областей к нулю получим

$$
\begin{aligned}
\frac{1}{n}\frac{\Delta g_n(x_1,\dots,x_n,t)}{\delta t} &= b\int m(x_0-x_1)g_n(x_0,x_2,\dots,x_n,t)dx_0+\\
&+b\sum_{k=2\dots n} m(x_k-x_1)g_{n-1}(x_2,\dots,x_n,t)-\\
&-dg_n(x_1,\dots,x_n,t)-d'\int w(x_{n+1}-x_1)g_{n+1}(x_1,\dots,x_{n+1},t)dx_{n+1}-\\
&-d'\sum_{k=2,\dots,n} w(x_k-x_1)g_n(x_1,\dots,x_n,t)+\overline{o}_t(1).
\end{aligned}
$$

При стремлении $\delta t\to 0$ и заменах $\xi_1=x_2-x_1,\dots,\xi_{n-1}=x_n-x_1$ получим уравнения динамики:

$$
\begin{aligned}
\frac{1}{n}\frac{\partial g_n(\xi_1,\dots,\xi_{n-1},t)}{\partial t} &= b\int m(\xi_0)g_n(\xi_1-\xi_0,\dots,\xi_{n-1}-\xi_0,t)d\xi_0+\\
&+b\sum_{k=1,\dots,n-1} m(\xi_k)g_{n-1}(\xi_2-\xi_1,\dots,\xi_{n-1}-\xi_1,t)-\\
&-dg_n(\xi_1,\dots,\xi_{n-1},t)-d'\int w(\xi_0)g_{n+1}(\xi_1,\dots,\xi_n,t)d\xi_n-\\
&-d'\sum_{k=2,\dots,n} w(\xi_k)g_n(\xi_1,\dots,\xi_{n-1},t).
\end{aligned}
$$

В частности, для второго момента:

$$\frac{1}{2}\frac{\partial g_2(\xi_1,t)}{\partial t} = b\int m(\xi_0)g_2(\xi_1-\xi_0,t)d\xi_0 + bm(\xi_1)g_1(t) - dg_2(\xi_1,t) -$$
$$- d'w(\xi_1)g_2(\xi_1,t) - d'\int w(\xi_2)g_3(\xi_1,\xi_2,t)d\xi_2.$$

Для третьего момента:

$$\frac{1}{3}\frac{\partial g_3(\xi_1,\xi_2,t)}{\partial t} = b\int m(\xi_0)g_2(\xi_1-\xi_0,\xi_2-\xi_0,t)d\xi_0 + b\Big(m(\xi_1)+m(\xi_2)\Big)g_2(\xi_2-\xi_1,t) -$$
$$- dg_3(\xi_1,\xi_2,t) - d'\Big(w(\xi_1)+w(\xi_2)\Big)g_3(\xi_1,\xi_2,t) - d'\int w(\xi_3)g_4(\xi_1,\xi_2,\xi_3,t)d\xi_3.$$

Заметим, что в случае $m(x) = w(x)$ и при $d = 0$ можно получить аналитическое решение вида $g_n(x_1,\ldots,x_n,t) = \left(\frac{b}{d'}\right)^n$, что соответствует простому пуассоновскому точечному процессу с интенсивностью $\frac{b}{d'}$, и дает нетривиальное состояние равновесия для процесса пространственной популяционной динамики.

4. Уравнения равновесия и замыкания. Нас интересуют возможные состояния равновесия этой системы, когда производная по времени для всех моментов равняется нулю:

$$(b-d)g_1(t) - d'\int w(\xi)g_2(\xi,t)d\xi = 0,$$

$$b\int m(\xi_2)g_2(\xi_1-\xi_2,t)d\xi_2 + bm(\xi_1)g_1(t) - dg_2(\xi_1,t) -$$
$$- d'w(\xi_1)g_2(\xi_1,t) - d'\int w(\xi_2)g_3(\xi_1,\xi_2,t)d\xi_2 = 0.$$

Мы видим, что уравнения динамики для n-го пространственного факториального момента включают в себя слагаемые с $(n+1)$-м пространственным моментом. Для разрешения данного несоответствия используется техника замыканий, широко применяемая в физике. Под замыканием пространственного момента имеется в виду выражение k-го момента через моменты меньших порядков.

Наиболее исследованы замыкания для третьего момента. Первый момент позволяет определить среднюю численность, второй момент дает информацию о кучковании и изолированности особей, а замыкание второго момента через первый определено однозначно, и сводится к уравнению Ферхюльста для математического ожидания плотности численности. Подробно данный вопрос изучается в работе [12], существует множество подходов замыкания третьего момента через вторые и первый. Все они должны удовлетворять следующим ограничениям:

1) $\lim\limits_{|\xi_2|\to\infty} g_3(\xi_1,\xi_2) = g_2(\xi_1)g_1$;

2) $\lim\limits_{|\xi_1|\to\infty} g_3(\xi_1,\xi_2) = g_2(\xi_2)g_1$;

3) если $g_2(\xi_1) = g_1^2$, то $g_3(\xi_1,\xi_2) = g_1^3$.

В той же работе [12] было предложено несколько “кандидатов” на подходящие замыкания пространственных моментов:

1) $g_3^{(1)}(\xi_1,\xi_2) \approx g_2(\xi_1)g_2(\xi_2)/g_1$;

2) $g_3^{(2)}(\xi_1,\xi_2) \approx g_2(\xi_1)g_1 + g_2(\xi_2)g_1 + g_2(\xi_1-\xi_2)g_1 - 2g_1^3$;

3) $g_3^{(3)}(\xi_1,\xi_2) \approx \frac{1}{2g_1}\big(g_2(\xi_1)g_2(\xi_2) + g_2(\xi_1)g_2(\xi_2-\xi_1) + g_2(\xi_2)g_2(\xi_2-\xi_1) - g_1^4\big)$;

4) $g_3^{(4)}(\xi_1,\xi_2)) \approx \dfrac{g_2(\xi_1)g_2(\xi_2)g_2(\xi_2-\xi_1)}{g_1^3}$;

5) $g_3^{(5)}(\xi_1, \xi_2) \approx \alpha g_3^{(1)} + (1-\alpha) g_3^{(3)}$.

Как нам известно, ранее было произведено математическое исследование интегральных уравнений, получающихся после замыканий $g_3^{(1)}$ и $g_3^{(5)}$. В работах [3, 13, 14] было показано, что подстановка замыкания $g_3^{(1)}$ приводит к линейному интегральному уравнению, решение которого не существует без существенных ограничений на параметры модели (необходимо, чтобы выполнялось $d = 0$). Замыкание $g_3^{(5)}$ приводит к нелинейному интегральному уравнению, корректному по Адамару. В работе [15] были установлены достаточные условия для существования единственного решения полученного уравнения. Все это показывает, что выбор подходящего замыкания третьего пространственного момента является весьма нетривиальной задачей.

Очень актуальной проблемой видится разработка программного комплекса по проведению компьютерных симуляций исследуемой модели, а также сравнение результатов симуляций и численного решения получающихся в результате замыкания интегральных уравнений.

Заметим что после замыкания третьего момента мы не можем отличить процессы с одинаковыми первым и вторым моментом, но разными моментами третьего и более порядка. Примерами таких процессов могут служить простой пуассоновский процесс и процесс, представленный в статье [16]. Тем самым, нас интересуют замыкания, которые дают наилучшее приближение третьего момента именно в контексте уравнений пространственной динамики. Поиск оптимальных замыканий, работающих на множестве равновесных решений уравнений пространственной динамики, является одним из активных направлений исследований.

5. Масштабная симметрия уравнений динамики. Мы можем менять систему координат для процесса популяционной динамики и получать из одного решения для моментов процесса популяционной динамики решения для целого семейства параметров.

Масштабирование времени. Сделаем замену $\tilde{t} = \tau t$. Получим следующие уравнения динамики для первого момента:

$$\frac{\partial g_1\left(\frac{1}{\tau}\tilde{t}\right)}{\partial \tilde{t}} = \tau(b-d) g_1\left(\frac{1}{\tau} t\right) - \tau d' \int w(\xi) g_2\left(\xi, \frac{1}{\tau}\tilde{t}\right) d\xi.$$

Получаем следующее соответствие решений и параметров:

$$\begin{aligned} \tilde{t} &= \tau t, & \tilde{w} &= w, \\ \tilde{b} &= \tau b, & \tilde{d}' &= \tau d', \\ \tilde{d} &= \tau d, & \tilde{m} &= m, \end{aligned} \tag{2}$$

$$\tilde{g}_n(x_1, \ldots, x_n, \tilde{t}) = g_n(x_1, \ldots, x_n, \tau t).$$

Это масштабирование не дает новых решений уравнений равновесия.

Масштабирование пространства. Сделаем замену $\tilde{x} = lx$. Получим следующие уравнения динамики для первого момента:

$$\frac{\partial g_1(\frac{1}{l}\tilde{x}_1, t)}{\partial t} = (b-d) g_1\left(\frac{1}{l}\tilde{x}_1, t\right) - d' \int w\left(\frac{1}{l}\tilde{\xi}\right) g_2\left(\frac{1}{l}\tilde{\xi}, t\right) d\left(\frac{1}{l}\tilde{\xi}\right).$$

Получаем соответствие решений и параметров (d — количество измерений):

$$\begin{aligned} \tilde{x} &= lx, & \tilde{w}(\tilde{x}) &= l^k w(lx), \\ \tilde{b} &= b, & \tilde{d}' &= \frac{1}{l^k} d', \\ \tilde{d} &= d, & \tilde{m}(\tilde{x}) &= l^k m(lx), \end{aligned} \tag{3}$$

$$\tilde{g}_n(\tilde{x}_1, \ldots, \tilde{x}_n, t) = l^{kn} g_n(lx_1, \ldots, lx_n, t).$$

В случае нормальных ядер, параметризованных дисперсией, это масштабирование позволяет получать новые решения в пределах семейства параметров.

6. Смешанные начальные условия и множественность решений уравнений равновесия. Стационарный точечный процесс почти наверное содержит либо ноль, либо бесконечное число точек [11]. В рамках процесса пространственной динамики вероятность перехода от одного режима к другому за конечный промежуток времени равна нулю. Уравнения равновесия, если рассматривать их как интегро-дифференциальные уравнения, имеют как минимум одно решение, но мы можем посмотреть, что будет, если начать со смешанных начальных условий, соответствующих двум состояниям равновесия. Подобное начальное условие будет оставаться стационарным и сохраняет свойство Маркова.

Предположим существование решения уравнения равновесия для набора параметров b, d, d', m, w. Создадим семейство состояний равновесия процесса пространственной динамики следующим образом. Возьмем решение уравнения равновесия

$$g_1(x_1), g_2(x_1, x_2), \ldots, g_n(x_1, \ldots, x_n).$$

Выберем вероятность p и используем в качестве начальных условий случайный точечный процесс, с вероятностью p соответствующий решению уравнения равновесия и с вероятностью $1-p$ равный нулю. Тогда полученный точечный процесс будет находиться в состоянии равновесия относительно популяционной динамики. Моменты этого процесса будут выглядеть следующим образом:

$$\tilde{g}_1(x_1) = pg_1(x_1),$$

$$\tilde{g}_2(x_1, x_2) = p^2 g_2(x_1, x_2),$$

$$\tilde{g}_n(x_1, \ldots, x_n) = p^n g_n(x_1, \ldots, x_n).$$

Тем самым, уравнение равновесия дает не все возможные решения для состояний равновесия. Одним из способов решения этой проблемы является добавление безусловной рождаемости, что уменьшает вероятность нахождения в нулевом состоянии до нуля и восстанавливает связность состояний процесса пространственной динамики. При добавлении безусловной рождаемости в виде простого пуассоновского потока с интенсивностью ε первые два уравнения равновесия изменяются следующим образом:

$$(b-d)g_1(t) - d' \int w(\xi) g_2(\xi, t) d\xi = -\varepsilon,$$

$$b \int m(\xi_2) g_2(\xi_1 - \xi_2, t) d\xi_2 + bm(\xi_1) g_1(t) - dg_2(\xi_1, t) -$$
$$- d'w(\xi_1) - g_2(\xi_1, t) - d' \int w(\xi_2) g_3(\xi_1, \xi_2, t) d\xi_2 = -\varepsilon g_1(t).$$

В дальнейшем предполагается доказать, что регуляризованное уравнение равновесия имеет только одно решение и оно однозначно определяет предельный точечный процесс регуляризованного процесса популяционной динамики для произвольных стационарных начальных условий, обладающих свойством Маркова.

Авторы выражают большую благодарность Ульфу Дикману за постановку задачи и плодотворные обсуждения. Также мы признательны М.В. Николаеву за помощь в подготовке публикации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Dieckmann U., Law R. Moment approximations of individual-based models // The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity / Ed. by U. Dieckmann, R. Law, J. Metz. Cambridge University Press, 2000. P. 252–270.
2. Dieckmann U., Law R. Relaxation projections and the method of moments // The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity / Ed. by U. Dieckmann, R. Law, J. Metz. Cambridge University Press, 2000. P. 412–455.

3. Бодров А.Г., Никитин А.А. Исследование интегрального уравнения плотности биологического вида в пространствах различных размерностей // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 15. Вычисл. матем. и киберн. 2015. №4. С. 7–13. (Bodrov A. G., Nikitin A. A. Examining the biological species steady-state density equation in spaces with different dimensions // Moscow Univ. Comput. Math. and Cybern. 2015. **39**. N 4. P. 157–162.)
4. Бодров А.Г., Никитин А.А. Качественный и численный анализ интегрального уравнения, возникающего в модели стационарных сообществ // Докл. АН. 2014. **455**. №5. С. 507–511.
5. Калистратова А. В., Никитин А. А. Исследование уравнения Дикмана с интегральными ядрами, имеющими переменное значение коэффициентов эксцесса // Докл. АН. 2016. **470**. №6. С. 628–631.
6. Никитин А.А., Николаев М.В. Исследование интегрального уравнения равновесия с ядрами-куртозианами в пространствах различных размерностей // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 15. Вычисл. матем. и киберн. 2018. №3. С. 11–19. (Nikitin A.A., Nikolaev M.V. Equilibrium integral equations with kurtosian kernels in spaces of various dimensions // Moscow Univ. Comput. Math. and Cybern. 2018. **42**. N 3. P. 105–113.)
7. Gopalsamy K. Global asymptotic stability in a periodic Lotka–Volterra system // Austral. Math. Soc. Ser. B. 1985. **27**. P. 66–72.
8. Arifah B., Xuerong M. Stochastic delay Lotka–Volterra model // J. Math. Anal. Appl. 2004. **292**. P. 364–380.
9. Alejandro S. Cellular Automata: Simplicity Behind Complexity. Mexico: IntechOpen, P. 105–130. 2011.
10. Britton N. F. Reaction-diffusion Equations and their Applications to Biology. London: Academic Press, 1986.
11. Daley D. J., Vere-Jones D. An Introduction to the Theory of Point Processes. Springer Series in Statistics. New York: Springer-Verlag, 1988.
12. Murrell D. J., Dieckmann U. On moment closures for population dynamics in continuous space // J. Theor. Biology. 2004. **229**. P. 421–432.
13. Данченко В.И., Давыдов А.А., Никитин А.А. Об интегральном уравнении для стационарных распределений биологических сообществ // Проблемы динамического управления. Вып. 3. М: Изд. отдел ф-та ВМиК МГУ, 2009. С. 15–29.
14. Давыдов А.А., Данченко В.И., Звягин М.Ю. Существование и единственность стационарного распределения биологического сообщества // Труды МИАН. 2009. **267**. С. 46–55.
15. Николаев М.В., Никитин А.А. Принцип Лере–Шаудера в применении к исследованию одного нелинейного интегрального уравнения // Дифференц. уравн. 2019. **55**. № 9. С. 1209–1217.
16. Baddeley A. J., Silverman B. W. A cautionary example on the use of second-order methods for analyzing point patterns // Biometrics. 1984. **40**. N 4. P. 1089–1093.

Поступила в редакцию 28.08.19
После доработки 18.12.19
Принята к публикации 18.12.19