

Компьютерные симуляции и численные методы в двухвидовой модели пространственных сообществ

Е. Г. Галкин, В. К. Зеленков, А. А. Никитин

Аннотация — Настоящая публикация начинает серию работ, посвящённых сравнению результатов численных методов решения интегральных уравнений и результатов компьютерных симуляций, использующих пуассоновские процессы. Подчёркиваются плюсы и минусы этих двух подходов. Главным предметом изучения является модель двухвидовых сообществ, предложенная в работах У. Дикмана и Р. Лоу. Описывается математическая постановка данной модели для бесконечной области. Приводится модификация данной модели для работы в ограниченной области. В дальнейшем это требуется для проведения стохастического моделирования. Далее кратко описываются важнейшие моменты стохастической модели и отмечаются особенности построенных для неё компьютерных симуляций – описывается используемый алгоритм, и отмечаются используемые структуры данных. В завершении работы приводится ряд картинок, с результатами вышеуказанных сравнений. Сравнение производится в рамках двух классических сценариев двухвидовых моделей — Competition-colonization trade-off (сценарий Бей-Беги) и heteromyopia (сценарий Люди-и-Комары). Эти чертежи показывают весьма близкие результаты, а также некоторые расхождения. Все это позволяет надеяться, что работа в данном направлении будет очень плодотворной в дальнейшем.

Ключевые слова — математическое моделирование, интегро-дифференциальные уравнения, математическая биология.

I. ВВЕДЕНИЕ

В настоящей статье продолжается рассмотрение модели самоорганизующихся пространственных сообществ, которая была предложена в работах Ульфа Дикмана (Ulf Dieckmann) и Ричарда Лоу (Richard Law), [1, 2]. Нас будет интересовать случай двухвидовых сообществ, в которых взаимодействие между индивидами одного и разных видов существенно влияют на стационарное положение системы. Эта концепция была предложена в работе [2] а затем более подробно изучена в работах [3, 4, 5]. В частности, изучаются ограничения на пространственные и гомогенные параметры системы, приводящие к нетривиальным стационарным положениям системы, так называемые механизмы сосуществования.

Статья получена 10 октября 2019.

Е. Г. Галкин - НИУ ВШЭ, студент, (e-mail: radiation7@mail.ru)

В. К. Зеленков - НИУ ВШЭ, студент, (e-mail: zelenkvik@gmail.com)

А. А. Никитин - 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".

Главной целью статьи является сравнение двух различных подходов к изучению подобных моделей. Традиционный способ — проведение компьютерных симуляций изучаемых сообществ, сравнивается с подходом, заключающимся в численном решении интегральных уравнений. Первая концепция является более простой для понимания, и дает больше информации (например, по пространственным моментам старших порядков). Вторая же позволяет проводить исследование модели во много раз быстрее, и несёт в себе все связанные с этим преимущества.

Математическая постановка, и первые шаги по численному исследованию вышеупомянутой двухвидовой модели были проведены в работе [5]. В этой же работе была сформулирована проблема замыкания пространственных моментов, рассмотрено параметрическое замыкание второго порядка, а также была выведена система из пяти линейных и нелинейных интегральных уравнений, описывающих состояние равновесия этой системы. Не вдаваясь в подробное описание данной модели, мы направляем читателя к работам [5], или [6], где подробно описаны все входящие в наше рассмотрение величины. Напомним только, основные детали предыдущего анализа.

II. МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Рассмотрим некоторое двухвидовое сообщество стационарных биоценозов, т.е. все движение в рамках данного сообщества реализуется за счет рождения. И пусть состояние сообщества характеризуется несколькими количественными характеристиками, а также их пространственной структурой. Введем следующий набор статистик (пространственных моментов)[12]:

- N_i - плотность индивидов в области при данном распределении
- $C_{ij}(\xi)$ - плотность пар индивидов видов $\langle i - j \rangle$, где индивид вида j удален от индивида вида i на расстояние ξ ;
- $T(\xi_1, \xi_2)$ - плотность троек индивидов видов $\langle i - j - k \rangle$, где индивиды видов j и k удалены от индивида вида i на расстояния ξ_1 и ξ_2 соответственно.

Аналогичным образом можно ввести плотности пространственных структур и более высокого порядка. В данной работе рассматривается двухвидовая модель, т.е. $i, j, k = 1, 2$. Кроме того, мы рассматриваем следующие гомогенные и пространственные биологические параметры: функцию $m_i(x)$ - ядро

рождения (dispersal kernel); $\int_{R^n} m_i(x)dx = b_i$ - темп рождаемости; d_i - вероятность смерти от влияния окружающей среды; ядро конкуренции $w_{ij}(x)$ - плотность вероятности смерти индивида i -го вида от конкуренции с индивидом j -го вида, находящимся на расстоянии x , $\int_{R^n} w_{ij}(x)dx = d_{ij}$ - сила конкуренции.

При помощи введенных выше величин можно описать динамику предложенного набора статистик, формальный вывод которой проведен в [10]. Приведем результирующие уравнения динамики для моментов первого и второго порядка.

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} N_i &= (b_i - d_i)N - \sum_{j=1,2} \int_{R^n} w_{ij}(\xi) C_{ij}(\xi) d\xi \\ \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial t} C_{ij}(\xi) &= \delta_{ij} m_i(\xi) N_i + \int_{R^n} m_i(\xi') C_{ij}(\xi + \xi') d\xi' \\ &\quad - d_i C_{ij}(\xi) (b_i - d_i) N \\ &\quad - \sum_{k=1,2} \int_{R^n} w_{ik}(\xi) T_{ijk}(\xi, \xi') d\xi \\ &\quad - w_{ij}(\xi) C_{ij}(\xi) \end{aligned}$$

Как видно выше, динамика первого момента N_i зависит от второго момента $C_{ij}(\xi)$. Таким же образом динамика второго момента $C_{ij}(\xi)$ зависит от третьего момента $T_{ijk}(\xi, \xi')$. Подобная зависимость объясняется тем фактом, что отрицательная динамика пространственных моментов зависит от конкурентной гибели участников пространственной структуры, т.е. зависит от плотности пространственных структур следующего порядка.

Для разрешения возникающей иерархии зависимостей используются техника «замыканий пространственных моментов» [11], т.е. аппроксимация пространственных структур более высокого порядка через пространственные структуры низших порядков. В настоящей работе, для проведения численных расчетов мы использовали «параметрическое замыкание» третьего момента:

$$\begin{aligned} T_{ijk}(\xi, \xi') &= \frac{\alpha}{2} \left(\frac{C_{ij}(\xi) C_{ik}(\xi')}{N_i} + \frac{C_{ij}(\xi) C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_j} \right. \\ &\quad \left. + \frac{C_{ik}(\xi) C_{jk}(\xi' - \xi)}{N_k} - N_i N_j N_k \right) \\ &\quad + (1 - \alpha) \frac{C_{ij}(\xi) C_{ik}(\xi')}{N_i} \end{aligned}$$

В работе [5] был проведен вывод системы из 5 интегральных уравнений для неизвестных $N_1, N_2, C_{12}(\xi), C_{11}(\xi), C_{22}(\xi)$, которая может быть переписана в виде:

$$\begin{aligned} N_1 &= L_1(y_{11}, y_{12}, y_{21}, y_{22}); \\ N_2 &= L_2(y_{11}, y_{12}, y_{21}, y_{22}); \\ C_{11} &= K_{11}(N_1, N_2, C_{11}, C_{12}); \\ C_{12} &= K_{12}(N_1, N_2, C_{11}, C_{12}, C_{22}); \\ C_{22} &= K_{22}(N_1, N_2, C_{21}, C_{22}), \end{aligned}$$

где L_i - линейные интегральные операторы, включающие $\int_{R^n} w_{ij}(\xi) C_{ij}(\xi) d\xi$, а K_{ij} - интегральные операторы с нелинейностями вида

$$C_{ik}(\xi) \cdot [w_{ik} * C_{ik}](\xi) \text{ и } [(C_{ik} \cdot w_{ik}) * C_{ik}](\xi)$$

В той же работе была предложена численная схема решения получившейся системы. Важнейшей задачей

настоящей статьи, как было отмечено выше является сравнение результатов численных вычислений, и результатов компьютерных симуляций, к описанию которых мы переходим в следующем пункте.

В рамках нашей работы, мы, как и в статье [5], исследуем равновесные положения популяции в пространстве параметров модели, описанной выше, с ограничениями на некоторое подмножество параметров, которые приводит к нетривиальным стационарным точкам системы; такие ограничения также известны как механизмы сосуществования, поскольку отсутствие нулевых стационарных решений есть выживание всех видов популяции. В данной работе изучаются два классических механизма сосуществования. Первый из них Competition-colonization trade-off (ССТО) — биологическое соображение, описывающее данный механизм, заключается в том, что сосуществование двух видов возможно, если один из видов сильнее конкурирует, а второй распространяется на большие расстояния. Несложно заметить, что данное соображение описывает равновесные устойчивые положения модели «хищник-жертва». Вторым механизмом сосуществования, предложенный в [3], heteromyoria (НМ). В рамках данного механизма считается принцип о том, что межвидовая конкуренция индивидов проходит на меньшем расстоянии, чем внутривидовая. В нашей модели данный механизм реализуется в пространстве дисперсий ядер конкуренции σ_w .

III. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ В ОГРАНИЧЕННОЙ ОБЛАСТИ

Предыдущие рассуждения описывают постановку задачи в бесконечной области, но для стохастического моделирования требуется немного изменить модель для работы в ограниченной области. Для этого мы рассматриваем поведение особей в n -мерном кубе. Граничные условия определяют, что произойдет при рождении особи вне границы области, и основными вариантами являются периодические и убивающие границы. В случае периодических границ, область топологически является n -мерным тором, и при пересечении границы, особь рождается с противоположной стороны. При убивающих граничных условиях, мы используем двухступенчатый процесс при рождении, и в случае попадания особи вне границ области события рождения не происходит. Этот подход позволяет изучить влияние граничных условий на среднюю численность особей в зависимости от близости к границам. Далее, для моделирования все функции должны иметь конечный носитель - в данной статье будут использоваться усеченное нормальное распределение с незначительной разницей с обычным нормальным распределением.

Для одной особи вида k в точке x_0 мы задаем следующие случайные величины: d_k — смертность, не зависит от времени и других особей, только от вида. Время жизни одной изолированной особи — случайная величина, распределенная экспоненциально $t_{d_k} \sim \exp(\lambda = d_k)$. Изолированная особь может породить новую особь того же вида, время до рождения новой особи - случайная величина с экспоненциальным

распределением и параметром b_k . $t_{b_k} \sim \exp(\lambda = b_k)$. При рождении новой особи, она может появиться недалеко от первой, с расстоянием, которое задается случайной величиной с заданным распределением $m_k(x)$, $x_b \sim m_k(x)$. Конкурентная смертность между видом k и видом m задается функцией $W_{km}(\xi)$, которая для удобства делится на параметр d'_{km} и нормированную на 1 (т.е. нормированную так, чтобы интеграл по всей прямой от данной функции стал равен 1) функцию $w_{km}(\xi)$. В общем случае $w_{km}(\xi) \neq w_{mk}(\xi)$. Для двух особей вида k и m , конкурентная смертность первой из них - случайная величина, имеет экспоненциальное распределение с параметром $d'_{km} w_{km}(x_0 - x_1)$, $t_{d'_{km}} \sim \exp(\lambda = d'_{km} w_{km}(x_0 - x_1))$.

Все события в данной модели являются простыми Пуассоновскими потоками [13] при фиксированном паттерне, и аддитивное свойство Пуассоновских потоков позволяет производить симуляцию по одному событию за раз.

IV. АЛГОРИТМ И СТРУКТУРЫ ДАННЫХ

Один шаг алгоритма, соответствующий одному событию при периодических граничных условиях и не более чем одному событию при убывающих граничных условиях.

1. Вычисляем смертность и рождаемость для каждой особи.
2. Вычисляем суммарную смертность D и суммарную рождаемость B
3. Считаем случайную величину, которая с вероятностью $\frac{B}{B+D}$ определяет событие рождение и с вероятностью $\frac{D}{B+D}$ событие смерти.
4. В случае рождения, считаем случайную величину, которая выбирает i особь с вероятностью, равной $\frac{b_i}{B}$. Затем считаем случайную величину, имеющую распределение $m_i(x)$ и прибавляем получившийся вектор к координатам i особи. В случае выхода за границы области, и в зависимости от граничных условий, либо переносим особь на другую сторону области при периодических граничных условиях, либо переходим к вычислению следующего события при убывающих граничных условиях.
5. В случае смерти, считаем случайную величину, которая выбирает i особь с вероятностью, равной $\frac{d_i}{D}$. Убираем выбранную особь из хранилища особей.

Требуется структура данных, которая позволяет хранить координаты, смертность и рождаемость каждой особи, принадлежность особи к определенному виду и позволяет быстро находить соседей внутри радиуса взаимодействия. Рождаемость каждой особи постоянна и зависит только от вида, но смертность каждой особи требует поиска всех соседей внутри радиуса,

превышающего половину длины носителя усеченного нормального распределения для внутри- и межвидового взаимодействия для вычисления итоговой смертности. Так как мы ожидаем, что размер области должен быть много больше длины носителей всех конкурентных взаимодействий, то можно хранить вместе с координатами и видовой принадлежностью особей их текущую смертность, и при каждом шаге симуляции обновляться будет только смертность части особей, которые взаимодействуют с погибшей или родившейся особью. Так как мы ожидаем равномерного на крупных масштабах распределения особей, то одним из решений может быть разделение области на подобласти равного размера, и при поиске соседей для выбранной особи можно учитывать только соседние подобласти.

V. РЕЗУЛЬТАТЫ СРАВНЕНИЯ ЧИСЛЕННЫХ РЕШЕНИЙ И РЕЗУЛЬТАТОВ СИМУЛЯЦИЙ

Для ССТО используются по умолчанию данные входные данные:

$$\begin{aligned} b &= (0.4 \quad 0.4) \\ d &= (0.2 \quad 0.2) \\ d' &= \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 \end{pmatrix} \\ \sigma_w &= \begin{pmatrix} 0.04 & 0.04 \\ 0.04 & 0.04 \end{pmatrix} \end{aligned}$$

Для НМ используются следующие входные данные:

$$\begin{aligned} b &= (0.4 \quad 0.4) \\ d &= (0.2 \quad 0.2) \\ d' &= \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 \end{pmatrix} \\ \sigma_m &= (0.04 \quad 0.06) \end{aligned}$$

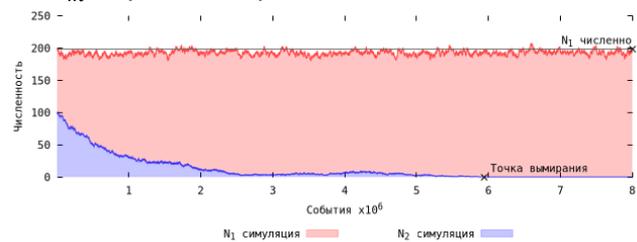


Рис 1. ССТО: $\sigma_m = (0.04 \quad 0.25)$ N_2 в численном методе полностью вымирает

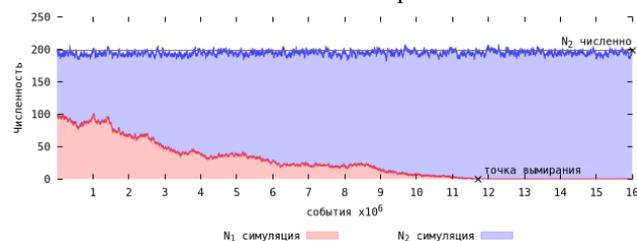


Рис 2. ССТО: $\sigma_m = (0.04 \quad 0.05)$ N_1 в численном методе полностью вымирает

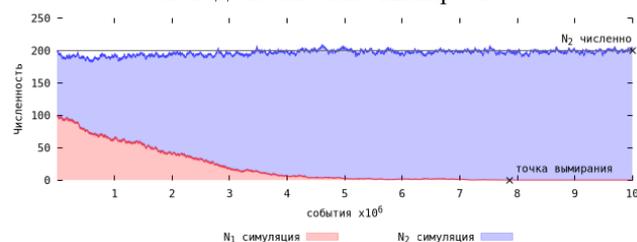


Рис 3. НМ: $\sigma_w = \begin{pmatrix} 0.02 & 0.012 \\ 0.012 & 0.02 \end{pmatrix}$ N_1 в численном методе полностью вымирает

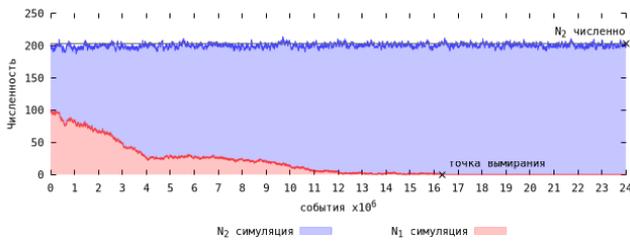


Рис 4. НМ: $\sigma_w = \begin{pmatrix} 0.012 & 0.02 \\ 0.02 & 0.012 \end{pmatrix}$ N_1 в численном методе полностью вымирает

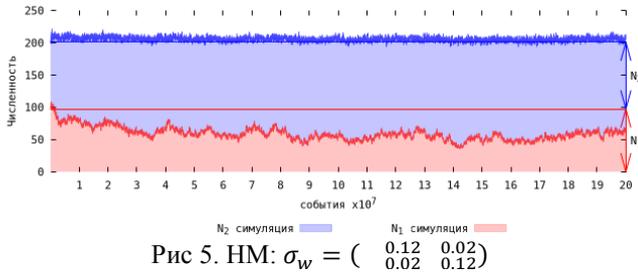


Рис 5. НМ: $\sigma_w = \begin{pmatrix} 0.12 & 0.02 \\ 0.02 & 0.12 \end{pmatrix}$

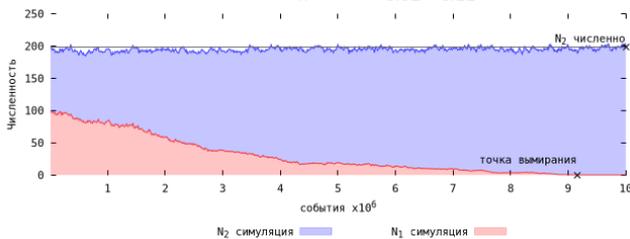


Рис 6. НМ: $\sigma_w = \begin{pmatrix} 0.06 & 0.04 \\ 0.04 & 0.06 \end{pmatrix}$ N_1 в численном методе полностью вымирает

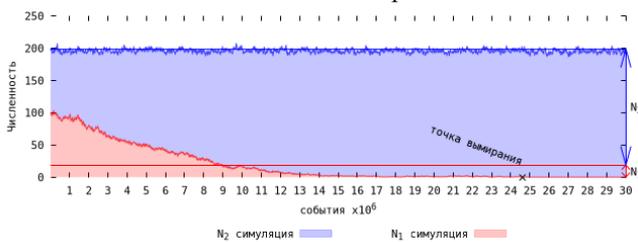


Рис 7. НМ: $\sigma_w = \begin{pmatrix} 0.1 & 0.08 \\ 0.08 & 0.1 \end{pmatrix}$

VI. ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Двухвидовая модель показала ограничения средних значений для пространственных моментов. Даже для тривиального случая двух видов с одинаковыми параметрами взаимодействий, мы получаем поведение симуляции, которое не сходится к среднему равновесному значению. Тут прослеживается аналогия с явлением генетического дрейфа: для двух популяций, не различимых за исключением метки вида, вид можно рассматривать как нейтральную мутацию [8] - и в результате в ограниченной области один вид закрепится, а другой исчезнет в ходе случайного дрейфа численности. Если менять только матрицу σ_m , оставляя остальные параметры неизменными, можно заметить следующую закономерность: популяции двух видов будут сосуществовать только при значительном диагональном преобладании, или же когда межвидовая конкуренция значительно меньше внутривидовой. При увеличении силы конкуренции между видами, вымирание одного из видов становится все более и более быстрым. В дальнейших исследованиях можно использовать идеи из молекулярной эволюции [9] и исследовать поведение модели для одного вида, рассматривая “мутации” в параметрах этого вида, и

вычисляя на основе результатов симуляции изменения в приспособленности с учетом случайного дрейфа численности.

VII. БЛАГОДАРНОСТИ.

Авторы глубоко признательны Ульфу Дикману за поставленную задачу, а также за внимание к нашей работе. Кроме того, мы выражаем благодарность нашим коллегам Антону Савостьянову и Михаилу Николаеву за помощь в подготовке данной публикации.

БИБЛИОГРАФИЯ

- [1] Law R., Dieckmann U. 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] Law R., Murrell D., Dieckmann U. Population Growth in Space and Time: Spatial Logistic Equations// *Ecology*. 2003, V.84, N.1, P.252–262. URL: <http://www.jstor.org/stable/3108013>.
- [3] Murrell D. J., Law R. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors // *Ecology Letters*. 2003. V.6, N.1. P.48–59. URL: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00397.x>.
- [4] Velazquez Jorge, Garrahan Juan P., Eichhorn Markus P. Spatial Complementarity and the Coexistence of Species // *PLOS ONE*. 2014. 12. N.12. P.1–20. URL:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114979>
- [5] Nikitin A. A., Savostianov A. S. Nontrivial stationary points of two-species self-structuring communities // *Moscow University Computational Mathematics and Cybernetics*. 2017. Vol. 41, no. 3. P. 122–129.
- [6] Никитин А. А. О замыкании пространственных моментов в биологической модели, и интегральных уравнениях, к которым оно приводит // *International Journal of Open Information Technologies*. 2018. Т. 6, No 10. С. 1–8.
- [7] 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. No 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.)
- [8] Ohta, T. (2013). Molecular Evolution: Nearly Neutral Theory. In eLS, (Ed.). doi:10.1002/9780470015902.a0001801.pub4
- [9] Ohta T. Near-neutrality in evolution of genes and gene regulation. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2002;99(25):16134–16137. doi:10.1073/pnas.252626899
- [10] Raghbi, M., Hill, N.A. & Dieckmann, U. *J. Math. Biol.* (2011) 62: 605. <https://doi.org/10.1007/s00285-010-0345-9>
- [11] Rand, David. (2009). Correlation Equations and Pair Approximations for Spatial Ecologies. 10.1002/9781444311501.ch4.
- [12] B. Błaszczyszyn, Factorial moment expansion for stochastic systems, *Stochastic Processes and their Applications*, Volume 56, Issue 2, 1995, Pages 321–335, ISSN 0304–4149, [https://doi.org/10.1016/0304-4149\(94\)00071-Z](https://doi.org/10.1016/0304-4149(94)00071-Z).
- [13] D.J. Daley; David Vere-Jones (12 November 2007). *An Introduction to the Theory of Point Processes: Volume II: General Theory and Structure*. Springer Science & Business Media. pp. 13–14. ISBN 978-0-387-21337-8.

Галкин Егор Геннадьевич родился в г. Москва в 23.06.1995г, в 2016 году закончил факультет ВМиК МГУ им. М.В. Ломоносова. С октября 2018 работает в корпорации Insilico Medicine в должности биоинформатика, и ведущего биоинформатика с августа 2019 года. Область научных интересов: математическое моделирование, нелинейные интегральные уравнения, математическая биология, биоинформатика, байесова статистика. (e-mail: radiation7@mail.ru)

Зеленков Виктор Константинович Родился в Москве 12 декабря 1997 г. Обучается на ФКН НИУ ВШЭ на прикладной математике и информатике на специализации распределённые системы. Выпуск 2020г. С ноября 2018 работает в должности младший разработчик в Яндексe.

Область научных интересов: математическое моделирование, нелинейные системы. (e-mail: zelenkvik@gmail.com)

Никитин Алексей Антонович родился в г. Москва 14.02.1983, В 2000 году закончил Лицей информационных технологий №1533, в 2005 году закончил факультет ВМиК МГУ им. М.В. Ломоносова, в 2008 году защитил диссертацию на соискание степени к.ф.-м.н. на тему «Граничное управление третьим краевым условием» под руководством В.А. Ильина. С 1 мая 2008 года работает на кафедре

Общей математики факультета ВМиК МГУ в должности ассистента, и доцента с октября 2013 года.

Область научных интересов: математическое моделирование, нелинейные интегральные уравнения, математическая биология, вопросы модернизации и информатизации системы образования, использование визуальных образов в процессе образования. (e-mail: nikitin@cs.msu.ru)

Computer simulations and numerical methods in two-species models of the spatial community

E.G. Galkin, V.K. Zelenkov, A.A. Nikitin

Abstract-This publication begins a series of works devoted to the comparison of the results of numerical methods for solving integral equations and the results of computer simulations using Poisson processes. The pros and cons of these two approaches are highlighted. The main subject of study is the model of two-species communities proposed in the works of W. Dickman and R. Lowe. The mathematical formulation of this model for an infinite domain is described. A modification of this model for work in a limited area is given. In the future, this is required for stochastic modeling. Further, the most important moments of the stochastic model are briefly described, and the features of the computer simulations built for it are noted – the algorithm used is described and the data structures used are noted. At the end of the work is a number of pictures, with the results of the above comparisons. The comparison is made within the framework of two classical scenarios of two-species models — Competition-colonization trade-off (Bay-Run scenario) and heteromyopia (People-and-Mosquitoes scenario). These drawings show very similar results, as well as some discrepancies. All this allows us to hope that the work in this direction will be very fruitful in the future.

Keywords-mathematical modeling, integro-differential equations, mathematical biology.

REFERENCES

- [1] Law R., Dieckmann U. 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] Law R., Murrel D., Dieckmann U. Population Growth in Space and Time: Spatial Logistic Equations// *Ecology*. 2003, V.84, N.1, P.252-262. URL: <http://www.jstor.org/stable/3108013>.
- [3] Murrell D. J., Law R. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors // *Ecology Letters*. 2003. V.6, N.1. P.48–59. URL: <http://dx.doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00397.x>.
- [4] Velazquez Jorge, Garrahan Juan P., Eichhorn Markus P. Spatial Complementarity and the Coexistence of Species // *PLOS ONE*. 2014. 12. V.9, N.12. P.1–20. URL:<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114979>
- [5] Nikitin A. A., Savostianov A. S. Nontrivial stationary points of two-species self-structuring communities // *Moscow University Computational Mathematics and Cybernetics*. 2017. Vol. 41, no. 3. P. 122–129.
- [6] Nikitin A. A. O zamykanii prostranstvennykh momentov v biologicheskoy modeli, i integral'nykh uravneniyah, k kotorym ono privodit // *International Journal of Open Information Technologies*. 2018. T. 6, No 10. S. 1–8.
- [7] Bodrov A.G., Nikitin A.A. Issledovanie integral'nogo uravneniya plotnosti biologicheskogo vida v prostranstvah razlichnykh razmernostey // *Vestn. Mosk. un-ta. Ser. 15. Vychisl. matem. i kibern.* 2015. No 4. S. 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.)
- [8] Ohta, T. (2013). Molecular Evolution: Nearly Neutral Theory. In eLS, (Ed.). doi:10.1002/9780470015902.a0001801.pub4
- [9] Ohta T. Near-neutrality in evolution of genes and gene regulation. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2002;99(25):16134–16137. doi:10.1073/pnas.252626899
- [10] Raghiv, M., Hill, N.A. & Dieckmann, U. *J. Math. Biol.* (2011) 62: 605. <https://doi.org/10.1007/s00285-010-0345-9>
- [11] Rand, David. (2009). Correlation Equations and Pair Approximations for Spatial Ecologies. 10.1002/9781444311501.ch4.
- [12] B. Błaszczyszyn, Factorial moment expansion for stochastic systems, *Stochastic Processes and their Applications*, Volume 56, Issue 2, 1995,

Pages 321-335, ISSN 0304-4149, [https://doi.org/10.1016/0304-4149\(94\)00071-Z](https://doi.org/10.1016/0304-4149(94)00071-Z).

[13] D.J. Daley; David Vere-Jones (12 November 2007). *An Introduction to the Theory of Point Processes: Volume II: General Theory and Structure*. Springer Science & Business Media. pp. 13–14. ISBN 978-0-387-21337-8.