



МИНОБРНАУКИ РОССИИ

**Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования**

«МИРЭА - Российский технологический университет»

РТУ МИРЭА

Институт искусственного интеллекта

Кафедра высшей математики

ОТЧЁТ ПО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЙ РАБОТЕ

**Тема НИР: Применение стохастической конкурентной модели
Лотки-Вольтерры к исследованию генетической эволюции
в ограниченной популяции**

приказ университета о направлении на НИР
«09» февраля 2023г. № 735-С

Отчет представлен к
рассмотрению:
Студент группы
КМБО-01-20

М.П. Большаков
« 31 » 05 2023г.

Отчет утвержден.
Допущен к защите:

Руководитель НИР

А.А. Лобузов
« 31 » 05 2023г.

Москва 2023



МИНОБРНАУКИ РОССИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

«МИРЭА - Российский технологический университет»

РТУ МИРЭА

ЗАДАНИЕ НА НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКУЮ РАБОТУ

студенту 3 курса учебной группы КМБО-01-20

Института искусственного интеллекта

Большакову Михаилу Павловичу

(фамилия, имя и отчество)

Место проведения НИР: Институт искусственного интеллекта, кафедра высшей математики

Время НИР: с «09» февраля 2023 г. по «31» мая 2023 г.

1. ЦЕЛЕВАЯ УСТАНОВКА: «Применение стохастической конкурентной модели Лотки-Вольтерры к исследованию генетической эволюции в ограниченной популяции»

2. СОДЕРЖАНИЕ НИР:

2.1 Изучить: литературу по моделям генетической эволюции

2.2 Выполнить: разработку алгоритмов анализа генетической эволюции в ограниченной популяции на основе модели Лотки-Вольтерры

2.3 Ознакомиться: с методами статистического моделирования

3. ДОПОЛНИТЕЛЬНОЕ ЗАДАНИЕ: ---

4. ОРГАНИЗАЦИОННО-МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ: выполнять задание в соответствии с Положением о практической подготовке обучающихся, утвержденным приказом Университета

Заведующий кафедрой
высшей математики

«09» февраля 2023 г.


(подпись)

Ю.И. Худак

СОГЛАСОВАНО

Руководитель НИР

«09» февраля 2023 г.


(подпись)

А.А. Лобузов

Задание получил:

«09» февраля 2023 г.


(подпись)

М.П. Большаков

ИНСТРУКТАЖ ПРОВЕДЕН:

РТУ МИРЭА, Институт искусственного интеллекта,
Кафедра высшей математики

Вид мероприятия	ФИО ответственного, подпись, дата	ФИО студента, подпись, дата
Охрана труда	А.А. Лобузов  «09» февраля 2023 г.	Большаков М.П.  «09» февраля 2023 г.
Техника безопасности	А.А. Лобузов  «09» февраля 2023 г.	Большаков М.П.  «09» февраля 2023 г.
Пожарная безопасность	А.А. Лобузов  «09» февраля 2023 г.	Большаков М.П.  «09» февраля 2023 г.
Правила внутреннего распорядка	А.А. Лобузов  «09» февраля 2023 г.	Большаков М.П.  «09» февраля 2023 г.



МИНОБРАЗОВАНИЯ РОССИИ

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования

«МИРЭА - Российский технологический университет»

РТУ МИРЭА

РАБОЧИЙ ГРАФИК ПРОВЕДЕНИЯ НИР

Студента Большаков М.П. 3 курса группы КМБО-01-20 очной формы обучения, обучающегося по направлению подготовки
01.03.02 «Прикладная математика и информатика»,
профиль «Математическое моделирование и вычислительная математика»

Неделя	Сроки выполнения	Этап	Отметка о выполнении
1	09.02.2023	Выбор темы НИР. Инструктаж по технике безопасности.	
1	09.02.2023	Вводная установочная лекция.	
2-10	18.04.2023	Обзор литературы	
11-13	05.05.2023	Описание модели	
14-16	25.05.2023	Расчёты по модели	
17	02.06.2023	Представление отчётных материалов по НИР и их защита. Передача материалов на кафедру для архивного хранения.	
	31.05.2023	Зачётная аттестация	ОТМЕТКА

Согласовано:

Заведующий кафедрой

Ю.И. Худак

Руководитель НИР

А.А. Лобузов

Обучающийся

М.П. Большаков

Оглавление

Обзор литературы.....	3
Описание рассматриваемых моделей	15
Результаты расчетов.....	18
Анализ результатов и выводы.....	37
Список литературы	39
Приложения	40

Обзор литературы

1. Blythe, R. A.; McKane, A. J. Stochastic models of evolution in genetics, ecology and linguistics. J. Stat. Mech. No 07, P07018, 2007.

В данной статье конкретно модель Лотки-Вольтерры отсутствует, но дается общее представление о стохастических моделях эволюции и их применение в генетике, экологии и лингвистике. В многих случаях эти модели разрешимы и дают представление об особенностях процессов эволюции в системе.

В статье приведены биологические термины, некоторые из которых в дальнейшем будут использоваться в данной работе:

Ген – переменная единица, которая несет информацию о некоторой черте особи.

Аллель – вариант гена.

Гаплоидный организм – это организм, который несет в себе только один вариант каждого гена.

Диплоидный организм – это организм, который несет в себе два варианта каждого гена.

Нейтральная модель – это модель без естественного отбора.

Идеальная популяция – это популяция, в которой особь, заменяемая в процессе рождения нового организма, выбирается с помощью равномерного распределения

Генетический дрейф - случайные изменения частот аллелей, происходящие в популяции при смене поколения.

В частности, в статье речь идет о нейтральных моделях, которыми могут, кстати говоря, являться некоторые частные случаи моделей Лотки-Вольтерры.

Сначала рассматривается модель Райта-Фишера как марковский процесс с дискретным временем, в котором общее количество аллелей считается постоянным каждое поколение, а каждый ген в текущем поколении является точной копией какого-то гена из прошлого. Все организмы являются гаплоидными и размножаются бесполом путем. Новое поколение $t + 1$ возникает за счет бесконечного количества гамет, случайно образованных организмами поколения t перед смертью. Вводятся понятия о вероятностях перехода от одного состояния системы к другому, вектора и матрицы переходных вероятностей.

$$\text{Вектор } \underline{P}(t) = \begin{pmatrix} P(1, t) \\ P(2, t) \\ P(3, t) \\ \vdots \end{pmatrix} \text{ содержит компоненты } P(i, t), \text{ которые равны ве-}$$

роятности, что в поколении t будет i аллелей A

$$\text{Коэффициенты } p_{nn'}, \text{ матрицы перехода } P = \begin{pmatrix} p_{11} & \cdots & p_{1n} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{n1} & \cdots & p_{nn} \end{pmatrix} \text{ показывают}$$

шанс того, что при текущем количестве $n' A$ аллелей в следующем поколении будет $n A$ аллелей. В дальнейшем матрица используется для нахождения собственных значений.

Сумма компонент вектора и суммы коэффициентов каждого столбца матрицы должны равняться единице. Такие матрицы называют стохастическими.

Матрица и вектор связаны следующим образом:

$$\underline{P}(t) = P \underline{P}(t - 1) = P P \underline{P}(t - 2) = P^t \underline{P}(0)$$

Затем идет обзор модели Морана, которая, как далее выяснится, связана с моделью Лотки-Вольтерры. В отличие от Райта-Фишера, после N выборов аллелей, где N – размер популяции, не обязательно каждый ген обязан быть заменен. Поколением считается период времени, за который происходит одна выборка аллели. Поэтому за одну смену поколение количество аллелей может

либо уменьшится на 1, либо не измениться, либо увеличиться на 1. Следовательно, матрица перехода получается трехдиагональная, что позволяет найти точные значения собственных значений и соответствующие собственные вектора.

Далее авторы отходят от концепции дискретного времени и переходят к непрерывному. Для этого вводятся понятия интенсивности (скорости) перехода за единицу времени, которые связаны следующим образом:

$$P_{nn'} = T(n|n')\Delta t + O(\Delta t)^2$$

Далее в статье рассматриваются мутации, острова, миграции, уравнение Фоккера-Планка, коалесцентная теория, неидеальные популяции, эффективный размер популяции, естественного отбора, которые, однако, не представляют ценности для данной научно-исследовательской работы.

2. Constable GW, McKane AJ. Models of genetic drift as limiting forms of the Lotka-Volterra competition model. Phys Rev Lett. 2015 Jan 23;114(3):038101. doi: 10.1103/PhysRevLett.114.038101. Epub 2015 Jan 22. PMID: 25659024

В данной статье описывается связь стохастической модели Лотки-Вольтерры с конвенциональными моделями генетического дрейфа, в частности с моделью Морана. Помимо всего прочего, приведены основные элементы модели Лотки-Вольтерры, которые будут в дальнейшем использованы для моделирования задач.

Мы начинаем с популяции, в которой находятся n_1 гаплоидных носителей первой аллели A_1 и n_2 носителей второй A_2 . Они рождаются с интенсивностями b_0 и b_1 и умирают с интенсивностями d_0 и d_1 соответственно.

Предположение о том, что размер популяции N является фиксированным (fixed) имеет за собой как биологические, так и математические причины, и поэтому едва бывает когда-либо поставлен под вопрос.

В отличие от популярных моделей Райта-Фишера и Морана, постулирование постоянности размера популяции не используется, поскольку такой подход способствует тому, что один параметр отвечает как за рождение, так и за смерть, что не позволяет разделить влияния каждого из этих по своему существу не совсем диаметрально противоположных процессов.

В некоторых других моделях вводится понятие эффективного размера популяции для избегания изменений в размере популяции (например, в среднем) для поддержания размера популяции N .

В модели Лотки-Вольтерры регулятором постоянства общего количества аллелей служит понятие конкуренции среди представителей как разных, так и одной и той же аллели, математически вводимое коэффициентом c_{ij} , который показывает, с какой интенсивностью носитель аллели A_i погибает в процессе конкуренции с носителем аллели A_j .

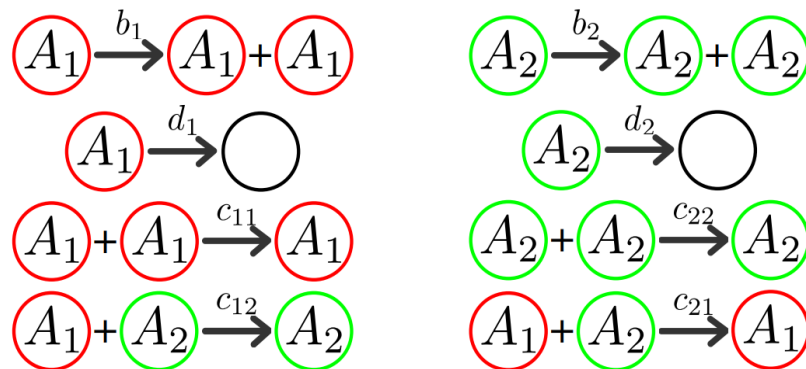


Рисунок 1.1 — Рождение, смерть и конкуренция носителей аллели.

Состояние системы однозначно определяется парой (n_1, n_2) – количества носителей каждой аллели. Следующим состоянием может быть одно из четырех возможных: $(n_1 + 1, n_2)$, $(n_1, n_2 + 1)$, $(n_1 - 1, n_2)$, $(n_1, n_2 - 1)$. Первые два могут быть достигнуты только рождением новой особи, а последние два – гибелью или следствием конкуренции, которые приведены на Рисунке 1.1.

Для перехода из текущего состояния в следующее вводятся интенсивности:

$$T_1(n_1 + 1, n_2 | n_1, n_2) = b_1 \frac{n_1}{V}$$

$$T_2(n_1, n_2 + 1 | n_1, n_2) = b_2 \frac{n_2}{V}$$

$$T_3(n_1 - 1, n_2 | n_1, n_2) = d_1 \frac{n_1}{V} + c_{11} \frac{n_1}{V} \frac{n_1}{V} + c_{12} \frac{n_2}{V} \frac{n_1}{V}$$

$$T_4(n_1, n_2 - 1 | n_1, n_2) = d_2 \frac{n_2}{V} + c_{22} \frac{n_2}{V} \frac{n_2}{V} + c_{21} \frac{n_1}{V} \frac{n_2}{V}$$

Параметр V – это не общее население популяции. Это некий размер системы, в котором расположена популяция. Обычно это площадь или объем территории, на которой обитают представители популяции.

3. Карлин С. Основы теории случайных процессов. М.: "Мир", 1971, — 537 с.

Данная книга содержит как основные элементы теории вероятностей, так и теории случайных процессов, причем присутствует целая глава, посвященная случайным (а также детерминированным) генетическим и экологическим процессам.

Пропуская определения функций распределения, плотности, математического ожидания, производящих функций и прочих базовых элементов теории, стоит, однако, обратить внимание на известную, и крайне важную теорему, которая является строгим математическим аргументом для справедливости анализа математической модели, речь о которой пойдет в данной работе. Речь идет о *Законе больших чисел*:

(Слабая формулировка) Пусть X_1, X_2, \dots - независимые одинаково распределенные случайные величины со средним m и конечной дисперсией. Тогда для любого $\varepsilon > 0$

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P \left\{ \left| \frac{X_1 + \dots + X_n}{n} - m \right| \leq \varepsilon \right\} = 1$$

(Усиленная формулировка) Пусть X_1, X_2, \dots - те же случайные величины. Тогда для любых $\varepsilon, \delta > 0$ существует целое число $N(\varepsilon, \delta)$, такое, что

$$\lim_{n \rightarrow \infty} P \left\{ \left| \frac{X_1 + \dots + X_n}{n} - m \right| \geq \varepsilon \text{ для всех } n \geq N(\varepsilon, \delta) \right\} < \delta$$

Далее в книге приводятся определения марковского и стационарного процесса, кои будут иметь место в модели.

Пусть задана случайная величина X_t , которая принимает некое значение в момент времени t . Марковским процессом называется такой процесс, что является верным следующее:

$$P(a < X_t \leq b | X_{t_1} = x_1, X_{t_2} = x_2, \dots, X_{t_n} = x_n) = P(a < X_t \leq b | X_{t_n} = x_n)$$

при $t_1 < t_2 < \dots < t_n < t$.

Стационарным процессом в узком процессе называется такой процесс, что совместные распределения семейств случайных величин

$$(X_{t_1+h}, X_{t_2+h}, \dots, X_{t_n+h}) \text{ и } (X_{t_1}, X_{t_2}, \dots, X_{t_n})$$

одинаковы при всех $h > 0$ и всех t_1, t_2, \dots, t_n

Среди примеров марковских цепей, приводимых в дальнейшем в книге, особенно примечательны так называемые “случайные блуждания”.

Одномерный случай строится следующим образом: если текущее состояние объекта i , то за один шаг он может перейти в одно из соседних состояний (i —

1 или $i + 1$), либо остаться в i . Если пространство состояний – множество неотрицательных целых чисел, то матрица переходных вероятностей случайного блуждания имеет вид:

$$P = \begin{pmatrix} r_0 & p_0 & 0 & \dots & \dots \\ q_1 & r_1 & p_1 & 0 & \dots \\ 0 & q_2 & r_2 & p_2 & \dots \\ \vdots & \cdot & & \ddots & \\ & & \cdot & 0 & q_i & r_i & p_i & 0 \\ & & & & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \end{pmatrix}$$

где $q_i > 0, r_i > 0, p_i \geq 0, q_i + r_i + p_i = 1, i = 1, 2, \dots, r_0 \geq 0, p_0 \geq 0, r_0 + p_0 = 1$

$P(X_{n+1} = i + 1 | X_n = i) = p_i; P(X_{n+1} = i - 1 | X_n = i) = q_i;$

$P(X_{n+1} = i | X_n = i) = r_i$

Для n – мерного случая случайного блуждания соседними состояниями является целочисленная решетка в E^n , точки которой это наборы целочисленных чисел. В классическом симметричном варианте вероятности определяются следующим образом:

$$P_{kl} = \begin{cases} \frac{1}{2n}, & \text{если } \sum_{i=1}^n |l_i - k_i| = 1 \\ 0 & \text{в противном случае} \end{cases}$$

Несколько глав далее начинается описание марковских цепей с непрерывным временем. Вводится понятие пуассоновского процесса:

Пуассоновский процесс – марковский процесс, принимающий неотрицательные целочисленные значения и обладающий следующими свойствами:

1. $P(X(t + h) - X(t) = 1 | X(t) = x) = \lambda h + o(h)$ при $h \rightarrow 0$ ($x = 0, 1, 2, \dots$)
2. $P(X(t + h) - X(t) = 0 | X(t) = x) = 1 - \lambda h + o(h)$ при $h \rightarrow 0$
3. $X(0) = 0$

Затем рассматриваются примеры таких процессов, одним из которых является процесс рождения и гибели, который представляет собой марковский процесс с состояниями $0, 1, 2, \dots$ и стационарными вероятностями перехода, т.е.

$$P_{ij}(h) = P(X(t+h) = j | X(t) = i)$$

$P_{ij}(t)$ удовлетворяет следующим постулатам:

1. $P_{i,i+1}(h) = \lambda_i h + o(h)$ при $h \rightarrow 0, i \geq 0$ – вероятность рождения
2. $P_{i,i-1}(h) = \mu_i h + o(h)$ при $h \rightarrow 0, i \geq 1$ – вероятность гибели
3. $P_{i,i}(h) = 1 - (\lambda_i + \mu_i)h + o(h)$ при $h \rightarrow 0, i \geq 0$
4. $P_{i,j}(0) = \delta_{ij}$
5. $\mu_0 = 0, \lambda_0 > 0, \lambda_i, \mu_i > 0$

Матрица переходных вероятностей имеет следующий вид:

$$P = \begin{pmatrix} -\lambda_0 & \lambda_0 & 0 & \dots & \dots \\ \mu_1 & -(\mu_1 + \lambda_1) & \lambda_1 & 0 & \dots \\ 0 & \mu_2 & -(\mu_2 + \lambda_2) & \lambda_2 & \dots \\ \vdots & \cdot & \cdot & \ddots & \cdot \\ \cdot & \cdot & \cdot & 0 & \mu_i & -(\mu_i + \lambda_i) & \lambda_i & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \end{pmatrix}$$

Коэффициенты удовлетворяют уравнению Чепмена-Колмогорова:

$$P_{ij}(t+s) = \sum_{k \in E} P_{ik}(t)P_{kj}(s) \quad \forall i, j = 1, 2, \dots; t, s \geq 0$$

При такой математической модели возникает крайне важный факт, который строго доказывается в книге – длительность пребывания процесса $X(t)$ в состоянии i имеет показательное распределение с параметром $\lambda = \lambda_i + \mu_i$.

4. Hening, A., Nguyen, D.H. Stochastic Lotka–Volterra food chains. J. Math. Biol. 77, 135–163 (2018).

В данной статье рассматривается модель Лотки-Вольтерра из $n - 1$ хищника и 1 жертвы. $j - 1$ -ый хищники поедают j -ые особи и пожираются $j + 1$ -ыми хищниками.

Модель описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} dx_1(t) &= x_1(t)(a_{10} - a_{11}x_1(t) - a_{12}x_2(t)) dt \\ dx_2(t) &= x_2(t)(-a_{20} + a_{21}x_1(t) - a_{23}x_3(t)) dt \\ &\vdots \\ dx_{n-1}(t) &= x_{n-1}(t)(-a_{n-1,0} + a_{n-1,n-2}x_{n-2}(t) - a_{n-1,n}x_n) dt \\ dx_n(t) &= x_n(t)(-a_{n0} + a_{n,n-1}x_{n-1}(t)) dt. \end{aligned}$$

где $x_i(t)$ – плотность i -ых особей.

Будем называть систему постоянной, если любое решение $x(t) = (x_1(t), \dots, x_n(t))$ с $x(0) \in R_+^n$ удовлетворяет:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \sup x_i(t) > 0, i = 1, \dots, n$$

В противном случае, если для особей i верно:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_i(t) = 0$$

то говорим, что особи i вымерли.

Было показано, что постоянность или вымирание может быть определена одним единственным параметром, который зависит от коэффициентов a_{ij} . Он определяется следующим образом:

$$\begin{aligned} \kappa(n) = \kappa &= a_{10} - \frac{a_{11}}{a_{21}} \left[a_{20} + \sum_{j=2}^k \left(\prod_{i=2}^j \frac{a_{2i-2,2i-1}}{a_{2i,2i-1}} \right) a_{2j,0} \right] \\ &\quad - \sum_{j=1}^l \left(\prod_{i=1}^j \frac{a_{2i-1,2i}}{a_{2i+1,2i}} \right) a_{2j+1,0} \end{aligned}$$

$$\text{где } k = \lfloor \frac{n}{2} \rfloor, l = \begin{cases} \frac{n}{2} - 1, & \text{если } n - \text{четное} \\ \frac{(n-1)}{2}, & \text{если } n - \text{нечетное} \end{cases}$$

Теорема 4.1 Пищевая цепь, определенная выше, является постоянной, если $k(n) > 0$ и не является (т.е. какие-то особи вымирают), если $k(n) < 0$.

5. Mimmo Iannelli, Andrea Pugliese An Introduction to Mathematical Population Dynamics: Along the trail of Volterra and Lotka Unitext 79 - La Matematica per il 3+2 Springer International Publishing 2014.

Высокий интерес представляет глава о стохастических моделях роста популяции. В ней написано, что в стохастических моделях будущие состояния популяции абсолютно являются результатом выборки из некоего случайного распределения, и что точно предсказать будущее нельзя, даже если знать настоящее, за исключением некоторых тривиальных случаев (например, носители одной или всех аллелей вымерли).

В главе рассматривается демографическая стохастичность (demographic stochasticity), в которых биологические популяции конечны и дискретны – они меняются только если один или более индивидов рождается, умирает, иммигрирует или эмигрирует.

Рассматривается процесс рождения и смерти со следующими предположениями:

$$P(N(t+h) = i+1 | N(t) = i) = \lambda_i h + o(h)$$

$$P(N(t+h) = i-1 | N(t) = i) = \mu_i h + o(h)$$

$$\sum_{j: |j-i| > 1} P(N(t+h) = j | N(t) = i) = o(h)$$

где $N(t)$ – случайная величина, означающая количество индивидов в момент времени t .

$N(t)$ не может быть отрицательной, поэтому необходимо предположить, что $\mu_0 = 0$.

В частности, рассматриваются две модели роста популяции:

1. Мальтузианская, в которой интенсивности рождения и смерти линейно зависят от текущего количества индивидов в популяции:

$$\lambda_i = \lambda i, \mu_i = \mu i$$

где λ и μ положительные константы

2. Логистическая, в которой интенсивности имеют следующий вид:

$$\lambda_i = \lambda i, \mu_i = \mu i + \nu i^2$$

где константы λ , μ и ν положительные.

Вторая модель представляет особый интерес, поскольку рассматриваемая в этой работе модель Лотки-Вольтерры является ее представителем.

Следующий параграф главы посвящен вопросу о вероятности вымирания популяции, что уже гораздо более релевантно. Предполагается:

$$\lambda_0 = 0, \lambda_i + \mu_i > 0 \text{ при } i > 0$$

Первое условие означает, что в состоянии 0, т.е. при гибели каждого индивида, популяции рождение невозможно, второе – то, что состояние 0 – единственное, которое обладает таким свойством.

Приводятся формулы для вероятности рождения и гибели:

$$p_i = \frac{\lambda_i}{\lambda_i + \mu_i}, q_i = \frac{\mu_i}{\lambda_i + \mu_i}$$

После нескольких страниц математических выкладок выходит то, что популяция, подчиняющаяся логистической модели, всегда обречена на вымирание вне зависимости от начального состояния.

Для Мальтузианской модели условие $\lambda \leq \mu$ гарантирует вымирание популяции.

Для этой модели также рассматривается вопрос о времени вымирания популяции.

$$\tau = \inf \{t: N(t) = 0\}$$

Итого:

$$M[\tau|N(0) = i] = +\infty \text{ при } \lambda = \mu$$

$$M[\tau|N(0) = 1] = \frac{1}{\lambda} \log \left(\frac{\mu}{\mu - \lambda} \right) \text{ при } \lambda < \mu$$

Затем ставится такой же вопрос при ограничении размера популяции следующим образом:

$$\lambda_i = \begin{cases} \lambda i, & \text{если } i < K \\ 0, & \text{если иначе} \end{cases}, \mu_i = \mu i$$

что позволяет рассмотреть задачу при $\lambda > \mu$

Получаем:

$$M[\tau|N(0) = 1] \approx \frac{1}{\left(1 - \frac{\mu}{\lambda}\right)^K} \left(\frac{\lambda}{\mu}\right)^{K-1} \text{ при } \lambda > \mu$$

$$M[\tau|N(0) = 1] \approx \log(K) + \gamma \text{ при } \lambda = \mu$$

$$M[\tau|N(0) = 1] = \frac{1}{\lambda} \log \left(\frac{\mu}{\mu - \lambda} \right) \text{ при } \lambda < \mu$$

Описание рассматриваемых моделей

Имеется популяция, в которой n_1 носителей первой аллели A_1 и n_2 носителей второй аллели A_2 ; причем $n_1 + n_2 \leq 5$. Они могут размножаться с интенсивностями b_1 и b_2 , умирать под влиянием интенсивностей смерти d_1 и d_2 и конкуренции $c_{11}, c_{12}, c_{21}, c_{22}$. c_{ij} показывает, с какой интенсивностью носитель аллели A_i погибает в процессе конкуренции с носителем аллели A_j .

Состояние системы будут обозначаться $(n_1, n_2) = \vec{n}$. Начальным состоянием является $(i, 5 - i)$, где $i = 0, 1, \dots, 5$. Соседними (или смежными) состояниями, в которые можно перейти из (n_1, n_2) могут являться следующие четыре возможных:

$(n_1 + 1, n_2)$ и $(n_1, n_2 + 1)$, если $n_1 + n_2 < 5$

$(n_1 - 1, n_2)$, если $n_1 > 0$

$(n_1, n_2 - 1)$, если $n_2 > 0$

Интенсивности переходов имеют следующий вид:

$$T_0(n_1 + 1, n_2 | n_1, n_2) = b_1 \frac{n_1}{V}$$

$$T_1(n_1, n_2 + 1 | n_1, n_2) = b_2 \frac{n_2}{V}$$

$$T_2(n_1 - 1, n_2 | n_1, n_2) = d_1 \frac{n_1}{V} + c_{11} \frac{n_1}{V} \frac{n_1}{V} + c_{12} \frac{n_2}{V} \frac{n_1}{V}$$

$$T_3(n_1, n_2 - 1 | n_1, n_2) = d_2 \frac{n_2}{V} + c_{22} \frac{n_2}{V} \frac{n_2}{V} + c_{21} \frac{n_1}{V} \frac{n_2}{V}$$

Из них можно заключить, что состояние $(0,0)$ - единственное финальное для каждой популяции.

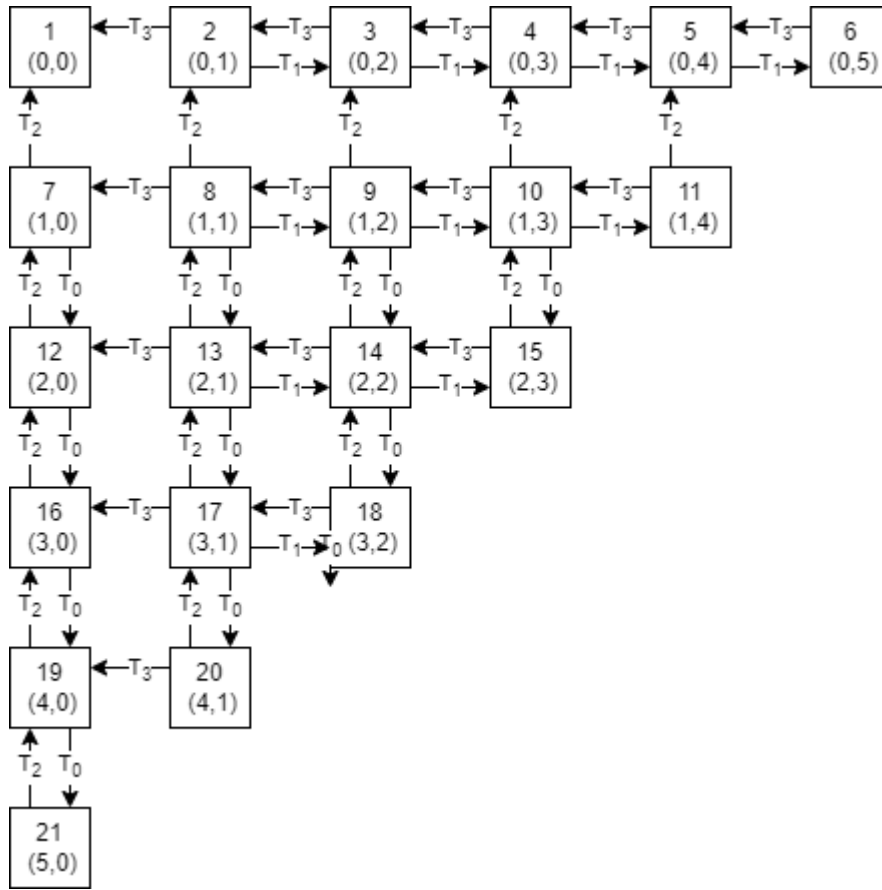


Рисунок 2.1 — Состояния системы и возможные переходы.

Для удобства каждому уникальному состоянию взаимно однозначно сопоставлено натуральное число от 1 до 21 (см. Рисунок 2.1).

Для подсчета вероятностей перехода используется следующая формула:

$$P_{\vec{n}, \vec{n}'} = \frac{T_i(\vec{n}, \vec{n}')}{\sum_j T_j(\vec{n})}$$

где $T_i(\vec{n}, \vec{n}')$ это интенсивность перехода из состояния \vec{n} в \vec{n}' , а $\sum_j T_j(\vec{n}, \vec{n}')$ – сумма интенсивностей перехода в смежные к \vec{n} состояния.

Для выбора следующего состояния осуществляется выборка случайного числа α из равномерно распределенного отрезка $[0,1]$. Затем из α поочередно вычитаются упорядоченные вероятности перехода. Состояние, при вычитании вероятности перехода в которое α становится неположительным значением, выбирается следующим.

Для подсчета времени пребывания в состоянии \vec{n} осуществляется выборка случайного числа из показательного распределения с параметром $\lambda = \sum_j T_j(\vec{n}, \vec{n}')$.

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T3	-(T1+T3)	T1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	T3	-(T1+T3)	T1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	T3	-(T1+T3)	T1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	T3	-(T1+T3)	T1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	T3	-T3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T2	0	0	0	0	0	-(T0+T2)	0	0	0	0	T0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	T2	0	0	0	0	T3	-(T0+T1+T2+T3)	T1	0	0	T0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	T2	0	0	0	0	T3	-(T0+T1+T2+T3)	T1	0	0	T0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	T2	0	0	0	0	T3	-(T0+T1+T2+T3)	T1	0	0	T0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	T2	0	0	0	0	T3	-(T2+T3)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	T2	0	0	0	0	-(T0+T2)	0	0	0	T0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	T2	0	0	0	T3	-(T0+T1+T2+T3)	T1	0	0	T0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	T2	0	0	0	T3	-(T0+T1+T2+T3)	T1	0	0	T0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	T2	0	0	0	T3	-(T2+T3)	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	T2	0	0	0	0	-(T0+T2)	0	T0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	T2	0	0	T3	-(T0+T1+T2+T3)	T1	0	T0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	T2	0	0	T3	-(T2+T3)	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-(T0+T2)	0	T0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	T2	0	T3	-(T2+T3)
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	T2	-T2

Рисунок 2.2 — Матрица переходных вероятностей

Результаты расчетов

Начальные значения интенсивностей рождения, гибели и конкуренции:

$$b_{01} = 2, b_{02} = 1$$

$$d_{01} = 1, d_{02} = 2$$

$$c_{011} = 1, c_{012} = 2, c_{021} = 2, c_{022} = 1$$

Выбиралось начальное состояние системы, затем отдельно каждый из этих параметров варьировался от a до $a + 3$ с шагом 0.05. При каждом шаге увеличения N раз генерировались популяции до их вымирания и высчитывались средние арифметические следующих четырех характеристик:

$SDeg$ - число шагов (событий) до вырождения популяции;

$TDeg$ - время до вырождения популяции;

$MN1$ - среднее число особей вида 1 в период $[0; TDeg]$;

$MN2$ – среднее число особей вида 2 в период $[0; TDeg]$;

которые вычисляются по следующим формулам:

$$SDeg = N_0$$

$$TDeg = T_{\text{сoб}}(N_0)$$

$$MN1 = \frac{1}{N_0} \sum_{i=0}^N C(i)[0]$$

$$MN2 = \frac{1}{N_0} \sum_{i=0}^N C(i)[1]$$

где N_0 – номер последнего события, $T_{\text{сoб}}(i)$ – время события i , $C(i)$ – пара чисел, где первое – количество носителей первой аллели, а второе, соответственно, второй, в событии i .

$T_{\text{соб}}(i) = \sum_{j=0}^{i-1} t_{\text{ож}}(j)$, где $t_{\text{ож}}(j)$ – это время, которое прошло при переходе из состояния j в $j + 1$.

Таблица 3.1 — Пример траектории популяции при начальных значениях параметров и начального состояния (2,3).

Номер события	$T_{\text{соб}}$	C	$t_{\text{ож}}$
0	0	(2,3)	0.30379
1	0.30379	(1,3)	0.02243
2	0.32622	(2,3)	0.56499
3	0.89121	(2,2)	0.36398
4	1.25519	(2,3)	1.18455
5	2.43974	(2,2)	0.23359
6	2.67333	(2,1)	0.65935
7	3.33268	(1,1)	1.87472
8	5.2074	(1,0)	0.46325
9	5.67065	(0,0)	

Например, для траектории, информация о которой указана в таблице 4.1, характеристики принимают следующие значения:

$$SDeg = 9, TDeg = 5.67065, MN1 = 1. (6), MN2 = 2$$

Ниже приведены некоторые из получившихся графиков зависимости характеристик от параметров при заданном начальном состоянии и количестве

траекторий. Для графиков с уникальной парой параметра и начального состояния кол-во траекторий выбиралось из соображений о времени вычисления и гладкости графиков.

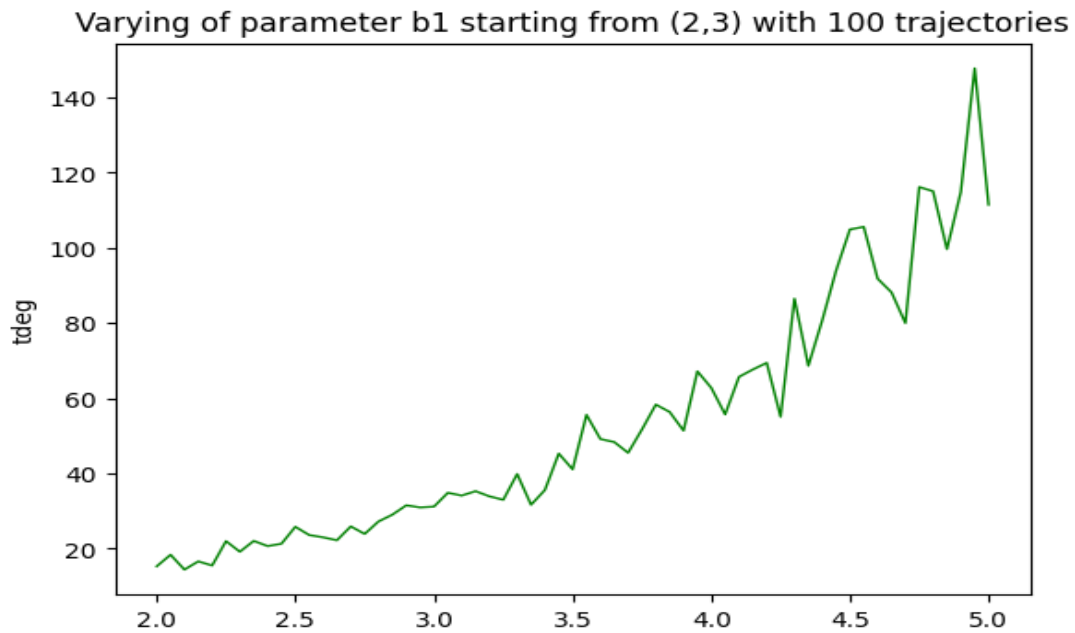


Рисунок 3.1 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра b_1 для начального состояния (2,3) со 100 траекториями.

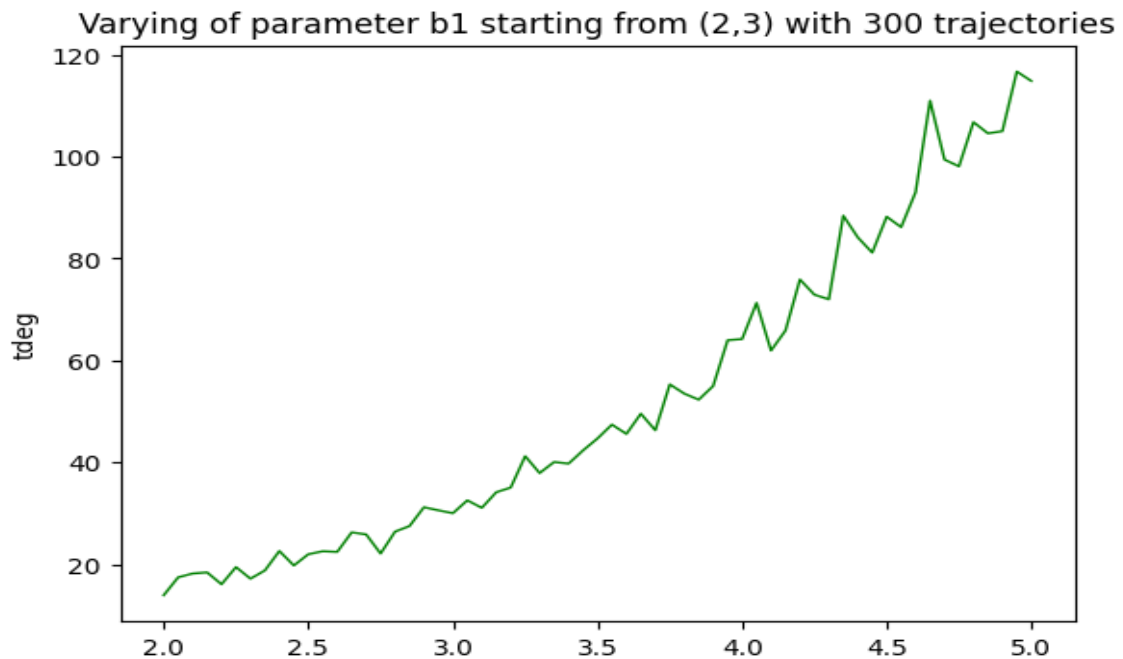


Рисунок 3.2 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра b_1 для начального состояния (2,3) с 300 траекториями.

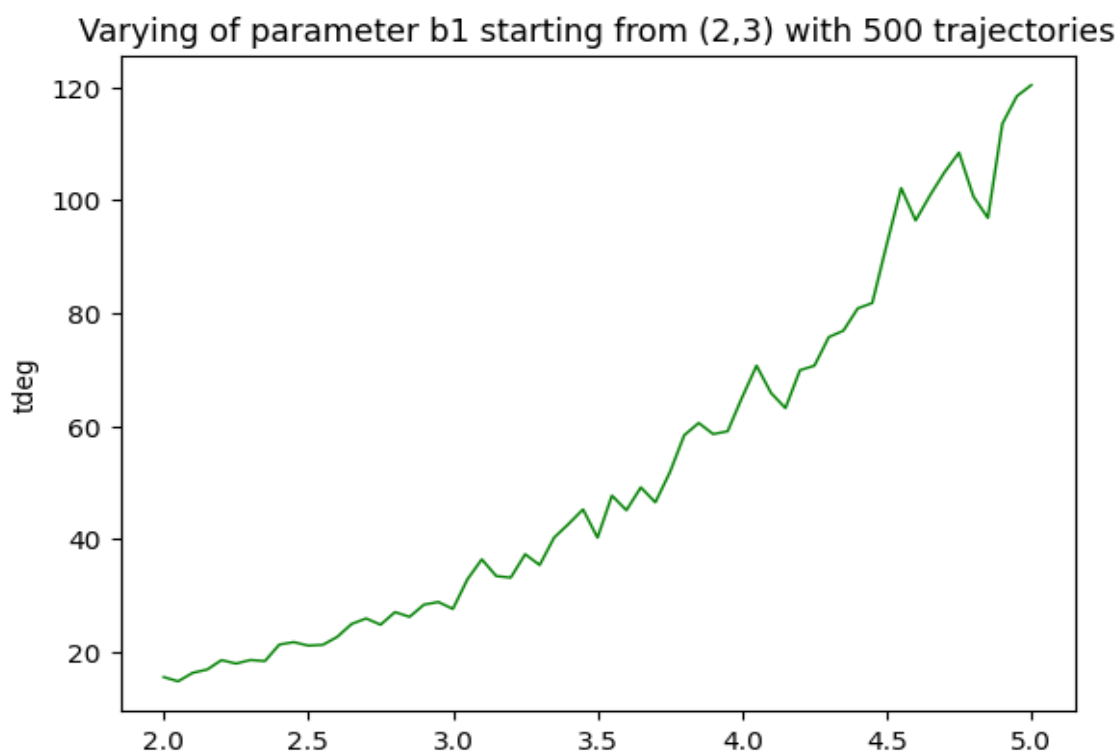


Рисунок 3.3 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра b_1 для начального состояния (2,3) с 500 траекториями.

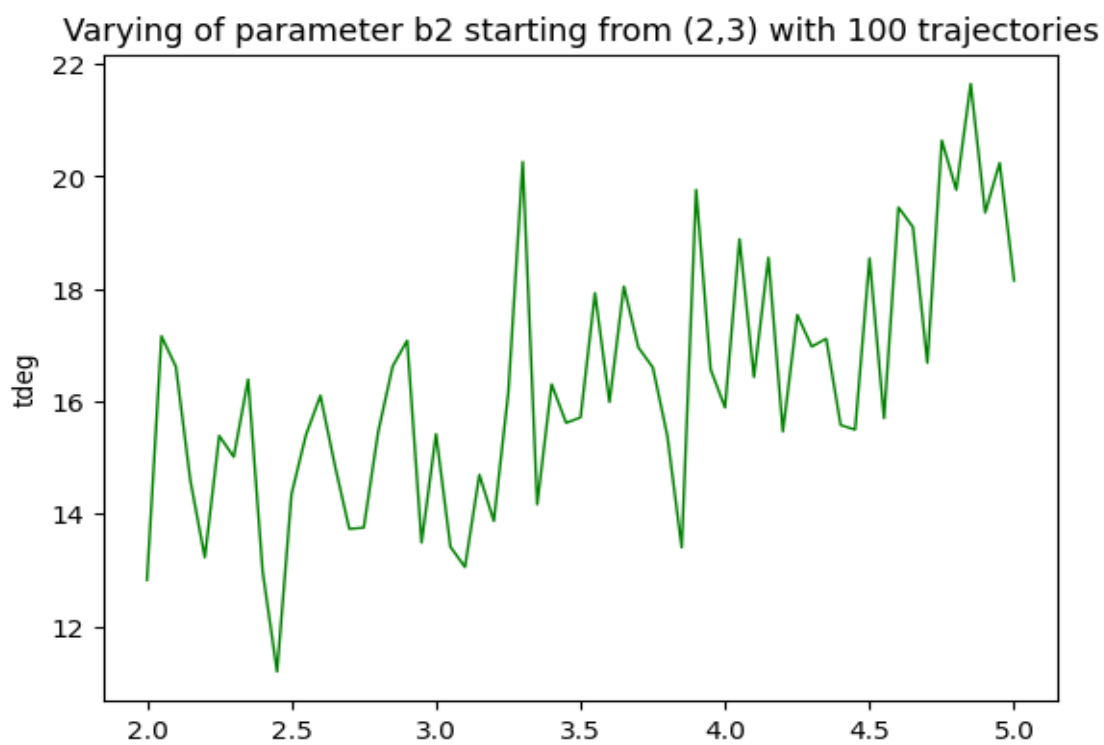


Рисунок 3.4 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра b_2 для начального состояния (2,3) со 100 траекториями.

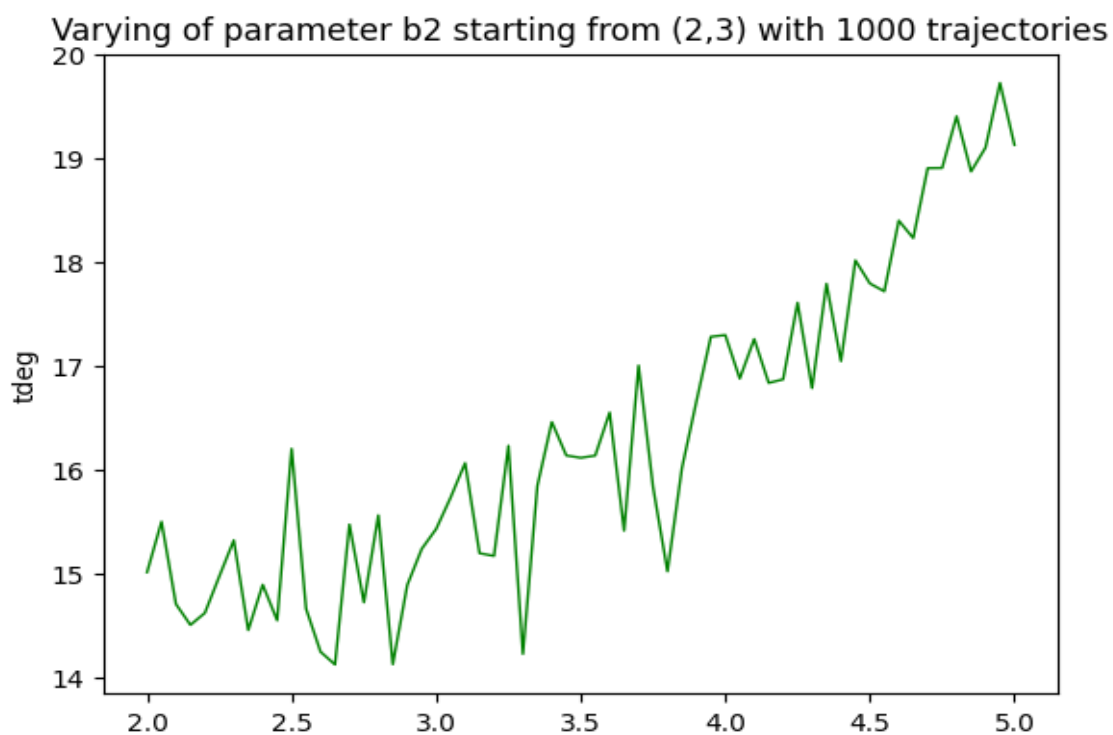


Рисунок 3.5 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра b_2 для начального состояния (2,3) с 1000 траекториями.

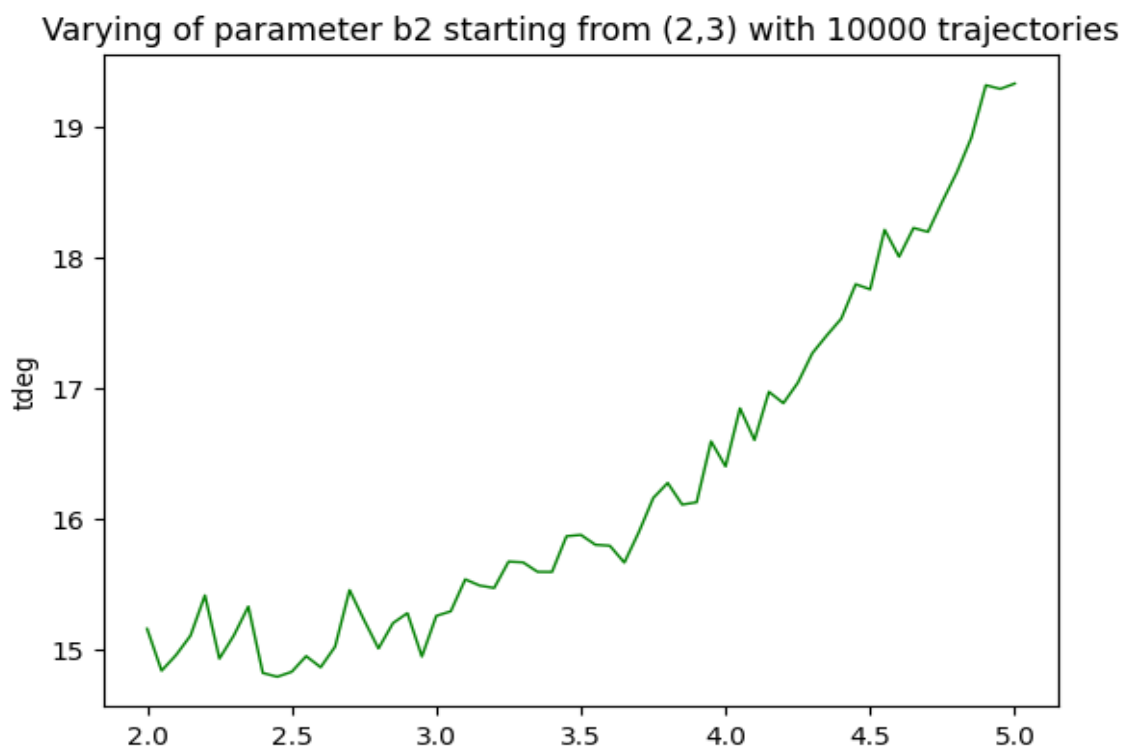


Рисунок 3.6 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра b_2 для начального состояния (2,3) с 10000 траекториями.

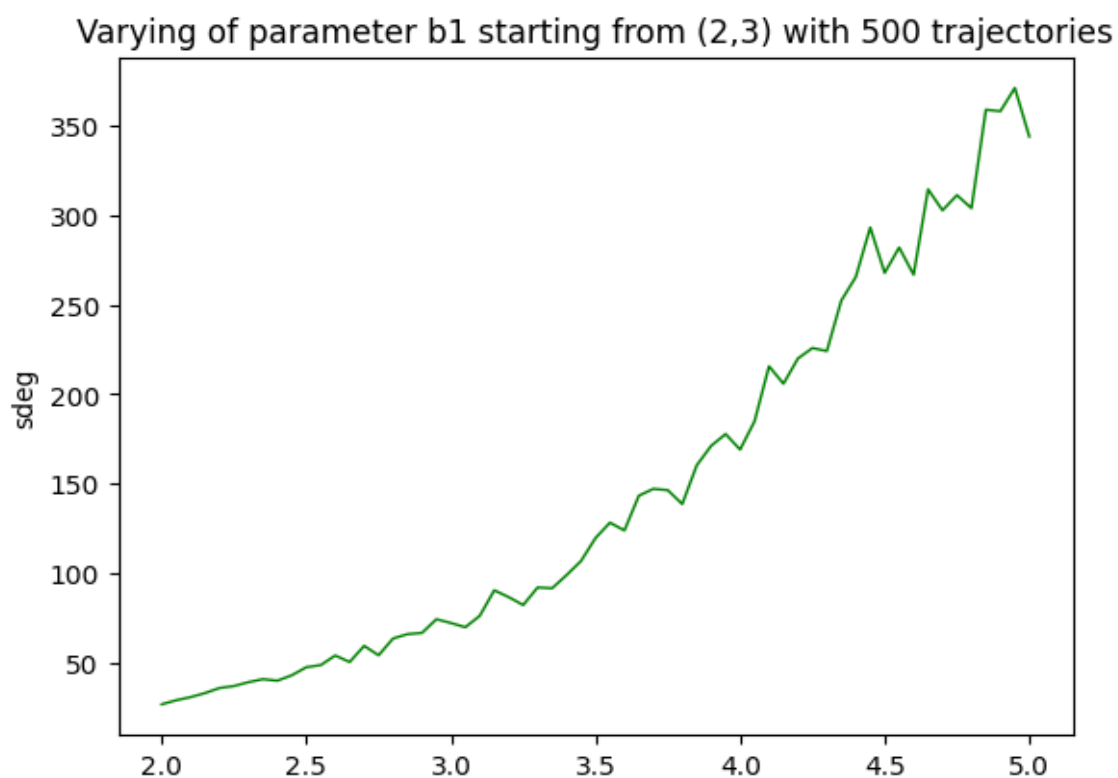


Рисунок 3.7 — Зависимость характеристики SDeg от изменения параметра b_1 для начального состояния (2,3) с 500 траекториями.

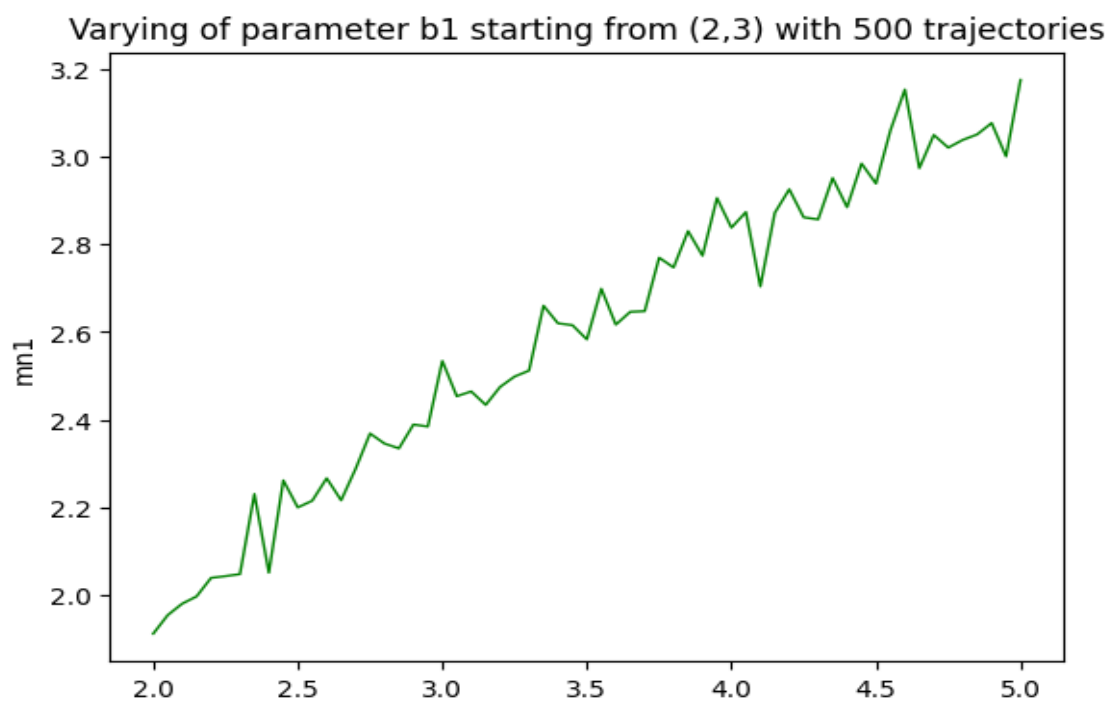


Рисунок 3.8 — Зависимость характеристики MN1 от изменения параметра b_1 для начального состояния (2,3) с 500 траекториями.

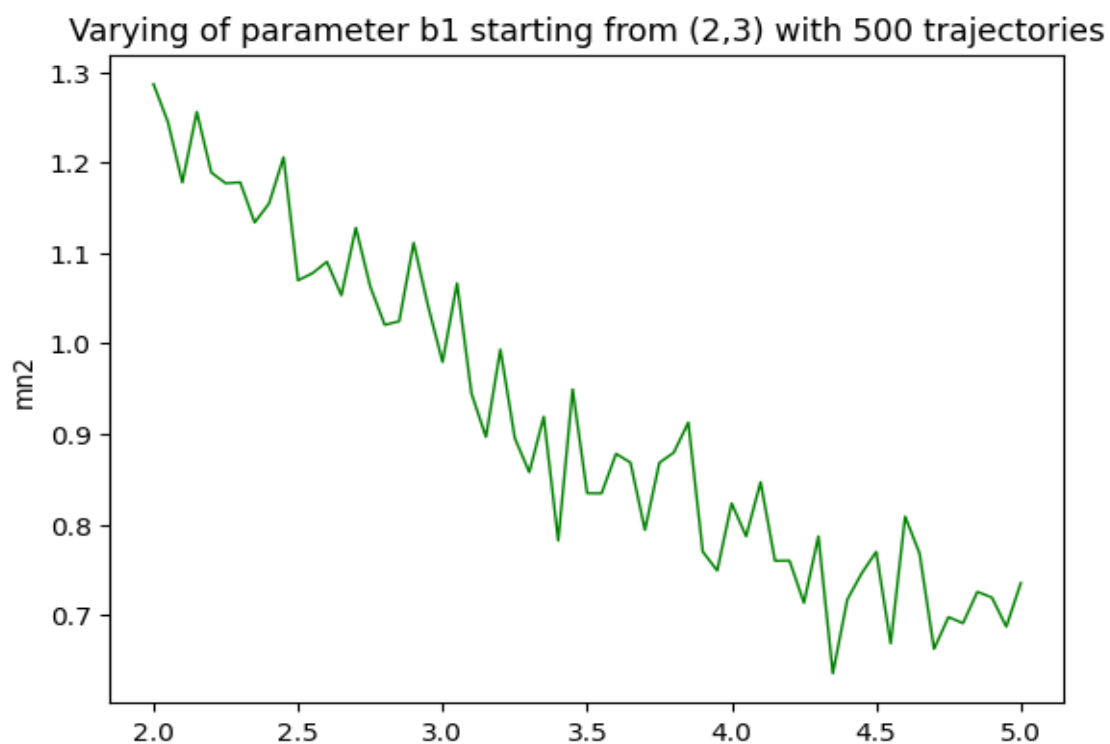


Рисунок 3.9 — Зависимость характеристики $MN2$ от изменения параметра b_1 для начального состояния (2,3) с 500 траекториями.

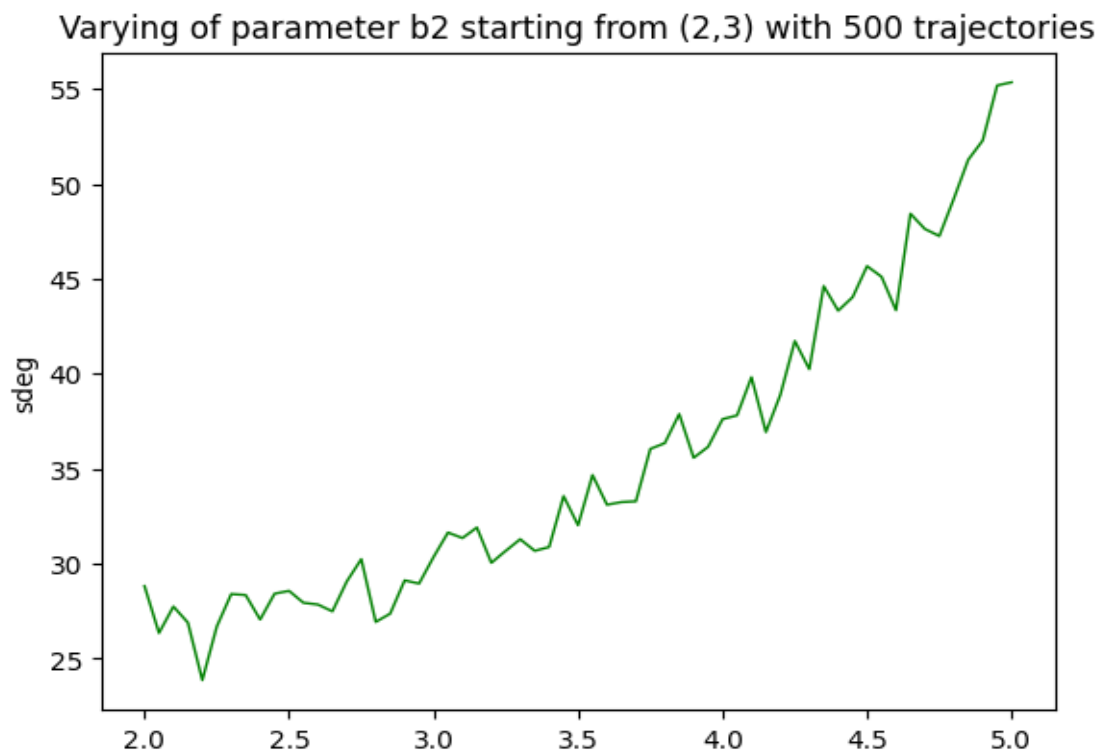


Рисунок 3.10 — Зависимость характеристики $SDeg$ от изменения параметра b_2 для начального состояния (2,3) с 500 траекториями.

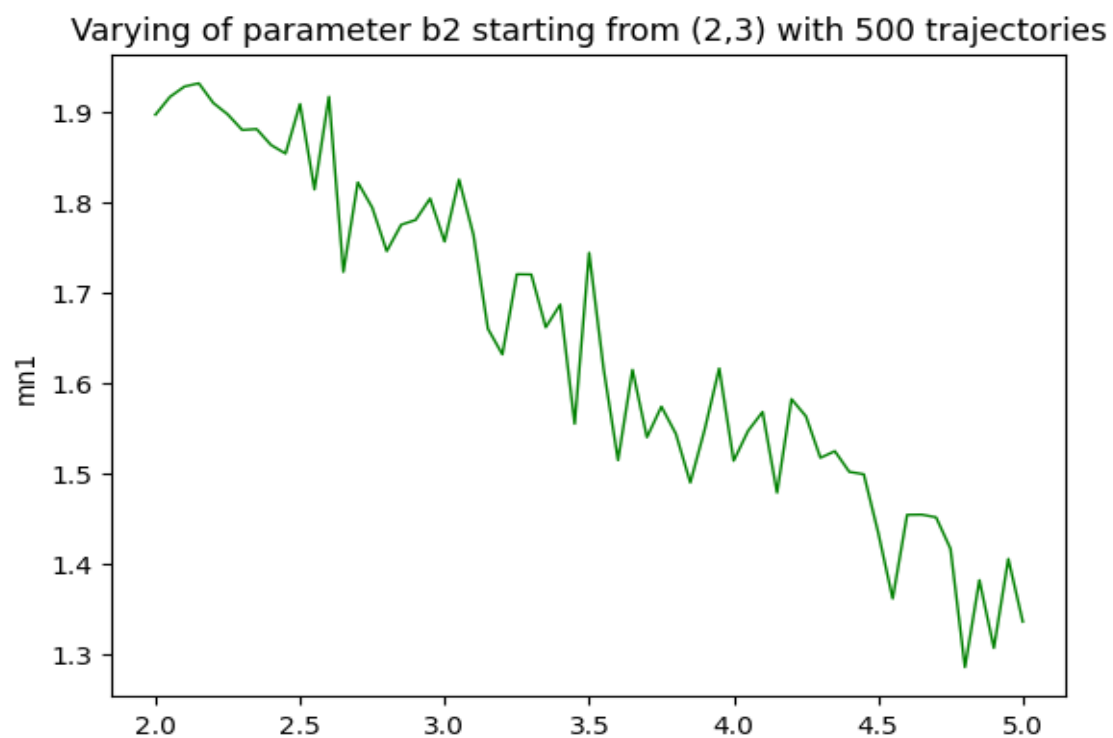


Рисунок 3.11 — Зависимость характеристики MN1 от изменения параметра b_2 для начального состояния (2,3) с 500 траекториями.

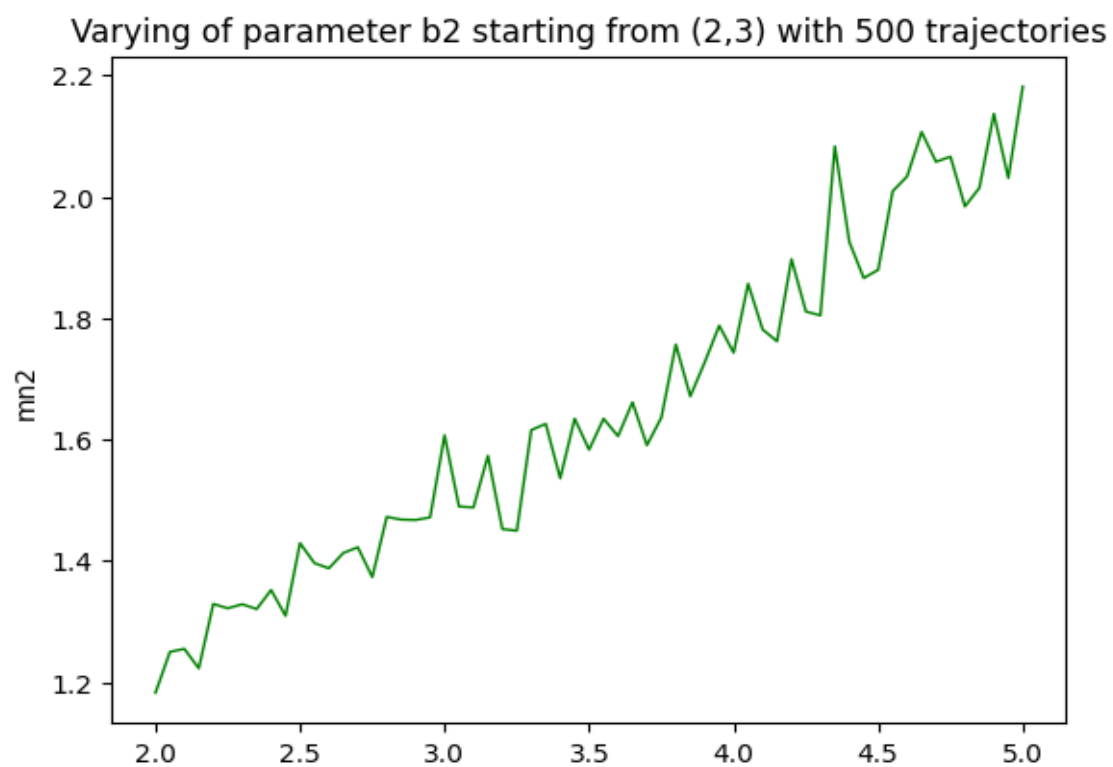


Рисунок 3.12 — Зависимость характеристики MN2 от изменения параметра b_2 для начального состояния (2,3) с 500 траекториями.

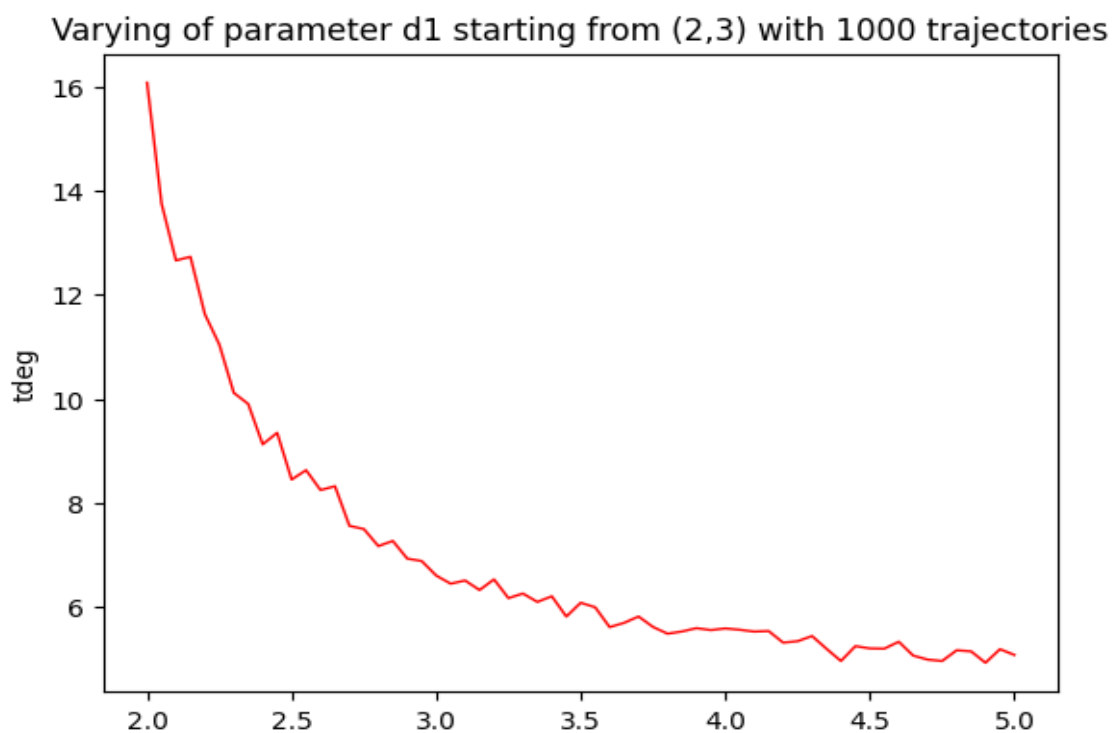


Рисунок 3.13 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра d_1 для начального состояния (2,3) с 1000 траекториями

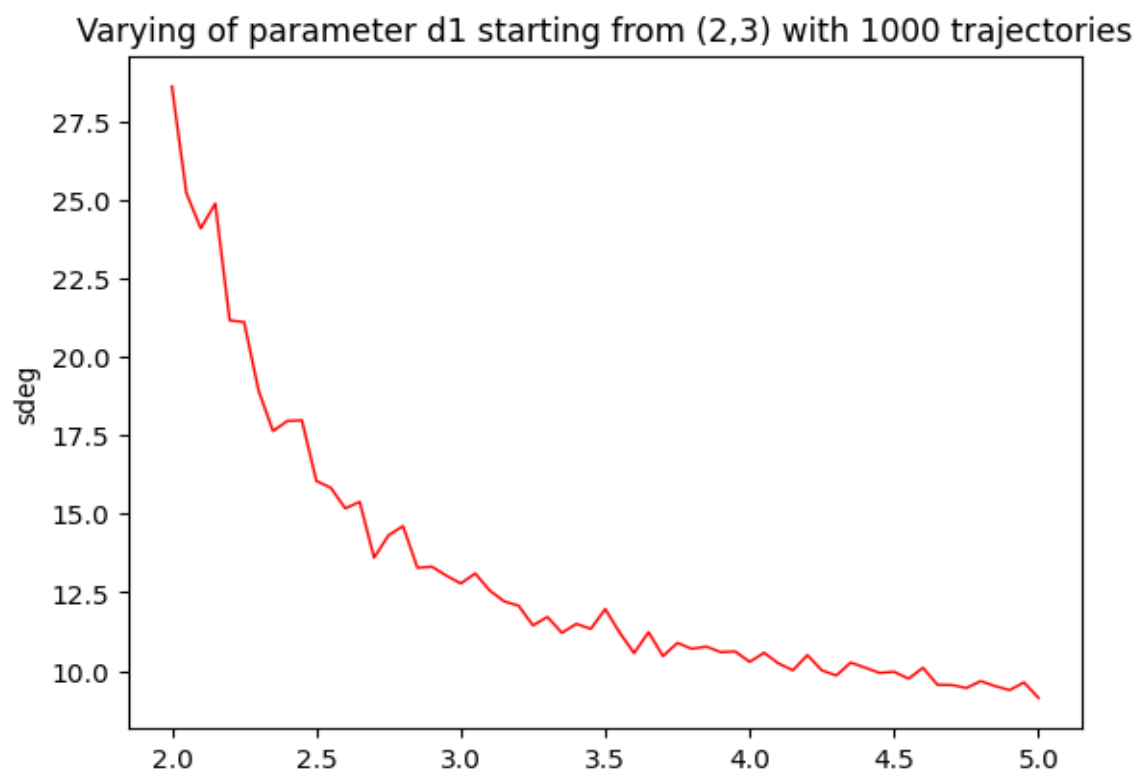


Рисунок 3.14 — Зависимость характеристики SDeg от изменения параметра d_1 для начального состояния (2,3) с 1000 траекториями

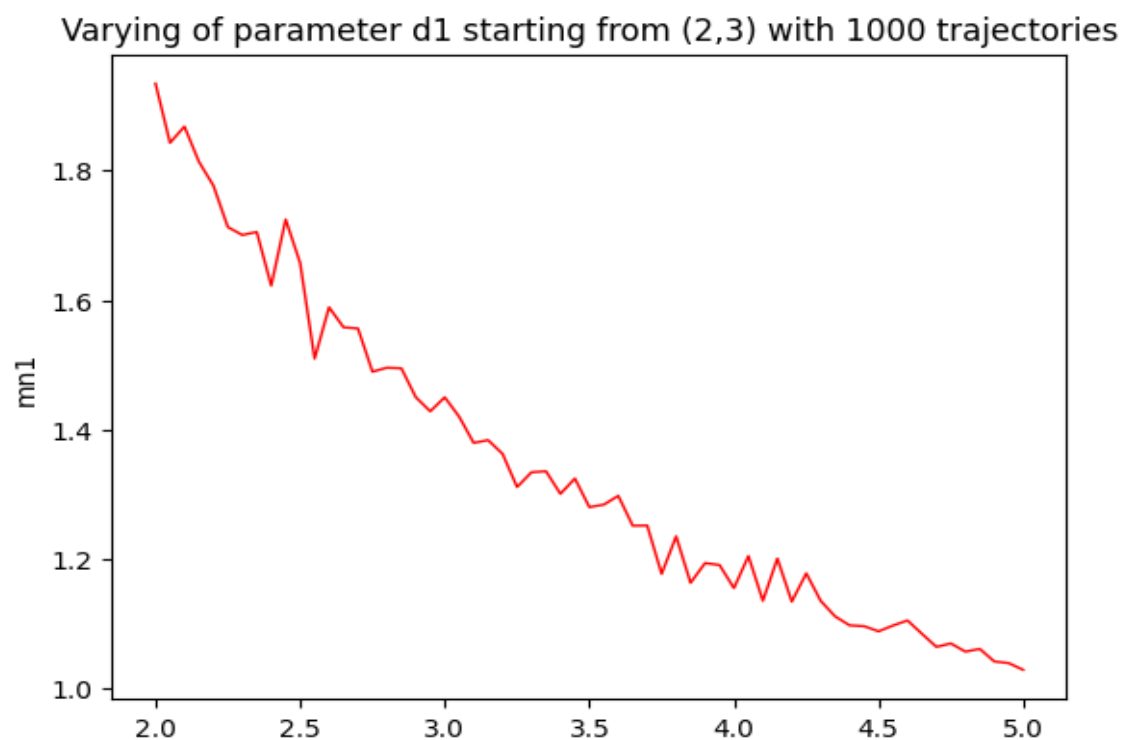


Рисунок 3.15 — Зависимость характеристики MN1 от изменения параметра d_1 для начального состояния (2,3) с 1000 траекториями

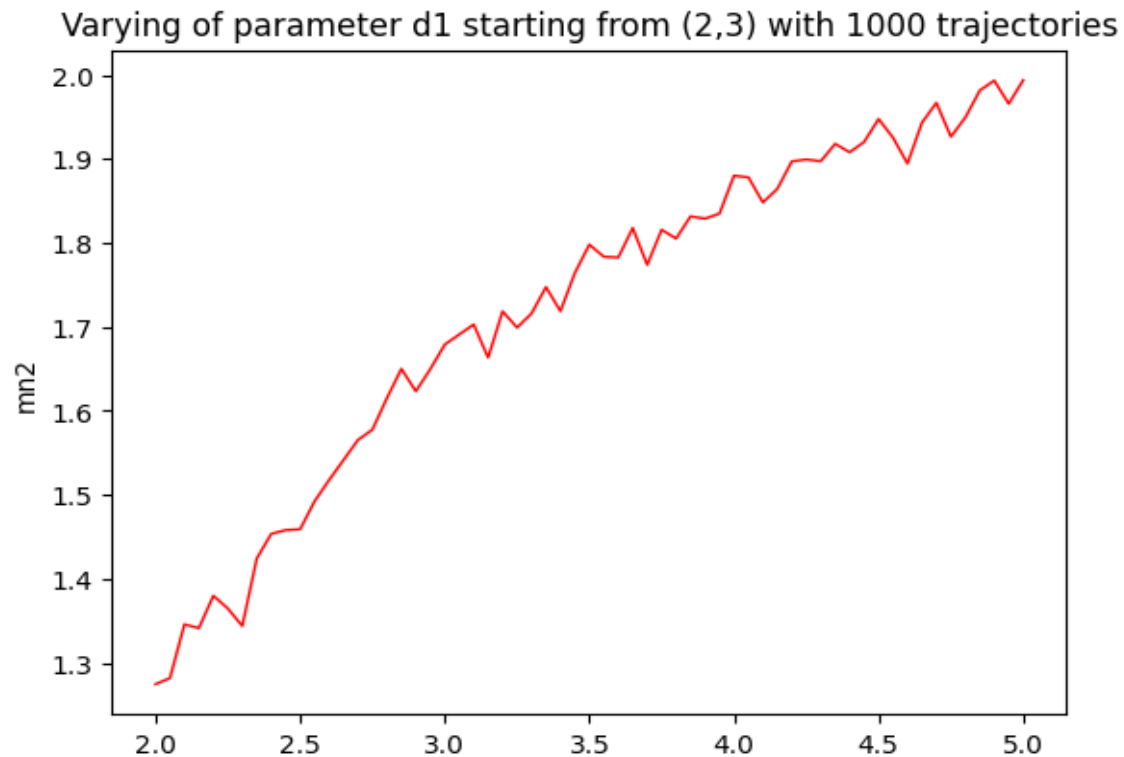


Рисунок 3.16 — Зависимость характеристики MN2 от изменения параметра d_1 для начального состояния (2,3) с 1000 траекториями

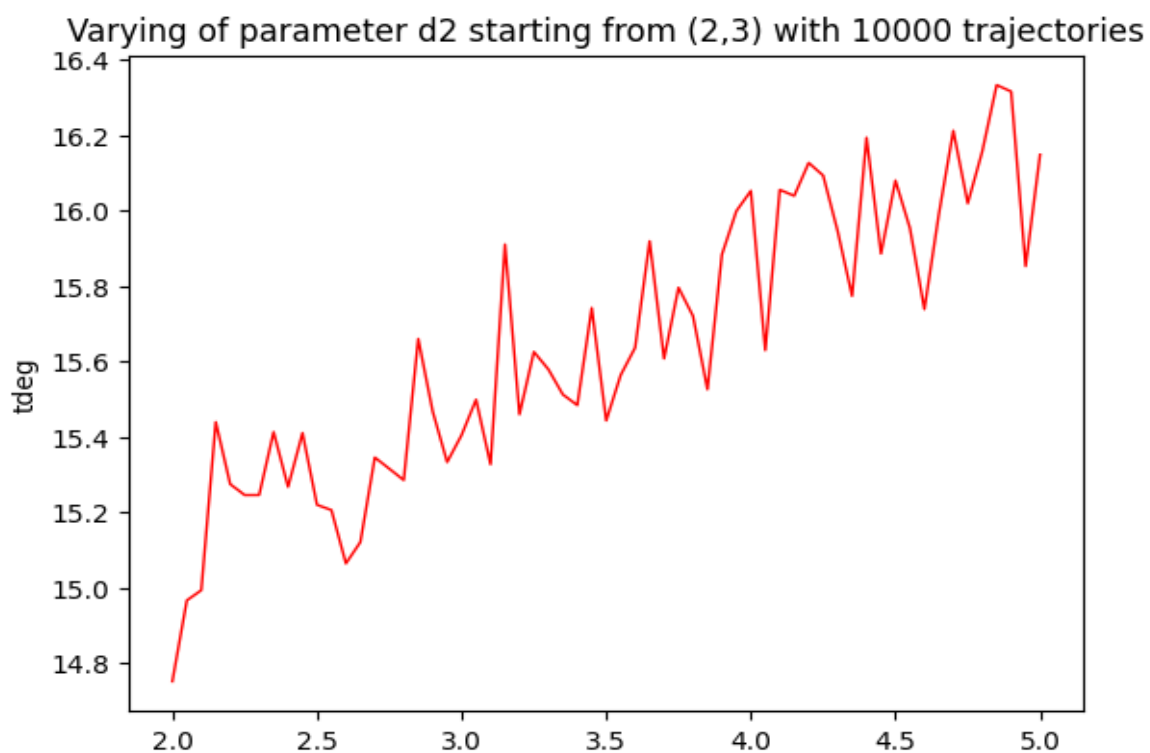


Рисунок 3.17 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра d_2 для начального состояния (2,3) с 10000 траекториями

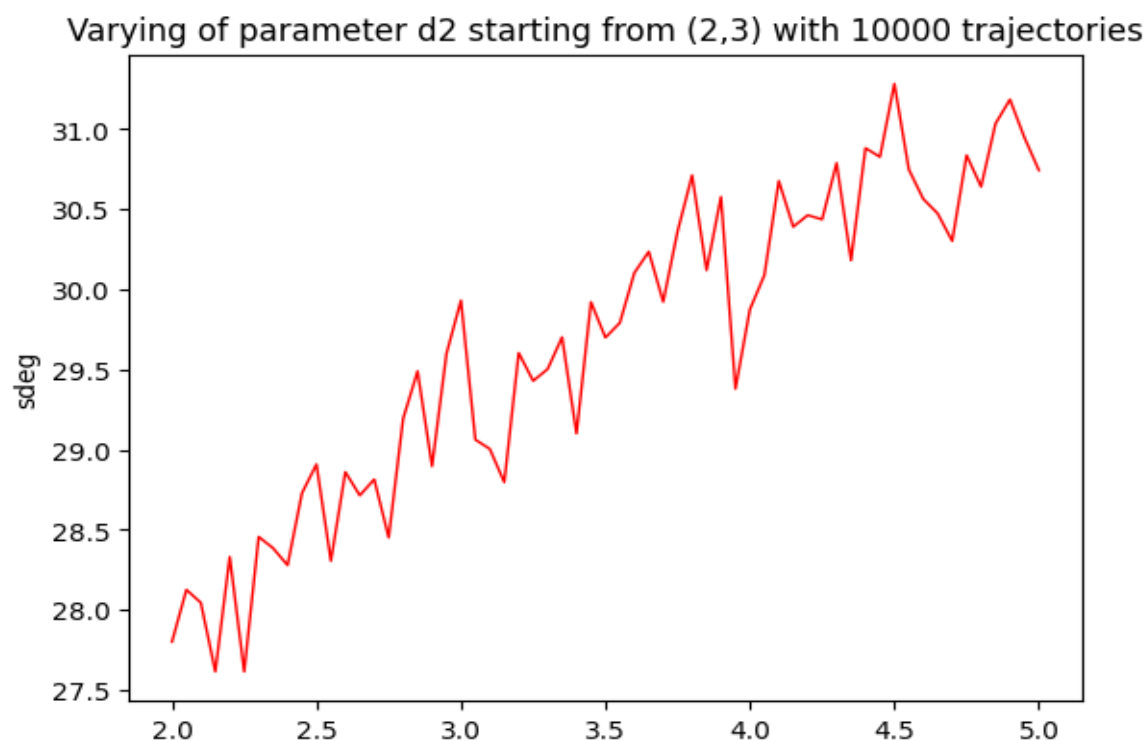


Рисунок 3.18 — Зависимость характеристики SDeg от изменения параметра d_2 для начального состояния (2,3) с 10000 траекториями

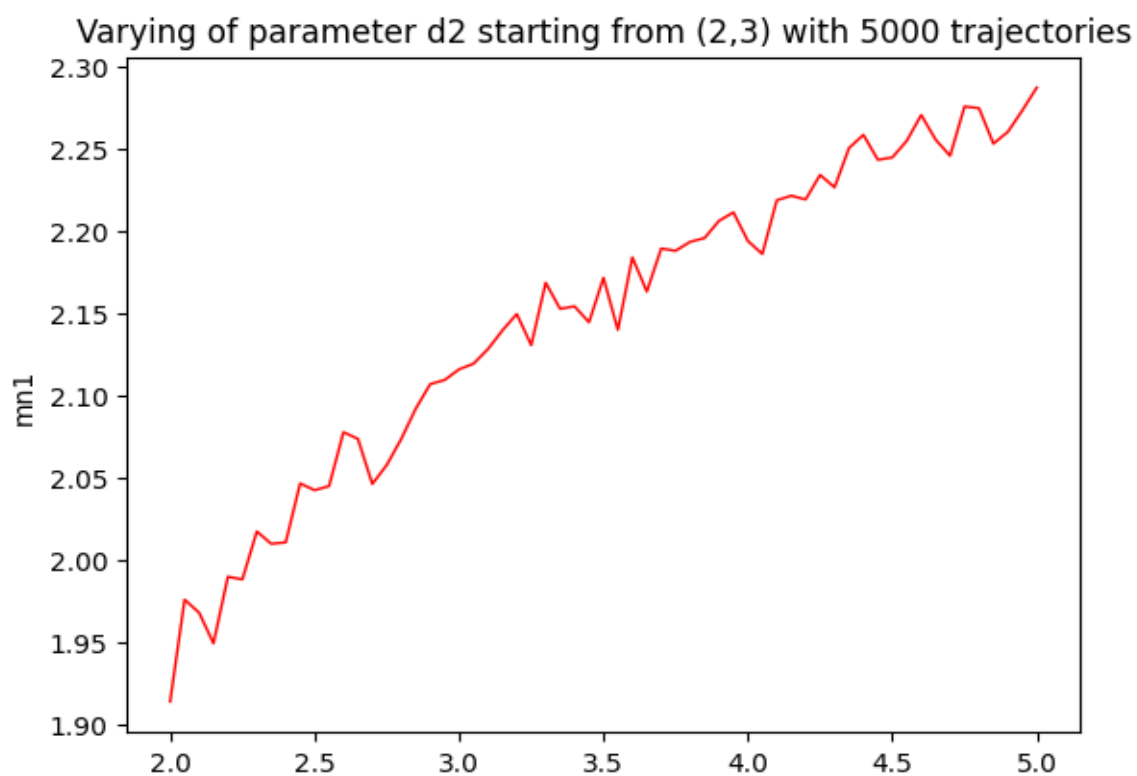


Рисунок 3.19 — Зависимость характеристики MN1 от изменения параметра d_2 для начального состояния (2,3) с 5000 траекториями

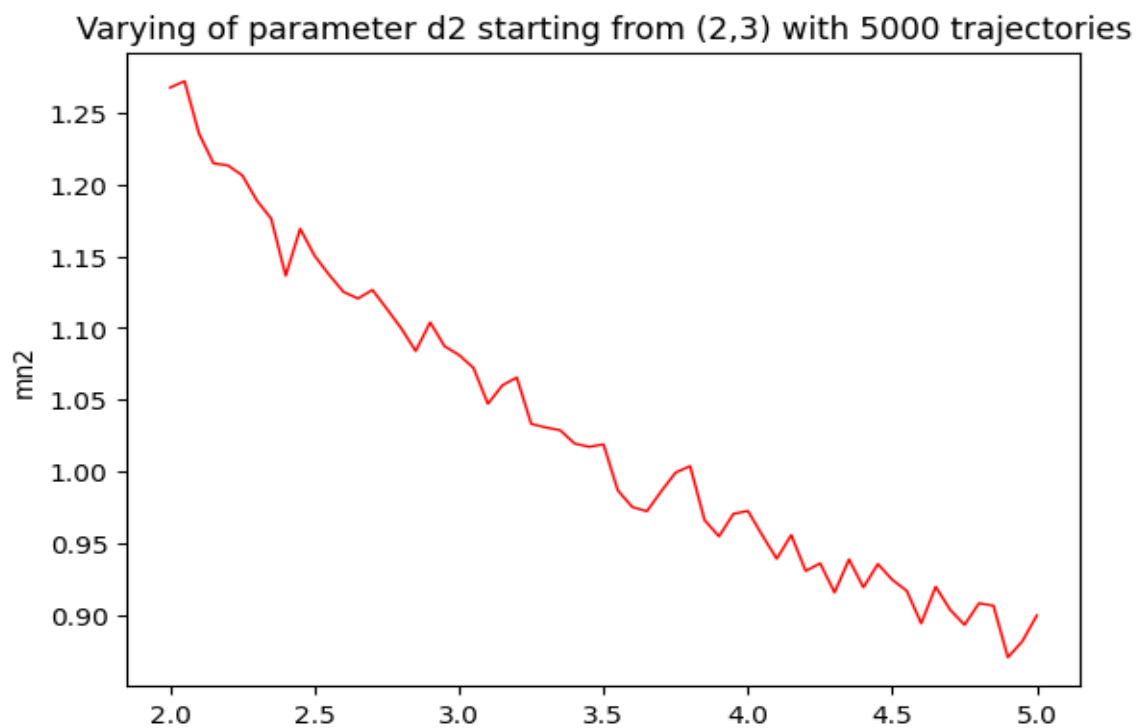


Рисунок 3.20 — Зависимость характеристики MN2 от изменения параметра d_2 для начального состояния (2,3) с 5000 траекториями

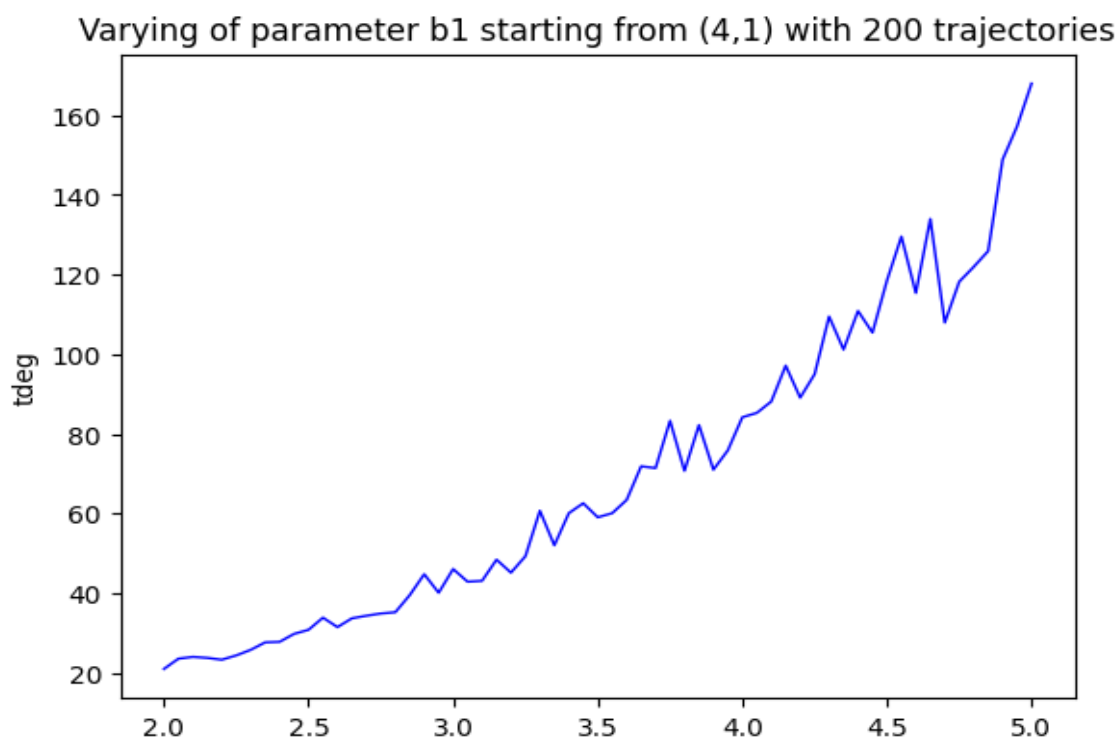


Рисунок 3.21 — Зависимость характеристики T_{Deg} от изменения параметра b_1 для начального состояния (4,1) с 200 траекториями

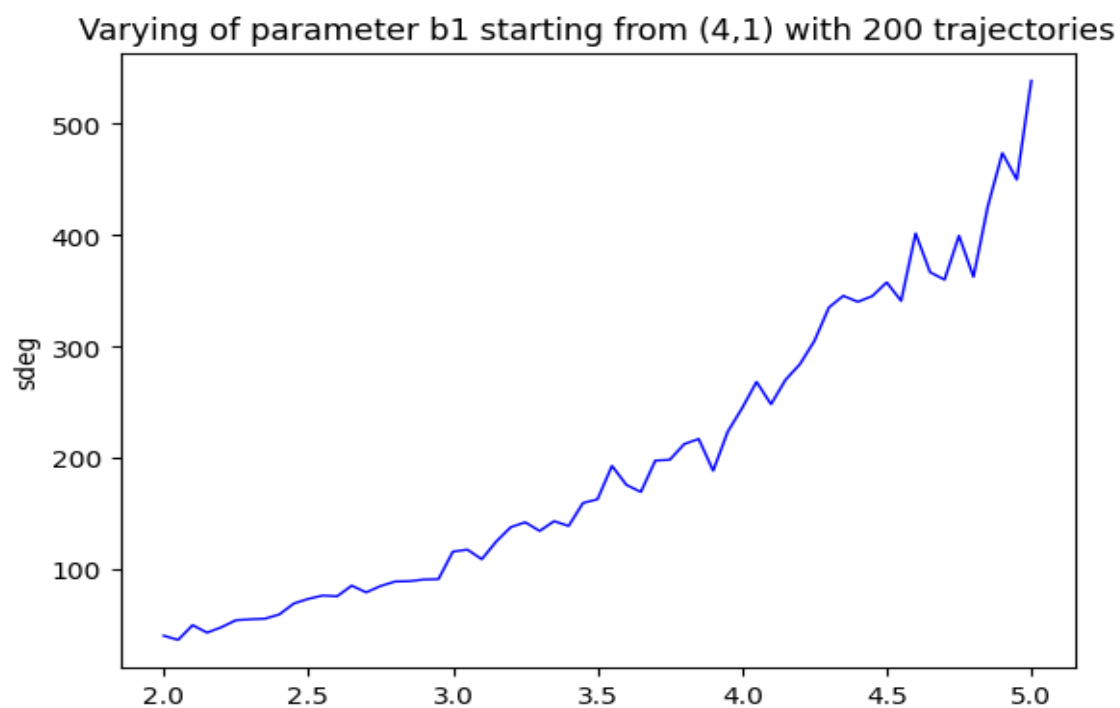


Рисунок 3.22 — Зависимость характеристики S_{Deg} от изменения параметра b_1 для начального состояния (4,1) с 200 траекториями

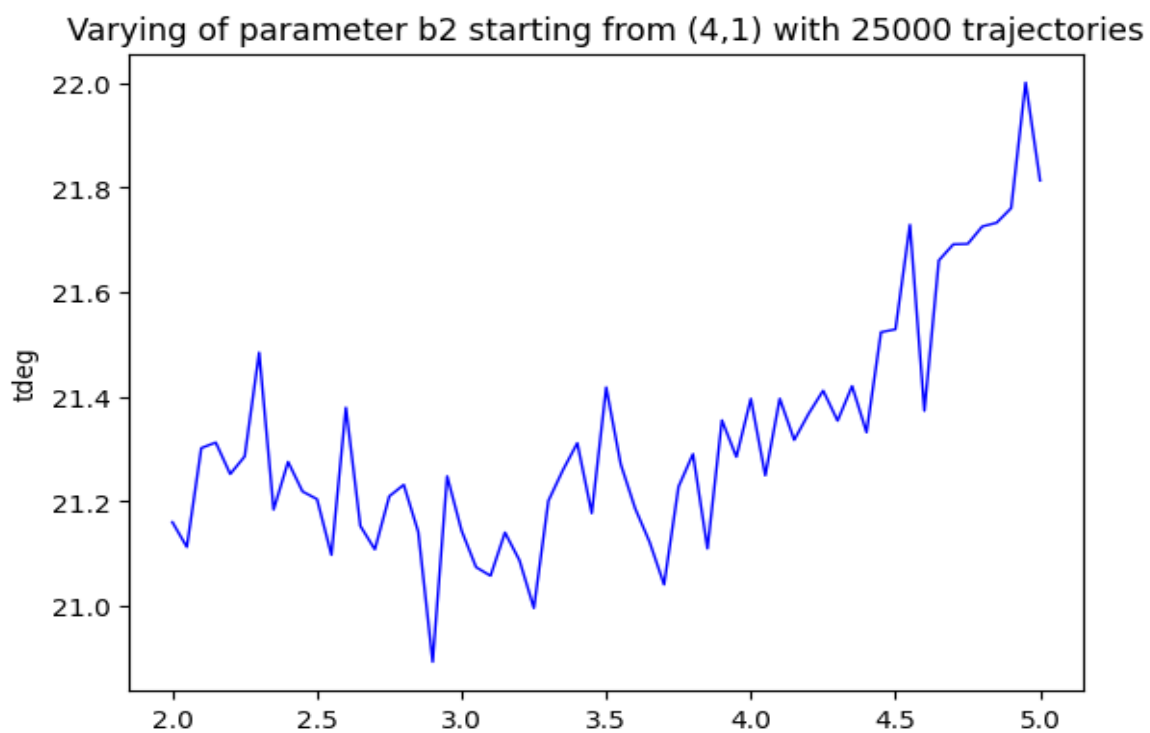


Рисунок 3.23 — Зависимость характеристики $Tdeg$ от изменения параметра b_2 для начального состояния (4,1) с 25000 траекториями.

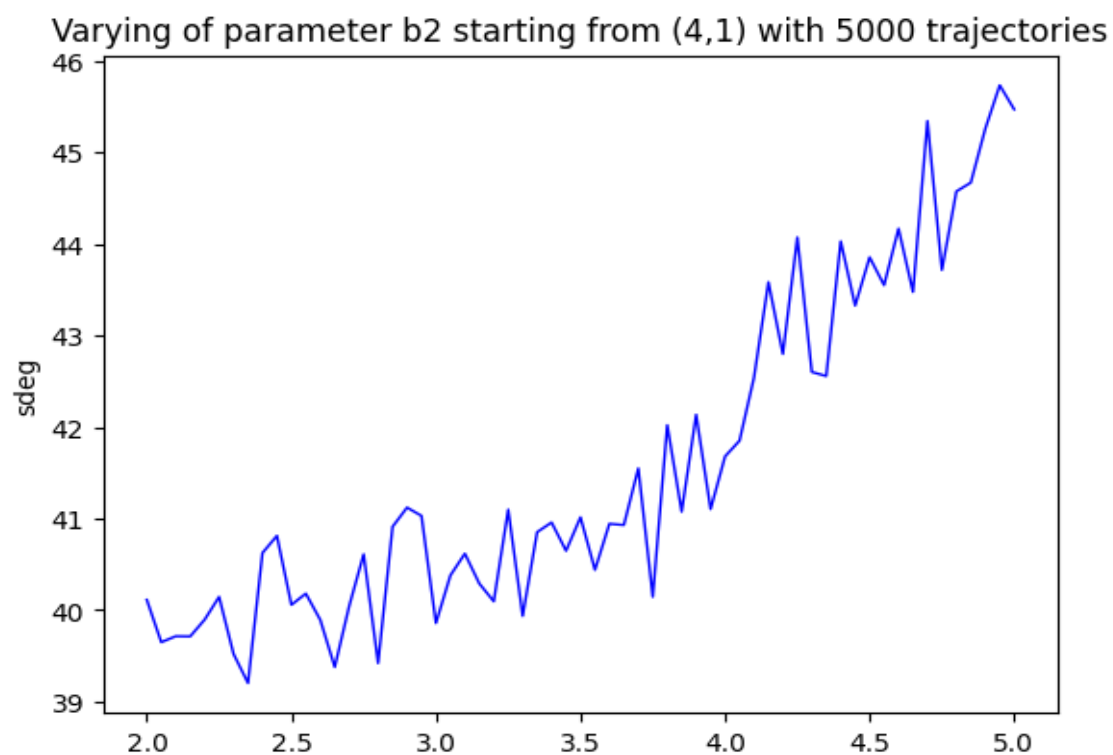


Рисунок 3.24 — Зависимость характеристики $Sdeg$ от изменения параметра b_2 для начального состояния (4,1) с 5000 траекториями.

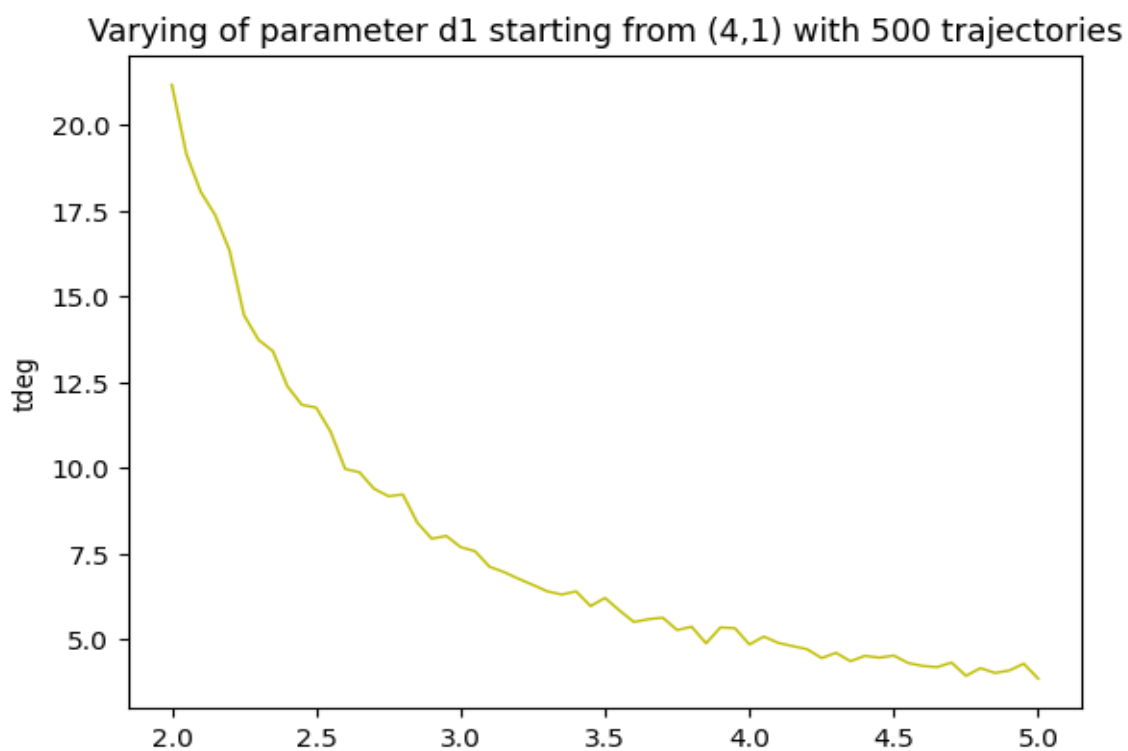


Рисунок 3.25 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра d_1 для начального состояния (4,1) с 500 траекториями.

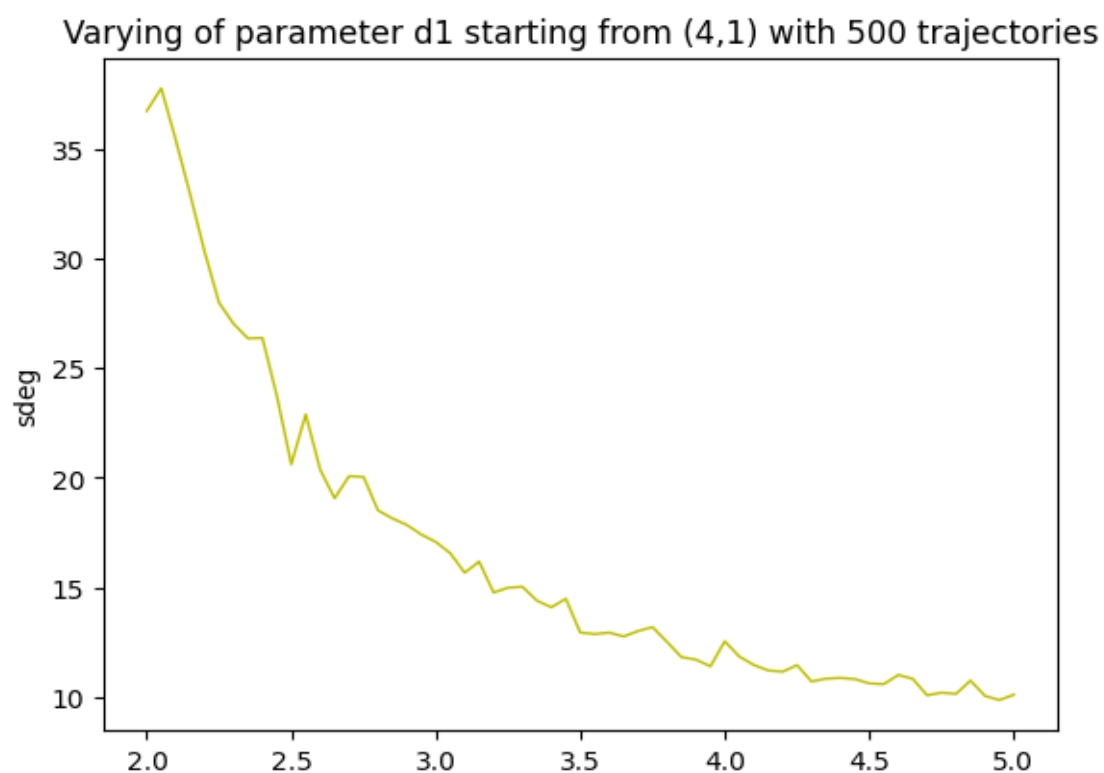


Рисунок 3.26 — Зависимость характеристики SDeg от изменения параметра d_1 для начального состояния (4,1) с 500 траекториями.

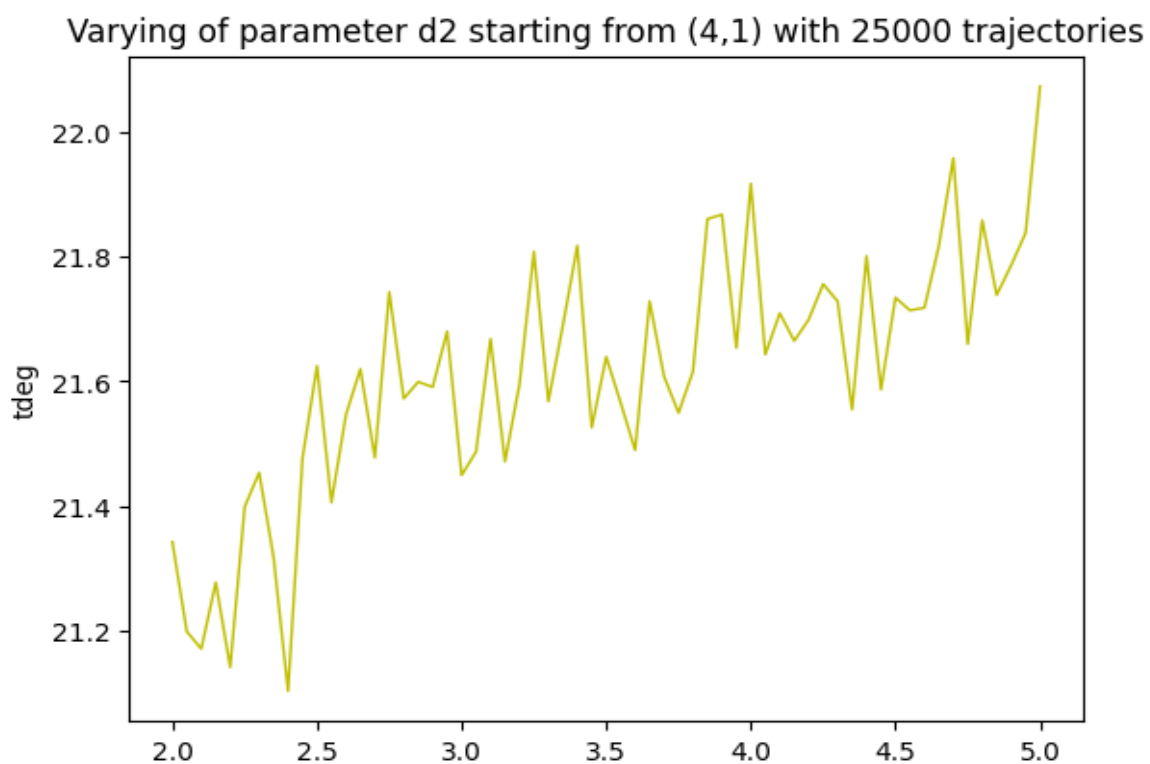


Рисунок 3.27 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра d_2 для начального состояния (4,1) с 25000 траекториями.

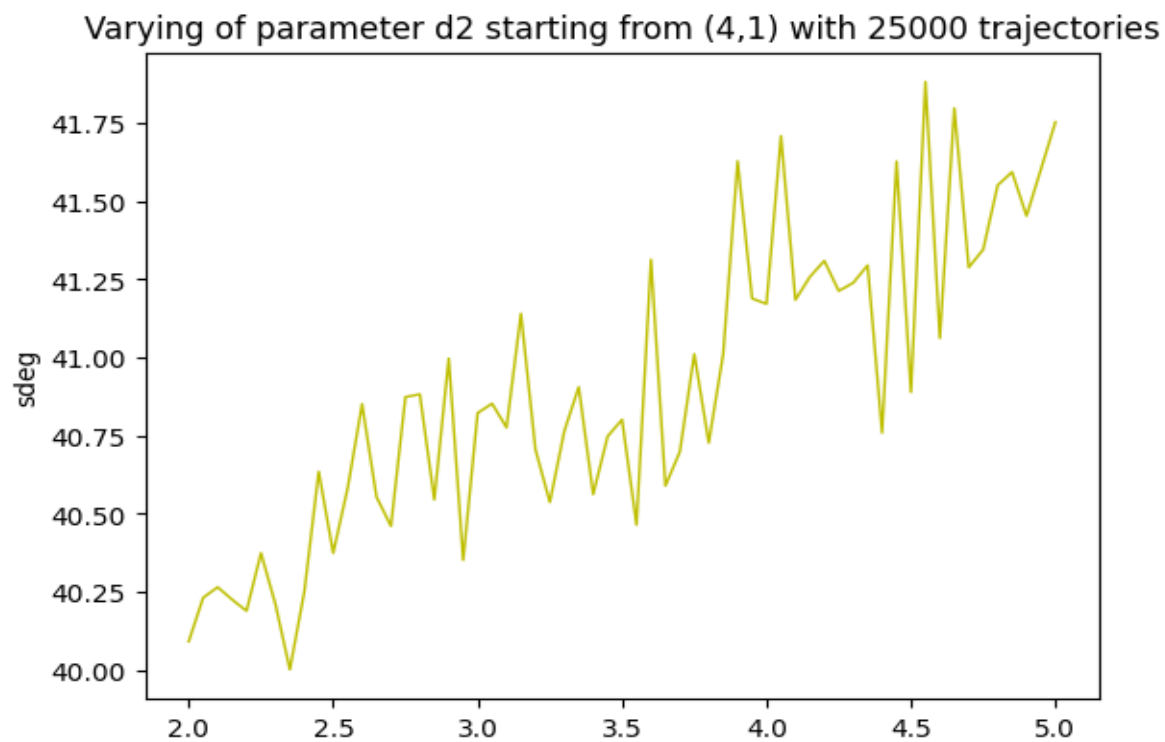


Рисунок 3.28 — Зависимость характеристики SDeg от изменения параметра d_2 для начального состояния (4,1) с 25000 траекториями.

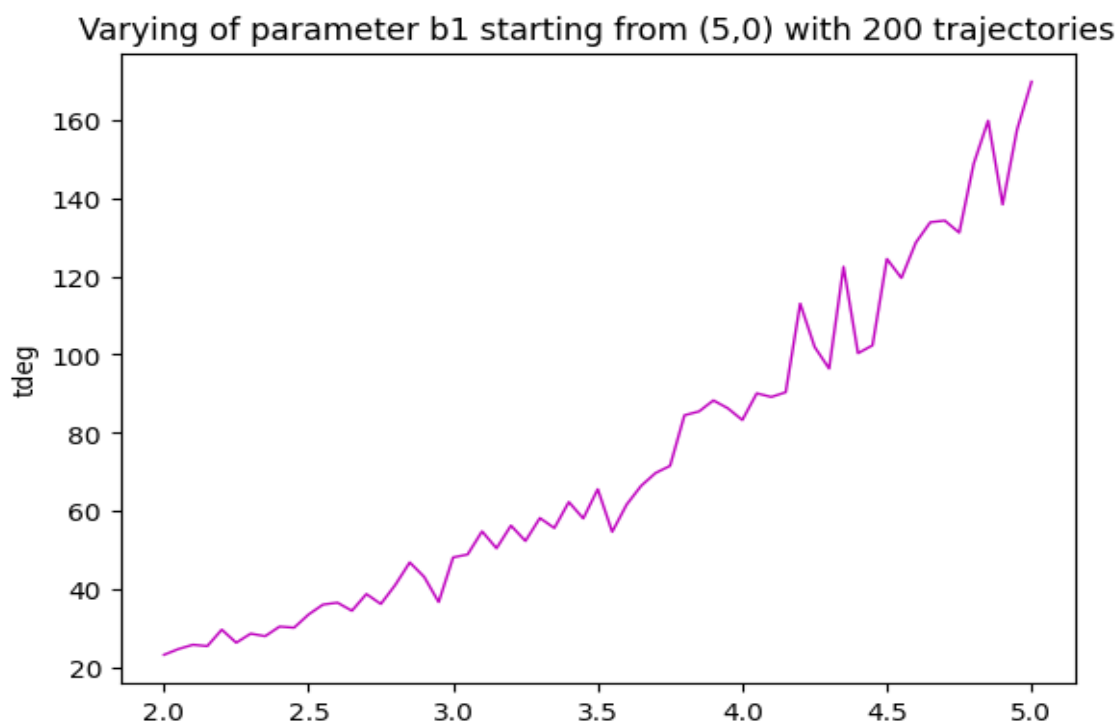


Рисунок 3.29 — Зависимость характеристики T_{Deg} от изменения параметра b_1 для начального состояния (5,0) с 200 траекториями.

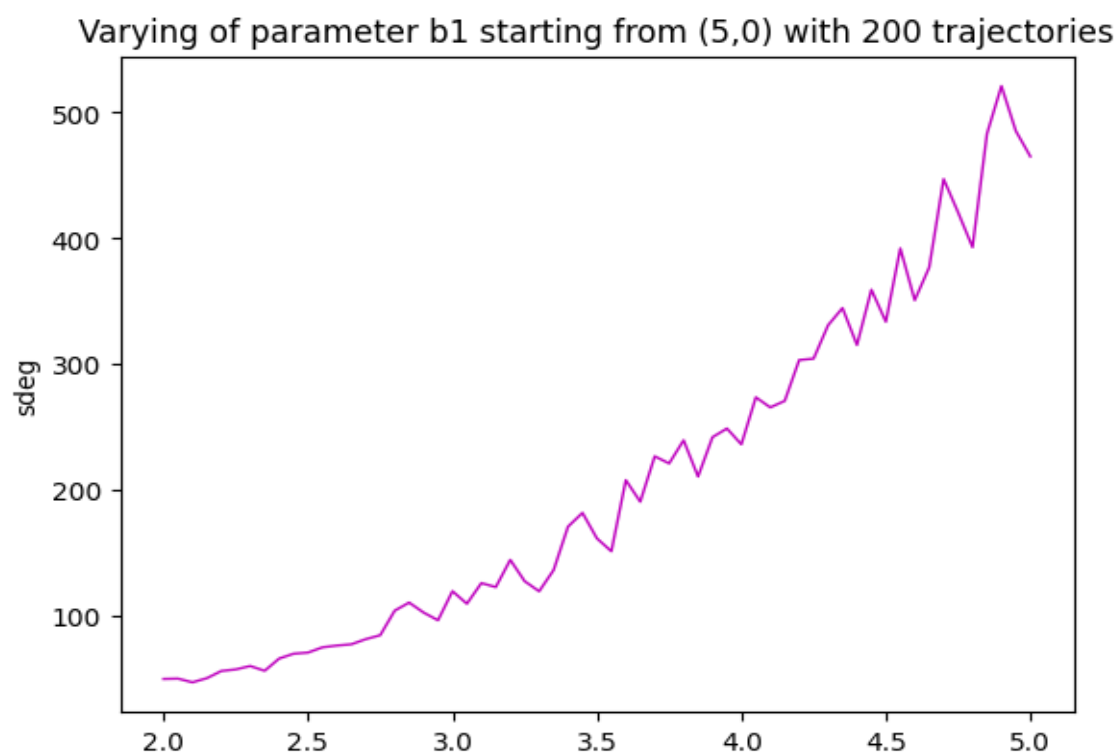


Рисунок 3.30 — Зависимость характеристики S_{Deg} от изменения параметра b_1 для начального состояния (5,0) с 200 траекториями.

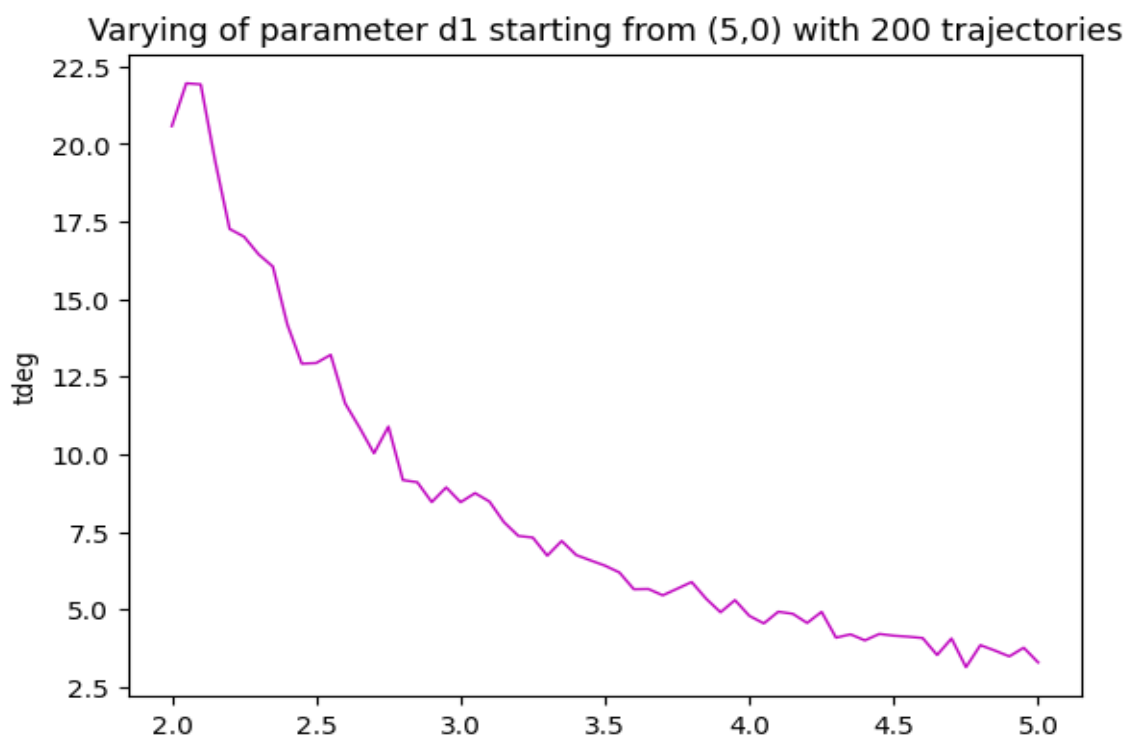


Рисунок 3.31 — Зависимость характеристики TDeg от изменения параметра d_1 для начального состояния (5,0) с 200 траекториями.

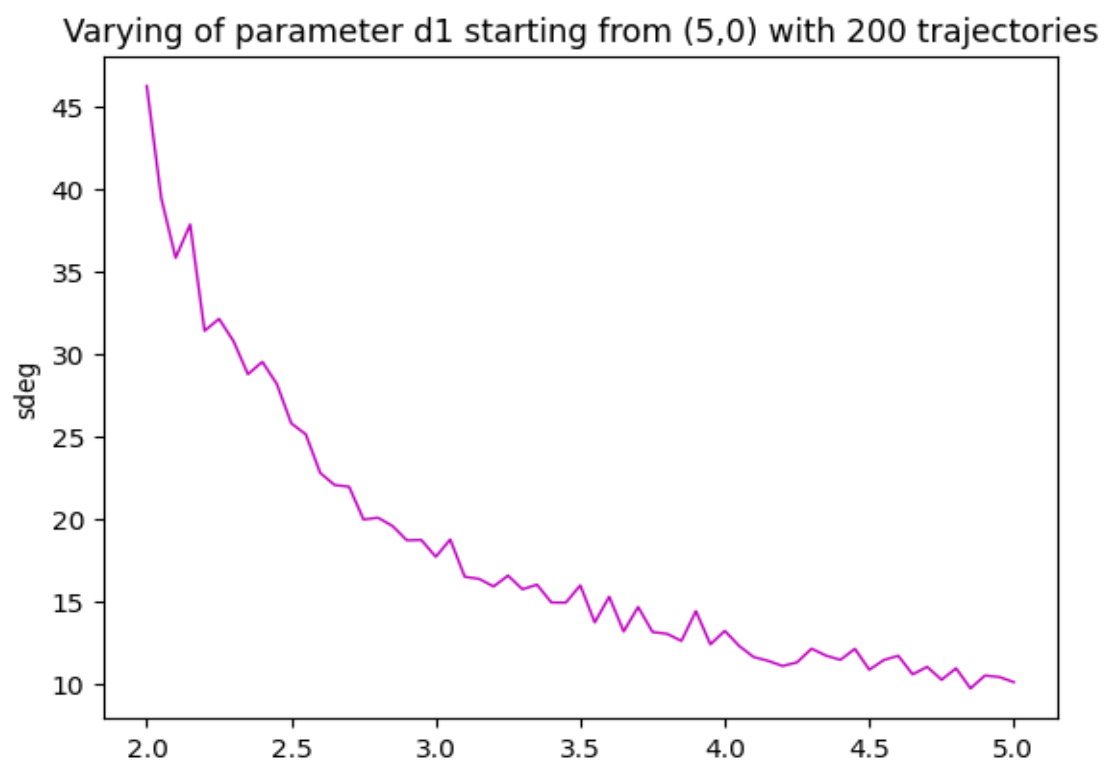


Рисунок 3.32 — Зависимость характеристики SDeg от изменения параметра d_1 для начального состояния (5,0) с 200 траекториями.

Для изменения b_1 с начальным состоянием (2,3) был применен метод наименьших квадратов для интерполяции зависимости линейной функцией.

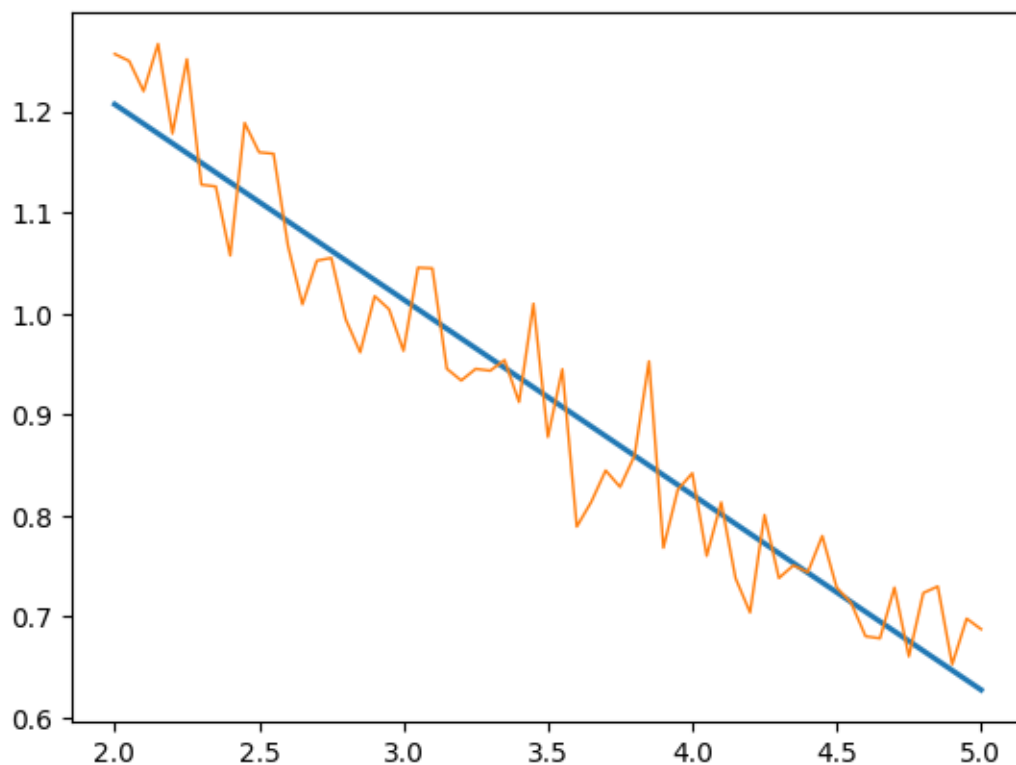


Рисунок 3.33 — График зависимости характеристики MN2 от изменения параметра b_1 для начального состояния (2,3) с 500 траекториями, наложенный на ее линейную интерполяцию.

Анализ результатов и выводы

Для вычисления характеристики TDeg при изменении параметра b_1 с начальным состоянием (2,3) (см. Рисунок 3.1-3.3) бралось разное количество траекторий для “сглаживания” графика в следствии уменьшения стохастичности при увеличении количества траекторий. Из графиков видно, что наблюдается экспоненциальная зависимость.

Далее вместо параметра b_1 варьировался b_2 (см. Рисунок 3.4-3.6). Для сглаживания графиков пришлось брать большее количество траекторий, что связано с тем, что среднее время в этом случае увеличивается на величину меньшую, чем при параметре b_1 , а графики масштабируются в зависимости от минимального и максимального значений. Тот факт, что при изменении b_2 среднее время увеличивается гораздо слабее, как раз и позволил построить графики при большем количестве траекторий. Наблюдаемая зависимость снова имеет экспоненциальный характер.

Итого, если сравнивать графики при максимальных количествах траекторий (Рисунок 3.3 и 3.6), при $b_1 = 5$ TDeg \approx 120, тогда как при $b_2 = 5$ TDeg \approx 19, т.е. примерно в 6 раз меньше. Учитывая, что при начальных значениях параметров TDeg=16 можно сделать вывод, что при начальном состоянии (2,3) b_1 вносит существенно больший вклад на время вырождения, чем b_2 .

Затем вычисляются характеристики SDeg, MN1 и MN2 для b_1 и b_2 с все тем же начальным состоянием (см. Рисунок 3.7-3.12).

Для SDeg (Рисунок 3.7 и 3.10) зависимость от увеличения параметров рождения снова экспоненциальная. Для b_1 максимальное значение составило 500, тогда как для b_2 - 55, т.е. примерно в 9 раз меньше.

Для MN1 и MN2 (Рисунки 3.8, 3.9, 3.11 и 3.12) зависимость от варьирования параметров линейная, причем при переменном b_i MN i растет, тогда как среднее количество носителей другой аллели уменьшается, что, собственно, следовало и ожидать – чем интенсивней рождаемость одних особей, тем больше будет их среднее количество до вырождения популяции; причем так как увеличивается параметр только у одной популяции, то интенсивности рождений носителей двух разных аллелей все более рознятся, следовательно, уменьшается шанс, что родится представитель носитель рецессивной аллели, что и объясняет уменьшение среднего количества данных особей.

Далее переходим к параметрам интенсивности гибели в начальном состоянии (2,3) (см. Рисунок 3.13-3.20).

Для TDeg и SDeg наблюдаемая зависимость от увеличения d_1 (см. Рисунок 3.13 и 3.14) – экспонента с отрицательным показателем.

Изменения MN1 и MN2 при увеличении d_1 (см. Рисунок 3.15 и 3.16) носили экспоненциальный характер, однако для MN1 – с отрицательным показателем, а для MN2 – с положительным.

Затем варьируется параметр d_2 . TDeg и SDeg (см. Рисунок 3.17 и 3.18) изменяются весьма неохотно, из-за чего даже при 10000 траекториях тяжело сказать, какой вид принимает зависимость – экспоненциальный или линейный. Однако можно с уверенностью сказать, что данные характеристики растут при увеличении параметра.

Для характеристик MN1 и MN2 (см. Рисунок 3.15, 3.16, 3.19, 3.20) разница между их максимальным и минимальным значением для d_1 и d_2 двукратная в пользу d_1 . Характер зависимости для d_2 тоже экспоненциальный, причем MN1 возрастает, а MN2 – убывает.

Далее рассматривается начальное состояние (4,1) и характеристики TDeg и SDeg .

При изменении b_1 (см. Рисунок 3.21 и 3.22) TDeg и SDeg увеличиваются экспоненциально, при b_2 (см. Рисунок 3.23 и 3.24) – SDeg явно тоже, и скорее всего TDeg, но изменения во времени настолько ничтожно малы, особенно по сравнению со случаем изменения b_1 , что даже при больших значениях траекторий график осциллирует, и с большой уверенностью сказать нельзя.

Если варьировать d_1 (см. Рисунок 3.25 и 3.26), то TDeg и SDeg экспоненциально уменьшаются, а если d_2 (см. Рисунок 3.27 и 3.28), то ситуация такая же, как и при изменении b_2 . Видно увеличение характеристик, но даже с огромным количеством траекторий характер зависимости однозначно определить тяжело.

И под конец, рассматривается начальное значение (5,0), характеристики TDeg и SDeg (см. Рисунок 3.29-3.32). При изменении b_1 TDeg и SDeg увеличиваются экспоненциально, причем графики весьма схожи (характером роста, максимальным значением) со случаем с начальным значением (4,1). При изменении d_1 характеристики уменьшаются экспоненциально

Список литературы

1. Blythe, R. A.; McKane, A. J. Stochastic models of evolution in genetics, ecology and linguistics. J. Stat. Mech. No 07, P07018, 2007.
2. Constable GW, McKane AJ. Models of genetic drift as limiting forms of the Lotka-Volterra competition model. Phys Rev Lett. 2015 Jan 23;114(3):038101. doi: 10.1103/PhysRevLett.114.038101. Epub 2015 Jan 22. PMID: 25659024.
3. Карлин С. Основы теории случайных процессов. М.: "Мир", 1971, — 537 с.
4. Hening, A., Nguyen, D.H. Stochastic Lotka–Volterra food chains. J. Math. Biol. 77, 135–163 (2018).
5. Mimmo Iannelli, Andrea Pugliese An Introduction to Mathematical Population Dynamics: Along the trail of Volterra and Lotka Unitext 79 - La Matematica per il 3+2 Springer International Publishing 2014.
6. Dayar T., Mikeev L., Verena W. On the numerical analysis of stochastic Lotka-Volterra models./ Proceedings of the International Multiconference on Computer Science and Information Technology, 2010, Vol. 5.
7. Young, G., Belmonte, A. Fixation in the stochastic Lotka-Volterra model with small fitness trade-offs.- Journal of Mathematical Biology, 2022, 85.
8. Ермаков С.М., Михайлов Г.А. Статистическое моделирование М.: ФИЗМАТЛИТ, 1982. - 296 с. 2-е изд., дополн.

Приложения

Код программы расчета

```
import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt

birth : float = np.array([2,1])
death : float = np.array([1,2])
comp : float = np.array([[1,2],[2,1]])

"""
dictionary for states
0 - down(b0) 1 - right(b1) 2 - up(d0 c00 c01) 3 - left(d1 c10 c11)
"""
direction_to_next_state = {
    0 : [1,0],
    1 : [0,1],
    2 : [-1,0],
    3 : [0,-1]
}

def next_chosen_state(state,b,c,d):
    """
    evaluating the probabilities
    """
    lambda_sum : float = 0
    next_state_prob : float = np.zeros(4)
    if (state[0] + state[1] < 5):
        next_state_prob[0] = b[0]*state[0] / 5
        next_state_prob[1] = b[1]*state[1] / 5
        lambda_sum += next_state_prob[0] + next_state_prob[1]
    if (state[0] > 0):
        next_state_prob[2] = d[0]*state[0] / 5 + (c[0][0]*pow(state[0],2) +
c[0][1]*state[0]*state[1]) / 25
        lambda_sum += next_state_prob[2]
    if (state[1] > 0):
        next_state_prob[3] = d[1]*state[1] / 5 + (c[1][1]*pow(state[1],2) +
c[1][0]*state[1]*state[0]) / 25
        lambda_sum += next_state_prob[3]
    n_s_p = [x / lambda_sum for x in next_state_prob]
    """
    choosing the direction (left up right down); next state
    """
    x = np.random.uniform(0,1)
    i : int = -1
    while (x > 0):
        i += 1
        x -= n_s_p[i]

    state[0] += direction_to_next_state[i][0]
    state[1] += direction_to_next_state[i][1]

    """
    evaluating time of transition into next state
    """
```

```

t = np.random.exponential(1/sum(next_state_prob))

return t, state

def next_state(state, TDeg, SDeg, N0, N1, b, c, d):
    t, state = next_chosen_state(state, b, c, d)
    TDeg += t
    SDeg += 1
    N0 += state[0]
    N1 += state[1]
    return state, TDeg, SDeg, N0, N1

def generation(b,c,d,fst_spc, N = 100):
    tdeg : float = 0
    sdeg : float = 0
    mn1 : float = 0
    mn2 : float = 0

    for i in range(N):
        i_state : float = np.array([fst_spc, 5-fst_spc])
        i_time : float = 0
        i_s : float = 0
        i_n0 : float = fst_spc
        i_n1 : float = 5 - fst_spc
        while(i_state[0] + i_state[1] != 0):
            i_state, i_time, i_s, i_n0, i_n1 = next_state(i_state, i_time, i_s,
i_n0, i_n1, b, c, d)
            "print(i_s, i_state, i_time)"
            i_n0 /= i_s
            i_n1 /= i_s
            tdeg += i_time
            sdeg += i_s
            mn1 += i_n0
            mn2 += i_n1
        tdeg /= N
        sdeg /= N
        mn1 /= N
        mn2 /= N

    return tdeg, sdeg, mn1, mn2

"""
def generation(b,c,d,fst_spc):
    i_state = np.array([fst_spc, 5-fst_spc])
    i_time = 0
    i_s = 0
    i_n1 = fst_spc
    i_n2 = 5 - fst_spc
    while(i_state[0] + i_state[1] != 0):
        i_state, i_time, i_s, i_n1, i_n2 = next_state(i_state, i_time, i_s, i_n1,
i_n2, b, c, d)

    return tdeg, sdeg, mn1, mn2
"""

```



```

def generation_param(code, fst_spc, char_type, i, N = 100):
    match code:
        case 'b1':
            return generation([birth[0]+0.05*i, birth[1]], comp, death, fst_spc,
N)[char_type]
        case 'b2':
            return generation([birth[0], birth[1]+0.05*i], comp, death, fst_spc,
N)[char_type]
        case 'c11':
            return generation(birth, [[comp[0][0]+0.05*i, comp[0][1]], [comp[1][0],
comp[1][1]]], death, fst_spc, N)[char_type]
        case 'c12':
            return generation(birth, [[comp[0][0], comp[0][1]+0.05*i], [comp[1][0],
comp[1][1]]], death, fst_spc, N)[char_type]
        case 'c21':
            return generation(birth, [[comp[0][0], comp[0][1]], [comp[1][0]+0.05*i,
comp[1][1]]], death, fst_spc, N)[char_type]
        case 'c22':
            return generation(birth, [[comp[0][0], comp[0][1]], [comp[1][0],
comp[1][1]+0.05*i]], death, fst_spc, N)[char_type]
        case 'd1':
            return generation(birth, comp, [death[0]+0.05*i, death[1]], fst_spc,
N)[char_type]
        case 'd2':
            return generation(birth, comp, [death[0], death[1]+0.05*i], fst_spc,
N)[char_type]
        case _:
            raise Exception("Wrong parameter code")

"""
char-type : tdeg, sdeg, mn1, mn2
param-codes : b1, b2, c11, c12, c21, c22, d1, d2
"""

def generation_variation(param_code, fst_spc, char_type, N):
    x = np.linspace(start=2, stop=5, num=61, endpoint=True)
    y = np.zeros(61)
    match char_type:
        case 'tdeg':
            char : int = 0
        case 'sdeg':
            char : int = 1
        case 'mn1':
            char : int = 2
        case 'mn2':
            char : int = 3
        case _:
            raise Exception("Wrong parameter code")
    for i in range(61):
        y[i] : float = generation_param(param_code, fst_spc, char, i, N)
    return x, y

def plot_dependency(param_code, fst_spc, char_type = 'tdeg', plot_color =
'r', N = 100):
    x, y = generation_variation(param_code, fst_spc, char_type, N)

```

```

fig = plt.figure(param_code + ' (' + str(fst_spc) + ',' + str(5-fst_spc) +
'); ' + char_type)
plt.plot(x, y, linewidth=1, color=plot_color)
plt.title('Varying of parameter ' + param_code + ' starting from (' +
str(fst_spc) + ',' + str(5-fst_spc) + ') with ' + str(N) + ' trajectories')
plt.ylabel(char_type)

x, y = generation_variation('b1', 2, 'mn2', 500)
fp = np.polyfit(x, y, 1, full=True)[0]
print(fp)
f = np.poly1d(fp)
plt.plot(x, f(x), linewidth=2)
plt.plot(x, y, linewidth=1)

```