

Содержание

1. Введение, цель и задачи	3
2. Основная часть	4
2.1 Модель У. Дикмана и Р. Лоу	4
2.1.1 Параметры и обозначения	4
2.2 Численный метод	6
2.2.1 Входные параметры	6
2.2.2 Алгоритм	7
2.2.3 Полученные результаты	7
2.2.4 Heteromorphia	8
2.3 Симуляция	9
2.3.1 Входные параметры	9
2.3.2 Алгоритм	9
2.3.3 Полученные результаты	10
3. Сравнение	12
4. Заключение	15
5. Список литературы	16

1. Введение, цель и задачи

Аналитические методы играют важную роль в современных естественных науках, и особенно в области биологии. За многие годы было разработано множество аналитических моделей, которые позволяют изучать различные биологические процессы, начиная от конкуренции между видами и заканчивая распространением эпидемий в сообществах. Использование аналитических моделей позволяет исследовать сложные биологические процессы и предсказывать их развитие в различных условиях. Среди математическо-биологических моделей значительное влияние оказывают модели динамики численности популяций. Рассматриваемые мной модели включали в себя следующее: уравнение Томаса Мальтуса, модель Лотки-Вольтерры и модель Ульфа Дикмана и Ричарда Лоу.

В данной работе рассматривается модель У. Дикмана и Р. Лоу. В этой модели исследуются интегрально-дифференциальные уравнения, описывающие динамику пространственных моментов. Модель У. Дикмана и Р. Лоу основана на том, что изменение численности популяции зависит от таких факторов, как рождаемость, смертность и взаимодействие между особями. Используя интегрально-дифференциальные уравнения, модель позволяет описать эти процессы и предсказать изменения в популяции со временем. Для исследования модели Дикмана и Лоу проводятся симуляции, в ходе которых модель применяется к конкретным биологическим системам или ситуациям. Целью данной работы является ознакомление с методами математической биологии, изучение выбранной модели, проведение симуляций и сравнение результатов симуляций с численными методами.

Для достижения цели поставлены следующие задачи:

- 1) изучение работ, описывающих модели популяционной динамики в математической биологии;
- 2) изучение выбранной модели;
- 3) подготовка и презентация доклада по изученной теме;
- 4) работа с симуляцией и численными методами;
- 5) сравнение результатов проведенной симуляции с результатами численных методов;
- 6) обобщение результатов сравнения.

2. Основная часть

Первым этапом поставленной темы было ознакомление с работами, в которых описываются различные модели популяционной динамики. Нами рассматривались одновидовые модели, модель Лотки-Вольтерры и модель Дикмана-Лоу, преимуществом которой является использование информации о пространственной структуре сообщества. Далее подробное ознакомление с моделью Дикмана-Лоу при помощи следующих материалов: Law R. Dieckmann U. A Dynamical System for Neighbourhood in Plant Communities[1], Law R. Dieckmann U. Moment approximations of individual-based model[2], Николаев М. В. Исследование нелинейного интегрального уравнения, возникающего в модели биологических сообществ, Выпускная квалификационная работа, 2019[4]. После изучения материалов, подготовка и презентация доклада, основанного на статье “A Dynamical System for Neighbourhood in Plant Communities”, Law R. Dieckmann U[1]. В этой статье читателя знакомят с пространственными моментами, которые используются как набор статистик для описания популяции.

2.1 Модель У. Дикмана и Р. Лоу

В основе модели – рассмотрение одного или нескольких сообществ. Обозначим, что каждый индивид сообществ является неподвижным и воспринимается как материальная точка (пренебрегаем размерами особей). Считаем, что ареал обитания особей рассматриваемой популяции является конечной областью A в евклидовом пространстве R^d , где $d = 1, 2, 3$. Количество рассматриваемых видов конечно и равняется n . Пусть X_t^i – это множество точек, в которых находится индивид i в момент времени t .

Введём основные обозначения и параметры.

2.1.1 Параметры и обозначения

Паттерн $p(x) = (p_1(x), p_2(x), \dots, p_n(x))$ представляет из себя вектор-функцию, где $p_i(x)$ – паттерн i -го вида, определенный следующим образом:

$$p_i(x) = \sum_{x_i \in X_t^i} \delta(x - x'),$$

здесь $\delta(x)$ – дельта-функция Дирака.

Рассмотрим обозначения пространственных моментов.

N_i – первый пространственный момент, обозначающий математическое ожидание средней плотности вида i .

Средняя плотность вида i :

$$N(p) = \frac{1}{|A|} \int_A p(i) dx$$

$C_{ij}(\xi)$ – второй пространственный момент, обозначающий математическое ожидание парной корреляции (плотность пар с пространственным смещением $\xi = (\xi_1, \xi_2)$).

Функция парной корреляции:

$$C(\xi, p) = \frac{1}{|A|} \int_A p(x)[p(x + \xi) + \delta_x(x + \xi)]dx$$

$T_{ijk}(\xi, \xi')$ – третий пространственный момент, обозначающий плотность троек индивидов, где ξ, ξ' – расстояния от вида i до вида j и от вида j до вида k соответственно.

Каждый индивид может порождать новые особи того же вида и конкурировать с другими особями того же или другого вида. Конкуренция между индивидами одного вида может возникать из-за ограниченности доступных ресурсов.

$m_i(x)$ – ядро рождения, плотность вероятности рождения i вида на расстоянии x .

Вероятность появления новой особи вида i :

$$B_i(x, x', p) = [b_i + \sum_j b'_{ij} \int w_{ij}^{(b)}(x'' - x) \cdot (p_j(x'') - \delta_{ij}\delta_x(x''))dx''] \cdot m_i^{(b)} \cdot (x' - x),$$

где x', x – координаты рождения особи и её родителя соответственно.

b_i – темп рождаемости, $0 < b_i < 1$:

$$\int_{R^n} m_i(x)dx = b_i$$

Вероятность того, что индивид i , находящийся в точке x в единицу времени, умирает:

$$D_i(x, p) = d_i + \sum_j d'_{ij} \int w_{ij}^{(b)}(x' - x) \cdot (p_j(x') - \delta_{ij}\delta_x(x')) dx',$$

$w_{ij}(x)$ – ядро конкурентной смертности, плотность вероятности смерти индивида i вида от j на расстоянии x .

d_{ij} – конкуренция.

Уравнения динамики пространственных моментов, необходимые для изучения биологических сообществ (вывод которых приведен в Law Richard, Dieckmann Ulf. Moment Approximations of Individual-based Models[2]):

$$\frac{d}{dt}N_i = (b_i - d_i)N_i - \sum_j \int_{\mathbb{R}^n} w_{ij}(\xi) \cdot C_{ij}(\xi) d\xi$$

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}C_{ij}(\xi) = & \delta_{ij}m_i(-\xi)N_i + \int_{\mathbb{R}^n} m_i(\xi')C_{ij}(\xi + \xi') d\xi' - d_iC_{ij}(\xi) - \\ & - \sum_k \int_{\mathbb{R}^n} w_{ik}(\xi')T_{ijk}(\xi, \xi') d\xi - w_{ij}(\xi)C_{ij}(\xi) + \langle i, j, \xi \rightarrow j, i, -\xi \rangle \end{aligned}$$

Семейство параметрических замыканий:

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

В исследованиях [5] авторами было предложено решение модели с данной системой замыкания с помощью метода Неймана. Предложили исключить из рассмотрения моменты более высокого порядка, чем третий. Моменты же третьего порядка следует замыкать через моменты первого и второго порядка, $T_{ijk} = F(C_{ab}, N_c)$, где $a, b, c \in \{i, j, k\}$. Согласно предположению, высшие порядки моментов оказывают незначительное воздействие на общую численность сообщества и на его пространственную структуру.

2.2 Численный метод

2.2.1 Входные параметры

Для запуска численного метода использовался следующий код [6]. В выполняемый файл передаются следующие аргументы (пример запуска для трёхвидовой модели):

```
./a -t <Title> [-species <3>] [-dim <1>] [-al <0.400000>] [-points <512>] [-a <2.000000>]
[-b <b [Species]>... ] [-dvec <d [Species]>... ] [-dmat <d' [Species * Species]>... ] [-sw
<sigma w [Species * Species]>... ] [-sm <sigma m [Species]>... ] [-h]
```

- **t** – Название файлов для записи результатов.
- **species** – Количество видов.
- **dim** – Размерность пространства, на котором считается решение.
- **al** – **a** – Из замыкания.
- **points** – Количество точек для векторов, по которым считается решение.
- **a** – Размер пространства, на котором считается решение.
- **b** – Темп рождаемости.

- *dvec* – Вероятность смертности от окружающей среды.
- *dmat* – Сила конкуренции.
- *sw* – Значение среднеквадратичного отклонения для ядра конкуренции.
- *sm* – Значение среднеквадратичного отклонения для ядра рождаемости.

2.2.2 Алгоритм

В программе реализован метод последовательных приближений, известный как численный метод рядов Неймана. Алгоритм представляет из себя последовательное вычисление до тех пор, пока разница между значениями не станет незначительной. Сначала нулями инициализируются вектор $N = (N_1, \dots, N_n)$ размерности n и матрица $D \in R^{n \times n}$, где число n обозначает количество видов и $D_{ij} = C_{ij} - 1$. Следующий этап – последовательное вычисление. В первую очередь происходит расчёт второго момента для элементов, находящихся вне диагонали:

$$D_{ij} = \frac{[(m_i + m_j) * D_{ij}] - w_{ij} - w_{ji} - S_{ij}}{\frac{\alpha}{2}(d_i + d_j - b_i - b_j + \sum_k (N_k(d'_{ik} + d'_{jk}))) + (b_i + b_j) + w_{ij} + w_{ji}},$$

где

$$S_{ij} = \sum_k \left(\frac{\alpha}{2} N_k ((D_{ij} + 2) ([w_{ik} * D_{jk}] + [w_{jk} * D_{ik}]) + [w_{ik} D_{ik} * D_{jk}] + [w_{jk} D_{jk} * D_{ik}]) \right)$$

Для упрощения, предположим, что при сложении скаляра и вектора, мы сначала умножаем скаляр на единичный вектор, а затем прибавляем результат к вектору. Следующим этапом является решение матричного уравнения $N \cdot Y = b - d$ для получения значений первого момента. Здесь Y – матрица, элементы которой рассчитываются по формуле:

$$y_{ij} = \int_R w_{ij}(\xi) C_{ij}(\xi) d\xi$$

для которого $b = (b_1, \dots, b_n)$, $d = (d_1, \dots, d_n)$.

После этого идет расчёт элементов, расположенных на диагонали:

$$D_{ii} = \frac{\frac{m_i}{N_i + \varepsilon} + [m_i * D_{ii}] - \sum_k \frac{\alpha}{2} N_k ((D_{ii} + 2) [w_{ik} * D_{ik}] + [w_{ik} D_{ik} * D_{ik}])}{\frac{\alpha}{2}(d_i - b_i + \sum_k N_k d'_{ik}) + b_i + w_{ii}},$$

где ε прибавляется с целью избежать деления на ноль. Далее снова вычисляется N , после чего цикл повторяется.

2.2.3 Полученные результаты

Для наглядного примера графика изменений вторых моментов надо было подобрать такие параметры, чтобы все кривые не сливались в одну линию.

На рисунке 1 изображены значения шести вторых моментов для следующих параметров:

$$a = 3, b = (0.501, 0.5001, 0.5), d = (0.2, 0.2, 0.2), \sigma_m = (0.04, 0.04, 0.04),$$

$$d' = \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 & 0.001 \end{pmatrix}, \sigma_w = \begin{pmatrix} 0.04 & 0.05 & 0.06 \\ 0.05 & 0.04 & 0.03 \\ 0.06 & 0.03 & 0.04 \end{pmatrix}.$$

Значения первых моментов: $N = (205.48, 160.158, 129.285)$.

Так как второй момент далее стремится к 1, график был растянут по горизонтальной оси для наглядности.

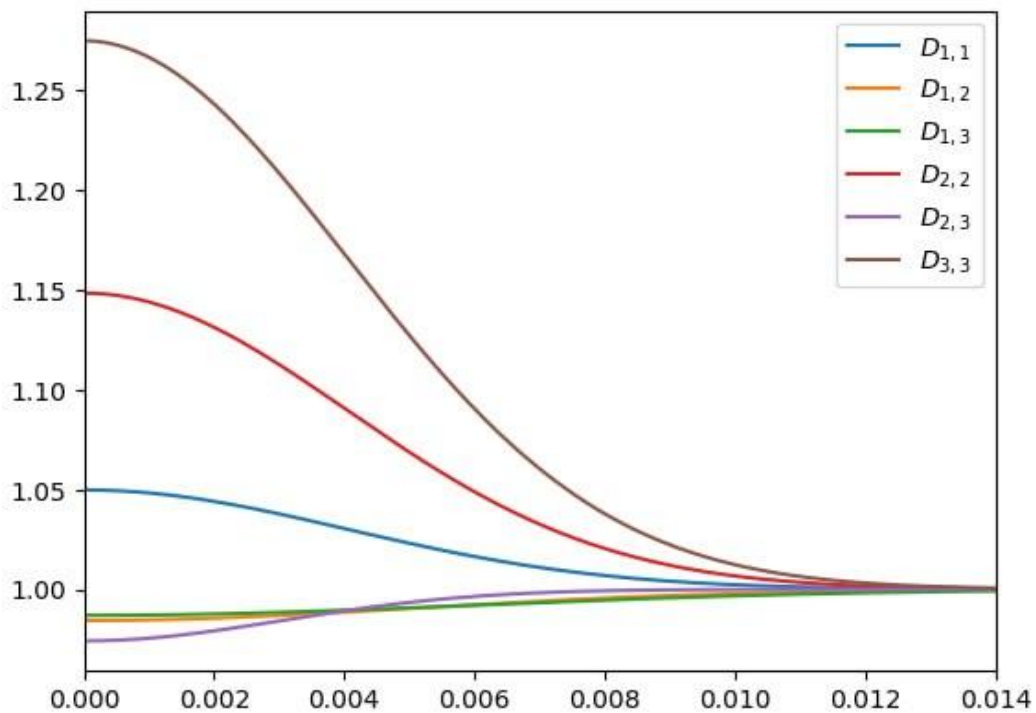


Рисунок 1: Значения вторых моментов

2.2.4 Heteromyopia

Одним из механизмов, обеспечивающих сосуществование, является гетеромиопия (НМ) [3]. Этот механизм основан на идее, что межвидовая конкуренция происходит на более коротких расстояниях, чем внутривидовая. В нашей модели мы рассмотрели пространство дисперсий ядер конкуренции, обозначенных как $\sigma w_{ii}, \sigma w_{ij}$. Исследование проводилось с использованием численного метода, который обладает высокой точностью решения системы. Этот метод обеспечивает экспоненциальную скорость сходимости и сокращение числа арифметических операций по сравнению с ранее известными методами. Для визуализации результатов исследования был построен график поверхности первых моментов для каждой пары параметров σw_{ii} и σw_{ij} .

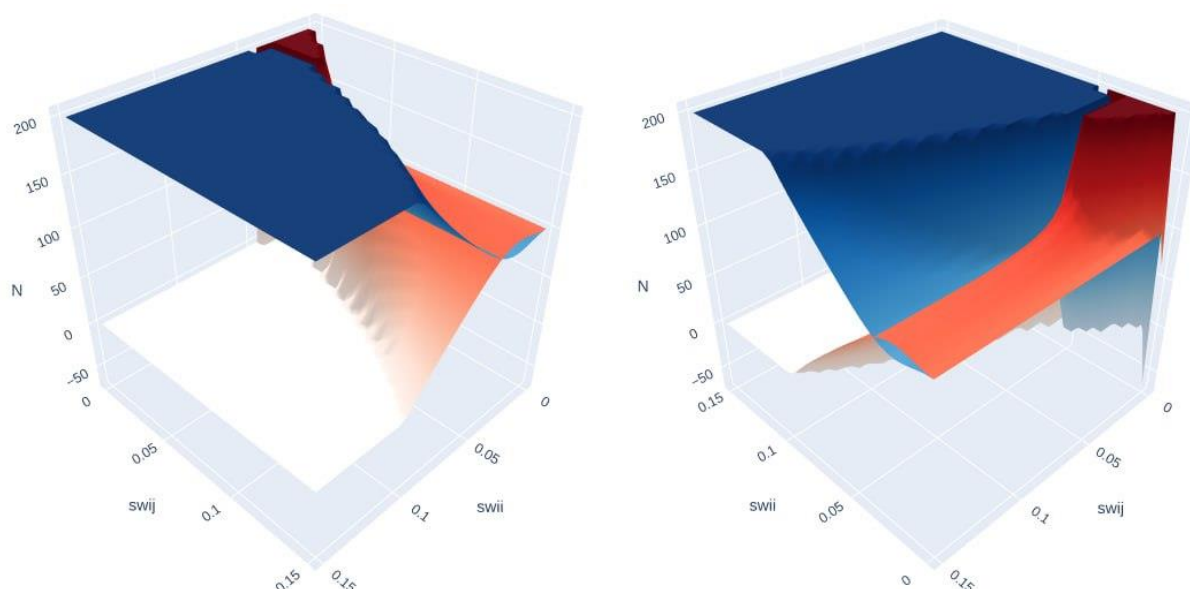


Рисунок 2: Поверхности первых моментов

2.3 Симуляции

Для симуляции используется стохастическая модель на ограниченной области. События в модели являются простыми Пуассоновскими потоками при фиксированном шаблоне.

2.3.1 Входные параметры

Для запуска симуляций использовался следующий код [7].

- *species_count* – Количество видов особей.
- *area_length_x* – Размер области.
- *cell_count_x* – Количество ячеек для хранения особей.
- *b_i* – Темп рождаемости для i -того вида.
- *d_i* – Вероятность смертности от окружающей среды для i -того вида.
- *init_density_i* – Исходная плотность для i -того вида.
- *dd_i_j* – Сила конкуренции, влияние i -того вида против j -того вида.
- *sm_i* – Ядро рождения для i -того вида.
- *sw_i_j* – Ядро конкурентной смертности, влияние i -того вида против j -того вида.

2.3.2 Алгоритм

Особи каждого вида равномерно распределяются по области. Это означает, что каждый вид имеет одинаковую вероятность нахождения в любой точке области. Численность каждого вида определяется путем перемножения

размера области и исходной плотности. Также вычисляется смертность для каждой особи, это позволяет моделировать естественный процесс отбора и влияние внешних факторов на выживаемость популяции.

Далее запускается итеративный процесс, где каждая итерация соответствует одному событию, а именно рождение или смерть особи. Вычисляется общая смертность D_i и общая рождаемость B_i для каждого вида, где $B_i = P_i \cdot b_i$, P_i – количество особей вида i . После этого берётся массив $\{B_1, D_1, \dots, B_s, D_s\}$,

где s – количество видов, и случайным образом выбирается одно из событий, с заданным массивом коэффициентов. Далее рассматриваем два случая.

1. При рождении новой особи вида i , случайным образом выбирается ячейка с коэффициентами, равными количеству особей данного вида в ячейке. Затем выбирается случайная особь из данного вида i в выбранной ячейке. Для определения местоположения новой особи используется смещение координат, которое определяется случайной величиной с распределением m_i .

Однако возможно, что новая особь может выйти за границы области. В таком случае есть два варианта: либо мы переносим особь на другую сторону области, чтобы сохранить ее, либо мы не добавляем особь в хранилище особей, чтобы избежать проблем с выходом за границы. После этого рассчитывается изменение смертности для данной особи и для остальных особей.

2. В случае смерти особи вида i , случайным образом выбирается ячейка с коэффициентами, соответствующими суммарной смертности особей данного вида в этой ячейке. Затем выбирается особь вида i с коэффициентами, равными смертности особей, и удаляется из хранилища особей. После удаления выбранной особи, рассчитывается изменение смертности для остальных особей в ячейке.

Итерации повторяются, пока не произойдет заданное количество событий.

2.3.3 Полученные результаты

Динамика N изображена на рисунке 3 для трех видов в модели с входными параметрами:

$$b = (0.501, 0.5001, 0.5), d = (0.2, 0.2, 0.2), \sigma_m = (0.04, 0.04, 0.04),$$

$$d' = \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 & 0.001 \end{pmatrix}, \sigma_w = \begin{pmatrix} 0.04 & 0.05 & 0.06 \\ 0.05 & 0.04 & 0.03 \\ 0.06 & 0.03 & 0.04 \end{pmatrix}.$$

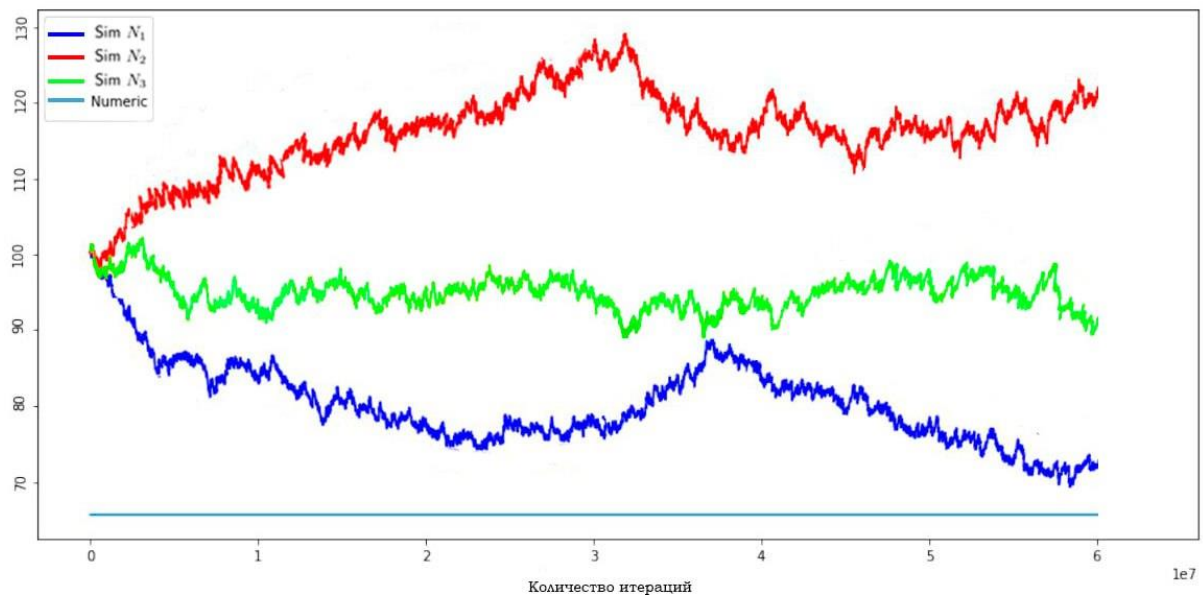


Рисунок 3: Динамика первых моментов

Динамика N изображена на рисунке 4 для двухвидовой модели с входными параметрами:

$$b = (0.4, 0.4), d = (0.2, 0.2), \sigma_m = (0.04, 0.04),$$

$$d' = \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 \end{pmatrix}, \sigma_w = \begin{pmatrix} 0.04 & 0.04 \\ 0.04 & 0.04 \end{pmatrix}.$$

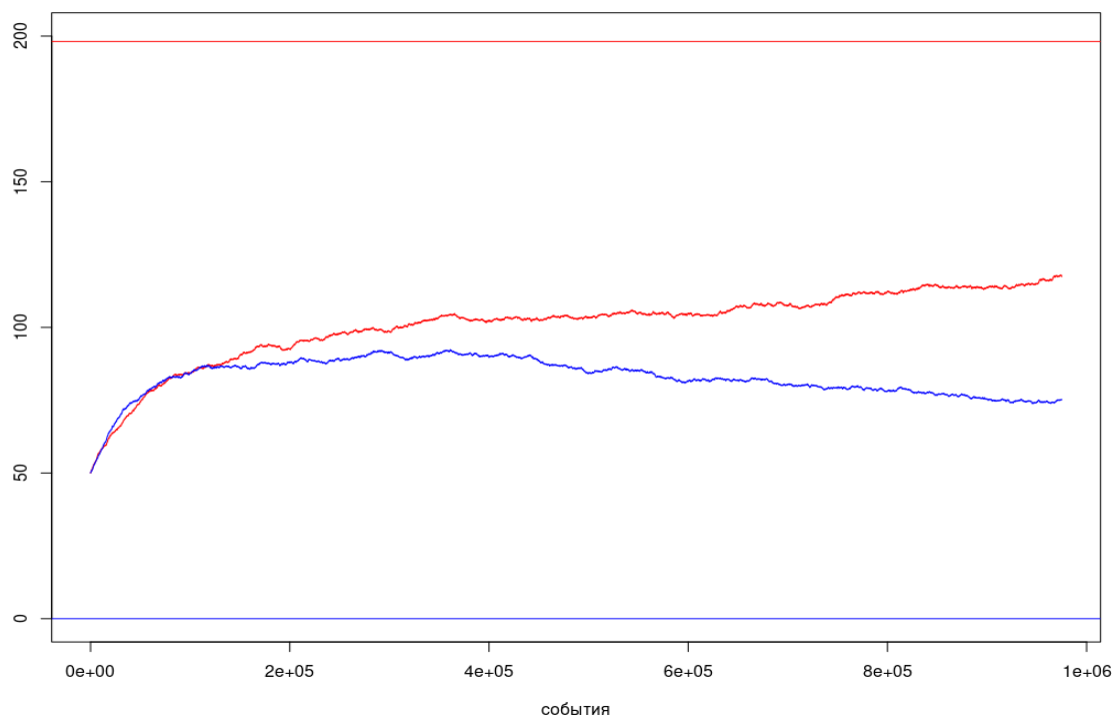


Рисунок 4: Динамика первых моментов

3. Сравнение

Рассмотрим достоинства и недостатки симуляции и численного метода. Начнём с численного метода. Численные методы имеют преимущество в скорости выполнения по сравнению с симуляцией, и они способны сразу вычислить как первый, так и второй момент. Однако численный метод обладает недостатком, который заключается в его некорректной работе с определенными входными данными. Даже небольшие изменения в этих данных могут привести к неправильным результатам, включая случаи, когда численный метод выдаёт отрицательные значения первых моментов. Также недостатком численного метода является то, что он выдаёт усреднённые результаты, что иногда может привести к несовпадению с данными, полученными в результате симуляции. Теперь о симуляции. В качестве достоинств симуляции можно выделить более точные и правдивые результаты и удобство в программировании. При этом, к недостаткам симуляции относится сложность в подсчёте второго момента и длительное время выполнения. Так как работа симуляции напрямую зависит числа особей и числа итераций, время работы симуляции может достигать суток и более.

На рисунке 5 представлено сравнение результатов численного метода и симуляции для двувидовой модели с параметрами:

$$b = (0.3975, 0.3999), d = (0.2, 0.2), \sigma_m = (0.04, 0.04),$$

$$d' = \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 \end{pmatrix}, \sigma_w = \begin{pmatrix} 0.04 & 0.04 \\ 0.04 & 0.04 \end{pmatrix}.$$

Здесь показано, как изменялись первые моменты в зависимости от количества итераций.

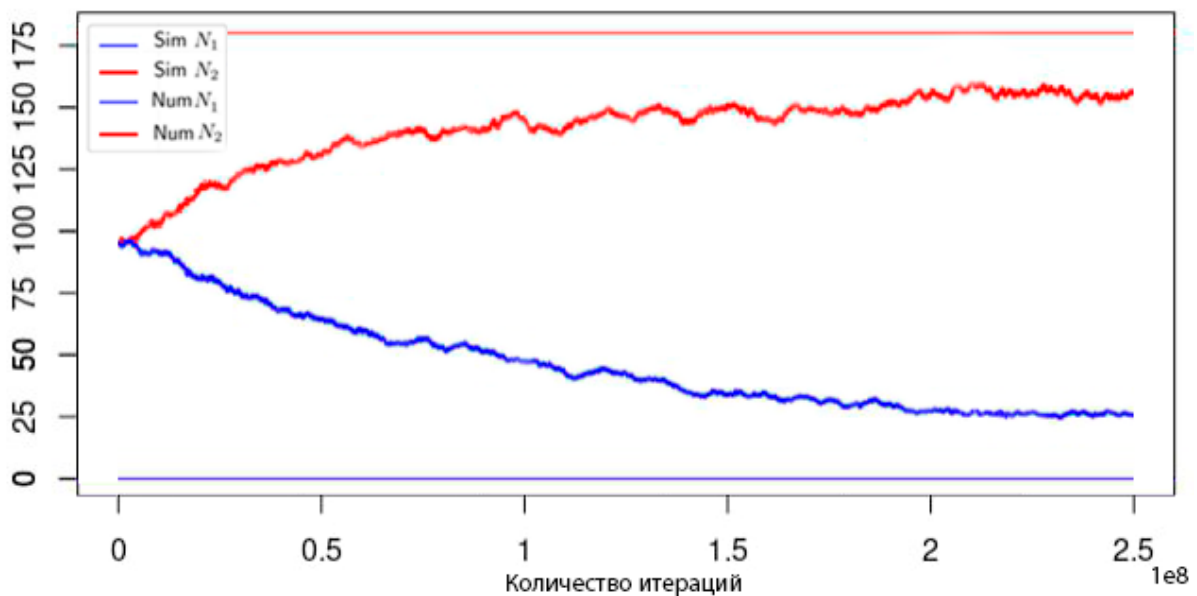


Рисунок 5: Сравнение первых моментов

На рисунке 6 сравнение численного метода и симуляции для двувидовой модели с параметрами:

$b = (0.501, 0.5001), d = (0.2, 0.2), \sigma_m = (0.04, 0.04),$

$$d' = \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 \end{pmatrix}, \sigma_w = \begin{pmatrix} 0.04 & 0.05 \\ 0.05 & 0.04 \end{pmatrix}.$$

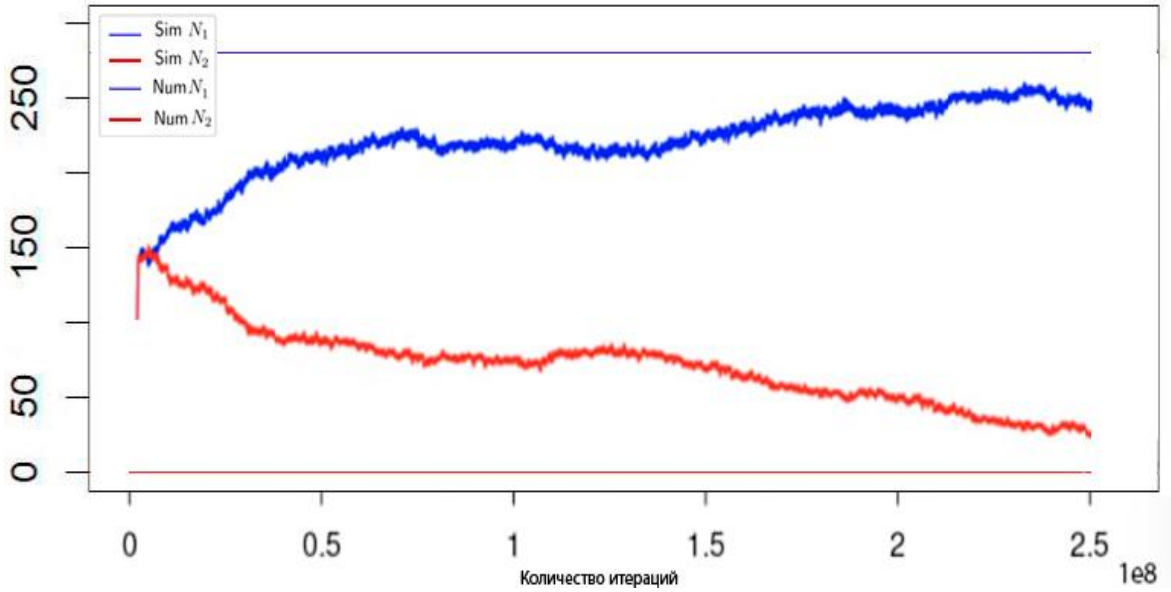


Рисунок 6: Сравнение первых моментов

При сравнении результатов для трехвидовой модели были взяты параметры рождаемости и смертности, чтобы таким образом два вида вымерли, а один вид выжил. Это наглядно видно на рисунке 7, для которого были выбраны следующие параметры:

$b = (0.3975, 0.3999, 0.402), d = (0.201, 0.202, 0.1999), \sigma_m = (0.04, 0.04, 0.04),$

$$d' = \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 & 0.001 \end{pmatrix}, \sigma_w = \begin{pmatrix} 0.04 & 0.04 & 0.04 \\ 0.04 & 0.04 & 0.04 \\ 0.04 & 0.04 & 0.04 \end{pmatrix}.$$

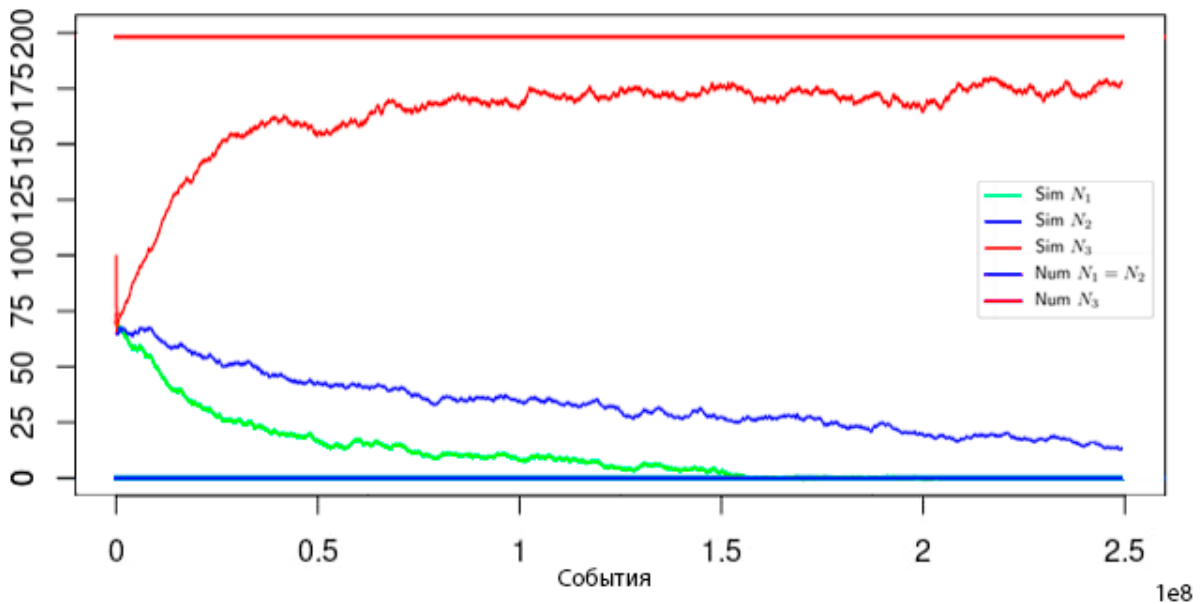


Рисунок 7: Сравнение первых моментов

На этом рисунке видна точка вымирания первого вида. Так же хорошо видно, как второй вид подбирается к вымиранию.

На рисунке 8 представлено сравнение результатов для трехвидовой модели со следующими параметрами:

$$b = (0.3975, 0.3999, 0.402), d = (0.2, 0.2, 0.2), \sigma_m = (0.04, 0.04, 0.04),$$

$$d' = \begin{pmatrix} 0.001 & 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 & 0.001 \\ 0.001 & 0.001 & 0.001 \end{pmatrix}, \sigma_w = \begin{pmatrix} 0.04 & 0.04 & 0.04 \\ 0.04 & 0.04 & 0.04 \\ 0.04 & 0.04 & 0.04 \end{pmatrix}.$$

На рисунке показано как изменялись первые пространственные моменты в зависимости от количества прошедших событий.

Как говорилось ранее, численный метод выдаёт нам массив с усреднёнными значениями первого момента. На рисунках заметно, как результаты симуляции сходятся к результатам численного метода.

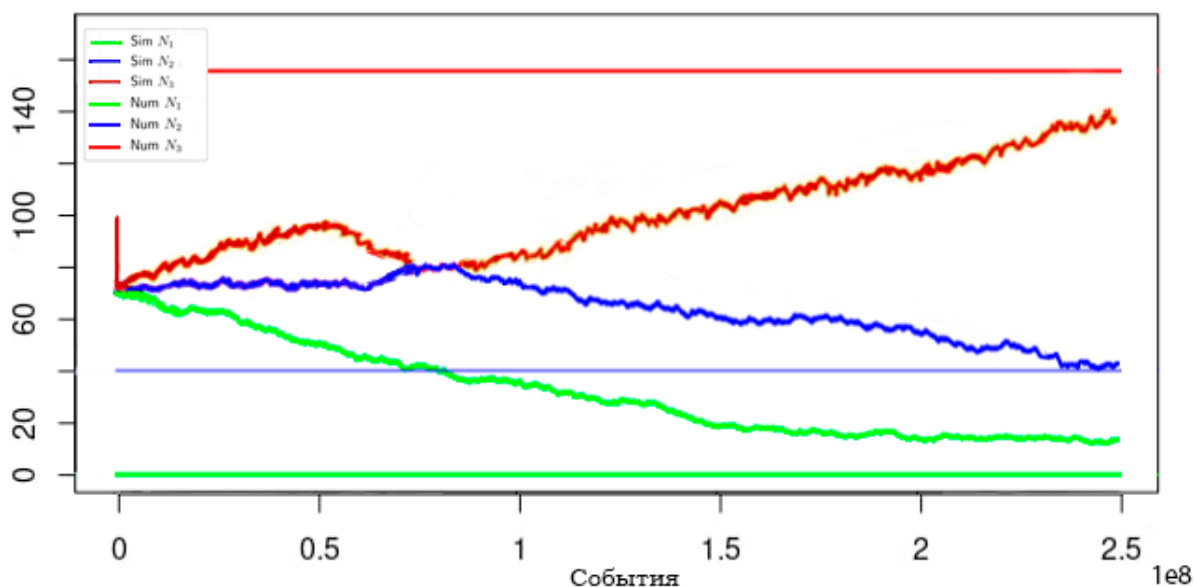


Рисунок 8: Сравнение первых моментов

4. Заключение

Данная работа была посвящена изучению пространственной модели У. Дикмана и Р. Лоу, изучению и проведению компьютерных симуляций, изучению и применению численного анализа данной модели при помощи системы нелинейных интегральных уравнений. Заключительной частью работы являлось сравнение результатов численных методов и результатов симуляций.

Проведенные исследования подтвердили сходимость симуляций к численному методу на некоторых наборах биологических параметров. Симуляции выдают весьма правдивые результаты и располагают большим доверием. Но следует отметить, что численный метод работает не всегда корректно, он выдаёт усреднённые результаты, и существуют наборы параметров, на которых численный метод выдаёт отрицательные значения первого пространственного момента. Что говорит о том, что численный метод может не сходиться к симуляциям в некоторых случаях.

В качестве возможных направлений для дальнейших исследований можно рассмотреть вариант оптимизации симуляционного подхода, чтобы упростить работу в вычислениях для многовидовых моделей; а также дальнейшее проведение сравнений на большем количестве наборов параметров.

Список литературы

- [1] Law R. Dieckmann U. A Dynamical System for Neighbourhood in Plant Communities. Department of Biology, University of York, pages 2137–2148, 2000.
- [2] Law R. Dieckmann U. Moment approximations of individual-based model. Cambridge University Press, pages 252–270, 2000.
- [3] D.J. Murrell and R. Law. Heteromyopia and the spatial coexistence of similar competitors. 2003.
- [4] Николаев М. В. Исследование нелинейного интегрального уравнения, возникающего в модели биологических сообществ, Выпускная квалификационная работа, 2019.
- [5] А.С. Савостьянов. Механизмы сосуществования стационарных биологических сообществ в пространствах разных размерностей, 2017.
- [6] Ссылка на код численных методов
- [7] Ссылка на код симуляций