

Лекция №5-7

МОДЕЛИРОВАНИЕ НА ОСНОВЕ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ

Математическое моделирование в биомедицине и экологии – достаточно обширная область исследования и по выбору объектов моделирования, и по набору методов, и по спектру решаемых задач. Особое внимание обращено моделированию с помощью дифференциальных уравнений, описывающих кинетические процессы. Поскольку все процессы в живых организмах или сообществах живых объектов разворачиваются как во времени, так и в пространстве, то наиболее адекватные модели этих процессов являются системами уравнений в частных производных.

Дифференциальные или разностные уравнения позволяют описывать динамику процессов в режиме реального времени. Но на пути имитаций с помощью дифференциальных уравнений возникают трудности как принципиального, так и технического характера. Принципиальная трудность состоит в том, что не существует систематических правил вывода самих уравнений. Процедуры их составления основываются на полуэмпирических закономерностях, правдоподобных рассуждениях, аналогиях и искусстве моделирующего. Технические трудности связаны с высокой размерностью задач по моделированию. При работе с системами из десятков и более дифференциальных уравнений оказывается, что проследить причинные связи (для отладки, исключения ошибок, интерпретаций) в системе уравнений также сложно, как и в реальной экосистеме, что дискредитирует саму процедуру моделирования. В конце концов, оказывается, что невозможно узнать, чему обязаны полученными результатами: реальному положению вещей, ошибкам в исходных данных, недочетам алгоритма или еще чему-либо. Обычно систему упрощают, рассматривая её как точечную (синхронность процессов во всех частях рассматриваемого объёма), поведение которой описывают уравнениями в обыкновенных производных.

Для рассматриваемого подхода приводится исходная формулировка и примеры ряда получаемых в модели биологически интерпретируемых результатов. В разных биологических системах в качестве переменных выступают различные измеряемые величины: в биохимии – это концентрации веществ, в микробиологии – число микроорганизмов, в экологии – численность вида, в фармакокинетике – концентрации лекарственных препаратов.

В зависимости от цели моделирования, можно выделить два типа моделей: дескриптивные модели и модели поведения.

Дескриптивная модель позволяет получить информацию о взаимосвязях между наиболее важными переменными био – или экосистемы. Реализуется такой тип модели методами стохастического моделирования, основанного на инструментах теории вероятностей и математической статистики.

Модели поведения описывают системы во время переходного периода от одного состояния к другому. Для осуществления этой категории моделей изучают:

- структуру сигналов на входе и выходе системы;
- реакцию системы на особые проверочные сигналы;
- внутреннюю структуру системы.

Последний пункт реализуется аналитическим моделированием, в основе которого лежат дифференциальные уравнения, описывающие причинно-следственные связи в экосистеме. Первым этапом аналитического моделирования является формирование концепции модели и составление уравнений, описывающих поведение системы, при этом происходит упрощение реальности, которое, однако, не влияет на наиболее существенные свойства реальной системы. Затем идет параметризация, т.е. определение количественных значений параметров.

Следующий шаг аналитического моделирования – имитация, т.е. получение с помощью ЭВМ решения модельных уравнений при

фиксированных значениях параметров и начальных условиях. И, наконец, испытание модели или, другими словами, сравнение ее выходных параметров с выходными данными системы.

Для описания экологических сообществ привлекают методы из самых разных областей математического знания. Самое широкое распространение получил подход, основывающийся на аппарате дифференциального исчисления. Дифференциальные уравнения позволяют описывать динамику численности (биомассы) каждой популяции, входящей в изучаемую систему. В общем виде можно записать зависимость

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i \cdot (t, x_1, x_2, \dots, x_w), i = 1, \dots, w \quad (1)$$

где w – число видов в сообществе, x_i – численности i -го вида, t – время.

Если сделать предположения о стационарности среды и изолированности сообщества (т.е. исчезнувший вид не может возникнуть вновь), то уравнения (1) можно записать в виде

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i \cdot \tilde{F}_i \cdot (x_1, x_2, \dots, x_w), i = 1, \dots, w. \quad (2)$$

Дальнейшее теоретическое исследование в большинстве случаев проводится для конкретного вида функций \tilde{F}_i .

2 ПРИМЕРЫ МОДЕЛЕЙ НА ОСНОВЕ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНЫХ УРАВНЕНИЙ

2.1 Моделирование конкуренции за ресурсы

Совместное потребление ресурсов питания организмами одного трофического уровня

Случай конкуренции за взаимонезаменяемые ресурсы характерен для автотрофного трофического уровня, составленного, например, одноклеточными водорослями. В работе [7] подробно исследована модель динамики концентрации клеток

$$\begin{cases} \dot{x}_i = (\mu_i(s) - D) \cdot x_i, i = \overline{1, w}; \\ \dot{s}_j = D \cdot (s_j^* - s_j) - \sum_{i=1}^w \frac{\mu_i}{Y_{ij}} \cdot x_i, j = \overline{1, m}; \\ \mu_i = \min[\tilde{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s_1; \dots, \beta_{im} \cdot s_m]. \end{cases} \quad (3)$$

Стационарное состояние системы (3) определяется уравнениями

$$\begin{aligned} \min(\tilde{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s_1; \dots, \beta_{im} \cdot s_m) &= D, i = \overline{1, w}; \\ D(s_j^* - s_j) - \sum_{i=1}^w \frac{\min(\tilde{\mu}_i; \beta_{i1} \cdot s_1; \dots, \beta_{im} \cdot s_m)}{Y_{ij}} \cdot x_i &= 0, j = \overline{1, m}. \end{aligned} \quad (4)$$

Исследование модели в случае конкуренции двух видов за два ресурса позволяет построить разбиение пространства начальных концентраций питательных веществ $\{s_0^1, s_0^2\}$ на области, в которых реализуются различные режимы лимитирования и исходы конкуренции (рисунок 1):

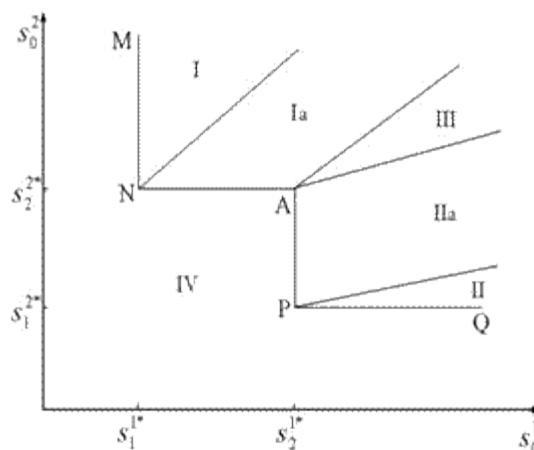


Рисунок 1 – Разбиение плоскости начальных концентраций питательных веществ $\{s_0^1, s_0^2\}$ на области с разными режимами лимитирования и исходами конкуренции

В области I реализуется преимущество первого вида при лимитировании обоих конкурентов субстратом s^1 ; в области Ia побеждает первый вид при лимитировании первого вида субстратом s^2 , а второго – субстратом s^1 ; в области II конкуренцию выигрывает второй вид при лимитировании обоих конкурентов субстратом s^2 ; в области IIa выигрывает второй вид при лимитировании второго вида субстратом s^1 , а первого вида – субстратом s^2 . В области III реализуется устойчивое сосуществование конкурентов при лимитировании первого вида субстратом s^2 , а второго вида – субстратом s^1 . Область IV, границей которой является ломаная линия MNAPQ, – область нулевой биомассы сообщества. Коэффициенты угла наклона прямых, являющихся границами областей, есть Y_{11}/Y_{12} и Y_{11}/Y_{12} . Величины s_i^{j*} на рисунке 1 есть концентрации j -ого субстрата, при которых скорость роста i -ого вида равна скорости его элиминации ($\mu_i = D$).

Конкурентное исключение или устойчивое сосуществование видов

Принцип конкурентного исключения ведет свое начало с работы В. Вольтерра. В ней исследовалась система обыкновенных дифференциальных уравнений, описывающих конкуренцию двух видов за один ресурс

$$\begin{cases} x_1 = x_1 \cdot (-d_1 + c_1 \cdot s) \\ x_2 = x_2 \cdot (-d_2 + c_2 \cdot s) \\ s = s_0 \cdot (1 - b_1 \cdot x_1 + b_2 \cdot x_2) \end{cases}, \quad (5)$$

где x_i – плотности вида i ; s – количество ресурса; d_i – показатели смертности видов в отсутствии ресурса; s_0 – начальное количество ресурса; положительные константы c_i и b_i , $i=1, 2$ характеризуют эффективность использования ресурса. После подстановки выражения для s в первые два уравнения системы (6) последняя принимает вид

$$\mu = \tilde{\mu} \cdot \left(1 - 2 \frac{q - q_{min}}{q_{min}}\right) \quad (6)$$

где $s_i = -d_i + c_i \cdot s_0$, $\tilde{c}_i = c_i \cdot s_0$, $i = 1, 2$.

В. Вольтерра показал, что независимо от начальных величин x_1^0 и x_2^0 при $t \rightarrow \infty$ выигрывает вид с наибольшим значением s_i/\tilde{c}_i , а численность другого вида стремится к нулевой величине. Модель (5) – (6) легко обобщается на случай, когда w видов конкурируют за единственный ресурс. И в этой ситуации выигрывает вид с наибольшим значением s_i/\tilde{c}_i .

Многочисленные опыты по непрерывному культивированию w видов организмов на одном ограничивающем рост ресурсе демонстрируют выживание лишь одного из видов, а именно, того, который способен существовать на самом низком уровне ресурса. Адекватная модель для такой ситуации основана на модели Моно и имеет вид

$$\begin{cases} x_i - \left(\frac{\tilde{\mu}_i \cdot s}{K_i + s} - D\right) \cdot x_i, i = 1, \dots, w, \\ s = D \cdot (s_0 - s) - \sum_{i=1}^w \frac{\tilde{\mu}_i}{Y_i} \cdot \frac{x_i \cdot s}{K_i + s} \end{cases} \quad (7)$$

с начальными условиями $s(0) = s_0 > 0$, $x_i(0) = x_{i0} > 0$, $i = \overline{1, w}$, $w \geq 1$. Здесь $x_i(t)$ – концентрация i -го вида; $s(t)$ – концентрация субстрата, лимитирующего рост; $\tilde{\mu}_i$ обозначает максимально возможную удельную скорость роста организмов i -го вида; Y_i^{-1} – «экономический коэффициент» i -

го вида; s_0 – концентрация субстрата во внешнем резервуаре; D – скорость протока; K_i – константа половинного роста i -го вида.

2.2 «Графическая» теория межвидовой борьбы

Вопросами конкурентной борьбы за средства существования и изучением структуры сообщества занимался Д. Тилман. В своей монографии он изложил «графическую» теорию межвидовой борьбы, в рамках которой аналитическое исследование систем дифференциальных и алгебраических уравнений заменено геометрической интерпретацией.

В основе классификации лежат общие уравнения, которые показывают, как средства существования влияют на рост популяции и как потребители влияют на количества средств существования

$$\frac{dx_i}{x_i dt} = f_i \cdot (s^1, \dots, s^m) - d_i, \quad i = \overline{1, w}, \quad (8)$$

$$\frac{ds^j}{dt} = g^j(s^j) - \sum_{i=1}^w x_i \cdot f_i \cdot (s^1, \dots, s^m) \cdot h_{ij} \cdot (s^1, \dots, s^m), \quad j = \overline{1, m}, \quad (9)$$

где x_i – плотность популяции вида i ; s^j – запасы средства существования j ; d_i – показатель смертности вида i ; f_i – функция, описывающая зависимость скорости размножения (в расчете на одну особь) от количества средства существования; g_j – функция, характеризующая скорость поступления средства существования j ; h_{ij} – функция, описывающая количество средства j , требующееся для создания каждой новой особи вида i ; всего w видов конкурируют за m средств существования.

В этих уравнениях помимо очевидных (непрерывное размножение, гомогенность популяций и мест обитания и др.) сделан ряд важных допущений: разные виды взаимодействуют между собой только через пользование средствами существования; между средствами существования нет никакого взаимодействия.

Для демонстрации потребностей отдельных видов в этих средствах применяются «изоклины рост – средства существования», отражающие все

комбинации наличных средств существования, по которым у данного вида имеется заданная удельная скорость роста $\frac{dx_i}{x_i dt}$. На рисунке 2 (а – з)) представлены различные формы, принимаемые изоклинами роста в предположении, что данный вид обитает в местности, где отсутствует смертность, т.е. $d_i = 0$.

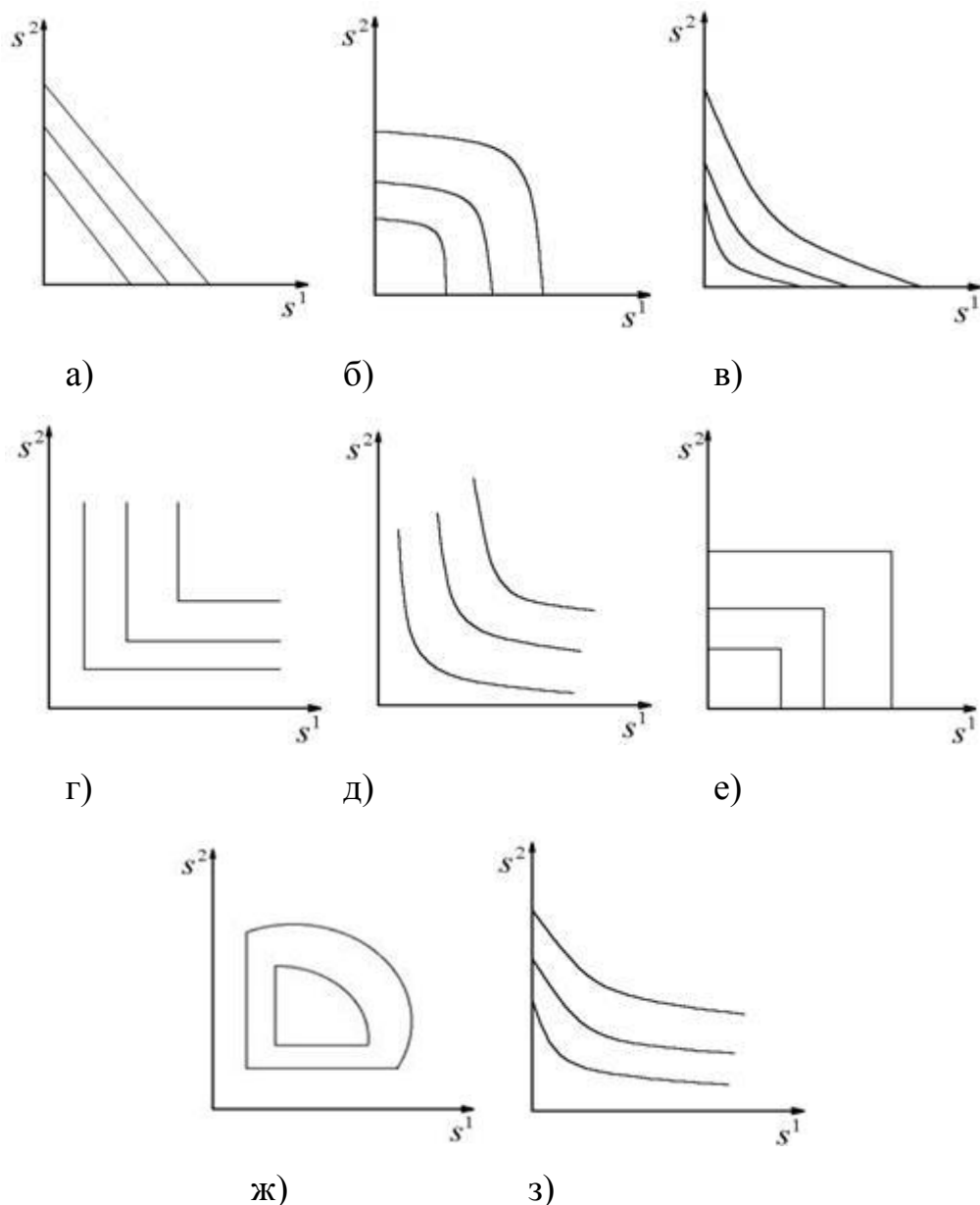


Рисунок 2 – Изоклины роста организмов, потребляющих различные типы средств существования. s^j – запасы средств существования в данной местности

Группа рисунков а) – г) представляет взаимозаменяемые ресурсы, т.е. каждый из них способен поддерживать размножение при отсутствии второго

(на графиках это отражается пересечением изоклин с осями координат). На рисунках д) и е) представлены изоклины для средств существования, которые необходимы для роста и незаменимы, то есть, если какого-то ресурса мало, то второй не может его полностью заменить (графически этот факт отражается параллельностью изоклин осям).

Описанные изоклины роста являются одним из главных инструментов графического подхода.

2.3 Модель «хищник – жертва»

Одним из классических объектов приложения математической экологии является система хищник-жертва. Цикличность поведения этой системы в стационарной среде была показана ещё Вольтеррой (1931) и Лотки (1925). Их модель описывает эволюцию двухкомпонентной системы, обладающей временной и пространственной однородностью и представляет систему двух зацепленных уравнений типа:

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = \alpha_v \cdot V - \beta_v \cdot V - \gamma_v \cdot V^2 \\ \frac{dP}{dt} = -\alpha_p \cdot P - \beta_p \cdot V \cdot P - \gamma_p \cdot P^2 \end{cases} \quad (10)$$

Здесь $V(X)$ и $P(Y)$ – популяции соответственно жертв и хищников; $\alpha_{v,p}; \beta_{v,p}; \gamma_{v,p} \geq 0$. Популяция хищников увеличивается лишь за счёт поедания ими жертв – сами по себе они вымирают. Жертвы, наоборот, обладают неограниченным источником питания и при слабой связи рост их популяции ограничен внутренними причинами, которые представлены соответствующим параболическим членом.

Квадратичные члены в модели Вольтерры играют роль нелинейного трения – именно они приводят к появлению на фазовой плоскости положений равновесия типа «фокус», т.е. энергия системы не сохраняется и, что существеннее, к неэквивалентности обоих направлений времени. В принципе так и должно быть, ведь реальная биологическая система, очевидно, не

обладает подобной симметрией. Таким образом, модель Вольтерра есть простейшая модель со слабой нелинейной связью.

В качестве примера рассмотрим модель Вольтерры с неким конкретным набором параметров. Фазовый портрет этой системы приведён на рисунке 3а и 3б.

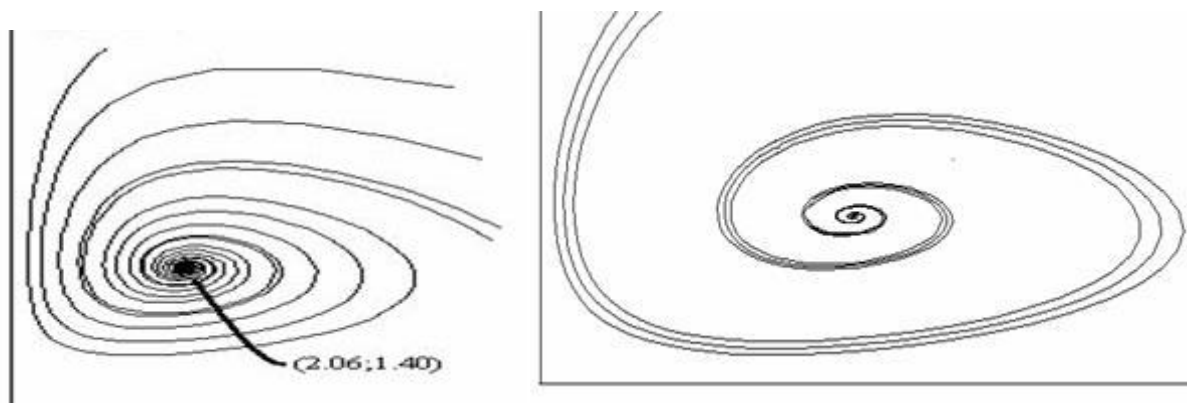


Рисунок 3 – а) Фазовый портрет модели Вольтерры; б) Фазовый портрет модели Вольтерры при других начальных условиях

В данном описании система чрезвычайно устойчива и попадает в фокус за относительно малое время. Видно, что этот фокус – общий для всех траекторий и является единственным положением равновесия в рассматриваемой системе. В действительности, такую стабильность системе обеспечивает нелинейное ограничение для хищников. Здесь существенен тот факт, что этот показатель неограничен по абсолютной величине и эффективно действует при больших населённостях популяции хищников.

Рассмотрим систему (3а) с конкретным взаимодействием указанного типа:

$$\begin{aligned} p_{n+1} &= \alpha \cdot p_n + \beta \cdot p_n \cdot v_n - \gamma \cdot p_n \cdot \sin \cos v_n^2 - \delta \cdot p_n^2 \\ v_{n+1} &= \varepsilon \cdot v_n - \theta \cdot p_n \cdot v_n - \mu \cdot v_n^2 \end{aligned} \quad (11)$$

Здесь $\alpha, \delta, \varepsilon, \mu$ – собственные амплитуды для каждой популяции, β, γ, θ – константы связи, определяющие взаимоотношения видов.

Взаимодействие здесь имеет вид $V = \sin \cos x^2$. Для того, чтобы убедиться в отсутствии какой-либо периодичности, нужно построить его Фурье-образ, для чего разложить его в ряд типа:

$$V(x) = \sum_n V_n \cdot e^{in\omega x} - \text{прямое преобразование} \quad (12)$$

$$V_n = \sum_x V(x) \cdot e^{-in\omega x} - \text{обратное преобразование}$$

Суммирование по n и x ведётся по всей области их определения. Если в спектре V_n будет доминировать одна или несколько гармоник, мы можем говорить о квазипериодической функции которая будет отвергнута, если же спектр будет содержать много одинаковых гармоник, то такая функция будет приемлемой, так как не будет содержать какого-либо одного ярко выраженного периода. Для данного взаимодействия результаты разложения представлены на рисунке 4.

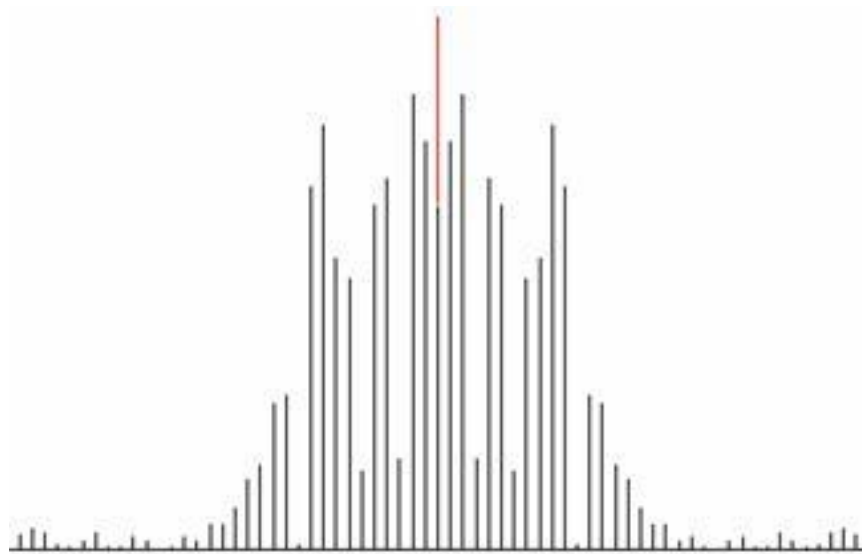


Рисунок 4 – Фурье – образ «взаимодействия» между хищником и жертвой в системе (3б)

Расстояние между линиями на рисунке равно элементарной частоте. Симметрия спектра относительно вертикальной оси говорит о вещественности исходной функции (так как взаимодействие есть вещественная функция, его Фурье-разложение обязано быть зеркально симметричным относительно оси ординат). Симметричность в данном случае свидетельствует о правильности проведённого анализа. Функция будет вести себя как квазипериодическая. Выбранное взаимодействие обладает важным свойством: оно ограничено при любых значениях переменных.

Переходя от экологических аспектов к математическим, необходимо сказать, что данное взаимодействие, несмотря на свою ограниченность,

замечательно тем, что эффективно подавляет фокусы, обусловленные собственным ограничителем для хищников.

После того, как модель сформулирована, можно перейти непосредственно к численному моделированию системы (3б). Проследим эволюцию системы при изменении параметров задачи.

Для установления общего вида фазового портрета системы, рассмотрим некий конкретный набор параметров, например: $\alpha=0,98$; $\beta=0,03$; $\gamma=0,07$; $\delta=0,03$; $\varepsilon=1,30$; $\theta=0,20$; $\mu=0,01$. Результаты расчётов проиллюстрированы рисунке 5.

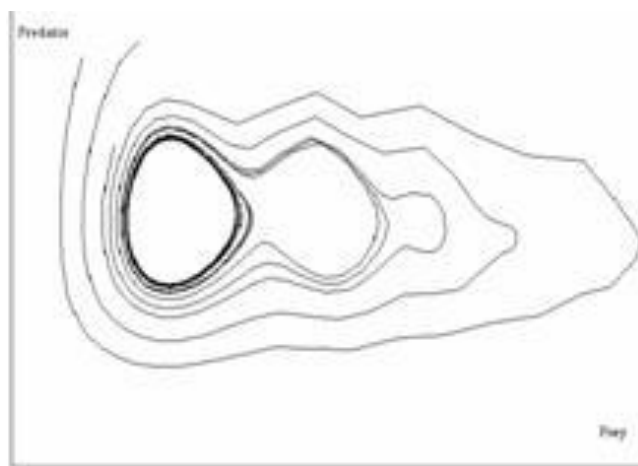


Рисунок 5 – Фазовый портрет системы (7б) для конкретного набора параметров

Чётко виден предельный цикл (жирная линия в левой части рисунка), на который выходят все фазовые траектории, несмотря на то, что некоторые из них испытывают довольно большие отклонения от него.

Рассмотренное поведение системы является универсальным, – у системы нет других положений равновесия, кроме данного.

3 ПРИМЕРЫ ПРИМЕНЕНИЯ КОМПЬЮТЕРА В МОДЕЛИРОВАНИИ

3.1 Модель неограниченного экспоненциального роста

В основе модели экспоненциального роста лежит простое и естественное предположение о том, что скорость роста популяции пропорциональна численности этой популяции

$$\frac{dx_\tau}{dt} = r \cdot x_\tau \quad (13)$$

где x_τ – численность популяции в момент времени τ , а r – так называемая, удельная скорость роста численности (биотический потенциал), которую можно представить как разность $r = b - d$, удельной рождаемости b и удельной смертности d . Это уравнение описывает базовое состояние популяции при отсутствии внешних влияний, аналогичное, в некотором смысле, состоянию покоя или равномерного прямолинейного движения в первом законе Ньютона. Уравнение (13) можно легко проинтегрировать методом разделения переменных, что даёт

$$x_\tau = x_0 \cdot e^{r\tau}, \quad (14)$$

то есть действительно, уравнение (13) описывает динамику экспоненциально растущей популяции.

Совместная динамика численности двух экспоненциально растущих популяций x_τ – резидента и y_τ – мутанта, характеризуемых удельными скоростями роста r_x и r_y описывается системой двух дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{dx_\tau}{d\tau} = r_x \cdot x_\tau \\ \frac{dy_\tau}{d\tau} = r_y \cdot y_\tau \end{cases} \quad (15)$$

Система (15) – простейшая модель конкуренции двух популяций X и Y , различающихся своими удельными скоростями роста. Обе популяции неограниченно увеличивают свою численность независимо друг от друга. При решении вопроса об изменении их относительных численностей во

времени $\xi_\tau = \frac{x_\tau}{(x_\tau + y_\tau)}$ и $\eta_\tau = \frac{y_\tau}{(x_\tau + y_\tau)}$, с учётом (13), можно получить следующие выражения для ξ_τ и η_τ :

$$\xi_\tau = \frac{1}{1 + \frac{y_\tau}{x_\tau}} = \frac{1}{1 + \frac{y_0}{x_0} \cdot e^{(r_y - r_x) \cdot \tau}} \quad (16)$$

и

$$\eta_\tau = \frac{1}{1 + \frac{x_\tau}{y_\tau}} = \frac{1}{1 + \frac{x_0}{y_0} \cdot e^{(r_x - r_y) \cdot \tau}} \quad (17)$$

Из этих выражений следует, что если $r_x > r_y$, то ξ_τ стремится к 1, а η_τ – к нулю, а если $r_x < r_y$, то наоборот, ξ_τ стремится к нулю, а η_τ – к 1.

Для графического представления можно воспользоваться пакетом программ STATISTICA. Для этого нужно создать (в режиме File - New) новый пустой файл данных из 1001 строк и 3 столбцов с именами t , ksi , eta , после чего написать (в режиме Analysis - STATISTICA BASIC) и выполнить (кнопкой Execute) следующую программу:

Sequential;

$rx:=0.04; ry:=0.05; x0:=99; y0:=1;$

$t:=caseno-1;$

$ksi:=1/(1+(y0/x0)*exp((ry-rx)*t));$

$eta:=1/((x0/y0)*exp((rx-ry)*t)+1);$

После этого в режиме «Graphs - Stats 2D Graphs - Scatterplots - Graph Type Multiple - Fit Off» можно построить графики зависимости переменных ksi и eta (откладываются по оси ординат) от времени t (откладывается по оси абсцисс).

На рисунке 6 приведен соответствующий график. Очевидно, что для $r_x = 0,04$ и $r_y = 0,05$ (что соответствует примерно 4-х и 5-ти процентному приросту численностей популяций X и Y за единицу времени) доля численности популяции X в конечном итоге приближается к нулю, а доля популяции Y – к единице.

Полученные результаты представляют интерес не только с точки зрения сравнительного анализа динамики численности двух экспоненциально

растущих популяций, они позволяют сделать выводы относительно возможного направления эволюции в рассматриваемой ситуации.

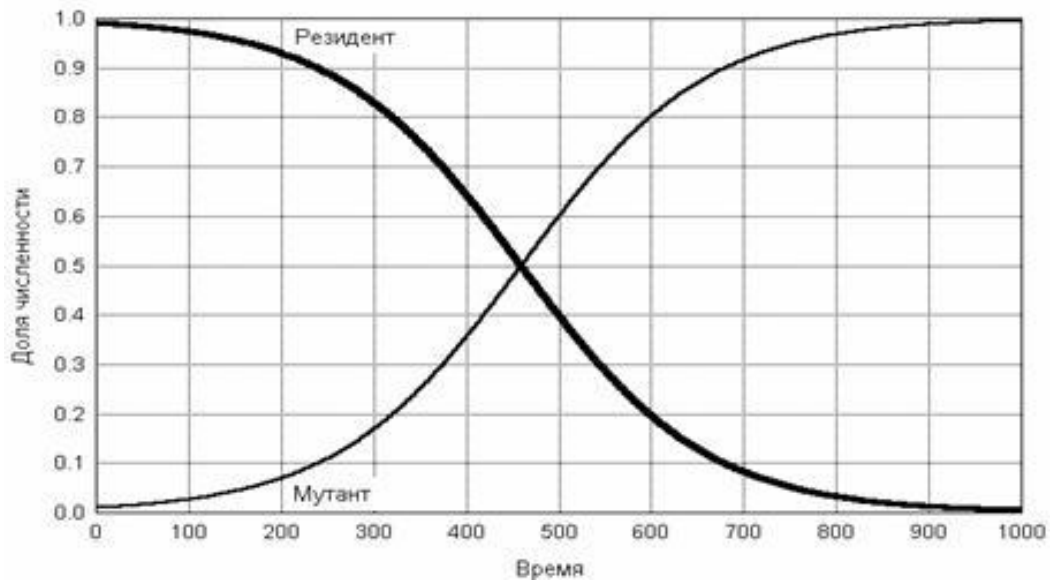


Рисунок 6 – Динамика долей численности (ξ_t) и (η_t) экспоненциального роста популяций резидента X и мутанта Y для случая $r_x=0,04$, $r_y=0,05$ и $x_0= 99$ и $y_0= 1$

Конечно, в более реалистичных постановках задачи следует вводить дополнительные условия, предотвращающие неограниченное возрастание критерия приспособленности в процессе его эволюционной оптимизации, однако на данном уровне анализа это обстоятельство не имеет принципиального значения.

3.2 Модель остановленного экспоненциального роста

Очевидно, что модель неограниченного экспоненциального роста, описываемая системой (14), нереалистична при больших численностях популяций X и Y в силу ограниченности ресурсов окружающей среды. Механизм ограничения численности популяций X и Y можно задать по меньшей мере тремя способами: во-первых, можно в одинаковой пропорции снизить численности и взрослых, и молодых обеих популяций; во-вторых, можно снизить только численности молодежи; в-третьих, можно снизить численности только взрослых особей.

Рассмотрим первый случай:

механизм пропорционального снижения численностей взрослых и молодых можно представить как умножение правых частей обоих уравнений системы (15) на некоторый коэффициент α (этот процесс можно представить как прореживание популяции в $1/\alpha$ раз, применяемое с равной интенсивностью как к взрослым особям, так и молодым). После преобразований это явление эквивалентно следующей системе дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = (r_x - r_y) \cdot \frac{x \cdot y}{x+y} \\ dy = (r_y - r_x) \cdot \frac{x \cdot y}{x+y} \end{cases} \quad (18)$$

Таким образом, популяции, характеризующиеся большим значением удельной скорости роста r , будут иметь селективное преимущество и будут вытеснять в процессе эволюции популяции с меньшими удельными скоростями роста. Соответственно, как и в случае неограниченного экспоненциального роста, можно рассматривать эволюцию как процесс максимизации приспособленности g .

Точную динамику численностей, описываемую системой (15) при конкретных значениях параметров модели, можно найти путем численного интегрирования этой системы методом Гаусса. Для компьютерного моделирования можно воспользоваться соответствующей программой на языке STATISTICA BASIC.

```
RandomAccess;
rx:=0.01; ry:=0.02; tau(1):=0; x(1):=20; y(1):=1; dt:=1; K:=100;
for i:=2 to 1001 do
begin
tau(i):=i-1; i1:=i+1;
x(i):= x(i-1) + rx * x(i-1) *dt;
y(i):= y(i-1) + ry * y(i-1) *dt;
if x(i)+y(i)>K then goto Change;
end;
Change:
x(i):=K-y(i);
for i:=i1 to 1001 do
begin
```


t(i):=i-1;

x(i):= x(i-1) + (rx-ry) * (x(i-1)*y(i-1) / (x(i-1)+y(i-1))) *dt;

y(i):= y(i-1) + (ry-rx) * (x(i-1)*y(i-1) / (x(i-1)+y(i-1))) *dt;end;

После этого в режиме «Graphs - Stats 2D Graphs - Scatterplots - Graph Type Multiple - Fit Off» можно построить графики зависимости переменных x и y от τ . На рисунке 7 приведен соответствующий график для $r_x=0,01$ и $r_y=0,02$. Численность популяции X в конечном итоге приближается к нулю, а численность популяции Y – к исходной суммарной численности.

До сих пор для наглядного представления динамики численностей мы строили графики зависимости численностей популяций X и Y от времени τ (рисунки 3, 4) в системе координат «численность – время». Другой способ графического изображения динамики численностей, часто позволяющий получить более полное представление о ее закономерностях, основан на построении зависимости численностей от времени в системе координат « x – y ».

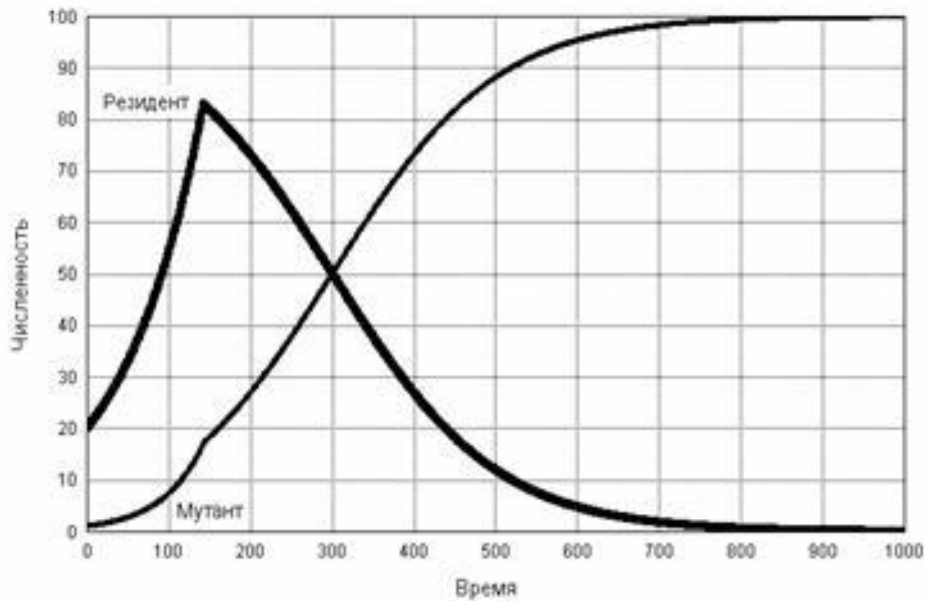


Рисунок 7 – Динамика численностей x и y популяций резидента X и мутанта Y , при равномерном прореживании для случая $r_x=0,01$, $r_y=0,02$;

$$x_0=20; y_0=1 \text{ и } K=100$$

Совместная динамика численностей популяций X и Y в этом случае будет представляться не двумя, а одной кривой на плоскости « x – y ». Время в этом случае можно задать путем нанесения на траекторию изменения

численностей меток, соответствующих равным временным промежуткам (расстояние между этими метками вдоль кривой будет тем больше, чем быстрее изменяются численности).

3.3 Фазовый анализ

В терминологии математической теории динамических систем переменные (в нашем случае – x и y), динамика которых описывается системой дифференциальных уравнений (динамической системой), называются фазовыми переменными (или переменными состояния), а пространство этих переменных – фазовым пространством (или пространством состояний). Траектории фазовых переменных в фазовом пространстве называются фазовыми траекториями, а семейство таких траекторий, порожденных различными начальными точками – фазовым портретом динамической системы.

Для построения фазового аналога графику, представленному на рисунке 7, воспользуемся опцией «Graphs» пакета STATISTICA в режиме «Stats 2D Graphs - Scatterplots - Graph Type Multiple - Fit Off», взяв массив данных и указав в качестве оси абсцисс переменную x , а в качестве оси ординат – переменную y . Для получения временных отметок можно построить вспомогательную переменную z , равную для моментов времени, кратным 100, и указать ее в качестве второй ординаты. Это можно сделать с помощью следующей простой программы, использующей функцию *trunc* усечения числа до целой части:

Sequential;

if trunc($\tau/100$) = $\tau/100$ then z:= y;

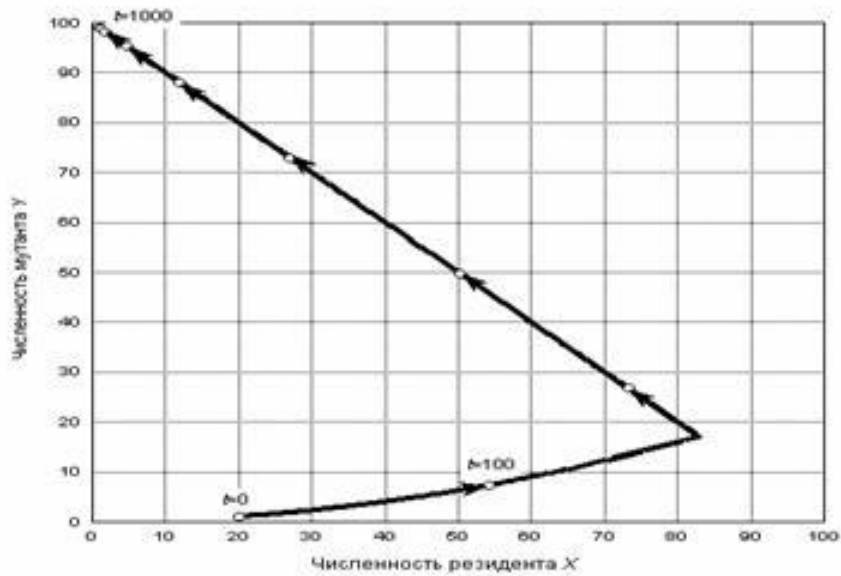


Рисунок 8 – Фазовая траектория численностей x и y популяций резидента X и мутанта при равномерном прореживании для случая $r_x=0,01$, $r_y=0,02$, $x_0=20$, $y_0=1$ и $K=100$

В результате получаем фазовую траекторию, представленную на рисунке 8 с временными отметками в виде пустых кружков и стрелками (поставленными вручную), указывающими направление времени. Мы видим, что состояние динамической системы (15) из начальной точки ($x=20$, $y=1$) стремится к предельному состоянию ($x=0$, $y=100$) (такого рода предельные состояния называются аттракторами системы).