

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н.И. Лобачевского» (ННГУ)



На правах рукописи

Кривоносов Михаил Игоревич

**Случайные блуждания как стратегии поиска:
моделирование и оценка эффективности**

Специальность 1.3.4. —
«Радиофизика»

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата физико-математических наук

Научный руководитель:
доктор физико-математических наук, доцент
Иванченко Михаил Васильевич

Нижний Новгород — 2023

Оглавление

	Стр.
Введение	4
Глава 1. Теория случайных блужданий: современное состояние	13
1.1 Таксис и случайные блуждания	13
1.1.1 Подвижность живых организмов	13
1.1.2 Стратегия движения «run-and-tumble»	15
1.1.3 Хемотаксис бактерий	15
1.2 Случайные блуждания и полеты Леви	17
1.2.1 Нормальная диффузия и броуновское движение	19
1.2.2 Аномальная диффузия и случайные блуждания Леви	20
1.3 Антагонистические игры и случайные блуждания	23
1.3.1 Задача о разорении игрока	24
1.3.2 Случайные блуждания игрового типа	27
1.3.3 Мобильные приложения в полевых экспериментах	28
Глава 2. Случайные блуждания как стратегии хемотаксиса	31
2.1 Моделирование процесса генерации степенных распределений на основе механизма дискретного генетического шума	31
2.2 Модель движения бактерии с двумя чередующимися событиями поворота	44
2.3 Скорость смещения бактерий	49
2.4 Численная симуляция движения ансамбля бактерий	57
2.5 Выводы по главе 2	65
Глава 3. Случайные блуждания в условиях конфликта	67
3.1 Игра Random Walk Game	67
3.1.1 Описание игры	67
3.2 Методы исследования игровых случайных блужданий	71
3.2.1 Поглощающие Марковские цепи	71
3.2.2 Моделирование эволюции вероятности	75
3.2.3 Натурный эксперимент с применением мобильных приложений и сети интернет	78
3.3 Поиск оптимальных стратегий	81

3.3.1	Вырожденный случай VvV неуправляемого случайного блуждания	81
3.3.2	Задача глобальной оптимизации для случая PvE	82
3.3.3	Гипотеза об оптимальных стратегиях для случая PvE	84
3.3.4	Решение задачи поиска оптимальных стратегий	86
3.4	Статистические свойства игры и сравнение с экспериментом	92
3.4.1	Среднее время игры	92
3.4.2	Четность времени игры	95
3.4.3	Распределение времен игры	96
3.4.4	Пространственное распределение	100
3.4.5	Анализ стратегий	102
3.4.6	Оценка когнитивного статуса при возрастных изменениях	105
3.5	Выводы по главе 3	107
Заключение		108
Список сокращений и условных обозначений		111
Словарь терминов		113
Список литературы		114
Список рисунков		128
Список таблиц		133

Введение

Актуальность и степень разработанности темы исследования.

Исследование флуктуаций, шумов, случайных процессов и полей в сосредоточенных и распределенных стохастических системах составляет предметную, и проблема случайных блужданий является одной из наиболее значимых задач. Фундаментальные результаты представляют интерес со стороны широкого спектра прикладных задач, таких как: моделирование аномальной диффузии при магнитно-резонансной томографии, моделирование диффузии потоков в плазме, моделирование долговременных изменений климата, задачи турбулентной диффузии в гидродинамике, описание процесса передачи электрического тока по линиям электропередач, моделирование рассеяния радиоволн в межзвездной плазме, описание распространения волн в случайной среде, динамика распространения волн при землетрясениях и многих других. Теория случайных блужданий является ярким примером тесного взаимодействия методов математики и статистической радиофизики с различными науками, такими как химия, физика, экономика, биология и другими.

Существенный вклад в развитие методов статистической радиофизики применительно к задачам случайных блужданий внесли ведущие отечественные и зарубежные ученые (Metzler R., Klafter J., Chechkin A.V., Spagnolo B., Dybiec B., Gudowska—Nowak E., Sokolov I.M., Barkai E., Hänggi P., Дубков А.А., Панкратов А.Л., Агудов Н.В., Руденко О.В., Ряшко Л.Б., Башкирцева И.А., Учайкин В.В., Забурдаев В.Ю., Романовский И.В., Гнеденко Б.В. и другие).

Интерес к дальнейшему развитию теории случайных блужданий стимулируется множеством приложений, как уже традиционными, например: оценка качества работы поисковой системы в сети интернет, описание физики полимеров, описание движения цен активов на фондовом рынке, – так и новыми, возникающими в связи с необходимостью учета дискретности системы, например: анализ эффектов термической обработки при производстве полупроводников в условиях малых пространственных масштабов элементов, сегментация изображений в компьютерном зрении, описание динамики движения сообществ (популяций) бактерий и животных в процессе поиска пищи, описание мелких движений глаза и многими другими. Несмотря на высокую

степень сформированности теории, вопросы, возникающие в новых приложениях, открывают возможности для дальнейших исследований.

Одной из важных прикладных задач теории случайных блужданий является исследование стратегий поиска, в первую очередь, применительно к природным системам. Существование и выживание многих биологических видов возможно благодаря таксису, то есть способности живых организмов двигаться в направлении максимальной концентрации необходимых для их жизнедеятельности ресурсов (пищи, воды, химических агентов) и возрастающей оптимальности условий существования (нахождение области с наиболее приемлемой комбинацией температуры, влажности, освещенности и другими факторами). Очевидно, что чем лучше стратегия таксиса, используемая организмом, тем выше его индивидуальная выживаемость и эволюционные преимущества его вида в целом.

Примером таксиса является хемотаксис – движение бактерии в направлении максимальной концентрации химического аттрактанта. Линейные размеры бактерии слишком малы, чтобы оценивать градиент как разницу концентраций, измеренных в разных частях клетки. Вместо этого бактерия использует механизм памяти, «интегрирующий» измеренную концентрацию во времени, что позволяет бактерии, используя стратегию случайных поворотов, частота которых зависит от предыстории изменения концентрации, двигаться в направлении источника аттрактанта. В рамках радиофизического подхода такая система описывается моделью случайных блужданий, в которой частота зависит от свертки функции отклика бактерии с функцией концентрации химического вещества. Неисследованным остается вопрос анализа стратегий движения, управляемых двумя чередующимися углами, имитирующих движение таких видов бактерий как *V. alginolyticus*. В настоящей диссертационной работе предлагается расширение существующей теории для учета паттерна, состоящего из нескольких различных событий поворота.

Исследование закономерностей управления переключениями между стадиями движения является самостоятельной задачей. Экспериментальные данные демонстрируют как наличие экспоненциальных распределений длительностей, так и возникновение степенных асимптотик в распределении на некотором участке. До настоящего времени описание базовых механизмов, стоящих за подобными закономерностями, в рамках простых математических моделей отсутствовало.

Получение локальных сигналов, указывающих на расположение источника, не всегда возможно в макроскопических масштабах, потому что динамика среды, в которой движется организм (воздух, жидкость), приносит существенный фактор помех и случайных флуктуаций концентраций вещества. Таким образом, животные, ощущающие запахи в воздухе или воде, обнаруживают их только эпизодически, как «пятна» концентрации, постоянно изменяемые ветром или турбулентным течением. Организм – природный или искусственный (как, например, автономный робот) – нуждается в оптимальной стратегии движения, использующей спорадические сигналы и частичную информацию.

Такие стратегии получили название «инфотаксиса». Процесс поиска можно рассматривать как получение информации об исходном местоположении. Информация в данном процессе играет роль, аналогичную концентрации в хемотаксисе. Оптимальные стратегии инфотаксиса локально максимизируют ожидаемую скорость получения информации. Существующие алгоритмы инфотаксиса приводят к траекториям, которые характеризуются «зигзагообразной» структурой, наблюдаемой при полете насекомых. Использование систем из множества агентов имеет больше преимуществ, чем одиночный робот при локализации источника за счет возможности уменьшения ожидаемого времени поиска и уменьшения вероятности попадания в локальные экстремумы.

Процессы таксиса могут быть обусловлены влиянием окружающей среды, имеющей как случайную компоненту, так и целенаправленную компоненту, в качестве которой может выступать другой вид организмов, конфликтующий за ресурсы и условия существования. Открытым вопросом, исследуемым в настоящей диссертационной работе, является анализ влияния случайной компоненты в стратегиях хемотаксиса бактерий, в частности, построение простой модели, описывающей механизм возникновения блужданий Леви у бактерий. Вопросы влияния второй компоненты, связанной с возникающим конфликтом противоборствующих сторон на блуждания агента, также остаются неисследованными ввиду сложности проведения натурального эксперимента. В рамках предложенной модели игровых случайных блужданий в настоящей диссертационной работе решается проблема проведения такого эксперимента и раскрываются особенности стратегий как в случае влияния случайной компоненты, так и в случае наличия конфликтующей стороны.

Игровые взаимодействия, в которых каждый участник руководствуется принципами максимизации своего личного выигрыша или целого коллектива в

некоторой игре, существенно отличны от обычных физических взаимодействий. Дополненные механизмами обучения, оценки и адаптации игровые взаимодействия определяют принципиально новый тип динамики.

В качестве модельного процесса в настоящей диссертационной работе предложена игра, в которой оппоненты управляют перемещением агента на квадратной решетке, делая независимый выбор одной из двух возможных стратегий на каждом шаге игры. Информация о возможных перемещениях агента открыта для обоих игроков и организована в виде матрицы. Целью первого игрока является максимально долгое удержание агента внутри ограниченной области, а второго – максимально быстрое достижение им поглощающей границы. Результатом игры является время поглощения.

Игры такого типа были предложены в ряде работ 1950-1960х годов. Однако в силу вычислительной сложности задачи, количественные результаты были получены только для очень простых моделей с тремя-пятью состояниями, что не позволяет делать заключения об асимптотических характеристиках процесса и использовать для их анализа статистический подход. Существует тесная связь между «играми на выживание» и процессами случайных блужданий, например, классическая задача о разорении игрока допускает прямую интерпретацию как процесс случайного блуждания на конечном интервале.

С другой стороны, проблема случайных блужданий в ограниченной области и такие вопросы, как оценка среднего времени достижения границы (или любого другого определенного региона), в настоящее время переживает очередную волну интереса, вызванную перспективами приложения этого подхода к проблемам молекулярной биологии, химической кинетики и экологии.

Идея данной работы состоит в том, что игровые блуждания в конечных пространственных областях, ограниченных поглощающими границами, могут быть исследованы и квантифицированы с использованием методологии теории случайных блужданий и теории игр. Данная диссертационная работа содержит результаты проведения масштабного натурального эксперимента с участием реальных игроков. Данная задача лежит на стыке теории случайных блужданий и теории игр и имеет значение в контексте прикладных вопросов биофизики и социологии.

На основе сказанного можно сделать вывод о том, что актуальность научного направления и тема настоящей диссертационной работы сочетается с

научными интересами широкого круга специалистов в мировой науке и является востребованной и важной для исследований в современной радиофизике.

Целью данной работы является развитие теории случайных стратегий поиска и механизмов направленного случайного блуждания, а также развитие теории случайных стратегий игровых блужданий в ограниченной двухмерной области.

Для достижения поставленной цели необходимо было решить следующие **задачи** диссертационного исследования:

1. Получить аналитическую формулу средней скорости в математической модели для колонии бактерий в случае паттерна движения с двумя чередующимися углами и подтвердить ее в численном эксперименте при малом химическом градиенте.
2. Построить и проанализировать стохастическую модель влияния генетического шума на частоту переключения вращения моторов у бактерий. Получить способ оценки распределения длительностей для модели и подобрать параметры для генерации двух режимов: степенное распределение и экспоненциальное распределение длительностей.
3. Разработать стохастическую модель блужданий на плоскости, управляемых игровым конфликтом, получить статистические характеристики игрового процесса, провести анализ стратегий и найти оптимальные стратегии в предложенной игре.
4. Провести серию экспериментов с участием реальных игроков, получить статистически значимый массив данных и провести анализ соответствия эксперимента и модели.

Научная новизна: В работе получены следующие новые научные результаты:

1. Получена аналитическая формула для расчета средней скорости колонии бактерий в случае паттерна движения с двумя чередующимися углами. Впервые предложен подход для нахождения средней скорости колонии бактерий при стратегии движения с произвольным конечным количеством чередующихся поворотов методом решения системы линейных уравнений.
2. Впервые предложена математическая модель генной сети, генерирующей степенное распределение длительностей вращения жгутиковых моторов за счет генетического шума. Продемонстрировано применение

- подхода нахождения распределения длительностей к предложенной математической модели.
3. Численно исследованы параметры модели и найдены различные комбинации параметров, демонстрирующие смену режима с экспоненциального распределения длительностей на степенное распределение длительностей при переключении направления вращения моторов. Впервые продемонстрировано, что степенные распределения возникают при времени релаксации, существенно превышающем время переключения между направлениями вращения моторов.
 4. Впервые предложен игровой конфликт двух игроков, управляющих блужданием фишки на плоскости, реализованный в виде программного обеспечения – мобильного приложения. Новизна подхода заключается в применении интернет-технологий для реализации игры, одновременно учитывающей возможность создания как игрового взаимодействия между игроками, так и процесса случайного блуждания.
 5. Впервые разработана стохастическая модель предложенной игровой динамики, позволяющая получить характеристики игрового процесса и воспроизвести результаты игр реальных игроков, собранные в масштабном эксперименте. Новизна подхода состоит в возможности исследования модельного процесса случайного блуждания, позволяющего воспроизвести экспериментально полученные характеристики, а также провести точное сравнение модели с натурным экспериментом.
 6. Впервые разработаны и реализованы численные методы для расчета статистических характеристик игрового процесса при фиксированных заданных стратегиях игроков, таких как среднее время игры, распределение времен игры, распределение вероятностей наблюдения фишки в состояниях конечной решетки.
 7. Впервые найдены оптимальные средние времена для трех случаев игры, предложены классы оптимальных стратегий и визуализированы конкретные стратегии. Предложен подход для нахождения оптимальных стратегий при произвольной стратегии оппонента.
 8. Впервые построена модель когнитивного возраста на основе подходов машинного обучения для оценки когнитивного статуса индивидуума.

Практическая значимость состоит в рассмотрении вопросов влияния случайной и противодействующей компонент на стратегию случайных

блужданий в рамках модели хемотаксиса и предложенной игровой модели. Исследование таксиса сопряжено с поиском и анализом стратегий наиболее применимых в условиях возникающих спорадических сигналов и частичной информации. Результаты работы могут иметь применимость как в конкретных сферах (редактирование генома бактерий для достижения наиболее эффективной таргетной доставки лекарств в организме), так и в сферах управления искусственными мультиагентными системами при решении задачи поиска некоторого источника. Рассмотрение предложенной модели игровых блужданий является отправной точкой для теоретических исследований конфликта между мультиагентными системами и между агентами и средой.

Методология и методы исследования. В работе используются методы математического моделирования, статистической радиофизики, теории игр, теории вероятностей, теории марковских цепей, теории случайных процессов, теории случайных блужданий и численного моделирования. Дополнительно используется подход к проведению масштабного натурального эксперимента с применением интернет-технологий и мобильных приложений.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Математическое ожидание скорости смещения в модели колонии бактерий в условиях малого постоянного градиента химического вещества для паттерна движения, характеризующегося двумя чередующимися углами, обратно пропорционально величине базовой частоты переключения состояний и третьей степени коэффициента вращательной диффузии. Учет вращательной диффузии в системе уменьшает математическое ожидание скорости смещения, а также приводит к появлению точки максимума скорости, наблюдаемой при совпадении углов.
2. Смена экспоненциальной асимптотики распределения длительностей нахождения в одном из двух состояний на степенную возникает в простой модели химической кинетики за счет дробового шума при существенном превышении времени релаксации уровня скрытой переменной над временем переключения между парой состояний.
3. Предложенная игра двух оппонентов сводится к рекурсивной игре, для которой оптимальное среднее время игры определяется как центральный элемент вектора неподвижной точки преобразования цен, вычисляемого как набор цен матричных игр, рекурсивно определяемых в каждом узле игровой решетки в соответствии с правилами игры.

- Классу оптимальных стратегий принадлежат: (1) стратегия, ограничивающая выход за границу только в угловых узлах на главной диагонали в случае игры за центр против стратегии случайного равновероятного выбора; (2) стратегия, ограничивающая блуждание игрока за границу против стратегии случайного равновероятного выбора на вертикальном и горизонтальном отрезках, проходящих через центр.
4. Экспериментально полученные популяционные стратегии в случае игры против случайного выбора отклоняются от оптимальных стратегий: (1) при игре за центр за счет ненулевой частоты окончания игр в узлах, отличных от угловых; (2) при игре за границу за счет попыток исследования игроками всей двумерной области поля.

Достоверность полученных результатов, научных положений и выводов, полученных в диссертации, обеспечивается корректным обоснованием постановок задач, точной формулировкой критериев, подтверждается результатами вычислительных экспериментов по использованию предложенных в диссертации методов и алгоритмов, сравнением полученных результатов с проведенными ранее исследованиями и перекрестной проверкой с применением различных методов. Результаты находятся в соответствии с результатами, полученными другими авторами.

Апробация работы. Основные результаты диссертационного исследования были представлены на следующих научных конференциях и фестивалях в 2017-2023 гг. в форме секционных и стендовых докладов:

- XXVI научная конференция по радиофизике, посвященная 120-летию со дня рождения М.Т. Греховой. (Нижний Новгород, ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2022);
- Всероссийский фестиваль молодежных инноваций Иннофест. (Нижний Новгород, ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2020);
- 74-я всероссийская с международным участием школа-конференция молодых ученых, посвященная памяти проф. А.П. Веселова «Биосистемы: организация, поведение, управление». (Нижний Новгород, ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2021);
- 3rd International Conference Volga Neuroscience Meeting 2021. (Нижний Новгород, Отель «Чайка», 2021);
- Нелинейные дни в Саратове для молодых: сборник научных трудов. (Саратов, СГУ им. Н.Г. Чернышевского, 2023)

- 71-я всероссийская с международным участием школа-конференция молодых ученых «Биосистемы: организация, поведение, управление». (Нижний Новгород, ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2018);
- XXVII научная конференция по радиофизике. (Нижний Новгород, ННГУ им. Н.И. Лобачевского, 2023);
- International Conference on Statistical Physics. (Греция, Корфу, 2017).

Личный вклад. Все представленные в работе результаты были получены либо лично автором, либо при его непосредственном участии. Автор принимал прямое участие в постановке задач и анализе полученных результатов, а также в подготовке публикаций в научных журналах и докладов на тематических конференциях.

Публикации. Основные результаты по теме диссертации изложены в 9 печатных изданиях, 4 из которых опубликованы в периодических научных журналах, индексируемых Web of Science и Scopus, 5 — в тезисах докладов. Зарегистрированы 2 программы для ЭВМ.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 3 глав и заключения. Полный объем диссертации составляет 133 страницы, включая 23 рисунка и 2 таблицы. Список литературы содержит 151 наименование.

Глава 1. Теория случайных блужданий: современное состояние

Первая глава посвящена обзору работ в областях хемотаксиса бактерий, случайных блужданий и игровых случайных блужданий. В разделе 1.1 проводится описание способов движения живых организмов и механизм изменения подвижности в зависимости от внешней концентрации веществ. В разделе 1.2 приводится история развития области случайных блужданий и демонстрируется широкий спектр приложений в различных областях науки. В заключительном разделе 1.3 рассматриваются вопросы возникновения случайных блужданий в рамках игровых механик и описываются возможности применения мобильных технологий для проведения полевых экспериментов.

1.1 Таксис и случайные блуждания

1.1.1 Подвижность живых организмов

Подвижность – это способность клетки или организма перемещаться в пространстве за счет затрат энергии. Живые организмы используют различные способы для осуществления движений, такие как движение с помощью ресничек и жгутиков, амебоидное движение, мышечное сокращение, скользящая подвижность и роевая подвижность. Большинство животных подвижны и используют для перемещения такие способы, как ходьба, скольжение, плавание и полет. Движение наблюдается на различных пространственных и временных масштабах, в различных средах, с использованием различных механизмов, при большом разнообразии размеров и форм организмов.

Подвижность является важным фактором выживания видов, с помощью которого живые организмы адаптируются к условиям окружающей среды, получают питательные вещества, спасаются от токсинов и хищников и обмениваются генетической информацией посредством спаривания. Геномные исследования демонстрируют наличие 18 типов молекулярных механизмов движения [1]. Развитие технологий позволило отслеживать траектории движения

организмов в их естественной среде обитания в течение длительного времени [2]. Движение организмов в большинстве случаев происходит ввиду необходимости взаимодействия с окружающей средой, изменения которой достаточно трудно предсказуемы. Однако вопросы исследования движения организмов обычно возникают именно в контексте решения живым организмом конкретной задачи: поиск пищи, движение в сторону дома, поиск пары для спаривания или объединение в колонии [3].

Для описания движения организмов исследователи активно применяют концепцию случайных блужданий. Наиболее успешным при описании поведения движения различных простых организмов, таких как бактерии и насекомые, оказался способ описания, основанный на использовании в решении только локальной информации в пространстве и времени, доступной организму [4]. Учет распределений с тяжелым хвостом для длительностей направленного движения позволил описать движение микрзоопланктона, паукообразных обезьян, морских хищников, полета альбатросов и множества других видов [2] с использованием модели случайных блужданий Леви. Исследования движения показали, что полеты Леви, чередующиеся с броуновским движением, описывают процесс охоты животных [5]: отсутствие возможности найти пищу приводит к переключению режима с броуновского движения на полеты Леви. Развитие теории случайных блужданий позволило дополнительно учесть и конечную скорость движения агентов, что привело к созданию модели случайных блужданий Леви [6].

Однако ограничения марковского подхода заставляют исследователей искать новые способы описания процессов, что приводит к возникновению новых моделей движения, обобщающих различные организмы и их свойства [7]. Подход к построению динамических моделей для описания движения различных конкретных видов организмов активно применяется в различных областях биологии [8]. Сложности с использованием марковского подхода возникают при попытке анализа движения видов, обладающих способностью запоминать информацию и использовать ее для предсказания будущего. Использование эпизодической памяти, когнитивных карт местности, способности к оценке стоимости движения приводит к тому, что движение организма не обязательно полностью управляется случайной компонентой, основанной на ближайших состояниях, но также может основываться на анализе затрат и выгод для различных вариантов движения [2].

1.1.2 Стратегия движения «run-and-tumble»

Стратегия движения «run-and-tumble» наблюдается у некоторых видов бактерий и других микроскопических агентов [9]. Стратегия состоит из чередующихся этапов «run» и «tumble», соответствующих движению в фиксированном (или медленно меняющемся) направлении и вращению на одном месте. Второй этап состоит в переориентации агента и выборе нового направления для последующего движения. При этом вращение происходит случайным образом в соответствии с некоторой плотностью вероятности направлений, зависящей от локальной среды и состояния организма. Длительность движения в фиксированном направлении аналогично является случайным процессом.

Наиболее известным примером агента, использующего стратегию «run-and-tumble», является бактерия *E. coli* [10]. Для плавания *E. coli* использует несколько вращающихся жгутиков в одном из двух направлений: по часовой стрелке или против часовой стрелки. Одновременное вращение всех жгутиков против часовой стрелки приводит бактерию к движению по примерно прямой траектории (этап «run»). Изменение направления вращения одного или несколько жгутиков на вращение по часовой стрелке приводит к повороту бактерии (этап «tumble») [11]. Плотность распределения угла поворота для *E. coli* имеет среднее значение около 62° [10]. Многие виды бактерий, особенно имеющие один жгутик, полностью меняют направление своего движения после переключения вращения жгутика, что приводит к паттерну движения «run-reverse» [12].

1.1.3 Хемотаксис бактерий

Адаптация бактерий к различным условиям окружающей среды возможна благодаря разнообразию размеров, форм, способов передвижения и способности к высокой чувствительности концентрации веществ. Отслеживание бактерией концентрации питательных веществ за счет механизма хемотаксиса приводит к движению в направлении аттрактанта или в направлении от различных вредоносных веществ – репеллентов. Различение веществ бактерией осуществляется посредством связывания молекул вещества с рецептивными

участками специфичных хеморецепторов. Например, бактерия *E. coli* обладает галактозочувствительными и рибозочувствительными хеморецепторами [13].

Белковые механизмы внутри цитоплазмы бактерии передают сигнал от рецепторов к двигательному аппарату, обеспечивающему движение клетки в определенном направлении. Управление движением клетки осуществляется за счет вращения жгутиков по часовой стрелке либо против часовой стрелки. Переключение направления вращения жгутиков является ключевым механизмом управления хемотаксической активностью *E. coli* и многих других бактерий. Для ориентации при перемещении в среде бактерия проводит измерение изменений химической концентрации во времени. Характерная скорость движения *E. coli* составляет 10–20 своих длин в секунду [14]. Механизм сравнения текущей концентрации с измерением, полученным несколько секунд назад, позволяет клетке оценить разницу концентраций определенного вещества на расстоянии, во много раз превышающем длину самой клетки. Реализация такого механизма возможна благодаря адаптивному метилированию хеморецепторов, зависящему от количества связанных лигандов [15]. Возникающая задержка от момента связывания молекулы вещества до момента метилирования выполняет функцию памяти.

Хотя паттерн движения бактерии остается неизменным, регуляция движения осуществляется за счет изменения длительностей движения бактерии на этапе «run». Движение в сторону роста концентрации привлекающих веществ или в направлении убывания концентрации отталкивающих веществ приводит к увеличению длительности этапа «run» [10]. На движение каждой клетки влияет броуновское движение, что приводит к отклонению от выбранного направления движения. Однако такой механизм позволяет колонии бактерий в среднем обладать направлением движения в сторону аттрактанта или от репеллента. Для описания этих процессов была предложена линейная теория хемотаксиса де Женна [16]. Условия применимости теории ограничены малым постоянным градиентом концентрации химического вещества.

1.2 Случайные блуждания и полеты Леви

Первое появление термина «случайные блуждания» относится к письму Карла Пирсона в редакцию журнала Nature в 1905 году [17]. Мотивированный проблемами, возникшими в биологии, он сформулировал следующую задачу: «Человек начинает путешествие из точки O и проходит l ярдов по прямой линии. Затем он поворачивается на какой угодно угол и проходит еще l ярдов по прямой линии. Он повторяет этот процесс n раз. Я ищу вероятность того, что после этих n прогулок он окажется на расстоянии между r и $r + dr$ от своей начальной точки O ».

На письмо ответил британский физик Лорд Рэлей [18], который ранее в своей работе 1880 года о теории звука рассмотрел n изопериодических колебаний единичной амплитуды и фазы, распределенные случайным образом [19]. Для достаточно больших n Рэлей нашел асимптотическое решение в замкнутой форме, отражающее распределение вероятностей в задаче Карла Пирсона.

Решение задачи для многомерного случая в евклидовом пространстве представляется существенно более сложной задачей, в связи с чем в своих работах Лорд Рэлей рассматривал модель случайного блуждания на решетке. Исследуя случайные блуждания на решетке Дьердь Пойа, в своих работах 1919 и 1921 года [20] показал, что при случайном блуждании на решетке с равновероятными переходами во всех направлениях в одномерном и двумерном случаях агент возвращается в исходную точку с вероятностью 1, а для размерностей больше двух – с вероятностью 0.

Как заметил профессор прикладной математики Невилл Темперлей, различные комбинаторные задачи, возникающие при изучении разнообразных физических явлений, связанных с решетками, могут быть разрешимы в терминах подсчета числа траекторий случайного блуждания с ограничениями [21]. Задачи, возникающие в различных областях, таких как химия, физика, экономика, биология, сводились к анализу случайных блужданий на решетках со сложной структурой и особыми ограничениями [22–26].

После публикации Куна в начале 20-го века все большее внимание уделялось статистике конфигураций гибких макромолекул [22]. Важность исследования состояла в том, что химические свойства и биологические функции различных макромолекул напрямую зависят от их трехмерной пространствен-

ной конфигурации. Кун рассматривал первое приближение такой задачи с помощью свободно сочлененной цепи со звеньями фиксированной длины, но со случайной ориентацией, что эквивалентно задаче Пирсона для трехмерного случая. Такая конструкция не учитывает тот факт, что в одной точке пространства может быть только один атом полимерной цепи. Упрощение задачи на случай решеток, подобно тому, как это делал Лорд Рэлей, позволяет получить решение с помощью численных методов.

Первые попытки в направлении исследования блужданий без самопересечений были сделаны В. Орром в 1946 году [24]. В 1924 году немецкий и американский математик Эрнст Изинг сформулировал модель ферромагнетизма на плоскости, для которой интересным является ее соответствие случайным блужданиям без самопересечений на решетке [25]. В 1941 году Бартель Леендерт ван дер Варден показал, как можно свести эту задачу к подсчету числа решетчатых графов, состоящих из замкнутых многоугольников [27]. Знаменитое решение задачи Изинга, полученное Ларсом Онзагером, было впервые опубликовано 18 февраля 1942 года в дискуссионных заметках на собрании Нью-Йоркской академии наук. Модель Изинга может быть использована для описания и других различных физических систем, таких как поглощение газа поверхностью или описание двухкомпонентного сплава. Эти явления описываются грубой моделью равновесия жидкости и пара на двумерной решетке.

В 1912 году Андрей Андреевич Марков разработал общую постановку задачи случайных полетов, а также предложил метод для отыскания решения [28]. Задача формулируется так: есть частица в трехмерном пространстве, которая совершает перемещения на каждом шаге в соответствии с некоторым распределением, зависящим от номера шага. Требуется найти вероятность обнаружить частицу на некотором расстоянии от позиции старта. Решение Маркова основано на применении свойств преобразования Фурье.

Исследуя свойства случайных процессов, в своей работе 1907 года А. А. Марков выделил класс, обладающий характеристикой независимости будущих состояний от прошлых состояний при определенном настоящем состоянии [29]. В зависимости от рассматриваемой модели Марковские процессы могут быть обобщены на процессы с дискретным и непрерывным временем. Марковские цепи высшего порядка, в свою очередь, обладают свойством зависимости перехода от последних k состояний.

Анализ различных типов случайных блужданий позволил выделить множество различных объектов, на которых возможно осуществлять блуждание: графы, числовая прямая (целые или действительные числа), векторные пространства, конечные группы, группы Ли, кривые поверхности и другие. Случайные блуждания также различаются по типу времени: дискретное или непрерывное ($t \in [0, +\infty]$). Хотя в общем случае случайное блуждание необязательно должно обладать свойством марковости, по умолчанию подразумевают зависимость будущих состояний только от текущего состояния.

Теория случайных блужданий развивалась независимо в нескольких областях исследований: биология [30], теория вероятности [31], финансы [32] и физика [17; 18]. Такое разнообразие приложений показывает, что данный процесс лежит в основе многих фундаментальных знаний о нашем мире.

1.2.1 Нормальная диффузия и броуновское движение

Шотландский ботаник Роберт Браун в 1827 г. наблюдал под микроскопом помещенные в воду крошечные крупинки цветочной пыльцы [33]. Он заметил, что эти крупинки совершают крайне беспорядочные, зигзагообразные движения. Согласно его же словам, наблюдаемые движения «не связаны с потоками в жидкости, с испарением, а присущи самим частицам». Впоследствии это движение было названо броуновским движением. Суть же этого движения была понята позднее. Объяснение состояло в том, что молекулы жидкости производят огромное число хаотических ударов по частицам за сколь угодно малый интервал времени.

В 1831-1833 годах Томас Грэм впервые провел систематическое экспериментальное исследование диффузии в газах. На основе измерений Грэма в 1855 году Адольф Фик предложил формализм для описания закона диффузии. Математическое уравнение диффузии, полученное французским математиком Жан-Батистом Жозефом Фурье для описания явления теплопроводности, было известно с 1822 года [34].

Работы Эйнштейна и Смолуховского положили начало строгого и количественного описания, связывающего микроскопическую и макроскопическую динамику частиц. Механизм броуновского движения был впервые объяснен в

1905 году Альбертом Эйнштейном [35]. Близкими к работе Эйнштейна были работы Мариана Смолуховского 1906 года [36]. Идея метода Эйнштейна состояла в том, что для математического изучения броуновского движения он применял вероятностно-статистический подход, показывая, что плотность вероятности положения частицы по каждой из координат в момент времени t удовлетворяет уравнению теплопроводности, из чего он заключил, что за время t частица смещается на расстояние порядка \sqrt{t} . Во второй части работы Эйнштейн показал зависимость коэффициента диффузии D от ряда физических величин (числа Авогадро, температуры и вязкости жидкости).

Работа Эйнштейна давала косвенное доказательство существования атомов и молекул. В 1908 году французский физик Ж. Перрен экспериментально подтвердил в своих работах существование атомов [37]. Объяснение свойств траекторий броуновского движения частиц было продолжено в 1920 – 1930-х годах американским математиком Н. Винером, в честь которого броуновское движение называют также винеровским процессом [38].

1.2.2 Аномальная диффузия и случайные блуждания Леви

С точки зрения понимания движения физических объектов уравнение диффузии имело один недостаток: по прошествии бесконечно малого промежутка времени частица имеет ненулевую вероятность оказаться на любом расстоянии от места старта. То есть в соответствии с уравнением диффузии частицы могут иметь бесконечную скорость распространения.

Для решения этой проблемы в 1922 году английский физик Джеффри Играм Тейлор построил модель случайного блуждания для описания задачи турбулентной диффузии в гидродинамике [39]. Он рассмотрел случай, в котором движение частицы имеет конечную скорость на прямолинейных участках зигзагообразной траектории. Аналогичную проблему решал Райнхольд Фюрт в 1920 году в приложении к описанию постоянного броуновского движения [40]. Оба подхода предполагали, что перемещение частицы ограничено конусом ее максимальной скорости.

Описание такого движения дифференциальными уравнениями было представлено Давыдовым Б. И. в 1934 году в докладе академии наук СССР [41].

Телеграфное уравнение позволило ему ввести ограничения на скорость распространения частиц. Впервые уравнения такого типа были получены ранее в работах немецкого физика Густава Роберта Кирхгоффа и английского физика Оливера Хэвисайда при исследовании передачи электрического тока по линиям электропередач [42].

В 1951 году в своей работе британский математик Сидней Гольдштейн вывел из модели случайного блуждания, предложенной Тейлором, телеграфные уравнения [43]. Уравнения Тейлора-Гольдштейна используются в области геофизической гидродинамики, основной целью которой является разработка численных методов для составления прогноза погоды и опасных природных явлений, а также изменений в геомагнитном поле.

Американские математики Эллиот Уотерс Монролл и Джордж Герберт Вайс в 1965 году разработали новую модель случайного блуждания с непрерывным временем [44]. В их описании движения кроме самого перемещения появилась еще одна стадия – случайная задержка между прямолинейными участками. Такая модель позволила обосновать аномальную диффузию, при которой частицы распространялись по пространству медленнее, чем при броуновском движении (субдиффузия).

Существование аномальной диффузии в турбулентных потоках было предложено в 1926 году английским математиком Льюисом Фраем Ричардсоном [45]. Используя метеозонды, он продемонстрировал, что в атмосфере возникает турбулентная супер-диффузия и частицы распространяются быстрее, чем в случае нормальной диффузии.

В своей работе 1949 года советские математики Борис Владимирович Гнеденко и Андрей Николаевич Колмогоров построили модель, позволяющую объяснить это явление [46]. Чтобы получить модель случайного блуждания с супер-диффузионным транспортом, необходимо разрешить очень длинные прямолинейные отрезки, чтобы частица могла далеко уходить от своего местоположения. Обычную диффузию ограничивает центральная предельная теорема, которая гласит, что сумма случайных величин (отрезков пути блуждающего агента), имеющих конечный второй момент, распределена по нормальному закону. Поэтому необходимо выбрать распределение для длин участков пути, имеющее бесконечную дисперсию. Таким распределением является, например, степенное распределение с тяжелым хвостом. А. Н. Колмогоров и Б. В. Гнеденко установили, что устойчивые распределения, полученные фран-

цузским математиком Полем Пьером Леви в 1937 году, и супер-диффузия взаимосвязаны [47]. В своей книге «Фрактальная геометрия природы» французский математик Бенуа Мандельброт в 1982 году дал название модели случайного блуждания с длительными направленными отрезками движения: «полеты Леви» [48]. Паттерн случайного блуждания с длинными перелетами, сменяющимися короткими, в модели полетов Леви наблюдается на любом масштабе рассмотрения траектории. Такое свойство характеризует фрактальную безмасштабную структуру траектории движения.

В описании схемы полетов Леви присутствует понятие полета или прыжка, когда частица за нулевой промежуток времени сразу оказывается в следующей точке пространства, но так, что средний квадрат длины прыжка бесконечен. Поэтому полеты Леви, как и описание броуновского движения, обладают одной и той же проблемой – возможностью распространения частицы с бесконечной скоростью. Сложность сопоставления модели и экспериментальных данных не позволяла подобрать параметры модели для точного описания. Поэтому в дальнейших работах была разработана модель случайных блужданий Леви, в которой скорость распространения ограничивается некоторым максимальным значением.

Американский физик Майкл Ф. Шлезингер и израильский физик Джозеф Клафтер в 1986 году одними из первых предположили, что в моделях движения живых существ могут наблюдаться блуждания Леви [49]. Они показали, что фрактальные свойства могут быть полезны при поиске (пищи, убежища, лучших условий среды), так как исключают ненужное повторное посещение уже пройденной территории, а соответственно организм становится более приспособленным с точки зрения естественного отбора. Удивительная идея ученых предполагала, что блуждания Леви могут быть врожденной и закрепленной в процессе эволюции оптимальной стратегией поиска.

Идея получила распространение после выхода статьи Гандхимохана Вишванатана и его коллег в 1996 году [50]. В ней авторы описали траектории полета альбатроса *Diomedea exulans* (странствующий альбатрос) при поиске пищи на поверхности океана в их естественной среде обитания. Ученые показали инвариантность траекторий относительно масштаба рассмотрения, а также что длительности перелетов распределены по степенному закону.

В следующей своей работе 1999 года Г. Вишванатан математически показал, что агенты, использующие для поиска пищи паттерн блужданий Леви,

действительно могут быть более успешны, чем если бы они использовали другие паттерны движения [51]. Наиболее явным образом эффект от блужданий Леви проявляется при динамической среде, в которой распределение пищи по пространству меняется во времени. Несмотря на рост интереса к предложенным идеям поиска пищи, в работах Вишванатана были обнаружены неточности в связи с использованием неподходящих статистических методов, которые в дальнейшем были исправлены. Дальнейший сбор сведений о разнообразных живых организмах показал, что многие из них имеют в своей основе движения механизм блужданий Леви [3].

Теория случайных блужданий имеет широкий спектр применений в разных областях исследований. Так, например, в 2018 году математики показали, что процесс появления новых научных и инновационных идей также можно описать моделью случайного блуждания с усилением [52].

1.3 Антагонистические игры и случайные блуждания

Теория игр тесно переплетается с проблемами случайных блужданий в широком спектре областей прикладных и фундаментальных исследований: от хемотаксиса бактерий [3; 53; 54] и рыночных взаимодействий [55; 56] до блужданий роя автономных роботов [57; 58] и компьютерных игр [59–61]. Игры, в которых случай влияет на развитие игровой ситуации, могут быть рассмотрены как случайное блуждание на некотором графе всех возможных конфигураций предметов игры или в некотором непрерывном пространстве всех возможных состояний. В общем случае окончание таких игр определяется при возникновении некоторой предопределенной выигрышной траектории. Одной из таких возможных ситуаций является поглощение траектории в некотором состоянии при случайном блуждании в пространстве конфигураций. В зависимости от типа игры игрокам может потребоваться оптимизировать длительность случайного блуждания или расставить поглощающие состояния так, чтобы раньше другого игрока поймать траекторию [62]. Одной из самых простых игр такого типа является задача о разорении игрока [63] и различные ее модификации [62; 64–66]. Обобщение случайных блужданий игрового типа было проведено в работе И. В. Романовского [67]. Рассматриваемые теорией игр процессы обу-

словлены взаимодействием одного игрока с некоторой системой, двух игроков или множества игроков. В последующих разделах проведен анализ первых двух случаев, соответствующих антагонистическим играм между двумя игроками с противоположными интересами.

1.3.1 Задача о разорении игрока

Впервые упоминание о задаче разорения игрока появилось в переписке Блеза Паскаля и Пьера Ферма в 1656 году при рассмотрении игры тремя костями между двумя игроками [68]. Первый игрок получал очки при выпадении на игральных костях суммы, равной 11, а второй игрок – при выпадении суммы, равной 14. Однако способ начисления очков был модифицирован: очко добавляется к счету игрока только в том случае, если счет его противника равен нулю, а в противном случае очко будет вычтено из счета его противника. В этом случае счет отстающего игрока всегда остается равным нулю. Первый из игроков, набравший 12 очков, объявлялся победителем. В переформулированной Пьером де Каркави версии письма, направленной Христиану Гюйгенсу в 1656 году, вопрос к задаче состоял в нахождении вероятности победы первого и второго игрока.

В своей работе «De Ratiociniis in Ludo Aleae» Христиан Гюйгенс [69; 70] получил формулировку, более приближенную к классической: игроки начинают с 12 очков, успешный бросок трех костей (11 для первого и 14 для второго) добавляет этому игроку одно очко и вычитает у второго, при этом первый достигший нуля очков проигрывает. Вопрос, как и ранее, состоял в нахождении вероятности победы игроков.

Классическая формулировка обобщает для одномерного случая задачу о разорении игрока для случая произвольных начальных условий и произвольных вероятностей перехода [63]. Пусть у первого игрока есть $-A$ монет ($A < 0$, $-A > 0$), у второго игрока – B монет. На каждом ходу подбрасывается ассиметричная монета, имеющая вероятность выпадения аверса p и реверса $1-p$. При выпадении аверса одна монета переходит от второго игрока к первому, при выпадении реверса – наоборот. Требуется найти вероятность проигрыша за n шагов, а также общую вероятность проигрыша каждого из игроков. В допол-

нение к формулировке Христиана Гюйгенса ставится вопрос о среднем времени игры, где время игры характеризует количество ходов до проигрыша одного из игроков.

Тесная связь со случайными блужданиями позволяет сформулировать данный процесс в виде дискретного блуждания частицы по целочисленному отрезку $[A, B]$, при этом выход на границу отрезка характеризует проигрыш одного из игроков. [29]

Решение задачи состоит в рассмотрении схемы Бернулли с последовательностью бернуллиевских случайных величин ξ_i с вероятностью p дающих $+1$ и с вероятностью $q = 1 - p$ значение -1 . Тогда сумма таких величин $S_k = \sum_{i=1}^k \xi_i$ равна случайной величине, соответствующей положению частицы в случайном блуждании на отрезке $[A, B]$. Вводя обозначения для вероятностей завершить игру в точках A и B за время $[0, k]$ при старте в позиции x соответственно $\alpha_k(x), \beta_k(x)$, запишем рекуррентные соотношения:

$$\begin{aligned}\alpha_k(x) &= p\alpha_{k-1}(x+1) + q\alpha_{k-1}(x-1), \\ \beta_k(x) &= p\beta_{k-1}(x+1) + q\beta_{k-1}(x-1).\end{aligned}\tag{1.1}$$

При достаточно больших n решение рекуррентного соотношения близко к стационарной точке точечного отображения при заданных граничных условиях:

$$\begin{aligned}\alpha(x) &= p\alpha(x+1) + q\alpha(x-1), \quad \alpha(A) = 1, \quad \alpha(B) = 0, \\ \beta(x) &= p\beta(x+1) + q\beta(x-1), \quad \beta(A) = 0, \quad \beta(B) = 1.\end{aligned}\tag{1.2}$$

Поиск решения уравнения в форме $\frac{q^x}{p}$ дает следующий результат:

$$\begin{aligned}\alpha(x) &= \left(\frac{q^B}{p} - \frac{q^x}{p} \right) / \left(\frac{q^B}{p} - \frac{q^A}{p} \right), \\ \beta(x) &= \left(\frac{q^x}{p} - \frac{q^A}{p} \right) / \left(\frac{q^B}{p} - \frac{q^A}{p} \right).\end{aligned}\tag{1.3}$$

При справедливой игре ($p = q$) выражения для определения вероятностей редуцируются до линейной формы:

$$\begin{aligned}\alpha(x) &= (B - x) / (B - A), \\ \beta(x) &= (x - A) / (B - A),\end{aligned}\tag{1.4}$$

где $x \in [A, B]$ – стартовое положение на отрезке.

Заключительный аспект задачи о разорении игрока состоит в исследовании среднего времени достижения финального состояния. С точки зрения случайных блужданий процесс представляется в виде Марковской цепи с поглощающими состояниями на концах отрезка и промежуточными состояниями в целочисленных координатах отрезка. Рассмотрим подход к решению задачи о нахождении математического ожидания времени окончания игры $m_k(x)$ для некоторой игры длины k , находящейся в состоянии x . Тогда рекуррентное соотношение для соседних состояний представляется в виде:

$$m_k(x) = pm_{k-1}(x+1) + qm_{k-1}(x-1) + 1, \quad x \in (A, B), \quad k > 0. \quad (1.5)$$

На границе в точках A, B количество ходов для завершения игры равно нулю, то есть $m_k(A) = m_k(B) = 0$. С учетом конечности математического ожидания пределом при $k \rightarrow \infty$ будет являться решение рекуррентного соотношения $m(x) = pm(x+1) + qm(x-1) + 1$. Итоговое решение для общего случая представляется в виде:

$$m(x) = \frac{1}{p-q} (B\beta(x) + A\alpha(x) - x). \quad (1.6)$$

При симметричной монетке формула упрощается до $m(x) = (B-x)(x-A)$, а в случае равного начального капитала $m(x) = B^2$.

Таким образом оценки позволяют найти как вероятность выигрыша каждого из игроков в зависимости от параметров игры, так и среднее время игры.

Обобщение задачи о разорении игрока на двумерный случай было рассмотрено израильскими математиками в 1994 году [71]. Для решения задачи был применен метод производящих функций и получены выражения для случая с равновероятными переходами на отрезке и на квадратной решетке. Аналогичным образом было найдено решение с произвольными вероятностями перехода в 4 направлениях на четырех-связной решетке на основе символьных вычислений в пакете MAPLE [72].

Естественным продолжением двумерного случая является обобщение на произвольные размерности. В 2000 году Марко Петковсек и Андрей Кмет рассмотрели задачу о разорении игрока, в которой имеется несколько различных валют [73]. Формулировка игровой механики для многомерного случая состоит в равновероятном выборе валюты и победителя на каждом ходу. В результате хода победитель забирает одну монету выпавшей валюты у проигравшего. Игра продолжается до тех пор, пока у одного из игроков не закончатся монеты любой

из валют. В своей работе словенские математики получили среднее время игры в явной форме для случая равновероятных переходов между соседними узлами решетки с применением дискретного преобразования Фурье и выражений для спектра симметричной трехдиагональной матрицы Теплица. Полученное выражение для среднего времени игры в зависимости от начального капитала игроков состоит из двойной суммы для двумерного случая и может быть вычислено за время $O(N^2)$:

$$a_{ij} = \frac{4}{N^2} \sum_{\substack{k=1 \\ k\text{-неч.}}}^{N-1} \sin\left(\frac{jk\pi}{N}\right) \operatorname{ctg}\left(\frac{k\pi}{2N}\right) \sum_{\substack{l=1 \\ l\text{-неч.}}}^{N-1} \sin\left(\frac{il\pi}{N}\right) \operatorname{ctg}\left(\frac{l\pi}{2N}\right) / \left(\sin^2\left(\frac{k\pi}{2N}\right) + \sin^2\left(\frac{l\pi}{2N}\right) \right), \quad (1.7)$$

$$0 \leq i, j \leq N.$$

Хотя авторы не получили более быстрый алгоритм для общего случая, высказано предположение о возможности получения выражения в виде одной суммы. Явные формулы в виде одной суммы (вычислительная сложность $O[N]$) были получены для частного случая стартовых капиталов одинакового размера, являющегося степенью 2. Также математики получили решение для многомерного случая на базе уравнения Сильвестра и тензорного спектрального разложения.

1.3.2 Случайные блуждания игрового типа

Дальнейшие исследования игр привели к анализу многошаговых процессов, в которых игроки на каждом ходу выбирают одну из доступных стратегий [74]. Ричард Беллман в своей работе 1954 года рассматривал проблему принятия решений в многошаговых играх в условиях неопределенности [75] и привел приближенное решение задачи. Возникновение прямого конфликта между игроками позволяет использовать результаты известных работ по теории игр с нулевой суммой [76], тогда как частичное противостояние требует более сложного анализа игр с ненулевой суммой [77].

Одной из естественно возникающих вариаций являются игры на выживание, введенные в работах [78; 79] в 1952 году Мелвином Хауснером и Мелвином Пейсахов. В таких многошаговых схемах игроки обладают ограниченным ресурсом, по иссяканию которого происходит завершение игры. В зависимости от количества начального числа монет оценивалась вероятность победы одного из игроков при некоторых фиксированных смешанных стратегиях игроков, определяемых до начала игры. Беллман показал, что в игре с нулевой суммой при достаточно большом стартовом капитале с большим числом ходов оптимальная стратегия игрока приблизительно такая же, как и в случае одношаговой игры, в которой оба игрока максимизируют математическое ожидание выигрыша.

Несмотря на полученный успех в нахождении приближенного решения многошаговой игры, требовался дальнейший анализ оптимальных стратегий. Используя теорию семимартингалов, американские математики Ллойд Шепли и Джон Милнор в своей работе «Об играх на выживание» в 1957 году [80] продемонстрировали решение функционального уравнения многошаговой игры на выживание.

Игровая динамика многошаговых схем предполагает возможность принятия решения игроками на каждом ходу, однако в варианте Беллмана имеет строго детерминированный исход при сделанных выборах игроков. И. В. Романовский указал на возможность обобщения игры с учетом влияния случайной компоненты на выигрыш игроков в каждом ходе [67]. В работе рассмотрены различные варианты игры: игра с постоянной суммой, игра с бесконечным капиталом одного из игроков и многомерные блуждания. Для различных типов игр были предложены решения функционального уравнения – как для вероятности победы игрока, так и для среднего времени игры.

1.3.3 Мобильные приложения в полевых экспериментах

Аналитические работы математиков по теории игр построили фундаментальные основы для игровых процессов и позволили найти решение к некоторым классам игр. Развитие вычислительной техники и рост производительности позволили решать задачи не только на бумаге – за счет проведения сложного анализа функциональных уравнений, – но и с применением принци-

пов численного моделирования и симуляции Монте-Карло [81] для решения задач фиксированной размерности с конкретными значениями параметров. Появление интернета в 1983 году создало фундамент для построения взаимодействия между большим количеством людей независимо от их географического расположения [82]. Внедрение цифровой мобильной связи GSM, ее эволюция и широкое внедрение по всему миру привели к возникновению технологий взаимодействия между пользователями посредством текстовых сообщений, аудио сообщений, видео сообщений, обмена файлами, а также посредством игровых вселенных с одновременным вовлечением нескольких игроков [83]. Появление возможности создания и распространения мобильных приложений среди пользователей стало новой вехой в развитии методологии полевых экспериментов. Стандартизация процесса взаимодействия пользователей при проведении эксперимента, расширение охвата участников, получение объективных данных, а также более удобное воспроизведение и модификация эксперимента являются преимуществами использования мобильных приложений [84]. В работе американских ученых университета Калифорнии проведен обзор 101 статей, в которых использовались мобильные приложения для проведения экспериментов.

Исследование показало, что применение приложений в полевых экспериментах началось ориентировочно с 2013 года. Большая часть приложений (77%) была разработана в области исследования здравоохранения с 2013 по 2017 год [84].

Применение мобильных приложений распространено при анализе принятия решений людьми в разных сферах жизни: экономике [85], здравоохранении [86; 87], мониторинге эффективности программ обучения [88], социальных явлениях [89] и других. В зависимости от исследования применяют различные подходы к сбору данных. Методы и данные в этом случае классифицируются как качественные и количественные. Выбор методов осуществляется в соответствии с характером исследуемой темы и проблемами исследования. Получение таких данных может быть связано с продолжительностью во времени, при этом объекты исследования успевают существенным образом изменить свои значимые признаки, что соответствует лонгитюдному методу исследования.

В случае мобильных приложений количественные данные могут быть считаны с различных датчиков на устройстве, таких как термометр, акселерометр, гироскоп, геомагнитный датчик, датчик освещенности, датчик Холла,

барометр, гигрометр, педометр, пульсометр, и других. Дополнительная обработанная информация может быть получена о геолокации и текущем адресе на основе GPS, Wi-Fi сетей и базовых станций сотовой сети.

Подход к сбору качественных данных состоит в методе ведения дневника человеком в описательном виде. Информация представляется в виде ежедневного набора записей об активностях и пережитом опыте. Заполнение дневника может быть выполнено за счет видео-, аудио-записей, фотографий, текстовых записей, файлов, выбора номинальных категорий состояния и настроения.

Смешанная информация возникает при взаимодействии человека с другим человеком или компьютерной системой посредством мобильного приложения и сети Интернет. Взаимодействие может быть обусловлено как игровой динамикой между оппонентами, так и осуществлением блуждания по контенту приложения (например, поиском информации в веб-браузере, просмотром медиа информации в социальной или новостной сети, и другими способами). Действия, осуществляемые в приложении пользователем, принятые им решения, местоположение курсора на экране, клики, местоположение взгляда на экране являются примерами цифровой информации, возникающей в ходе работы с приложением. Однако первоначальная природа метода взаимодействия может являться как качественной, так и количественной в зависимости от выбранной человеком стратегии. Так, например, при принятии решений человек может использовать статистический или детерминированный алгоритм определения действия. С другой стороны, применяя качественный подход, человек ориентируется на свое настроение, отношение к объекту и мнение о ситуации.

Обладая широкими возможностями по сбору информации о поведении человека, параметрах окружающей среды и позволяющих осуществлять взаимодействие между индивидуумами, мобильные приложения расширили и упростили методы проведения полевых экспериментов.

Глава 2. Случайные блуждания как стратегии хемотаксиса

Исследования данной главы посвящены моделированию процессов хемотаксиса у бактерий с учетом информации о сигнальных сетях, различных паттернах движения бактерий в условиях линейного и нелинейного профиля концентрации хемоаттрактанта. В разделе 2.1 предлагается математическая модель генерации степенных распределений, характеризующих время длительности движения бактерии в одном направлении, основанная на механизме дискретного шума. Во втором разделе 2.2 главы проводится обобщение модели движения бактерии на случай двух чередующихся событий смены направления движения с различными углами поворота. Аналитическое исследование с применением теории линейного хемотаксиса для средней скорости движения бактерий описано в третьем разделе главы 2.3. В заключительном разделе главы 2.4 демонстрируется возможность численной симуляции ансамбля бактерий в условиях как линейного, так и нелинейного градиента и численно подтверждается аналитически полученный результат для средней скорости смещения бактерий вдоль химического градиента. Результаты главы опубликованы в научных статьях [53; 54], а также апробированы на конференциях [90; 91].

2.1 Моделирование процесса генерации степенных распределений на основе механизма дискретного генетического шума

Внутриклеточные сигнальные пути формируют сеть для управления движением бактерии с использованием информации о градиенте концентрации веществ во внеклеточном пространстве. Сеть сигнальных путей процесса хемотаксиса у бактерий *E. coli* состоит из небольшого числа компонент, однако этого оказывается достаточно для проявления некоторых свойств сложных биосистем, таких как адаптация и ответ на внешний стимул [92]. В своей работе авторы показали, что шум, создаваемый сигнальными сетевыми взаимодействиями, контролирует поведенческую вариабельность. Этот механизм демонстрирует свойство биологической системы адаптироваться за счет контроля молекулярного шума.

Сигнальная сеть хемотаксиса начинается с процесса связывания молекул хемоаттрактанта с сайтами хеморецепторов на цитоплазматической мембране бактерии. Далее каскад внутриклеточной сигнализации управляет производством белка CheY-P, который диффундирует к моторам и модулирует переключение направления вращения. Изменение направления вращения жгутиков по часовой стрелке (CW) на вращение против часовой стрелки (CCW) заставляет бактерии менять свой паттерн движения: с вращения на одном месте к прямолинейному движению.

Значительный прогресс в понимании статистики переключения двигателей был достигнут с помощью минимальной модели, учитывающей переходы между двумя состояниями через энергетический барьер [93]. Регулирующий путь сводился к действию фосфорилированной формы сигнальной молекулы CheY-P, так что более высокая концентрация CheY-P приводила к более высокой вероятности перехода CCW в CW [94]. В этой работе было обнаружено, что гауссовский шум с конечным временем корреляции может приводить к масштабированию распределений длительностей вращения моторов против часовой стрелки. Подобные флуктуации может вызывать внутренняя стохастичность сигнального генетического пути, в частности, «генетический шум», связанный с конечным числом реагирующих белковых молекул.

Для демонстрации возможности возникновения переключений с промежуточной степенной статистикой в связи с генетическим шумом в данном разделе рассматривается модель химической кинетики синтеза белка CheY-P и возникающего в результате переключения вращения моторов.

Рассмотрим минимальную модель сигнального пути с точки зрения химической кинетики. Переходы между различными значениями числа молекул белка CheY-P, обозначенного Y , задаются следующим уравнением:



где $K_y^+ = \frac{Y_0}{\tau}$, $K_y^- = \frac{Y+1}{\tau}$ – коэффициенты интенсивностей перехода между состояниями, Y_0 – равновесное число молекул, τ – характерное время релаксации сигнального пути к равновесному числу молекул. Являясь элементарным процессом рождения-гибели, предложенная модель по своей сути содержит все необходимые свойства: стохастичность, дискретность состояний и конечное время корреляции τ . Значение Y_0 можно принять постоянным в связи с тем,

что концентрация хемоаттрактанта изменяется медленно (в процессе движения клетки в слабом градиенте или при изменении уровня хемоаттрактанта во времени) по сравнению со шкалой времени переключения.

По аналогии рассмотрим модель переключения вращения жгутиков. Пусть $X = 0$ соответствует режиму вращения по часовой стрелке, а $X = 1$ — против часовой стрелки:



где коэффициенты $K_x^+ = K^+(1 - X)$, $K_x^- = K^-X$ ограничивают состояния $X = 0, 1$ и переходы контролируются состоянием регулирующего белка CheY-P через соответствующие интенсивности переключения:

$$K^\pm = K_0 \exp\left(\pm \alpha^\pm \cdot \frac{Y_0 - Y}{Y_0}\right), \quad (2.3)$$

где $\alpha^\pm > 0$ характеризует чувствительности интенсивностей переходов, при этом энергетические барьеры аппроксимируются линейной зависимостью относительно уровня CheY-P [94].

Опишем качественное поведение предложенной модели. Пусть жгутики вращаются по часовой стрелке, что соответствует вращению бактерии на одном месте: $X = 0$, а интенсивности соответственно равны $K_x^+ = K^+$ и $K_x^- = 0$. При уровне белка CheY-P ниже равновесного состояния $Y < Y_0$ интенсивность (частоту) переключения в сторону вращения жгутиков против часовой стрелки (то есть прямолинейного движения бактерии) доминирует: $K^+ > K_0$. Большие значения уровня белка CheY-P $Y > Y_0$, наоборот, уменьшают интенсивность (частоту) переключений. Соответственно, при вращении жгутиков против часовой стрелки смещение уровня белка выше или ниже равновесного состояния приводит к обратному эффекту. Отличающиеся друг от друга уровни интенсивности, в свою очередь, позволяют независимо настраивать интенсивности переходов между движением бактерии вперед и вращением на месте.

Однако в рассмотренной модели есть недостаток: интенсивности переходов могут принимать значения экспоненциально большие или экспоненциально малые в ответ на изменение концентрации Y , что может быть биологически неправдоподобным. В соответствии с работой [95] для учета конечного числа связываний белков CheY-P с моторами интенсивности переходов могут быть

заменены на:

$$K^\pm = K_0^\pm \exp\left(\pm \frac{\alpha^\pm}{2} \left(\frac{1}{2} - \frac{Y}{Y + K_d}\right)\right). \quad (2.4)$$

Такие коэффициенты соответствуют насыщению с уровнем числа белков, превышающим константу диссоциации K_d .

Исследование статистических свойств модели было выполнено с помощью численного моделирования уравнений (2.1) – (2.4) с применением стохастического алгоритма Гиллеспи [96]. В результате численных расчетов был получен набор реализаций, состоящих из $N = 10^7$ шагов, соответствующих одной из возможных химических реакций. Один из типов реакции – это переключение направления вращения моторов (уравнение (2.2)). Непрерывные участки времени пребывания в каждом состоянии CW и CCW соответственно (между переключениями моторов) обозначим $\{t_{ccw}\}$ и $\{t_{cw}\}$. Всего было собрано не менее $N_{cw} = N_{ccw} = 10^{10}$ отрезков времени пребывания в состояниях CW и CCW.

Полученные выборки были использованы для оценки функций плотности вероятности $p(t_{cw})$ и $p(t_{ccw})$ и проанализированы зависимости от времени релаксации сигнального пути τ и чувствительности интенсивностей переходов между состояниями α^\pm . Полученные функции плотности вероятности были аппроксимированы степенной функцией на отрезке $[a, b]$ с использованием линейной регрессии в двойном логарифмическом масштабе методом наименьших квадратов. Качество аппроксимации оценивалось коэффициентом детерминации [97], $R^2 \in [0, 1]$. Отрезок $[a, b]$ выбирался перебором с условиями: длина отрезка не менее 1.3 декады и коэффициент детерминации $R^2 > 0.98$. Если такой отрезок не был найден, то гипотеза об участке со степенным распределением отвергается.

Рассмотрим простую форму интенсивностей, заданную уравнением (2.3), и оценим плотности вероятности длительностей для соответственно двух состояний CW (вращение бактерии на одном месте) и CCW (прямолинейное движение). В случае отсутствия молекул CheY-P, $Y = 0$ (переключение нечувствительно к CheY-P, $\alpha_\pm = 0$), процесс является пуассоновским, а плотности вероятности длительностей пребывания в состояниях экспоненциальны, $p(t_{ccw}), p(t_{cw}) \propto \exp(-K_0 t)$.

Далее проводится численный анализ для случая равных чувствительностей переключения $\alpha_\pm = \alpha$. Численные результаты, представленные на Рисунке 2.1а, показывают, что коррелированный молекулярный шум дает

степенное распределение длительностей, $p(t_{ccw}) \approx t^{-\gamma}$, в четко выраженном интервале (1.5-2 декады) с отсечкой при больших значениях длительности. Плотности с промежуточной степенной асимптотикой на более чем 2 декадах и затухающей с почти экспоненциальной отсечкой типичны для измерений пространственной активности бактерий как *in vivo*, так и *in vitro* [92; 98].

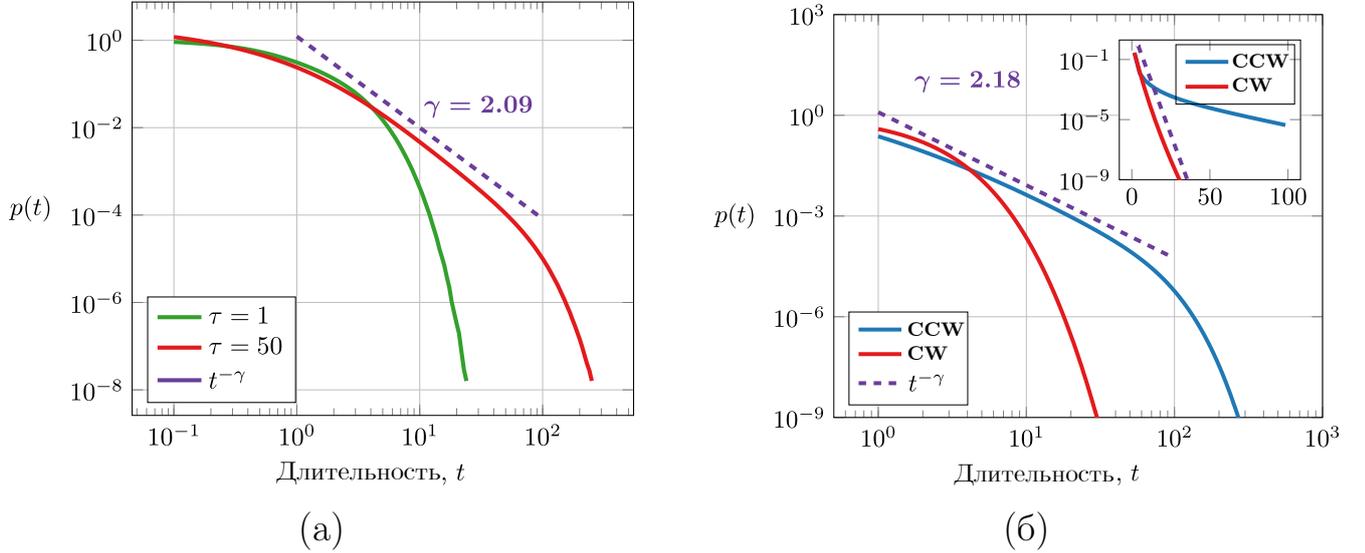


Рисунок 2.1 — (а) Плотности вероятности длительностей в состоянии ССW для различных значений времени релаксации белка CheY-P, τ . Остальные параметры: $\alpha = 10$, $Y_0 = 20$, $K_0 = 1$; (б) Плотности вероятности длительностей CW и ССW для $\alpha^+ = 1$, $\alpha^- = 10$, $Y_0 = 20$, $\tau = 50$, $K_0 = 1$. Штриховыми линиями обозначены участки со степенной асимптотикой с показателями $\gamma = 2.09$ (а) и 2.18 (б), коэффициент детерминации которого $R^2 = 0.98$, количество реализаций $N_{ccw} = N_{cw} = 10^{10}$, $t \in [1, 100]$. На вставке повторно представлены плотности вероятностей длительностей с логарифмической шкалой по оси ординат

В работе [93] аналогично было показано, что уменьшение времени корреляции изменяет это распределение в сторону экспоненциального. Рассмотренная модель также способна воспроизводить экспоненциальную статистику длительности CW одновременно со степенным распределением длительностей ССW. При этом распределения различны из-за несовпадающих чувствительностей интенсивностей переходов между состояниями, то есть $\alpha_+ \neq \alpha_-$. Поскольку время пребывания в состоянии определяется интенсивностью (частотой) покидания этого состояния, то снижение чувствительности перехода из CW в ССW к уровню белка CheY-P должно приводить к экспоненциальному распределению длительностей CW подобно предельному случаю $\alpha^+ = 0$. На Рисунке 2.16 продемонстрирован пример данного режима системы.

Численное моделирование в широком диапазоне параметров показывает, что степенные распределения возникают только тогда, когда время релаксации уровня CheY-P существенно больше, чем время переключения между состояниями CW и CCW $\tau \gg \frac{1}{K_0}$ (Рисунок 2.2а,б). В то же время увеличение среднего числа сигнальных молекул Y_0 приводит к отклонению гипотезы о степенном распределении (Рисунок 2.2а,б). Увеличение числа сигнальных молекул приводит к относительному уменьшению флуктуаций, что в свою очередь уменьшает влияние генетического шума. Параметр чувствительности α контролирует переход между степенным и экспоненциальным распределением длительностей (Рисунок 2.2а). Значения показателя степени γ , найденные в большей части области параметров ($1 < \gamma < 3$), согласуются с экспериментальными наблюдениями, которые оценили степенной показатель для кумулятивного распределения длительностей CCW как $\gamma - 1 \approx 1.5$. Это свидетельствует о том, что медленное метилирование как часть сигнального пути отвечает за длительные временные корреляции в выходном сигнале, что приводит к степенному распределению длительностей [92].

Далее рассмотрим более приемлемую с биологической точки зрения модель скорости перехода в соответствии с уравнением (2.4), которая имеет насыщение в интенсивностях переключения моторов. Для демонстрации крайних случаев эффекта насыщения рассмотрим ситуацию, когда уровень белка CheY-P находится на равновесном уровне $Y = Y_0$ и константа диссоциации меньше значения уровня равновесия $K_d < Y_0$. Результаты численного моделирования данной модели аналогично подтверждают, что медленная релаксация белка CheY-P вместе с более высокой чувствительностью интенсивности перехода от CCW к CW к изменению уровня белка приводят к появлению степенной асимптотики длительностей CCW, в то время как длительности CW остаются экспоненциально распределенными (Рисунок 2.3).

Систематическое исследование статистики в зависимости от значений параметров модели представлено на Рисунке 2.4. На плоскости параметров (K_d, Y_0) выделяются две области, соответствующие двум различным вариантам поведения модели (Рисунок 2.4а). При $Y_0 < K_d$ эффект насыщения имеет слабое влияние, что приводит к сильному отклонению от степенной асимптотики по мере увеличения константы диссоциации. Степенная асимптотика проявляется при достаточно малых показателях $\gamma < 2$. Для $Y_0 > K_d$ введенный эффект

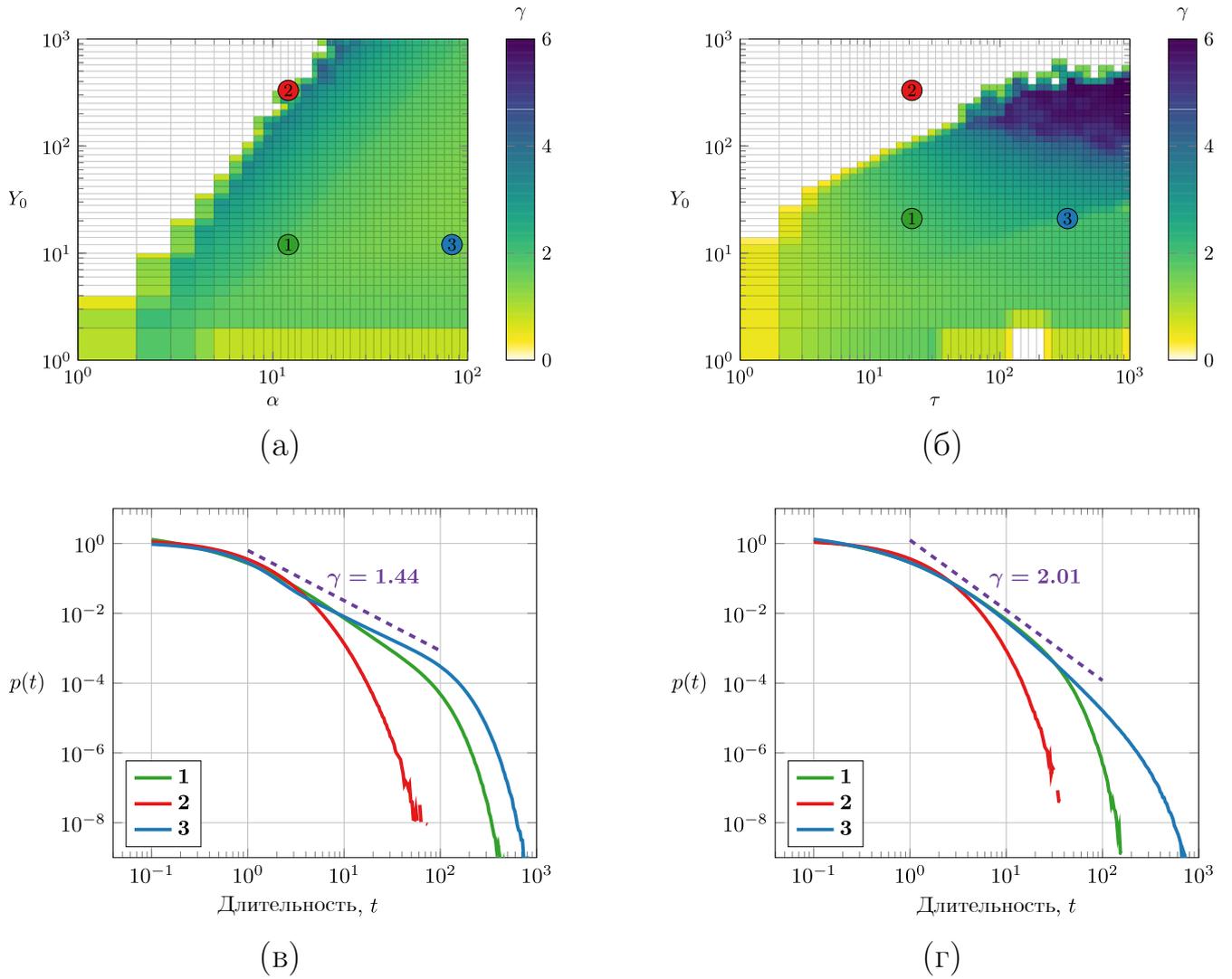


Рисунок 2.2 — Показатель степени γ для степенного участка плотности вероятности длительности ССВ в зависимости от двух параметров: (а) среднего числа молекул CheY-P Y_0 и чувствительности α для фиксированного $\tau = 50$, (б) среднего числа молекул CheY-P Y_0 и времени корреляции τ при фиксированных $\alpha = 10$ и $K_0 = 1$. В белой области не наблюдается степенная асимптотика распределений длительности. Плотности для комбинаций параметров, отмеченных на панелях (а) и (б) цифрами 1,2,3, показаны на панелях (в) и (г) соответственно насыщения приводит к большим значениям показателя $\gamma > 4$ в степенной асимптотике.

На другой плоскости параметров (K_d, α_-) степенная асимптотика сохраняется в широком диапазоне параметра чувствительности перехода от ССВ к СВ, α_- (Рисунок 2.4б). Аналогично выделяются режимы с относительно малыми $\gamma < 2$ и большими $\gamma > 4$ значениями показателя степени. Эти режимы

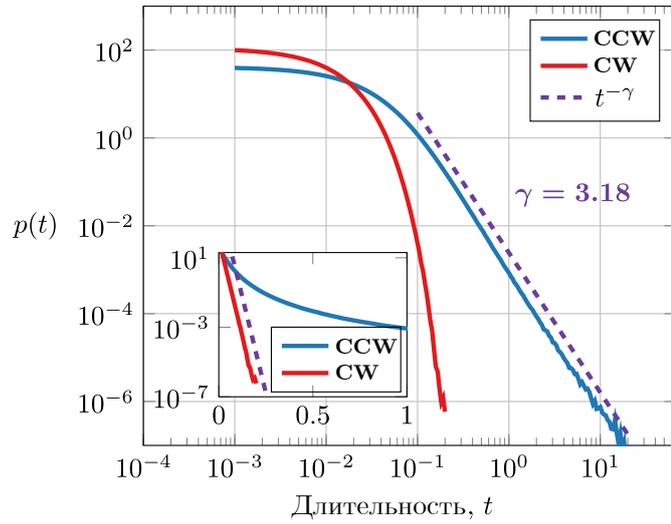


Рисунок 2.3 — Плотность вероятности длительности для состояний CW и CCW при $\alpha^- = 30$, $\alpha^+ = 1$, $Y_0 = 10$, $\tau = 50$, $K_d = 2$, $K_0^+ = 100$, $K_0^- = 0.2$. Штриховая линия – степенная зависимость с $\gamma = 3.18$, $R^2 = 0.999$, $N_{ccw} = 10^{11}$, $t \in [0.1, 20]$. На вставке повторно представлены плотности вероятностей длительностей с логарифмической шкалой по оси ординат

обусловлены соотношением между средним числом молекул CheY-P, Y_0 и насыщением константы диссоциации K_d .

Таким образом, биологически релевантная модель дает наиболее схожие с экспериментом показатели степени при коэффициенте диссоциации, близком к константе диссоциации $K_d \approx Y_0$, при этом со значениями не превышающими 30 молекул. Управление параметром α_- , в свою очередь, позволяет получить степенную асимптотику на большем числе декад, сохранив ее также на меньших промежутках длительностей нахождения в состоянии CCW.

Хотя применение подхода численного моделирования с применением алгоритма Гиллеспи [96] обладает гибкостью к нахождению численных решений произвольных задач, временные затраты на вычисление ограничивают возможности применения модели. Подход full-counting statistics, впервые предложенный в работах по квантовой физике [99], позволяет независимо от природы основного кинетического уравнения оценить статистические свойства дискретной системы. Далее рассмотрим, как данный подход может быть использован для вычисления статистики переключения моторов напрямую из интенсивностей перехода $K_x^\pm(Y)$ и $K_y^\pm(Y)$.

Рассмотрим кинетику модели, заданной уравнениями (2.1) и (2.2), в терминах марковских процессов с непрерывным временем [100]. Диаграмма переходов представлена на Рисунке 2.5. Состояние $Z(t)$ процесса в момент времени t

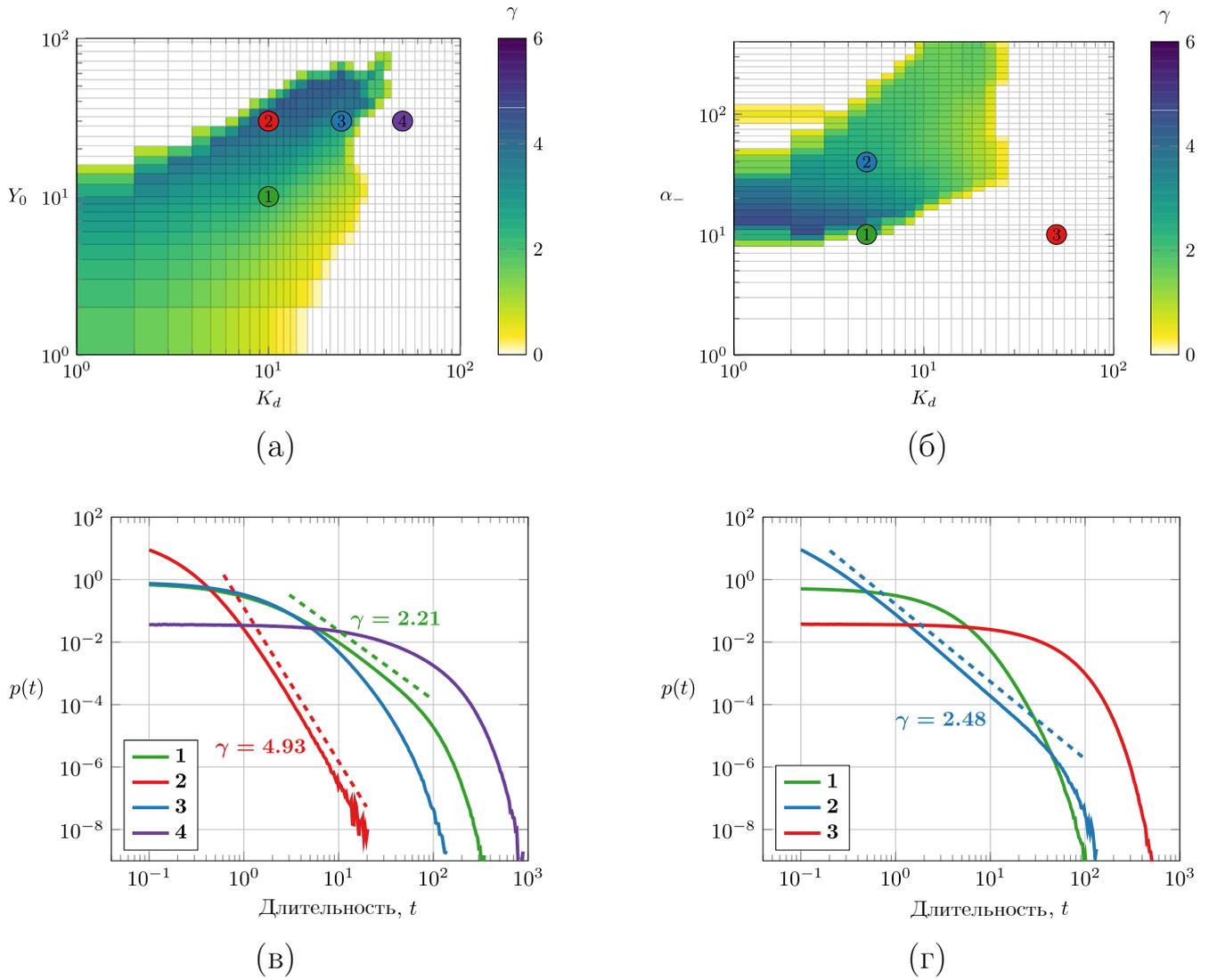


Рисунок 2.4 — Показатель степени γ для степенного участка плотности вероятности длительности CCW в зависимости от двух параметров: (а) константы насыщения K_d и среднего числа молекул CheY-P Y_0 для фиксированного параметра $\alpha^- = 30$, (б) константы насыщения K_d и параметра чувствительности α^- при фиксированном параметре $Y_0 = 10$. Остальные параметры модели были выбраны $\alpha^+ = 1$, $\tau = 50$, $K_0^+ = 100$, $K_0^- = 0.2$. В белой области не наблюдается степенная асимптотика распределений длительности (гипотеза о наличии степенного участка отклоняется). Плотности для комбинаций параметров, отмеченных на панелях (а) и (б) цифрами 1,2,3,4, показаны на панелях (в) и (г)

представляет собой двумерный вектор $Z = (X, Y)$, где первая компонента представляет направление вращения моторов $X = 0 \equiv \text{CW}$ (по часовой стрелке) и $X = 1 \equiv \text{CCW}$ (против часовой стрелки), а вторая компонента Y – количество

молекул CheY-P. Тогда основное кинетическое уравнение для вектора вероятности $P(Z, t) \equiv P(X, Y, t)$ имеет вид:

$$\begin{aligned}
\dot{P}(\text{CW}, 0, t) &= - \left(\frac{Y_0}{\tau} + K_x^+(0) \right) P(\text{CW}, 0, t) + K_x^-(0) P(\text{CCW}, 0, t) + \\
&\quad + \frac{1}{\tau} P(\text{CW}, 1, t), \\
\dot{P}(\text{CCW}, 0, t) &= - \left(\frac{Y_0}{\tau} + K_x^-(0) \right) P(\text{CCW}, 0, t) + K_x^+(0) P(\text{CW}, 0, t) \\
&\quad + \frac{1}{\tau} P(\text{CCW}, 1, t), \\
&\dots \\
\dot{P}(\text{CW}, Y, t) &= - \left(\frac{Y_0 + Y}{\tau} + K_x^+(Y) \right) P(\text{CW}, Y, t) + K_x^-(Y) P(\text{CCW}, Y, t) + \\
&\quad + \frac{Y + 1}{\tau} P(\text{CW}, Y + 1, t) + \frac{Y_0}{\tau} P(\text{CW}, Y - 1, t), \\
\dot{P}(\text{CCW}, Y, t) &= - \left(\frac{Y_0 + Y}{\tau} + K_x^-(Y) \right) P(\text{CCW}, Y, t) + K_x^+(Y) P(\text{CW}, Y, t) + \\
&\quad + \frac{Y + 1}{\tau} P(\text{CCW}, Y + 1, t) + \frac{Y_0}{\tau} P(\text{CCW}, Y - 1, t).
\end{aligned} \tag{2.5}$$

Примечательно, что наша модель служит обобщением жидкостной очереди, управляемой процессом рождения-гибели, предложенным ван Доорном, Ягерсом и де Витом [101]. В терминах марковских процессов реакция (2.2) представляет собой обмен вероятностью между двумя состояниями. Этот обмен можно рассматривать как обмен фиксированного количества несжимаемой жидкости между двумя баками со скоростями, определяемыми состоянием процесса рождения-гибели. В исходной постановке задачи был только один бак бесконечного объема и неограниченное количество жидкости. Длительность в состоянии CCW – это время, которое одна молекула жидкости проводит в резервуаре «1», прежде чем покинуть его. Введем вектор вероятности нахождения

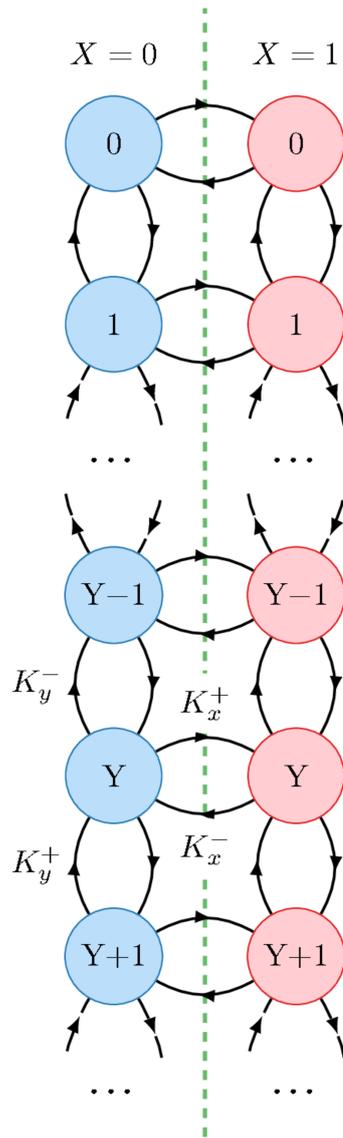


Рисунок 2.5 — Диаграмма переходов марковского процесса (2.5), построенного для кинетической модели, описываемой уравнениями (2.1) и (2.2)

в каждом состоянии марковской цепи:

$$P(t) = \begin{bmatrix} P(X = CW, Y = 0; t) \\ P(X = CW, Y = 1; t) \\ P(X = CW, Y = 2; t) \\ \dots \\ P(X = CCW, Y = 0; t) \\ P(X = CCW, Y = 1; t) \\ P(X = CCW, Y = 2; t) \\ \dots \end{bmatrix}. \quad (2.6)$$

Также для марковской цепи определим матрицу интенсивностей переходов \mathbf{Q} [102]. Тогда уравнение (2.5) представляется в компактной форме:

$$\dot{\mathbf{P}}(t) = \mathbf{Q}\mathbf{P}(t), \quad (2.7)$$

где матрица \mathbf{Q} состоит из суммы двух матриц: матрицы интенсивностей переходов процесса рождения-гибели для числа молекул, состоящей из двух одинаковых полубесконечных трехдиагональных блоков \mathbf{Q}_{BD} ; и матрицы, определяющей интенсивности переходов между сменой направления вращения моторов, состоящей из диагональных блоков:

$$\mathbf{Q}_R = \begin{bmatrix} \text{diag}\{-K_x^+(Y)\} & \text{diag}\{+K_x^-(Y)\} \\ \text{diag}\{+K_x^+(Y)\} & \text{diag}\{-K_x^-(Y)\} \end{bmatrix}, \quad (2.8)$$

где $\text{diag}\{x_k\}$ – обозначение полубесконечного диагонального матричного блока с элементами x_k на диагонали.

Далее рассмотрим вероятность $P_A(t)$ отсутствия перехода из состояния CCW в состояние CW в течение времени t . Для этого определим вектор начального распределения по состояниям (CCW, Y) :

$$\mathbf{P}_S = \left[P(\text{CCW}, Y, 0) \right]_Y. \quad (2.9)$$

Для выбранного начального состояния вероятность $P_A(t)$ может быть вычислена на основе вектора условных вероятностей обнаружения молекулы в момент времени t в состоянии (CCW, Y) после k переходов, рассмотренного при $k = 0$ [103]:

$$\mathbf{P}^{(k)}(t) = \left[\mathbf{P}^{(k)}(\text{CCW}, Y, t) \right]_Y. \quad (2.10)$$

Эволюция этого вектора при $k = 0$ определяется соответствующим основным кинетическим уравнением:

$$\dot{\mathbf{P}}^{(0)}(t) = \mathbf{Q}_{NT}\mathbf{P}^{(0)}(t) = (\mathbf{Q}_{BD} - \mathbf{Q}_{10}), \quad (2.11)$$

где $\mathbf{Q}_{10} = \text{diag}\{-K_x^-(Y)\}$ – диагональная матрица с интенсивностями переходов из состояния CCW в состояние CW.

Тогда вероятность остаться в состоянии CCW выражается следующей суммой:

$$P_A(t) = \sum_Y \mathbf{P}^{(0)}(\text{CCW}, Y, t). \quad (2.12)$$

Матрица \mathbf{Q}_{NT} – полубесконечная трехдиагональная матрица с положительными недиагональными элементами (матрица Якоби). Такая матрица имеет чисто вещественный невырожденный спектр $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_i, \dots$. Наибольшее собственное значение отрицательное, $\lambda_1 < 0$, то есть существует «утечка вероятности» из состояния $X = \text{CCW}$ в состояние $X = \text{CW}$, так что основное кинетическое уравнение (2.5) не сохраняет норму вектора, и, соответственно, все остальные собственные числа также отрицательные $\lambda_i < 0$.

Расчет вектора условной вероятности в любой момент времени может быть произведен путем спектрального разложения матрицы \mathbf{Q}_{NT} :

$$\mathbf{P}^{(0)}(t) = \sum_i \alpha_i \exp(\lambda_i t) \mathbf{v}_i, \quad (2.13)$$

где $\alpha_i = \mathbf{w}_i^T \mathbf{P}_S$, \mathbf{w}_i – набор левых собственных векторов матрицы \mathbf{Q}_{NT} , \mathbf{v}_i – набор правых собственных векторов матрицы \mathbf{Q}_{NT} . Затухание $P_A(t)$ с увеличением времени происходит монотонно из-за свойств спектра.

Для вычисления плотности вероятности $p(t)$ длительности нахождения в состоянии CCW , необходимо вычислить $P_A(t)$ для начального вектора \mathbf{P}_S , соответствующего распределению по состояниям Y в момент, когда происходит переход из состояния CW в состояние CCW . Тогда плотность вероятности записывается следующим образом:

$$p(t) = -\dot{P}_A(t) = \sum_Y \sum_i -\lambda_i \alpha_i \exp(\lambda_i t) (\mathbf{v}_i)_Y. \quad (2.14)$$

Для получения начального распределения в момент перехода из состояния CW в состояние CCW необходимо найти стационарное распределения \mathbf{P}_{st} полной марковской цепи:

$$\mathbf{Q} \mathbf{P}_{st} = \mathbf{0}, \quad (2.15)$$

где $\mathbf{0}$ – нулевой полубесконечный вектор.

Подвектор, соответствующий состоянию CW : $P_{st}(\text{CW}, Y)$, будет определять вероятность нахождения системы в состоянии Y при условии ее нахождения в CW . Вероятность перехода системы из (CW, Y) в (CCW, Y) пропорциональна интенсивности перехода $K_x^+(Y)$. Однако для системы из бесконечного числа состояний относительная частота перехода в общем случае не определена. В связи с этим осуществим переход к конечному числу состояний, в которых сконцентрирована вероятность нахождения системы.

$$P_x^+(Y) = \frac{K_x^+(Y)}{\sum_{Y \in W} K_x^+(Y)}, \quad (2.16)$$

где W – конечный набор состояний числа молекул Y , в которых сконцентрирована вероятность нахождения системы. Оценка на погрешность вычисленных вероятностей в зависимости от подмножества выбранных состояний при переходе к конечномерной системе дается в теореме о проекции марковской цепи на конечное число состояний [104]. Также в работе предлагается алгоритм, который дает возможность определить достаточное число состояний для получения необходимой точности.

Тогда по теореме Байеса вероятность нахождения системы в состоянии (CCW, Y) при условии, что до этого она была в (CW, Y) :

$$P_S(Y) = \frac{P_{st}(CW, Y)P_x^+(Y)}{\sum_{Y \in W} P_{st}(CW, Y)P_x^+(Y)}. \quad (2.17)$$

Далее было проведено сравнение расчетов плотностей вероятностей длительностей методом Гиллеспи и прямым методом, полученным из теории Марковских цепей и подхода full-counting statistics. Вычисление прямым методом сводится к нахождению собственных чисел и векторов матрицы \mathbf{Q}_{NT} и нахождению стационарного распределения марковской цепи. На Рисунке 2.6. Рассчитанное таким образом распределение длительностей полностью совпадает с распределением, полученным при расчете статистики по множеству реализаций стохастическим алгоритмом Гиллеспи.

2.2 Модель движения бактерии с двумя чередующимися событиями поворота

Рассмотренная в предыдущем разделе бактерия *E. coli* обладает паттерном движения, состоящим из двух стадий: прямолинейного движения и вращения на одном месте. Однако в зависимости от среды обитания и других факторов эволюционно бактерии выработали различные паттерны движения для ориентации в пространстве. Примером бактерии с характерно другим паттерном служит вид *V. alginolyticus*, обитающий в морской среде. Паттерн движения *V. alginolyticus* состоит из трех этапов: прямолинейное движение, реверсивное движение и быстрый разворот [105]. В этом паттерне бактерия

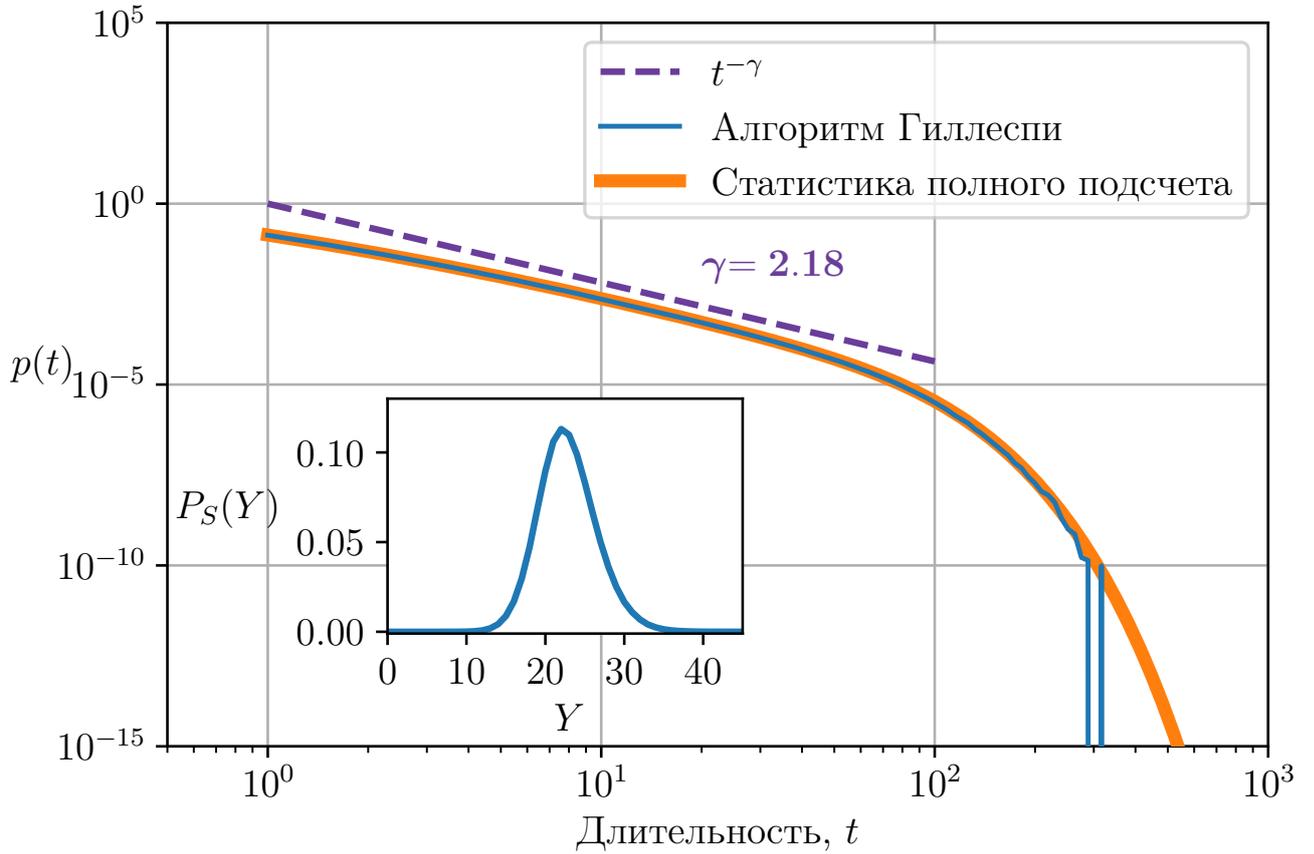


Рисунок 2.6 — Плотности вероятности длительностей ССВ, полученные с применением двух подходов: оранжевая линия – подход full-counting statistics для процесса, описываемого основным уравнением (2.11), с усечением при $Y_{max} = 100$; синяя линия – метод Гиллеспи [96] для исходной кинетической модели (2.1) и (2.2). На вставке показано распределение вероятности $P_S(Y)$ для начального распределения состояний ССВ относительно числа молекул Y , (2.17). Параметры модели были выбраны эквивалентно параметрам на Рисунке 2.1б

движется некоторое время вперед, затем направление вращения моторов жгутиков меняется на противоположное, и бактерия осуществляет реверсивное движение. При реверсивном движении жгутики бактерии имеют механическую нестабильность, что приводит к третьему этапу разворота бактерии [106]. Пример движения бактерии, реконструированного в эксперименте, приведен на Рисунке 2.7.

Дополнительно было показано, что средний угол разворота зависит от размера клетки, при этом более крупные клетки имеют большие углы разворота [106]. Это означает, что более крупные клетки стабилизируют движение за счет противодействия силе вязкого сопротивления, действующей на тело клетки, и, соответственно, угол их поворота получается ближе к реверсивному.

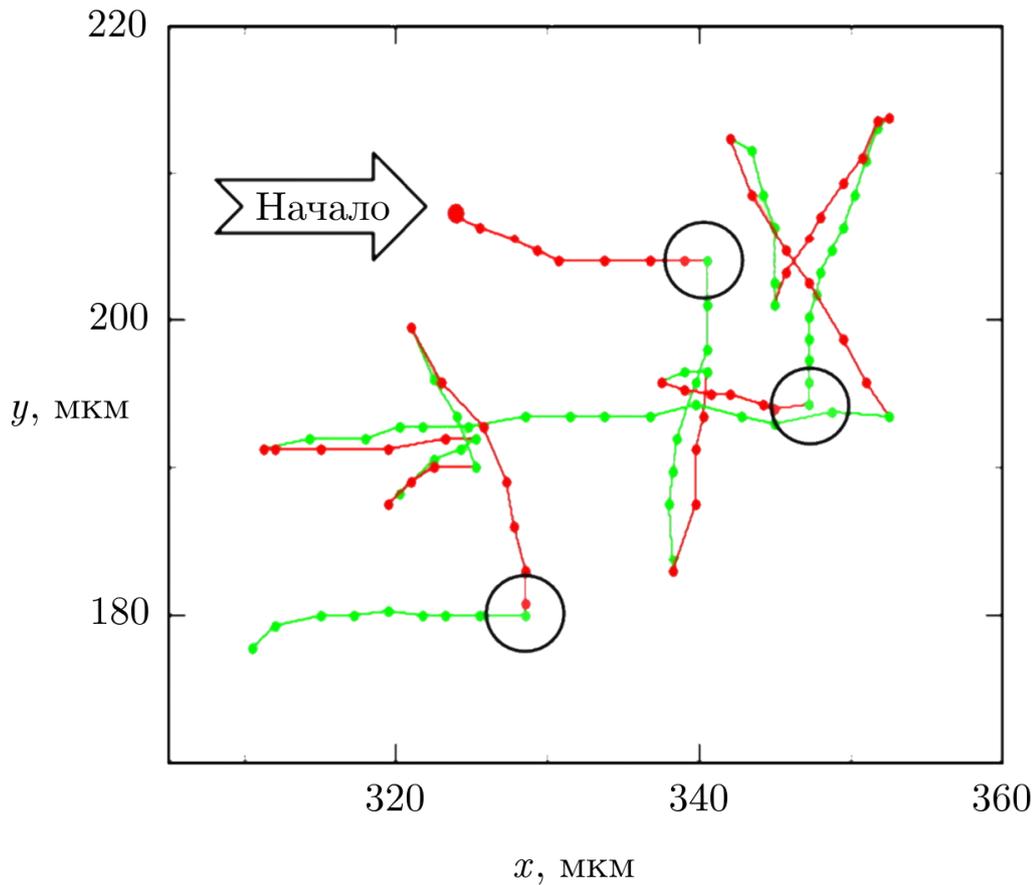


Рисунок 2.7 — Пример траектории движения бактерии *V. alginolyticus* без хемоаттрактанта, полученной в эксперименте [105]. Зеленые и красные сегменты соответствуют этапам прямолинейного движения и реверсивного движения соответственно

Далее, применяя формализм де Женна [16], построим модель, описывающую движение бактерии с двумя чередующимися событиями поворота.

Пусть паттерн движения состоит из 4 этапов:

1. «Вперед-1»: прямолинейное движение в некотором направлении.
2. « α -поворот»: поворот на некоторый случайный угол $\Delta\varphi_1$, при котором средний косинус угла равен α , то есть $M[\cos(\Delta\varphi_1)] = \alpha$.
3. «Вперед-2»: прямолинейное движение в новом направлении.
4. « β -поворот»: поворот на некоторый случайный угол $\Delta\varphi_2$, при котором средний косинус угла равен β , то есть $M[\cos(\Delta\varphi_2)] = \beta$.

Скорость движения бактерии при прямолинейном движении рассматривается как константа, одинаковая для 1 и 3 этапов. Однако существуют другие виды бактерий, например, *P. putida*, обладающие различной скоростью движения чередующихся прямолинейных движений [12]. В данной модели скорости

выбраны одинаковыми, чтобы сконцентрироваться на влиянии именно паттерна движения, состоящего из двух различных углов.

Рассматриваемый $\alpha-\beta$ паттерн движения экспериментально наблюдается у различных видов бактерий, таких как *P. haloplanktis*, *V. coralliilyticus* [107], *C. crescentus* [108], *S. putrefaciens* [109] и других.

В данном разделе детали модели будем основывать на экспериментальных наблюдениях за бактериями *V. alginolyticus*. Экспериментально было продемонстрировано [110], что в отсутствии химического градиента данный вид бактерий демонстрирует среднее время участка прямолинейного движения, одинаковое для первого и третьего этапа паттерна, равное $\tau_{run} \approx 0.3s$. Наблюдаемое в эксперименте распределение длительностей представляет собой экспоненциальное распределение, однако в области коротких времен распределение часто отклоняется от экспоненциального. В рассматриваемой модели будем использовать упрощенное предположение о том, что распределение следует экспоненциальному закону с показателем $\lambda_0 = \frac{1}{\tau_{run}}$. Такой выбор связан с упрощением предложенного аналитического анализа. Длительности же второго и четвертого этапов, характеризующих процесс вращения бактерии на одном месте, на порядок меньше, чем длительности прямолинейного движения, в связи с чем ими обычно пренебрегают в моделях [111]. В предложенной модели будем рассматривать повороты как мгновенные события.

Движение бактерии сопряжено с тепловым движением жидкости и активными процессами в моторах бактерии, что вызывает отклонения от строго прямолинейного движения. Экспериментально было показано, что такие отклонения согласуются с броуновской вращательной диффузией [10], которая описывается константой D_r . Значение константы может быть экспериментально измерено, и ее значение согласуется со значением для броуновской вращательной диффузии пассивной частицы с размером, характерным для бактерии. Влияние вращательной диффузии может отклонять за этап прямолинейного движения направляющий вектор до 30° .

В отсутствии химических веществ траектория для такого паттерна движения представляет собой случайное блуждание, характеризующееся корреляционной функцией скорости и эффективной постоянной долговременной диффузии бактерии, аналитические выражения для которых были найдены в работе Йоханнес Тактикос [112].

В случае наличия химических веществ в среде бактерия способна направлять свое случайное блуждание в направлении химического аттрактанта за счет хемосенсорной системы. Работа этой системы обеспечивает интеграцию сигнала во времени и ответную реакцию с некоторой задержкой, изменяющую направление вращения моторов жгутиков. При движении бактерии в направлении градиента длительность этапа прямолинейного движения увеличивается, позволяя бактерии продолжать движение в благоприятную сторону.

Основной линейной моделью хемотаксиса бактерии является модель де Женна [16], которая связывает частоту переключения направления вращения моторов $\lambda(t)$ со значением концентрации химического вещества $c(t)$, измеренного сенсорами бактерии:

$$\lambda(t) = \lambda_0 \left(1 - \int_{-\infty}^t R(t - \tau) c(\tau) d\tau \right), \quad (2.18)$$

где $\lambda_0 = \frac{1}{\tau_{run}}$ – частота переключения в отсутствии химических веществ, $R(t)$ – внутренняя функция отклика бактерии. В случае с видом бактерий *E. coli* функция отклика бактерии была измерена экспериментально в работе [111] и аналитически представима в следующем виде:

$$R(t) = W\lambda_0 e^{-\lambda_0 t} \left(1 - \frac{\lambda_0 T}{2} - \left(\frac{\lambda_0 T}{2} \right)^2 \right), \quad (2.19)$$

где W характеризует силу отклика бактерии.

Важное свойство функции отклика состоит в способности бактерии подстраиваться под фоновую концентрацию химического вещества и относительно нее распознавать малый градиент. Для учета отсутствия влияния однородной концентрации на частоту функция отклика должна обладать следующим свойством:

$$\int_{-\infty}^{\infty} R(\tau) d\tau = 0. \quad (2.20)$$

Тогда в уравнении (2.18) при постоянной концентрации $c(t) \equiv const = c_0$ интеграл также обращается в ноль и $\lambda(t) = \lambda_0$. Таким образом, если функция отклика обладает указанным свойством, то малые изменения $\Delta c(t)$ относительно фоновой концентрации c_0 в измеряемой концентрации вещества $c(t) = c_0 + \Delta c(t)$ влияют на частоту переключений $\lambda(t)$ независимо от величины c_0 .

Ранее в экспериментальных исследованиях была измерена функция отклика для бактерий вида *V. alginolyticus* [113], обладающая необходимым

свойством. Функции отклика для движения в прямом и реверсивном этапах в общем случае могут различаться [114]. Далее, для упрощения анализа, предполагается, что функции отклика для обоих вариантов прямолинейного движения совпадают.

Не нарушая общности, рассмотрим движение бактерии как случайное блуждание в пространстве, начинающееся с события « α -поворот» в момент времени $t = 0$, затем событие движения «Вперед-2» длительностью t_β , соответственно, событие « β -поворот» в момент времени $t = t_\beta$ и событие «Вперед-1» длительностью t_α . Определим вектор положения бактерии $\mathbf{r}(t) = (x(t), y(t), z(t))$ в момент времени t как сумму смещений $\Delta r_\alpha = (\Delta x_\alpha, \Delta y_\alpha, \Delta z_\alpha)$ и $\Delta r_\beta = (\Delta x_\beta, \Delta y_\beta, \Delta z_\beta)$, соответствующих парам событий.

Дополнительно определим функцию плотности вероятности длительностей t участков прямолинейного движения $p(t) = p_\alpha(t) = p_\beta(t)$.

Описанная модель будет использована для дальнейшего анализа скорости смещения бактерий, пространственного распределения и оценки параметров химической чувствительности и коэффициента диффузии, с применением аналитических методов и численного моделирования.

2.3 Скорость смещения бактерий

Определяя градиент сигнальных химических веществ, бактерии способны изменять характеристики в своем паттерне движения. В ответ на растущую концентрацию химического вещества бактерии увеличивают продолжительность прямолинейного движения в направлении химического градиента. Хотя движение индивидуальной бактерии при экспериментальном наблюдении кажется беспорядочным, статистически ансамбль бактерий может обладать некоторой ненулевой скоростью смещения в направлении химического градиента. Для оценки хемотаксического ответа определяют среднюю скорость смещения ансамбля в направлении градиента. На основе результата де Женна (теории линейного хемотаксиса) аналитически была определена средняя скорость смещения для некоторых основных паттернов движения бактерий [16; 112; 115].

Анализ средней скорости смещения бактерий вида *V. alginolyticus* ранее был проведен в предположении, что второй угол поворота имеет величину в 90° ,

что позволяет существенно упростить расчеты [112]. Значение угла поворота, соответствующее 90° , было получено экспериментально при усреднении набора бактерий различных размеров. Однако экспериментально продемонстрированная зависимость угла поворота от размера клетки [106] не позволяет применить аналогичный подход для оценки скорости смещения ансамбля для произвольных углов поворота. Далее рассматривается анализ оценки средней скорости смещения в условиях постоянного градиента с учетом паттерна, состоящего из двух различных углов поворота бактерии.

Рассмотрим некоторый профиль концентрации хемоаттрактанта бактерий с малым постоянным градиентом вдоль направления оси аппликат (ось Oz) в пространстве \mathbb{R}^3 :

$$C(z) = c_0 + |\nabla c|z, \quad (2.21)$$

где $|\nabla c| = \text{const}$ – постоянный градиент концентрации, c_0 – фоновая концентрация.

Средняя скорость смещения может быть определена с точки зрения ожидаемого движения за один проход 4 этапов [115]. Для определения итоговой скорости смещения необходимо вычислить сумму проекций средних смещений на ось Oz на участках после « α -поворота» и после « β -поворота» и разделить на среднее время прохода:

$$v_d = \frac{M[\Delta z_\alpha] + M[\Delta z_\beta]}{2\tau_{run}}, \quad (2.22)$$

где $M[x]$ – обозначает математическое ожидание по всем возможным путям. При оценке математического ожидания предполагается, что бактерия уже двигалась в жидкости в течение достаточно длительного времени, так что функции плотности вероятности смещений не зависят от времени.

На прямолинейных участках паттерна бактерия может отклоняться от направления движения за счет вращательной диффузии. Рассмотрим отдельно два участка прямолинейного движения, и, используя функцию распределения длительностей движения до поворота $p(t)$ для конкретного пути, вычислим условное математическое ожидание смещения бактерии при окончании этапа движения в различные моменты времени t :

$$\Delta z_{stage} = \int_0^\infty \Delta z_{stage}(t)p(t)dt, \quad (2.23)$$

где $stage$ – α или β в зависимости от этапа соответственно.

Так как броуновское движение из-за вращательной диффузии не зависит от длительности этапа, то усреднение по всем путям возможно внести под знак интеграла:

$$M [\Delta z_{stage}] = \int_0^{\infty} M [\Delta z_{stage}(t)p(t)] dt. \quad (2.24)$$

Плотность вероятности длительности движения можно записать в зависимости от изменяющейся частоты переключений следующим образом [116]:

$$p(t) = \lambda(t) \exp \left(- \int_0^t \lambda(s) ds \right), \quad (2.25)$$

где $\lambda(t)$ – частота переключений моторов, зависящая от конкретного пути.

Подстановка выражения для плотности вероятности в (2.24) и интегрирование по частям приводит с учетом старта бактерии в начале координат в момент времени 0 к следующему выражению:

$$M [\Delta z_{stage}] = \int_0^{\infty} M \left[w_{stage}(t) \exp \left(- \int_0^t \lambda(s) ds \right) \right] dt, \quad (2.26)$$

где $w_{stage}(t) = \frac{dz}{dt}$.

Подстановка функции отклика (2.19) в частоту переключений (2.18) с учетом свойства обращения интеграла от функции отклика в ноль (2.20) и линейной функции концентрации (2.21) дает следующий результат:

$$\lambda(t) = \lambda_0 \left(1 - |\nabla c| \int_{-\infty}^t R(t - \tau) z(\tau) d\tau \right). \quad (2.27)$$

Используя подход, предложенный в работе де Женна [16] и проводя расчет среднего смещения бактерии $M [\Delta z_{stage}]_{\delta}$ для упрощенной функции отклика в виде δ -функции с временной задержкой $T \geq 0$ и силой отклика A :

$$R_{\delta}(t) = A\delta(t - T), \quad (2.28)$$

можно вычислить искомое среднее смещение бактерии для функции отклика, применяя интегрирование:

$$M [\Delta z_{stage}] = \int_0^{\infty} R(T) M [\Delta z_{stage, \delta}(T)] dT. \quad (2.29)$$

Далее выполним расчет среднего смещения бактерии при функции отклика задаваемой δ -функцией. Подстановка выражения (2.28) в (2.27) приводит к следующему выражению:

$$\lambda(t) = \lambda_0 (1 - |\nabla c| A z(t - T)). \quad (2.30)$$

При малых значениях градиента $|\nabla c| \ll 1$ в выражении (2.26) с подстановкой (2.30) проведем линейризацию экспоненты, тогда выражение для среднего смещения бактерии представляется в виде:

$$M[\Delta z_{stage}] = \int_0^\infty M[w_{stage}(t)] e^{-\lambda_0 t} dt + \lambda_0 A |\nabla c| \int_0^\infty e^{-\lambda_0 t} \int_0^t M[z(s-T)w_{stage}(t)] ds dt. \quad (2.31)$$

Симметрия функции плотности вероятности углового смещения при вращательной диффузии относительно начального направления движения, а также выражение для функции корреляции для направления при вращательной диффузии позволило получить выражение для $w_{stage}(t)$ [115]:

$$M[w_{stage}(t)] = e^{-2D_r t} M[w_{stage}(0+)], \quad (2.32)$$

где $w(0+)$ – проекция направления движения в начале этапа «Вперед-1» или «Вперед-2» на ось Oz .

Подстановка выражения (2.32) в интеграл (2.31) с учетом $z_{stage}(t) = \int_0^t w_{stage}(u) du$ дает следующий результат:

$$M[\Delta z_{stage}] = \frac{M[w_{stage}(0+)]}{\lambda_0 + 2D_r} + \lambda_0 A |\nabla c| \int_0^\infty e^{-\lambda_0 t} \int_0^t \int_0^{s-T} M[w_{stage}(u)w_{stage}(t)] dudsdtdt. \quad (2.33)$$

Если пренебречь хемотаксисом, положение и скорость определяются изотропными распределениями, поэтому, с учетом постоянной скорости движения бактерии v_0 , функцию корреляции между скоростями можно представить в виде:

$$M[w_{stage}(u)w_{stage}(t)] = \frac{v_0^2}{3} M[\mathbf{e}_{stage}(u) \cdot \mathbf{e}_{stage}(t)]. \quad (2.34)$$

Функция корреляции направлений с учетом вращательной диффузии и при $u < 0$ с учетом паттерна движения, состоящего из двух углов, в соответствии с результатом, полученным в [112], может быть представлена в виде:

$$M[\mathbf{e}_\beta(u) \cdot \mathbf{e}_\beta(t)] = \begin{cases} e^{-2D_r(t-u)}, & \text{если } 0 \leq u < t, \\ \alpha e^{-2D_r t} e^{-(\lambda_0 + 2D_r)|u|} \times \\ \times \left(\sqrt{\frac{\beta}{\alpha}} \sinh(r_{\alpha\beta} \lambda_0 |u|) + \cosh(r_{\alpha\beta} \lambda_0 |u|) \right), & \text{если } u < 0, \end{cases} \quad (2.35)$$

где $r_{\alpha\beta} = \sqrt{\alpha\beta}$.

Аналогичную функцию корреляции можно записать для второго этапа паттерна: $stage = \alpha$.

Подставляя (2.34) и (2.35) в выражение для среднего смещения этапа «Вперед-1», соответствующего $stage = \beta$, (2.33) получим:

$$M[\Delta z_\beta] = \frac{M[w_\beta(0+)]}{\lambda_0 + 2D_r} + \lambda_0 A |\nabla c| \frac{v_0^2}{3} \left(k_\beta \cosh(\sqrt{\alpha\beta}\lambda_0 T) + m_\beta \sinh(\sqrt{\alpha\beta}\lambda_0 T) + n_\beta \right), \quad (2.36)$$

где коэффициенты определяются по следующим формулам:

$$\begin{aligned} k_\beta &= \frac{\lambda_0 e^{-(2D_r + \lambda_0)T} (2D_r + \lambda_0 + \alpha\lambda_0)}{(2D_r + \lambda_0) (4D_r^2 + 4D_r\lambda_0 + (1 - \alpha\beta)\lambda_0^2)}, \\ m_\beta &= \sqrt{\frac{\alpha}{\beta}} \frac{\lambda_0 e^{-(2D_r + \lambda_0)T} (2D_r + \lambda_0 + \beta\lambda_0)}{(2D_r + \lambda_0) (4D_r^2 + 4D_r\lambda_0 + (1 - \alpha\beta)\lambda_0^2)}, \\ n_\beta &= \frac{-\lambda_0^2 \alpha (2D_r + \lambda_0 + \beta\lambda_0)}{(2D_r + \lambda_0)^2 (4D_r^2 + 4D_r\lambda_0 + (1 - \alpha\beta)\lambda_0^2)}. \end{aligned} \quad (2.37)$$

Аналогичное выражение для среднего смещения можно записать для этапа «Вперед-2» ($stage = \alpha$):

$$M[\Delta z_\alpha] = \frac{M[w_\alpha(0+)]}{\lambda_0 + 2D_r} + \lambda_0 A |\nabla c| \frac{v_0^2}{3} \left(k_\alpha \cosh(\sqrt{\alpha\beta}\lambda_0 T) + m_\alpha \sinh(\sqrt{\alpha\beta}\lambda_0 T) + n_\alpha \right), \quad (2.38)$$

где $w_\alpha(0+) = w_\beta(t_\beta+)$ соответствует начальной скорости движения на этапе «Вперед-2» ($stage = \alpha$), а коэффициенты определяются по формулам:

$$\begin{aligned} k_\alpha &= \frac{\lambda_0 e^{-(2D_r + \lambda_0)T} (2D_r + \lambda_0 + \beta\lambda_0)}{(2D_r + \lambda_0) (4D_r^2 + 4D_r\lambda_0 + (1 - \alpha\beta)\lambda_0^2)}, \\ m_\alpha &= \sqrt{\frac{\beta}{\alpha}} \frac{\lambda_0 e^{-(2D_r + \lambda_0)T} (2D_r + \lambda_0 + \alpha\lambda_0)}{(2D_r + \lambda_0) (4D_r^2 + 4D_r\lambda_0 + (1 - \alpha\beta)\lambda_0^2)}, \\ n_\alpha &= \frac{-\lambda_0^2 \alpha (2D_r + \lambda_0 + \alpha\lambda_0)}{(2D_r + \lambda_0)^2 (4D_r^2 + 4D_r\lambda_0 + (1 - \alpha\beta)\lambda_0^2)}. \end{aligned} \quad (2.39)$$

Далее проведем расчет для проекций скоростей движения бактерии на ось Oz в моменты начала этапов: $M[w_\beta(0+)]$ и $M[w_\beta(t_\beta+)]$. Определения параметра α для поворота в момент времени $t = 0$ и параметра β для поворота в момент времени t_β можно записать через скалярное произведение:

$$\begin{aligned} M[\cos(\Delta\varphi_2)] &= M[\mathbf{e}(0-) \cdot \mathbf{e}(0+)] = \alpha, \\ M[\cos(\Delta\varphi_2)] &= M[\mathbf{e}(t_\beta-) \cdot \mathbf{e}(t_\beta+)] = \beta. \end{aligned} \quad (2.40)$$

Когда бактерия совершает поворот, выбор нового направления определяется распределением вероятностей, которое симметрично относительно первоначального направления. В силу осевой симметрии и выражения (2.40), проекции скоростей движения бактерии на ось Oz могут быть выражены следующим образом:

$$\begin{aligned} M[w(0+)] &= \alpha M[w(0-)], \\ M[w(t_\beta+)] &= \beta M[w(t_\beta-)]. \end{aligned} \quad (2.41)$$

По аналогии с выводом выражения для второго интеграла в (2.31) и используя (2.41), запишем выражение для скорости на втором этапе:

$$M[w(t_\beta+)] = \beta \left(\frac{M[w(0+)] \lambda_0}{\lambda_0 + 2D_r} - \lambda_0 A |\nabla c| \left(I_1^{(1)} - I_2^{(1)} \right) \right), \quad (2.42)$$

где интегралы представляются в следующем виде:

$$\begin{aligned} I_1^{(1)} &= \int_0^\infty e^{-\lambda_0 t} M[w(t)z(t-T)] dt, \\ I_2^{(1)} &= \lambda_0 \int_0^\infty e^{-\lambda_0 t} \int_0^t M[w(t)z(s-T)] ds dt. \end{aligned} \quad (2.43)$$

Аналогично рассуждая, получаем выражение для этапа "Вперед-2":

$$M[w(t_\alpha-)] = \frac{M[w(t_\beta+)] \lambda_0}{\lambda_0 + 2D_r} - \lambda_0 A |\nabla c| \left(I_1^{(2)} - I_2^{(2)} \right). \quad (2.44)$$

Средняя скорость движения бактерии в конце этапа «Вперед-1» ($t = t_\alpha$) совпадает со средней скоростью до этапа α -поворота ($t = 0$), то есть

$M [w(t_\alpha-)] = M [w(0-)]$. Также с учетом (2.40) выражение для (2.42) может быть записано следующим образом:

$$M [w(0+)] = \alpha \left(\frac{M [w(t_\beta+)] \lambda_0}{\lambda_0 + 2D_r} - \lambda_0 A |\nabla c| \left(I_1^{(2)} - I_2^{(2)} \right) \right). \quad (2.45)$$

Полученные выражения (2.42) и (2.45) представляют собой систему двух линейных уравнений относительно $M [w(0+)]$ и $M [w(t_\beta+)]$. Находя решение системы, получим прямое выражение для каждой из искомым средних скоростей:

$$\begin{aligned} M [w(0+)] &= \frac{\alpha A |\nabla c| \lambda_0 (\lambda_0 + 2D_r)^2}{(\lambda_0 + 2D_r)^2 - \alpha \beta \lambda_0^2} \left(\frac{\beta \lambda_0}{\lambda_0 + 2D_r} \left(I_2^{(1)} - I_1^{(1)} \right) + \left(I_2^{(2)} - I_1^{(2)} \right) \right), \\ M [w(t_\beta+)] &= \frac{\beta A |\nabla c| \lambda_0 (\lambda_0 + 2D_r)^2}{(\lambda_0 + 2D_r)^2 - \alpha \beta \lambda_0^2} \left(\frac{\alpha \lambda_0}{\lambda_0 + 2D_r} \left(I_2^{(2)} - I_1^{(2)} \right) + \left(I_2^{(1)} - I_1^{(1)} \right) \right). \end{aligned} \quad (2.46)$$

Подставляя выражения ф-л. (2.36)–(2.39) и (2.46) в (2.22) и упрощая члены, получим выражение для средней скорости смещения бактерии при паттерне, состоящем из двух углов, с δ -функцией отклика:

$$v_\delta = \lambda_0 A |\nabla c| \frac{v_0^2}{3} \left(k_\delta \cosh \left(\sqrt{\alpha \beta} \lambda_0 T \right) + m_\delta \sinh \left(\sqrt{\alpha \beta} \lambda_0 T \right) + n_\delta \right), \quad (2.47)$$

где коэффициенты определяются по следующим формулам с учетом выражений $s_{\alpha\beta} = \alpha + \beta$ и $d_{\alpha\beta} = \alpha\beta - 1$:

$$\begin{aligned} k_\delta &= \frac{\lambda_0 e^{-(2D_r + \lambda_0)T} \left(4D_r^2 (2 - s_{\alpha\beta}) - 8D_r d_{\alpha\beta} \lambda_0 - (2 + s_{\alpha\beta}) d_{\alpha\beta} \lambda_0^2 \right)}{2 \left(4D_r^2 + 4D_r \lambda_0 - d_{\alpha\beta} \lambda_0^2 \right)^2}, \\ m_\delta &= \frac{\lambda_0 e^{-(2D_r + \lambda_0)T} \left(4D_r^2 (s_{\alpha\beta} - 2\alpha\beta) - 4D_r d_{\alpha\beta} \lambda_0 s_{\alpha\beta} - \lambda_0^2 d_{\alpha\beta} (s_{\alpha\beta} + 2\alpha\beta) \right)}{2 \left(4D_r^2 + 4D_r \lambda_0 - d_{\alpha\beta} \lambda_0^2 \right)^2 \sqrt{\alpha\beta}}, \\ n_\delta &= \frac{\lambda_0^2 \left(4D_r^2 (-s_{\alpha\beta} + 2\alpha\beta) + 4D_r \lambda_0 d_{\alpha\beta} s_{\alpha\beta} + \lambda_0^2 d_{\alpha\beta} (s_{\alpha\beta} + 2\alpha\beta) \right)}{2(2D_r + \lambda_0) \left(4D_r^2 + 4D_r \lambda_0 - d_{\alpha\beta} \lambda_0^2 \right)^2}. \end{aligned} \quad (2.48)$$

Используя вид функции отклика из (2.19), выполним интегрирование в соответствии с (2.29) и, подставляя в (2.22), получим итоговое выражение для средней скорости смещения при хемотаксисе бактерии с использованием паттерна с двумя поворотами:

$$v_d = \frac{v_0^2 \lambda_0^2 W |\nabla c| \sum_{j=0}^7 a_j(\alpha, \beta) D_r^{7-j} \lambda_0^j}{4 \sum_{j=0}^{10} b_j(\alpha, \beta) D_r^{10-j} \lambda_0^j}, \quad (2.49)$$

где коэффициенты $a_j(\alpha, \beta)$, $b_j(\alpha, \beta)$ определяются по следующим формулам:

$$\begin{aligned}
a_0(\alpha, \beta) &= -256(-2 + s_{\alpha\beta}), \\
a_1(\alpha, \beta) &= -64(-46 + 12\alpha\beta + 17s_{\alpha\beta}), \\
a_2(\alpha, \beta) &= -32(-222 + 116\alpha\beta + (51 + 2\alpha\beta)s_{\alpha\beta}), \\
a_3(\alpha, \beta) &= +16(582 - 448\alpha\beta + 20\alpha^2\beta^2 - (48 + 29\alpha\beta)s_{\alpha\beta}), \\
a_4(\alpha, \beta) &= +8(894 - 896\alpha\beta + 108\alpha^2\beta^2 + (63 - 126\alpha\beta + 10\alpha^2\beta^2)s_{\alpha\beta}), \\
a_5(\alpha, \beta) &= -4(-804 + 994\alpha\beta - 222\alpha^2\beta^2 + 4\alpha^3\beta^3 + \\
&\quad + (-183 + 250\alpha\beta - 53\alpha^2\beta^2)s_{\alpha\beta}), \\
a_6(\alpha, \beta) &= -2(-392 + 590\alpha\beta - 194\alpha^2\beta^2 - 4\alpha^3\beta^3 + \\
&\quad + (-152 + 243\alpha\beta - 97\alpha^2\beta^2 + 6\alpha^3\beta^3)s_{\alpha\beta}), \\
a_7(\alpha, \beta) &= -d_{\alpha\beta}^2(-80 - 12\alpha\beta + 4\alpha^2\beta^2 + (-44 + 7\alpha\beta)s_{\alpha\beta}) \\
&\quad \text{и} \\
b_0(\alpha, \beta) &= 1024, \\
b_1(\alpha, \beta) &= 8192, \\
b_2(\alpha, \beta) &= 29184 - 1280\alpha\beta, \\
b_3(\alpha, \beta) &= 60928 - 8192\alpha\beta, \\
b_4(\alpha, \beta) &= 82496 - 22784\alpha\beta + 640\alpha^2\beta^2, \\
b_5(\alpha, \beta) &= 75648 - 35968\alpha\beta + 3072\alpha^2\beta^2, \\
b_6(\alpha, \beta) &= 47552 - 35248\alpha\beta + 6144\alpha^2\beta^2 - 160\alpha^3\beta^3, \\
b_7(\alpha, \beta) &= 20224 - 21952\alpha\beta + 6560\alpha^2\beta^2 - 512\alpha^3\beta^3, \\
b_8(\alpha, \beta) &= 5568 - 8480\alpha\beta + 3948\alpha^2\beta^2 - 624\alpha^3\beta^3 + 20\alpha^4\beta^4, \\
b_9(\alpha, \beta) &= 896 - 1856\alpha\beta + 1272\alpha^2\beta^2 - 344\alpha^3\beta^3 + 32\alpha^4\beta^4, \\
b_{10}(\alpha, \beta) &= 64 - 176\alpha\beta + 172\alpha^2\beta^2 - 73\alpha^3\beta^3 + 14\alpha^4\beta^4 - \alpha^5\beta^5.
\end{aligned} \tag{2.50}$$

Полученная формула является обобщением частных случаев, которые были рассмотрены ранее в работах по исследованию хемотаксиса. Характерным способом движения для бактерии *E. coli* является паттерн с одним углом поворота, что соответствует случаю $\alpha = \beta$ в рассмотренном паттерне движения. Подставляя одинаковые углы, получим формулу №(57) из работы Яноша Локсей [115]:

$$v_d^{(1)} = W|\nabla c|v_0^2 \frac{\lambda_0^2(1-\alpha)(4D_r + \lambda_0(5-2\alpha))}{6(2D_r + \lambda_0(1-\alpha))(2D_r + (2-\alpha)\lambda_0)}, \tag{2.51}$$

где W определенное в [115] записывается как $W = \frac{2\varepsilon\lambda_0}{3v_0|\nabla c|}$, $\varepsilon = \max_t |\Delta(t)|$.

Решение для случая двух углов с фиксированным вторым углом, равным 90° , полученное в работе Йоханнеса Тактикоса [112], а именно формула №(28), является частным случаем приведенного решения для $\beta = 0$:

$$v_d^{(2)} = W|\nabla c|v_0^2\lambda_0^2 \times \frac{(16D_r^3(2 - \alpha) + 4D_r^2\lambda_0(22 - 5\alpha) + 2D_r\lambda_0^2(38 + 5\alpha) + \lambda_0^3(20 + 11\alpha))}{192(D_r + \lambda_0)^4(2D_r + \lambda_0)^2}. \quad (2.52)$$

Коэффициенты при старших степенях D_r и λ_0 в формуле (2.49) не обращаются в ноль при $\alpha \in (-1, 1)$, $\beta \in (-1, 1)$, что дает информацию о характерной зависимости выражения от параметров. Средняя скорость смещения, в соответствии с полученным выражением, обратно пропорциональна третьей степени коэффициента вращательной диффузии D_r , а также обратно пропорциональна базовой частоте переключения направления (соответственно, прямо пропорциональна средней длительности этапов «Вперед»).

Далее рассмотрим зависимость среднего смещения колонии бактерий от параметров, а также сравним результаты с применением подхода численного моделирования.

2.4 Численная симуляция движения ансамбля бактерий

Анализ средней скорости смещения колонии бактерий, а также хемотаксической чувствительности и коэффициента диффузии может быть проведен с использованием численного моделирования в общем случае для произвольного профиля концентрации хемоаттрактанта. В данном разделе рассмотрим описание и применение алгоритма симуляции колонии бактерий.

Алгоритм состоит из основных этапов движения бактерии:

1. выбор направления движения бактерии;
2. движение бактерии в выбранном направлении;
3. отклонение курса движения бактерии с некоторой вероятностью на некоторый угол.

При движении в жидкой среде бактерии подвержены тепловому движению. Возникающие флуктуации, влияющие на движение бактерии, также могут

иметь и другую природу, например, связанную с дискретным колебанием числа молекул при управлении жгутиковыми моторами бактерии. В рассматриваемой модели все эти эффекты отражаются на колебаниях направления движения клетки. Так как модуль скорости остается постоянным в течение времени движения бактерии, то для описания изменения вектора скорости достаточно коэффициента вращательной диффузии. В этом случае направление движения можно параметризовать двумя углами сферической системы координат: $0 \leq \theta \leq \pi$ и $0 \leq \varphi \leq 2\pi$.

Динамика углов описывается парой стохастических уравнений [117]:

$$\begin{aligned}\dot{\theta} &= D_r \operatorname{ctg} \theta + \sqrt{2D_r} \xi_\theta(t), \\ \dot{\varphi} &= \frac{\sqrt{2D_r}}{\sin \theta} \xi_\varphi(t),\end{aligned}\tag{2.53}$$

где $\xi_\theta(t)$ и $\xi_\varphi(t)$ – две независимые стандартные гауссовские случайные величины с дисперсией один, D_r – коэффициент вращательной диффузии.

Стохастические уравнения для вращательной диффузии соответствуют уравнению Фоккера-Планка (прямое уравнение Колмогорова) для плотности вероятности $P(\theta, \varphi, t)$:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = D_r \nabla P = D_r \left(\frac{1}{\sin \theta} \frac{\partial}{\partial \theta} \left(\sin \theta \frac{\partial P}{\partial \theta} \right) + \frac{1}{\sin^2 \theta} \frac{\partial^2 P}{\partial \varphi^2} \right).\tag{2.54}$$

Более практичный способ моделирования динамики углов поворота при малом шаге по времени Δt состоит в задании нового направления вектора скорости относительно текущего направления с относительным углом поворота, вычисляемым по формуле: $\varphi_{rel} \simeq \arccos(1 - 2D_r \Delta t)$. Новый вектор выбирается случайным образом на соответствующем конусе $\theta_{rel} \in [0, 2\pi]$.

Далее рассмотрим событие поворота направления движения бактерии. В среде с непостоянной концентрацией хемоаттрактанта длительности этапа движения бактерии не изотропны в пространстве и зависят от текущего направления движения. Длительность изменяется в зависимости от направления движения по градиенту концентрации или против градиента, при этом частота смены направления определяется согласно линейной теории формулой (2.18). Особая форма ядра памяти, заданная формулой (2.19), позволяет преобразовать исходную немарковскую (нелокальную во времени) динамику в локальную с помощью добавления новых динамических переменных. Этот метод хорошо известен в области случайных процессов, вызываемых цветным шумом, где он называется «встраиванием» («embedding») [114; 118].

В работе [119] было выполнено такое преобразование для рассматриваемой формы функции отклика. Итоговое выражение для частоты смены направления движения представляется в следующем виде:

$$\lambda(t) = \lambda_0 \left(1 - m_0(t) - \frac{m_1(t)}{2} - \frac{m_2(t)}{4} \right), \quad (2.55)$$

где 3 дополнительные переменные m_i определяются из системы связанных дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{m}_0 = -\lambda_0 m_0 + c(t), \\ \dot{m}_1 = -\lambda_0 m_1 + m_0, \\ \dot{m}_2 = -\lambda_0 m_2 + m_1, \end{cases} \quad (2.56)$$

где $c(t) = c(\mathbf{r}(t))$ концентрация, измеренная бактерией в ее позиции $\mathbf{r}(t)$ в момент времени t .

Используя приведенное преобразование для расчета частоты смены направления и способа вычисления нового направления, опишем алгоритм численной симуляции движения бактерии. После каждого шага интегрирования бактерия переориентируется в новом случайном направлении с вероятностью $p = \min(1, \lambda(t)\Delta t)$, где Δt – шаг по времени, или продолжает двигаться в том же направлении с вероятностью $1 - p$. Тогда общий алгоритм представляет собой последовательность следующих шагов:

1. Вычисление частоты смены направления $\lambda(t)$ для текущего положения бактерии по формуле (2.55). Вероятность смены направления оценивается по формуле: $p = \min(1, \lambda(t)\Delta t)$, где Δt – шаг интегрирования в системе (2.56).
2. Смена направления движения с вероятностью p в соответствии с паттерном движения бактерии.
3. Вычисление новой позиции бактерии через время Δt по схеме Эйлера.
4. Применение вращательной диффузии за счет поворота вектора скорости на угол $\varphi_{rel} = \arccos(1 - 2D_r\Delta t)$, $\theta_{rel} \sim \mathcal{U}[0, 2\pi)$ – равномерное распределение на полуинтервале.

С уменьшением шага по времени Δt дискретный процесс сходится и начинает воспроизводить непрерывную стохастическую динамику, описанную в разделе 2.2.

Численное моделирование было выполнено с использованием ансамбля из $N \approx 0.5 \cdot 10^6$ клеток за временной интервал $T = 2000$ секунд ≈ 33

минуты с шагом по времени $\Delta t = 0.01$ секунды. Следующие значения параметров были выбраны для численной симуляции: $v_0 = 45 \frac{\text{мкм}}{\text{с}}$ и $\tau_{run} = 0.3\text{с}$ в соответствии с экспериментально полученными данными [105] и значение $W = 0.0458\text{мкм}^3$, измеренное ранее для *E. coli* [112]. На основе экспериментальных данных возможно провести аналогичное измерение для *V. alginolyticus*, однако ранее данное значение не было получено. В качестве исследуемых параметров системы варьировались значения вращательной диффузии D_r , модуля градиента концентрации $|\nabla c|$, а также α и β , характеризующие углы поворота в паттерне бактерии.

Для случая отсутствия вращательной диффузии ($D_r = 0 \frac{\text{рад}^2}{\text{с}}$) аналитически полученная скорость смещения колонии бактерий в общем случае двух чередующихся поворотов представлена в виде зеленой поверхности на Рисунке 2.8. Разноцветными маркерами показаны значения средней скорости смещения бактерий, полученные численно, для трех разных паттернов движения: $\beta = 1.0$ (желтый), $\beta = \alpha$ (красный), $\beta = -1.0$ (синий), $\beta = 0.0$ (фиолетовый). Функция средней скорости смещения $v_d(\alpha, \beta)$ ожидаемо демонстрирует симметрию относительно плоскости $\alpha = \beta$. С ростом параметров α и β и приближении к 1 средняя скорость смещения также растет. Однако при $\alpha = \beta = 1$ без вращательной диффузии в соответствии с моделью наблюдается направленное баллистическое движение, при этом $v_d = 0$.

Результаты средней скорости смещения для случая $D_r = 0.2 \frac{\text{рад}^2}{\text{с}}$ представлены на Рисунке 2.9. В сравнении с предыдущим графиком добавление вращательной диффузии в систему уменьшает среднюю скорость смещения, а также приводит к появлению точки максимума вдоль линии $\alpha = \beta$, при этом средняя скорость смещения плавно стремится к нулю при приближении α и β к 1.

Численные эксперименты согласуются с аналитическими расчетами с точностью 10% до значения градиента $|\nabla c| \approx 0.6\text{мкм}^{-4}$, что продемонстрировано на Рисунке 2.10. Это еще раз подчеркивает тот факт, что в аналитических выкладках была использована линейная теория хемотаксиса, основанная на разложении по малому градиенту.

Хотя полученная теория позволяет оценить скорость смещения бактерий только в случае малого постоянного градиента, подход численного моделирования позволяет получить характеристики процесса в случае более сложного профиля концентрации хемоаттрактанта. Применим данный подход

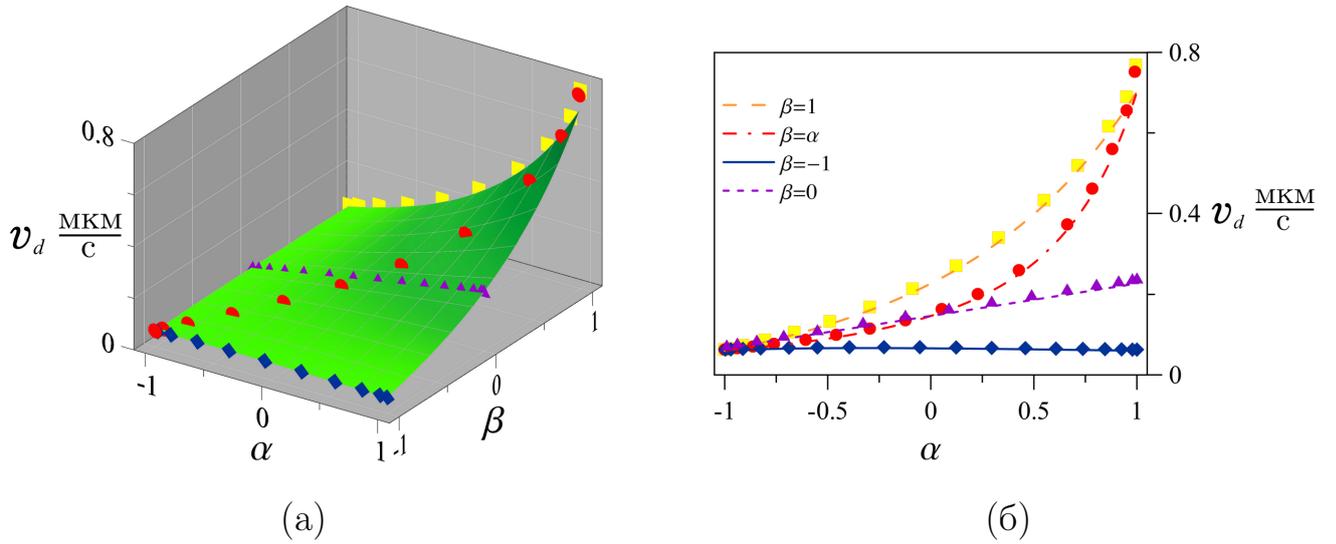


Рисунок 2.8 — Средняя скорость смещения бактерий без вращательной диффузии $D_r = 0 \frac{\text{рад}^2}{\text{с}}$, $|\nabla c| = 0.05 \text{мкм}^{-4}$. (а) Зеленая поверхность показывает результат вычисления по аналитически полученной формуле $v_d(\alpha, \beta)$ (2.49) в зависимости от параметров α, β ; маркерами показаны значения средней скорости смещения, полученные методом численного моделирования. (б) Зависимости средней скорости смещения от параметра α для четырех значений β : $\beta = 1$ (желтый), $\beta = \alpha$ (красный), $\beta = -1$ (синий), $\beta = 0$ (фиолетовый). Линиями обозначены вычисления по формуле (2.49), маркерами – значения, полученные в численном эксперименте

к радиальному профилю концентрации, имитирующему локальный максимум хемоаттрактанта в пространстве.

Рассмотрим движение колонии бактерий в среде с радиальным источником вещества и слабым градиентом:

$$c(r) = \frac{10^3}{3 \cdot 10^2 + r}, \quad (2.57)$$

$$|\nabla c(r)| = \frac{10^3}{(3 \cdot 10^2 + r)^2},$$

где r – расстояние от центра источника химического вещества.

В качестве области симуляции выберем шар так, что градиент на поверхности шаровой поверхности будет достаточно слабый: сфера с радиусом $R = 2000 \text{мкм} = 2 \text{мм}$, тогда $\nabla c(R) = \frac{10^3}{(3 \cdot 10^2 + R)^2} = \frac{1}{5290} \approx 0.0002 \text{мкм}^{-4}$.

В ходе плавания бактерии образуют около центра шара стационарный рой (статистически). Отдельные бактерии могут как пополнять рой, так и улетать от него сколько угодно далеко. Введем трехмерную систему координат так, что начало координат совпадает с источником вещества. Пусть весь объем основной

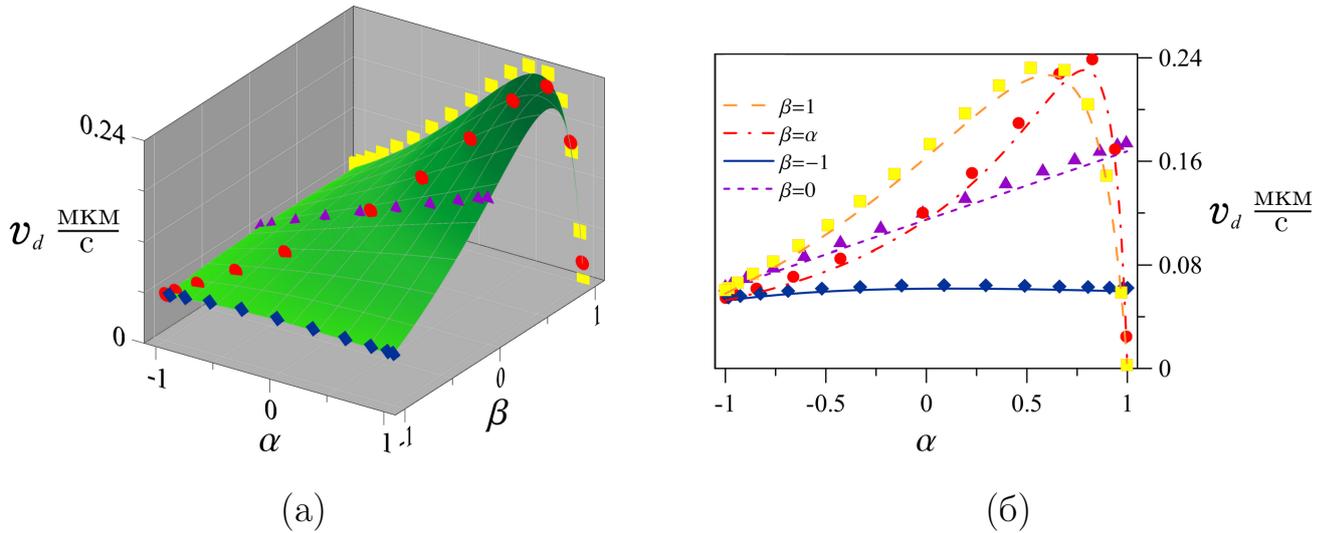


Рисунок 2.9 — Средняя скорость смещения бактерий с учетом вращательной диффузии $D_r = 0.2 \frac{\text{рад}^2}{\text{с}}$, $|\nabla c| = 0.05 \text{мкм}^{-4}$. (а) Зеленая поверхность показывает результат вычисления по аналитически полученной формуле $v_d(\alpha, \beta)$ (2.49) в зависимости от параметров α, β ; маркерами показаны значения средней скорости смещения, полученные методом численного моделирования. (б) Зависимости средней скорости смещения от параметра α для четырех значений β : $\beta = 1$ (желтый), $\beta = \alpha$ (красный), $\beta = -1$ (синий), $\beta = 0$ (фиолетовый). Линиями обозначены вычисления по формуле (2.49), маркерами – значения полученные из численного эксперимента

сферы разбит на N_s равновеликих слоев S_j (объемом ΔV) концентрическими сферами радиуса r_j :

$$\begin{aligned}
 S_j &= \{(x, y, z) : r_{j-1} \leq x^2 + y^2 + z^2 < r_j\}, \\
 r_0 &= 0, r_j = \sqrt[3]{\frac{3\Delta V j}{4\pi}}, \\
 \Delta V &= \frac{4\pi R^3}{3N_s}.
 \end{aligned} \tag{2.58}$$

Рассмотрим алгоритм симуляции движения бактерий с граничным условием постоянной концентрации числа бактерий на границе сферы:

1. На начальном этапе инициализируются положения N бактерий случайно, равномерно и независимо по объему сферы радиуса R . Выбирается случайное направление векторов скорости, равномерно распределенное на единичной сфере для каждой бактерии. Модуль вектора скорости задается постоянным для всех бактерий равным v_0 . Инициализируется

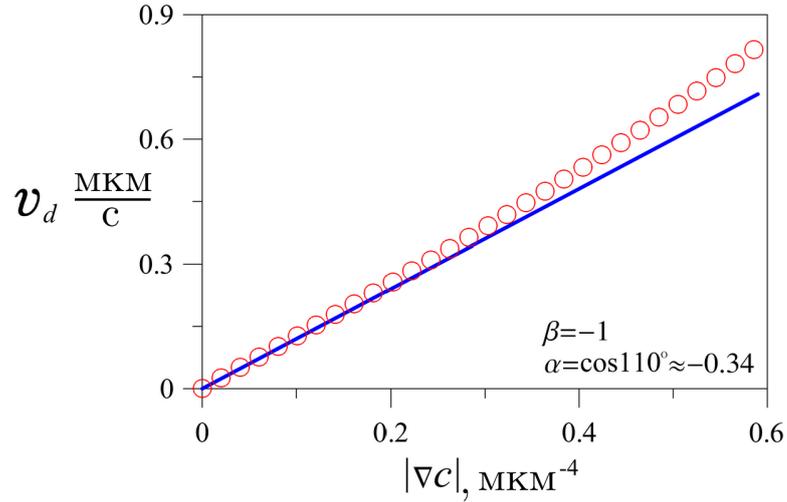


Рисунок 2.10 — Зависимость средней скорости смещения бактерий от абсолютного значения градиента: красная линия обозначает аналитически вычисленный результат по формуле (2.49), маркеры — результаты численного эксперимента, при параметрах $D_r = 0.2 \frac{\text{рад}^2}{c}$, $\alpha = -0.34$, $\beta = -1$

значение $M_j(0)$ — количество бактерий в слое S_j в начальный момент времени $t = 0$ для всех сегментов сферы $j \in \overline{1, N_s}$.

2. Выполняется K итераций рассмотренного ранее алгоритма движения бактерии с фиксированным шагом Δt и необходимым паттерном движения.
3. После каждых K итераций симуляции движения бактерий, если значение числа бактерий в граничном слое оказалось ниже, чем в начальный момент времени $M_{N_s}(t) < M_{N_s}(0)$, то в граничный слой добавляется $M_{N_s}(0) - M_{N_s}(t)$ бактерий. Положения бактерий выбираются случайно, равномерно и независимо по объему граничного слоя. Направления векторов скорости выбираются случайно, равномерно и независимо на единичной сфере для каждой бактерии. Модуль скорости задается постоянным для всех бактерий равным v_0 .
4. Итерации алгоритма выполняются по достижении времени симуляции $T = 2 \cdot 10^4 c = 5.5 \text{ч}$.

Для симуляции были выбраны параметры и паттерны двух типов бактерий, измеренные экспериментально:

1. *E. coli*: частота смены направления $\lambda_{EC} = 1$, скорость движения $v_{EC} = 19 \frac{\text{MKM}}{c}$, параметр угла поворота $\alpha_{EC} = \cos 62^\circ$ [10].
2. *V. alginolyticus*: частота смены направления $\lambda_{VA} = \frac{10}{3}$, скорость движения $v_{VA} = 45 \frac{\text{MKM}}{c}$, параметр угла поворота $\alpha_{VA} = \cos 110^\circ$ [105].

В ходе численного эксперимента была рассчитана величина среднего квадрата расстояния от стартовой позиции бактерий в зависимости от времени без хемоаттрактанта. Результирующая зависимость на участке времени $[0, T]$ представляет собой линейную функцию, что позволяет оценить коэффициенты диффузии для каждого из типов бактерий в соответствии с соотношением для трехмерного случая:

$$M[|r|^2] = 6Dt. \quad (2.59)$$

Коэффициенты диффузии были вычислены с применением формулы (2.59) и линейной регрессии для зависимости среднего квадратичного отклонения от времени, полученной в численном эксперименте. Соответствующие значения коэффициентов диффузии: для *E. coli* $D_{EC} = 116.9 \frac{\text{мкм}^2}{\text{с}}$, для *V. alginolyticus* $D_{VA} = 96.8 \frac{\text{мкм}^2}{\text{с}}$.

Далее рассмотрим вычисление химической чувствительности бактерии в соответствии с моделью Эвелин Фокс Келлер и Ли Аарон Сигел и [120]. В случае постоянного профиля концентрации вещества хемоаттрактанта во времени модель описывает связь плотности числа бактерий $B(\mathbf{r}, t)$ с профилем концентрации:

$$\frac{\partial B}{\partial t} = \nabla(D\nabla B - \chi B\nabla c), \quad (2.60)$$

где D – коэффициент диффузии бактерии, $\chi(c)$ – химическая чувствительность. Взаимосвязь вектора скорости смещения бактерии с градиентом концентрации химического вещества выражается по формуле: $\mathbf{v}_d = \chi\nabla c$.

Для быстрого перемещения в условиях химического градиента агент, выполняющий хемотаксис, должен реализовывать стратегию поиска, дающую маленькое значение коэффициента диффузии D , но большое значение химической чувствительности χ . Таким образом, стратегия, осуществляемая агентом, важна для выполнения этих двух условий.

Рассмотрим стационарное решение уравнения (2.60) при постоянной химической чувствительности $\chi(c) \equiv \chi$ в случае радиально заданной концентрации хемоаттрактанта:

$$B(r) = B_\infty \exp\left(\frac{\chi}{D}c(r)\right), \quad (2.61)$$

где B_∞ – постоянная плотность бактерий в отсутствии химического вещества, $c(r)$ – концентрация вещества в зависимости от расстояния от центра хемоаттрактанта.

Численный эксперимент в условиях ограниченного шара позволяет оценить значение плотности числа бактерий $B_{sim}(r, t)$ с точностью до константы ввиду конечности рассматриваемого объема. Поэтому для аппроксимации плотности числа бактерий $B_{sim}(r, T)$ через длительный промежуток времени T была выбрана следующая функция:

$$B_{sim}(r) \approx B_{\infty} \exp\left(\frac{\chi}{D}c(r)\right) + B_{aux} - B_{\infty}, \quad (2.62)$$

где B_{aux} – концентрация бактерий в граничном слое.

Аппроксимация проводилась методом наименьших квадратов на свободных параметрах B_{∞} и χ . Рассчитанные коэффициенты диффузии были использованы для каждого из типов бактерий при численной аппроксимации параметров. В результате оценки параметров были получены коэффициенты химической чувствительности бактерий: для *E. coli* $\chi_{EC} = 0.97$, для *V. alginolyticus* $\chi_{VA} = 1.25$.

2.5 Выводы по главе 2

В данной главе были рассмотрены вопросы моделирования процессов хемотаксиса бактерий с учетом информации о сигнальных сетях, различных паттернах движения бактерий в условиях линейного и нелинейного профиля концентрации хемоаттрактанта. Была построена математическая модель, обладающая двумя режимами, генерирующими степенное и экспоненциальное распределения длительностей движения бактерии за счет механизма дискретного шума. Был проведен вывод формулы для средней скорости смещения в модели движения колонии бактерий на случай двух чередующихся событий смены направления движения с различными углами поворота. Полученный результат был подтвержден предыдущими публикациями, в которых были рассмотрены частные случаи формулы средней скорости смещения колонии бактерий. Анализ, проведенный в данной главе с использованием численной симуляции ансамбля бактерий в условиях как линейного, так и нелинейного градиента, подтвердил аналитически полученный результат для средней скорости смещения бактерий вдоль химического градиента. Разработана программа

для численного моделирования процесса таксиса бактерий со стратегией двух чередующихся углов с использованием технологии CUDA.

Глава 3. Случайные блуждания в условиях конфликта

3.1 Игра Random Walk Game

Появление новых моделей случайных блужданий всегда приводит исследователей к вопросам корректности и важности деталей, которые не учитывались в модели [121; 122]. Учитывая данную проблему, полезно разработать процесс, который позволил бы установить некоторые правила движения и собрать статистически значимый объем данных в серии экспериментов с живыми организмами или людьми.

В продолжение исследований И. В. Романовского [67], обобщившего игры на выживание до многомерного случая и сформулировавшего их в самом общем виде как управляемое игрой блуждание на конечной области с границей, в настоящей диссертационной работе предложена игровая механика взаимодействия двух оппонентов, управляющих блужданием фишки на поле. Для исследования игры был проведен масштабный игровой эксперимент с участием игроков из различных стран, основанный на новых возможностях проведения натуральных экспериментов с применением мобильных приложений и передачи данных по сети Интернет между любыми точками планеты, недоступных исследователям в 50-ых годах XX века.

Результаты данной главы опубликованы в работах [123; 124] и апробированы на конференциях [125–128]. Мобильное приложение игры доступно в магазинах Google Play [129] и App Store [130]. Получено свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ для моделирования игровой динамики [131]. Репозиторий с программным кодом анализа игры и нахождения оптимальных стратегий находится в открытом доступе [132].

3.1.1 Описание игры

Random Walk Game – это онлайн-игра, в которую играют два соперника, управляющие фишкой на доске (экран приложения с полем игры представ-

лен на Рисунке 3.2). Игровое поле представляет собой квадратную решетку нечетной длины n и состоит из области внутренних узлов и граничных узлов. Первоначально фишка помещается в центр решетки. На каждом ходу игроки управляют движением фишки, независимо выбирая одну из двух возможных стратегий. Информация о возможном перемещении фишки (определяемом совместным выбором) открыта для обоих игроков и организована в виде матрицы, представленной на Рисунке 3.1. Цель первого игрока (А) – как можно дольше удерживать фишку в ограниченной области внутренних состояний, а второго игрока (В) – как можно быстрее достичь поглощающей границы. Результатом игры является время поглощения фишки границей области.

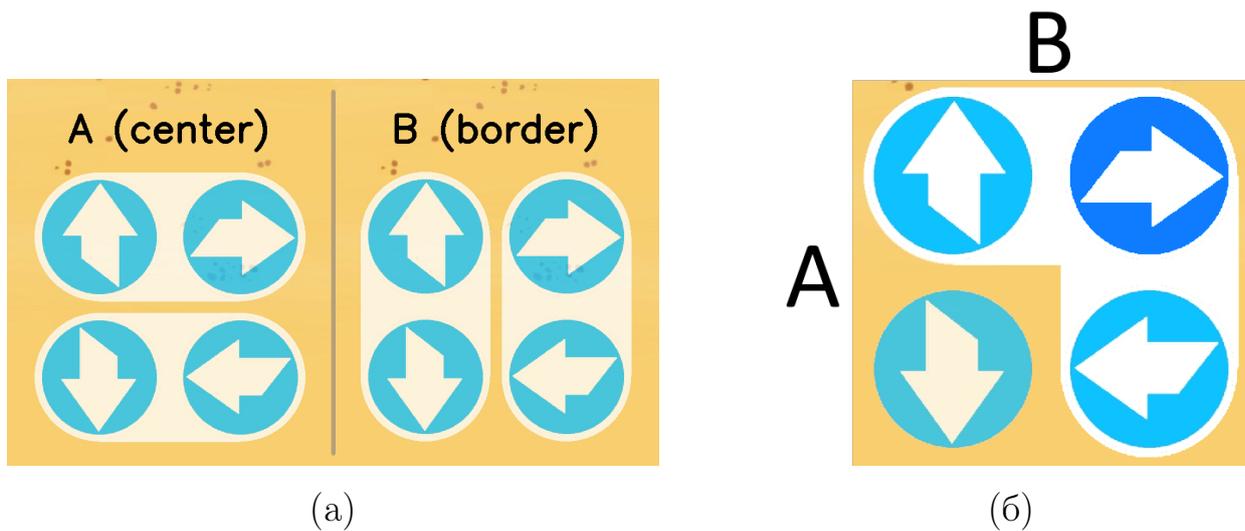


Рисунок 3.1 — (а) Кнопки управления для игрока А, целью которого является удержание фишки внутри поля как можно дольше (центр), и для игрока В, целью которого является скорейшее достижение границы. (б) Пример определения выбора результирующего движения фишки: игрок А выбрал первую строку (кнопку), ограничив движение направлениями вверх и вправо, игрок В выбрал второй столбец, ограничив направления вправо и влево. В результате таких выборов игроков направление, которое выбрали оба игрока, оказывается на пересечении соответствующих столбца и строки, что дает итоговое направление движения – вправо

Рассмотренные в предыдущей главе методы для численного моделирования процесса, моделирования эволюции вероятности и расчета фундаментальной матрицы были реализованы на языке Python 3.8. С применением данных методов, были вычислены статистические свойства и распределения, рассмотренные в разделе 3.2.2 «Моделирование эволюции вероятности», для сравнения

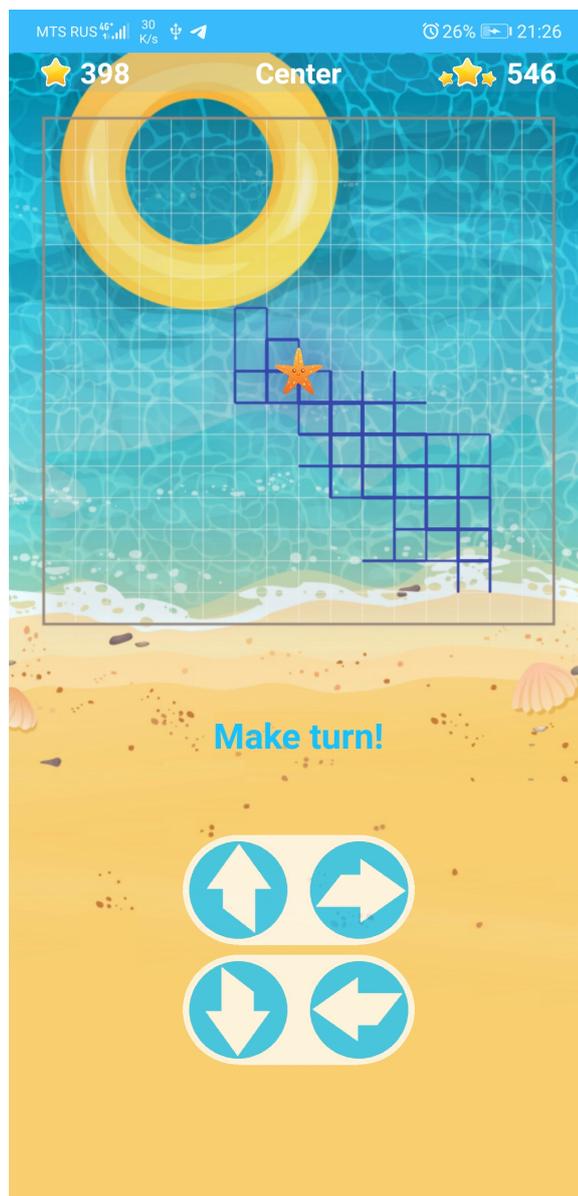


Рисунок 3.2 — Скриншот приложения Random Walk Game. Строка заголовка состоит из текущего количества ходов, целей игроков и количества ходов в самой длинной игре. Игрок видит игровое поле, положение фишки и траекторию фишки. Внизу экрана показана управляющая матрица 2 на 2, которая определяет результат совместного выбора стратегий игроками А и В. Строки представляют собой возможный выбор стратегий для игрока А, а столбцы — для игрока В. Результирующее направление движения определяется стрелкой в ячейке, расположенной в соответствующих строке и столбце

с модельной и экспериментально полученной статистикой. Расчет трех подходов (численное моделирование, моделирование вероятностной эволюции, расчет фундаментальной матрицы) и их статистические свойства были выполнены на

рабочей станции (Core i5-8600 3,1 ГГц, 32 ГБ ОЗУ). Исходный код программы обсчета доступен в репозитории на GitHub [132].

Результаты рассматривают игру двух оппонентов на квадратной решетке для различных случаев: VvV – случайное блуждание на квадратной решетке, PvP – игра между двумя игроками, PvE игра за центр против компьютера, PvE игра за границу против компьютера. Сравнение с экспериментально полученными траекториями осуществлялось на поле 17×17 в играх с реальными игроками. Выбор размера поля был определен на основе наблюдений за игроками при игре на различных размерах поля. Анализ показал, что уменьшение размера поля приводит к быстрому завершению игры, что не дает игрокам находить качественные сложные стратегии. При увеличении размера поля игры длятся слишком долго, что вызывает усталость, снижение концентрации. Это, в свою очередь, ведет к уменьшению заинтересованности игрока, цель которого оставаться внутри поля, в длительном матче, а также к фрустрации оппонента, играющего за границу из-за многочисленных неудач. Вариант игры на поле 17×17 демонстрирует среднее время игры 10-15 минут, что позволяет игрокам оставаться вовлеченными в процесс и придерживаться своих целей. Однако длительные игры более часа также возникают в процессе проведения эксперимента. Дополнительный анализ таких игр также был проведен в рамках настоящей диссертационной работы.

Суммарно, играя в Random Walk Game, участники эксперимента провели около 250 часов для создания исследуемого набора траекторий. В результате было получено 1562 траектории позиции фишки на поле и соответствующих выборов игроков для трех режимов игры. Дополнительно была собрана информация о времени совершения хода каждым из игроков. В разделе 3.4 «Статистические свойства игры и сравнение с экспериментом» проводится анализ статистических свойств полученных траекторий и стратегий игроков, а также их сравнение с результатами численного анализа, моделирования и аналитических расчетов. Дополнительно приведен анализ популяционных стратегий игроков, собранных в эксперименте.

3.2 Методы исследования игровых случайных блужданий

Предложенная игровая динамика предполагает наличие двух игроков, осуществляющих свой выбор на каждом ходу исходя из некоторой стратегии. Одним из вариантов стратегии игроков может выступать случайный равновероятный выбор одной из кнопок на каждом ходу. Применение такой стратегии обоими игроками сводит игру к чистому случайному блужданию на ограниченной решетке – обозначим такой случай как BvB (Bot vs Bot). Второй вариант состоит в игре человека, применяющего произвольную стратегию, против стратегии равновероятного выбора независимо от состояния – обозначим как PvE (Player vs Environment). В этом случае различаются две стороны игры в зависимости от цели: как можно скорее достичь границу (игра за границу) и как можно дольше оставаться внутри поля (игра за центр). Последний рассмотренный вариант состоит в игре двух игроков, выбирающих произвольные стратегии (PvP – Player vs Player).

3.2.1 Поглощающие Марковские цепи

Основным математическим подходом к анализу игровой динамики была выбрана теория цепей Маркова [133]. Цепь Маркова характеризует дискретный (во времени) случайный процесс, в котором вероятность наступления каждого события зависит только от состояния, достигнутого в предыдущем событии. Представим состояние цепи в игре вектором координат положения фишки на квадратной решетке $w_k = (x_k, y_k)$ на k -м ходе, при этом координаты находятся в пределах:

$$-\lfloor n/2 \rfloor \leq x_k \leq \lfloor n/2 \rfloor, \quad -\lfloor n/2 \rfloor \leq y_k \leq \lfloor n/2 \rfloor. \quad (3.1)$$

Всего в полученной цепи имеется $n^2 - 4$ достижимых узлов, $r = 4(n - 2)$ из которых соответствуют поглощающим (граничным) состояниям множества

$$\mathbf{S}_{abs} = \{(x, y) : |x| = \lfloor n/2 \rfloor \vee |y| = \lfloor n/2 \rfloor\} \quad (3.2)$$

и остальные $s = (n - 2)^2$ – переходным (внутренним) состояниям

$$\mathbf{S}_{tr} = \{(x, y) : |x| < \lfloor n/2 \rfloor \wedge |y| < \lfloor n/2 \rfloor\}. \quad (3.3)$$

Узлы решетки и переходы между ними представлены на Рисунке 3.3.

Хотя существует 2 случая четности размера решетки, в работе рассмотрены только нечетные размеры, при которых начальное состояние расположено в центре поля и решетка обладает симметриями относительно центра. Минимально возможный размер такого игрового поля 3×3 .

Описание цепи в теории Марковских цепей представляется в виде матрицы переходов [134] \mathbf{P} с элементами, соответствующими вероятностям $P((i, j) \rightarrow (x, y))$ изменения состояния из (i, j) в (x, y) .

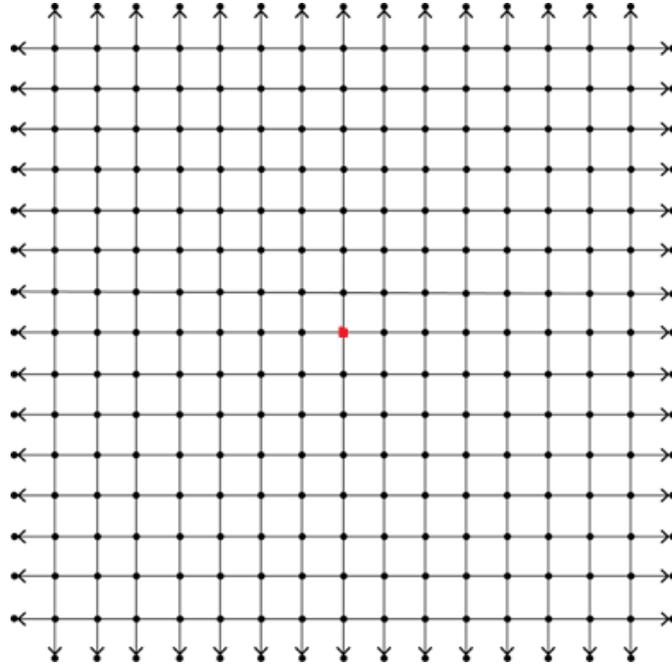


Рисунок 3.3 — Решетка игрового поля, состоящая из внутренних узлов и граничных узлов, по достижении которых происходит завершение игры. Стартовый узел отмечен в центре симметричного поля нечетного размера 17×17

Теория поглощающих Марковских цепей предоставляет возможности для расчета статистики времен поглощения [134]. В теории поглощающих Марковских цепей матрица переходов \mathbf{P} представляется в виде блочной матрицы:

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} Q & R \\ \mathbf{0} & I_r \end{bmatrix}, \quad (3.4)$$

где Q это матрица размера $s \times s$, характеризующая переходы между внутренними состояниями, R – ненулевая матрица размера $s \times r$, соответствующая

переходам из внутренних состояний в поглощающие, I_r – единичная матрица размера $r \times r$, описывающая свойство петель в поглощающих состояниях, совместно с нулевой матрицей $\mathbf{0}$ размера $r \times s$, указывающей на невозможность выхода из поглощающего состояния (поглощение) [134].

Далее в теории поглощающих Марковских цепей вводится понятие фундаментальной матрицы N , определяемое как сумма многократно примененных матриц переходов для внутренних состояний. Так как матрица Q имеет норму меньшую единицы и является сжимающим отображением, то соответствующий ряд сходится и имеет место следующая замкнутая форма вычисления фундаментальной матрицы:

$$N = \sum_{k=0}^{\infty} Q^k = (I_s - Q)^{-1}, \quad (3.5)$$

где I_s это единичная матрица размера $s \times s$. Элемент фундаментальной матрицы N с индексами (i, j) является математическим ожиданием количества раз обнаружить цепь в состоянии j , при условии начала блуждания в состоянии i .

Используя свойство фундаментальной матрицы, теория дает способ вычислить ожидаемое число шагов до поглощения при условии начала блуждания в некотором внутреннем состоянии i :

$$T = N\mathbf{1}, \quad (3.6)$$

где $\mathbf{1}$ вектор все элементы которого единицы.

В рассматриваемой игровой механике стартовая позиция игры находится в центре решетки. Тогда соответствующее математическое ожидание числа ходов до поглощения \mathbf{t}_n (n – размер поля) будет записано в элементе вектора T , соответствующем состоянию цепи с положением $(0, 0)$ на игровой решетке.

Игровая механика Random Walk Game предполагает игру двух оппонентов, на каждом ходу определяющих свой выбор одного из двух доступных вариантов. В общем случае, каждый из игроков обладает памятью и может ориентироваться на предысторию ходов оппонента. Формулировка игры в виде Марковского процесса позволяет одному из игроков вычислить равновесие Нэша в смешанных стратегиях [76]. Наличие такого равновесия и независимость стратегии от номера хода одного игрока не позволит другому игроку использовать предысторию ходов для получения большего выигрыша в среднем. Таким образом, при оптимальной игре обоих игроков процесс будет являться Марковским.

Рассмотрим подробнее математическую формулировку в терминах поглощающих Марковских цепей игры Random Walk Game. Независимая от номера хода стратегия игрока S_{ij}^p описывается распределением Бернулли σ_{ij}^p для игрока $p \in \{A, B\}$ в состоянии с координатами (i, j) :

$$\sigma_{ij}^p(s) = \begin{cases} f_{ij}^p, & \text{if } s = 0, \\ 1 - f_{ij}^p, & \text{if } s = 1, \end{cases} \quad (3.7)$$

где $0 \leq f_{ij}^p \leq 1$ – вероятность выбора игроком первого варианта хода ($s = 0$).

Определение движения фишки на поле осуществляется после выбора обоими игроками своего варианта хода в соответствии с правилами, описанными в разделе 3.1.1 «Описание игры» и на Рисунке 3.1. Движение возможно в одном из 4 направлений в соседние состояния: $(i, j + 1)$, $(i + 1, j)$, $(i, j - 1)$, $(i - 1, j)$. Результирующее направление определяется совместным распределением, задающим вероятность перехода из состояния (i, j) в состояние (x, y) :

$$P((i, j) \rightarrow (x, y)) = \begin{cases} 0, & \text{if } |i - x| + |j - y| \neq 1, \\ f_{ij}^A (1 - f_{ij}^B), & \text{if } x = i \wedge y = j + 1, \rightarrow, \\ (1 - f_{ij}^A) f_{ij}^B, & \text{if } x = i + 1 \wedge y = j, \downarrow, \\ (1 - f_{ij}^A) (1 - f_{ij}^B), & \text{if } x = i \wedge y = j - 1, \leftarrow, \\ f_{ij}^A f_{ij}^B, & \text{if } x = i - 1 \wedge y = j, \uparrow. \end{cases} \quad (3.8)$$

Первый случай в формуле определяет нулевую вероятность перехода между несвязанными состояниями, и оставшиеся соответствуют четырем направлениям движения фишки.

Наборы значений f_{ij}^p для двух игроков ($p \in \{A, B\}$) задают их стратегии в каждом узле квадратной решетки (i, j) . Фиксация этих значений до начала игры позволяет вычислить матрицу вероятностей переходов между состояниями, то есть полностью определить Марковскую цепь. Наиболее общий случай игры PvP позволяет обоим игрокам задавать свой набор вероятностей f_{ij}^p . В случае игры против среды PvE стратегия одного из игроков известна и представляет собой равновероятный выбор среди двух возможных вариантов независимо от позиции на поле и номера хода: $f_{ij}^{p_1} = 0.5$, ($p_1 \in \{A, B\}$), а для второго игрока значения определяются произвольно $f_{ij}^{p_2}$, ($p_2 \in \{A, B\} \setminus \{p_1\}$). Вырожденный

случай игры ВvВ случайного блуждания определяется равновероятным выбором обоих игроков одного из вариантов хода $f_{ij}^A = f_{ij}^B = 0.5$ для всех состояний игры. В этом случае вероятность перехода из каждого внутреннего состояния в соседнее равно $\frac{1}{4}$.

Оба игрока рассматривают в качестве цели количество ходов в игре. Цель одного – минимизировать количество ходов, а цель второго – максимизировать. В случае Марковской цепи при определенных смешанных стратегиях игроков целевой функцией является математическое ожидание времени достижения границы. Обозначим соответствующие средние времена поглощения в игре для 4 случаев как t_n^{BvB} , t_n^{PvEA} , t_n^{PvEB} и t_n^{PvP} .

3.2.2 Моделирование эволюции вероятности

Аналитический подход теории поглощающих Марковских цепей позволяет вычислить значение среднего времени поглощения случайного блуждания с применением матричных преобразований. Однако теории для расчета точного распределения времени поглощения в случае Марковских цепей в замкнутой форме автору не известно. Прямой подход к расчету оценки распределения времени поглощения возможен благодаря математическому моделированию процесса эволюции вероятности. Дополнительным преимуществом данного подхода является возможность оценки наряду с распределением времени достижения также пространственного распределения вероятностей.

Рассмотрим подробнее модель эволюции вероятности. Пусть W_{ij}^k – вероятность найти фишку в состоянии (i, j) в момент времени k . Начальное состояние игры в центре поля $(0, 0)$ соответствует единичной вероятности найти частицу в начальный момент времени $t = 0$ в состоянии $(0, 0)$, то есть $W_{0,0}^0 = 1$ и $W_{ij}^0 = 0$ для остальных состояний $((i, j) \neq (0, 0))$. Упорядочим все состояния последовательно по формуле $in + j$, где n – размер поля. Тогда вектор \mathbf{w}^0 описывает распределение вероятности в начальный момент времени, а для всех моментов времени $k > 0$ распределения последовательно определяются по формуле эволюции вероятности:

$$\mathbf{w}^{k+1} = \tilde{P}\mathbf{w}^k, k \geq 0, \quad (3.9)$$

где $\tilde{\mathbf{P}}$ – модифицированная матрица вероятностей переходов между состояниями цепи.

Эволюция вектора вероятности на каждом шаге также дает возможность оценить точную вероятность W_{ij}^k , $(i, j) \in \mathbf{B}$ окончания блуждания на k -ом ходу в граничном состоянии (i, j) . Для этого используется модифицированная матрица переходов, такая, что при достижении границы фишкой происходит ее исключение из системы. Тогда вероятность поглощения частицы на k -ом шаге может быть вычислена по следующей формуле:

$$p_{\text{abs}}^k = \sum_{(i,j) \in \mathbf{B}} W_{ij}^k, \quad (3.10)$$

где \mathbf{B} – множество граничных состояний.

Моделирование эволюции вероятности также позволяет вычислить пространственное распределение вдоль граничных состояний за счет аппроксимации ряда вероятностей поглощения в узле $(i, j) \in \mathbf{B}$ по всем моментам времени:

$$p_{ij}^{\text{abs}} = \sum_{k=0}^{\infty} W_{ij}^k. \quad (3.11)$$

В связи с экспоненциальным убыванием вероятности W_{ij}^k с ростом номера k суммирование выполняется до достижения заданной точности модуля разности между соседними членами.

Дополнительным свойством, представляющим интерес при анализе игровой динамики, является соотношение вероятностей закончить игру на четном числе ходов или на нечетном. Отличие этого соотношения от единицы обусловлено тем, что квадратная решетка представляет собой двудольный граф, в связи с чем на каждом ходу фишка может находиться только в одной из долей в зависимости от четности хода. Обозначим долю графа четной, если фишка находится в ней на четном ходу, и нечетной – если на нечетном ходу. Состояния (i, j) двух долей расположены на решетке в шахматном порядке и аналогично могут быть отнесены к "четным" и "нечетным" состояниям в соответствии с четностью суммы координат $(i + j) \bmod 2$, где \bmod обозначает остаток от деления. Распространение вероятности по цепи происходит за счет полного перехода между долями. Однако вероятность поглощения в четных и нечетных состояниях отличается ввиду разного количества и расположения поглощающих состояний в долях.

Применение подхода к моделированию эволюции вероятности позволяет численно получить большой спектр информации о свойствах игры.

Анализ статистических свойств игровой динамики возможен благодаря подходам, использующим теорию Марковских цепей и моделирование эволюции вероятности. Однако исследование структурных особенностей индивидуальных траекторий требует применения методов численного моделирования. Одним из способов решения задачи является метод Монте-Карло для симуляции случайного процесса с использованием генератора случайных чисел. Сталкивая различные смешанные стратегии, исследуемые в ходе работы, возможно построить последовательность перемещений фишки по решетке, движущейся в соответствии с правилами игры. Алгоритм симуляции состоит из нескольких шагов:

- Начальное положение фишки определяется в центре поля $(0, 0)$.
- На каждом ходе генерируются выборы игроков из распределения с соответствующей стратегией игрока с использованием псевдослучайного генератора Mersenne Twister [135] из модуля random в Python 3.8.
- В соответствии с правилами перехода фишка перемещается в одно из соседних состояний.
- По достижении фишкой одного из граничных состояний симуляция останавливается.

В результате работы алгоритма генерируется последовательность ходов игроков и движений фишки на поле. Для визуализации индивидуальных траекторий реализованы три способа:

- визуализация всех ходов траектории с наложением на одной плоскости;
- разбиение ходов на последовательные группы по 40 ходов и визуализация групп блоками от первой до очередной группы;
- анимация движения фишки и след траектории с затуханием.

Дополнительно при сравнении с результатами моделирования эволюции вероятности были вычислены частоты встречаемости времен полученных игр (эмпирическая функция вероятности).

3.2.3 Натурный эксперимент с применением мобильных приложений и сети интернет

Математический подход к анализу стратегий дает возможность выявить наиболее оптимальные способы действия игроков. Однако в реальных условиях на поведение человека, принимающего решение о конкретном ходе, влияет большой спектр факторов: настроение, предыдущие действия игроков, внешние обстоятельства, индивидуальный когнитивный статус и другие факторы. Естественный подход к продолжению анализа игровой динамики состоит в проведении натурального эксперимента с участием людей в качестве игроков.

Для участия в эксперименте были приглашены волонтеры в возрасте от 16 до 52 лет. Игроки до 25 лет были отобраны из числа студентов ННГУ им. Н. И. Лобачевского и Высшей школы экономики. Игроки старше 25 лет были набраны из разных университетов и исследовательских институтов России, Германии, Норвегии и Южной Кореи.

Критерий для отбора участников состоял в выборе участников, основным родом деятельности которых является умственный труд. Большая часть участников представляла собой успешных студентов, призеров олимпиад, профессоров, кандидатов наук, успешных ИТ-специалистов.

- Проведение эксперимента состояло из четырех отдельных мероприятий:
- Организованные игры без конкурса между участниками. Студенты находились в одной комнате и играли, не общаясь друг с другом, в течение одного часа. Интерес участников заключался в достижении самой длинной игры среди участников эксперимента. Пары игроков выбирались на основе схожести их навыков в олимпиадном программировании.
 - Конкурс на получение наибольшего количества очков при игре против среды PvE. Участники играли онлайн в течение месяца, соревнуясь с другими участниками в общем рейтинге. Рейтинг представлял собой отношение двух экспоненциально скользящих средних длительностей по играм за центр и за границу. Общий рейтинг все время был доступен участникам.
 - Личный чемпионат между студентами в играх PvP. Студенты находились в одной аудитории и играли, не общаясь друг с другом, в течение двух часов. Участники распределялись по взвешенной сумме длин сыг-

ранных игр. Чем длиннее игра – тем выше вес, связанный с этой игрой для участника, играющего за центр (А), и противоположный для участника, играющего за границу (В). Интерес участников заключался в получении наивысшего места в таблице.

- Свободные игры без конкурса между участниками и между участником и средой. Участники находились дома и играли, не общаясь, около 30 минут в день. Интерес участников состоял в получении наибольшего (наименьшего) счета в конкретной игре. В любой момент игроки могли приостановить игру и продолжить ее в удобное для них время.

Цели игроков распределялись между ними равновероятно на основе генератора случайных чисел. В результате реализации эксперимента было собрано 500 игр типа PvP, 500 игр типа PvE за центр и 500 игр типа PvE за границу.

Для организации экспериментальной части было разработано мобильное приложение, доступное в Google Play Store [129] и в App Store [130]. Приложение предоставляет два режима игры: игра против другого игрока (PvP) или игра против среды (PvE). В обоих режимах приложение отправляет выбор игроков через Интернет на веб-сервер и рассчитывает направление и следующую позицию фишки на поле. Результаты игр (траектории и соответствующие выборы стратегий игроков на каждом ходу) были собраны в базе данных на сервере для дальнейшего анализа. Основной экран мобильного приложения с игровым полем представлен на Рисунке 3.2.

Выбор одной из двух стратегий среды в режиме PvE определяется последовательностью псевдослучайных чисел, вычисленных генератором случайных чисел Mersenne Twister (реализованным в PHP 7.4 как функция `mt_rand`) [135]. Игры, полученные в эксперименте, проводились на поле размера 17×17 .

Архитектура системы состоит из трех основных компонент: мобильное приложение, веб-сервер и база данных. Взаимодействие между мобильным приложением и веб-сервером осуществляется посредством REST API по защищенному протоколу HTTPS через сеть Интернет. Процесс взаимодействия клиента и сервера состоит из нескольких этапов:

- Пользователь осуществляет регистрацию в системе, информация о регистрации отправляется на веб-сервер и сохраняется в базу данных (БД).
- Пользователь аутентифицируется в системе на основе связки логин и пароль либо на основе OAuth аутентификации.

- Успешная аутентификация авторизует пользователя в системе и предоставляет список текущих игр пользователя, историю игр пользователя, рейтинг участников и возможность начать новую игру.
- Игрок инициирует игру с другим игроком по логину, случайным образом или выбором незавершенной игры из списка.
- После инициализации двумя игроками одной и той же игры выбранная каждым игроком стратегия на ходе передается на веб-сервер и сохраняется в БД.
- Клиент опрашивает веб-сервер до тех пор, пока оба игрока не совершат выбор в текущем ходе.
- После совершения выбора обоими игроками веб-сервер определяет направление движения фишки, факт достижения границы и по запросу передает на мобильное устройство эту информацию.
- На клиенте обновляется положение фишки, количество ходов. Игра переходит на следующий ход или завершается.

В качестве HTTP-сервера используется веб-сервер nginx [136]. Программная часть, реализующая функционал серверной части, разработана на языке PHP 7.4 [137] без использования дополнительных фреймворков с использованием модели Model-View-Controller (MVC) [138]. Хранение информации реализовано на основе реляционной базы данных MySQL с применением хранимых процедур для защиты от XSS атак к базе данных [139]. Защита паролей осуществляется с применением хеширования с солью на основе алгоритма bcrypt (реализовано в PHP 7.4 как функция `password_hash`).

Мобильное приложение разработано с применением технологии Xamarin на языке C# [140]. Преимуществом данной технологии в сравнении с другими, такими как Kotlin в среде разработки Android Studio, Objective-C, Swift в среде разработки XCode, является кроссплатформенность при сохранении общей кодовой базы бизнес-логики и возможности индивидуализации интерфейса пользователя по конкретную платформу. Xamarin предлагает три платформы для сборки приложения: Universal Windows App, Android, iOS. Наличие широкого выбора компонент, оптимизированных для разных платформ, позволило в короткие сроки разработать мобильное приложение для трех платформ. Основным паттерном проектирования приложения был выбран подход Model-View-ViewModel (MVVM). Разделение приложения на логически связанные

компоненты и построение качественной архитектуры позволило сделать приложение гибким к внесению дополнительных изменений.

3.3 Поиск оптимальных стратегий

Основной целью для игроков является увеличение или уменьшение количества ходов, за которое будет достигнута граница поля. Однако особенность рассматриваемой игры состоит в наличии случайной компоненты, не зависящей напрямую от игроков и лежащей в основе механики их взаимодействия. Для исключения влияния случайной компоненты на результирующий функционал был предложен подход к оценке среднего количества ходов, за которое фишка достигнет границу поля (среднее время игры). Применение такого подхода позволяет находить оптимальные стратегии, дающие максимум или минимум среднего времени игры в зависимости от цели игрока.

В данном разделе рассматривается 4 случая игры: вырожденный случай, 2 случая игры против стратегии случайного равновероятного выбора и случай игры двух игроков, оптимизирующих своих стратегии. Для каждого случая приводятся оценки средних времен поглощения при оптимальной игре. С использованием теории Марковских цепей и теории рекурсивных игр находятся оптимальные стратегии игры.

3.3.1 Вырожденный случай ВvВ неуправляемого случайного блуждания

Рассмотрим особый вырожденный случай игры, сводящийся к случайным блужданиям на плоскости. В данном случае (ВvВ) игроки совершают равновероятный выбор на каждом ходу одного из двух выборов, то есть среднее время игры зависит только от размера поля. С использованием метода расчета фундаментальной матрицы для поглощающей Марковской цепи для различных размеров поля были получены значения среднего времени игры для случая ВvВ. Результирующая кривая зависимости среднего времени для

размеров полей в диапазоне от 3 до 1001 была аппроксимирована квадратичной функцией на основе метода наименьших квадратов (МНК). В результате аппроксимации были получены численные коэффициенты параболы: $\mathbf{t}_n^{\text{BvB}} = 0.294685413n^2 - 0.232$, представленной на Рисунке 3.4. Средняя абсолютная ошибка аппроксимации составила 10^{-3} .

Хотя простого способа представления в замкнутой форме данной зависимости не было найдено, в работе [73] была предложена форма из нескольких сумм, позволяющая оценить среднее время игры для случая VvV как простого случая случайного блуждания на ограниченном квадрате. Однако для нашего случая $N = 16$, то есть степени 2, была получена формула в виде одной суммы:

$$\begin{aligned} \bar{k}_N^{\text{BvB}} &= \frac{2}{N} \sum_{k=0}^{N/2-1} (-1)^k \alpha_{k,N} \frac{\cos \frac{(2k+1)\pi}{2N}}{\sin^3 \frac{(2k+1)\pi}{2N}}, \\ \alpha_{k,N} &= 1 - \frac{1}{\cosh(\frac{N}{2}) \cosh^{-1} \left(1 + 2 \sin^2 \frac{(2k+1)\pi}{2N} \right)}. \end{aligned} \quad (3.12)$$

Вычисление выражения также дает среднее время случайного блуждания 75.22 при $N = 16$ при старте в центральном узле.

3.3.2 Задача глобальной оптимизации для случая PvE

Рассмотрение случаев PvE приводит к необходимости поиска оптимальных стратегий. В связи с этим возникает постановка задачи математического программирования по глобальной оптимизации среднего времени игры в пространстве стратегий. Как было рассмотрено в разделе 3.2.1 «Поглощающие Марковские цепи» в соответствии с формулой (3.8) функция среднего времени игры зависит от двух векторов с вещественными элементами из диапазона $[0, 1]$, характеризующих стратегии каждого из игроков. В случае PvE стратегия одного из игроков фиксирована и может быть исключена из аргументов задачи оптимизации. Тогда возникают две независимые задачи оптимизации для случаев игры за центр и за границу:

$$\mathbf{t}_n^{\text{PvEA}} = \max_{f^A \in \mathbf{F}} \mathbf{t}_n, \quad f_{ij}^B = 1/2, \quad (3.13)$$

$$\mathbf{t}_n^{\text{PvEB}} = \min_{f^B \in \mathbf{F}} \mathbf{t}_n, \quad f_{ij}^A = 1/2, \quad (3.14)$$

где \mathbf{F} – пространство векторов с элементами в диапазоне $[0, 1]$, которые соответствуют выбранным относительным частотам f_{ij}^p в смешанных стратегии игрока $p \in [A, B]$. Расчет \mathbf{t}_n осуществляется с применением рассмотренного подхода поглощающих Марковских цепей в разделе 3.2.1 «Поглощающие Марковские цепи» с использованием формул (3.4), (3.5), (3.6), (3.8).

Количество переменных в задаче оптимизации растет квадратично с ростом размера поля, что существенно усложняет анализ для выбранных размеров 17×17 . Однако для случаев с небольшим числом оптимизируемых переменных задача может быть решена напрямую поиском глобального оптимума. Применяя алгоритм `Minimize` математического пакета `Wolfram Mathematica` для решетки размеров 5 и 7, удалось получить значения оптимального времени игры для случаев игры против случайного равновероятного выбора компьютером (PvE), а также набор найденных стратегий. Случай 3×3 не представляет прямого интереса, поскольку среднее время поглощения равно 1 независимо от выбора стратегий игроков, так как поглощение фишки происходит на первом ходу. Случай 5×5 уже не является вырожденным и выборы игроков влияют на результат среднего времени игры. Всего при решении данного случая возникает задача оптимизации с 9 параметрами, которая может быть решена с применением `Minimize`.

Количество параметров для решения задачи большего размера при использовании данного подхода слишком велико, что не позволяет без упрощения найти оптимальную стратегию. Для уменьшения размерности воспользуемся симметриями в игре стратегий игроков относительно главной и побочной диагоналей. Две симметрии позволяют свернуть игру уже на одном из 4 треугольников между главной и побочной диагоналями. Для определенности выберем верхний треугольник. Тогда верхняя граница, как и ранее, соответствует граничным поглощающим состояниям, а две новые стороны треугольника соответствуют отражающим границам, то есть из состояний на диагонали возможно перейти только в 2 соседних состояния внутри треугольника. Учет данных симметрий позволяет приблизительно в 4 раза уменьшить количество состояний и, соответственно, количество различных элементов в векторе стратегий, что позволило решить задачу для случая 7×7 .

3.3.3 Гипотеза об оптимальных стратегиях для случая PvE

Информация о стратегиях и значениях среднего времени игры, найденная с применением глобальной оптимизации для малых размерностей, а также свойства игры были использованы для обнаружения двух оптимальных стратегий, опубликованных в тезисах конференции [125]. Случай PvE состоит из двух вариантов игры: с целью удержать фишку как можно дольше внутри поля (максимизировать среднее время игры) и с целью как можно скорее достичь границы (минимизировать среднее время игры). Значения оптимального среднего времени игры для обоих случаев представляют квадраты нечетных чисел для малых размеров поля. В случае PvE при игре за центр формула представляется в виде: $t_n^{PvEA} = (n-2)^2$ и в случае игры за границу в виде: $t_n^{PvEB} = \frac{(n-1)^2}{4}$.

В предположении сохранения такой же закономерности для больших размеров поля рассмотрим стратегии, позволяющие достичь средних времен игры t_n^{PvEB} и t_n^{PvEA} . Принцип построения стратегии в обоих случаях состоит в выборе некоторой одномерной структуры внутри поля, на которой игрок может поддерживать блуждание без выхода за границу этой структуры. Такая структура будет представлять собой одномерную марковскую цепь, по которой игрок может осуществлять некоторое блуждание. При этом большее количество узлов цепи будет соответствовать большим средним временам. Таким образом, в случае игры за центр необходимо выбрать наиболее длинную такую структуру, а в случае игры за границу – наиболее короткую.

Самая длинная одномерная цепь, внутри которой игрок за центр может сохранять свою фишку независимо от выборов второго игрока, представляет собой «лестницу» состояний на главной диагонали. С характеристикой наиболее длинной цепи также существует побочная диагональ, однако правила игры не позволяют поддерживать случайное блуждание на ней независимо от ходов второго игрока. Для поддержания фишки на «лестнице» главной диагонали игрок чередует свой выбор кнопок на каждом ходу. Выбор такой структуры позволяет получить одномерную марковскую цепь длины $2n - 3$, случайное блуждание вдоль которой осуществляется равновероятно в обоих направлениях, так как $f_{ij}^B = \frac{1}{2}$. Такая Марковская цепь соответствует случаю игры о разорении игрока с одной валютой. Применяя формулу для среднего времени случайного блуждания на отрезке (1.6), рассмотренную в разделе 1.1.1 «Задача о разорении

игрока», получим среднее время $t_n^{\text{PvEA}} = ((2n - 3 - 1)/2)^2 = (n - 2)^2$, соответствующее обнаруженной закономерности. График зависимости представлен на Рисунке 3.4.

Аналогично, применяя принцип поиска структуры одномерной цепи, выберем самую короткую цепь для случая игры за границу. Такой цепью будет являться горизонтальный или вертикальный отрезок, проходящий через центральную стартовую позицию. Независимо от выборов первого игрока, второй игрок сможет, выбирая одну и ту же кнопку, оставаться на данном отрезке. Полученная цепь состоит из n состояний, что дает среднее время поглощения $t_n^{\text{PvEB}} = \frac{(n-1)^2}{4}$, график зависимости представлен на Рисунке 3.4. Игрок необязательно должен выбрать только один из отрезков, а может использовать их комбинацию, переходя в центральном узле между ними, ввиду симметрий, рассмотренных в предыдущем разделе.

Рассмотренные стратегии не являются единственными достигающими найденные значения среднего времени игры. Одна из стратегий для случая игры за центр, использующая не только одномерный набор состояний, а все игровое поле целиком, может быть сформулирована следующим образом: в состояниях, соседних с граничными, выбор стратегии состоит в движении от границы или вдоль нее, а во всех остальных состояниях выбор осуществляется произвольным образом. С использованием символьных вычислений Wolfram Mathematica и метода расчета среднего времени игры, для размеров поля 5, 7, 9, 11 было продемонстрировано, что все переменные f_{ij}^A , соответствующие состояниям не инцидентным границе, после упрощения выражения имеют нулевые коэффициенты. Времена, получаемые при данной стратегии, также совпадают с найденной закономерностью t_n^{PvEA} .

Все 3 найденных зависимости среднего времени игры для трех случаев представляют собой квадратичную функцию с различными коэффициентами и представлены на Рисунке 3.4. Старший коэффициент при n^2 для случая PvE за центр – 1, для случая PvE за границу – 0.25, для случайного блуждания VvV – 0.29. Таким образом, оптимальная стратегия в случае PvE игры за центр показывает время в 3.4 раза большее, чем случайный равновероятный выбор игрока в случае VvV. В случае же игры PvE за границу время оказывается меньше, чем при случайном равновероятном выборе в случае VvV, приблизительно на 15%.

Применение теории рекурсивных игр, подробно рассмотренной в следующем разделе 3.3.4 «Решение задачи поиска оптимальных стратегий»,

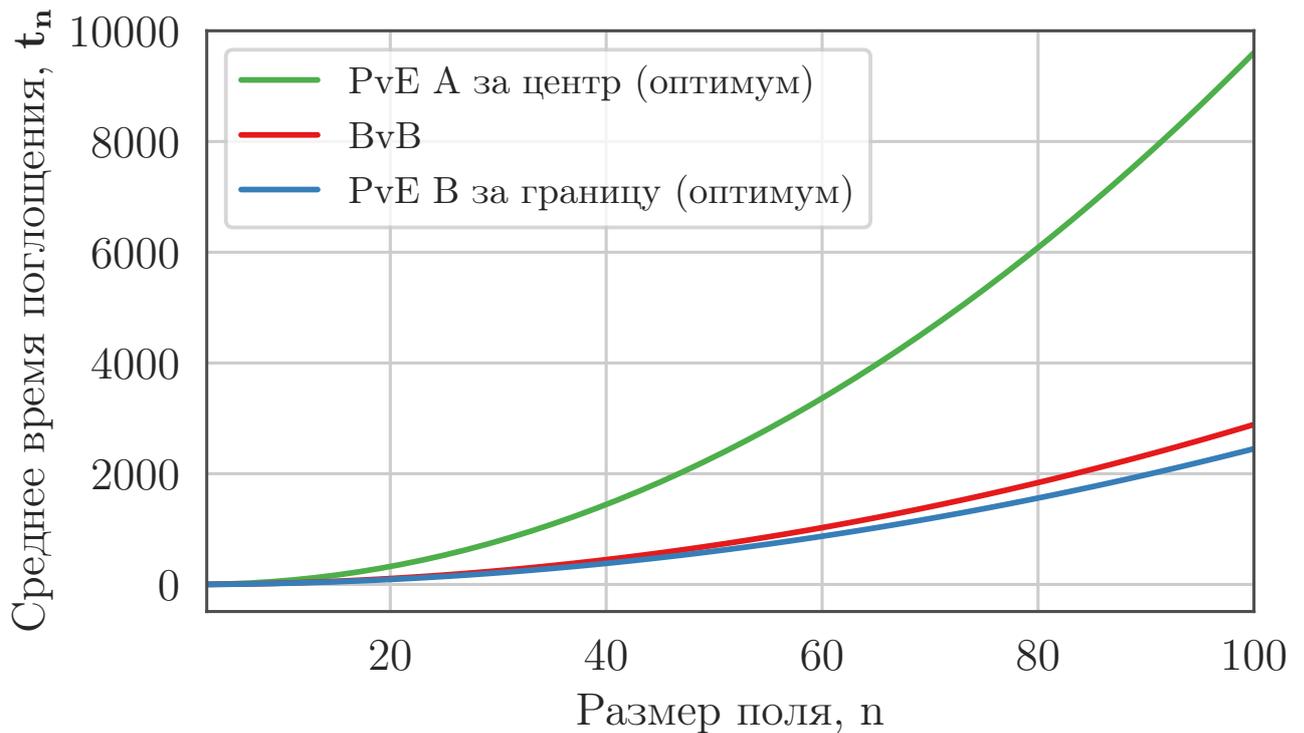


Рисунок 3.4 — Квадратичные зависимости среднего времени поглощения от размеров поля для случаев: центр PvE для игрока А (цель игрока – оставаться внутри как можно дольше) – зеленая линия, граница PvE для игрока В (цель игрока – достичь границу как можно скорее) – синяя линия, BvB (времена поглощения чистого случайного блуждания) – красная линия

демонстрирует оптимальность приведенных средних времен для случаев игры против стратегии случайного равновероятного выбора (PvE), что позволяет утверждать также и оптимальность предложенных стратегий.

3.3.4 Решение задачи поиска оптимальных стратегий

Предложенная игра Random Walk Game может быть рассмотрена как последовательно составная игра двух оппонентов с нулевой суммой. Конкретизация свойств игры приводит к возможности ее представления в виде рекурсивной игры. На каждом этапе такой игры проводится некоторая игра в нормальной форме из набора доступных игр, в которой стратегии игроков совместно определяют платежи, вероятности каждой из доступных игр на следующем этапе, а также вероятность завершения игры [141]. В аналогичной

форме представляются стохастические игры. Основными особенностями рекурсивных игр по сравнению со стохастическими является возможность наличия нулевых вероятностей завершения игры и произведение платежа только по окончании игры. Анализ рекурсивных игр для общего случая выполнен в работе Эверетта [142].

Представляя игру Random Walk Game в виде рекурсивной игры, определим набор доступных простых игр на каждом ходу $\Gamma_{i,j}$, соответствующих внутренним состояниям $(i, j) \in \mathbf{S}_{tr}$ на игровом поле. Всего таких простых игр $n^2 - 4$. Дополнительно определим для индексов, соответствующих поглощающим состояниям марковской цепи, $\Gamma_{i,j} = K, (i, j) \in \mathbf{S}_{abs}$, где K обозначает завершение игры с нулевым заключительным платежом. Последовательные вероятности переходов между простыми играми определяются в соответствии с правилами игры Random Walk Game. Тогда матрица для простой игры с индексом $(i, j) \in \mathbf{S}_{tr}$ определяется следующим образом:

$$\Gamma_{i,j} : \begin{array}{ccc} & \downarrow \uparrow & \leftarrow \rightleftarrows \\ \uparrow \leftarrow & \left[\begin{array}{cc} \Gamma_{i-1,j} & \Gamma_{i,j+1} \\ \Gamma_{i+1,j} & \Gamma_{i,j-1} \end{array} \right] & \rightarrow \downarrow \end{array}, \quad (3.15)$$

где элементы матрицы определяют переходы из игры, соответствующей состоянию (i, j) в игры, соответствующие состояниям $(i - 1, j)$, $(i, j + 1)$, $(i + 1, j)$, $(i, j - 1)$ в исходной марковской цепи; строки матрицы задают стратегии первого игрока, играющего за центр, столбцы матрицы задают стратегии второго игрока, играющего за границу.

Цена игры $\Gamma_{i,j}^k$ на k -ом этапе определяется как цена игры на следующем этапе плюс единица, отражающая очередной ход в игре. Тогда для цены игры можно записать:

$$|\Gamma_{i,j}^k| = 1 + \left| \left[\begin{array}{cc} |\Gamma_{i-1,j}^{k+1}| & |\Gamma_{i,j+1}^{k+1}| \\ |\Gamma_{i+1,j}^{k+1}| & |\Gamma_{i,j-1}^{k+1}| \end{array} \right] \right|, \quad (3.16)$$

где $|\Gamma_{i,j}^k|$ обозначает цену игры $\Gamma_{i,j}$ на k -ом этапе.

Обозначим $\mathbf{v}_{i,j} = |\Gamma_{i,j}|$ цену простой игры $\Gamma_{i,j}$. Тогда каждая простая игра представляет собой матричную игру 2×2 с нулевой суммой. Решением такой игры выступает набор смешанных стратегий, если седловая точка отсутствует, иначе – набор чистых стратегий [143]. В случае наличия седловой точки в матрице платежей, цена игры равна значению в седловой точке, а стратегии

игроков выбираются так, чтобы при их выборе итог игры являлся седловой точкой. В случае отсутствия седловой точки решением игры выступает набор смешанных стратегий и цена игры может быть найдена по формуле:

$$\left| \begin{bmatrix} \mathbf{v}_{i-1,j} & \mathbf{v}_{i,j+1} \\ \mathbf{v}_{i+1,j} & \mathbf{v}_{i,j-1} \end{bmatrix} \right| = \frac{\mathbf{v}_{i-1,j}\mathbf{v}_{i,j-1} - \mathbf{v}_{i+1,j}\mathbf{v}_{i,j+1}}{\mathbf{v}_{i-1,j} + \mathbf{v}_{i,j-1} - \mathbf{v}_{i+1,j} - \mathbf{v}_{i,j+1}}, \quad (3.17)$$

при этом вероятности стратегий игроков определяются выражениями:

$$\begin{aligned} p_{i,j}^{(A)} &= \frac{\mathbf{v}_{i,j-1} - \mathbf{v}_{i+1,j}}{\mathbf{v}_{i-1,j} + \mathbf{v}_{i,j-1} - \mathbf{v}_{i+1,j} - \mathbf{v}_{i,j+1}}, \\ p_{i,j}^{(B)} &= \frac{\mathbf{v}_{i,j-1} - \mathbf{v}_{i,j+1}}{\mathbf{v}_{i-1,j} + \mathbf{v}_{i,j-1} - \mathbf{v}_{i+1,j} - \mathbf{v}_{i,j+1}}. \end{aligned} \quad (3.18)$$

Рассматриваемая рекурсивная игра обладает свойством унивалентности [142], то есть имеет неотрицательные (неположительные) платежи в каждой простой игре. Дополнительно игра Random Walk Game не имеет «ловушек», то есть узлов, в которых один из игроков может детерминировано оставлять фишку в течение произвольного числа ходов. В соответствии с работой Эверетта [142] и книгой Льюис и Райфа [141] решением унивалентной рекурсивной игры без «ловушек» является одна из неподвижных точек преобразования цен T , задающегося как новый вычисленный набор цен игр на основе набора предыдущих цен. Математически преобразование цен T задается следующим образом:

$$\begin{aligned} (\mathbf{v}_{i,j}) &\xrightarrow{T} (\mathbf{v}'_{i,j}), \\ \mathbf{v}'_{i,j} &= |\Gamma_{i,j}((\mathbf{v}_{i,j}))|. \end{aligned} \quad (3.19)$$

Для нахождения неподвижной точки преобразования применим численный итеративный метод, многократно применяющий отображение T [142]. В качестве начального набора цен выберем произвольный ненулевой вектор \mathbf{v}_{init} с неотрицательными элементами. Итеративно применим отображение T до достижения желаемой точности $\max_{i,j} |\mathbf{v}_{i,j}^{(k)} - \mathbf{v}_{i,j}^{(k+1)}| < \varepsilon = 10^{-5}$. Заданная точность была достигнута за 1000 итераций. Результирующие значения $\mathbf{v}_{i,j}$ приведены на Рисунке 3.5.

Применяя формулы (3.18), найдем вероятности выбора чистых стратегий в зависимости от положения на поле. Итоговые стратегии игроков при оптимальной игре приведены на Рисунках 3.6 и 3.7.

Рассмотрим подробнее получившиеся стратегии игроков. В отсутствии сопротивления от второго игрока, как в случае игры против стратегии случайного

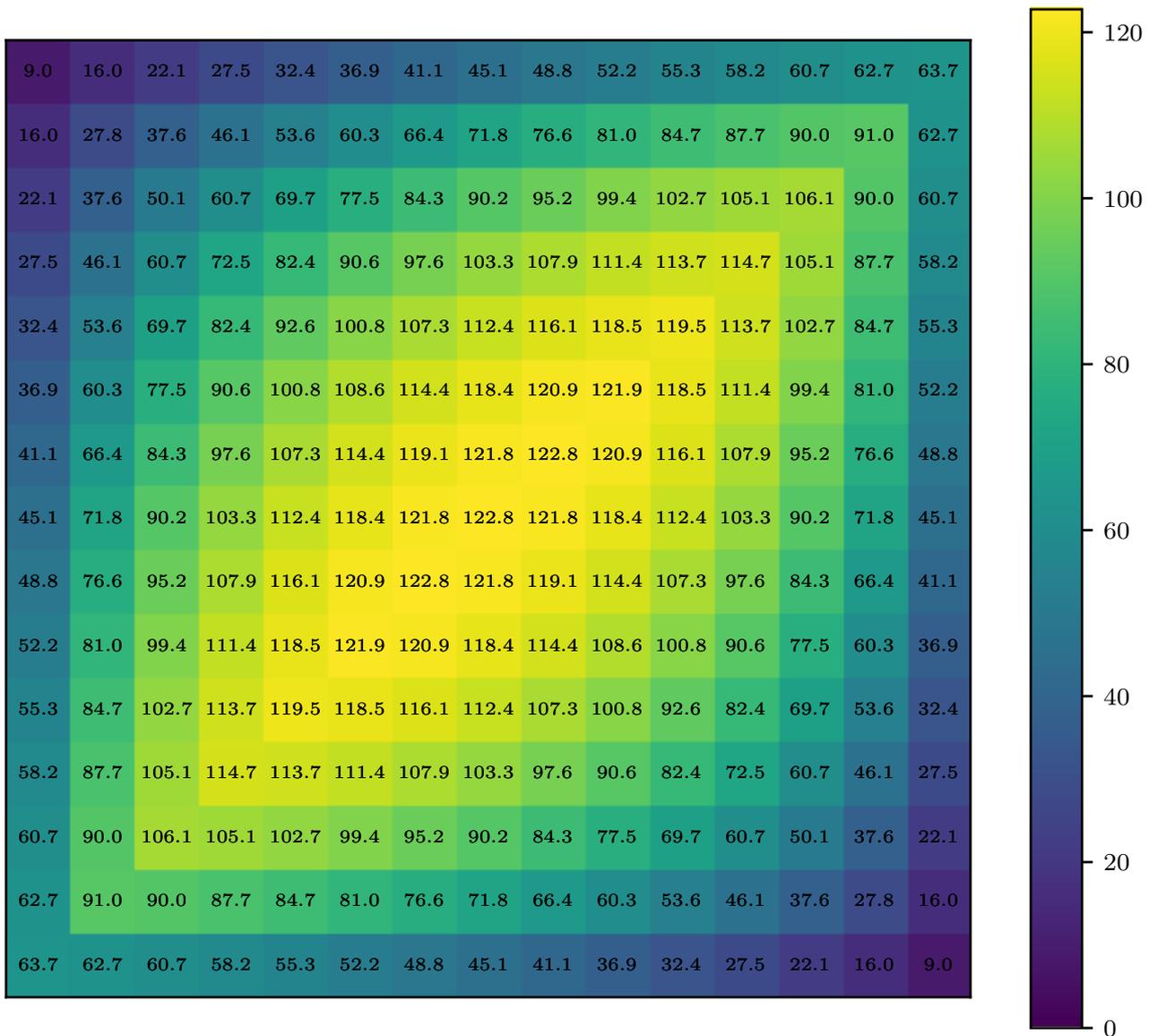


Рисунок 3.5 — Математическое ожидание числа ходов при оптимальной игре обоих игроков в случае PvP

равновероятного выбора, игрок за центр выбирает кнопку двигающую фишку в сторону диагонали. Находясь выше главной диагонали, соответственно, игрок выбирает стратегию движения вниз-влево, а находясь ниже главной диагонали – вверх-вправо. Добавление же второго игрока, оптимизирующего свою стратегию, заставляет первого игрока видоизменить свою стратегию, существенно уменьшив вероятности движения в сторону главной диагонали. Так, средняя вероятность выбора стратегии движения к главной диагонали, за исключением побочной диагонали, составляет всего ≈ 0.56 . Максимальная вероятность выбора стратегии движения к главной диагонали за исключением побочной диагонали, достигается в граничных узлах соседних с угловыми узлами побоч-

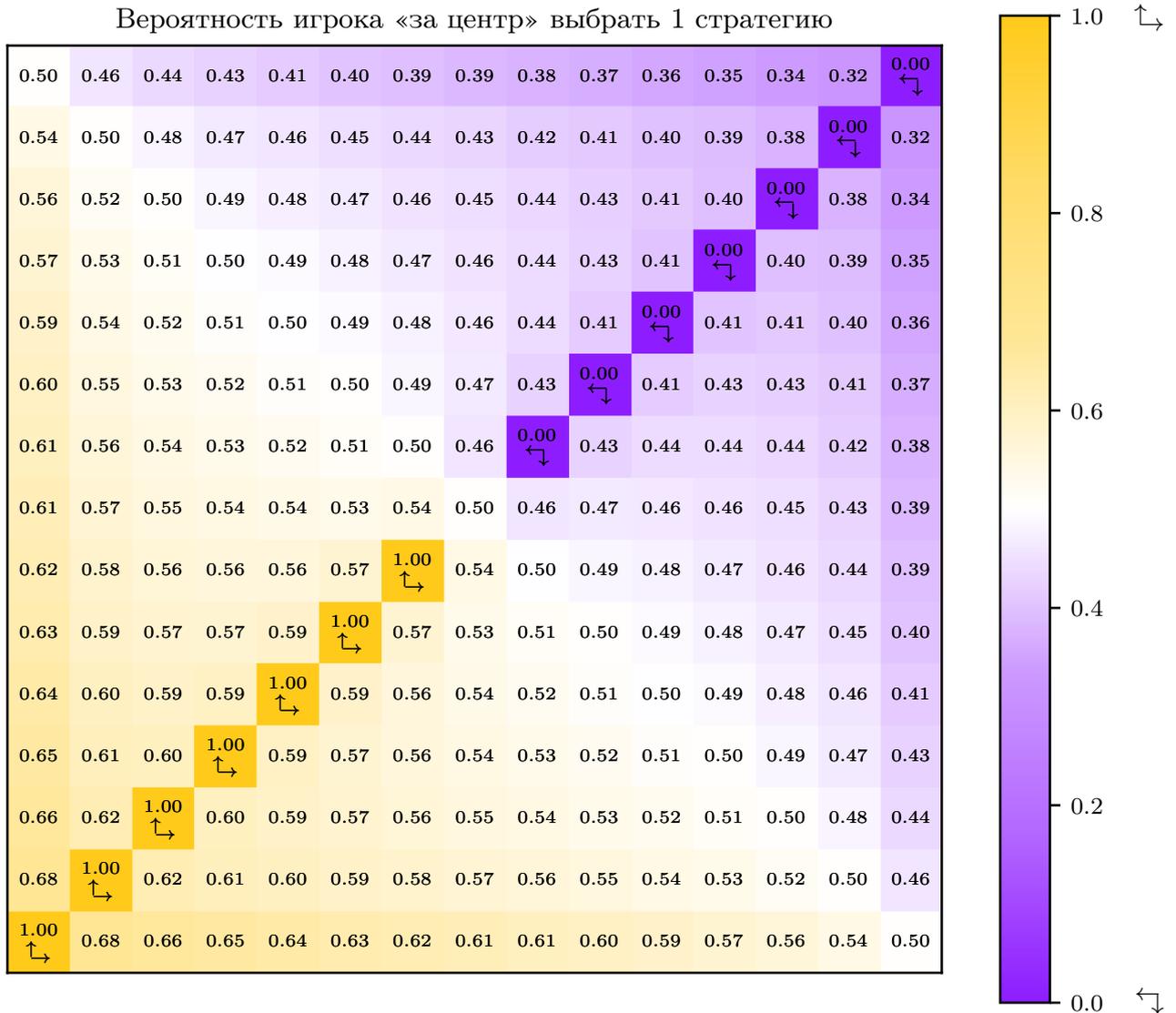


Рисунок 3.6 — Оптимальная стратегия для игрока за центр в случае PvP

ной диагонали и составляет ≈ 0.68 . При удалении фишки от главной диагонали игрок за центр плавно увеличивает вероятность движения в сторону главной диагонали, при этом соотношение выбора стратегий изменяется от $1 : 1$ на главной диагонали до соотношения $\approx 3 : 2$ в пользу движения к главной диагонали. Выбор движения в центральном узле и на главной диагонали для игрока за центр не имеет значения, так как переходы из этих узлов приводят к симметричным играм. Движение же на побочной диагонали строго определено и должно осуществляться в направлении главной диагонали. Таким образом, стратегия игрока за центр интуитивно соответствует цели «движения от границы» с учетом большей рандомизации ходов.

Стратегии игрока за границу в сравнении с оптимальными стратегиями при игре против стратегии случайного равновероятного выбора, напротив,

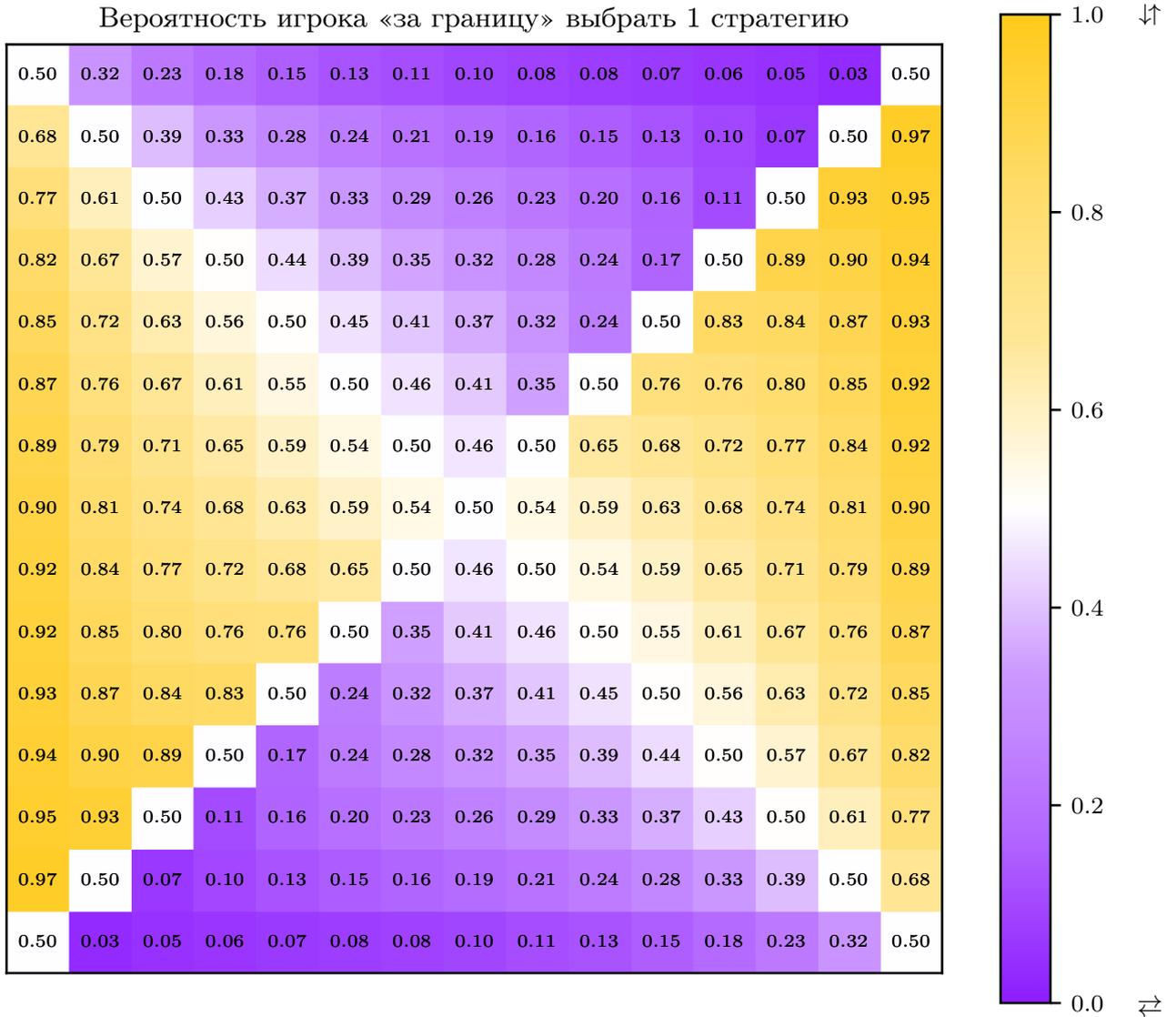


Рисунок 3.7 — Оптимальная стратегия для игрока за границу в случае PvP

имеют существенные различия. При игре против стратегии случайного вероятного выбора игрок за границу выбирает одно из направлений вертикальное или горизонтальное и всегда выбирает стратегию движения вдоль этого направления, никогда не пытаясь выбрать перпендикулярное направление параллельно ближайшей границе. При добавлении в игру оппонента, оптимизирующего свою стратегию, игрок за границу попадает в ситуацию необходимости не демонстрировать свое намерение двигаться к границе, что заставляет его чаще выбирать движение параллельно ближайшей границе. Так средняя вероятность движения параллельно ближайшей границе за исключением побочной и главной диагоналей составляет ≈ 0.74 . Вблизи граничных узлов средняя вероятность достигает ≈ 0.87 , а максимальная вероятность ≈ 0.97 . Таким образом

стратегия игрока за границу состоит в плавном увеличении вероятности движения параллельно ближайшей границе по мере приближения к ней.

3.4 Статистические свойства игры и сравнение с экспериментом

Следующим шагом в анализе игровой динамики является сравнение результатов моделирования с результатами собранных в натурном эксперименте игр. Сбор траекторий в эксперименте осуществлялся с применением разработанной игры Random Walk Game и участием нескольких десятков людей. Подробное описание эксперимента приведено в разделе 3.2.3 «Натурный эксперимент с применением мобильных приложений и сети интернет». Суммарно в режиме PvE было собрано 1062 игры: 528 – игры за центр, 534 – игры за границу.

3.4.1 Среднее время игры

Участники, цель которых была удерживать фишку как можно дольше внутри поля, в среднем показали в эксперименте 145.45 ходов за игру. Сравнивая этот результат с оптимальной стратегией, среднее время которой равно $t_{17}^{PvE} = (17 - 2)^2 = 225$, получаем отставание на 54% реальных игр от результатов моделирования. Хотя игроки показали не оптимальное время игры, выбранная ими стратегия позволяет улучшить в 2 раза результат относительно 75.2 хода в случае равновероятного выбора (VvV). Эксперимент показал, что рассматриваемая группа игроков способна распознать свойства игры и значительно улучшить среднее время игры несмотря на отсутствие априорного знания об оптимальной стратегии. В качестве подтверждения качества стратегии, найденной игроками, были получены относительные частоты для каждой позиции на поле и проведено моделирование столкновения стратегий случайного выбора против стратегии игроков. В результате моделирования было получено характерное среднее время игры 145.85 согласующееся со средним временем экспериментальных траекторий.

Результаты игр участников в случае PvE с целью скорейшего достижения границы продемонстрировали среднее количество ходов равное 71.12. В сравнении с оптимальной стратегией, среднее время которой равно $t_n^{PvEB} = \frac{(17-1)^2}{4} = 64$, игроки отстают на 7 ходов. Несмотря на такое отставание, среднее время игры у участников меньше на 4 хода, чем в случае равновероятного выбора. Аналогично предыдущему случаю игры за центр, игроки показали улучшение относительно случайного блуждания VvB и достаточно большой разрыв со средним временем игры для оптимальной стратегии. Моделирование игровой динамики за счет столкновения стратегий равновероятного случайного выбора и частот выборов, полученных из эксперимента, продемонстрировало отличие среднего времени игры, равного 73.79, относительно среднего числа ходов в траекториях игроков. Предположительно, данное отличие вызвано неточными частотами в редко посещаемых состояниях.

Результаты эксперимента корректно воспроизводятся при использовании частот из экспериментальных игр для случая PvE в качестве входных вероятностей для процесса моделирования с применением эволюции вероятности и численного моделирования отдельных траекторий. Таким образом, частоты выбора соответствующих стратегий, определенные для каждого состояния, позволили нам интерпретировать множество f_{ij} как усредненную стратегию, найденную группой участников эксперимента. Значения среднего времени игры представлены в сводной Таблице 1.

Среднее время игр участников друг с другом (PvP) находится между средними временами поглощения для случаев PvE при игре за центр и при игре за границу. Среднее количество ходов в PvP играх на 57 ходов больше, чем среднее время игры в оптимальной стратегии PvE с пограничной целью. Сравнение с режимом PvE за центр показывает на 25 ходов меньше среднее время игры в PvP по сравнению с экспериментальными играми PvE и примерно в 2 раза меньше в PvP по сравнению с оптимальной стратегией при игре за центр в случае PvE.

Среднее время поглощения, полученное путем моделирования для конкретных частот, совпадает со средним значением, рассчитанным на основе теории поглощающих марковских цепей (абсолютная ошибка составила менее 10^{-9}). Таким образом, оба метода могут применяться для точного вычисления среднего времени поглощения для произвольных стратегий. Подход к моделированию траекторий 10^5 показывает точность до целой части значения среднего времени игры.

Размер поля 17×17	VvB	PvE центр	PvE граница	PvP	PvP 400+
Количество игр	-	528	534	500	13
Эксперимент	-	145.45	71.12	120.60	594.27
Моделирование траекторий	75.22	145.77	73.66	115.93	132.91
Теория Марковских цепей	75.21	145.85	73.79	116.22	133.22
Эволюция вероятности	75.21	145.85	73.79	116.22	133.22
Оптимальная стратегия	-	225.00	64.00	122.8	-

Таблица 1 — Средние времена поглощения, полученные с применением различных подходов для 4 случаев игры: VvB – чистое случайное блуждание на квадратной решетке с поглощением на границе, PvE – случай игры против стратегии равновероятного выбора с двумя целями: центр – цель оставаться как можно дольше внутри поля, граница – цель как можно скорее достичь границы, случай PvP – игры двух игроков с произвольными стратегиями, случай PvP 400+ – игры двух игроков, имеющие количество ходов свыше 400. Значения представлены для поля размером 17×17 . При моделировании траекторий использовалось 10^5 запусков для сбора статистики. Моделирование эволюции вероятности происходило в течение первых 10^4 шагов. Моделирование траекторий, теория поглощающих Марковских цепей и эволюция вероятности были выполнены на основе частот, полученных в реальных играх в натурном эксперименте. Для случая VvB частоты стратегий игроков выбирались по 0.5 (равновероятный выбор одной из кнопок)

Для удобства сравнения средних времен на Рисунке 3.8 приводится столбчатая диаграмма, демонстрирующая различные стратегии игроков. Тривиальная совместная стратегия игроков, минимизирующая время игры, состоит в выборе на всех ходах одной и той же чистой стратегии среди двух предложенных. Выбор конкретной чистой стратегии не играет роли, так как независимо от него фишка будет двигаться в направлении к границе и достигнет ее за 8 ходов.

Сравнение оптимальной стратегии игроков в случае PvP и экспериментально полученного среднего времени игры демонстрирует разницу менее двух ходов с небольшим отставанием популяционной стратегии. Такое сходство подтверждает высокую предсказательную силу предложенной модели для описания статистических свойств игры.

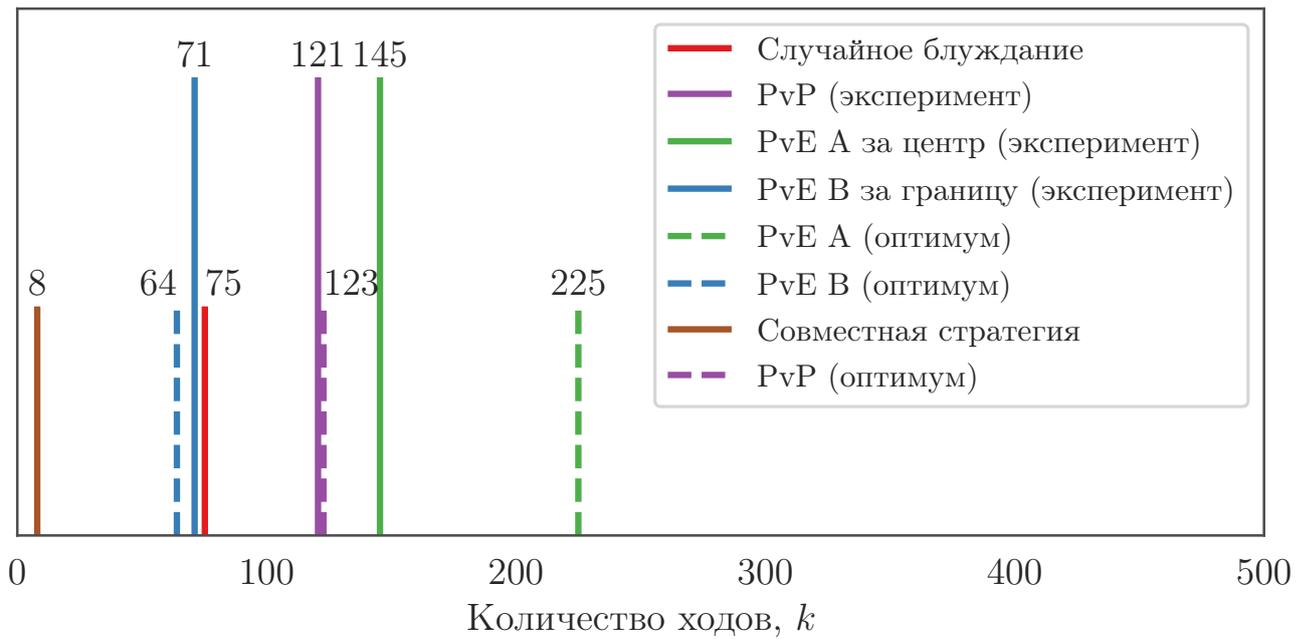


Рисунок 3.8 — Среднее время игры, полученное в эксперименте, в сравнении с различными стратегиями и чистым случайным блужданием

3.4.2 Четность времени игры

Моделирование игрового процесса позволило идентифицировать различия между четной и нечетной продолжительностью игры. Для анализа четности вычислим вероятность закончить игру при четном и нечетном количестве ходов. Результаты представлены в Таблице 2. Экспериментальные результаты в PvE за границу показывают почти равные частоты окончаний на четных и нечетных ходах. Однако в случае игр за центр вероятность закончить на нечетном ходу в 2 раза выше, чем на четном. Аналогичное поведение было обнаружено в режиме PvP. Эти результаты указывают на склонность игроков к завершению игры в нечетных состояниях (то есть состояний в которых нечетная сумма координат). Хотя нечетные поглощающие состояния наблюдаются чаще, примерно 30% игр заканчиваются четными состояниями. Это, в свою очередь, показывает необходимость наличия ненулевой вероятности как нечетных, так и четных окончаний в соответствующих играх между двумя игроками.

В отличие от игры двух игроков, оптимальные стратегии для режимов PvE демонстрируют явное предпочтение четным концовкам в случае игры за границу и нечетным концовкам в случае игры за центр. Первый раз граничные состояния поля могут быть достигнуты за 8 ходов или $\frac{n-1}{2}$ для произвольно-

Размер поля 17×17	VvB	PvE центр	PvE граница	PvP	PvP 400+
Эксперимент	–	30:70	51:49	35:65	15:84
Моделирование траекторий	50:50	30:70	51:49	36:64	31:69
Эволюция вероятности	50:50	30:70	51:49	36:64	31:69
Оптимальная стратегия*	–	0:100	100:0	–	–

Таблица 2 — Отношение шансов закончить игру при четном числе ходов к нечетному (четное : нечетное). Значения были получены разными подходами для 4 случаев игры: VvB – чистое случайное блуждание по двумерной конечной решетке, PvE – случай игры против стратегии равновероятного выбора с двумя целями: центр – цель оставаться как можно дольше внутри поля, граница – цель как можно скорее достичь границы, случай PvP – игры двух игроков с произвольными стратегиями, случай PvP 400+ – игры двух игроков, имеющие количество ходов свыше 400. Значения представлены для поля размером 17×17 . При моделировании траекторий использовалось 10^5 запусков для сбора статистики. Моделирование эволюции вероятности происходило в течение первых 10^4 шагов. Моделирование траекторий, теория поглощающих Марковских цепей и эволюция вероятности были выполнены на основе частот, полученных в реальных играх в натурном эксперименте. Для случая VvB частоты стратегий игроков выбирались по 0.5 (равновероятный выбор одной из кнопок)

го размера поля, что соответствует четным количествам ходов (n – нечетное). Вероятность такого события для оптимальной стратегии равна 0.00815 на поле размером 17×17 . Возможность удерживать фишку внутри поля с вероятностью единица доступна только для первых 14 ходов, и на 15-м ходу она будет поглощена с вероятностью приблизительно 0.000061 в поле 17×17 . В общем случае поглощение произойдет с ненулевой вероятностью на нечетном $n - 2$ ходу.

3.4.3 Распределение времен игры

Моделирование эволюции вероятностей и траекторий позволило вычислить точные и приближенные вероятности завершения игры на k -ом ходе. Применение этих методов требует определения конкретной смешанной стратегии в зависимости от положения на игровом поле. Случай VvB чистого случайного блуждания определяет простую стратегию равновероятного выбо-

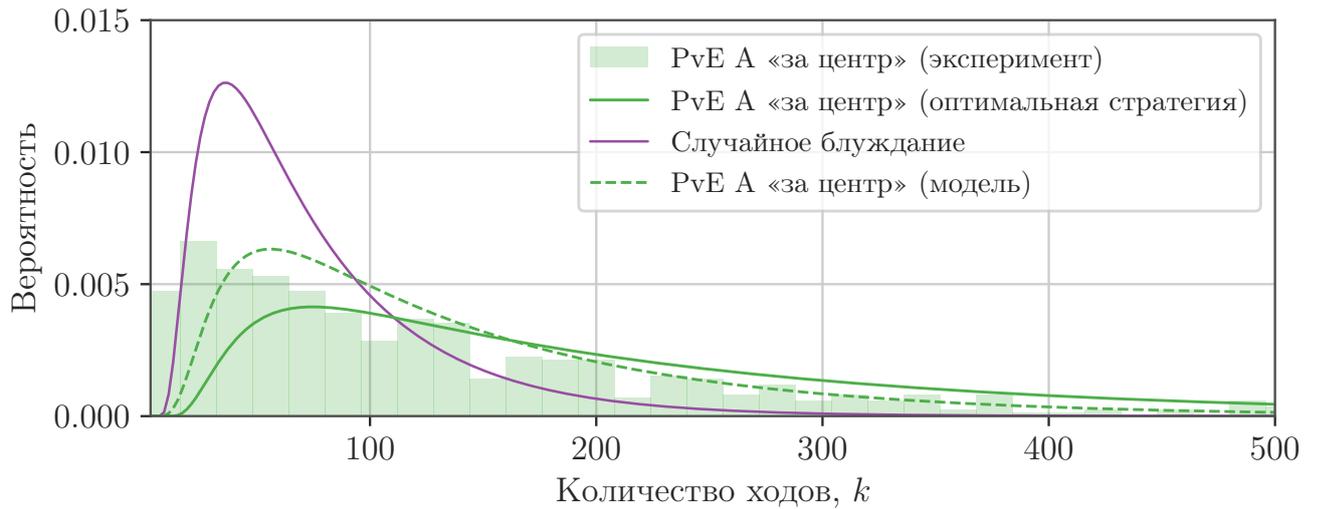
ра из двух доступных вариантов независимо от положения на игровом поле. Дополнительно к экспериментальным данным были проанализированы две предложенные стратегии оптимального случайного блуждания в режиме PvE. Помимо аналитических стратегий были получены экспериментальные частоты выбора стратегий в каждом состоянии. На основе этих стратегий было проведено моделирование эволюции вероятности по игровому полю во времени, а также моделирование индивидуальных траекторий с использованием различных стратегий (10^5 реализаций на каждый случай). В результате были получены распределения времен поглощения, представленные на Рисунке 3.9.

При детальном рассмотрении у всех распределений наблюдаются различия в вероятностях на четных и нечетных ходах. Для оценки характерного поведения распределений, рассмотрим гистограмму с широкими интервалами (длиной в 16 ходов). Анализ показывает, что все режимы игры следуют одному и тому же паттерну:

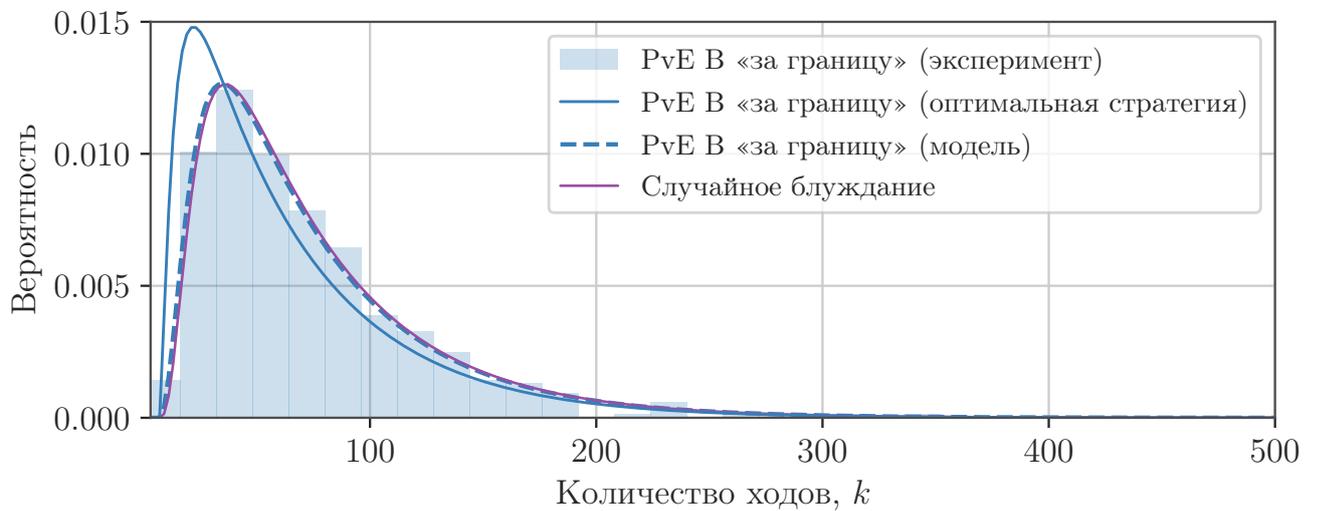
- короткие партии встречаются редко;
- распределение имеет одну моду с промежуточным числом ходов;
- вероятность длинных игр экспоненциально уменьшается с увеличением длины игры.

Режим PvE за центр демонстрирует аналогичную форму распределения, за исключением того, что мода соответствует коротким играм.

Хотя количество собранных траекторий в режиме PvP (500) не очень большое, в распределении наблюдались нехарактерно долгие игры с длиной более 400 ходов. Вероятность получения таких игр согласно моделированию средней популяционной стратегии ниже 0.015. Однако в играх участников было обнаружено 13 длинных траекторий в диапазоне от 461 до 964 ходов со средним временем поглощения равным 594.27. Обнаруженное отклонение можно объяснить «синхронизацией» между отдельными индивидуумами при длительном взаимодействии. Поскольку в среднем один ход занимает 4.5 секунды, игра с 400 ходами длится 30 минут. Такое продолжительное время, в течение которого игрок В не может завершить игру, вызывает разочарование и снижает концентрацию. Это, в свою очередь, может привести к бессознательному принятию решений, которые может легко предсказать игрок А. Потеря концентрации приводит к ухудшению способности человека производить выбор стратегий случайным образом. В связи с этим в игре могут возникать процессы «синхронизации».



(а)



(б)

Рисунок 3.9 — Распределения длительностей игры, полученные моделированием (пунктирная линия), экспериментально полученные гистограммы числа ходов (закрашенная область), распределение длительностей при случайном блуждании (фиолетовая линия) и при применении оптимальных стратегий (непрерывная линия). Кривые представлены для двух случаев игры против стратегии случайного равновероятного выбора: (а) зеленые – PvE при игре за центр и (б) синие – PvE при игре за границу

Подробный анализ этих игр был выполнен путем отделения стратегий этих игр от основной части распределения. В результате моделирования столкновения противоположных стратегий для случая PvP 400+ было получено меньшее среднее время поглощения, составившее приблизительно 133.22 ходов. Чтобы сравнить распределения таких игр, также было проведено мо-

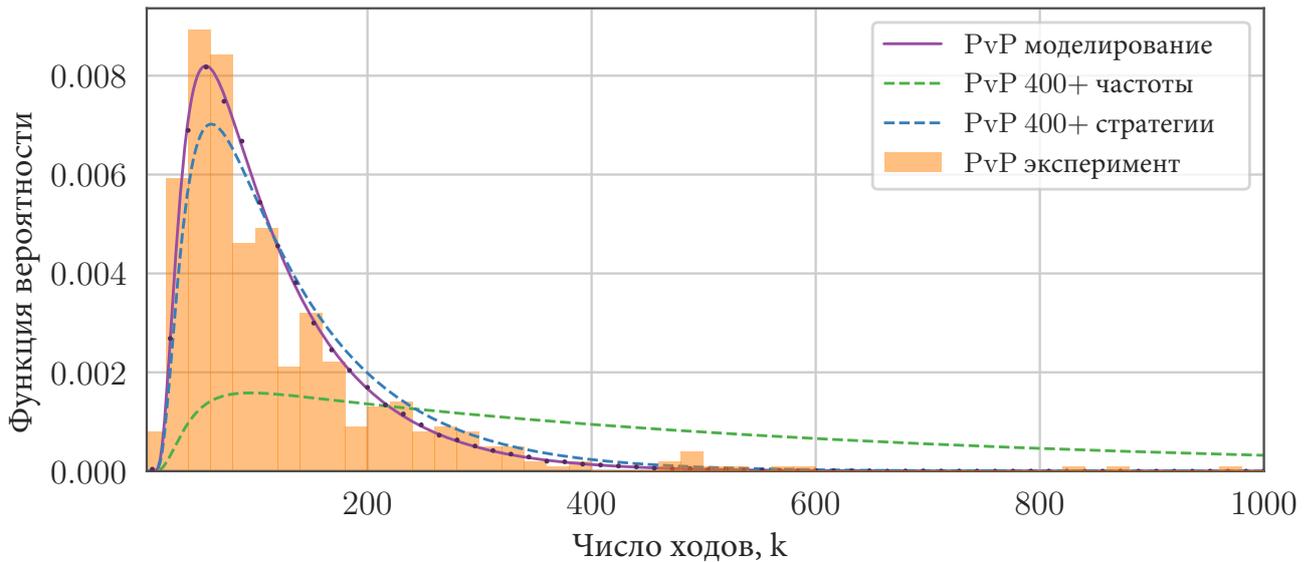


Рисунок 3.10 — Распределение времени поглощения для режима PvP (желтая гистограмма и фиолетовая линия) по сравнению с моделированием частот направлений движения (зеленая линия) и частот стратегий (синяя линия), наблюдаемых в длительных играх (более 400 ходов). Частоты направлений движения для каждого состояния, полученные в экспериментальных длинных играх, использовались для моделирования эволюции вероятностей найти фишку в узлах решетки. Стратегии обоих игроков А и В в PvP с длиной ходов более 400 использовались отдельно при моделировании

делирование эволюции вероятностей для частот, наблюдавшихся в стратегиях длительных игр. Соответствующие распределения, полученные для длинных игр, изображены на Рисунке 3.10. Хотя распределение частот демонстрирует длинный хвост, лежащие в основе стратегии, которые появляются в «синхронизированных» играх, не воспроизводят появление столь же длинных игр. Таким образом, это демонстрирует наличие зависимости выбора игроков от скрытых факторов, которые нельзя объяснить только свойством цепи Маркова.

Несмотря на обнаруженные аномалии, экспериментально полученные распределения длительностей времен игры, показанные на Рисунке 3.11, демонстрируют хорошее соответствие с распределением длительностей при оптимальной игре.

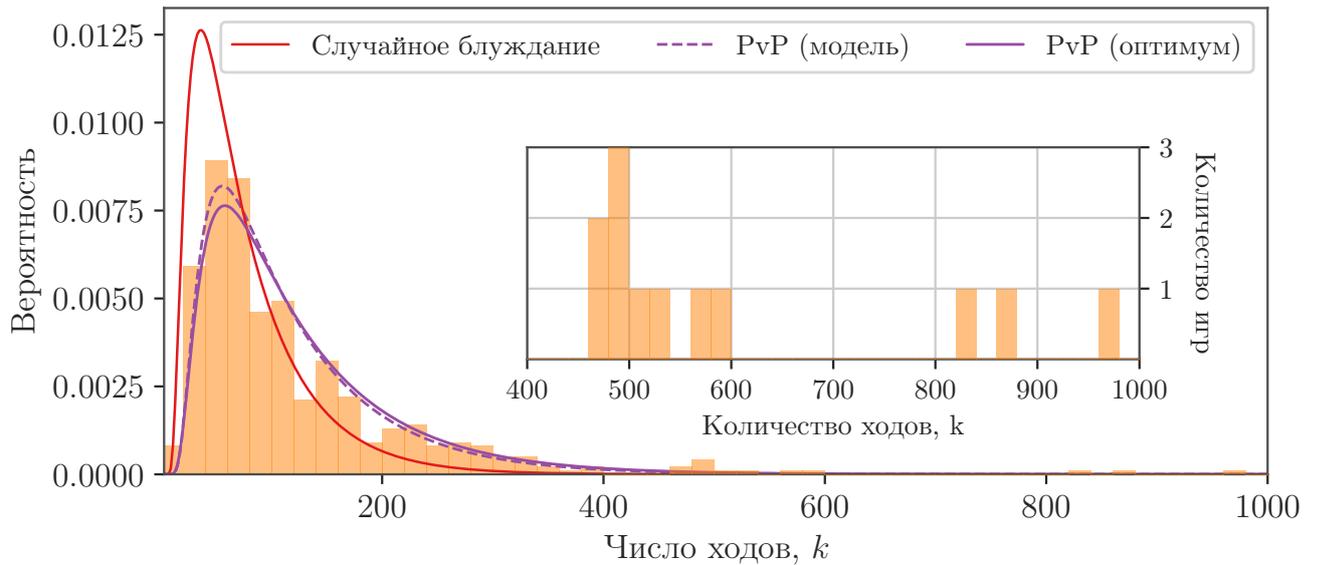


Рисунок 3.11 — Распределение времени поглощения для режима PvP, полученным в эксперименте (желтая гистограмма) и в модели на основе популяционных стратегий (фиолетовая пунктирная линия) по сравнению с оптимальной стратегией (фиолетовая линия) и случайным блужданием (красная линия)

3.4.4 Пространственное распределение

Затем была проанализирована вероятность нахождения фишки в определенном состоянии во время игры. Как и в предыдущих разделах, проведено сравнение экспериментально полученных частот и результатов моделирования. Визуализации пространственных распределений для соответствующих стратегий изображены на Рисунке 3.12.

Чистое случайное блуждание демонстрирует дискретное гауссово распределение в пространстве. Добавление игровой динамики, в свою очередь, меняет итоговую картину распределения. Как и следовало ожидать, режим PvE в играх за центр демонстрирует в основном движения по диагонали (Рисунок 3.12а). Хотя это поведение совпадает с пространственным распределением в предложенной оптимальной стратегии, экспериментальные данные имеют больший разброс вокруг диагональных состояний, чем для оптимальной стратегии.

Оптимальная стратегия в случае игры PvE за границу демонстрирует вертикальные или горизонтальные линии состояний, по которым происходит перемещение фишки. В результате экспериментальных игр PvE за границу найдены 3 основных паттерна в распределении (Рисунок 3.12б): ожидаемые

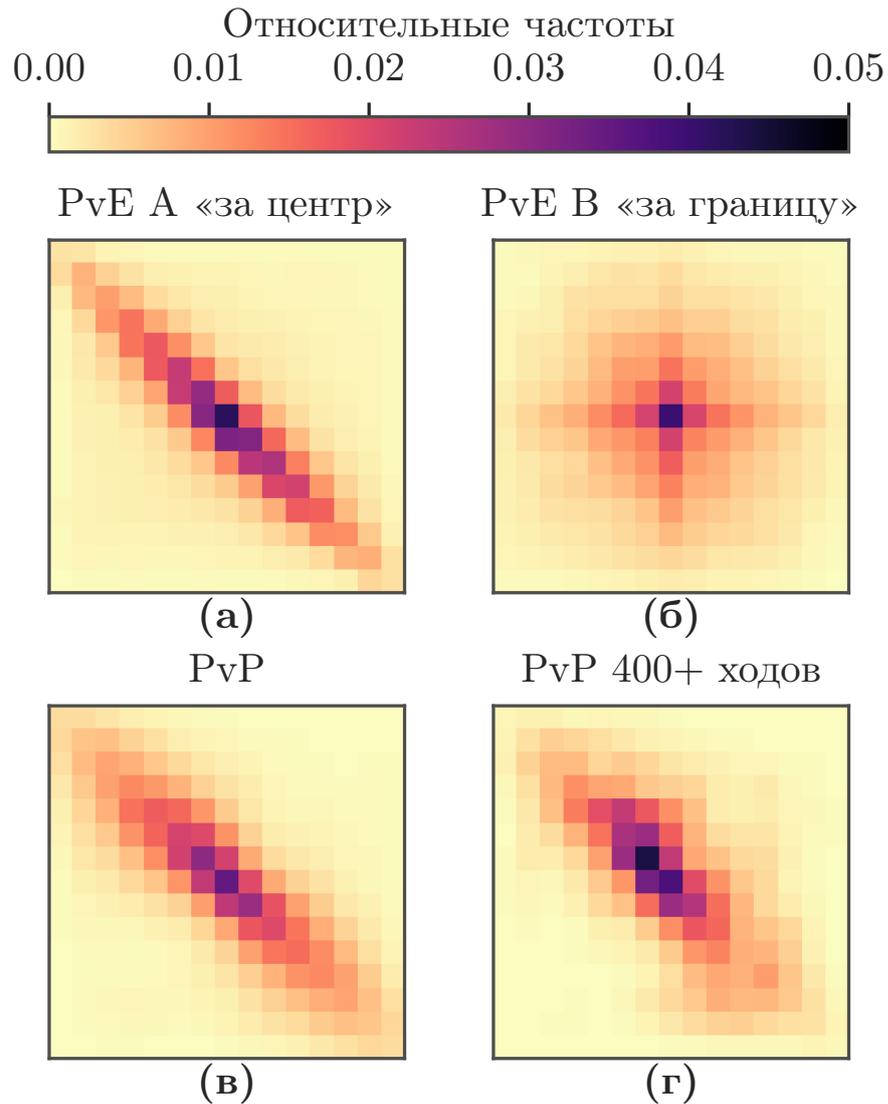


Рисунок 3.12 — Двухмерные распределения частоты посещения узлов решетки, полученные в экспериментальных играх для 4 случаев: PvE за центр, PvE за границу, игры двух игроков (PvP) и игры продолжительностью более 400 ходов в режиме PvP

движения по прямым линиям и движение, отличное от оптимального паттерна – это распределение, похожее на чистое случайное блуждание на двумерной квадратной решетке. Второй паттерн показывает попытку популяции найти стратегию в двумерном пространстве лучше, чем на одномерной линии. Однако уход одномерных отрезков увеличивает среднее время поглощения. Это объясняет небольшую разницу в средних временах поглощения между экспериментальными играми в случае PvE за границу и чистым случайным блужданием BvB.

Схема пространственного распределения в случае игры PvP (Рисунок 3.12в) аналогична случаю PvE при игре за центр: фишка в основном движется по диагонали. Единственное отличие – увеличенный разброс относительно диагональной линии, который показывает более сильную усредненную стратегию для игрока В (цель достичь границу) по сравнению с равновероятным случайным выбором (как в случае игры PvE за центр). Дополнительной характерной особенностью случая PvP является более яркая выраженность блужданий в левой верхней и правой нижней четвертях квадрата относительно центра в сравнении со случаем PvE при игре за центр. Посещение же двух других четвертей квадрата является более редким событием.

В заключение было проанализировано пространственное распределение состояний в играх длиной более 400 ходов. Вероятность расположения фишки в основном сосредоточена на главной диагонали, как и в предыдущих случаях (Рисунок 3.12г). Тем не менее распределение более компактно в центре поля и имеет более высокую вариацию вокруг главной диагонали по сравнению со случаями PvE за центр и PvP. Такое поведение предполагает более длительное нахождение фишки ближе к центру в длинных партиях с движением не только по диагонали, но и перпендикулярно ей.

3.4.5 Анализ стратегий

Далее рассмотрим сравнение усредненных стратегий популяции для игроков А и В друг с другом, а также с оптимальными стратегиями. Для представления стратегий визуализируем их в виде цветной двумерной матрицы с элементами, соответствующими состояниям на двумерной квадратной решетке (Рисунок 3.13). Цвет элемента матрицы отображает частоту выбора первой кнопки из двух возможных вариантов в соответствии с правилами кнопок управления, представленных на Рисунке 3.1. Игрок А, старающийся сохранить фишку внутри поля, имеет два варианта: двигаться вверх/вправо или двигаться вниз/влево; игрок В, старающийся как можно скорее достичь границы, имеет также два выбора: двигаться вверх/вниз или двигаться влево/вправо. Разные цвета элементов матрицы демонстрируют, какой из двух выборов доминирует для каждого состояния в среднем по всем играм популяции.

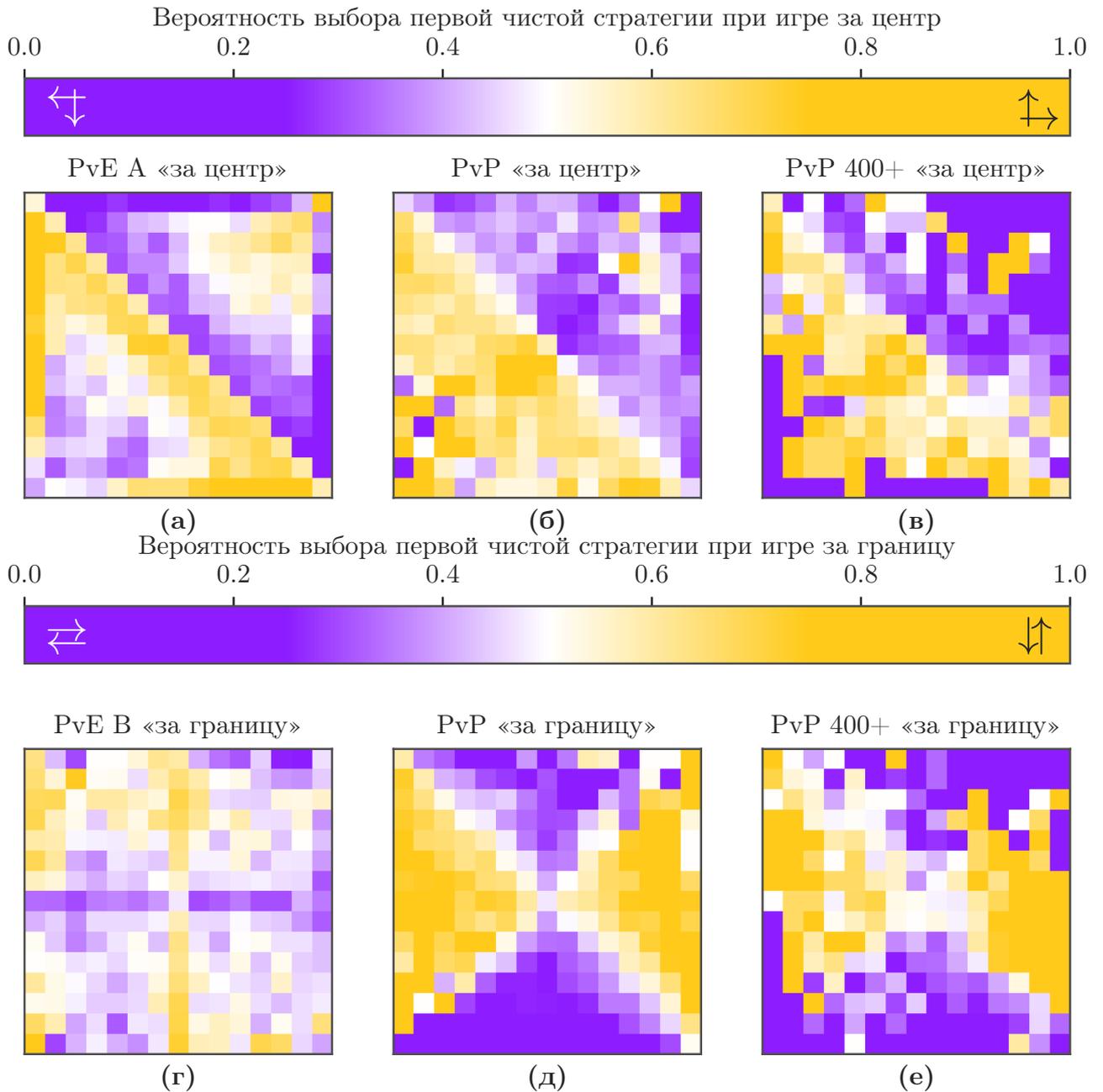


Рисунок 3.13 — Визуализация средних популяционных стратегий для разных режимов, полученных в эксперименте. Цвет ячеек отображает частоту выбора первой чистой стратегии: для игры за центр (а, б, в) и для игры за границу (г, д, е)

Стратегия, наблюдаемая в случае режима PvE за центр, демонстрирует в основном движение в направлении диагональных состояний (Рисунок 3.13а). Однако состояния, удаленные от диагонали, показывают немного более высокие частоты противоположных стратегий. Обычно игроки выбирают уходить от границы, но в состояниях ближе к углам на боковой диагонали поведение становится более случайным (относительные частоты ближе к 0.5). Экспери-

ментальная стратегия на главной диагонали демонстрирует схожесть с первой оптимальной стратегией, рассмотренной в разделе 3.3.4 «Решение задачи поиска оптимальных стратегий». Напротив, выбор игроков на границе отличается от второй оптимальной стратегии, которая предлагает всегда двигаться в направлении от границы. Это приводит к утечке вероятностей за пределы поля не только в углах главной диагонали, но и в других пограничных состояниях, что в свою очередь значительно снижает среднее время игры.

Стратегия игрока, играющего за центр, в случае PvP аналогична стратегии PvE для игрока за центр (Рисунок 3.13б). Более того, в среднем игроки предпочитают двигаться в направлении главной диагонали независимо от положения на решетке. Почти все состояния вблизи границы демонстрируют аналогичную стратегию, за исключением некоторых состояний с почти равной частотой обоих вариантов. По сравнению с режимом PvE за центр, игрок в случае PvP, играющий за центр, имеет немного меньшую уверенность в движении к главной диагонали (частоты ближе к 0.5 в PvP по сравнению с PvE).

Стратегия PvE за границу четко определена на горизонтальной и вертикальной линиях (Рисунок 3.13г). Хотя игроки чаще выбирают движение к ближайшей границе на центральных прямых, частоты в других состояниях не соответствуют общей схеме. В отличие от схожих стратегий PvE и PvP в случае игры за центр, стратегия PvP при игре за границу демонстрирует отличающееся поведение с четко прослеживаемым паттерном (Рисунок 3.13д). В этом случае игроки действуют прямо противоположно режиму PvE за границу. Усредненная стратегия популяции предлагает выбирать движение по координатной линии, имеющей наименьшее отклонение от центра. В результате плоскость решений разбивается на 4 чередующихся треугольника. Хотя частоты близки к 0 или 1, имеется небольшая разница, которая свидетельствует о редких попытках движения к ближайшей границе. Такое значительное отличие предположительно связано с очевидностью для игрока за центр выбора оппонента перемещаться в направлении границы. Это заставляет игрока, старающегося достичь границу, реже делать попытки перемещения к границе для уменьшения шансов предсказать и противодействовать этому движению со стороны второго игрока.

Для результирующих стратегий, полученных в длинных играх между двумя игроками (Рисунок 3.13в,е), четких закономерностей не наблюдается из-за

ограниченного количества игр. Однако наблюдается сходство принципов принятия решений с обычным случаем PvP.

3.4.6 Оценка когнитивного статуса при возрастных изменениях

В предыдущих разделах были рассмотрены математические аспекты игры, позволяющие обнаружить оптимальные стратегии. Однако игроки продемонстрировали результат, отличающийся от оптимального для некоторых случаев игры, а также были найдены некоторые сверхдлинные игры, не укладывающиеся в марковскую модель. Влияние различных факторов на способность игроков-людей оптимально принимать решения в течение длительного времени привносит в игру дополнительную неопределенность. Способность к концентрации внимания и способность быстро и эффективно принимать решения в условиях игры зависят от когнитивного статуса, возраста, наличия когнитивных нарушений, утомления и психологии индивидуума. Анализ комбинации всех перечисленных свойств индивидуума представляет собой комплексную задачу, требующую проведения множества психофизиологических экспериментов, сбора статистических данных, построения математических моделей для анализа собранных данных и построения результирующей нелинейной модели для оценки текущего состояния с учетом множества факторов. Наличие такого инструмента позволит в дальнейшем контролировать игровой эксперимент и исключать перечисленные факторы.

Одним из важных аспектов, влияющих на способность принимать решения, являются возраст-зависимые изменения в организме человека. Когнитивный статус, включающий память, мышление, двигательные реакции и внимание, а также скорость обработки информации, играет центральную роль в здоровом старении. Когнитивный спад является причиной многих трудностей даже в повседневной жизни, влияющих на самочувствие человека. Снижение эффективности принятия решений у пожилых людей объясняется когнитивными ограничениями в обработке информации [144], а также непоследовательностью их выборов [145]. В работах по исследованию возрастных изменений головного мозга на клеточном и системном уровнях была предложена концепция «когнитивного старения» [146].

Сбор данных с информацией о результатах когнитивных тестов, возрасте и поле испытуемых, был проведен с использованием экспериментальных и организационных возможностей ИББМ ННГУ им. Н.И. Лобачевского. Используемые когнитивные тесты были предложены исследователями кафедры нейропсихологии ННГУ им. Н.И. Лобачевского. Когорта испытуемых состояла из 118 человек (37 мужчин и 81 женщина) в возрасте от 19 до 85 лет. В исследовании применялись три когнитивных теста: два сенсомоторных теста (СМ1, СМ2) и тест кампиметрии (КМ). Выбранные тесты позволили охарактеризовать когнитивный статус пациентов с учетом возникающих возрастных изменений [147]. В рамках исследования на основе моделей машинного обучения были построены когнитивные часы, позволяющие определить ускорение когнитивного возраста относительно хронологического возраста индивидуума. Такой интегральный показатель характеризует суммарный вклад рассматриваемых когнитивных показателей в когнитивный статус. С применением методов кластеризации и объяснимого искусственного интеллекта было получено разложение интегрального показателя когнитивного возраста на составляющие, демонстрирующие вклад отдельных когнитивных характеристик в предсказание модели.

Наиболее качественные результаты были получены с применением машины опорных векторов с радиальным ядром, позволяющим учесть нелинейность взаимосвязей между признаками. Для отбора признаков статистические когнитивные показатели были упорядочены по уровню корреляции с возрастом. Оценка качества работы алгоритма машинного обучения при последовательном наборе признаков позволила выделить 24 наилучших показателя, дающих наименьшую кроссвалидационную ошибку при оценке возраста. При оптимальном выборе коэффициент детерминации R^2 качества оценки регрессии составил 0.52. Наиболее релевантными признаками в модели оказались времена прохождения теста кампиметрии, количество оттенков, необходимых для распознавания образа, доля некорректно определенных арифметических выражений и моторная реакция в тесте на зеркальные буквы.

Для подтверждения биологической релевантности результата полученные когнитивные часы и соответствующие показатели были сопоставлены корреляционным анализом с биологическим возрастом индивидуума. Построение аналогичных часов при обучении с биологическим и эпигенетическим возрастными в качестве целевой переменной выявило статистически меньшую ошибку

при предсказании. Такой результат демонстрирует вклад когнитивного статуса индивидуума в его эпигенетический возраст, вычисленный по различным моделям [148–150].

Результаты исследования опубликованы в работе [124], а также апробированы на конференциях [126; 127]. Получено свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ [151].

3.5 Выводы по главе 3

В данной главе были рассмотрены основные результаты сравнения статистических свойств экспериментально полученных траекторий и стратегий игроков с соответствующими результатами моделирования различными подходами. Предложена гипотеза об оптимальных средних временах достижения границы для двух случаев игры и рассмотрены соответствующие стратегии, позволяющие достичь оптимальных времен. Продемонстрирована оптимальность данных стратегий и средних времен игры для случаев малого размера поля. Гипотеза об оптимальных средних временах была подтверждена решением игры на основе теории рекурсивных игр. Приведены расчеты оптимальных средних времен игры и оптимальных стратегий для третьего случая игры двух оппонентов, оптимизирующих свои стратегии. В главе для анализа игры Random Walk Game применены подходы теории игр, численного моделирования, моделирования эволюции вероятности и натурального эксперимента, на основе которых вычислены средние времена игры, распределения времен игры и пространственные распределения фишки на поле. Полученные результаты визуализированы с использованием языка Python 3.8 и библиотек numpy, scipy, matplotlib.

Заключение

В диссертационном исследовании получены следующие результаты.

1. Построена стохастическая модель генерации степенных распределений длительностей нахождения системы в одном из двух возможных состояний за счет дробового шума. Получен аналитический способ оценки распределения длительностей для модели на основе спектрального разложения специальной матрицы переходов. Определены значения параметров, при которых реализуется либо степенное либо экспоненциальное распределение длительностей.
2. Получена аналитическая форма средней скорости колонии бактерий в случае паттерна движения с двумя чередующимися углами. Проведенный численный эксперимент позволил подтвердить корректность формулы при малом химическом градиенте, а также изучить особенности отклонений при большом градиенте.
3. Получена численная оценка параметров химической чувствительности бактерий и коэффициента диффузии при их движении в условиях нелинейной радиальной концентрации химического вещества.
4. Построена стохастическая модель, описывающая игровой конфликт двух игроков, управляющих блужданием фишки на конечной квадратной решетке.
5. Разработаны методы для расчета статистических характеристик игрового процесса при фиксированных заданных стратегиях игроков, таких как среднее время игры, распределение времен игры, распределение вероятностей наблюдения фишки в состояниях конечной решетки.
6. Вычислены оптимальные средние времена для трех случаев игры, предложены классы оптимальных стратегий и визуализированы конкретные стратегии. Предложен подход для нахождения оптимальных стратегий при произвольной стратегии оппонента, а также при оптимальной стратегии.
7. Разработано мобильное приложение Random Walk Game, реализующее игровую механику посредством сети интернет с использованием созданного веб-сервера по обработке и хранению результатов игр участников. Дополнительно разработан веб-сайт для отображения ста-

- тистической информации по результатам игр участников в режиме реального времени. Приложение опубликовано в открытом доступе на двух маркетплейсах для платформ Android и iOS.
8. Проведен масштабный эксперимент с применением мобильных и интернет-технологий, привлекший более 100 участников и позволивший собрать более 1500 игр Random Walk Game.
 9. Подтверждено соответствие эксперимента предложенной модели для трех случаев игры на основе сравнения распределений и соответствующих средних времен игры.
 10. Установлены возникающие особенности синхронизации игроков при длительных играх, связанные со снижением концентрации игроков. Длительные игры утомляют игроков, что снижает способность человека генерировать близкую к случайной последовательности выборов.
 11. Выявлены отличия стратегий игроков от оптимальных стратегий на основе сравнения статистических свойств траекторий и стратегий участников для случаев игры против стратегии равновероятного случайного выбора.

Дальнейшие исследования могут быть связаны с поиском квазистационарных состояний, возникающих в поглощающих Марковских цепях. Отдельный интерес представляет измерение уровня синхронизации между игроками, изменяющегося в течение игры. Необходимой составляющей для проведения такого типа анализа является возможность получения большего числа длительных игр между игроками, что позволит выявить причины возникновения корреляции между решениями участников на каждом ходу. Построенная в данной работе стохастическая модель игры и реализация мобильного могут быть использованы другими исследователями теории игр как отправная точка для построения игр, обладающих свойством описания решений участников популяции и воспроизведения их поведения в модели.

В заключение автор выражает благодарность научному руководителю Иванченко М. В. за руководство на разных этапах работы, поддержку, помощь в организации процесса подготовки диссертации, проверку текста диссертации, конструктивные замечания и рекомендации, и профессору Денисову С. В. за руководство на разных этапах работы, обсуждение результатов, прямое участие в игровом процессе, за идею игры, помощь в разработке дизайна игры. Также автор благодарит Тихомирова С. Н. за помощь в анализе игр, помощь

в разработке мобильного приложения, помощь в организации мероприятий и поиске участников, Карчкова Д. А. за предоставленный экскурс в разработку кроссплатформенных мобильных приложений, Забурдаева В. Ю. за постановку задач в области хемотаксиса и помощь в применении аналитического аппарата при исследовании хемотаксиса, Полевую С. А. за разработанные когнитивные тесты, Кондакову Е. В. за подготовку выборки результатов прохождения когнитивных тестов, авторов шаблона *Russian-Phd-LaTeX-Dissertation-Template* за помощь в оформлении диссертации и Пивневу Н. А. за профессиональную корректуру текста диссертации. Автор также благодарит всех участников игрового эксперимента и всех, кто сделал настоящую работу автора возможной.

Список сокращений и условных обозначений

BvB	Bot vs Bot, режим игры, в котором чистые стратегии игроков определяются равновероятно среди двух возможных выборов.
CCW	Counter Clockwise, направление вращения против часовой стрелке.
CUDA	Compute Unified Device Architecture, программно-аппаратная архитектура параллельных вычислений для графических процессоров NVidia.
CW	Clockwise, направление вращения по часовой стрелке.
GPS	Global Positioning System, система глобального позиционирования.
GSM	Global System for Mobile Communications, глобальный стандарт цифровой мобильной сотовой связи.
HTTP	HyperText Transfer Protocol, протокол передачи гипертекста.
HTTPS	HyperText Transfer Protocol Secure, расширение протокола HTTP для поддержки шифрования.
MVC	Model-View-Controller, схема разделения данных приложения и управляющей логики на три составляющие: модель, представление и контроллер.
MVVM	Model-View-ViewModel, схема разделения данных приложения и управляющей логики на три составляющие: модель, представление и контроллер.
PHP	PHP: Hypertext Preprocessor, скриптовый язык общего назначения, интенсивно применяемый для разработки веб-приложений.
PvE	Player vs Environment, режим игры: игрок против окружающей среды, в котором стратегия игрока произвольна, а стратегия второй стороны определяется равновероятным случайным выбором.
PvP	Player vs Player, режим игры двух игроков с произвольными стратегиями.

REST API	Representational state transfer Application Programming Interface, программная архитектура определяющая условия работы программного интерфейса приложения.
XSS	Cross Site Scripting, межсайтовый скриптинг – подтип атаки на веб-системы.
БД	База данных.
ГБ	Гигабайт, единица измерения количества информации.
ИТ	Информационные технологии.
КМ	Тест кампиметрии.
ОЗУ	Оперативное запоминающее устройство.
СМ	Сенсомоторный тест.
ЭВМ	Электронная вычислительная машина.

Словарь терминов

Случайный процесс : Семейство случайных величин, индексированных некоторым параметром, играющим роль времени.

Случайное блуждание : Случайный процесс, описывающий путь, состоящий из последовательности случайных шагов в математическом пространстве.

Цепь Маркова : Последовательность случайных событий с конечным или счетным числом исходов, где вероятность наступления каждого события зависит только от состояния, достигнутого в предыдущем событии

Двудольный граф : Граф, множество вершин которого можно разбить на две части таким образом, что каждое ребро графа соединяет вершину из одной части с какой-то вершиной другой части, то есть не существует рёбер между вершинами одной и той же части графа.

Антагонистические игры : Некооперативная игра, в которой участвуют два или более игроков, выигрыши которых противоположны.

Некооперативная игра : Математическая модель взаимодействия нескольких сторон (игроков), в процессе которого они не могут формировать коалиции и координировать свои действия.

Матрица Теплица : Матрица, в которой на всех диагоналях, параллельных главной, стоят равные элементы.

Список литературы

1. Tree of Motility – A Proposed History of Motility Systems in the Tree of Life / M. Miyata [et al.] // *Genes to Cells*. — 2020. — Vol. 25, no. 1. — P. 6—21.
2. *Boyer, D.* Modelling the Mobility of Living Organisms in Heterogeneous Landscapes: Does Memory Improve Foraging Success? / D. Boyer, P. D. Walsh // *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*. — 2010. — Vol. 368, no. 1933. — P. 5645—5659.
3. *Zaburdaev, V.* L'evy walks / V. Zaburdaev, S. Denisov, J. Klafter // *Rev. Mod. Phys.* — 2015. — Vol. 87, no. 2. — P. 483—530.
4. *Turchin, P.* Quantitative Analysis of Movement: Measuring and Modeling Population Redistribution in Animals and Plants / P. Turchin. — Sunderland, Mass : Sinauer, 1998.
5. Scaling Laws of Marine Predator Search Behaviour / D. W. Sims [et al.] // *Nature*. — 2008. — Vol. 451, no. 7182. — P. 1098—1102.
6. *Shlesinger, M. F.* Random Walks with Infinite Spatial and Temporal Moments / M. F. Shlesinger, J. Klafter, Y. M. Wong // *Journal of Statistical Physics*. — 1982. — Vol. 27, no. 3. — P. 499—512.
7. A Movement Ecology Paradigm for Unifying Organismal Movement Research / R. Nathan [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2008. — Vol. 105, no. 49. — P. 19052—19059.
8. *Berg, H. C.* Random Walks in Biology / H. C. Berg. — Princeton University Press, 1993.
9. *Berg, H. C.* E. Coli in Motion / H. C. Berg. — Springer Science & Business Media, 2004.
10. *Berg, H. C.* Chemotaxis in Escherichia Coli Analysed by Three-dimensional Tracking / H. C. Berg, D. A. Brown // *Nature*. — 1972. — Vol. 239, no. 5374. — P. 500—504.
11. *Turner, L.* Real-Time Imaging of Fluorescent Flagellar Filaments / L. Turner, W. S. Ryu, H. C. Berg // *Journal of Bacteriology*. — 2000. — Vol. 182, no. 10. — P. 2793—2801.

12. A Bacterial Swimmer with Two Alternating Speeds of Propagation / M. Theves [et al.] // *Biophysical Journal*. — 2013. — Vol. 105, no. 8. — P. 1915—1924.
13. *Vorotnikov, A. V. Chemotaxis: Movement, Direction, Control* / A. V. Vorotnikov // *Biochemistry (Moscow)*. — 2011. — Vol. 76, no. 13. — P. 1528—1555.
14. *Milo, R. Cell Biology by the Numbers* / R. Milo, R. Phillips. — 1st edition. — New York, NY : Garland Science, 2015.
15. *Страйер, Л. Биохимия: в 3-х томах* / Л. Страйер, С. Е. Северин. — Москва : Мир, 1984.
16. *Gennes, P.-G. de. Chemotaxis: the role of internal delays* / P.-G. de Gennes // *European biophysics journal: EBJ*. — 2004. — Vol. 33, no. 8. — P. 691—693.
17. *Pearson, K. The Problem of the Random Walk* / K. Pearson // *Nature*. — 1905. — Vol. 72, no. 1865. — P. 294—294.
18. *Rayleigh. The Problem of the Random Walk* / Rayleigh // *Nature*. — 1905. — Vol. 72, no. 1866. — P. 318—318.
19. *Rayleigh. LXI. Acoustical observations* / Rayleigh // *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*. — 1877. — Vol. 3, no. 20. — P. 456—464.
20. *Pólya, G. Über eine Aufgabe der Wahrscheinlichkeitsrechnung betreffend die Irrfahrt im Straßennetz* / G. Pólya // *Math. Ann.* — 1921. — Vol. 84, no. 1. — P. 149—160.
21. *Temperley, H. Combinatorial Problems Suggested by the Statistical Mechanics of Domains and of Rubber-Like Molecules* / H. Temperley // *Phys. Rev.* — 1956. — Vol. 103, no. 1. — P. 1—16.
22. *Kuhn, W. Über die Kinetik des Abbaues hochmolekularer Ketten* / W. Kuhn // *Berichte der deutschen chemischen Gesellschaft (A and B Series)*. — 1930. — Vol. 63, no. 6. — P. 1503—1509.
23. *Flory, P. J. Principles of polymer chemistry* / P. J. Flory. — Ithaca, N.Y. : Cornell University Press, 1953. — 672 p. — (George Fisher Baker non-resident lectureship in chemistry at Cornell University).

24. *Gee, G.* The interaction between rubber and liquids. VIII. A new examination of the thermodynamic properties of the system rubber + benzene / G. Gee, W. J. C. Orr // *Trans. Faraday Soc.* — 1946. — Vol. 42. — P. 507—517.
25. *Ising, E.* Beitrag zur Theorie des Ferromagnetismus / E. Ising // *Z. Physik.* — 1925. — Vol. 31, no. 1. — P. 253—258.
26. *Tricomi, F. G.* Funzioni ipergeometriche confluenti / F. G. Tricomi. — Roma : Edizioni cremonese, 1954. — 309 p. — (Consiglio nazionale delle ricerche. Monografie matematiche ; 1).
27. *Waerden, B. L. van der.* Die lange Reichweite der regelmäßigen Atomanordnung in Mischkristallen / B. L. van der Waerden // *Z. Physik.* — 1941. — Vol. 118, no. 7. — P. 473—488.
28. *Markov, A. A.* Wahrscheinlichkeitsrechnung / A. A. Markov, H. Liebmann. — Leipzig : Teubner, 1912. — 317 p.
29. Вероятность 2: Суммы и последовательности случайных величин - стационарные, мартингалы, марковские цепи. — Москва : Изд-во МЦНМО, 2021. — 416 с.
30. *Chowdhury, D.* 100 Years of Einstein's Theory of Brownian Motion: From Pollen Grains to Protein Trains—1 / D. Chowdhury // *Resonance.* — 2005. — Vol. 10, no. 9. — P. 63—78.
31. *Strecker, H.* Alexandr A. Chuprov: Life, Work, Correspondence / H. Strecker. — 2nd ed. edition. — Goettingen : Vandenhoeck & Ruprecht, 2011.
32. *Bachelier, L.* Théorie de La Spéculation / L. Bachelier // *Annales scientifiques de l'École Normale Supérieure.* — 1900. — Vol. 17. — P. 21—86.
33. *Brown, R.* A Brief Account of Microscopical Observations Made in the Months of June, July, and August, 1827, on the Particles Contained in the Pollen of Plants; and on the General Existence of Active Molecules in Organic and Inorganic Bodies / R. Brown // *The Miscellaneous Botanical Works of Robert Brown.* — Cambridge University Press, 2015. — P. 463—486.
34. *Fourier, J.-B.-J.* Théorie Analytique de La Chaleur, Par M. Fourier / J.-B.-J. Fourier. — Chez Firmin Didot, père et fils, 1822.

35. *Einstein, A.* Über Die von Der Molekularkinetischen Theorie Der Wärme Geforderte Bewegung von in Ruhenden Flüssigkeiten Suspendierten Teilchen / A. Einstein // Annalen der Physik. — 1905. — Vol. 322. — P. 549—560.
36. *von Smoluchowski, M.* Zur Kinetischen Theorie Der Brownschen Molekularbewegung Und Der Suspensionen / M. von Smoluchowski // Annalen der Physik. — 1906. — Vol. 326, no. 14. — P. 756—780.
37. *Perrin, J.* Les Atomes / J. Perrin. — Paris, France : Librairie Félix Alcan, 1921.
38. *Wiener, N.* The Average of an Analytic Functional and the Brownian Movement / N. Wiener // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 1921. — Vol. 7, no. 10. — P. 294—298.
39. *Taylor, G. I.* Diffusion by Continuous Movements / G. I. Taylor // Proceedings of the London Mathematical Society. — 1922. — Vol. s2—20, no. 1. — P. 196—212.
40. *Fürth, R.* Zur Beweglichkeitsbestimmung Aus Der Brownschen Bewegung an Einem Einzelteilchen. III / R. Fürth // Annalen der Physik. — 1920. — Vol. 368, no. 22. — P. 521—536.
41. *Давыдов, Б.* Уравнение диффузии с учетом молекулярной скорости / Б. Давыдов // Доклады Академии наук. — 1934. — № 2. — С. 474—478.
42. *Kirchhoff, G.* Ueber Die Bewegung Der Elektrizität in Drähten / G. Kirchhoff // Annalen der Physik und Chemie. — 1857. — Vol. 176, no. 2. — P. 193—217.
43. *Goldstein, S.* On Diffusion by Discontinuous Movements and on the Telegraph Equation / S. Goldstein // The Quarterly Journal of Mechanics and Applied Mathematics. — 1951. — Vol. 4, no. 2. — P. 129—156.
44. *Montroll, E. W.* Random Walks on Lattices. II / E. W. Montroll, G. H. Weiss // Journal of Mathematical Physics. — 1965. — Vol. 6, no. 2. — P. 167—181.
45. *Richardson, L. F.* Atmospheric Diffusion Shown on a Distance-Neighbour Graph / L. F. Richardson, G. T. Walker // Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Containing Papers of a Mathematical and Physical Character. — 1926. — Vol. 110, no. 756. — P. 709—737.

46. *Гнеденко, Б. В.* Предельные распределения для сумм независимых случайных величин / Б. В. Гнеденко, А. Н. Колмогоров. — Москва Ленинград : Гос. изд-во техн.-теорет. лит, 1949.
47. *Lévy, P.* Théorie de l'addition Des Variables Aléatoires / P. Lévy. — Gauthier-Villars, 1937.
48. *Mandelbrot, B. B.* The Fractal Geometry of Nature / B. B. Mandelbrot. — Henry Holt and Company, 1983.
49. *Shlesinger, M. F.* Lévy Walks Versus Lévy Flights / M. F. Shlesinger, J. Klafter // On Growth and Form / ed. by H. E. Stanley, N. Ostrowsky. — Dordrecht : Springer Netherlands, 1986. — P. 279—283.
50. Lévy Flight Search Patterns of Wandering Albatrosses / G. M. Viswanathan [et al.] // Nature. — 1996. — Vol. 381, no. 6581. — P. 413—415.
51. Optimizing the Success of Random Searches / G. M. Viswanathan [et al.] // Nature. — 1999. — Vol. 401, no. 6756. — P. 911—914.
52. *Iacopini, I.* Network Dynamics of Innovation Processes / I. Iacopini, S. Milojević, V. Latora // Physical Review Letters. — 2018. — Vol. 120, no. 4. — P. 048301.
53. Genetic noise mechanism for power-law switching in bacterial flagellar motors / M. Krivonosov [et al.] // Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical. — 2018. — Vol. 51. — P. 265601.
54. Chemotactic drift speed for bacterial motility pattern with two alternating turning events / E. Pankratova [et al.] // PLoS ONE. — 2018. — Vol. 13, no. 1. — E0190434.
55. *Li, H.* An Evolutionary Game Model of Financial Markets with Heterogeneous Players / H. Li, C. Wu, M. Yuan // Procedia Computer Science. — 2013. — Vol. 17. — P. 958—964. — (First International Conference on Information Technology and Quantitative Management).
56. *Friedman, D.* Towards evolutionary game models of financial markets / D. Friedman // Quantitative Finance. — 2001. — Vol. 1, no. 1. — P. 177—185.

57. *Marques, L.* Particle swarm-based olfactory guided search / L. Marques, U. Nunes, A. T. de Almeida // *Autonomous Robots*. — 2006. — Vol. 20, no. 3. — P. 277—287.
58. *Xiong, C.* Intelligent Robotics and Applications: First International Conference, ICIRA 2008 Wuhan, China, October 15-17, 2008 Proceedings, Part II / C. Xiong, Y. Huang, Y. Xiong. — Springer, 2008. — 1288 p.
59. *Outlaw, N.* Markov Chains, Random Walks, and Card Shuffling : Master's thesis / Outlaw Nolan. — East Carolina University, 2016.
60. *Dankel, T. G.* A Long Game: Racing Random Walkers / T. G. Dankel, J. L. Brown // *The Mathematical Gazette*. — 2004. — Vol. 88, no. 511. — P. 57—67.
61. *Dshalalow, J. H.* Random Walk Analysis in Antagonistic Stochastic Games / J. H. Dshalalow // *Stochastic Analysis and Applications*. — 2008. — Vol. 26, no. 4. — P. 738—783.
62. *Baldi, A.* Intransitiveness: From Games to Random Walks / A. Baldi, F. Bagnoli // *Future Internet*. — 2020. — Vol. 12, no. 9. — P. 151.
63. *Feller, W.* An Introduction to Probability Theory and Its Applications, Vol. 1, 3rd Edition / W. Feller. — 3rd edition. — S.l. : Wiley, 1968. — 509 p.
64. The second will be first: competition on directed networks / G. Cencetti [et al.] // *Sci Rep*. — 2016. — Vol. 6. — P. 27116.
65. Trapping in complex networks / A. Kittas [et al.] // *EPL*. — 2008. — Vol. 84, no. 4. — P. 40008.
66. Random-walk simulation of diffusion-controlled processes among static traps / S. B. Lee [et al.] // *Phys. Rev. B*. — 1989. — Vol. 39, no. 16. — P. 11833—11839.
67. *Романовский, И. В.* Случайные блуждания игрового типа / И. В. Романовский // *Теория вероятностей и ее применения*. — 1961. — Т. 6, № 4. — С. 426—429.
68. *Реньи, А. А.* Трилогия о математике / А. А. Реньи. — М : Мир, 1980. — 376 с. — (Н. Т. В мире науки и техники; 75).
69. *Hald, A.* A History of Probability and Statistics and Their Applications before 1750 / A. Hald. — 1st edition. — Wiley-Interscience, 2003. — 586 p.

70. *Huygens, C.* Christiani Hugenii Libellus de Ratiociniis in Ludo Aleae: Or, The Value of All Chances in Games of Fortune; Cards, Dice, Wagers, Lotteries, &c. Mathematically Demonstrated / C. Huygens. — S. Keimer, 1714. — 82 p.
71. *Orr, C. R.* A Computer Algebra Approach to the Discrete Dirichlet Problem / C. R. Orr, D. Zeilberger // Journal of Symbolic Computation. — 1994. — Vol. 18, no. 1. — P. 87—90.
72. Maple V Programming Guide: For Release 5 / M. B. Monagan [et al.]. — Springer Science & Business Media, 2012.
73. *Kmet, A.* Gambler's Ruin Problem in Several Dimensions / A. Kmet, M. Petkovšek // Advances in Applied Mathematics. — 2002. — Vol. 28, no. 2. — P. 107—118.
74. *Bellman, R. E.* Decision Making in the Face of Uncertainty – I: Uncertain Outcome : tech. rep. / R. E. Bellman ; RAND Corporation. — 1954. — P—568.
75. *Bellman, R. E.* Decision-Making in the Face of Uncertainty &mdash II : tech. rep. / R. E. Bellman ; RAND Corporation. — 1954. — P—593.
76. *Nash, J.* Non-Cooperative Games / J. Nash // Annals of Mathematics. — 1951. — Vol. 54, no. 2. — P. 286—295.
77. *Bellman, R. E.* On Non-Zero Games and Stochastic Processes : tech. rep. / R. E. Bellman, J. P. Lasalle ; RAND Corporation. — 1949. — RM-212—PR.
78. *Hausner, M.* Games of Survival : tech. rep. / M. Hausner ; RAND Corporation. — 1952. — RM—776.
79. *Peisakoff, M. P.* More on Games of Survival : tech. rep. / M. P. Peisakoff ; RAND Corporation. — 1952. — RM—884.
80. *Milnor, J. W.* On Games of Survival : tech. rep. / J. W. Milnor, L. S. Shapley ; RAND Corporation. — 1956. — P—622.
81. *Соболь, И. М.* Метод Монте-Карло / И. М. Соболь. — Москва : Наука, 1968. — 64 с. — (Популярные лекции по математике ; Вып. 46).
82. *Барбрук, Р.* Интернет-революция / Р. Барбрук. — Москва : Ад Маргинем Пресс, 2015. — 127 с.

83. *Тесленко, И. Б.* История Развития Сотовой Связи В России И За Рубежом / И. Б. Тесленко, А. О. Царев // Материалы II международной научно-практической конференции, приуроченной ко Дню Российской науки. — Общество с ограниченной ответственностью "АМиСта", 2018. — С. 204—207.
84. Advantages and challenges in using mobile apps for field experiments: A systematic review and a case study / J. Zhang [et al.] // *Mobile Media & Communication*. — 2018. — Vol. 6, no. 2. — P. 179—196.
85. Conducting large, repeated, multi-game economic experiments using mobile platforms / Z. Li [et al.] // *PLOS ONE*. — 2021. — Vol. 16, no. 4. — e0250668.
86. Efficacy and causal mechanism of an online social media intervention to increase physical activity: Results of a randomized controlled trial / J. Zhang [et al.] // *Preventive Medicine Reports*. — 2015. — Vol. 2. — P. 651—657.
87. *Serkh, K.* Optimal Schedules of Light Exposure for Rapidly Correcting Circadian Misalignment / K. Serkh, D. B. Forger // *PLOS Computational Biology*. — 2014. — Vol. 10, no. 4. — e1003523.
88. *Menon, B. M.* An Application Suite: Effectiveness in Tracking and Monitoring of Skill Training Programs / B. M. Menon, P. Aswathi, S. Lekha // *Proceedings of International Conference on Recent Trends in Machine Learning, IoT, Smart Cities and Applications* / ed. by V. K. Gunjan, J. M. Zurada. — Singapore : Springer, 2021. — P. 425—433. — (Advances in Intelligent Systems and Computing).
89. The geography of crime fear: A pilot study exploring event-based perceptions of risk using mobile technology / M. L. Chataway [et al.] // *Applied Geography*. — 2017. — Vol. 86. — P. 300—307.
90. Механизм генерации степенных переключений в бактериальных жгутиковых моторах с помощью белкового шума / М. И. Кривонос [и др.] // *Биосистемы: организация, поведение, управление: Тезисы докладов 71-й Всероссийской с международным участием школы конференции молодых ученых*. — Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2018. — С. 112.

91. *Кривоносов, М. И.* Оценка параметров в модели бактерий при движении к химическому аттрактанту на основе метода Монте-Карло / М. И. Кривоносов, С. В. Денисов // Труды XXVII научной конференции по радиофизике. — Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2023. — в печати.
92. From molecular noise to behavioural variability in a single bacterium / E. Korobkova [et al.] // *Nature*. — 2004. — Vol. 428, no. 6982. — P. 574—578.
93. *Tu, Y.* How White Noise Generates Power-Law Switching in Bacterial Flagellar Motors / Y. Tu, G. Grinstein // *Physical Review Letters*. — 2005. — Vol. 94, no. 20. — P. 208101.
94. *Khan, S.* The steady-state counterclockwise/clockwise ratio of bacterial flagellar motors is regulated by protonmotive force / S. Khan, R. M. Macnab // *Journal of Molecular Biology*. — 1980. — Vol. 138, no. 3. — P. 563—597.
95. Adaptability of non-genetic diversity in bacterial chemotaxis / N. W. Frankel [et al.] // *eLife* / ed. by E. Marder. — 2014. — Vol. 3. — e03526.
96. *Gillespie, D. T.* Stochastic Simulation of Chemical Kinetics / D. T. Gillespie // *Annual Review of Physical Chemistry*. — 2007. — Vol. 58, no. 1. — P. 35—55.
97. *Магнус, Я. Р.* Эконометрика. Начальный курс: учебник / Я. Р. Магнус, П. К. Катышев, А. А. Пересецкий. — 9-е изд., испр. — Москва : Изд. дом Дело, 2021. — (Учебники Президентской академии).
98. Generalized Lévy walks and the role of chemokines in migration of effector CD8⁺ T cells / T. H. Harris [et al.] // *Nature*. — 2012. — Vol. 486, no. 7404. — P. 545—548.
99. *Levitov, L. S.* Electron counting statistics and coherent states of electric current / L. S. Levitov, H. Lee, G. B. Lesovik // *Journal of Mathematical Physics*. — 1996. — Vol. 37, no. 10. — P. 4845—4866.
100. *Тихонов, В.* Марковские процессы / В. Тихонов, М. Миронов. — Москва : Сов. радио, 1977.
101. *Doom, E. van.* A Fluid Reservoir Regulated by a Birth-Death Process / E. van Doom, A. A. Jagers, J. de Wit // *Communications in Statistics. Stochastic Models*. — 1988. — Vol. 4, no. 3. — P. 457—472.

102. *Ван Кампен, Н. Г.* Стохастические процессы в физике и химии / Н. Г. Ван Кампен, С. С. Моисеев, Г. А. Хоменко. — Москва : Высшая школа, 1990.
103. *Mordovina, U.* Full-counting statistics of random transition-rate matrices / U. Mordovina, C. Emary // *Physical Review E*. — 2013. — Vol. 88, no. 6. — P. 062148.
104. *Munsky, B.* The finite state projection algorithm for the solution of the chemical master equation / B. Munsky, M. Khammash // *The Journal of Chemical Physics*. — 2006. — Vol. 124, no. 4. — P. 044104.
105. Bacterial flagellum as a propeller and as a rudder for efficient chemotaxis / L. Xie [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. — 2011. — Vol. 108, no. 6. — P. 2246—2251.
106. High-throughput 3D tracking of bacteria on a standard phase contrast microscope / K. M. Taute [et al.] // *Nature Communications*. — 2015. — Vol. 6, no. 1. — P. 8776.
107. *Son, K.* Bacteria Can Exploit a Flagellar Buckling Instability to Change Direction / K. Son, J. S. Guasto, R. Stocker // *Nature Physics*. — 2013. — Vol. 9, no. 8. — P. 494—498.
108. Helical Motion of the Cell Body Enhances *Caulobacter Crescentus* Motility / B. Liu [et al.] // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. — 2014. — Vol. 111, no. 31. — P. 11252—11256.
109. *Stocker, R.* Reverse and Flick: Hybrid Locomotion in Bacteria / R. Stocker // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. — 2011. — Vol. 108, no. 7. — P. 2635—2636.
110. *Altindal, T.* Implications of Three-Step Swimming Patterns in Bacterial Chemotaxis / T. Altindal, L. Xie, X.-L. Wu // *Biophysical Journal*. — 2011. — Vol. 100, no. 1. — P. 32—41.
111. *Block, S. M.* Adaptation Kinetics in Bacterial Chemotaxis / S. M. Block, J. E. Segall, H. C. Berg // *Journal of Bacteriology*. — 1983. — Vol. 154, no. 1. — P. 312—323.
112. *Taktikos, J.* How the Motility Pattern of Bacteria Affects Their Dispersal and Chemotaxis / J. Taktikos, H. Stark, V. Zaburdaev // *PLOS ONE*. — 2013. — Vol. 8, no. 12. — e81936.

113. *Xie, L.* An Element of Determinism in a Stochastic Flagellar Motor Switch / L. Xie, T. Altindal, X.-L. Wu // PLOS ONE. — 2015. — Vol. 10, no. 11. — e0141654.
114. *Xie, L.* Marine Bacterial Chemoresponse to a Stepwise Chemoattractant Stimulus / L. Xie, C. Lu, X.-L. Wu // Biophysical Journal. — 2015. — Vol. 108, no. 3. — P. 766—774.
115. *Locsei, J. T.* Persistence of Direction Increases the Drift Velocity of Run and Tumble Chemotaxis / J. T. Locsei // Journal of Mathematical Biology. — 2007. — Vol. 55, no. 1. — P. 41—60.
116. *Pasupathy, R.* Generating Nonhomogeneous Poisson Processes / R. Pasupathy // Wiley Encyclopedia of Operations Research and Management Science. — Hoboken, NJ, USA : John Wiley & Sons, Inc., 2011.
117. *Marino, R.* Dynamics and Thermodynamics of Translational and Rotational Diffusion Processes Driven out of Equilibrium : PhD thesis / Marino Raffaele. — 2016.
118. *Grabert, H.* Microdynamics and Time-Evolution of Macroscopic Non-Markovian Systems / H. Grabert, P. Talkner, P. Hänggi // Zeitschrift für Physik B Condensed Matter. — 1977. — Vol. 26, no. 4. — P. 389—395.
119. *Celani, A.* Bacterial Strategies for Chemotaxis Response / A. Celani, M. Vergassola // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. — 2010. — Vol. 107, no. 4. — P. 1391—1396.
120. *Keller, E. F.* Model for Chemotaxis / E. F. Keller, L. A. Segel // Journal of Theoretical Biology. — 1971. — Vol. 30, no. 2. — P. 225—234.
121. *Pyke, G. H.* Understanding movements of organisms: it's time to abandon the Lévy foraging hypothesis / G. H. Pyke // Methods in Ecology and Evolution. — 2015. — Vol. 6, no. 1. — P. 1—16.
122. Sensory perception plays a larger role in foraging efficiency than heavy-tailed movement strategies / D. E. LaScala-Gruenewald [et al.] // Ecological Modelling. — 2019. — Vol. 404, issue C. — P. 69—82.
123. *Krivososov, M.* Strategies and First-Absorption Times in the Random Walk Game / M. Krivososov, S. Tikhomirov // Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics. — 2023. — Vol. 31, no. 3. — P. 334—350.

124. A New Cognitive Clock Matching Phenotypic and Epigenetic Ages / M. I. Krivonosov [et al.] // *Translational Psychiatry*. — 2022. — Vol. 12, no. 1. — P. 1—9.
125. *Кривоносов, М.* Исследование времени достижения границы в случайных блужданиях на квадратной двумерной решетке индуцированных игровым конфликтом / М. Кривоносов, С. Тихомиров, С. Денисов // *Труды XXVI научной конференции по радиофизике*. — Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2022. — С. 445—448.
126. Сравнение моделей оценки биологического возраста на основе когнитивного статуса / М. И. Кривоносов [и др.] // *Биосистемы: организация, поведение, управление: Тезисы докладов 74-й Всероссийской с международным участием школы конференции молодых ученых, посвященной памяти проф. А.П. Веселова*. — Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2021. — С. 124.
127. Biological age prediction based on cognitive quantifiers / M. I. Krivonosov [et al.] // *Conference proceedings 3rd International Conference Volga Neuroscience Meeting 2021*. — Nizhny Novgorod State University N.I. Lobachevsky, 2021. — P. 120—121.
128. *Кривоносов, М. И.* Среднее время поглощения в игровых случайных блужданиях на квадратной решетке / М. И. Кривоносов, С. Тихомиров // *Нелинейные дни в Саратове для молодых: сборник научных трудов*. — Саратовский университет, 2023. — С. 55—56.
129. *Krivonosov, M. I.* Random Walk – Apps on Google Play [Электронный ресурс] / M. I. Krivonosov, S. N. Tikhomirov. — 2020. — URL: <https://play.google.com/store/apps/details?id=com.scigames.RWGame>.
130. *Krivonosov, M. I.* Random Walk! on the App Store [Электронный ресурс] / M. I. Krivonosov, S. N. Tikhomirov. — 2021. — URL: <https://apps.apple.com/us/app/random-walk/id1564589250>.
131. *Свидетельство о гос. регистрации программы для ЭВМ.* Программа для моделирования эволюции вероятности и расчета среднего времени поглощения в антагонистической игре двух игроков, управляющих

- случайным блужданием на решетке / М. И. Кривонос ; заявитель и правообладатель Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. — № 2022669824 ; заявл. 07.11.2022 ; опубл. 07.11.2022, 2022680803 (Рос. Федерация).
132. *Krivososov, M. I.* RWAnalyzer - Jupyter Notebook project for analysis Random Walk results [Электронный ресурс] / М. I. Krivososov, S. N. Tikhomirov. — 2021. — URL: <https://github.com/SermanVS/RWAnalyzer>.
 133. *Gagniuc, P. A.* Markov chains: from theory to implementation and experimentation / P. A. Gagniuc. — Hoboken, NJ : John Wiley & Sons, 2017. — 256 p.
 134. *Kemeny, J. G.* Finite Markov Chains: With a New Appendix "Generalization of a Fundamental Matrix" / J. G. Kemeny, J. L. Snell. — New York, 1976. — 238 p.
 135. *Matsumoto, M.* Mersenne twister: a 623-dimensionally equidistributed uniform pseudo-random number generator / M. Matsumoto, T. Nishimura // ACM Trans. Model. Comput. Simul. — 1998. — Vol. 8, no. 1. — P. 3—30.
 136. *Reese, W.* Nginx: the high-performance web server and reverse proxy / W. Reese // Linux J. — 2008. — Vol. 2008, no. 173. — P. 2.
 137. *Никсон, Р.* Создаем динамические веб-сайты с помощью PHP, MySQL JavaScript, CSS и HTML5: 12+ / Р. Никсон. — 4-е изд. — Москва [и др.] : Питер, 2016. — 766 с.
 138. *Pitt, C.* Pro PHP 8 MVC: Model View Controller Architecture-Driven Application Development / C. Pitt. — Place of publication not identified, 2021. — 388 p.
 139. *Stuttard, D.* The Web Application Hacker's Handbook: Finding and Exploiting Security Flaws / D. Stuttard, M. Pinto. — Indianapolis, IN : Chichester, 2011. — 912 p.
 140. *Sole, A. D.* Xamarin with Visual Studio: Launch your mobile development career by creating Android and iOS applications using .NET and C# / A. D. Sole. — S.l. : BPB Publications, 2022. — 468 p.
 141. *Luce, R. D.* Games and Decisions: Introduction and Critical Survey / R. D. Luce, H. Raiffa. — Oxford, England : Wiley, 1957. — P. 509.

142. *Everett, H.* 2. Recursive Games / H. Everett // Contributions to the Theory of Games (AM-39), Volume III. — Princeton University Press, 1958. — P. 47—78.
143. *Оуэн, Г.* Теория игр / Г. Оуэн. — Москва : Мир, 1971. — 228 с.
144. *Frey, R.* The Role of Cognitive Abilities in Decisions from Experience: Age Differences Emerge as a Function of Choice Set Size / R. Frey, R. Mata, R. Hertwig // Cognition. — 2015. — Vol. 142. — P. 60—80.
145. Task Complexity and Older Adults' Decision-Making Competence / M. L. Finucane [et al.] // Psychology and Aging. — 2005. — Vol. 20, no. 1. — P. 71—84.
146. *Blazer, D. G.* Cognitive Aging: What We Fear and What We Know / D. G. Blazer // Perspectives in Biology and Medicine. — 2017. — Vol. 60, no. 4. — P. 569—582.
147. Event-Related Telemetry of Heart Rate for Personalized Remote Monitoring of Cognitive Functions and Stress under Conditions of Everyday Activity / S. Polevaya [et al.] // Sovremennye tehnologii v medicine. — 2019. — Vol. 11, no. 1. — P. 109.
148. An Epigenetic Biomarker of Aging for Lifespan and Healthspan / M. E. Levine [et al.] // Aging (Albany NY). — 2018. — Vol. 10, no. 4. — P. 573—591.
149. *Horvath, S.* DNA Methylation Age of Human Tissues and Cell Types / S. Horvath // Genome Biology. — 2013. — Vol. 14, no. 10. — P. 3156.
150. DNA Methylation GrimAge Strongly Predicts Lifespan and Healthspan / A. T. Lu [et al.] // Aging. — 2019. — Vol. 11, no. 2. — P. 303—327.
151. *Свидетельство о гос. регистрации программы для ЭВМ.* Программа для вычисления когнитивного возраста индивидуума на основе результатов прохождения сенсомоторных тестов и теста кампиметрии / М. И. Кривоносов ; заявитель и правообладатель Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. — № 2022666873 ; заявл. 15.09.2022 ; опубл. 21.09.2022, 2022667482 (Рос. Федерация).

Список рисунков

- 2.1 (а) Плотности вероятности длительностей в состоянии ССW для различных значений времени релаксации белка CheY-P, τ .
 Остальные параметры: $\alpha = 10$, $Y_0 = 20$, $K_0 = 1$; (б) Плотности вероятности длительностей CW и ССW для $\alpha^+ = 1$, $\alpha^- = 10$, $Y_0 = 20$, $\tau = 50$, $K_0 = 1$. Штриховыми линиями обозначены участки со степенной асимптотикой с показателями $\gamma = 2.09$ (а) и 2.18 (б), коэффициент детерминации которого $R^2 = 0.98$, количество реализаций $N_{ccw} = N_{cw} = 10^{10}$, $t \in [1, 100]$. На вставке повторно представлены плотности вероятностей длительностей с логарифмической шкалой по оси ординат 35
- 2.2 Показатель степени γ для степенного участка плотности вероятности длительности ССW в зависимости от двух параметров: (а) среднего числа молекул CheY-P Y_0 и чувствительности α для фиксированного $\tau = 50$, (б) среднего числа молекул CheY-P Y_0 и времени корреляции τ при фиксированных $\alpha = 10$ и $K_0 = 1$. В белой области не наблюдается степенная асимптотика распределений длительности. Плотности для комбинаций параметров, отмеченных на панелях (а) и (б) цифрами 1,2,3, показаны на панелях (в) и (г) соответственно 37
- 2.3 Плотность вероятности длительности для состояний CW и ССW при $\alpha^- = 30$, $\alpha^+ = 1$, $Y_0 = 10$, $\tau = 50$, $K_d = 2$, $K_0^+ = 100$, $K_0^- = 0.2$. Штриховая линия – степенная зависимость с $\gamma = 3.18$, $R^2 = 0.999$, $N_{ccw} = 10^{11}$, $t \in [0.1, 20]$. На вставке повторно представлены плотности вероятностей длительностей с логарифмической шкалой по оси ординат 38

- 2.4 Показатель степени γ для степенного участка плотности вероятности длительности CCW в зависимости от двух параметров: (а) константы насыщения K_d и среднего числа молекул CheY-P Y_0 для фиксированного параметра $\alpha^- = 30$, (б) константы насыщения K_d и параметра чувствительности α^- при фиксированном параметре $Y_0 = 10$. Остальные параметры модели были выбраны $\alpha^+ = 1$, $\tau = 50$, $K_0^+ = 100$, $K_0^- = 0.2$. В белой области не наблюдается степенная асимптотика распределений длительности (гипотеза о наличии степенного участка отклоняется). Плотности для комбинаций параметров, отмеченных на панелях (а) и (б) цифрами 1,2,3,4, показаны на панелях (в) и (г) 39
- 2.5 Диаграмма переходов марковского процесса (2.5), построенного для кинетической модели, описываемой уравнениями (2.1) и (2.2) 41
- 2.6 Плотности вероятности длительностей CCW, полученные с применением двух подходов: оранжевая линия – подход full-counting statistics для процесса, описываемого основным уравнением (2.11), с усечением при $Y_{max} = 100$; синяя линия – метод Гиллеспи [96] для исходной кинетической модели (2.1) и (2.2). На вставке показано распределение вероятности $P_S(Y)$ для начального распределения состояний CCW относительно числа молекул Y , (2.17). Параметры модели были выбраны эквивалентно параметрам на Рисунке 2.1б 45
- 2.7 Пример траектории движения бактерии *V. alginolyticus* без хемоаттрактанта, полученной в эксперименте [105]. Зеленые и красные сегменты соответствуют этапам прямолинейного движения и реверсивного движения соответственно 46
- 2.8 Средняя скорость смещения бактерий без вращательной диффузии $D_r = 0 \frac{\text{рад}^2}{\text{с}}$, $|\nabla c| = 0.05 \text{мкм}^{-4}$. (а) Зеленая поверхность показывает результат вычисления по аналитически полученной формуле $v_d(\alpha, \beta)$ (2.49) в зависимости от параметров α, β ; маркерами показаны значения средней скорости смещения, полученные методом численного моделирования. (б) Зависимости средней скорости смещения от параметра α для четырех значений β : $\beta = 1$ (желтый), $\beta = \alpha$ (красный), $\beta = -1$ (синий), $\beta = 0$ (фиолетовый). Линиями обозначены вычисления по формуле (2.49), маркерами – значения, полученные в численном эксперименте 61

- 2.9 Средняя скорость смещения бактерий с учетом вращательной диффузии $D_r = 0.2 \frac{\text{рад}^2}{\text{с}}$, $|\nabla c| = 0.05 \text{мкм}^{-4}$. (а) Зеленая поверхность показывает результат вычисления по аналитически полученной формуле $v_d(\alpha, \beta)$ (2.49) в зависимости от параметров α, β ; маркерами показаны значения средней скорости смещения, полученные методом численного моделирования. (б) Зависимости средней скорости смещения от параметра α для четырех значений β : $\beta = 1$ (желтый), $\beta = \alpha$ (красный), $\beta = -1$ (синий), $\beta = 0$ (фиолетовый). Линиями обозначены вычисления по формуле (2.49), маркерами – значения полученные из численного эксперимента 62
- 2.10 Зависимость средней скорости смещения бактерий от абсолютного значения градиента: красная линия обозначает аналитически вычисленный результат по формуле (2.49), маркеры – результаты численного эксперимента, при параметрах $D_r = 0.2 \frac{\text{рад}^2}{\text{с}}$, $\alpha = -0.34$, $\beta = -1$ 63
- 3.1 (а) Кнопки управления для игрока А, целью которого является удержание фишки внутри поля как можно дольше (центр), и для игрока В, целью которого является скорейшее достижение границы. (б) Пример определения выбора результирующего движения фишки: игрок А выбрал первую строку (кнопку), ограничив движение направлениями вверх и вправо, игрок В выбрал второй столбец, ограничив направления вправо и влево. В результате таких выборов игроков направление, которое выбрали оба игрока, оказывается на пересечении соответствующих столбца и строки, что дает итоговое направление движения – вправо 68
- 3.2 Скриншот приложения Random Walk Game. Строка заголовка состоит из текущего количества ходов, целей игроков и количества ходов в самой длинной игре. Игрок видит игровое поле, положение фишки и траекторию фишки. Внизу экрана показана управляющая матрица 2 на 2, которая определяет результат совместного выбора стратегий игроками А и В. Строки представляют собой возможный выбор стратегий для игрока А, а столбцы – для игрока В. Результирующее направление движения определяется стрелкой в ячейке, расположенной в соответствующих строке и столбце 69

- 3.3 Решетка игрового поля, состоящая из внутренних узлов и граничных узлов, по достижении которых происходит завершение игры. Стартовый узел отмечен в центре симметричного поля нечетного размера 17×17 72
- 3.4 Квадратичные зависимости среднего времени поглощения от размеров поля для случаев: центр PvE для игрока А (цель игрока – оставаться внутри как можно дольше) – зеленая линия, граница PvE для игрока В (цель игрока – достичь границу как можно скорее) – синяя линия, ВvВ (времена поглощения чистого случайного блуждания) – красная линия 86
- 3.5 Математическое ожидание числа ходов при оптимальной игре обоих игроков в случае PvP 89
- 3.6 Оптимальная стратегия для игрока за центр в случае PvP 90
- 3.7 Оптимальная стратегия для игрока за границу в случае PvP 91
- 3.8 Среднее время игры, полученное в эксперименте, в сравнении с различными стратегиями и чистым случайным блужданием 95
- 3.9 Распределения длительностей игры, полученные моделированием (пунктирная линия), экспериментально полученные гистограммы числа ходов (закрашенная область), распределение длительностей при случайном блуждании (фиолетовая линия) и при применении оптимальных стратегий (непрерывная линия). Кривые представлены для двух случаев игры против стратегии случайного равновероятного выбора: (а) зеленые – PvE при игре за центр и (б) синие – PvE при игре за границу 98
- 3.10 Распределение времени поглощения для режима PvP (желтая гистограмма и фиолетовая линия) по сравнению с моделированием частот направлений движения (зеленая линия) и частот стратегий (синяя линия), наблюдаемых в длительных играх (более 400 ходов). Частоты направлений движения для каждого состояния, полученные в экспериментальных длинных играх, использовались для моделирования эволюции вероятностей найти фишку в узлах решетки. Стратегии обоих игроков А и В в PvP с длиной ходов более 400 использовались отдельно при моделировании 99

- 3.11 Распределение времени поглощения для режима PvP, полученным в эксперименте (желтая гистограмма) и в модели на основе популяционных стратегий (фиолетовая пунктирная линия) по сравнению с оптимальной стратегией (фиолетовая линия) и случайным блужданием (красная линия) 100
- 3.12 Двухмерные распределения частоты посещений узлов решетки, полученные в экспериментальных играх для 4 случаев: PvE за центр, PvE за границу, игры двух игроков (PvP) и игры продолжительностью более 400 ходов в режиме PvP 101
- 3.13 Визуализация средних популяционных стратегий для разных режимов, полученных в эксперименте. Цвет ячеек отображает частоту выбора первой чистой стратегии: для игры за центр (а, б, в) и для игры за границу (г, д, е) 103

Список таблиц

- 1 Средние времена поглощения, полученные с применением различных подходов для 4 случаев игры: VvV – чистое случайное блуждание на квадратной решетке с поглощением на границе, PvE – случай игры против стратегии равновероятного выбора с двумя целями: центр – цель оставаться как можно дольше внутри поля, граница – цель как можно скорее достичь границы, случай PvP – игры двух игроков с произвольными стратегиями, случай $PvP 400+$ – игры двух игроков, имеющие количество ходов свыше 400. Значения представлены для поля размером 17×17 . При моделировании траекторий использовалось 10^5 запусков для сбора статистики. Моделирование эволюции вероятности происходило в течение первых 10^4 шагов. Моделирование траекторий, теория поглощающих Марковских цепей и эволюция вероятности были выполнены на основе частот, полученных в реальных играх в натурном эксперименте. Для случая VvV частоты стратегий игроков выбирались по 0.5 (равновероятный выбор одной из кнопок) 94
- 2 Отношение шансов закончить игру при четном числе ходов к нечетному (четное : нечетное). Значения были получены разными подходами для 4 случаев игры: VvV – чистое случайное блуждание по двумерной конечной решетке, PvE – случай игры против стратегии равновероятного выбора с двумя целями: центр – цель оставаться как можно дольше внутри поля, граница – цель как можно скорее достичь границы, случай PvP – игры двух игроков с произвольными стратегиями, случай $PvP 400+$ – игры двух игроков, имеющие количество ходов свыше 400. Значения представлены для поля размером 17×17 . При моделировании траекторий использовалось 10^5 запусков для сбора статистики. Моделирование эволюции вероятности происходило в течение первых 10^4 шагов. Моделирование траекторий, теория поглощающих Марковских цепей и эволюция вероятности были выполнены на основе частот, полученных в реальных играх в натурном эксперименте. Для случая VvV частоты стратегий игроков выбирались по 0.5 (равновероятный выбор одной из кнопок) 96