

УДК: 519.8

Исследование индивидуально-ориентированных механизмов динамики одновидовой популяции с помощью логических детерминированных клеточных автоматов

Л. В. Калмыков^{1,a}, В. Л. Калмыков^{2,b}

¹Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,
Россия, 142290, Московская область, г. Пущино, ул. Институтская, д. 3

²Институт биофизики клетки РАН,
Россия, 142290, Московская область, г. Пущино, ул. Институтская, д. 3

²Пушкинский государственный естественно-научный институт,
Россия, 142290, Московская область, г. Пущино, просп. Науки, д. 3

E-mail: ^a lev.kalmykov@gmail.com, ^b vyacheslav.l.kalmykov@gmail.com

*Получено 25 июля 2015 г.,
после доработки 12 ноября 2015 г.*

Исследование логических детерминированных клеточноавтоматных моделей популяционной динамики позволяет выявлять детальные индивидуально-ориентированные механизмы функционирования экосистем. Выявление таких механизмов актуально в связи с проблемами, возникающими вследствие переэксплуатации природных ресурсов, загрязнения окружающей среды и изменения климата. Классические модели популяционной динамики имеют феноменологическую природу, так как являются «черными ящиками». Феноменологические модели принципиально затрудняют исследование локальных механизмов функционирования экосистем. Мы исследовали роль плодовитости и длительности восстановления ресурсов в механизмах популяционного роста, используя четыре модели экосистемы с одним видом. Эти модели являются логическими детерминированными клеточными автоматами и основаны на физической аксиоматике возбудимой среды с восстановлением. Было выявлено, что при увеличении времени восстановления ресурсов экосистемы происходит катастрофическая гибель популяции. Показано также, что большая плодовитость ускоряет исчезновения популяции. Исследованные механизмы важны для понимания механизмов устойчивого развития экосистем и сохранения биологического разнообразия. Обсуждаются перспективы представленного модельного подхода как метода прозрачного многоуровневого моделирования сложных систем.

Ключевые слова: популяционная динамика, клеточные автоматы, сложные системы, популяционные катастрофы, автоволны

Мы благодарим А. В. Калмыкова за выполнение основной работы по оформлению в \LaTeX текста и всех рисунков статьи, за многочисленные правки и за прямое включение правил переходов между состояниями ячейки поля в диаграммное представление.

Investigation of individual-based mechanisms of single-species population dynamics by logical deterministic cellular automata

L. V. Kalmykov¹, V. L. Kalmykov²

¹*Institute of Theoretical and Experimental Biophysics of the Russian Academy of Sciences, 3 Institutskaya st., Pushchino, Moscow region, 142290, Russia*

²*Institute of Cell Biophysics of the Russian Academy of Sciences, 3 Institutskaya st., Pushchino, Moscow region, 142290, Russia*

²*Pushchino State Institute of Natural Sciences, 3 Nauki ave., Pushchino, Moscow region, 142290, Russia*

Abstract. — Investigation of logical deterministic cellular automata models of population dynamics allows to reveal detailed individual-based mechanisms. The search for such mechanisms is important in connection with ecological problems caused by overexploitation of natural resources, environmental pollution and climate change. Classical models of population dynamics have the phenomenological nature, as they are “black boxes”. Phenomenological models fundamentally complicate research of detailed mechanisms of ecosystem functioning. We have investigated the role of fecundity and duration of resources regeneration in mechanisms of population growth using four models of ecosystem with one species. These models are logical deterministic cellular automata and are based on physical axiomatics of excitable medium with regeneration. We have modeled catastrophic death of population arising from increasing of resources regeneration duration. It has been shown that greater fecundity accelerates population extinction. The investigated mechanisms are important for understanding mechanisms of sustainability of ecosystems and biodiversity conservation. Prospects of the presented modeling approach as a method of transparent multilevel modeling of complex systems are discussed.

Keywords: population dynamics, cellular automata, complex systems, population catastrophes, autowaves

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2015, vol. 7, no. 6, pp. 1279–1293 (Russian).

Мы благодарим А.В. Калмыкова за выполнение основной работы по оформлению в Л^AT_EX текста и всех рисунков статьи, за многочисленные правки и за прямое включение правил переходов между состояниями ячейки поля в диаграммное представление.

Введение

Математические модели сложных систем можно разделить на три типа в соответствии со степенью контроля поведения их подсистем: черный ящик (black-box model), серый ящик (grey-box model) и белый ящик (white-box model) [Wiener, 1948; Kroll, 2000; Kalmykov, Kalmykov, 2015a]. Внутренние механизмы поведения подсистем моделей типа «черный ящик» полностью скрыты. Это принципиально затрудняет понимание и интерпретацию модели, а также разработку новых технологий на ее основе [Kalmykov, Kalmykov, 2013]. Классические математические модели сложных систем основаны на непрерывной математике и являются моделями типа «черный ящик», что порождает проблемы понимания. В биологии такие модели обладают двумя принципиальными недостатками — в моделях типа «черный ящик» нет индивидов и нет локальных взаимодействий между ними [Huston, 1988]. В экологии моделями типа «черный ящик» являются модели Мальтуса, Ферхюльста, Лотки–Вольтерры. Такие модели являются феноменологическими, так как показывают, что происходит на макроуровне, но не показывают, что происходит на микроуровне моделируемой системы. Под характеристикой системы на макроуровне мы подразумеваем оценку системы извне. На микроуровне система характеризуется на уровне микрообъектов (элементной базы системы). Одной из проблем, связанных с непрерывной математикой, является ситуация, сложившаяся с использованием теории катастроф в моделировании сложных систем. Эта аналитическая теория была предложена Рене Томом для моделирования резких изменений динамики системы, возникающих при постепенном изменении параметров [Thom, 1972; Том, 2002]. В своей автобиографии Рене Том пишет (наш перевод): «Является фактом, что теория катастроф мертва. Можно сказать, что она умерла от своего собственного успеха. Она была сбита расширением аналитических (или алгебраических) моделей к моделям, которые были только гладкими. Ибо, как только стало ясно, что теория не допускает количественного прогнозирования, все хорошие умы. . . решили, что она не имеет никакой ценности» [Thom, 1997]. Основная цель нашей работы заключается в моделировании дискретных механизмов популяционных катастроф, вызываемых дефицитом ресурсов экосистем. Популяционную катастрофу мы определяем как ситуацию, при которой динамика роста или сохранения численности популяции сменяется резким переходом к сокращению численности популяции и ее последующему исчезновению. Считается, что ведущей причиной современного вымирания видов является переэксплуатация ресурсов экосистем человеком [Vitousek et al., 1997; McKee et al., 2004; Ceballos et al., 2015]. Переэксплуатация ресурсов экосистемы может быть следствием чрезмерного размножения популяции, замедления скорости восстановления ресурсов экосистемы и одновременного сочетания этих двух факторов. Замедление скорости восстановления ресурсов экосистемы может быть следствием изменения климата и загрязнения окружающей среды. Мы исследуем роль плодовитости особей и длительности восстановления ресурсов микроместообитаний в экосистемной динамике. Используемые нами модели относятся к типу «белый (прозрачный) ящик». Ранее мы показали, что клеточные автоматы могут быть использованы для создания моделей сложных систем такого типа [Kalmykov, Kalmykov, 2013; Kalmykov, Kalmykov, 2015a; Kalmykov, Kalmykov, 2015b]. Клеточные автоматы чаще используются для имитационного, а не для концептуального моделирования. Наши модели являются концептуальными и основаны на логических детерминированных индивидуально-ориентированных клеточных автоматах. Клеточноавтоматные правила моделей базируются на аксиомах исследуемой предметной области. Индивидуально-ориентированное моделирование с детальным визуальным представлением всех стадий на всех уровнях экосистемной динамики позволяет строго интерпретировать получаемые результаты. Все состояния ячеек поля и переходы между этими состояниями имеют механистическую интерпретацию. Механистичность в данном случае означает, что поведение всех микрообъектов системы моделируется индивидуально-ориентированно и детерминированно на основе логических правил *если-то*, определяющих переходы между состояниями каждой

ячейки поля на основании информации о состоянии самой ячейки и о состоянии ее специфического окружения. Индивидуально-ориентированный подход обеспечивает наиболее детальное моделирование. Дискретное время, дискретное пространство и логические правила таких моделей одновременно обеспечивают как механистическое, так и целостное понимание изучаемого объекта. Главная сложность реализации этого модельного подхода заключается в необходимости разработки обобщенной онтологии изучаемой предметной области в виде соответствующей аксиоматической теории. Далее эта онтология преобразуется в набор логических правил клеточного автомата. Характерной особенностью логических клеточноавтоматных моделей является их многомасштабность: события на микроуровне, мезоуровне и макроуровне модели происходят одновременно на каждом отдельном шаге эволюции модели. Микроуровень в модели — это ячейка поля клеточного автомата, представляющего собой конечный автомат. Мезоуровень — это окрестность ячейки поля, которая задается окрестностью клеточного автомата. Макроуровень — это поле клеточного автомата в целом. Одновременность реализации событий на микроуровне, мезоуровне и макроуровне модели позволяет говорить о прозрачном многоуровневом (многомасштабном) моделировании, сочетающем в себе и механистический, и целостный подходы. Развитие метода логического многоуровневого моделирования сложных динамических систем на основе клеточных автоматов создает эффективный путь не только для дальнейшего расширения и углубления знаний о живых системах, но и благодаря механистичности данного подхода открывает возможности для эффективного превращения этих знаний в новые технологии.

Общее описание моделей экосистемы с одним видом

Используемый нами подход к моделированию сложных динамических систем соединяет логические детерминированные индивидуально-ориентированные клеточные автоматы и семантику (онтологию) предметной области. На основе онтологии предметной области явным образом определяются отношения *часть–целое* и логические *причинно-следственные* отношения между подсистемами модели. Клеточные автоматы обладают следующими характеристиками [Наумов, Шалыто, 2003; Naumov, 2003]:

- параллелизмом (состояния всех ячеек меняются одновременно);
- локальностью (состояние конкретной ячейки в следующий момент времени зависит от ее собственного состояния и состояний соседних ячеек из ее окрестности);
- однородностью (для всех ячеек поля определен один и тот же набор правил).

Для формального описания модели необходимо задать четверку объектов:

- поле клеточного автомата (поле может быть многомерным);
- множество возможных состояний каждой ячейки поля;
- окрестность (в одном клеточном автомате могут использоваться различные окрестности);
- функцию переходов между состояниями каждой ячейки.

Ячейка поля клеточного автомата соответствует узлу решетки клеточного автомата. Поле клеточного автомата состоит из ячеек, которые расположены в узлах решетки клеточного автомата. В данной работе мы используем гексагональное 2-мерное поле клеточного автомата, которое замкнуто в тор для избежания краевых эффектов. Используемые в работе окрестности клеточного автомата приведены на рис. 1.

Для наглядного представления множества возможных состояний ячейки поля и переходов между ними воспользуемся диаграммами состояний (рис. 2–5). Каждый переход ячейки поля из

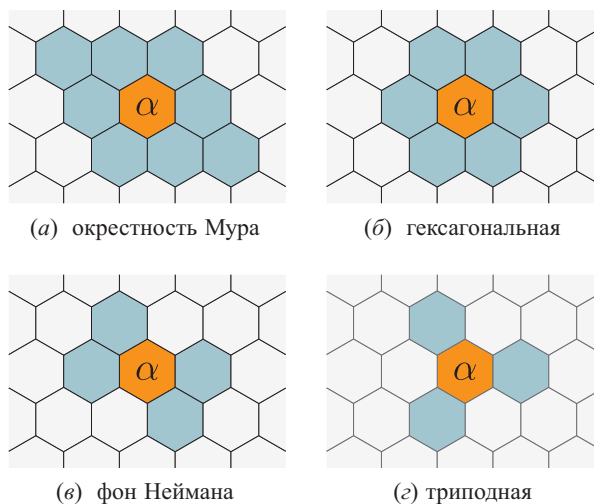


Рис. 1. Окрестности клеточного автомата на гексагональном поле, используемые в данной работе. Центральная ячейка каждой окрестности обозначена как α

одного состояния в другое задается набором логических условий *если-то*. Принятие решения об изменении состояния ячейки основано на информации о ее состоянии и о состояниях ячеек, входящих в ее окрестность. Микроуровень моделируется ячейкой поля (ей соответствует микроместообитание). Мезоуровень моделируется окрестностью ячейки. Окрестность соединяет события на микроуровне и на макроуровне модели экосистемы в единое целое. Окрестность определяет потенциальную плодовитость и пространственное размещение потомков особи. Совокупность всех ячеек поля составляет макроуровень сложной системы, соответствующий экосистеме в целом. Модель отражает *причинно-следственные* связи и связи *часть-целое* моделируемой системы на каждой итерации клеточного автомата. Получаемая таким образом многоуровневая модель сложной динамической системы является моделью типа «белый ящик». Такой подход позволяет контролировать каждый дискретный элемент пространства в любой момент времени. Тем самым клеточные автоматы представляют собой идеальную модель пространства-времени. Моделирование экосистемы как сложной системы начинается с определения ее базового элемента. Таким элементом в наших моделях является микроместообитание одного индивида, содержащее ресурсы, необходимые для его жизнедеятельности. Микроместообитание моделируется ячейкой поля. Особенностью данных экологических моделей является использование физической аксиоматики активной (возбудимой с восстановлением ресурсов) среды Винера-Розенблюта [Wiener, Rosenblueth, 1946]. Аналогом состояния покоя в формализме активной среды является свободное состояние микроместообитания. Аналогом возбуждения является заселение свободного микроместообитания индивидом в результате вегетативного размножения и жизнедеятельность индивида. Аналогом рефрактерного состояния является регенерационное состояние микроместообитания. Мы исследуем влияние длительности восстановления использованных ресурсов на популяционную динамику при различной плодовитости особей. Биологическим прототипом моделируемого распространения возбуждения является вегетативное размножение корневищных злаковых газонных трав (*Festuca rubra trichophylla*, *Poa pratensis* L., *Festuca rubra* L. ssp. *Rubra* и их сортовых вариаций) в однородном ограниченном местообитании при постоянных условиях среды и отсутствии внешних воздействий типа инвазий, болезней, травоядных животных, природных катаклизмов. Таким образом, условия, в которых происходит колонизация свободного местообитания одним видом, являются потенциально благоприятными. При вегетативном размножении этих трав количество потомков одного побега соответствует количеству

его корневищных отростков, и клеточные автоматы эффективно позволяют моделировать такое поведение [Kalmykov, Kalmykov, 2015a]. В данной работе задача детального имитационного моделирования растений определенного вида не ставится, а выявляются наиболее общие закономерности экосистемной динамики. В качестве теоретической основы моделирования экосистемной динамики мы взяли закономерности распространения автоволнового процесса в активной среде. Автоволны являются самоподдерживающимися волнами — они черпают энергию для своего распространения из среды, в которой распространяются [Кринский, Жаботинский, 1981]. В рассматриваемых моделях роль активной среды выполняет местообитание в целом. Популяционные автоволны формируются как волны размножения индивидов популяции. Физическая автоволновая интерпретация популяционной динамики имеет наиболее фундаментальный характер и позволяет переносить получаемые результаты на поведение сложных систем разной природы. Рассмотрим четыре модели экосистемы с одним видом.

Модель 1: экосистема без отдельного регенерационного состояния микроместообитания

В первой из рассматриваемых моделей заселение микроместообитания потомком происходит сразу после отмирания предшественника. Множество возможных состояний ячейки поля состоит из двух элементов. Микроместообитание предполагается избыточно плодородным, а температура и влажность — достаточными и для жизнедеятельности индивида, и для одновременной утилизации мертвого предшественника. Кроме того, предполагается, что отмерший предшественник не перекрывает доступ заселенного индивида к ресурсам (к свету, почве, атмосфере и воде). Правила модели представлены диаграммой на рис. 2. Вершины диаграммы обозначают состояния, дуги — переходы между состояниями, а соседями являются элементы окрестности.

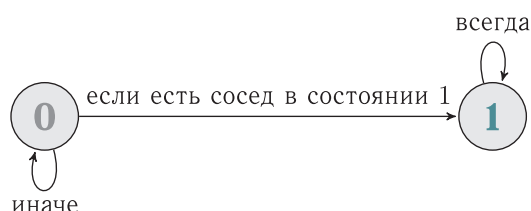


Рис. 2. Диаграмма состояний ячейки поля (микроместообитания) в модели 1, в которой отдельное регенерационное состояние микроместообитания отсутствует и регенерация затраченных ресурсов (включая утилизацию мертвой особи) происходит одновременно с жизнедеятельностью индивида. Показаны логические правила переходов между состояниями ячейки поля. 0 — микроместообитание свободно. 1 — микроместообитание заселено индивидом

Биологическая интерпретация правил модели 1 следующая (рис. 2). Свободное микроместообитание остается свободным, если в его окрестности нет ни одного живого индивида, потомок которого мог бы занять это микроместообитание. Если в окрестности свободного микроместообитания есть хотя бы один индивид, то на следующей итерации оно занимает его потомком. Если микроместообитание занято индивидом, то на следующей итерации это микроместообитание также занимает его потомком.

Эволюция модели 1 демонстрируется с помощью рис. 6 и видеороликов 1–4 компьютерных экспериментов, размещенных в приложении к электронной версии статьи. Показана колонизация свободного местообитания потомством особи одного вида. Различия в плодовитости особей моделируются с помощью окрестностей клеточного автомата: Мура (рис. 6, первая колонка; видеоролик 1), гексагональной (рис. 6, вторая колонка; видеоролик 2), фон Неймана (рис. 6, третья колонка; видеоролик 3), и триподной (рис. 6, четвертая колонка; видеоролик 4).

Модель 2: экосистема с отдельным регенерационным состоянием микроместообитания длительностью в одну итерацию

Рассмотрим случай, когда микроместообитание регенерирует (восстанавливает использованные ресурсы и утилизирует мертвого индивида) за одну итерацию клеточного автомата. В этой модели воспроизводится ситуация, когда сразу после смерти индивида микроместообитание не может быть заселено индивидом, так как требуется восстановление ресурсов и утилизация мертвого предшественника. Такая ситуация может возникнуть, например, на бедных почвах, когда лимитирующие ресурсы передаются потомку после перегнивания отмершего предшественника или когда отмерший предшественник перекрывает доступ нового индивида к необходимым ресурсам. Правила модели 2 представлены диаграммой состояний на рис. 3.

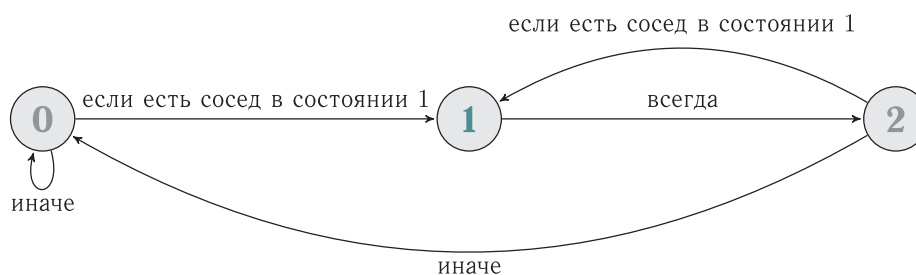


Рис. 3. Диаграмма состояний ячейки поля (микроместообитания) в модели 2, в которой регенерационное состояние микроместообитания длится одну итерацию. Показаны логические правила переходов между состояниями ячейки поля. 0 — микроместообитание свободно. 1 — микроместообитание заселено индивидом. 2 — регенерация микроместообитания

Микроместообитание остается свободным на следующей итерации, если в окрестности микроместообитания нет живых индивидов. Если в окрестности свободного микроместообитания есть хотя бы один индивид, то оно занимает его потомком. После смерти индивида микроместообитание переходит в состояние регенерации ресурсов. После состояния регенерации микроместообитание становится свободным, если в окрестности нет ни одного индивида. Если после состояния регенерации в окрестности микроместообитания есть хотя бы один индивид, то микроместообитание занимает его потомком. Эволюция модели 2 демонстрируется с помощью рис. 7 и видеороликов 5–8 компьютерных экспериментов, размещенных в приложении к электронной версии статьи. Показана колонизация свободного местообитания потомством особи одного вида. Различия в плодовитости особей моделируются с помощью окрестностей клеточного автомата: Мура (рис. 7, первая колонка; видеоролик 5), гексагональной (рис. 7, вторая колонка; видеоролик 6), фон Неймана (рис. 7, третья колонка; видеоролик 7) и триподной (рис. 7, четвертая колонка; видеоролик 8).

Модель 3: экосистема с одним видом и регенерационным состоянием длительностью в две итерации

В этой модели регенерация микроместообитания занимает две итерации клеточного автомата. После состояния регенерации микроместообитание становится свободным, если в окрестности нет ни одного индивида. После состояния регенерации микроместообитание занимает потомком индивида, если в окрестности микроместообитания есть хотя бы один индивид. Общее число возможных состояний ячейки поля равно четырем. Правила модели 3 представлены диаграммой состояний на рис. 4.

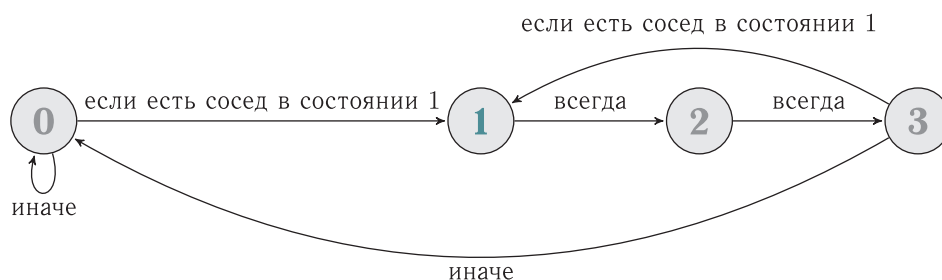


Рис. 4. Диаграмма состояний ячейки поля (микроместообитания) в модели 3, в которой регенерационное состояние микроместообитания длится две итерации. Показаны логические правила переходов между состояниями ячейки поля. 0 — микроместообитание свободно. 1 — микроместообитание заселено индивидом. 2 и 3 — регенерация микроместообитания

Эволюция модели 3 демонстрируется с помощью рис. 8 и видеороликов 9–12 компьютерных экспериментов, размещенных в приложении к электронной версии статьи. Показана колонизация свободного местообитания потомством особи одного вида. Различия в плодовитости особей моделируются с помощью окрестностей клеточного автомата: Мура (рис. 8, первая колонка; видеоролик 9), гексагональной (рис. 8, вторая колонка; видеоролик 10), фон Неймана (рис. 8, третья колонка; видеоролик 11) и триподной (рис. 8, четвертая колонка; видеоролик 12).

Модель 4: экосистема с одним видом и регенерационным состоянием длительностью в три итерации

От предыдущей эта модель отличается еще большей длительностью восстановления ресурсов. Такая ситуация может возникнуть, например, из-за низкого плодородия экосистемы, из-за низких температур, недостатка влаги или из-за переэксплуатации ресурсов индивидом. Общее число возможных состояний равно пяти. На рис. 5 приведена соответствующая диаграмма состояний.

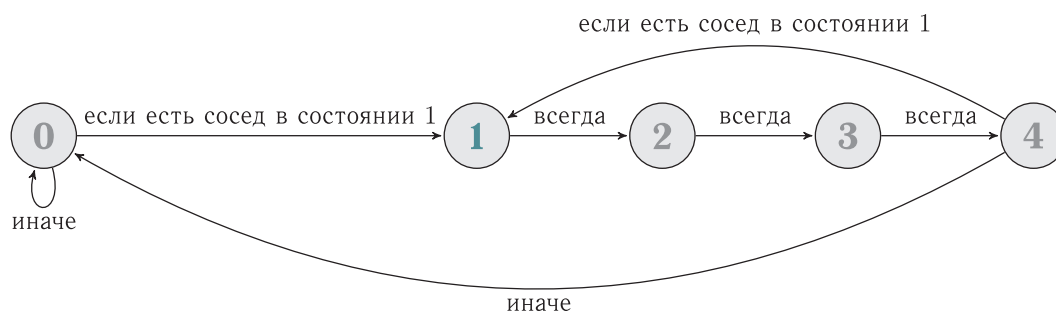


Рис. 5. Диаграмма состояний ячейки поля (микроместообитания) в модели 4, в которой регенерационное состояние микроместообитания длится три итерации. Показаны логические правила переходов между состояниями ячейки поля. 0 — микроместообитание свободно. 1 — микроместообитание заселено индивидом. 2, 3, 4 — регенерация микроместообитания

Эволюция модели 4 демонстрируется с помощью рис. 9 и видеороликов 13–16 компьютерных экспериментов, размещенных в приложении к электронной версии статьи. Показана колонизация свободного местообитания потомством особи одного вида. Различия в плодовитости особей моделируются с помощью окрестностей клеточного автомата: Мура (рис. 9, первая колонка; видеоролик 13), гексагональной (рис. 9, вторая колонка; видеоролик 14), фон Неймана (рис. 9, третья колонка; видеоролик 15) и триподной (рис. 9, четвертая колонка; видеоролик 16).

Исследование моделей 1–4

Общие положения

Перейдем к исследованию представленных моделей. Модели отличаются по плодовитости индивидов и по времени, в течение которого происходит регенерация ресурсов микроместообитания до состояния, пригодного для последующего заселения. Плодовитость определяется как максимальное число потомков, которое может дать один индивид. Пространственный паттерн размещения потомков индивида в пространстве экосистемы и число потомков, приходящихся на одного индивида, моделируется с помощью окрестности клеточного автомата. Колонизация свободного однородного местообитания начинается в каждом случае с одного индивида (см. последовательности паттернов всех четырех моделей на рис. 6–9). Начальный паттерн экосистемы один и тот же для всех четырех моделей. Поле, моделирующее местообитание, состоит из 50×50 ячеек и замкнуто в тор периодическими условиями для исключения краевых эффектов. На рис. 6–9 показаны фрагменты поля, демонстрирующие эволюцию моделей от начального размещения особи до четвертой итерации включительно. Показано, что использование разных окрестностей клеточного автомата приводит к формированию популяционных автоволн различной формы (рис. 6–9) и к разной популяционной динамике (рис. 10).

Исследование модели 1

На рис. 6 показаны начальные итерации модели 1 при разных окрестностях клеточного автомата. Возникающие популяционные автоволны приобретают форму различных расширяющихся фигур. В случае окрестности Мура автоволна имеет ромбовидную форму (рис. 6, первая колонка). При гексагональной окрестности автоволна принимает гексагональную форму (рис. 6, вторая колонка). В случае окрестности фон Неймана автоволна имеет прямоугольную форму (рис. 6, третья колонка). Наконец, в случае триподной окрестности автоволна имеет треугольную форму (рис. 6, четвертая колонка). В модели 1 все ячейки внутри фронта распространяющейся автоволны полностью заполнены живыми особями. Изменение состояний каждой ячейки поля осуществляется согласно логическим правилам, представленным диаграммой состояний на рис. 2. Независимо от типа окрестности кривые популяционного роста имеют *S*-образную форму (рис. 10а).

Исследование модели 2

На рис. 7 показаны начальные итерации четырех вариантов модели 2. Хотя общая форма фронтов возникающих популяционных автоволн совпадает с первой моделью, между ними появляются промежутки, состоящие из ячеек (микроместообитаний), находящихся в состоянии регенерации. В результате образуются периодические концентрические популяционные автоволны. При окрестностях Мура, гексагональной и фон Неймана наблюдается *S*-образный рост популяции, а в случае триподной окрестности популяционный рост имеет форму двойной *S*-образной кривой (рис. 10б). В случае триподной окрестности скорость размножения была самой умеренной среди всех исследованных типов окрестностей (рис. 1). При размножении в триподную окрестность потомство индивида занимало половину ближайших ресурсов, то есть три из шести ближайших микроместообитаний. В результате умеренного размножения до половины микроместообитаний остаются свободными. Как следствие периодических условий, замыкающих поле клеточного автомата в тор, в случае триподной окрестности распространяющаяся волна размножения дополнительно заселяет уже частично занятую территорию. Это уплотняющее заселение является механизмом возникновения второй стадии двойной *S*-образной кривой (рис. 10б). Данная модель экосистемы с одним видом была представлена нами ранее в работах [Kalmykov,

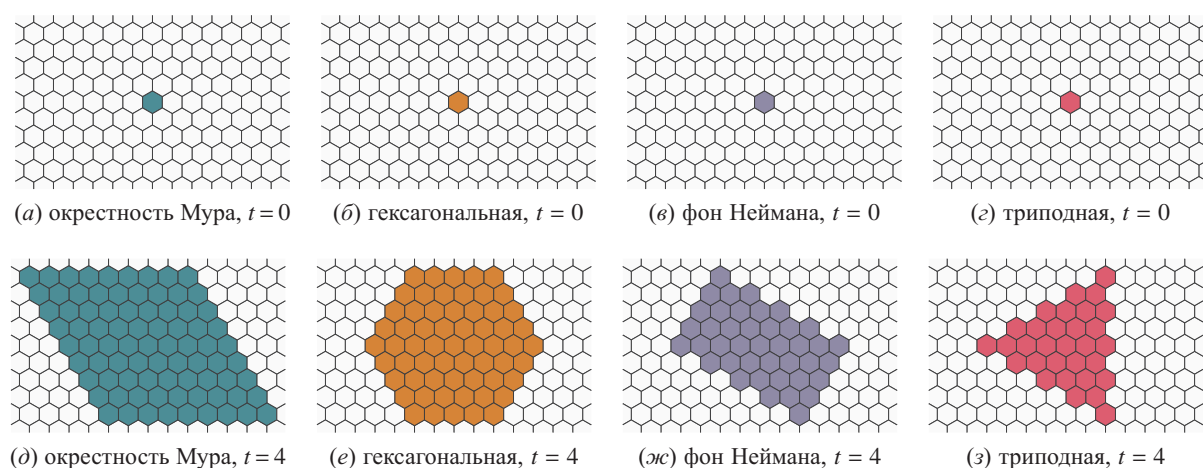


Рис. 6. Начало эволюции модели 1 при разных окрестностях клеточного автомата. Регенерация ресурсов и утилизация отмершей особи происходят одновременно с жизнедеятельностью вновь заселенного индивида. Полный процесс колонизации ограниченного местообитания одним видом представлен в видеороликах 1–4 соответственно для окрестности Мура, гексагональной, фон Неймана и триподной

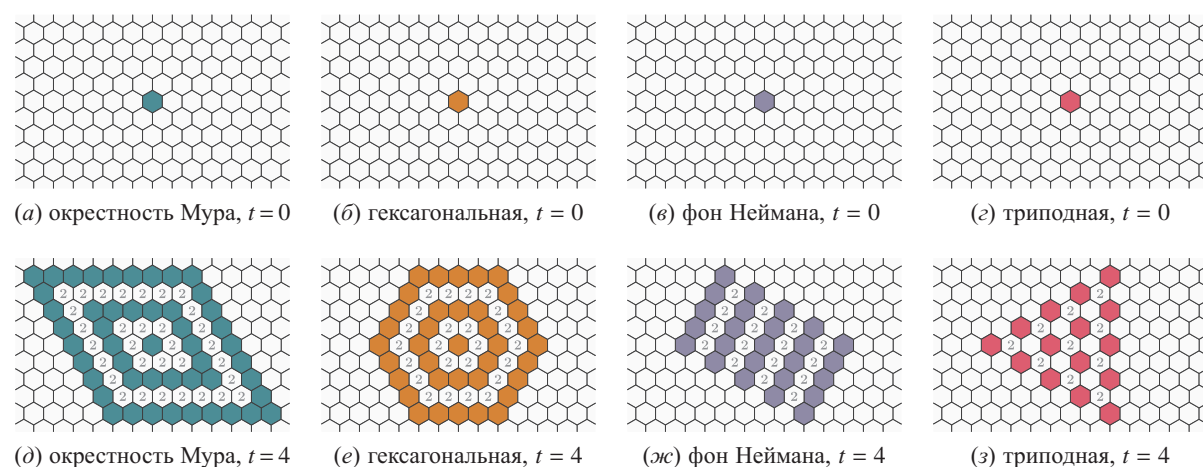


Рис. 7. Начало эволюции модели 2 при разных окрестностях клеточного автомата. Цифрой 2 обозначены микростообитания в регенерационном состоянии. Длительность восстановления ресурсов занимает одну итерацию. Полный процесс колонизации ограниченного местообитания одним видом представлен в видеороликах 5–8 соответственно для окрестности Мура, гексагональной, фон Неймана и триподной

Kalmykov, 2015a; Kalmykov, Kalmykov, 2015б]. Здесь мы дополнительно исследуем влияние длительности восстановления ресурсов экосистемы на популяционную динамику при различных окрестностях клеточного автомата.

Исследование модели 3

На рис. 8 показаны начальные итерации модели 3 при разных окрестностях клеточного автомата. При последующих итерациях общая форма фронтов возникающих популяционных автоволн совпадает с предыдущими моделями, но при окрестностях Мура, гексагональной и фон Неймана модель 3 демонстрирует распространение одиночной фронтальной автоволны из-за увеличения длительности состояния регенерации до двух итераций. При этом линейный рост попу-

ляции сменяется падением численности вплоть до полного исчезновения популяции (рис. 10б). Это объясняется тем, что из-за длительного регенерационного состояния одиночные популяционные волны могли распространяться только вперед и в результате аннигилировали при столкновении. Столкновение волн было результатом периодических условий. Этот механизм приводит популяцию к катастрофе. При триподной окрестности в модели 3 паттерн популяционных автоволн представлен периодическими концентрическими волнами. В этом случае наблюдается S-образная кривая популяционного роста. Размножение в данном случае было самым умеренным из четырех вариантов модели 3, и в результате оставались свободные микроместообитания, что позволило популяции выжить, несмотря на длительное восстановление ресурсов. В трех других случаях модели 3 с более высокой плодовитостью имела место катастрофическая гибель популяции.

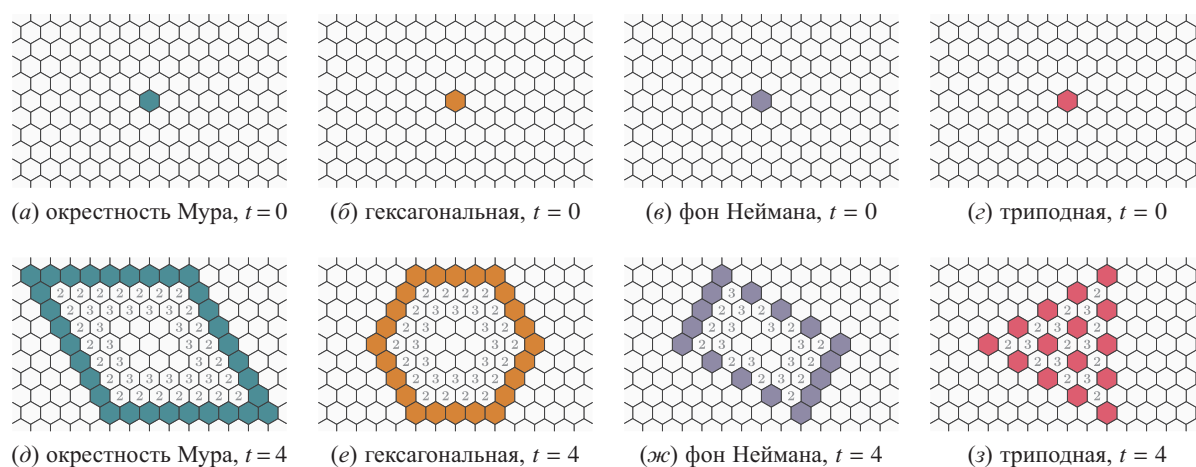


Рис. 8. Начало эволюции модели 3 при разных окрестностях клеточного автомата. Регенерационное состояние микроместообитания длится две итерации. Цифрами 2 и 3 обозначены регенерационные состояния микроместообитаний. Длительность восстановления ресурсов занимает две итерации. Полный процесс колонизации ограниченного местообитания одним видом представлен в видеороликах 9–12 соответственно для окрестности Мура, гексагональной, фон Неймана и триподной

Исследование модели 4

На рис. 9 показаны начальные итерации модели 4 при разных окрестностях клеточного автомата. Независимо от рассматриваемых типов окрестностей модель 4 из-за наличия трех состояний регенерации микроместообитания демонстрирует распространение только одиночной фронтальной автоволны. В каждом случае первоначальный линейный рост популяции сопровождался последующей катастрофической гибелью всей популяции из-за чрезмерно длительных периодов регенерации ресурсов экосистемы. Одиночные популяционные автоволны аннигилировали при столкновении вследствие периодических условий. Чрезмерное замедление скорости восстановления используемых ресурсов экосистемы является механизмом популяционных катастроф при всех четырех формах плодовитости особей данной модели.

Обсуждение

В работе были представлены и исследованы четыре модели экосистемы с одним видом. Выяснялась роль плодовитости и длительности восстановления ресурсов в механизмах катастрофического вымирания популяций экосистем. Модели являются логическими детерминиро-

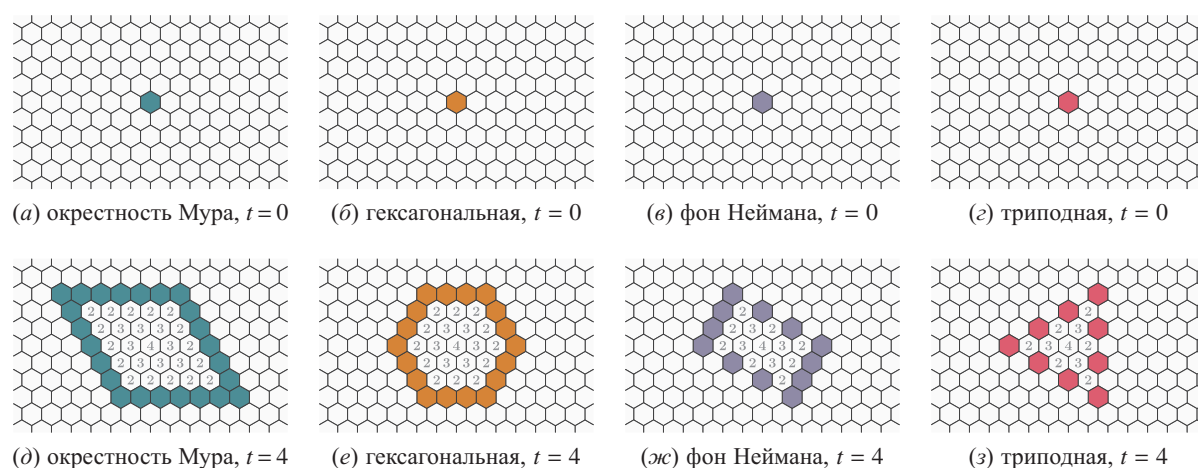
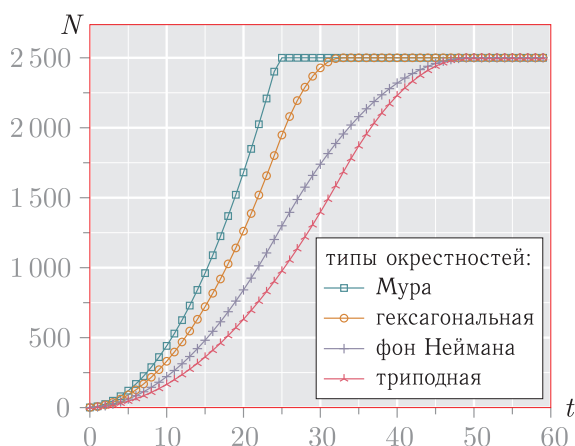
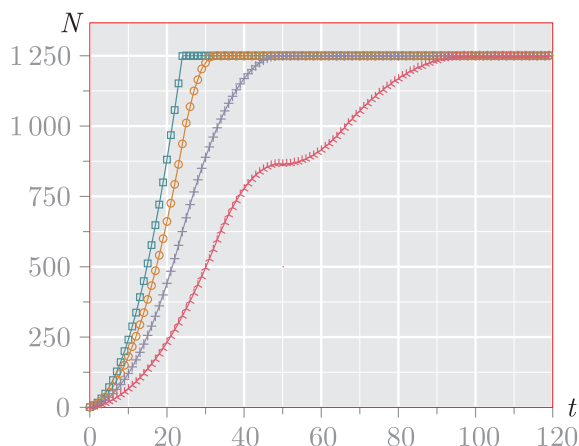


Рис. 9. Начало эволюции модели 4 при разных окрестностях клеточного автомата. Регенерационное состояние микроместообитания длится три итерации. Цифрами 2, 3 и 4 обозначены регенерационные состояния микроместообитаний. Длительность восстановления ресурсов занимает три итерации. Полный процесс колонизации ограниченного местообитания одним видом представлен в видеороликах 13–16 соответственно для окрестности Мура, гексагональной, фон Неймана и триподной

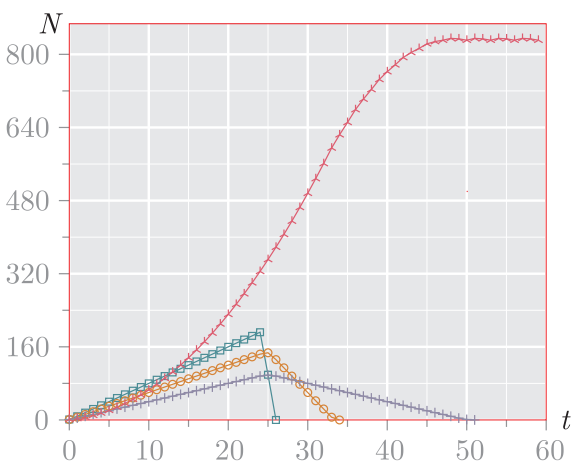
ванными индивидуально-ориентированными клеточными автоматами. Их преимуществом является возможность прямого визуального контроля событий на всех уровнях (от микроуровня до макроуровня) моделируемой системы. Это позволяет строго интерпретировать результаты моделирования. Такой подход позволяет закладывать в модель семантику предметной области в виде соответствующей системы аксиом. В моделях использовалась предложенная ранее аксиоматика популяционной и экосистемной динамики, которая основана на определении микроместообитания, его состояний и правил переходов между этими состояниями. События в экосистеме логически моделируются на микроуровне, мезоуровне и макроуровне. Это прямая реализация многоуровневого (многомасштабного) подхода к моделированию сложных динамических систем. Подход позволяет избежать ошибок и получать точные решения, так как все логические операции определены правилами клеточного автомата и работают с конечным множеством возможных состояний. Биологическим прототипом рассмотренных моделей является экосистема с одним видом. Согласно Александру Уатту экосистема может рассматриваться как *работающий механизм*, который *поддерживает и восстанавливает себя* [Watt, 1947]. Представленные модели экосистемы с одним видом демонстрируют именно такой механизм, включая случаи, когда в работе данного механизма возникают сбои, приводящие к гибели популяции. С физической точки зрения экосистема моделировалась нами как активная среда, в которой процессы размножения индивидов приводят к образованию популяционных автоволн. Изменяя длительность регенерационного состояния микроместообитания после смерти особи $T_{\text{рег}}$, нам удалось выявить критическую важность этого параметра для выживания популяции. Длительность $T_{\text{рег}}$ измеряется в итерациях клеточного автомата. При $T_{\text{рег}} = 3$ все популяции погибали из-за отсутствия необходимых ресурсов для размножения (см. видеоролики компьютерных экспериментов 13–16 в дополнительных материалах). Длинный период восстановления ресурсов приводил к тому, что волны популяционного размножения формировались как одиночные фронтальные автоволны и могли двигаться только в одном направлении. Сходным образом распространяется пламя при горении сухой травы в поле. Столкновение таких автоволн, вследствие ограниченности и замкнутости местообитания, приводило к их аннигиляции. Распространение популяционных автоволн становилось невозможным из-за нехватки необходимых ресурсов экосистемы. Таким образом, выявленный



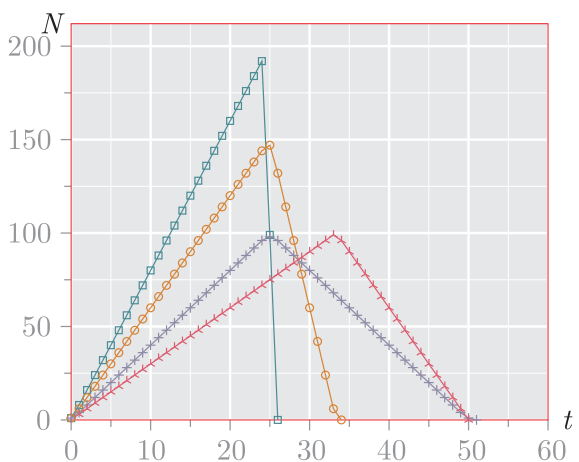
(а) Модель 1. Утилизация отмершей особи происходит одновременно с жизнедеятельностью вновь заселенного индивида. Отдельное регенерационное состояние микроместообитания отсутствует. S-образные популяционные кривые во всех случаях (см. видеоролики компьютерных экспериментов 1–4 в дополнительных материалах)



(б) Модель 2. Длительность восстановления ресурсов микроместообитания занимает одну итерацию. При окрестностях Мура, гексагональной и фон Неймана популяционный рост имеет S-образную форму (см. видеоролики компьютерных экспериментов 5–7 в дополнительных материалах). В случае триподной окрестности популяционный рост имеет форму двойной S-образной кривой (см. видеоролик компьютерного эксперимента 8 в дополнительных материалах)



(в) Модель 3. Длительность восстановления ресурсов микроместообитания занимает две итерации. При окрестностях Мура, гексагональной и фон Неймана эволюция модели приводит к популяционной катастрофе — линейный рост сменяется сокращением и исчезновением популяции (см. видеоролики компьютерных экспериментов 9–11 в дополнительных материалах). В случае триподной окрестности популяционный рост характеризуется S-образной кривой (видеоролик 12)



(г) Модель 4. Длительность восстановления ресурсов микроместообитания занимает три итерации. При всех исследованных условиях линейный рост численности сменяется популяционной катастрофой — резким переходом к сокращению и исчезновению популяции (см. видеоролики компьютерных экспериментов 13–16 в дополнительных материалах)

Рис. 10. Популяционная динамика. Графики зависимости численности популяции N от дискретного времени t (числа итераций) при разных окрестностях клеточного автомата для моделей 1–4

нами механизм возникновения популяционных катастроф основан на аннигиляции сталкивающихся автоволн. В модели 3 при периоде восстановления, составляющем две итерации ($T_{\text{рег}} = 2$), выживала популяция с самой умеренной продуктивностью (рис. 10в, видеоролики компьютерных

экспериментов 9–12 в дополнительных материалах). При отсутствии отдельного регенерационного состояния микроместообитания (рис. 10а, видеоролики компьютерных экспериментов 1–4 в дополнительных материалах) и при наличии состояния регенерации, длящегося одну итерацию (рис. 10б, видеоролики компьютерных экспериментов 5–8 в дополнительных материалах), популяции выживали при всех исследованных формах плодовитости особей. В модели 2 при минимальной исследованной плодовитости особей была получена двойная S-образная кривая популяционного роста как следствие вторичного уплотнения популяции. Мы исследовали механизмы формирования и распространения популяционных автоволн различной формы. Отличия автоволн по форме были следствием использования разных окрестностей клеточного автомата, моделирующих потенциальную плодовитость и пространственные характеристики размещения индивидов и их потомков, а также следствием изменения числа состояний ячеек поля клеточного автомата, моделирующих восстановление ресурсов микроместообитаний. Представленные концептуальные модели могут быть основой для дальнейшей детализации с целью выявления более тонких механизмов исследуемых объектов. Одним из направлений такого рода является возможность учета дискретного описания онтогенеза растений при клеточноавтоматном моделировании [Komarov, Palenova, Smirnova, 2003]. Используемые нами клеточноавтоматные модели типа «белый ящик» позволили прямо показать дискретные индивидуально-ориентированные механизмы популяционных катастроф, вызываемых избыточной плодовитостью и недостаточно быстрым восстановлением использованных ресурсов экосистемы. Мы рассматриваем прозрачное (white-box) моделирование с помощью логических детерминированных клеточных автоматов как перспективный путь для исследования сложных динамических систем. Основной особенностью данного подхода является использование клеточных автоматов как способа соединить семантику (онтологию) и логику событий предметной области. Это позволило нам воспроизвести в модели и отношения *часть–целое*, и *причинно-следственные* отношения динамики экосистемы. Ранее данный подход позволил нам реализовать модель ресурсной конкуренции двух, трех и четырех видов с целью проверки принципа конкурентного исключения [Kalmykov, Kalmykov, 2013]. Представленные клеточноавтоматные модели реализуют автоматический дедуктивный гиперлогический вывод на основе системы правил и являются методом искусственного интеллекта [Kalmykov, Kalmykov, 2015a]. Дедуктивная природа логического вывода, осуществляемого данным типом клеточного автомата, является следствием того, что все логические операции основаны на системе аксиом предметной области. Мы говорим о клеточных автоматах как о системе гиперлогического вывода, так как каждый отдельный шаг итерационной эволюции клеточного автомата является результатом множества логических операций, одновременно реализующихся на микроуровне, мезоуровне и макроуровне сложной системы, то есть на всех трех уровнях ее организации. Логический клеточный автомат выполняет функцию разветвленного интерфейса, соединяющего в пространстве и во времени отдельные логические операции с элементами и частями моделируемой системы в ее целостный динамический образ (паттерн). Предложенные в данной работе концептуальные модели экосистемной динамики, включающие случаи популяционных катастроф, дают строгие физические основания для развития экологической теории и создания более детальных моделей экосистем. Выявленные механизмы благодаря их механистичности позволяют проектировать эффективные пути сохранения биоразнообразия и устойчивого развития экосистем через контроль над потреблением и восстановлением ресурсов.

Дополнительные материалы

Видеоролики 1–16 компьютерных экспериментов доступны в онлайн-версии статьи.

Список литературы

- Кринский В. И., Жаботинский А. М.* Автоволновые структуры и перспективы их исследования // Автоволновые процессы в системах с диффузией / Н. А. Городецкая, Н. Н. Кралина (ред.). — Горький: ИПФ АН СССР, 1981. — С. 6–32.
- Наумов Л. А., Шалыто А. А.* Клеточные автоматы. Реализация и эксперименты // Мир ПК. — 2003. — № 8. — С. 64–71.
- Том Р.* Математические модели морфогенеза / Перевод с французского А. И. Пигалева; под ред. В. В. Шуликовской. — М.–Ижевск: ИКИ, 2006. — С. 136.
- Ceballos G., Ehrlich P. R., Barnosky A. D., García A., Pringle R. M., Palmer T. M.* Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction // *Science Advances*. — 2015. — Vol. 1, No. 5. — P. 1–5. <http://dx.doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Huston M., DeAngelis D., Post W.* New Computer Models Unify Ecological Theory // *BioScience*. — 1988. — Vol. 38, No. 10. — P. 682–691. <http://www.jstor.org/stable/1310870>
- Kalmykov L. V., Kalmykov V. L.* Verification and reformulation of the competitive exclusion principle // *Chaos, Solitons Fractals*. — 2013. — Vol. 56. — P. 124–131. <http://dx.doi.org/10.1016/j.chaos.2013.07.006>
- Kalmykov L. V., Kalmykov V. L.* A white-box model of S-shaped and double S-shaped single-species population growth // *PeerJ*. — 2015. — 3:e948 <https://dx.doi.org/10.7717/peerj.948>
- Kalmykov L. V., Kalmykov V. L.* A solution to the biodiversity paradox by logical deterministic cellular automata // *Acta Biotheoretica*. — 2015. — Vol. 63. — P. 203–221, <https://dx.doi.org/10.1007/s10441-015-9257-9>
- Komarov A. S., Palenova M. M., Smirnova O. V.* The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata models of plant populations // *Ecological Modelling*. — 2003. — Vol. 170. — P. 427–439. [https://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00243-6](https://dx.doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00243-6)
- Kroll A.* Grey-box models: Concepts and application // *New Frontiers in Computational Intelligence and its Applications*. — 2000. — Vol. 57. — P. 42–51.
- McKee J. K., Sciulli P. W., Fooce C. D., Waite T. A.* Forecasting Biodiversity Threats Due to Human Population Growth // *Biological Conservation*. — 2004. — Vol. 115, Issue 1. — P. 161–164, [https://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00099-5](https://dx.doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00099-5)
- Naumov L.* Generalized Coordinates for Cellular Automata Grids // *Computational Science — ICCS 2003*. — Vol. 2658. — Lecture Notes in Computer Science (eds Peter M. A. Sloot et al.) Ch. 94. — P. 869–878 (Springer Berlin Heidelberg, 2003).
- Thom R.* Stabilité Structurelle et Morphogénèse, Essai d'une Théorie Générale des Modèles // Série des monographies de physique mathématique, édiscience. — Paris, Dunod, 1972. — P. 362.
- Thom R.* Autobiography of René Thom // M. Atiyah and D. Iagolnitzer (eds.), *Fields Medallists Lectures*. — Singapore, 1997. — P. 75.
- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J., Melillo J. M.* Human Domination of Earth's Ecosystems // *Science*. — 2015. — Vol. 277. — P. 494–499. <https://dx.doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- Watt A. S.* Pattern and Process in the Plant Community // *Journal of Ecology*. — 1947. — Vol. 35, No. 1/2. — P. 1–22. <http://dx.doi.org/10.2307/2256497>
- Wiener N., Rosenblueth A.* The mathematical formulation of the problem of conduction of impulses in a network of connected excitable elements, specifically in cardiac muscle // *Arch Inst Cardiol Mex*. — 1946. — Vol. 16, No. 3. — P. 205–265.
- Wiener N.* *Cybernetics: Or, Control and communication in the animal and the machine*. — MIT Technology Press publications. Technology press, Cambridge, Mass., 1948. — 194 p.