

УДК: 519.8

## Моделирование влияния подвижности особей на пространственно-временную динамику популяции на основе компьютерной модели

Н. В. Белотелов<sup>1,a</sup>, И. А. Коноваленко<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Вычислительный центр им. А. А. Дородницына Российской академии наук  
Федерального исследовательского центра «Информатика и управление», Российской академии  
Россия, 119333, г. Москва, ул. Вавилова, д. 40

<sup>2</sup> ФГАОУ ВПО Московский физико-технический институт (государственный университет)  
Россия, 141700, Московская область, г. Долгопрудный, Институтский пер., д. 9  
E-mail: <sup>a</sup>belotel@mail.ru

Получено 8 февраля 2016 г.,  
после доработки 13 марта 2016 г.

В статье предложена компьютерная модель, описывающая пространственно-временную динамику популяции, взаимодействующей с возобновимым ресурсом. Подробно описан жизненный цикл особи. Предложен алгоритм пространственного перемещения особей по ареалу, учитывающий пищевую и социальную активность. Описаны вычислительные эксперименты с моделью, которые имитируют движения стада животных по ареалу, а также описан модельный эксперимент, когда групповой тип поведения животных вследствие изменения характеристик окружающей среды становится индивидуальным, после чего из-за изменения в параметрах окружающей среды и поведении животных формируется стадо, которое в дальнейшем переходит снова к групповому типу поведения.

Ключевые слова: компьютерная модель, клеточные автоматы, пространственно-временная динамика

### Modeling the impact of mobility of individuals on space-time dynamics of a population by means of a computer model N. V. Belotelov<sup>1</sup>, I. A. Konvalenko<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Dorodnicyn Computing Centre of RAS, 40 Vavilov st., Moscow, 119333, Russia*

<sup>2</sup> *Moscow Institute of Physics and Technology (State University), 9 Institutskiy per., Dolgoprudny, Moscow Region, 141700, Russia*

**Abstract.** — A computer model describing the spatial-temporal dynamics of populations of interacting with renewable resource is proposed. The life cycle of the individual is described. The algorithm for spatial mobility of individuals within an area is proposed, which takes into account nutritional and social activity. The paper presents the computational experiments with the model that mimic the movement of herds of animals in the area, and describes the model experiment when the group type of animal behavior due to changes in the characteristics of the environment and animal behavior the herd animals is formed, which later goes again in the group type of animal behavior.

Keywords: a computer model, cellular automata, spatio-temporal dynamics

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2016, vol. 8, no. 2, pp. 297–305 (Russian).

*Хотелось бы выразить глубокую благодарность Александру Сергеевичу Комарову за внимание и интерес, проявленный к работе, которой посвящена эта статья. Первоначальный вариант докладывался на Пуцинской конференции в 2011 году [Белотелов, Коноваленко, 2011]. В частной беседе с одним из авторов модели после доклада А. С. Комаров высказал пожелание получить стабильный режим в динамике популяций, но в тот момент такой режим не был обнаружен. Впоследствии он при встречах интересовался состоянием дел. К сожалению, вследствие разных обстоятельств интересные динамические режимы были получены уже после его безвременной кончины. А. С. Комаров мог бы оказать большую помощь своим участием и советом в проведении этих работ, поскольку обладал огромным опытом, научным чутьем и тактом в области проведения и организации такого рода междисциплинарных исследований.*

## Введение

Одной из центральных задач популяционной экологии является моделирование пространственно-временной динамики популяции с учетом индивидуальных эколого-физиологических характеристик особей, формирующих популяцию. Исторически модели популяционной экологии опирались на аналогии, заимствованные из химической кинетики. Фазовыми переменными в таких моделях служили численности (плотности), которые были подобием концентраций взаимодействующих химических элементов, но с учетом биологической специфики, а именно рождения и гибели особей, чего нет в химической кинетике. Математическим аппаратом в таких моделях были обыкновенные дифференциальные уравнения, так называемый «вольтерровский» подход [Свирижев, Логофет, 1978; Базыкин, 2003]. В рамках этих моделей изучались вопросы, представляющие интерес для теоретической экологии, такие как: устойчивость стационарных и колебательных режимов, различные бифуркации (перестройки динамического поведения), возникновение хаотической динамики численности. Полученные результаты позволили по-новому подойти к пониманию процесса формирования таких явлений, как вспышки численности насекомых, пространственно-временные колебания численности животных, образование скоплений, что представляет большой научно-практический интерес. Для описания этих явлений используют различные математические подходы. В настоящее время пространственные аспекты динамики популяций описываются, как правило, уравнениями в частных производных параболического типа (обычно «реакция–диффузия») [Свирижев, 1987, Разжевайкин, 2010]. В рамках таких моделей изучаются: автоволновые решения, диссипативные структуры, пространственные колебания. Реже используются так называемые *компартаментальные* модели, основанные на дискретизации ареала обитания и использовании в качестве фазовых переменных величин, полученных осреднением по выделенным участкам [Базыкин, 2003]. Для учета нелокальных взаимодействий используют интегральные уравнения. [Mac Nally, 2000; Lee et al., 2001]. Серьезным недостатком перечисленных выше моделей является то, что параметры и функции, моделирующие демографические процессы и процессы пространственных перемещений, а также взаимодействие между особями, описываются таким образом, который не позволяет учитывать физиологические особенности особей различных видов. Также затруднительным оказывается оценка значений этих параметров, исходя из полевых (натурных) экспериментов.

В каком-то смысле альтернативным подходом непрерывному описанию динамики популяции является *агентное*, индивидуально-ориентированное моделирование, использующее дискретное описание — клеточные автоматы. Агентные модели действительно представляются чрезвычайно интересным объектом исследования. Они могут порождать разнообразные динамические режимы. С помощью такого подхода достаточно легко формализуются наблюдаемые биологами эмпирические закономерности, связанные с описанием жизненного цикла особей, их взаимодействия между собой и с окружающей средой. Они легко алгоритмируются, поскольку сам процесс создания таких моделей заключается, по сути, в создании алгоритма изменений состояния моделируемых объектов. Самый серьезный их недостаток связан с практически пол-

ным отсутствием аналитических методов исследования моделей, что вызывает трудности при анализе результатов вычислительных экспериментов.

Большое внимание такому дискретному моделированию уделял Александр Сергеевич Комаров [Комаров, 1985, 1987, 2001, 2008]. Одно из направлений его научных интересов было связано с моделированием и анализом пространственно-временной динамики растительных, прежде всего травянистых, сообществ. Эти вопросы интересовали его в течение всей жизни.

В данной работе представлена компьютерная модель, относящаяся к этому классу. В ней подробно описан жизненный цикл особей. Основной переменной состояния модели является «масса-энергия» особи, которая трактуется как энергия или жизненность особи.

Основной целью моделирования является изучение влияния различных эколого-физиологических параметров, характеризующих особь, на формирование пространственно-временных режимов в динамике популяции. Особый интерес представляет моделирование стадного и территориального поведения животных и выявление эффектов подвижности особей. Известно, что подвижность животных связана с их размером. «У многих позвоночных участок обитания особи пропорционален индивидуальному весу в степени между 1 и 1,5. Время же, необходимое для пересечения участка обитания, пропорционально весу тела в степени 0,36. Но связь между весом тела и участком обитания зависит также от питания и социальных взаимодействий. В отдельных случаях большинство закономерностей не выполняется; так, различные бабочки с одинаковыми размерами имеют размеры обитания от 100 м до 1500 км».

«Считается, что объединение в группы, косяки, образование стай — другие формы пространственной организации экосистем, являются либо формой защиты от хищников, либо путем повышения эффективности использования пищевых ресурсов» [Маргалеф, 1992].

В данной работе построена компьютерная модель популяции животных, взаимодействующих с возобновимым ресурсом. Целью моделирования является получение в вычислительном эксперименте пространственно-временной динамики именно такого типа. Модельная популяция состоит из совокупности особей. Каждая особь характеризуется своей массой, которую мы трактуем расширенно как эквивалент энергии, которая тратится в различных физиологических процессах, таких как движение, размножение и др. В модели учитывается основной метаболизм, энергетические затраты на перемещение, рождение и выкармливание потомства, учитывается изменение «энергоэффективности» функционирования при старении особи.

## Описание модели

Ареал обитания моделируемой популяции, на котором равномерно произрастает ресурс (трава), представлен прямоугольной целочисленной решеткой ( $i = 1, \dots, L, j = 1, \dots, F$ ). Границы ареала непроницаемы для особей. Количество ресурса в каждом узле решетки ограничено предельным значением  $H$ . При уменьшении ресурса за счет выедания особями популяции он с постоянной, пространственно-специфической скоростью  $K$  за такт восстанавливается до предельного значения. Уравнения роста ресурса имеют вид

$$m_{t+1}^{i,j} = m_t^{i,j} + K^{i,j} - \theta_t^{i,j}, \text{ если } m_t^{i,j} < H,$$

$$m_{t+1}^{i,j} = H, \text{ если } m_t^{i,j} \geq H,$$

где  $m_t^{i,j}$  — количество ресурса в точке  $(i, j)$  в момент времени  $t$ , а  $\theta_t^{i,j}$  — доля изъятия ресурса, если в точке  $(i, j)$  в данный момент имеется особь.

В ареале находится некоторое множество подвижных особей. Каждая особь описывается следующим вектором состояния в момент времени  $t$ : координатами в ареале, возрастом  $\tau$ , массой  $n_t^\tau$ , радиусом индивидуальной подвижности  $R$  (максимальным расстоянием, преодолеваемым особью за один такт), радиусом обзора  $r$  (характеризует пищевую активность). В модели рассматриваются следующие процессы, меняющие состояние особи: рождение, старение, по-

ребление ресурса, гибель, перемещение по ареалу. Опишем влияние этих процессов на состояние особи.

Процесс старения увеличивает возраст особи на единицу. Процесс потребления ресурса зависит от возраста и текущей массы. В модели считается, что с возрастом потребление ресурса уменьшается в соответствии с выражением

$$\theta_t^{i,j} = C_1 m_t^{i,j} n_t^{i,j} \left(1 - \frac{\tau}{T}\right) \left(1 - \frac{n_t^{i,j}}{N}\right),$$

где  $C_1$ ,  $T$ ,  $N$  — постоянные, характеризующие физиологию животных ( $C_1$  — коэффициент, учитывающий энергетическую ценность ресурса;  $T$  — предельный возраст;  $N$  — предельная масса). Гибель особи определяется условием недостатка «энергии» (ресурса) ( $n_t \leq 0$ ), необходимой для поддержания затрат на основной метаболизм.

Процесс рождения особей формализован следующим образом. По достижении определенного размера особь в соответствии с распределением Бернулли со средним значением  $\zeta$  случайным образом порождает другую особь нулевого возраста и имеющую треть массы материнской особи, причем материнская особь теряет половину своей текущей массы, которая тратится на выкармливание потомства. Перемещение  $S$  особи за один временной такт ограничивается радиусом индивидуальной активности ( $S < R$ ), и при этом теряется часть  $C_2 n_t S$  ее «энергии» (об алгоритме выбора направления перемещения будет сказано ниже). Уравнение баланса «энергии» записывается следующим образом:

$$n_{t+1}^{k,m} = n_t^{i,j} + \theta_t^{i,j} - C_2 n_t^{i,j} S - \alpha n_t^{i,j} \beta - \lambda(\zeta) \frac{n_t^{i,j}}{2},$$

где  $C_2 n_t^{i,j} S$  — затраты на перемещение,  $\alpha n_t^{i,j} \beta$  — основной метаболизм,  $\lambda(\zeta) \frac{n_t^{i,j}}{2}$  — затраты на воспроизводство ( $\lambda(\zeta) = 1$  — происходит рождение потомка в момент времени  $t$ , в противном случае  $\lambda(\zeta) = 0$ ). Считаем, что рождение происходит в среднем один раз за некоторый период времени.

Перейдем к описанию алгоритма перемещения особей. Учитываем два фактора, влияющих на движение, — пищевую активность и активность взаимодействия с другими особями (это взаимодействие в дальнейшем названо *социальным*).

Алгоритм пищевой активности заключается в следующем. На каждом такте работы модели особь определяет ближайший к ней участок, на котором есть ресурс, причем «анализируемая» территория равна кругу радиуса обзора  $r$ . Особь переходит на найденный участок, если он ближе радиуса индивидуальной активности  $R$ , иначе сдвигается на  $R$  в направлении этого участка. Если ресурса поблизости нет, выбирается случайное направление.

Социальная активность реализуется следующим образом. У каждой особи существуют две круговые окрестности, имеющие радиусы  $\Delta_1$  и  $\Delta_2$  ( $\Delta_1 < \Delta_2$ ). Если другая особь находится внутри круга радиуса  $\Delta_1$ , то они отталкиваются, а если внутри кольца, то притягиваются. Вне круга радиуса  $\Delta_2$  социального взаимодействия нет. Притяжение и отталкивание описывается изменением расстояния между особями на фиксированные величины  $a$  и  $A$ , соответствующие притяжению и отталкиванию, которые мы в дальнейшем будем называть *потенциалами притяжения* и *отталкивания*. Социальное взаимодействие происходит попарно, итоговое смещение каждой особи является суммой смещений ко всем остальным особям за такт по вышеописанному правилу.

Итоговое перемещение, определяемое совместным влиянием пищевого и социального факторов, определяется по такому правилу: если масса особи меньше некоторой пороговой величины  $M$ , то перемещение определяется только пищевой активностью, а если масса превышает это значение, то перемещение определяется только социальной активностью.

## Описание численных экспериментов

Модель реализована в среде MatLab. Программа позволяет изменять все параметры модели, включая размеры участка и начальное пространственно-временное распределение особей по ареалу. Особенностью созданной системы является ее возможность использовать результат предыдущего эксперимента в качестве начальных данных для нового расчета при изменении параметров моделируемой системы.

Описанная выше модель при различных значениях параметров и начальных условий позволяет получить большое разнообразие пространственно-временных режимов динамики. Это и автоволновые решения, которые, как правило, получаются при рассмотрении только пищевого перемещения в отсутствие социального движения; это и различные режимы вымирания популяции в случае несбалансированности демографических процессов в популяции и воспроизводства ресурса. Это и колебательные решения, если рассматривать динамику общей численности популяции.

Стадное поведение и эффекты *территориального* поведения животных отождествлялись с ячеистым распределением кормовых участков. Во всех численных экспериментах начальная конфигурация состояла из четырех особей, расположенных в точках  $(0,3L, 0,7F)$ ,  $(0,7L, 0,3F)$ ,  $(0,3L, 0,3F)$ ,  $(0,7L, 0,7F)$ .

На рис. 1, а–м изображены распределения популяции и ресурса на 2000-ом такте, а в таблице 1 представлены значения соответствующих параметров модели для проведенных экспериментов ( $L = 200, F = 200$ ).

Таблица 1. Значения параметров модели, соответствующие экспериментам, представленным на рис. 1

Параметры модели	а	б	в	г	д	е	ж	з	и	к	л	м
Максимум обильности питания, $H$	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Скорость восстановления, $K(10^{-3})$	5	5	5	5	50	50	50	50	50	5	5	5
Максимальная длительность жизни, $T(10^2)$	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3
Скорость роста, $C_1$	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Критический параметр, $M$	5	2	2	2	2	20	6	6	6	6	4	5
Максимальная длина прыжка, $R$	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Максимальная масса, $N$	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
Дальность зрения, $r$	5	5	5	10	10	10	10	10	10	10	5	5
Вероятность рождения, $\zeta(10^{-2})$	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Потери на единицу перемещения, $C_2$	0,4	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,01
Потери на метаболизм за такт, $\alpha$ ( $\beta = 1$ )	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5
$\Delta_1$	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	7	7	7	30	3
$a$	0,2	0,2	0,2	0,2	5	5	5	5	5	5	1	0,2
$\Delta_2$	100	100	100	100	100	100	100	10	10	10	60	100
$A$	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-10	-1	-10	-0,3	-10

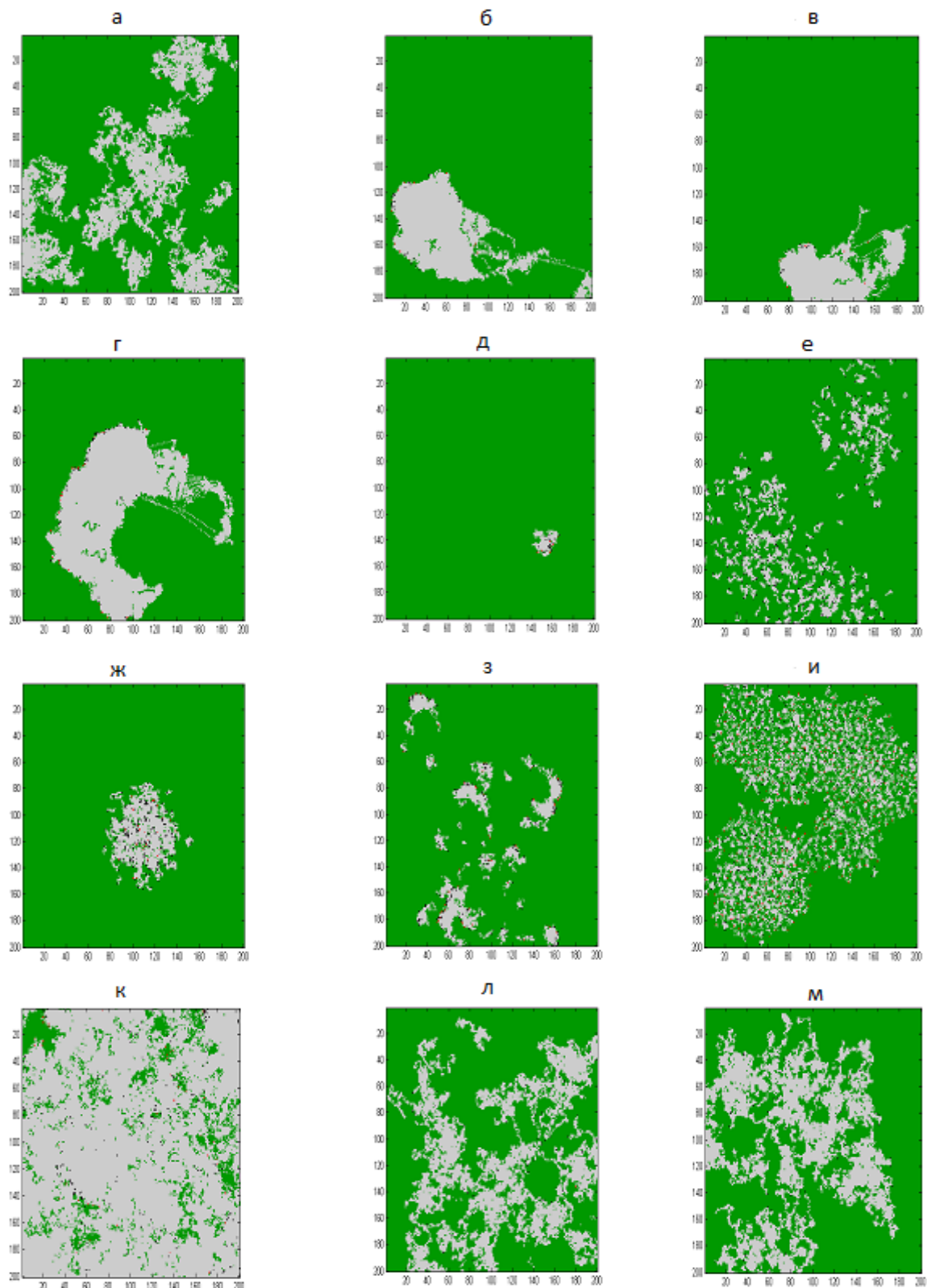


Рис. 1. Финальные распределения ресурса (зеленая область) и популяции (черные точки) на 2000-ом такте в вариантах эксперимента а–м. Светлые участки — область отсутствия ресурса. Значения параметров модели приведены в таблице 1

Особого внимания заслуживает эксперимент, результат которого изображен на рис. 1, д. Изображенная конфигурация формируется на 40-ом такте счета и существует, перемещаясь по ареалу, до окончания вычислительного эксперимента в 2000 тактов. Эту устойчивую конфигурацию, состоящую из 30–40 особей, можно назвать *стадным* режимом пространственно-временной динамики популяции.

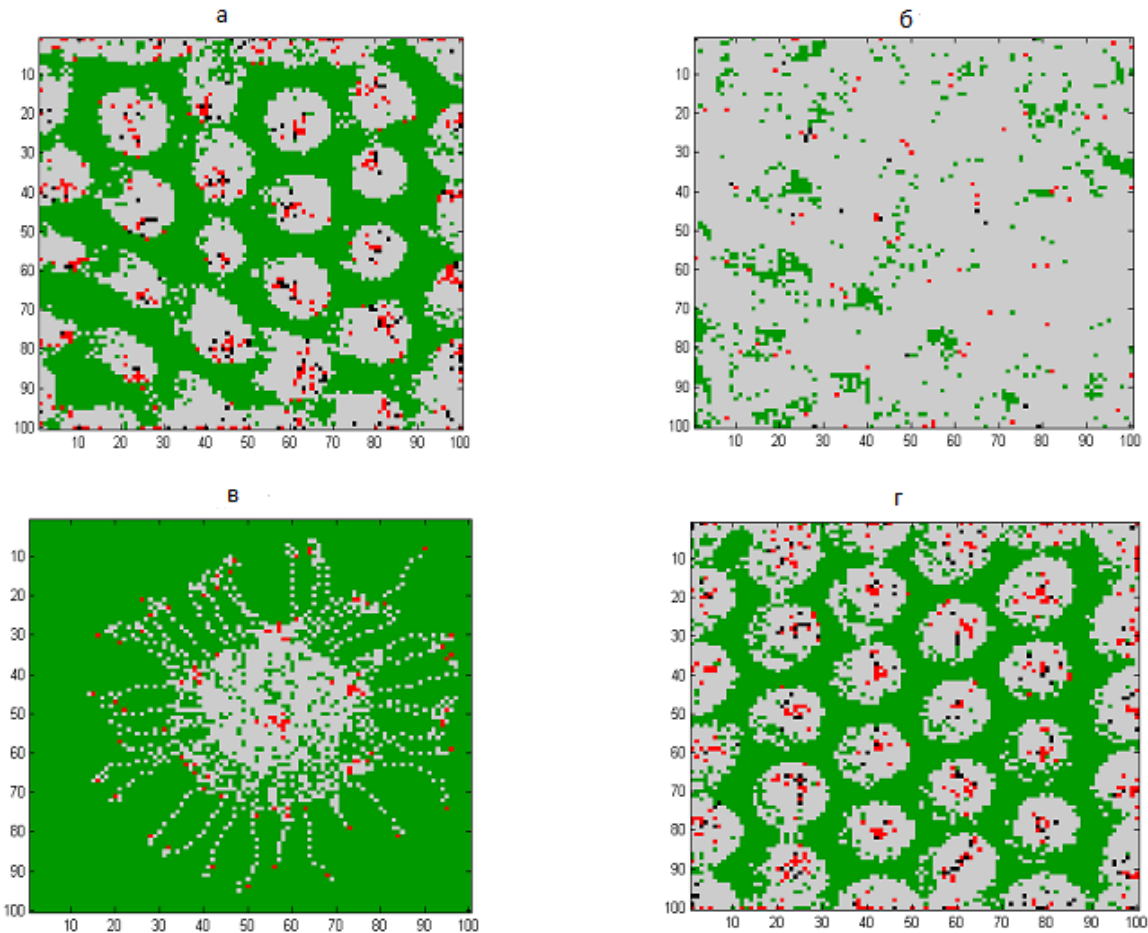


Рис. 2. Распределения ресурса (зеленая область) и популяции (черные точки) на 600-ом такте (а), 1200-ом такте (б), 1800-ом такте (в), 2400-ом такте (г). Светлая область — отсутствие ресурса. Значения параметров модели приведены в таблице 2

На рис. 2, а–г представлен процесс, который можно интерпретировать как годовой цикл жизни популяции. Распределение, представленное на рис. 2, а, получено из стандартной четырехточечной конфигурации. Эта конфигурация, как показали численные эксперименты, устойчива. Следующее распределение получено из предыдущего путем резкого снижения продуктивности ресурса. При этом происходит резкое уменьшение численности популяции (рис. 2, б). В течение следующих 600 тактов после существенного увеличения потенциала притяжения формируется устойчивое образование, располагающееся в центре ареала. Далее параметры среды и характеристики особей снова выбираются такими же, как и в первом случае. На рис. 2, в показан начальный этап разрушения центральной стаи. Далее вновь формируется ячеистая конфигурация (рис. 2, г), схожая с рис. 2, а, то есть предложенная модель, можно сказать, имитирует трансформацию группового (стадного) типа поведения через две стадии снова к территориальному.

Таблица 2. Значения параметров модели в экспериментах, представленных на рис. 2

Параметры модели	а	б	в	г
Максимум обильности питания, $H$	10	10	10	10
Скорость восстановления, $K$	0,1	0,01	0,01	0,1
Максимальная длительность жизни, $T$	1000	1000	1000	1000
Скорость роста, $C_1$	10	10	10	10
Критический параметр, $M$	4	4	4	4
Максимальная длина прыжка, $R$	2	2	2	2
Максимальная масса, $N$	100	10	10	10
Дальность зрения, $r$	10	10	10	10
Вероятность рождения, $\zeta$	0,01	0,01	0,01	0,01
Потери на единицу перемещения, $C_2$	0,1	0,1	0,1	0,1
Потери на метаболизм за такт, $\alpha$ ( $\beta = 1$ )	1	1	1	1
$\Delta_1$	20	3	0,3	0,3
$a$	1	0,2	0,2	0,2
$\Delta_2$	30	30	30	30
$A$	-0,3	-0,3	-3	-0,3

## Заключение

Описанная в работе агентная модель «ресурс–потребитель», в которой учитывается жизненный цикл особи (агента), позволила получить стадное поведение популяции, а также последовательные бифуркации ячеистой структуры через равномерную и стадную снова к ячеистой. В этих бифуркациях основными параметрами являлись подвижность особей и скорость восстановления ресурса.

К сожалению, на данном этапе не выяснена роль других факторов, определяющих физиологию особей, а также динамика восстановления ресурса. Не исследована пространственная масштабированность параметров модели. Под пространственной масштабированностью мы понимаем связь параметров модели и размера ареала, которые порождают описанное выше динамическое поведение. Также не проведен анализ факторов, формирующих такого рода динамику.

Тем не менее можно утверждать, что без учета социального поведения описанные выше динамические режимы, по-видимому, не могут быть получены. Отметим, что значения параметров, представленные в таблицах 1, 2, не привязаны к значениям реальных полевых и физиологических данных. Поэтому приведенные в работе результаты могут служить лишь эвристическим инструментом для формулировки гипотез в области теоретической популяционной экологии, что оставляет простор для дальнейших исследований.

## Список литературы

- Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. — 368 с.
- Белотелов Н. В., Коноваленко И. А. Эколого-физиологическая модель стада. Математическое моделирование в экологии // Материалы II Национальной конференции с международным участием. 23–27 мая 2011 г. Пущино. ИФХиБПП РАН, 2011. — С. 40–41
- Комаров А. С. Простые структуры растительного покрова, устойчивые к внешним нарушениям // Взаимодействующие марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем / Под ред. Р. Л. Добрушина и В. И. Крюкова. Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, —1982. — С. 136–143.



- Комаров А. С.* Вычислительный эксперимент в исследованиях популяций вегетативно-подвижных травянистых растений // Математическое моделирование биогеоценотических процессов / Под ред. Ю. М. Свирижева. — М.: Наука, —1985. — С. 70–79.
- Комаров А. С.* О возможности математического моделирования динамики ценопопуляций травянистых растений // Динамика ценопопуляций травянистых растений / Отв. ред. К. А. Малиновский. — Киев: Наукова думка, 1987. — С. 58–69.
- Комаров А. С., Паленова М. М.* Моделирование взаимодействующих популяций вегетативно-подвижных трав // Бюл. МОИП. Сер. биол. — 2001. — Т. 106, Вып. 5. — С. 34–41.
- Мак-Фарленд Д.* Поведение животных: психобиология, этология и эволюция. — М.: Мир, 1988. — 520 с.
- Маргалеф Р.* Облик биосферы. — М.: Наука, — 1992. — 214 с.
- Михайлова Н. В., Михайлов А. В., Богданова Н. Е., Комаров А. С., Жукова Л. А.* Имитационная модель инвазионной динамики популяций неморальных видов трав на неоднородной территории // Бюл. МОИП. Сер. биол. — 2008. — Т. 113, Вып. 5. — С. 68–75.
- Разжевайкин В. Н.* Анализ моделей динамики популяций. — М.: МФТИ, 2010. — 196 с.
- Свирижев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978. — 352 с.
- Свирижев Ю. М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. — М.: Наука, 1987. — 368 с.
- 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.
- Lee C. T., Hoopse M. F., Diehl J., Gilliland W., Huxel G., Leaver E. V., McCann K., Umbanhowar J., Moglner A.* Non-local concepts and models in biology // J. Theor. Biol. — 2001. — Vol. 210. — P. 201–219.
- Mac Nally R.* Modelling confinement experiments in community ecology: differential mobility among competitors // Ecological Modelling. — 2000. — Vol. 129. — P. 65–85.