

УДК: 519.8

Некоторые особенности групповой динамики в агентной модели «ресурс–потребитель»

Н. В. Белотелов^{1,a}, И. А. Коноваленко², В. М. Назарова³, В. А. Зайцев⁴

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

²Московский физико-технический институт (государственный университет),
Россия, 141700, Московская область, г. Долгопрудный, Институтский пер., д. 9

³Московский государственный технический университет имени Н. Э. Баумана
(национальный исследовательский университет),
Россия, 105005, г. Москва, ул. 2-я Бауманская, д. 5, стр. 1

⁴Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова,
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33

E-mail: ^a belotel@mail.ru

Получено 21.09.2018, после доработки — 03.10.2018.

Принято к публикации 15.10.2018.

В работе исследуются особенности групповой динамики особей-агентов в компьютерной модели популяции животных, взаимодействующих между собой и с возобновимым ресурсом. Такого типа динамика были ранее обнаружены в работе [Белотелов, Коноваленко, 2016]. Модельная популяция состоит из совокупности особей. Каждая особь характеризуется своей массой, которая отождествляется с энергией. В ней подробно описана динамика энергетического баланса особи. Ареал обитания моделируемой популяции представляет собой прямоугольную область, на которой равномерно произрастает ресурс (трава).

Описываются различные компьютерные эксперименты, проведенные с моделью при различных значениях параметров и начальных условиях. Основной целью проведения этих вычислительных экспериментов было изучение групповой (стадной) динамики особей. Выяснилось, что в достаточно широком диапазоне значений параметров и при введении пространственных неоднородностей ареала групповой тип поведения сохраняется. Численно были найдены значения параметров модельной популяции, при которых возникает режим пространственных колебаний численности. А именно, в модельной популяции периодически групповое (стадное) поведение животных сменяется на равномерное по пространству распределение, которое через определенное количество тактов вновь становится групповым. Проведены численные эксперименты по предварительному анализу факторов, влияющих на период этих решений. Оказалось, что ведущими параметрами, влияющими на частоту и амплитуду, а также на количество групп, являются подвижность особей и скорость восстановления ресурса. Проведены численные эксперименты по исследованию влияния на групповое поведение параметров, определяющих нелокальное взаимодействие между особями популяции. Обнаружено, что режимы группового поведения сохраняются достаточно длительное время при исключении факторов рождаемости особей. Подтверждено, что нелокальность взаимодействия между особями является ведущей при формировании группового поведения.

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

UDC: 519.8

Some features of group dynamics in the resource-consumer agent model

N. V. Belotelov^{1,a}, I. A. Konovalenko², V. M. Nazarova³, V. A. Zaycev⁴

¹Dorodnicyn Computing Centre, Federal Research Center “Computer Science and Control”
of Russian Academy of Sciences,
40 Vavilova st., Moscow, 119333, Russia

²Moscow Institute of Physics and Technology (state university),
9 Institutsky Lane, Dolgoprudny, Moscow area, 141700, Russia

³Bauman Moscow State Technical University,
5/1 2-ya Baumanskaya st., Moscow, 105005, Russia

⁴A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy,
33 Leninsky Prosp., Moscow, 119071, Russia

E-mail: ^a belotel@mail.ru

Received 21.09.2018, after completion — 03.10.2018.

Accepted for publication 15.10.2018.

The paper investigates the features of group dynamics of individuals-agents in the computer model of the animal population interacting with each other and with a renewable resource. This type of dynamics was previously found in [Belotelov, Konovalenko, 2016]. The model population consists of a set of individuals. Each individual is characterized by its mass, which is identified with energy. It describes in detail the dynamics of the energy balance of the individual. The habitat of the simulated population is a rectangular area where the resource grows evenly (grass).

Various computer experiments carried out with the model under different parameter values and initial conditions are described. The main purpose of these computational experiments was to study the group (herd) dynamics of individuals. It was found that in a fairly wide range of parameter values and with the introduction of spatial inhomogeneities of the area, the group type of behavior is preserved. The values of the model population parameters under which the regime of spatial oscillations of the population occurs were found numerically. Namely, in the model population periodically group (herd) behavior of animals is replaced by a uniform distribution over space, which after a certain number of bars again becomes a group. Numerical experiments on the preliminary analysis of the factors influencing the period of these solutions are carried out. It turned out that the leading parameters affecting the frequency and amplitude, as well as the number of groups are the mobility of individuals and the rate of recovery of the resource. Numerical experiments are carried out to study the influence of parameters determining the nonlocal interaction between individuals of the population on the group behavior. It was found that the modes of group behavior persist for a long time with the exclusion of fertility factors of individuals. It is confirmed that the nonlocality of interaction between individuals is leading in the formation of group behavior.

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

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2018, vol. 10, no. 6, pp. 833–850 (Russian).

1. Введение

Моделирование пространственно-временной динамики популяции, исходя из особенностей индивидуальных эколого-физиологических и этологических характеристик особей, в настоящее время является одной из актуальных задач популяционной экологии. Такого рода модели в ряде случаев представляют большой практический интерес, например при анализе антропогенных нагрузок на заповедные и особо охраняемые территории [Musiani et al., 2010].

Исторически модели популяционной экологии опирались на аналогии, заимствованные из химической кинетики. Фазовыми переменными в таких моделях являлись численности (плотности) особей. Математическим аппаратом в таких моделях были обыкновенные дифференциальные уравнения, так называемый «вольтерровский» подход [Свирижев, Логофет, 1978; Базыкин, 2003]. В рамках этого подхода удалось по-новому взглянуть на процесс формирования таких явлений, как вспышки численности насекомых, пространственно-временные колебания численности животных, образование скоплений особей, что представляет большой научно-практический интерес. Сейчас 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 компартментальные модели, основанные на дискретизации ареала обитания, а в качестве фазовых переменных берутся значения, полученные осреднением по выделенным участкам численности популяций [Базыкин, 2003]. Для учета нелокальных взаимодействий используют интегральные уравнения [Lee et al., 2001; Mac Nally, 2000]. Серьезным недостатком перечисленных выше моделей является то, что параметры и функции, моделирующие демографические процессы и процессы пространственных перемещений особей, а также взаимодействие между ними не позволяют учитывать физиологические особенности особей различных видов. Также затруднительным оказывается оценка значений этих параметров, исходя из полевых (натурных) экспериментов. Современные экспериментальные технологии позволяют достаточно подробно наблюдать за поведением животных в естественных условиях и в какой-то степени высказывать гипотезы о причинах такого поведения, но без формального математического или, скорее, компьютерного моделирования движения особей не удастся целостно проанализировать имеющиеся данные. На рис. 1 в качестве примера характерного движения особей приведены натурные данные по движению кабарги (*Moschus moschiferus*), полученные одним из авторов методом многосуточного тропления в Сихотэ-Алинском заповеднике.

В каком-то смысле альтернативным подходом непрерывному описанию динамики популяции является агентное, индивидуально-ориентированное моделирование, основанное на использовании дискретного описания. Агентные модели действительно представляются чрезвычайно интересным объектом исследования. Они могут порождать разнообразные динамические режимы. С помощью такого подхода достаточно легко формализуются понимаемые биологами эмпирические закономерности, связанные с описанием жизненного цикла особей, их взаимодействия между собой, а также 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 полным отсутствием аналитических методов исследования моделей, что вызывает трудности при анализе получаемых результатов вычислительных экспериментов.

В данной работе численно исследуется определенный тип решений, который мы называем групповым или стадным, обнаруженный в агентной модели «ресурс–потребитель», которая была предложена авторами ранее [Белотелов, Коноваленко, 2016]. В модели подробно описывается жизненный цикл особей. Основной переменной, описывающей состояние особи, является «масса–энергия» особи, которая трактуется как энергия или жизнённость особи.



Рис. 1. Траектории движения нескольких особей кабарги (пути разных кабарог показаны разным цветом) в Сихотэ-Алинском заповеднике по данным троплений с ноября 2014 г. до начала января 2015 г. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

Основной целью моделирования является изучение влияния различных эколого-физиологических параметров, описывающих особь, а также характеристик ресурса на формирование группового пространственно-временного режима поведения популяции. Данное исследование характера возможных решений компьютерной модели необходимо как предварительный этап для использования ее в качестве основы создания компьютерной модели, описывающей динамику реальных популяций.

2. Описание модели

Модельная компьютерная популяция состоит из совокупности особей-агентов. Каждая особь характеризуется своей массой, которую мы трактуем расширенно, а именно: мы считаем, что она тождественна энергии и тратится при различных физиологических процессах, таких как движение, размножение и других. В модели учитываются энергозатратные процессы: основной метаболизм, энергетические затраты на перемещение, рождение и выкармливание потомства, учитывается изменение «энергоэффективности» функционирования при старении особи.

Ареал обитания моделируемой популяции, на котором произрастает ресурс (например, трава), является прямоугольной целочисленной решеткой ($i = 1, \dots, L, j = 1, \dots, F$). Считается, что количество ресурса в каждой точке ограничено предельным значением H . При его уменьшении за счет выедания особями популяции он с постоянной скоростью за такт K восстанавливается до предельного значения. Уравнения роста ресурса имеют вид

$$m_{t+1}^{i,j} = \min \begin{cases} m_t^{i,j} + K^{i,j} - \tilde{\theta}_t^{i,j}, \\ H - \tilde{\theta}_t^{i,j}, \end{cases}$$

где $m_t^{i,j}$ — количество ресурса в точке (i, j) в момент времени t , а $\tilde{\theta}_t^{i,j}$ — доля изъятия ресурса, если в точке (i, j) в данный момент есть особи.

В ареале находится некоторое множество подвижных особей. Каждая особь описывается следующим вектором состояния в момент времени t : координатами в ареале (i, j) , возрастом τ , массой n_t^τ . Используя данные натуральных исследований (методами троплений, визуальных наблюдений за рядом видов зверей [Зайцев, 1991; 1992, 1996, 2002]), свидетельствующих о дискретном, векторном стереотипе перемещения зверей, мы ввели в модель показатель радиуса индивидуальной подвижности R (максимальное расстояние, преодолеваемое особью за один такт), а также радиуса обзора r — параметра, необходимого для описания действий особей-агентов при обнаружении и достижении пищевых объектов. В модели считается, что радиус индивидуальной подвижности и радиус обзора постоянны для всех особей и не зависят от возраста. Учитываются следующие процессы, меняющие состояние особи: рождение, старение, потребление ресурса, гибель, перемещение по ареалу. Рассмотрим, как изменяется состояние особи в результате вышеизложенных процессов.

Процесс старения увеличивает возраст особи в каждом цикле на единицу. Процесс потребления ресурса $(\theta_t^{i,j})$ зависит от возраста и текущей массы. В модели считается, что с возрастом потребление ресурса уменьшается в соответствии с выражением

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

где C_1, T, N — некоторые постоянные, характеризующие физиологию рассматриваемых животных (C_1 — коэффициент, учитывающий энергетическую ценность ресурса, T — предельный возраст, N — предельная масса). Считается, что гибель особи определяется условием недостатка «энергии» (ресурса) ($n_{t,\tau} \leq 0$), которая необходима для поддержания затрат на основной метаболизм. Процесс рождения особей в модели описан следующим образом. По достижении определенного размера особь в соответствии с распределением Бернулли со средним значением ζ случайным образом порождает другую особь нулевого возраста и имеющую треть массы материнской особи, при этом материнская особь теряет половину своей текущей массы, которая тратится на выкармливание потомства. Перемещение особи S за один временной такт ограничивается радиусом индивидуальной активности ($S < R$), при этом теряется часть «энергии» $C_2 n_{t,\tau} S$, имеющейся у особи (об алгоритме выбора направления перемещения будет сказано ниже). Уравнение баланса «энергии» записывается следующим образом:

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

где $C_2 n_{t,\tau} S$ — затраты на перемещение, $\alpha n_{t,\tau}^{i,j} \beta$ — затраты на основной метаболизм, $\lambda(\zeta) \frac{n_{t,\tau}^{i,j}}{2}$ — затраты на рождение ($\lambda(\zeta) = 1$ — происходит рождение в момент времени $t = \zeta$, в противном случае $\lambda(\zeta) = 0$). В модели считается, что рождение происходит в среднем один раз за некоторый период времени. Алгоритм вычисления значений новых координат особи k, m при перемещении будет описано ниже.

В программе допускается, что в узле может одновременно находиться несколько особей (Lk). В этом случае функция изъятия ресурса имеет вид

$$\tilde{\theta}_t^{i,j} = \sum_{l=1}^{Lk} \theta_{t,l}^{i,j},$$

$$\text{где } \theta_{i,l}^{i,j} = \min \left\{ \begin{array}{l} \frac{m_i^{i,j}}{Lk}, \\ \frac{C_1 m_i^{i,j} n_{i,\tau,l}^{i,j} \left(1 - \frac{\tau_l}{T}\right) \left(1 - \frac{n_{i,\tau,l}^{i,j}}{N}\right)}{Lk} \end{array} \right. \text{ а индекс } l \text{ соответствует определенной}$$

особи.

Перейдем к описанию алгоритма перемещения особей. В модели предполагается, что существует два фактора, влияющих на движение. Это пищевая активность и активность, связанная с взаимодействием с другими особями, т. е. с социальным поведением. Последнее взаимодействие в дальнейшем будем называть социальным.

Алгоритм пищевой активности заключается в следующем. На каждом такте работы модели особь определяет ближайший к ней участок, на котором находится ресурс. Причем «анализируемая» территория вписывается в круг радиусом обзора r . Особь переходит на найденный участок, если он ближе радиуса индивидуальной активности R , иначе сдвигается на R в его направлении (считается, что всегда справедливо неравенство $R < r$). Если ресурса поблизости нет, выбирается случайное направление.

Социальное перемещение особи возможно, если ее масса превышает некоторую минимально фиксированную величину, то есть особь не истощена голодом. Для моделирования социальных взаимодействий мы использовали представление о социальных дистанциях [Hediger, 1961; Баскин, 1976; MacBride, 1976; Syme, 1979], представляющих собой в общем виде некоторые критические расстояния между особями (или их группами), связанные с характером социального контакта. Сближение на меньшее, чем некоторые из этих дистанций, расстояние происходит при формировании особями устойчивой группы, например при материнско-детских отношениях. Некоторое пространство вокруг каждой особи и их группы в обычных условиях бывает свободным от других социальных партнеров, которые для опознавания друг друга нередко сближаются на социальную дистанцию, затем вступают в более близкие контакты или уходят. Возможность агрессивного контакта при таком сближении, например в случае конфликтов между самцами лося (*Alces alces*), кабана (*Sus scrofa*), косули (род *Capreolus*) и других в брачный период, на данном этапе моделирования не учитывали. В модели также учтено, что социальное взаимодействие в группах зверей, например кабанов [Зайцев, 1996, 1996а], формируется прежде всего на основе контактов каких-либо двух особей (т. е. попарно).

Исходя из данных предпосылок, в модели в окрестностях каждой особи выделены две круговые окрестности (зоны), имеющие радиусы Δ_1 и Δ_2 . Если другая особь находится внутри круга радиусом Δ_1 , то они избегают приближаться друг к другу, а если внутри круга радиусом Δ_2 — стремятся приблизиться друг к другу. Если справедливо неравенство $\Delta_1 < \Delta_2$, то считается, что в популяции особей нет компактных групп с минимальными социальными дистанциями, например семей животных. А если реализуется неравенство противоположного смысла, то считается, что такие группы существуют, а именно, особи, находящиеся рядом, стараются сохранить свою близость. К «чужакам» относятся особи, находящиеся вне круга радиусом Δ_1 .

Выделение в модели радиусов взаимодействия особей наиболее соответствует результатам изучения системы социальных или коммуникативных дистанций, которые при взаимодействии особей по мере удаления их друг от друга, например у лося, кабана, формируют триггерную систему с чередованием устойчивых положений (в этом случае особи поддерживают между собой определенные дистанции) и неустойчивых (особи быстро минуют эти интервалы) особых положений, смещаемых и инвертируемых в разных условиях [Зайцев, 1992, 1996, 1996а]. Данная система дистанций в некоторой мере обуславливает распределение особей и групп в местобитаниях, например лосей по пастбищу в лесу [Zaitsev, 2012]. Подобные «притяжение» и «отталкивание» в модели описываются заданием изменения расстояния между особями на фикс-

рованные величины a и A , соответствующие притяжению и отталкиванию, которые мы в дальнейшем будем называть потенциалами притяжения и отталкивания. Социальное взаимодействие в группах зверей, например кабанов (*Sus scrofa*) [Зайцев, 1995], происходит обычно попарно. В модели предполагается, что итоговое смещение каждой особи является суммой смещений ко всем остальным особям за такт по вышеописанному закону. Предложено, что итоговое смещение каждой особи является суммой смещений относительно всех остальных особей за такт по вышеописанному правилу. Значение новых координат особи k, m задается функцией

$$pos_{t+1}^l(k, m) = \begin{cases} pos_t^l(i, j) + \frac{R}{|sm_t^l|} sm_t^l, & |sm_t^l| > R, \\ pos_t^l(i, j) + sm_t^l, & |sm_t^l| \leq R, \end{cases}$$

где $sm_t^l = \sum_{e=1, e \neq l}^{Lv} \begin{cases} a \frac{pos_t^l(i, j) - pos_t^e(i, j)}{dis^{l,e}}, & dis^{l,e} < \Delta_1, \\ A \frac{pos_t^l(i, j) - pos_t^e(i, j)}{dis^{l,e}}, & \Delta_1 < dis^{l,e} < \Delta_2, \end{cases}$ а $dis^{l,e} = |i_t - i_e| + |j_t - j_e|$.

Здесь $pos_t^l(i, j)$ — позиция особи l в момент времени t , равная координатам (i, j) , R — максимальная длина прыжка, $dis^{l,e}$ — начальное расстояние между перемещаемой (основной) особью и другой особью, sm_t^l — искомое смещение, Lv — общее количество особей, участвующих во взаимодействии.

Итоговое перемещение, определяемое совместным влиянием пищевого и социального перемещения, устанавливается по следующему 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.

3. Описание численных экспериментов

Модель была реализована в среде MatLab. Программа позволяет изменять все параметры модели, включая размеры участка и начальное пространственно-временное распределение особей по ареалу. Также в программе можно изменять пространственное размещение ресурса и граничные условия. Особенностью созданной системы является ее возможность использовать результат предыдущего эксперимента в качестве начальных данных для нового расчета при изменении параметров моделируемой системы. Также, помимо очевидных опций для анализа состояния популяции и ареала, таких как визуализация текущего состояния модельного ареала с распределением особей по пространству, временной динамики общей численности популяции с учетом возрастного распределения особей, в программе реализована опция вычисления числа кластеров. Алгоритм кластеризации, позволяющий вычислять количество групп в ареале в определенный момент времени, заключается в следующем. В программе используется алгоритм кластеризации «по ширине» [Cormen et al, 2009]. Алгоритм позволяет выделять кластеры из особей, если расстояние между какими-то особями в кластере меньше некоторого задаваемого значения δ . (Во всех расчетах, приведенных в данной работе, $\delta = 4$.)

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

Основной целью численных экспериментов с моделью являлось изучение группового поведения и моделирование возникновения режимов пространственного поведения животных. Реализация данной задачи согласуется с представлениями о кочевках, участке обитания [Burt, 1943] и территории [Howard, 1920] как охраняемой части участка обитания. Постановка подобной задачи для моделирования, основанного на мозаичном (ячеистом) представлении среды и распределении ресурсов (в настоящем контексте, безусловно, в упрощенной форме относительно реальных условий), согласуется с естественной мозаичностью среды обитания (например, с распределением фитоценозов и др.). Для животных также характерно дискретное заселение местообитаний, реализуемое, в частности, в форме участков обитания. При этом ячейки-выделы среды обитания могут сохраняться многие годы, что предопределяет и относительное постоянство распределения животных в местообитаниях. Например, у кабарги в течение многих лет поддерживается определенная система ячеек-вакансий, в среде которой особи наследуют пространство участков обитания в ряду сменяющихся поколений [Зайцев, 1991].

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. 2 изображены распределения популяции и ресурса на 1500-м такте ($L = 200$, $F = 200$). Это была базовая конфигурация, которую мы исследовали, изменяя параметры модели. Движение подобных групп синхронно и они занимают всё доступное пространство. Зеленым цветом изображен ресурс, серым — его отсутствие. Особи представлены черными и красными точками в зависимости от типа их движения: черный цвет — для пищевого движения, красный — для социального. Значения параметров для данного эксперимента указаны в таблице на рис. 2. Для последующих экспериментов данные значения считаются базовыми.

Для анализа влияния граничных условий на полученный базовый режим были рассмотрены два случая — изолированный ареал и ареал с пропускающими границами. Использование пропускающих границ позволяет особям покидать отведенный ареал, и далее их не учитывают в имитационном эксперименте. Вычислительный эксперимент показал (рис. 3), что граничные условия слабо влияют на пространственно-временную динамику популяции. Сравнение двух типов граничных условий приведено на рис. 3 (1500 такт).

Видно, что изменение граничных условий незначительно сказывается на пространственной динамике системы, за исключением приграничной области. В дальнейшем все вычислительные эксперименты проводились для непроницаемых границ. Для оценки «устойчивости» сохранения групповой пространственно-временной динамики популяции к неоднородности пространственного распределения ресурса было проведено несколько расчетов с неоднородным по пространству распределением ресурса (рис. 4). В первом варианте ареал делился на несколько квадратов и в каждом задавались свои характеристики изменения ресурса, то есть его количество и скорость восстановления. Этот вариант показан на рис. 4, *а* (1500 такт). На рис. 4, *б* (1500 такт) представлен результат эксперимента, в котором ресурс распределен по пространству в шахматном порядке. В тех клетках, где ресурса нет, практически исчезают особи, однако в остальных клетках сохраняется стадный режим.

Большой интерес представляет влияние продуктивности ресурса на динамику популяции. Для изучения этого влияния была проведена серия вычислительных экспериментов при различных значениях параметров, характеризующих ресурс, — при максимальном значении ресурса H и скорости его восстановления K . Результаты представлены на рис. 5 и 6. Как и на рисунках выше, зеленый цвет на графиках означает ресурс (его количество), черный и красный — количество особей пищевого и социального типа движения соответственно.

На рис. 5 видно, что особей с пищевым типом движения больше, чем с социальным типом, только в первом столбце, который соответствует минимальному значению H . Это связано с тем, что, независимо от скорости восстановления ресурса, его остается слишком мало для насыщения всех особей. Групповое движение стад при этом нарушается (рис. 6, *а*). В следующих столбцах разница между количеством особей с разными типами движения увеличивается до некоторого уровня и далее остается практически неизменной.

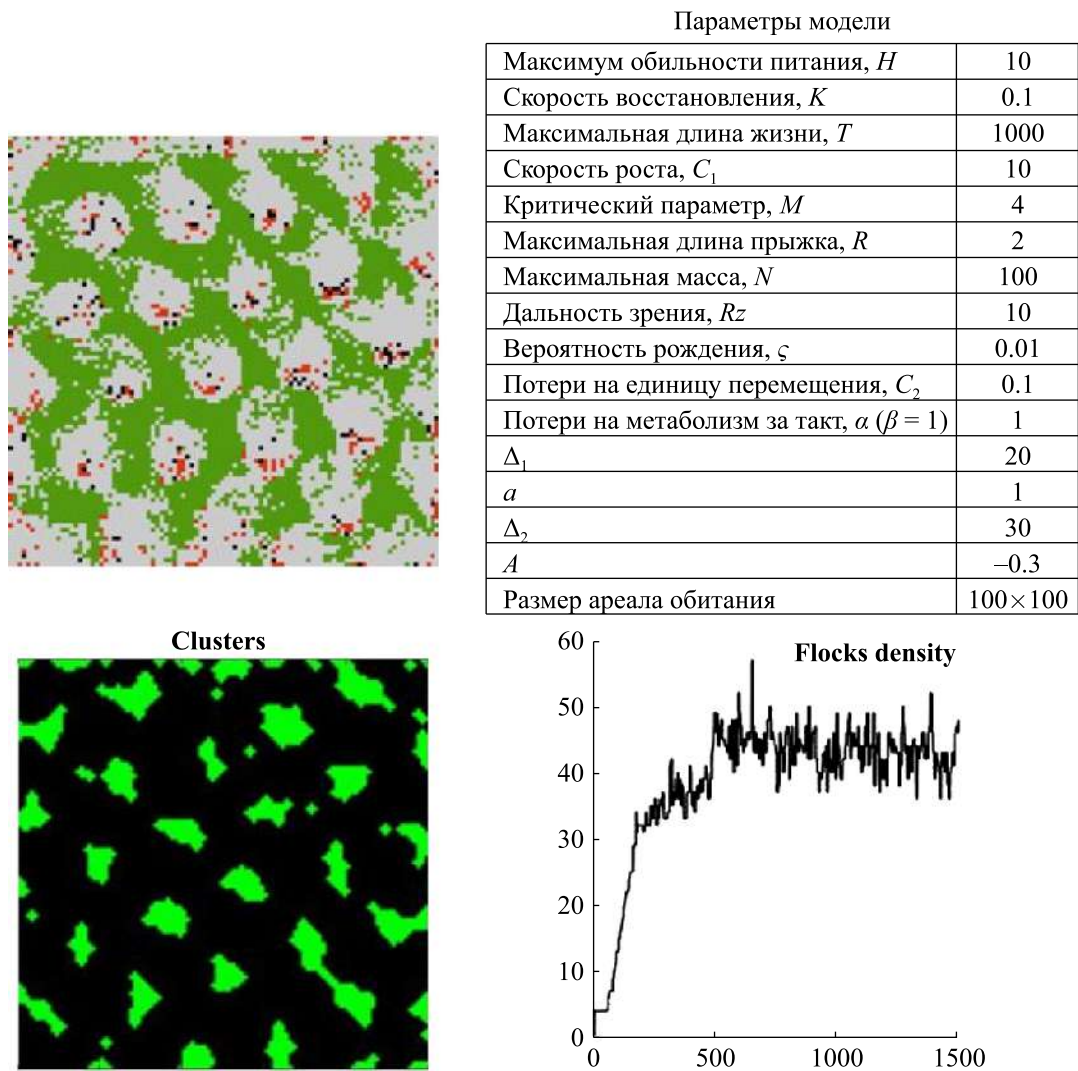


Рис. 2. Базовый групповой (стадный) режим ($t = 1500$). В верхнем левом углу изображено финальное распределение особей популяции и ресурса. Зеленым цветом изображен ресурс, серым — его отсутствие. Черный и красный цвета — особи с пищевым и социальным типами движения соответственно. Справа в таблице приведены значения параметров модели, соответствующих стадному режиму. В нижнем левом углу представлены результаты выделения кластеров. Они выделены зеленым цветом. Справа приведен график изменения количества кластеров за время счета. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала



Рис. 3. Распределение особей по ареалу в базовом варианте модели на 1500-м такте: а) с пропускающими границами; б) с изолированными границами. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

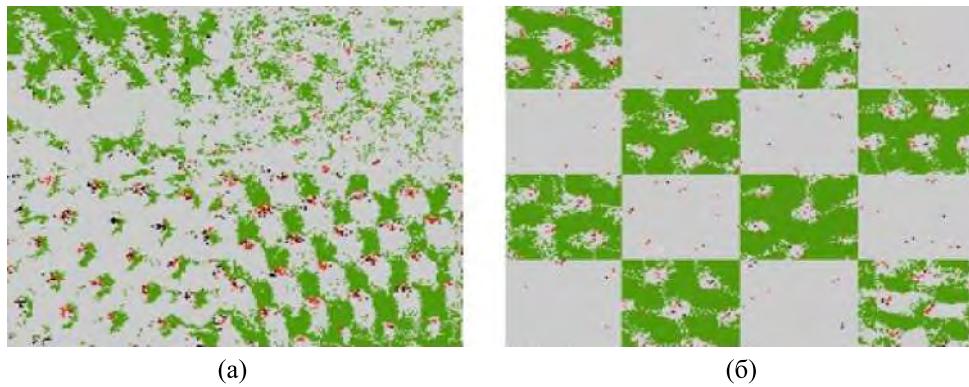


Рис. 4. Распределение особей по ареалу (1500 такт): а) ареал разделен на четыре участка с различными характеристиками восстановления ресурса; б) ареал разделен в шахматном порядке на участки с ресурсом и без него. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

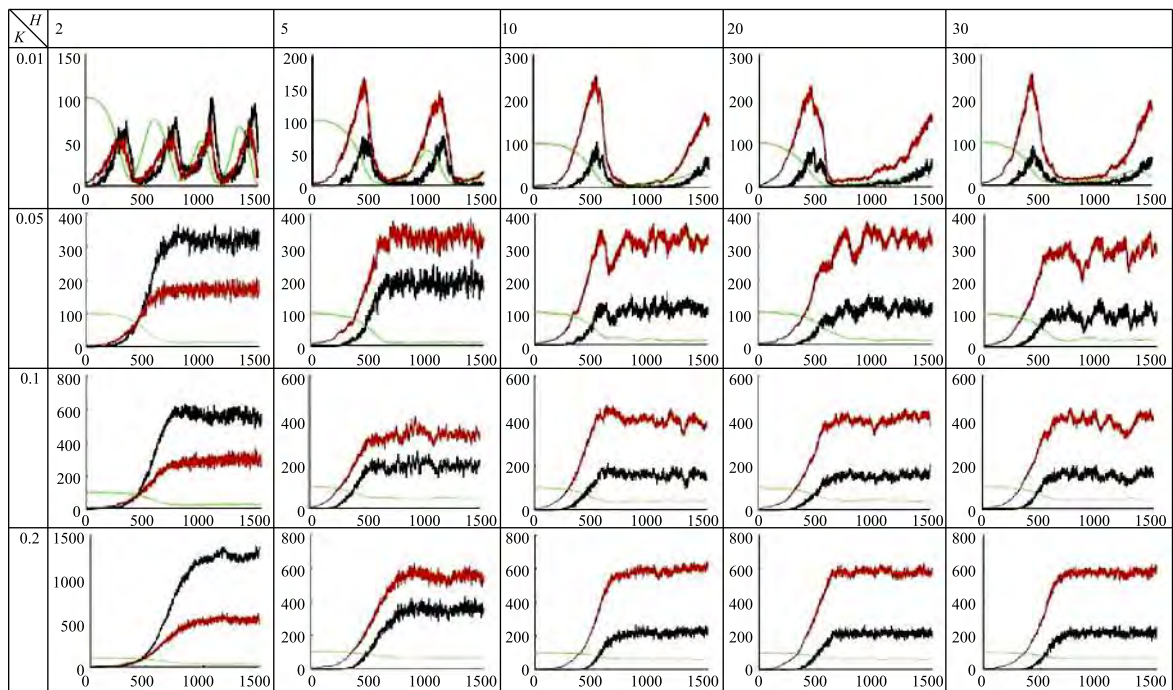


Рис. 5. Графики изменения во времени суммарной численности особей (черная линия — голодных, красная — сытых) и ресурса (зеленая линия) при различных значениях характеристик восстановления ресурса H и K . Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

Если рассматривать графики изменения численности особей по строкам, т. е. смотреть, как влияет скорость восстановления ресурса K на динамику численности, то, за исключением первой строки и первого столбца, характер динамики внутри строки сохраняется. На рис. 6 изображено финальное распределение особей по пространству (1500 такт), там же представлены графики изменения количества кластеров в трех экспериментах, соответствующие разным значениям H и K .

Очень интересный режим пространственно-временной динамики соответствует первой строке рис. 5 (скорость восстановления ресурса мала и равна всего 0.01). При малой скорости восстановления ресурса в модели наблюдается пространственный колебательный режим (рис. 7). Механизм, формирующий такое поведение, заключается в следующем. Сначала особи размножаются и образуют стада. Их количество возрастает настолько, что они выедают прак-

тически весь ресурс и начинают вымирать. Вследствие этого остается совсем небольшое количество особей, однако ресурс уже начинает восстанавливаться. С увеличением количества ресурса особи снова начинают размножаться и образовывать стада, после чего процесс начинается сначала.

На рис. 5 ($K = 0.01$) видно, что при увеличении значения H и неизменной скорости восстановления ресурса частота колебаний суммарной численности особей и ресурса понижается. Это значит, что частота колебаний зависит от доли количества ресурса, восстанавливаемого за такт.

Пространственный колебательный режим поведения системы наблюдается для всех случаев, при которых особи полностью занимают весь ареал обитания. Если же особи образуют малое количество стад, то ресурс успевает восстанавливаться при их перемещении и пространственный колебательный режим не возникает.

Были проведены вычислительные эксперименты для анализа влияния изменения H на частоту колебаний при значениях $H = 1$. Они показали, что частота колебаний сильно зависит от максимального значения ресурса (см. рис. 8).

Были проведены эксперименты по анализу влияния изменений радиусов притяжения (Δ_2) и отталкивания (Δ_1) особей при социальном типе движения. Результаты данных экспериментов приведены на рис. 9 и 10.

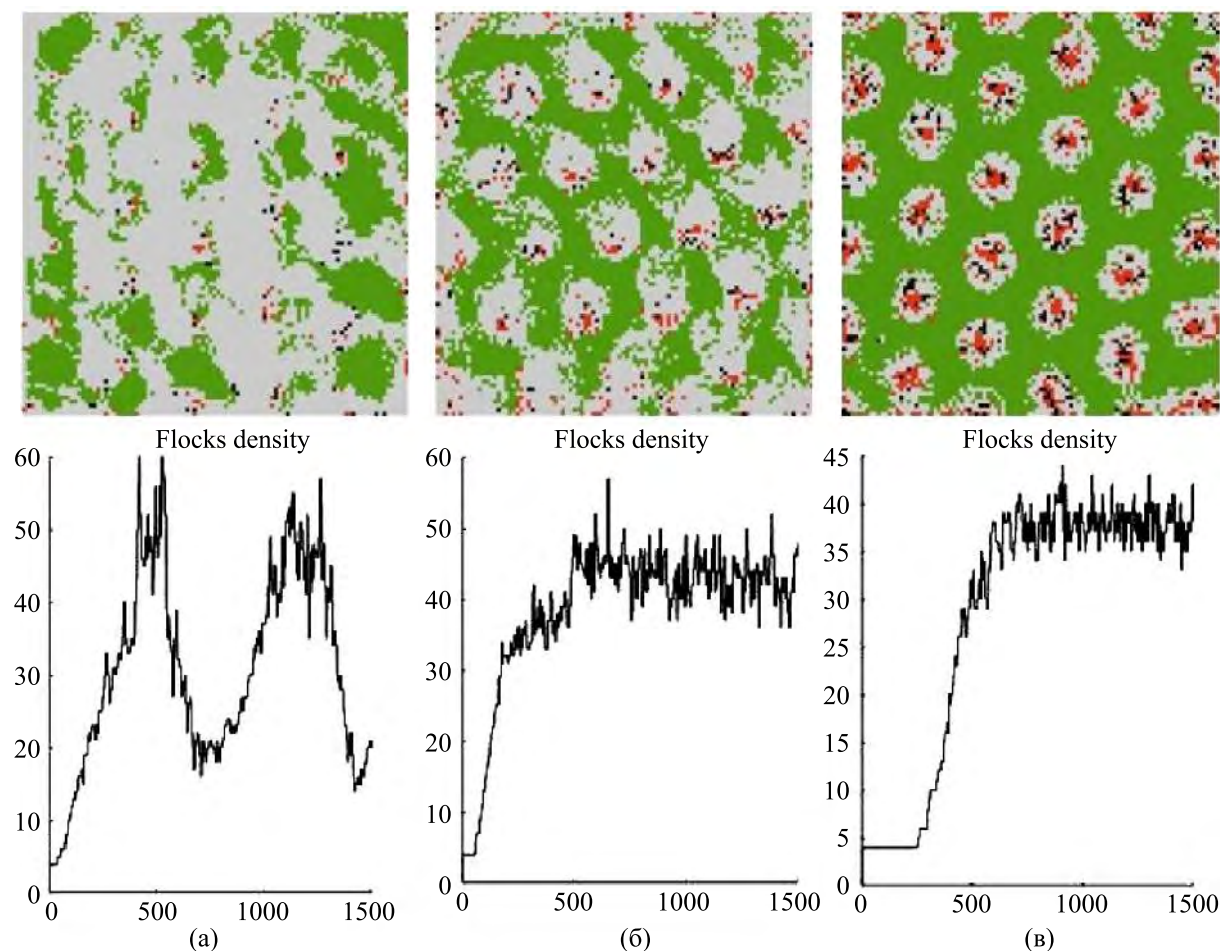


Рис. 6. Распределение особей по ареалу (1500 такт) и временная динамика количества кластеров на нем: а) движение особей при малой скорости восстановления ресурса ($K = 0.01$; $H = 5$); б) движение особей при средней скорости восстановления ресурса ($K = 0.1$; $H = 10$); в) движение особей при большой скорости восстановления ресурса ($K = 0.2$; $H = 30$). Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

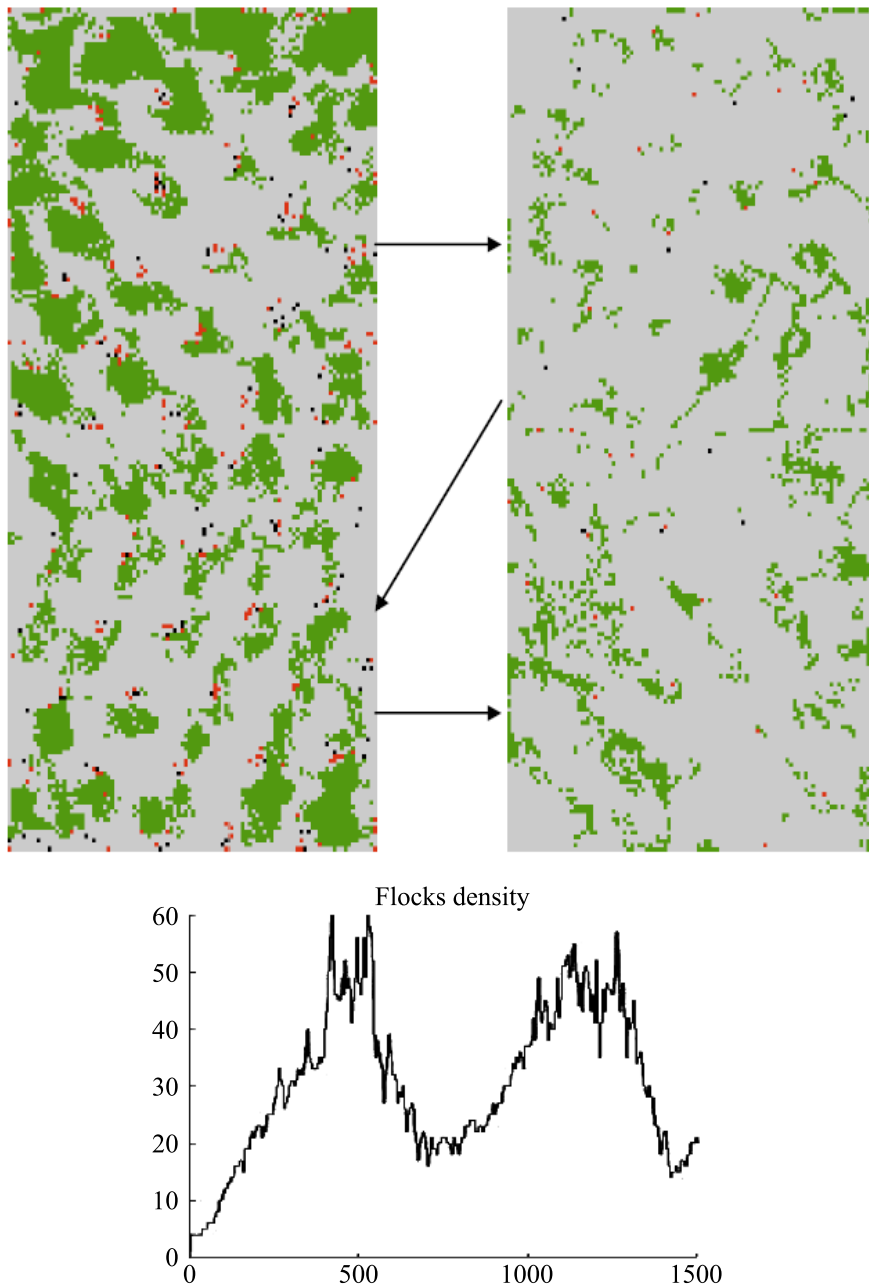


Рис. 7. Режим пространственных колебаний ($K = 0.01$; $H = 5$). В верхней части рисунка представлено распределение особей по ареалу на 450-м, 750-м, 1200-м и 1500-м такте счета соответственно. Внизу изображено изменение количества кластеров в ареале. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

При нулевом отталкивании и большем притяжении особи образуют всего несколько стад (от одного до трех) и просто двигаются по полю. При увеличении радиуса отталкивания особи образуют плотную группу стад в виде кольца со стадом внутри, однако при дальнейшем таком сосуществовании и при малой разнице между радиусами такая группа превращается в одно большое стадо. И в том и в другом случае особи случайным образом передвигаются по полю в поисках ресурса. При дальнейшем увеличении радиуса отталкивания (при большем радиусе притяжения) количество стад также увеличивается, насколько это позволяют размеры ареала обитания.

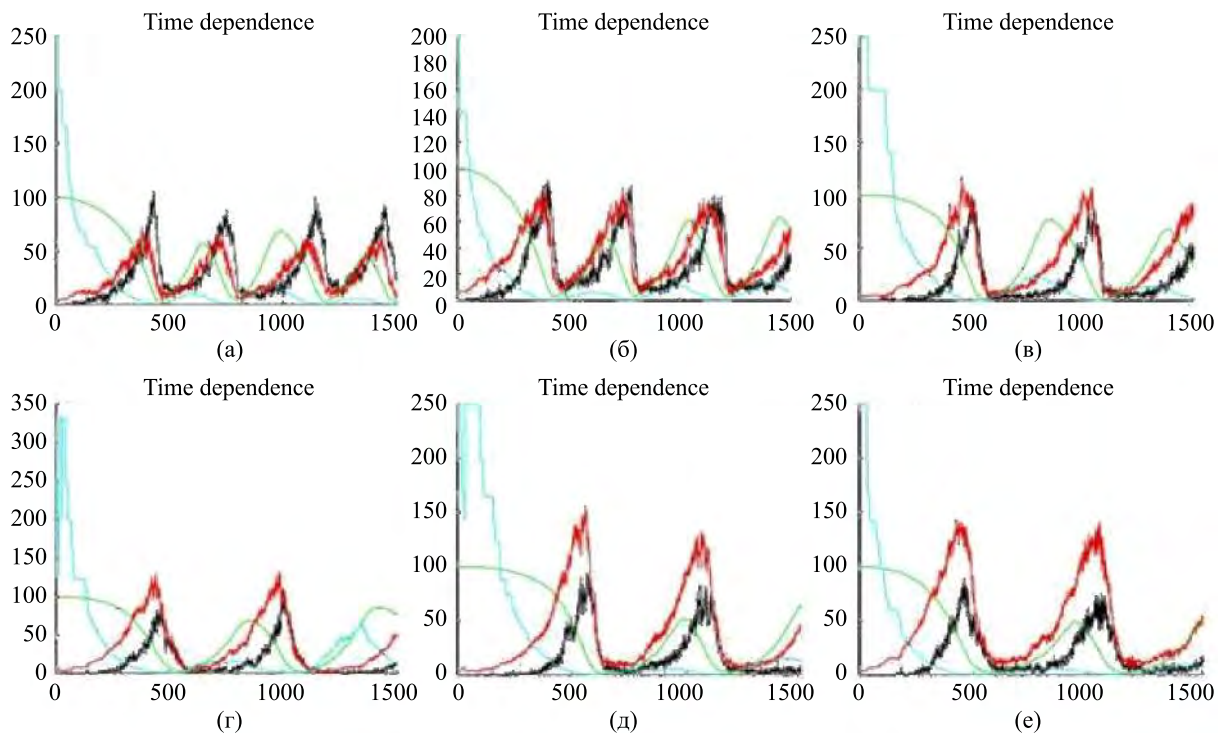


Рис. 8. Изменение суммарного числа особей (красная линия — сытые, черная — голодные) и суммарного ресурса (зеленая) при $K = 0.01$ и при различных значениях H : а) $H = 2$; б) $H = 2.5$; в) $H = 3$; г) $H = 3.5$; д) $H = 4$; е) $H = 4.5$. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

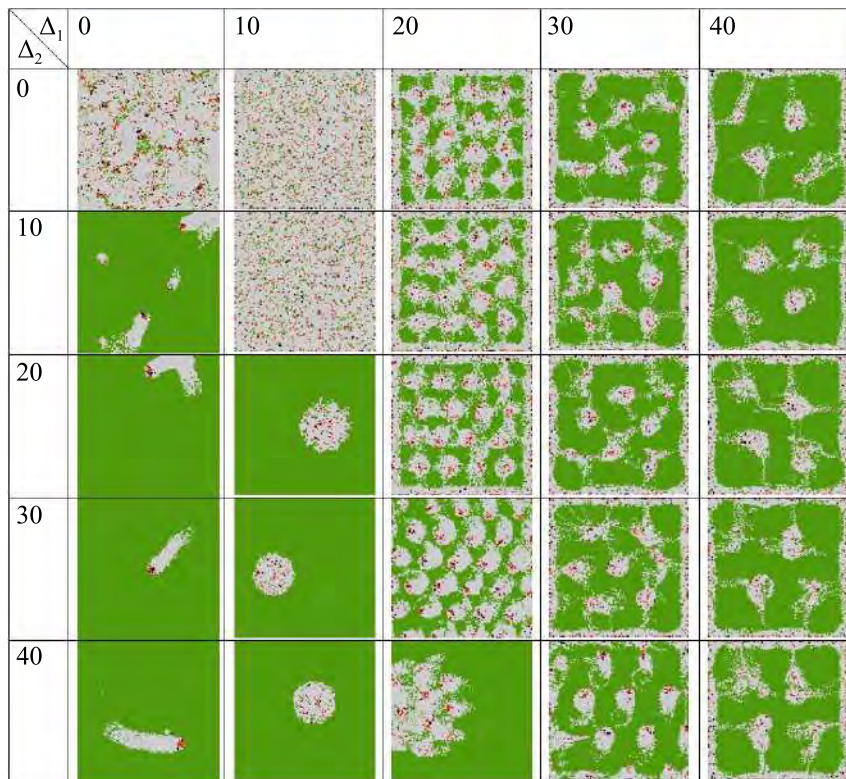


Рис. 9. Распределение особей по ареалу (1500 такт) при различных значениях радиусов отталкивания (Δ_1) и притяжения (Δ_2). Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

Если же радиус притяжения меньше радиуса отталкивания, возникает интересная ситуация. Особь отталкивает от себя всех «чужих» особей и притягивает «своих» — тех, кто уже находится достаточно близко, то есть рожденных этой особью и ее потомками. При этом остается средняя группа особей, не являющихся ни «своими», ни «чужими» (это либо отдалившиеся члены того же стада, либо приблизившиеся чужаки). На них не оказывается никакого влияния. Из-за большого количества особей и ограниченности ареала обитания часть особей всё же переходят из стада в стадо (особенно голодные), но основная часть остается на месте. При большом радиусе отталкивания (40) стада перестают перемещаться, и только голодные особи покидают территорию стада. Своеобразная «рамка» по краю поля образуется вследствие ограниченности поля: у особей нет возможности отойти на желаемое расстояние, и стада растекаются по границе.

На графиках количества кластеров (рис. 10) изменение количества стад продемонстрировано более наглядно. При увеличении радиуса притягивания (пока он меньше радиуса отталкивания или равен ему) количество стад существенно уменьшается, тогда как при увеличении радиуса притягивания это количество, наоборот, увеличивается.

Если же радиус притяжения больше радиуса отталкивания, то происходит обратная ситуация, и количество стад уменьшается при увеличении первого.

Помимо этого, именно на рис. 10 видно, что большее влияние на движение стад имеет именно радиус отталкивания, тогда как радиус притягивания влияет на их количество.

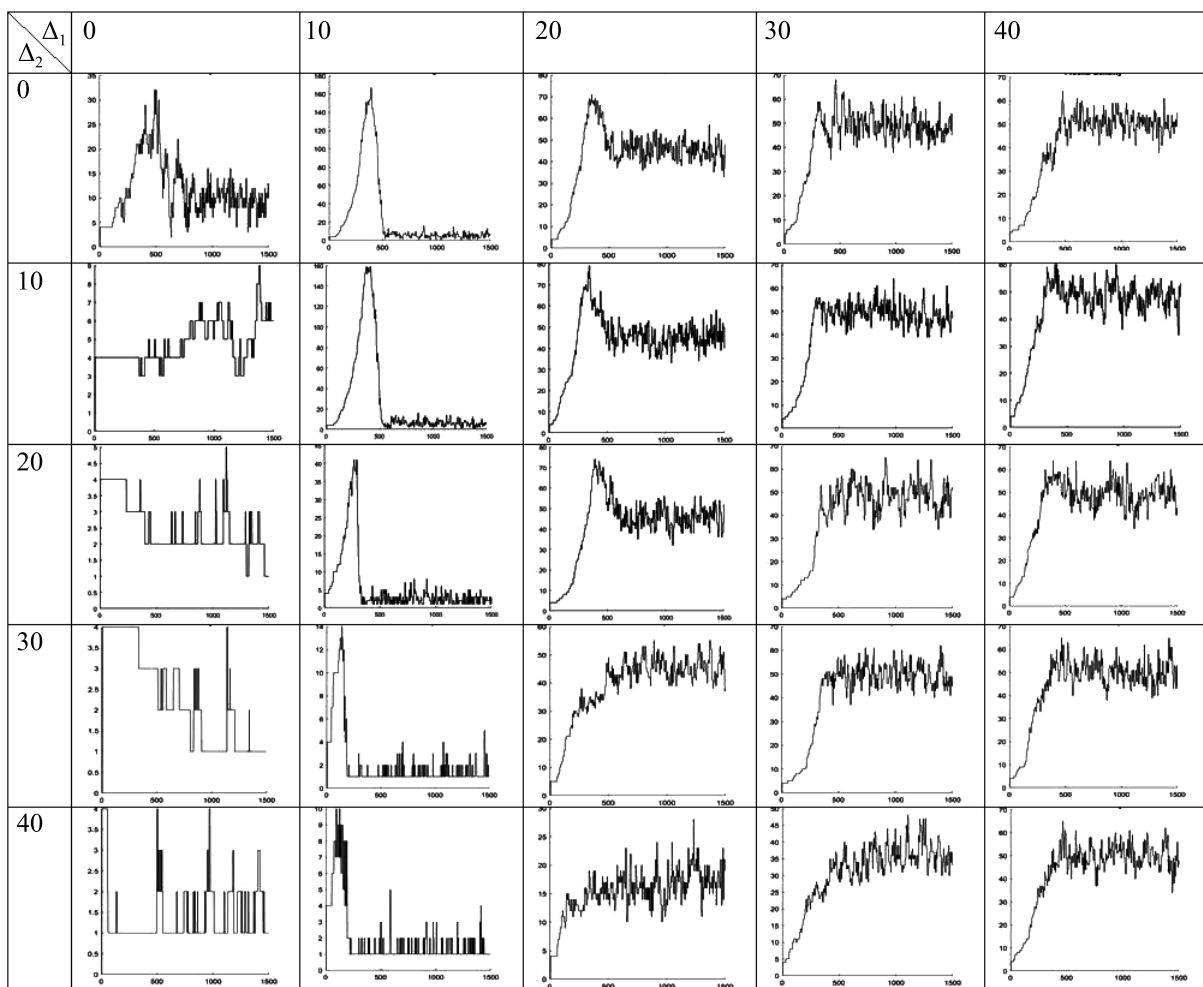


Рис. 10. Изменение числа кластеров во времени при различных значениях радиусов отталкивания (Δ_1) и притяжения (Δ_2)

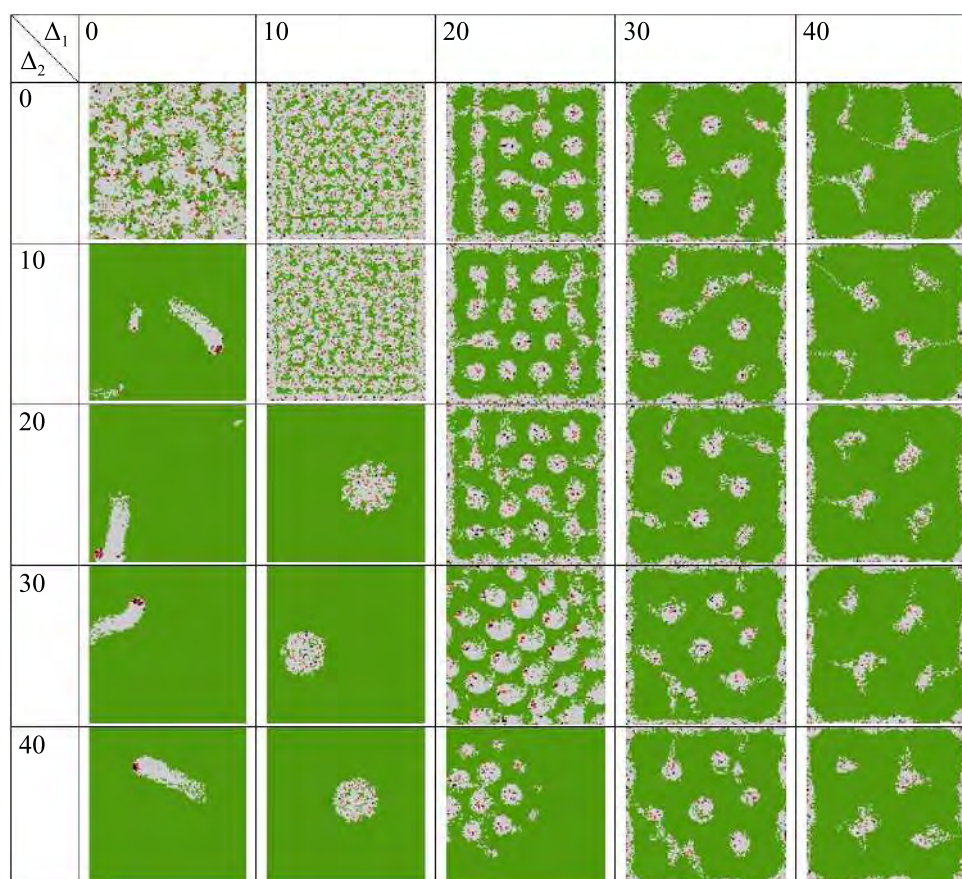


Рис. 11. Распределение особей по ареалу (1700 такт) при различных значениях радиусов отталкивания (Δ_1) и притяжения (Δ_2). Представленные распределения получены из распределений, изображенных на рис. 9, после «выключения» процесса рождаемости особей на 1500 такте. Цветная версия рисунка доступна на сайте журнала

Отдельная серия вычислительных экспериментов была проведена с целью исследования влияния процессов рождаемости на пространственно-временную динамику популяции. Для этого для всех экспериментов, представленных на рис. 9 и 10, для конфигураций, полученных на 1500 такте, «выключалась» рождаемость, то есть после 1500 такта вероятность рождения новой особи приравнивалась нулю, и вычислительные эксперименты продолжались ещё 200 тактов. Результаты данной серии экспериментов изображены в рис. 11. Видно, что характер движение особей в результате отключения рождаемости не изменяется. То есть наблюдаемая пространственно-временная динамика обусловлена прежде всего пространственным взаимодействием между особями и ресурсом, а процесс рождаемости определяет в каком-то смысле заполненность пространства особями.

4. Заключение

Задача объяснения экологических и социальных функций такого основополагающего свойства деятельности животных, как участок обитания в качестве основной формы адаптации к трофическим, социальным и другим факторам среды обитания является, актуальной. Однако сейчас нет обстоятельного ответа на вопросы о том, какие механизмы пространственного поведения находятся в основе формирования замкнутых структур переходов, т. е. участков обитания, их систем, каким образом и на каких масштабных уровнях система переходов адаптируется к разным условиям среды обитания, какие биологические, физические принципы и матема-

тические закономерности находятся в основе формирования данной системы и др. Не хватает экспериментальных данных о структуре перемещений животных разных видов и систематических групп, имеющих разные биологические, экологические признаки, о факторах, регулирующих данные перемещения и определяющих структуру используемого пространства.

Исследование группового режима поведения в предложенной агентной модели «ресурс–потребитель», в которой учитывается жизненный цикл особи (агента), позволило получить ряд неожиданных выводов. Прежде всего, выяснилось, что если в модельной популяции между особями преобладают активное социальное взаимодействие, то стадная (групповая) пространственно-временная динамика является достаточно устойчивой. Это показали различные вычислительные эксперименты. Она сохраняется в широком диапазоне значений параметров модели. Граничные условия и различные неоднородности ареала обитания не изменяют групповой характер поведения особей. Более того, на коротких временах (эксперимент с «выключенной» рождаемостью) показал, что групповой режим не определяется демографическими процессами, а является следствием социального поведения и характеристик динамики ресурса. Безусловно, полученный вывод требует тщательного рассмотрения.

В связи с этим дальнейшее использование агентных моделей будет полезно при анализе влияния разных факторов не только на виды зверей, в группах (стадах) которых поддерживаются обычно небольшие дистанции нескольких категорий между особями (например, для лошадей, семейство Equidae, видов полорогих, Bovidae и др.), но и для видов, относимых обычно к ведущим одиночный или индивидуально-групповой образ жизни (кабарга, лось, кабан и др.), что при достаточном и постоянном возобновлении ресурса способствует формированию устойчивого использования обитаемого пространства, индивидуальных или групповых участков обитания. Данные проблемы перспективно решать при введении сложной системы параметров социального взаимодействия между особями, специфичных для каждого вида зверей, в условиях разного качества, обилия и распределения трофических и других ресурсов.

Меняя параметры модели, мы получали разные паттерны, режимы перемещений и взаимодействий особей некоторого (в данном контексте — «отвлеченного») вида зверей. Смена режимов перемещений, соотносящаяся с обилием и распределением в ареале ресурса и с социальными взаимодействиями, обычна у многих видов копытных, например у косуль [Danilkin, 1996; Mysterud, 1999], лося [Pullainen, 1974; Houston, 1974; Зайцев, 1996a], кабана [Spitz, 1992; Зайцев, 1992, 1996a] и других млекопитающих, что открывает возможности для моделирования динамики популяций, чередующих миграции и кочевки с заселением небольших участков.

Проведенное исследование позволяет надеяться, что агентные модели могут послужить основой моделирования реальных популяций, что, вероятно, приведет к созданию целого «семейства» моделей, отображающих специфику пространственно-временной структуры группировок разных видов животных в аспекте использования ими разных сред обитания с разным обилием и распределением основных ресурсов. С позиции биологии наиболее перспективными решениями, согласованными с основными свойствами реальных группировок зверей, на данном этапе следует считать введение в модель параметров социального взаимодействия особей, в общем виде соответствующих данным о триггерной системе социальных, коммуникативных дистанций в реальных группировках животных [Зайцев, 1992, 1996a], а также представления среды обитания в виде структуры ячеек-выделов

Список литературы (References)

- Базыкин А. Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. — М.–Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003.
Bazykin A. D. Nelineinay dinamika vzaimodeistvyushicy populiaciy [Nonlinear dynamics of interacting populations] — Moscow–Ishvsk: Institute of Computer Sciences, 2003 (in Russian).
- Баскин Л. М. Поведение копытных животных. — М.: Наука, 1976.
Baskin L. M. Povedenie kopietniech shivotniech [Behaviour of ungulates]. — Moscow: Nauka, 1976 (in Russian).

- Белотелов Н. В., Коноваленко И. А.* Моделирование влияния подвижности особей на пространственно-временную динамику популяции на основе компьютерной модели // Компьютерные исследования и моделирование. — 2016. — Т. 8, № 2. — С. 298–305.
Belotelov N. V., Konovalenko I. A. Modelirovanie vliyaniya podvishnosti osobei' na prostranstvenno vremennuyu dinamiku populyacii na osnove komputnoi' modeli [Modeling of the influence of mobility of individuals on the spatiotemporal dynamics of the population on the basis of a computer model] // Computer science and simulation [Computer Research and Modeling]. — 2016. — Vol. 8, No. 2. — P. 298–305 (in Russian).
- Зайцев В. А.* Кабарга Сихотэ-Алиня. Экология и поведение. — М.: Наука, 1991.
Zaicev V. A. Kabarga Sichote-Alinia. Ekologiya i povedenie [The Musk Deer Of Sikhote-Alin. Ecology and behaviour]. — Moscow: Nauka, 1991 (in Russian).
- Зайцев В. А.* Синхронизация поведения и индивидуальные дистанции в группах кабанов (*Sus scrofa* L.) // Журн. общей биологии. — 1992. — Т. 53, № 2. — С. 243–257.
Zaicev V. A. Sincronizaciya povedeniya i individual'niye distancii v gruppach Ierarhicheskie otnosheniya losei' [Synchronization of behavior and individual distances in groups of wild boars (*Sus scrofa* L.)] // Journal. General biology. — 1992. — Vol. 53, No. 2. — P. 243–257 (in Russian).
- Зайцев В. А.* Иерархические отношения и поведение кабанов в конфликтных ситуациях // Бюллетень Московского общ-ва испытателей природы. Отд. Биол. — 1995. — Т. 100, вып. 4. — С. 16–29.
Zaicev V. A. Ierarhicheskie otnosheniya i povedenie kabanov v konfliktniich situaciach [Hierarchical relations and behavior of boars in conflict situations] // Bulletin of the Moscow society of nature testers. Otd. Biol. — 1995. — Vol. 100, No. 4. — P. 16–29 (in Russian).
- Зайцев В. А.* Иерархические отношения между группами кабанов (*Sus scrofa* L.; Mammalia) и связь иерархии и агрессивного поведения с численностью групп // Бюллетень Московского общ-ва испытателей природы. Отд. Биол. — 1996а. — Т. 101, вып. 6. — С. 15–28.
Zaitsev V. A. Ierarhicheskie otnosheniya meshdu gruppami kabanov (*Sus scrofa* L.; Mammalia) i svyaz ierarhii i aggressivnogo povedeniya s chislennostyu grupp [Hierarchical relations between groups of wild boars (*Sus scrofa* L.; Mammalia) and connection of hierarchy and aggressive behaviour with number of groups] // Bulletin of the Moscow society of nature testers. Biol. Branch. — 1996а. — Vol. 101, No. 6. — P. 15–28 (in Russian).
- Зайцев В. А.* Исследование перемещений и ориентации лося (*Alces alces* L., Mammalia) // Доклады РАН. — 1996. — Т. 346, № 3. — С. 712–714.
Zaicev V. A. Issledovanie peremesheniya i orientacii losya [The study of the movements and orientation of elk (*Alces alces* L., Mammalia)] // Doklady RAS. — 1996. — Vol. 346, No. 3. — P. 712–714 (in Russian).
- Зайцев В. А.* Векторные системы и ритмы в перемещениях и ориентации лосей (*Alces alces* L.) и других зверей (Mammalia) // Журн. общей биол. — 2002. — Т. 63, № 4. — С. 335–350.
Zaicev V. A. Vektornye sistemiy i ritmiy v peremesheniya i orientacii losei' [Vector systems and rhythms in movements and orientation of elk (*Alces alces* L.) and other animals (Mammalia)] // Journal. General biology. — 2002. — Vol. 63, No. 4. — P. 335–350 (in Russian).
- Разжевайкин В. Н.* Анализ моделей динамики популяций. — М.: МФТИ, 2010.
Razhevaikin V. N. Analis modelei' dinamiki populiacii' [Analysis of population dynamics models]. — Moscow: MIPT, 2010 (in Russian).
- Свиричев Ю. М.* Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. — М.: Наука, 1987.
Svireshev Yu. M. Nelinei'nie volni, dissihativnie strukturie i katastrofie v ekologii [Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology]. — Moscow: Nauka, 1987 (in Russian).
- Свиричев Ю. М., Логофет Д. О.* Устойчивость биологических сообществ. — М.: Наука, 1978.
Svireshev Yu. M., Logofet D. O. Ustoi'chivost biologicheskikh soobchestv [Sustainability of biological communities]. — Moscow: Nauka, 1978 (in Russian).
- Burt W. H.* Territoriality and home range concepts as applied to mammals // J. Mammal. — 1943. — Vol. 24. — P. 346–352.
- Cormen T. H., Leiserson C. E., Rivest R. L., Stein C.* Introduction to algorithms. — MIT press, 2009.
- Danilkin A. A.* Behavioral ecology of Siberian and European roe deer. — L.: Chapman & Hall, 1996.
- Hediger H.* Tierpsychologie in Zoo und im Zircus. — Basel, 1961.
- Howard H. E.* Territory in Bird Life. — London: John Murray, 1920.

- 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.
- MacBride G.* The study of social organization // *Behaviour.* — 1989. — Vol. 59. — P. 91–115.
- Mac Nally R.* Modelling confinement experiments in community ecology: differential mobility among competitors // *Ecological Modelling.* — 2000. — Vol. 129. — P. 65–85.
- Musiani M., Anwar Sk. M., McDermid G. J., Hebblewhite M., Marceau D. J.* How humans shape wolf behavior in Banff and Kootenay National Parks, Canada // *Ecological Modelling.* — 2010. — Vol. 221. — P. 2374–2387.
- Mysterud A.* Seasonal migration pattern and home range of roe deer (*Capreolus capreolus*) in an altitudinal gradient in southern Norway // *J. Zool., L.* — 1999. — Vol. 247. — P. 479–486.
- Pullainen E.* Seasonal movements of moose in Europe // *Nat. Can.* — 1974. — No. 101. — P. 379–392.
- Syme G. J., Syme L. A.* Social structure of farm animals. — Elsevier: Amsterdam, Oxford, New York, 1979.
- Spitz F.* General model of the spatial and social organization of the Wild Boars (*Sus scrofa* L.) // *Ongulés / Ungulates 91. Proc. Intern. Symp.* — Paris–Toulouse: S.F.E.P.M.-I.R.G.M., 1992. — P. 385–389.
- Zaitsev V. A.* Structure of moose (*Alces alces*) population in Russia with reference to communication distances // *Alces. Sup. 2.* — 2012. — P. 137–141.