

***Информационные  
технологии в  
экологии***

*Рассмотрена одна из наиболее актуальных проблем современной теоретической экологии и разные подходы к ее решению. Предлагается моделировать экосистемы в виде дискретных индивидуально-ориентированных моделей на основе клеточно-автоматного подхода. Указаны их преимущества по сравнению с непрерывными моделями. Приводится описание алгоритма для решения указанной проблемы.*

## **РАЗРАБОТКА ДИСКРЕТНЫХ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ РЕШЕНИЯ ЗАДАЧ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ СООБЩЕСТВ**

**Введение.** В теоретической экологии до настоящего времени не найден исчерпывающий ответ на вопрос, каким образом на одном и том же небольшом однородном участке земной поверхности может одновременно проживать большое количество раз-ных конкурирующих между собой видов организмов, имеющих, на первый взгляд, очень к тому, что принесенные из разных удаленных участков водоема сформированные там водные массы располагаются параллельно друг другу очень узкими и длинными полосами, подолгу не смешиваясь между собой. Из-за узости этих полос на одном не очень обширном участке акватории можно одновременно наблюдать в тех или иных концентрациях все виды планктона, представленные в данном водоеме.

Другое существующее направление исследований заключается в обнаружении временны́х неоднородностей в физических условиях существования видов. Предложено несколько подходов к объяснению изменениями физических условий ряда наблюдаемых случаев обитания большого количества конкурирующих видов на одной небольшой пространственно однородной территории.

Один из таких подходов объясняет это постепенностью циклического изменения физических условий, при котором смена условий жизни должна происходить и не слишком редко (чтобы вид, наиболее приспособленный к текущим условиям, не успел полностью вытеснить какой-либо из конкурирующих видов), и не слишком часто (период возвращения к старым условиям должен превышать время жизни одного поколения любого из видов) [2]. Это

сходные характеристики. В частности, трудно объяснить причину успешного существования очень большого количества наблюдаемых на одной и той же небольшой территории или акватории разных видов деревьев влажных тропических лесов, кораллов, коралловых рифов или планктона водной толщи морей и озер.

Одно из направлений исследований указанной проблемы – поиск различий между сосуществующими видами, позволяющие в случае снижения численности особей одного из видов избегать межвидовой конкуренции за счет использования данным видом ресурса, недоступного или малодоступного остальным видам.

Еще одно направление исследований – это обнаружение пространственных неоднородностей в условиях жизни видов. В некоторых случаях пространство, кажущееся однородным, в действительности – гетерогенное. Например, в работе [1] показано, что не очевидные пространственные неоднородности достаточно сложной структуры могут возникать в морях и озерах при обтекании потоками воды препятствий в виде островов, неровностей дна или берегов, что приводит

может быть формализовано путем введения в рассмотрение двух периодов времени:  $T_C$  – время, необходимое для конкурентного исключения одного вида другим,  $T_E$  – время, за которое условия окружающей среды успевают измениться настолько, что один из двух конкурирующих видов, вытесняющий другой вид, стал сам вытесняться этим вторым видом. Если  $T_C \ll T_E$ , то конкурентное исключение происходит быстро – задолго до того, как окружающая среда изменится настолько, чтобы направление конкурентного вытеснения сменилось на противоположное. Когда  $T_C \sim T_E$ , ни один из видов никогда не будет вытеснен из экосистемы, так как экологические условия, влияющие на исход конкуренции, изменяются в этом случае за время, сопоставимое с тем, которое требуется для конкурентного исключения. Данные ситуации представляют наибольший интерес. Если же  $T_C \gg T_E$ , то конкурентное исключение снова становится возможным, ибо долгоживущие особи способны уцелеть при кратковременных изменениях окружающей среды [3].

Представляется возможной еще одна ситуация, похожая на последнюю из вышеописанных и тоже поддерживающая видовое разнообразие благодаря временной неоднородности условий существования: в изменчивых условиях, которые лишь изредка благоприятны для размножения, долгоживущие организмы сохраняются в покоящихся стадиях (например, семенах, спорах, в состоянии анабиоза) до тех пор, пока условия жизни не станут снова благоприятными [4, 5]. В такой ситуации для повышения видового разнообразия должны выполняться два условия. Во-первых, окружающая среда должна изменяться таким образом, чтобы для каждого вида существовали периоды как с благоприятными, так и неблагоприятными условиями для его размножения, причем условия, благоприятные для одного вида, являлись бы неблагоприятными для других. Во-вторых, продолжительность жизни (включая покоящуюся стадию) организмов всех видов должна быть большой.

Четвертым направлением исследований проблемы повышенного видового разнообразия является поиск причин, препятствующих поселению особей одного вида в близком соседстве с особями конкурирующего вида. В качестве таких причин могут рассматриваться: сниженная способность особей конкурирующих видов к переселениям, физические препятствия на пути расселения особей, неравномерное распределение их кормовой базы по территории в виде «сгустков». По любой из этих причин территория расселения конкурирующих видов может оказаться фактически поделенной на относительно, но не полностью изолированные друг от друга участки, что будет существенно ослаблять конкуренцию и замедлять конкурентное исключение.

Еще одним возможным направлением поиска объяснения некоторых случаев повышенного видового разнообразия является обнаружение механизмов повышенной смертности особей более многочисленных видов по сравнению с особями менее многочисленных видов. Существуют экосистемы, где это может происходить из-за определенных физических воздействий [6], и экосистемы, где это происходит по причине избирательной охоты хищника на

более часто встречающийся вид жертв [7]. Для некоторых природных экосистемах найдена прямая зависимость между вероятностью поедания хищниками особи жертвы и плотностью расселения вида, которому она принадлежит [7]. Но оба описанных случая видимо не часто встречаются в природе [3].

Известно также направление поиска объяснения повышенного количества видов в однородном местообитании, состоящее в выявлении механизмов понижения численности особей обоих конкурирующих видов до уровней, при которых конкуренция между ними существенно ослабляется, из-за чего предотвращается или откладывается конкурентное исключение проигрывающих видов. В частности, это может происходить из-за изменений в окружающей среде, как это предполагается, например, в гипотезе «нарушений средней силы» [6]. Авторы гипотезы предполагают, что слабые или редкие изменения среды обитания не достаточны, чтобы изменить ход конкурентного исключения и, следовательно, помешать снижению количества соседствующих видов. А интенсивные или частые нарушения среды обитания уменьшают численность некоторых видов вплоть до полного их вымирания, что тоже приводит к снижению видового разнообразия.

Количества особей обоих конкурирующих видов также могут понижаться благодаря общему хищнику, питающемуся особями этих видов с вероятностями, не зависящих от численностей данных видов. Подробнее данный случай будет рассмотрен далее. Возможны и другие случаи, в которых действует комбинация нескольких причин. Например, случай, когда территория, где проживают конкурирующие виды и питающийся этими видами вид-хищник, разделена на относительно малодоступные области, миграции внутри которых намного более легки, чем между ними, и при этом численности обоих конкурирующих видов понижаются благодаря хищнику [8].

Рассмотрим более подробно ситуацию, в которой наличие хищника способствует совместному существованию двух или более конкурирующих видов жертв. При проведении многих экспериментов над природными и лабораторными экосистемами обнаружены взаимосвязи между сложностью экосистемы (выражаемой количеством уровней пищевой пирамиды и количеством видов организмов, находящихся на каждом уровне) и устойчивостью экосистемы (измеряемой, например, длительностью ее функционирования без уменьшения количества видов, или временем, за которое вымирает в среднем один вид). В работе [9] показано, что на количество сосуществующих видов большое влияние оказывает хищничество, и выявлено, что в результате удаления хищников из экспериментальной экосистемы в ней снижается количество конкурирующих видов. Однако по другим наблюдениям [10] рост количества видов на одном из уровней пищевой пирамиды может вызывать нестабильность на других ее уровнях или нестабильность всей экосистемы.

Для исследования описанных выше случаев использовались математические модели экосистем, в которых хищник охотится на более чем один вид.

В работе [11] на основании наблюдений, описанных в [9], предложена простая имитационная модель экосистемы, состоящей из двух видов жертв и одного вида хищника, на основе системы дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned}dH_1/dt &= (c_1 - a_{11}H_1 - a_{12}H_2 - a_{13}P)H_1, \\dH_2/dt &= (c_2 - a_{22}H_2 - a_{21}H_1 - a_{23}P)H_2, \\dP/dt &= (-c_3 + a_{31}H_1 + a_{32}H_2)P.\end{aligned}$$

Здесь численности особей двух видов жертв обозначены, соответственно,  $H_1$  и  $H_2$ , а количество особей хищника –  $P$ ;  $t$  – время;  $c_i$  ( $i = 1, 2, 3$ ) обозначает скорость возрастания численности  $i$ -го вида в пересчете на одну особь в случае отсутствия всех остальных особей всех трех рассматриваемых видов;  $a_{ij}$  ( $i = 1, 2, 3$ ;  $j = 1, 2, 3$ ) – коэффициент, характеризующий влияние взаимодействия между особями  $i$ -го и  $j$ -го видов на скорость роста численности  $i$ -го вида. Данная модель включает в себя слагаемые, описывающие внутривидовую и межвидовую конкуренцию между жертвами (в уравнении для первого вида жертв это, соответственно, слагаемые  $a_{11}H_1$  и  $a_{12}H_2$ , а в уравнении для второго вида жертв –  $a_{22}H_2$  и  $a_{21}H_1$ ). В третьем уравнении имеются слагаемые, задающие разные скорости поедания хищником особей двух различных видов жертв –  $a_{31}H_1$  и  $a_{32}H_2$ . С помощью компьютерного моделирования выявлено, что введение хищника в экосистему, в которой без хищников один вид жертв конкурентно исключал другой, может продлить срок сосуществования двух видов жертв, хотя один из них все равно вымрет через некоторое время.

В работе [12] рассмотрена математическая модель для системы, состоящей из двух видов жертв и двух видов хищников, и даны критерии ее устойчивости в предположении, что количество особей видов жертв определяется, в первую очередь, наличием так называемого «равного» хищничества, а не прямой конкуренцией между видами, представляющими собой добычу хищников. Показано, что параметры, характеризующие конкуренцию между видами, могут быть выбраны таким образом, чтобы система в целом была стабильной, а в случае отсутствия хищников становилась нестабильной. Возможен и противоположный вариант, когда указанные параметры выбираются так, что система из двух видов жертв окажется стабильной, а система из всех четырех видов, включая хищников, – нестабильной.

В работе [11] авторы не смогли определить для своей модели набор таких значений используемых параметров, при которых экосистема, включающая все три рассматриваемые там вида, может быть стабильной, при этом в экосистеме из двух видов жертв без хищника происходит конкурентное исключение одного из видов. Авторы работы [13], использовав аналитические решения, предложен-

ные в [11], показали, что такие значения параметров существуют, и сформулировали необходимые для этого условия.

Впоследствии указанные результаты уточнены в работе [14], автор которой исследовал условия полной стабильности системы вокруг точки равновесия и показал, что эти условия должны быть более жесткими, чем те, которые предложены в [13], и высказал предположение о существовании глобально устойчивого предельного цикла в модели с тремя видами, даже если точка равновесия локально неустойчива.

Если в рассмотренной в [11] модели значения параметров удовлетворяют, во-первых, условию устойчивости трехвидовой системы и, во-вторых, условию вымирания одного из двух видов жертв в случае отсутствия хищника, то при некоторых значениях времени  $t$  численность жертв оказывается очень низкой. А поскольку в описываемой этой моделью реальной биологической системе будут происходить случайные процессы, в конечном итоге там произойдет исчезновение того или иного вида жертв [14–19].

Из-за трудностей, связанных с интерпретацией результатов исследования с помощью непрерывных математических моделей тех процессов, которые по своей сути в основном являются дискретными [20–23], подход к решению вопроса, каким образом на одной и той же однородной территории может одновременно проживать большое количество разных конкурирующих между собой видов организмов, имеющих на первый взгляд очень сходные характеристики, мы предлагаем искать в области компьютерного моделирования на основе использования клеточных автоматов при построении дискретных моделей динамики популяций особей нескольких видов. Предлагаемые модели, относящиеся к классу пространственных индивидуально-ориентированных моделей, позволяют более приближенно к реальной действительности изучать динамику экосистем с учетом параметров полового и бесполого размножения, питания и отбора особей, исследовать процессы переселения особей, а также учитывать влияние неоднородности местообитания видов на скорость расселения особей.

Приведем описание алгоритма, разработанного для моделирования динамики экосистемы. Пространство, доступное для жизни особей, представим решеткой  $A(i, j)$ , где  $i = 1, \dots, N$ ;  $j = 1, \dots, M$ , с узлами  $(i, j)$  и расстоянием между узлами, равным минимальному расстоянию между отдельными взрослыми особями в природных популяциях (решетка может быть свернута в тор для того, чтобы избежать граничных эффектов). В каждом узле решетки  $(i, j)$  в любой момент времени может находиться не более одной особи. Для каждого узла  $(i, j)$  определяется множество соседних узлов  $S(i, j)$ , состоящее из всех тех узлов решетки, расстояние до которых (измеряемое минимальным числом ребер решетки, соединяющих данный узел с узлом  $(i, j)$ ) меньше или равно числу  $L$ .

Предполагаем, что переход особи из одного возрастного состояния в другое определяется набором вероятностей перехода  $\{P_{rr}\}$ . Выделяются одно или несколько возрастных состояний, в которых особь может размножаться и распространять свои дочерние особи во множество соседних узлов  $S(i, j)$ .

Вероятность перехода в последнее для данной особи возрастное состояние является вероятностью ее отмирания.

Единицей измерения времени в модели является условная единица – временной шаг. Гибель особи может наступить и в результате случайного события, происходящего на каждом временном шаге с вероятностью  $P_g$ .

Расселение дочерних особей определяется параметром  $P_m$  – вероятностью случайного появления особи в начальном возрастном состоянии в незанятом узле, принадлежащем множеству соседних узлов  $S(i, j)$ .

Для простоты предположим, что межвидовые взаимоотношения могут влиять на выживание особей только в момент поселения новой особи в свободный узел пространственной решетки. В случае, когда две особи пытаются занять один и тот же узел решетки, выбор одной из них для поселения в данный узел определяется в результате сравнения параметров, характеризующих степени приспособленности каждой из этих особей.

Работа алгоритма начинается со случайного (с вероятностью  $P_z$ ) заселения узлов пространственной решетки  $A(i, j)$  особями самого младшего возрастного состояния. Каждой особи хищных видов придается определенное свойственное данному виду начальное количество баллов. После этого осуществляется несколько последовательных действий, повторяющихся на каждом временном шаге:

- производится смена возрастных состояний с использованием вероятностей перехода  $\{P_{tr}\}$ , причем возраст каждой особи увеличивается на единицу, а умершие особи удаляются из узлов решетки;

- от количества баллов, характеризующих степень сытости особи хищника, отнимается определенное число баллов учитывая ее энергозатраты на предыдущем временном шаге;

- с вероятностью  $P_g$  происходит случайная гибель особей независимо в каждом узле  $(i, j)$ ;

- если в узле  $(i, j)$  какая-либо особь достигает возраста размножения, то она порождает дочерние особи, заселяющие незанятые узлы из множества соседних узлов  $S(i, j)$  с вероятностью  $P_m$ ;

- если в одной ячейке одновременно оказываются особи хищника и жертвы, и количество баллов особи хищника меньше определенной константы  $B$ , то происходит поедание особью хищника особи жертвы. Если в ячейке оказываются сразу несколько хищников, то поедает жертву один из них с вероятностью пропорциональной своей приспособленности и обратно пропорциональной сумме приспособленностей всех оказавшихся в данной ячейке хищников. Съевшая жертву особь пополняет на определенное целое число свое текущее количество баллов.

После завершения каждого временного шага алгоритма запоминаются значения параметров, характеризующих всю экосистему в целом: численности особей каждого вида на всей решетке, процентное соотношение особей различных возрастных состояний в каждом виде. Возможная визуализация размещения особей на пространственной решетке.

**Выводы.** Предлагаемый подход к моделированию экосистемы в виде дискретных индивидуально-ориентированных моделей на основе клеточных автоматов имеет ряд преимуществ по сравнению с непрерывными моделями динамики экосистем. Он более достоверно отражает динамику экосистем, позволяет более точно учитывать влияние на нее параметров полового и бесполого размножения, питания и отбора особей, позволяет моделировать процесс переселения особей в пространстве, а также учитывать влияние неоднородности местообитания на скорость расселения особей. Мы предлагаем использовать разработанный алгоритм для решения конкретных задач теоретической и практической экологии и в дальнейшем совершенствовать его, учитывая большее количество экологических взаимосвязей.

1. *Scheuring I., Karolyi G., Pentek A. and al.* A model for resolving the plankton paradox: coexistence in open flows // *Freshwater Biology*. – 2000. – Vol. 45. – P. 123–132.
2. *Hutchinson G.E.* The paradox of the plankton // *The American Naturalist*. – 1961. – Vol. 95. – P. 137 – 145.
3. *Morin P.J.* *Community Ecology* Wiley-Blackwell 2 edition. – 2011. – 424 p.
4. *Warner R.R. & Chesson P.L.* Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect // *The American Naturalist*. – 1985. – Vol. 125. – P. 769 – 787.
5. *Chesson P.* Geometry, heterogeneity and competition in variable environments // *Philosophical Transactions of the Royal Society, London*. – 1990. – Series B, Vol. 330. – P. 165 – 173.
6. *Connell J.H.* Diversity in tropical rainforests and coral reefs // *Science*. – 1978. – Vol. 199. – P. 1302 – 1310.
7. *Lubchenco I.* Plant species diversity in a marine intertidal community: Importance of herbivore food preference and algal competitive abilities // *The American Naturalist*. – 1978. – Vol. 112. – P. 23–39.
8. *Caswell H.* Predator mediated coexistence: a nonequilibrium model // *The American Naturalist*. – 1978. – Vol. 112. – P. 127 – 154.
9. *Paine R.T.* Food web complexity and species diversity // *The American Naturalist*. – 1966. – Vol. 100. – P. 65–75.
10. *Watt K.E F.* *Ecology and Resource Management*. – New York: McGraw-Hill, 1968.
11. *Parrish J.D. and Saita S.B.* Interspecific competition, predation, and species diversity // *J. Theoret. Biol.* – 1970. – N 27. – P. 207–220.
12. *May R.M.* Stability in multispecies community models // *Math. Biosci.* – 1971. – Vol. 12. – P. 59–79.
13. *Cramer N.F. and May R.M.* Interspecific competition, predation and species diversity: A comment // *J. Theoret. Biol.* – 1972. – Vol. 34. – P. 289–293.



14. *Fujii 3.K.* Complexity-stability relationship of two-prey-one-predator-species system model: Local and global stability // *J. Theoret. Biol.* – 1977. – Vol. 69. – P. 613–623.
15. *Базыкин А.Д.* Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. – Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. – 368 с.
16. *Апони́на Е.А., Апо́нин Ю.М., Базыкин А.Д.* Анализ сложного динамического поведения в модели хищник – две жертвы // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. – Ленинград: Гидрометеоздат, 1982. – С. 163–180.
17. *Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Денисов Г.А., Кузнецов Ю.А.* Влияние эффектов насыщения хищника и конкуренции между хищниками на динамику системы хищник – жертва // Динамические модели и экология популяций. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. – С. 87–103.
18. *Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Буриев Т.И.* Динамика системы «хищник – жертва» с учетом эффектов насыщения и внутривидовой конкуренции // Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. – Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1980. – С. 6 – 33.
19. *Базыкин А.Д., Буриев Т.И.* Модель динамики системы хищник – жертва с учетом насыщения хищника, конкуренции хищника за жертву и конкуренции жертв // *Studia biophysica.* – 1981. – Vol. 83, N 2. – P. 123–130.
20. *Базыкин А.Д.* Теоретическая и математическая экология: проблема опасных границ и критериев приближения к ним // Математика и моделирование. – Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1990. – С. 232–237.
21. *Гупал А.М., Сергиенко И.В.* Оптимальные процедуры распознавания. – Киев: Наук. думка, 2008. – 233 с.
22. *Базыкин А.Д., Апо́нина Е.А.* Модель экосистемы трех трофических уровней с учетом существования нижней критической плотности популяции продуцента // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. Т. 4. – Ленинград: Гидрометеоздат, 1981. – С. 186 – 203.
23. *Базыкин А.Д., Березовская Ф.С., Нельгина О.Н., Швалова Ю.П.* Нижняя критическая плотность популяции хищника и динамика системы хищник – жертва // Там же. Т. 3. – Ленинград: Гидрометеоздат, 1980. – С. 141 – 161.

*О.В. Биць*

#### РОЗРОБКА ДИСКРЕТНИХ МОДЕЛЕЙ ДЛЯ РОЗВ'ЯЗАННЯ ЗАДАЧ ПОПУЛЯЦІЙНОЇ ЕКОЛОГІЇ ТА ЕКОЛОГІЇ СПІЛЬНОТ

Розглянуто одну з найбільш актуальних проблем сучасної теоретичної екології та різні підходи до її вирішення. Пропонується моделювати екосистеми у вигляді дискретних індивідуально-орієнтованих моделей на основі клітинно-автоматного підходу. Вказано їх переваги у порівнянні з неперервними моделями. Наводиться опис алгоритму для розв'язання зазначеної проблеми.

*O.V. Byts*

DESIGNING DISCRETE MODELS FOR SOLVING POPULATION ECOLOGY  
AND COMMUNITY ECOLOGY PROBLEMS

One of the most urgent problems of modern theoretical ecology is considered and different approaches to solve it are observed. It is proposed to simulate the ecosystem in the form of discrete individual-based models using cellular-automata approach. Their advantages compared with continuous models are marked. The description of the algorithm for solving this problem is done.

Получено 04.10.2013

***Об авторе:***

*Быць Алексей Викторович,*

кандидат технических наук, старший научный сотрудник  
Института кибернетики имени В.М. Глушкова НАН Украины.

E-mail: swantle@i.com.ua