Доклады Международной конференции “Математическая биология и биоинформатика”. Под ред. В.Д. Лахно. Том 9. Пущино: ИМПБ РАН, 2022. Статья № e14. doi: 10.17537/icmbb22.29

Модель конкуренции двух популяций с учетом их структурности

Белотелов Н.В.[1], Бровко А.В.[2]

[1]*Вычислительный центр им.А.А.Дородницына Российской академии наук Федерального исследовательского центра «Информатика и управление» Российской академии*
[2]*ФГБОУ ВО Московский государственный технический университет имени Н.Э. Баумана (национальный исследовательский университет)*

belotel@mail.ru

Задача анализа конкуренции за ресурс двух различных видов является классической для популяционной экологии. Этой проблеме посвящено большое количество работ. В данном докладе описывается агентная имитационная модель двух популяций, конкурирующих за один ресурс. Вводится в рассмотрение возможность организации коллективного взаимодействия внутри каждой из рассматриваемых популяции, что позволяет популяциям повысить свою конкурентоспособность. В модели описывается жизненный цикл каждой особи. Считается, что особь погибает, если её масса-энергия становится неположительной. Особи при определенных условиях могут образовывать стаи. В модели это формализуется посредством возможности организовывать сети, связывающие особей одного вида. При этом особи могут образовывать лишь определенное количество связей с соседями. В модели для описания этого вводится понятие «валентности». Предполагается, что внутри каждой сети происходит мгновенное перераспределение по всем членам сети ресурса, имеющегося у каждого членом стаи. В результате проведенных имитационных экспериментов было получено следующее. Если ресурс высокопродуктивный, то в процессе конкурентного взаимодействия побеждает популяция, агенты, которой имеют большую «валентность». А в случае низко продуктивного ресурса победу в конкурентном взаимодействии одерживают особи популяции, обладающей меньшей «валентностью». Это связано с тем, что более сложные структуры требуют большей энергии поддержания стаи.

Ключевые слова: *популяция, конкуренция, агентная имитационная модель, структура стаи.*

A Model of Competition between Two Populations, Taking into Account Their Structurality

Belotelov N.V.[1], Brovko A.V.[2]

[1]*Institution of Russian Academy of Sciences Dorodnicyn Computing Centre of RAS FIC (IU) RAS*
[2]*Bauman Moscow State Technical University*

The task of analyzing the competition for a resource of two different species is a classic one for population ecology. A large number of works are devoted to this problem. This report describes an agent-based simulation model of two populations competing for a single resource. The possibility of organizing collective interaction within each of the populations is introduced, which allows populations to increase their competitiveness. The model describes the life cycle of each individual. It is believed that an individual dies if its mass-energy becomes non-positive. Individuals can form flocks under certain conditions. In the model, this is formalized through the ability to organize networks connecting individuals of the same species. At the same time, individuals can form only a certain number of connections with neighbors. The concept of "valence" is introduced in the model to describe this. It is assumed that within each network there is an instant redistribution of the resource available to each member of the pack to all members of the network As a result of the simulation experiments, the following was discovered. If the resource is highly productive, then in the process of competitive interaction, the population, agents of which have a higher "valence", wins. And in the case of a low-productive resource, population of agents with a lower "valence" emerges victorious. That happens due to the fact that more complex structures require more energy to maintain the flock.

Key words: population, competition, agent simulation model, flock structure.

1. Введение

Одним из фундаментальных положением популяционной экологии является принцип конкурентного исключения Гаузе, который заключается в утверждении: «Два вида организмов не могут устойчиво сосуществовать в ограниченном пространстве, если рост численности обоих лимитирован одним жизненно важным ресурсом, количество и/или доступность которого ограничены» [1]. Это положение было получено с использованием математических моделей вольтерровского типа, основанных на языке обыкновенных дифференциальных уравнений. Исследованию моделей такого типа посвящено большое количество работ [2–5]. Построение и исследование агентных имитационных моделей с помощью вычислительной техники позволило учесть эколого-физиологические характеристики особей популяций более детально, чем моделирование на базе обыкновенных дифференциальных уравнений, так как последние не позволяют учесть важные особенности жизненного цикла особей. К сожалению, аналитический анализ таких моделей чрезвычайно сложен. В качестве примера таких работ можно привести работы [6–10]. В последнее десятилетие особое внимание уделяется моделированию и анализу сетевых структур, формируемых особями различных популяций [11]. Настоящая работа пытается учесть особенности сетевой структуры популяций при конкуренции за ресурс. В ней рассматривается агентная имитационная модель конкуренции двух популяций за ресурс, агенты которых могут формировать стаи, в рамках которых организуется внутривидовое кооперативное взаимодействие. Оказывается, что структура стаи и продуктивность ресурса существенно влияет на исход конкурентной борьбы.

2. Описание модели

Рассматривались две конкурирующие популяции. Каждая 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 т.п. В модели учитываются: энергетические затраты на перемещение, рождение и выкармливание потомства, учитывается изменение «энергоэффективности» функционирования при старении особи, на поддержание межагентных связей в стаях а также затраты при конкурентных взаимодействиях с особями другой популяции и получении дополнительной энергии от особей, входящих в стаю, к которой принадлежит рассматриваемая особь.

Считается, что ареал обитания двух моделируемых популяций (индекс $l=1,2$), на котором произрастает ресурс, является прямоугольной целочисленной решёткой $(i=1,\dots,L,\ j=1,\dots,F)$. Было принято, что количество ресурса в каждой точке ареала ограничено предельным значением H. При уменьшении количества ресурса за счет потребления особями он с постоянной скоростью K за такт восстанавливается до предельного значения. Уравнения роста ресурса имеют вид:

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

где $m_t^{i,j}$ количество ресурса в точке (i,j) в момент времени t, а $\theta_{t,l}^{i,j}$ – доля изъятия ресурса, если в точке (i,j) в данный момент есть особи l – ой популяции (l = 1,2).

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 $n_{t,\tau}$. Особи каждой популяции также характеризуются радиусом индивидуальной подвижности R_l (максимальное расстояние, преодолеваемое особью l – ой популяции за один такт), а также радиусом обзора r_l – параметром, учитывающим максимальное расстояние, на котором особь-агент может обнаружить пищу или другую особь (радиус слышимости). 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, перемещение по ареалу, присоединение к стае и конкуренция с особями другой популяции. Рассмотрим, как изменяется состояние особи в результате вышеизложенных процессов.

Процесс старения увеличивает возраст особи в каждом такте на единицу. Процесс потребления ресурса ($\theta_{t,l}^{i,j}$) зависит от возраста. В модели считается, что с возрастом потребление ресурса уменьшается в соответствии с выражением:

$$\theta_{t,l}^{i,j} = C_1(1-\frac{\tau}{T}) \ ,$$

где C_1, T, – некоторые постоянные, характеризующие физиологию рассматриваемых животных, соответствующих популяций (C_1 – коэффициент, учитывающий энергетическую ценность ресурса, T – предельный возраст).

Гибель особи происходит при критическом недостатке «энергии» (ресурса), либо при достижении ею предельного возраста $(n_{t,\tau} < 0), (\tau \geq T)$. Процесс рождения особей в модели описан следующим образом. При достижении определенного размера особь за каждый такт в соответствии с распределением Бернулли со средним значением ζ случайным образом порождает другую особь нулевого возраста, фиксированной массы, при этом материнская особь теряет фиксированную часть от текущей, которая тратится на выкармливание потомства. Перемещение особи S за один временной такт ограничивается радиусом индивидуальной активности $(S < R_l)$. При перемещении теряется часть «энергии» $C_2 n_{t,\tau} s$, имеющейся у 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.

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_l. Особь переходит на найденный участок, если он ближе радиуса индивидуальной активности, иначе сдвигается на R_l в его направлении (считается, что всегда справедливо неравенство $R_l < r_l$). Если ресурса поблизости нет, выбирается случайное направление.

Социальное перемещение особи возможно, если её масса превышает некоторую фиксированную величину (достаточный уровень), то есть особь не истощена голодом.

Рассмотрим поведение агента, значение массы которого превышает достаточный уровень. В качестве параметра введем расстояние слышимости – то расстояние, на котором агенты одного вида могут обмениваться информацией. r_l Если рассматриваемый агент (далее – агент А) услышал агента своего вида (далее – агент Б), он начинает двигаться по направлению к нему. Как только агент А приблизился к агенту Б, если уровень энергии последнего тоже превышает достаточный уровень, эта пара агентов образует стаю: между ними формируется соединение. Если агент Б уже является частью стаи, агент А присоединяется к ней, причем в данном случае соединения также могут образоваться между агентом А и другими агентами рассматриваемой стаи, если они оказались достаточно близко.

В модели вводится параметр, который будет называть «валентностью» агента определенной популяции. Он определяет максимальное количество соединений, которое может образовать агент в рамках своей стаи. При изменении данного параметра будет меняться и возможное структурное устройство стаи. Так, например, для валентности, равной двум, единственными возможными структурами графа стаи станут замкнутые и незамкнутые ломаные линии. Также отметим, что в модели связи между агентами всегда одно валентные, то есть не рассматриваются соединения между агентами двух и более валентностей.

В модели принято, что на поддержание соединений агент каждый такт тратит некоторое количество энергии $\Delta e_p^{l_i}$. В проведенных экспериментах считалось, что количество затраченной за такт энергии пропорционально количеству образованных агентом соединений.

Движение агента в стае определяется максимальным и минимальным расстояниями от данного агента до агентов своей стаи. Если максимальное расстояние от данного агента до агентов своей стаи, с которыми установлено соединение, оказывается больше, чем некоторый параметр, агент начинает двигаться ближе к центру стаи. В то же время, если минимальное расстояние от данного агента до агентов своей стаи, с которыми установлено соединение, оказывается меньше, чем некоторый параметр комфортного расстояния, агент начинает двигаться дальше от центра стаи.

Кроме того, при определении направления движения агента учитывается также расстояние от данного агента до какой-либо другой стаи того же вида. Если это расстояние становится малым, агент выбирает направление движения от центра другой стаи.

Если же все рассмотренные расстояния имеют допустимые значения, агент продолжает двигаться в направлении, определяемым алгоритмом пищевой активности.

Конкуренция агентов популяций в модели описывается следующим образом. Если два агента разных видов находятся достаточно близко друг от друга, то за такт их энергия уменьшается на величину $\Delta e_c^{l_i}$ причем количество теряемой энергии обратно пропорционально размеру соответствующих стай или количеству соединений данных агентов с агентами из их стай $N_f^{l_i}$ (f – индекс (номер) стаи). В модели считается, что $\Delta e_c^{l_i} = \left(\dfrac{e_c}{N_f^{l_i} + 1} \right)$, где e_c некоторая постоянная.

Каждая особь, входящая в стаю, за каждый такт тратит часть энергии на поддержание целостности сети Δe_p, но также получает энергию в процессе перераспределение по всем членам сети ресурса.

Уравнение баланса «энергии» свободной особи – агента записывается следующим образом:

$$n_{t+1,\tau+1}^{k,m} = \overset{i,j}{n}_{t,\tau} + \tilde{\theta}_t^{i,j} - C_2 \overset{i,j}{n}_{t,\tau} S - \lambda(\zeta) \frac{\overset{i,j}{n}_{t,\tau}}{2} - \\ -\Delta e_c^{l_i} - \Delta e_p^{l_i},$$

где $\lambda(\zeta)\frac{n_{t,\tau}^{i,j}}{2}$ – затраты на рождение ($\lambda(\zeta)=1$ – происходит рождение в момент времени $t=\zeta$, в противном случае $\lambda(\zeta)=0$). Члены $\Delta e_c^{l_i}, \Delta e_p^{l_i}$ учитывают затраты энергии на конкуренцию и затраты на поддержание целостности стаи (сети).

Однако, если агент является частью стаи, то в конце каждого такта после расчета энергий агентов по формуле баланса энергии для всех агентов, которые состоят в стае, энергия приравнивается к среднему арифметическому энергий всех агентов соответствующей стаи, то есть происходит моментальное перераспределение энергии.

3. Заключение

С описанной выше агентной имитационной моделью было проведено несколько десятков имитационных экспериментов. Основной задачей, которую авторы ставили перед собой, являлось исследование влияния продуктивности ресурса (Н и К) на исход конкурентного взаимодействия двух популяций. Считалось, что одна популяция имеет «валентность» равную двум, тогда как у другой популяции «валентность» равнялась четырем. Другими словами, вторая популяция могла образовывать стаи, устроенные сложнее, чем стаи первой. Мы называем вторую популяцию более структурированной по сравнению с первой. В каждом из экспериментов, в полном соответствии с принципом Гаузе, происходило вытеснение одной из популяций. Однако, если в эксперименте ресурс был высокопродуктивный, то в процессе конкурентного взаимодействия побеждала более структурированная популяция. А в случае низко продуктивного ресурса в конкурентном взаимодействии выигрывали особи популяции, обладающей меньшей «валентностью».

Таким образом, в случаях, когда ресурса достаточно для активного размножения и поддержания соединений в больших стаях, высокая структуризация популяции является определяющим преимуществом при конкурентном взаимодействии. Однако в средах с низко продуктивным ресурсом это свойство популяции оказывается недостатком вследствие высоких затрат «энергии» на поддержание большого количества соединений.

4. Список литературы

1. Гаузе Г.Ф. *Борьба за существование*. М.; Ижевск, 2002.
2. Абросов Н.С., Ковров Б.Г., Черепанов О.А. *Экологические механизмы сосуществования и видовой регуляции*. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 301 с.
3. Базыкин А.Д. *Нелинейная динамика взаимодействующих популяций*. Москва – Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2003.
4. Вольтерра Вито. *Математическая теория борьбы за существование*. Под ред. и с послесл. Ю.М. Свирежева. М.: Наука, 1976. 285 с. (Пер. с фр. *Volterra V. Lecóns sur la théorie mathematique de la lutte pour la vie*. P.: Gauthiers-Villars, 1931).
5. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. М.: Главная редакция физико-математической литературы изд-ва «Наука», 1978.
6. 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.
7. Белотелов Н.В., Коноваленко И.А., Назарова В.М., Зайцев В.А. Некоторые особенности групповой динамики в агентной модели «ресурс–потребитель». *Компьютерные исследования и моделирование*. 2018. Т. 10. № 6. С. 833–850.
8. Mac Nally R. Modelling confinement experiments in community ecology: differential mobility among competitors. *Ecological Modelling*. 2000. V. 129. P. 65–85.
9. Gallegosa A., Mazzagb B., Mogilnera A. Two Continuum Models for the Spreading of Myxobacteria Swarms. *Bulletin of Mathematical Biology*. 2006. P. 837–861.
10. 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. V. 210. P. 201–219.
11. Эбелинг В., Энгель А., Файстель Р. *Физика процессов эволюции*. Москва: Эдиториал УРСС, 2001. (Пер. с нем. Ebeling V.W., Engel A., Feisstel R. *Physik Der Evolutionsprozesse*. Berlin, 1990).