

нение пробиотических кисломолочных напитков позволяет поддерживать микробиocenоз макроорганизма в равновесии, а с лечебно-профилактической целью целесообразнее употреблять нетермизированные пробиотические продукты и в первой половине срока годности.

Библиографические ссылки

1. Алешкин В. А., Жакевич И. М. Микробиология на службе здорового питания. – М.: Молочная промышленность, 1999. – № 11.
2. Будорагина Л. В., Растрота Н. К. Производство кисломолочных продуктов. – М.: Агропромиздат. – С. 38-46.
3. Гончарова Г. И. Бифидобактерии и их использование в медицинской промышленности и сельском хозяйстве. – М., 1986.
4. Дмитровская Г. Кефиры современные и элитные. – К.: Продукты питания, 2002. – № 20.
5. Каширская Н. Ю. Значение пробиотиков и пребиотиков в регуляции кишечной микрофлоры. – М.: Русский медицинский журнал, 2000. – С. 13-14.
6. Королева Н. С. Техническая микробиология кисломолочных продуктов. – М.: Пищевая промышленность, 1966. – С. 39-40, 119, 121.
7. Костенко Т. Н. О диетических и лечебных свойствах кисломолочных продуктов. – Женское здоровье. – 2000. – № 3, 4.
8. Плетнева Н. Б., Рожков А. В. «Эвита» – концентрат заквасочных культур. – М.: РОЗ, 2002. – Ч. 1.
9. Полонская М. С. Антибиотические вещества ацидофильных бактерий. – М.: Микробиология, 1952. – Т. 21, Вып. 3.
10. Шендеров Б. А. Медицинская микробная экология и функциональное питание. – М., 1988. – Т. 1.

Надійшла до редколегії 12.12.03

УДК 595.617 : 591.526 : 591.9(253)

В. В. Бригадиренко

Днепропетровский национальный университет

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПОПУЛЯЦИЙ *ROSSIULUS KESSLERI* (*DIPLOPODA, JULIDAE*)

Проаналізовано особливості створення імітаційних моделей для дослідження популяцій діплопод. Викладено етапи побудови імітаційної моделі популяції *Rossiulus kessleri* Lochmänder, 1927. Досліджено динаміку споживання підстилки популяцією *R. kessleri* та оцінено роль популяцій цього виду в процесі розкладання підстилки в умовах степових лісів. На прикладі масового виду діплопод підкреслено недостатній ступінь вивченості біології цієї групи організмів.

Имитационное моделирование как метод изучения популяций беспозвоночных животных

Целью имитационного моделирования не является предсказание поведения системы в конкретных условиях среды [9; 10]. На популяцию в естественных условиях воздействуют сотни факторов, каждый из которых способен изменить поведение системы. Имитационное моделирование популяции живого организма является одним из промежуточных этапов его изучения. Если в результате моделирования

будут получены иные результаты, чем при наблюдениях в естественных условиях, значит на систему воздействуют не установленные ранее факторы, нуждающиеся в дополнительном изучении.

Имитационное моделирование популяций диплопод имеет ряд существенных отличий от моделирования популяций насекомых, описанного нами в предыдущей работе [3]. Все стадии развития двупарноногих многоножек ригнируются в одинаковых условиях, в отличие от насекомых, у которых наблюдается дифференциация образа жизни у разных стадий развития.

Двупарноногие многоножки являются первичными обитателями растительного опада; они возникли задолго до появления в карбоне первых насекомых-сапрофагов [7]. Роль кивсяков в лесных экосистемах степной зоны огромна [4; 5; 8; 16]. Один из самых массовых видов диплопод в степной зоне – *Rossiulus kessleri* Lochmander, 1927. Особенности его развития в последнее время детально изучены З. Г. Пришутовой [11–14]. Однако, несмотря на значительное количество публикаций [5; 8; 11–22], посвященных этому виду, во многих источниках содержится противоречивая информация, отражающая значительную экологическую и географическую изменчивость его популяций. Моделирование популяции данного вида позволит полнее изучить особенности образа жизни *R. kessleri*, определить его роль в разложении подстилки лесных экосистем степной зоны.

Данная работа является частью исследований, проводимых Комплексной экспедицией Днепропетровского университета по изучению степных лесов [1; 2; 6; 8].

Цель работы – описать алгоритм построения имитационной модели популяции *Rossiulus kessleri*, выявить участки онтогенеза, оказывающие наибольшее влияние на динамику популяции и ее роль в естественных экосистемах.

Обоснование выбранных параметров имитационной модели

Построение модели проведено в пакете программ Microsoft Excel преимущественно на основе данных литературы и с учетом собственных наблюдений по сезонной динамике активности вида в условиях Днепропетровской области (на Присамарском Международном биосферном стационаре) [1; 2].

Рост тела кивсяка *R. kessleri* происходит в течение всей жизни (XV возрастов). До VIII возраста наблюдается быстрое увеличение количества сегментов (по 5–6 с каждой линькой). Как указывает З. Г. Пришута [14], у самок масса тела растет экспоненциально до возраста половозрелости, после чего темпы роста снижаются. Масса тела самцов линейно увеличивается с каждым возрастом на 20–30 мг. Самцы XI–XIII возрастов по массе не отличаются от самок, после чего самки значительно обгоняют самцов. Весной половозрелые особи линяют через 1–1,5 месяца после выхода из зимней диапаузы [11].

Пищевая активность *R. kessleri* значительно изменяется в зависимости от сезона. Лабораторное разведение кивсяков из популяций с наличием диапаузы в цикле развития показало отсутствие наследуемости этого явления [12]. Таким образом, снижение пищевой активности *R. kessleri* целиком зависит от микроклиматических условий во время проведения исследований. Кивсяки хуже переносят избыточное увлажнение, чем недостаток влаги в почве, однако для откладывания яиц они нуждаются в высокой влажности субстрата [11].

Влияние температуры на интенсивность питания в естественных и лабораторных условиях исследовано недостаточно. В дополнительном изучении нуждаются также механизмы взаимодействия *R. kessleri* с подстилочными грибами, актиномицетами и бактериями. Поэтому при построении модели за основу взяты ре-

зультаты исследований З. Г. Пришутовой [11–14] и Б. Р. Стригановой [17–19], без учета влияния конкретных условий в течение данного сезона наблюдений.

По данным З. Г. Пришутовой [11], исследовавшей данный вид в условиях Ростовской области, «в пойме откладка яиц происходит в конце мая – начале июня... Отродившиеся личинки быстро растут и к концу сентября достигают V–VII возрастов, которые являются зимующими». «2-й год. После зимовки развитие возобновляется, вторая зимовка происходит в IX–X возрастах». «3-й год. Весной кивсяки IX–X возрастов линяют в X–XI и размножаются в первый раз. ... Зимуют особи XI–XII возрастов». «4-й год. Перезимовавшие кивсяки XI–XII возрастов весной линяют в XII–XIII, ... размножаются. После размножения и линьки единичные особи XIII–XIV возрастов уходят на зимовку». «5-й год. Перезимовавшие особи XIV возраста погибают, а XIII – линяют в XIV, размножаются последний раз и отмирают». В нашей модели мы строго придерживаемся приведенной динамики развития, хотя в условиях лесополос продолжительность развития данного вида может увеличиваться до 8 лет.

Средняя масса тела и продолжительность развития кивсяков из лесополос в лабораторных условиях равны: для II возраста – 0,7 мг (9 суток), для III возраста – 1,8 мг (11 суток), для IV возраста – 3,2 мг (15 суток), для V возраста – 5,7 мг (17 суток), для VI возраста – 10,0 мг (20 суток), для VII возраста – 17,4 мг (28 суток), для VIII возраста – 24,8 мг, для IX возраста – 35,6 мг, для X возраста – 51,1 мг, для XI возраста – 67,5 мг, для XII возраста – 87,2 мг [12]. В данном случае наблюдается существенное несоответствие между темпами развития, а также массой тела у экземпляров в лабораторных и естественных условиях. В модели использованы данные наблюдений в естественных условиях.

«В среднем каждая самка откладывает 230 яиц, но при высокой влажности грунта до II возраста, когда личинки выходят из гнездовой камеры и начинают питаться, доживает 65% от числа отложенных яиц» [11]. Наблюдается связь между количеством откладываемых яиц и возрастом особи: самки весом 154,6 мг откладывают в среднем 187 яиц, 257,5 мг – 311 яиц, а 529 мг – 454 яйца [12]. «Выживаемость кивсяков одного поколения перед второй зимовкой равна 2,1–1,2% по отношению к численности первой питающейся стадии (II возраст)» [11]. В модели выживаемость кивсяков перед зимовкой составляет 1,74%.

«Соотношение раздельнополых особей разных поколений к концу теплого сезона составляло в 1983 г. 76,8, 18,2 и 5,0% и в 1984 г. 80,9, 17,0 и 2,1%. Число особей каждого следующего поколения уменьшается по сравнению с предыдущим в 4–8 раз» [11]. В модели в течение третьего года онтогенеза гибнет 88%, а в течение четвертого – еще 18% особей, перезимовавших после второго сезона развития (на пятый год развития остается лишь 4% особей).

«В лесополосах диплоподы переживают летне-осеннюю засуху в состоянии диапаузы, которая переходит в зимнюю, а в пойме активны вплоть до холодов» [11]. В модели трофическая активность вида ниже в осенне-весенний период, в конце лета интенсивность питания снижается до 60% от максимальной, но полной диапаузы не наступает (рис. 1).

По результатам наблюдений Б. Р. Стригановой [17], в лабораторных условиях с увеличением размеров особи суточный рацион возрастает, а процент усвоения корма снижается. Суточный рацион особей массой 159,4 мг составляет 28,6 мг сухого веса/сутки, процент усвоения корма равен 20,3%, для особей массой 254,7 мг – 42,0 мг сухого веса/сутки и 12,0%, для особей массой 357,5 мг – 35,8 мг сухого веса/сутки и 15,4%, для особей массой 458,3 мг – 45,3 мг сухого веса/сутки и 12,0%, для особей массой 552,1 мг – 65,0 мг сухого веса/сутки и 11,2%.

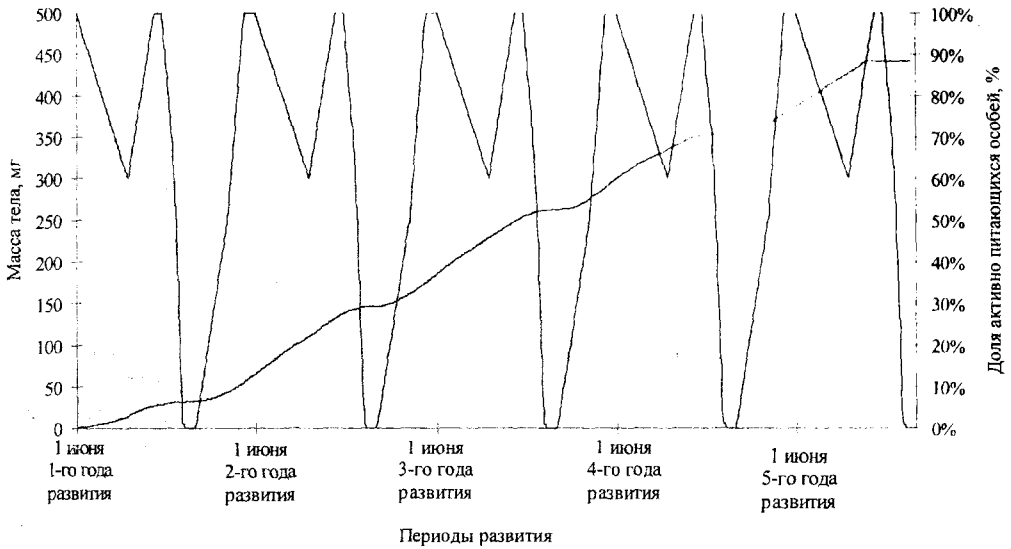


Рис. 1. Динамика массы тела и пищевой активности *R. kessleri* в имитационной модели

В модели доля корма, ежедневно потребляемая кивсяком, рассчитывается с использованием регрессионного анализа, составляя для первого года развития 19,8%, для второго – 18,4%, для третьего – 16,2%, для четвертого – 14,2%, для пятого – 12,4% от массы тела *R. kessleri* (рис. 2). Процент усвоения корма, рассчитанный таким же способом, для первого года развития составил 20,4%, для второго – 19,1%, для третьего – 17,0%, для четвертого – 15,1%, для пятого – 13,4% от массы потребленного пищевого субстрата (оставшаяся часть накапливается в подстилочном горизонте в виде экскрементов).

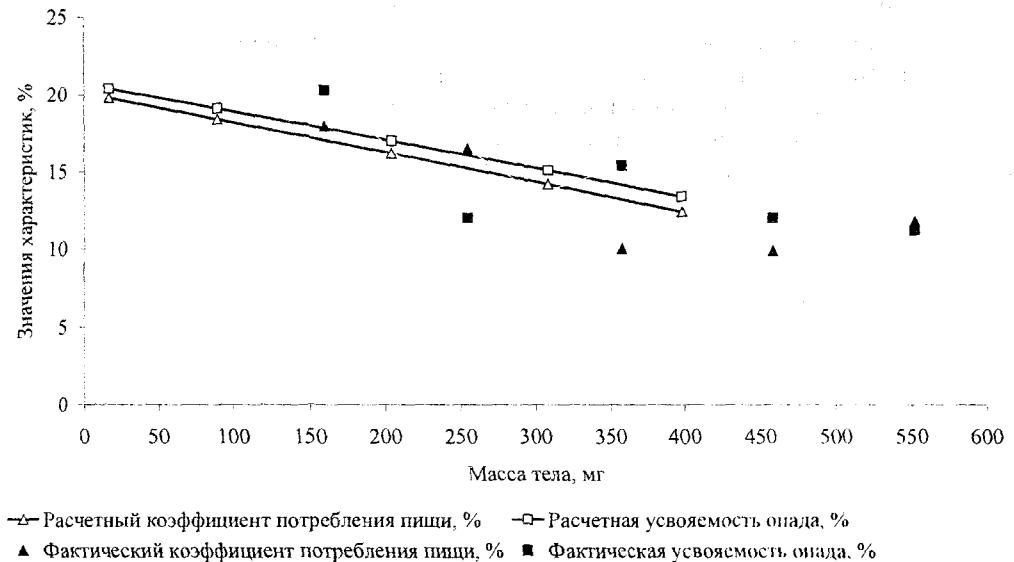


Рис. 2. Значения измеренных и предсказанных с использованием регрессионного анализа коэффициентов потребления пищи (в% от массы тела) и усвоения корма (в% от массы потребленного корма)

Таким образом, несмотря на значительное количество публикаций по биологии исследуемого вида, информация для проведения моделирования и предсказания динамики численности *R. kessleri* далеко не полна. Она не позволяет создавать прогностические модели динамики численности популяции. Созданная преимущественно на основе литературных данных модель показала значительное количество неизученных вопросов: обнаружены значительные отличия в динамике роста исследуемого вида в лабораторных и естественных условиях, не исследовано количественное влияние температуры и влажности на трофическую активность, не изучены конкурентные отношения *R. kessleri* с другими подстилочными и почвенными сапрофагами, с компонентами микро- и нанофауны, микробоценоза и др.

Результаты моделирования и их обсуждение

Имитационная модель позволила оценить динамику численности, биомассы, потребляемого корма популяции со средней численностью экземпляров второго – пятого года развития 80 экз./м² (рис. 3, 4).

В результате моделирования установлено, что на протяжении первой половины сезона в популяции максимальна численность экземпляров второго и третьего года развития. Летом и осенью значительную роль в разложении подстилки выполняют экземпляры первого года развития. Роль в разложении растительного опада кивсяков старших возрастных групп незначительна.

По результатам расчетов, за сезон популяция кивсяков, изображенная на рис. 3 и 4, со стандартной численностью на 1 мая 109 экз./м² потребляет от момента пробуждения до 1 мая около 95 г/м² подстилки, в течение мая потребляется 48,4 г/м², в июне – 97,8 г/м², в июле – 140,0 г/м², в августе – 148,6 г/м², в сентябре – 133,5 г/м², в октябре и ноябре – 165,9 г/м². Таким образом, за сезон потребляется 828,8 г/м² подстилочного материала.

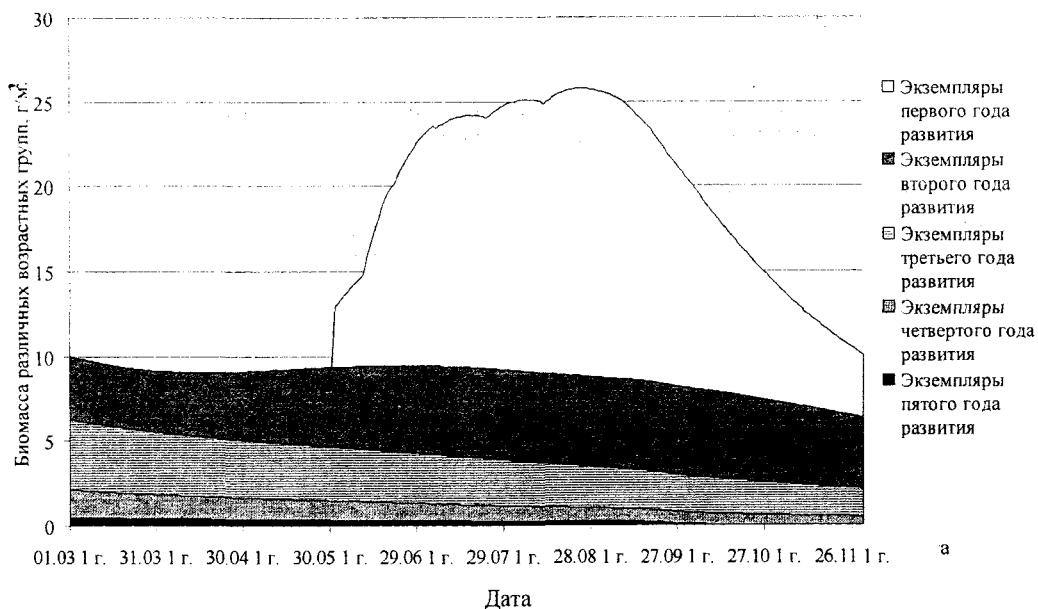


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы популяции *R. kessleri* по результатам моделирования при начальной численности отложенных яиц 10 000 экз./м² (численность кивсяков второго – пятого года развития на протяжении сезона снижается со 149 до 36 экз./м², составляя в середине лета 80 экз./м²)

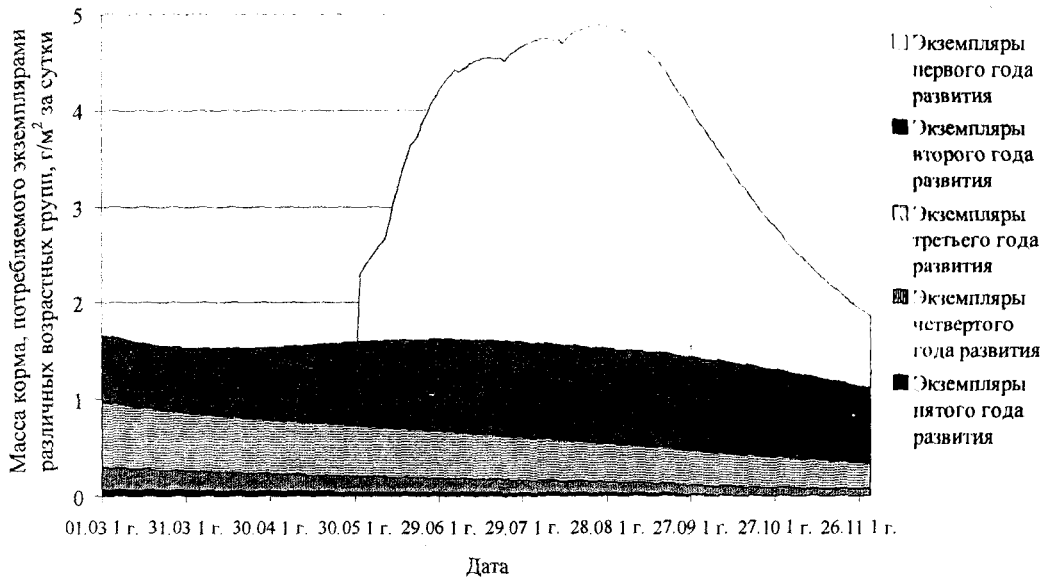


Рис. 4. Сезонная динамика потребления корма популяцией *R. kessleri* по результатам моделирования при численности популяции, указанной на рис. 3

Многие зоологи при проведении почвенных раскопок не учитывают мелкие экземпляры *R. kessleri* II–IV возраста (относя их к микрофауне) и оценивают численность лишь старших возрастных групп. Поэтому в таблице для пересчета численности вида на трофическую активность всей популяции (табл. 1) мы используем только данные по перезимовавшим особям. В качестве стандартной даты начала учета выбрано 1 мая – период, когда большая часть популяции приступает к линьке.

Таблица 1

Оценка массы корма, потребляемого популяцией *R. kessleri*, при различных результатах учета численности в естественных условиях, проведенного 1 мая

Результат учета численности, экз./м ² второго – пятого года развития	Текущая биомасса популяции, г/м ²	Среднегодовая биомасса популяции за сезон, г/м ²	Текущее потребление корма, г/м ² за сутки	Суммарное потребление корма, г/м ² за сезон
1,0	0,1	0,2	0,0	7,6
5,0	0,4	0,8	0,1	38,1
10,0	0,8	1,5	0,1	76,1
25,0	2,1	3,8	0,4	190,3
50,0	4,2	7,5	0,7	380,6
75,0	6,3	11,3	1,1	570,9
100,0	8,4	15,1	1,4	761,2
150,0	12,5	22,6	2,1	1141,7
200,0	16,7	30,1	2,8	1522,3
300,0	25,1	45,2	4,2	2283,5
400,0	33,4	60,3	5,6	3044,6

Если учеты численности проводятся не 1 мая, для расчета суммарных характеристик за сезон необходимо привести данные к стандартной численности популяции на 1 мая. Для этого необходимо учесть, что успешно зимует в среднем в 1,367 раза больше экземпляров, чем их учитывают 1 мая. До 20 мая доживает 90,7%, до 10 июня – 81,5%, до 30 июня – 73,5%, до 20 июля – 66,4%, до 10 августа – 59,6%, до 1 сентября – 53,2%, до 20 сентября – 48,3%, до 10 октября – 43,3%, до 1 ноября – 38,6%, а на зимовку уходит 33,3% экземпляров, учтенных 1 мая. Эти вычисления помогают оценить роль *R. kessleri* в разложении растительного опада и подстилки в лесных экосистемах при проведении выездных экспедиционных исследований.

Среднегодовая биомасса популяции вычисляется как среднее арифметическое текущих масс всех особей за каждый из 275 дней индивидуального развития. Суммарная биомасса корма, потребленного популяцией за сезон, приблизительно в 90 раз превышает массу популяции, стандартизованную на 1 мая. Если в популяции преобладают особи старших возрастов, ее роль в почвообразовании ниже, чем у популяции той же биомассы, представленной молодыми особями.

Заключение

Данное исследование ни в коей мере не претендует на обобщающую характеристику роли *R. kessleri* в естественных экосистемах. В работе предпринята попытка на основе литературных данных оценить воздействие одного из доминантных видов подстилочных сапрофагов на круговорот веществ в лесном биогеоценозе, показавшая наличие значительного количества противоречий в имеющихся данных по биологии *R. kessleri*.

Созданная модель не учитывает изменения климатических факторов, которые способны определять интенсивность трофической деятельности популяции и влиять на продолжительность онтогенеза. В уточнении нуждаются данные о питании кивсяков в различных гигротермических условиях, что также позволит повысить адекватность модели.

Учитывая то, что даже в одном районе наблюдаются значительные различия в темпах развития и массе особей *R. kessleri* на одинаковых стадиях развития, необходимо дальнейшее детальное изучение особенностей онтогенеза у кивсяков различных популяций.

Библиографические ссылки

1. Белова Н. А., Травлев А. П. Естественные леса и степные почвы. – Д.: ДГУ, 1999. – 348 с.
2. Бельгард А. Л. Степное лесоведение. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 336 с.
3. Бригадиренко В. В. Моделирование популяций насекомых как элемент оценки и прогноза их реального состояния // Экология и ноосферология. – 2004. – Т. 14, № 3–4. – С. 69–80.
4. Гиляров М. С. Почвенная фауна лесных насаждений и открытых степных пространств бассейна р. Деркул // Тр. Ин-та леса АН СССР. – 1956. – Вып. 30. – С. 235–277.
5. Гиляров М. С. Кивсяки (*Juloidea*) и их роль в почвообразовании // Почвоведение. – 1957. – № 6. – С. 74–80.
6. Дубина А. А. Сезонная динамика накопления и разложения подстилки в различных типах лесных биогеоценозов Присамарского стационара // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Вып. 5. – Днепропетровск: ДГУ, 1975. – С. 32–37.

7. Жерихин В. В. Насекомые в экосистемах суши // Историческое развитие класса насекомых. – М.: Наука, 1980. – С. 189–224.
8. Кисенко Т. И., Жуков А. В. Биотопическое распределение и фауна двупарноногих многоножек лесов степной зоны Украины // Вестник Днепропетровского университета. – Вып. 4. – Днепропетровск: ДГУ, 1998. – С. 90–94.
9. Коросов А. В. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. – 2002. – Вып. 2. – С. 144–147.
10. Методы математической биологии. Т. 6. Методы синтеза дискретных моделей биологических систем / Под ред. А. А. Летичевского. – К.: Вища школа, 1983. – 264 с.
11. Пришутова З. Г. Динамика половой и возрастной структуры популяций и жизненный цикл *Rossiulus kessleri* (*Diplopoda*) // Зоологический журнал. – 1988а. – Т. 67, № 5. – С. 691–697.
12. Пришутова З. Г. Некоторые особенности экологии кивсяка *Rossiulus kessleri* (*Diplopoda, Julidae*) в степной зоне // Зоологический журнал. – 1988б. – Т. 67, № 11. – С. 1652–1660.
13. Пришутова З. Г. Морфометрический анализ частей тела и межпопуляционная изменчивость у кивсяка *Rossiulus kessleri* (*Julidae*) // Зоологический журнал. – 2001а. – Т. 80, № 7. – С. 789–796.
14. Пришутова З. Г. Особенности постэмбрионального роста кивсяка *Rossiulus kessleri* (*Julidae*) // Зоологический журнал. – 2001б. – Т. 80, № 8. – С. 937–945.
15. Рост *Rossiulus kessleri* (Lohm.) (*Diplopoda, Julidae*) на пищевом субстрате, обогащенном витаминами и аминокислотами / Н. А. Дубова, А. В. Жулидов, А. Д. Покаржевский, А. А. Гусев // Почвенная фауна Северной Европы. – М.: Наука, 1987. – С. 163–165.
16. Соколов Д. Ф. О роли кивсяков в разложении органического вещества в почвах под лесными насаждениями в степи // Доклады АН СССР. – 1955. – Т. 100, № 3. – С. 563–566.
17. Стриганова Б. Р. Возрастные изменения активности питания у кивсяков (*Juloidea*) // Зоологический журнал. – 1971. – Т. 50, № 10. – С. 1472–1476.
18. Стриганова Б. Р. Содержание и культивирование некоторых почвенных беспозвоночных в лаборатории // Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1975. – С. 128–137.
19. Стриганова Б. Р. Питание почвенных сапрофагов. – М.: Наука, 1980. – 243 с.
20. Тиунов А. В. Размножение и постэмбриональное развитие кивсяка *Rossiulus kessleri* (Lohm.) у южной границы ареала // Вид и его продуктивность в ареале. – Свердловск: Наука, 1984. – Вып. 4. – С. 39–40.
21. Чёрный Н. Г., Головач С. И. Двупарноногие многоножки равнинных территорий Украины – К., 1993. – 57 с.
22. Gere G. The examination of the feeding biology and the humicative function of *Diplopoda* and *Isopoda* // Acta biol. Acad. Sci. Hungaricae. – 1956. – Vol. 6, № 3–4. – P. 257–271.

Надійшла до редколегії 19.01.04