

2. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1973. – 336 с.
3. Починок Х. Н. Методы биохимического анализа растений. – К.: Наукова думка, 1976. – 132 с.
4. Приседський Ю. Г. Статистична обробка результатів біологічних експериментів. – Донецьк, 1999. – 210 с.
5. Трунова Т. И. Физиологические и биохимические основы адаптации растений к морозу // С.-х. биология. – 1984. – № 6. – С. 3–10.
6. Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. – М.: Наука, 1979. – 359 с.

Надійшла до редколегії 02.11.05.

УДК 57.022 + 57.055 + 573.22 + 591.532.1 + 591.553.5

В. В. Бригадиренко

*Днепропетровский национальный университет*

## ИССЛЕДОВАНИЕ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ТРОФИЧЕСКИХ СЕТЕЙ МЕТОДАМИ ИМИТАЦИОННОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

На прикладі консорції, що складається з продуцента та 8 видів консументів, пов'язаних 14 трофічними зв'язками, описаний алгоритм побудови імітаційної моделі трофічної мережі у середовищі Microsoft Excel. Проаналізовано динаміку продуктивності та споживання біомаси модельної системи. Сформульовані закономірності функціонування трофічних мереж.

The algorithm of simulating the trophic net in a system consisted of 1 producer and 8 consumer species, which linked by 14 trophic relations, using Microsoft Excel is presented. Dynamics of productivity and biomass consumption in the model system are analyzed. Regularities of consortium nets functioning are stated.

### Введение

Фундаментальная биогеоценология, созданная акад. В. М. Сукачевым [15] и развитая научной школой проф. А. Л. Бельгарда [2; 3; 16], заложила основы понимания природных сообществ как интегральных саморегулирующихся систем. Сотрудниками Комплексной экспедиции Днепропетровского университета по изучению степных лесов [1] проведены исследования фауны лесных сообществ, которые позволили перейти к моделированию отдельных популяций и их сообществ – биоценозов.

Моделирование трофических взаимодействий в биологических системах в настоящий момент находится на этапе описания взаимодействий между двумя–тремя видами [6; 7; 13]. Увеличение объема и структурированности моделируемых систем связано с экспоненциальным возрастанием количества связей в модели, проявлением новых механизмов взаимодействия между элементами системы. В связи с этим описание системы совокупностью уравнений в интегральной форме становится очень громоздким.

Природные сообщества принадлежат к типу диффузных систем. В плохо организованных (диффузных) системах нельзя четко выделить отдельные явления (факторы, переменные), определяющие ход процесса [11]. Большое значение в функционировании экосистем выполняют механизмы, программируемые в информатике по типу «Если ..., то ..., иначе ...». С увеличением количества связей в системе их зна-

чение возрастает. Эта закономерность также налагает ряд существенных ограничений на подходы к описанию трофических сетей.

Таким образом, отсутствие подходящей среды для описания взаимодействий в сообществах и возникновение трудностей, связанных с увеличением объема модели, вызвало снижение интереса к моделированию трофических взаимодействий.

Цель настоящей работы – показать возможность, важность и относительную простоту моделирования трофических сетей, состоящих из большого количества видов. Задачи работы – описать алгоритм построения имитационной модели, выявить новые и подтвердить установленные закономерности функционирования трофических сетей с использованием имитационной модели.

#### Алгоритм построения имитационной модели

Одной из наиболее удобных сред для осуществления моделирования является пакет Microsoft Excel, предложенный для моделирования популяций А. В. Коросовым [9; 10]. Как показано на примере моделирования популяции насекомых [5], даже такая простая система как популяция вида-монофага в связи с чередованием отдельных фаз развития и наложением поколений становится достаточно сложной в моделировании.

В связи с этим, для более четкого проявления основных закономерностей функционирования трофической сети, мы считаем необходимым упростить ее структуру. Теоретически все в природе связано со всем; количество связей в системе, состоящей из нескольких десятков элементов, не дает возможности создать ее имитационную модель. Поэтому мы отбросили те взаимодействия, которые не оказывают существенного влияния на состояние системы, а также изменение спектра питания вида во времени [14].

В качестве образца для построения модели выбран типичный участок трофической сети, который можно рассматривать как самостоятельную трофическую сеть (рис. 1). Данная система – замкнутая, так как виды не могут мигрировать с моделируемого участка земной поверхности на соседние. Кроме того, все особи моделируемых видов бессмертны: при отсутствии корма они переходят в стадию покоя (инцистируются, впадают в анабиоз, спячку и т. д.).

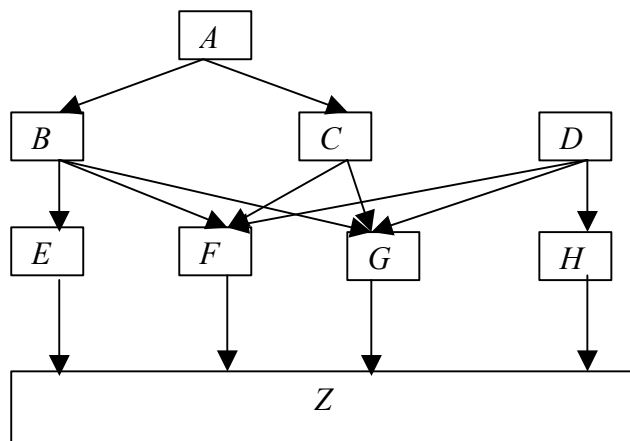
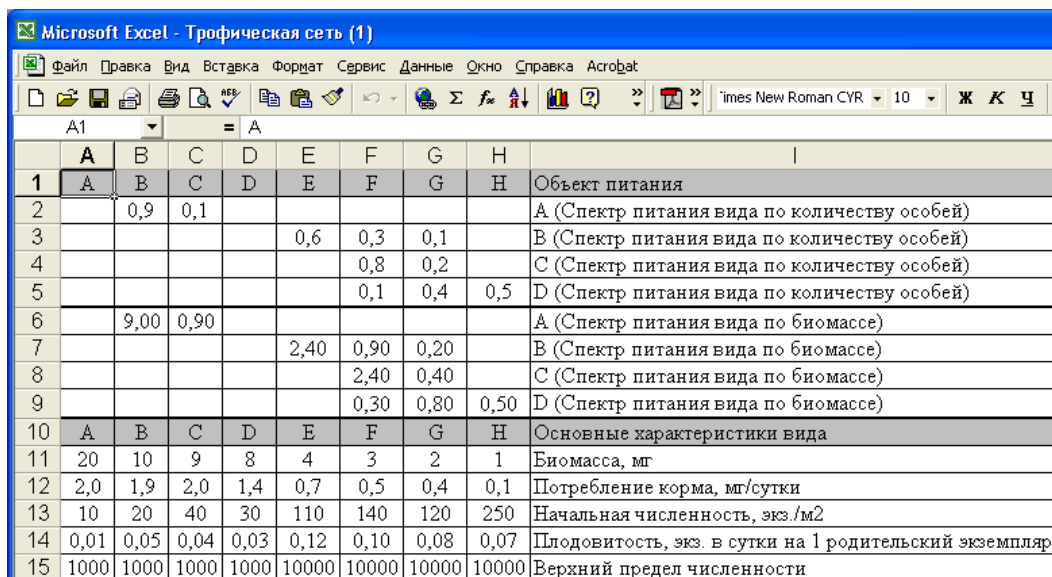


Рис. 1. Схематическое изображение моделируемой трофической сети

Для определения поведения системы используются лишь 50 параметров (рис. 2), что примерно на два порядка меньше, чем количество параметров в системе

такого ранга в природных условиях. В связи с этим не следует искать буквального применения полученным результатам: закономерности изменения характеристик модели лишь помогают лучше понять сложнейшие механизмы поведения природных систем.



	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	A	B	C	D	E	F	G	H	Объект питания
2		0,9	0,1						A (Спектр питания вида по количеству особей)
3					0,6	0,3	0,1		B (Спектр питания вида по количеству особей)
4						0,8	0,2		C (Спектр питания вида по количеству особей)
5						0,1	0,4	0,5	D (Спектр питания вида по количеству особей)
6		9,00	0,90						A (Спектр питания вида по биомассе)
7					2,40	0,90	0,20		B (Спектр питания вида по биомассе)
8						2,40	0,40		C (Спектр питания вида по биомассе)
9						0,30	0,80	0,50	D (Спектр питания вида по биомассе)
10	A	B	C	D	E	F	G	H	Основные характеристики вида
11	20	10	9	8	4	3	2	1	Биомасса, мг
12	2,0	1,9	2,0	1,4	0,7	0,5	0,4	0,1	Потребление корма, мг/сутки
13	10	20	40	30	110	140	120	250	Начальная численность, экз./м <sup>2</sup>
14	0,01	0,05	0,04	0,03	0,12	0,10	0,08	0,07	Плодовитость, экз. в сутки на 1 родительский экземпляр
15	1000	1000	1000	1000	10000	10000	10000	10000	Верхний предел численности

Рис. 2. Основные параметры модели

Переменные в ячейках А6:Н9 электронной таблицы получены пересчетом спектра питания по количеству особей на их биомассу – это производные, вспомогательные величины.

Опишем в общих чертах механизм построения имитационной модели (табл. 1). Все параметры системы изменяются дискретно, что характерно для многих природных систем: у большинства изученных видов живых организмов проявляются суточные и другие ритмы биологической активности. В течение каждых суток трофическая активность видов поочередно сменяет друг друга: сначала питается вид *B*, затем – вид *C*, после этого – вид *D*.

Текущее количество особей в популяции определяется численностью в предыдущие сутки, суточным приростом популяции и снижается за счет суммы количества особей, съеденных видами, питающимися данным видом, а также компенсаторным поеданием данного вида (изменение рациона из-за снижения численности других компонентов рациона) (см. строки 1–8 табл. 1).

Масса корма, необходимая для пропитания популяции каждого вида (см. строки 10–17 табл. 1) перераспределяется между отдельными видами, входящими в рацион питания, пропорционально пищевым предпочтениям данного вида консумента (см. строки 18–37 табл. 1).

Если текущее значение численности объекта питания меньше количества особей, необходимого для пропитания, снижается индекс (см. строки 38–41 табл. 1), отражающий долю особей, получивших нормальное питание для начала размножения (без компенсаторного изменения рациона питания в ответ на снижение численности кормовых объектов).

## Параметры имитационной модели

№	Описание выполняемой операции*	Пример функции для 35-й строки электронной таблицы
1	2	3
1	Расчет численности вида <i>A</i> , экз.	A35=A34+AP34
2	-II – <i>B</i> , экз.	B35=ЕСЛИ(B34+AQ34-T34-BF34<0,1;0,1;B34+AQ34-T34-BF34)
3	-II – <i>C</i> , экз.	C35=ЕСЛИ(C34+AR34-U34-BG34<0,1;0,1;C34+AR34-U34-BG34)
4	-II – <i>D</i> , экз.	D35=D34+AS34
5	-II – <i>E</i> , экз.	E35=ЕСЛИ(E34+AT34-W34-AX34<0,1;0,1;E34+AT34-W34-AX34)
6	-II – <i>F</i> , экз.	F35=ЕСЛИ(F34+AU34-Y34-AC34-AG34-AY34-BA34-BC34<0,1;0,1;F34+AU34-Y34-AC34-AG34-AY34-BA34-BC34)
7	-II – <i>G</i> , экз.	G35=ЕСЛИ(G34+AV34-AA34-AE34-AI34-AZ34-BB34-BD34<0,1;0,1;G34+AV34-AA34-AE34-AI34-AZ34-BB34-BD34)
8	-II – <i>H</i> , экз.	H35=ЕСЛИ(H34+AW34-AK34-BE34<0,1;0,1;H34+AW34-AK34-BE34)
9	Текущая суммарная численность всех рассматриваемых видов	I35=СУММ(A35:H35)
10	Масса корма, необходимая для пропитания в течение суток моделируемой популяции вида <i>A</i> , мг	J35=A35*A\$12
11	-II – <i>B</i> , мг	K35=B35*B\$12
12	-II – <i>C</i> , мг	L35=C35*C\$12
13	-II – <i>D</i> , мг	M35=D35*D\$12
14	-II – <i>E</i> , мг	N35=E35*E\$12
15	-II – <i>F</i> , мг	O35=F35*F\$12
16	-II – <i>G</i> , мг	P35=G35*G\$12
17	-II – <i>H</i> , мг	Q35=H35*H\$12
18	Необходимое для пропитания вида <i>A</i> в течение суток количество экземпляров вида <i>B</i>	R35=\$J35*\$B\$6/((B\$6+C\$6)*B\$11)
19	-II – <i>C</i>	S35=\$J35*\$C\$6/((B\$6+C\$6)*C\$11)
20	Количество экземпляров вида <i>B</i> , съеденное видом <i>A</i> в течение суток	T35=ЕСЛИ(R35>B35;B35;R35)
21	Количество экземпляров вида <i>C</i> , съеденное видом <i>A</i> в течение суток	U35=ЕСЛИ(S35>C35;C35;S35)
22	Необходимое для пропитания вида <i>B</i> в течение суток количество вида <i>E</i>	V35=K35*\$E\$7/((E\$7+F\$7+G\$7)*E\$11)
23	Количество экземпляров вида <i>E</i> , съеденное видом <i>B</i> в течение суток	W35=ЕСЛИ(V35>E35;E35;V35)
24	Необходимое для пропитания вида <i>B</i> в течение суток количество вида <i>F</i>	X35=K35*\$F\$7/((E\$7+F\$7+G\$7)*F\$11)
25	Количество экземпляров вида <i>F</i> , съеденное видом <i>B</i> в течение суток	Y35=ЕСЛИ(F35-X35>0;X35;F35)
26	Необходимое для пропитания вида <i>B</i> в течение суток количество вида <i>G</i>	Z35=K35*\$G\$7/((E\$7+F\$7+G\$7)*G\$11)
27	Количество экземпляров вида <i>G</i> , съеденное видом <i>B</i> в течение суток	AA35=ЕСЛИ(G35-Z35>0;Z35;G35)
28	Необходимое для пропитания вида <i>C</i> в течение суток количество вида <i>F</i>	AB35=L35*\$F\$8/((F\$8+G\$8)*F\$11)

1	2	3
29	Количество экземпляров вида <i>F</i> , съеденное видом <i>C</i> в течение суток	$AC35=ЕСЛИ(F35-Y35-AB35>0;AB35;F35-Y35)$
30	Необходимое для пропитания вида <i>C</i> в течение суток количество вида <i>F</i>	$AD35=L35*G\$8/((F\$8+G\$8)*G\$11)$
31	Количество экземпляров вида <i>F</i> , съеденное видом <i>C</i> в течение суток	$AE35=ЕСЛИ(G35-AA35-AD35>0;AD35;G35-AA35)$
32	Необходимое для пропитания вида <i>D</i> в течение суток количество вида <i>F</i>	$AF35=M35*F\$9/((F\$9+G\$9+H\$9)*F\$11)$
33	Количество экземпляров вида <i>F</i> , съеденное видом <i>D</i> в течение суток	$AG35=ЕСЛИ(F35-Y35-AC35-AF35>0;AF35;F35-Y35-AC35)$
34	Необходимое для пропитания вида <i>D</i> в течение суток количество вида <i>G</i>	$AH35=M35*G\$9/((F\$9+G\$9+H\$9)*G\$11)$
35	Количество экземпляров вида <i>G</i> , съеденное видом <i>D</i> в течение суток	$AI35=ЕСЛИ(G35-AA35-AE35-AH35>0;AH35;G35-AA35-AE35)$
36	Необходимое для пропитания вида <i>D</i> в течение суток количество вида <i>H</i>	$AJ35=M35*H\$9/((F\$9+G\$9+H\$9)*H\$11)$
37	Количество экземпляров вида <i>H</i> , съеденное видом <i>D</i> в течение суток	$AK35=ЕСЛИ(H35-AJ35>0;AJ35;H35)$
38	Часть популяции вида <i>B</i> , получившая нормальное питание для начала размножения без учета изменения рациона, вызванного нехваткой отдельных кормовых объектов	$AL35=(W35*E\$11+Y35*F\$11+AA35*G\$11)/K35$
39	-II - <i>C</i>	$AM35=(AC35*F\$11+AE35*G\$11)/L35$
40	-II - <i>D</i>	$AN35=(AG35*F\$11+AI35*G\$11+AK35*H\$11)/M35$
41	-II - <i>A</i>	$AO35=(T35*B\$11+U35*C\$11)/J35$
42	Суточный прирост численности популяции вида <i>A</i> , экз.	$AP35=BK35*A\$14*A35*(A\$15-A35)/A\$15$
43	-II - <i>B</i> , экз.	$AQ35=BH35*B\$14*B35*(B\$15-B35)/B\$15$
44	-II - <i>C</i> , экз.	$AR35=BI35*C\$14*C35*(C\$15-C35)/C\$15$
45	-II - <i>D</i> , экз.	$AS35=BJ35*D\$14*D35*(D\$15-D35)/D\$15$
46	-II - <i>E</i> , экз.	$AT35=EI35*E35*(E\$15-E35)/E\$15$
47	-II - <i>F</i> , экз.	$AU35=FI35*F35*(F\$15-F35)/F\$15$
48	-II - <i>G</i> , экз.	$AV35=GI35*G35*(G\$15-G35)/G\$15$
49	-II - <i>H</i> , экз.	$AW35=HI35*H35*(H\$15-H35)/H\$15$
50	Количество экземпляров вида <i>E</i> , дополнительно съеденное видом <i>B</i> из-за нехватки других компонентов рациона (виды <i>F</i> и <i>G</i> )	$AX35=ЕСЛИ(((1-A\$135)*K35/(E\$11+F\$11*F35/E35+G\$11*G35/E35))>(N35-W35+AT35);0;(1-A\$135)*K35/(E\$11+F\$11*F35/E35+G\$11*G35/E35))$
51	Количество экземпляров вида <i>F</i> , дополнительно съеденное видом <i>B</i> из-за нехватки других компонентов рациона (виды <i>E</i> и <i>G</i> )	$AY35=ЕСЛИ(((1-A\$135)*K35/(F\$11+E\$11*E35/F35+G\$11*G35/F35))>(F35-Y35-AC35-AG35+AU35);0;(1-A\$135)*K35/(F\$11+E\$11*E35/F35+G\$11*G35/F35))$
52	Количество экземпляров вида <i>G</i> , дополнительно съеденное видом <i>B</i> из-за нехватки других компонентов рациона (виды <i>F</i> и <i>E</i> )	$AZ35=ЕСЛИ(((1-A\$135)*K35/(G\$11+E\$11*E35/G35+F\$11*F35/G35))>(G35-AA35-AE35-AI35+AV35);0;(1-A\$135)*K35/(G\$11+E\$11*E35/G35+F\$11*F35/G35))$
53	Количество экземпляров вида <i>F</i> , дополнительно съеденное видом <i>C</i> из-за нехватки вида <i>G</i>	$BA35=ЕСЛИ(((1-A\$135)*L35/(F\$11+G\$11*G35/F35))>(F35-Y35-AC35-AG35+AU35-AY35);0;(1-A\$135)*L35/(F\$11+G\$11*G35/F35))$
54	Количество экземпляров вида <i>G</i> , дополнительно съеденное видом <i>C</i> из-за нехватки вида <i>F</i>	$BB35=ЕСЛИ(((1-A\$135)*L35/(G\$11+F\$11*F35/G35))>(G35-AA35-AE35-AI35+AV35-AZ35);0;(1-A\$135)*L35/(G\$11+F\$11*F35/G35))$
55	Количество экземпляров вида <i>F</i> , дополнительно съеденное видом <i>D</i> из-за нехватки	$BC35=ЕСЛИ(((1-A\$135)*M35/(F\$11+G\$11*G35/F35+H\$11*H35/F35))>(F35-Y35-$

1	2	3
	других компонентов рациона (виды <i>G</i> и <i>H</i> )	$-AC35-AG35+AU35-AY35-BA35);0;(1-AN35)*M35/(F\$11+G\$11*G35/F35+H\$11*H35/F35)$
56	Количество экземпляров вида <i>G</i> , дополнительно съеденное видом <i>D</i> из-за нехватки других компонентов рациона (виды <i>F</i> и <i>H</i> )	$BD35=ECЛИ(((1-AN35)*M35/(G\$11+F\$11*F35/G35+H\$11*H35/G35))>(G35-AA35-AE35-AI35+AV35-AZ35-BB35);0;(1-AN35)*M35/(G\$11+F\$11*F35/G35+H\$11*H35/G35))$
57	Количество экземпляров вида <i>H</i> , дополнительно съеденное видом <i>D</i> из-за нехватки других компонентов рациона (виды <i>F</i> и <i>G</i> )	$BE35=ECЛИ(((1-AN35)*M35/(H\$11+F\$11*F35/H35+G\$11*G35/H35))>(H35-AK35+AW35);0;(1-AN35)*M35/(H\$11+F\$11*F35/H35+G\$11*G35/H35))$
58	Количество экземпляров вида <i>B</i> , дополнительно съеденное видом <i>A</i> из-за нехватки вида <i>C</i>	$BF35=ECЛИ(((1-AO35)*J35/(B\$11+SC\$11*C35/B35))>(B35-T35+AQ35);0;(1-AO35)*J35/(B\$11+SC\$11*C35/B35))$
59	Количество экземпляров вида <i>C</i> , дополнительно съеденное видом <i>A</i> из-за нехватки вида <i>B</i>	$BG35=ECЛИ(((1-AO35)*J35/(SC\$11+B\$11*B35/C35))>(C35-U35+AR35);0;(1-AO35)*J35/(SC\$11+B\$11*B35/C35))$
60	Часть популяции вида <i>B</i> , получившая нормальное питание для начала размножения с учетом корректировки рациона, вызванного нехваткой отдельных кормовых объектов	$BH35=AL35+(AX35*E\$11+AY35*F\$11+AZ35*G\$11)/K35$
61	$-II - C$	$BI35=AM35+(BA35*F\$11+BB35*G\$11)/L35$
62	$-II - D$	$BJ35=AN35+(BC35*F\$11+BD35*G\$11+BE35*H\$11)/M35$
63	$-II - A$	$BK35=AO35+(BF35*B\$11+BG35*SC\$11)/J35$
64	Значение индекса разнообразия Симпсона	$BL35=I35*I35/(A35*A35+B35*B35+C35*C35+D35*D35+E35*E35+F35*F35+G35*G35+H35*H35)$

**Примечание:** \* подробное описание всех операций помещено в тексте.

Суточный прирост численности популяции вида (см. строки 42–49 табл. 1) зависит от количества особей, получивших нормальное питание для начала размножения, численности вида в предыдущие сутки. Он снижается при приближении численности популяции к верхнему пределу численности популяции для данных условий по уравнению Ферхюльста – Перла [17; 18]:

$$\frac{dN}{dt} = r_m N \left( \frac{k - N}{k} \right),$$

где  $N$  – численность популяции,  $r_m$  – скорость роста популяции,  $k$  – устойчивый верхний предел численности популяции.

По данным Н. Wallin и В. Ekbohm [19], полученным с использованием портативной радарной системы, хищная жужелица *Poecilus cupreus* L. при низкой плотности кормовых объектов переходит от направленного поиска жертвы к ее случайному поиску. Основываясь на данной закономерности, мы предполагаем, что компенсаторное насыщение консумента при уменьшении численности одного или нескольких кормовых объектов происходит пропорционально численности других компонентов рациона в среде, без учета коэффициентов предпочтения:

$$\frac{n_E}{E} = \frac{n_F}{F} = \frac{n_G}{G},$$

где  $E, F, G$  – численность видов  $E, F$  и  $G$  в среде,  $n_E, n_F, n_G$  – число экземпляров соответствующих видов, съеденных видом  $B$ . Следовательно:

$$n_F = \frac{F}{E} n_E \quad \text{и} \quad n_G = \frac{G}{E} n_E .$$

Компенсаторное потребление корма ( $M$ ) видом  $B$  можно представить в виде суммы произведений количества дополнительно потребленных экземпляров кормовых видов ( $n_E, n_F, n_G$ ) на массу одного экземпляра ( $m_E, m_F, m_G$ ), следовательно:

$$M = n_E m_E + n_F m_F + n_G m_G ,$$

$$M = n_E \left( m_E + \frac{F}{E} m_F + \frac{G}{E} m_G \right) ,$$

$$n_E = \frac{M}{m_E + \frac{F}{E} m_F + \frac{G}{E} m_G} .$$

Данные формулы используются в модели для расчета компенсаторного увеличения потребления консументом кормовых объектов (см. строки 50–59 табл. 1).

Следует отметить, что, кроме использованного в данной модели принципа распределения трофической нагрузки хищника на несколько видов жертв, в определенных условиях могут проявляться и другие механизмы трофического воздействия, описание которых не является целью настоящей работы.

Часть популяции, получившая нормальное питание для начала размножения (с учетом корректировки рациона, вызванного нехваткой отдельных кормовых объектов), рассчитывается в заключительных столбцах электронной таблицы (см. строки 60–63 табл. 1).

Отдельно рассчитывается текущая суммарная численность всех видов (см. строку 9 табл. 1) и индекс видового разнообразия Симпсона (см. строку 64 табл. 1).

Таким образом, в созданной модели исключена прямая конкуренция между консументами за объекты питания (очередность потребления пищи в течение каждого суток), при избытке кормовых объектов хищник руководствуется в первую очередь вкусовыми предпочтениями, при недостатке какого-либо из компонентов рациона нагрузка перераспределяется на другие компоненты рациона пропорционально их численности. Именно с этим механизмом изменения рациона хищника связана высокая скорость перестроек в структуре модели.

Описанная модель характеризуется одинаковой максимальной поисковой активностью всех четырех видов хищников при поиске жертвы: каждый экземпляр хищника за сутки проходит (проплывает, анализирует) площадь в  $1 \text{ м}^2$ . В природе часто отмечается различная продуктивность и площадь поиска (например, охраняемая территория у наземных позвоночных животных) у видов, находящихся на одном трофическом уровне. Данное отличие от естественных экосистем в значительной степени определяет структуру модели.

Для большинства консорций характерна полигональность (многовершинность), причем не все вершины расположены на одном трофическом уровне (см. рис. 1). Виды полифаги обеспечивают объединение трофических цепей (которые можно считать отдельными трофическими сетями) в единую трофическую сеть – консорцию. Наличие таких видов в консорции дает возможность увеличить поток веществ, проходящих через систему, перераспределить нагрузку между отдельными узлами трофической сети.

### Зависимость скорости размножения хищника от его размеров

Рассмотрим функционирование трофической сети, состоящей из трех видов консументов первого порядка (начальная численность видов  $E$ ,  $F$ ,  $G$  равна  $1000 \text{ экз./м}^2$ ) и одного консумента второго порядка (начальная численность вида  $B$  равна  $100 \text{ экз./м}^2$ ), численность всех остальных видов в трофической сети принимаем равной  $0,0001 \text{ экз./м}^2$ . Примем плодовитость всех видов консументов первого порядка одинаковой ( $0,05 \text{ экз./сутки}$ ), верхний предел численности –  $10\,000 \text{ экз.}$ , а потребление корма – равным половине массы тела в сутки. Для вида  $B$  примем массу поедаемой пищи в сутки равной  $10\%$  массы тела. Определим с использованием функции «Поиск решения» зависимость поглощения корма за единицу времени вида  $B$  от его плодовитости, при которой система будет существовать в течение 200 суток.

Система остается стабильной в интервале массы тела хищника  $3\text{--}18 \text{ мг}$  ( $1,0\text{--}6,0$  средней массы тела жертвы) или при интенсивности питания  $0,3\text{--}1,8 \text{ мг/сутки}$  (рис. 3). При выходе за эти пределы система распадается за более короткие промежутки времени. Зависимость темпов размножения консумента второго порядка от его размеров в диапазоне устойчивости системы – логарифмическая. Скорость размножения хищника в указанном промежутке снижается с  $0,026$  до  $0,011 \text{ экз./сутки}$  (что в  $2\text{--}4,5$  раза ниже скорости размножения жертв).

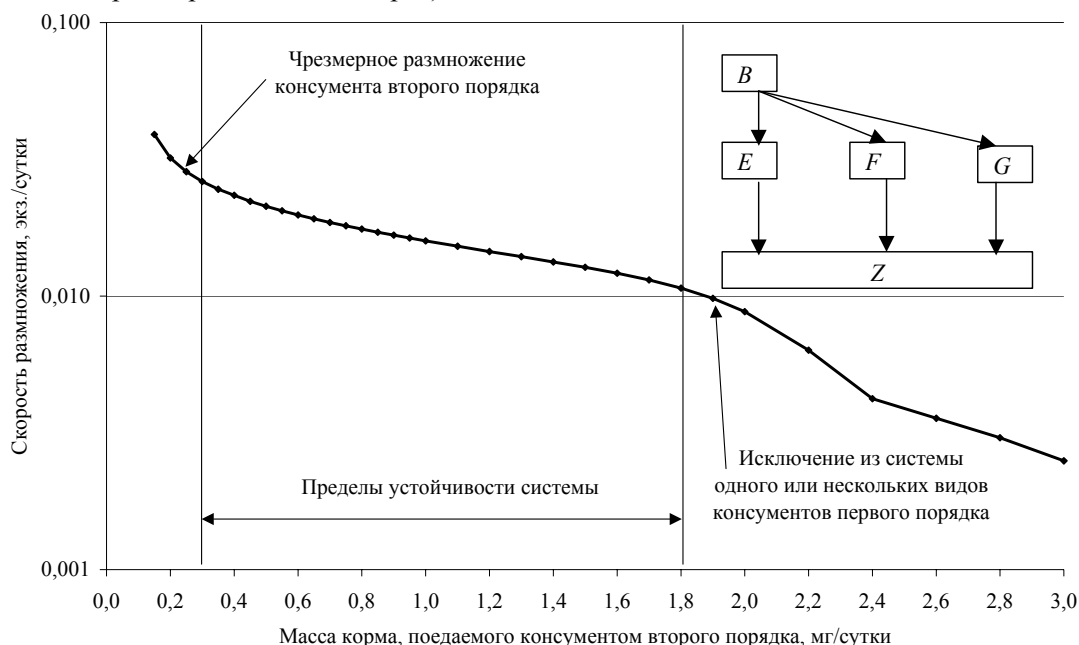


Рис. 3. Зависимость потребления корма консументом второго порядка от скорости его размножения для устойчивого существования моделируемой трофической сети

Из результатов моделирования следует, что для устойчивого функционирования трофической сети размеры хищника не должны быть меньшими, чем размеры жертвы. В противном случае для сохранения баланса в трофической сети скорость размножения хищника должна достигать очень высоких, физиологически недопустимых значений. Исключения, наблюдаемые в природе, когда размеры хищника намного меньше размеров жертвы, относятся лишь к паразитизму («консервированию» многодневных запасов пищи, необходимых для завершения развития) и социальному образу жизни (когда одна жертва поедается несколькими особями хищника; в этом

случае моделируемой единицей должна являться колония, семья или стая хищника, которая в этом случае выступает как единый организм).

Аналогичные ограничения накладывает и увеличение размеров хищника по отношению к размерам жертв. Если размеры хищника намного превышают размеры жертв, то скорость размножения его популяции для стабильности трофической сети должна стремиться к нулю (снижается плодовитость, увеличивается продолжительность жизни).

На данном примере видно, что на уровне сообществ видов значительную роль играют ограничения, налагаемые системами более высокого уровня: первоочередным является сохранение целостности трофической сети, свойства видов – элементов трофической сети определяются их экологической нишей («профессией вида» в биоценозе).

Вторая закономерность, иллюстрируемая данной моделью, – с переходом на один уровень вверх по трофической цепи (сети) скорость размножения для обеспечения стабильности системы должна понижаться в 2–5 раз. В природных сообществах это обеспечивается одновременным использованием нескольких подходов:

- уменьшением удельной плодовитости;
- удлинением продолжительности индивидуального развития;
- увеличением смертности на отдельных этапах онтогенеза;
- «надстраиванием» над данным элементом трофической сети следующего трофического уровня (в том числе паразита, заболевания).

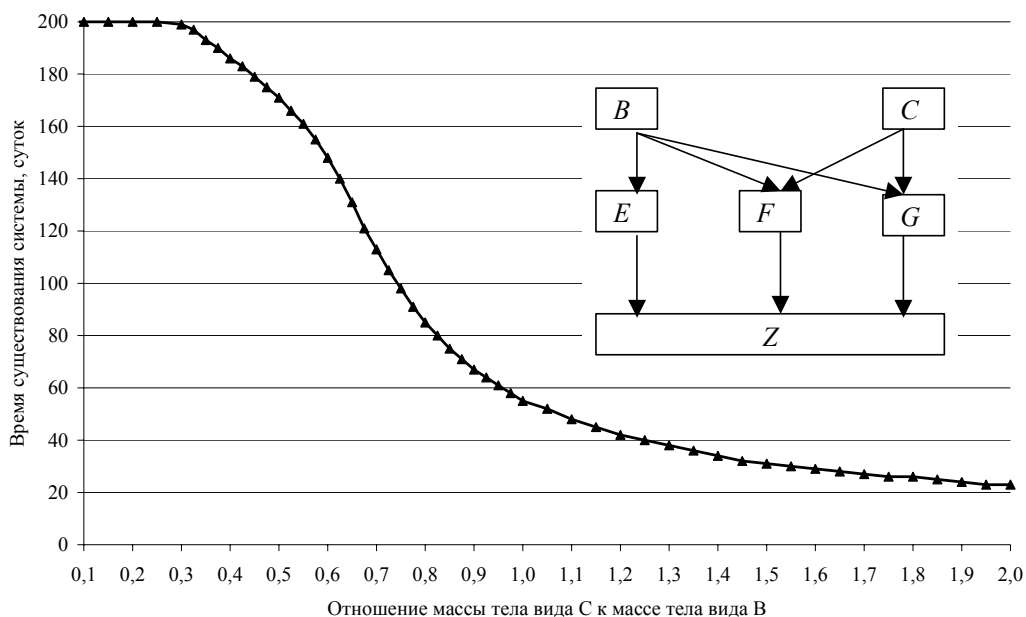
#### **Влияние размеров конкурирующих видов на продолжительность существования системы**

В природе часто наблюдаются ситуации, когда два родственных вида, питающиеся сходным рационом, обитают на одной территории. В работах многих авторов указывается, что размеры конкурирующих за объекты питания видов должны различаться. В качестве примера М. Бигон с соавт. [4] приводит результаты конкуренции между несколькими видами муравьев, размеры тела которых уменьшаются при наличии крупного конкурента, или увеличиваются при совместном обитании с мелкими видами. Попытаемся проверить данную зависимость с помощью описанной модели.

Выберем оптимальный режим функционирования трофической сети, изображенной на рис. 3: характеристики видов  $E$ ,  $F$  и  $G$  как в предыдущем примере. Биомасса популяции вида  $B$  – 1000 мг (10 мг  $\times$  100 экз.) – соответствует 1,0 мг/сутки потребляемого корма при скорости размножения 0,0159 экз./сутки. Рассмотрим влияние дополнительно помещенного в систему вида  $C$  (количество 100 экз.) на время существования системы.

Определим время существования системы как период времени, когда все виды, входящие в ее состав, имеют численность, отличную от нуля. В зависимости от скорости потребления корма видом  $C$  при скорости размножения и отношении массы пищи к массе тела такой же, как у вида  $B$  (так как виды родственные), период существования системы уменьшается в два раза при массе вида-конкурента, равной 75 % массы тела вида  $B$  (рис. 4).

Масса тела вида  $C$ , меньшая 30 % массы тела вида  $B$ , не сказывается на продолжительности существования системы. При изменении массы вида  $C$  в диапазоне 30–60 % массы тела вида  $B$  наблюдается линейное уменьшение продолжительности существования системы на 50 суток, связанное с исчезновением вида  $F$ . В диапазоне 60–80 % массы вида  $C$  от вида  $B$  время существования системы резко сокращается со 148 до 85 дней. Дальнейшее увеличение размеров тела вида  $C$  не приводит к значительному снижению продолжительности существования системы.



**Рис. 4. Влияние размеров хищника-конкурента (вид С) на время существования системы**

Таким образом, добавление в трофическую сеть зоофага, питающегося теми же видами, что и коренной, не приводит к дестабилизации системы, если масса тела вида-вселенца значительно меньше (10–50 %) размеров коренного вида. Моделирование подтвердило наблюдения других авторов, однако следует учесть, что результаты вселения нового вида в экосистемы в значительной степени определяются десятками характеристик, поэтому для каждой конкретной ситуации необходимы свои параметры модели.

#### **Влияние увеличения количества трофических уровней на продуктивность экосистемы**

По наблюдениям в естественных сообществах [12], увеличение количества трофических уровней в экосистеме снижает интенсивность потока энергии, трансформируемого системой. Проанализируем, так ли это, используя созданную модель.

В качестве типовых характеристик функционирования экосистемы И. П. Герасимовым, Ю. А. Исаковым и Д. В. Панфиловым [8] предложены объем первичной ( $P_1$ ) и вторичной ( $P_2$ ) продукции, их отношение ( $P_1/P_2$ ), отражающее сбалансированность кругооборота, и другие характеристики. При анализе функционирования трофической сети наибольшее значение имеет вторичная продукция.

Рассмотрим функционирование трофической сети, содержащей два и три трофических уровня (рис. 5). Выберем режим, оптимальный для функционирования двухуровневой трофической сети, и добавим в трофическую сеть один вид консумента третьего порядка. Проследим влияние численности и темпов размножения этого вида на вторичную продуктивность и время существования системы (табл. 2, рис. 6).

Первый пик вторичной продуктивности консументов первого порядка (рис. 6) связан с ростом численности вида  $F$ , второй – с размножением вида  $G$ . Однако экспоненциальный рост потребления корма консументами второго порядка ведет к снижению общей продуктивности системы, исчезновению вида  $E$  на 201-е сутки и полному уничтожению трех видов консументов первого порядка на 221-е сутки существования системы.

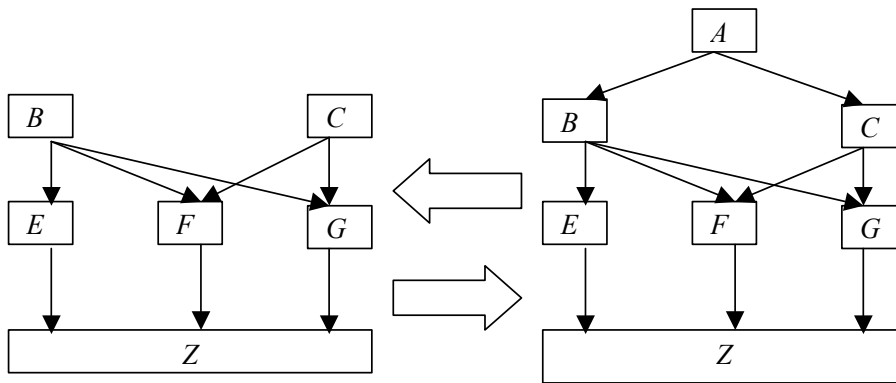


Рис. 5. Схематическое изображение модели двухуровневой и трехуровневой трофических сетей

Таблица 2

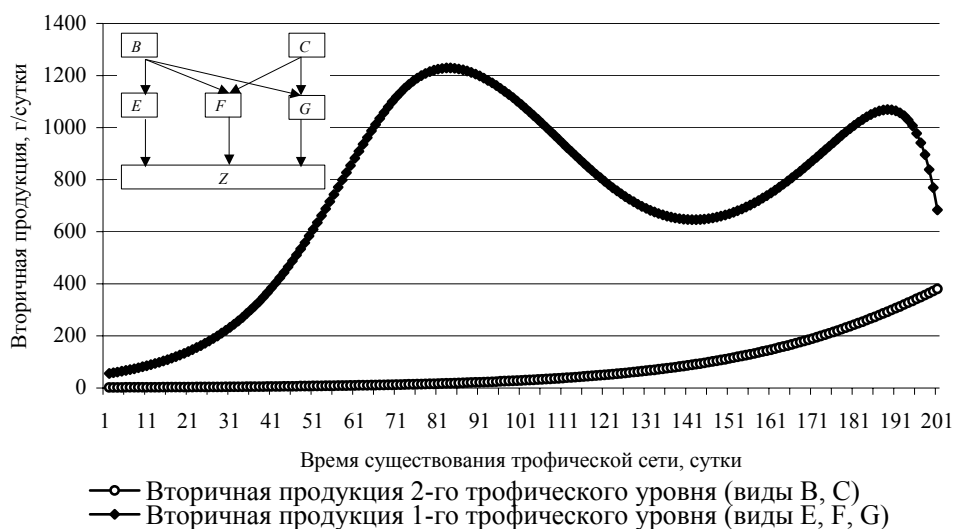
Влияние численности и темпов размножения консумента третьего порядка на основные характеристики трофической сети

№	Характеристика	Вид						Вторичная продуктивность
		A	B	C	E	F	G	
1	Биомасса, мг	–	10	4	4	3	2	Двухволновая динамика (рис. 6). Суммарная вторичная продуктивность видов 1-го трофического уровня – 148,7, 2-го уровня – 15,5 г/м <sup>2</sup> .
	Потребление корма, мг/сутки	–	2,0	0,40	2,0	1,5	1,0	
	Начальная численность, экз./м <sup>2</sup>	–	5	10	100	100	100	
	Плодовитость, экз./сутки на один родительский экземпляр	–	0,0297	0,0143	0,0600	0,0750	0,0500	
	Верхний предел численности	–	10000	10000	10000	10000	10000	
2	Биомасса, мг	21	10	4	4	3	2	Двухволновая динамика (рис. 7). Суммарная вторичная продуктивность видов 1-го трофического уровня – 81,5, 2-го уровня – 6,5, 3-го уровня – 0,13 г/м <sup>2</sup> .
	Потребление корма, мг/сутки	3,0	2,0	0,40	2,0	1,5	1,0	
	Начальная численность, экз./м <sup>2</sup>	1	15,65	12,20	100	100	100	
	Плодовитость, экз./сутки на один родительский экземпляр	0,0100	0,0297	0,0143	0,0600	0,0750	0,0500	
	Верхний предел численности	10000	10000	10000	10000	10000	10000	

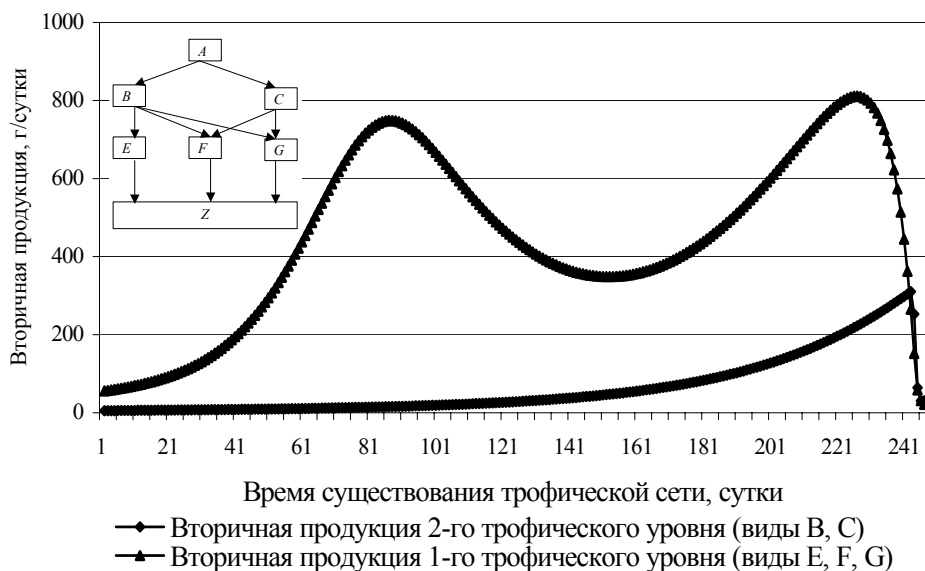
Добавим в трофическую сеть 1 экз./м<sup>2</sup> вида A со скоростью размножения в два раза более низкой, чем у видов B и C (см. табл. 2). Не изменяя параметров для всех видов, входящих в трофическую сеть, изображенную на рис. 6, определим оптимальную начальную численность видов B и C, при которых система будет существовать максимальный отрезок времени. Полученное решение свидетельствует о резком укорочении продолжительности существования трофической сети (до 49 суток, когда исчезает вид E). Продуктивность трофической сети снижается в 1,86 раза, причем продуктивность первого трофического уровня снижается (в 1,82 раза) слабее, чем у второго (в 2,37 раза).

Таким образом, увеличение количества уровней в трофической сети снижает поток энергии, проходящий через нее, что подтверждает наблюдения в природных условиях.

При увеличении скорости размножения вида, находящегося на вершине трофической сети, время жизни системы экспоненциально уменьшается. Стабильно может существовать система, в которой скорость размножения вида, находящегося на вершине трофической сети, стремится к нулю.



**Рис. 6. Динамика создания вторичной продукции в трофической сети, состоящей из пяти видов при оптимальных начальных параметрах**



**Рис. 7. Динамика создания вторичной продукции в трофической сети, состоящей из шести видов при оптимальных начальных параметрах**

С увеличением количества уровней в трофической сети биомасса и продуктивность видов, находящихся на промежуточных уровнях, для обеспечения стабильности системы должны возрастать.

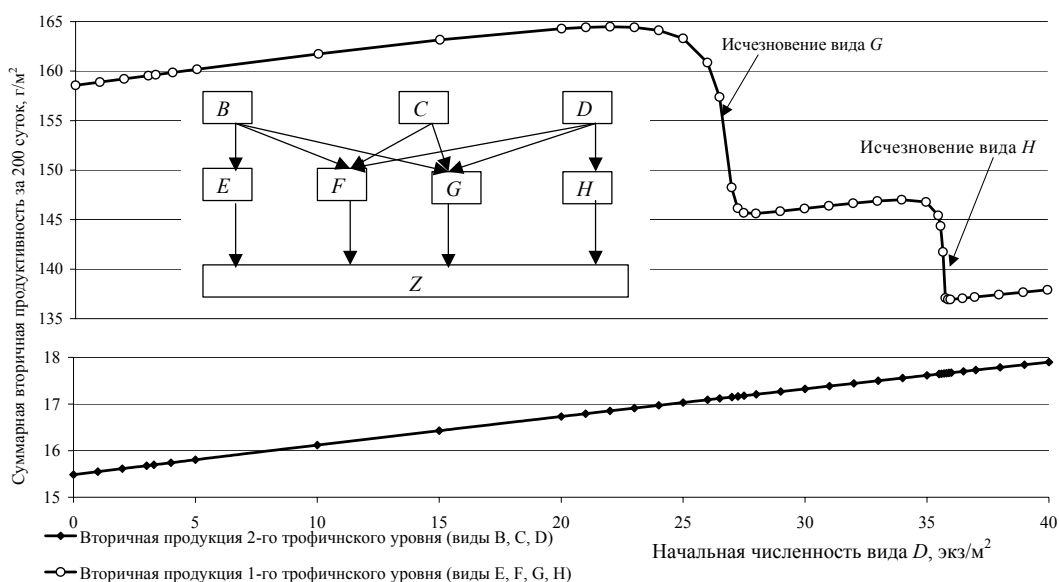
#### **Влияние биомассы консументов второго порядка на вторичную продуктивность консументов первого порядка**

Можно предположить, что при наблюдениях в течение длительного периода линейное увеличение массы консументов второго порядка должно приводить к линейному уменьшению вторичной продуктивности консументов первого порядка.

Для проверки этого тезиса рассмотрим систему, изображенную на рис. 6, дополнив ее двумя видами: консументом первого (вид *H*) и второго (вид *D*) порядка

(рис. 8). Параметры вида *D* (см. табл. 2) выберем такими же, как для вида *C* (за исключением пищевых предпочтений – рис. 2).

Линейное увеличение биомассы и продуктивности консументов второго порядка вызывает структурные перестройки в функционировании трофической сети (см. рис. 8). При численности вида *D* равной 26,7 и 35,7 экз./м<sup>2</sup> наблюдается последовательное исчезновение соответственно видов *G* и *H* ранее чем за 200 суток, что сильно влияет на вторичную продуктивность системы. При изменении численности вида *D* в значительных пределах (от 0 до 22 и от 28 до 34 экз./м<sup>2</sup>) наблюдается небольшое увеличение вторичной продуктивности, связанное с перераспределением трофической нагрузки между консументами второго порядка и наличием верхнего предела их численности.



**Рис. 8. Влияние начальной численности вида *D* на вторичную продуктивность трофической сети**

Таким образом, линейное изменение отдельных параметров трофической сети способно вызвать ее значительные структурные перестройки. Гипотеза о линейном уменьшении вторичной продуктивности консументов первого трофического уровня себя не оправдала. Рассмотренная модель иллюстрирует действие на уровне биологического сообщества принципа диалектики о переходе количества в качество.

### Использование результатов моделирования в биологических исследованиях

В результате моделирования подтверждены установленные наблюдениями в природных условиях и выявлены новые закономерности функционирования трофических сетей.

1. Для обеспечения стабильности структуры трофической сети размеры хищника должны быть соизмеримы с размерами жертвы. Уменьшение размеров хищника должно быть связано с увеличением скорости его размножения. Значительно большие размеры хищника по сравнению с размерами жертвы связаны с резким уменьшением скорости его размножения.

2. При переходе вверх по уровням трофической сети скорость размножения уменьшается, стремясь к нулю на вершине трофической сети.

3. С увеличением количества уровней в трофической сети биомасса видов, находящихся на промежуточных уровнях, возрастает.

4. Добавление в экосистему вида хищника, родственного виду, уже входящему в ее состав, не приводит к дестабилизации трофической сети, если масса тела коренного вида в 2–3 и более раз превышает массу тела вселенца.

5. Монотонные изменения отдельных параметров трофической сети приводят к ступенчатым изменениям других параметров системы. С увеличением сложности системы возрастает значение принципа диалектики о переходе количества в качество.

6. Полигональность (многовершинность), характерная для большинства трофических сетей в природе, обеспечивается присутствием в системе полифагов. Наличие таких видов в консорции дает возможность перераспределять нагрузки между отдельными узлами трофической сети, увеличивает устойчивость системы.

7. Существует несколько альтернативных стационарных состояний трофической сети, при которых она способна существовать длительный отрезок времени. При отклонении одного из параметров от оптимального уровня включаются механизмы, приводящие к изменению других параметров трофической сети и скачкообразному переходу системы в другое стационарное состояние.

8. С увеличением количества связей в системе продолжительность ее существования увеличивается.

9. При стабильных внешних условиях время существования трофической сети меньше продолжительности ее существования в условиях изменяющихся факторов окружающей среды. Это связано с различной направленностью воздействия факторов на отдельные виды – компоненты трофической сети.

10. Возникновение жизненных циклов, в которых требования вида к факторам среды на отдельных этапах индивидуального развития различны, является приспособлением к изменениям функционирования системы более высокого уровня – трофической сети.

Имитационное моделирование взаимодействий видов в трофических сетях позволяет лучше понять закономерности формирования природных биологических сообществ. В модели проанализировано сообщество, в котором регулируемыми факторами являются численность кормовых объектов и воздействие хищников. В природных условиях кроме структурных характеристик трофической сети на все виды оказывают воздействия десятки внешних факторов, причем их влияние на каждый из компонентов системы различно. Дальнейшее усовершенствование методики моделирования позволит определять значение для экосистемы отдельных факторов среды и в перспективе, вероятно, создавать и оптимизировать сообщества живых организмов в искусственных условиях.

### Библиографические ссылки

1. **Апостолов Л. Г.** Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов центрального Приднепровья. – К.: Вища школа, 1981. – 230 с.
2. **Белова Н. А.** Естественные леса и степные почвы (экология, микроморфология, генезис) / Н. А. Белова, А. П. Травлеев. – Д.: ДГУ, 1999. – 348 с.
3. **Бельгард А. Л.** Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 335 с.
4. **Бигон М.** Экология. Особи, популяції і сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таусенд. – Т. 1. – М.: Мир, 1989. – 667 с.
5. **Бригадиренко В. В.** Имитационное моделирование популяций при исследовании разнообразия энтомофауны // Экология и ноосферология. – 2005. – Т. 16, № 1. – С. 89–100.
6. **Варли Дж. К.** Экология популяций насекомых / Дж. К. Варли, Дж. Р. Градуэл, М. П. Хассел. – М.: Колос, 1978. – 222 с.
7. **Вольтерра В.** Математическая теория борьбы за существование. – М.: Наука, 1976. – 286 с.

8. Герасимов И. П. Внутренний оборот веществ в главных типах природных экосистем на территории СССР / И. П. Герасимов, Ю. А. Исаков, Д. В. Панфилов // Изв. АН СССР. Сер. геогр. – 1972. – № 2. – С. 5–11.
9. Коросов А. В. Имитация экологических объектов в среде Excel // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии – Петрозаводск: КНЦ РАН, 1999. – С. 83–84.
10. Коросов А. В. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. – 2002. – № 2. – С. 144–147.
11. Налимов В. В. Теория эксперимента. – М.–Л.: Наука, 1971. – 208 с.
12. Одум Ю. Экология. – Т. 2. – М.: Мир, 1986. – 367 с.
13. Пианка Э. Эволюционная морфология. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
14. Сергеева Т. К. Сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) / Т. К. Сергеева, С. Ю. Грюнталь // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67, № 4. – С. 548–556.
15. Сукачев В. Н. Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – 564 с.
16. Травлеев А. П. Лес и почва в условиях степи / А. П. Травлеев, Л. П. Травлеев. – Д.: ДГУ, 1988. – 85 с.
17. Perl R. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation / R. Perl, L. J. Reed // Pros nat. Acad. Sci. USA. – 1920. – Vol. 6. – P. 175–188.
18. Verhulst P. F. Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement // Corresp. Math. Phys. – 1838. – N 10. – P. 113–121.
19. Wallin H. Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of *Pterostichus* beetles (Coleoptera: Carabidae) / H. Wallin, B. Ekbom // Environmental entomology. – 1994. – Vol. 23, N 5. – P. 1171–1181.

Надійшла до редколегії 20.11.03.

УДК 631.4:577.4

В. Н. Веремеев

*Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины*

## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ИЗМЕНЕНИЙ КОМПЛЕКСОВ ПОЧВЕННОЙ МЕЗОФАУНЫ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ НЕДОСТАТКА ВЛАГИ

Наведені порівняльні дані про видовий склад і якісні характеристики ґрунтової мезофауни сосняка чорничного (*Pinetum myrtillosum*) та діврови кропивої (*Quercetum urticosum*) в умовах дефіциту вологи. Встановлено, що максимальне скорочення видового різноманіття, чисельності та біомаси безхребетних спостерігається в діврові.

Comparative data on the species composition and quantitative characteristic of soil mesofauna of *Pinetum myrtillosum* and *Quercetum urticosum* under condition of moisture deficiency are presented. The sharp reduction of species diversity, invertebrates' number and biomass under condition of moisture deficiency is observed. It is particularly manifested in the oak woods.

### Натурное экологическое моделирование как метод прогнозирования изменений почвенной мезофауны

В ходе антропогенной трансформации ландшафтов, обширной осушительной мелиорации Полесья, изменения климата, большой интерес представляет осуществление экологического моделирования изменений лесных зооценозов, включая ком-

---

© Веремеев В. Н., 2005