

**Міністерство освіти і науки України  
Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара**

**В. В. Бригадиренко**

**МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ  
ТА МОДЕЛЮВАННЯ БІОСИСТЕМ**

**Дніпро  
2025**

УДК 574.4 + 502.52:591.5

Б 87

Рецензенти: канд. біол. наук, доц. Т. М. Коломбар  
канд. біол. наук, доц. О. О. Бойко

Б 87 Бригадиренко, В. В. Методи дослідження та моделювання біосистем: навчальний посібник. Видання друге, перероблене та доповнене. – Дніпро: Ліра, 2025. – 60 с.

Викладено методи та принципи дослідження та моделювання популяцій безхребетних тварин (бівольтинних фітофагів, сапрофагів із багаторічною генерацією). Описано прийоми, що дозволяють перейти до моделювання систем із декількох популяцій окремого трофічного ланцюга. Наведено модель популяції, що спеціалізується на живленні декількома видами об'єктів. Викладено методику побудови трирівневої трофічної мережі, дослідження закономірностей поведінки системи в разі зміни характеристик популяцій, що її утворюють.

Для студентів вищих навчальних закладів, наукових співробітників.

## ВСТУП

Останніми роками більш актуальними стали дослідження популяцій як елементів, які сприяють збереженню біологічного різноманіття природних і антропогенно трансформованих ландшафтів, підвищенню стійкості лісів до впливу розмножень фітофагів [1], прискоренню перетворення органічних і мінеральних речовин [117], створенню специфічного для певної екосистеми кругообігу [36, 48].

Тільки в небагатьох працях трофічні ланцюги розглядаються як сукупність елементів (популяцій), об'єднаних системою зв'язків (трофічних, топічних тощо), що змінюються в часі, а не тільки у просторі, – системний рівень розуміння об'єкта досліджень [76, 82, 83, 119]. Подібні спостереження можуть поглибити розуміння закономірностей функціонування природних екосистем.

В екологічних дослідженнях можна виділити декілька рівнів розуміння природних систем (процесів). На першому рівні визначають вибірку певних об'єктів із природного середовища, вивчаючи її, встановлюють характеристики, проводять стандартну статистичну обробку даних, здійснюють регресійний аналіз тощо. Дослідник вважає, що встановлені ним значення характеристик відповідають дійсності і для інших періодів року, популяцій у інших частинах ареалу тощо.

На другому рівні дослідника цікавлять не стільки встановлені ним абсолютні значення характеристик, скільки напрямок їх зміни під дією певних чинників. Для підтвердження своїх висновків він наводить результати одновимірної статистичної обробки: кореляційний, дисперсійний аналізи, обчислює різноманітні критерії достовірності відмінності значень характеристик.

На третьому рівні розуміння наукової проблеми дослідник замислюється над питаннями: як пов'язані між собою процеси в навколишньому середовищі, як залежать один від одного різні прояви досліджуваного явища. Для досягнення мети дослідник застосовує методи багатовимірної статистики – кластерний, факторний, дискримінантний аналізи тощо. На цьому рівні знаходиться межа застосування методів аналізу (одно- чи багатовимірних).

На четвертому рівні освоєння наукової проблеми дослідник з'ясовує, чи правильно він розуміє взаємозв'язки між елементами та підсистемами системи (явища), що вивчається. Відповідь на це питання не можна дати без проведення імітаційного моделювання досліджуваного процесу (явища). Дослідник починає застосовувати методи математичного синтезу.

Методи моделювання біосистем набули популярності у зв'язку з поширенням програмування серед біологів та екологів. Створення та оптимізація імітаційної моделі потребують значних витрат часу, однак результати експериментів справджують ці зусилля.

Моделювання популяцій тварин потребує детальних знань впливу факторів навколишнього середовища на темпи розвитку, споживання корму та смертність

на кожній зі стадій розвитку. У літературі часто наявні суперечливі відомості про екологію виду, тому для побудови імітаційної моделі популяції необхідні додаткові модельні експерименти, що доповнюють інформацію, якої не вистачає.

Для дослідження трофічних переваг поліфагів, якими є (тією чи іншою мірою) більшість видів тварин, необхідно застосовувати методи планування експерименту. У результаті цього трофічний спектр виду можна подати у вигляді рівняння, коефіцієнти якого вказують на переважання певного корму щодо інших компонентів раціону.

У науковій літературі недостатньо відомостей для проведення моделювання більшості видів тварин, навіть таких добре досліджених, як *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae), *Rossiulus kessleri* Lochmander (Diplopoda, Julidae), відсутня інформація про масу особин на різних етапах розвитку, добове споживання корму, вплив окремих факторів довкілля на темпи онтогенезу. Необхідний ретельний аналіз літератури. Моделювання популяцій безхребетних тварин набагато складніше, ніж хребетних у зв'язку з наявністю особливостей розвитку окремих їх стадій (особливо паразитичних плоских червів, комах тощо). Наприклад, необхідно розрізняти особин на окремих личинкових стадіях у комах із гіперметаморфозом; личинок, лялечок та імаго – у комах із повним перетворенням.

# 1. БЕЗХРЕБЕТНІ ТВАРИНИ ЯК ОБ'ЄКТ МОДЕЛЮВАННЯ

## 1.1. Безхребетні тварини як елемент природної екосистеми

Представники фауни виконують важливі функції регуляції обміну речовин і потоків енергії у природних екосистемах. Як приклад розглянемо угруповання тварин, які існують на поверхні ґрунту (у підстилці) в умовах лісу.

Більшість тварин підстилкового біогеогоризонту практично весь час проводить на поверхні або у верхніх шарах ґрунту. Деякі з них під час зимових морозів або літньої посухи заглиблюються в нього на десятки сантиметрів (*Gastropoda*, *Isopoda*, *Aranei*, *Opiliones*, *Juiformia*, *Collembola*, *Dermaptera*, *Hemiptera*, *Hemiptera*, *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Silphidae*, *Coccinellidae*, *Tenebrionidae*, *Dermestidae*, *Chrysomelidae*, *Formicidae*), проте їх вплив на структуру та властивості середовища, у якому вони в цей час перебувають, слабкий [35, 85].

Частина компонентів герпетобію здатна до льотних міграцій у пошуках їжі або оптимальних ґрунтово-кліматичних умов (*Orthoptera*, *Dermaptera*, *Hemiptera*, *Hemiptera*, *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Dermestidae*), причому у зв'язку з незначною рухливістю повітряних мас у лісових біогеоценозах пасивний політ здійснюється рідко (деякі *Psocoptera*, *Aphidinea*, *Aleyrodinea*) [9]. Активний політ різних груп спостерігається і в нічний (*Carabidae*, *Staphylinidae*, *Lygaeidae*, *Scarabaeidae*, *Lampyridae*, *Heteroceridae*), і в денний періоди доби (*Cicadellidae*, *Cantharididae*). Навесні та восени, а також під час інтенсивних літніх дощів рухова активність більшості груп безхребетних спостерігається переважно у світлий період доби.

Чисельність окремих груп герпетобію визначається у першу чергу трофічними зв'язками між групами даного біогеогоризонту (ряд видів *Carabidae*, *Dermestidae*, *Mutillidae*, *Proctotrupidae*, *Scelionidae*). Визначальний вплив на всіх представників підстилкового шару справляють соціальні поліфаги – мурахи. Просторові переміщення *Formicidae* визначаються трофобіозом, розташуванням дерев і чагарників, заселених рівнокрилимими хоботними комахами (*Aphidinea*, *Psyllinea*, *Cicadinea*). Зв'язки останніх і мурах розвиваються у більшості типів лісу слабо. Така взаємодія встановлена лише на ділянках із незначною зімкненістю деревного ярусу, переважно в мезоксерофільних типах лісів.

У разі збільшення чисельності фітофагів (*Argidae*, *Pamphiliidae*, *Diprionidae*, *Tenthredinidae*, *Xiphodriidae*, *Tortricidae*, *Geometridae*, *Lasiocampidae*, *Lymantriidae*) [26, 55, 93] у кронах дерев і чагарників зростає маса особин, що падають на поверхню ґрунту та забезпечують живлення підстилкових хижаків-поліфагів (*Carabidae*, *Staphylinidae*, личинки *Tabanidae*) [144]. Окремі види кронних і стовбурових шкідників (наприклад, *Noctuidae* та інші групи лускокрилих і твердокрилих комах) у період заляльковування переходять у ґрунт [1, 31, 43]. У цей же час їх також інтенсивно поїдають підстилкові зоофаги.

У підстилковому горизонті лісових біогеоценозів розвиваються численні групи паразитів фітофагів (Mutillidae, Pompilidae, Ceropalidae, Chalcidoidea, Proctotrupoidea, Ichneumonoidea, Braconoidea, Tachinidae). Багато з них не здатні до дальніх льотних міграцій, тому властивості конкретних мікрокліматичних умов і склад підстилкової фауни визначають структуру угруповань фітофагів у кронах дерев, чагарниковому підліску та трав'яному ярусі.

Відмерлі надземні частини рослин так чи інакше переміщуються на поверхню ґрунту та стають середовищем існування підстилкових безхребетних, субстратом для побудови їх житла (Formicidae, Psychidae) або живлення (Lumbricidae, Gastropoda, Isopoda, Juiformia, Collembola, Oribatei, Hemiptera, Silphidae, Tenebrionidae, Dermestidae, Psychodidae, Tipulidae, Collembola, Bibionidae). Видовий та хімічний склад, структура травостою, чагарникового та деревного ярусів визначають структуру угруповань безхребетних-сапрофагів (руйнівників рослинних і тваринних решток) [40, 51, 52, 61].

У підстилці починається деструкція екскреторного опадку хребетних тварин, розклад їх трупів. Без участі безхребетних-некрофагів (Silphidae, Calliphoridae, Sarcophagidae, Piophilidae, Helomyzidae) та копрофагів (Geotrupidae, Scarabaeidae, Scatophagidae, Otitidae, Sepsidae, Spheroцерidae, Muscidae) цей процес відбувався б значно повільніше. Тварини, які мешкають у посліді та трупах тварин, сприяють формуванню специфічних комплексів хижаків (Histeridae, Staphylinidae, Silphidae, Nematoda, Acari).

Разом з екскрементами та трупами тварин у підстилку потрапляє велика кількість паразитичних організмів (Gymnamoebia, Gregarina, Coccidiida, Microsporea, Trichostomatida, Trematoda, Cestoda, Acanthocephala, Nematoda, Pentastomida), частина з яких потребує для подальшого розвитку одного чи декількох проміжних хазяїв (Trematoda, Cestoda, Acanthocephala). У підстилці постійних місць перебування великих ссавців концентрується більшість груп кровосисних кліщів (Ixodidae, Trombiculidae, Dermanyssidae) та бліх (Pulicidae, Ceratophyllidae, Stenophthalmidae). Збільшення чисельності паразитів вимушує ссавців і птахів переміщатися на інші ділянки, зменшуючи цим трофічний вплив на окремі компоненти фітоценозу.

Складні таксономічна, просторова, трофічна та інші типи структури угруповань лісових підстилкових тварин ілюструють різноманіття процесів підтримання рівноваги у природних і штучних лісах, дослідження яких без створення моделей неможливе. Крім того, різноманіття будь-якої таксономічної групи на певній території становить значний інтерес для моніторингу стану природних біогеоценозів. Виявлення відмінностей у видовому складі в окремі періоди дозволяє встановити найвразливіші види організмів, які потребують охорони. Важливими є знання не тільки про видовий склад, а й про співвідношення різних екологічних груп безхребетних.

Сьогодні питання збереження біологічного різноманіття на Землі – одне із центральних серед екологічних проблем [44, 47, 114–116, 129, 137]. У 1992 р. Конференцією ООН із навколишнього середовища та розвитку прийнята «Конвенція про біологічне різноманіття», ратифікована законом України № 257/94-ВР від 29.11.1994 р.

## 1.2. Методологічні принципи побудови моделей популяцій безхребетних тварин

Дослідження природних екосистем повинні базуватися на системному та біогеоценологічному підходах.

За Л. А. Петрушенком, система – “це об’єднання, що має зовнішню та внутрішню необхідність свого існування та змісту” [82, с. 35]; крім того системою можна назвати “об’єкт, чий спосіб зв’язку змінюється у просторі та часі” [Там само, с. 45]. Частина системи називаються підсистемами. Вони, у свою чергу, складаються з окремих елементів, об’єднаних зв’язками, які змінюються в часі. Система має ряд таких властивостей, як еквіпотенціальність, внутрішня суперечливість, здатність до взаємодії, динамічна еквівалентність, упорядкованість, цілісність тощо. Вона характеризується структурою – загальним, відносно стійким, таким, що змінюється у просторі та часі, способом зв’язку елементів і підсистем. Структура якісно неоднорідна, ієрархічна, визначає властивості та функції системи.

Виділяють дифузні та детерміновані системи [76]. Більшість живих організмів – детерміновані системи, елементи та підсистеми в яких – обов’язкові (обов’язкові) компоненти, спосіб зв’язку між ними цілком закономірний – детермінований. На відміну від останніх дифузні (погано організовані системи) на перший погляд ближчі до об’єднання або множини за рахунок можливості виключення або включення певної кількості елементів без зміни структури системи. Герпетобій, як і біогеоценоз у цілому, є типовою дифузною системою. Усередині герпетобію можна виділити окремі підсистеми (за трофічною спеціалізацією, розмірними групами, рухливістю, періодом активності, біогеогоризонтом існування тощо), які складаються з елементів (популяцій), зв’язки між якими змінюються у просторі і, що особливо важливо, у часі. Системний підхід [77, 119] проявляється в масштабованості поняття системи. Як систему можна сприймати й увесь лісовий біогеоценоз, і підстилкову фауну (елемент біогеоценозу), і окрему популяцію безхребетних тварин.

Біогеоценологічний підхід є результатом системного погляду на біосферу [2–4, 23, 25, 39, 41, 43, 45, 68–71, 73, 80, 90–92, 94, 102, 106, 108–113, 120, 121, 125–134, 136–139]. Біогеоценоз – екосистема в межах фітоценозу, що характеризується певним напрямком та інтенсивністю кругообігу речовин і спрямованістю потоків енергії. Біогеоценоз має всі ознаки системи, проте системи дифузної, а не детермінованої. Тільки біогеоценологічний підхід дозволяє зрозуміти особливості формування підстилкової фауни як результат складної взаємодії чинників, зовнішніх щодо біогеоценозу, впливу інших компонентів і складної системи взаємодій усереднені зооценозу.

## 2. МОДЕЛЮВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН ІЗ НАЯВНІСТЮ ДИФЕРЕНЦІЙОВАНИХ ФАЗ РОЗВИТКУ

### 2.1. Особливості моделювання популяцій тварин із мінливим життєвим циклом

Розглянемо приклад імітаційної моделі в пакеті програм Microsoft Excel популяції колорадського жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae) в оптимальних умовах. Наведемо покроковий опис процесу побудови імітаційної моделі, а також розглянемо основні відмінності популяцій із постійною рівномірною міграцією імаго на прилеглі ділянки та у протилежному напрямку. Проаналізуємо динаміку споживання корму популяцією фітофага за одиницю часу для різних моделей.

Комплекси безхребетних різних екосистем відмінні не тільки за видовим складом, а й фенологією розвитку видів. У різних мікрокліматичних і ґрунтово-рослинних умовах функціональна структура ценозів відрізняється не тільки у статичній, а й у динамічній. Дослідження угруповань безхребетних будь-якого біогеоценозу неможливе без моделювання динаміки популяції. Основні принципи моделювання динаміки популяцій тварин сформульовані в загальних роботах [6, 10, 38, 49, 50, 53, 54, 62, 63, 66, 72, 74, 75, 81, 84, 95, 96, 141, 142]. Проте моделювання популяцій кожної групи організмів має свої особливості.

Імітаційне моделювання викликає значний інтерес у екологів, які вивчають популяції комах [24]. Прогностичні аналітичні моделі не набули значного поширення в екологічній ентомології у зв'язку з такими причинами, як:

1. *Неможливість уніфікації різних стадій розвитку комах.* У циклі розвитку більшості видів комах є декілька стадій (яйце, личинка, лялечка, імаго), кожна з яких сильно відрізняється від інших. У певні фази розвитку комах кожного виду можуть взагалі не жити або вживати різні субстрати (наприклад, личинки – зоофаги або сапрофаги, а імаго – фітофаги).

2. *Неможливість уніфікації різних генерацій протягом одного сезону.* Більшості видам комах характерний короткий період розвитку (до декількох років). У частини видів протягом сезону можуть розвиватися до декількох десятків поколінь. При цьому окремі покоління розвиваються різними темпами у визначених мікрокліматичних умовах.

3. *Розбіжності в механізмах і напрямках впливу факторів середовища на окремі фази розвитку популяцій комах.* Наприклад, обробка пестицидами може повністю знищити імаго та личинок фітофагів, але практично не торкнутися фаз яйця та лялечки цього самого виду.

4. *Одночасність існування представників декількох генерацій у одній екосистемі.* У багатьох бі- та полівольтинних видів одночасно спотерігаються

представники трьох і більше генерацій. Імітація однією функцією різних поколінь, що існують одночасно, неприпустима.

Імітаційна модель популяції комах будується на основі системи простих рівнянь, тому її функціонування значно простіше уявити та відрегулювати порівняно з аналогічною прогностичною аналітичною моделлю. Для побудови імітаційної моделі необхідне ґрунтовне знання біології та фенології виду. Після формулювання основних положень моделі перед дослідником постає питання: у якому програмному середовищі її реалізовувати.

Щоб створити імітаційну модель популяції, дослідник повинен вільно володіти будь-якою мовою програмування (Fortran, Pascal, Basic, C<sup>++</sup> та ін.). Проведення окремих етапів моделювання потребує значних витрат часу. У зв'язку з цим воно досі не набуло значного поширення в екологічних дослідженнях.

Один із найзручніших для користувача та найпопулярніших у сучасному світі – програмний пакет Microsoft Excel для операційної системи Windows. Застосування його для імітаційного моделювання біосистем запропоноване А. В. Коросовим [56–58].

Велика кількість чарунок на аркуші Microsoft Excel (понад 65 000 рядків і 256 стовпців), можливість візуалізації окремих характеристик моделі шляхом складання діаграм, оптимізація параметрів моделі (наявність функцій “Пошук рішення”, “Підбір параметрів” тощо), велика кількість вбудованих функцій, режим автозаповнення, можливість написання макросів, інтуїтивний інтерфейс і ряд інших особливостей – переваги Microsoft Excel у процесі побудови моделей біосистем порівняно з іншими пакетами програм і мовами програмування.

## **2.2. Моделювання популяції бівольтинного фітофага із поколіннями, які перекриваються**

Як приклад (тестовий об'єкт) для побудови моделі ми обрали популяцію колорадського картопляного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Біологія його популяцій у природних і лабораторних умовах добре досліджена. Личинки та імаго *L. decemlineata* живляться одним і тим самим кормом, що спрощує модель. В умовах агроценозів часто відбувається початкове заселення виду [46] на плантації картоплі, баклажанів і томатів: саме цей етап найпростіше піддається моделюванню. *L. decemlineata* характеризується у степовій зоні розвитком двох генерацій за сезон, що спрощує процес моделювання порівняно з полівольтинними видами, і одночасно робить модель досить складною порівняно з моновольтинними видами [64, 65, 128].

Окремі особини виду існують у лісових біогеоценозах, де найчастіше живляться *Solanum dulcamara* L. у навіоловодних амфіценозах і гігрофільних типах лісу [79]. Лялечки та імаго спостерігаються під час ручного розбирання підстилки та верхніх шарів ґрунту. Як і більшість інших фітофагів, *L. decemlineata* значну частину життєвого циклу проводить у трав'яному ярусі, проте під час коливань кліматичних умов імаго та личинки часто спостерігаються в підстилці.

Популяція *L. decemlineata* рідко існує в оптимальних умовах: на неї постійно впливають катастрофічні чинники антропогенного та природного походження, а

найбільше – обробка пестицидами, біопрепаратами. Часто ці фактори є причиною загибелі 99 % личинок та імаго. Менший вплив мають збирання врожаю в ранні строки, обгортання та прополювання посадок картоплі, зяблева оранка полів, їх культивування, зливи та посухи в період вегетації кормової рослини, промерзання ґрунту на значну глибину в зимовий період, масове заселення посадок кормової рослини хижими комахами (найчастіше турунами), грибкові, бактеріальні та вірусні захворювання природного походження [100].

Для сорту картоплі Акерзеген, за даними І. В. Орлової [79], параметри популяції цього виду такі. Середня вага личинки перед заляльковуванням – 156,5 мг, смертність у період від першого віку до стадії імаго – 26 %, середня вага молодого жука – 110,7 мг (самця) та 132,2 мг (самки). Після 10–12 діб живлення середня вага самців зростала до 142,6 мг. Інтенсивність споживання кисню за 1 год на грам живої ваги – 102,7 мм<sup>3</sup>. Відомості про споживання корму за одиницю часу колорадським жуком відсутні, тому умовно вважатимемо: щоденно личинка з'їдає кількість корму, що дорівнює її вазі, імаго – 40 % від маси свого тіла.

Для побудови моделі на першому етапі проведемо імітацію популяції виду в оптимальних умовах. Основні параметри моделі обрані з урахуванням літературних даних [22, 46, 64, 65, 79] і власних спостережень біології шкідника у степовій зоні України (табл. 2.1).

Таблиця 2.1

Основні параметри імітаційної моделі популяції *Leptinotarsa decemlineata* Say [22]

№ п/п	Літературні дані	Обрані параметри імітаційної моделі
1	Частина жуків після розмноження може зимувати вдруге. В умовах Полісся та Лісостепу на другу зимівлю залишається 18–20 % усієї популяції	Кожен день гине 1 % особин жуків від загальної їх кількості попередньої доби. Таким чином, на другу зимівлю за моделлю залишається 19,4 % від жуків, які перезимували
2	–	Середня маса одного жука (незалежно від статі та віку) становить 120 мг
3	У степовій зоні вихід жуків на поверхню ґрунту й одночасна поява сходів ранніх сортів картоплі спостерігається на початку травня. Майже кожен рік бувають заморозки в першій декаді травня. Повне всихання гички картоплі відбувається в третій декаді серпня, жуки та личинки живляться баклажанами, томатами та бульбами картоплі, розташованими близько до поверхні	Період активності жуків – з 1 травня по 11 жовтня

№ п/п	Літературні дані	Обрані параметри імітаційної моделі
4	<p>На 3–5-ту добу після виходу з ґрунту жуки паруються й самки починають відкладати яйця на нижній бік листя кормових рослин купками по 28–30 (іноді до 70) яєць у кожній кладці. Самки відзначаються високою плодючістю. Вони відкладають у середньому від 900 до 1 600 (в окремих випадках понад 2 000) яєць протягом майже всього літа</p>	<p>Кожна самка відкладає 60 яєць один раз на 5 діб (для спрощення розрахунків вважатимемо, що кожна самка відкладає по 12 яєць щоденно) починаючи з четвертої доби після виходу на поверхню ґрунту. Таким чином, одна самка, яка перезимувала, з 4 травня по 1 вересня (за 120 діб) відкладає 1 440 яєць. Проте через зменшення чисельності самок кожен добу на 1 % у середньому виходить 816 яєць. Ці параметри менші, ніж за літературними даними, бо не всі яйця життєздатні, частина їх відкладається на непридатних для живлення субстратах (рудеральних рослинах, органічних залишках) або гине від несприятливих погодних умов</p>
5	<p>У середньому ембріональний і личинковий розвиток триває 25 діб. При температурі повітря нижче +12°C ембріональний розвиток не відбувається. У зв'язку з цим личинки з яєць, відкладених після 1 вересня, не встигають завершити свій розвиток до осінніх заморозків, які найчастіше починаються у степовій зоні України в III декаді вересня</p>	<p>Біологічне значення мають яйця, відкладені до 1 вересня поточного року</p>
6	<p>Ембріональний розвиток у природних умовах триває залежно від температури та відносної вологості повітря від 6 до 18 діб. Оптимальна для розвитку ембріонів температура – +20...+22°C, відносна вологість – 65–70 %. За таких умов перетворення яєць на личинок починається на 5–6-ту добу після їх відкладення</p>	<p>Ембріональний розвиток весняного покоління триває 10 діб</p>
7	–	<p>10 % личинок гинуть під час виходу з яєць</p>

№ п/п	Літературні дані	Обрані параметри імітаційної моделі
8	Личинковий розвиток триває в середньому 18–24 доби. У південних районах і низинній частині Закарпатської області він часто завершується протягом 14 діб	Личинка розвивається протягом 18 діб
9	Відразу після виходу з яєць личинки живляться яйцевими оболонками, з'їдають іноді і яйця, що містять живі ембріони. Протягом життя вони тричі линяють та мають відповідно чотири віки. Найбільше корму споживають личинки старшого віку	Біомаса яйця приблизно дорівнює 1 мг, новонародженої личинки – стільки ж. Кожен день її вага збільшується на 34,5 %, а станом на останню, 18-ту добу розвитку, вона досягає 154,3 мг живої ваги (на 1-шу добу – 1,0 мг, на 2-гу – 1,3 мг, на 3-тю – 1,8 мг, на 4-ту – 2,4 мг, на 5-ту – 3,3 мг, на 6-ту – 4,4 мг, на 7-му – 5,9 мг, на 8-му – 8,0 мг, на 9-ту – 10,7 мг, на 10-ту – 14,4 мг, на 11-ту – 19,4 мг, на 12-ту – 26,1 мг, на 13-ту – 35,0 мг, на 14-ту – 47,1 мг, на 15-ту – 63,4 мг, на 16-ту – 85,3 мг, на 17-ту добу – 114,7 мг)
10	Для завершення розвитку личинки заглиблюються у ґрунт на 8–10 см (іноді й до 20 см) для за лялькування. Розвиток лялечок триває протягом 12–21 доби	Стадія лялечки весняного покоління триває 15 діб, смертність під час заляльковування становить 10 % від чисельності личинок
11	–	Маса лялечок весняного покоління стала, вона дорівнює 70 % від маси личинки останнього віку
12	–	Загибель молодих слабкохітинізованих жуків становить 10 % від чисельності лялечок
13	–	Кількістю особин материнського покоління на перший рік експерименту можна знехтувати. Не враховуємо також постійно мігруючих на дану територію з інших ділянок жуків, які перезимували. Через складності розрахунку цих даних будемо вважати, що кожен жук весняного покоління гине на 101-шу добу життя
14	–	Середня маса одного жука весняного покоління (незалежно від статі й віку) дорівнює 120 мг

№ п/п	Літературні дані	Обрані параметри імітаційної моделі
15	–	40 % самок починають відкладати яйця через 12 діб після виходу з лялечки. Вважатимемо, що частка самок у популяції – 50 %. Біологічне значення мають яйця, відкладені до 1 вересня
16	Середня плодовитість жуків літнього покоління в Закарпатській області становить 316 яєць на одну самку, мінімальна – 134, максимальна – 413	Самки відкладають по 8 яєць кожен добу. При цьому самки, які з'явилися першими, за 68 діб (до 1 вересня) встигають відкласти 544 яйця, а в середньому самка за 34 доби відкладає 272 яйця
17	Див. пп. 6, 7	Ембріональний розвиток триває 7 діб. 10 % личинок гине під час виходу з яєць
18	Див. п. 8	Личинка розвивається 18 діб
19	Див. п. 9	Біомаса новонародженої личинки літнього покоління – 1 мг. Динаміка ваги личинок така сама, як у личинок весняного покоління
20	Див. п. 10	Стадія лялечки літнього покоління триває 15 діб, смертність при заляльковуванні – 10 % від чисельності личинок
21	Див. п. 11	Маса лялечки літнього покоління постійна, складає 70 % від маси личинки останнього віку.
22	Див. п. 14	Середня маса одного жука літнього покоління (незалежно від статі та віку) складає 120 мг.
23	–	Для спрощення розрахунків вважатимемо, що личинка щодоби з'їдає масу корму, яка дорівнює власній вазі на поточний момент, лялечки не живляться, жуки щоденно з'їдають корм, що становить 50 % маси їх тіла. Живляться рослинами лише 10 % жуків літнього покоління (а з 10 вересня – лише 1 %, основна їх кількість ховається у ґрунті, перебуваючи в діапаузі до весни)

№ п/п	Літературні дані	Обрані параметри імітаційної моделі
24	Зимують жуки у ґрунті найчастіше на глибині 10–30 см, а у важких суглинистих ґрунтах – на глибині 10–20 см (Закарпатська обл.). За час зимівлі значна частина популяції гине. У найбільшій кількості (42 %) відмирають жуки, які зимують на глибині до 10 см. У разі заглиблення на 20–30 см гине близько 13 %, на 40–50 см – 0,2 % жуків	Вважаємо, що частка жуків, які загинули в період зимівлі (12 жовтня – 30 квітня), дорівнює 10 % від їх чисельності восени

За кількістю степенів вільності (24 тези – див. табл. 2.1) у оптимальних для розвитку виду умовах видно, наскільки піддаються впливу чинників довкілля популяції комах. Розглянемо найпростіший варіант моделі популяції *L. decemlineata* без урахування міграції (притоку й відтоку імаго), конкуренції між особинами різних фаз розвитку, впливу хижаків, катастрофічних чинників, за необмежених кормових ресурсів і постійних кліматичних умов (рис. 2.1, 2.2, 2.3). Для побудови моделі на чистому аркуші Microsoft Excel починаючи з 150-го рядка (для подальшого полегшення роботи функції автозаповнення) створюємо основні параметри модельної популяції. Стовпець А заповнюємо датами проміжку часу, який вивчаємо. Проміжок між датами обираємо відповідно до параметрів системи (у нашому випадку доцільно взяти проміжок, який дорівнює одній добі).

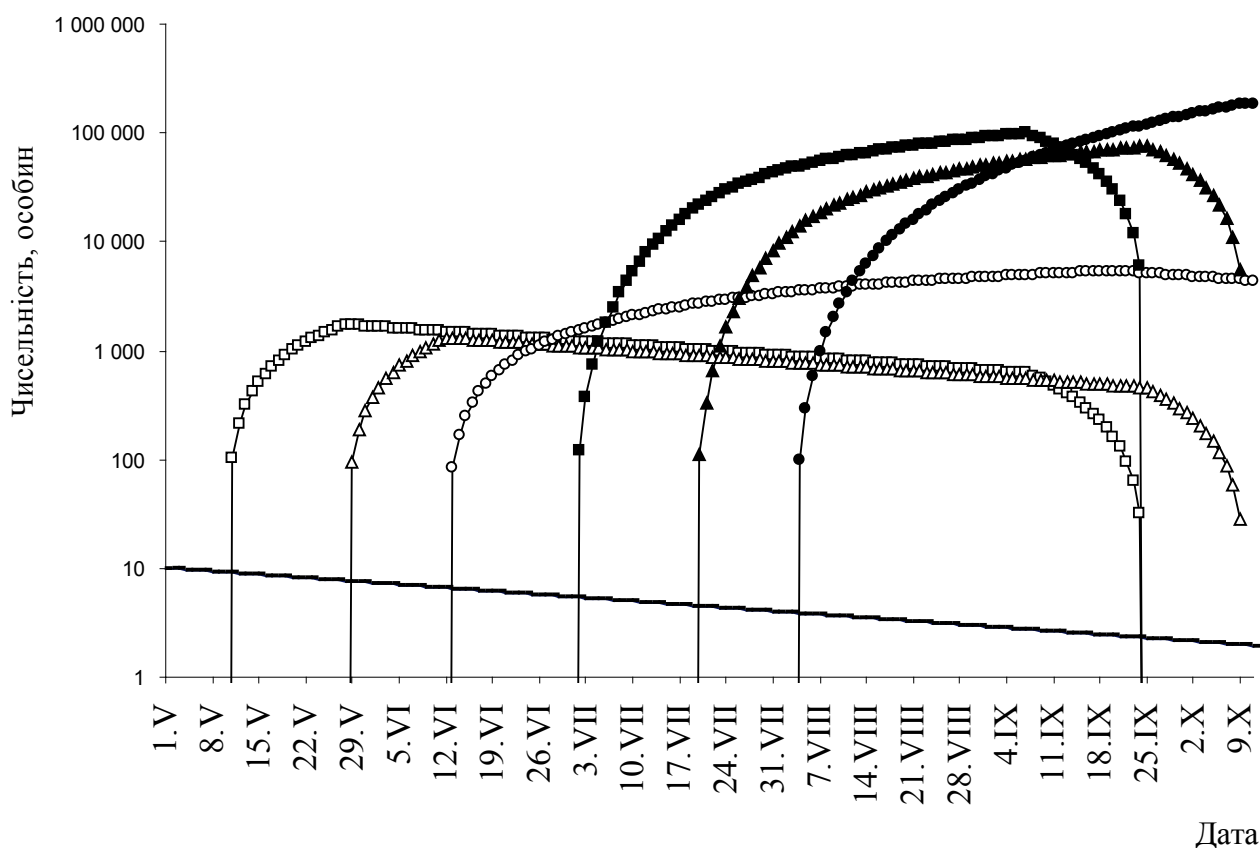
У першу чарунку стовпця В (тут і далі як номер рядка буде використовуватись дата зі стовпця А) заносимо кількість самок, здатних до відкладання яєць. Припустимо, що на ділянку, яку ми моделюємо, 1 травня прилетіло 10 самок:  $B_{1.V} = 10$ . Кожної наступної доби кількість самок, здатних до відкладання яєць, зменшується на 1 %:  $B_{2.V} = 0,99B_{1.V}$ . Для всіх чарунок, розташованих нижче, застосовуємо функцію автозаповнення ( $B_t = 0,99B_{t-1}$ ). Таким чином, кількість самок у подальшому не набуватиме цілих значень, однак для досягнення мети моделювання це цілком припустимо.

Для визначення біомаси жуків, які перезимували, множимо кількість самок на 2 (оскільки кількість самок дорівнює кількості самців) та на середню вагу жука (0,12 г):  $C_{1.V} = 0,24B_{1.V}$  або  $C_t = 0,24B_t$ .

Кількість життєздатних яєць, відкладених самками, які перезимували, у кожну з діб модельованого періоду (починаючи з 4.V і завершуючи 31.VIII) визначаємо через середню кількість яєць, відкладених однією самкою за добу:  $D_{4.V} = 12C_{4.V}$  або  $D_t = 12C_t$ . Сумарна кількість яєць у будь-який момент дорівнює сумі всіх яєць, відкладених протягом поточної та попередніх 9 діб (оскільки

період ембріонального розвитку – 10 діб):  $E_{4.V} = \sum_{25.IV}^{4.V} D_t$  або  $E_t = \sum_{t-9}^t D_t$ .

Кількість личинок весняного покоління, які вийшли з яєць у поточну добу, дорівнює кількості яєць, відкладених 7 днів тому, помноженій на коригувальний коефіцієнт:  $F_{11.V} = 0,99E_{4.V}$  або  $F_t = 0,99F_{t-7}$ .



**Рис. 2.1. Динаміка популяції *L. decemlineata* в оптимальних умовах без урахування міграції імаго:**

— — чисельність самок, які перезимували;  
 весняне покоління: □ – личинки, Δ – лялечки, ○ – імаго;  
 літнє покоління: ■ – личинки, ▲ – лялечки, ● – імаго

Сумарна кількість личинок весняного покоління в будь-який момент часу визначається як сума кількості життєздатних личинок, які вийшли з яєць у поточну та попередні 17 днів (період личинкового розвитку триває 18 днів):

$$G_{11.V} = \sum_{24.IV}^{11.V} F_t \quad \text{або} \quad G_t = \sum_{t-17}^t F_t.$$

Біомаса личинок весняного покоління ( $\gamma$ ) на даний момент залежить від стадії розвитку кожної з них. Тому, беручи до уваги тезу 9 (див. табл. 2.1), кількість личинок, які вийшли з яєць за попередні періоди, множимо на відповідну середню вагу личинок (різну для кожної доби розвитку):

$$H_{11.V} = F_{11.V} + 1,3F_{10.V} + 1,8F_{9.V} + 2,4F_{8.V} + 3,3F_{7.V} + 4,4F_{6.V} + 5,9F_{5.V} + 8,0F_{4.V} + 10,7F_{3.V} + 14,4F_{2.V} + 19,4F_{1.V} + 26,1F_{30.IV} + 35,0F_{29.IV} + 47,1F_{28.IV} + 63,4F_{27.IV} + 85,3F_{26.IV} + 114,7F_{25.IV} + 154,3F_{24.IV} \cdot \text{або}$$

$$H_t = F_t + 1,3F_{t-1} + 1,8F_{t-2} + 2,4F_{t-3} + 3,3F_{t-4} + 4,4F_{t-5} + 5,9F_{t-6} + 8,0F_{t-7} + 10,7F_{t-8} + 14,4F_{t-9} + 19,4F_{t-10} + 26,1F_{t-11} + 35,0F_{t-12} + 47,1F_{t-13} + 63,4F_{t-14} + 85,3F_{t-15} + 114,7F_{t-16} + 154,3F_{t-17}.$$

Біомаса лялечок весняного покоління визначається як сума кількості личинок, які виходять щоденно з яєць за 15 днів розвитку лялечки (починаючи з

32-ї та завершуючи 18-ю добою до цього моменту), та поправковий коефіцієнт загибелі личинок під час заляльковування (0,9):  $I_{29.V} = 0,9 \sum_{27.IV}^{11.V} F_t$  або  $I_t = 0,9 \sum_{t-32}^{t-18} F_t$ .

Біомаса лялечок весняного покоління на даний момент визначається як добуток кількості лялечок на їх середню вагу (0,2744 г):  $J_{29.V} = 0,2744 I_{29.V}$  або  $J_t = 0,2744 I_t$ . Кількість особин весняного покоління, які перетворилися на імаго в поточну добу, визначаємо через кількість відкладених яєць, перемножених на три коефіцієнти виживання у процесі перетворення на кожну зі стадій розвитку (0,9, 0,9 та 0,9):  $K_{13.VI} = 0,9 \times 0,9 \times 0,9 D_{4.V}$  або  $K_t = 0,9 \times 0,9 \times 0,9 D_{t-40}$ .

Сумарна кількість жуків весняного покоління на даний момент дорівнює сумі всіх жуків, які перетворювалися на імаго протягом останніх 100 діб (вважатимемо, що кожен жук гине на 101-й день життя):  $L_{13.VI} = \sum_{6.III}^{13.VI} K_t$  або  $L_t = \sum_{t-99}^t K_t$ .

Біомаса жуків весняного покоління на поточний момент дорівнює добутку кількості жуків цього покоління в певний момент на їх середню вагу (0,12 г):  $M_{13.VI} = 0,12 L_{13.VI}$  або  $M_t = 0,12 L_t$ .

Кількість самок весняного покоління, які відкладають яйця в поточну добу, дорівнює 40 % від половини кількості всіх жуків (другу половину являють собою самці), які вийшли з лялечки починаючи зі 111-ї та завершуючи 12-ю добою до

даного моменту:  $N_{25.VI} = \sum_{6.III}^{13.VI} K_t$  або  $N_t = \sum_{t-111}^{t-12} K_t$ .

Кількість яєць, відкладених самками весняного покоління на певну добу, дорівнює добутку кількості самок, здатних до відкладання яєць, та середньої кількості яєць, які відкладає самка за добу (8):  $O_{25.VI} = 8 N_{25.VI}$  або  $O_t = 8 N_t$ .

Кількість личинок літнього покоління, які вийшли з яєць у кожну з діб модельованого періоду, обернено пропорційна коефіцієнту загибелі яєць і прямо пропорційна кількості яєць, відкладених самками весняного покоління 7 діб тому:  $P_{2.VII} = 0,9 O_{25.VI}$  або  $P_t = 0,9 O_{t-7}$ .

Сумарна кількість личинок літнього покоління на даний момент розраховується як сума кількості личинок, які вийшли з яєць за 18 попередніх діб (личинковий розвиток – 18 діб):  $Q_{2.VII} = \sum_{15.VI}^{2.VII} P_t$  або  $Q_t = \sum_{t-17}^t P_t$ .

Біомаса личинок літнього покоління ( $R_t$ ) на даний момент визначається аналогічно до розрахунку біомаси личинок весняного покоління ( $H_t$ ). Сумарна кількість лялечок літнього покоління на даний момент визначається як сума кількості личинок, які вийшли з яєць з 32-ї по 18-ту добу до нинішнього моменту:

$$S_{20.VII} = \sum_{18.VI}^{2.VII} P_t \text{ або } S_t = \sum_{t-32}^{t-18} P_t.$$

Біомаса лялечок на даний момент для літнього покоління ( $T_t$ ) визначається аналогічно до біомаси лялечок весняного покоління ( $J_t$ ).

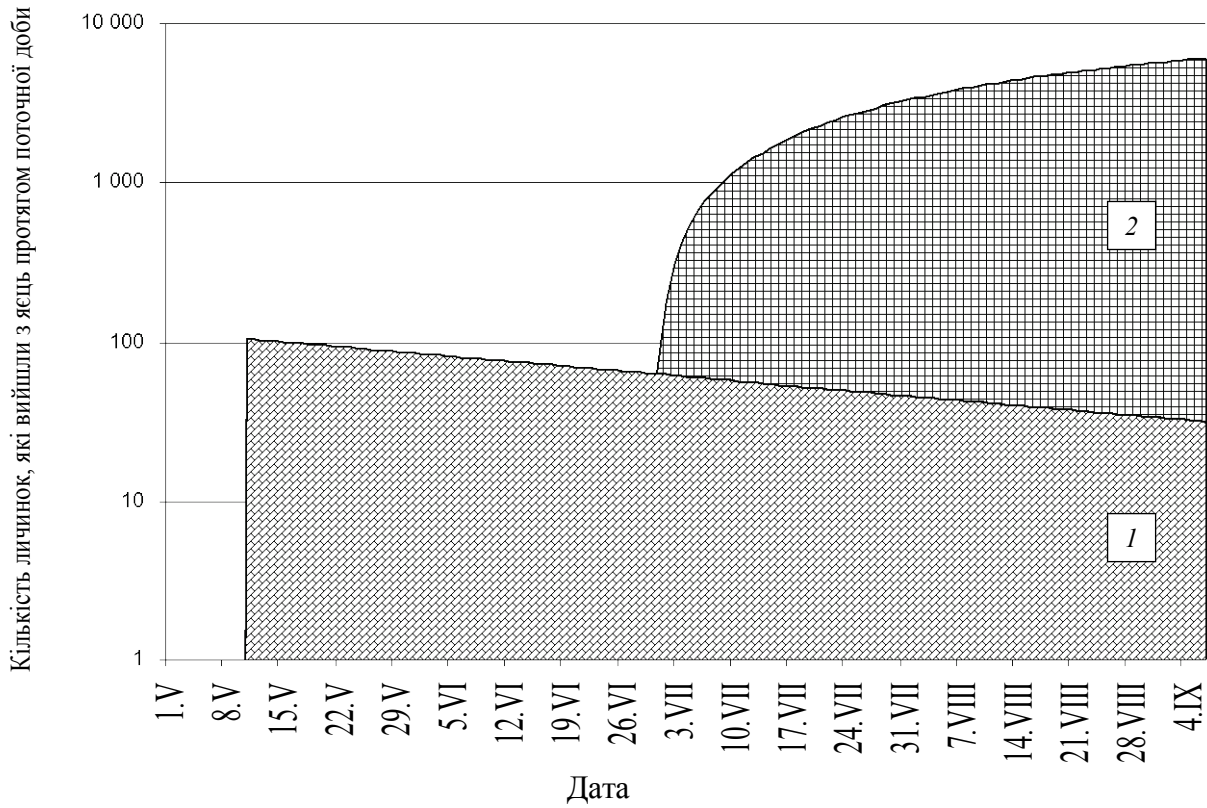


Рис. 2.2. Динаміка відродження личинок у популяції *L. decemlineata* в оптимальних умовах:  
1 – весняне покоління; 2 – літнє покоління

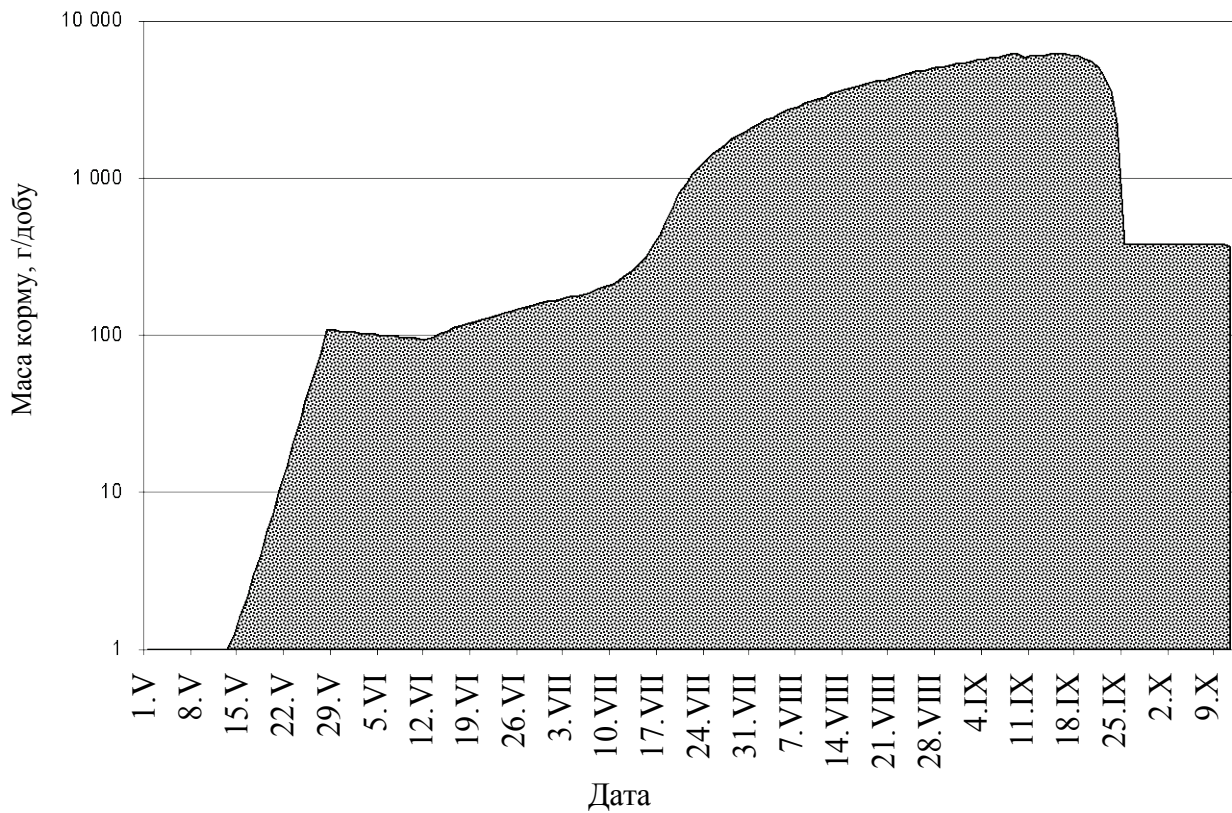


Рис. 2.3. Динаміка добового споживання корму популяцією *L. decemlineata* в оптимальних умовах без урахування міграції

Сумарна кількість жуків літнього покоління (у ґрунті у стані діапаузи та тих, які живляться рослинами) дорівнює кількості личинок літнього покоління, які вийшли з яєць із 132-ї по 33-тю добу до даного моменту (у моделі всі жуки гинуть на 101-шу добу життя), перемноженій на два коефіцієнти виживання (0,9 та 0,9):

$$U_{4.VII} = 0,9 \times 0,9 \sum_{25.III}^{2.VII} P_t \text{ або } U_t = 0,9 \times 0,9 \sum_{t-132}^{t-33} P_t.$$

Біомаса жуків літнього покоління на даний момент дорівнює добутку середньої ваги на їх кількість:  $V_{4.VIII} = 0,12U_{4.VIII}$  або  $V_t = 0,12U_t$ .

Сумарна кількість особин (личинок, лялечок та імаго) весняного та літнього покоління розраховується додаванням чисельності окремих фаз розвитку:  $W_t = G_t + I_t + L_t$  та  $Y_t = Q_t + S_t + U_t$  відповідно. Аналогічно обчислюється біомаса весняного та літнього поколінь (личинок, лялечок та імаго):  $X_t = H_t + J_t + M_t$  та  $Z_t = R_t + T_t + V_t$ .

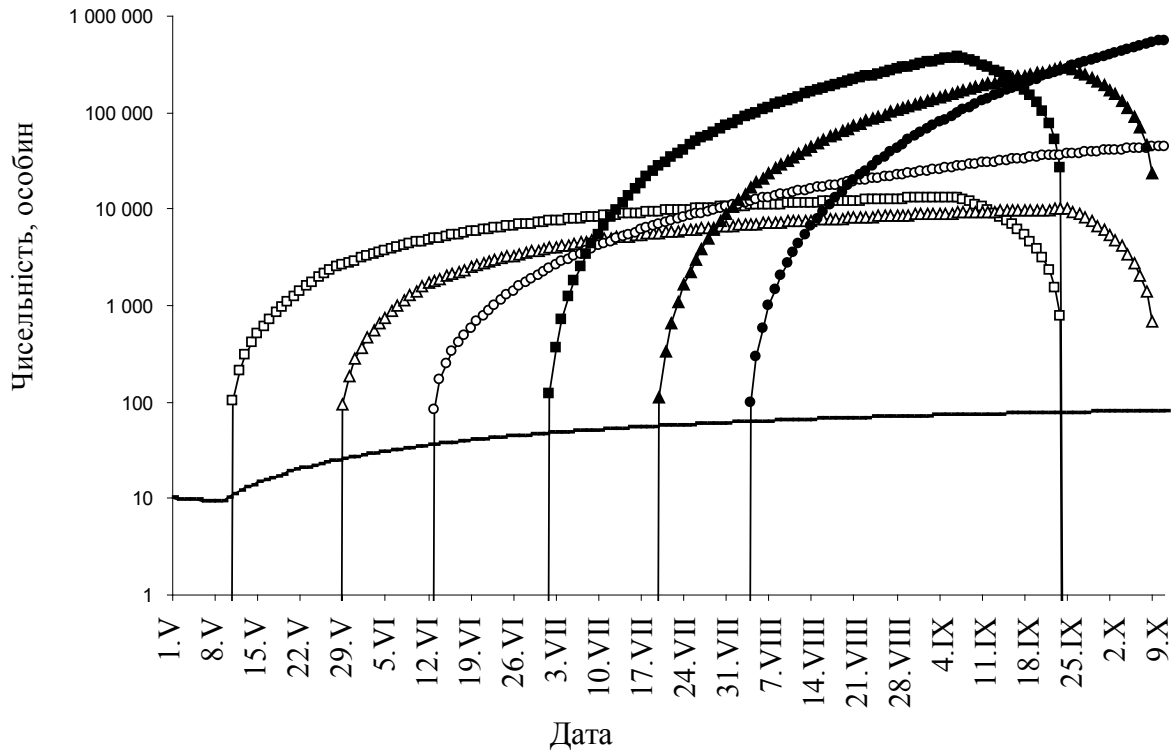
Масу корму, яку споживають личинки та жуки весняного та літнього поколінь (г/добу), визначити значно складніше. Для спрощення розрахунків вважатимемо, що личинка щодоби з'їдає масу, яка дорівнює її вазі, лялечки не живляться, жуки щоденно споживають корм масою 50 % від маси свого тіла. Живляться рослинами лише 10 % жуків літнього покоління (а з 10 вересня – лише 1 %), основна їх кількість перебуває в діапаузі до весни. Виходячи з цього маса гички картоплі, яку споживає щодоби популяція фітофага, дорівнює:  $AA_t = 0,5C_t + H_t + 0,5M_t + R_t + 0,05V_t$ , а з 10.IX –  $AA_t = 0,5C_t + H_t + 0,5M_t + R_t + 0,005V_t$ .

У моделі також підраховуємо максимальні значення характеристик. Крім того, у необхідних для характеристики популяції випадках обчислюємо суми характеристик, які мають біологічне значення. Для з'ясування вікової структури популяції визначаємо кількість і біомасу імаго (з урахуванням 10 % загибелі в зимовий період) на початок вегетаційного сезону наступного року.

Отримана модель популяції (див. рис. 2.1, 2.2, 2.3) характеризує початкові етапи розселення виду на нові території: у ній протягом сезону відсутня міграція жуків на ділянку, що моделюється, а також відліт жуків на інші ділянки.

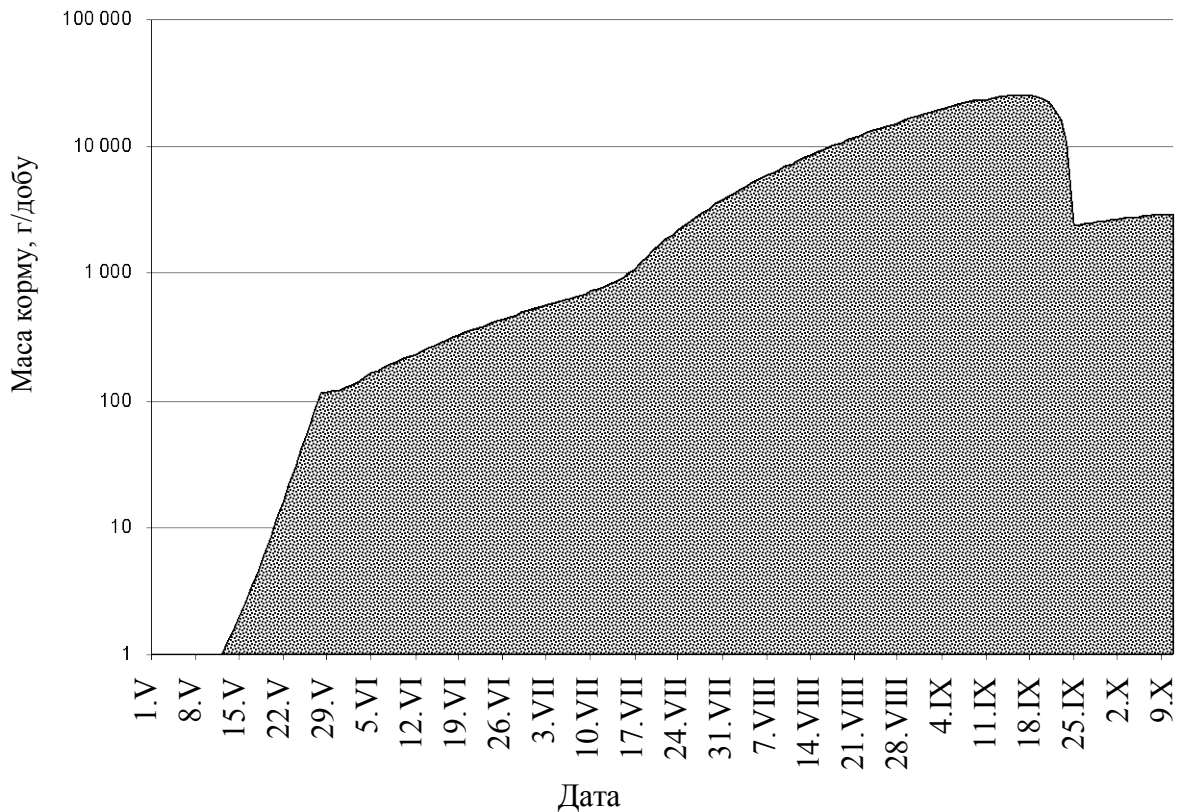
### 2.3. Модифікація моделі популяції з урахуванням міграції особин

У природних умовах постійно відбувається міграція імаго з однієї екосистеми в іншу. Напрямок міграції визначається біохімічними та механічними властивостями листя кормових рослин, меншою мірою – мікрокліматичними особливостями різних агроценозів. Розглянемо дві модифікації моделі з постійним зменшенням чисельності імаго (їх міграцією на суміжні ділянки) та рівномірним потраплянням нових особин на модельовану ділянку. Припустимо, що темп міграції імаго на дану ділянку із суміжних територій постійний (дорівнює одному екземпляру імаго на добу починаючи з 10 травня). Така модифікація базової моделі здійснюється таким чином:  $B_{10.V} = 0,99B_{9.V} + 1$  або  $B_t = 0,99B_{t-1} + 1$ . Співвідношення чисельності різних фаз розвитку популяції (рис. 2.4) змінюється незначно. Біомаса корму, спожитого популяцією, збільшується на 225,4 % порівняно з вихідною моделлю (рис. 2.5).

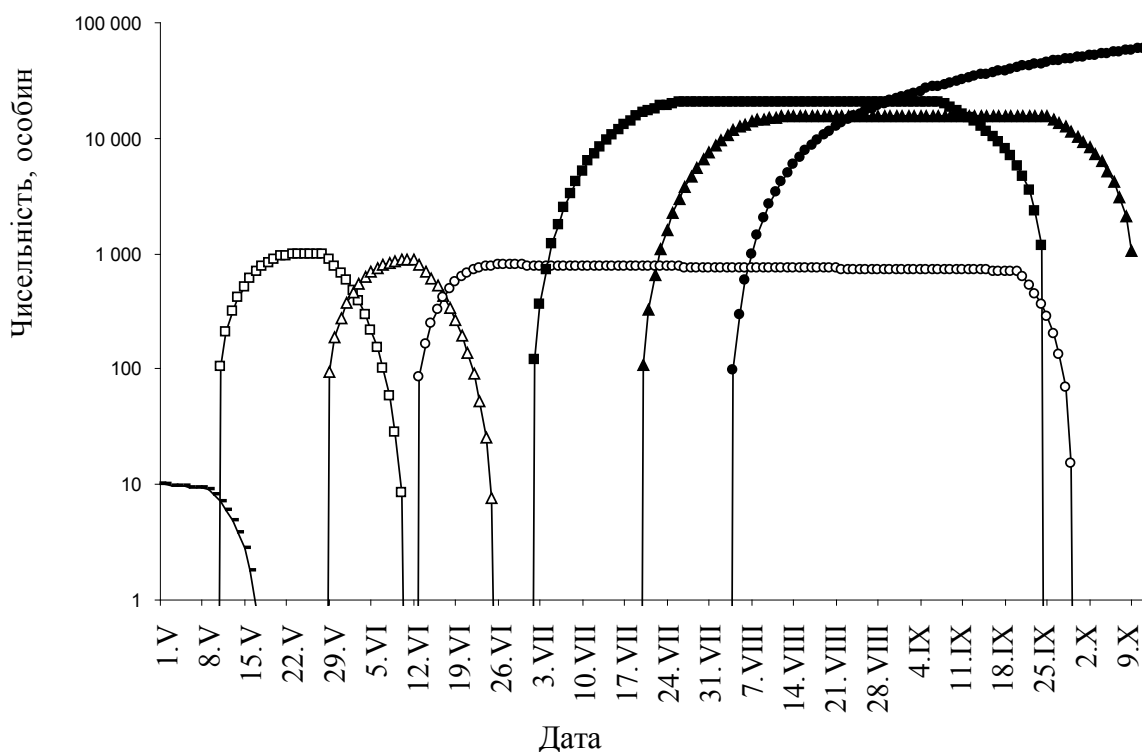


**Рис. 2.4.** Динаміка популяції *L. decemlineata* з рівномірним притоком особин (1 екземпляр імаго за добу починаючи з 10 травня):

— чисельність самок, які перезимували;  
 весняне покоління: □ – личинки, △ – лялечки, ○ – імаго;  
 літнє покоління: ■ – личинки, ▲ – лялечки, ● – імаго

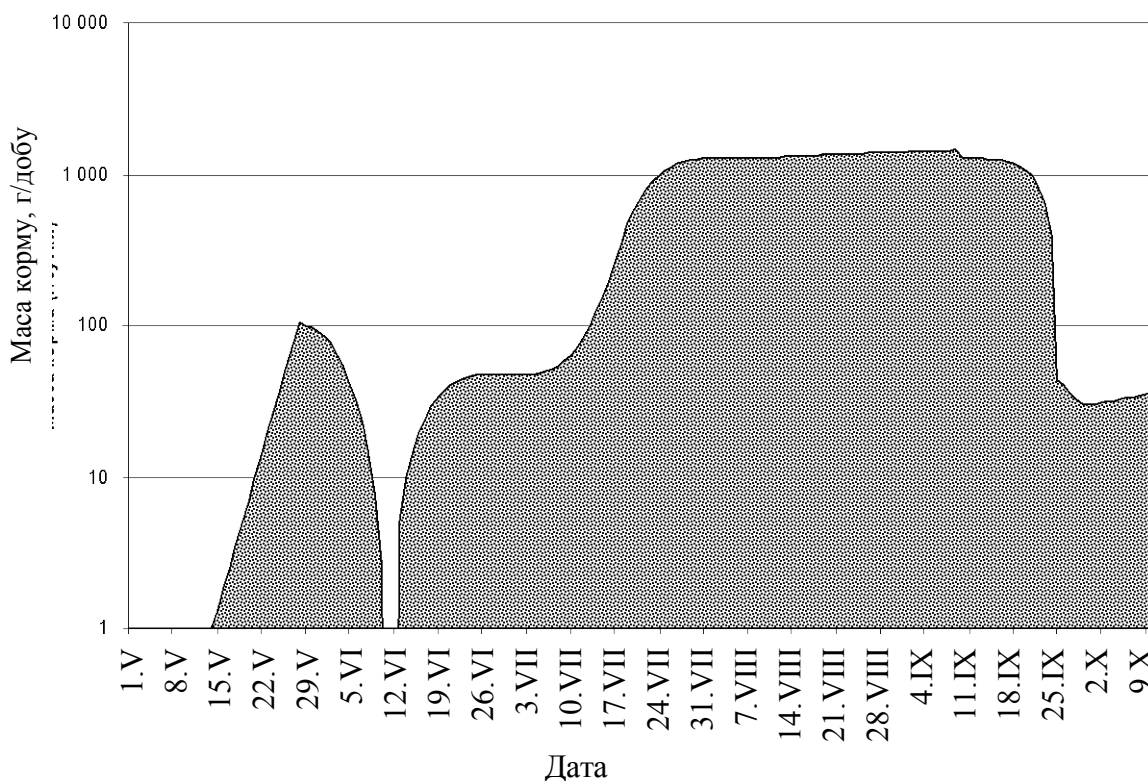


**Рис. 2.5.** Динаміка добового споживання корму популяцією *L. decemlineata* з рівномірним притоком особин (1 екземпляр за добу починаючи з 10 травня)



**Рис. 2.6.** Динаміка популяції *L. decemlineata* з рівномірним відтоком особин (1 екземпляр імаго за добу починаючи з 10 травня):

— чисельність самок, які перезимували;  
 весняне покоління: □ – личинки, Δ – лялечки, ○ – імаго;  
 літнє покоління: ■ – личинки, ▲ – лялечки, ● – імаго



**Рис. 2.7.** Динаміка добового споживання корму популяцією *L. decemlineata* з рівномірним відтоком особин (1 екземпляр за добу починаючи з 10 травня)

Аналогічно модифікацію моделі з рівномірним відтоком особин (1 екземпляр імаго на добу починаючи з 10 травня) проводимо таким чином:  $B_{10.V} = 0,99B_{9.V} - 1$  або  $B_t = 0,99B_{t-1} - 1$ ,  $L_{13.VI} = \sum_{6.III}^{13.VI} K_t - 1$ ,  $L_{14.VI} = \sum_{7.III}^{14.VI} K_t - 2$  і т. д.,  $N_{26.VI} = 0,5 \times 0,4 L_{13.VI}$  або  $N_t = 0,5 \times 0,4 L_{t-12}$ . Структура популяції шкідника змінюється сильніше, ніж у попередньому варіанті (рис. 2.6).

Біомаса корму, спожитого популяцією за сезон, зменшилася на 69,5 % порівняно з вихідною моделлю (рис. 2.7). Проте насправді темпи міграції жуків із суміжних ділянок на модельовану не постійні; вони залежать як від кількості корму, так і від кількості всіх фаз розвитку на цій ділянці. Крім того, самки рідше відкладають яйця на листя, де вже наявні яйця чи личинки.

Таким чином, на прикладі популяції *L. decemlineata* в оптимальних умовах бачимо, що моделювання популяції комах у пакеті програм Microsoft Excel – досить складна операція, як і перевірка адекватності імітаційної моделі. Практично повна відповідність експериментальних даних (фенології виду в певних просторово-часових умовах) і створеної моделі зовсім не означає, що в разі повторних експериментів модель залишиться адекватною. Це пов'язано з великою кількістю лімітуючих факторів, урахувати які практично неможливо.

Мета імітаційного моделювання популяцій комах – не прогнозування динаміки впливу на кормові ресурси в конкретних умовах, а виявлення найважливіших параметрів, що впливають на динаміку популяції. Популяції багатьох комах значно складніші, ніж інших тварин (наприклад, одноклітинних або хребетних). Імітаційне моделювання популяцій комах відбувається шляхом послідовного ускладнення системи. Виділення кожної личинкової фази розвитку в моделі окремо від інших доцільне лише в небагатьох випадках (наприклад, у разі гіперметаморфозу). Імітаційне моделювання популяцій найбільш вивчених комах дозволить зрозуміти закономірності форм динаміки видів і перейти до моделювання процесів трансформації речовини та енергії у природних біогеоценозах за участю тварин.

### Завдання для самостійної роботи

1. Модифікуйте наведену в цьому розділі модель популяції колорадського жука таким чином, щоб у разі досягнення чисельності 5 000 особин (личинок та імаго), жуки розліталися на прилеглі ділянки незалежно від наявності кормової бази на модельованій території. Порівняйте добове споживання корму із базовою моделлю.

2. Порівняйте вплив на врожай картоплі одноразової пестицидної обробки, яка знищує 99 % імаго та личинок, проведеної 10.V, 20.V, 30.V, 10.VI, 20.VI, 30.VI, 10.VII. Оцініть важливість вчасної боротьби зі шкідником. Який термін обробки ви пропонуєте? Які зміни в популяції колорадського жука відбуваються в цей час?

3. Оцініть вплив пестицидної обробки такими трьома варіантами інсектицидів, як: 1) надзвичайно отруйний інсектицид, який накопичується в надземній частині картоплі та протягом 10 діб знищує 99,9 % усіх трофічно активних личинок та імаго, але не впливає на яйця та лялечок; 2) помірно токсичний інсектицид, який знищує протягом 5 діб 95 % трофічно активних комах; 3) майже не токсичний для людини мікробіологічний препарат, який зберігається на листі картоплі протягом 10 діб і знищує 70 % трофічно активних комах. Запропонуйте оптимальну кількість і терміни використання модельованих пестицидів, які дозволять отримати максимальний врожай картоплі, якщо витрати на проведення однієї обробки (незалежно від типу інсектициду) дорівнюють 10 % вартості максимального врожаю картоплі.

4. Змоделюйте популяції безхребетних тварин за матеріалами циклів розвитку, наведених у довіднику [27]:

- 1) пшенична нематода (*Anguina tritici* Steinbuch);
- 2) стеблова картопляна нематода (*Ditylenchus destructor* Thorne);
- 3) слимак облямований (*Arion circumscriptus* John.);
- 4) слимак садовий (*Arion hortensis* Fer.);
- 5) слимак сітчастий (*Agriolimax reticulatus* Mull.);
- 6) слимак польовий (*Agriolimax agrestis* L.);
- 7) равлик виноградний (*Helix pomatia* L.);
- 8) садовий павутинний кліщ (*Schizotetranychus pruni* Oudemans.);
- 9) жовтий сливовий кліщ (*Schizotetranychus prunicola* Liv.);
- 10) глодовий кліщ (*Tetranychus viennensis* Zacher);
- 11) оранжерейна плоскотілка (*Brevipalpus obovatus* Donn.);
- 12) суничний кліщ (*Tarsonemus pallidus* Banks.);
- 13) бруньковий смородинний кліщ (*Cecidophyopsis ribis* (Westw.));
- 14) борошняний кліщ (*Acarus siro* L.);
- 15) цибулевий кореневий кліщ (*Rhizoglyphus echinopus* R. et F.);
- 16) тарган рудий (*Blattella germanica* L.);
- 17) капустянка звичайна (*Gryllotalpa grillotalpa* L.);
- 18) прус італійський (*Calliptamus italicus* L.);
- 19) перелітна сарана (*Locusta migratoria* L.);
- 20) щипавка городня (*Forficula tomis* Kol.);
- 21) смугаста цикадка (*Psammotettix striatus* L.);
- 22) грушова листоблішка (*Psylla pyri* L.);
- 23) теплична білокрилка (*Trialeurodes vaporariorum* Westw.);
- 24) коренева бурякова попелиця (*Pemphigus fuscicornis* Koch.);
- 25) берестово-смородинна попелиця (*Eriosoma ulmi* L.);
- 26) велика персикова попелиця (*Pterochloroides persicae* Chol.);
- 27) нижня горіхова попелиця (*Chromaphis juglandicola* Kalt.).

Визначте біологічні характеристики, яких не вистачає для побудови моделі. Підберіть адекватні параметри цих характеристик, обґрунтуйте їх значення за даними матеріалів періодичних наукових видань.

### 3. МОДЕЛЮВАННЯ ПОПУЛЯЦІЇ БЕЗХРЕБЕТНИХ ТВАРИН З УРАХУВАННЯМ МІНЛИВОСТІ ФІЗІОЛОГІЧНИХ ПАРАМЕТРІВ

#### 3.1. Моделювання популяції з багаторічною генерацією з урахуванням сезонної та вікової мінливості фізіологічних параметрів

На популяцію у природних умовах впливає безліч факторів, кожен з яких здатен змінити функціонування системи. Імітаційне моделювання популяції живого організму – один із проміжних етапів його вивчення. Якщо внаслідок моделювання і спостережень у природних умовах будуть одержані різні результати, то на системи впливають не встановлені раніше фактори, які потребують додаткового дослідження.

Імітаційне моделювання популяцій диплопод (*Diplopoda*) має ряд істотних відмінностей від моделювання популяцій комах, описаного в попередньому розділі. Усі стадії розвитку двопарноногих багатоніжок існують в однакових умовах на відміну від комах, у яких спостерігається диференціація способу життя на різних стадіях розвитку.

Двопарноногі багатоніжки – первинні мешканці рослинного опаду; вони виникли набагато раніше появи в карбоні перших комах-сапрофагів [45, 143]. Роль *Diplopoda* в лісових біогеоценозах степової зони велика [15–17, 29, 30, 32, 34, 52, 59–61, 67, 101]. Один із найчисельніших видів диплопод у степовій зоні – *Rossiulus kessleri* Lochmander, 1927. Особливості його розвитку детально досліджені З. Г. Пришутвою [86–89]. Проте, незважаючи на велику кількість публікацій [97, 103–105, 107, 118, 135], присвячених цьому виду, у багатьох виданнях міститься суперечлива інформація, яка є свідченням значної екологічної та географічної мінливості його популяцій. Моделювання популяції даного виду дозволить повніше вивчити особливості способу життя *R. kessleri*, визначити його роль у розкладанні підстилки лісових біогеоценозів степової зони.

Побудову моделі здійснено в пакеті програм Microsoft Excel переважно на основі літературних даних, але з урахуванням власних спостережень за сезонною динамікою активності виду в умовах Присамарського міжнародного біосферного стаціонару ім. О. Л. Бельгарда [7, 8, 10–21, 37, 42].

Ріст тіла диплоподи *R. kessleri* відбувається протягом усього життя (15 віків). До VIII віку спостерігається швидке збільшення кількості сегментів (по 5–6 із кожним линянням). Як зазначає З. Г. Пришутова [89], у самок маса тіла росте експоненціально до віку статевої зрілості, після чого темпи росту знижуються. Маса тіла самців лінійно збільшується з кожним віком на 20–30 мг. Самці XI–XIII віків за масою не відрізняються від самок, після чого самки стають значно

більшими за самців. Навесні статевозрілі особини линяють через 1,0–1,5 місяця після виходу із зимової діапаузи [86].

Трофічна активність *R. kessleri* значно змінюється залежно від сезону. Лабораторне розведення диплопод із популяцій із наявністю діапаузи в циклі розвитку показало відсутність спадковості цього явища [87]. Таким чином, зниження активності живлення *R. kessleri* цілком залежить від мікрокліматичних умов під час проведення досліджень. Диплоподи гірше переносять надлишкову вологість, ніж нестачу води у ґрунті, проте для відкладання яєць вони потребують добре зволоженого субстрату [86].

Вплив температури на інтенсивність живлення у природних і лабораторних умовах досліджений недостатньо. Додаткового вивчення потребують також механізми взаємодії *R. kessleri* з підстилковими грибами, актиноміцетами та бактеріями. Тому під час побудови моделі за основу взяли результати досліджень З. Г. Пришутової [86–89] та Б. Р. Стриганової [103–105] без урахування впливу конкретних умов протягом певного сезону спостережень.

За даними З. Г. Пришутової [89], яка досліджувала цей вид в умовах Ростовської області, «... у заплаві відкладання яєць відбувається в кінці травня – на початку червня... Личинки, які відродилися, швидко ростуть і до кінця вересня досягають V–VII віків, зимують... Другий рік. Після зимівлі розвиток відновлюється, друга зимівля відбувається в IX–X віках... Третій рік. Навесні диплоподи IX–X віків линяють на X–XI і розмножуються перший раз... Зимують особини XI–XII віків... Четвертий рік. Диплоподи XI–XII віків, які перезимували, навесні линяють на XII–XIII, ... розмножуються. Після розмноження та линяння поодинокі особини XIII–XIV віків готуються до зимівлі... П'ятий рік. Особини XIV віку, які перезимували, гинуть, а XIII – линяють на XIV, розмножуються востаннє та відмирають» [Там само, с. 938–943]. У моделі ми ретельно дотримуємося наведеної динаміки розвитку, хоча в умовах лісосмуг тривалість розвитку цього виду може збільшуватися до 8 років.

Середня маса тіла та тривалість розвитку диплопод із лісосмуг у лабораторних умовах дорівнює для II віку – 0,7 мг (9 діб), для III – 1,8 мг (11 діб), для IV – 3,2 мг (15 діб), для V – 5,7 мг (17 діб), для VI – 10,0 мг (20 діб), для VII – 17,4 мг (28 діб), для VIII – 24,8 мг, для IX – 35,6 мг, для X – 51,1 мг, для XI – 67,5 мг, для XII віку – 87,2 мг [87]. У даному випадку спостерігаються істотні розбіжності між темпами розвитку, а також масою тіла в екземплярів у лабораторних і природних умовах. У моделі застосовуються дані спостережень у природних умовах.

«У середньому кожна самка відкладає 230 яєць, але за умов високої вологості ґрунту чисельність особин II віку (коли личинки виходять із гніздової камери та починають жити) досягає 65 % від кількості відкладених яєць» [86, с. 693]. Спостерігається зв'язок між кількістю відкладених яєць і віком особини: самки вагою 154,6 мг відкладають у середньому 187 яєць, 257,5 мг – 311 яєць, а 529 мг – 454 яйця [87]. «Вживання диплопод одного покоління перед другою зимівлею дорівнює 1,2–2,1 % щодо чисельності першої стадії, яка живиться (II вік)» [86, с. 694]. У моделі вживання *R. kessleri* перед зимівлею становить 1,74 %.

За даними З. Г. Пришутової, співвідношення особин різних років народження (першого, другого, третього відповідно) наприкінці теплого сезону становило в 1983 р. 76,8, 18,2 та 5,0 %, у 1984 р. – 80,9, 17,0 та 2,1 %. Кількість особин кожного наступного року народження зменшується порівняно з попереднім у 4–8 разів [86]. У моделі протягом третього року онтогенезу гине 88 %, а протягом четвертого – ще 18 % особин, які перезимували після другого сезону розвитку (на п'ятий рік розвитку залишається лише 4 % особин).

У лісосмугах диплоподи переживають літньо-осінню посуху в стані діapaузи, яка переходить у зиму, а в заплаві вони активні до настання холодів. У моделі трофічна активність популяції нижча в осінньо-весняний період, наприкінці літа інтенсивність живлення знижується до 60 % порівняно з максимальною, але повна діapaуза не настає (рис. 3.1).

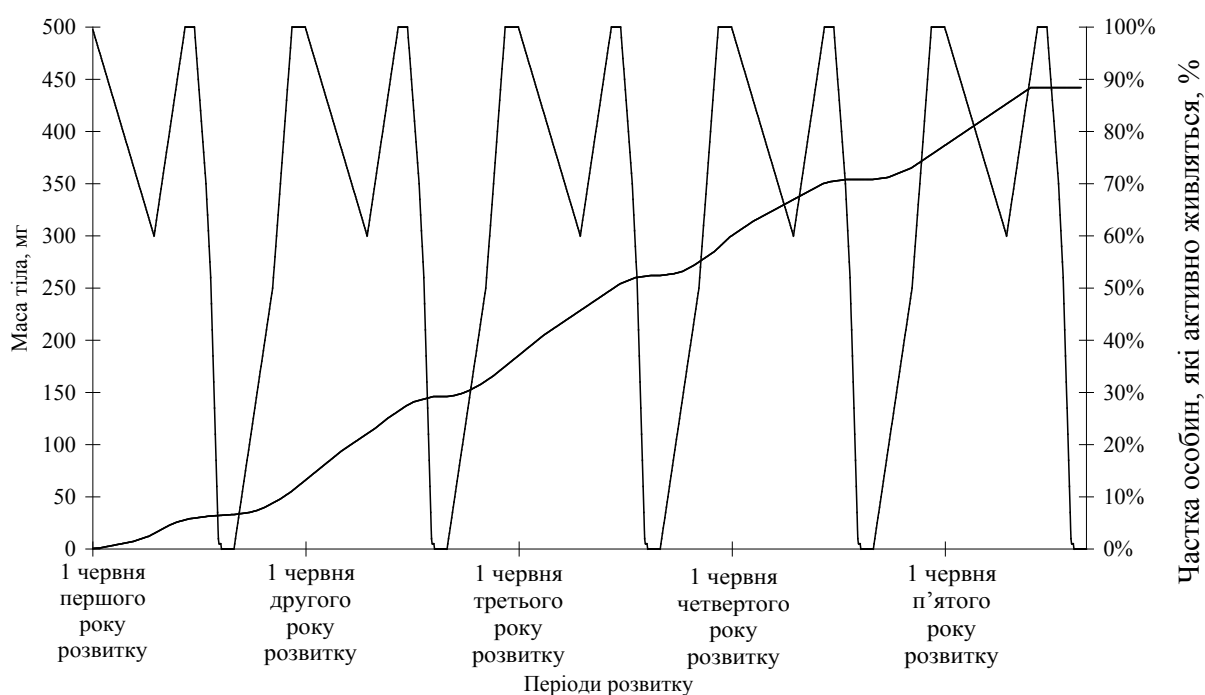
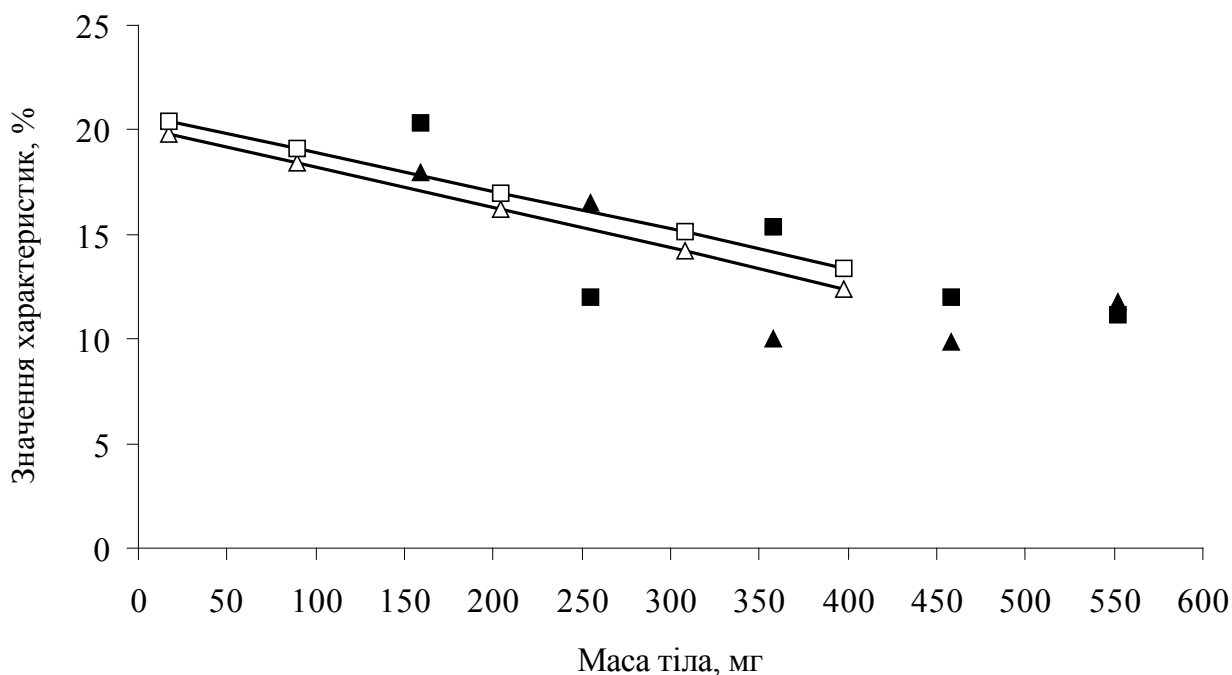


Рис. 3.1. Динаміка маси тіла та активності живлення *R. kessleri* в імітаційній моделі

За результатами спостережень Б. Р. Стриганової [103], у лабораторних умовах зі збільшенням розміру особини добовий раціон зростає, а відсоток засвоєння корму знижується. Добовий раціон особин масою 159,4 мг становить 28,6 мг сухої ваги/добу, відсоток засвоєння корму дорівнює 20,3 %, для особин масою 254,7 мг – 42,0 мг сухої ваги/добу та 12,0 %, для особин вагою 357,5 мг – 35,8 мг сухої ваги/добу та 15,4 %, для особин вагою 458,3 мг – 45,3 мг сухої ваги/добу та 12,0 %, для особин вагою 552,1 мг – 65,0 мг сухої ваги/добу та 11,2 %.

У моделі частку корму, яку щодоби з'їдає диплопода, розраховують, застосовуючи регресійний аналіз [98]. Вона становить для першого року розвитку 19,8 %, для другого – 18,4 %, для третього – 16,2 %, для четвертого – 14,2 %, для п'ятого – 12,4 % від маси тіла *R. kessleri* (рис. 3.2). Відсоток засвоєння корму, розрахований так само, для першого року розвитку становить 20,4 %, для другого – 19,1 %, для третього – 17,0 %, для четвертого – 15,1 %, для п'ятого – 13,4 % від

маси субстрату (частина, що не засвоїлася, накопичується в підстилковому горизонті у вигляді екскрементів).



**Рис. 3.2. Розрахунок коефіцієнтів споживання субстрату (% від маси тіла)**

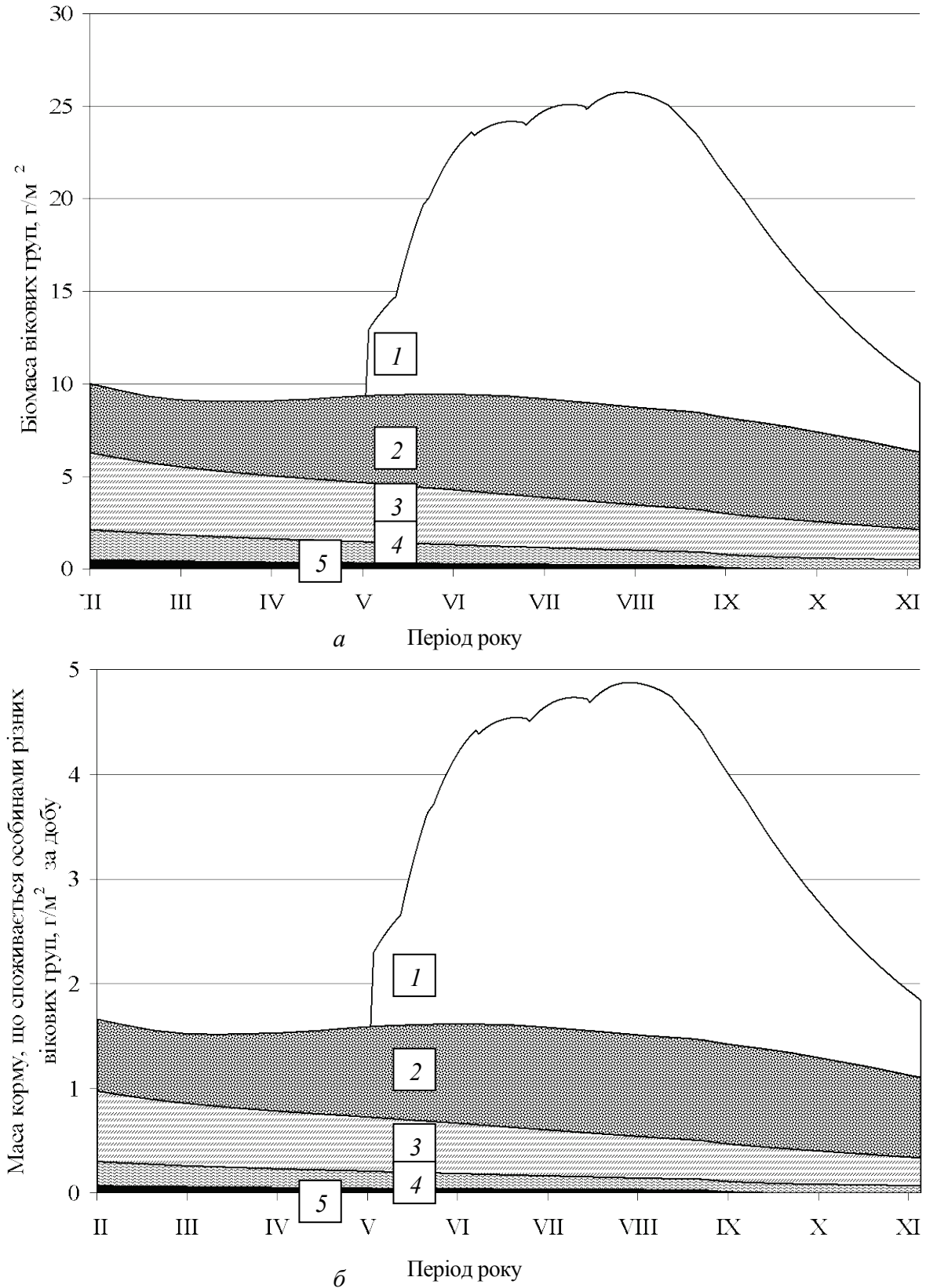
**та його засвоєння (% від маси спожитих кормів) за результатами регресійного аналізу:**

Δ – розрахунковий показник споживання корму; □ – розрахунковий показник засвоєння корму;  
▲ – експериментальний показник споживання корму; ■ – фактичний показник засвоєння корму

Таким чином, незважаючи на значну кількість публікацій щодо біології дослідженого виду, інформація для моделювання та розрахунку динаміки чисельності *R. kessleri* далеко не повна. Вона не дозволяє створювати прогностичні моделі динаміки чисельності популяції. Побудована в основному на основі літературних даних модель розкрила значну кількість недосліджених питань: виявлені значні відмінності в динаміці росту дослідженого виду в лабораторних і природних умовах, не вивчений кількісний вплив температури та вологості на трофічну активність, не з'ясовані конкурентні відносини *R. kessleri* з іншими підстилковими та ґрунтовими сапрофагами, компонентами мікро- та нанофауни, мікробіоценозу тощо.

Імітаційна модель дозволила оцінити динаміку чисельності, біомаси, спожитого корму популяцією із середньою кількістю екземплярів 2–5-го років розвитку 80 екз./м<sup>2</sup> (рис. 3.3).

У результаті моделювання встановлено, що протягом першої половини сезону в популяції максимальна чисельність екземплярів другого та третього років розвитку. Улітку та восени значну роль у розкладанні підстилки відіграють екземпляри першого року розвитку. Значення диплопод старших вікових груп у розкладанні рослинного опаду неістотне.



**Рис. 3.3. Модель популяції *R. kessleri*:**

*а* – біомаса; *б* – споживання корму; 1–5 – особи 1–5-го років розвитку відповідно (результати моделювання в разі початкової чисельності відкладених яєць 10 000 екз./ $м^2$ , чисельність диплопод 2–5-го років розвитку протягом сезону знижується від 149 до 36 екз./ $м^2$ , у середині літа становить 80 екз./ $м^2$ )

### 3.2. Моделювання трофічного впливу популяції на кормові об'єкти

За результатами розрахунків, за сезон популяція диплопод (див. рис. 3.3, 3.4) зі стандартною чисельністю станом на 1 травня  $109 \text{ екз./м}^2$  споживає від моменту пробудження до 1 травня близько  $95 \text{ г/м}^2$  підстилки, протягом травня –  $48,4 \text{ г/м}^2$ , у червні –  $97,8 \text{ г/м}^2$ , у липні –  $140,0 \text{ г/м}^2$ , у серпні –  $148,6 \text{ г/м}^2$ , у вересні –  $133,5 \text{ г/м}^2$ , у жовтні та листопаді –  $165,9 \text{ г/м}^2$ . Таким чином, за сезон популяція споживає  $828,8 \text{ г/м}^2$  підстилкового матеріалу.

Багато дослідників у процесі проведення ґрунтових розкопок не враховують дрібні екземпляри *R. kessleri* II–IV віків (вважають їх належними до мікрофауни) та оцінюють чисельність лише старших вікових груп. Тому для перерахунку чисельності на трофічну активність усієї популяції (табл. 3.1) застосовуємо тільки дані про особин, які перезимували. Як загальноприйнятту дату початку обліку обрано 1 травня – період, коли більша частина популяції починає линяти. Якщо облік чисельності проводиться не 1 травня, для розрахунку сумарних характеристик за сезон необхідно навести дані для стандартної чисельності популяції станом на 1 травня. Для цього необхідно врахувати, що успішно зимує в середньому на 36,7 % більше екземплярів, ніж їх реєструють 1 травня.

Таблиця 3.1

Оцінка маси корму, спожитого популяцією *R. kessleri*,  
за різної чисельності в природних умовах

Результат обліку чисельності, екз./м <sup>2</sup> 2–5-го років розвитку	Поточна біомаса популяції, г/м <sup>2</sup>	Середньорічна біомаса популяції за сезон, г/м <sup>2</sup>	Поточне споживання корму, г/м <sup>2</sup> на добу	Сумарне споживання корму, г/м <sup>2</sup> 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

До 20 травня доживає 90,7 %, до 10 червня – 81,5 %, до 30 червня – 73,5 %, до 20 липня – 66,4 %, до 10 серпня – 59,6 %, до 1 вересня – 53,2 %, до 20 вересня – 48,3 %, до 10 жовтня – 43,3 %, до 1 листопада – 38,6 %, а зимують 33,3 % екземплярів, зареєстрованих 1 травня. Ці розрахунки допомагають оцінити роль *R. kessleri* у розкладанні рослинного опаду та підстилки в лісових біогеоценозах.

Середньорічна біомаса популяції обчислюється як середнє арифметичне поточних мас усіх особин за кожну із 275 діб активності протягом сезону. Сумарна біомаса корму, спожитого популяцією за сезон, приблизно в 90 разів перевищує масу популяції, стандартну станом на 1 травня. Якщо в популяції переважають особини старших віків, її роль в ґрунтоутворенні менша, ніж популяції тієї ж біомаси, представленої молодими особинами.

У результаті спроби на основі літературних даних оцінити вплив одного з домінантних видів підстилкових сапрофагів на кругообіг речовин у лісовому біогеоценозі виявлено значну кількість протиріч у літературних даних стосовно біології *R. kessleri*. У створеній моделі враховуються зміни кліматичних факторів, здатних визначати інтенсивність трофічної активності популяції та впливати на тривалість онтогенезу. Уточнення потребують дані щодо живлення диплопод у різних гіротермічних умовах, що також дозволить підвищити адекватність моделі. Враховуючи те, що навіть в одному районі спостерігається значна різниця між темпами розвитку та масою особин *R. kessleri* на однакових стадіях, необхідне подальше детальне дослідження особливостей онтогенезу диплопод різних популяцій.

### Завдання для самостійної роботи

1. Створіть моделі популяції диплоподи із три- та чотирирічною генерацією, застосовуючи параметри популяції, наведені в тексті розділу. На скільки відсотків зростуть темпи споживання підстилки, якщо *R. kessleri* прискорить свій розвиток до 3 або 4 років?

2. Оцініть вплив популяції *R. kessleri* на різні фракції підстилки, якщо опадо-підстилковий коефіцієнт дорівнює 4 (кількість листяного опаду, який щорічно утворюється, у 4 рази менше порівняно із запасами підстилки). Для цього треба створити додаткову модель мікробіологічного розкладу опаду та підстилки, застосовуючи дані, наведені в монографіях Н. М. Цветкової [111] та Ю. М. Чернобая [121].

3. Порівняйте вплив популяції *R. kessleri* на підстилковий горизонт в умовах степової зони (представлена в цьому розділі модель із коливаннями сезонного зволоження підстилки і відповідною активністю диплопод) та центральної частини лісової зони, в умовах якої відсутня діапауза в середині літа, а холодний період року триваліший на 1–1,5 місяця.

## 4. МОДЕЛЮВАННЯ ПОПУЛЯЦІЇ ЯК ЕЛЕМЕНТА ТРОФІЧНОЇ МЕРЕЖІ

### 4.1. Підходи до моделювання трофічних ланцюгів і мереж

Моделювання трофічних ланцюгів, прикладні дослідження окремих популяцій тварин (комах-шкідників, хребетних тощо) або рослин (трав'яних багаторічників, лісових порід тощо) – поширені напрямки розвитку сучасної екологічної науки. Модель “хижак – жертва”, моделі конкуруючих видів-монофагів на одному трофічному рівні, розроблені в першій половині ХХ ст. [24], привели моделювання в екології “в глухий кут” на шляху розвитку, коли перехід до моделювання конкуруючих видів-поліфагів неможливий. Емпіричні висновки, сформульовані в роботах провідних світових екологів (про неможливість наявності в одній екосистемі двох близьких за трофічною спеціалізацією та походженням видів, якщо їх розміри відрізняються менше ніж на 40 %; зниження темпів розмноження під час переходу до вершини трофічної піраміди тощо), на нинішній момент не підтверджені іншими методами, окрім спостереження. Моделювання багаторівневих дифузних систем у світі тільки почало розвиватись. В екологічній галузі такі дослідження нечисленні. Роботи з моделювання популяцій поліфагів (конкурентної взаємодії між ними на одному трофічному рівні) не проводяться. Відсутні також роботи, з вивчення трофічних мереж із десяти та більше видів консументів на трьох або більше трофічних рівнях.

У цьому розділі опишемо алгоритм побудови багаторівневої трофічної мережі, елементом якої буде популяція безхребетної тварини. При цьому спробуємо виявити вплив екологічних характеристик популяцій різних видів консументів, їх взаємне пристосування у процесі формування трофічної мережі, установити вимоги трофічної мережі як системи вищого рівня до своїх підсистем (трофічних рівнів) і елементів (окремих популяцій). Проведення подібних досліджень дозволить узагальнити особливості взаємодії різних елементів (популяцій автотрофних і гетеротрофних організмів) у штучних і природних екосистемах.

На сучасному етапі розвитку екології більшість дослідників сприймає біоценози як певну сукупність популяцій, зібраних разом випадково (рівень множини); частина вчених підкреслює наявність трофічних зв'язків між популяціями, акцентуючи при цьому увагу на видах-монофагах. Лише в одній із декількох десятків синекологічних робіт спостерігається схематичне зображення системи трофічних ланцюгів у екосистемі (рівень об'єднання) [82]. Моделювання конкретних трофічних мереж дозволить поглибити розуміння біоценозу з рівня об'єднання до рівня системи, де зв'язки між популяціями змінюються у часі та просторі.

Моделювання трофічних зв'язків у біологічних системах нині перебуває на етапі опису взаємодії між двома–трьома видами [24, 84]. Збільшення обсягу та

структурованості модельованих систем пов'язане з експоненціальним зростанням кількості зв'язків у моделі, проявами нових механізмів взаємодії між елементами системи. У зв'язку з цим опис системи сукупністю рівнянь в інтегральній формі стає надто складним.

Природні біоценози належать до типу дифузних систем. У “погано організованих” (дифузних) системах [76] не можна чітко виділити окремі явища, що визначають хід процесу. Більшу роль у функціонуванні екосистем відіграють механізми, які програмується в інформатиці за типом «якщо ..., то ..., інакше ...». Зі зростанням складності систем кількість зв'язків такого типу збільшується. Ця закономірність також зумовлює ряд суттєвих обмежень щодо математичного опису трофічних мереж.

Таким чином, відсутність придатного середовища для опису взаємодій в угрупованнях і виникнення труднощів, пов'язаних зі збільшенням обсягу моделі, спричинили зниження інтересу до моделювання трофічних взаємодій.

## 4.2. Алгоритм побудови імітаційної моделі трофічної мережі

Одне з найзручніших програмних середовищ для проведення моделювання трофічних мереж – пакет Microsoft Excel, запропонований для імітації поведінки популяцій А. В. Коросовим [56, 57]. Як показано в другому та третьому розділах на прикладі моделювання популяцій колорадського жука та диплоподи, навіть така проста система, як група особин виду-монофага, у зв'язку з чергуванням окремих фаз розвитку та накладанням поколінь стає досить складною в моделюванні. Тому для виявлення основних закономірностей функціонування трофічної мережі спростимо її структуру. Теоретично все у природі взаємопов'язано; кількість зв'язків у системі з декількох десятків елементів не дає змоги створити її імітаційну модель. Не зважатимемо на ті взаємодії, які суттєво не впливають на стан системи, зокрема на зміну спектра живлення популяції в часі [98–100].

Як зразок для побудови моделі обрана типова ділянка трофічної мережі, яку можна розглядати як самостійну трофічну мережу (рис. 4.1). Наведена система характеризується відсутністю можливості міграції з модельованої ділянки поверхні. Усі особини модельованих популяцій безсмертні: за відсутності корму вони переходять у стадію спокою (інцистуються, впадають у діапаузу тощо).

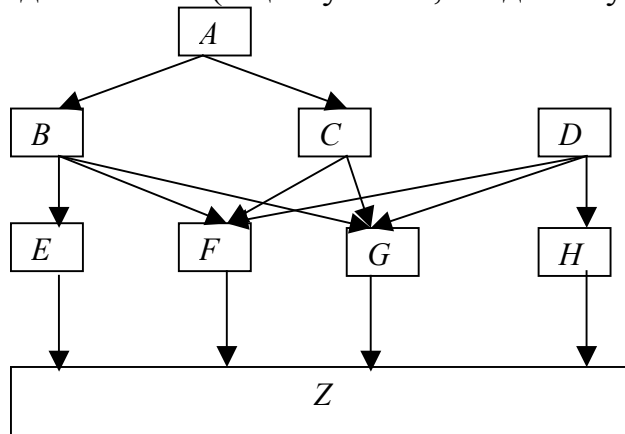


Рис. 4.1. Схема модельованої трофічної мережі

Для визначення поведінки системи застосовуються лише 50 параметрів (рис. 4.2), що на два порядки менше, ніж кількість параметрів у системі такого рангу в природних умовах. Закономірності зміни характеристик моделі допомагають краще зрозуміти складні механізми поведінки природних систем.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
1	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>H</i>	Об'єкт живлення
2		0,9	0,1						<i>A</i> (Спектр живлення виду за кількістю особин)
3					0,6	0,3	0,1		<i>B</i>
4						0,8	0,2		<i>C</i>
5						0,1	0,4	0,5	<i>D</i>
6		9,00	0,90						<i>A</i> (Спектр живлення виду за біомасою)
7					2,40	0,90	0,20		<i>B</i>
8						2,40	0,40		<i>C</i>
9						0,30	0,80	0,50	<i>D</i>
10	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	<i>E</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	<i>H</i>	Основні характеристики виду
11	20	10	9	8	4	3	2	1	Біомаса, мг
12	2,0	1,9	2,0	1,4	0,7	0,5	0,4	0,1	Споживання корму, мг/добу
13	10	20	40	30	110	140	120	250	Початкова чисельність, екз./м <sup>2</sup>
14	0,01	0,05	0,04	0,03	0,12	0,10	0,08	0,07	Плодючість, екз./добу на 1 батьківську особину
15	1000	1000	1000	1000	10000	10000	10000	10000	Верхня межа чисельності

**Рис. 4.2. Основні параметри моделі**

Значення в чарунках А6–Н9 електронної таблиці одержані шляхом перерахування спектра живлення за кількістю особин на їх біомасу – це похідні (допоміжні) величини. Опишемо в загальному вигляді механізм побудови імітаційної моделі (табл. 4.1). Усі параметри системи змінюються дискретно, що характерно для багатьох природних систем: у більшості досліджених видів живих організмів проявляються добові та інші ритми біологічної активності. Протягом кожної доби трофічна активність видів по черзі змінюється: спочатку живиться вид *B*, потім – вид *C*, після цього – вид *D*.

Поточна кількість особин у популяції визначається чисельністю за попередню добу, добовим приростом популяції та знижується за рахунок суми кількості особин, з'їдених видами, які живляться цією популяцією, а також компенсаторним поїданням даного виду (зміни раціону через зниження чисельності інших компонентів живлення) (див. рядки 1–8 табл. 4.1).

Таблица 4.1

Параметри імітаційної моделі з чотирьох трофічних рівнів

№ п/п	Виконувана операція	Приклад функції для 35-го рядка електронної таблиці
1	Розрахунок чисельності виду <i>A</i> , екз.	$A_{35} = A_{34} + A_{P34}$
2	–  – <i>B</i> , екз.	$B_{35} = \text{ЕСЛИ}(B_{34} + A_{Q34} - T_{34} - B_{F34} < 0, 1; 0, 1; B_{34} + A_{Q34} - T_{34} - B_{F34})$
3	–  – <i>C</i> , екз.	$C_{35} = \text{ЕСЛИ}(C_{34} + A_{R34} - U_{34} - B_{G34} < 0, 1; 0, 1; C_{34} + A_{R34} - U_{34} - B_{G34})$

№ п/п	Виконувана операція	Приклад функції для 35-го рядка електронної таблиці
4	-II- $D$ , екз.	$D35=D34+AS34$
5	-II- $E$ , екз.	$E35=ЕСЛИ(E34+AT34-W34-AX34<0,1;0,1;E34+AT34-W34-AX34)$
6	-II- $F$ , екз.	$F35=ЕСЛИ(F34+AU34-Y34-AC34-AG34-AY34-BA34-BC34<0,1;0,1;F34+AU34-Y34-AC34-AG34-AY34-BA34-BC34)$
7	-II- $G$ , екз.	$G35=ЕСЛИ(G34+AV34-AA34-AE34-AI34-AZ34-BB34-BD34<0,1;0,1;G34+AV34-AA34-AE34-AI34-AZ34-BB34-BD34)$
8	-II- $H$ , екз.	$H35=ЕСЛИ(H34+AW34-AK34-BE34<0,1;0,1;H34+AW34-AK34-BE34)$
9	Поточна сумарна чисельність усіх видів	$I35=СУММ(A35:H35)$
10	Маса корму, необхідна для живлення протягом доби для популяції виду $A$ , мг	$J35=A35*A\$12$
11	-II- $B$ , мг	$K35=B35*B\$12$
12	-II- $C$ , мг	$L35=C35*C\$12$
13	-II- $D$ , мг	$M35=D35*D\$12$
14	-II- $E$ , мг	$N35=E35*E\$12$
15	-II- $F$ , мг	$O35=F35*F\$12$
16	-II- $G$ , мг	$P35=G35*G\$12$
17	-II- $H$ , мг	$Q35=H35*H\$12$
18	Необхідна для живлення виду $A$ протягом доби кількість екземплярів виду $B$	$R35=J35*B\$6/((B\$6+C\$6)*B\$11)$
19	-II- $C$	$S35=J35*C\$6/((B\$6+C\$6)*C\$11)$
20	Кількість екземплярів виду $B$ , з'їдена видом $A$ протягом доби	$T35=ЕСЛИ(R35>B35;B35;R35)$
21	Кількість екземплярів виду $C$ , з'їдена видом $A$ протягом доби	$U35=ЕСЛИ(S35>C35;C35;S35)$
22	Необхідна для живлення виду $B$ протягом доби кількість екземплярів виду $E$	$V35=K35*E\$7/((E\$7+F\$7+G\$7)*E\$11)$
23	Кількість екземплярів виду $E$ , з'їдена видом $B$ протягом доби	$W35=ЕСЛИ(V35>E35;E35;V35)$
24	Необхідна для живлення виду $B$ протягом доби кількість екземплярів виду $F$	$X35=K35*F\$7/((E\$7+F\$7+G\$7)*F\$11)$
25	Кількість екземплярів виду $F$ , з'їдена видом $B$ протягом доби	$Y35=ЕСЛИ(F35-X35>0;X35;F35)$

№ п/п	Виконувана операція	Приклад функції для 35-го рядка електронної таблиці
26	Необхідна для живлення виду <i>B</i> протягом доби кількість екземплярів виду <i>G</i>	$Z35=K35*\$G\$7/((\$E\$7+\$F\$7+\$G\$7)*\$G\$11)$
27	Кількість екземплярів виду <i>G</i> , з'їдена видом <i>B</i> протягом доби	$AA35=ЕСЛИ(G35-Z35>0;Z35;G35)$
28	Необхідна для живлення виду <i>C</i> протягом доби кількість екземплярів виду <i>F</i>	$AB35=L35*\$F\$8/((\$F\$8+\$G\$8)*\$F\$11)$
29	Кількість екземплярів виду <i>F</i> , з'їдена видом <i>C</i> протягом доби	$AC35=ЕСЛИ(F35-Y35-AB35>0;AB35;F35-Y35)$
30	Необхідна для живлення виду <i>C</i> протягом доби кількість екземплярів виду <i>F</i>	$AD35=L35*\$G\$8/((\$F\$8+\$G\$8)*\$G\$11)$
31	Кількість екземплярів виду <i>F</i> , з'їдена видом <i>C</i> протягом доби	$AE35=ЕСЛИ(G35-AA35-AD35>0;AD35;G35-AA35)$
32	Необхідна для живлення виду <i>D</i> протягом доби кількість екземплярів виду <i>F</i>	$AF35=M35*\$F\$9/((\$F\$9+\$G\$9+\$H\$9)*\$F\$11)$
33	Кількість екземплярів виду <i>F</i> , з'їдена видом <i>D</i> протягом доби	$AG35=ЕСЛИ(F35-Y35-AC35-AF35>0;AF35;F35-Y35-AC35)$
34	Необхідна для живлення виду <i>D</i> протягом доби кількість екземплярів виду <i>G</i>	$AH35=M35*\$G\$9/((\$F\$9+\$G\$9+\$H\$9)*\$G\$11)$
35	Кількість екземплярів виду <i>G</i> , з'їдена видом <i>D</i> протягом доби	$AI35=ЕСЛИ(G35-AA35-AE35-AH35>0;AH35;G35-AA35-AE35)$
36	Необхідна для живлення виду <i>D</i> протягом доби кількість екземплярів виду <i>H</i>	$AJ35=M35*\$H\$9/((\$F\$9+\$G\$9+\$H\$9)*\$H\$11)$
37	Кількість екземплярів виду <i>H</i> , з'їдена видом <i>D</i> протягом доби	$AK35=ЕСЛИ(H35-AJ35>0;AJ35;H35)$
38	Частина популяції виду <i>B</i> , яка отримала нормальне живлення для початку розмноження без урахування змін у раціоні, викликаних нестачею окремих кормових об'єктів	$AL35=(W35*\$E\$11+Y35*\$F\$11+AA35*\$G\$11)/K35$
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	Добовий приріст чисельності популяції виду <i>A</i> , екз.	$AP35=BK35*A\$14*A35*(\$A\$15-A35)/\$A\$15$

№ п/п	Виконувана операція	Приклад функції для 35-го рядка електронної таблиці
43	–II– <i>B</i> , екз.	AQ35=BH35*B\$14*B35*(B\$15-B35)/B\$15
44	–II– <i>C</i> , екз.	AR35=BI35*C\$14*C35*(C\$15-C35)/C\$15
45	–II– <i>D</i> , екз.	AS35=BJ35*D\$14*D35*(D\$15-D35)/D\$15
46	–II– <i>E</i> , екз.	AT35=ES14*E35*(E\$15-E35)/E\$15
47	–II– <i>F</i> , екз.	AU35=FS14*F35*(F\$15-F35)/F\$15
48	–II– <i>G</i> , екз.	AV35=GS14*G35*(G\$15-G35)/G\$15
49	–II– <i>H</i> , екз.	AW35=HS14*H35*(H\$15-H35)/H\$15
50	Кількість екземплярів виду <i>E</i> , додатково з'їдених видом <i>B</i> через нестачу інших компонентів раціону (видів <i>F</i> та <i>G</i> )	AX35=ЕСЛИ(((1-\$AL35)*\$K35/(\$E\$11+\$F\$11*F35/E35+\$G\$11*G35/E35))>(N35-W35+AT35);0;(1-\$AL35)*\$K35/(\$E\$11+\$F\$11*F35/E35+\$G\$11*G35/E35))
51	Кількість екземплярів виду <i>F</i> , додатково з'їдених видом <i>B</i> через нестачу інших компонентів раціону (видів <i>E</i> та <i>G</i> )	AY35=ЕСЛИ(((1-\$AL35)*\$K35/(\$F\$11+\$E\$11*E35/F35+\$G\$11*G35/F35))>(F35-Y35-AC35-AG35+AU35);0;(1-\$AL35)*\$K35/(\$F\$11+\$E\$11*E35/F35+\$G\$11*G35/F35))
52	Кількість екземплярів виду <i>G</i> , додатково з'їдених видом <i>B</i> через нестачу інших компонентів раціону (видів <i>F</i> та <i>E</i> )	AZ35=ЕСЛИ(((1-\$AL35)*\$K35/(\$G\$11+\$E\$11*E35/G35+\$F\$11*F35/G35))>(G35-AA35-AE35-AI35+AV35);0;(1-\$AL35)*\$K35/(\$G\$11+\$E\$11*E35/G35+\$F\$11*F35/G35))
53	Кількість екземплярів виду <i>F</i> , додатково з'їдених видом <i>C</i> через нестачу виду <i>G</i>	BA35=ЕСЛИ(((1-\$AM35)*\$L35/(\$F\$11+\$G\$11*G35/F35))>(F35-Y35-AC35-AG35+AU35-AY35);0;(1-\$AM35)*\$L35/(\$F\$11+\$G\$11*G35/F35))
54	Кількість екземплярів виду <i>G</i> , додатково з'їдених видом <i>C</i> через нестачу виду <i>F</i>	BB35=ЕСЛИ(((1-\$AM35)*\$L35/(\$G\$11+\$F\$11*F35/G35))>(G35-AA35-AE35-AI35+AV35-AZ35);0;(1-\$AM35)*\$L35/(\$G\$11+\$F\$11*F35/G35))
55	Кількість екземплярів виду <i>F</i> , додатково з'їдених видом <i>D</i> через нестачу інших компонентів раціону (видів <i>G</i> та <i>H</i> )	BC35=ЕСЛИ(((1-\$AN35)*\$M35/(\$F\$11+\$G\$11*G35/F35+\$H\$11*H35/F35))>(F35-Y35-AC35-AG35+AU35-AY35-BA35);0;(1-\$AN35)*\$M35/(\$F\$11+\$G\$11*G35/F35+\$H\$11*H35/F35))
56	Кількість екземплярів виду <i>G</i> , додатково з'їдених видом <i>D</i> через нестачу інших компонентів раціону (видів <i>F</i> та <i>H</i> )	BD35=ЕСЛИ(((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))

№ п/п	Виконувана операція	Приклад функції для 35-го рядка електронної таблиці
57	Кількість екземплярів виду <i>H</i> , додатково з'їдених видом <i>D</i> через нестачу інших компонентів раціону (видів <i>F</i> та <i>G</i> )	$BE35=ЕСЛИ(((1-AN35)*M35/(\$H\$11+\$F\$11*F35/H35+\$G\$11*G35/H35))>(H35-AK35+AW35);0;(1-AN35)*M35/(\$H\$11+\$F\$11*F35/H35+\$G\$11*G35/H35))$
58	Кількість екземплярів виду <i>B</i> , додатково з'їдених видом <i>A</i> через нестачу виду <i>C</i>	$BF35=ЕСЛИ(((1-AO35)*J35/(\$B\$11+\$C\$11*C35/B35))>(B35-T35+AQ35);0;(1-AO35)*J35/(\$B\$11+\$C\$11*C35/B35))$
59	Кількість екземплярів виду <i>C</i> , додатково з'їдених видом <i>A</i> через нестачу виду <i>B</i>	$BG35=ЕСЛИ(((1-AO35)*J35/(\$C\$11+\$B\$11*B35/C35))>(C35-U35+AR35);0;(1-AO35)*J35/(\$C\$11+\$B\$11*B35/C35))$
60	Частина популяції виду <i>B</i> , яка отримала нормальне живлення для початку розмноження з урахуванням коригування раціону, викликаного нестачею окремих кормових об'єктів	$BH35=AL35+(AX35*\$E\$11+AY35*\$F\$11+AZ35*\$G\$11)/K35$
61	–II– <i>C</i>	$BI35=AM35+(BA35*\$F\$11+BB35*\$G\$11)/L35$
62	–II– <i>D</i>	$BJ35=AN35+(BC35*\$F\$11+BD35*\$G\$11+BE35*\$H\$11)/M35$
63	–II– <i>A</i>	$BK35=AO35+(BF35*\$B\$11+BG35*\$C\$11)/J35$
64	Значення індексу різноманіття Сімпсона	$BL35=I35*I35/(A35*A35+B35*B35+C35*C35+D35*D35+E35*E35+F35*F35+G35*G35+H35*H35)$

Маса корму, необхідна для живлення популяції кожного виду (див. рядки 10–17 табл. 4.1), перерозподіляється між окремими компонентами раціону пропорційно трофічній спеціалізації даного виду консумента (див. рядки 18–37 табл. 4.1). Якщо поточне значення чисельності об'єкта живлення менше кількості особин, необхідної для живлення, знижується індекс (див. рядки 38–41 табл. 4.1), що відображає частку особин, які отримали нормальне живлення для початку розмноження (без компенсаторної зміни раціону у відповідь на зниження чисельності об'єктів живлення).

Добовий приріст чисельності популяції (див. рядки 42–49 табл. 7.1) залежить від кількості особин, що отримали нормальне живлення для початку розмноження, чисельності виду за попередню добу. Він знижується в разі наближення чисельності популяції до верхньої межі для даних умов за рівнянням Ферхюльста–Перла [140, 145]:

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

де  $N$  – чисельність популяції;  $r_m$  – коефіцієнт росту популяції;  $k$  – стійка верхня межа чисельності популяції.

За даними Н. Wallin та В. Ekblom [146], отриманими з використанням портативної радарної системи, хижий турун *Poecilus cupreus* L. у випадку низької щільності кормових об'єктів переходить від спрямованого до випадкового пошуку жертви. Зважаючи на це, припускаємо, що компенсаторне насичення консумента в разі зменшення чисельності одного або декількох об'єктів живлення відбувається пропорційно чисельності інших компонентів раціону в середовищі без урахування коефіцієнтів трофічної спеціалізації:

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

де  $E, F, G$  – чисельність видів  $E, F$  та  $G$  у середовищі;  $n_E, n_F, n_G$  – кількість екземплярів відповідних видів, з'їдених видом  $B$ , тому

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

Компенсаторне споживання кормів ( $M$ ) видом  $B$  можна подати у вигляді суми додатків кількості додатково з'їдених екземплярів видів із раціону живлення ( $n_E, n_F, n_G$ ) на масу одного екземпляра ( $m_E, m_F, m_G$ ):

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

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

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

Дані формули застосовані в моделі для розрахунку компенсаторного збільшення споживання консументом об'єктів живлення (див. рядки 50–59 табл. 7.1). Слід зазначити, що крім запропонованого в даній моделі принципу розподілу трофічного навантаження хижака на декілька видів жертв у певних умовах можуть проявлятися й інші механізми трофічного впливу.

Частина популяції, яка отримала нормальне живлення для початку розмноження (з урахуванням коригування раціону, викликаного нестачею окремих кормових об'єктів), розраховується в прикінцевих стовпцях електронної таблиці (див. рядки 60–63 табл. 4.1). Окремо розраховуємо поточну сумарну чисельність усіх видів (див. рядок 9 табл. 4.1) та індекс видової різноманітності Сімпсона (див. рядок 64 табл. 4.1).

Таким чином, у створеній моделі виключена пряма конкуренція між консументами за об'єкти живлення (черговість споживання трофічних ресурсів протягом кожної доби). За умов надлишку кормових об'єктів хижак керується в першу чергу смаковими перевагами, за нестачі будь-якого з компонентів раціону навантаження перерозподіляється на інші види пропорційно їх чисельності. Саме з цим механізмом зміни раціону хижаків пов'язана висока швидкість перебудови структури моделі.

Описана модель характеризується однаковою максимальною пошуковою активністю всіх чотирьох видів хижаків: кожен екземпляр хижака за добу проходить однакову відстань. У природі часто спостерігається різна інтенсивність і площа пошуків (наприклад, територія, що охороняється, у наземних хребетних

тварин або мурах) у видів, які знаходяться на одному трофічному рівні. Ця відмінність від природних екосистем значною мірою визначає структуру моделі.

Для більшості консорцій характерна полігональність (багатовершинність), причому не всі вершини розташовані на одному трофічному рівні (див. рис. 4.1). Види-поліфаги забезпечують об'єднання трофічних ланцюгів (які можна вважати окремими трофічними мережами) у єдину трофічну мережу – консорцію. Наявність таких видів у консорції дає змогу збільшити потік речовин, що проходять через систему, перерозподілити навантаження між окремими вузлами трофічної мережі.

### 4.3. Вплив характеристик видів-конкурентів на стабільність трофічної мережі

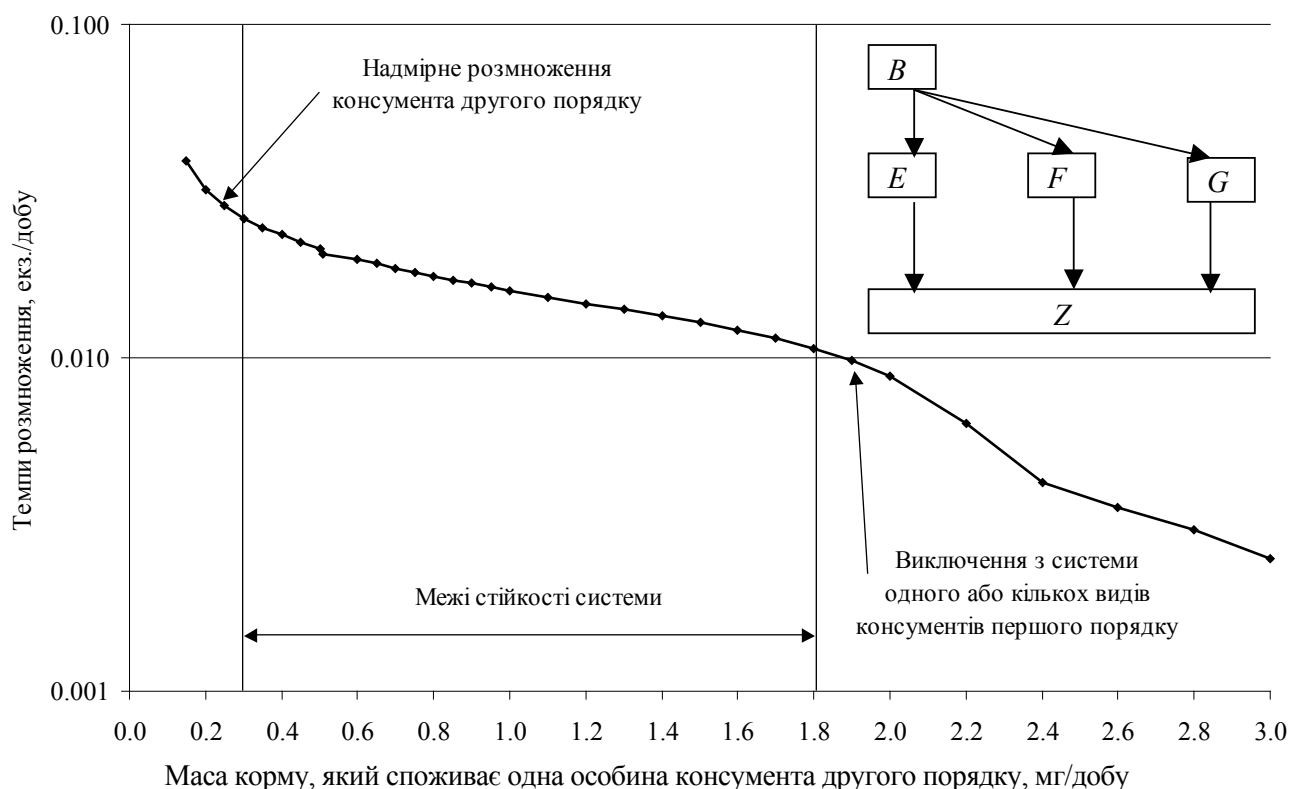
Розглянемо функціонування трофічної мережі, утвореної трьома видами – консументами першого порядку (початкова чисельність видів  $E$ ,  $F$ ,  $G$  дорівнює  $1000 \text{ екз./м}^2$ ) і одним консументом другого порядку (початкова чисельність виду  $B$  дорівнює  $100 \text{ екз./м}^2$ ), чисельність усіх інших видів у трофічній мережі вважатимемо такою, що дорівнює  $0,0001 \text{ екз./м}^2$ . Візьмемо швидкість розмноження всіх видів консументів першого порядку однаковою ( $0,05 \text{ екз./добу}$ ), верхню межу чисельності –  $10\,000 \text{ екз.}$ , а споживання корму – таке, що дорівнює половині маси тіла на добу. Для виду  $B$  вважатимемо масу корму, який з'їдають його особини за добу –  $10\%$  маси тіла. Визначимо із застосуванням функції «Пошук розв'язку» («Поиск решения») залежність між споживанням корму за одиницю часу для виду  $B$  від темпів його розмноження, за яких система буде існувати протягом 200 діб.

Система залишається стабільною в інтервалі маси тіла хижака  $3\text{--}18 \text{ мг}$  ( $1,0\text{--}6,0$  від середньої маси тіла жертв) або за інтенсивності живлення  $0,3\text{--}1,8 \text{ мг/добу}$  (рис. 4.3). У разі виходу за ці межі система розпадається за короткий проміжок часу. Залежність темпів розмноження консумента другого порядку від його розмірів у діапазоні стійкості системи логарифмічна. Темпи розмноження хижака в указаному проміжку знижуються від  $0,026$  до  $0,011 \text{ екз./добу}$  (що в  $2,0\text{--}4,5$  рази нижче темпів розмноження жертв).

Згідно з результатами моделювання для стійкого функціонування трофічної мережі розміри хижака не повинні бути меншими, ніж розміри жертви. В іншому випадку для збереження балансу в трофічній мережі темпи розмноження хижака повинні досягати надто високих, фізіологічно неприпустимих значень. Виняток, що спостерігається у природі, – коли розміри хижака набагато менші за розміри жертви, – стосується лише паразитизму («консервування» багатоденних запасів корму, необхідних для завершення розвитку) і соціального способу життя (коли одну жертву з'їдають декілька особин хижаків; у цьому випадку модельованою одиницею повинна стати колонія, сім'я або зграя хижака як єдиний організм).

Аналогічні обмеження накладає збільшення розмірів хижака відносно розмірів жертв. Якщо розміри хижака набагато перевищують розміри жертв, то темпи розмноження його популяції для стабільності трофічної мережі повинні

наближатися до нуля (шляхом зниження плодючості або збільшення тривалості періоду перед настанням статевої зрілості).



**Рис. 4.3. Залежність між споживанням корму консументами другого порядку від темпів їх розмноження**

Із даного прикладу випливає, що на рівні комплексів видів значну роль відіграють обмеження, створені системами вищого рівня: першочерговим є збереження цілісності трофічної мережі. Цікава закономірність, яка добре ілюструється даною моделлю: із переходом на один рівень до вершини трофічного ланцюга темпи розмноження для забезпечення стабільності системи повинні знижуватися у 2–5 разів. У природних біоценозах це забезпечується одночасними:

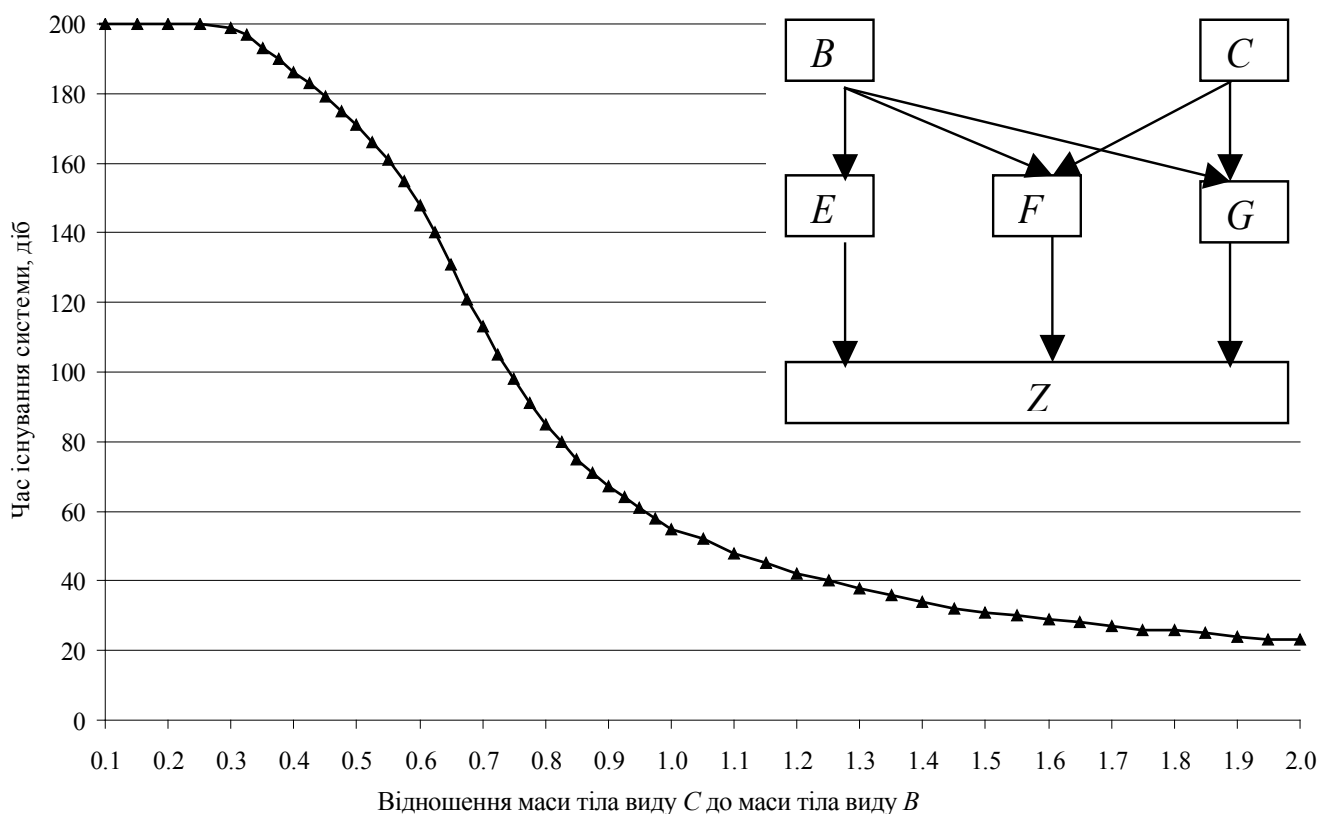
- зменшенням абсолютної плодючості;
- збільшенням тривалості індивідуального розвитку;
- збільшенням смертності на окремих етапах онтогенезу;
- «надбудуванням» над даним елементом трофічної мережі наступного трофічного рівня (у тому числі хижаків, паразитів, захворювань).

#### **4.4. Вплив розмірів конкуруючих видів на тривалість існування системи**

У природі часто спостерігаються ситуації, коли два філогенетично близькі види живляться подібним раціоном і поширені на одній території. У роботах багатьох авторів указується, що розміри видів, які конкурують за об'єкти живлення, повинні різнитися [122–124]. Як приклад М. Бігон зі співавторами [5]

наводить результати конкуренції між декількома видами мурах, розміри тіла яких зменшуються за наявності великого конкурента або збільшуються в умовах співіснування з дрібними видами. Перевіримо цю залежність за допомогою створеної моделі.

Оберемо оптимальний режим функціонування трофічної мережі (рис. 4.3): характеристики видів  $E$ ,  $F$  та  $G$  – як у попередньому прикладі. Біомаса популяції виду  $B$  – 1000 мг (100 екз. по 10 мг) – відповідає 1,0 мг/добу споживання корму за темпів розмноження 0,0159 екз./добу. Розглянемо вплив додатково поміщеного до системи виду  $C$  (кількість – 100 екз.) на термін існування системи. Визначимо термін існування системи як період часу, коли всі види, що входять до її складу, мають чисельність, вищу за нуль. Залежно від темпів споживання кормів видом  $C$  за темпів розмноження та відношення маси корму до маси тіла такої самій, як і у виду  $B$  (тому що види близькі за походженням), період існування системи зменшується вдвічі за умов маси тіла виду-конкурента, що дорівнює 75 % маси тіла виду  $B$  (рис. 4.4).



**Рис. 4.4.** Вплив розмірів хижака-конкурента (вид  $C$ ) на час існування системи

Маса тіла виду  $C$ , менша 30 % від маси тіла виду  $B$ , не впливає на термін існування системи. У разі зміни маси виду  $C$  у діапазоні 30–60 % маси тіла виду  $B$  спостерігається лінійне зменшення тривалості існування системи на 50 діб, пов'язане зі зникненням виду  $F$ . У діапазоні 60–80 % маси виду  $C$  від виду  $B$  термін існування системи різко скорочується з 148 до 85 діб. Подальше збільшення розмірів тіла виду  $C$  не призводить до значного зниження тривалості існування системи.

Таким чином, додавання до трофічної мережі зоофага, який живиться тими самими видами, що й корінний, не призводить до дестабілізації системи, якщо маса тіла нового виду значно менша (10–50 %) від розмірів корінного виду. Моделювання підтвердило спостереження інших авторів, проте слід врахувати, що результати заселення нового виду в екосистему значною мірою залежать від багатьох характеристик, тому для кожної конкретної ситуації необхідно застосовувати свої параметри моделі.

#### 4.5. Вплив кількості трофічних рівнів на темпи споживання трофічною мережею біомаси продуцентів

За спостереженнями у природних угрупованнях [78], збільшення кількості трофічних рівнів у екосистемі знижує інтенсивність потоку енергії, який трансформується системою. Проаналізуємо, чи це так, застосовуючи створену модель. Як тестові характеристики функціонування екосистеми І. П. Герасимов, Ю. А. Ісаков та Д. В. Панфілов [28] запропонували обсяги первинної ( $P_1$ ) та вторинної ( $P_2$ ) продукції, їх відношення ( $P_1/P_2$ ), яке відображає збалансованість кругообігу та інші характеристики. Під час аналізу функціонування трофічної мережі найбільше значення має вторинна продукція. Розглянемо функціонування трофічної мережі, яка містить два та три трофічні рівні (рис. 4.5).

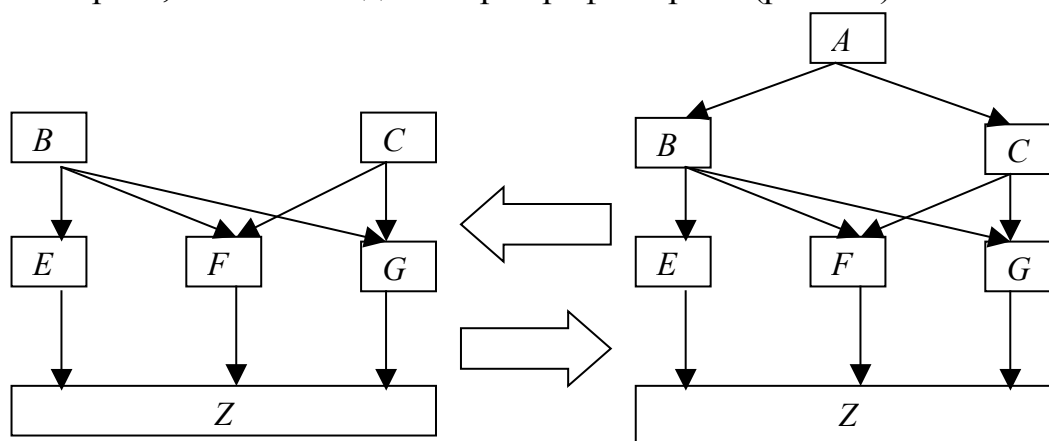


Рис. 4.5. Схема моделі дво- та тривірневої трофічної мережі

Оберемо режим, оптимальний для функціонування дворівневої трофічної мережі, та додамо до неї один вид консумента третього порядку. З'ясуємо вплив чисельності та темпів розмноження цього виду на вторинну продуктивність і час існування системи (табл. 4.2).

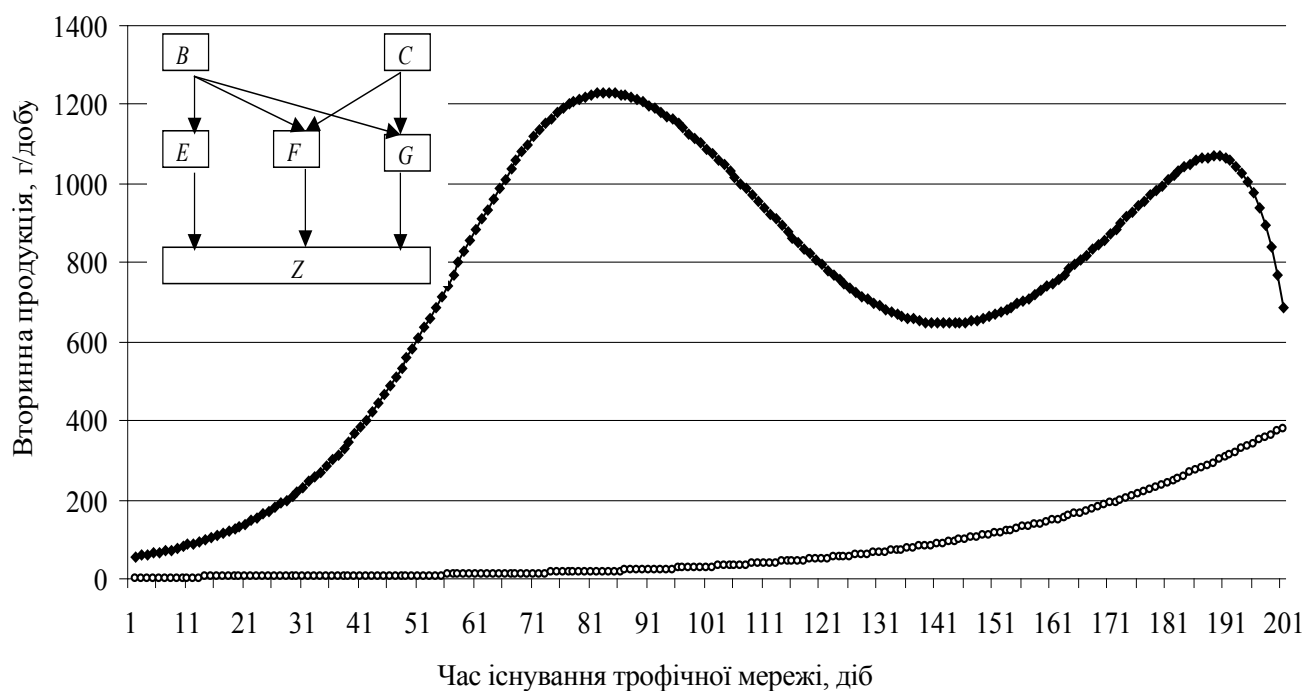
Перший пік вторинної продуктивності консументів першого порядку (рис. 4.6) пов'язаний із ростом чисельності виду  $F$ , другий – із розмноженням виду  $G$ . Проте експоненціальний ріст споживання корму консументами другого порядку призводить до зниження загальної продуктивності системи, зникнення виду  $E$  на 201-шу добу та повного зникнення трьох видів консументів першого порядку на 221-шу добу існування системи.

Вплив чисельності та темпів розмноження консумента третього порядку  
на основні характеристики трофічної мережі

Характеристика	Вид						Вторинна продуктивність
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>E</i>	<i>F</i>	<i>G</i>	
Біомаса, мг	–	10	4	4	3	2	Двохвильова динаміка (рис. 4.6). Сумарна вторинна продуктивність видів першого трофічного рівня – 148,7, другого рівня – 15,5 г/м <sup>2</sup>
Споживання корму, мг/добу	–	2,0	0,4	2,0	1,5	1,0	
Початкова чисельність, екз./м <sup>2</sup>	–	5	10	100	100	100	
Плодовитість, екз./добу на один екземпляр	–	0,0297	0,0143	0,0600	0,0750	0,0500	
Верхня межа чисельності	–	10 000	10 000	10 000	10 000	10 000	
Біомаса, мг	21	10	4	4	3	2	
Споживання корму, мг/добу	3,0	2,0	0,4	2,0	1,5	1,0	Двохвильова динаміка (рис. 4.7). Сумарна вторинна продуктивність видів першого трофічного рівня – 81,5, другого рівня – 6,5, третього рівня – 0,13 г/м <sup>2</sup>
Початкова чисельність, екз./м <sup>2</sup>	1	15,65	12,20	100	100	100	
Плодовитість, екз./добу на один екземпляр	0,0100	0,0297	0,0143	0,0600	0,0750	0,0500	
Верхня межа чисельності	10 000	10 000	10 000	10 000	10 000	10 000	

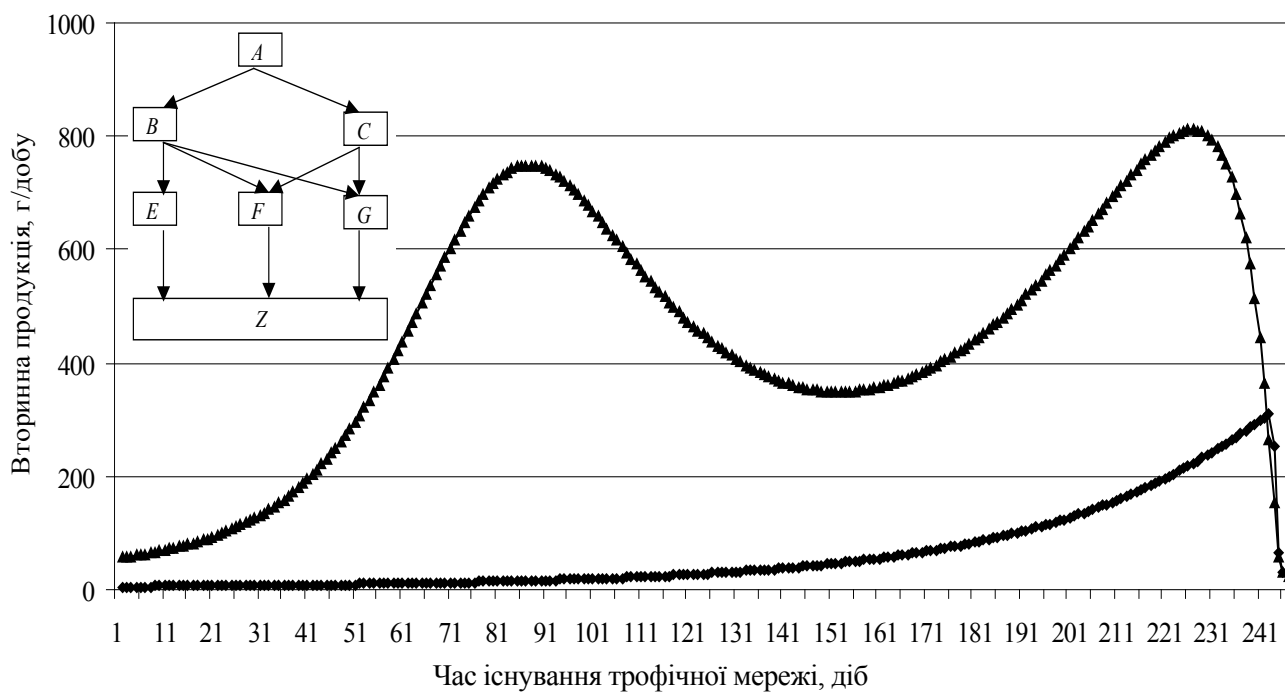
Додамо у трофічну мережу 1 екз./м<sup>2</sup> виду *A* з темпами розмноження удвічі меншими, ніж у видів *B* та *C* (див. табл. 4.2, рис. 4.7). Не змінюючи параметрів для всіх видів, що входять до трофічної мережі (рис. 7.6), визначимо оптимальну початкову чисельність видів *B* та *C*, за якої система буде існувати максимальний проміжок часу. Одержаний розв'язок свідчить про різке скорочення тривалості існування трофічної мережі (до 49 діб, коли зникає вид *E*). Продуктивність трофічної мережі знижується в 86 %, причому для першого трофічного рівня вона знижується в 82 %, для другого – на 137 %.

Таким чином, збільшення кількості трофічних рівнів знижує потік енергії, який проходить через екосистему, що підтверджується спостереженнями у природних умовах. У випадку збільшення темпів розмноження виду, який перебуває на вершині трофічної мережі, термін існування системи експоненціально зменшується. Стабільно може існувати система, у якій темпи розмноження виду, що перебуває на вершині трофічної мережі, наближається до нуля. Зі збільшенням кількості рівнів у трофічній мережі біомаса та продуктивність видів, що перебувають на проміжних рівнях, для забезпечення стабільності системи повинні збільшуватись.



**Рис. 4.6.** Динаміка створення вторинної продукції у трофічній мережі (5 видів) за оптимальних початкових параметрів:

- ◆ – вторинна продукція першого трофічного рівня (видів  $E$ ,  $F$  та  $G$ );
- – вторинна продукція другого трофічного рівня (видів  $B$  та  $C$ )



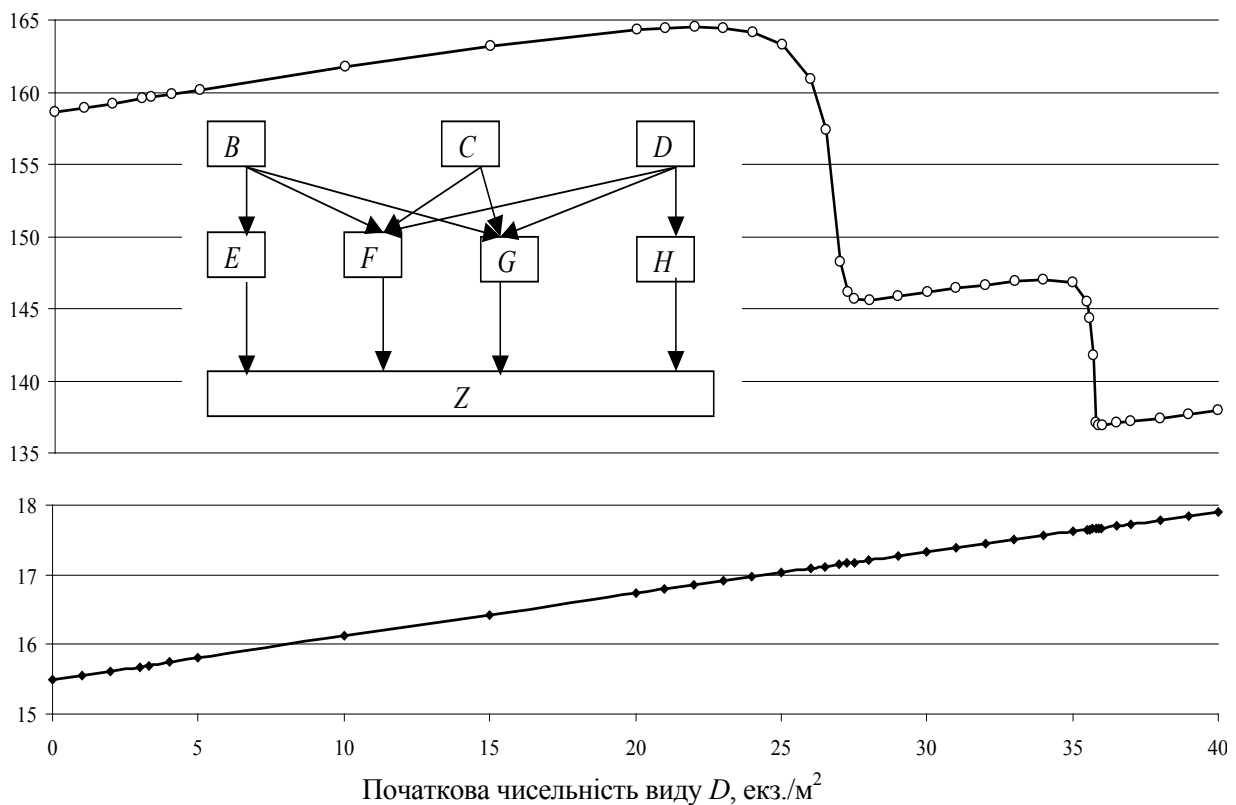
**Рис. 4.7.** Динаміка створення вторинної продукції у трофічній мережі (6 видів) за оптимальних початкових параметрів:

- ▲ – вторинна продукція першого трофічного рівня (видів  $E$ ,  $F$  та  $G$ );
- ◆ – вторинна продукція другого трофічного рівня (видів  $B$  та  $C$ )

#### 4.6. Вплив консументів другого порядку на вторинну продуктивність консументів першого порядку

Можна припустити, що під час спостережень протягом тривалого періоду лінійне збільшення маси консументів другого порядку повинно зумовлювати лінійне зменшення вторинної продуктивності консументів першого порядку. Для перевірки цієї тези розглянемо систему (рис. 4.6), доповнену двома видами: консументом першого (вид *H*) та другого (вид *D*) порядків (рис. 4.8). Параметри виду *D* (див. табл. 4.2) візьмемо такими самими, як і для виду *C* за винятком трофічних переваг (див. рис. 4.2).

Лінійне збільшення біомаси та продуктивності консументів другого порядку викликає структурні перебудови у функціонуванні трофічної мережі (див. рис. 4.8). За чисельності виду *D*, що дорівнює 26,7 та 35,7 екз./м<sup>2</sup>, спостерігається послідовне зникнення видів *G* та *H* раніше, ніж за 200 діб, що позначається на вторинній продуктивності системи. У разі зміни чисельності виду *D* у значних межах (від 0 до 22 та від 28 до 34 екз./м<sup>2</sup>) має місце невелике збільшення вторинної продуктивності, пов'язане з перерозподілом трофічного навантаження між консументами другого порядку та наявністю верхньої межі їх чисельності.



**Рис. 4.8.** Вплив початкової чисельності виду *D* на вторинну продукцію трофічної мережі:

- – вторинна продукція першого трофічного рівня (видів *E*, *F*, *G* та *H*);
- ◆ – вторинна продукція другого трофічного рівня (видів *B*, *C* та *D*)

Таким чином, лінійні зміни окремих параметрів трофічної мережі здатні викликати значну її структурну перебудову. Гіпотеза про лінійне зменшення

вторинної продуктивності консументів першого трофічного рівня не справджується. Розглянута модель ілюструє дію на рівні біологічного угруповання принципу діалектики про перехід кількості в якість.

#### **4.7. Роль системних обмежень розмірів тіла та швидкості збільшення чисельності популяцій у функціонуванні трофічних мереж**

Моделювання дифузних систем становить значний інтерес як із теоретичного, так і з практичного погляду. У дифузних, “погано організованих” системах часто неможливо виявити, який із параметрів системи обумовлює її поведінку. Продуктивність визначається взаємною комбінацією декількох параметрів системи. Існують єдині закономірності організації дифузних систем на різних рівнях організації матерії. Із переходом на вищий рівень ступінь детермінованості зменшується, оскільки кожен з елементів (підсистем) системи функціонує за власними законами. Крім внутрішньосистемних обмежень, які встановлюються щодо елементів та підсистем, велике значення мають обмеження, обумовлені системами вищого рівня. Так, на прикладі консорції дуба бачимо, що чисельність зоофагів першого порядку визначається не тільки складом і чисельністю фітофагів і зоофагів вищих порядків (внутрішньосистемні обмеження), а й походженням та еволюцією едафотопу, кліматичними особливостями місця розташування консорції (обмеження, створені системами вищого порядку).

З’ясуємо, які внутрішньосистемні обмеження для характеристик популяцій устанавлює консорція. У результаті аналізу імітаційної моделі трофічної мережі, що складається з трьох трофічних рівнів, визначено таке. Стійкість системи обумовлюється оптимальним співвідношенням швидкості росту популяцій різних рівнів трофічної мережі та інтенсивністю споживання корму, пов’язаною з розмірами організму.

Темпи росту чисельності популяції зменшуються 1) у разі зменшення індивідуальної плодючості; 2) збільшення тривалості індивідуального розвитку; 3) підвищення смертності на окремих етапах онтогенезу; 4) «надбудовування» над даним елементом трофічної мережі наступного трофічного рівня (хижаків, паразитів, захворювань).

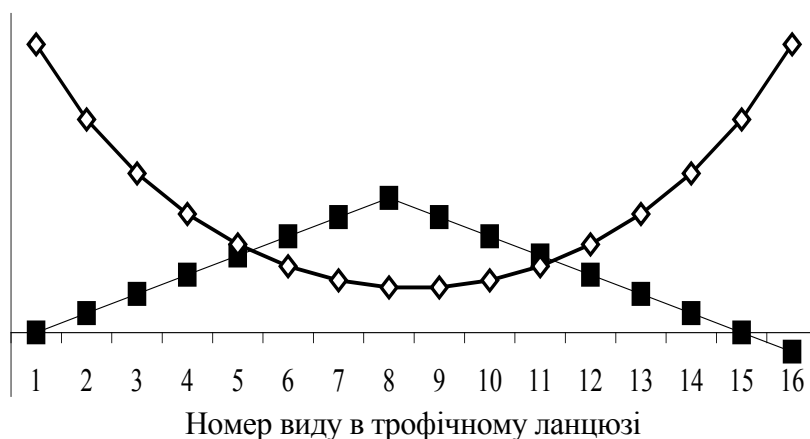
Із переходом на вищі рівні трофічної мережі швидкість росту популяції для забезпечення стабільності всієї системи повинна зменшуватися, а у видів, які перебувають на вершині трофічної мережі, – наближатися до нуля. Відхилення від цього принципу можливі тільки в разі значних відмінностей розмірів тіла видів одного трофічного рівня.

Якщо розміри хижака значно перевищують розміри жертви (планктоноідні риби, комахоїдні птахи тощо), швидкість його розмноження для забезпечення стабільності системи має бути на декілька порядків нижча від темпів розмноження жертви. Хижак не повинен бути меншим за жертву, інакше значна частина біомаси жертви буде втрачена для даного трофічного ланцюга (потрапить до детритних

ланцюгів живлення). У природі спостерігаються два механізми елімінації обмежувального тиску максимальної для даного трофічного рівня швидкості росту чисельності популяції. Перший – соціальний спосіб життя, коли одна жертва використовується для живлення багатьох екземплярів хижаків (мурах, гієн, вовків, які полюють групами), тоді родину або колонію даного виду з екологічного погляду доцільніше вважати єдиним організмом. Часто не тільки хижаки, а й жертви переходять до соціальності (косяки планктоноїдних риб, зграї ссавців, групи гусені кільчастого шовкопряда, групи личинок окремих видів пильщиків).

Існування зворотної залежності між розмірами тіла та швидкістю розмноження підтверджується збільшенням розмірів організмів на вищих трофічних рівнях на початку трофічних ланцюгів. На вершині трофічного ланцюга часто має місце таке ж експоненціальне зменшення розмірів (багатоклітинних паразитів, хвороботворних мікроорганізмів, сапрофагів та детритофагів) для забезпечення максимально швидкого споживання речовини та переробки енергії консумента нижчого порядку (збільшення швидкості розмноження).

Таким чином, маса тіла у трофічній мережі спочатку збільшується, а на вершині ланцюга живлення – зменшується. Швидкість розмноження, навпаки, максимальна на термінальних ділянках трофічного ланцюга (рис. 4.9). Подібний біоценоз можна спостерігати у водних екосистемах, де продуценти – планктонні водорості.



**Рис. 4.9. Залежність розмірів організму та темпів росту чисельності його популяції від положення у трофічному ланцюзі планктонних біоценозів:**

◇ – темпи росту чисельності популяції; ■ – розмір організму

У наземному середовищі розміри продуцентів найчастіше значно перевищують максимальні розміри консументів. Для лісового біогеоценозу характерні розгалужені трофічні ланцюги з циклічною зміною розмірів консументів. Розглянемо два ланцюги живлення, вивчені в одному з найскладніших варіантів лісових біоценозів – консорції дуба, дещо спростивши їх:

1) дуб звичайний (листовий опад) – бактеріальне та грибне розкладання опадів – дощовий черв'як – землерийка – куниця – іксодовий кліщ – боррелія;

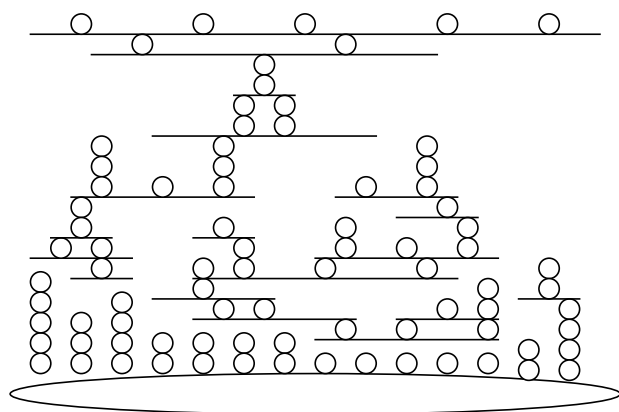
2) дуб звичайний (листовий опад) – бактеріальне та грибне розкладання опадів – личинки двокрилих – личинки турунів – личинки ковалика сірого –

бурозубка – лисиця (природна загибель) – личинки двокрилих – стафілін – комахоїдний птах – хижий птах (екскременти) – бактеріальне розкладання – колемболи та орибатиди – турун – комахоїдний птах – пухойд.

У першому випадку темпи зростання чисельності популяції та розміри організмів аналогічні наведеним (див. рис. 4.9). У другому випадку чітко проявляється циклічність зміни розмірів і темпів збільшення чисельності популяції у трофічному ланцюзі. Ці типи трофічних ланцюгів у різних співвідношеннях представлені в окремих типах лісових біогеоценозів.

Із практичного погляду доцільно розглянути консорції дуба як сукупність окремих трофічних ланцюгів із більшою або меншою кількістю елементів, які об'єднуються видами-поліфагами (рис. 4.10). Через наявність у біогеоценозі поліфагів важко точно визначити кількість трофічних рівнів, оскільки один вид може займати різне положення одночасно в декількох трофічних ланцюгах. Найбільше до подібного утворення підходить назва “трофічна мережа”.

Кількість видів, які входять до консорції дуба, у різних умовах може відрізнятися в декілька десятків разів. Крім трофічних зв'язків у біогеоценозі наявні різні типи біологічних взаємодій, тому не можна зводити складну природну систему до сукупності диференціальних рівнянь, які відображають переміщення біомаси між популяціями. Проте без формалізації (спрощення) системи неможливо виявити більшість закономірностей її функціонування.



**Рис. 4.10. Схематичне зображення консорції:**

- – популяція продуцента;
- – популяції консументів;
- – трофічна спеціалізація видів-поліфагів

Екологічну нішу – «професію» або «кваліфікацію» виду в екосистемі – часто неправильно розуміють лише як сукупність вимог живого організму до умов навколишнього середовища (абіотичних і біотичних факторів) [138]. Не меншу роль у визначенні екологічної ніші відіграє наявність у системі «вакансії» для існування певного виду, у встановленні якої важлива трофічна спеціалізація, розміри тіла та темпи росту чисельності його популяції.

Для забезпечення стабільності структури трофічної мережі розміри хижака повинні відповідати розмірам жертви. Зменшення розмірів хижака має бути пов'язане зі збільшенням швидкості його розмноження. Значно більші розміри хижака порівняно з розмірами жертви пов'язані з різким зменшенням темпів його розмноження. У процесі переходу вгору по рівнях трофічної мережі швидкість розмноження зменшується, наближаючись до нуля на вершині трофічної мережі.

### Завдання для самостійної роботи

1. Створіть модель трирівневої трофічної мережі з двома видами-конкурентами на кожному рівні. При цьому два види другого трофічного рівня живляться видами першого трофічного рівня, не надаючи перевагу жодному з них. Це саме стосується і видів третього трофічного рівня. Як зразок можна обрати параметри популяцій, наведені на рис. 4.2 та в табл. 4.2. Укажіть, чи можливе існування такої трофічної мережі протягом тривалого часу. Підберіть параметри темпів розмноження та початкової чисельності, за яких система буде існувати максимальний проміжок часу.

2. Створіть модель популяції великої планктоноїдної тварини, підберіть параметри темпів розмноження популяцій декількох видів паразитичних тварин (екто- та ендопаразитів, пряма конкуренція між якими відсутня). З'ясуйте, які екологічні чинники (крім гіперпаразитизму) здатні забезпечити стабільне існування такої трофічної мережі? Змодельуйте вплив (періодичний або постійний) виділених вами екологічних чинників.

## ВИСНОВКИ

Моделювання – важливий етап екологічного дослідження, без якого неможливе детальне розуміння стану популяції безхребетних тварин. Побудову моделі починають, застосовуючи дані для оптимальних умов; потім послідовно її ускладнюють: збільшують кількість параметрів популяції, чинників навколишнього середовища тощо. У разі досягнення певної межі подальше ускладнення моделі не дає змоги виявити нові явища та характеристики системи. На другому етапі переходять до спрощення та оптимізації моделі: відмовляються від “зайвих” параметрів, оптимізують функції, проводять підбір різних алгоритмів. На третьому етапі у модель вводять чинники навколишнього середовища: хижаків, паразитів, об’єкти живлення, зміну кліматичних умов.

Створення імітаційної моделі справджує себе тільки за умови її всебічного застосування з практичною або науковою метою. Для підвищення достовірності отриманих висновків необхідно результати моделювання порівняти з літературними даними або додатковими результатами власних спостережень у природних умовах. Проте мета імітаційного моделювання – не передбачення фактичних результатів спостережень у природі, а виявлення механізмів взаємодії між елементами та підсистемами системи, що моделюється. Моделювання популяції безхребетних тварин дозволяє порівняти процеси її впливу на навколишнє середовище в умовах різних рівнів чисельності, темпів розмноження, інтенсивності й тривалості впливу екологічних чинників тощо.

На кожне випробування створеної моделі дослідник витрачає декілька хвилин, у той час як спостереження у природних умовах потребують на два–чотири порядки більше часу. Крім того, дослідити всі варіанти поведінки системи (наприклад вплив популяції на елементи навколишнього середовища) у природних умовах неможливо.

Таким чином, імітаційне моделювання розширює межі екологічного дослідження, обумовлює більш глибоке розуміння процесів, що відбуваються у природних і штучних екосистемах.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1. Апостолов, Л. Г. Вредная энтомофауна лесных биогеоценозов Центрального Приднепровья [Текст] / Л. Г. Апостолов. – К.: Вища шк., 1981. – 232 с.
2. Арнольди, Л. В. Краткие методические указания по изучению консортивных связей насекомых при биокомплексных исследованиях [Текст] / Л. В. Арнольди // Программно-методическая записка по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. – М.; Л., 1960. – С. 9–14.
3. Арнольди, Л. В. Консорции и типы консортивных связей [Текст] / Л. В. Арнольди, И. В. Борисова, И. С. Скалон // Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. – Л., 1969. – Ч. 2. – С. 21–26.
4. Беклемишев, В. Н. О классификации биогеоценологических (симфизиологических) связей [Текст] / В. Н. Беклемишев // Бюллетень МОИП. – 1951. – Т. 55, № 5. – С. 3–30.
5. Бигон, М. Экология. Особи, популяції і сообщества [Текст]: в 2 т. / М. Бигон, Д. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.; Т. 2. – 477 с.
6. Боровиков, В. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере: для профессионалов [Текст] / В. Боровиков. – СПб.: Питер, 2003. – 688 с.
7. Бригадиренко, В. В. Использование компонентного анализа в изучении сообществ гигрофильных видов жуужелиц (Coleoptera: Carabidae) [Текст] / В. В. Бригадиренко // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2002. – Т. 10, вып. 1–2. – С. 124–129.
8. Бригадиренко, В. В. Использование топологических спектров в зоологической диагностике почв на примере семейства жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) [Текст] / В. В. Бригадиренко // Экология и ноосферология. – 2003. – Т. 13, № 1–2. – С. 119–130.
9. Бригадиренко, В. В. Основы систематики коммах [Текст]: навч. посіб. / В. В. Бригадиренко. – Д.: РВВ ДНУ, 2003. – 204 с.
10. Бригадиренко, В. В. Пространственно-функционально-разметные модели в изучении сообществ почвенных и наземных беспозвоночных [Текст] / В. В. Бригадиренко // Тези VI з'їзду Укр. энтомол. т-ва. – Біла Церква, 2003. – С. 15–16.
11. Бригадиренко, В. В. Воздействие условий среды на состав животного населения подстилки и фитоценоз лесных экосистем степной зоны Украины [Текст] / В. В. Бригадиренко // Лісівництво і агролісомеліорація. – 2004. – Вип. 106. – С. 77–83.
12. Бригадиренко, В. В. Использование дискриминантного анализа для определения индикаторной ценности вида в зоологической диагностике почв [Текст] / В. В. Бригадиренко // Сибирская зоологическая конференция. – Новосибирск, 2004. – С. 22–23.

13. Бригадиренко, В. В. Использование имитационного моделирования при изучении популяций *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae) [Текст] / В. В. Бригадиренко // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2004. – Вип. 12, т. 2. – С. 15–22.
14. Бригадиренко, В. В. Використання методів імітаційного моделювання при вивченні впливу популяцій безхребетних тварин на навколишнє середовище [Текст] / В. В. Бригадиренко // Загальна і прикладна ентомологія в Україні: тези конф., присвяченій пам'яті В. Г. Доліна. – Л., 2005. – С. 46–47.
15. Бригадиренко, В. В. Имитационное моделирование популяций при исследовании разнообразия энтомофауны [Текст] / В. В. Бригадиренко // Экология и ноосферология. – 2005. – Т. 16, № 1. – С. 89–100.
16. Бригадиренко, В. В. Исследование функционирования трофических сетей методами имитационного моделирования [Текст] / В. В. Бригадиренко // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2005. – Вип. 13, т. 2. – С. 24–38.
17. Бригадиренко, В. В. Планирование экспериментов при изучении спектров питания почвенных беспозвоночных [Текст] / В. В. Бригадиренко // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв: материалы 4-го (14-го) Всерос. совещ. по почв. зоологии. – Тюмень, 2005. – С. 50–51.
18. Бригадиренко, В. В. Статика піраміди біомас або динаміка видового різноманіття? [Текст] / В. В. Бригадиренко // Екол. вісн. – 2005. – № 1. – С. 5–7.
19. Бригадиренко, В. В. Экологические аспекты взаимодействия муравьев (*Hymenoptera, Formicidae*) с подстилочными беспозвоночными в условиях степных лесов [Текст] / В. В. Бригадиренко // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель. – Д., 2005. – Вип. 9 (34). – С. 181–192.
20. Бригадиренко, В. В. Возможности использования напочвенных беспозвоночных для индикации градаций увлажнения эдафотопы в лесных экосистемах [Текст] / В. В. Бригадиренко // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія. – 2006. – Вип. 14, т. 1. – С. 21–26.
21. Бригадиренко, В. В. Система трофоконсортивных зв'язків підстилкових безхребетних заплавних дібров степової зони України [Текст] / В. В. Бригадиренко, В. О. Слинько // Наук. вісн. Чернів. ун-ту. Біологія. – 2005. – Вип. 257. – С. 42–50.
22. Бровдий, В. М. Семейство листоеды – *Chrysomelidae* [Текст] / В. М. Бровдий // Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений: в 3 т. / под ред. В. П. Васильева. – К., 1974. – Т. 2. – С. 49–88.
23. Бяллович, Ю. П. Биogeоценологические горизонты [Текст] / Ю. П. Бяллович // Тр. МОИП. – 1960. – Т. 3. – С. 43–61.
24. Варли, Д. К. Экология популяций насекомых [Текст] / Д. К. Варли, Д. Р. Градуэл, М. П. Хассел. – М.: Колос, 1978. – 222 с.
25. Василевич, В. И. Очерки теоретической фитоценологии [Текст] / В. И. Василевич. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
26. Волчанецкий, И. Б. К вопросу о формировании фауны полезащитных полос [Текст] / И. Б. Волчанецкий, С. И. Медведев // Тр. НИИ биологии Харьк. гос. ун-та. – Х.: ХГУ, 1950. – Т. 14–15. – С. 7–31.

27. Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений [Текст]: в 3 т. / под ред В. П. Васильева. – К.: Урожай, 1973. – Т. 1. – 496 с.
28. Герасимов, И. П. Внутренний оборот веществ в главных типах природных экосистем на территории СССР [Текст] / И. П. Герасимов, Ю. А. Исаков, Д. В. Панфилов // Изв. АН СССР. Сер. география. – 1972. – № 2. – С. 5–11.
29. Гиляров, М. С. Почвенная фауна лесных насаждений и открытых степных пространств бассейна р. Деркул [Текст] / М. С. Гиляров // Тр. Ин-та леса АН СССР. – 1956. – Вып. 30. – С. 235–277.
30. Гиляров, М. С. Кивсяки (Juloidea) восточной части Украинской ССР и их роль в процессах почвообразования [Текст] / М. С. Гиляров // Почвоведение. – 1957. – № 6. – С. 74–70.
31. Гиляров, М. С. Зоологический метод диагностики почв [Текст] / М. С. Гиляров. – М.: Наука, 1965. – 278 с.
32. Гиляров, М. С. Беспозвоночные животные и лесные биогеоценозы [Текст] / М. С. Гиляров // Лесоведение. – 1967. – № 2. – С. 27–35.
33. Гиляров, М. С. Почвенный ярус биоценозов суши [Текст] / М. С. Гиляров // Успехи современной биологии. – 1968. – Т. 66, № 1 (4). – С. 121–136.
34. Гиляров, М. С. Беспозвоночные животные – разрушители подстилки [Текст] / М. С. Гиляров // Экология. – 1970. – № 2. – С. 8–21.
35. Гиляров, М. С. Жизнь в почве [Текст] / М. С. Гиляров, Д. А. Криволицкий. – М.: Мол. гвардия, 1985. – 191 с.
36. Гиляров, М. С. Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков и круговороте веществ [Текст] / М. С. Гиляров, Б. Р. Стриганова // Итоги науки и техники. Зоология беспозвоночных. Почвенная зоология. – М., 1978. – Т. 5. – С. 3–69.
37. Грицан, Ю. І. Екологічні основи перетворюючого впливу лісової рослинності на степове середовище [Текст] / Ю. І. Грицан. – Д.: ДНУ, 2000. – 300 с.
38. Дгебуадзе, Ю. Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб [Текст] / Ю. Ю. Дгебуадзе. – М.: Наука, 2001. – 276 с.
39. Дідух, Я. П. Популяційна екологія [Текст] / Я. П. Дідух. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
40. Добровольский, Г. В. Функции почв в биосфере и экосистемах [Текст] / Г. В. Добровольский, Е. Д. Никитин. – М.: Наука, 1990. – 270 с.
41. Докучаев, В. В. Русский чернозем [Текст] / В. В. Докучаев. – СПб., 1883. – 375 с.
42. Дубина, А. А. Роль подстилки в жизни степного леса [Текст] / А. А. Дубина // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Д., 1977. – С. 46–49.
43. Дылис, Н. В. О структуре консорций [Текст] / Н. В. Дылис // Журн. общ. биологии. – 1973. – Т. 34, № 4. – С. 575–580.
44. Емельянов, И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем [Текст] / И. Г. Емельянов. – К.: Междунар. Соломонов ун-т, 1999. – 168 с.
45. Жерихин, В. В. Насекомые в экосистемах суши [Текст] / В. В. Жерихин // Историческое развитие класса насекомых. – М., 1980. – С. 189–224.

46. Зенякин, Л. А. Изучение путей расселения и полетов колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в зависимости от метеорологических факторов и физиологического состояния насекомого [Текст] / Л. А. Зенякин, Н. Н. Карпунина // Колорадский жук и меры борьбы с ним. – М., 1955. – С. 60–72.
47. Злотин, Р. И. Зональные особенности населения наземных животных [Текст] / Р. И. Злотин. – М.: Наука, 1966. – 125 с.
48. Злотин, Р. И. Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем [Текст] / Р. И. Злотин, К. С. Ходашова. – М.: Наука, 1974. – 192 с.
49. Кадыров, Х. К. Синтез математических моделей биологических и медицинских систем [Текст] / Х. К. Кадыров, Ю. Г. Антомонов. – К.: Наук. думка, 1974. – 223 с.
50. Калинина, В. Н. Математическая статистика [Текст] / В. Н. Калинина, В. Ф. Панкин. – М.: Высш. шк., 1998. – 336 с.
51. Клауснитцер, Б. Экология городской фауны [Текст] / Б. Клауснитцер – М.: Мир, 1990. – 246 с.
52. Козловская, Л. С. Роль почвенных беспозвоночных в трансформации органического вещества почвы [Текст] / Л. С. Козловская. – Л.: Наука, 1976. – 211 с.
53. Коли, Г. Анализ популяций животных [Текст] / Г. Коли. – М.: Мир, 1979. – 364 с.
54. Количественные методы в почвенной зоологии [Текст] / Ю. Б. Бызова [и др.]. – М.: Наука, 1987. – 288 с.
55. Королькова, Г. Е. Влияние птиц на численность вредных насекомых [Текст] / Г. Е. Королькова. – М.: АН СССР, 1963. – 127 с.
56. Коросов, А. В. Имитация экологических объектов в среде Excel [Текст] / А. В. Коросов // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. – Петрозаводск, 1999. – С. 83–84.
57. Коросов, А. В. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel [Текст] / А. В. Коросов // Экология. – 2002. – № 2. – С. 144–147.
58. Коросов, А. В. Экологические приложения компонентного анализа [Текст] / А. В. Коросов. – Петрозаводск: Петрозавод. гос. ун-т, 1996. – 152 с.
59. Криволицкий, Д. А. Радиоэкология сообществ наземных животных [Текст] / Д. А. Криволицкий. – М.: Энергоатомиздат, 1983. – 87 с.
60. Криволицкий, Д. А. Почвенная фауна в экологическом контроле [Текст] / Д. А. Криволицкий. – М.: Наука, 1994. – 240 с.
61. Курчева, Г. Ф. Роль почвенных животных и гумификация растительных остатков [Текст] / Г. Ф. Курчева. – М.: Наука, 1971. – 156 с.
62. Лаврик, В. І. Методи математичного моделювання в екології [Текст] / В. І. Лаврик. – К.: Фітосоціоцентр, 1998. – 131 с.
63. Лакин, Г. Ф. Биометрия [Текст] / Г. Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
64. Ларченко, К. И. Критический обзор зарубежной литературы по вопросам биологии колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) [Текст] / К. И. Ларченко // Колорадский жук и меры борьбы с ним. – М., 1955. – С. 7–41.
65. Ларченко, К. И. Питание и диапауза колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) [Текст] / К. И. Ларченко // Там же. – С. 42–59.

66. Леонтьук, А. С. Информационный анализ в морфологических исследованиях [Текст] / А. С. Леонтьук. – Мн.: Навука і тэхніка, 1981. – 160 с.
67. Локшина, И. Е. Многоножки (Diplopoda) центральной части широколиственных лесов Русской равнины [Текст] / И. Е. Локшина // Влияние животных на продуктивность лесных биоценозов. – М., 1966. – С. 192–202.
68. Мазинг, В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов [Текст] / В. В. Мазинг // Тр. МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 117–126.
69. Мазинг, В. В. К вопросу эволюции биогеоценологических систем [Текст] / В. В. Мазинг // Там же. – 1970. – Т. 38. – С. 95–107.
70. Майр, Э. Зоологический вид и эволюция [Текст] / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 598 с.
71. Майр, Э. Популяции, виды и эволюция [Текст] / Э. Майр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
72. Максимов, А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз [Текст] / А. А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1984. – 250 с.
73. Медоуз, Д. Х. За пределами роста [Текст] / Д. Х. Медоуз, Д. Л. Медоуз, Й. Рандерс. – М.: Прогресс, 1994. – 304 с.
74. Методы синтеза динамических моделей биологических систем [Текст] / под ред. М. А. Ханина // Методы математической биологии. – К.: Вища шк., 1981. – Т. 3. – 328 с.
75. Методы синтеза дискретных моделей биологических систем [Текст] / под ред. А. А. Летичевского // Методы математической биологии. – К.: Вища шк., 1983. – Т. 6. – 264 с.
76. Налимов, В. В. Теория эксперимента [Текст] / В. В. Налимов. – М.: Наука, 1971. – 207 с.
77. Наумов, Н. П. Структура и саморегуляция биологических макро-систем [Текст] / Н. П. Наумов // Биологическая кибернетика. – М., 1977. – С. 336–397.
78. Одум, Ю. Основы экологии [Текст] / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
79. Орлова, И. В. Происхождение цикла развития колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) на некоторых диких видах и межвидовых гибридах картофеля как показатель их перспективности для селекции устойчивых сортов [Текст] / И. В. Орлова // Колорадский жук и меры борьбы с ним. – М., 1955. – С. 143–149.
80. Основы лесной биогеоценологии [Текст] / под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. – М.: Наука, 1964. – 574 с.
81. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях [Текст] / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
82. Петрушенко, Л. А. Самодвижение материи в свете кибернетики [Текст] / Л. А. Петрушенко. – М.: Наука, 1971. – 292 с.
83. Пианка, Э. Эволюционная экология [Текст] / Э. Пианка. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
84. Популяционная динамика лесных насекомых [Текст] / А. С. Исаев [и др.]. – М.: Наука, 2001. – 374 с.

85. Постолаке, Г. Г. Лесная подстилка в круговороте веществ [Текст] / Г. Г. Постолаке. – Кишинев: Штиинца, 1976. – 178 с.
86. Пришутова, З. Г. Динамика половой и возрастной структуры популяций и жизненный цикл *Rossiulus kessleri* (Diplopoda) [Текст] / З. Г. Пришутова // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, № 5. – С. 691–697.
87. Пришутова, З. Г. Некоторые особенности экологии кивсяка *Rossiulus kessleri* (Diplopoda, Julidae) в степной зоне [Текст] / З. Г. Пришутова // Там же. – Т. 67, № 11. – С. 1652–1660.
88. Пришутова, З. Г. Морфометрический анализ частей тела и межпопуляционная изменчивость у кивсяка *Rossiulus kessleri* (Julidae) [Текст] / З. Г. Пришутова // Там же. – 2001. – Т. 80, № 7. – С. 789–796.
89. Пришутова, З. Г. Особенности постэмбрионального роста кивсяка *Rossiulus kessleri* (Julidae) [Текст] / З. Г. Пришутова // Там же. – Т. 80, № 8. – С. 937–945.
90. Работнов, Т. А. О консорциях [Текст] / Т. А. Работнов // Бюллетень МОИП. Отд. биологии. – 1969. – Т. 74, № 4. – С. 109–116.
91. Работнов, Т. А. Значение консортивных связей в определении взаимных отношений растений в фитоценозах [Текст] / Т. А. Работнов // Бюллетень МОИП. Отд. биологии. – 1970. – Т. 75, № 2. – С. 68–75.
92. Работнов, Т. А. Некоторые вопросы изучения консорций [Текст] / Т. А. Работнов // Журн. общ. биологии. – 1973. – Т. 34, № 3. – С. 407–416.
93. Рафес, П. М. Роль и значение растительноядных насекомых в лесу [Текст] / П. М. Рафес. – М.: Наука, 1968. – 235 с.
94. Родин, Л. Е. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара [Текст] / Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич. – М.; Л.: Наука, 1965. – 263 с.
95. Розенберг, Г. С. Модели в фитоценологии [Текст] / Г. С. Розенберг. – М.: МГУ, 1984. – 226 с.
96. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика [Текст] / П. Ф. Рокицкий. – Мн.: Вышэйш. шк., 1967. – 326 с.
97. Рост *Rossiulus kessleri* (Lohm.) (Diplopoda, Julidae) на пищевом субстрате, обогащенном витаминами и аминокислотами [Текст] / Н. А. Дубова, А. В. Жулидов, А. Д. Покаржевский, А. А. Гусев // Почвенная фауна Северной Европы. – М., 1987. – С. 163–165.
98. Сергеева, Т. К. Сезонная динамика питания *Pterostichus oblongopunctatus* (Coleoptera, Carabidae) [Текст] / Т. К. Сергеева, С. Ю. Грюнталь // Зоол. журн. – 1988. – Т. 67, № 4. – С. 548–556.
99. Сергеева, Т. К. Сезонные изменения питания жужелицы *Agonum assimile* (Coleoptera, Carabidae) [Текст] / Т. К. Сергеева, С. Ю. Грюнталь // Там же. – Т. 67, № 10. – С. 1589–1592.
100. Сергеева, Т. К. Связи жужелиц рода *Pterostichus* с кормовыми ресурсами [Текст] / Т. К. Сергеева, С. Ю. Грюнталь // Там же. – 1990. – Т. 69, № 3. – С. 32–41.
101. Соколов, Д. Ф. О роли кивсяков в разложении органического вещества в почве под лесными насаждениями [Текст] / Д. Ф. Соколов // Доклады АН СССР. – 1955. – Т. 100, № 3. – С. 563–566.

102. Солбриг, О. Т. Популяционная биология и эволюция [Текст] / О. Т. Солбриг, Д. Д. Солбриг. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
103. Стриганова, Б. Р. Возрастные изменения активности питания у кивсяков (*Juloidea*) [Текст] / Б. Р. Стриганова // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50, № 10. – С. 1472–1476.
104. Стриганова, Б. Р. Содержание и культивирование некоторых почвенных беспозвоночных в лаборатории [Текст] / Б. Р. Стриганова // Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1975. – С. 128–137.
105. Стриганова, Б. Р. Питание почвенных сапрофагов [Текст] / Б. Р. Стриганова. – М.: Наука, 1980. – 244 с.
106. Сукачев, В. Н. Основы лесной биогеоценологии [Текст] / В. Н. Сукачев. – М.: Наука, 1964. – 564 с.
107. Тиунов, А. В. Размножение и постэмбриональное развитие кивсяка *Rossiulus kessleri* (Lohm.) у южной границы ареала [Текст] / А. В. Тиунов // Вид и его продуктивность в ареале. – Свердловск, 1984. – Вып. 4. – С. 39–40.
108. Тишлер, В. Сельскохозяйственная экология [Текст] / В. Тишлер. – М.: Колос, 1971. – 455 с.
109. Уиттекер, Р. Сообщества и экосистемы [Текст] / Р. Уиттекер. – М.: Прогресс, 1980. – 320 с.
110. Федоров, В. Д. Экология [Текст] / В. Д. Федоров, Т. Г. Гильманов – М.: МГУ, 1980. – 464 с.
111. Цветкова, Н. Н. Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины [Текст] / Н. Н. Цветкова. – Д.: ДГУ, 1992. – 238 с.
112. Цветкова, Н. Н. Тяжелые металлы в почвогрунтах лесных экосистем степной зоны [Текст] / Н. Н. Цветкова // Экологія та ноосферологія. – 1999. – Т. 6, № 1–2. – С. 158–171.
113. Чернов, Ю. И. Наземная зоомасса и некоторые закономерности ее зонального распределения [Текст] / Ю. И. Чернов, К. С. Ходашова, Р. И. Злотин // Журн. общ. биол. – 1967. – Т. 28, № 2. – С. 188–197.
114. Чернов, Ю. И. Географическая зональность и животный мир суши. Сообщение 1 [Текст] / Ю. И. Чернов // Зоол. журн. – 1968. – Т. 47, № 7. – С. 973–989.
115. Чернов, Ю. И. Географическая зональность и животный мир суши. Сообщение 2 [Текст] / Ю. И. Чернов // Там же. – Т. 47, № 8. – С. 1125–1141.
116. Чернов, Ю. И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы [Текст] / Ю. И. Чернов // Успехи соврем. биологии. – 1991. – Т. 111, вып. 4. – С. 499–507.
117. Чернова, Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков [Текст] / Н. М. Чернова. – М.: Наука, 1977. – 200 с.
118. Черный, Н. Г. Двупарноногие многоножки равнинных территорий Украины [Текст] / Н. Г. Черный, С. И. Головач. – К., 1993. – 61 с.
119. Чернышенко, С. В. Нелинейные методы анализа динамики лесных биогеоценозов [Текст] / С. В. Чернышенко. – Д.: Вид-во Дніпропетр. ун-ту. 2005. – 512 с.

120. Чернобай, Ю. М. Трансформація рослинного детриту в природних екосистемах [Текст] / Ю. М. Чернобай. – Л.: ДПМ НАН України, 2000. – 352 с.
121. Чернобай, Ю. Н. Интенсивность биологического круговорота в коренных и производных биогеоценозах Карпат [Текст] / Ю. Н. Чернобай, И. В. Царик // Лесоведение. – 1981. – № 6. – С. 32–38.
122. Шварц, С. С. Эволюционная экология животных [Текст] / С. С. Шварц. – Свердловск, 1969. – 198 с.
123. Шварц, С. С. Экологические закономерности эволюции [Текст] / С. С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
124. Шмальгаузен, И. И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением [Текст] / И. И. Шмальгаузен // Рост животных. – М.–Л., 1935. – С. 61–73.
125. Экологические основы природопользования [Текст] / под ред. Н. П. Грицан. – Д.: ИППЭ НАНУ, 1998. – 409 с.
126. Эшби, У. Р. Введение в кибернетику [Текст] / У. Р. Эшби. – М.: Иностран. лит., 1959. – 432 с.
127. Яблоков, А. В. Популяционная биология [Текст] / А. В. Яблоков. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.
128. Яхонтов, В. В. Экология насекомых [Текст] / В. В. Яхонтов. – М.: Высш. шк., 1969. – 488 с.
129. Biodiversity: Measurement and estimation [Text] / ed. D. Hawksworth. – London: Chapman & Hall, 1995. – 178 p.
130. Casagrandi, R. A persistence criterion for metapopulations [Text] / R. Casagrandi, M. Gatto // Theoretical population biology. – 2002. – Vol. 61, № 2. – P. 115–125.
131. Daly, H. V. Introduction to insect biology and diversity [Text] / H. V. Daly, J. T. Doyen, A. H. Purcell. – Oxford: Oxford University Press, 1998. – 680 p.
132. Den Boer, P. J. Fluctuations on density and survival of carabid populations [Text] / P. J. Den Boer // Oecologia. – 1985. – Vol. 67. – P. 322–330.
133. Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles [Text] / S. Blake, G. N. Foster, M. D. Eyre, M. L. Luff // Pedobiologia. – 1994. – Vol. 38. – P. 502–512.
134. Gaston, K. J. What is biodiversity? [Text] / K. J. Gaston // Biodiversity: A biology of numbers and differences. – London: Blackwell, 1996. – P. 1–9.
135. Gere, G. The examination of the feeding biology and the humicative function of Diplopoda and Isopoda [Text] / G. Gere // Acta biol. Acad. Sci. Hungaricae. – 1956. – Vol. 6, № 3–4. – P. 257–271.
136. Intraspecific body size differentiation in species assemblages of the carabid subgenus *Ohomopterus* in Japan [Text] / T. Sota [et al.] // Population ecology. – 2000. – Vol. 42. – P. 279–291.
137. Invertebrate biodiversity as bioindicators of sustainable landscapes. Practical use of invertebrates to assess sustainable landscapes [Text] / ed. M. G. Paoletti. – Amsterdam; N.-Y.: Elsevier, 1999. – 460 p.
138. Levins, R. Toward an evolutionary theory of the niche [Text] / R. Levins // Evolution and environment. – New Haven; London, 1968. – P. 325–340.

139. MacArthur, R. H. On the relation between habitat selection and species diversity [Text] / R. H. MacArthur, H. Recher, M. Cody // Amer. Natur. – 1966. – Vol. 100, № 913. – P. 319–332.
140. Perl, R. On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation [Text] / R. Perl, L. J. Reed // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1920. – Vol. 6. – P. 175–188.
141. Shannon, C. E. The mathematical theory of communication [Text] / C. E. Shannon, W. Weaver. – Urbana: Illinois University Press, 1949. – 360 p.
142. Snedecor, G. Statistical methods [Texte] / G. Snedecor, W. Cochran, D. Cox. – Iowa University Press, 1989. – 327 p.
143. The phylogeny of the extant hexapod orders [Text] / W. Wheeler, M. Whiting, Q. D. Wheeler, J. M. Carpenter // Cladistics. – 2001. – Vol. 17. – P. 113–169.
144. Thiele, H. U. Carabid beetles in their environments [Text] / H. U. Thiele. – Berlin: Springer-Verlag, 1977. – 369 p.
145. Verhulst, P. F. Notice sur le loi que la population suit dans son accroissement [Text] / P. F. Verhulst // Corresp. Math. Phys. – 1838. – № 10. – P. 113–121.
146. Wallin, H. Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of Pterostichus beetles (Coleoptera: Carabidae) [Text] / H. Wallin, B. Ekbohm // Environmental entomology. – 1994. – Vol. 23, № 5. – P. 1171–1181.

## ЗМІСТ

Вступ .....	3
1. Безхребетні тварини як об'єкт моделювання .....	5
1.1. Безхребетні тварини як елемент природної екосистеми .....	5
1.2. Методологічні принципи побудови моделей популяцій безхребетних тварин .....	7
2. Моделювання популяцій безхребетних тварин із наявністю диференційованих фаз розвитку .....	8
2.1. Особливості моделювання популяцій тварин із мінливим життєвим циклом .....	8
2.2. Моделювання популяції бівольтинного фітофага із поколіннями, які перекриваються .....	9
2.3. Модифікація моделі популяції з урахуванням міграції особин .....	16
Завдання для самостійної роботи .....	21
3. Моделювання популяції безхребетних тварин з урахуванням мінливості фізіологічних параметрів .....	23
3.1. Моделювання популяції з багаторічною генерацією з урахуванням сезонної та вікової мінливості фізіологічних параметрів .....	23
3.2. Моделювання трофічного впливу популяції на кормові об'єкти .....	28
Завдання для самостійної роботи .....	29
4. Моделювання популяції як елемента трофічної мережі .....	30
4.1. Підходи до моделювання трофічних ланцюгів і мереж .....	30
4.2. Алгоритм побудови імітаційної моделі трофічної мережі .....	31
4.3. Вплив характеристик видів-конкурентів на стабільність трофічної мережі .....	38
4.4. Вплив розмірів конкуруючих видів на тривалість існування системи .....	39
4.5. Вплив кількості трофічних рівнів на темпи споживання трофічною мережею біомаси продуцентів .....	41
4.6. Вплив консументів другого порядку на вторинну продуктивність консументів першого порядку .....	44
4.7. Роль системних обмежень розмірів тіла та швидкості збільшення чисельності популяцій у функціонуванні трофічних мереж .....	45
Завдання для самостійної роботи .....	48
Висновки .....	49
Список використаної літератури .....	50

Навчальне видання

Віктор Васильович Бригадиренко

**Методи дослідження та моделювання біосистем**

Навчальний посібник

---

Підписано до друку 12.06.2025. Формат 60x84/16. Папір офсетний.  
Друк цифровий. Ум. друк. арк. 3,2. Обл.-вид. арк. 2,6. Наклад 100 пр. Зам. № 217

---

Видавництво та друкарня ПП «Ліра ЛТД», вул. Наукова, 5, м. Дніпро, 49107.  
[www.lira.dp.ua](http://www.lira.dp.ua)