

В. В. Бригадиренко

ИМИТАЦИОННОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ РАЗНООБРАЗИЯ ЭНТОМОФАУНЫ

В. В. Бригадиренко

Дніпропетровський національний університет

ІМІТАЦІЙНЕ МОДЕЛЮВАННЯ ПОПУЛЯЦІЙ ПРИ ДОСЛІДЖЕННІ РІЗНОМАНІТНОСТІ ЕНТОМОФАУНИ

Проаналізовано переваги імітаційних моделей у порівнянні з іншими типами моделей популяцій комах. Як приклад побудови імітаційної моделі у Microsoft Excel розглянуто популяцію колорадського жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Coleoptera, Chrysomelidae*) в оптимальних умовах. Наведено поетапний опис побудови імітаційної моделі, розглянуто відмінності популяцій з постійною рівномірною міграцією імаго на прилегли ділянки та у протилежному напрямку. Проаналізовано динаміку споживання корму популяцією фітофага за одиницю часу для різних моделей.

Ключові слова: імітаційне моделювання, динаміка популяцій комах, бівольтинні фітофаги, споживання корму, *Leptinotarsa decemlineata*.

V. V. Brigadirenko

Dnepropetrovsk National University

SIMULATION MODELING OF INSECT POPULATIONS: ASSESSMENT AND PROGNOSIS OF THEIR REAL STATE

Preferences of imitation modeling in comparison with other types of simulation of insect populations are analyzed in the paper. Colorado potato beetle population *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Coleoptera, Chrysomelidae*) under optimal conditions is examined as an example of construction of simulation model with the Microsoft Excel. Incremental description of construction of simulation model is presented. Basic differences between populations with constant equal migration of imago at adjoining lots and contrariwise are under consideration. Dynamics of food consumption by phytophagan population for unit of time for various simulation models are analyzed.

Keywords: imitation modeling, insect population dynamics, bivoltine phytophagans, food consumption, *Leptinotarsa decemlineata*.

Сообщества беспозвоночных различных экосистем отличаются не только видовым составом, но и фенологией развития видов. Изучение сообществ почвенных организмов лесных экосистем невозможно без использования типологии А. Л. Белгарда (1971), так как в разных микроклиматических и почвенно-растительных условиях функциональная структура сообществ различается по своему составу и динамике. Моделирование динамики вида является необходимым условием изучения сообществ беспозвоночных любой экосистемы.

Многие идеи системного подхода в биологии, основанные на взглядах В. И. Вернадского, были сформулированы в научных центрах страны. Основные принципы моделирования динамики популяции представлены в работах Коли (1979), Кадырова, Антомонова (1979), «Методы математической биологии» (1981, 1983) и др. Однако моделирование популяций каждой группы организмов имеет свои особенности.

Имитационное моделирование вызывает значительный интерес экологов, изучающих популяции насекомых (Варли и др., 1978). Прогностические аналитические модели не получили широкого распространения в экологической энтомологии по следующим причинам.

– *Невозможность унификации разных стадий развития насекомых.* В цикле развития большинства видов насекомых присутствует несколько стадий (яйцо, личинка, куколка, имаго). Особи разных фаз развития могут не питаться либо питаться разными субстратами (например, личинки – зоофаги либо сапрофаги, а имаго – фитофаги).

– *Невозможность унификации разных генераций на протяжении одного сезона.* Большинство видов насекомых имеет короткий период развития. У некоторых видов в течение сезона бывает несколько десятков поколений. При этом отдельные поколения развиваются с разной скоростью и в различных условиях.

– *Различные механизмы и направления воздействия лимитирующих факторов на отдельные фазы развития насекомых.* Например, обработка пестицидами может полностью уничтожить имаго и личинок фитофагов, но практически не затронуть фазы яйца и куколки.

© Бригадиренко В. В., 2005

– Одновременность существования представителей нескольких генераций в одной экосистеме. У многих би- и поливольтинных видов одновременно встречаются представители трех и более генераций. Имитация одной функцией различных одновременно существующих поколений некорректна.

После формулирования основных положений модели перед исследователем встает вопрос о том, в какой программной среде реализовывать модель. Для построения имитационной модели популяции исследователь должен свободно владеть каким-либо языком программирования (*Fortran, Pascal, Basic, C++* и др.), осуществление отдельных этапов моделирования требует значительных затрат времени. В связи с этим моделирование биологических процессов до последнего времени не получило широкого применения в экологических исследованиях.

Предлагаемый нами алгоритм построения имитационной модели популяции насекомых строится на основе системы простейших алгебраических уравнений, поэтому ее работу значительно проще представить и оптимизировать по сравнению с аналогичной прогностической аналитической моделью.

Одним из наиболее распространенных и удобных для пользователя является пакет *Microsoft Excel* для операционной системы *Windows*. Использование этого пакета для имитационного моделирования биосистем предложено А. В. Коросовым (1999, 2002).

Большое количество ячеек в листе *Microsoft Excel* (более 65 000 строк, 256 столбцов), возможность визуализации отдельных характеристик модели путем построения диаграмм, оптимизация параметров модели (наличие функций «Поиск решения», «Подбор параметров» и др.), большое количество встроенных функций, режим автозаполнения, возможность написания макросов, интуитивный интерфейс и ряд других особенностей дают пакету *Microsoft Excel* значительные преимущества при построении моделей биосистем по сравнению с другими пакетами программ и языками программирования.

Для построения имитационной модели необходимо знание фенологии и биологии вида.

ОПИСАНИЕ ПАРАМЕТРОВ МОДЕЛИ

В качестве примера построения модели нами выбрана популяция колорадского картофельного жука *Leptinotarsa decemlineata* Say (*Coleoptera, Chrysomelidae*). Биология этого вида в природных и лабораторных условиях хорошо изучена. Личинки и имаго *L. decemlineata* питаются одним и тем же кормом, что упрощает модель. В условиях агроценозов часто происходит первоначальное вселение вида на плантации картофеля, баклажанов и томатов: именно этот этап проще поддается моделированию. Для *L. decemlineata* в степной зоне характерно развитие двух генераций за сезон, что упрощает процесс моделирования по сравнению с поливольтинными видами и одновременно делает модель достаточно сложной по сравнению с моновольтинными видами насекомых.

Популяция *L. decemlineata* редко находится в идеальных условиях: на нее постоянно воздействуют катастрофические факторы антропогенного и природного характера. Наибольшее влияние на эту популяцию имеет обработка пестицидами, биопрепаратами, в результате которой происходит гибель 99 % личинок и имаго. Меньшее влияние имеет уборка урожая в ранние сроки, окучивание и прополка посадок картофеля, зяблевая вспашка поля и его культивация, ливневые осадки и засухи в период вегетации кормового растения, промерзание почвы в зимнее время на значительную глубину, массовое заселение посадок хищными насекомыми (чаще всего жужелицами), грибковые, бактериальные и вирусные заболевания естественного происхождения.

Для построения модели на первом этапе проведем имитацию популяции в оптимальных условиях. Основные параметры модели выбраны с учетом литературных данных (Бровдий, 1973) и собственных наблюдений за биологией вредителя в степной зоне Украины (табл. 1).

Соответствие выбранных параметров имитационной модели литературным данным

№ п/п	Литературные данные (Бровдий, 1973)	Выбранные параметры имитационной модели
1.	«Часть жуков после размножения может зимовать вторично. В условиях Полесья и Лесостепи на вторую зимовку уходит 18–20 % всей популяции» (С. 56-57)	Каждый день погибает 1 % особей жуков общего их количества в предыдущий день. Таким образом, на вторую зимовку уходит 19,4 % перезимовавших жуков
2.	–	Средняя масса одного жука (независимо от пола и возраста) составляет 120 мг
3.	В степной зоне выход жуков на поверхность почвы и одновременно появление всходов ранних сортов картофеля происходит в первых числах мая. Почти каждый год наблюдаются заморозки в первой декаде мая. Полное усыхание ботвы картофеля происходит в третьей декаде августа, жуки и личинки переходят на питание баклажанами, томатами и клубнями картофеля, расположенными вблизи поверхности	Период активности жуков – с 1 мая по 11 октября
4.	«На 3–5-й день после выхода из почвы жуки спариваются и самки начинают откладывать яйца на нижнюю сторону листьев кормовых растений кучками по 28–30, а иногда и до 70 яиц в каждой кладке. Самки отличаются высокой плодовитостью. Они продуцируют в среднем от 900 до 1 600, а в некоторых случаях и свыше 2 000 яиц, откладывая их в течение почти всего лета» (С. 57–58)	Каждая самка откладывает по одной яйце-кладке (60 яиц) 1 раз в 5 дней (для простоты расчетов принято, что каждая самка откладывает по 12 яиц ежедневно) начиная с 4-го дня после выхода на поверхность почвы. Таким образом, одна перезимовавшая самка с 4 мая по 1 сентября (за 120 дней) откладывает 1 440 яиц, однако из-за уменьшения численности самок каждый день на 1 % «средняя» самка откладывает лишь 816 яиц. Эти значения ниже литературных данных, так как не все яйца жизнеспособны, часть их откладывается на непригодных для питания субстратах (рудеральных растениях, органических остатках) или гибнет от неблагоприятных погодных условий
5.	В среднем эмбриональное и личиночное развитие продолжается 25 суток. «При температуре воздуха ниже +12 °С эмбриональное развитие не происходит» (С. 58). В связи с этим личинки из яиц, отложенных после 1 сентября, не успевают завершить свое развитие до осенних заморозков, которые чаще всего начинаются в степной зоне Украины в III декаде сентября.	Биологическое значение имеют яйца, отложенные до 1 сентября текущего года
6.	«Эмбриональное развитие в природных условиях длится в зависимости от температуры и относительной влажности воздуха от 6 до 18 дней. Оптимальными для развития эмбрионов являются температура +20...+22 °С и относительная влажность 65–70 %. При таких условиях отрождение личинок из яиц наступает на 5–6-й день после их откладки» (С. 58)	Эмбриональное развитие весеннего поколения продолжается 10 дней
7.	–	10 % личинок гибнет при выходе из яиц
8.	Личиночное развитие продолжается в среднем «18–24 дня. В южных районах и низинной части Закарпатской обл. развитие их заканчивается в более сжатые сроки, часто в течение 14 дней» (С. 58)	Личинка развивается 18 дней

№ п/п	Литературные данные (Бровдий, 1973)	Выбранные параметры имитационной модели
9.	«Сразу после выхода из яиц личинки питаются яйцевыми оболочками, поедают иногда и яйца, содержащие живые зародыши... В течение жизни личинки линяют 3 раза и имеют соответственно 4 возраста. Наиболее прожорливы личинки старших возрастов» (С. 58)	Биомасса яйца приблизительно равна 1 мг, новорожденной личинки – столько же. Каждый день вес личинки увеличивается на 40 %, на последний 18-й день развития она достигает 304,9 мг живого веса (на 1-й день – 1,0 мг, на 2-й день – 1,4 мг, на 3-й день – 2,0 мг, на 4-й день – 2,7 мг, на 5-й день – 3,8 мг, на 6-й день – 5,4 мг, на 7-й день – 7,5 мг, на 8-й день – 10,5 мг, на 9-й день – 14,8 мг, на 10-й день – 20,7 мг, на 11-й день – 28,9 мг, на 12-й день – 40,5 мг, на 13-й день – 56,7 мг, на 14-й день – 79,4 мг, на 15-й день – 111,1 мг, на 16-й день – 155,6 мг, на 17-й день – 217,8 мг)
10.	«Окончившие развитие личинки уходят в почву на глубину 8–10 см (иногда и до 20 см) для окукливания. Развитие куколок длится в течение 12–21 дня» (С. 58)	Стадия куколки длится 15 дней, смертность при окукливании равна 10 % от численности личинок
11.	–	Масса куколок постоянна и составляет 70 % от массы личинки последнего возраста.
12.	–	Гибель молодых, слабыхитинизированных жуков составляет 10 % от численности куколок.
13.	–	Числом особей материнского поколения в первый год эксперимента можно пренебречь.
14.	–	Мы пренебрегаем также постоянно мигрирующими на данную плантацию с других участков перезимовавшими жуками. Из-за трудоемкости расчета сложных процентов будем считать, что каждый жук весеннего поколения гибнет на 101-й день жизни 40 % самок начинает откладывать яйца спустя 12 дней после выхода из куколки. Принимаем долю самок в популяции жука равной 50 %.
15.	–	Биологическое значение имеют яйца, отложенные до 1 сентября текущего года
16.	Средняя плодовитость жуков летнего поколения «в Закарпатской области составляла 316 яиц на одну самку, минимальная – 134, максимальная – 413» (С. 58)	Самки откладывают по 8 яиц каждый день. При этом самки, появившиеся первыми за 68 дней (до 1 сентября), успевают отложить 544 яйца, а «средняя» самка за 34 дня откладывает 272 яйца
17.	См. пункты 6 и 7 данной таблицы	Эмбриональное развитие продолжается 7 дней. 10 % личинок гибнет при выходе из яиц
18.	См. пункт 8 данной таблицы	Личинка развивается 18 дней.
19.	См. пункт 9 данной таблицы	Биомасса новорожденной личинки летнего поколения – 1 мг. Каждый день вес личинки увеличивается на 40 %, на последний 18-й день развития она достигает 304,9 мг живого веса.
20.	См. пункт 10 данной таблицы	Стадия куколки длится 15 дней, смертность при окукливании составляет 10 % от численности личинок.
21.	См. пункт 11 данной таблицы	Масса куколки постоянна и составляет 70 % от массы личинки последнего возраста
22.	См. пункт 14 данной таблицы	Средняя масса одного жука (независимо от пола и возраста) составляет 120 мг
23.	–	Для простоты расчетов принимаем, что личинка каждые сутки съедает массу корма, равную своей массе в этот день, куколки не питаются, жуки ежедневно поедают количество корма, равное 50 % массы своего тела. Питаются на растениях лишь 10 % жуков летнего поколения (а с 10 сентября – лишь 1 %), основное их количество находится в почве в состоянии диапаузы до весны

№ п/п	Литературные данные (Бровдий, 1973)	Выбранные параметры имитационной модели
24.	«Зимуют жуки в почве чаще всего на глубине 10–30 см, а в тяжелых суглинистых почвах – на глубине 10–20 см (Закарпатская обл.)... За время зимовки значительная часть популяции гибнет. В наибольшем количестве (42 %) отмирают жуки, зимующие на глубине до 10 см. При залегании в почве на глубине 20–30 см гибнет около 13 %, а на глубине 40–50 см – 0,2 % жуков» (С. 56)	Принимаем долю жуков, погибших в период зимовки (12 октября – 30 апреля), равной 10 % от их численности

Таким образом, по количеству степеней свободы (24 тезиса – см. табл. 1) в практически идеальных для развития вида условиях видно, насколько подвержена популяция насекомого воздействию факторов окружающей среды.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ПОСТРОЕНИЕ МОДЕЛИ

Рассмотрим наиболее упрощенный вариант модели популяции *L. decemlineata* в постоянных климатических условиях с неограниченными кормовыми ресурсами, без учета миграции вида, конкуренции между особями, воздействия хищников и катастрофических факторов среды обитания.

Для начала построения модели на чистом листе файла *Microsoft Excel* начиная со строки 150 (для дальнейшего облегчения работы функции автозаполнения) создаем основные параметры моделируемой популяции (головка табл. 2). Для облегчения понимания материала столбцы табл. 2 дополнительно пронумерованы латинскими буквами, соответствующими названиям столбцов листа файла *Microsoft Excel*. Столбец *A* заполняем датами изучаемого временного промежутка времени. Промежуток между датами выбираем в соответствии с параметрами изучаемой системы (в рассматриваемом случае целесообразно выбрать 1 сутки).

В первую значащую ячейку столбца *B* (здесь и далее в качестве номера строки будет использована дата из столбца *A*) заносим количество самок, способных к откладке яиц. Предположим, на изучаемый участок 1 мая прилетело 10 самок: $B_{1.V} = 10$. Каждый последующий день количество самок, способных к откладке яиц, снижается на 1 %: $B_{2.V} = 0,99B_{1.V}$. Для всех ячеек, расположенных ниже, используем функцию автозаполнения ($B_t = 0,99B_{t-1}$). Таким образом, количество самок в дальнейшем не будет принимать целых значений, однако для достижения целей моделирования это вполне допустимо.

Для определения биомассы перезимовавших жуков умножаем количество перезимовавших самок на два (так как количество самок равно количеству самцов) и умножаем на средний вес жука (0,12 г): $C_{1.V} = 0,24B_{1.V}$, или $C_t = 0,24B_t$.

Количество жизнеспособных яиц, отложенных перезимовавшими самками в каждый из дней моделируемого периода (начиная с 4 мая и заканчивая 31 августа), определяем через произведение количества перезимовавших самок на 12 (среднее количество откладываемых за сутки яиц): $D_{4.V} = 12C_{4.V}$, или $D_t = 12C_t$.

Суммарное количество яиц в любой момент времени равно сумме всех яиц, которые откладывались в течение текущих и предыдущих 9 дней (так как период эмбрионального развития равен 10 дням): $E_{4.V} = \sum_{25.V}^{4.V} D_t$, или $E_t = \sum_{t-9}^t D_t$.

Количество личинок весеннего поколения, вышедших из яйца в этот день, равно количеству яиц, отложенных 7 дней назад, умноженных на поправочный коэффициент: $F_{11.V} = 0,99E_{4.V}$, или $F_t = 0,99F_{t-7}$.

Таблица 2

Имитационная модель популяции *Leptinotarsa decemlineata*

Дата	Количество перезимовавших самок, способных к откладке яиц		Биомасса перезимовавших жуков на данный момент, г		Количество яиц, отложенных в этот день		Суммарное количество яиц на данный момент времени		Количество личинок весной в этот день		Суммарное количество личинок весной на данный момент		Биомасса личинок весной на данный момент, г		Суммарное количество куколок весной на данный момент		Биомасса куколок весной на данный момент, г		Количество особей весной в этот день		Суммарное количество жуков весной на данный момент		Биомасса жуков весной на данный момент, г	
	A	B*	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M											
Итого за сезон		10	—	8 158	—	7 342	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5 947	—	—	—	—
Максимальные значения		—	2,4	116	1 113	105	1 734	109	1 320	282	85	5 381	646											
Состав популяции в начале мая следующего года при 10 % гибели в зимнее время		2	0,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	642

Окончание табл. 2

Дата	Колличество самок весеннего поколения, откладывающих яйца в этот день	Колличество яиц, отложенных самками весеннего поколения в этот день	Колличество личинок летнего поколения, вышедших из яйца в этот день	Суммарное количество личинок летнего поколения на данный момент	Биомасса личинок летнего поколения на данный момент	Р	Биомасса личинок летнего поколения на данный момент, г	Суммарное количество куколок летнего поколения на данный момент	Т	Суммарное количество жуков летнего поколения на данный момент	У	Суммарное количество жуков летнего поколения (в почве в состоянии диапаузы и питающихся на растениях) на данный момент	В	Биомасса жуков летнего поколения на данный момент, г	W	Суммарное количество особей (личинки+куколки+имаго) весеннего поколения на данный момент	X	Биомасса (личинки+куколки+имаго) весеннего поколения на данный момент, г	Y	Суммарное количество особей (личинки+куколки+имаго) летнего поколения на данный момент	Z	Биомасса (личинки+куколки+имаго) летнего поколения на данный момент, г	АА	Биомасса корма, потребленного личинками и жуками весеннего и летнего поколений, г/сутки	
Итого за сезон	32 227	257 819	232 037	98 861	5 780	75 542	16 123	187 950	22 554	20 299	169 155	6 120	777	212 514	32 536	287 369	6 254	—	—	—	—	—	—	—	—
Максимальные значения	841	6 724	6 052	98 861	5 780	75 542	16 123	187 950	22 554	20 299	169 155	6 120	777	212 514	32 536	287 369	6 254	—	—	—	—	—	—	—	—
Состав популяции в начале мая следующего года при 10 % гибели в зимнее время	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Суммарное количество личинок весеннего поколения в каждый момент времени определяется через количество жизнеспособных личинок, вышедших из яиц в этот и предыдущие 17 дней (так как период развития личинки равен 18 дням):

$$G_{11,Y} = \sum_{24.IV}^{11.V} F_t, \text{ или } G_t = \sum_{t-17}^t F_t.$$

Биомасса личинок весеннего поколения (m_z) на данный момент времени зависит от стадии развития каждой из них. Поэтому, принимая во внимание тезис 9 (см. табл. 1), количество личинок, вышедших из яиц в предыдущие дни, умножаем на соответствующий средний вес личинок (для каждого дня развития – свой средний вес):

$$H_{11,Y} = F_{11,Y} + 1,4F_{10,Y} + 2,0F_{9,Y} + 2,7F_{8,Y} + 3,8F_{7,Y} + 5,4F_{6,Y} + 7,5F_{5,Y} + 10,5F_{4,Y} + 14,8F_{3,Y} + 20,7F_{2,Y} + 28,9F_{1,Y} + 40,5F_{30.IV} + 56,7F_{29.IV} + 79,4F_{28.IV} + 111,1F_{27.IV} + 155,6F_{26.IV} + 217,8F_{25.IV} + 304,9F_{24.IV}, \text{ или}$$

$$H_t = F_t + 1,4F_{t-1} + 2,0F_{t-2} + 2,7F_{t-3} + 3,8F_{t-4} + 5,4F_{t-5} + 7,5F_{t-6} + 10,5F_{t-7} + 14,8F_{t-8} + 20,7F_{t-9} + 28,9F_{t-10} + 40,5F_{t-11} + 56,7F_{t-12} + 79,4F_{t-13} + 111,1F_{t-14} + 155,6F_{t-15} + 217,8F_{t-16} + 304,9F_{t-17}.$$

Биомасса куколок весеннего поколения на данный момент времени определяется как произведение суммы количества личинок, выходящих ежедневно из яиц за 15 дней развития куколки (начиная с 32-го и заканчивая 18-м днем до текущей даты), на поправочный коэффициент на гибель личинок при окукливании (равный 0,9):

$$I_{29,Y} = 0,9 \sum_{27.IV}^{11.V} F_t, \text{ или } I_t = 0,9 \sum_{t-32}^{t-18} F_t.$$

Биомасса куколок весеннего поколения на данный момент времени определяется как произведение количества личинок на текущий момент на их среднюю массу (0,2744 г):

$$J_{29,Y} = 0,2744I_{29,Y}, \text{ или } J_t = 0,2744I_t.$$

Количество особей весеннего поколения, превратившихся в имаго в этот день, мы определяем через количество отложенных яиц, умноженных на три коэффициента выживания при превращении в каждую из стадий (0,9, 0,9 и 0,9):

$$K_{13.VI} = 0,9 \times 0,9 \times 0,9 D_{4,Y}, \text{ или } K_t = 0,9 \times 0,9 \times 0,9 D_{t-40}.$$

Суммарное количество жуков весеннего поколения в данный момент времени равно сумме всех ежедневно превращающихся в имаго насекомых за 100 предыдущих дней (считаем, что каждый жук погибает на 101-й день жизни):

$$L_{13.VI} = \sum_{6.III}^{13.VI} K_t, \text{ или } L_t = \sum_{t-99}^t K_t.$$

Биомасса жуков весеннего поколения на данный момент времени равна произведению количества жуков этого поколения в данный момент времени на их средний вес (0,12 г): $M_{13.VI} = 0,12L_{13.VI}$, или $M_t = 0,12L_t$.

Количество самок весеннего поколения, откладывающих яйца в каждый из дней, равно 40 % от половины количества всех жуков (вторую половину составляют самцы), вышедших из куколки начиная со 111-го и заканчивая 12-м днем до текущего момента:

$$N_{25.VI} = \sum_{6.III}^{13.VI} K_t, \text{ или } N_t = \sum_{t-111}^{t-12} K_t.$$

Количество яиц, отложенных самками весеннего поколения в каждый из дней, равно произведению количества самок, способных к откладыванию яиц, на среднее количество откладываемых яиц (8 яиц в день): $O_{25.VI} = 8N_{25.VI}$, или $O_t = 8N_t$.

Количество личинок летнего поколения, вышедших из яйца в каждый из дней моделируемого периода, равно произведению коэффициента гибели яиц на количество яиц, отложенных самками весеннего поколения 7 дней тому назад:

$$P_{2.VII} = 0,9O_{25.VI}, \text{ или } P_t = 0,9O_{t-7}.$$

Суммарное количество личинок летнего поколения на данный момент времени рассчитывается как сумма количества личинок, вышедших из яйца в текущий день и в 17 предыдущих дней (так как развитие личинок продолжается 18 дней):

$$Q_{2.VII} = \sum_{15.VI}^{2.VII} P_t, \text{ или } Q_t = \sum_{t-17}^t P_t.$$

Биомасса личинок летнего поколения (R_t) в каждый конкретный момент определяется аналогично определению биомассы личинок весеннего поколения (H_t).

Суммарное количество куколок летнего поколения равно сумме числа личинок, вышедших из яйца с 32-го по 18-й день до текущего момента:

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

Биомасса куколок на данный момент времени для летнего поколения (T_t) определяется аналогично биомассе куколок весеннего поколения (J_t).

Суммарное количество жуков летнего поколения (в почве в состоянии диапаузы и питающихся на растениях) равно количеству личинок летнего поколения, вышедших из яйца со 132-го по 33-й день до текущего момента (поскольку в рассматриваемой модели все жуки гибнут на 101-й день жизни), умноженному на два коэффициента выживания (0,9 и 0,9):

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

Биомасса жуков летнего поколения на данный момент времени равна произведению их средней массы на количество:

$$V_{4.VIII} = 0,12U_{4.VIII}, \text{ или } V_t = 0,12U_t.$$

Суммарное количество особей (личинок, куколок и имаго) весеннего и летнего поколений на данный момент времени определяем простым суммированием численностей отдельных фаз развития: $W_t = G_t + I_t + L_t$, и $Y_t = Q_t + S_t + U_t$ соответственно. Аналогично вычисляем биомассу весеннего и летнего поколений (личинок, куколок и имаго) на данный момент времени: $X_t = H_t + J_t + M_t$ и $Z_t = R_t + T_t + V_t$.

Масса корма, потребляемого личинками и жуками весеннего и летнего поколений (г/сут.), определяется значительно сложнее. Для простоты расчетов принимаем, что личинка каждые сутки съедает массу корма, равную своей массе, куколки не питаются, жуки ежедневно поедают корм массой 50 % от массы своего тела. Питаются на растениях лишь 10 % жуков летнего поколения (а с 10 сентября – лишь 1 %), основное их количество находится в диапаузе до весны. Исходя из этого масса ботвы картофеля, потребляемая каждый день популяцией фитофага, определяется по формуле

$$AA_t = 0,5C_t + H_t + 0,5M_t + R_t + 0,05V_t$$

а с 10 сентября – $AA_t = 0,5C_t + H_t + 0,5M_t + R_t + 0,005V_t$.

Отдельно выделяем максимальные значения ряда характеристик (столбцы С – АА). Кроме того, в необходимых для характеристики популяции случаях суммируем характеристики, имеющие биологический смысл (столбцы D, F, K, N, O, P и АА). Для определения возрастной структуры популяции в последней строке модели вычисляем количество и биомассу имаго (с учетом 10 % гибели в зимнее время) на начало вегетационного сезона следующего года.

МОДИФИКАЦИЯ МОДЕЛИ С УЧЕТОМ МИГРАЦИИ ОСОБЕЙ

Полученная модель популяции характеризует начальные этапы вселения вида на не освоенные до этого участки: в ней отсутствует поступление жуков на изучаемый

участок на протяжении сезона и перелет жуков на другие участки. Однако в природных условиях практически постоянно происходит миграция имаго из одного агроценоза в другой (личинки способны к перемещениям лишь на несколько метров). Направление миграции определяется биохимическими и механическими свойствами листьев кормового растения, в меньшей степени – микроклиматическими особенностями разных агроценозов. Рассмотрим две модификации модели с постоянной убылью имаго (экспансией на соседние участки) и равномерным поступлением особей на моделируемый участок.

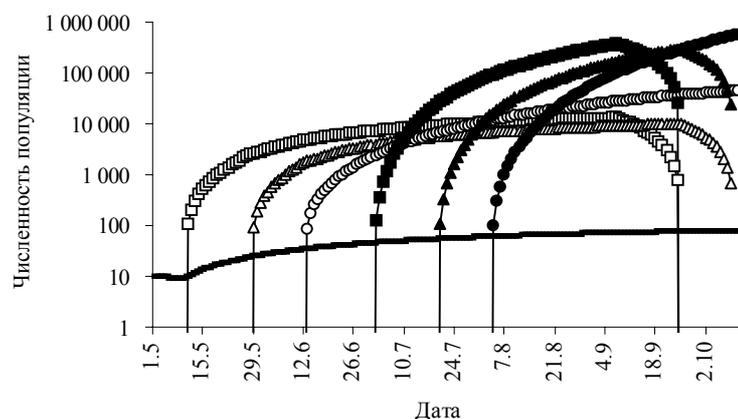


Рис. 1. Динамика популяции *Leptinotarsa decemlineata* с равномерным притоком особей (1 экземпляр имаго в сутки начиная с 10 мая): — — численность перезимовавших самок, □ — численность личинок весеннего поколения, Δ — численность куколок весеннего поколения, ○ — численность имаго весеннего поколения, ■ — численность личинок летнего поколения, ▲ — численность куколок летнего поколения, ● — численность имаго летнего поколения)

Предположим, что скорость миграции видов на данный участок с соседних территорий постоянна и равна 1 экземпляру имаго в сутки (начиная с 10 мая). Практически данная модификация исходной модели осуществляется следующим образом:

$$B_{10,t} = 0,99B_{9,t} + 1, \text{ или } B_t = 0,99B_{t-1} + 1.$$

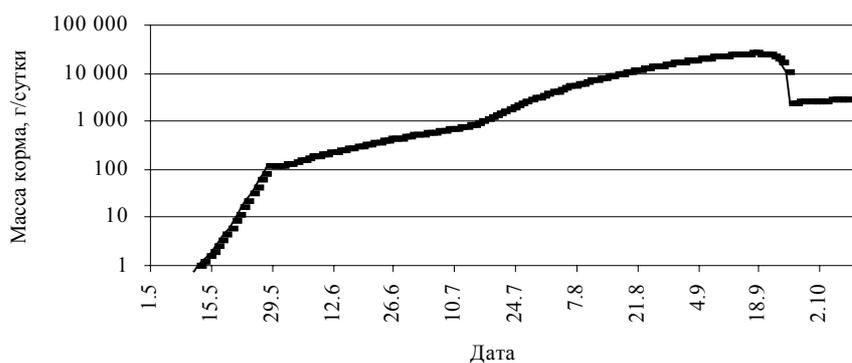


Рис. 2. Динамика суточного потребления корма популяцией *Leptinotarsa decemlineata* с равномерным притоком особей (1 экземпляр имаго в сутки начиная с 10 мая)

Соотношение численностей разных фаз развития вида (рис. 1) изменяется незначительно. Биомасса корма, потребленного популяцией, увеличится на 225,4 % по сравнению с исходной моделью (рис. 2).

Аналогичная модель с равномерным оттоком особей (1 экземпляр имаго в сутки начиная с 10 мая) из моделируемой популяции осуществляется следующими модификациями модели: если изменяемая ячейка принимает положительные значения, то она равна $B_{10.V} = 0,99B_{9.V} - 1$, или $B_t = 0,99B_{t-1} - 1$, $L_{13.VI} = \sum_{6.III}^{13.VI} K_t - 1$, $L_{14.VI} = \sum_{7.III}^{14.VI} K_t - 2$ и т. д., $N_{26.VI} = 0,5x \times 0,4L_{13.VI}$, или $N_t = 0,5x0,4L_{t-12}$.

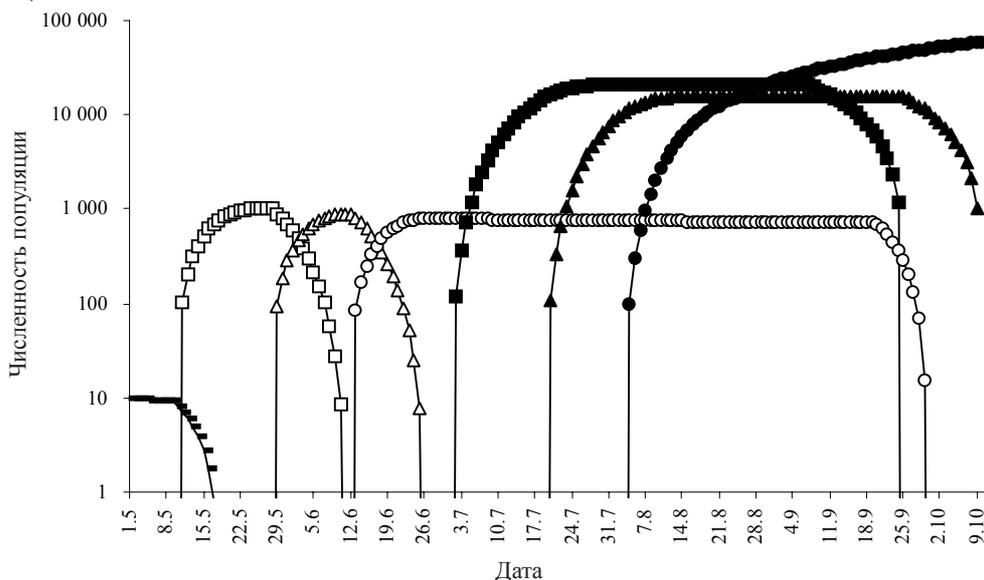


Рис. 3. Динамика популяции *Leptinotarsa decemlineata* с равномерным оттоком особей (1 экземпляр имаго в сутки начиная с 10 мая; обозначения – см. рис. 1)

Структура популяции вредителя изменяется значительно сильнее, чем в предыдущем варианте (рис. 3). Биомасса корма, потребленного популяцией за сезон, уменьшится на 69,5 % по сравнению с исходной моделью (рис. 4).

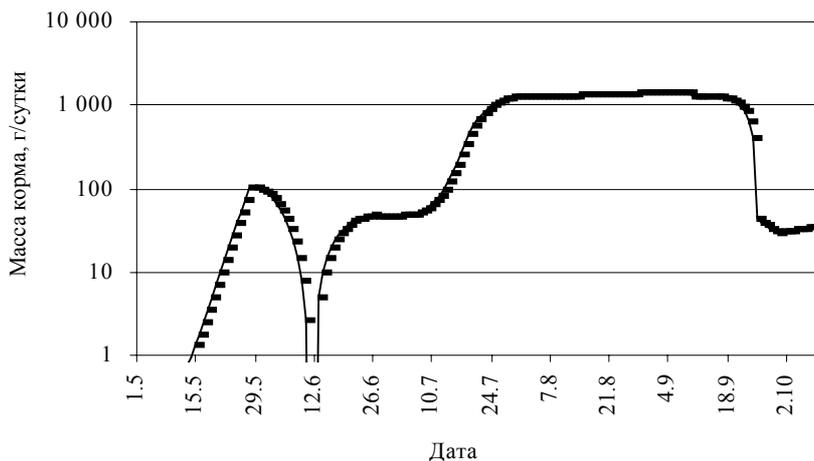


Рис. 4. Динамика суточного потребления корма популяцией *Leptinotarsa decemlineata* с равномерным оттоком особей (1 экземпляр имаго в сутки начиная с 10 мая)

Практически полное соответствие между экспериментальными данными и созданной моделью вовсе не означает, что при повторных экспериментах адекватность модели сохранится. Это происходит из-за большого количества неучтенных лимитирующих факторов, учесть которые практически невозможно.

Однако в действительности скорость миграции жуков с соседних участков на моделируемый не постоянна, она зависит как от количества корма, так и от численности всех фаз развития на данном участке. Кроме того, самки реже откладывают яйца на листья с уже отложенными яйцами или развивающимися личинками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Целью имитационного моделирования популяций насекомых является не прогнозирование динамики популяции вида в абстрактных условиях, а выявление наиболее важных параметров, влияющих на динамику популяции изучаемого вида.

Популяции многих насекомых значительно сложнее популяций большинства других животных (например, одноклеточных или позвоночных животных). Имитационное моделирование популяции насекомого проводится путем последовательного усложнения параметров системы. Выделение каждой личиночной фазы развития в модели отдельно от остальных целесообразно лишь в немногих случаях (например, при гиперметаморфозе).

На примере популяции *L. decemlineata* в оптимальных условиях мы видим, что моделирование популяции насекомых в пакете программ *Microsoft Excel* – достаточно простая операция, не требующая значительных навыков программирования.

Имитационное моделирование популяций наиболее изученных насекомых позволит понять закономерности форм динамики видов и перейти к моделированию процессов, характерных для естественных биогеоценозов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельгард А. Л. Степное лесоведение. – М.: Лесн. пром-сть, 1971. – 336 с.
- Бровдий В. М. Семейство листоеды – Chrysomelidae // Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений: В 3-х т. / Под ред. В. П. Васильева. – К.: Урожай, 1974. – Т. 2. – С. 49-88.
- Варли Дж. К., Градуэл Дж. Р., Хассел М. П. Экология популяций насекомых. – М.: Колос, 1978. – 222 с.
- Кадыров Х. К., Антомонов Ю. Г. Синтез математических моделей биологических и медицинских систем. – К.: Наук. думка, 1974. – 223 с.
- Коли Г. Анализ популяций животных. – М.: Мир, 1979. – 364 с.
- Коросов А. В. Имитация экологических объектов в среде Excel // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. – Петрозаводск: КНЦ РАН, 1999. – С. 83-84.
- Коросов А. В. Имитация экологических объектов в среде пакета Microsoft Excel // Экология. – 2002. – № 2. – С. 144-147.
- Методы математической биологии. Т. 3. Методы синтеза динамических моделей биологических систем / Под ред. М. А. Ханина. – К.: Вища шк., 1981. – 328 с.
- Методы математической биологии. Т. 6. Методы синтеза дискретных моделей биологических систем / Под ред. А. А. Летичевского. – К.: Вища шк., 1983. – 264 с.

Надійшла до редколегії 04.09.03