

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
імені В. Н. КАРАЗІНА

Біологічний факультет
Кафедра зоології та екології тварин

**Імітаційне моделювання динаміки популяційної системи бабака
(*Marmota bobak* (Müller, 1776)) з урахуванням антропогенного впливу**

Допущена до захисту

«__» _____ 20__ р.

В.о. завідувача кафедри

зоології та екології тварин

_____ Т. А. Атемасова

Оцінка «_____»

Голова ЕК _____

«__» _____ 20__ р.

Кваліфікаційна робота

здобувача другого (магістерського)

рівня вищої освіти денної форми

навчання Степаненко К. Р.

Науковий керівник:

к.б.н., доцент кафедри зоології та

екології тварин ХНУ імені В. Н.

Каразіна Атемасова Т. А.

Науковий консультант:

к.ф.-м.н., ст.н.с.

відділу біологічної фізики

ІРЕ імені О.Я. Усикова

НАН України Духопельников Є.В.

Харків, 2023

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ.....	4
ВСТУП.....	5
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ	8
1.1. Моделювання в популяційній екології	8
1.2. Аналіз життєздатності популяцій.....	10
1.3. Оцінка антропогенного впливу за допомогою моделей.....	11
1.4. Моделювання популяцій.....	12
1.5. Виклики, пов'язані з реінтродукцією бабака.....	13
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ	16
2.1. Програмне забезпечення	16
2.2. Параметри моделі	16
2.3. Припущення в основі моделі	20
2.3. Структура моделі	21
2.4. Множинне моделювання	24
2.5. Статистичний аналіз.....	25
РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ	26
3.1. Безперервна модель	26
3.2. Порівняння результатів отриманих імітаційною та безперервною моделями	30
3.3. Чутливість моделі до стартових значень параметрів	33
3.4. Залежність виживаності популяції бабаків від рівня антропогенного впливу	34

3.5. Інтерактивний веб-інтерфейс	36
3.6. Наявні обмеження та недоліки моделі	38
3.7. Перспективні напрямки розширення моделі	41
3.8. Сфера застосування моделі	42
ВИСНОВКИ.....	43
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	45

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

IB – Individual-based

MVP – Minimum Viable Population

PVA – Population Viability Analysis

ВСТУП

У Центральній та Східній Європі антропогенно трансформовані біотопи були типовим компонентом ландшафту з доісторичних часів, і вони продовжують бути залежним від традиційного господарювання шляхом косіння або випасання худоби [1, 2]. В умовах відсутності природних популяцій копитних, господарювання стає ключовим чинником підтримання рівня біорізноманіття трав'яних екосистем [1]. Предметом жвавих дискусій є вибір таких методів і впливів, що будуть сприятливими для різних груп організмів, адже відомо, що окремі види господарювання мають позитивний вплив для одних таксонів, однак є згубними для інших: така інтенсивність випасу, що за певних умов може сприяти зростанню біорізноманіття судинних рослин може зумовлювати зменшення різноманіття птахів [3].

Прогнозування та оптимізація зовнішнього впливу на популяції з використанням комп'ютерних моделей набувають все ширшого вжитку в екології та природоохоронній справі [4–6]. Для порівняння ефективності альтернативних стратегій управління широко використовується Population Viability Analysis (PVA) [7–9]. PVA вважається одним із найцінніших підходів, які виникли в галузі консерваційної біології [7]. PVA це водночас процес і засіб для аналізу наявних даних і прогнозування популяційних трендів [9]. Як правило, PVA передбачає створення математичних моделей для оцінки вірогідності вимирання популяції, значень росту чисельності та інших метрик стану популяції протягом певного часового проміжку [10]. Отримані під час такого моделювання показники використовуються для подальшого планування природоохоронних заходів щодо того чи іншого загрожуваного виду [11].

Ранні моделі, створені ще у 1960 - х роках, були побудовані на основі систем диференційних рівнянь. Такі моделі оперували переважно на рівні популяцій та оперували безперервними величинами. Вибір такого підходу значною мірою зумовлювався обмеженнями існуючих на той час обчислювальних приладів. Розвиток обчислювальної техніки призвів до значного збільшення різноманітності і складності моделей, доступних для аналізу. Зокрема, визначним є перехід з популяційного рівня на індивідуальний (Individual-based, IB), що визнає дискретність сукупності і стохастичний характер динаміки популяційних процесів. Таким чином, ці типи моделі можуть охоплювати більший діапазон явищ, ніж базові моделі популяційного рівня [12, 13].

Одним з видів, чий статус зникаючого було закріплено в останній редакції Червоної книги України, є степовий бабак (*Marmota bobak* (Müller, 1776)) [14]. Існуючу тенденцію до зниження чисельності популяції степового бабака пояснюють зокрема погіршенням кормової бази через відсутність випасу в достатньому обсязі. Таке погіршення відбувається через накопичення сухої фітомаси, появу жорсткої та малопоживної рослинності. В подальшому за умови високого рівня вологості оселища вкриваються деревно-чагарниковою рослинністю, що робить територію непридатною для існування бабаків [15]. Відомо, що бабаки надають перевагу локалітетам з інтенсивним випасом і перевипасом [16]. Водночас, тривалий перевипас і пов'язану з цим деградацію пасовищ вважають ключовими причинами зниження чисельності тарбагана (*Marmota sibirica* (Radde, 1862)) та гімалайського бабака (*Marmota himalayana* (Hodgson, 1841)) [17, 18]. Таким чином, постає питання про оптимізацію випасу таким чином, щоб забезпечити стає існування степового бабака в умовах відсутності природних популяцій копитних.

Мета даної роботи – створити ІВ модель динаміки популяційної системи бабака з урахуванням антропогенного впливу та виявити оптимальний рівень такого впливу для сталого відтворення виду.

Для досягнення мети роботи було поставлено наступні **задачі**:

1. Змоделювати різні сценарії розвитку популяції бабака в умовах дигресії степових ділянок, спричиненої антропогенним впливом.

2. Шляхом проведення серії моделювань визначити оптимальний рівень навантаження, за якого прогнозована стабільна чисельність популяції бабаків сягає максимальних значень.

3. Створити платформу для моделювання популяційних систем бабака на основі побудованої моделі у вигляді інтерактивної веб-сторінки для подальшого прогнозу існування популяційних систем *Marmota bobak* або розрахунку оптимальних умов для проведення реінтродукції.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД І АНАЛІЗ НАУКОВОЇ ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Моделювання в популяційній екології

Протягом останніх десятиліть було приділено багато уваги моделям, які передбачають долі окремих популяцій в нинішніх умовах або після змін у господарюванні чи середовищі. Зокрема, такі моделі широко використовуються для аналізу життєздатності популяцій (Population Viability Analysis, PVA) і для оцінки ймовірних наслідків різних варіантів господарювання [19, 20].

Починаючи з 1960-х років, екологічне моделювання було зосереджено в основному на моделюванні системної динаміки і, загалом, системах диференціальних рівнянь. Протягом останніх десятиліть зросла популярність індивідуального моделювання (Individual-Based Modelling, IBM), що базується на інформатичних методах [21]. У той час як класичне математичне моделювання базується на спрощуючих припущеннях, таких як зведення популяційної різноманітності до одного параметру – чисельності, індивідуальні моделі мають потенційно необмежену здатність відтворювати індивідуальні особливості організмів, їх поведінки та впливів навколишнього середовища [22]. Зокрема, IBM дозволяє водночас враховувати реакції на індивідуальному та популяційному рівнях (наприклад, у випадках впливу полутантів або міграцій [23, 24]). Перевагою індивідуальних моделей перед традиційними є те, що вони можуть включати будь-яку кількість механізмів індивідуального рівня [25]. Таким чином, IBM використовуються, коли один або більше з аспектів, які важко або неможливо представити в диференціальних рівняннях на рівні

популяції, вважаються важливими для відповіді на дослідницьке питання або вирішення прикладної проблеми: варіації між особинами в популяції або особинами протягом їхнього життєвого циклу; локальні взаємодії між окремими організмами і адаптивна поведінка, яка включає фізіологію та енергетичні бюджети [26]. Для стохастичного призначення атрибутів, поведінки та реакцій для кожної з особин використовуються методи Монте-Карло [25].

Концептуальним недоліком індивідуального підходу є чутливість до браку даних щодо розподілу ресурсів у популяції. Зазвичай відомості існують як для окремої ізольованої особини, так і для цілої групи рослин чи тварин, які містяться в лабораторії. Таким чином, існує багато надійних даних про середнє споживання ресурсів, виміряних як для окремих осіб, так і для цілих груп. Однак дуже важко з'ясувати споживання ресурсів конкретною особою в природній популяції, особливо коли йдеться про рідкісні або вузькоареальні види.

Одним зі способів імплементації IBM є матричні моделі, в яких особини в популяції класифікуються за різними станами: як правило, на основі віку, стадії життєвого циклу або їх комбінації [19, 25]. Імовірності розмноження під час перебування в певному стані або переходу з поточного стану в будь-який інший є фіксованими й однаково застосовуються до всіх членів популяції в цьому стані. Проте моделі можуть варіюватися від одностатевих детермінованих моделей, які ігнорують такі явища, як залежність від щільності, до просторово структурованого двостатєвого стохастичного моделювання, що включає детальні зворотні зв'язки між розміром популяції та виживанням або плодючістю [27–29]. Ступінь складності зазвичай залежить від якості наявних даних, а такі дані (особливо для видів, що потребують збереження) часто є рідкісними. Це призводить до значних дебатов щодо прогностичної цінності

матричного моделювання, особливо при застосуванні до аналізу життєздатності популяції [30].

Більш сучасним підходом до IBM є застосування об'єктно-орієнтованого програмування. Цей підхід базується на створенні індивідуальних об'єктів, що відповідають особині з її індивідуальними особливостями, станом, здатністю взаємодіяти з середовищем та іншими об'єктами, рухатись у дво- або тривимірному просторі. Як і матричні моделі, об'єктно-орієнтовані моделі потребують калібрування з реальними даними для отримання кількісних даних.

1.2. Аналіз життєздатності популяцій

Впродовж багатьох десятиліть аналіз життєздатності популяцій (population viability analysis, PVA) є однією з основних методологій у царині природоохоронної справи [7, 31]. У більшості випадків, PVA проводиться на основі моделювання досліджуваної популяції або системи популяцій. Основною метою PVA є оцінка і моніторинг стану популяції та потенційних загроз, планування досліджень, об'єктивне прийняття управлінських рішень (розподіл та пріоритезація ресурсів) на основі наукових даних [32].

Зазвичай моделі для PVA потребують багато кількісних даних, не всі з яких можуть бути достеменно відомі для існуючих популяцій, в особливості для загрожуваних видів. В таких випадках може враховуватися експертна думка фахівців. Крім того, до уваги береться не одиничний результат моделювання, а декілька найбільш вірогідних сценаріїв [31].

Все частіше PVA застосовують для *ex situ* популяцій. Використання даних PVA дозволяє оцінити ризики зникнення загрожуваних популяцій, може бути

використаний як один з інструментів для підготовки особин для реінтродукції, слугувати для планування програм розведення тощо [33, 34].

Ключовим поняттям PVA є мінімально життєздатна популяція (minimum viable population, MVP). Хоча згідно з класичним формулюванням, MVP – це такий розмір популяції, за якого така популяція виживе через тисячу років з вірогідністю 99% [35], багато авторів зазначають, що такий критерій є занадто жорстким [31].

Моделі, які використовуються для PVA можуть мати різну природу, однак зазначають, що ІВ моделі є доречними для малочисельних популяцій, адже краще враховуються індивідуальну мінливість і стохастичні процеси, в той час як для більших популяцій нерідко використовують популяційні моделі [31].

Існують численні приклади універсального програмного забезпечення, що може бути використане для PVA, такі як Vortex, ALEX та ZooRisk [31, 32]. Хоча ці ІВ моделі враховують численні демографічні і генетичні показники (прогнозують зміни рівня генетичного різноманіття), вважається, що моделі, розроблені для конкретного виду можуть бути якіснішими, якщо творці моделі зважено підібрали ключові чинники для даного виду [32].

Для більшості випадків, якісна модель PVA має давати відповідь на конкретне наукове питання; її структура має бути обрана з урахуванням особливостей біології об'єкту, базуватись на якісних демографічних даних, враховувати стохастичні процеси, катастрофічні або несприятливі явища в середовищі, відображати залежні від щільності ефекти (зростання захворюваності, вплив на генетичне різноманіття тощо). Результати моделювання мають бути співставними зі значеннями, що спостерігаються в існуючій популяції [32].

1.3. Оцінка антропогенного впливу за допомогою моделей

Крім зазначених впливів природного середовища, природні популяції зазнають все більш суттєвого впливу, спричиненого діяльністю людини. Одним з найбільш суттєвих видів антропогенного впливу є навантаження, пов'язане з провадженням сільськогосподарської діяльності. Серед проявів такого впливу – погіршення якості ґрунтів, фрагментація ареалів, безпосереднє зменшення біорізноманіття тощо [36]. Беручи до уваги переважно негативний і часто незворотний вплив людської діяльності, моделювання є важливим інструментом для оптимізації рівня антропогенного тиску на екосистему з урахуванням економічних інтересів місцевих громад. Особливо цінними є такі результати моделювання, які неможливо було передбачити (або встановити кількісні показники) шляхом простої екстраполяції даних [37].

Розроблено моделі для багатьох видів антропогенного впливу, як-от випас, видобуток корисних копалин, збиральництво (наприклад, вилов риби), різноманітними проявами інтенсивного сільського господарства тощо. Існують моделі антропогенного впливу як локальні, специфічні для певних видів та умов, так і глобальні за масштабом, такі що можуть бути застосовані до значної кількості видів. Часто такі моделі також враховують глобальні зміни клімату [37].

За своєю природою моделі, що використовують для оцінки і прогнозування антропогенного впливу на екосистеми є просторово визначеними (spatially explicit) [38–41]. Водночас серед публікацій останнього десятиліття можна знайти моделі, що базуються на існуючому програмному забезпеченні та середовищах для моделювання [38], так і оригінальні моделі, розроблені з використанням актуальних технологій [41].

В якості вхідних даних для моделей оцінки антропогенного впливу виступають як безпосередні дані польових досліджень, так і дані GIS, прогнози

кліматичних моделей, відомості з міжнародних баз даних (таких як The Natura 2000 Standard Data Form) [38, 39].

З огляду на те, що моделі можуть використовуватися для прийняття стратегічних рішень з глобальними наслідками, існують загальноприйняті механізми сертифікації модельних алгоритмів і програмного забезпечення, що засвідчують їх коректний дизайн та імплементацію, ретельне тестування та доцільне використання. Прикладом такої сертифікації є свідоцтво TRACE (“TRAnsparent and Comprehensive model Evaludation”) [24, 41].

1.4. Моделювання популяцій

Різні види роду *Marmota* ставали об’єктом популяційного моделювання. Створено популяційні моделі альпійського бабака (*Marmota marmota*), що демонструють численні ефекти, пов’язані зі щільністю розселення, що трактують як прояви ефекту Оллі – тенденція до різного співвідношення статей у групах різного розміру, вищий шанс успішного виходу зі сплячки для більших груп, складнощі з пошуком партнера під час розселення тощо [19]. Дані моделювання також показують чутливість альпійського бабака до змін клімату через вплив на доступність їжі у теплу пору року і вплив на успішність гібернації в холодну [42].

Польові дані щодо популяційної динаміки бабака жовточеревого (*Marmota flaviventris*) були екстрапольовані та проаналізовані за допомогою пострепродуктивної моделі частини життєвого циклу (postbreeding census partial life-cycle model), зокрема виявлено суттєві впливи мінливості репродуктивних

параметрів і другорядний вплив інших чинників, таких як відсоток виживання молодих особин [43].

Відповідно, широкий спектр проблем щодо популяційної динаміки, просторової організації популяцій бабака; впливу змін клімату та антропогенного навантаження на вид також можуть бути проаналізовані за допомогою популяційного моделювання.

1.5. Виклики, пов'язані з реінтродукцією бабака

Реінтродукція є важливим елементом охорони загрожуваних видів, що спрямована на створення незалежних субпопуляцій та відновлення історичних ареалів видів. Успіх реінтродукції залежить від виживання особин після випуску, і, в свою чергу, обумовлений низкою факторів, як-от тиск хижаків, доступ до харчових ресурсів, придатність оселища, стать, вік, стан здоров'я та походження (дикі або вирощені у штучних або напіввільних умовах) особин [44]. Навіть за умови, що випущені особини змогли дати потомство в природних умовах, новоутворені популяції зазнають негативного впливу генетичного дрейфу та інбредної депресії. Як наслідок, значна кількість проєктів з реінтродукції зазнають невдачі [45].

В міжнародній практиці відомі успішні проєкти з реінтродукції бабака. Так, випущені у Французьких Піренеях альпійські бабаки (близько 400 особин, вилучених з природних оселищ у Французьких Альпах) утворили стабільну популяцію, що на момент 2010 року сягала близько 10 тис. тварин. Однак, незважаючи на значну чисельність, популяція характеризується низьким рівнем гетерозиготності [45].

На території Східної Європи заходи з реінтродукції степового бабака проводились з початку XX-го століття. Низька успішність проведених спроб була пов'язана з необґрунтованим вибором локалітетів для реінтродукції, недостатня кількість і щільність випуску тварин, відсутність охорони на території випуску [46]. Зокрема, значна кількість новоутворених колоній зазнавала шкоди або була повністю винищена бракон'єрами [47].

Крім того, технологія відлову тварин для розселення передбачала вилов кількох особин з кожної нори, а не відлов і переселення цілком родинами. Це призводило до відлову на переселення молодих особин, що відзначаються невисокою життєздатністю і не є адаптованими. На новому місці такі особини майже не виживають. Відлов і переселення родинами створює більш стійкий осередок тварин при переселенні (Ронкін, Савченко, особисте повідомлення).

Встановлено, що зміна чисельності бабаків в новоутворених колоніях (зокрема, в Полтавській області) пов'язана зі зниженням інтенсивності випасу великої рогатої худоби [46]. Це зумовлено накопиченням калдану (сухого рослинного опаду) та інших рослинних залишків, що ускладнюють доступ до соковитих частин рослин з одного боку, а з іншого полегшують доступ хижаків. Як наслідок, на ділянках з недостатнім рівнем випасу відзначається низький рівень виживаності молодняка [16].

Таким чином, моделювання може виявити такий рівень антропогенного впливу, що уможливорює стає існування колонії бабаків. Водночас, існуючі моделі, присвячені близькоспорідненим видам, переважно фокусуються на демографічній структурі популяції, і не можуть бути адаптовані для планування заходів з реінтродукції бабака в антропогенно трансформованих степових локалітетах. Створення моделі динаміки популяційної системи бабака з урахуванням антропогенного впливу має на меті підвищення успішності заходів з реінтродукції.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ

2.1. Програмне забезпечення

Модель побудовано відповідно до парадигми об'єктно-орієнтованого програмування засобами мови програмування Python (версія 3.11.4) [48]. В якості допоміжних бібліотек для зберігання, обробки та візуалізації даних використані Matplotlib [49] та NumPy [50]. Графічний інтерфейс для моделі побудований на основі бібліотеки Shiny [51]. Безперервна модель створена за допомогою програми Maple [52]. Статистичний аналіз та створення графіків проводилися у програмі Origin [53].

Вихідний код моделі знаходиться в GitHub репозиторії та доступний за посиланням <https://github.com/MorryGun/Marmots>.

2.2. Параметри моделі

Вхідними даними для моделі слугує сукупність значень (табл 2.1), які користувач вводить за допомогою графічного інтерфейсу в межах певного інтервалу теоретично можливих значень, визначених на основі уривчастих відомостей з наукових публікацій різних років та різних регіонів України. Таким чином, користувач моделі може використати специфічний набір даних для конкретної території.

Таблиця 2.1

Стандартні значення параметрів

Параметр	Значення	Джерела
Споживання фітомаси бабаками, кг	70	[54]
Плодючість бабаків, шт/рік	3	[54]
Продукція рослинності, т/рік	6	[16]
Межа захащення, т	73	[55, 56]

2.2.1. Стартове число. Стартове число слугує для ініціалізації генератора псевдорандомних чисел. Необхідність задавати цей параметр обумовлена тим, що частина параметрів, що існують в моделі не задані жорстко, а псевдорандомно обираються з певного розподілу (рівномірного, нормального, гамма тощо). Оскільки всі псевдорандомні числа в рамках одного прогону моделі продукуються одним і тим же екземпляром генератора, результат двох моделювань на ідентичному наборі параметрів (включно зі стартовим числом) є суворо ідентичною. Такий підхід дозволяє користувачу моделі розмежовувати стохастичні та детерміністичні явища моделі, тестувати індивідуальні параметри, а також забезпечує повторюваність результатів моделювання, залишаючись достатню гнучкість для імітації стохастичності.

2.2.2. Тривалість періоду моделювання. Тривалість моделювання в роках задається користувачем моделі через графічний інтерфейс. В термінах моделі, тривалість моделі – це кількість ітерацій зовнішнього циклу моделі. У поєднанні з можливістю задавати стартове число, явно задана тривалість моделювання дозволяє зручно отримати стан моделі (і його візуалізацію) на кожен заданий рік.

2.2.3. Розмір території для моделювання. Структура моделі дозволяє одночасно моделювати декілька окремих ділянок, що характеризуються індивідуальним набором властивостей. Ці ділянки утворюють прямокутну

область, що характеризується двома значеннями від 1 до 10 (верхня межа за необхідності може бути збільшена). Відповідно, у випадку вибору крайніх значень, моделювання може відбуватися на одній (прямокутна область розмірами 1 x 1) або ста (область 10 x 10) ділянках. Водночас, в режимі множинного моделювання розрахунки проводяться лише на одній ділянці.

За рахунок того, що модель підтримує прямокутні області для моделювання (наприклад, 7 x 3), можливо відтворити типову для бабака стрічкову структуру поселень [56].

Варто зазначити, що одна ділянка не має суворо окреслених фізичних розмірів і має сприйматися як абстрактна територія, достатня для однієї сім'ї бабаків (площа сімейної ділянки *in situ* коливається в межах 0,3 – 1,5 га [54]).

2.2.4. Споживання бабаками. Споживання бабаками фітомаси (*feed*) задається інтервалом з двох значень. Ці значення обмежують рівномірний розподіл, з якого псевдорандомно генеруються число, що характеризує кількість рослинної біомаси в кілограмах, що споживається бабаком за сезон. Ці два значення (*feed_{min}* та *feed_{max}*) можуть збігатися. В цьому випадку в рамках моделі всі бабаки споживатимуть одну і ту саму кількість корму щорічно.

В штучних умовах дорослі бабаки протягом сезону споживають 43 кг зелених кормів та 20 кг концентрованих кормів за сезон, молоді особини 53 і 21 кілограми відповідно [54]. Враховуючи ці дані, модель допускає споживання бабаками до 120 кг на рік. Більшість моделювань проведено з рівнем споживання 70 кг (якщо не вказано інше).

2.2.5. Плодючість бабаків. Плодючість бабаків (*b*) задається єдиним невід'ємним числом, що характеризує гамма-розподіл значень, з якого генерується псевдорандомне число. Для більшості моделювань, що проаналізовані в роботі, значення плодючості дорівнює 3, що відповідає середній чисельності виводку на середину літа [54].

2.2.6. Випас. Відомо, що щільність розселення бабака пов'язана із наявністю і ступенем випасу. Максимальна кількість сімей була зафіксована на ділянках з інтенсивним випасом, що пояснюється нижчою висотою травостою (що дозволяє бабакам вчасно помічати хижака) та доступністю соковитих частин рослин [15, 16, 56]. Випас (*pas*) характеризується відсотком рослинної біомаси, що вилучається з ділянки в межах річного циклу моделі.

2.2.7. Продукція рослинності. Продукція рослинності (*grow*) задається інтервалом з двох значень. Ці значення обмежують рівномірний розподіл, з якого псевдорандомно генеруються число, що характеризує кількість рослинної біомаси в тонах, що накопичується на ділянці наприкінці річного циклу. Як і у випадку споживання кормів бабаками, ці два значення (*grow_{min}* та *grow_{max}*) можуть збігатися і на всіх ділянках щороку буде продукуватися одна і та сама кількість рослинної біомаси.

Для більшості моделювань використовувалося значення продукції, що дорівнює 6 т/рік, що приблизно відповідає продуктивності середньостатистичної степової ділянки площею 0.75 га (на прикладі Великобурлуцького степу на Харківщині) [16].

2.2.8. Стартова чисельність. За необхідності, можливо задати стартову чисельність бабаків на ділянці. У протилежному випадку, стартова чисельність буде згенерована аналогічним до розмноження (*b*) чином.

2.2.9. Межа захаращення. Модель передбачає можливість задати межу захаращення (*G_{lim}*) – таку кількість рослинної біомаси (в тонах), після якої ділянка вважається непридатною для існування бабаків, а наявна на момент події захаращення сім'я гине (у межах подальшого покращення моделі можливо надати можливість такій сім'ї відкочувати на вільну сусідню ділянку за наявності). Така поведінка моделі мотивована польовими спостереженнями, що ділянки, де в результаті припинення випасу утворювалася чагарникова

рослинність, могли бути покинутими бабаками або ж їх чисельність стрімко зменшувалася [56].

Значення межі захаращення, використане для моделювань (73 т) є орієнтовним і було обране на основі літературних даних (нижня межа для чагарникових степових угруповань) [55, 56].

2.2.10. Кількість повторів. Цей параметр доступний тільки в режимі множинного моделювання і визначає, скільки окремих моделювань буде виконано для кожного рівня випасу для отримання усереднених результатів.

2.3. Припущення в основі моделі

Під час створення моделі було зроблено низку припущень:

1. Розмноження на ділянці відбувається щороку однією парою; щорічний приріст характеризується виключно параметром плодючості бабаків (b) та наявністю достатньої кількості фітомаси (G).
2. Смертність можлива тільки від нестачі їжі.
3. Продукція рослинності ($grow$) на даній ділянці постійна з року в рік.
4. Якщо на момент кінця сезону на ділянці була накопичена фітомаса, що більше або дорівнює межі захаращення (G_{lim}), ділянка вважається незворотно непридатною для існування бабаків, а сім'я, що існувала на ділянці на момент захаращення, гине.
5. Випас зменшує фітомасу на ділянці на певну частку (%%) від існуючої кількості.

2.3. Структура моделі

Алгоритм моделі передбачає дві основні частини: ініціалізацію та річні цикли (рис. 2.1).

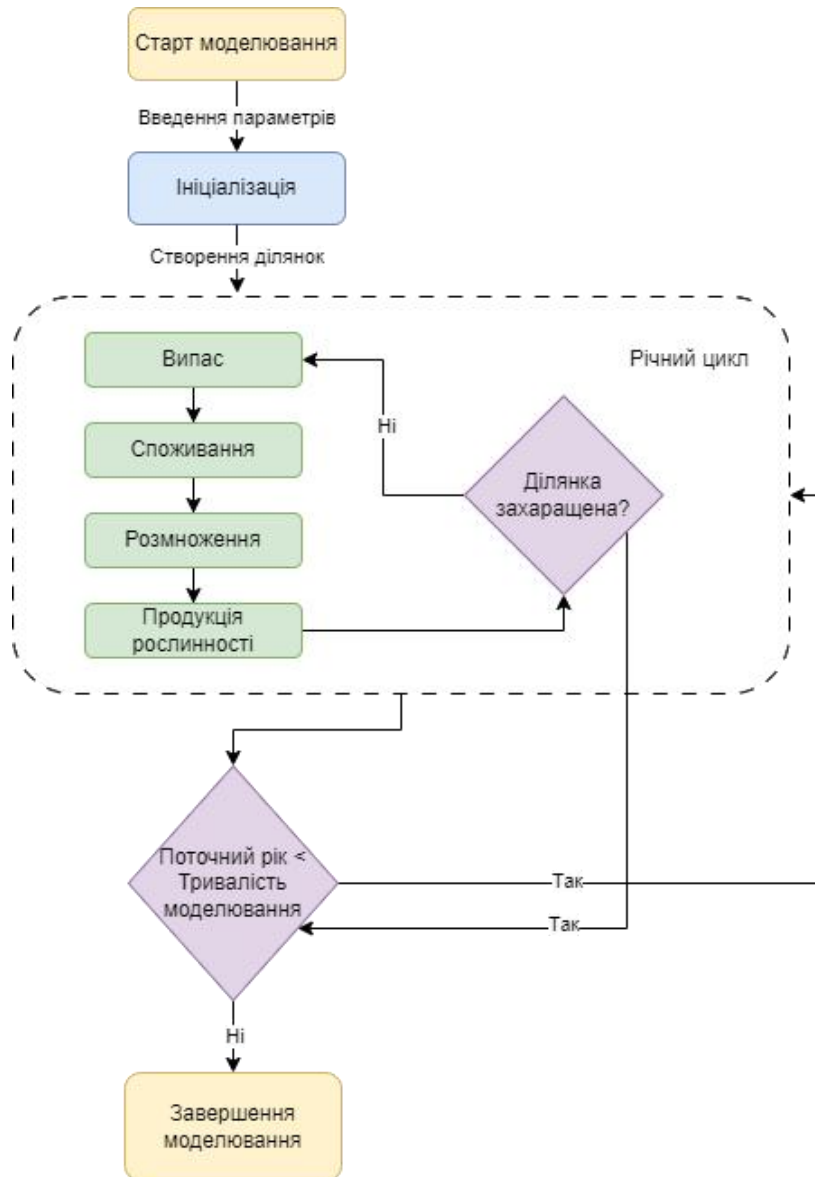


Рис. 2.1. Графічна схема моделі. Вхідні параметри детально описані у пункті 2.2

2.3.1. Ініціалізація моделі. Під час ініціалізації (рис 2.1) створюється множина індивідуальних ділянок. Кількість індивідуальних ділянок визначається розміром території для моделювання (детальніше про параметр в пункті 2.2.3).

Під час ініціалізації кожній ділянці надається індивідуальна продуктивність, що псевдорандомно вибрана з інтервалу, заданого продукцією рослинності (див. пункт 2.2.7). Стартова кількість фітомаси дорівнює продуктивності ділянки.

Чисельність бабаків на ділянці на момент ініціалізації або дорівнює стартовій чисельності (пункт 2.2.8), або генерується з гама-розподілу, заданого параметром плодючості бабаків (пункт 2.2.5).

2.3.2. Річний цикл моделі. Основні події моделі (випас, споживання рослинності, розмноження, продукція рослинності, захаращення) відбуваються в межах річних циклів (рис 2.1). Варто зазначити, що зазначені події відбуваються тільки для ділянок, що не вважаються захаращеними – інакше кажучи, для ділянок, що не накопичували фітомаси більшої за межу захаращення на момент завершення жодного з попередніх річних циклів. Кількість річних циклів задається тривалістю періоду моделювання (пункт 2.2.2). Перший річний цикл відбувається на основі результатів ініціалізації моделі, другий і подальші цикли – на основі попереднього циклу.

Перша складова річного циклу – випас. Фітомаса ділянки зменшується на частку, що віднімається за рахунок випасу (пункт 2.2.6).

Разом з випасом відбувається споживання фітомаси бабаками. Для кожної особини на цій ділянці генерується число з інтервалу, обумовленого об'ємом споживання фітомаси бабаками (пункт 2.2.4). Якщо кількість фітомаси на ділянці достатня для цієї особини, від фітомаси віднімається згенерована для бабака кількість рослинної маси. У випадку, якщо фітомаси на ділянці

недостатньо, населення популяції зменшується на один (іншими словами, особина вважається померлою). Процедура повторюється для наступного бабака. Сенса продовжувати перевірку полягає у тому, що число, згенероване для наступної особини може виявитись меншим, і фітомаси на ділянці на цей раз вистачить.

Такий спосіб розрахунку споживання має на меті імітувати диференційоване споживання фітомаси бабаками, адже відомо, що молоді особини споживають більше, ніж дорослі [54].

Після розрахунку споживання рослинної маси бабаками, вже наявними на ділянці, до моделі додається компонента розмноження. Ця фаза відбувається тільки для ділянок, чисельність на яких не менше двох особин. Спочатку розраховується очікуваний розмір виводку шляхом генерації псевдорандомного числа з гама-розподілу, заданого параметром плодючості бабаків. Після цього для кожного очікуваного дитинчати відбувається така ж перевірка на наявність достатньої кількості фітомаси на ділянці. В результаті такої перевірки, чисельність бабаків на ділянці може збільшитись на число, що менше (якщо для одного або більше дитинчат не вистачило корму) або дорівнює очікуваному розміру виводку (якщо кількість фітомаси виявилася достатньою).

Наступним кроком у побудуванні моделі є додавання чергової фази річного циклу – продукції рослинності. Кількість фітомаси на ділянці збільшується на значення індивідуальної продуктивності ділянки.

Наприкінці річного циклу проводиться декілька додаткових перевірок. Якщо на цей момент чисельність на ділянці нижча за дві особини, вона примусово виставляється в нуль. Метою такої перевірки є уникнення ситуації, коли на ділянці неприродньо довго існує один бабак (адже модель наразі не підтримує смертності від старості або інших причин, не пов'язаних з браком харчових ресурсів).

Остання подія річного циклу – перевірка на захаращення. Ця подія є необов’язковою: якщо значення межі захаращення дорівнює нулю, захаращення вважається недосяжним. У випадку з ненульовою межею захаращення, якщо в кінці річного циклу на ділянці накопичена кількість фітомаси, що дорівнює чи перевищує цю межу, ділянка вважається захаращеною. Популяція захаращеної ділянки гине, а ділянка стає незворотною непридатною для існування бабаків.

2.4. Множинне моделювання

З огляду на те, що модель передбачає декілька параметрів, що варіюють як в часі так і в просторі, багаторазове повторення моделювання на заданому інтервалі параметрів (в межах яких конкретні значення генеруються псевдорандомно) мають на меті зняти системні помилки та спробувати врахувати стохастичні процеси.

Множинне моделювання проводиться для сталого набору параметрів, крім стартового числа та рівня випасу. Натомість, перевіряється кожне можливе значення рівня випасу (оскільки випас виражений у відсотках, це варіанти від 0 до 100 включно) для кількості стартових чисел, заданих кількістю повторів (пункт 2.2.10). Для кожного значення випасу розраховується вірогідність виживання популяції – процент результатів моделювання, де на останній рік моделювання чисельність бабаків була ненульовою та середня чисельність (враховуються тільки ненульові результати).

Моделювання у множинному режимі дозволяє виявити оптимальний рівень (з огляду на співвідношення вірогідності виживання/чисельності) для заданого набору параметрів.

2.5. Статистичний аналіз

В межах порівняння моделі із безперервною моделлю було розраховано коефіцієнти крос-кореляції часових рядів в програмі Origin. Для інтерпретації отриманого значення необхідно розрахувати порогове значення (рівень значущості $p < 0.05$) за формулою $1 - \frac{2}{\sqrt{n-|k|}}$, де n – кількість спостережень (у нашому випадку дорівнює тривалості моделювання у роках), k – зміщення. Наведені у тексті коефіцієнти розраховані для нульового зміщення ($k = 0$). Оскільки для всіх моделювань кількість спостережень (років моделювання) дорівнює ста, то порогове (мінімальне) значення коефіцієнту для значущості $p < 0.05$ розраховується як $1 - \frac{2}{\sqrt{100-|0|}} = 0.8$.

Для порівняння залежностей стаціонарної кількості бабаків від рівня випасу, розрахованих за допомогою безперервної моделі та за допомогою індивідуальної моделі використовувався критерій кореляції Пірсона.

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

3.1. Безперервна модель

Для перевірки правильності побудови ІВ моделі нами було побудовано безперервну модель популяції бабаків та знайдено стаціонарні стани моделі. В подальшому співпадіння значення стаціонарних станів безперервної та ІВ моделлю слугуватимуть доказом правильності побудованої ІВ моделі.

Для створення моделі катастрофічні стрибкоподібної зміни в стані системи описувались рівнянням Ферхюльста $f(x) = \frac{1}{1+e^{-k \cdot (x-x_0)}}$, яке приймає значення 1, коли $x > x_0$ та 0 коли $x < x_0$ [56].

Для моделі описаної нами у розділі 2.3. зміну кількості бабаків можна записати наступним чином:

$$\frac{dM}{dt} = \frac{b}{1 + e^{-\frac{1}{2} \cdot M}} - \frac{M - \frac{G \cdot (1 - pas)}{feed}}{1 + e^{-M + \frac{G \cdot (1 - pas)}{feed}}}$$

де M – чисельність бабаків на ділянці,

b – плодючість бабаків,

G – поточна фітомаса на ділянці,

pas – рівень випасу

Перший доданок описує приріст бабаків за рахунок народжуваності з урахуванням того, що приріст може відбуватися тільки якщо поточна кількість бабаків більше або дорівнює двом.

Другий доданок описує смертність бабаків від голоду, де $\frac{G \cdot (1 - pas)}{feed}$ – кількість бабаків, що може прогодувати ділянка. Смертність дорівнює 0, якщо кількість бабаків менша, ніж може прогодуватися на ділянці.

Зміну кількості рослинності можна записати таким рівнянням:

$$\frac{dG}{dt} = \frac{-G \cdot pas - M \cdot feed + grow}{1 + e^{G \cdot (1 - pas) + M \cdot feed - Glim}} - \frac{G}{1 + e^{-G \cdot (1 - pas) - M \cdot feed + Glim}}$$

де $grow$ – щорічний приріст маси рослинності,

$feed$ – річне споживання рослинності одним бабаком,

$Glim$ – гранична біомаса рослинності по досягненні якої відбувається захащення.

Перший доданок описує зміни в кількості рослинності у випадку, коли поточна кількість не перевищує межі захащення. Другий доданок описує повне зникнення рослинності при досягненні граничної кількості рослин на ділянці.

Таким чином, для пошуку стаціонарного стану системи було використано наступну систему рівнянь:

$$\begin{cases} \frac{b}{1 + e^{-\frac{1}{2} \cdot M}} - \frac{M - \frac{G \cdot (1 - pas)}{feed}}{1 + e^{-M + \frac{G \cdot (1 - pas)}{feed}}} \\ = 0 \end{cases} \frac{-G \cdot pas - M \cdot feed + grow}{1 + e^{G \cdot (1 - pas) + M \cdot feed - Glim}} - \frac{G}{1 + e^{-G \cdot (1 - pas) - M \cdot feed + Glim}} = 0$$

Після знаходження чисельного рішення системи видно, що стаціонарна кількість бабаків на ділянці лінійно знижується зі збільшенням випасу. На рис 3.1 наведено залежність стаціонарної чисельності популяції зі стандартними параметрами (табл. 2.1). Сірим прямокутником на графіку позначено область рівня випасу, за якого залежність розміру популяції від часу може або сягати стаціонарної кількості, або ставати 0 в залежності від початкового розміру популяції.

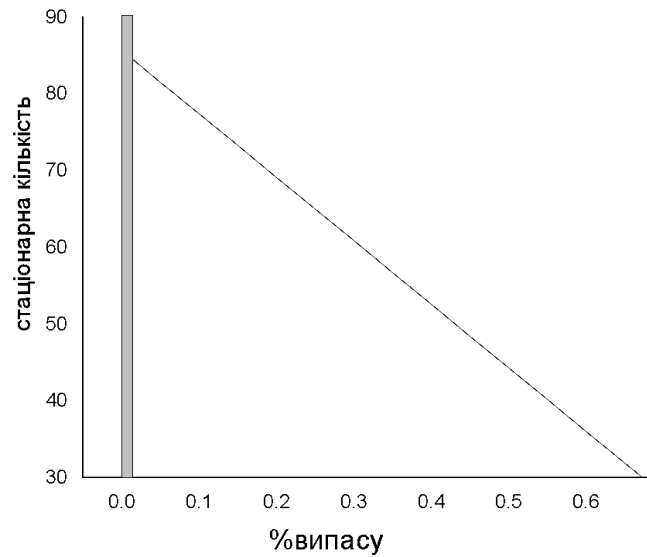


Рис. 3.1. Залежність стаціонарної чисельності популяції бабаків від відсотку випасу за умови стандартних параметрів (набір параметрів - див. табл 2.1)

Для більш докладного розгляду динаміки розміру популяції у часі нами було проведено чисельне рішення системи диференціальних рівнянь.

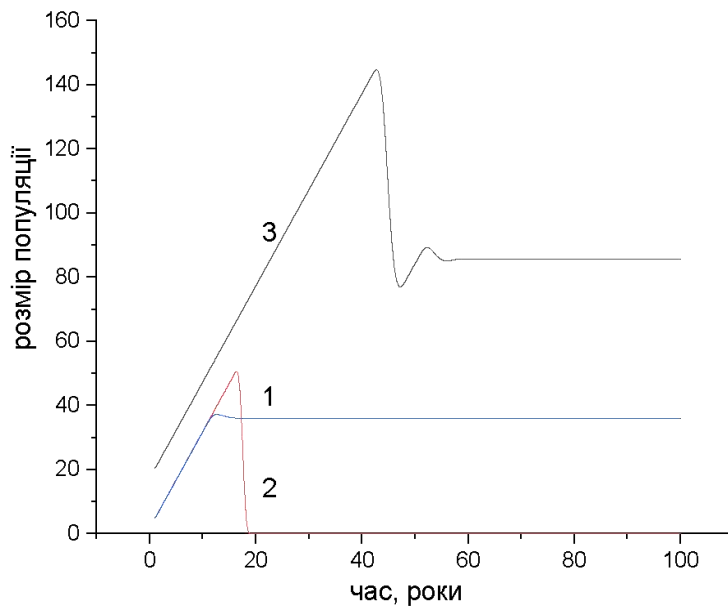


Рис. 3.2. Часова залежність розміру популяції бабаків за умови стандартних параметрів (набір параметрів - див. табл 2.1).

На рис. 3.2 наведено часову залежність розміру популяції з тими ж параметрами моделі. Рівень випасу (*pas*) дорівнює 60% (крива 1), та 0% (криві 2 (стартова чисельність популяції 2) та 3 (стартова чисельність популяції 20)).

Криву залежності розміру популяції від часу можна розділити на три ділянки:

1. Лінійний приріст кількості;
2. Падіння чисельності, яке відбувається або до 0 (якщо споживання рослинності бабаками та вилучення через випас недостатньо для того, щоб запобігти захаращенню) або до стаціонарного значення;
3. Вихід чисельності популяції на плато.

Те, що падіння чисельності до 0 викликано саме збільшенням кількості рослинності вище граничного значення захаращення можна спостерігати на рис. 3.3, де наведено часову залежність кількості рослинної біомаси, де рівень випасу (*pas*) дорівнює 60% (крива 1), та 0% (криві 2 (стартова чисельність популяції 2) та 3 (стартова чисельність популяції 20)). По досягненню кількості фітомаси межі захаращення її кількість катастрофічно падає до 0. Це збігається в часі з падінням до 0 розміру популяції бабака.

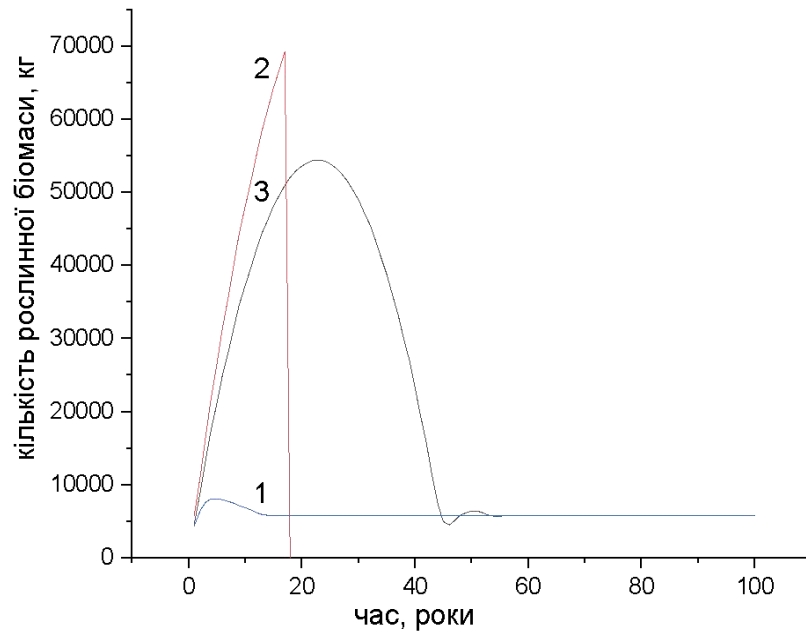


Рис. 3.3. Часова залежність кількості фітомаси для моделі за умови стандартних параметрів (набір параметрів - див. табл 2.1)

Таким чином розгляд безперервної моделі дозволяє:

1. Розрахувати стабільний розмір популяції за будь якого відсотку випасу.
2. Визначити характерні особливості залежності розміру популяції від часу.

Ми будемо вважати, що імітаційна модель побудована правильно, якщо вона співпадає за цими характеристиками з безперервною моделлю

3.2. Порівняння результатів отриманих імітаційною та безперервною моделями

За допомогою моделі нами було розраховано стаціонарну кількість бабаків як середнє за останні 30 років моделювання (роки 70-100). На рис. 3.4 наведено залежність стаціонарної кількості бабаків від відсотку випасу, розраховану за

допомогою безперервної моделі (лінія, розділ 3.1) та за допомогою індивідуальної моделі (точки, розділ 2.3) зі стандартними параметрами (табл. 2.1). Видно, що стаціонарні значення, розраховані за допомогою обох моделей, добре співпадають (коефіцієнт кореляції Пірсона ~ 0.99 , $p < 0.05$).

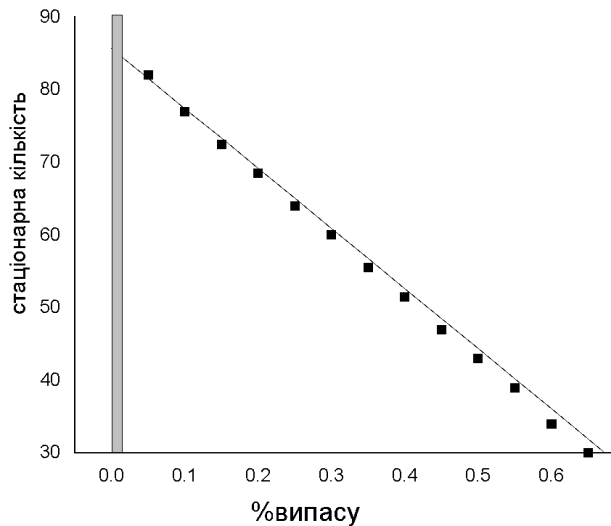


Рис. 3.4. Залежність стаціонарної кількості бабаків від рівня випасу, розраховані за допомогою безперервної моделі (лінія) та за допомогою індивідуальної моделі (точки) зі стандартними параметрами (набір параметрів - див. табл 2.1)

На рис. 3.5 наведено часову залежність розміру популяції з тими ж параметрами моделі. Відсоток фітомаси, що вилучається за рахунок випасу (*pas*) дорівнює 0 рис а та 25% рис б. розраховану за допомогою безперервної моделі (лінія) та індивідуальної моделі (точки).

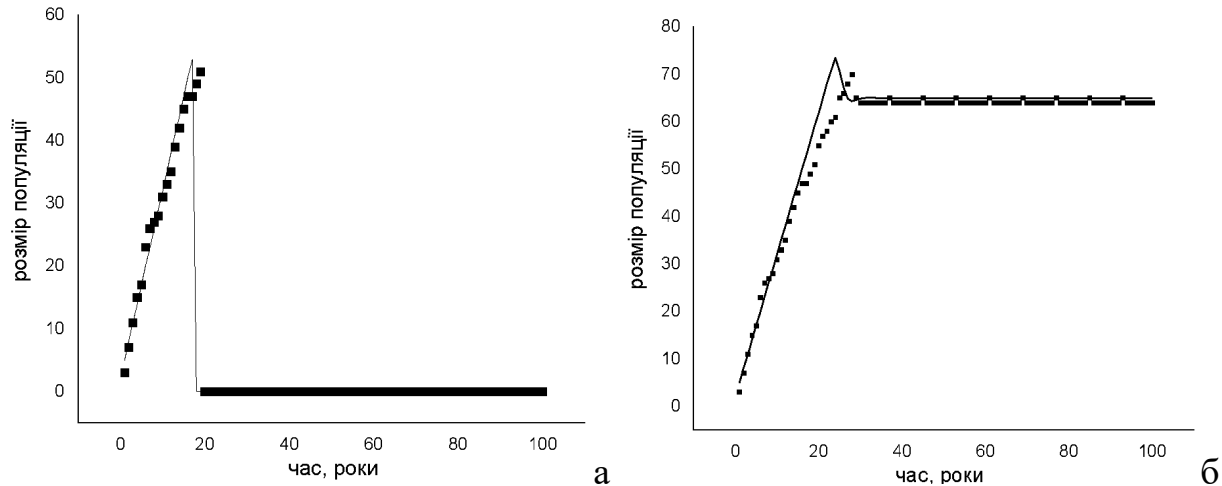


Рис 3.5. Залежність розміру популяції від часу за умови стандартних параметрів. Розрахунки за допомогою безперервної моделі (лінія) та індивідуальної моделі (точки). Рівень випасу (*pas*) дорівнює 0 (а) та 25% (б). (набір стандартних параметрів - див. табл 2.1)

З рис. 3.5 видно істотний збіг результатів, розрахованих за двома моделями (коефіцієнти крос-кореляції 0.99 ± 0.1 та 0.98 ± 0.1). Також на залежностях розміру популяції від часу, розрахованих за допомогою індивідуальної моделі спостерігаються ті ж особливості (лінійне зростання на початковій ділянці, а потім падіння або до 0, або до стаціонарного значення), що і для залежностей, розрахованих за безперервною моделлю.

Таким чином, результати розрахунків за допомогою створеної нами програми при фіксованих значеннях параметрів моделі співпадають з точними результатами, отриманими за допомогою безперервної моделі.

3.3. Чутливість моделі до стартових значень параметрів

Перевагою індивідуальних моделей є можливість додавання до будь-якого параметра випадкового відхилення від середнього значення. Це дозволяє перевірити модель на чутливість до параметрів, стійкість та наближає її до реального життя.

Для того щоб виявити параметр, до якого система найбільш чутлива, нами було зафіксовано всі параметри крім одного, до якого на кожному році розрахунку додавалась випадкове відхилення в 20%. Розраховувалось середнє значення розміру популяції та середньоквадратичне відхилення для 10 генерацій для кожного параметра.

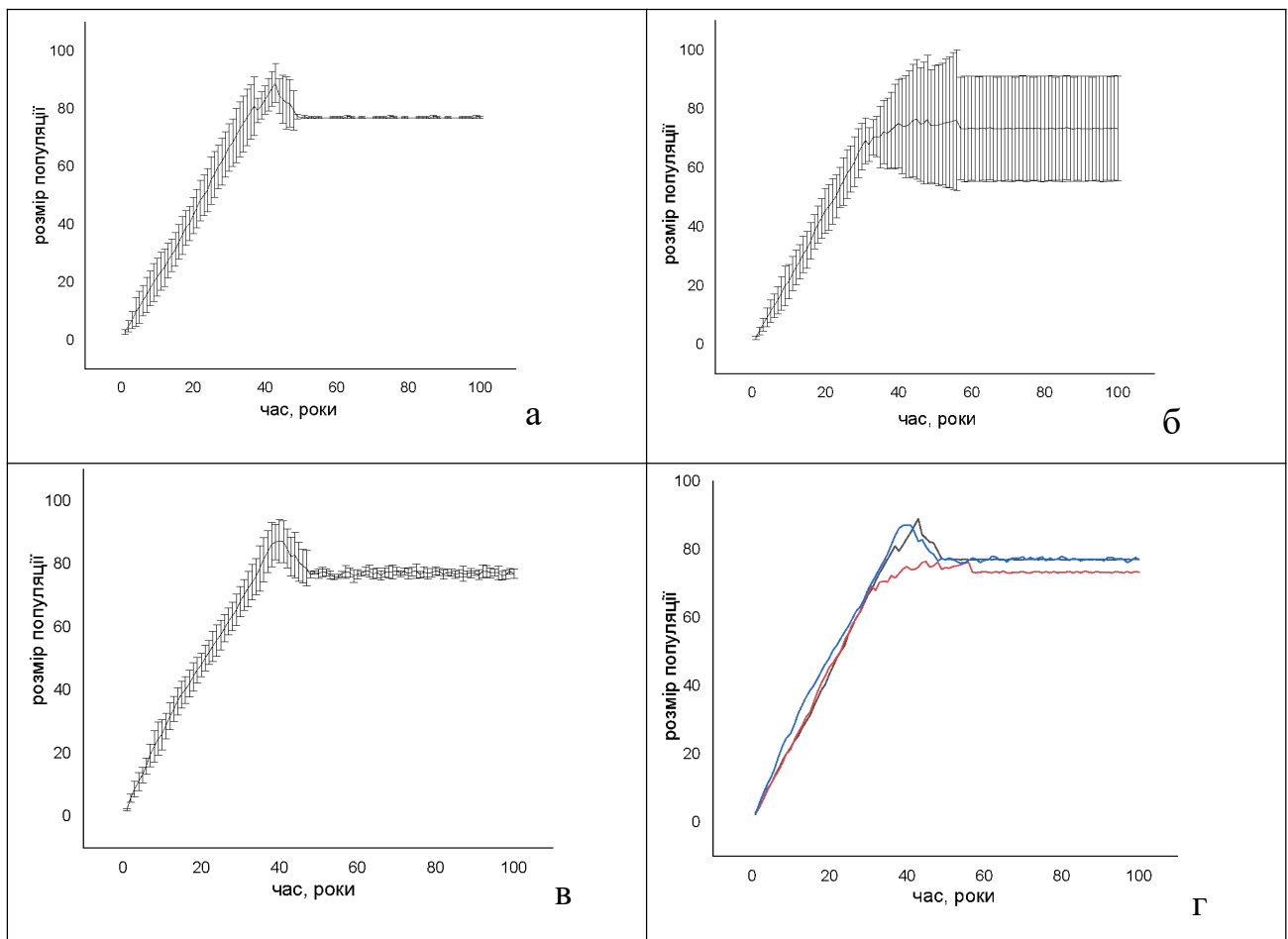


Рис 3.6. Залежність середнього розміру популяції від часу та середньоквадратичне відхилення. Використані стандартні значення параметрів, рівень випасу (pas) = 25%. (набір параметрів - див. табл 2.1).

На рис. 3.6 наведені результати цих розрахунків для коефіцієнту народжуваності (а), приросту маси рослинності (б) та річного споживання рослинності одним бабаком (в) зі стандартними параметрами (табл. 2.1). Рівень випасу 25%. При розрахунках до плодючості бабаків (а), продукції рослинності (б) та споживання бабаками (в) додавалось випадкове відхилення на 20%. На рис г наведено порівняння середнього розміру популяції.

З рис. 3.6 видно, що відхилення плодючості впливає лише на початкову ділянку графіку, що відображає зростання популяції, і не впливає на стаціонарний розмір популяції. Відхилення споживання рослинності одним бабаком та приросту фітомаси призводять до коливань розміру популяції на всьому часовому проміжку, причому приріст фітомаси значно змінює розмір популяції на стаціонарній ділянці. Середні значення розміру популяції є істотно подібними (коефіцієнти крос-кореляції 0.99 ± 0.1 , 0.99 ± 0.1 та 0.99 ± 0.1) від додавання випадкового відхилення (рис г), що свідчить про те, що розроблена нами модель стійка до випадкових змін у параметрах.

3.4. Залежність виживаності популяції бабаків від рівня антропогенного впливу

Важливим показником антропогенного впливу та захаращення на популяцію бабака крім розміру популяції також є ймовірність виживання популяції протягом тривалого часу. Нами було проведено множинне моделювання зі стандартними значеннями параметрів (табл. 2.1) та кількістю повторів 100. До стандартних параметрів в кожному моделюванні додавалось випадкове відхилення в 20%. На рис. 3.7 наведено залежність ймовірності

виживання популяції (крива 1), а також її середній розмір на 100 рік (крива 2) від рівня випасу для різного граничного рівня захарашення: 73000 кг (а) та 40000 кг (б). Розрахунки проведено для 100 популяцій зі стандартними середніми значеннями параметрів з додаванням до цих параметрів в кожному моделюванні випадкового відхилення в 20%.

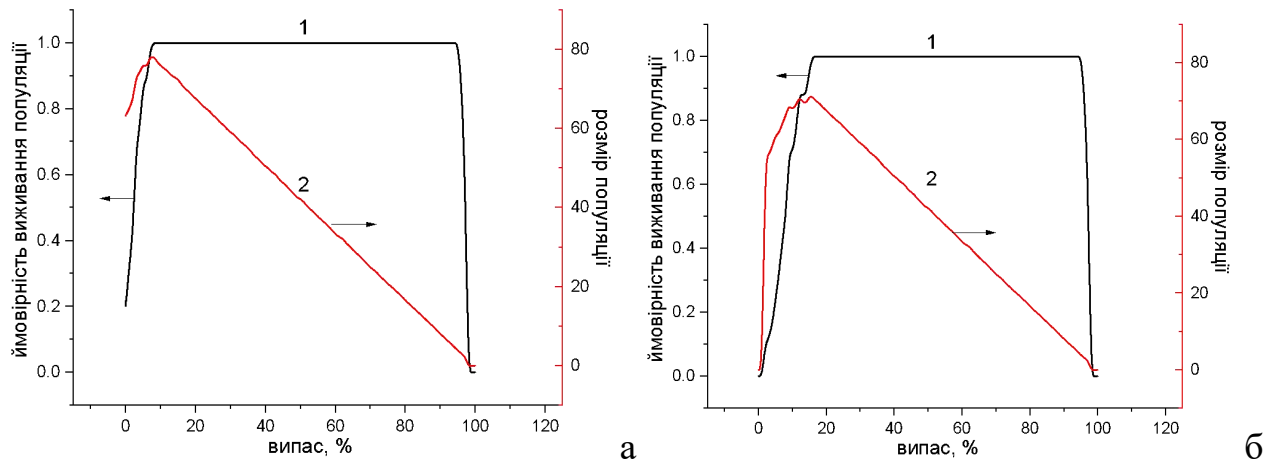


Рис. 3.7. Залежність ймовірності виживання популяції (крива 1) та середнього розміру популяції на 100 рік (крива 2) від рівня випасу для різного граничного рівня захарашення: 73 т (рис а) та 40 т (рис б).

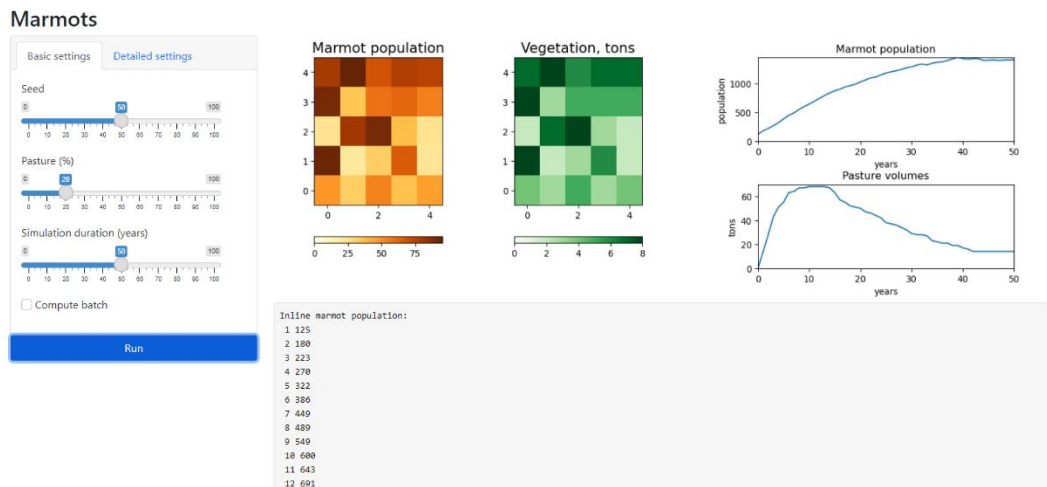
З рис. 3.7 видно, що при збільшенні рівня випасу від 0 до ненульового значення, яке залежить від граничного рівня захарашення, відбувається зростання ймовірності виживання колонії. Середній розмір колонії при цьому теж зростає. Після того, як досягнуто рівень випасу, при якому ймовірність виживання становить близько 1, подальше збільшення випасу призводить до лінійного падіння розміру колонії за рахунок зменшення харчової бази. При рівні випасу близькою до 100% ймовірність виживання колонії та її розмір стають 0. Таким чином, задаючи середні значення параметрів плодючості, продукції фітомаси, річного споживання рослинності одним бабаком та межі

захарашення, можна розрахувати такий рівень випасу, за якого ймовірність виживання колонії та її розмір сягатимуть максимуму.

Для наведених на рис 3.7 значень параметрів оптимальні рівні випасу складають 10-15 % для межі захарашення 73 т та 17-25 % для межі захарашення 40 т.

3.5. Інтерактивний веб-інтерфейс

В межах побудови моделі було створено графічний інтерфейс (рис 3.8) на базі пакету програмного забезпечення Shiny [51]. Графічний інтерфейс дозволяє користувачу ввести значення параметрів моделі (стартове число, рівень випасу, плодючість бабаків тощо) не змінюючи вихідного коду моделі і ініціювати



розрахунок.

Рис. 3.8. Загальний вигляд інтерактивного веб-інтерфейсу моделі (режим одиничного моделювання)

Для режиму одиночного моделювання за допомогою розробленого веб-інтерфейсу є візуалізації населення бабаків та кількості рослинності на ділянках у вигляді теплокарт (heat-map diagrams) на момент останнього року моделювання, а також графіки часових залежностей чисельності бабаків та кількості фітомаси, що була вирубана з області моделювання (сумарно по всіх ділянках). Також на екран виводиться сумарна кількість бабаків по роках для зручного перенесення у спеціалізовані програми для аналізу даних.

Для сталого значення параметрів моделі, користувач може візуалізувати просторовий розподіл фітомаси та чисельності бабаків, маніпулюючи параметром тривалості моделювання, що досягнуто завдяки явному використанню стартового числа.

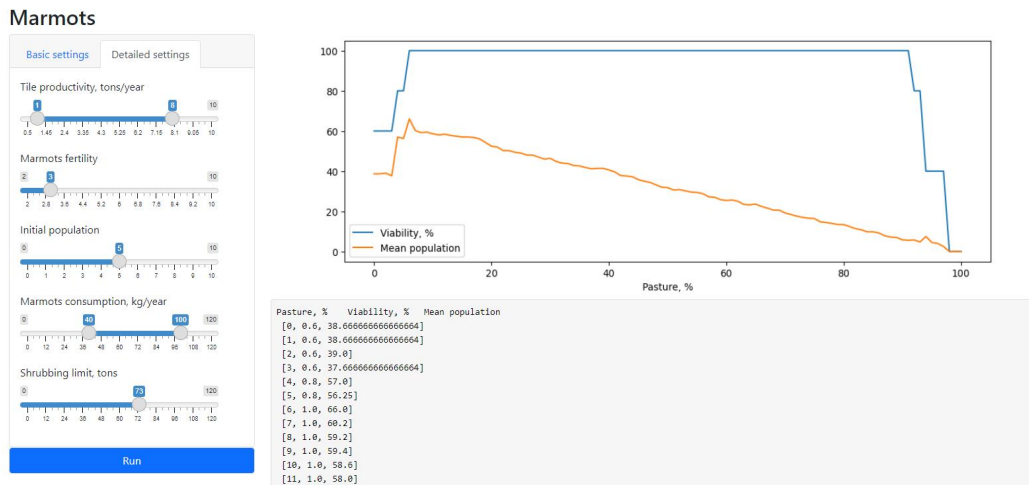


Рис. 3.9. Загальний вигляд інтерактивного веб-інтерфейсу моделі (режим множинного моделювання, розширені налаштування)

В режимі множинного (рис. 3.9) моделювання розрахунок відбувається лише для однієї ділянки. Результатом розрахунку у веб-інтерфейсі є графік залежності виживаності популяції (відсоток випадків, за яких на останній рік моделювання чисельність бабаків була ненульовою) та середнього значення чисельності на останній рік моделювання (до уваги беруться тільки ненульові

значення) від рівню випасу у відсотках. Для подальшого аналізу у спеціалізованих програмах генерується дані про рівень випасу, виживаність та середню чисельність.

Кількість повторів для кожного значення рівня випасу а також тривалість моделювання задаються користувачем.

Завдяки тому, що наявність графічного веб-інтерфейсу робить використання моделі доступною для людей без навичок програмування, ми вважаємо, що в цьому вигляді модель може бути використана як дидактичний матеріал на заняттях для учнів середньої та старшої школи. Так, перед учнями може бути поставлене завдання підібрати сукупність значень параметрів, щоб максимізувати кількість бабаків на ділянці або кількість фітомаси, що може бути вилучена з області моделювання таким чином, щоб популяція бабаків продовжила існувати тощо.

3.6. Наявні обмеження та недоліки моделі

На даному етапі створена ІВ модель динаміки популяційної системи бабака є базовою і не враховує ряд відомих особливостей біології цих гризунів.

3.6.1. Смертність. Згідно теоретичному побудуванню моделі, єдиною причиною, що може призвести до смерті бабака, є нестача харчових ресурсів. Ця подія може відбутися або під час розрахунку споживання наявними на ділянці бабаками у явному вигляді, або під час розрахунку розміру виводку. Вочевидь, поза увагою залишились численні фактори, що також впливають на смертність бабаків:

1. Вікова смертність. На даному етапі модель не розраховує вік кожної особини бабака. Як наслідок, не може настати смерть тварини від старості.
2. Тиск хижаків. Відомо, що бабаки нерідко стають здобиччю вовків, лисиць, степових тхорів, і, особливо часто, свійських бродячих собак. В контексті даної моделі особливо цікаво було б врахувати зв'язок між кількістю рослинності на ділянці та успішністю хижака, що за літературними даними є однією з ключових причин смертності молодих особин, і, як вважається, причин, чому бабаки надають перевагу ділянках з низьким травостоєм [16, 54].
3. Смертність під час гібернації. В нинішньому стані модель не передбачає можливості, що бабак не вийде зі сплячки. Водночас за літературними даними для альпійського бабака, така вірогідність доволі суттєва, особливо для молодих особин в період розселення та членів невеликих сімей [19].
4. Смертність від хвороб. Наразі модель не враховує жодних впливів щільності, серед яких вірогідність розвитку інфекційних захворювань. Натомість відомо, що колонії бабаків уразливі, зокрема, до туляремії [56].

Як наслідок, очікується, що абсолютні значення чисельності бабаків, прогнозовані моделлю, є завищеними.

3.6.2. Розмноження. З літературних даних відомо, що зазвичай самка бабака вступає в розмноження не щорічно (як це наразі відбувається в рамках моделі), а раз на 2-3 роки. Потенційна плодючість самок (оцінена за кількістю плацентарних плям) залежить від віку і сягає максимуму у 7-8 років і становить в середньому 8.57. Ще один фактор, від якого може залежати плодючість бабаків

– це вік поселення. Так, в молодих колоніях відсоток сімей, що беруть участь у розмноженні, значно вищий [54].

Для того, щоб дещо компенсувати відмінності між літературними даними та параметрами моделі для більшості проаналізованих моделювань значення плодючості бабаків дорівнювало 3. Однак ми очікуємо, що змодельована динаміка росту чисельності популяції бабака є викривленою.

3.6.3. Особливості харчової поведінки степового бабака. Харчова поведінка бабака характеризується деякими особливостями, урахування яких могло б суттєво вплинути на результати даної моделі. Відомо, що бабаки використовують фітомасу вибірково, при чому як у видовому відношенні, так і враховуючи вік рослини (бабаки переважно споживають молоді і соковиті частини рослин) [16].

Виокремлюють три групи рослин за ступенем харчової привабливості для бабака. Серед них значний перелік рослин, які майже не використовуються бабаком (зокрема такі масові види, як *Coronilla varia* L., *Fragaria viridis* Duch., *Potentilla argentea* L. тощо) [16].

Наявність привабливих для бабака видів рослин, в свою чергу, може бути зумовлена такими особливостями ділянки, як її експозиція (для видів стенотопних до освітленості або температурного режиму), зволоженість ґрунту тощо. Освітленість може бути непрямим наслідком рівня випасу на придатність ділянки для бабаків [56].

Можна припустити, що через ігнорування вибіркової харчової поведінки бабаків, інтервал рівня випасу, що за даними моделювання уможливорює існування колонії бабаків, ширший, ніж в природних умовах.

3.6.4. Катастрофічність захаращення. Поточна імплементація моделі передбачає, що захаращення відбувається миттєво внаслідок досягнення певної кількості фітомаси на ділянці, яка до того ж однакова для всіх ділянок в області

моделювання. Ця подія миттєво робить ділянки незворотно непридатними для життя бабаків і призводить до загибелі сім'ї. Вочевидь, такий підхід є суттєвим спрощенням процесів, що спостерігаються в польових умовах. Згідно з літературними даними, залежність чисельності бабаків від рівня випасу є поступовою. Спочатку спостерігається зменшення чисельності бабаків (за припущеннями, переважно через високу смертність молодняка від хижаків і браконьєрів), після чого сім'я або займає більш придатну ділянку по сусідству (якщо така є), або, не маючи змоги накопичити достатньо ресурсів, не виходить зі сплячки [16].

3.7. Перспективні напрямки розширення моделі

Ряд обмежень, що наразі існують в моделі, можливо обійти в межах подальшого удосконалення. Основною перепорою для цього є брак детальних і цілісних даних про популяції *in situ*. Наприклад, в основу демографічної моделі альпійського бабака лягли спостереження на мічених тваринах протягом 14 років, що містили низку детальних демографічних показників, як-от вірогідність виживання (в залежності від віку) в зимову і літню пори року, вірогідність виживання під час розселення, співвідношення статей тощо [19].

Найбільш пріоритетним, на нашу думку, покращенням моделі є урахування міграцій бабаків. Це можуть бути як міграції молодих особин, так і розширення угідь існуючої сім'ї, або переселення із захищеної ділянки.

Існуючі демографічні моделі інших видів роду *Marmota* охоплюють значну кількість ефектів, що пов'язані зі щільністю населення бабаків, але наразі ігноруються нашою моделлю. Серед таких ефектів можна відзначити

диференціальне розмноження та виживаність тварин (особливо під час гібернації), відмінності у співвідношенні статей, вірогідність знайти партнера при розселенні молодих особин тощо [19, 42, 43].

Урахування віку бабака у явному вигляді дає можливість точніше відображати зміну рівнів плодючості, необхідної кількості корму, вірогідності загибелі від хижаків або у під час сплячки.

3.8. Сфера застосування моделі

Запропонована в цьому дослідженні модель може стати цінним інструментом для встановлення кількісного відношення між рівнем випасу та кількістю бабаків, які можуть стабільно існувати в певній території. Після калібрування на польових даних, результати моделювання можуть бути використані для оптимізації випасу на територіях, де вже присутні бабаки, або під час планування заходів з реінтродукції.

ВИСНОВКИ

Створена ІВ модель може бути використанна при плануванні заходів з реінтродукції бабака з урахуванням локальних умов, виявити оптимальну початкову чисельність та рекомендований рівень антропогенного впливу.

1. Пропонована модель є спрощеною, такою, що враховує тільки основний ресурс - трофічний та один з основних антропогенних чинників, що на цей ресурс впливає - випас худоби. Вживаність та чисельність популяції бабаків, за спрощеною моделлю, зумовлені співвідношенням темпів продукції і споживання фітомаси.
2. В процесі розвитку популяції бабака за умови різних сценаріїв подій, спричинених антропогенним впливом (випасом худоби), чисельність виходить на плато, рівень якого обумовлений продуктивністю ділянки.
3. Рівень випасу (частка вилучення фітомаси) за умови сталості решти показників (смертність через вік, хвороби, хижаків та браконьєрів) має бути таким, щоб не допустити накопичення сухого рослинного опаду і як наслідок, захащення ділянки та зниження чисельності популяції до 0.
4. Згідно з моделюванням, оптимальним буде рівень вилучення фітомаси через випасання худоби - 18-25 % (за умови, що ліміт захащення становить 40 т). Це мінімальний рівень, що не дозволяє ділянці втрачати кормові властивості. Саме за такого рівня вилучення фітомаси популяція бабаків теоретично може існувати на ділянці безкінечно довго.

5. Порівняння результатів отриманих імітаційною та безперервною моделями показало, що стаціонарні значення, розраховані за допомогою обох моделей, добре співпадають (коефіцієнт кореляції Пірсона ~ 0.99 , $p \ll 0.05$).
6. Графічний інтерактивний інтерфейс моделі у вигляді веб-сторінки, може слугувати платформою для подальшого прогнозу існування популяційних систем *Marmota bobak* або розрахунку оптимальних умов для проведення реінтродукції (за умови удосконалення та наближення до реальних різновекторних процесів у степовій екосистемі).

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Bonari G., Fajmon K., Malenovský I., Zelený D., Holuša J., Jongepierová I., Kočárek P., Konvička O., Uříčář J., Chytrý M. Management of semi-natural grasslands benefiting both plant and insect diversity: the importance of heterogeneity and tradition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 2017. Vol. 246. P. 243–252.
2. Hájková P., Roleček J., Hájek M., Horsák M., Fajmon K., Polák M., Jamrichová E. Prehistoric origin of the extremely species-rich semi-dry grasslands in the Bílé Karpaty Mts (Czech Republic and Slovakia). *Preslia*. 2011. Vol. 83, № 2. P. 185–204.
3. Part T., Soderstrom B. Conservation Value of Semi-Natural Pastures in Sweden: Contrasting Botanical and Avian Measures. *Conservation Biology*. 1999. Vol. 13, № 4. P. 755–765.
4. Sutherland W. J., Norris K. Behavioural models of population growth rates: implications for conservation and prediction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2002. Vol. 357, № 1425. P. 1273–1284.
5. Khan A. M., Li Q., Saqib Z., Khan N., Habib T., Khalid N., Majeed M., Tariq A. MaxEnt modelling and impact of climate change on habitat suitability variations of economically important Chilgoza Pine (*Pinus gerardiana* Wall.) in South Asia. *Forests*. 2022. Vol. 13, № 5. P. 715.
6. Li Y., Li M., Li C., Liu Z. Optimized maxent model predictions of climate change impacts on the suitable distribution of *Cunninghamia lanceolata* in China.

Forests. 2020. Vol. 11, № 3. P. 302.

7. Gerber L. R., González-Suárez M. Population Viability Analysis: Origins and Contributions. *Na Educ Knowledge* 2010;3(10).

8. Wolf S., Hartl B., Carroll C., Neel M. C., Greenwald D. N. Beyond PVA: Why Recovery under the Endangered Species Act Is More than Population Viability. *BioScience*. 2015. Vol. 65, № 2. P. 200–207.

9. Population viability analysis. ed. S. R. Beissinger, ed. D. R. McCullough Chicago:University of Chicago Press, 2002. 577 p. ISBN 978-0-226-04177-3.

10. Cross P. C., Beissinger S. R. Using Logistic Regression to Analyze the Sensitivity of PVA Models: a Comparison of Methods Based on African Wild Dog Models. *Conservation Biology*. 2008. Vol. 15, № 5. P. 1335–1346.

11. Akçakaya H. R., Sjögren-Gulve P. Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological bulletins*. 2000. P. 9–21.

12. Black A. J., McKane A. J. Stochastic formulation of ecological models and their applications. *Trends in ecology & evolution*. 2012. Vol. 27, № 6. P. 337–345.

13. Judson O. P. The rise of the individual-based model in ecology. *Trends in Ecology & Evolution*. 1994. Vol. 9, № 1. P. 9–14.

14. Про затвердження переліків видів тварин, що заносяться до Червоної книги України (тваринний світ), та видів тварин, що виключені з Червоної книги України (тваринний світ). Наказ Міндовкілля від 19.01.2021. URL: <https://zakon.rada.gov.ua/laws/show/z0260-21#Text> (дата звернення: 08.09.2023). .

15. Ронкін В. І., Савченко Г. О., Атемасов А. А. Стан поселення, типи сімейних ділянок та перспективи збереження степового бабака у крейдяному ландшафті НПП «Дворічанський». *Вісник Харківського національного*

університету імені В.Н. Каразіна. 2017. Вип. 29. С. 167–174.

16. Becchina R. A. Restoring the Siberian Marmot: Recovery of an Endangered Species in the Mongolian Steppe. 2021.

17. Stephens P. A., Frey-roos F., Arnold W., Sutherland W. J. Model complexity and population predictions. The alpine marmot as a case study. *Journal of Animal Ecology*. 2002. Vol. 71, № 2. P.343–361.

18. Boyce M. S. Population viability analysis. *Annual review of Ecology and Systematics*. 1992. Vol. 23, № 1. P. 481–497.

19. Vincenot C. E., Giannino F., Rietkerk M., Moriya K., Mazzoleni S. Theoretical considerations on the combined use of system dynamics and individual-based modeling in ecology. *Ecological Modelling*. 2011. Vol. 222, № 1. P. 210–218.

20. DeAngelis D. L. Individual-Based Models and Approaches In Ecology: Populations, *Communities and Ecosystems*. Milton:CRC Press, 2018. ISBN 978-1-351-08191-7.

21. Beaudouin R., Goussen B., Piccini B., Augustine S., Devillers J., Brion F., Péry A. R. R. An Individual-Based Model of Zebrafish Population Dynamics Accounting for Energy Dynamics. *PLOS ONE*. 2015. Vol. 10, № 5. P. e0125841.

22. Boyd Rj., Sibly R., Hyder K., Walker N., Thorpe R., Roy S. Simulating the summer feeding distribution of Northeast Atlantic mackerel with a mechanistic individual-based model. *Progress in Oceanography*. 2020. Vol. 183. P. 102299.

23. DeAngelis D. L. Individual-Based Models and Approaches In Ecology: Populations, *Communities and Ecosystems*. Milton:CRC Press, 2018. ISBN 978-1-351-08191-7.

24. DeAngelis D. L., Grimm V. Individual-based models in ecology after four

decades. F1000Prime Reports. 2014. Vol. 6.

25. Namazi-Rad M.-R., Mokhtarian P., Perez P. Generating a dynamic synthetic population—using an age-structured two-sex model for household dynamics. *PloS one*. 2014. Vol. 9, № 4. P. e94761.

26. Ramula S., Öst M., Linden A., Karell P., Kilpi M. Increased male bias in eider ducks can be explained by sex-specific survival of prime-age breeders. *PLoS One*. 2018. Vol. 13, № 4. P. e0195415.

27. Zeigler S. L., Walters J. R. Population models for social species: lessons learned from models of Red-cockaded Woodpeckers (*Picoides borealis*). *Ecological Applications*. 2014. Vol. 24, № 8. P. 2144–2154.

28. Silva Matos D. M., Freckleton R. P., Watkinson A. R. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*. 1999. Vol. 80, № 8. P. 2635–2650.

29. Lacy R. C. Lessons from 30 years of population viability analysis of wildlife populations. *Zoo Biology*. 2019. Vol. 38, № 1. P. 67–77.

30. Chaudhary V., Oli M. K. A critical appraisal of population viability analysis. *Conservation Biology*. 2020. Vol. 34, № 1. P. 26–40.

31. Earnhardt J. M., Thompson S. D., Faust L. J. Extinction risk assessment for the species survival plan (SSP[®]) population of the Bali mynah (*Leucopsar rothschildi*). *Zoo Biology*. 2009. Vol. 28, № 3. P. 230–252.

32. Earnhardt J., Vélez-Valentín J., Valentin R., Long S., Lynch C., Schowe K. The Puerto Rican parrot reintroduction program: Sustainable management of the aviary population. *Zoo Biology*. 2014. Vol. 33, № 2. P. 89–98.

33. Shaffer M. L. Minimum Population Sizes for Species Conservation. *BioScience*.

1981. Vol. 31, № 2. P. 131–134.

34. Cochechi R.-M., Dorobanțu R.-H., Sârbu C. N. Environmental degradation in rural areas with high anthropic pressure-impact and planning models. *Carpathian Journal of Earth and Environmental Sciences*. 2015. Vol. 10, № 3. P. 25–36.

35. Cepic M., Bechtold U., Wilfing H. Modelling human influences on biodiversity at a global scale—A human ecology perspective. *Ecological Modelling*. 2022. Vol. 465. P. 109854.

36. Kowal V., Ahlborn J., Jamsranjav C., Avirmed O., Chaplin-Kramer R. Modeling Integrated Impacts of Climate Change and Grazing on Mongolia's Rangelands. *Land*. 2021. Vol. 10, № 4. P.397.

37. Piragnolo M., Pirotti F., Guarnieri A., Vettore A., Salogni G. Geo-Spatial Support for Assessment of Anthropic Impact on Biodiversity. *ISPRS International Journal of Geo-Information*. 2014. Vol. 3, № 2. P. 599–618.

38. Stepinski T. F. Spatially explicit simulation of deforestation using the Ising-like neutral model. *Environmental Research: Ecology*. 2023. Vol. 2, № 2. P. 025003.

39. Ayllón D., Railsback S. F., Vincenzi S., Groeneveld J., Almodóvar A., Grimm V. InSTREAM-Gen: Modelling eco-evolutionary dynamics of trout populations under anthropogenic environmental change. *Ecological Modelling*. 2016. Vol. 326. P. 36–53.

40. Glad A., Mallard F. Alpine marmot (*Marmota marmota*) distribution evolution under climate change: The use of species distribution models at a local scale in the western Pyrenees massif (France). *Ecological Informatics*. 2022. Vol. 69. P. 101646.

41. Oli M. K., Armitage K. B. Yellow-bellied marmot population dynamics: demographic mechanisms of growth and decline. *Ecology*. 2004. Vol. 85, № 9. P. 2446–2455.

42. Lloyd N. A., Hostetter N. J., Jackson C. L., Converse S. J., Moehrenschrager A. Optimizing release strategies: a stepping-stone approach to reintroduction. *Animal Conservation*. 2019. Vol. 22, № 2. P. 105–115.
43. Bichet C., Sauzet S., Averty L., Dupont P., Ferrandiz-Rovira M., Ferrari C., Figueroa I., Tafani M., Rézouki C., López B. C., Cohas A. Multiple geographic origins and high genetic differentiation of the Alpine marmots reintroduced in the Pyrenees. *Conservation Genetics*. 2016. Vol. 17, № 5. P. 1157–1169.
44. Grubnyk V., Tokarsky V. Results of the reintroduction of steppe marmot (*Marmota bobak* Mull. 1776 (Rodentia, Sciuridae) in Dikansky district of Poltava region. *Ecological Sciences*. 2020. № 1(28). P. 246–251.
45. Skubak E. Comparison of natural and re-introduced populations of the steppe marmot (*Marmota bobak*) in Donetsk Oblast, Ukraine. *Theriologia Ukrainica*. 2020. Vol. 20. P.127–131.
46. Rossum G. van, Drake F. L. The Python language reference. Hampton, NH:Python Software Foundation, 2010. 109 c. ISBN 978-1-4414-1269-0.
47. Hunter J. D. Matplotlib: A 2D Graphics Environment. *Computing in Science & Engineering*. 2007. Vol. 9, № 3. P. 90–95.
48. Harris C. R., Millman K. J., Van Der Walt S. J., Gommers R., Virtanen P., Cournapeau D., Wieser E., Taylor J., Berg S., Smith N. J., Kern R., Picus M., Hoyer S., Van Kerkwijk M. H., Brett M., Haldane A., Del Río J. F., Wiebe M., Peterson P., Gérard-Marchant P., Sheppard K., Reddy T., Weckesser W., Abbasi H., Gohlke C., Oliphant T. E. Array programming with NumPy. *Nature*. 2020. Vol. 585, № 7825. P. 357–362.
49. Chang W., Cheng J., Allaire J. J., Sievert C., Schloerke B., Xie Y., Allen J., McPherson J., Dipert A., Borges B. shiny: Web Application Framework for R. 2023.

50. Maplesoft, a division of Waterloo Maple Inc.. Maple. Waterloo, Ontario:2019.
53. Origin. Northampton, MA, USA:OriginLab Corporation.
51. Токарський В. А. Біологія і екологія європейського бабака *Marmota bobak* (Muller, 1776) та його сучасний стан. Дисертації на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук (спец.03.00.08 - зоологія). Київ:Ін-т зоології НАНУ, 2010.
52. Лисенко, Г. М. Продуктивність деяких основних формацій лучного степу заповідника "Михайлівська цілина" *Український фітоценологічний збірник*. Київ, 2006. С. 24. С. 62-69
53. Токарський, В. А. Розміщення, щільність та чисельність бабака (*Marmota bobak* Muller, 1776) у Луганській області на межі XX та XXI століття. *Науковий вісник Ужгородського університету* : Серія: Біологія Ужгород: Видавництво УЖНУ «Говерла», 2009. 26. С. 27–41
54. Verhulst P. F. La loi d'accroissement de la population. *Nouveaux Memories de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*. 1845. Vol. 18. P. 14–54.
55. Dawed M. Y., Koya P. R., Goshu A. T. Mathematical Modelling of Population Growth: The Case of Logistic and Von Bertalanffy Models. *Open Journal of Modelling and Simulation*. 2014. 02, (04). P. 113–126.
56. Токарський В. А. Стан популяції бабака (*Marmota bobak* Mull., 1776) у Харківській області на початку XXI століття. *Науковий вісник Ужгородського університету* Сер.: біол. 2005. Т. 17. С. 184–189.