

УДК 574.4:632.7:519.876

DOI <https://doi.org/10.32782/2226-0099.2026.148.3.46>

МОДЕЛЮВАННЯ ПОШИРЕННЯ ПОПУЛЯЦІЙ ІНВАЗІЙНИХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ В УРБОЕКОСИСТЕМАХ ПРОМИСЛОВОГО ТИПУ

Фокін А.В. – д.с.-г.н.,

провідний науковий співробітник

лабораторії ентомології та фітопатології,

Інститут біоенергетичних культур та цукрових буряків

Національної академії аграрних наук України

orcid.org/0000-0002-6872-0421

Бондарева Л.М. – к.с.-г.н., доцент

доцент кафедри ентомології, інтегрованого захисту та карантину рослин,

Національний університет біоресурсів і природокористування України

orcid.org/0000-0002-8171-2338

У статті досліджено просторово-часові закономірності поширення популяцій інвазійних членистоногих в урбоекосистемах промислового типу як складних мозаїчних систем із високим рівнем антропогенного впливу. Обґрунтовано, що урбанізоване середовище виступає не лише як осередок інтродукції чужорідних видів, а й як ключовий чинник формування їх просторової структури та динаміки популяцій. Показано значення просторової неоднорідності міських ландшафтів у формуванні осередків підвищеної чисельності інвазійних видів. Запропоновано підхід до моделювання динаміки урбоекосистеми на основі використання фонові матриці та атрактивних точок, що дозволяє формалізувати процеси трансформації просторового розподілу популяцій за критерієм Сведберга. Встановлено, що характер розподілу змінюється залежно від напрямку поширення атрактивних зон і ступеня насичення екосистеми: вертикальне поширення не викликає істотних змін, тоді як горизонтальне та радіальне зумовлюють швидкий перехід до контагіозного розподілу навіть за низького рівня насичення. Показано, що максимальна агрегованість популяцій досягається при середніх значеннях насичення системи, після чого відбувається поступове повернення до рівномірного розподілу. Розкрито екологічну роль урбоекосистеми як середовища, що може функціонувати як стабілізуюча система для видів-гемерофілів або як екологічна пастка для видів-гемерофобів. Розроблено модель інфільтрації популяцій інвазійних видів-гемерофобів до периферійних ділянок екосистеми з урахуванням трофічної спеціалізації, просторових характеристик середовища та міжвидової конкуренції. Для опису переходів між станами застосовано апарат марківських процесів, що дозволяє врахувати стохастичний характер динаміки популяцій. Отримані результати розширюють уявлення про механізми поширення інвазійних видів у міських екосистемах і можуть бути використані для прогнозування їхньої динаміки та розробки ефективних заходів управління біологічними інвазіями.

Ключові слова: гемерофіли, гемерофоби, екологічна пастка, просторове моделювання, контагіозність, марківські процеси.

Fokin A.V., Bondareva L.M. Modeling the spread of invasive arthropod populations in industrial urban ecosystems

This article examines the spatiotemporal patterns of invasive arthropod population spread in industrial urban ecosystems, which are complex mosaic systems characterized by a high level of anthropogenic impact. It is demonstrated that the urban environment acts not only as a point of introduction for alien species but also as a key factor shaping their spatial structure and



© Фокін А.В., Бондарева Л.М., 2026

Стаття поширюється на умовах ліцензії відкритого доступу CC BY 4.0

population dynamics. The study highlights the importance of spatial heterogeneity in urban landscapes for the formation of hotspots with increased abundance of invasive species.

An approach to modeling urban ecosystem dynamics, based on a background matrix and attractive points, is proposed, enabling the formalization of transformation processes in the spatial distribution of populations. It has been established that the distribution pattern changes depending on the direction of spread of attractive zones and the degree of ecosystem saturation: vertical spread does not cause significant changes, whereas horizontal and radial spread lead to a rapid transition to a contagious distribution even at low saturation levels. It has been shown that maximum population aggregation is achieved at average system saturation levels, after which a gradual return to uniform distribution occurs. The ecological role of urban ecosystems is demonstrated as either a stabilizing environment for hemerophilous species or an ecological trap for hemerophobic species. A model describing the infiltration of invasive hemerophobic populations into peripheral areas of the ecosystem has been developed, taking into account trophic specialization, spatial characteristics of the environment, and interspecific competition. To describe transitions between system states, a Markov process framework was applied, enabling the representation of the stochastic nature of population dynamics. The findings contribute to a deeper understanding of the mechanisms underlying the spread of invasive species in urban ecosystems and can be applied to predict their dynamics and develop effective management strategies for biological invasions.

Key words: *hemerophiles, hemerophobes, ecological trap, spatial modeling, aggregation, Markov processes.*

Актуальність теми дослідження. Біологічні інвазії є одним із провідних глобальних чинників трансформації біорізноманіття та функціонування екосистем, що супроводжується значними екологічними та економічними наслідками. За сучасними оцінками, інвазійні види завдають сучасній економіці збитків щонайменше на 70 млрд USD щороку [3, 5]. Особливе місце в цих процесах займають комахи-фітофаги, які завдяки високій чисельності, мобільності та тісним трофічним зв'язкам із рослинами здатні швидко поширюватися та формувати значні осередки пошкодження [14].

Однією з ключових фаз інвазійного процесу є просторове поширення, яке визначає масштаби та інтенсивність інвазій. Для багатьох чужорідних видів характерна нерівноважна динаміка популяцій, за якої процес освоєння нових територій триває навіть через тривалий час після первинної інтродукції. Темпи просторової експансії можуть суттєво варіювати між видами і визначаються складною взаємодією демографічних процесів, екологічних умов і антропогенних факторів [13].

Урбанізація розглядається як один із ключових драйверів сучасних біологічних інвазій [4, 12]. Міські екосистеми виступають як первинні осередки інтродукції чужорідних видів і водночас як джерела їхнього вторинного поширення в навколишні природні та аграрні ландшафти [8]. Специфічні ландшафти урбанізованого середовища, зокрема підвищені температури, фрагментація біотипів і трансформація рослинного покриву, формують нові екологічні ніші, які можуть сприяти закріпленню та розвитку інвазійних популяцій [11].

Постановка проблеми. Незважаючи на значний обсяг накопичених даних [15, 17], просторово-часові закономірності поширення інвазійних членистоногих в урбоекосистемах залишаються недостатньо вивченими. Зокрема, обмеженим є розуміння того, як поєднання структурної неоднорідності міського середовища та видових особливостей інвазійних організмів впливає на формування локальних осередків високої чисельності та їхню подальшу динаміку. Це зумовлює необхідність застосування просторово-орієнтованих підходів до моделювання інвазійних процесів, які дозволяють враховувати мозаїчну структуру урбоекосистеми і виявляти закономірності формування та розвитку інвазійних популяцій.

Метою даного дослідження є аналіз просторово-часових закономірностей поширення інвазійних членистоногих в урбоекосистемах та розробка моделі їхньої просторової динаміки з урахуванням структурних характеристик середовища та особливостей взаємодії популяцій.

Методика досліджень. *Основні принципи моделювання.*

Дослідження просторової динаміки інвазійних членистоногих в урбоекосистемах виконано із застосуванням матричного підходу, який дозволяє описати мозаїчну структуру міського середовища та процес формування локальних осередків підвищеної чисельності популяцій.

Для встановлення закономірностей розподілу будь-якого показника в екосистемі необхідно визначити фонову або похідну матрицю. Основною умовою такої матриці є ненульове значення її дисперсії – показника, який дає можливість розраховувати значення критеріїв контагіозності, визначати характер розподілу, причому бажано досягти мінімально можливого, відмінного від нуля, її значення. Якщо обрати з цілих чисел мінімальне – 1, то зміна лише в одному елементі 1 на 2 (на 10%, якщо використовувати матрицю 10×10) дозволить виконати цю умову – дисперсія матриці буде становити 0,1, а розподіл матриці – 0,09 (рівномірний) (рис. 1).

1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Рис. 1. Варіант вертикально орієнтованої фонові матриці 10×10 з рівномірним (0,09) розподілом за критерієм Сведберга (K_c)

Для визначення типу просторового розподілу використано коефіцієнт контагіозності за критерієм Сведберга (K_c), що обчислюється як дисперсія до середнього значення:

$K_c < 1$ – розподіл рівномірний (P),

$K_c = 1$ – випадковий (B),

$K_c > 1$ – груповий або контагіозний.

Цей інструмент широко застосовується в екології, зокрема й у ентомологічних дослідженнях [2].

Рівномірність у даному випадку важлива як фон, що символізує екосистему (агро- чи біоценоз), у якому започатковується і еволюціонує урбоекосистема. Точка із значенням «2» буде визначати і порядок обчислення контагіозності матриці – за орієнтацією стовпців. Матриця за стовпцями орієнтується таким чином, щоб у кожному стовпці було одне значення «2».

Поява атрактора змінить розподіл похідної матриці. Для показовості приймемо, що атрактивні точки мають значення 11 і 12, які чергуються (на порядок більше, ніж фонові значення). Із збільшенням кількості атракторів – що відповідає еволюції урбоекосистеми – зменшується кількість фонові інформації до реперної точки, коли інформація атракторів стане переважати фонову. Атрактивні точки перетворяться на фонові, коли урбоекосистема захопить всю матрицю. Розподіл матриці при цьому також буде змінюватися – зростати від рівномірного до контагіозного, а потім навпаки – з контагіозного до рівномірного. Еволюція завершиться, коли атрактивні точки захоплять всю або переважну більшість екосистеми.

Ступінь трансформації екосистеми визначався як відсоток насичення матриці атрактивними точками.

Досліджено два основні типи поширення атрактивних зон:

- вертикальне (лінійне) – у межах одного стовпця;
- горизонтальне (радіальне) – із розширенням на сусідні стовпці або рядки.

Для кожного сценарію оцінювали зміну коефіцієнта K_s залежно від рівня насичення системи (1–5%).

Динаміку урбоекосистеми оцінювали за зміною коефіцієнта контагіозності при поступовому збільшенні частки атрактивних точок.

Виклад основного матеріалу дослідження. *Еволюція урбоекосистеми промислового типу: особливості просторово-часового розподілу за поступового насичення атрактивними точками*

У сучасних дослідженнях відбувається відхід від розгляду міст як однорідного середовища. Натомість дедалі більше уваги приділяється просторовій неоднорідності урбанізованих ландшафтів і видоспецифічності реакцій інвазійних видів на умови міського середовища.

Результати первинного моделювання

Аналіз первинного моделювання показав, що на значення розподілу мало впливає вертикальне насичення атрактивними точками у межах одного стовпця матриці (рис. 2) – груповим або контагіозним розподіл стає лише за горизонтального або радіального розширення їх зони (рис. 3), тобто контагіозність розподілу матриці залежить від кількості рядків чи стовбців, які містять атрактивні точки.

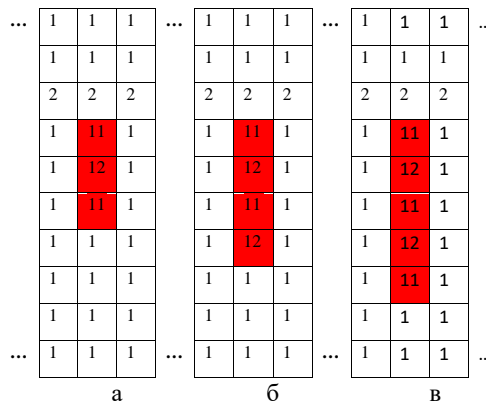


Рис. 2. Просторова конфігурація вертикального поширення точок-атракторів
а – $K_s=0,61$ для 3%, б – $K_s=0,622$ для 4%, в – $K_s=0,543$ для 5% насичення атракторами

Як бачимо, за вертикально-лінійного насичення атракторами у межах одного стовпця екосистема характеризується стабільно рівномірним розподілом навіть за умови охоплення 50% простору стовпця (5% – матриці 10×10). Розширення ж впливу атракторів лише на 1% , але у межах іншого (найближчого) стовпця – горизонтальне або радіальне поширення – дає сплеск і перехід до стану групового розподілу (1,218) лише за 2% загальної кількості інформації системи, що припадає на атрактивні точки, які уособлюють урбоєкосистему.

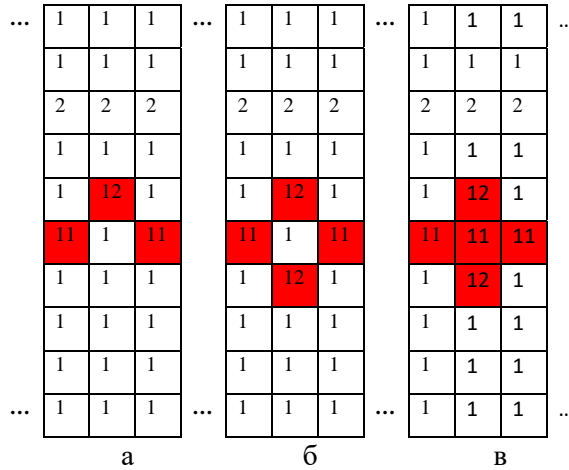


Рис. 3. Просторова конфігурація при радіально-горизонтальному поширенні точок-атракторів

*a – $K_s=1,546$ для 3%, б – $K_s=1,643$ для 4% ,
 в – $K_s=1,608$ для 5% насичення атракторами*

Таблиця 1

Вплив орієнтованого поширення точок-атракторів на характер їх розподілу за критерієм Сведберга

Поширення точок-атракторів	Значення коефіцієнта контагіозності за ... % насичення атракторами				
	1	2	3	4	5
Вертикальне	0,51	0,684	0,61	0,622	0,543
Горизонтальне або радіальне	0,51	1,218	1,546	1,643	1,608

Таким чином, визначено, що вертикальне поширення не призводить до суттєвої зміни типу розподілу. Горизонтальне поширення викликає різкий перехід до контагіозного розподілу навіть за низького рівня насичення.

За нашою моделлю промислова урбоєкосистема набуває рівномірного розподілу, охоплюючи 91% усієї початкової екосистеми, розподіл якої відповідає розподілу фоновій матриці. Насичення останньої атрактивними точками досить швидко формує її просторову конфігурацію – контагіозність їх розподілу (з 2% охоплення системи за горизонтального або радіального поширення). Тенденція до зростання значення критерію Сведберга спостерігається до 50-60% ($K_s=3,069-3,034$) рівня насиченості (рис. 4), а надалі поступово знижується, переходячи межу

випадковості розподілу – 1) у інтервалі 90-91% і за 91% вже відповідає ($K_c=0,969$) рівномірному розподілу (рис. 5).

1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
2	12	11	12	11	12	11	12	11	2
1	11	12	11	12	11	12	11	12	1
1	12	11	12	11	12	11	12	11	1
1	11	12	11	12	11	12	11	12	1
1	12	11	12	11	12	11	12	11	1
1	11	12	11	12	11	12	11	12	1
1	1	1	1	1	1	1	12	11	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Рис. 4. Промислова урбоекосистема з просторовою конфігурацією, що відповідає 50% насичення фоновій матриці атрактивними точками (10x10) з контагізним (3,069) розподілом за критерієм Сведберга

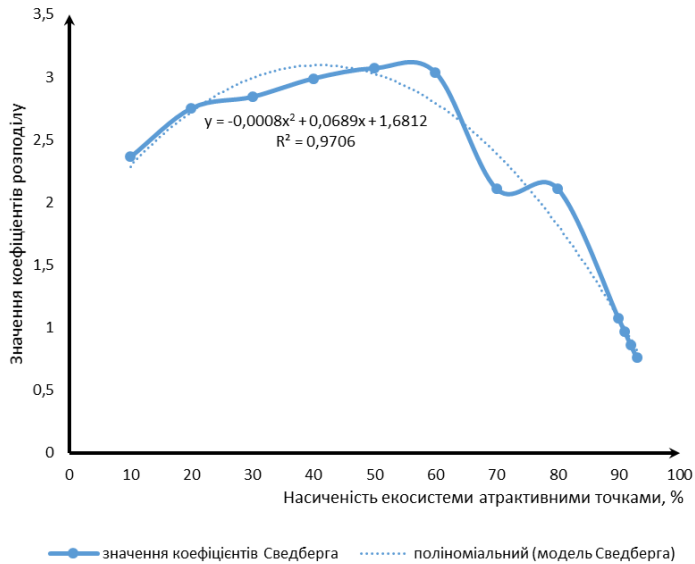


Рис. 5. Графічна модель просторово-часової динаміки характеристик урбоекосистеми промислового типу за критерієм розподілу Сведберга

Модель еволюції антропоічно зміненої екосистеми до стану «промислова урбо-екосистема – агро-, біоценози приміської зони» представлена поліноміальним рівнянням (1) із високим рівнем адекватності ($R^2=0,9706$):

$$y = -0,0008x^2 + 0,0689x + 1,6812, \quad (1)$$

де x – насиченість екосистеми атрактивними точками, %

y – значення коефіцієнта контагіозності за критерієм Сведберга.

За відомою класифікацією В. Клаусніцера [10] види, що перебувають у межах міських екосистем, поділяються на дві екологічні групи: гемерофоби та гемерофіли, поведінка популяцій яких істотно різниться. Так, 9% залишку початкової матриці припадають на периферію системи – вони спрацьовують як атрактор для інвазійних видів-гемерофобів, щодо яких урбоекосистема промислового типу виявилася екологічною пасткою або репелером. Ці види поступово витискаються до приміської зони, яка певною мірою наближена до агро- та біоценозів, де і відбувається їх акліматизація та остаточна інтеграція до екосистем нової території.

Для видів-гемерофілів, які опанували екологічні ніші у промисловій урбоекосистемі за її рівномірного розподілу, утворюються нові атрактивні точки (характеристики, що визначають належність екосистеми до певного типу), навколо яких починається збільшення значень коефіцієнту контагіозності, причому не завжди переходячи до групового розподілу, а часто лише максимально наближаючись до випадкового (явище текстурності розподілу) – завдяки цьому проявляється фрактальна природа просторово-часової динаміки характеристик екосистеми. Маршрутизація ж захоплення промислової урбоекосистеми інвазійними членистоногими перебудується з урахуванням нових атракторів.

Тобто, урбоекосистема (сукупність атрактивних точок на фоновій матриці), за умови рівномірності просторового розподілу для видів-гемерофілів є системою з хаотичною динамікою (нерегулярний атрактор (не плутати з атрактивними точками), що має фрактальну природу), яка чутливо залежна від початкових умов (доступність ресурсів, тиск біологічного фактору регулювання чисельності тощо) і характеризується неможливістю прогнозування розвитку подій («ефект метелика» - незначні зміни спричиняють значні ефекти); для видів-гемерофобів – системою з регулярною динамікою – областю тяжіння, яка не чутлива до початкових умов і характеризується наявністю кола (9%-ва периферія, залишок початкової екосистеми), що є її орбітою, а площа урбоекосистеми, яка виявилася екологічною пасткою для видів-інвайдерів – басейном тяжіння. Звідси виходять умови стабільності атрактивності урбоекосистеми: перший рівень атрактивності – приваблення виду-інвайдера із зовні, за рахунок кліматичних преференцій, наприклад, температурних – як тепловий острів; другий рівень – наявність придатних для опановування екологічних ніш – функція утримання виду-вселенця у урбоекосистемі. Стабільність буде мати місце за наявності обох рівнів. Якщо буде лише перший рівень – урбоекосистема спрацює як екологічна пастка або репелер і, відповідно, популяція інвайдера або загине, або буде витиснена на периферію, до приміської зони.

Модель інфільтрації популяції інвайдера-гемерофоба із зони екологічної пастки

Розглянемо сценарій, коли промислова урбоекосистема виявилася для виду-вселенця екологічною пасткою. Якщо на цьому етапі популяція не зникла і перебуває у стані мінімуму чисельності, то вона поступово буде витискатися до периферійного 9%-го кола тяжіння. За умови руху в останньому по колу всіх точок, що йому належать, утворюється атрактор, який притягує популяцію

з басейну тяжіння (урбоєкосистеми). Формалізація процесу при цьому описується диференційною моделлю, що описує поведінку траєкторії кожної точки множини тяжіння у динамічній системі, залежно від її віддаленості від кола [16]. Але, на наш погляд, елементи агро- та біоценозів не мають детермінованого руху. Переміщення у 9%-ному колі «приміських екосистем» популяції як нових видів, так і видів-конкурентів чи видів-регуляторів чисельності відбувається у різних напрямках і залежить від локалізації (або її зміни) ресурсів. Тож, формалізація швидкості (V) «витискання» виду за межі промислової урбоєкосистеми буде мати вигляд функції ймовірності залежно від відстані між периферійною зоною та початковим локалітетом адвентивного виду (L), його трофічної спеціалізації (TR) за шкалою: поліфаг – 3 бали, олігофаг – 4, монофаг – 5 балів (рис. 6) та конкуренції за трофічні ресурси з аборигенними видами (PR) від часу (2).

$$V(P) = L (TR*PR) / t, \quad (2)$$

де V – швидкість «витискання» виду за межі промислової урбоєкосистеми;
 L – відстань від 9%-вої периферії до початкового локалітету адвентивного виду;
 TR – трофічна спеціалізація інвайдера, бали;
 PR – придатність трофічного ресурсу з огляду на конкуренцію аборигенних видів;
 P – ймовірність;
 t – час.

Для нових видів-вселенців $PR \rightarrow 0$, оскільки вони займають переважно вільні або з мінімальною конкуренцією екологічні ніші – це дозволяє популяції вижити на першому етапі інвазійного процесу – колонізації.

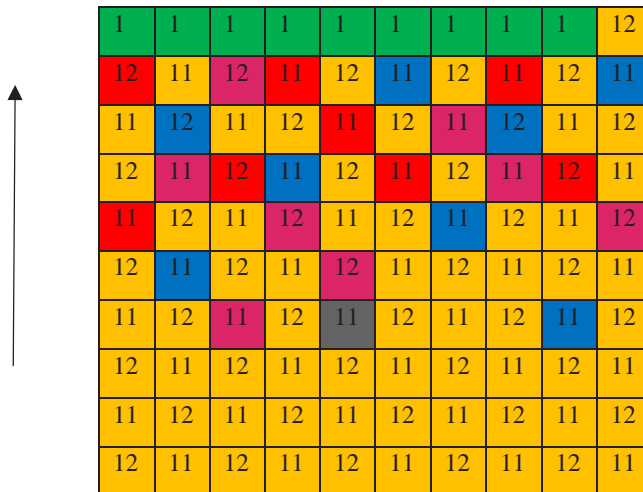


Рис. 6. Просторова модель витискання популяції інвайдера-гемерофоба за межі промислової урбоєкосистеми з урахуванням його трофічної спеціалізації (стрілкою показано напрям руху)

(зелений – 9%-ва периферія – агро-біоценози фонові матриці; помаранчевий – урбоєкосистема за 91% насиченості атрактивними точками; сірий – локалізація виду-інвайдеру, для якого урбоєкосистема виявилася екологічною пасткою; синій, червоний, рожевий – локалітети, придатні для поліфагів (три кольори), олігофагів (два кольори), монофагів (один колір)

У моделі 2 ймовірність є елементом, що потребує особливо детального розгляду. Так, успішність процесу інфільтрації інвазійної популяції у периферійну зону промислової урбоєкосистеми, залежно від його трофічної спеціалізації можна описати дискретними ланцюгами Маркова (марківським процесом називається процес, у якому ймовірність стану системи в певний час у майбутньому залежить лише від її стану у теперішньому часі й не залежить від минулого [7, 9], використовуючи ймовірнісні підходи у фазових переходах динаміки і приймаючи, що зміни стану системи відбуваються у певні моменти часу (такти – часові інтервали між відліками).

При цьому перехід відбувається на кожному такті, що дає змогу визначити послідовність станів, через які проходить процес у своєму розвитку. Такий підхід успішно використовується у захисті рослин, зокрема для прогнозування кратності хімічних обробок з урахуванням фази динаміки чисельності фітофагів [1, 2].

Двотактова інфільтрація (випадкові трофічні ніші). Якщо прийняти як систему станів промислову урбоєкосистему та її периферію із різною ймовірнісними переходами між станами E для популяції інвазійного виду, то можна побудувати марківські графи переходів. Зауважимо, що передбачається перехід популяції гемерофоба з одного типу екосистеми до іншого, а не її загибель. Сума всіх переходів з кожного стану $E_{1...n}$ до $E_{n+1...n+k}$ має дорівнювати 1. Ймовірність переходу зі стану E_1 (екологічна пастка промислової урбоєкосистеми) у стан E_2 (приміські рекреаційні зони, агро- та біоекосистеми) за умови меншої трофічної спеціалізації (поліфаг) позначається як більша за 0,5.

Чисельність популяції X_1 , що вижила у екологічній пастці мінімальна, ймовірність P_1 того, що вона і надалі буде виживати у ній також, найбільш ймовірним розвитком подій для поліфага є перехід до рекреаційної зони і закріплення у ній, що передбачає збільшення чисельності X_2 (табл. 2).

Таблиця 2

Матриця ймовірностей переходу $E_1 \rightarrow E_2$ за інфільтрації популяції гемерофоба-поліфага із зони екологічної пастки

із у	E_1	E_2
E_1	$X_1^{-1} \rightarrow 0$	$P_{12} > 0,5$
E_2	$P_{21} \rightarrow 0$	$X_2^{-1} \rightarrow 1$

Успішності інфільтрації поліфагів сприяє і незначний тиск конкурентів за трофічні ресурси (для оліго- та монофагів він буде, звісно, більший).

За початкового стану, що збігається з мінімальною чисельністю, акліматизації та інтеграції інвазійної популяції можна досягти за два інтервали часу. При цьому мається на увазі, що перехід відбувається одномоментно і у процесі його реалізації зростання популяції не відбувається.

Цей сценарій ймовірний коли відстань від зони екологічної пастки до периферії урбоєкосистеми незначна, за іншого сценарію – вид на маршруті може зберігатися у випадкових нерегулярних локалітетах (окремі кущі, дерева, квіткові клумби тощо), підтримуючи незначну чисельність, або у регулярних (ботанічні сади, сквери, парки, лісопарки), збільшуючи популяцію. Подібні закономірності простежуються в аналізі первинних реєстрацій немісцевих лісових комах у Європі. Встановлено, що переважна більшість таких випадків припадає на міські та приміські території, тоді як віддалені природні ліси відіграють другорядну роль у початкових етапах інвазій [6]. При цьому міські зелені насадження,

незважаючи на відносно невелику частку деревного покриву, функціонують як основні «точки входу» для інвазій, насамперед для сисних фітофагів, галотворців і видів, що пошкоджують насіння та плоди. Отже, марківський ланцюг за умови $P_{1\dots n} = X_{1\dots n}^{-1}$, $X_{1\dots n} \geq 1$. буде мати вигляд:

$$E_1 \rightarrow E_1 \rightarrow E_2 \rightarrow E_2, \text{ для } P=1. \quad (3)$$

За сценарію успішної інфільтрації олігофага для популяції інвайдерів-гемерофобів, перебування у стані E_1 чи E_2 , так і переходи між ними (табл. 3) майже тотожні таким для поліфагів, за однієї важливої відмінності – ймовірність переходу $E_1 \rightarrow E_2$ зростає і наближена до 0,5. Наголосимо: це правомірне лише для незначних відстаней між екологічною пасткою та периферією екосистеми.

Таблиця 3

Матриця ймовірностей переходу $E_1 \rightarrow E_2$ за інфільтрації популяції гемерофоба-олігофага із зони екологічної пастки

із у	E_1	E_2
E_1	$X_1^{-1} \rightarrow 0$	$P_{12}=0,5$
E_2	$P_{21} \rightarrow 0$	$X_2^{-1} \rightarrow 1$

Сценарій успішної інфільтрації популяції гемерофоба-монофага із зони екологічної пастки промислової урбоекосистеми до її периферійної зони малоімовірний (табл. 4).

Таблиця 4

Матриця ймовірностей переходу $E_1 \rightarrow E_2$ за інфільтрації популяції гемерофоба-монофага із зони екологічної пастки

із у	E_1	E_2
E_1	$X_1^{-1} \rightarrow 0$	$P_{12} \rightarrow 0$
E_2	$P_{21} \rightarrow 0$	$X_2^{-1} \rightarrow 1$

Види з вузькою трофічною спеціалізацією будуть найбільш уразливими на маршруті інфільтрації, причому уразливість буде прямо пропорційною відстані між ними. Цьому додатково будуть сприяти мінімізація чисельності популяцій у зоні екологічної пастки і значна конкуренція за трофічні ресурси на етапі просування до периферійної зони.

Висновки та перспективи подальших досліджень. Встановлено, що урбоекосистеми промислового типу характеризуються просторовою неоднорідністю, що визначає динаміку популяцій інвазійних членистоногих. Запропонована модель на основі фонові матриці та атрактивних точок дозволяє описати зміну просторового розподілу популяцій у процесі еволюції урбоекосистеми. Встановлено, що зі зростанням насиченості системи атрактивними точками розподіл змінюється від рівномірного до контагіозного з подальшим поверненням до рівномірного. Показано, що горизонтальне та радіальне поширення атракторів формують контагіозність, тоді як вертикальне не має істотного впливу. Урбоекосистема може виступати як екологічна пастка для гемерофобів і як стабілізуюче середовище для гемерофілів. Розроблена модель інфільтрації популяцій та застосування марківських процесів дозволяють прогнозувати сценарії поширення інвазійних видів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ:

1. Фокін А.В., Доля М.М., Дрозда В.Ф. Прогнозування популяційної динаміки фітофагів в агрокосистемах за допомогою ланцюгів Маркова. *Agrologia*. 2019. Т. 2, № 2. С. 100–105. DOI: <https://doi.org/10.32819/019014>.
2. Фокін А.В., Мороз С.Ю., Адамчук О.С. Теоретичні аспекти конструювання систем захисту рослин від комах-фітофагів. Київ: Видавництво «Фенікс», 2026. 192 с.
3. Aulus-Giacosa L., Ollier S., Bertelsmeier C. Non-native ants are breaking down biogeographic boundaries and homogenizing communities. *Nature Communications*. 2024. Vol. 15. P. 1234. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-46359-9>
4. Borden J.B., Flory S.L. Urban evolution of invasive species. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2021. Vol. 19, № 3. P. 184–191. <https://doi.org/10.1002/fee.2295>
5. Bradshaw C.J.A. et al. Massive yet grossly underestimated global costs of invasive insects. *Nature Communications*. 2016. Vol. 7. Article e12986. <https://doi.org/10.1038/ncomms12986>.
6. Branco M., Nunes P., Roques A., Fernandes M.R., Orazio C., Jactel H. Urban trees facilitate the establishment of non-native forest insects. *NeoBiota*. 2019. Vol. 52. P. 25–46. <https://doi.org/10.3897/neobiota.52.36358>
7. Evans S.N. Probability and real trees. Springer, 2008. 296 p.
8. Gaertner M., Wilson J.R.U., Cadotte M.W. et al. Non-native species in urban environments: patterns, processes, impacts and challenges. *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19. P. 3461–3469. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1598-7>
9. Hanski I. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, 1999.
10. Klausnitzer B. *Ökologie der Großstadtf fauna*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1993. 202 p.
11. Kowarik I. Novel urban ecosystems. *Biological Invasions*. 2011. Vol. 13. P. 1–9.
12. Kühn I., Wolf J., Schneider A. Is there an urban effect in alien plant invasions? *Biological Invasions*. 2017. Vol. 19, № 12. P. 3505–3513. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1591-1>
13. Roques A., Auger-Rozenberg M.A., Blackburn T.M. et al. Temporal and interspecific variation in rates of spread for insect species invading Europe during the last 200 years. *Biological Invasions*. 2016. Vol. 18. P. 907–920. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1080-y>
14. Gómez-Suárez M., Laeseke P., Seebens H. A global dataset of native and alien distributions of alien species. *Scientific Data*. 2025. Vol. 12, № 1. Article 1914. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41597-025-06379-6>
15. Shochat E., Lerman S.B., Anderies J.M., Warren P.S., Faeth S.H., Nilon C.H. Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *BioScience*. 2010. Vol. 60, № 3. P. 199–208. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.3.6>
16. Ueda Y. Strange attractors and the origin of chaos. *Nonlinear Science Today*. 1992. Vol. 2. P. 1–16.
17. Walter J.A., Grage K., Nunez-Mir G.C., Grayson K.L. Forecasting the spread of an invasive forest-defoliating insect. *Diversity and Distributions*. 2024. Vol. 30. Article e13799. <https://doi.org/10.1111/ddi.13799>

Дата першого надходження статті до видання: 07.04.2026

Дата прийняття статті до друку після рецензування: 01.05.2026

Дата публікації (оприлюднення) статті: 22.05.2026