

РОЛЬ ГЕТЕРОГЕННОСТИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ПРИ УПРАВЛЕНИИ ЧИСЛЕННОСТЬЮ ПОПУЛЯЦИЙ ИКСОВОГО КЛЕЩА: КЛЕТОЧНО-АВТОМАТНАЯ МОДЕЛЬ¹

О.А. Вшивкова, А.С. Комаров, П.В. Фролов, Р.Г. Хлебопрос

Рассмотрены вопросы математического моделирования динамики численности популяций иксодового клеща в экосистемах средних широт. На качественном уровне исследованы особенности распространения популяций клеща в экосистемах. Построена имитационная клеточно-автоматная модель динамики численности иксодового клеща, позволяющая исследовать влияние различных факторов на темпы роста численности и динамику ареалов обитания популяции клещей.

Ключевые слова: математическая модель, клеточный автомат, динамика популяций, иксодовый клещ.

ВВЕДЕНИЕ

Описание и интенсивное изучение популяций иксодовых клещей (особенно видов *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus*) началось в начале XX в. Это связано с установлением их роли как переносчиков возбудителей многих природно-очаговых заболеваний человека и животных [1–5]. Более 30 лет в отдельных частях ареала обитания таежного клеща проводятся постоянные наблюдения за численностью его популяции.

В XX в. в математической биологии довольно широкое распространение получили работы по моделированию динамики численности популяций насекомых [6–8]. Эти работы составляют неотъемлемую часть природоохранных мер по защите лесов от последствий вспышек массового размножения многих видов хвое- и листогрызущих насекомых. В связи со схожестью жизненных циклов развития клеща и насекомых-фитофагов интересно рассмотреть возможность адаптации и применения математического моделирования для исследования динамики развития популяций ик-

содового клеща. Большую роль в динамике численности многих сравнительно малоподвижных видов насекомых и паукообразных, в том числе иксодовых клещей, играют пространственная структура популяции и связь динамики популяции как с внешними переносчиками, так и с отрицательными воздействиями на ее численность [9]. Несомненно, подобные исследования популяций иксодового клеща, особенно с учетом закономерностей жизненного цикла клеща и возрастной структуры популяции, полезны для анализа условий присутствия иксодовых клещей в экосистемах и требуют как дальнейших подробных исследований, так и поиска соответствующего решения задач оптимального управления численностью.

Анализировать особенности взаимодействий популяции и факторов окружающей среды, рассматривать различные сценарии развития событий в экосистеме при изменениях этих факторов, давать прогнозы динамики численности популяций позволяет имитационное компьютерное моделирование. Один из способов имитационного моделирования, особенно удобный для описания пространственной динамики популяций в экосистеме, заключается в использовании клеточно-автоматных моделей.

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-90868).

1. ИМИТАЦИОННАЯ КЛЕТОЧНО-АВТОМАТНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ИКСОВОГО КЛЕЩА В ЭКОСИСТЕМАХ

В основу построения модели был положен ряд представлений, связанных с формальной математической конструкцией — клеточным автоматом. Эти представления достаточно подробно рассмотрены в работах [10–13], где методами статистического моделирования авторы изучали динамику различных систем, в том числе популяционную динамику растений, динамику численности организмов в озерах и др. Особенности жизненного цикла популяции, характер перемещений и поведение отдельных особей иксодового клеща по территории позволяют адаптировать разработанные для растений методы клеточно-автоматного моделирования [10, 11].

1.1. Алгоритмы модели

Приведем основные правила, по которым строится модель популяционной жизни отдельных особей иксодового клеща.

- Пространство, доступное для популяционной жизни, представлено квадратной решеткой $Z(i, j)$, $i = 1, \dots, N$, $j = 1, \dots, M$, с узлами (i, j) . Расстояние между узлами равно минимальному расстоянию между отдельными взрослыми особями в природных популяциях. Для избежания граничных эффектов решетка свернута в тор. Пространство неоднородно, т. е. каждый его узел характеризуется одной из возможных градаций фактора.
- Элементом популяции в модели выбрана отдельная особь иксодового клеща.
- В каждом узле решетки (i, j) может жить от рождения до смерти только один элемент популяции.
- Множество соседей $Q(i, j)$ определяется для каждого узла (i, j) как содержащее все те узлы решетки, расстояние (число ребер решетки) до которых в точности равно K_m (в нашем случае $K_m = 1$).
- Существование популяции клеща на территории определяется набором благоприятных условий (сочетание биотических и абиотических факторов, таких как наличие подстилки, наличие прокормителей, влажность, температура, высота снежного покрова и др.). Для простоты анализа динамики в модели рассматривается два типа территорий: однородные по благоприятным условиям — территории, где популяция клеща может успешно развиваться; неоднородные по условиям — территории, на которых

встречаются участки, где тот или иной фактор делает невозможным существование популяции клеща на таком участке. В реальных экосистемах расположение таких участков носит случайный характер.

- Онтогенез элемента популяции выражен в модели дискретно, т. е. элемент популяции последовательно переходит из одного возрастного состояния τ_i в следующее, τ_{i+1} . Особенности онтогенеза иксодового клеща дают четыре возможные возрастные состояния (стадии развития): яйцо, личинка, нимфа и имаго. Для популяций таежного и лесного клещей, распространенных в экосистемах средних широт, каждая стадия занимает год.
- Переходы из одной стадии онтогенеза в другую определяются соответствующими вероятностями: P_1 — вероятность того, что самка отложит яйца (переход «имаго — яйцо»); P_2 — вероятность перехода «яйцо — личинка»; P_3 — вероятность перехода «личинка — нимфа», P_4 — вероятность перехода «нимфа — имаго».

Самка (имаго) клеща способна продуцировать до 3000 яиц, однако реализовать моделирование подобного процесса с помощью клеточных автоматов не представляется возможным. В данном случае мы предложили перейти к использованию коэффициента размножения популяции, который в данном случае можно записать как $K = 3000 P_1 P_2 P_3 P_4$.

Проведенные по экспериментальным данным Красноярского края расчеты показывают, что коэффициент размножения таежного клеща заключен в диапазоне $0,2 < K < 4$. Таким образом, в клеточном автомате учет особенностей онтогенеза клеща реализуется путем равновероятного перехода каждого имаго в состояние от 0 до 4 яиц.

- Каждая особь клеща (на любой стадии развития) способна занять узел тогда и только тогда, когда градация фактора в узле лежит в пределах диапазона благоприятных условий.

Онтогенетический переход «имаго — яйцо» в популяции определяется параметром P_1 — вероятностями случайного появления клеща в начальном возрастном состоянии в любом незанятом узле (i, j) , при этом занимаемый имаго узел освобождается. В экосистемах такое случайное перемещение происходит при переносе имаго клеща крупным млекопитающим (прокормителем).

- Онтогенетические переходы «личинка — нимфа» и «нимфа — имаго» с параметрами P_3 и P_4 — вероятности случайного появления нимфы и имаго соответственно в соседних незанятых уз-



лах. В экосистеме такое перемещение обеспечивается мелкими млекопитающими-прокормителями клеща преимагинальных фаз развития.

- Время в модели задано условной единицей — шагом, который равен отрезку онтогенеза (в нашем случае шаг равен 1 году). Шаги предполагаются равными, т. е. длительность возрастных состояний принимается одинаковой.
- Число шагов τ_{lim} , составляющих онтогенез иксодового клеща, было принято равным 4, при достижении возраста τ_{lim} особь умирает, освобождая соответствующий узел решетки.
- Гибель особи клеща может наступить в результате случайной элиминации (однократной катастрофической или фоновой, происходящей на каждом шаге) с вероятностью P_{el} .

1.2. Последовательность работы модели в течение шага по времени

Каждый вычислительный эксперимент начинается с инициализации модели: происходит случайное (с вероятностью P_s случайного заноса клеща с соседних территорий) заселение узлов решетки (i, j) яйцами — элементами популяции самого младшего возрастного состояния. Далее опишем последовательные операции, которые повторяются на каждом шаге работы модели.

1-я операция. Возраст каждой особи клеща увеличивается на один шаг (клещи, достигшие предельного возраста, «погибают», освобождая узлы решетки).

2-я операция. Клещи, достигшие возраста размножения τ_{imago} , образуют потомство, заселяя свои окрестности $Q_1(i, j)$ яйцами в возрасте τ_{eggs} . В том случае, если узел окрестности занят другой особью или узел располагается на неблагоприятном для существования клеща участке, то яйцо «не приживается».

3-я операция. Имитируется перенос крупным млекопитающим напивавшихся самок по всей территории. Свободные узлы решетки с вероятностью P_1 «заселяются» особями клеща в стадии яйца.

4-я операция. Осуществляется (или не осуществляется) случайная элиминация клеща в каждом узле (i, j) с вероятностью P_{el} . Возможны два режима элиминации: на параметрически заданном шаге (однократные катастрофические нарушения) или на каждом шаге (фоновые нарушения). Клещ уничтожается независимо от его возрастного состояния, в любых узлах решетки. Вероятность этих событий задается отдельно для каждой стадии онтогенеза.

На этом «шаг по времени жизни формальной популяции иксодового клеща» завершается, и далее модель возвращается к первой операции на следующем шаге по времени.

Для каждого шага работы модели пространственной динамики популяции иксодового клеща могут быть получены параметры: численность популяций; их возрастная и пространственная структура в виде возрастного спектра и картинок пространственного размещения элементов популяции всех стадий онтогенеза.

2. РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПО НЕКОТОРЫМ СЦЕНАРИЯМ

Построенная клеточно-автоматная модель учитывает следующие параметры имитируемой экосистемы:

- число клеток по горизонтали;
- число клеток по вертикали;
- продолжительность жизни;
- исходное количество клещей;
- репродуктивный возраст;
- возраст клеща после размножения;
- количество откладываемых яиц;
- вероятность P_{el} случайной гибели клеща;
- вероятность P_s заселения по всему полю;
- вероятность P_1 того, что самка отложит яйца;
- вероятность P_2 перехода «яйцо — личинка»;
- вероятность P_3 перехода «личинка-нимфа»;
- вероятность P_4 перехода «нимфа — имаго»;
- вероятность P_{migLN} перемещения личинок и нимф;
- вероятность P_{migI} перемещения имаго.

Модель также позволяет вносить изменения оптимальных условий существования популяции клеща в «имитируемую» экосистему. Эти изменения можно вносить в виде случайных ограничений или в виде «выключения» определенной доли исходной площади. На рис. 1 и 2 представлен интерфейс программы и реализация конкретного сценария.

В процессе моделирования подобраны такие параметры, при которых численности и скорости достижения этих численностей популяции иксодового клеща были максимальны, т. е. был рассмотрен «наилучший» для клеща сценарий динамики численности его популяции в экосистеме (что представляет особую опасность для населения): количество откладываемых яиц — 4, что соответствует максимальному значению коэффи-

Рис. 1. Интерфейс клеточно-автоматной модели: окно исходных параметров

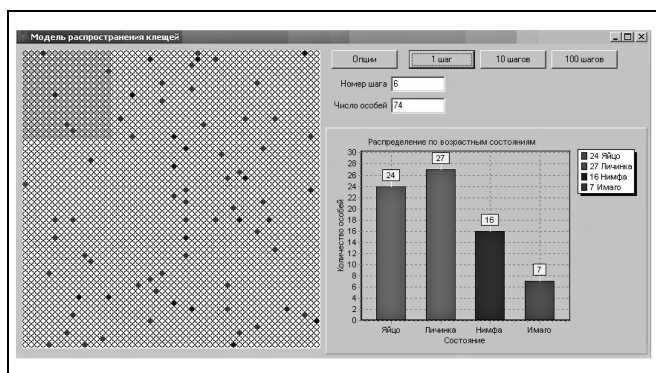


Рис. 2. Интерфейс клеточно-автоматной модели: вывод результатов динамики популяции, развивающейся по конкретному сценарию

циента размножения клеща, рассчитанному по экспериментальным данным; $P_{el} = 0,05$; $P_s = 0,2$; $P_1 = P_2 = P_3 = P_4 = 0,7$; $P_{migLN} = 0,3$; $P_{migI} = 0,5$.

2.1. Оценка влияния вероятности перемещения имаго на динамику численности моделируемой популяции иксодового клеща

Перемещение имаго иксодовых клещей крупными млекопитающими имеет большое значение для динамики численности популяций клеща в целом. Особенно велика роль перемещения при распространении клеща на незанятые территории.

Обозначим через X_t численность популяции клеща, т. е. число узлов решетки, занятых имаго в момент времени t . Рассмотрим вариант с перемещением имаго при следующих заданных значениях параметров: количество откладываемых яиц — 4;

$P_{el} = 0,05$; $P_s = 0,2$; $P_1 = P_2 = P_3 = P_4 = 0,7$; $P_{migLN} = 0,3$. Размеры решетки — 50×50 узлов.

Оценим влияние вероятности P_{migI} перемещения имаго на динамику модельной популяции.

На рис. 3 приведены графики численности отдельной популяции иксодовых клещей с одними и теми же параметрами при разных значениях вероятности P_{migI} . Прежде всего, обращает на себя внимание тот факт, что «освоение» территории иксодовыми клещами продолжается в течение не-

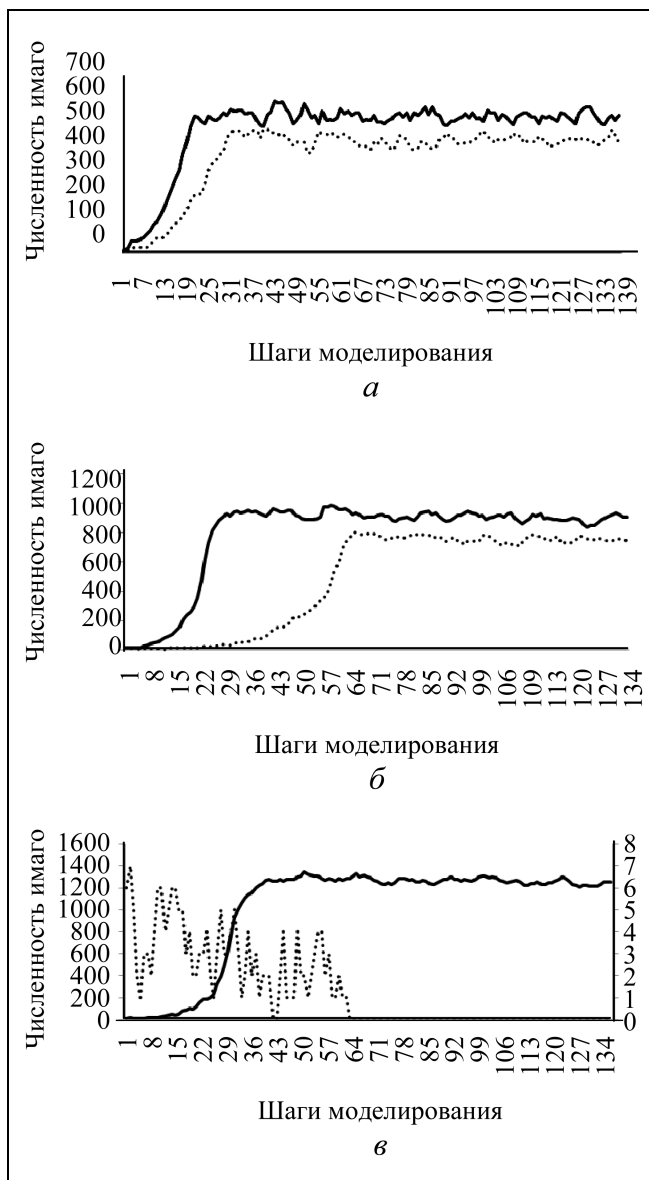


Рис. 3. Изменение численности модельной популяции иксодовых клещей во времени для различных вероятностей перемещения имаго по территории: а — $P_{migI} = 0,1$; б — $P_{migI} = 0,5$; в — $P_{migI} = 0,9$; — — — — однородная и — неоднородная территории соответственно



скольких десятков лет. Проведенный нами анализ имеющихся в литературе натурных данных по численности иксодового клеща вблизи г. Красноярска [14] и г. Новосибирска (данные были получены от сотрудников Института систематики и экологии животных СО РАН Е.А. Новикова и М.П. Мошкина в личной беседе) показал, что в динамике заселившихся в первой половине XX в. популяций клеща все еще наблюдается положительный тренд, т. е. их популяция все еще продолжает «осваивать» территории (выходит на стационар). При увеличении вероятности P_{migl} скорость роста и средняя численность популяции уменьшаются как для однородных по условиям территорий, так и для не-

однородных. Однако в случае неоднородных по условиям существования клеща территорий эти изменения носят более выраженный характер, а в случае, когда $P_{migl} = 0,9$, на неоднородной по условиям территории популяция клеща элиминируется, начиная с 64-го шага моделирования.

2.2. Влияние случайной гибели клеща на динамику численности моделируемой популяции

Для оценки влияния случайной гибели клеща на динамику его популяции в модель были введены постоянно происходящее в природных условиях случайное и независимое уничтожение отдельных особей популяции на каждом шаге моделирования. Случайное уничтожение происходит с вероятностью P_{el} , т. е. в каждом занятом узле особь клеща может погибнуть случайно, независимо от того, что происходит в соседних узлах, при этом соответствующий узел решетки освобождается. Случайное уничтожение клещей производилось в начале шага моделирования вместе с отмиранием клещей, достигших конечной стадии развития.

В экспериментах были рассмотрены два типа территорий: однородных по благоприятности условий и неоднородных, 20 % которых — участки с неблагоприятными условиями для существования клеща.

На рис. 4 приведены графики изменения численности модельной популяции с одними и теми же параметрами при разных вероятностях случайного уничтожения. Можно видеть, что при увеличении вероятности P_{el} скорость роста и средняя численность популяции уменьшаются как для однородных по условиям территорий, так и для неоднородных. Однако в случае неоднородных по условиям существования клеща территорий эти изменения носят более выраженный характер. Так, в случае, когда $P_{el} = 0,2$, популяция клеща вымирает, начиная с 25-го шага моделирования.

2.3. Оценка скорости распространения популяции иксодового клеща на однородной и неоднородной по условиям его существования территории

Построенная клеточно-автоматная модель позволила исследовать темпы динамики популяции иксодового клеща по сценариям:

- динамика популяции иксодового клеща на благоприятной для его существования территории при подобранных параметрах, обеспечивающих максимальную численность популяции в экосистеме;

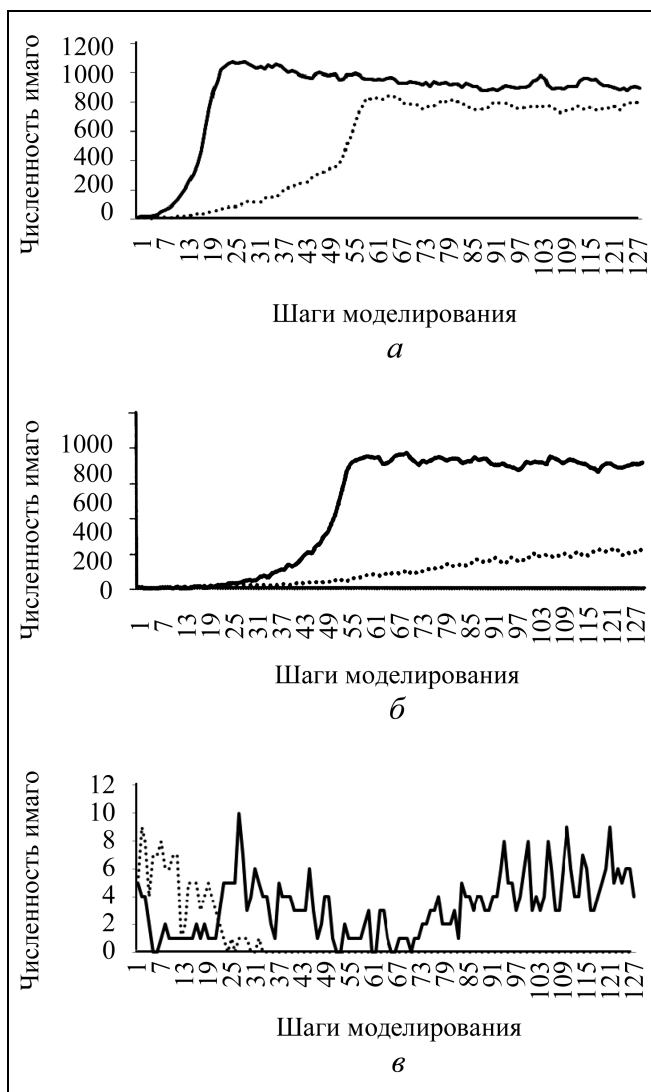


Рис. 4. Изменение численности модельной популяции иксодовых клещей во времени для различных вероятностей случайного уничтожения отдельных особей популяции: а — $P_{el} = 0,05$; б — $P_{el} = 0,1$; в — $P_{el} = 0,2$; — и — однородная и неоднородная территории соответственно

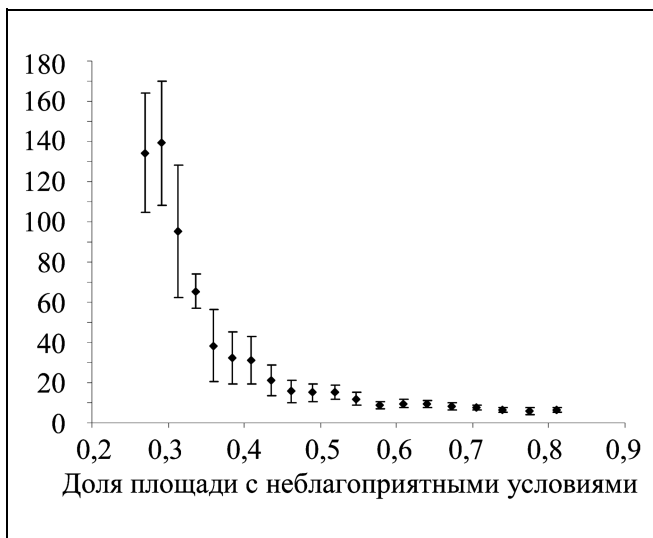


Рис. 5. Время элиминации модельной популяции иксодового клеща в зависимости от доли площади с неблагоприятными условиями его существования

- динамика популяции иксодового клеща на территории, где присутствуют участки с неблагоприятными условиями существования клеща; площади таких участков в экспериментах составляли 4, 9, 16 и 25 % от общей площади территории.

Моделирование показало, что введение участка с неблагоприятными условиями, составляющего 16 % площади экосистемы значительно снижает темпы роста численности клеща. В случаях, когда площадь таких участков составляет большую долю (от 16 до 25 %), популяция клеща вымирает, однако время, за которое в вычислительных экспериментах достигается элиминация популяции клеща, составляет не менее 150 шагов моделирования (лет). Более детальный анализ динамики популяции, проведенный для этого диапазона, показал, что популяция вымирает при снижении доступной площади для развития клеща на 23 %.

Построенная клеточно-автоматная модель позволяет ответить на вопрос: за какое время на неоднородной по условиям существования клеща территории, на которую так или иначе были занесены отдельные особи иксодового клеща, его популяция будет элиминирована. В экспериментах менялась доля территории с неблагоприятными условиями существования. Полученные результаты представлены на рис. 5. Можно видеть, что при сокращении территории с оптимальными условиями развития популяции иксодового клеща более чем на 60 %, элиминация клеща происходит уже на первых 5—7 шагах моделирования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Построенная модель позволяет рассматривать популяции иксодового клеща как на территориях с благоприятными условиями для его существования, так и на территориях, неоднородных по этим условиям. Модель позволяет исследовать влияние различных факторов на темпы роста численности популяции клещей, предсказывать поведение моделируемой экосистемы.

Показана принципиальная возможность управления численностью популяции иксодового клеща в экосистемах вплоть до его элиминации. В реальных экосистемах достигать этой цели можно превращением определенной доли благоприятной для существования клеща участков территории в неблагоприятную территорию. Возможные варианты такого воздействия на территории, где необходимо изъятие клеща по времени достижения первых результатов и длительности их действия можно подразделить на кратко-, средне- и долгосрочные.

Краткосрочным сценарием изъятия клеща из экосистем можно считать весьма действенный метод прямого химического воздействия. Этот метод действует быстро и успешно и приводит к практически полному исчезновению клеща на территории не более чем на 1,5 мес. Однако, многократное применение одного и того же химического агента быстро уменьшает его действенность, поскольку популяция клеща к этому веществу адаптируется (применяемое вещество выступает в качестве фактора отбора наиболее устойчивых особей). Однако главный недостаток метода — краткосрочность.

Уничтожение лесной подстилки также делает территорию неблагоприятной для существования клеща. Примером применения данного способа может служить территория университетской рощи г. Томска, где регулярные уборки территории (удаление подстилки) привели к исчезновению популяции таежного клеща (климатические факторы, наличие прокормителей остались неизменными) [15].

Более долговременное «изъятие» возникает, когда на определенной доле территории экосистемы понижается численность мелких млекопитающих — прокормителей иксодового клеща на начальных стадиях развития (стадиях личинки и нимфы). Например, привнесенные в экосистему хищные птицы, ужи, ежи и кошки смогут из года в год регулировать численность мелких теплокровных животных на этой территории.

К долгосрочным вариантам можно отнести вариант воздействия популяции муравьев на популяции иксодовых клещей. Определенные виды муравьев, с одной стороны, способны поедать особей



клеща на ранних стадиях развития, а с другой — делают территорию малопривлекательной для обитания на ней мелких млекопитающих.

Применение того или иного сценария или их комбинации можно варьировать, в зависимости от того, насколько быстро и как надолго необходимо изъять клеща из конкретной экосистемы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Этиология* весенне-летнего эндемического энцефалита / Л.А. Зильбер, Е.Н. Левкович, А.К. Шубладзе и др. // Архив биологических наук. — 1938. — Т. 52. — № 1. — С. 162—182.
2. *Коренберг Э.И., Жуков В.И., Шаткаускас А.В., Бушуева Л.К.* Распространение таежного клеща (*Ixodes persulcatus*) в СССР // Зоологический журнал. — 1969. — № 7. — С. 1003—1014.
3. *Павловский Е.Н.* О природной очаговости инфекционных и паразитарных болезней // Вестник АН СССР. — 1939. — Т. 10. — С. 98—108.
4. *Чумаков М.П., Найденова Г.А.* Клещ *Ixodes ricinus* как переносчик клещевого (весенне-летнего) энцефалита // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 1944. — Т. 13, № 4. — С. 376—379.
5. *Алексеев А.Н.* Система клещ — возбудитель и ее эмерджентные свойства. — СПб.: Наука, 1993. — 203 с.
6. *Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г.* Принцип стабильности в динамике численности лесных насекомых // Доклады академии наук. — 1973. — Т. 208, вып. 1. — С. 225—228.
7. *Динамика численности лесных насекомых* / А.С. Исаев, Р.Г. Хлебопрос, Л.В. Недорезов и др. — Новосибирск: Наука, 1984. — 224 с.
8. *Исаев А.С., Хлебопрос Р.Г., Недорезов Л.В.* Популяционная динамика лесных насекомых. — М.: Наука, 2001. — 374 с.
9. *Хански И.* Ускользающий мир: Экологические последствия утраты местообитаний. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2010. — 340 с.
10. *Komarov A.S., Palenova M.M., Smirnova O.V.* The concept of discrete description of plant ontogenesis and cellular automata

models of plant populations // Ecological Modelling. — 2003. — Vol. 170. — P. 427—439.

11. *Комаров А.С.* Математические модели в популяционной биологии растений // Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) / Под. ред. Т.И. Серебряковой. — М., 1998. — С. 137—155.
12. *Афанасьев И.В.* Клеточно-автоматная модель динамики численности организмов озера Байкал // Прикладная дискретная математика. — 2012. — № 1. — С. 121—132.
13. *Бандман О.Л.* Клеточно-автоматные модели пространственной динамики // Системная информатика. — 2006. — № 10. — С. 58—113.
14. *Хазова Т.Г.* Мониторинг очагов актуальных инфекций, передаваемых кровососущими членистоногими, в Центральной Сибири: Автореф. дисс. д-ра биол. наук. — Тюмень, 2006. — 42 с.
15. *Романенко В.Н.* Эколого-этологические аспекты изучения иксодовых клещей (parasitiformes, ixodidae) различных ландшафтов: Автореф. дисс. д-ра биол. наук. — Томск, 2007. — 44 с.

Статья представлена к публикации членом редколлегии В.Н. Новосельцевым.

Ольга Антоновна Вшивкова — инженер-исследователь, Красноярский научный центр СО РАН,
☎ (391) 243-14-48, ✉ oavshivkova@mail.ru,

Александр Сергеевич Комаров — д-р биол. наук, зав. лабораторией, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пушкино,
☎ (496) 731-81-64, ✉ as_komarov@rambler.ru,

Павел Владимирович Фролов — магистрант, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, г. Пушкино,
☎ (391) 243-14-48, ✉ ximikadze@gmail.com,

Рем Григорьевич Хлебопрос — д-р физ.-мат. наук, директор МНЦИЭСО при Президиуме КНЦ СО РАН, профессор Сибирского федерального университета, Красноярский научный центр СО РАН,
☎ (391) 243-14-48, ✉ oavshivkova@mail.ru.

МКПУ — 2013

6-я Всероссийская мультikonференция по проблемам управления проводится с 30 сентября по 5 октября 2013 года на базе ОАО «Санаторий “Голубая даль”» (с. Дивноморское, Геленджикский р-н Краснодарского края).

Цель мультikonференции: обсуждение результатов фундаментальных и прикладных исследований в области процессов управления и их практического применения в различных сферах человеческой деятельности.

Мультikonференция включает в себя две локальные научно-технические конференции:

- «Управление в интеллектуальных, эргатических и организационных системах» (УИнтЭргОС-2013), председатель — академик РАН С.Н. Васильев;
- «Управление в распределенных и сетевых системах» (УРиСС-2013), председатель — чл.-корр. РАН И.А. Каляев.

Адрес сайта конференции <http://www.conf.mvs.sfedu.ru>.