

Задача разработки демо-генетической модели адаптации вредителей к агрокультурам с учетом вида таксиса

И.А. Ляпунова, Н.Н. Бажанов

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону

Аннотация: Публикация посвящена задаче разработки демо-генетической модели адаптации вредителей к трансгенным и гибридным агрокультурам с учетом вида таксиса. Вводится предположение о том, что динамику гибридных видов агрокультур можно исследовать с помощью демо-генетических моделей. Приводится описание задачи в соответствии с особенностями роста биомассы агрокультур и динамики вредителей, а также видов таксиса. Подробно описано моделирование процессов быстрого и медленного таксиса в зависимости от поведения вредителей в конкретный момент времени с учетом вида их генотипов, влияющих на приобретение мутаций. В работе описываются особенности физиологического строения и жизненного цикла насекомых-вредителей, отражающиеся на прогнозировании их пространственной концентрации и, соответственно, прогнозировании урожайности; возможности их применения при математическом моделировании.

Ключевые слова: демо-генетическая модель, таксис, трансгенная агрокультура, гибрид, вредитель, биомасса, диффузия.

Актуальность задачи

На сегодняшний день известны два изменённых вида агрокультур – генномодифицированные (ГМО) или, как их иначе называют, трансгенные агрокультуры и гибриды – культуры, полученные селекционным способом в результате скрещивания различных сортов, которые также отличаются уникальным генотипом. И хотя в нашей стране запрещено выращивать трансгенные сорта, но одним из крупнейших поставщиков семян в Россию является как раз компания Монсанто – лидер в области ГМО. Этим, возможно, объясняется тот факт, что производимые ими гибриды обладают свойствами, схожими с трансгенными растениями – высокой устойчивостью к засухе, к некоторым видам вредителей и т.д. При этом, в отличие от трансгенных видов, гибридами засеивают всё поле и затем ко всему полю применяют гербициды и инсектициды. Логично предположить, что насекомые перемещаются в сторону увеличения пищи, а значит комбинация участков поля с «обычными» сортами, менее привлекательными для

вредителей, и гибридами позволила бы контролировать вредителей и прогнозировать места их концентрации, применяя инсектициды и гербициды точно, а не ко всему полю. На рис.1 видна разница между «обычным» видом кукурузы и её ремонтантным гибридом – сортом кукурузы, который обладает способностью удерживать влагу даже после созревания. Данный гибрид имеет широкое распространение благодаря тому, что позволяет увеличить кормовую базу для животноводства.



Рис. 1 – Отличие «обычного» вида кукурузы и ремонтантного гибрида

Таким образом, изучение и развитие демо-генетических математических моделей прогнозирования урожая остаётся актуальным и приобретает новую значимость [1 - 3].

В современных демо-генетических моделях по-прежнему влияние популяционного таксиса мало отражено; опускаются многие значимые физиологические особенности, такие как, например, периоды поедания растительного ресурса и периоды размножения. У крылатых насекомых свои отличия, например, наиболее распространённый вредитель кукурузы, может не питаясь пролететь несколько километров, а также различие в строении мужских и женских особей, из-за чего женские наиболее подвижны и перемещаются быстрее [2]. С другой стороны, физиологические особенности

не позволяют этому виду вредителей самостоятельно перемещаться в жаркую погоду и тогда они переносятся тёплым течением воздуха, вследствие чего их распространение схоже с транспортом веществ [4, 5]. Само явление быстрого и медленного таксиса подробно изучено и в исследованиях многих известных математиков [6 - 10], но в демо-генетических моделях влияние таксиса начали учитывать лишь недавно.

Постановка начально-краевой задачи

Для постановки задачи необходимо ввести прирост биомассы $R=R(x,y,t)$ и учесть известный r_R – мальтузианский коэффициент прироста. Тогда уравнение динамики плотности биомассы растений опишется уравнением (1):

$$\frac{\partial R}{\partial t} = \delta_R \Delta R + r_R R \left(1 - \frac{R}{K_R}\right) - aRN, \quad (1)$$

В данном уравнении коэффициент прироста $r_R = r'_R + g(x, y, t)$ зависит от $g(x,y,t)$ – функции, учитывающей плодородие конкретного участка поля. Постоянной K_R принято обозначать ёмкость среды. Данный параметр имеет большое значение для агроэкосистем, поскольку определение густоты засеивания до сих пор остаётся одной из важных задач в сельском хозяйстве.

Предполагается далее, что имеем два вида растительных ресурсов – «обычного» и трансгенного, либо «обычного» и гибридного [3]:

$$R = R_1 + R_2, \quad (2)$$

где $R_1 = \alpha(x, y)R$ – начальная биомасса «обычного» растительного ресурса, а $R_2 = (1 - \alpha(x, y))R$ – начальная биомасса растительного ресурса измененного вида – трансгенного или гибрида. Учтём диффузию в распределении биомассы. Тогда (1) можно переписать в виде (3):

$$\begin{cases} \frac{\partial R_1}{\partial t} = \delta_R \Delta R_1 + r_R R_1 \left(1 - \frac{R}{K_R}\right) - a R_1 N, \\ \frac{\partial R_2}{\partial t} = \delta_R \Delta R_2 + r_R R_2 \left(1 - \frac{R}{K_R}\right) - a R_2 N_{rr}. \end{cases} \quad (3)$$

Введём далее функции f_{ij} в соответствии с законами Менделя, где индексы i, j отвечают за значения генотипов с доминантными и рецессивными признаками ss, rs, rr :

$$f_{ij} : \begin{cases} f_{ss}(N_{ss}, N_{sr}, N_{rr}) = W_{ss} \frac{1}{N} \left(N_{ss} + \frac{N_{rs}}{2}\right)^2, \\ f_{sr}(N_{ss}, N_{sr}, N_{rr}) = W_{rs} \frac{2}{N} \left(N_{ss} + \frac{N_{rs}}{2}\right) \left(\frac{N_{rs}}{2} + N_{rr}\right), \\ f_{rr}(N_{ss}, N_{rs}, N_{rr}) = W_{rr} \frac{1}{N} \left(\frac{N_{rs}}{2} + N_{rr}\right)^2. \end{cases} \quad (4)$$

Добавим слагаемые, отвечающие за таксис:

$$\begin{cases} \frac{\partial N_{ss}}{\partial t} + \nabla(N_{ss} v_{ss}) = \delta \Delta N_{ss} + eaRW_{ss} \frac{1}{N} \left(N_{ss} + \frac{N_{rs}}{2}\right)^2 - \mu N_{ss}, \\ \frac{\partial N_{rs}}{\partial t} + \nabla(N_{rs} v_{rs}) = \delta \Delta N_{rs} + eaRW_{rs} \frac{2}{N} \left(N_{ss} + \frac{N_{rs}}{2}\right) \left(N_{rr} + \frac{N_{rs}}{2}\right) - \mu N_{rs}, \\ \frac{\partial N_{rr}}{\partial t} + \nabla(N_{rr} v_{rr}) = \delta \Delta N_{rr} + eaRW_{rr} \frac{1}{N} \left(N_{rr} + \frac{N_{rs}}{2}\right)^2 - \mu N_{rr}, \end{cases} \quad (5)$$

здесь имеем δ_R – коэффициент диффузии растительного ресурса, W_{ij} – коэффициенты приспособленности к среде вредителя с соответствующим ij -генотипом, функциями f_{ij} определяются пропорции распределения потомства вредителя по трем рассматриваемым генотипам ij (4), N выражает внешнюю нормаль к границе $\partial\Omega$ с ареалом вредителя Ω ; $N_{ij} = N_{ij}(\mathbf{x}, y, t)$ – плотность ij -генотипа ($i, j = r$ или s) в некоторой точке $(\mathbf{x}, y) \in \Omega$ в момент t , обозначения N_{ss}, N_{rs}, N_{rr} выражают плотности (количество особей)

соответствующих генотипов вредителя; $N = N_{ss} + N_{rs} + N_{rr}$ – общая плотность или количество особей популяции.

Как видим, полученные уравнения учитывают конкуренцию видов, как у вредителей, так и у растительного ресурса.

Теперь рассмотрим уравнения динамики вредителей, в которых активность вредителей определяется суммой (6):

$$N = N^{(1)} + N^{(2)}, \quad (6)$$

где слагаемые $N^{(1)}$ и $N^{(2)}$ - плотности (количество) вредителей в активном и пассивном состоянии соответственно. В идеальной модели можно было бы пренебречь таким разделением, поскольку вредитель в пассивном состоянии двигается в сторону увеличения концентрации растений, а в активном – в сторону увеличения концентрации своих сородичей, что также приводит на часть поля с более привлекательными растениями. Однако за посевной сезон насекомые успевают дать несколько поколений потомства, а разная половозрастная структура влияет на пространственное распределение плотности вредителей. Возможно, более логично было бы разделять плотность вредителей не по типу состояний – активное и пассивное, а половым различиям, поскольку, как упоминалось ранее, женские особи вредителей кукурузы наиболее подвижны.

С учетом условия (6) система дифференциальных уравнений (5) для пассивного поведения вредителей переписется в виде довольно громоздкой системы уравнений (7):

$$\left\{ \begin{array}{l}
 \frac{\partial N_{ss}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{ss}^{(1)}v_{ss}^{(1)}) = \delta^{(1)}\Delta N_{ss}^{(1)} + eaR_1W_{ss} \frac{1}{N^{(2)}} \left(N_{ss}^{(2)} + \frac{N_{rs}^{(2)}}{2} \right)^2 - \\
 - \mu N_{ss}^{(1)} - \beta_1 R_1 N_{ss}^{(1)} + \beta_2 N_{ss}^{(2)}, \\
 \frac{\partial N_{rs}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{rs}^{(1)}v_{rs}^{(1)}) = \delta^{(1)}\Delta N_{rs}^{(1)} + eaR_1W_{rs} \frac{2}{N^{(2)}} \left(N_{ss}^{(2)} + \frac{N_{rs}^{(2)}}{2} \right)^* \\
 * \left(N_{rs}^{(2)} + \frac{N_{rs}^{(2)}}{2} \right) - \mu N_{rs}^{(1)}, \\
 \frac{\partial N_{rr}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{rr}^{(1)}v_{rr}^{(1)}) = \delta^{(1)}\Delta N_{rr}^{(1)} + eaRW_{rr} \frac{1}{N^{(2)}} \left(N_{rr}^{(2)} + \frac{N_{rs}^{(2)}}{2} \right)^2 - \\
 - \mu N_{rr}^{(1)} - \beta_1 RN_{rr}^{(1)} + \beta_2 N_{rr}^{(2)}.
 \end{array} \right. \quad (7)$$

В активном состоянии, учитывая, что вредитель, неустойчивый к яду, поедает только обычный вид растительного ресурса (не измененную агрокультуру), получаем систему дифференциальных уравнений (8). Здесь под ядом понимают особенность растения подавлять насекомое, если речь идёт о трансгенных видах, или яд из инсектицидов, применяемых для определённых сортов агрокультур.

$$\left\{ \begin{array}{l}
 \frac{\partial N_{ss}^{(2)}}{\partial t} + \nabla(N_{ss}^{(2)}v^{(2)}) = \delta^{(2)}\Delta N_{ss}^{(2)} - \mu N_{ss}^{(2)} + \beta_1 R_1 N_{ss}^{(1)} - \beta_2 N_{ss}^{(2)}, \\
 \frac{\partial N_{rs}^{(2)}}{\partial t} + \nabla(N_{rs}^{(2)}v^{(2)}) = \delta^{(2)}\Delta N_{rs}^{(2)} - \mu N_{rs}^{(2)} + \beta_1 R_1 N_{rs}^{(1)} - \beta_2 N_{rs}^{(2)}, \\
 \frac{\partial N_{rr}^{(2)}}{\partial t} + \nabla(N_{rr}^{(2)}v^{(2)}) = \delta^{(2)}\Delta N_{rr}^{(2)} - \mu N_{rr}^{(2)} + \beta_1 RN_{rr}^{(1)} - \beta_2 N_{rr}^{(2)}.
 \end{array} \right. \quad (8)$$

Медленный таксис в пассивном состоянии для насекомых – вредителей с тремя разными генотипами описывается дифференциальными уравнениями (9). Все виды вредителей перемещаются в сторону увеличения плотности агрокультур, но в силу приобретаемых мутаций в зависимости от генотипа динамика у них разная.

$$\begin{cases} v_{ss}^{(1)} + \alpha \left(\frac{\partial v_{ss}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{ss}^{(1)} v_{ss}^{(1)}) \right) = \delta_v^{(1)} \Delta v_{ss}^{(1)} + k^{(1)} \nabla R_1, \\ v_{rs}^{(1)} + \alpha \left(\frac{\partial v_{rs}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{rs}^{(1)} v_{rs}^{(1)}) \right) = \delta_v^{(1)} \Delta v_{rs}^{(1)} + k^{(1)} \nabla R_1, \\ v_{rr}^{(1)} + \alpha \left(\frac{\partial v_{rr}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{rr}^{(1)} v_{rr}^{(1)}) \right) = \delta_v^{(1)} \Delta v_{rr}^{(1)} + k^{(1)} \nabla R. \end{cases} \quad (9)$$

Для озадаченного поиском партнера для размножения насекомого особенности генотипа растений не имеют большого значения и быстрый таксис в активном состоянии описывается одним уравнением (10):

$$v^{(2)} = k^{(2)} \nabla N^{(2)} + \delta_v^{(2)} \Delta v^{(2)}. \quad (10)$$

В уравнениях (9) – (10) значения $v^{(1)}$ и $v^{(2)}$ выражают скорость перемещения вредителей при медленном и быстром таксисе соответственно. Разложение вектора скорости производится по двум направлениям в горизонтальной плоскости:

$$v^{(k)} = u \cdot i + v \cdot j,$$

где $k = 1, 2$, u и v – компоненты скорости перемещения вредителей. Данным разложением описывается естественная форма выедания растительного ресурса насекомыми, которые вначале своего жизненного цикла концентрируются в корнях растений, постепенно поднимаясь вверх, что подтверждают и результаты моделирования как видно на рис.2.

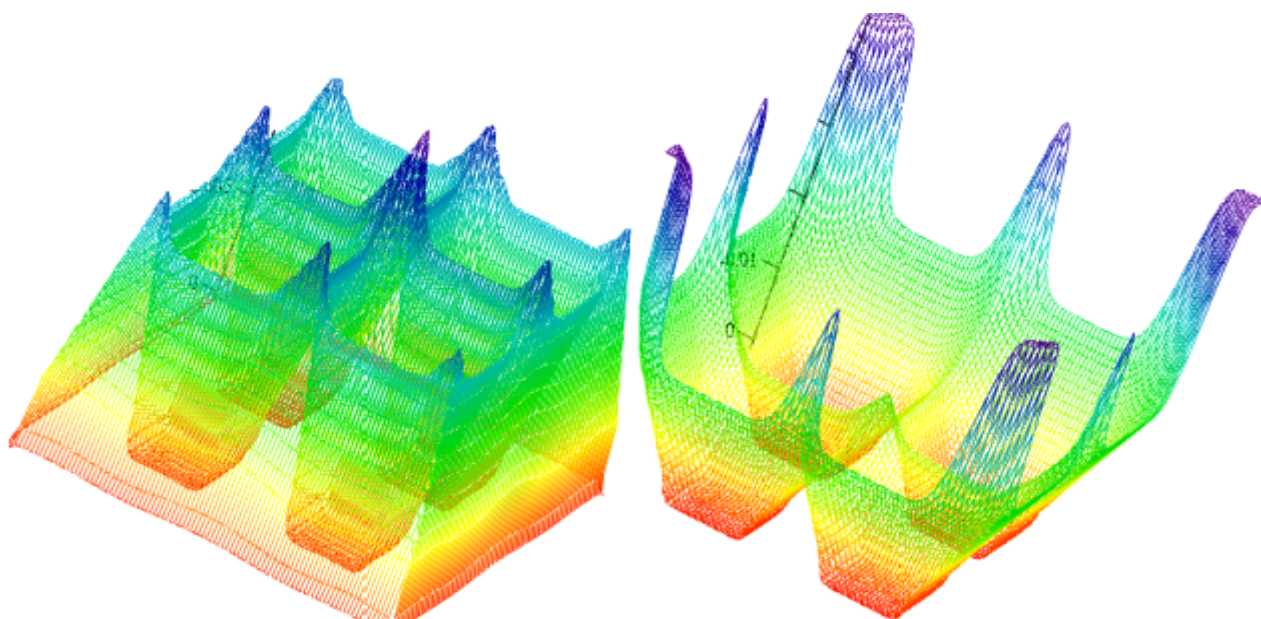


Рис. 2 - Выедание растительного ресурса на трансгенном поле с четырьмя участками «обычного» вида

Во всех рассматриваемых случаях границы области предполагаются непроницаемыми, что соответствует естественным условиям:

$$\left(\nabla N_{ij}, n\right) = 0, \left(\nabla v_{ij}, n\right) = 0, (x, y) \in \partial\Omega.$$

На рис.3 приведен фрагмент рекомендаций для засеивания трансгенных сортов кукурузы компании Syngenta (syngenta-us.com), где непроницаемость границ обеспечивается расстоянием между участками поля.

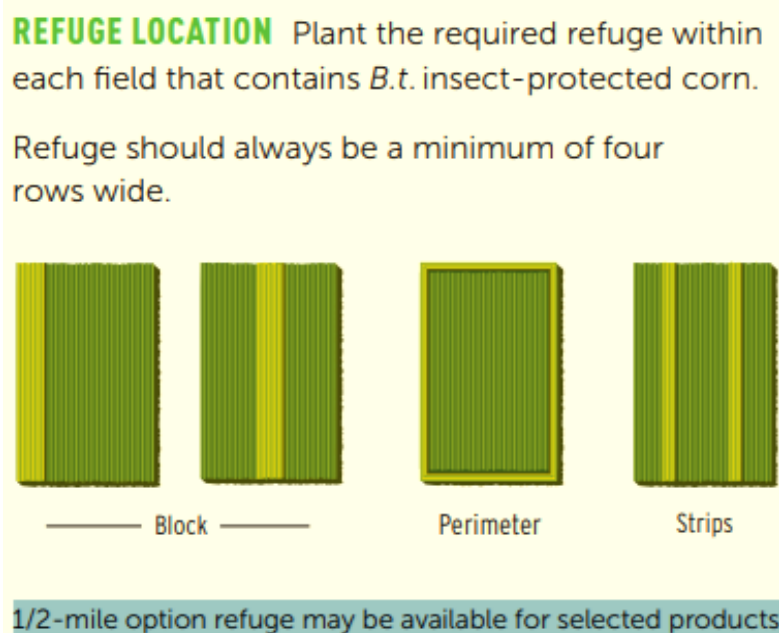


Рис. 3 – Рекомендуемое расстояние между границами полей с трансгенными видами агрокультур

Стоит отметить интересный факт, что изолированность областей, т.е. различных участков поля в США и многих западных странах обеспечивается расстоянием в $\frac{1}{2}$ мили [11, 12]. Тогда как в России и странах бывшего СССР участки полей разделяются лесополосами, что мешает активному распространению вредителей и вносит существенное различие в описание моделей.

Вывод. В зависимости от вида таксиса пространственно-временное распределение насекомых и динамика их развития будут различными. Также случай запаздывания довольно интересен - для большинства однолетних растений имеет место эффект последствия и объем биомассы растений уже не $R(x,t)$, а $R(x,t-\tau)$ (τ -время запаздывания), поскольку трансгенные виды семян не позволяют получить новые семена для засеивания, то гибридные сорта оставляют широкое поле для дальнейших исследований. Эти вопросы требуют дополнительного рассмотрения и исследования.

Литература

1. Lyapunova I.A., Ershov, V.V., Klovo, A.G., Levchenko, M.N., Sakharova, L.A., Tetrushvili, E.V. Intraspecific competition in a model for the diagnosis of the density of transgenic and non-transgenic cultures. World Applied Sciences Journal. Volume 30, Issue 4, 2014, Pp. 451-453. Scopus: DOI: 10.5829/idosi.wasj.2014.30.04.14041.

2. Lyapunova I.A., Bokareva, T.A., Gamolina I.E., Levchenko, V.V. Semenistiy and L.A., Tetrushvili E.V. Value of mathematical modeling for genetically modified crops. Life Science Journal 2014; 12(12): lifesciencesite.com/ljsj/life1112/114_26857life111214_594_596.pdf. Pp. 594-596. Scopus: DOI: 10.7537/j.issn.1097-8135.

3. Zhadanovskaya E.A., Tyutyunov Yu.V., Arditi R. Modelling resistance evolution to *Bacillus thuringiensis* maize in the European corn borer: alternative approaches // X European Ecological Congress. Bornova, Izmir: META Press, 2005. P. 120.

4. Кажаров Х.А., Ляпунова И.А., Чистяков А.Е. Программная реализация численного решения обратной задачи транспорта веществ // Инженерный вестник Дона, 2015. №4. URL: ivdon.ru/ru/magazine/archive/n4y2015/3437.

5. Дегтярева Е.Е., Проценко Е.А., Чистяков А.Е. Программная реализация трехмерной математической модели транспорта взвеси в мелководных акваториях // Инженерный вестник Дона, 2012. № 4-2. URL: ivdon.ru/ru/magazine/archive/n4p2y2012/1283.

6. Кажарова И.А., Сухинов А.И. Устойчивость модели пространственно-временной динамики стеблевого кукурузного мотылька под воздействием трансгенной кукурузы. Математическое моделирование и информационные технологии // Юж.-Рос. гос. техн. ун-т (НПИ). г. Новочеркасск: Ред. журн. «Изв. вузов. Электромеханика», 2007. С. 83-91.

7. Тютюнов Ю.В. Сапухина Н.Ю., Моргулис А.Б., Говорухин В.Н. Математическая модель активных миграций как стратегии питания в трофических сообществах// Журнал общей биологии. 2001, Т. 62, N 3. С. 253-262.
8. Arditi R., Tyutyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models / Theoretical Population Biology. 2001, 59. Pp. 207-221.
9. Zhadanovskaya E.A., Tyutyunov Yu.V., Arditi R. Modelling resistance evolution to *Bacillus thuringiensis* maize in the European corn borer: alternative approaches // X European Ecological Congress. Bornova, Izmir: META Press, 2005. p. 120.
10. Storer Nicholas P., Peck Steven L. Spatial processes in the evolution of resistance in *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) to Bt transgenic corn and cotton in a mixed agroecosystem: a biology-rich stochastic simulation model./ Plant resistance. May, 2002. Pp. 156-172.
11. Leitao L., Bethenod O., Biolley J.-P. Plant Biology. The Impact of Ozone on Juvenile Maize (*Zea mays* L.) Plant Photosynthesis: Effects on Vegetative Biomass, Pigmentation, and Carboxylases (PEPc and Rubisco) / №9 (4). 2007. Pp. 478 – 488.
12. Evers Jochem B., Vos Jan, Fournier Christian, Andrieu Bruno, Chelle Michaël, Struik Paul C. Ecological Modelling. An architectural model of spring wheat: Evaluation of the effects of population density and shading on model parameterization and performance / №200 (3-4). 2007. Pp. 308 – 320.

References

1. Lyapunova I.A., Ershov, V.V., Klovo, A.G., Levchenko, M.N., Sakharova, L.A., Tetrushvili, E.V. World Applied Sciences Journal. Volume 30, Issue 4, 2014, pp. 451-453. Scopus: DOI: 10.5829/idosi.wasj.2014.30.04.14041.
-



2. Lyapunova I.A., Bokareva, T.A., Gamolina I.E., Levchenko, V.V. Semenistiy and L.A., Tetrushvili E.V. Life Science Journal 2014; 12(12): lifesciencesite.com/ljsj/life1112/114_26857life111214_594_596.pdf. Pp. 594-596. Scopus: DOI: 10.7537/j.issn.1097-8135.
3. Zhadanovskaya E.A., Tyutyunov Yu.V., Arditi R. X European Ecological Congress. Bornova, Izmir: META Press, 2005. p. 120.
4. Kazharov X.A., Lyapunova I.A., Chistyakov A.E. Inzhenernyj vestnik Dona, 2015, №4. URL: ivdon.ru/ru/magazine/archive/n4y2015/3437.
5. Degtyareva E.E., Procenko E.A., Chistyakov A.E. Inzhenernyj vestnik Dona, 2012, №4-2. URL: ivdon.ru/ru/magazine/archive/n4p2y2012/1283.
6. Kazharova I.A., Sukhinov A.I. Yuzh.-Ros. state tech. University (NPI). Novocherkassk: Ed. journal "Izv. universities. Electromechanics", 2007. Pp. 83-91.
7. Tyutyunov Yu.V. Sapukhina N.Yu., Morgulis A.B., Govorukhin V.N. Journal of General Biology. 2001, T. 62, N 3. Pp. 253-262.
8. Arditi R., Tyutyunov Yu., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I. Theoretical Population Biology. 2001, 59. Pp. 207-221.
9. Zhadanovskaya E.A., Tyutyunov Yu.V., Arditi R. X European Ecological Congress. Bornova, Izmir: META Press, 2005. Pp. 120.
10. Storer Nicholas P., Peck Steven L. Plant resistance. May 2002. Pp. 156-172.
11. Leitao L., Bethenod O., Biolley J.-P. Plant Biology. The Impact of Ozone on Juvenile Maize (*Zea mays* L.) Plant Photosynthesis: Effects on Vegetative Biomass, Pigmentation, and Carboxylases (PEPc and Rubisco)/ №9 (4). 2007. Pp. 478 – 488.
12. Evers Jochem B., Vos Jan, Fournier Christian, Andrieu Bruno, Chelle Michaël, Struik Paul C. Ecological Modelling. An architectural model of spring



wheat: Evaluation of the effects of population density and shading on model parameterization and performance/№200 (3-4). 2007. Pp. 308 – 320.