

ИНФОРМАЦИОННЫЕ ТЕХНОЛОГИИ

INFORMATION TECHNOLOGIES



УДК 51–76, 519.6

Оригинальное эмпирическое исследование

<https://doi.org/10.23947/2587-8999-2024-8-3-9-22>


Математическое моделирование пространственно-неоднородного нестационарного взаимодействия вредителей с трансгенной и немодифицированной агрокультурами с учетом таксиса

А.И. Сухинов¹ , И.А. Бугаева² ¹ Донской государственный технический университет, г. Ростов-на-Дону, Российская Федерация² Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону, Российская Федерация✉ sukhinov@gmail.com

Аннотация

Введение. Рассматривается объединенная пространственно-неоднородная нестационарная модель взаимодействия генетически модифицированного растительного ресурса (кукурузы) при наличии на поле вредителя — кукурузного мотылька, также локализованного на относительно небольшом участке поля немодифицированной кукурузы. Предполагается, что на обе растительные культуры воздействуют насекомые-вредители, способные к самостоятельному перемещению (таксису) в направлении градиента растительного ресурса. Также рассматриваемая модель учитывает диффузионные процессы в динамике всех компонентов объединенной модели, рост биомассы, генетические особенности обоих видов растительного ресурса и процессов выедания агрокультур, явления роста и деградации, диффузии и мутации вредителей и дает возможность, на основе прогностических расчетов, с одной стороны, уменьшить потери урожая, с другой стороны — повысить стойкость трансгенной агрокультуры к воздействию вредителя за счет снижения скорости его естественной мутации.

Материалы и методы. Математическая модель представляет собой развитие модели Костицына и является начально-краевой задачей для нелинейной системы уравнений конвекции-диффузии, которые описывают пространственно-временную динамику изменения плотности биомассы двух типов агрокультуры — трансгенной и немодифицированной, а также удельные численности (плотности) образовавшихся в результате мутаций трех генотипов вредителей (кукурузного мотылька).

Авторами выполнена линеаризация уравнений диффузии-конвекции по правым частям на временной сетке — нелинейные члены, входящие в каждое из уравнений, берутся с запаздыванием на предыдущем временном слое. Члены, определяющие таксис, представлены в так называемой симметричной форме, гарантирующей кососимметричность соответствующего непрерывного оператора, а при аппроксимации на пространственной сетке — и разностного оператора.

Результаты исследования. Построена устойчивая монотонная разностная схема, аппроксимирующая исходную задачу со вторым порядком на пространственной равномерной 2D сетке. Приведены результаты численного решения модельных задач, качественно согласующиеся с реально наблюдаемыми процессами. Получены решения для различных соотношений модифицированного и немодифицированного участков поля.

Обсуждение и заключение. Полученные результаты учета поведения вредителей в зависимости от типа таксиса могут позволить существенно увеличить время приобретения *Bt*-устойчивости. При этом динамика концентрации вредителей, перемещающихся в направлении градиента поиска пищи, значительно отличается от концентрации вредителей, перемещающихся в направлении партнёра для размножения.

Ключевые слова: математическое моделирование, генетически модифицированная кукуруза, агрокультура, быстрый и медленный таксис

Для цитирования. Сухинов А.И., Бугаева И.А. Математическое моделирование пространственно-неоднородного нестационарного взаимодействия вредителей с трансгенной и немодифицированной агрокультурами с учетом таксиса. *Computational Mathematics and Information Technologies*. 2024;8(3):9–22. <https://doi.org/10.23947/2587-8999-2024-8-3-9-22>

Mathematical Modelling of Spatially Inhomogeneous Non-Stationary Interaction of Pests with Transgenic and Non-Modified Crops Considering Taxis

Alexander I. Sukhinov¹ , Irina A. Bugaeva² 

¹ Don State Technical University, Rostov-on-Don, Russian Federation

² Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation

✉ sukhinov@gmail.com

Abstract

Introduction. This paper addresses a unified spatially inhomogeneous, non-stationary model of interaction between genetically modified crop resources (corn) and the corn borer pest, which is also present on a relatively small section of non-modified corn. The model assumes that insect pests influence both types of crops and are capable of independent movement (taxis) towards the gradient of plant resources. It also considers diffusion processes in the dynamics of all components of the unified model, biomass growth, genetic characteristics of both types of plant resources, processes of crop consumption, phenomena of growth and degradation, diffusion, and mutation of pests. The model allows for predictive calculations aimed at reducing crop losses and increasing the resistance of transgenic crops to pests by slowing down the natural mutation rate of the pest.

Materials and Methods. The mathematical model is an extension of Kostitsin's model and is formulated as an initial-boundary value problem for a nonlinear system of convection-diffusion equations. These equations describe the spatiotemporal dynamics of biomass density changes in two types of crops — transgenic and non-modified — as well as the specific populations (densities) of three genotypes of pests (the corn borer) resulting from mutations. The authors linearized the convection-diffusion equations by applying a time-lag method on the time grid, with nonlinear terms from each equation taken from the previous time layer. The terms describing taxis are presented in a symmetric form, ensuring the skew-symmetry of the corresponding continuous operator and, in the case of spatial grid approximation, the finite-difference operator.

Results. A stable monotonic finite-difference scheme is developed, approximating the original problem with second-order accuracy on a uniform 2D spatial grid. Numerical solutions of model problems are provided, qualitatively corresponding to observed processes. Solutions are obtained for various ratios of modified and non-modified sections of the field.

Discussion and Conclusion. The obtained results regarding pest behavior, depending on the type of taxis, could significantly extend the time for pests to acquire *Bt* resistance. The concentration dynamics of pests moving in the direction of the food gradient differs markedly from the concentration of pests moving towards a mate for reproduction.

Keywords: mathematical modeling, genetically modified corn, crops, fast and slow taxis

For citation. Sukhinov A.I., Bugaeva I.A. Mathematical Modelling of Spatially Inhomogeneous Non-Stationary Interaction of Pests with Transgenic and Non-Modified Crops Considering Taxis. *Computational Mathematics and Information Technologies*. 2024;8(3):9–22. <https://doi.org/10.23947/2587-8999-2024-8-3-9-22>

Введение. Рассматривается объединенная пространственно-неоднородная нестационарная модель взаимодействия генетически модифицированного растительного ресурса (кукурузы) [1–5] при наличии на поле вредителя — кукурузного мотылька, также локализованного на относительно небольшом участке поля немодифицированной кукурузы. Предполагается, что на обе растительные культуры воздействуют насекомые-вредители, способные к самостоятельному перемещению в направлении градиента растительного ресурса, то есть учитывается явление таксиса [6, 7]. Кроме того, рассматриваемая модель учитывает диффузионные процессы в динамике всех компонент объединенной модели. Расположение на одном земельном участке (поле) двух агрокультур одного вида — трансгенной и немодифицированной, занимающей существенно меньшую по сравнению с первой площадь, позволяет локализовать большую часть вредителей на участке меньшей площади [8–13]. При выборе относительной доли этого участка с учетом плодородия, роста биомассы, диффузии, генетических особенностей обоих видов растительного ресурса и процессов выедания агрокультур, а также явлений роста и деградации, таксиса, диффузии, мутации вредителей, появляется возможность на основе прогностических расчетов по построенной модели уменьшить потери урожая и повысить стойкость трансгенной агрокультуры к воздействию вредителя за счет снижения скорости его естественной мутации.

Материалы и методы. Математическая модель представляет собой начально-краевую задачу для нелинейных уравнений конвекции-диффузии с нелинейными функциями правых частей [14–17], которые описывают пространственно-временную динамику изменения плотности биомассы двух типов агрокультуры — трансгенной и немодифицированной, а также плотности образовавшихся в результате мутаций трех генотипов вредителя — кукурузного мотылька.

Трансгенные линии кукурузы, устойчивые к вредителю, продуцирующие кристаллы токсина «Cry 3 *Bt*», вырабатываются бактерией *Bacillus thuringiensis* var. *Tenebrionis*. Предполагается, что ген, отвечающий за наличие признака *Bt*-устойчивости у отдельной особи вредителя, может находиться в двух состояниях, называемых

аллелями: в состоянии *Bt*-восприимчивости (*s*-аллель) или *Bt*-устойчивости (*r*-аллель) [15–17]. Эти две аллели формируют три генотипа вредителя: *Bt*-восприимчивые генотипы *ss* и *rs* (если ген *Bt*-устойчивости рецессивный) и *Bt*-устойчивый генотип *rr*. Предлагаемый подход базируется на модифицированной демо-генетической модели Костицына [1, 15–21], дающей описание динамики конкурирующих генотипов вредителя на основе уравнений Лотки-Вольтерра [2, 3].

В работе выполнена линеаризация уравнений диффузии-конвекции на временной сетке — нелинейные члены [22, 23], входящие в каждое из уравнений, берутся с запаздыванием на предыдущем временном слое. Члены, определяющие таксис, аналогичны членам адвективного переноса и представлены в так называемой симметричной форме, гарантирующей кососимметричность соответствующего непрерывного оператора, а при аппроксимации на пространственной сетке — и разностного оператора. Такой подход при нежестких ограничениях на шаг по времени при аппроксимации на пространственной 2D сетке позволяет построить устойчивую монотонную разностную схему.

Постановка начально-краевой задачи. Пусть $R = R(x, y, t)$ — прирост биомассы исследуемой агрокультуры; r_R — мальтузианский коэффициент прироста. Известное уравнение динамики плотности биомассы имеет вид:

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

$$r_R = r_R + g(x, y, t).$$

Здесь $g(x, y, t)$ — функция, учитывающая плодородие конкретного участка.

Предполагается наличие двух видов растительных ресурсов — «обычного» и трансгенного:

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

где $R_1 = \alpha(x, y)R$ — начальная биомасса растительного ресурса обычного вида; $R_2 = (1 - \alpha(x, y))R$ — начальная биомасса растительного ресурса трансгенного вида; $N = N_{ss} + N_{rs} + N_{rr}$ — общая плотность популяции вредителей; $N_{ij} = N_{ij}(x, y, t)$ — плотность генотипа ij в точке $(x, y) \in \Omega$ в момент времени t ($i, j = r$ или s); N_{ss} , N_{rs} , N_{rr} — плотности соответствующих генотипов вредителя; K_R — «емкость среды»; δ_R — коэффициент диффузии растительного ресурса; $\alpha(x, y)$ — коэффициент конкуренции между двумя видами растительного ресурса (при расстояниях между участками более 5 метров этим коэффициентом можно пренебречь).

Для каждого из генотипов вредителей далее в обозначениях, где это необходимо, используются индексы: *ss* и *rs* для *Bt*-восприимчивых генотипов и *rr* для *Bt*-устойчивого генотипа.

Напомним, что задача применения трансгенных агрокультур для подавления численности популяции насекомых-вредителей на полях заключается в необходимости снижения риска адаптации данного вредителя к *Bt*-токсину [8–13, 15, 16], вырабатываемому трансгенной культурой, при заданных ограничениях на пространственную конфигурацию системы и заданных сценариях стратегии «высокая доза — убежище», рекомендуемой для контроля развития устойчивости вредителя к *Bt*-растениям. «Высокая доза» означает, что уровень токсичности *Bt*-растений достаточно высок для уничтожения почти всех личинок вредителя. Незначительный процент выживших (*Bt*-устойчивых) особей должен подавляться за счет выделения на трансгенных полях или вблизи них специальных участков, не модифицированных растений (убежищ), являющихся источником *Bt*-восприимчивых особей, которые, спариваясь с *Bt*-устойчивыми, должны уменьшить процент потомства последних.

Прирост биомассы для обоих видов растений с учетом диффузии осуществляется по формулам:

$$\begin{cases} \frac{\partial R_1}{\partial t} = \delta_R \Delta R_1 + r_R R_1 \left(1 - \frac{R}{K_R}\right) - aR_1 N, \\ \frac{\partial R_2}{\partial t} = \delta_R \Delta R_2 + r_R R_2 \left(1 - \frac{R}{K_R}\right) - aR_2 N_{rr}. \end{cases} \quad (3)$$

Введем функции, описывающие распределение потомства f_{ij} , где индексы i, j принимают значения генотипов *ss*, *rs*, *ss*:

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

Основная управляющая *Bt*-устойчивостью стратегия «высокая доза — убежище» моделируется следующим образом. Полагается, что ареал вредителя Ω может состоять из произвольного числа участков, засеянных либо *Bt*-кукурузой (Ω_{Bt}), либо обыкновенной кукурузой (Ω_{ref}). Введём $\sigma \in (0, 1)$ — коэффициент отбора по признаку *Bt*-устойчивости. Тогда приспособленности генотипов вредителя имеют вид:

$$\begin{aligned}
 W_{rr} &= 1 - c, \text{ на всем } \Omega; \\
 W_{rs}(\mathbf{x}) &= \begin{cases} 1 - h_c c, & \mathbf{x} \in \Omega_{ref}; \\ 1 - \sigma + h_\sigma (\sigma - c), & \mathbf{x} \in \Omega_{Bt}; \end{cases} \\
 W_{ss}(\mathbf{x}) &= \begin{cases} 1, & \mathbf{x} \in \Omega_{ref}; \\ 1 - \sigma, & \mathbf{x} \in \Omega_{Bt}, \end{cases}
 \end{aligned} \tag{5}$$

где c — цена, которую платит генотип, имеющий ген Bt -устойчивости, за преимущество, проявляющееся на Bt -полях; h_σ — уровень доминантности отбора по признаку устойчивости к Bt -токсину; h_c — уровень доминантности цены c , параметры $\sigma, c, h_\sigma, h_c \in [0, 1]$.

Пусть a — коэффициент поисковой активности мотылька; характеризующий его чувствительность к неоднородности распределения кукурузы; b — коэффициент плодовитости; μ — коэффициент смертности генотипов и α — коэффициент конкуренции между ними; $W_{ij} \in [0, 1]$ — коэффициент приспособленности генотипа ij к среде, определяющий его выживаемость в зависимости от локализации в ареале (на Bt -растениях или в убежище). Заметим, что в случае, когда коэффициенты $W_{ij} = 1$ (ареал однороден и является убежищем), суммирование уравнений системы (6) приводит к простому логистическому уравнению роста всей популяции.

Результаты исследования. Для решения поставленной задачи в демо-генетическую модель Костицына (1) добавим слагаемые, отвечающие за таксис:

$$\begin{cases} \frac{\partial N_{ss}}{\partial t} + \nabla(N_{ss} v_{ss}) = \delta \Delta N_{ss} + eaRW_{ss} \frac{1}{N} (N_{ss} + \frac{N_{rs}}{2})^2 - \mu N_{ss}, \\ \frac{\partial N_{rs}}{\partial t} + \nabla(N_{rs} v_{rs}) = \delta \Delta N_{rs} + eaRW_{rs} \frac{2}{N} (N_{ss} + \frac{N_{rs}}{2})^* \\ * (N_{rr} + \frac{N_{rs}}{2}) - \mu N_{rs}, \\ \frac{\partial N_{rr}}{\partial t} + \nabla(N_{rr} v_{rr}) = \delta \Delta N_{rr} + eaRW_{rr} \frac{1}{N} (N_{rr} + \frac{N_{rs}}{2})^2 - \mu N_{rr}, \end{cases} \tag{6}$$

где $K_R = (b - \mu)/\alpha$ — ёмкость среды; δ_R — коэффициент диффузии растительного ресурса; W_{ij} — коэффициенты приспособленности к среде вредителя с ij -м генотипом; f_{ij} определяют пропорции распределения потомства вредителя по трем рассматриваемым генотипам ij (ss, sr, rr) (4); $N_{ij} = N_{ij}(\mathbf{x}, y, t)$ — плотность генотипа ij в точке $(\mathbf{x}, y) \in \Omega$ в момент времени t ($i, j = r$ или s); N_{ss}, N_{rs}, N_{rr} — плотности соответствующих генотипов вредителя; $N = N_{ss} + N_{rs} + N_{rr}$ — общая плотность популяции; μ — коэффициент смертности генотипов; v_{ss}, v_{sr}, v_{rr} , или $v_{ij}(\mathbf{x}, y, t)$ — скорости движения вредителей по пространственным переменным x и y соответствующих типов в направлении градиента растительного ресурса.

Для двух видов таксиса (быстрого и медленного) биологический смысл и уравнения, их определяющие, будут приведены ниже. Любой вид характеризуется способностью разыскивать места скоплений жертв. Поисковое поведение мотылька моделируется в соответствии с предположением о том, что ускорение перемещения вредителя пропорционально градиенту плотности растений или изменению прироста их биомассы:

$$\frac{dv_{ij}}{dt} = k \nabla R + \delta_v \Delta v_{ij}, \tag{7}$$

где $R = R(x, y, t)$ — прирост биомассы популяции растительного ресурса в точке (x, y) в момент времени t ; $v_{ij}(x, y, t)$ — скорости перемещения вредителей; Δ — оператор Лапласа; ∇ — градиент.

Здесь и далее границы местообитания сообщества предполагаются необитаемыми, то есть как диффузионные, так и адвективные потоки особей через границы отсутствуют:

$$\nabla N_{ij} \cdot \mathbf{n} = 0, \quad v \cdot \mathbf{n} = 0, \quad (x, y) \in \partial \Omega. \tag{8}$$

Здесь $\mathbf{n}$ — внешняя нормаль к границе $\partial \Omega$; Ω — пространственно-двумерная область (ареал вредителя); $(x, y) \in \Omega$ — замыкание области Ω . Такая постановка граничных условий допускает естественную экологическую интерпретацию, а именно пространственную изолированность трофического сообщества.

Рассмотрим теперь уравнения динамики вредителей, где активность вредителей определяется суммой плотностей двух видов насекомых-вредителей:

$$N = N^{(1)} + N^{(2)}, \tag{9}$$

где $N^{(1)}$ и $N^{(2)}$ — плотности вредителей в пассивном и в активном состоянии соответственно.

С учетом уравнения (9) система системы уравнений (6) для пассивного поведения вредителей переписывается в виде уравнений (10):

$$\begin{cases}
 \frac{\partial N_{ss}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{ss}^{(1)} v_{ss}^{(1)}) = \delta^{(1)} \Delta N_{ss}^{(1)} + ea R_1 W_{ss} \frac{1}{N^{(1)}} \left(N_{ss}^{(1)} + \frac{N_{rs}^{(1)}}{2} \right)^2 - \mu N_{ss}^{(1)} - \beta N N_{ss}^{(1)}, \\
 \frac{\partial N_{rs}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{rs}^{(1)} v_{rs}^{(1)}) = \delta^{(1)} \Delta N_{rs}^{(1)} + ea R_1 W_{rs} \frac{2}{N^{(1)}} \left(N_{ss}^{(1)} + \frac{N_{rs}^{(1)}}{2} \right) \cdot \left(N_{rr}^{(1)} + \frac{N_{rs}^{(1)}}{2} \right) - \mu N_{rs}^{(1)} - \beta N N_{rs}^{(1)}, \\
 \frac{\partial N_{rr}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{rr}^{(1)} v_{rr}^{(1)}) = \delta^{(1)} \Delta N_{rr}^{(1)} + ea R W_{rr} \frac{1}{N^{(1)}} \left(N_{rr}^{(1)} + \frac{N_{rs}^{(1)}}{2} \right)^2 - \mu N_{rr}^{(1)} - \beta N N_{rr}^{(1)}, \\
 (x, y) \in \Omega(x, y), 0 < t \leq T, \\
 N_{ij}^{(1)}(x_0, y_0, 0) = N_{ij}^*, R_1(x_0, y_0, 0) = R_1^*, \\
 \nabla N_{ij}^{(1)} \cdot n = 0, \nabla v_{ij}^{(1)} \cdot n = 0, (x, y) \in \partial\Omega.
 \end{cases} \quad (10)$$

В активном состоянии, учитывая, что вредитель, неустойчивый к яду, поедает только обычный вид растительного ресурса (а не трансгенную агрокультуру), получаем следующую систему уравнений (11):

$$\begin{cases}
 \frac{\partial N_{ss}^{(2)}}{\partial t} + \nabla(N_{ss}^{(2)} v_{ss}^{(2)}) = \delta^{(2)} \Delta N_{ss}^{(2)} + ea R_1 W_{ss} \frac{1}{N^{(2)}} \left(N_{ss}^{(2)} + \frac{N_{rs}^{(2)}}{2} \right)^2 - \mu N_{ss}^{(2)} - \beta N N_{ss}^{(2)}, \\
 \frac{\partial N_{rs}^{(2)}}{\partial t} + \nabla(N_{rs}^{(2)} v_{rs}^{(2)}) = \delta^{(2)} \Delta N_{rs}^{(2)} + ea R_1 W_{rs} \frac{2}{N^{(2)}} \left(N_{ss}^{(2)} + \frac{N_{rs}^{(2)}}{2} \right) \cdot \left(N_{rr}^{(2)} + \frac{N_{rs}^{(2)}}{2} \right) - \mu N_{rs}^{(2)} - \beta N N_{rs}^{(2)}, \\
 \frac{\partial N_{rr}^{(2)}}{\partial t} + \nabla(N_{rr}^{(2)} v_{rr}^{(2)}) = \delta^{(2)} \Delta N_{rr}^{(2)} + ea R W_{rr} \frac{1}{N^{(2)}} \left(N_{rr}^{(2)} + \frac{N_{rs}^{(2)}}{2} \right)^2 - \mu N_{rr}^{(2)} - \beta N N_{rr}^{(2)}, \\
 (x, y) \in \Omega(x, y), 0 < t \leq T, \\
 N_{ij}^{(2)}(x_0, y_0, 0) = N_{ij}^{**}, R_1(x_0, y_0, 0) = R_1^*, \\
 \nabla N_{ij}^{(2)} \cdot n = 0, \nabla v_{ij}^{(2)} \cdot n = 0, (x, y) \in \partial\Omega.
 \end{cases} \quad (11)$$

Суммированием первых трех уравнений получим (11*):

$$\begin{cases}
 \frac{\partial N_{ss}^{(2)}}{\partial t} + \nabla(N_{ss}^{(2)} v_{ss}^{(2)}) = \delta^{(2)} \Delta N_{ss}^{(2)} + ea R_1 N^{(2)} - \mu N_{ss}^{(2)} - \beta N N_{ss}^{(2)}, \\
 (x, y) \in \Omega(x, y), 0 < t \leq T, \\
 N_{ij}^{(2)}(x_0, y_0, 0) = N_{ij}^{**}, R_1(x_0, y_0, 0) = R_1^*, \\
 \nabla N_{ij}^{(2)} \cdot n = 0, \nabla v_{ij}^{(2)} \cdot n = 0, (x, y) \in \partial\Omega.
 \end{cases} \quad (11*)$$

Медленный таксис в пассивном состоянии для трех видов насекомых-вредителей описывается следующими уравнениями (12):

$$\begin{cases}
 v_{ss}^{(1)} + \alpha \left(\frac{\partial v_{ss}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{ss}^{(1)} v_{ss}^{(1)}) \right) = \delta_v^{(1)} \Delta v_{ss}^{(1)} + k^{(1)} \nabla R_1, \\
 v_{rs}^{(1)} + \alpha \left(\frac{\partial v_{rs}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{rs}^{(1)} v_{rs}^{(1)}) \right) = \delta_v^{(1)} \Delta v_{rs}^{(1)} + k^{(1)} \nabla R_1, \\
 v_{rr}^{(1)} + \alpha \left(\frac{\partial v_{rr}^{(1)}}{\partial t} + \nabla(N_{rr}^{(1)} v_{rr}^{(1)}) \right) = \delta_v^{(1)} \Delta v_{rr}^{(1)} + k^{(1)} \nabla R, \\
 (x, y) \in \Omega(x, y), 0 < t \leq T, \\
 N_{ij}^{(1)}(x_0, y_0, 0) = N_{ij}^*, R(x_0, y_0, 0) = R^*, \\
 \nabla N_{ij}^{(1)} \cdot n = 0, \nabla v_{ij}^{(1)} \cdot n = 0, (x, y) \in \partial\Omega.
 \end{cases} \quad (12)$$

Быстрый таксис в активном состоянии описывается одним уравнением для насекомых-вредителей, устойчивых к яду (13), поскольку при поиске партнера для размножения особенности генотипа не имеют существенного значения:

$$v^{(2)} = k^{(2)} \nabla N^{(2)} + \delta_v^{(2)} \Delta v^{(2)}. \quad (13)$$

В уравнениях (12)–(13) все скорости $v_{ij}^{(1)}, v_{ij}^{(2)}, ij \in (ss, sr, rr)$ являются пространственно-двумерными векторами.

Для того чтобы провести линеаризацию системы (3)–(11) с учетом начальных и граничных условий, построим на временном отрезке $0 < t \leq T$, где T — характерный период созревания урожая (от ранней весны до конца лета) равномерную временную сетку ω_τ с шагом по времени τ :

$$\omega_\tau = \{t_k = k\tau, k = 0, 1, \dots, N; N\tau = T\}. \quad (14)$$

На построенной временной сетке строится цепочка линеаризованных начально-краевых задач, связанных на каждом шаге сетки по начальным и финальным значениям. Идея такой линеаризации состоит в том, что все члены соответствующих уравнений нелинейных уравнений с частными производными, содержащие нелинейности, берутся из предыдущего по отношению к текущему временному слою значениями. В случае первого временного слоя используются соответствующие начальные условия.

Обозначим решения цепочки линеаризованных начально-краевых задач так же, как и решение исходной нелинейной задачи (3)–(13).

Вначале, для каждого t_k , начиная с начального момента t_0 определяется скорость медленного и быстрого таксиса из уравнений (15) и (16) соответственно. Значение k , $k = 1, \dots, N$ здесь и далее для систем (15)–(19) фиксировано для всех начально-краевых задач линеаризованной системы уравнений с частными производными, решаемыми на данном временном слое $t_{k-1} < t \leq t_k$, $k = 1, \dots, N$:

$$\begin{cases} \frac{\partial v_{ij}^{(1),(k)}}{\partial t} + \frac{1}{2}(v_{ij}^{(1),(k)} \nabla N_{ij}^{(1)}(t_{k-1}) + \nabla(N_{ij}^{(1)}(t_{k-1}) v_{ij}^{(1),(k)})) + \\ + \frac{1}{\alpha} \Delta v_{ij}^{(1),(k)} = \frac{1}{\alpha} (\delta_v^{(1)} \Delta v_{ij}^{(1),(k)} + k^{(1)} \nabla R_1^{(k-1)}(t_{k-1})), \\ v_{ij}^{(1),(0)} = V_{ij}^*, v_{ij}^{(1),(k)}(t_{k-1}) = v_{ij}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}), k = 1, \dots, N, \\ t_{k-1} < t \leq t_k, (x, y) \in \Omega(x, y), \\ N_{ij}^{(1)}(x_0, y_0, t_0) = N_{ij}^{(1)}(x_0, y_0, 0) = N_{ij}^*(x, y), R_1^0(x_0, y_0, 0) = R^*(x, y), \\ \nabla(N_{ij}^{(1)} \cdot \mathbf{n}) = 0, \nabla v_{ij}^{(1),(k-1)} \cdot \mathbf{n} = 0, ij \in (ss, sr, rr), (x, y) \in \partial\Omega. \end{cases} \quad (15)$$

$$\begin{cases} v_{ij}^{(2),(k)} = k^{(2)} \nabla N_{ij}^{(2),(k-1)} + \delta_v^{(2)} \Delta v_{ij}^{(2),(k)} \\ v_{ij}^{(2),(0)} = V^{**}, N_{ij}^{(2),(0)}(x_0, y_0, t_0) = N_{ij}^{**}(x, y), \\ v_{ij}^{(2),(k)}(t_{k-1}) = v_{ij}^{(2),(k-1)}(t_{k-1}), \\ t_{k-1} < t \leq t_k, k = 1, \dots, N, (x, y) \in \Omega(x, y). \end{cases} \quad (16)$$

В соотношениях (15) и (16) $V_{ij}^*, V^{**}, R^*(x, y), N_{ij}^*(x, y), N_{ij}^{**}(x, y)$ — известные функции начальных условий. В целях краткости изложения далее не будем отдельно задавать начальные и граничные условия для систем (17)–(19).

Здесь и далее для системы (17)–(19) значение параметра k фиксировано, является тем же, что и в уравнениях (15)–(16) и одинаково для всех систем (17)–(19) до тех пор, пока соответствующие начально-краевые задачи не будут решены на данном временном интервале $t_{k-1} < t \leq t_k$.

Для системы (3) имеем:

$$\begin{cases} \frac{\partial R_1^{(k)}}{\partial t} = \delta_R \Delta R_1^{(k)} + r_R R_1^{(k)} (1 - \frac{R_1^{(k-1)}(t_{k-1}) + R_2^{(k-1)}(t_{k-1})}{K_R}) - a R_1^{(k)} (N^{(1),(k-1)}(t_{k-1}) + N^{(2),(k-1)}(t_{k-1})), \\ \frac{\partial R_2^{(k)}}{\partial t} = \delta_R \Delta R_2^{(k)} + r_R R_2^{(k)} (1 - \frac{R_1^{(k-1)}(t_{k-1}) + R_2^{(k-1)}(t_{k-1})}{K_R}) - a R_2^{(k)} N_{rr}^{(k-1)}(t_{k-1}), \\ R_1^{(k)}(t_{k-1}) = R_1^{(k-1)}(t_{k-1}), R_2^{(k)}(t_{k-1}) = R_2^{(k-1)}(t_{k-1}), \\ t_{k-1} < t \leq t_k, k = 1, \dots, N, (x, y) \in \Omega(x, y). \end{cases} \quad (17)$$

Для системы (10)

$$\begin{cases}
 \frac{\partial N_{ss}^{(1),(k)}}{\partial t} + \frac{1}{2}(\nabla(N_{ss}^{(1),(k)}v_{ss}^{(1),(k-1)}) + \nabla N_{ss}^{(1),(k)}v_{ss}^{(1),(k-1)}) = \delta^{(1)}\Delta N_{ss}^{(1),(k-1)} + \\
 + eaR_1^{(k-1)}(t_{k-1})W_{ss} \frac{1}{N_{ss}^{(1),(k)}} \left(N_{ss}^{(1),(k)} + \frac{N_{rs}^{(1),(k-1)}(t_{k-1})}{2} \right)^2 - \mu N_{ss}^{(1),(k)} - \beta N^{(k)} N_{ss}^{(1),(k)}, \\
 \frac{\partial N_{rs}^{(1),(k)}}{\partial t} + \frac{1}{2}(\nabla(N_{rs}^{(1),(k)}v_{rs}^{(1),(k-1)}) + \nabla N_{rs}^{(1),(k)}v_{rs}^{(1),(k-1)}) = \delta^{(1)}\Delta N_{rs}^{(1),(k-1)} + \\
 + eaR_1^{(k-1)}(t_{k-1})W_{rs} \frac{1}{N_{rs}^{(1),(k)}} \left(N_{ss}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}) + \frac{N_{rs}^{(1),(k)}}{2} \right), \\
 \cdot \left(N_{rr}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}) + \frac{N_{rs}^{(1),(k)}}{2} \right) - \mu N_{rs}^{(1),(k)} - \beta N^{(k)} N_{rs}^{(1),(k)}, \\
 \frac{\partial N_{rr}^{(1),(k)}}{\partial t} + \frac{1}{2}(\nabla(N_{rr}^{(1),(k)}v_{rr}^{(1),(k-1)}) + \nabla N_{rr}^{(1),(k)}v_{rr}^{(1),(k-1)}) = \delta^{(1)}\Delta N_{rr}^{(1),(k-1)} + \\
 + ea(R_1^{(k-1)}(t_{k-1}) + R_2^{(k-1)}(t_{k-1}))W_{rr} \frac{1}{N_{rr}^{(1),(k)}} \left(N_{rr}^{(1),(k)} + \frac{N_{rs}^{(1),(k-1)}(t_{k-1})}{2} \right)^2 - \mu N_{rr}^{(1),(k)} - \beta N^{(k)} N_{rr}^{(1),(k)}, \\
 R_1^{(k)}(t_{k-1}) = R_1^{(k-1)}(t_{k-1}), R_2^{(k)}(t_{k-1}) = R_2^{(k-1)}(t_{k-1}), \\
 N_{ss}^{(1),(k)}(t_{k-1}) = N_{ss}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}), N_{rs}^{(1),(k)}(t_{k-1}) = N_{rs}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}), \\
 N_{rr}^{(1),(k)}(t_{k-1}) = N_{rr}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}), t_{k-1} < t \leq t_k, k = 1, \dots, N; (x, y) \in \partial\Omega.
 \end{cases} \quad (18)$$

Для системы уравнений (11*) имеем линеаризованную постановку (19).

Далее все линеаризованные начально-краевые задачи аппроксимируются на расширенной равномерной двумерной сетке неявными схемами со вторым порядком точности относительно шагов пространственной сетки и с первым — относительно шага по времени. Учитывая ограниченную скорость перемещения вредителей и симметричную форму записи членов, описывающих таксис (кососимметричность соответствующего сеточного оператора), можно добиться (при выборе достаточно малого шага по времени) выполнения условий применимости сеточного принципа максимума и положительной определенности сеточного оператора для каждого из уравнений системы (15)–(19) в гильбертовом пространстве сеточных функций. Следовательно, получаем устойчивую разностную схему. Ввиду достаточной трудоемкости и объема данные исследования предполагается провести в будущих работах, которые запланированы по этой тематике.

$$\begin{cases}
 \frac{\partial v^{(2),(k)}}{\partial t} + \frac{1}{2}(\nabla(N^{(2),(k)}v^{(2),(k-1)}) + \nabla N^{(2),(k)}v^{(2),(k-1)}) = \\
 = \delta_v^{(2)}\Delta N^{(2),(k)} - \beta N^{(k)} N^{(2),(k)}, \\
 R_1^{(k)}(t_{k-1}) = R_1^{(k-1)}(t_{k-1}), R_2^{(k)}(t_{k-1}) = R_2^{(k-1)}(t_{k-1}), \\
 N_{ss}^{(1),(k)}(t_{k-1}) = N_{ss}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}), N_{rs}^{(1),(k)}(t_{k-1}) = N_{rs}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}), \\
 N_{rr}^{(1),(k)}(t_{k-1}) = N_{rr}^{(1),(k-1)}(t_{k-1}), t_{k-1} < t \leq t_k, k = 1, \dots, N; (x, y) \in \partial\Omega.
 \end{cases} \quad (19)$$

Полученная система разностных уравнений, аппроксимирующая цепочку начально-краевых задач (15)–(19) при достаточно малом шаге по времени (сотни либо тысячи секунд), имеет строгое диагональное преобладание. Её целесообразно решать методом Зейделя, который будет сходиться со скоростью геометрической прогрессии.

В целях моделирования возможных сценариев поведения биологической системы, состоящей из хищников и жертв, был разработан комплекс программ [21]. Рассматривается двумерная сетка размером 100×100 ед., шаг по пространству равен 1, шаг по времени равен 0,01. Вес для разностной схемы равен 0,5. В начальный момент времени моделирования концентрация жертв задавалась постоянным значением, равным 1, исходная концентрация хищников приведена на рис. 9, 10. При моделировании изменения концентрации популяций использованы следующие параметры: коэффициенты смертности для растительного ресурса $\beta_1 = \beta_2 = 1$, коэффициент роста хищников примем как произведение коэффициентов эффективности вредителя e и эффективности поиска растительного ресурса вредителем a : $ea = 1$, коэффициенты таксиса $k^{(1)} = k^{(2)} = 40$. Для уравнений (1)–(7) полагаем, что подвижность различных генотипов мотылька одинакова $\delta = 1$ коэффициент смертности вредителей $\mu = 6,84$, емкость среды $K_r = 5 \cdot 106$ кг/км², мальтузианский коэффициент прироста $r_r = 25,3$ год⁻¹. Во всех численных экспериментах полагалось, что в начальный момент времени плотность $N^0 = 2,948 \times 10^6$ особей/км² равномерно распределена по пространству.

Согласно предположениям авторов, в начале периода исследования имеются вредители с доминантными (*ss*) и смешанными (*rs*) генами, не обладающими приспособленностью к трансгенам. Вредители с рецессивными признаками (*rr*-генотип) появляются по мере скрещивания уже в конце первого месяца после размножения особей первого поколения. Первые несколько месяцев рецессивные признаки проявляются лишь у особей с медленным таксисом. Динамика вредителей направлена вовнутрь области участка с обычной агрокультурой («убежища»). Здесь, скрещиваясь, насекомые теряют приспособленность к трансгенам.

По мере выедания пищи границы области «сглаживаются», естественным образом выравнивая пространственное распределение вредителей [18, 20, 21]. Поведение вредителей меняется уже на второй год. Динамика вредителей в первые два года значительно меняется от вида их деятельности — едят они или размножаются. Быстрое выедание «обычного» вида растительного ресурса неизбежно ведет вредителей в направлении градиента биомассы трансгенного растительного ресурса. Однако успешное размножение возможно только на участках с «обычными» агрокультурами, что показывает значительное влияние в модели быстрого и медленного таксиса. Тогда движение всех вредителей направлено вне области «убежищ». Выедая область с обычной агрокультурой, вредители двигаются в направлении увеличения ее биомассы, попадают в область трансгенного поля и, размножаясь здесь, приобретают устойчивость к трансгенным видам растений.

Отметим, что основное поле не может граничить с другими модифицированными агрокультурами. На рис. 1, 2 приведены рекомендации для фермеров с официального сайта компании.

С увеличением общей площади «убежищ» (>20 %) приобретение *Bt*-устойчивости замедляется, что соответствует общепринятым рекомендациям по размерам «обычных» участков на генетически модифицированных полях — от 5 % до 20 % (рис. 1).

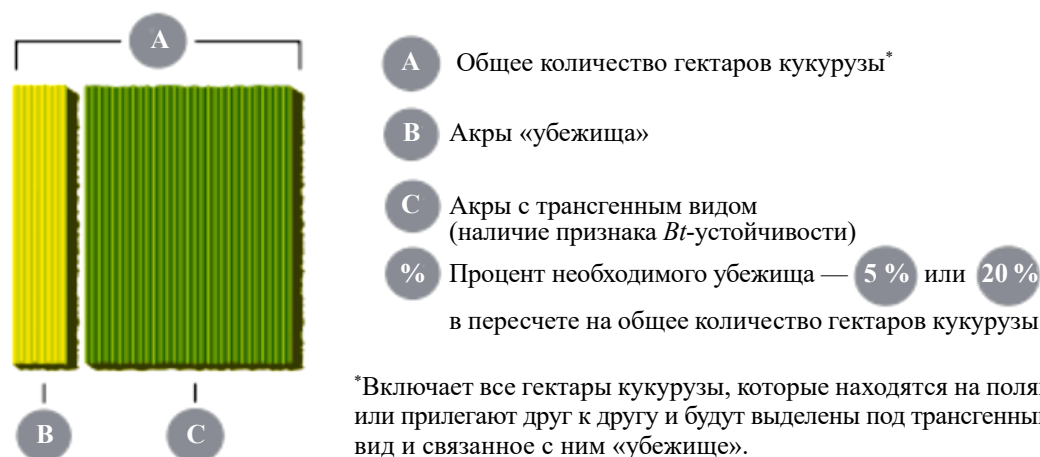


Рис. 1. Общепринятые размеры «убежищ»

Расположение участков обычной кукурузы на поле выделено желтым цветом, с трансгенным видом — зелёным (рис. 1, 2). Здесь «полосатость убежищ» может быть неравномерной по всему полю и расположение их зависит от геоклиматических условий (рис. 2).

Рассмотрим теперь динамику распределения вредителей при различных расположениях «убежищ» на поле с модифицированной культурой. Период исследования динамики вредителей $t = 10$ усл. лет. Логично предположить, что границы основного поля должны «опоясываться» кукурузой, не обладающей *Bt*-устойчивостью, чтобы максимально упростить достижение «убежища» вредителем.

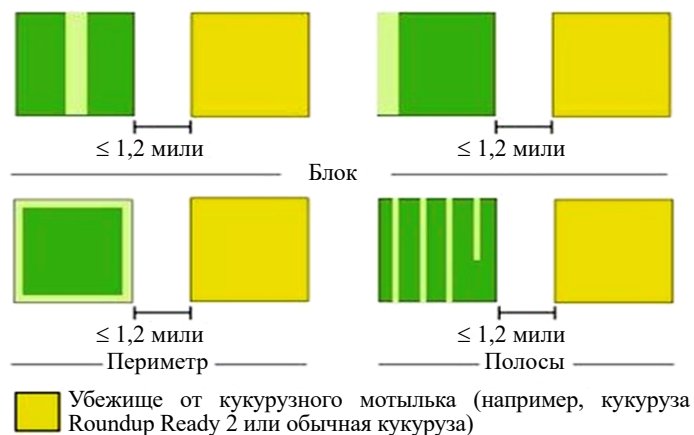


Рис. 2. Расположения участков кукурузы, рекомендуемые Monsanto

Рассмотрим первый тип расположения убежища, когда один участок с «обычной» кукурузой располагается по центру поля.

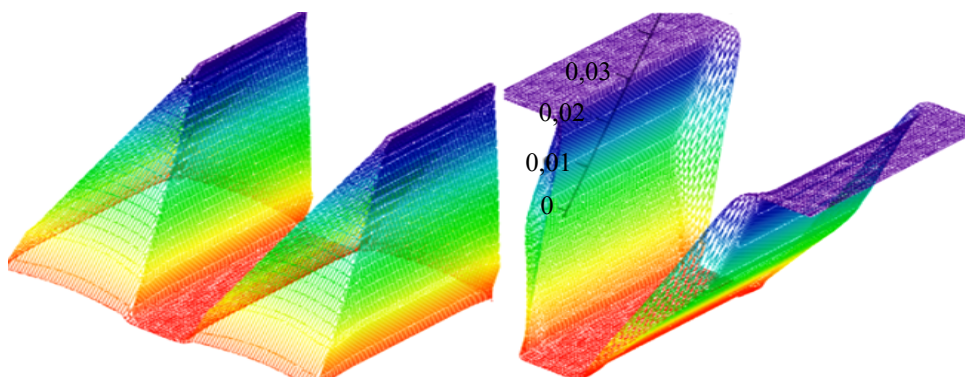


Рис. 3. Выедание растительного ресурса на трансгенном поле с одним «убежищем» при $t = 10$

Выедая безопасные для себя участки с «обычной» агрокультурой, вредитель устремляется в поисках пищи на трансгенную область. Рассмотрим выедание растительного ресурса вредителем более подробно. На рис. 3 показаны две области выедания, когда граница поля обычная и трансгенная культуры. Участки с «обычной» агрокультурой выедаются быстрее.

В мае 2013 года компания RapidEye начала мониторинг крупных сельскохозяйственных участков со спутника, что позволило впервые сравнить результаты численных исследований с реальной картиной агроугодий. Обзор спутниковых снимков Кукурузного пояса США показал преобладание четвертого типа распределения, что легко объяснимо с точки зрения удобства возделывания и обработки поля. Цветовое различие участков (пример соседства «обычного» и модифицированного видов кукурузы представлен на рис. 4) объясняется качеством растений и их приспособленностью к окружающей среде и иммунитетом к вредителям.



Рис. 4. Соседство обычного и модифицированного видов кукурузы¹

Было исследовано влияние пространственной конфигурации убежищ на эффективность стратегии «высокая доза — убежище» для фиксированных значений процента убежища и подвижности вредителя в простейшем случае, когда ареал вредителя представляет собой прямоугольник $\Omega = [0, L_x] \times [0, L_y]$. Численные эксперименты с демо-генетической моделью показали, что для размера всего ареала мотылька 16 км на 16 км расположение единственной полосы убежища в центре всего поля приблизительно в половину сокращает время T_{10} , способствуя значительному росту уровня заражения Bt-поля мотыльком. Разбивка одной полосы «убежища» на несколько полос повышает эффективность убежища.

Сравнение результатов численного моделирования в случаях, когда границы также были «убежищами» или относились к основной трансгенной части поля, показало преимущество первого типа распределения.

Выедание пищи при «полосном» размещении «убежищ» наглядно представлено на рис. 5. Выедание на границе области происходит быстрее, чем в центральных «убежищах», а наличие границ-«убежищ» способствует более быстрому выеданию «обычной» культуры.

¹ Фото с сайта <http://www.monsanto.com>

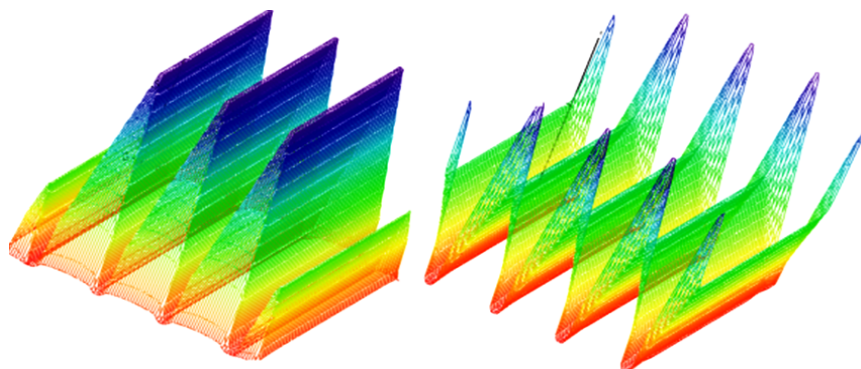


Рис. 5. Выедание растительного ресурса на трансгенном поле с четырьмя «убежищами»

Аналогичный эффект имеет место для убежищ прямоугольной или квадратной формы (рис. 6, 7). Рассмотрим тип расположения убежищ, когда четыре участка квадратной формы с «обычной» кукурузой располагаются по центру трансгенного поля. Наличие «убежищ» разных размеров и расположения оправдано лишь в случае большого разброса высот на данном участке поля. Но в этом случае потребуются разработка трехмерной модели динамики вредителей. Полученный результат подтверждает наше предположение о том, что распределение «убежищ» по площади основного поля не должно касаться границ области, так как иначе мы уменьшаем вероятность попадания вредителей на «убежища».

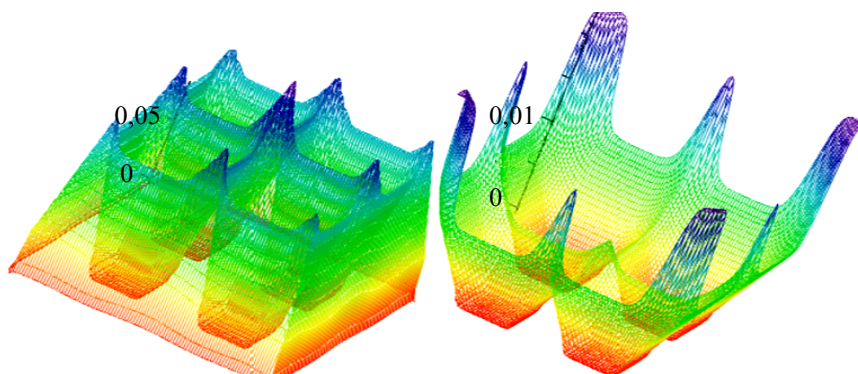


Рис. 6. Выедание растительного ресурса на трансгенном поле с четырьмя прямоугольными «убежищами»

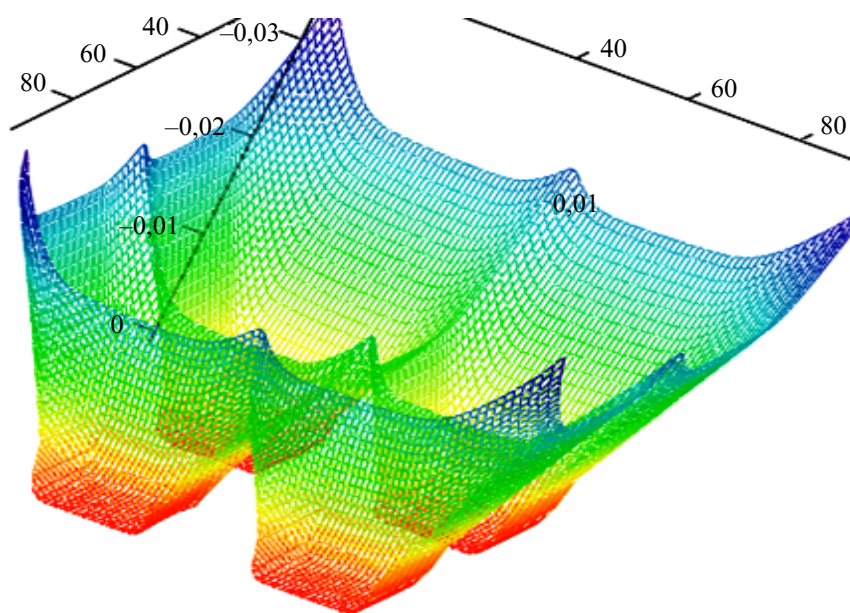


Рис. 7. Выедание растительного ресурса на трансгенном поле с четырьмя квадратными «убежищами»

Прогнозирование динамики вредителей с периодом $t = 100$ показывает, что общая модель поведения вредителей при выедании пищи сохраняется (рис. 7). Наиболее подвергнуты ущербу от насекомых-вредителей листья и плоды растений, что соответствует естественным наблюдениям.

Отметим, что даже с одним «убежищем» в зависимости от селекционных характеристик сорта кукурузы и особенностей ландшафта рисунок выедания может быть весьма необычным (рис. 8).

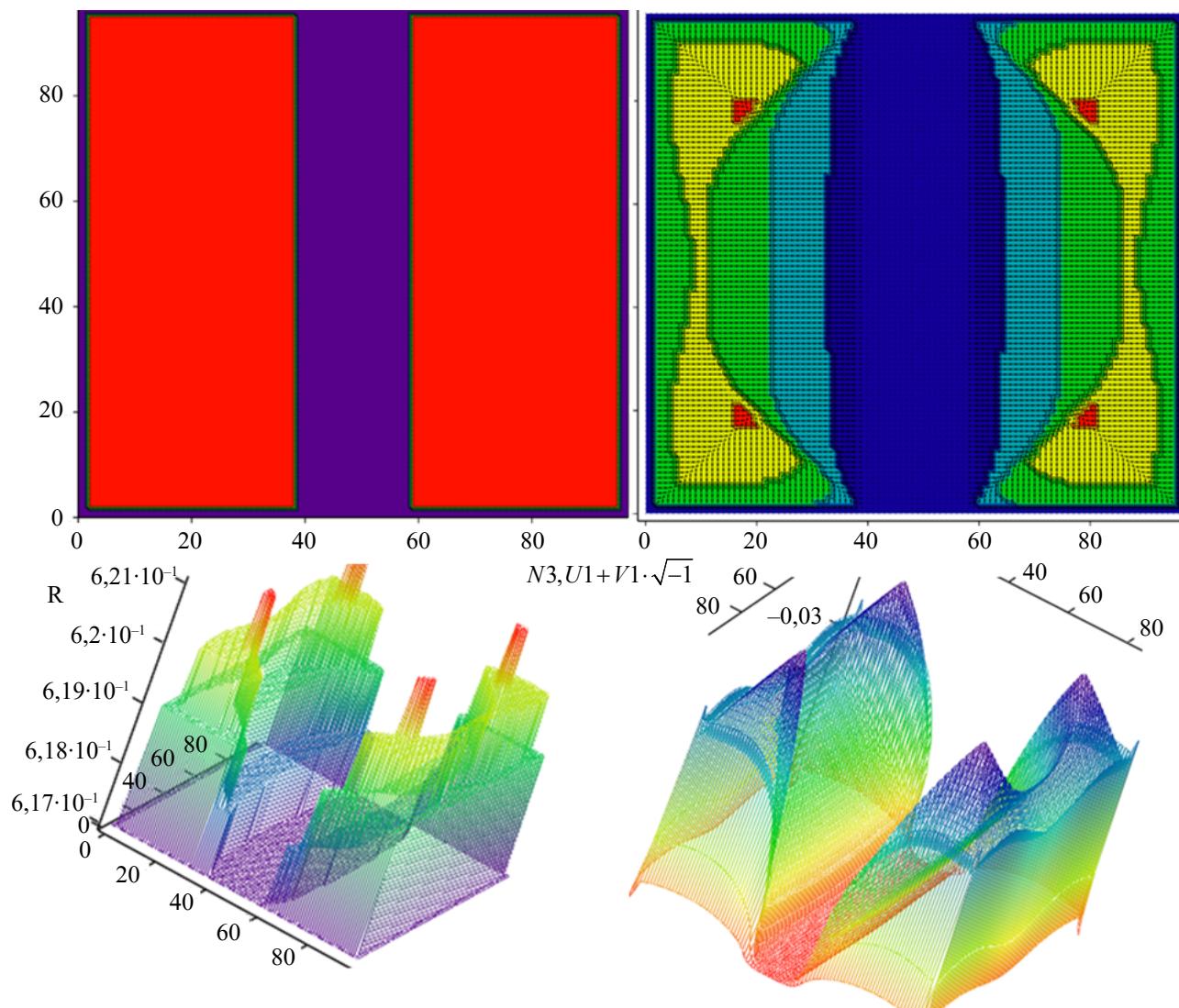


Рис. 8. Прогнозирование динамики вредителей на поле с одним «убежищем»

Число вредителей растет гораздо медленнее относительно уменьшения коэффициентов их смертности, а значит, необходимо исследование влияния других параметров модели на динамику популяций.

Рассмотрим теперь динамику вредителей в зависимости от различных коэффициентов смертности. Для кукурузного мотылька *Ostrinia Nubilalis* он составляет $\mu = 6,845$. Другие вредители кукурузы обладают значительно большей выживаемостью. Пусть в рассматриваемой нами области коэффициенты приспособленности генотипов к среде равны $w_{ss} = w_{rs} = 0,45$, $w_{rr} = 0,1$ (*Bt*-устойчивость составляет 10 %), время исследования — 2 года.

На рис. 9 можно наблюдать динамику концентрации при линейном увеличении выживаемости вредителей.

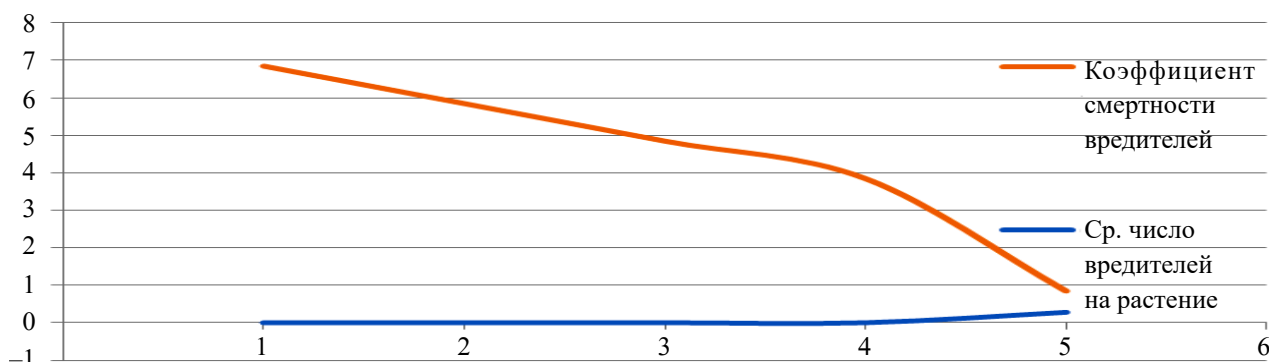


Рис. 9. Динамика концентрации вредителей при различных коэффициентах смертности

Обсуждение и заключение. Несмотря на то, что общая площадь «убежищ» не изменяется по отношению к общей площади поля и составляет 20 %, для большого количества «убежищ» выедание происходит быстрее. Для заданного размера ареала увеличение числа убежищ за счет уменьшения их размеров при сохранении общей площади, выделенной под убежища (20 %), способно снизить эффективность стратегии «высокая доза — убежище». Разумно предположить, что чем проще вредителям попасть в «убежища», тем быстрее они теряют устойчивость к яду. Чтобы максимально упростить достижение «убежищ» вредителем, необходимо уменьшить их размеры, сохраняя соотношение в 20 % от площади основного поля. Главной особенностью рассмотренной модели является разделение вредителей по виду таксиса, что значительно влияет на динамику роста вредителей.

Список литературы / References

1. Kostitzin V. A. *Biologie mathématique*. Librairie Armand Colin. Paris. 1937. 223 p.
2. Volterra V. *Leçons sur la theorie mathematique de la lutte pour la vie*. Paris. Gauthier Villar. 1931. 222 p.
3. Lotka A. J. *Elements of Mathematical Biology*. New York, NY: Dover Publ. Inc.; 1956. 208 p.
4. Свиричев Ю.М., Логофет Д.О. *Устойчивость биологических сообществ*. Москва: Наука; 1978. 352 с.
Svirizhev Y.M., Logofet D.O. *Stability of Biological Communities*. Moscow: Nauka; 1978. 352 p. (in Russ.)
5. Свиричев Ю.М., Пасеков В.П. *Основы математической генетики*. Москва: Наука; 1982. 512 с.
Svirizhev Y.M., Pasekov V.P. *Fundamentals of Mathematical Genetics*. Moscow: Nauka; 1982. 512 p. (in Russ.)
6. Базыкин А.Д. *Математическая биофизика взаимодействующих популяций*. Москва: Наука; 1985. 165 с.
Bazykin A.D. *Mathematical Biophysics of Interacting Populations*. Moscow: Nauka; 1985. 165 p. (in Russ.)
7. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. *Математические модели биологических продукционных процессов*. Москва: Издательство МГУ; 1993. 301 с.
Riznichenko G.Yu., Rubin A.B. *Mathematical Models of Biological Production Processes*. Moscow: Moscow State University Press; 1993. 301 p. (in Russ.)
8. Bourguet D., Chaufaux J., Segui M. N., Buisson C., Hinton J. L., Stodola T. J., et al. Frequency of alleles conferring resistance to Bt maize in French and US corn belt populations of the European corn borer, *Ostrinia nubilalis*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;106(7):1225–1233. <https://doi.org/10.1007/s00122-002-1172-1>
9. Storer N., Peck S., Gould F., Duyn J., Kennedy G. Spatial Processes in the Evolution of Resistance in *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) to Bt Transgenic Corn and Cotton in a Mixed Agroecosystem: A Biology-Rich Stochastic Simulation Model. *Journal of economic entomology*. 2003;96:156–172. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-96.1.156>
10. Vacher C., Bourguet D., Desquilbet M., Lemarié M., Ambec S., Hochberg M.E., Fees or refuges: which is better for the sustainable management of insect resistance to transgenic bt corn? *Biology letters*. 2006;2(2):198–202. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0418>
11. Vacher C., Weis A.E., Hermann D., Kossler T.M., Young C. Hochberg M.E. Impact of ecological factors on the initial invasion of bt transgenes into wild populations. *Theoretical and applied genetics*. 2004;109:806-814. <https://doi.org/10.1007/s00122-004-1696-7>
12. Icoz I., Saxena D., Andow D. A., Zwahlen C. and Stotzky G. Microbial populations and enzyme activities in soil in situ under transgenic corn expressing Cry proteins from *Bacillus thuringiensis*. *Journal of Environmental Quality*. 2008;37(2):647–662. <https://doi.org/10.2134/jeq2007.0352>
13. Olson D. M., Andow D. A. Patch size and edges and insect populations in landscapes. *Oecologia*. 2008;155(3):549–558. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0933-6>
14. 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;62(3):253–262.
Tyutyunov, Yu.V., Sapukhina, N.Yu., Morgulis, A.B., Govorukhin, V.N. Mathematical Model of Active Migrations as a Feeding Strategy in Trophic Communities. *Journal of General Biology*. 2001;62(3):253–262. (in Russ.)
15. Жадановская Е.А. *Моделирование пространственно-временной динамики стеблевого кукурузного мотылька под воздействием трансгенной кукурузы*. Дис. канд. физико-математических наук. Ростов-на-Дону; 2006. 171 с.
Zhadanovskaya, E.A. *Modeling the Spatiotemporal Dynamics of the European Corn Borer under the Influence of Transgenic Corn*. PhD Dissertation in Physical and Mathematical Sciences. Rostov-on-Don; 2006. 171 p. (in Russ.)
16. Жадановская Е.А., Тютюнов Ю.В., Ардити Р. Пространственная модель развития устойчивости кукурузного мотылька к трансгенной кукурузе при использовании стратегии «высокая доза – убежище». В: *Материалы XXXII школы-семинара «Мат. моделирование в проблемах рационального природопользования. Экология. Экономика. Информатика»*. Ростов-на-Дону: СКНЦ ВШ; 2004. С. 22–23.
Zhadanovskaya, E.A., Tyutyunov, Yu.V., Arditi, R. A Spatial Model of Corn Borer Resistance Development to Transgenic Corn Using the “High Dose-Refuge” Strategy. In: *Proceedings of the XXXII School-Seminar on Mathematical*

Modeling in Issues of Rational Nature Management. Ecology. Economics. Informatics. Rostov-on-Don: SKNC VSH; 2004. P. 22–23. (in Russ.)

17. Tyutyunov Yu., Zhadanovskaya E., Bourguet D., Arditi R. Landscape refuges delay resistance of the European Corn Borer to Bt-maize: a demo-genetic dynamic model. *Theoretical population biology*. 2008;74(1):138–146. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2008.05.005>

18. Сухинов, А.И., Кажарова И.А. Структура пространственного распределения кукурузы как следствие процессов динамической самоорганизации. В: *Материалы Международного Российско-Азербайджанского симпозиума «Уравнения смешанного типа и родственные проблемы анализа и информатики»*. Нальчик: Редакция журнала Эльбрус; 2008. С. 157–158.

Sukhinov, A.I., Kazharova, I.A. The Structure of the Spatial Distribution of Corn as a Consequence of Dynamic Self-Organization Processes. In: *Proceedings of the International Russian-Azerbaijan Symposium “Mixed-Type Equations and Related Problems of Analysis and Informatics”*. Nalchik: Elbrus Journal Editorial; 2008. P. 157–158. (in Russ.)

19. Пасеков В.П. Популяционная изменчивость и биометрические модели координации признаков организма. *Журнал общей биологии*. 2010;71(1):7–18.

Pasekov, V.P. Population Variability and Biometric Models of Trait Coordination in Organisms. *Journal of General Biology*. 2010;71(1):7–18. (in Russ.)

20. Ильичев В.Г. Эволюционная устойчивость биологических сообществ. *Журнал общей биологии*. 2010;71(1):63–74.

Ilyichev, V.G. Evolutionary Stability of Biological Communities. *Journal of General Biology*. 2010;71(1):63–74. (in Russ.)

21. Ляпунова И.А. Об одной демогенетической модели адаптации насекомых к изменению кормовой базы. *Известия ЮФУ. Технические науки*. 2013;4(141):235–239.

Lyapunova, I.A. On a Demo-Genetic Model of Insect Adaptation to Changes in the Food Base. *Izvestiya SFedU. Technical Sciences*. 2013;4(141):235–239. (in Russ.)

22. Сухинов А.И., Чистяков А.Е., Проценко Е.А., Проценко С.В. *Моделирование сложных систем*. Ростов-на-Дону: Донской государственный технический университет; 2019. 241 с.

Sukhinov, A.I., Chistyakov, A.E., Protsenko, E.A., Protsenko, S.V. *Modeling Complex Systems*. Rostov-on-Don: Don State Technical University; 2019. 241 p. (in Russ.)

23. Сухинов А.И., Чистяков А.Е., Сидорякина В.В., Проценко С.В. Разностная схема с оптимальным весом для уравнения диффузии-конвекции. *Вычислительные методы и программирование*. 2019;20(3):283–292. <https://doi.org/10.26089/NumMet.v20r325>

Sukhinov, A.I., Chistyakov, A.E., Sidoryakina, V.V., Protsenko, S.V. A Difference Scheme with Optimal Weight for the Diffusion-Convection Equation. *Computational Methods and Programming*. 2019;20(3):283–292. (in Russ.) <https://doi.org/10.26089/NumMet.v20r325>

Об авторах:

Александр Иванович Сухинов, член-корреспондент РАН, доктор физико-математических наук, профессор, директор НИИ Математического моделирования и прогнозирования сложных систем, Донской государственный технический университет (344003, Российская Федерация, г. Ростов-на-Дону, пл. Гагарина, 1), [ORCID](#), [MathSciNet](#), [SPIN-код](#), [ResearcherID](#), [ScopusID](#), sukhinov@gmail.com

Ирина Артуровна Бугаева, кандидат технических наук, доцент института компьютерных технологий и информационной безопасности, Южный федеральный университет (344006, Российская Федерация, г. Ростов-на-Дону, ул. Б. Садовая, 105/42), [ORCID](#), [MathSciNet](#), [SPIN-код](#), [ResearcherID](#), [ScopusID](#), ialyapunova@sfedu.ru

Заявленный вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.

About the Authors:

Alexander I. Sukhinov, Corresponding member of RAS, Dr.Sci. (Phys.-Math), Professor, Director of the Research Institute “Mathematical Modelling and Forecasting of Complex Systems”, Don State Technical University (1, Gagarin Sq., Rostov-on-Don, 344003, Russian Federation), [ORCID](#), [MathSciNet](#), [SPIN-code](#), [ResearcherID](#), [ScopusID](#), sukhinov@gmail.com

Irina A. Bugayeva, PhD in Technology, Associate Professor at the Institute of Computer Technologies and Information Security, Southern Federal University (105/42, B. Sadovaya St., Rostov-on-Don, 344006, Russian Federation), [ORCID](#), [MathSciNet](#), [SPIN-code](#), [ResearcherID](#), [ScopusID](#), ialyapunova@sfedu.ru

Claimed Contributorship: all authors have made an equivalent contribution to the preparation of the publication.

Conflict of Interest Statement: the authors declare no conflict of interest.

All authors have read and approved the final manuscript.

Поступила в редакцию / Received 26.08.2024

Поступила после рецензирования / Revised 09.09.2024

Принята к публикации / Accepted 12.09.2024