

УДК 595.7:573.2

МОДЕЛИРОВАНИЕ СИСТЕМЫ ФЕРОМОННОЙ КОММУНИКАЦИИ У ЛЕСНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ. САМКА КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ

© 2014 г. В. Г. Суховольский^{1,2}, П. Е. Волкова², О. В. Тарасова³

¹ Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036, Красноярск, Академгородок, 50/28

² Международный научный центр исследования экстремальных состояний организма
при Президиуме Красноярского научного центра СО РАН

660036, Красноярск, Академгородок, 50

³ Сибирский федеральный университет
660041, Красноярск, просп. Свободный, 79

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru, polina72000@mail.ru, olvitarasova@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.08.2014 г.

Система феромонной связи у насекомых-филлофагов рассмотрена с точки зрения ее эффективности как коммуникационной системы. Для анализа системы феромонной коммуникации выбраны насекомые из отряда чешуекрылых (Lepidoptera). Проанализированы данные по 250 видам насекомых из трех семейств – коконопрядов (Lasiocampidae), пядениц (Geometridae) и волнянок (Lymantriidae). Для самок этих видов оценены специфичность химического состава комплекса феромонов и число компонентов феромона. Характеристики комплексов феромонов чешуекрылых насекомых и возможные стратегии поведения самок при генерации феромонного сигнала моделируются с использованием методов теории информации, теории полезности и теории игр. Дана оценка сопряженности разных типов химических соединений в составе многокомпонентных феромонов. Уникальность феромонного сигнала отдельного вида чешуекрылых достигается многокомпонентностью состава феромона. При этом жестких связей между наличием или отсутствием отдельных компонентов в многокомпонентном феромоне не обнаружено. Предложена модель, объясняющая закономерности состава многокомпонентных феромонов. Немонотонность кривой относительной частоты видов насекомых с различным числом компонентов объяснена исходя из представления о компромиссе между увеличением эффективности поиска самки самцами этого же вида и ростом числа индивидуальных компонентов феромонов, а также сложностью синтеза многокомпонентных феромонов. Для оценки достоверности модельного описания использован критерий Колмогорова-Смирнова. Рассмотрены возможные механизмы усиления феромонного сигнала, связанные с агрегацией большого числа особей на ограниченном участке. Если самки в процессе привлечения особей противоположного пола агрегируются, то в этом случае источником феромонов является уже не отдельная особь, а группа самок и интенсивность группового потока молекул феромонов определяется как интенсивностью выделения феромонов отдельной особью, так и числом самок в скоплении. Для оценки эффективности групповой стратегии привлечения использован аналог теоретико-игровой задачи «дилемма заключенного» для простейшей ситуации, в которой рассматриваются двое игроков (в данном случае самок, способных генерировать феромон). Рассмотренные подходы позволили оценить надежность функционирования системы феромонной коммуникации у насекомых-филлофагов.

Ключевые слова: *лесные насекомые, системы коммуникации, надежность, феромоны, генерация, самки, поведение, моделирование.*

ВВЕДЕНИЕ

Половые феромоны используются лесными насекомыми при размножении для поиска особей противоположного пола. Обычно в процессе феромонной коммуникации неподвижная самка в течение некоторого времени выделяет специфические молекулы, которые перемещаются с воздушными потоками и улавливаются рецепторами самцов (Джекобсон, 1976; Лебедев и др., 1984; Chemical ecology..., 1984). Приняв сигнал, самец начинает перемещаться вдоль так называемой феромонной струи, отыскивая самку, и спаривается с ней (Murlis et al., 2000).

Феромоны являются сильнодействующими и видоспецифичными эффекторами поведения насекомых, и их использование открывает широкие возможности для манипуляции их поведением (Ryan, 2002). Однако для выявления механизмов поиска насекомыми особей противоположного пола, разработки методов управления поведением лесных насекомых-вредителей и слежения за их численностью необходимо более глубокое понимание свойств и характеристик системы феромонной коммуникации.

В настоящей работе система поиска полового партнера у насекомых рассматривается как информационная. Такой подход позволяет упростить анализ, поскольку свойства любой информационной системы не зависят от типа носителей информации (Колесник, Полтырев, 1980) и с точки зрения теории информации структура молекул феромонов несущественна.

Для анализа системы феромонной коммуникации нами выбраны насекомые из отряда чешуекрылых, что объясняется большим объемом имеющихся данных о химическом составе молекул феромонов различных видов этого отряда. Феромоны идентифицированы у 1220 видов из более 130 тыс. видов насекомых отряда Lepidoptera (Arn et al., 1992). Кроме того, система феромонной коммуникации у этой группы насекомых весьма просто организована и включает в себя источник информации (неподвижную или малоподвижную самку как генератор феромонов), информационный канал (молекулы феромонов, перемещающиеся в воздухе) и приемник (рецепторную систему самцов) (рис. 1).

Важнейшей характеристикой любой системы коммуникации является ее надежность (Половко, Гуров, 2006). Надежность системы феромонной коммуникации у чешуекрылых насекомых можно определить как вероятность того, что самец, ориентируясь на информацию, заключенную в феромонной струе, найдет источник информации, т. е. самку своего вида. Надежность R информационной системы из n последовательно соединенных элементов определяется как произведение надежности компонентов $R = \prod_{i=1}^n R_i$ (Байхельт, Франкен, 1988). Основными характеристиками, определяющими надежность информационной системы, являются специфичность, мощность и продолжительность генерируемого сигнала, затухание и шум в информационном канале, чувствительность

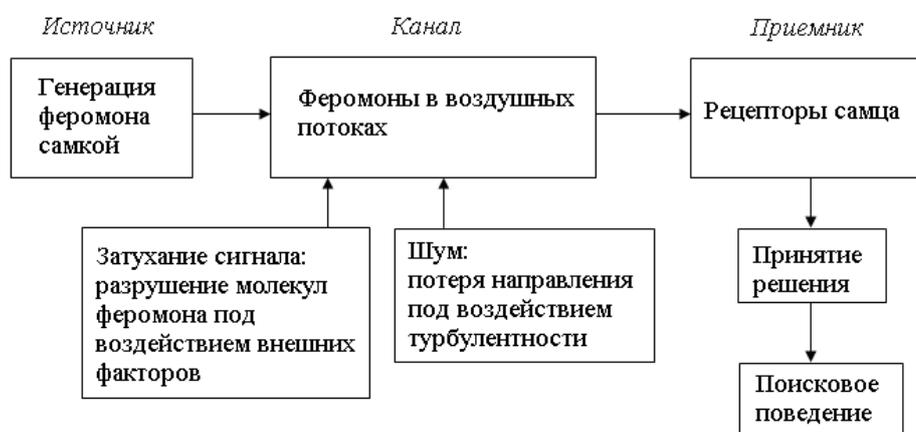


Рис. 1. Схема системы феромонной коммуникации у чешуекрылых насекомых.

приемника. В цикле работ нами рассмотрены показатели надежности функционирования всех компонентов информационной системы чешуекрылых насекомых. В настоящей работе рассмотрены характеристики надежности источника информации – самок.

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Данные о химическом составе феромонов чешуекрылых собраны в открытой базе данных www.pherobase.com (рис. 2).

Как видно из рис. 2, для отдельного насекомого дана информация о том, какие именно компоненты феромона были идентифицированы, какую функцию они выполняют (Р-феромон, А-аттрактант и т. д.), являются ли они биологически активными и каково соотношение этих компонентов в феромоне.

По материалам сайта www.pherobase.com проанализировали данные по 250 видам насекомых из трех семейств – коконопрядов (Lasiocampidae), пядениц (Geometridae) и волнянок (Lymantriidae). Оценили специфичность химического состава комплекса феромонов и число компонентов феромона у самок этих видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Специфичность состава феромонного комплекса у чешуекрылых насекомых. Феромонный сигнал насекомых должен быть видоспецифичным, и самки отдельного вида должны выделять такие феромоны, которые будут привлекать самцов только своего вида (Stevens, 1998). Уникальность сигнала уве-

личивает вероятность того, что он будет воспринят приемником только нужного типа. Уникальность феромонного сигнала можно обеспечить двумя способами: каждый вид насекомых должен либо генерировать уникальные молекулы феромона, либо выделять специфический комплекс неуникальных молекул – компонентов феромона.

Феромоны чешуекрылых по своей химической структуре относятся к углеводородам, алифатическим C₁₀–C₁₈ непредельным спиртам, ацетатам непредельных спиртов, альдегидам, кетонам, эпоксидам (Лебедев и др., 1984).

Согласно данным базы www.pherobase.com, в качестве основных источников феромона у чешуекрылых лидируют эпокиси (рис. 3). Если эпокись – основной компонент феромона, то в большинстве случаев он и единственный, как, например, у *Lymantria dispar* L. (www.pherobase.com).

Феромон с эпокисью в качестве основного компонента в 50 % случаев содержит миноритарные компоненты – либо углеводороды, либо, реже, тоже эпокиси. Напротив, если мажоритарным компонентом является ацетат, то с 52%-й вероятностью можно утверждать, что вторым по концентрации компонентом будет тоже ацетат. Реже (36 % случаев) ацетат будет единственным компонентом. Феромон с ацетатом в качестве основного компонента в 52 % случаев имеет ацетат в качестве миноритарного компонента, в 36 % случаев однокомпонентен, также может содержать спирт или альдегид.

Феромон с углеводородом в качестве основного компонента в 46 % случаев одно-

Primary author	Year	Journal	Volume: Page number	Ratio	Active	Category	Source
El-Sayed AM	1999a	Environ. Entomol.	28: 775				
			E8E10-120H	100	*	P	L
			E8Z10-120H	3	*		
			E9-120H	10	*		
			120H	20	*		
			140H	5	*		
McDonough LM	1995	J. Chem. Ecol.	21: 1065				
			E8E10-120H				P
Lucas P	1994	J. Chem. Ecol.	20: 489				
			11C1-E8E10-110H	or			A

Рис. 2. Образец организации информации в базе-источнике www.pherobase.com.

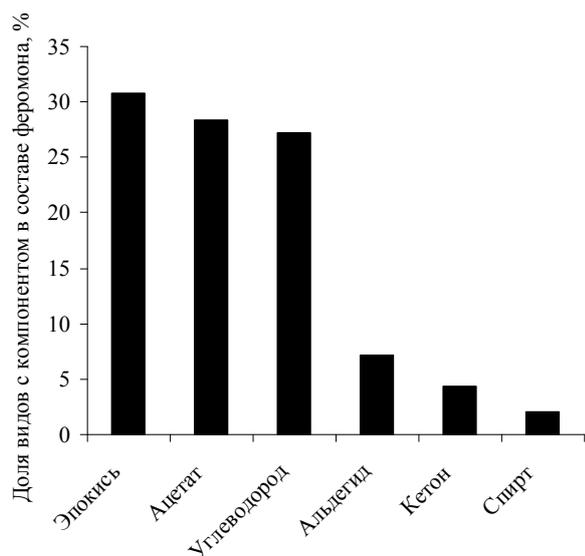


Рис. 3. Распределение мажоритарных компонентов феромонов по типу химического соединения.

компонентен, в 43 % случаев имеет ацетат в качестве миноритарного компонента, также может содержать эпокси́сь или спирт.

Таким образом, уникальность феромонного сигнала в большинстве случаев достигается многокомпонентностью состава феромона. При этом жестких связей между наличием или отсутствием отдельных компонентов в многокомпонентном феромоне не проявляется (табл. 1).

Как видно из табл. 1, корреляции между присутствием отдельных компонентов феромона наблюдаются нечасто, но и в этом случае связь слабая. Это указывает на отсутствие жестко связанных наборов компонентов у феромонов видов из отдельных семейств и является аргументом в пользу предположения о том, что индивидуальный состав компонентов феромона у насекомых случаен.

Характеристики компонентного состава феромона. У чешуекрылых насекомых спи-

сок специфических молекул – «кирпичиков» феромонов – весьма ограничен. Поэтому в большинстве случаев феромоны отдельных видов чешуекрылых представляют собой ансамбли молекул различных химических соединений. Анализ состава феромонов чешуекрылых насекомых, представленных в базе данных www.pherobase.com, показал, что у отдельных видов он включает от 1 до 8 различных химических соединений.

Как видно из рис. 4, у 80 % от общего числа рассмотренных видов феромон содержит больше одного компонента. При этом 35 % видов имеют двухкомпонентные феромоны. С комбинаторной точки зрения возможность построения уникального феромонного сигнала тем больше, чем больше компонентов в его составе. Однако генерация большого числа различных компонентов предполагает существование у таких насекомых многочисленных механизмов их синтеза.

Немонотонность кривой относительной частоты видов насекомых с различным числом компонентов феромона можно объяснить исходя из представления о компромиссе между увеличением эффективности поиска самки самцами этого вида с ростом числа n индивидуальных компонентов феромона и сложностью его синтеза. С одной стороны, чем больше число компонентов феромона, тем проще «сконструировать» уникальный комплекс привлекающих веществ, а с другой – чем меньше число компонентов, тем проще система синтеза этих соединений. Компромисс (trade-off) между этими противоположными требованиями достигается при некотором промежуточном значении числа компонентов феромона.

Рассмотрим модель организации компромисса на основе функций экологической по-

Таблица 1. Корреляционная матрица химического состава феромонов насекомых семейства пядениц

Компоненты феромона	Альдегид	Ацетат	Кетон	Спирт	Углеводород	Эпокси́сь
Альдегид	–	0.00	0.01	<u>0.19</u>	0.15	0.02
Ацетат	–	–	0.03	<u>0.05</u>	<u>0.26</u>	<u>0.31</u>
Кетон	–	–	–	0.01	0.01	0.07
Спирт	–	–	–	–	0.05	0.11
Углеводород	–	–	–	–	–	<u>0.24</u>

Примечание. Подчеркнуты коэффициенты корреляции, значимые на уровне $p = 0.95$.

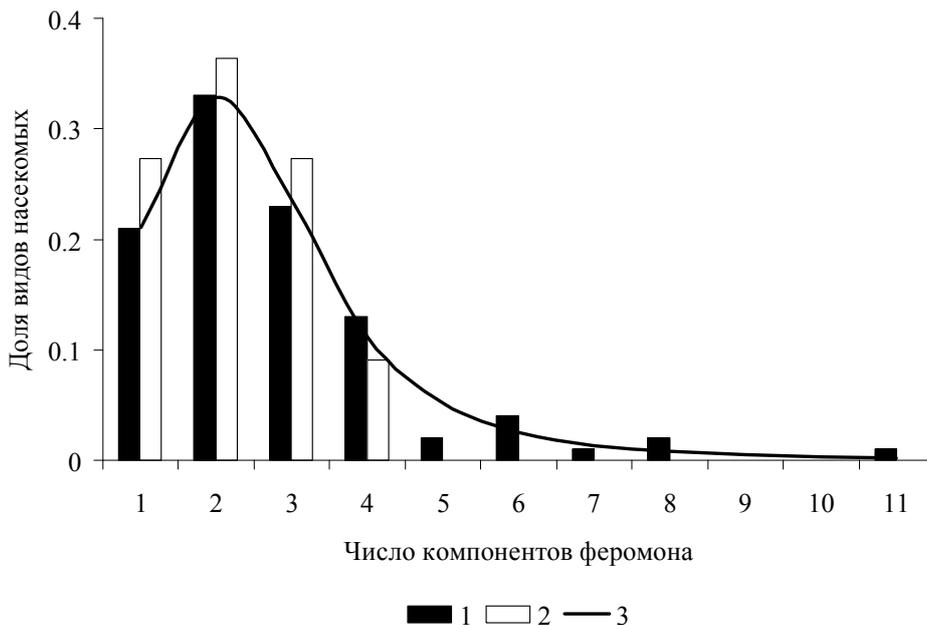


Рис. 4. Относительная частота встречаемости видов насекомых с определенным числом компонентов феромона; 1 – сводные данные из базы www.pherobase.com по видам из семейств коконопрядов, пядениц и волнянок; 2 – данные из базы www.pherobase.com по видам из изученных семейств, для которых регистрируются вспышки массового размножения; 3 – trade-off-модельное уравнение (3).

лезности, определяемых как вероятность выживания экологического объекта (в данном случае вида чешуекрылых) при определенном значении переменной, для которой оценивается компромиссное решение (Суховольский, 2004). Функция полезности однозначна, ограничена и определяется с точностью до монотонного преобразования (Хикс, 1993), поэтому любая функция, удовлетворяющая этим условиям, может быть использована как функция полезности.

Запишем в следующем виде функцию $U_1(n)$ для полезности усложнения состава феромонного комплекса:

$$U_1(n) = \frac{n^\gamma}{A + n^\gamma}. \quad (1)$$

Затем запишем функцию $U_2(n)$, характеризующую полезность затрат на синтез компонента феромона:

$$U_2(n) = \frac{B}{B + n^\alpha}. \quad (2)$$

В (1) и (2) величины A и B – некоторые свободные параметры модели.

При $n \rightarrow 0$ $U_1(n) \rightarrow 0$, а $U_2(n) \rightarrow 1$; при $n \rightarrow \infty$ $U_1(n) \rightarrow 1$, а $U_2(n) \rightarrow 0$. Величины $U_1(n)$ и $U_2(n)$ можно трактовать как вероятности, и тогда общая функция полезности

$U(n) = U_1(n) \cdot U_2(n)$ будет характеризовать вероятность того, что произвольный вид будет иметь феромонный комплекс из n компонентов:

$$U(n) = U_1(n) \cdot U_2(n) = k \frac{n^\gamma B}{(A + n^\gamma) \cdot (B + n^\alpha)}, \quad (3)$$

где k – нормирующий множитель ($\int_0^\infty k \frac{n^\gamma B}{(A + n^\gamma) \cdot (B + n^\alpha)} dn = 1$).

На рис. 4 приведены значения долей видов с различным числом компонентов феромонов, вычисленные по данным www.pherobase.com, и кривая, описываемая модельным уравнением (3), рассчитанная с помощью опции «Поиск решения» пакета Excel 6.0. Параметры модельного уравнения (3) приведены в табл. 2.

Для оценки достоверности модельного описания использовали критерий Колмогорова-Смирнова (Поллард, 1982).

Для модели, характеризуемой параметрами, приведенными в табл. 2, критическое значение критерия Колмогорова-Смирнова на уровне значимости $p = 0.05$ при $n = 250$

Таблица 2. Параметры модельного уравнения (3)

Параметр	A	γ	B	α
Значение	3.7	1.3	120.5	4.5

равно $D = \left\{ \frac{1}{250} \ln \left(\frac{2}{0.05} \right) \right\}^{1/2} = 0.086$. Вычис-

ленное значение критериальной статистики $D = 0.035$. Таким образом, нулевая гипотеза, предполагающая, что распределение видов по числу компонентов феромона описывается моделью (3), не опровергается и ее следует принять.

В табл. 2 большее значение параметра α по сравнению с параметром γ можно объяснить тем, что с увеличением числа компонентов феромона затраты на их синтез растут быстрее, чем увеличивается полезность включения в феромонный комплекс дополнительного компонента. При таком соотношении параметров уравнения (3) экологически невыгодно существование видов с очень большим числом компонентов в феромонном комплексе.

Весьма интересны результаты расчетов состава феромонных комплексов тех видов из изученных семейств, для которых регистрируются вспышки массового размножения. Если для всех изученных видов среднее число феромонов в комплексе составило $n_a = 2.76$, то для видов, дающих вспышки массового размножения, $n_{ao} = 2.18$ и функция распределения видов по числу n компонентов феромонного комплекса сдвинута в сторону меньших значений n , кроме того, для «вспышечных» видов комплексы феромонов с $n > 4$ не зарегистрированы. Заметим, что непарный шелкопряд *L. dispar* – самый известный вид чешуекрылых, дающий вспышки массового размножения, имеет однокомпонентный феромон диспарлюр (Джекобсон, 1976).

Индивидуальные и групповые стратегии генерации феромонов самками чешуекрылых насекомых. Эффективность системы феромонной коммуникации будет зависеть от интенсивности генерации феромонов источником, площади и угловых размеров источника феромонов. Усиления феромонного сигнала при прочих равных условиях можно добиться за счет увеличения интенсивности сигнала

от отдельной особи. Но синтез феромона энергетически «недешев», и если бы у видов чешуекрылых, которые не питаются в стадии имаго, самка тратила энергию на производство очень мощного сигнала, у нее не осталось бы энергии на активность, связанную непосредственно с размножением, яйцекладкой и т. д.

Альтернативный вариант усиления феромонного сигнала может заключаться в скоплении большого числа особей на ограниченной территории с малыми угловыми размерами. Если самки в процессе привлечения особей противоположного пола агрегируются, то источником феромонов будет уже не отдельная особь, а группа самок и интенсивность группового потока молекул феромонов станет определяться как интенсивностью выделения феромонов отдельной особью, так и числом самок в скоплении. При наличии группового эффекта мощность сигнала от отдельной особи может уменьшиться при сохранении или даже увеличении общей мощности феромонного сигнала. Таким образом, самки могут решить задачу повышения мощности сигнала, не повышая энергетических затрат на синтез большего количества феромона.

Можно в общем виде записать уравнение для интенсивности W сигнала, генерируемого отдельной самкой в группе из N самок:

$$W = f(N)N = \left(\omega_0 \frac{A+1}{A+N} \right) N, \quad (4)$$

где $f(N) = \omega_0 \frac{A+1}{A+N}$ – функция, характеризующая изменение мощности сигнала от отдельной особи в зависимости от числа N особей в группе; ω_0 – интенсивность сигнала самки вне группы; A – параметр, характеризующий групповой эффект генерации феромона самкой.

Если рассматривается сигнал от отдельной самки (т. е. $N = 1$), то $f(N) = \omega_0 \frac{A+1}{A+1}$ и $W = \omega_0$. Если $N > 1$ и $A \gg N$, то $f(N) \approx \omega_0 \frac{A}{A} = \omega_0$, $W(N) = \omega_0 N$, суммарная мощность сигнала линейно растет с увеличением числа особей в группе и эффект

уменьшения мощности индивидуального сигнала при стягивании самок в группу не проявляется. Таким образом, чем больше значение A , тем слабее групповой эффект.

При $N \gg 1$ и $A \ll N$ суммарная мощность сигнала $W(N) = (\omega_0 \frac{A+1}{A+N})N = \omega_0 \frac{A}{N} N = A\omega_0 < \omega_0 N$, т. е. имеет место групповой эффект, который тем сильнее, чем меньше значение параметра A .

Сравним соотношение числа особей в группах при генерации сигнала с одинаковыми интенсивностями $W_c = W_0$ в случае, когда групповой эффект проявляется, и в случае, когда он не проявляется и $W = \omega_0 N$.

$$\frac{W_0}{W_c} = 1 = \frac{\omega_0 N_0 (A + N_c)}{\omega_0 (A + 1) N_c} = \frac{N_0}{N_c} \cdot \frac{A + N_c}{A + 1}, \quad (5)$$

$$\frac{N_0}{N_c} = \frac{A + 1}{A + N_c} < 1. \quad (6)$$

Таким образом, для генерации феромона одинаковой мощности группа особей с кооперативным эффектом должна быть больше группы, в которой кооперативный эффект не проявляется. Но, с другой стороны, мощность индивидуального сигнала (а значит, и энергозатраты) в этом случае в группе с кооперативным эффектом будет во столько же раз меньше.

Для решения задачи увеличения эффективности нахождения самцами самок групповая стратегия может быть полезной, так как с увеличением числа самок суммарная мощность источника феромонов будет расти. Однако с увеличением числа самок в группе конкуренция между самками в такой группе за прилетевших самцов возрастает. Чем больше число самок в группе, тем при прочих равных условиях мощнее феромонный сигнал и тем больше вероятность того, что поиск самцами самок окажется эффективным (вероятность p_1 будет при определенных значениях N расти пропорционально размерам группы, а затем с увеличением $N p_1 \rightarrow 1$):

$$p_1 = \frac{N}{A + N}. \quad (7)$$

С другой стороны, с увеличением размера группы самок уровень конкуренции между ними за прилетевших самцов возрастает и часть из них, генерировавших феромон, мо-

жет оказаться неоплодотворенной. Будем полагать, что вероятность p_2 оплодотворения отдельной особи в группе из N особей будет обратно пропорциональной размеру группы:

$$p_2 = \frac{B}{B + N}, \quad (8)$$

где B – размер группы, при которой $p_2 = 1/2$.

Тогда оптимальный размер группы самок должен быть таким, чтобы выражение

$$P = (p_1 p_2) = \frac{N}{A + N} \cdot \frac{B}{B + N} \rightarrow \max.$$

Из этого условия найдем оптимальное значение $N = N_{opt}$. Для этого решим уравнение

$$\frac{dP}{dN} = 0.$$

Для упрощения расчетов вместо p будем дифференцировать функцию $\ln p$.

$$\ln p = \ln N - \ln (A + N) + \ln B - \ln (B + N), \quad (9)$$

$$\frac{d(\ln p)}{dN} = \frac{1}{N} - \frac{1}{A + N} - \frac{1}{B + N} = 0, \quad (10)$$

$$(A + N)(B + N) - N(B + N) - N(A + N) = 0, \quad (11)$$

$$N_{opt} = \sqrt{AB}. \quad (12)$$

Таким образом, из (12) следует, что размер скопления самок должен быть ограниченным.

Предложенная модель хорошо описывает процессы стягивания насекомых в группы, которые наблюдаются у насекомых-ксилофагов (Исаев, Гирс, 1975; Ryan, 2002). Жуки-первопоселенцы выделяют специальный феромон агрегации, чтобы на выбранное ими дерево слетелось достаточное для «победы» над его защитными системами число насекомых. При увеличении концентрации этот феромон действует уже не как аттрактант, а как репеллент (Исаев, Гирс, 1975). Для насекомых из отряда Lepidoptera также наблюдается скопление самок чешуекрылых в процессе привлечения самцов (Bonduriansky, 2001).

Однако в случае группировки самок для генерации мощного феромонного сигнала при одновременном уменьшении индивидуальных энергетических затрат на синтез молекул феромонов у каждой самки возникает возможность перехода на стратегию, известную в теории игр как стратегия безбилетного пассажира (Шикин, 2008). Особи, использующие такую стратегию, могут прекратить

генерацию феромона в расчете на то, что другие особи будут продолжать его генерацию, и использовать сэкономленные ресурсы на производство яиц. При этом возникает ситуация, известная в теории игр как «дилемма заключенного» (Петросян и др., 2012). В аналоге этой игры – игре «дилемма генерации феромона» для простейшей ситуации, в которой рассматриваются двое игроков (самок), по аналогии с игрой «дилемма заключенного» можно записать платежную матрицу, приведенную в табл. 3. Стратегии первого игрока записаны в строках платежной матрицы, а стратегии второго – в ее столбцах. Пара чисел, написанная в каждой из четырех клеток платежной матрицы, представляет собой выигрыши первого и второго игроков, умноженные на вероятность p привлечения самца. Эти величины можно интерпретировать, например, как число оплодотворенных яиц у самки (игрока) (конечно, при прочих равных условиях).

Будем полагать, что число яиц m_2 у самки, не генерирующей феромон, больше числа яиц m_1 у самки, его генерирующей, а вероятности того, что самец найдет самку, мало отличаются для стратегий 1 и 2. В этом случае использовать вторую стратегию экологически выгоднее, однако состояния (1, 2) или (2, 1) неустойчивы, а устойчивым является состояние (2, 2) (Оуэн, 1971; Шикин, 2008). Но выигрыши сторон в этом случае, как это видно из табл. 3, равны нулю: несмотря на то что самки, не генерирующие феромон, имеют больше яиц, они не способны привлечь самца для их оплодотворения.

Но если оба игрока сыграют «неправильно», т. е. обе самки выберут свои первые чистые стратегии и синтезируют феромон, то в результате получат выигрыши $(m_1 \cdot p, m_1 \cdot p)$, что существенно лучше для обеих. Однако состояние (1, 1) неустойчиво

в чистых стратегиях (Мазалов, 2010). Таким образом, в чистых стратегиях теоретико-игровая модель взаимодействия самок при генерации феромона ведет к парадоксу – достижение устойчивого состояния игры ведет к вымиранию популяции.

В смешанных стратегиях, когда особь 1 с некоторой вероятностью x применяет стратегию 1, а с некоторой вероятностью $(1 - x)$ – стратегию 2 и особь 2 применяет стратегию 1 с вероятностью y , а стратегию 2 – с вероятностью $(1 - y)$, устойчивое состояние существует, если для цен игры $H_1(x, y)$ и $H_2(x, y)$ выполняются следующие условия (Мазалов, 2010):

$$\begin{aligned} H_1(x = 0, y) &\leq H_1(x, y); \\ H_1(x = 1, y) &\leq H_1(x, y); \\ H_2(x, y = 0) &\leq H_2(x, y); \\ H_2(x, y = 1) &\leq H_2(x, y). \end{aligned} \tag{13}$$

Цены игр для особей 1 и 2 будут равны:

$$\begin{aligned} H_1(x, y) &= m_1xy + m_1x(1 - y) + m_2(1 - x)y; \\ H_2(x, y) &= m_1xy + m_2x(1 - y) + m_1(1 - x)y. \end{aligned} \tag{14}$$

Подставляя в (14) значения $x = 0, 1$ и $y = 0, 1$, после простых преобразований получим, что условия (14) будут выполняться, если

$$\begin{cases} x \leq \frac{m_2}{m_1}, \\ x \geq \frac{m_1}{m_2}, \\ y \leq \frac{m_1}{m_2}. \end{cases} \tag{15}$$

Так как $m_2 > m_1$, то отношение $\frac{m_1}{m_2} \leq 1$, а по определению вероятность $x \leq 1$, таким образом, первое из условий (15) будет выполняться всегда. На рис. 5 для некоторого произвольного значения $\frac{m_1}{m_2}$ приведены интер-

Таблица 3. Платежная матрица для игры «дилемма генерации феромона»

Игрок 1	Игрок 2	
	Стратегия 1 – генерировать феромон	Стратегия 2 – не генерировать феромон
Стратегия 1 – генерировать феромон	$(m_1 \cdot p, m_1 \cdot p)$	$(m_1 \cdot p, m_2 \cdot p)$
Стратегия 2 – не генерировать феромон	$(m_2 \cdot p, m_1 \cdot p)$	$(m_2 \cdot 0, m_2 \cdot 0)$

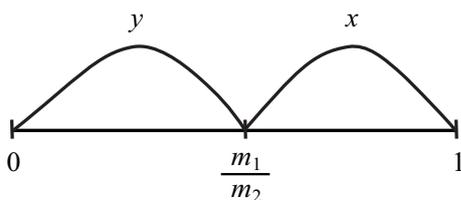


Рис. 5. Области значений вероятностей x и y смешанных стратегий.

валы значений для вероятностей x и y стратегии 1 для игроков (самок).

Так как игроки (самки) выбраны произвольно, то вероятности выбора стратегий у них должны быть одинаковы, т. е. $x = y$ и игра будет симметричной. Из рис. 5 видно, что игра симметрична только в случае, когда

$$x = y = \frac{m_1}{m_2}.$$

Таким образом, в случае, если условие (15) выполняется, то в биматричной игре «дилемма генерации феромона»

$$x = y = \frac{m_1}{m_2} \leq 1$$

существует равновесие по Нэшу в классе смешанных стратегий и отклонения особей от такой смешанной стратегии эволюционного невыгодны (Nowak, 2006; Мазалов, 2010). Если разность между m_1 и m_2 мала (т. е. $m_1 \rightarrow m_2$ и выигрыш в плодовитости в случае, если самка не генерирует феромон, мал), то $x = y = \frac{m_1}{m_2} \rightarrow 1$ и

почти все особи в скоплении генерируют феромон. Если же m_2 существенно больше m_1 и выигрыш в плодовитости достаточно велик, то в скоплении всегда будут самки, не генерирующие феромон или генерирующие его с существенно меньшей интенсивностью, чем другие особи. Тем не менее при определенных условиях такое скопление самок может привлекать самцов и самки будут оплодотворены. Если же условие (15) не будет выполняться, то все самки будут выбирать стратегию, при которой феромон не будет генерироваться, и с точки зрения эволюционной динамики такие скопления самок обречены на вымирание и, естественно, не наблюдаются в природе (Nowak, 2006).

Для детального анализа этой ситуации необходимы дополнительные эксперименты по измерению интенсивности генерации феромонов самками индивидуально и в группе. К сожалению, работ на эту тему в доступной нам литературе не найдено. Неясны также

механизмы, которые могли бы способствовать скоплению самок чешуекрылых.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представляется, что предлагаемый подход к описанию системы феромонной коммуникации как информационной системы будет полезным как при анализе натуральных данных, так и при постановке экспериментов по изучению поведения насекомых-филлофагов при поиске полового партнера. В частности, исходя из предлагаемого подхода ранее оценивалась надежность информационного канала системы феромонного поиска. С этой целью рассчитывались квантово-химические характеристики молекул феромонов и устойчивость этих молекул к воздействию различных факторов среды: температуры, концентрации водяных паров, спектра солнечного излучения (Томилин и др., 2013). Анализ показал, что молекулы феромонов различных видов чешуекрылых характеризуются различной устойчивостью к воздействию УФ-излучения, что коррелирует с особенностями поведения этих видов насекомых.

Как показали наши исследования, при анализе системы феромонного поиска возникают проблемы, связанные с недостаточной изученностью этого процесса с точки зрения теории информации. Однако представляется, что неизученность информационных характеристик системы феромонного поиска во многом связана с отсутствием развернутых теоретических моделей феромонного поиска, которые могли бы затем проверяться в экспериментах и полевых наблюдениях. С нашей точки зрения, разработка информационных моделей (даже при недостаточном объеме фактических знаний об информационных потоках у насекомых) может стимулировать проведение новых экспериментальных и теоретических исследований.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 13-04-00375).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байхельт Ф., Франкен П. Надежность и техническое обслуживание. М.: Радио и связь, 1988. 392 с.

- Джекобсон М.* Половые феромоны насекомых. М.: Мир, 1976. 391 с.
- Исаев А. С., Гирс Г. И.* Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 346 с.
- Колесник В. Д., Полтырев Г. Ш.* Введение в теорию информации. Л.: Изд-во ЛГУ, 1980. 164 с.
- Лебедев К. В., Миняйло В. А., Пятнова Ю. Б.* Феромоны насекомых. М.: Наука, 1984. 268 с.
- Мазалов В. В.* Математическая теория игр. СПб: Лань, 2010. 448 с.
- Оуэн Г.* Теория игр. М.: Мир, 1971. 230 с.
- Петросян Л. А., Зенкович Н. А., Шевкопляс Е. В.* Теория игр. СПб.: БХВ-Петербург, 2012. 432 с.
- Поллард Дж.* Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика, 1982. 344 с.
- Половко А. М., Гуров С. В.* Основы теории надежности. СПб: БХВ-Петербург, 2006. 704 с.
- Суховольский В. Г.* Экономика живого. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2004. 140 с.
- Томилини Ф. Н., Осина О. В., Кузубов А. А., Овчинников С. Г., Волкова П. Е., Овчинникова Т. М., Суховольский В. Г.* Устойчивость молекул феромонов лесных чешуекрылых к факторам внешней среды // *Биофизика*. 2011. № 4. С. 714–722.
- Хикс Д.* Стоимость и капитал. М.: Прогресс, 1993. 488 с.
- Шикин Е. В.* От игр к играм: математическое введение. М.: Изд-во ЛКИ, 2008. 112 с.
- Arn H., Toth M., Priesner E.* List of sex pheromones of Lepidoptera and Related Attractants. Montfavet, France: IOBC, 1992. 180 p.
- Bonduriansky R.* The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence // *Biol. Rev.* 2001. N. 76. P. 305–339.
- Chemical ecology of insects.* L., N-Y.: Chapman and Hall, 1984. 524 p.
- Murlis J., Willis M. A., Carde R. T.* Spatial and temporal structures of pheromone plumes in fields and forests // *Physiol. Entomol.* 2000. N. 25. P. 211–222.
- Nowak M. A.* Evolutionary Dynamics. Cambridge (Mass.) and L.: The Belknap Press of Harvard Univ. Press, 2006. 363 p.
- Ryan F. M.* Insect Chemoreception Fundamental and Applied. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 330 p.
- Stevens I. D. R.* Chemical structures and diversity of pheromones // *Insect Pheromones and their Use in Pest Management.* L.: Chapman and Hall, 1998. P. 135–179.
- The Pherobase: database of Pheromones and Semiochemicals: <http://www.pherobase.com/>

Modeling of Forest Insect Pheromone Communication System. Female as a Source of Information

V. G. Soukhovolsky^{1,2}, P. E. Volkova², O. V. Tarasova³

¹ V. N. Sukachev Institute of Forest, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50/28, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

² International Scientific Center for Study of Extreme Men State
Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch
Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation

³ Siberian Federal University
Prospekt Svobodny, 79, Krasnoyarsk, 660041 Russian Federation

E-mail: soukhovolsky@yandex.ru, polina72000@mail.ru, olvitarasova2010@yandex.ru

The system of pheromone communication in insects-phylophagous was considered in terms of its effectiveness as a communication system. A selected lepidopterous insect (*Lepidoptera*) was chosen for analysis of pheromone communication system. We analyzed data on 250 species of insects from three families – *Lasiocampidae*, *Geometridae*, *Lymantriidae*. Specificity of the chemical composition of the complex pheromones and pheromone component count was assessed for all of these females. Characteristics of complexes of insect pheromones and possible female strategies of behavior were modeled using the methods of information theory, utility theory and game theory. We estimated complementarity for various types of chemical compounds in pheromone composition. The uniqueness of the pheromone signal of separate species of *Lepidoptera* is achieved by using a multi-component pheromone. There are no hard links between existence or absence of individual components in multi-component pheromones. The model was proposed for explanation of regularities of pheromone composition. Nonmonotonic of relative frequency of insect species curve with different number of components can be explained in terms of a trade-off between increasing the efficiency of males seeking females of the same species with an increasing number of individual components and the complexity of the synthesis of pheromones multi-component pheromones. The Kolmogorov-Smirnov test was used to assess the validity of the model description. Possible mechanisms of pheromone signal amplification studied were associated with the aggregation of a large number of individuals in a limited area. If females in the process of attracting individuals of the opposite sex are aggregated, then the source of pheromones is not a private individual, but a group of females, and the intensity of the flow of the group of molecules is defined as the intensity of pheromone release pheromones individual animals and the number of females in the cluster. The analogy game-theoretic problem «Prisoner's dilemma» use for evaluating of the effectiveness of the group strategy to attract for the simplest case, which dealt with two players – the females capable of generating pheromone. The proposed approach allows evaluation of the reliability of the pheromone communication system in insects – phylophagous.

Keywords: forest insect, communication system, reliability, pheromon, production, female, behavior, modeling.