

УДК 595.7:573.2

## МОДЕЛИРОВАНИЕ СИСТЕМЫ ФЕРОМОННОЙ КОММУНИКАЦИИ У ЛЕСНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ. II. МОДЕЛЬ ПОИСКА САМКИ САМЦОМ

© 2015 г. А. В. Ковалев, П. Е. Волкова

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

*660036, Красноярск, Академгородок, 50*

E-mail: sunhi@nm.ru, polina72000@mail.ru

Поступила в редакцию 01.03.2015 г.

Предложена агент-ориентированная имитационная модель поиска, с помощью которой проанализирована эффективность различных стратегий поиска самцами чешуекрылых самок – источников феромона. Рассматривается простейший случай поиска, когда феромон имеет только один химический компонент. Предполагается, что насекомые с помощью рецепторов способны регистрировать молекулы феромона, а сенсорные клетки при попадании феромона на рецепторную поверхность в течение некоторого времени генерируют потенциалы действия, после чего молекула феромона инактивируется. Такое поведение можно рассматривать как наличие у особи обонятельной памяти. В качестве интегрального показателя эффективности поиска в имитационном эксперименте выбрана такая характеристика, как доля особей, достигших источника. Для оценки эффективности локализации источника с помощью внедренных в имитационную модель механизмов ориентации выполнены вычислительные эксперименты по поиску источника при случайном блуждании, по алгоритму поиска, но без использования памяти и, наконец, с помощью предложенного механизма следования по струе. В предложенной имитационной модели эффективность локализации источника насекомыми при лете по турбулентным струям равна ~ 70 %, что соответствует описанным в литературе экспериментам с живыми особями. При этом заложенный в имитационную модель алгоритм феромонного поиска весьма прост, что позволяет считать его биологически корректным. Проведенные модельные расчеты могут служить отправной точкой при планировании натурных наблюдений и создании систем контроля численности вредных насекомых с помощью феромонных ловушек.

**Ключевые слова:** *лесные чешуекрылые насекомые, поиск самки самцом, феромоны, система коммуникации, управление.*

DOI: 10.15372/SJFS20150309

### ВВЕДЕНИЕ

Система феромонной коммуникации у чешуекрылых насекомых включает источник феромонов (самку), канал, по которому передается информация (воздушные потоки), и приемник информации – самца (Shorey, McKelvey, 1977). Регистрируемые сенсорными органами самца молекулы феромона несут информацию о видовой принадлежности самки-источника, однако для эффективного поиска самец должен получить еще информацию о направлении полета к источнику и расстоянии до источника (Murlis et al., 2000). Предполага-

ется, что для поиска источника феромонов самец использует положительный анемотаксис (перемещается в так называемой феромонной струе навстречу движению воздушных потоков). Однако на типичных скоростях воздушных потоков в естественных условиях (от 1 до 5 м/с) феромонные струи характеризуются сложной пространственной структурой, зависящей от уровня турбулентности воздушных потоков (Murlis et al., 2000). В таких условиях стратегия поиска источника с использованием простого алгоритма анемотаксиса может оказаться неэффективной. Однако из натурных наблюдений известно, что у насекомых

вероятность успеха (т. е. нахождения самки-источника) довольно велика (Kennedy et al., 1978; Qian, Cowen, 2002). В связи с этим возникает вопрос о выявлении у насекомых стратегий поиска, более сложных по сравнению со стратегией анемотаксиса, но позволяющих обнаружить неподвижный источник запаха в условиях турбулентной среды.

Поиск источника запаха является важной этологической программой у всех видов животных, поэтому было бы интересно выявить эволюционную обусловленность алгоритмов поиска у различных экологических и таксономических групп животных. Использование эффективных алгоритмов поиска могло бы оказаться полезным для оптимизации решений ряда прикладных задач (поиска наркотиков с помощью собак или даже технических детекторов, размещения ульев, обеспечивающее наилучшие условия для поиска пчелами растений-медоносов, и т. п.).

К сожалению, возможности экспериментов по изучению поисковой активности насекомых по техническим причинам ограничены. В качестве альтернативы проведению натуральных экспериментов в данной работе в целях исследования возможных механизмов навигации насекомых при обонятельном поиске рассмотрена компьютерная имитационная модель поискового поведения особи, летящей вдоль феромонной струи.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В модели рассматривается простейший случай поиска, когда феромон имеет только один химический компонент. Такая ситуация характерна, в частности, для непарного шелкопряда *Lymantria dispar* L., у которого самка генерирует молекулы диспарлюра – (7R,8S)-цис-7,8-эпокси-2-метилоктадекана (Bierl et al., 1970).

Предполагается, что насекомые с помощью рецепторов способны регистрировать молекулы феромона, а сенсорные клетки при попадании феромона на рецепторную поверхность в течение некоторого времени генерируют потенциалы действия. Предполагается также, что у насекомого есть  $N$  рецепторов для регистрации молекулы феромона. В определенный момент времени молекулы активируют часть  $p$  ( $0 \leq p \leq 1$ ) рецепторов. Попадая на

рецептор, молекула феромона в течение некоторого числа тактов времени  $\tau$  генерирует потенциалы действия в сенсорных нейронах, после чего инактивируется или рецепторный нейрон адаптируется к феромону и перестает генерировать потенциалы действия. Такое поведение можно рассматривать как некоторую память у особи (Rutkowski et al., 2006).

Исходили из того, что насекомое, имеющее способность к анемотаксической ориентации, может определить направление  $\varphi_i$  ветра и способно контролировать направление своего полета благодаря оптомоторному рефлексу, стабилизирующему зрительные оси относительно структурированного зрительного фона (Justus, Carde, 2002).

Имитационная модель феромонного поиска реализована с использованием принципов агентного моделирования. Поток феромонов представляет собой независимое движение молекул, а каждое насекомое является объектом модели, самостоятельно ведущим поиск источника феромонов. Вероятность достижения насекомыми источника и среднее время достижения источника вычисляются как статистические характеристики при многократной реализации поиска отдельными особями.

В модели предполагается, что существует единственный источник молекул феромонов, расположенный в некоторой точке двумерного пространства  $(x, y)$ . То, что полет самцов при феромонном поиске происходит на некоторой оптимальной для конкретного вида насекомых высоте (Райс, 1986), говорит в пользу такого предположения. Каждая молекула представляет собой отдельный объект модели. Текущее положение молекулы в определенный момент времени определяется двумя факторами – диффузионным рассеиванием  $d$  и вектором ветрового потока  $v$ :

$$P_{i+1}(x, y) = P_i(x, y) + d + \vec{v}. \quad (1)$$

Диффузионное рассеивание определяет размер прямоугольной области вокруг существующей позиции молекулы, в пределах которой она случайным образом может изменить свою позицию за единицу времени. Вектор ветрового потока определяет направление и дистанцию смещения молекулы за единицу времени при воздействии ветра. В базовом эксперименте во всем модельном простран-

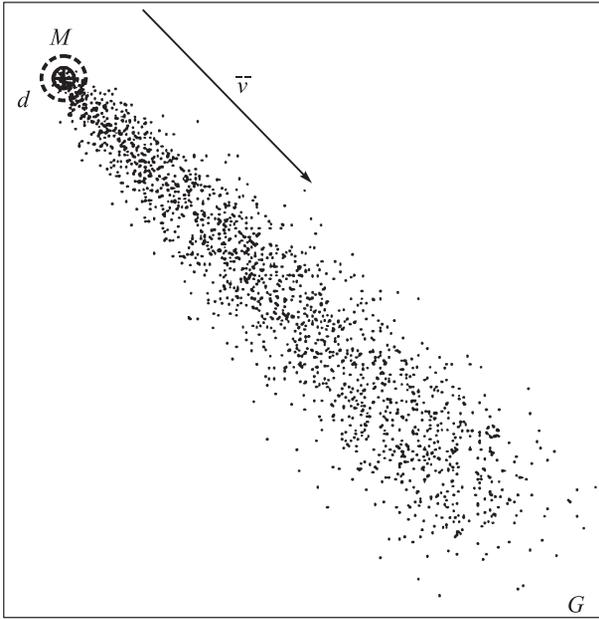


Рис. 1. Модельная реализация потока феромонов.

стве определен постоянный однонаправленный вектор ветрового потока.

Поток феромонов определяется интенсивностью  $M$  (количеством молекул, генерируемых источником в единицу времени), а также временем жизни молекул  $G$ . Набор параметров потока (диффузионное рассеивание  $d$ , время жизни молекул  $G$ , интенсивность потока  $M$  и вектор ветрового потока  $v$ ) полностью определяет размер, скорость и концентрацию молекул в потоке феромонов (рис. 1).

Обозначим через  $(x_0, y_0)$  координаты источника феромонов и через  $(x_i, y_i)$  – координаты особи в момент времени (такт)  $i$ . Насекомое, попав в точку  $(x_i, y_i)$ , производит оценку характеристик среды, принимает решение и после этого совершает скачок длины  $L_0$  в некотором направлении. В новой точке пространства вся процедура повторяется.

Введем для описания модели следующие обозначения:

$i$  – момент (такт) времени;

$\varphi_i$  – направление, в котором дует ветер (относительно оси  $x$ );

$\theta_i$  – направление полета особи (относительно оси  $x$ );

$\Delta\varphi_i = \varphi_i + \theta_i$  – направление полета бабочки относительно направления ветра;

$D$  – время (в тактах) деструкции феромона ферментами рецептора насекомого ( $1 \leq D < \infty$ ).

$K$  – коэффициент ослабления рецепторов к феромону ( $0 \leq K < 1$ );

$N_i$  – число рецепторов, активированных в  $i$ -м такте;

$W_i$  – общее число рецепторов, активированных к  $i$ -му такту.

Общее число активированных рецепторов к такту  $i$  зависит от интенсивности поступления молекул феромона к рецепторам, времени деструкции феромонов и от интенсивности адаптации рецептора к феромонам. Коэффициент ослабления рецепторов  $K$  – доля от числа рецепторов, активированных в такте  $i - 1$  и остающихся активированными к такту  $i$ . Тогда общее число рецепторов, активированных на момент такта  $i$ , составит величину  $W_i$ :

$$W_i = N_i + \sum_{j=1}^D K^j N_{i-j}. \quad (2)$$

Если вклад рецепторов, активированных в предыдущие такты, быстро уменьшается с увеличением  $j$  (при  $K$ , близком к 0), то можно говорить о «короткой» памяти бабочки, способной учитывать число молекул феромона, попавших на рецепторы в течение последних тактов. При  $K$ , близком к 1, следует говорить о «длинной» памяти.

В модели циклическая процедура выбора самцом поведения в такте  $i$  выглядит следующим образом (рис. 2).

В  $i$ -й такт времени насекомое попадает в точку  $(x_i, y_i)$  пространства, имея общее число активированных рецепторов, равное  $W_i$  (накопленному сигналу). Находясь в этой точке, особь с помощью анеморецепторов определяет направление ветра  $\varphi_i$ . В этой же точке на сенсорные структуры органов бабочки «налетает»  $N_i$  молекул феромона. С учетом сигнала о вновь уловленных в точке  $(x_i, y_i)$  молекулах феромона общее число активированных рецепторов бабочки изменяется, т. е. вычисляется новый накопленный сигнал согласно формуле (2).

Следующий шаг алгоритма – вычисление особью азимута направления своего последующего движения  $\Delta\varphi_i$  по отношению к направлению ветра  $\varphi_i$ . Введем функцию зависимости угла отклонения траектории полета от направления ветра от количества активированных рецепторов. Если накопленное число активированных рецепторов велико, то особь летит почти строго против ветра и предельный угол отклонения  $\Delta\varphi_i^{\lim} = \varphi_i + \theta_i \rightarrow 0$ . Полагаем,

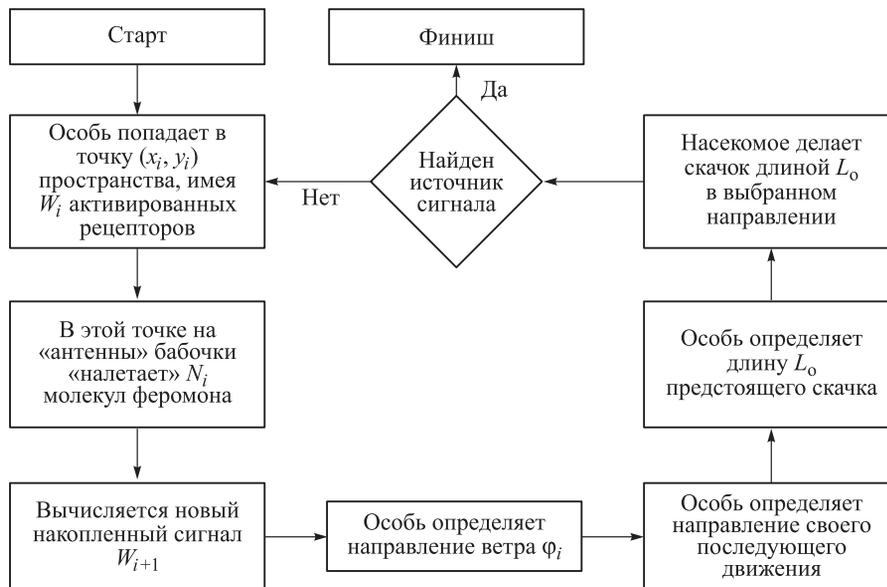


Рис. 2. Схема алгоритма принятия решения в процессе поиска источника сигнала.

что в какой-то момент уменьшение числа активированных рецепторов вызовет все большее изменение предельного угла отклонения (3):

$$\Delta\varphi_i^{\text{lim}} = \pm\pi \frac{A}{A + W_i^2}. \quad (3)$$

Угол отклонения  $\Delta\varphi_i$  траектории полета особи от направления ветра будет случайным образом выбираться из промежутка  $(0, \Delta\varphi_i^{\text{lim}})$ .

Оценивая значение угла отклонения направления движения от направления ветра, особь поворачивается в направлении  $\theta_i$ :

$$\theta_{i+1} = \Delta\varphi_i - \varphi_i. \quad (4)$$

На следующем шаге алгоритма насекомое вычисляет расстояние  $L_0$ , на которое оно переместится в выбранном направлении. Из полевых наблюдений известно, что при приближении к источнику феромона насекомые летят медленнее (Justus, Carde, 2002). Некоторые авторы объясняют это тем, что концентрация феромона вблизи источника гораздо выше (Willis, Baker, 1984; Justus, Carde, 2002). Представляется целесообразным в модели варьировать скорость особи аналогичным образом. Изменить скорость напрямую в дискретной модели с фиксированным шагом нельзя, следовательно, изменение скорости подменяется изменением длины скачка особи за один такт работы программы. Длина скачка особи в модели зависит от интенсивности сигнала

$$L_0 = b \frac{a}{a + W_i^4} + 1, \quad (5)$$

где  $a$  и  $b$  – константы, а элементарный шаг, т. е. минимальное расстояние, на которое особь может переместиться за такт, равен единице.

Координаты новой точки пространства, куда переместится особь, вычисляются по формулам:

$$x_{i+1} = x_i + \Delta x = x_i + \cos\theta_i \cdot L_0, \quad (6)$$

$$y_{i+1} = y_i + \Delta y = y_i + \sin\theta_i \cdot L_0. \quad (7)$$

Нахождение новых координат – это конец элементарного такта программы. В новой точке пространства вся процедура повторяется.

В модели движения феромонов предполагается, что источник с интенсивностью  $M$  испускает молекулы феромона. В каждый такт молекула случайным образом «выбирает» одно из восьми направлений движения и перемещается на фиксированное расстояние в этом направлении. Кроме диффузии на местоположение молекулы влияет ветер, направление которого задается в формате  $m, h$ . Это означает, что в каждом такте работы программы молекула дополнительно будет смещаться на  $m$  шагов по оси  $x$  и на  $h$  шагов по оси  $y$ . Турбулентный поток создается относительно узким ветровым потоком, имеющим направление, отличное от направления основного ветра. Кроме того, молекула феромона имеет конечное время жизни, по прохождении которого распадается.

Для оценки эффективности алгоритма в модели используются два показателя – доля

особей, попавших в ходе компьютерных экспериментов в заданную  $\epsilon$ -окрестность вблизи источника феромонов, и длительность поиска у успешных самцов. Безусловно, абсолютные значения этих модельных показателей можно использовать не для сравнения с наблюдениями, а лишь для сопоставления эффективности различных вариантов алгоритмов феромонного поиска.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Механизмы навигации насекомых при обонятельном поиске исследованы с помощью созданной компьютерной имитационной модели особи, летящей вдоль струи химического стимула. Программа реализована в среде визу-

ального программирования Borland Delphi 7.0. Интерфейс программы представлен на рис. 3, на котором отображены пространство моделирования (точки – молекулы феромона, кружки – последовательные положения насекомых) и наборы подстраиваемых параметров, связанных с потоком феромонов и механизмом поиска насекомых. Расчеты в модели выполняются как пошагово, так и в непрерывном режиме.

В вычислительных экспериментах изменялись показатели интенсивности рассеивания потока и генерации феромонов (см. таблицу).

Используя таблицу, можно ранжировать все варианты экспериментов по сложности поиска. Наиболее простой представляется задача поиска источника, интенсивно гене-

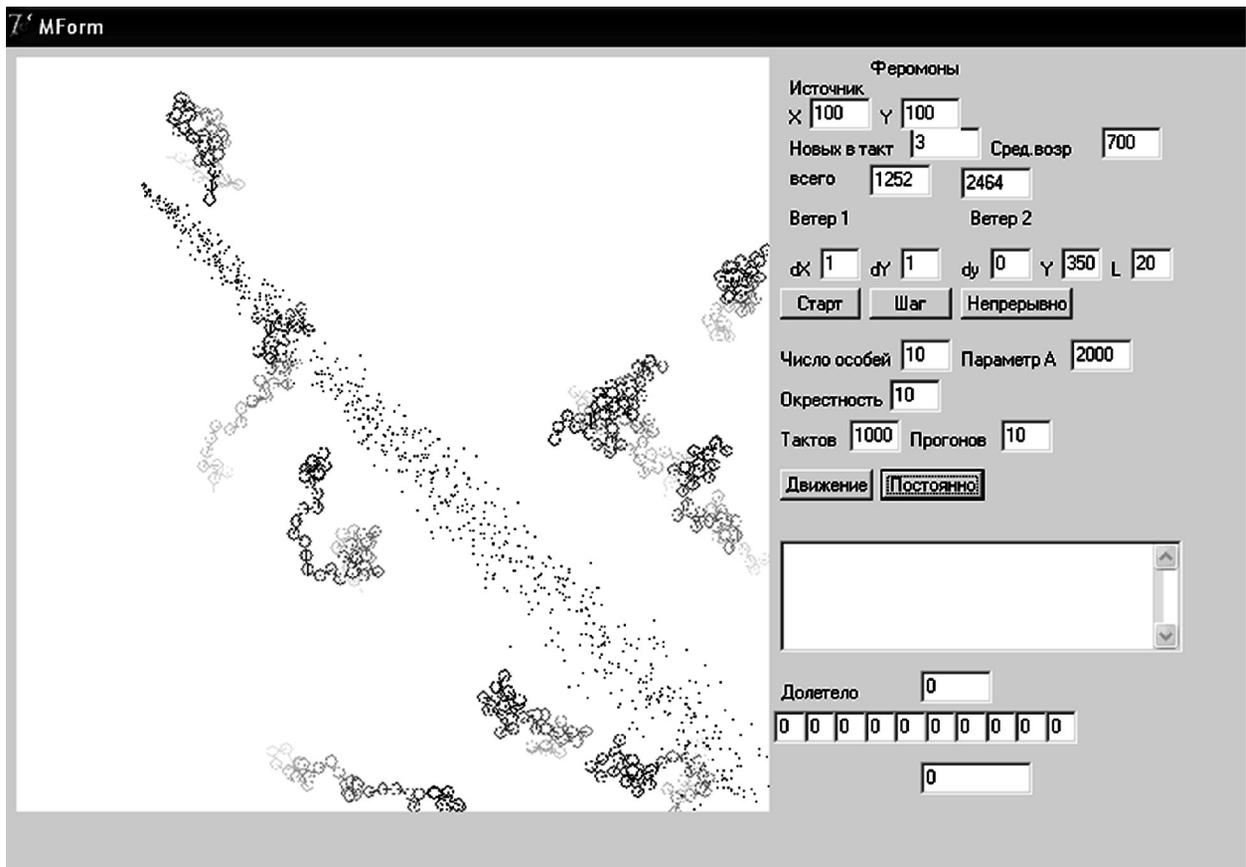
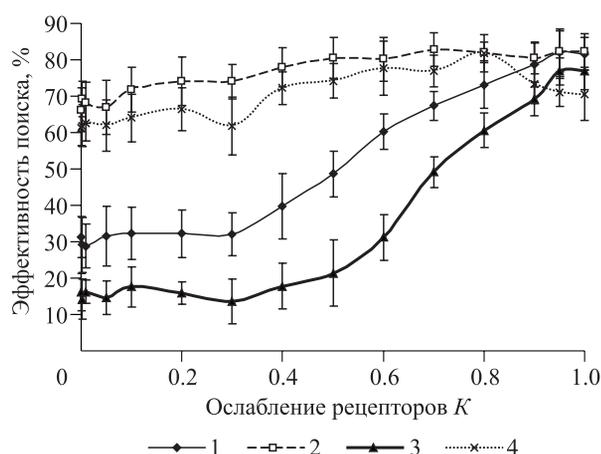


Рис. 3. Интерфейс программы (ламинарный поток феромона).

Характеристики феромонных потоков в вычислительных экспериментах

Интенсивность $R$ рассеяния потока феромонов	Интенсивность $M$ генерации феромонов	
	низкая	высокая
Низкая	Нерассеивающийся слабый поток	Нерассеивающийся сильный поток
Высокая	Рассеивающийся слабый поток	Рассеивающийся сильный поток



**Рис. 4.** Средняя эффективность поиска при использовании алгоритма А. Поток феромонов: 1 – нерассеивающийся слабый, 2 – нерассеивающийся сильный, 3 – рассеивающийся слабый, 4 – рассеивающийся сильный.

рирующего феромон, который затем слабо рассеивается и перемещается ламинарным воздушным потоком. Наиболее сложной будет задача поиска слабого источника феромона, рассеивающегося в процессе его сноса воздухом. Два других варианта эксперимента являются промежуточными между этими предельными вариантами, и ранжировать их по сложности поиска затруднительно.

Эксперименты проводились для двух основных алгоритмов: А) алгоритма поиска с движением против ветра и уменьшением угла возможного блуждания при увеличении числа пойманных феромонов и В) того же алгоритма плюс дополнительного алгоритма изменения курса при потере потока феромонов.

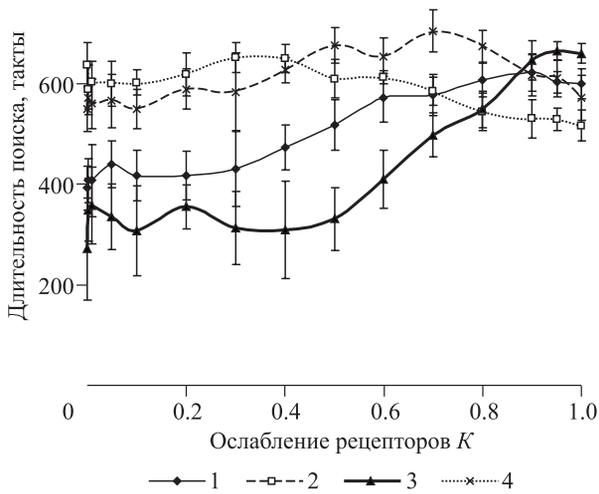
Для каждого набора параметров проведено 10 численных экспериментов, в которых значения показателя ослабления рецепторов  $K$  изменялись от 0 до 1. Отметим, что значение показателя  $K$ , равное 0, соответствует отсутствию у насекомого памяти о воспринятых ранее молекулах феромона. В каждый момент времени изменение курса полета происходит только под воздействием текущей информации о концентрации феромона в воздушном потоке. В каждом отдельном эксперименте при фиксированных параметрах среды предполагалось участие 50 особей. Для каждого эксперимента вычисляли средние значения эффективности поиска как долю особей, за заданное время эксперимента достигших  $\varepsilon$ -окрестности источника феромонов, и продолжительность поиска у успешных особей.

Результаты вычислительных экспериментов по оценке эффективности поиска с использованием алгоритма А приведены на рис. 4.

Как видно из рис. 4, идеальной для поиска является ситуация, когда феромоны от источника переносятся ламинарной воздушной средой. В этом случае при любой интенсивности ослабления рецепторов эффективность поиска оказывается не меньше 70 % (но и не больше 80 %). Несколько меньшая эффективность поиска (от 60 до 75 %) отмечена для ситуации, когда сильный поток феромонов распространяется в турбулентной среде. При слабом по интенсивности потоке молекул феромона, распространяющихся в ламинарной воздушной среде, эффективность оказывается высокой (более 70 % модельных особей достигают источника) в случае, когда коэффициент ослабления рецепторов  $K > 0.8$ . Для рассеивающегося и слабого по интенсивности потока феромонов (как указывалось выше, – самого трудного для поиска варианта) эффективность поиска становится высокой и сопоставимой с эффективностью поиска для потоков других типов только при значении  $K$ , близком к 1. В такой ситуации активация рецептора у самца поддерживается довольно долго и особь, стремящаяся вести поиск источника любого типа в любой среде, должна увеличивать время активации рецептора феромона. Если это нежелательно или невозможно, то для сохранения высокой эффективности особь должна вести поиск только в условиях нерассеивающегося сильного потока феромонов, а в остальных случаях прекратить поиск. Конечно, такая стратегия экологически рискованна – неизвестно, когда такое состояние природной среды реализуется.

Как быстро успешная особь находит источник определенного типа в среде с разными характеристиками рассеяния воздушных потоков? На рис. 5 приведены показатели средней длительности поиска у успешных особей в вычислительных экспериментах с использованием алгоритма А.

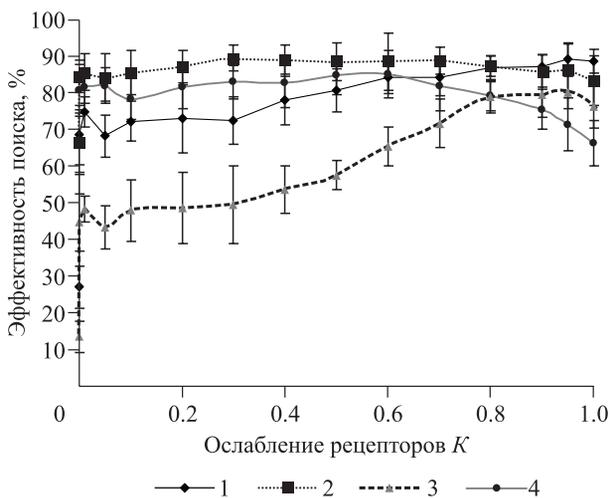
Как видно из рис. 5, для эффективного поиска источника при нерассеивающемся сильном потоке феромонов большая глубина памяти не требуется и уже при коэффициенте ослабления рецепторов  $K = 0.6$  средняя продолжительность поиска составляет около 600 тактов. Парадоксальной является зависимость



**Рис. 5.** Средняя продолжительность поиска при использовании алгоритма А. Поток феромонов: 1 – нерассеивающийся слабый, 2 – нерассеивающийся сильный, 3 – рассеивающийся слабый, 4 – рассеивающийся сильный.

средней продолжительности успешного поиска источника при рассеивающемся слабом потоке феромона (т. е. в самом трудном для поиска случае): при увеличении коэффициента ослабления рецепторов свыше  $K = 0.6$  средняя продолжительность успешного поиска увеличивается. Но, как видно из рис. 4, при этом увеличивается и его эффективность, т. е. все большая доля особей находит источник, хотя и за большее время, как видно из рис. 5.

При использовании более сложного алгоритма В ситуация меняется. Если для самого сложного случая – поиска рассеивающегося



**Рис. 6.** Средняя эффективность поиска при использовании алгоритма В. Поток феромонов: 1 – нерассеивающийся слабый, 2 – нерассеивающийся сильный, 3 – рассеивающийся слабый, 4 – рассеивающийся сильный.

слабого потока феромонов – эффективность поиска достигает 80 % только при коэффициенте ослабления рецепторов  $K > 0.8$ , то для других ситуаций эффективность поиска не зависит от уровня ослабления рецепторов и схожа для различных интенсивностей выделения феромонов самкой-источником и различного состояния воздушной среды (рис. 6).

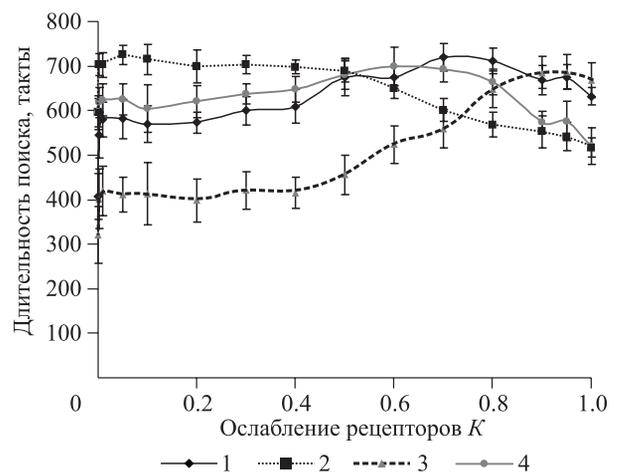
Точно такие же связи характерны и для средней продолжительности успешного поиска (рис. 7).

Таким образом, в рассмотренных имитационных моделях поиска источника феромонов по запаховым струям эффективность локализации источника насекомыми составляет ~70–80 %. Однако неясно, насколько полученную оценку можно сопоставить с другими оценками эффективности феромонного поиска.

В качестве альтернативной оценки эффективности поиска самок самцами рассмотрим простую популяционную модель, характеризующую соотношение плотностей  $x_n$  и  $x_{n+1}$  двух смежных поколений в популяции на стадии имаго:

$$x_{n+1} = q_n \cdot F_n \cdot I_n \cdot p_n \cdot x_n, \quad (8)$$

где  $I$  – половой индекс (доля самок в популяции),  $p$  ( $0 < p \leq 1$ ) – доля оплодотворенных самок (эффективность поиска),  $F$  – средняя плодовитость самки (яиц),  $q$  ( $0 < q \leq 1$ ) – общая выживаемость на стадиях от яйца до имаго.



**Рис. 7.** Средняя продолжительность успешного поиска, количество тактов при использовании алгоритма В. Поток феромонов: 1 – нерассеивающийся слабый, 2 – нерассеивающийся сильный, 3 – рассеивающийся слабый, 4 – рассеивающийся сильный.

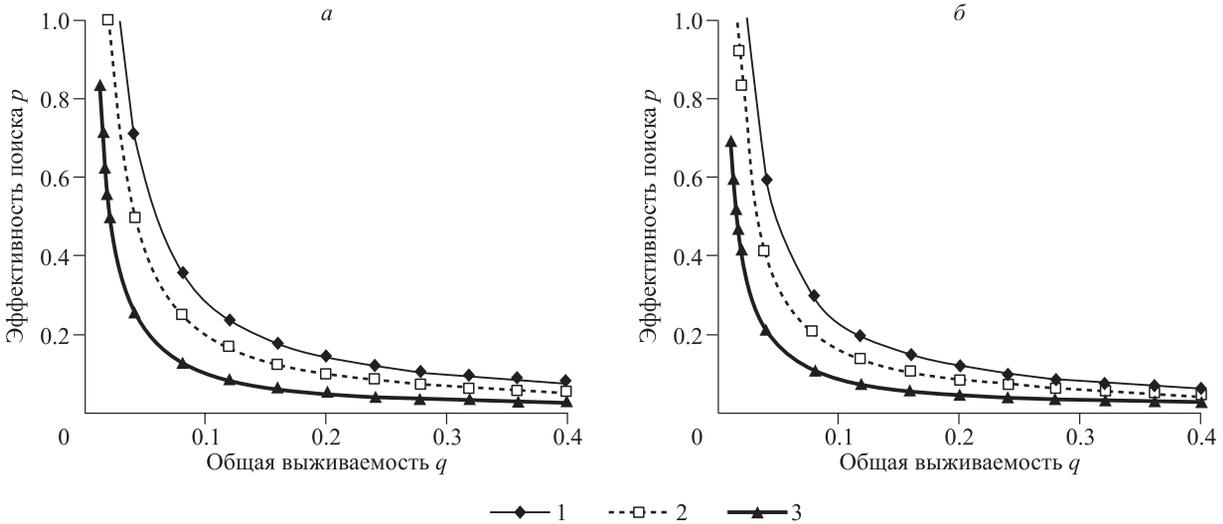


Рис. 8. Связь между общей выживаемостью особей в поколении и эффективностью феромонного поиска при половом индексе: *a* –  $I = 0.5$  и *б* –  $I = 0.6$ . Плодовитость особи  $F$ , яиц: 1 – 70, 2 – 100, 3 – 200.

Примем, что коэффициенты в (8) не зависят от текущей плотности популяции и постоянны во всех поколениях. Отношение  $y_n = \frac{x_{n+1}}{x_n}$  является коэффициентом размножения популяции, который в стабильно разреженном состоянии поддерживается близким к единице (Исаев и др., 2001). Тогда для поддержания такого стационарного состояния популяции между общей выживаемостью  $q$  и эффективностью поиска  $p$  будет выполняться соотношение

$$p = \frac{1}{IFq}, \quad (9)$$

Половые индексы  $I$  для различных видов лесных чешуекрылых на разных фазах градации изменяются от 0.4 до 0.6, плодовитость  $F$  особи у разных видов находится в пределах от десятков до сотен яиц (Бий-Биенко, 1980; Варли и др., 1978). Тогда при разных значениях полового индекса и плодовитости самок можно оценить связи между параметрами  $p$  и  $q$  в (9). На рис. 8 отражены связи между величинами  $q$  и  $p$  при  $I = 0.5$  (*a*) и  $I = 0.6$  (*б*) при разных значениях плодовитости самок.

При приемлемых значениях  $q \approx 0.01-0.05$  для популяции в стабильно разреженном состоянии эффективность поиска, согласно (9), при разных значениях  $I$  и  $F$  составляет  $p \approx 0.6-0.8$ , т. е. близка к величинам, полученным в предложенной модели. Конечно, это не означает, что именно такой алгоритм исполь-

зуется насекомыми в процессе феромонного поиска. Но можно говорить о том, что простой с нейрофизиологической точки зрения алгоритм позволяет эффективно находить неподвижный источник феромонов в условиях переноса сигнальных молекул турбулентным воздушным потоком. И хотя сходство результатов модели и реального поведения имаго чешуекрылых лесных насекомых не гарантирует идентичности физиологических механизмов принятия решений в ходе поиска самцом самки, проведенные модельные расчеты могут служить отправной точкой при планировании натуральных наблюдений за таким поиском и создании систем контроля численности вредных насекомых с помощью феромонных ловушек.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложен простой алгоритм, описывающий поиск самцами лесных насекомых неподвижных самок, и создана компьютерная программа, с помощью которой проведены имитационные эксперименты по поиску самцами источника феромона. Введены показатели эффективности алгоритма – доля особей, попавших в ходе компьютерных экспериментов в заданную  $\varepsilon$ -окрестность вблизи источника феромонов, и длительность поиска у успешных самцов. Показано, что в различных версиях алгоритма эффективность поиска доходит до 70–80 % и зависит от возможностей нейрофизиологических механизмов

различных видов насекомых, в частности от интенсивности ослабления рецепторов особи. Оценки эффективности поиска, полученные в предложенной модели, хорошо согласуются с оценками эффективности, вычисленными на основе представлений о поддержании стабильной плотности популяции лесных насекомых.

*Работа поддержана РФФИ (грант № 13-04-00375).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бей-Биенко Г. Я.* Общая энтомология. М.: Высш. школа, 1980. 416 с.
- Варли Д. К., Градуел Д. Р., Хассел М. Н.* Экология популяции насекомых. М.: Колос, 1978. 221 с.
- Исаев А. С., Хлебопрос Р. Г., Кондаков Ю. П., Недорезов Л. В., Киселев В. В., Суховольский В. Г.* Популяционная динамика лесных насекомых. М.: Наука, 2001. 374 с.
- Райс Э.* Природные средства защиты растений от вредителей. М.: Мир, 1986. 184 с.
- Bierl B. A., Beroza M., Collier C. W.* Potent sex attractant of the gypsy moth: its isolation, identification, and synthesis // *Science*. 1970. N. 170. P. 87–89.
- Justus K. A., Carde R. T.* Flight behavior of males of two moths, *Cadra cautella* and *Pectinophora gossypiella*, in homogeneous cloud of pheromone // *Physiol. Entomol.* 2002. N. 27. P. 67–75.
- Kennedy J. S., Marsh D. M., Ludlow A. R.* Anemotactic zigzagging flight in male moths stimulated by pheromone // *Physiol. Entomol.* 1978. N. 3. P. 221–240.
- 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.
- Qian L., Cowen E. A.* The information content of a scalar plume – a plume tracing perspective // *Environ. Fluid Mechanics*. 2002. N. 2. P. 9–34.
- Rutkowski A. J., Willis M. A., Quinn R. D.* Simulated odor tracking in a plane normal to the wind direction // *ICRA 2006. Proc. 2006 IEEE Int. Conf.* 2006. P. 2047–2052.
- Shorey H. H., McKelvey J. J.* Chemical control of insect behavior: theory and application. Wiley, 1977. 414 p.
- Willis M., Baker T. C.* Effects of intermittent and continuous pheromone stimulation on the flight behavior of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* // *Physiol. Entomol.* 1984. N. 9. P. 341–358.

## **Modeling of Pheromone Communication System of Forest Lepidopterous Insects.**

### **II. Model of Female Searching by Male**

**A. V. Kovalev, P. E. Volkova**

*International Scientific Center for Study of Extreme Men States  
Krasnoyarsk Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch  
Akademgorodok, 50, Krasnoyarsk, 660036 Russian Federation  
E-mail: sunhi@nm.ru, polina72000@mail.ru*

We propose an agent-based simulation model search. This model allows us to evaluate the effectiveness of different males-females pheromone search strategies for Lepidoptera. In the model, we consider the simplest case of the search, when the pheromone has only one chemical component. It is assumed that the insects are able to detect the pheromone molecules and the sensory cells generate action potentials in contact with the pheromone for some time. Thereafter pheromone molecule is inactivated. This behavior can be regarded as a memory of individual. Proportion of individuals who have reached the source is selected as an integral indicator of the search efficiency. To evaluate the effectiveness, numeric experiments were performed in different conditions: random walk, search algorithm without memory, and algorithm with memory and return mechanism. The resulting effectiveness of source localization by insects for flight in turbulent flows is ~ 70 %, which corresponds to experiments with live specimens in literature. In this case, proposed pheromone search algorithm is quite simple, which makes it biologically correct. Conducted modeling calculations can be the starting point for planning of field observations and pest monitoring systems using pheromone traps.

**Keywords:** *forest lepidopterous insects, female searching by mail, pheromones, communication system, management.*

**How to cite:** *Kovalev A. V., Volkova P. E. Modeling of pheromone communication system of forest Lepidopterous insects. II. Model of female searching by male // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Siberian Journal of Forest Science). 2015. N. 3: 93–102 (in Russian with English abstract).*