

ВЛИЯНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА РЕЖИМЫ ДИНАМИКИ ПОПУЛЯЦИИ ТАЕЖНЫХ КЛЕЩЕЙ: МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И ЧИСЛЕННЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

О.А. Вшивкова¹, Г.П. Неверова², Е.Я. Фрисман²¹ Сибирский федеральный университет,
проспект Свободный 79, г. Красноярск, 660041,
e-mail: oavshivkova@mail.ru;² Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН,
ул. Шолом-Алейхема 4, г. Биробиджан, 679016,
e-mail: galina.nev@gmail.com, frisman@mail.ru

Для исследования характера динамики численности популяции клещей и ее возможных изменений предлагается математическая модель, учитывающая особенности жизненного цикла популяции таежных клещей и их взаимодействие с мелкими млекопитающими (прокормителем). Рассматриваются случаи, когда численность прокормителя 1) постоянна и 2) испытывает двухгодичные колебания. Проводится подробное исследование предложенной модели и ее динамических режимов, изучается влияние динамики прокормителя на колебательные режимы динамики популяции клещей.

Ключевые слова: математическое моделирование, модель Бивертон-Холта, возрастная структура, популяционная динамика, смена динамических режимов, иксодовые клещи (род *Ixodes*).

Популяции иксодовых клещей (особенно виды *Ixodes persulcatus* и *Ixodes ricinus*) являются популярным объектом научных исследований. Это связано с тем, что клещи – переносчики многих природно-очаговых заболеваний человека и животных [1, 5, 12]. Количество публикаций, посвященных их изучению, постоянно растет (в базах Web of Science и Scopus индексируется более 6000 работ). В большей части этих работ рассматриваются биологические и экологические особенности (в том числе распространение) видов иксодовых клещей, изучаются изменения ареалов обитания [4, 9]. Широко исследуются медицинские и ветеринарные задачи.

Собранные данные по динамике численности популяции клещей [6, 11–13] используются для решения ряда практических задач, связанных с профилактикой природно-очаговых заболеваний, разработкой методов снижения численности клещей в экосистемах. В указанных направлениях были достигнуты значительные успехи, исключение составляют исследования динамики. На сегодняшний день изучение популяционной динамики таежных клещей в основном осуществляется методами статистического анализа, который чаще всего не позволяет выявить причины, вызвавшие те или иные популяционные явления.

Совершенно иная ситуация складывается при попытке описать динамику при помощи математической модели, разработка и применение которой позволяет выявлять ключевые факторы, влияющие на изменение численности популяции, и строить адекватные прогнозы. Однако, несмотря на возможности математического аппарата и повышенный интерес к популяциям иксодовых клещей, анализу, описанию и прогнозированию динамики численности таежных клещей методами математического моделирования посвящены единичные публикации, в которых, как правило, моделирование динамики популяции клещей является сопутствующей задачей. В частности, в [16–18, 22] методы математического моделирования применяются к анализу и описанию динамики заболеваний, переносимых клещами, а также влиянию климатических факторов на распространение заболеваний.

В данной статье для исследования характера динамики численности популяции клещей и ее возможных изменений предлагается математическая модель, учитывающая особенности жизненного цикла популяции таежных клещей и их взаимодействие с мелкими млекопитающими (прокормителем). Рассматриваются случаи, когда численность прокормителя 1) постоянна и 2) ис-

пытывает двухгодичные колебания. Проводится подробное исследование предложенной модели и ее динамических режимов, изучается влияние динамики прокормителя на колебательные режимы динамики популяции клещей.

Описание и формализация жизненного цикла популяций таежных клещей (*Ixodes persulcatus* Sch.): уравнения динамики

Одним из самых распространенных видов рода *Ixodes* в Российской Федерации является таежный клещ (*Ixodes persulcatus* Sch.), обладающий широким поясным ареалом, проходящим по средней и южной частям России [12]. Данный вид характеризуется высоким репродуктивным потенциалом (самка клеща откладывает около 2000–5000 яиц в надпочвенную подстилку экосистемы) и стадийностью развития, проходя следующую цепочку переходов: яйцо → личинка → нимфа → имаго.

Опишем жизненный цикл популяции клещей и его особенности более подробно. Из яиц вылупляются личинки. Для перехода в стадию нимфы личинки должны напитаться кровью животных, в основном мелких млекопитающих. Образовавшимся нимфам для перехода в следующую стадию развития – имаго – также нужна кровь млекопитающих. При этом следует отметить, что личинки и нимфы не конкурируют за прокормителя; на одной особи мелкого млекопитающего может одновременно прокармливаться до 50 неполовозрелых особей клещей [3]. Взрослой половозрелой самке клеща уже недостаточно крови мелких млекопитающих для пропитания и откладывания яиц, и поскольку имаго способны подниматься по стеблям растений сравнительно высоко – до полуметра, – они «нападают» на более крупных млекопитающих, в том числе и на человека. Напитавшись кровью, самка отпадает и, попав в подстилку, откладывает яйца. Продолжительность жизненного цикла таежных клещей в средних широтах составляет 3–5 лет [3, 12]. Схема жизненного цикла иксодовых клещей представлена на рис. 1.

Как видно, к очередному сезону размножения популяция клещей в экосистеме может быть представлена двумя группами: неполовозрелые особи (яйца, личинки, нимфы) и половозрелые особи (имаго). Тогда жизненный цикл популяции клещей может быть формализован в виде следующей схемы (рис. 2).

Данной схеме (рис. 2) соответствуют следующие уравнения динамики:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = a \cdot x_2(n) + d \cdot x_1(n) \\ x_2(n+1) = \alpha(y) \cdot x_1(n) + v \cdot x_2(n) \end{cases} \quad (1)$$

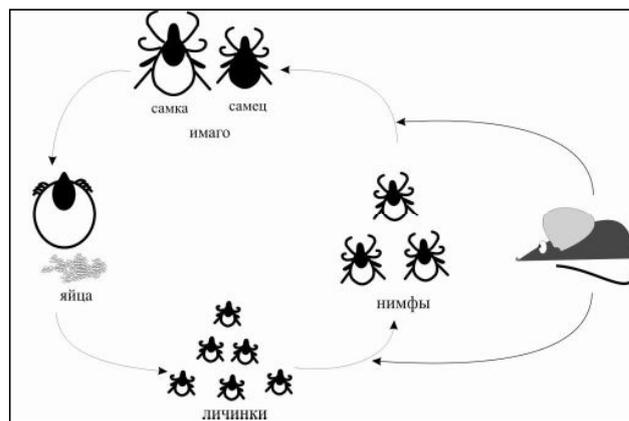


Рис. 1. Роль мелких млекопитающих в жизненном цикле иксодовых клещей

Fig. 1. Small mammals' role in the life cycle of ticks

Коэффициент $\alpha(y)$ может быть представлен в виде зависимости:

$$\alpha(y) = \frac{\alpha_0 \cdot y}{1 + \tilde{n} y} \quad (2)$$

Формула (2) соответствует модели Бивертон-Холта [10] и позволяет описать взаимодействие видов с учетом «насыщения». Следует отметить, что А.Д. Базыкиным было предложено использовать такую зависимость (2) для описания трофической функции хищника [2]. В данном случае выбор функции (2) обусловлен тем, что 1) у популяции клещей практически отсутствуют естественные враги в природе, т.е. возможен неограниченный рост численности, и 2) особи популяции клещей практически не конкурируют за прокормителя. При этом воздействие клещей на мелких млекопитающих никаким образом не сказывается на численности последних.

Анализ функции (2) позволяет заключить, что для системы «клещ-прокормитель» α_0/c максимально возможная доля перелинявших неполовозрелых особей, которые покинули эту категорию, став половозрелыми с учетом выживаемости (при достаточно высоких плотностях популяции прокормителя y), $1/c$ – плотностью популяции прокормителя, при которой доля перелинявших неполовозрелых особей, составляет половину от максимальной, а α_0 – постоянная, имеющая размерность величины, обратной плотности популяции прокормителя. Можно видеть, что при $y < 1/c$ коэффициент $\alpha(y)$ пропорционален y , а при $y > 1/c$ $\alpha(y)$ стремится к α_0/c .

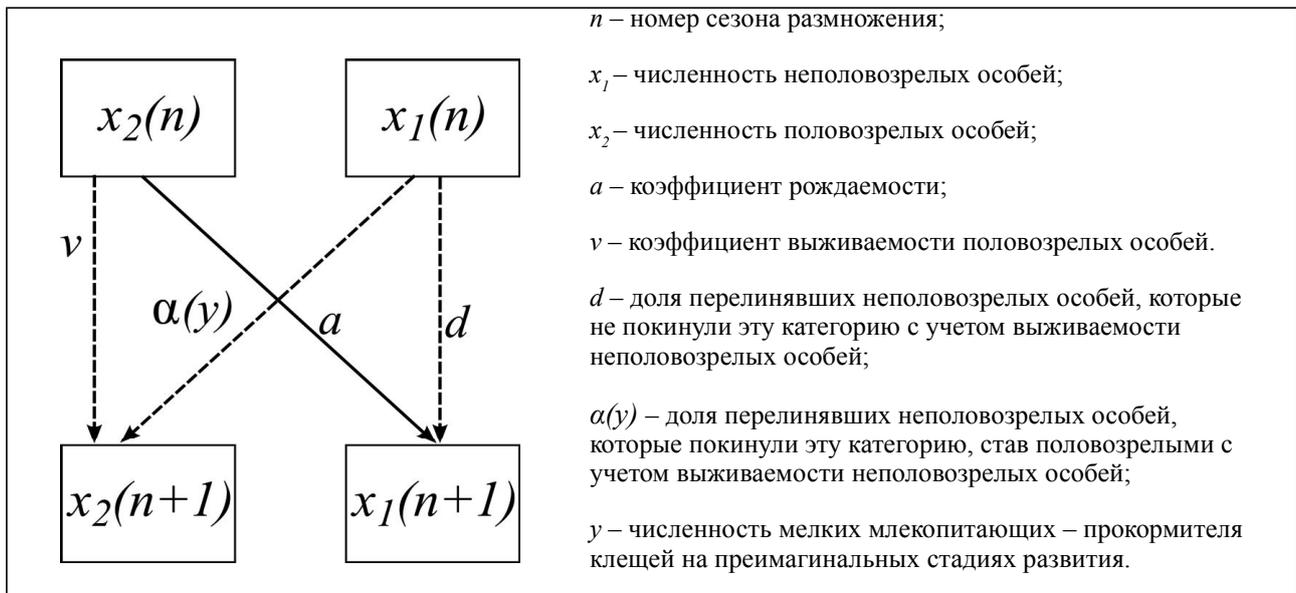


Рис. 2. Схема жизненного цикла иксодовых клещей

Fig. 2. Scheme of the tick's life cycle

Анализ динамики популяции таежных клещей при постоянной численности прокормителя

Предположим, что численность популяции прокормителя одинакова из года в год, т.е. постоянна, тогда система (2) принимает вид:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = a \cdot x_2(n) + d \cdot x_1(n) \\ x_2(n+1) = \frac{\alpha \cdot \bar{y}}{1 + \bar{m}\bar{y}} \cdot x_1(n) + v \cdot x_2(n) \end{cases} \quad (3)$$

Уравнения (3) можно свести к модели с четырьмя параметрами, используя замену $k(\bar{y}) = \alpha \cdot \bar{y} / (1 + \bar{m}\bar{y})$:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = a \cdot x_2(n) + d \cdot x_1(n) \\ x_2(n+1) = k(\bar{y}) \cdot x_1(n) + v \cdot x_2(n) \end{cases}, \quad (4)$$

где, исходя из биологического смысла задачи, справедливы ограничения $a > 0$, $0 < d \leq 1$, $0 < v \leq 1$, $0 < k(\bar{y}) \leq 1$, $d + k(\bar{y}) \leq 1$ [8, 20, 21]. Отображение (4) имеет следующие неподвижные точки: 1) тривиальную ($\bar{x}_1 = 0, \bar{x}_2 = 0$) и 2) непростую нетривиальную ($\bar{x}_1 \in R, \bar{x}_2 = \frac{k(\bar{y}) \cdot \bar{x}_1}{(1-v)} = \frac{(1-d) \cdot \bar{x}_1}{a}$), когда $a = \frac{(1-d) \cdot (1-v)}{k(\bar{y})}$.

Границы области устойчивости решений системы (4) определяются по стандартной методике [7, 15] на основе характеристического многочлена. Нетрудно показать, что область устойчивости ограничивается только линией касательной бифуркации; границы, соответствующие потере устойчивости по сценариям Фейгенбаума и Неймарка-Сакера, не принимают участие в ее формировании. Линия касательной бифуркации имеет вид:

$$\lambda = 1 \quad a = \frac{(1-d) \cdot (1-v)}{k(\bar{y})}. \quad (5)$$

При переходе через нее тривиальное равновесие теряет устойчивость: траектории системы начинают неограниченно расти (популяция демонстрирует экспоненциальный рост). Кривая (5) совпадает с условием существования непростой нетривиальной точки модели (4), следовательно, она определяет множество значений параметров, при которых возможна стабилизация системы (3).

На рис. 3 представлено изменение области устойчивости системы (4) в плоскости параметров a и $k(\bar{y})$ при различных значениях коэффициентов v и d .

Как видим, при увеличении значений параметров v и d (как одновременно, так и по отдельности) происходит сужение области устойчивости тривиального решения. При этом, в силу условия $d + k(\bar{y}) \leq 1$, рост коэффициента d приводит к уменьшению диапазона значений параметра $k(\bar{y})$, при которых модель имеет физический смысл.

Параметрические портреты показывают, что при одном и том же значении коэффициента рождаемости популяция клещей может как вырождаться, так и неограниченно расти. Тип динамического режима зависит от численности прокормителя. С другой стороны, справедливо и обратное, когда при одной и той же численности мелких млекопитающих, но при разных значениях коэффициента рождаемости, популяция клещей либо

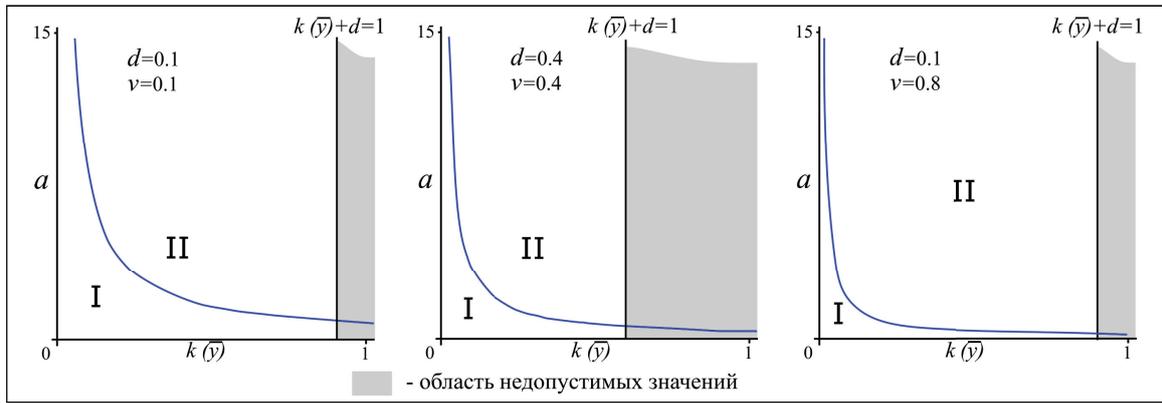


Рис. 3. Область устойчивости системы (4). I – область устойчивости тривиального решения; II – область неограниченного роста популяции; в области серого цвета правее прямой $d + k(\bar{y}) = 1$ модель теряет содержательный смысл

Fig. 3. Stability domain of the system (4); I – Stability area of the trivial solution; II – The area of unlimited population growth; the model loses its substantial sense in the grey area

вымирает, либо растёт. Следует отметить, что переходы от одного режима к другому не противоречат действительности, поскольку в реальных экосистемах популяции клещей демонстрируют нерегулярную динамику, для которой характерны резкие переходы от низкой численности к высокой и наоборот.

Анализ динамики популяции таежных клещей в случае, когда численность популяции прокормителя испытывает двухгодичные колебания

В природе у многих видов полевок наблюдаются двух-трехлетние периодические изменения численности [14, 19]. Рассмотрим случай, когда численность популяции мышевидных грызунов колеблется с периодом в два года, т.е. демонстрирует устойчивый 2-цикл. Такие изменения могут быть записаны в виде: $y(n) = z + (-1)^n p$, $z \geq p$, где $y(n)$ – численность прокормителя в году n , z – среднееголетняя численность прокормителя, p – полуамплитуда колебаний. Тогда модель (3) принимает форму:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = a \cdot x_2(n) + d \cdot x_1(n) \\ x_2(n+1) = \frac{\alpha \cdot (z + (-1)^n p)}{1 + \tilde{n}(z + (-1)^n p)} \cdot x_1(n) + v \cdot x_2(n) \end{cases} \quad (6)$$

Используя метод расширения фазового пространства, уравнения (6) можно представить в виде трехкомпонентной системы:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = a \cdot x_2(n) + d \cdot x_1(n) \\ x_2(n+1) = \frac{\alpha \cdot (z + p(n))}{1 + \tilde{n}(z + p(n))} \cdot x_1(n) + v \cdot x_2(n) \\ p(n+1) = -p(n) \end{cases} \quad (7)$$

Переход к новой системе координат $\alpha \cdot x_1 / c \rightarrow x_1$, $c \cdot (z + p(n)) \rightarrow (z + p(n))$ (т.е. переход к относительным значениям численностей путем соответствующего масштабирования) сводит систему (7) к четырехпараметрической, имеющей вид:

$$\begin{cases} x_1(n+1) = a \cdot x_2(n) + d \cdot x_1(n) \\ x_2(n+1) = \frac{z + p(n)}{1 + (z + p(n))} \cdot x_1(n) + v \cdot x_2(n) \\ p(n+1) = -p(n) \end{cases} \quad (8)$$

где $a > 0$, $0 < d \leq 1$, $0 < v \leq 1$, $0 < \frac{z + p(n)}{1 + z + p(n)} \leq 1$, $d + \frac{z + p(n)}{1 + z + p(n)} \leq 1$. В силу последнего условия очевидно, что рост среднееголетней численности z приводит к существенному уменьшению области значений параметров, при которых модель несет содержательный смысл.

Модель (8) имеет либо тривиальное стационарное решение, либо полутривиальное решение ($\bar{p} = 0$), совпадающее с непростой нетривиальной неподвижной точкой системы (4). Численность прокормителя колеблется с периодом в 2 года и, следовательно, в системе (8) также должны возникать двухгодичные колебания. Для того чтобы исследовать условия его возникновения, рассмотрим систему (8) как трехмерное отображение:

$$\begin{pmatrix} x_1(n+1) \\ x_2(n+1) \\ p(n+1) \end{pmatrix} = F \left(\begin{pmatrix} x_1(n) \\ x_2(n) \\ p(n) \end{pmatrix} \right) = \begin{pmatrix} a \cdot x_2(n) + d \cdot x_1(n) \\ \frac{z + p(n)}{1 + (z + p(n))} \cdot x_1(n) + v \cdot x_2(n) \\ -p(n) \end{pmatrix},$$

примененное дважды:

$$\begin{pmatrix} x_1(n+2) \\ x_2(n+2) \\ p(n+2) \end{pmatrix} = G \begin{pmatrix} x_1(n) \\ x_2(n) \\ p(n) \end{pmatrix} = F \left(F \begin{pmatrix} x_1(n) \\ x_2(n) \\ p(n) \end{pmatrix} \right). \quad (9)$$

Система (9) так же, как и модель (4), имеет два решения: тривиальное и непростое нетривиальное с координатами:

$$\bar{x}_1 = \bar{x}_2 = \frac{a(d+v)(1+z+p)}{(z+p)(a+d^2-1)+d^2-1}, \bar{x}_2 = R^+, \bar{p} \in R^+, z \geq \bar{p}$$

при условии, что:

$$\frac{(v^2-1)(p^2-(1+z)^2)(d^2-1)}{(z+p)(a+d^2-1)+d^2-1} - \frac{2a(p^2-z^2-z)(d+v+1)+a^2(p^2-z^2)}{(z+p)(a+d^2-1)+d^2-1} = 0. \quad (10)$$

Следовательно, равенство (10) задает множество значений параметров, при которых существует устойчивый 2-цикл. Решая уравнение (10) относительно a , можно получить зависимость коэффициента рождаемости от других параметров модели:

$$a = \frac{(1+d v)(z^2+z-p^2)}{(z^2-p^2)} - \frac{\sqrt{p^4 w^2 + p^2(-2 w^2(z^2+z) + (1-d^2)(1-v^2) + z^2(1+z)^2 w^2)}}{(z^2-p^2)}, \quad (11)$$

где $w=v+d$. Условие (11) позволяет определять такие значения a , при которых реализуется устойчивый цикл длины 2. На рис. 4 представлено поведение кривой (11) в зависимости от размаха колебаний при различных значениях среднескользящей численности прокормителя.

Как видно, значения коэффициента рождаемости, при которых появляются устойчивые двухгодичные колебания, сложно зависят от полуамплитуды колебаний и среднескользящей численности прокормителя. При этом возникает ситуация, когда коэффициент a постоянен для любой полуамплитуды при некотором значении среднескользящей численности прокормителя (рис. 4), обозначим его z^* . Соответственно в зависимости от z возможны следующие особенности поведения кривой (11): при $z < z^*$ функция (11) убывает, при $z = z^*$ – прямая, параллельная оси абсцисс, при $z > z^*$ возрастает.

Нетрудно показать, что

$$z^* = \frac{1-d-v+d v}{2(v+d)}, \quad (12)$$

для этого достаточно решить следующие уравнения, полученные на основе выражения (10):

$$\begin{cases} F(p=b) = 0 \\ F(p=c) = 0 \end{cases}$$

$$\text{где } F(p) = \frac{(v^2-1)(p^2-(1+z)^2)(d^2-1)}{(z+p)(a+d^2-1)+d^2-1} -$$

$$\frac{2a(p^2-z^2-z)(d+v+1)+a^2(p^2-z^2)}{(z+p)(a+d^2-1)+d^2-1}, b \text{ и } c -$$

любые положительные числа. Данная система отражает тот факт, что значение коэффициента рождаемости одинаково при любой полуамплитуде.

Далее сосредоточимся на динамических режимах модели (9). Условие (11) для системы (9) является линией касательной бифуркации, при переходе через которую тривиальное равновесие теряет устойчивость и начинается неограниченный рост численности. На рис. 5 представлено изменение области устойчивости системы (9) в плоскости параметров a и p для различных z при фиксированных значениях коэффициентов v и d (рис. 5). Кривая III (условие (11)) разделяет между собой два режима динамики, в соответствии с которыми популяция клещей либо вырождается (I), либо неограниченно растет (II).

Как видно, тип достигаемого асимптотического режима популяции клещей определяется как значением среднескользящей численности прокормителя, так и размахом колебаний. При этом

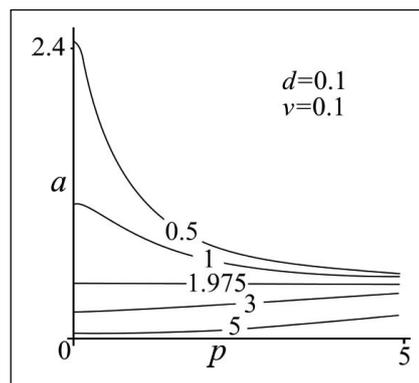


Рис. 4. Кривая (11) при фиксированных значениях параметра z (цифра на кривой соответствует значению параметра z)

Fig. 4. Curve (11) for fixed values of parameter z (figures on the curve correspond to values of parameter z)

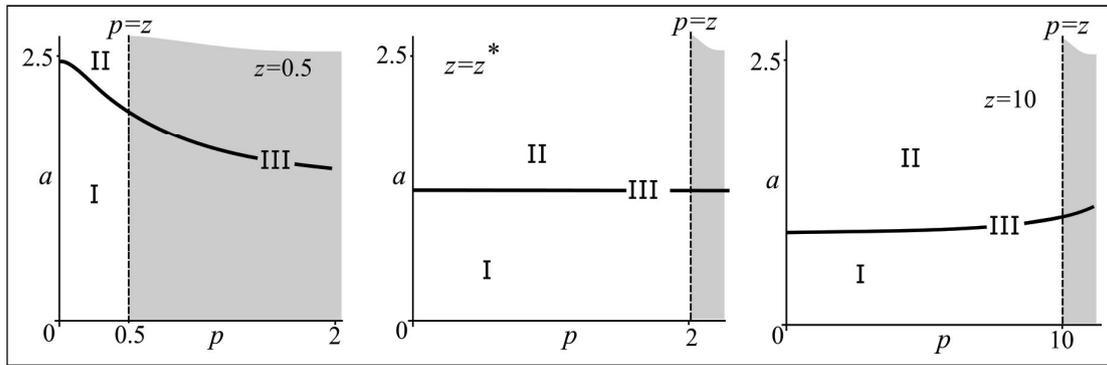


Рис. 5. Область устойчивости системы (9) при $d=0,1$ и $v=0,1$.

I – область устойчивости тривиального решения, **II** – область неограниченного роста популяции, **III** (кривая (11)) – множество значений параметров, при которых существует устойчивый цикл длины 2. В области серого цвета правее прямой $p=z$ постановка задачи теряет смысл

Fig. 5. Stability domain of the system (9) at $d=0,1$, $v=0,1$. **I** – stability area of the trivial solution; **II** – the area of unlimited population growth; **III** – (the curve (11)) – a set of the parameters values at which there exists a stable 2-year cycle; the model loses its substantial sense in the grey area

рост среднегодовой численности z приводит к существенному расширению области значений параметра p , при которых модель имеет содержательный смысл. Если $z < z^*$, то с ростом полуамплитуды колебаний численности прокормителя переход к неограниченному росту численности популяции клещей наблюдается при более низких значениях коэффициента рождаемости. При $z = z^*$ тип достигаемого асимптотического режима популяции клещей не зависит от размаха колебаний численности мелких млекопитающих. Для $z > z^*$ с ростом полуамплитуды колебаний численности прокормителя переход к неограниченному росту численности популяции клещей происходит, наоборот, при более высоких значениях коэффициента рождаемости (рис. 5).

Следует отметить, что при малых значениях среднегодовой численности прокормителя смена типа динамического режима существенно зависит от величины полуамплитуды колебаний. Даже при небольших флуктуациях размаха колебаний может произойти смена динамического режима (рис. 5, 6).

Динамика популяции клещей достигает асимптотического режима, совершая двухгодичные флуктуации, как в области устойчивости тривиального решения, так и в области неограниченного роста популяции (рис. 7). Возникновение этого эффекта обусловлено тем, что численность прокормителя изменяется с периодом в 2 года. При этом можно видеть, что размах колебаний численности клещей увеличивается с ростом зна-

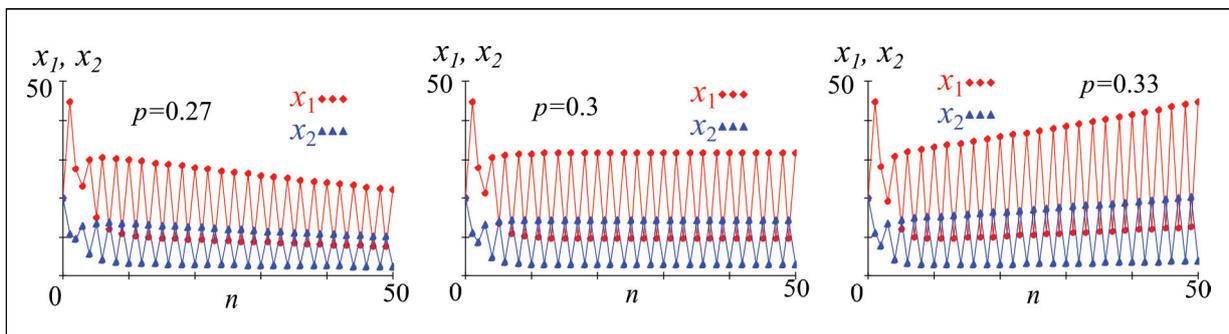


Рис. 6. Смена динамических режимов в популяции клещей при фиксированных значениях a и z ($a=2,135$, $z=0,5$), вызванная ростом полуамплитуды колебаний численности прокормителя

Fig. 6. Changing of dynamic modes in the tick population, caused by half-amplitude increase in fluctuations of small mammals population, at fixed values of parameters a and z ($a=2,135$, $z=0,5$)

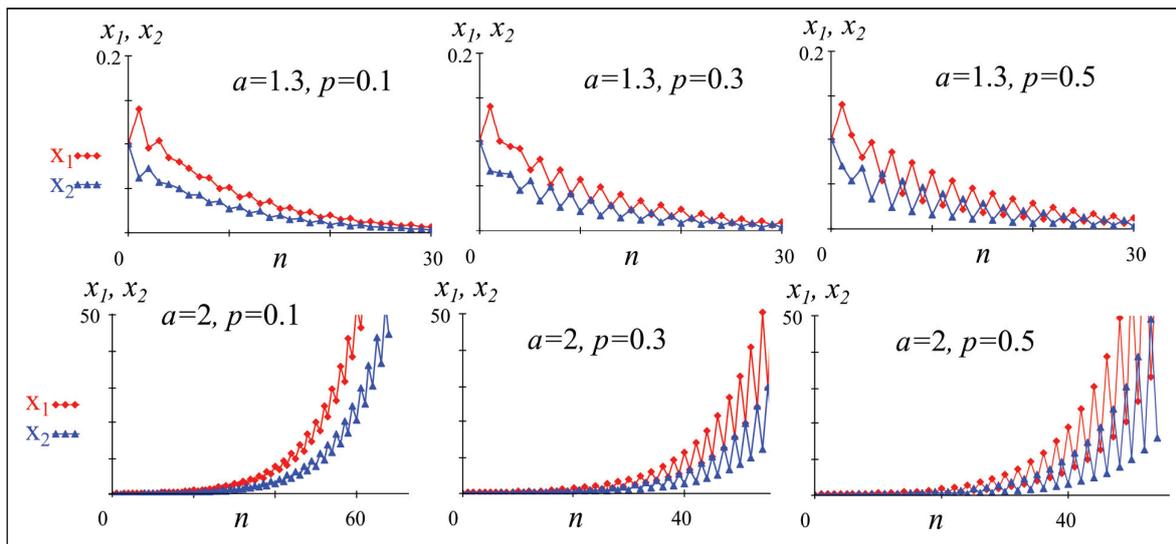


Рис. 7. Динамика численности популяции клещей при различных значениях параметров a и p при $z=1, d=0,1, v=0,1$

Fig. 7. Dynamics of the tick population at different values of parameters a and p when $z=1, d=0,1, v=0,1$

чений полуамплитуды колебаний численности мелких млекопитающих (рис. 7).

Таким образом, в системе «клещ-прокормитель» изменения размаха колебаний численности популяции прокормителя могут привести к смене типа динамического режима популяции клещей. При этом динамика популяции клещей достигает асимптотического режима, совершая двухгодичные флуктуации, как бы сопровождая колебания численности мелких млекопитающих.

Заключение

В данной работе для исследования характера динамики численности популяции клещей и ее возможных изменений предложена математическая модель, учитывающая особенности жизненного цикла популяции таежных клещей и его взаимодействие с мелкими млекопитающими (прокормителем). Разработанная система представляет собой модификацию уравнений «ресурс-потребитель», где популяция клещей – потребитель, а мелкие млекопитающие – ресурс. Проведено подробное исследование предложенной модели. Показано, что численность прокормителя постоянна, тип достигаемого асимптотического режима популяции клещей (популяция клещей либо вырождается, либо неограниченно растет) зависит как от значений его коэффициента рождаемости, так и от численности мелких млекопитающих. В случае, когда численность прокормителя колеблется с двухлетним периодом, популяция клещей либо

вырождается, либо неограниченно растет, также совершая двухгодичные флуктуации. Выявлено, что изменение амплитуды колебаний численности мелких млекопитающих при равных прочих условиях способно привести к смене динамического режима, наблюдаемого в популяции клещей.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 15-31-50285 мол_нр.

ЛИТЕРАТУРА:

1. Алексеев А.Н. Система клещ-возбудитель и ее эмерджентные свойства. СПб.: Наука, 1993. 203 с.
2. Базыкин А.Д. Нелинейная динамика взаимодействующих популяций. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2003. 368 с.
3. Балашов Ю.С. Место иксодовых клещей (*Ixodidae*) в лесных экосистемах // Паразитология. 1996. Т. 30, № 3. С. 196–204.
4. Казакова Е.В., Ясюкевич В.В., Попов И.О., Семенов С.М. Распространение клещей *Ixodes ricinus* L., 1758 и *Ixodes persulcatus* Shulze, 1930 (*Parasitiformes, Ixodidae*) на территории России и соседних стран и наблюдаемые изменения климата // Доклады Академии наук. 2009. Т. 427, № 5. С. 688–692.
5. Коренберг Э.И., Иванова Л.М., Юркова Е.В. Пределы изменений интенсивности эпидемического проявления природных очагов клещевого энцефалита // Медицинская парази-

- тология и паразитарные болезни. 1986. № 2. С. 35–39.
6. Коротков Ю.С., Окулова Н.М. Хронологическая структура численности таежного клеща в Приморском крае // *Паразитология*. 1999. Т. 33, № 3. С. 257–266.
 7. Кузнецов А.П., Савин А.В., Седова Ю.В., Тюрюкина Л.В. Бифуркации отображений. Саратов: ООО Издательский центр «Наука», 2012. 196 с.
 8. Логофет Д.О., Клочкова И.Н. Математика модели Лефковича: репродуктивный потенциал и асимптотические циклы // *Математическое моделирование*. 2002. Т. 14, № 10. С. 116–126.
 9. Попов И.О., Ясюкевич В.В. Таежный клещ *Ixodes persulcatus*: распространение в условиях меняющегося климата XXI в. // *Метеорология и гидрология*. 2014. № 8. С. 77–84.
 10. Ризниченко Г.Ю., Рубин А.Б. Биофизическая динамика продукционных процессов. М.; Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2004. 464 с.
 11. Романенко В.Н. Эколого-этологические аспекты изучения иксодовых клещей (parasitiformes, ixodidae) различных ландшафтов: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук: 03.00.08. Томск, 2007. 44 с.
 12. Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae): Морфология, систематика, экология, медицинское значение. Л.: Наука, 1985. 416 с.
 13. Хазова Т.Г. Мониторинг очагов актуальных инфекций, передаваемых кровососущими членистоногими, в Центральной Сибири: автореф. дис. ... д-ра. биол. наук: 03.00.19. Тюмень, 2006. 42 с.
 14. Чернявский Ф.Б., Лазуткин А.Н. Циклы леммингов и полевок на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
 15. Шапиро А.П., Луппов С.П. Рекуррентные уравнения в теории популяционной биологии. М.: Наука, 1983. 132 с.
 16. Estrada-Pena A., Farkas R., Jaenson T.G.T., Koenen F., Madder M., Pascucci I., Salman M., de Sousa R., Walker A.R. Ticks and Tick-borne Diseases. Geographical Distribution and Control Strategies in the Euro-Asia Region. CAB International. 2013. 292 p.
 17. GaffHolly D., Gross Louis J. Modeling Tick-Borne Disease: A Metapopulation Model // *Bulletin of Mathematical Biology*. 2007. № 69. P. 265–288.
 18. Gray J.S., Dautel H., Estrada-Pena A., Kahl O., Lindgren E. Effects of Climate Change on Ticks and Tick-Borne Diseases in Europe // *Interdisciplinary Perspectives on Infectious Diseases*. 2009. Article ID 593232. 12 p.
 19. Krebs C.J. Population Fluctuations in Rodents. Chicago: The University of Chicago Press, 2013. 306 p.
 20. Lefkovitch L.P. The study of population growth in organisms grouped by stages // *Biometrics*. 1965. Vol. 21. P. 1–18.
 21. Logofet Dmitrii O. Convexity in projection matrices: Projection to a calibration problem // *Ecological Modelling*. 2008. Vol. 216. P. 217–228.
 22. Wang H. H., Grant W.E., Teel P.D. Simulation of climate–host–parasite–landscape interactions: A spatially explicit model for ticks (Acari: Ixodidae) // *Ecological Modelling*. 2012. № 243. P. 42–62.

The authors propose a mathematical model of the taiga tick population dynamics taking into account its life cycle and interaction with small mammals. This model studies dynamics regimes of the taiga tick population. They consider the cases, when small mammals' number is 1) constant 2) undergoes the two-year fluctuations. The authors investigate dynamic modes of the proposed model and study the influence of small mammal's dynamics on fluctuations of the taiga tick population.

Keywords: *mathematical modeling, the Beverton-Holt model, age structure, population dynamics, change of dynamic regimes, ticks (Ixodes genus).*