

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ПОЛЕТА СТАДНОЙ САРАНЧИ

Г.В. Жижин

Институт химии силикатов РАН, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: genzhizhin@gmail.com

Статья поступила в редакцию 05.11.2013; принята к печати 15.05.2014

Построена математическая модель полета стадной саранчи, качественно исследована соответствующая система дифференциальных уравнений и найдено решение, отвечающее режиму полета стадной саранчи. Получено приближенное аналитическое решение, проведены численные исследования. Показано, что найденное решение представляет собой единичную популяционную волну, в которой профиль концентрации особей саранчи имеет вид солитона, а профиль концентрации кормовой базы – затухающей нелинейной волны. Получены простые приближенные аналитические выражения для расчета скорости распространения единичной популяционной волны саранчи и ее характерной протяженности.

Ключевые слова: популяция, саранча, волна, скорость, солитон.

A MATHEMATICAL MODEL OF LOCUST SWARM FLIGHT

G.V. Zhizhin

I. V. Grebenshchikov Institute of Silicate Chemistry of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

E-mail: genzhizhin@gmail.com

A mathematical model of locust swarm flight is developed. Its differential equations are studied qualitatively to find a solution relevant to swarm flight mode. An analytical approximation is found and numerically evaluated. The solution corresponds to a solitary wave where locust density profile is consistent with that it represents a soliton, whereas nutritive base profile is found to be consistent with a damped nonlinear wave. Simple approximate solutions for calculating solitary wave velocity and characteristic length are obtained.

Keywords: population, locusts, solitary wave, soliton, wave velocity

Введение

Саранча наносит громадный вред растительности во многих районах земли. В России ближайшее по времени большое нашествие саранчи было в 2010 г. на Северном Кавказе.

Описанию массовых размножений саранчи и миграции ее стай посвящено много работ (см., например [2, 13, 16–18]). Известный энтомолог Б.П. Уваров в 20-х гг. прошлого столетия показал (см. [1]), что для саранчевых характерно явление так называемой фазовой изменчивости: в зависимости от плотности группы и концентрации продуктов питания образуются либо одиночные формы, либо стадные формы личинок. Одиночная форма личинок образуется, когда имеется достаточно корма. Для этой формы характерны неброская окраска и спокойное поведение. При недостатке корма и большой скученности образуется стадная форма саранчи. Для этой формы характерны яркая раскраска, большая подвижность и агрессивность.

Процессы, обуславливающие динамику численности любых насекомых, связаны с взаимодействиями двух царств живых организмов: растений и животных. Внешние воздействия – абиотические, биотические и антропогенные – многогранны, а ответные реакции биогеоценозов трудно предвидеть, что требует привлечения математических подходов для их описания и анализа. Имеющиеся работы по математическому описанию поведения насекомых [8–11, 19–21] включают вопросы математического описа-

ния распространения популяций саранчи по территории. Например, в [21] рассматривается модель перехода саранчи в активную фазу, в [19] принимается, что миграция саранчи полностью определяется потоками воздуха, в [20] строится ползущая модель миграции саранчи.

В данной работе строится математическая модель полета стадной саранчи на большие расстояния при удалении саранчи от поверхности земли на расстояния, значительно превышающие размеры особей насекомых, так как это, пожалуй, самый опасный для окружающей среды вариант распространения саранчи по пространству. Такому режиму не соответствует ползущая модель распространения саранчи, предложенная в [20]. Модель [19], рассматривающая саранчу на стадии полета как инертные частицы пыли в потоке воздуха, противоречит установленным представлениям об агрессивности и высокой подвижности стадной саранчи.

Следуя концепции С.С. Четверикова [16], будем рассматривать процесс распространения саранчи как распространение живого вещества в пространстве в виде «волн жизни». Тогда для описания полета стаи саранчи могут быть применимы параболические системы дифференциальных уравнений, так как только они описывают распространение нелинейных волн по пространству в различных возбудимых средах [3, 5–8, 12, 15].

Следует отметить, что при решении систем параболических уравнений, описывающих распростране-

ние нелинейных волн, необходимо не только доказать существование волновых решений, но и определить скорость волны как собственное число задачи. В ряде же работ (например, [11, 15]) априори принимается минимальное значение скорости волны, полученное в [12] для достаточно простой системы уравнений. Более того, в [11] авторы вообще не доказали существование искомого волнового решения для рассматриваемой системы уравнений (анализ показал, что этого решения нет). Некорректным также следует признать попытки некоторых авторов (см., например, [3]) классифицировать решения волнового уравнения в зависимости от значения скорости распространения волны популяции, не решая задачи об определении значения скорости волны. Для каждой волновой модели скорость распространения волны (так же как и скорость распространения пламени в теории горения [7] и, в общем случае, при исследовании уравнений математической физики [14]) следует определять, исходя из данной конкретной системы уравнений, как собственное число задачи, и это собственное число должно соответствовать профилю волны популяции как собственной функции задачи. Именно так решаются задачи о распространении волн биологических популяций в работах [4, 5, 8].

Цель настоящего исследования состоит в том, чтобы, учитывая особенности жизни саранчевых, построить систему дифференциальных уравнений, имеющую волновое решение, которое описывает полет стадной саранчи в виде уединенной волны (солитона), и найти приближенные аналитические выражения для скорости распространения солитона и его геометрических размеров как функций определяющих параметров. Следует подчеркнуть, что данная работа носит качественный (принципиальный) характер, поэтому все исследования и численное моделирование проводятся в безразмерном виде.

Система основных уравнений

Систему нестационарных уравнений, описывающих в одномерной постановке изменение концентрации биологической популяции $N(x, t)$ и кормовой базы $R(x, t)$, усредняющей дискретный процесс полета стадной саранчи в пространстве и во времени, можно записать в виде [5, 15]:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \mu \frac{\partial N}{\partial x} + F(N), \quad (1)$$

$$\frac{\partial R}{\partial t} = -\tau_f^{-1} N, \quad (2)$$

где t – время, x – пространственная координата, τ_f – характерное время питания, μ – коэффициент подвижности саранчи, $F(N)$ – функция, описывающая локальное изменение концентрации популяции. Например, в логистической популяции (см. [15]) $F(N) = (B - D)N$, где B и D – функции рождаемости и смертности. Именно наличие в параболическом уравнении слагаемых, описывающих увеличение и уменьшение концентрации популяции, может обеспечить существование стационарного волнового решения (см. [5, 12]). Локальное уменьшение концентрации особей саранчи в полете происходит за счет гибели саранчи по различным причинам (болезни, поглощение их птицами и даже другими особями стаи). Саранча в процессе полета не размножается, но у саранчи есть другой способ компенсировать есте-

ственную убыль стаи – это привлечение саранчи в стаю из окружающей среды посредством особых химических продуктов, выделяемых насекомыми.

В связи с этим уравнение (1) может быть переписано в виде:

$$\frac{\partial N}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial x} \mu \frac{\partial N}{\partial x} + (\tau_c^{-1} - \tau_e^{-1})N, \quad (3)$$

где: τ_e – характерное время жизни особей популяции, τ_c – характерное время пополнения популяции за счет стремления особей саранчи к объединению в стаю. Будем считать τ_p, τ_c, τ_e постоянными величинами. Коэффициент подвижности особей саранчи μ возрастает при уменьшении концентрации кормовой базы (см., например, [13]). Такое поведение саранчи можно в первом приближении описать обратно пропорциональной зависимостью, считая равной 1 степень у концентрации кормовой базы, $\mu \sim A/R$. Коэффициент пропорциональности A в этой зависимости должен иметь размерность произведения $[\mu] [R]$. Поэтому A можно представить как произведение двух констант, одна из которых имеет размерность концентрации кормовой базы, а другая имеет размерность подвижности особей саранчи, то есть:

$$\mu = \frac{\mu_0 K_R}{R}. \quad (4)$$

Назовем K_R единичной концентрацией кормовой базы, μ_0 – коэффициентом подвижности особей при единичной концентрации кормовой базы.

Постоянные в формулах (2)–(4), очевидно, зависят от вида саранчи, а также от температуры как от параметра.

Будем рассматривать стационарный режим распространения популяции саранчи волной. Если ввести волновую координату $z = ut - x$, где u – неизвестная (определяемая в процессе решения задачи) скорость распространения волны, а также безразмерные переменные и параметры:

$$r = \frac{R}{K_R}, n = \frac{N}{K_R}, \zeta = z(\tau_0 \mu_0)^{1/2},$$

$$w = u \tau_0^{1/2} \mu_0^{-1/2}, \epsilon = \frac{\tau_0}{\tau_f}, \tau_0 = \frac{\tau_c \tau_e}{\tau_e - \tau_c},$$

то уравнения (3) и (2) с учетом (4) принимают следующий вид:

$$w \frac{dn}{d\zeta} = \frac{d}{d\zeta} \left(\frac{1}{r} \frac{dn}{d\zeta} \right) + n, \quad (5)$$

$$w \frac{dr}{d\zeta} = -\epsilon n. \quad (6)$$

Уравнение (5) с учетом (6) и граничного условия $n = 0, \frac{dn}{d\zeta} = 0$ при $r = r_-$ (начальная концентрация кормовой базы) имеет первый интеграл

$$\frac{dn}{d\zeta} = r w \left(n - \frac{r_- - r}{\epsilon} \right). \quad (7)$$

Качественное исследование системы уравнений

Система {(7), (6)} автономна и имеет в фазовой плоскости (n, r) нулевые изоклины $r = 0, n = \frac{r_- - r}{\epsilon}$,

на которых $\frac{dn}{d\zeta} = 0$, и $n = 0$, на которой $\frac{dr}{d\zeta} = 0$,

а также две особые точки $\alpha(0, 0)$ и $\beta(0, r_-)$. Из дискриминанта системы $\{(7), (6)\}$ в окрестности точки β находим собственные числа этой особой точки:

$$\lambda_{1,2} = 0,5 r_- w \pm \sqrt{(0,5r_-w)^2 - r_-}. \quad (8)$$

Из (7) следует, что при $(0,5r_-w)^2 - r_- > 0$ точка β имеет тип неустойчивого узла, а при $(0,5r_-w)^2 - r_- < 0$ – неустойчивого фокуса. Так как мы ищем решение, описывающее изменение концентрации особей саранчи вдоль волновой координаты от нулевого значения до нулевого значения, предполагаем, что подкоренное выражение в (8) положительно. Тогда точка β будет иметь тип неустойчивого узла, и из нее по собственным направлениям $\left(\frac{dn}{dr}\right)_{1,2} = -\lambda_{1,2} \frac{w}{\epsilon}$ исходят траектории, одна из которых соответствует искомому волновому решению.

Из дискриминанта системы $\{(7), (6)\}$ в окрестности точки α следует, что точка α имеет тип седла с собственными числами $\lambda_{3,4} = \pm r_-^{1/2}$ причем собственное направление $\lambda_4 = -r_-^{1/2}$, по которому траектория входит в точку α , расположено в положительном квадранте плоскости. Искомое решение выходит из точки β по одной из сепаратрис узла и входит в точку α по сепаратрисе седла (рис. 1), пересекая нулевую изоклину $n = \frac{r-r_-}{\epsilon}$. Стрелки у нулевых изоклин указывают области положительного значения соответствующих производных (рис. 1). Интегральные кривые, отвечающие этому волновому решению, представлены на рис. 2. Видно, что профиль концентрации популяции имеет вид солитона, а профиль концентрации кормовой базы имеет вид нелинейной волны, то есть волновое решение представляет собой уединенную популяционную волну. Оба собственных направления в точке β расположены над нулевой изоклиной $n = \frac{r-r_-}{\epsilon}$, и решить из качественного анализа, по какому собственному направлению выходит из особой точки волновое решение, не представляется возможным.

Приближенное аналитическое и численное решение системы уравнений

Построим математическую модель волны, отражающую ее основные особенности и позволяющую упростить уравнения, получить приближенное

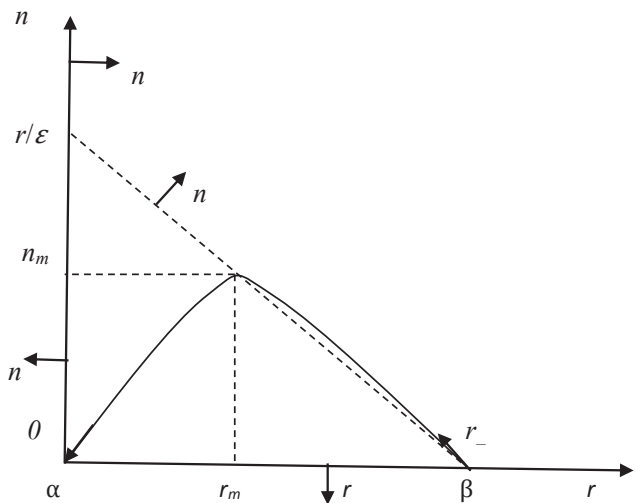


Рис. 1. Фазовая диаграмма уединенной волны популяции саранчи

аналитическое решение и провести расчеты. В соответствии с методом бесконечной зоны реакции (см. [4–8]) представим, что волна состоит из трех зон. В первой зоне $(-\infty < \zeta < 0)$ считаем справедливым решение системы (7), (6) в окрестности точки β . Во второй зоне $(\Delta < \zeta < +\infty)$ считаем справедливым решение в окрестности точки α . В третьей зоне $(0 < \zeta < \Delta)$ ввиду ее ограниченности примем линейную зависимость концентрации кормовой базы от пространственной координаты ζ . В согласии с принятыми предположениями уравнения для концентраций в первой зоне имеют вид:

$$r = r_- - (r_- - r_f) \exp(\lambda_{1,2} \zeta), \quad (9)$$

$$n = n_f \exp(\lambda_{1,2} \zeta), \quad (10)$$

а во второй зоне –

$$r = r_\Delta \exp\left(-r_\Delta^2 (\zeta - \Delta)\right), \quad (11)$$

$$n = n_\Delta \exp\left(-r_\Delta^2 (\zeta - \Delta)\right), \quad (12)$$

где: r_f, n_f концентрации кормовой базы и популяции саранчи на фронте волны при $\zeta = 0$; r_Δ, n_Δ – концентрации кормовой базы и популяции на границе второй и третьей зон при $\zeta = \Delta$. В третьей зоне $(0 < \zeta < \Delta)$ уравнение для концентрации кормовой базы имеет вид:

$$r = r_f - \frac{(r_f - r_\Delta)\zeta}{\Delta}. \quad (13)$$

С целью получения уравнения для концентрации популяции саранчи в третьей зоне разложим правую часть уравнения (7) в ряд Тейлора в окрестности максимума солитона $(n = n_m, r = r_m)$ и ограничимся первым членом разложения:

$$\frac{dn}{d\zeta} = r_m n_m (\zeta - \zeta_m). \quad (14)$$

Согласно (7) имеем:

$$n_m = \frac{r_- - r_m}{\epsilon}. \quad (15)$$

Интегрируя (13), получим:

$$n = n_m - 0,5 r_m n_m (\zeta - \zeta_m)^2. \quad (16)$$

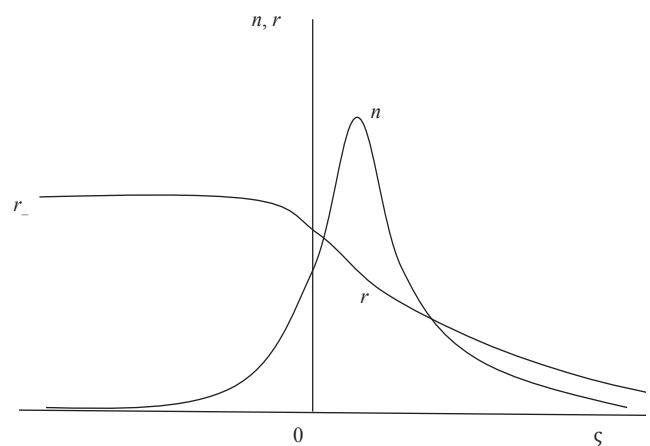


Рис. 2. Качественный вид интегральных кривых системы (5), (6)

Совокупность граничных условий включает в себя:
 1) равенства концентраций популяции и с обеих сторон границы первой и третьей зон при $\zeta=0$, а также границы второй и третьей зон при $\zeta=\Delta$

$$n_f = n_m - 0,5r_m n_m \zeta_m^2, \quad (17)$$

$$n_\Delta = n_m - 0,5r_m n_m (\Delta - \zeta_m)^2; \quad (18)$$

2) равенства первых производных от концентраций составляющих по ζ с обеих сторон границы первой и третьей зон, а также границы второй и третьей зон:

$$(r_- - r_f)\lambda_{1,2} = \frac{r_f - r_\Delta}{\Delta}, \quad (19)$$

$$n_f \lambda_{1,2} = r_m n_m \zeta_m, \quad (20)$$

$$r_\Delta r_-^{1/2} = \frac{r_f - r_\Delta}{\Delta}, \quad (21)$$

$$n_\Delta r_-^{1/2} = r_m n_m (\Delta - \zeta_m); \quad (22)$$

3) равенство второй производной от n по ζ в уравнении (5) в точке $\zeta = 0$, которое приводит к уравнению:

$$w = \frac{r_f - r_\Delta}{\Delta r_f^2} + \frac{n_f}{r_m n_m \zeta_m}. \quad (23)$$

Кроме того, из уравнения (13) имеем:

$$r_m = r_f - \frac{(r_f - r_\Delta)\zeta_m}{\Delta}. \quad (24)$$

Система десяти алгебраических уравнений (8), (15), (17)–(24) замкнута относительно десяти неизвестных параметров $\lambda_{1,2}$, w , Δ , r_m , r_Δ , n_m , n_Δ , r_f , n_f , ζ_m .

Разрешая эту систему, получим уравнение для расчета скорости распространения волны w (полученное решение уточняет решение, приведенное ранее в [5]):

$$[r_f - (r_- - r_f)\lambda_{1,2}\zeta_m](\zeta_m/\lambda_{1,2} + 0,5\zeta_m^2) = 1, \quad (25)$$

где

$$\zeta_m = b \frac{r_-^{-1/2} + 0,5b}{b + r_-^{-1/2} + \lambda_{1,2}^{-1}}, \quad (26)$$

$$b = \frac{r_f - (r_- - r_f)\lambda_{1,2}r_-^{-1/2}}{(r_- - r_f)\lambda_{1,2}}, \quad (27)$$

$$r_f = 0,5\lambda_{1,2} \frac{-\lambda_{1,2} + \sqrt{\lambda_{1,2}^2 + 4r_-(w\lambda_{1,2} - 1)}}{w\lambda_{1,2} - 1}. \quad (28)$$

Для расчета системы необходимо задать значения двух безразмерных параметров r_- и ϵ , характеризующих начальную концентрацию кормовой базы и отношение характерных времен процесса. По уравнению (8), задавая значение скорости w , определяем собственные числа $\lambda_{1,2}$, затем по (28) рассчитываем r_f , потом по (27) находим b и по (26) – ζ_m . Найденные значения параметров подставляем в правую часть (25). Значения параметров варьируем до выравнивания обеих частей равенства (25). Численное исследование показало, что уравнение (25) имеет решение, если из двух собственных чисел $\lambda_{1,2}$ выбрано λ_2 . Таким образом, искомое волновое решение имеет собственное число λ_2 и выходит по собственному направлению, ближайшему к нулевой изоклине $n = \frac{r_- - r}{\epsilon}$. Остальные параметры определяются по уравнениям:

$$r_\Delta = (r_- - r_f)\lambda_2 r_-^{-1/2}, \Delta = (r_f - r_\Delta)r_-^{-1/2}r_\Delta^{-1},$$

$$n_\Delta = n_m r_m (\Delta - \zeta_m) r_-^{-1/2}, n_f = \zeta_m n_m r_m \lambda_2^{-1}.$$

Как показали численные исследования, результаты расчетов по полученному приближенному аналитическому решению аппроксимируются простыми степенными зависимостями параметров от r_- и ϵ . Например, скорость распространения волны саранчи аппроксимируется функцией:

$$w = 2,6 r_-^{1/2}. \quad (29)$$

Собственное число, с которым волновое решение выходит из начального положения равновесия β , подчиняется равенству:

$$\lambda_2 = 0,5 r_-^{1/2}. \quad (30)$$

Ширина промежуточной зоны в профиле солитона:

$$\Delta = 2,3 r_-^{-1/2}. \quad (31)$$

Концентрация популяции в максимуме солитона:

$$n_m = \frac{0,55 r_-}{\epsilon}. \quad (32)$$

На рис. 3 приведены в качестве примера графики функций $w(r_-)$, $n_m(r_-)$, $\lambda_2(r_-)$ и точками обозначены соответствующие значения, рассчитанные по приближенному аналитическому решению. Видна высокая точность совпадения результатов расчета с простыми степенными зависимостями. На рис. 4 представлены результаты расчета профилей концентрации саранчи и пищевого ресурса в волне. Видно, что профиль концентрации саранчи имеет вид солитона, а профиль концентрации пищевого ресурса имеет вид нелинейной волны переключения от начального конечного значения до нулевого. Таким образом, полученное решение представляет собой уединенную волну биологической популяции.

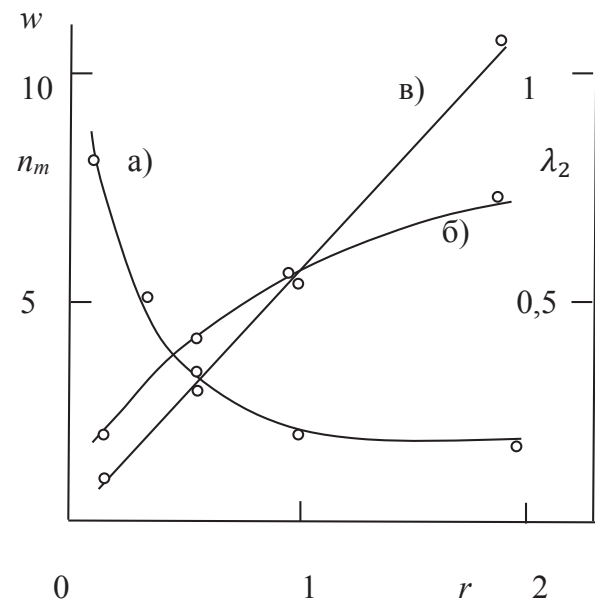


Рис. 3. Зависимости характеристик уединенной волны саранчи от начальной концентрации кормовой базы: а) скорость; б) собственное число начального положения равновесия; в) концентрация саранчи в максимуме солитона ($\epsilon=0,1$)

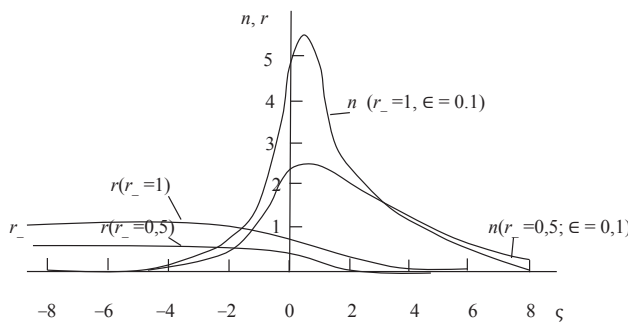


Рис. 4. Профили концентраций в уединенной волне популяции саранчи

Заключение

Получено приближенное аналитическое решение, описывающее распространение волны популяции саранчи. Это решение обладает автомодельностью, так как безразмерная скорость распространения уединенной популяционной волны саранчи есть функция только безразмерной начальной концентрации кормовой базы, в то время как размерная скорость зависит от многих параметров задачи. Получены простые степенные зависимости основных характеристик уединенной волны саранчи от управляющих параметров r_- и ϵ . Численные исследования показали, что скорость уединенной популяционной волны саранчи резко возрастает (равенство (29)) при уменьшении начальной концентрации кормовой базы r_- . При этом профиль волны растягивается. Такой эффект наблюдался и в других уединенных популяционных волнах [5]. Увеличение скорости уединенной волны саранчи при уменьшении начальной концентрации кормовой базы согласуется с гиперболической зависимостью подвижности саранчи от начальной концентрации кормовой базы (4). Профили концентрации популяции саранчи в волне существенно зависят от параметра ϵ , характеризующего скорость кинетических процессов в волне.

Используя выражение для концентрации саранчи в максимуме солитона (32), проведем качественный анализ влияния кинетических параметров на форму

солитона. Представим (32) с учетом зависимости ϵ от характерных времен процесса (см. (5)) в виде:

$$n_m \sim \frac{r_-(V_c - \frac{1}{\tau_e})}{V_f}, \quad (33)$$

где $V_c \sim 1/\tau_c$ – скорость привлечения саранчи в стаю, $V_f \sim 1/\tau_f$ – скорость потребления кормовой базы саранчей.

Из (33) следует, что при одной и той же начальной концентрации кормовой базы увеличение скорости потребления кормовой базы приводит к уменьшению концентрации саранчи в максимуме солитона (для ее съедания при этом требуется меньшее количество саранчи). Увеличение скорости привлечения саранчи в стаю увеличивает количество саранчи в максимуме солитона, то есть уединенная волна саранчи становится более выраженной. Уменьшение характерного времени жизни саранчи уменьшает числитель в (33), то есть уменьшает количество саранчи в максимуме солитона и приводит к вырождению уединенной волны.

Таким образом, полученное решение, при условии знания значений характерных времен, входящих в безразмерные управляющие параметры, позволяет быстро проводить количественную оценку характеристик уединенной популяционной волны саранчи, что может быть использовано для прогнозирования нашествий саранчи и катастрофического уничтожения растительности. Для определения значений характерных времен необходимы специальные биологические и полевые исследования.

Следует отметить, что разработанная модель не может описать полеты стадной саранчи на очень большие расстояния на большой высоте от Земли, где нет ни продуктов питания, ни подпитки стаи саранчей из окружающей среды. Например, в 1954 г. эти насекомые из Северо-Западной Африки добрались до Британских островов, преодолев расстояние в 2400 км. При этом полет саранчи проходил на высоте 2000 м. Можно предположить, что разработанная модель полета стадной саранчи описывает стадию, предшествующую этим гигантским перелетам, когда стая уже сформировалась и далее летит уже в нестационарном режиме за счет собственного накопленного потенциала.

Литература

1. Бей-Биенко Г.Я. Б.П. Уваров (1889–1970) и его вклад в науку и практику // Энтомологический обзор. – 1970. – Т. 49. – Вып. 4. – С. 915–922.
2. Бей-Биенко Г.Я., Мищенко Л.Л. Саранчевые фауны СССР. Ч. 1 // Определители по фауне. Т. 38. – М. - Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 379 с.
3. Березовская Ф.С., Карев Г.П. Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом // Усп. физ. наук. – 1999. – Т. 169. – С. 1011–1024.
4. Жижин Г.В., Большакова Н.Н. Уединенные волны в популяциях многоклеточных живот-

ных организмов // Математическое моделирование. – 2000. – Т. 12. № 12. – С. 55–65.

5. Жижин Г.В. Саморегулируемые волны химических реакций и биологических популяций. – СПб.: Наука, 2004. – 164 с.

6. Жижин Г.В. Диссипативные структуры в химических, геологических и экологических системах. – СПб.: Наука, 2005. – 150 с.

7. Жижин Г.В. Волны горения с распределенными зонами химических реакций: (Неасимптотическая теория горения). – СПб.: Изд-во Вернера Регена, 2008. – 182 с.

8. Жижин Г.В., Селиховкин А.В. Математическое моделирование развития и распространения популяций насекомых-стволовых вредителей в лесах России. – СПб. : Изд-во СПбГЛТУ, 2012. – 88 с.

9. Исаев А.С., Недорезов Л.В., Хлебопрос Р.Г. Математическая модель ускользания во взаимодействии хищника и жертвы // Математический анализ компонентов лесных биоценозов. – Новосибирск : Наука, 1979. – С. 74–82.

10. Исаев А.С. Популяционная динамика лесных насекомых. – М. : Наука, 2001. – 374 с.

11. Ковалев О.В., Вечернин В.В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. // Энтомологический обзор. – 1986. – Т. 65. Вып. 1. – С. 21–38.

12. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенное с возрастанием количества вещества и его применение к одной биологической проблеме // Бюлл. МГУ. Сер. А. Математика и механика. – 1937. – Т. 1. Вып. 6. – С. 333–358.

13. Копанева Л.М., Стебаев И.В. Жизнь саранчевых. – М. : Агропромиздат, 1985. – 191 с.

14. Положий Г.Н. Уравнения математической физики. – М. : Высш. школа, 1964. – 559 с.

15. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. – М. : Наука, 1987. – 366 с.

16. Четвериков С.С. Волны жизни. Из лепидопетрологических наблюдений за лето 1903 г. // Дневник Зоологического отделения Императорского общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. – 1905. – Т. 3. № 6. – С. 106–111.

17. Щербиновский Н.С. Пустынная саранча шестоцерка. – М. : Гос. изд. с.-х. лит., 1952. – 416 с.

18. Щербиновский Н.С. Основные закономерности массовых размножений пустынной саранчи и миграции ее стай // IX Международная конференция по карантину и защите растений от вредителей и болезней. – М., 1958. – 16 с.

19. Taylor R.A.J. A simulation model of locust migratory behavior // J. Anim. Ecol. – 1979. – Vol. 48. – P. 577–602.

20. Topaz C.M., Bernoff A.J., Logan S., Toolson W. A model for rolling swarms of locusts // Eur. Phys. J. Special Topics. – 2008. – Vol. 157. – P. 93–109.

21. Topaz C.M., D'Orsogna M.R., Edelstein-Keshet L., Bernoff J. Locust dynamics: Behavioral phase change and swarming // PLOS Comput. Biol. – 2012. – Vol. 8. : e1002642. doi:10.1371/journal.pcbi.1002642.

