

СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ МЕХАНИЗМОВ ФЕРОМОННОГО ПОИСКА У ЛЕСНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

П.Е. Волкова, Т.М. Овчинникова, В.Г. Суховольский

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

Для насекомых из отряда *Lepidoptera* рассмотрены некоторые основные системные свойства канала феромонной коммуникации (такие, как специфика поведенческих стратегий самок, потери информации и шум в канале передачи информации, необходимая эффективность канала феромонной коммуникации, и т.д.). Эти свойства обусловлены не видовыми особенностями насекомых и спецификой молекул феромонов, а общими свойствами каналов коммуникации, рассматриваемыми с точки зрения теории информации и общими закономерностями принятия решения при генерации и получении определенного объема информации.

Ключевые слова: насекомые, феромоны, поиск по запаху, поведение, стратегии

This work is dedicated to studying major system attributes of forest lepidopterous insects' pheromone communication channel (i.e. female behavior strategies, information losses and noise in the channel, necessary effectiveness of pheromone communication channel, etc.). These system attributes result not from insect species' peculiarities or pheromone molecule characteristics, but from general characteristics of communication channels, considered from the point of view of information theory and general patterns of decision making during generation and perceiving information.

Keywords: Insects, pheromons, odor-guided search, behavior, strategy

ВВЕДЕНИЕ

Диффузность пространственного распределения лесных чешуекрылых на стадии личинки связана с низкой плотностью кормовых ресурсов, и способствует оптимизации роста особей, уменьшению риска гибели особей от хищников и паразитов. При переходе на стадию имаго у этих видов в процессе размножения возникает задача поиска особей противоположного пола. Для решения этой задачи у лесных насекомых существует феромонный канал коммуникации. Известно, что самки отдельных насекомых генерируют один или несколько видоспецифичных типов летучих низкомолекулярных соединений - феромонов, распространяющихся от самок - источников с потоками воздуха и регистрирующихся рецепторами самцов (Shorey, 1977). В настоящее время для многих видов насекомых известна химическая структура феромонов (<http://www.pherobase.com/>).

Интерес к функционированию системы феромонной коммуникации связан, с одной стороны, с надеждой, что познание механизмов, лежащих в основе работы этой системы, позволит управлять (в той или иной степени) поведением насекомых и таким образом контролировать их численность, а с другой стороны, с попытками использования искусственно синтезированных феромонов и феромонных ловушек для учета численности насекомых (Бедный, 1984; Charlton, 1995). Простейшая гипотеза, которая стимулировала использование феромонных ловушек для учета насекомых, состоит в том, что число пойманных в ловушку самцов пропорционально плотности популяции. Однако многочисленные работы, посвященные связи между

уловистостью феромонных ловушек и плотностью популяции насекомых, показали, что простой пропорциональной связью между этими характеристиками нет (Ramaswamy, 1983).

Многие авторы предполагают, что механизм поиска по феромонному следу связан с отрицательным аномотаксисом самцов. Однако в такой простой модели поиска не принимается во внимание турбулентность воздушных потоков, способствующая изменению траекторий движения молекул феромонов, не учитывается воздействие на молекулы феромонов различных факторов природной среды (света, влаги и т.п.), не объясняется необходимость генерации многих компонентов феромонов. В условиях турбулентности на дистанциях более чем в несколько метров направление ветра не несёт уже почти никакой информации о том, в какой стороне находится источник. (Elkinton, 1987; Brady, 1989). Следовательно, сопряженные рецепция молекулы феромона и определение направления ветра особью не дают полной информации о местонахождении предполагаемого партнера, и полного понимания механизмов, лежащих в основе навигации насекомых по феромонным струям, нет.

В связи с этим представляется, что для объяснения результатов экспериментов с феромонными ловушками и познания механизмов поиска насекомыми особей противоположного пола необходимо более глубокое понимание системных свойств канала феромонной коммуникации насекомых. Такой анализ необходим как для понимания общих механизма поиска объектов по запаху, так и для разработки методов эффективного управления популяциями насекомых и контроля их численности.

В целом систему феромонной коммуникации можно представить как включающую в себя источник информации (генератор феромонов), информационный канал (молекулы феромонов, перемещающиеся в воздухе) и приемник (рецепторная

* Статья поддержана РФФИ (грант 09-04-00412).

система самцов). Кроме того, на функционирование системы феромонной коммуникации влияет набор стратегий поведения и правил принятия решений при выделении феромона самками, и набор стратегий поведения и принципов принятия решения самцами о направлении полета на основе получен-

ной информации). Дополнительными элементами феромонного канала коммуникации является воздействие внешних факторов на генерацию, передачу и прием информации в канале.

Блок-схема модельной системы феромонной коммуникации приведена на рисунке 1.

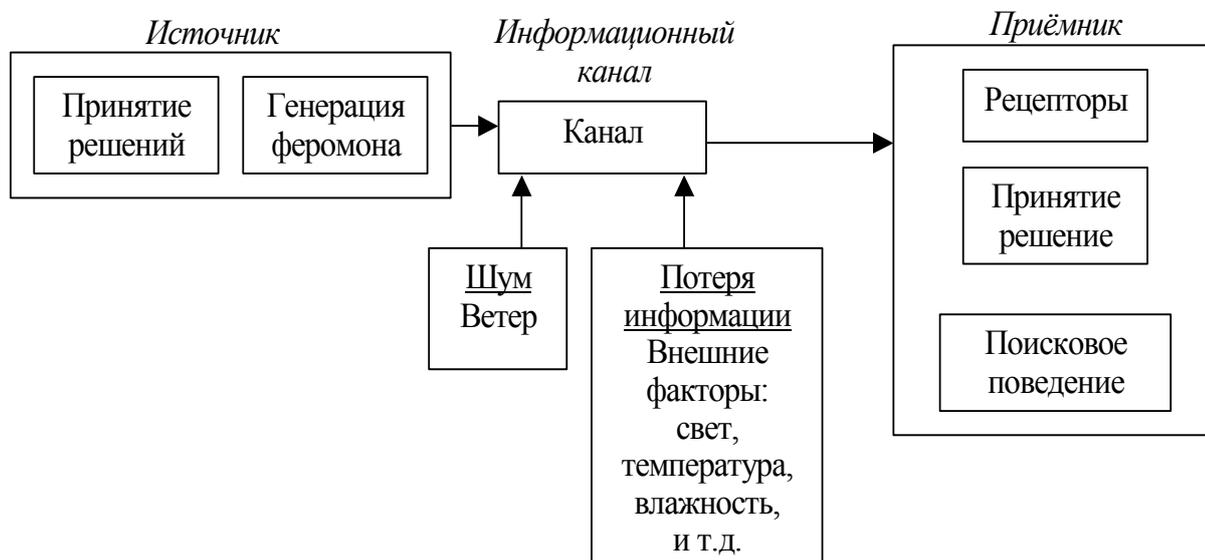


Рисунок 1 - Схема модельной системы феромонной коммуникации

В настоящей работе для насекомых из отряда *Lepidoptera* (чешуекрылых) рассмотрены некоторые основные системные свойства канала феромонной коммуникации, обусловленные не видовыми особенностями насекомых и спецификой молекул феромонов, а общими свойствами каналов коммуникации, рассматриваемыми с точки зрения теории информации и общими закономерностями принятия решения при генерации информации и при получении определенного объема информации. С точки зрения теории информации физическая природа сигналов и шумов является несущественной и можно рассматривать сигналы на входе и выходе информационного канала как элементы некоторых абстрактных множеств и изучать общие свойства информационного канала.

1. Свойства источника информации в феромонном канале.

Анализ химического состава феромонов разнообразных видов насекомых показал, что отдельные виды насекомых генерируют видоспецифичные феромоны, включающие несколько (от 1 до 8) компонентов (<http://www.pherobase.com/>). Однако далее будем рассматривать упрощенную модель, в которой особи одного вида генерируют однокомпонентный феромон.

Специфика поведенческих стратегий самок многих видов чешуекрылых (*Limantria dispar* L., *Dendrolimus sibiricus* Tschtv. и др) заключается в возникновении скоплений самок в период оплодотворения их самцами, «стягивании» самок на определенный участок территории и привлечении самцов к этому участку. Интенсивность W сигнала, генерируемого групповым источником феромонов, составляет:

$$W = Nw^\gamma,$$

где w – интенсивность генерации феромонов одиночной особью (предполагается, что все самки одинаковы по своим физиологическим свойствам и интенсивность выделения феромонов у всех самок одинакова); N – число особей в группе; γ – показатель взаимодействия особей при генерации феромона.

Теоретически возможны три типа связи между числом самок в группе и мощностью сигнала (рис. 2).

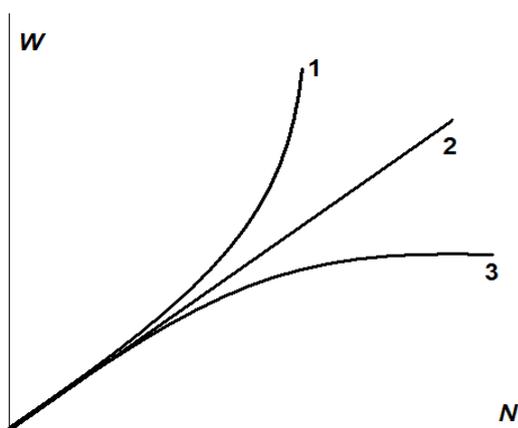


Рисунок 2 - Связь между числом N самок в группе и мощностью W феромонного сигнала (1 - с увеличением числа самок в группе интенсивность феромонного сигнала от отдельной самки нелинейно увеличивается; 2 - аддитивный рост мощности источника феромона; 3 - этот вариант связан с экологическим выигрышем особей в группе: сигнал становится более мощным, но энергетические затраты на синтез молекул феромонов для каждой особи уменьшаются с увеличением размеров группы)

Первый вариант реализуется, когда с увеличением числа самок в группе интенсивность феромонного сигнала от отдельной самки нелинейно увеличивается (кривая 1 на рис. 2). Это соответствует ситуации, когда увеличение числа самок в группе стимулирует интенсивность выделения феромона отдельными особями и $\gamma > 1$. Второй вариант (прямая 2 на рис. 2) - аддитивный рост мощности источника феромона, когда $\gamma = 1$ и общая мощность W источника феромонов, включающего N самок, каждая из которых генерирует w молекул феромона, пропорциональна численности группы:

$$W_2 = Nw$$

Наконец третий вариант - ситуация, когда $\gamma < 1$ и с увеличением числа самок в группе мощность W_3 источника феромонов оказывается меньше величины W_2 (кривая 3 на рис. 2)

Этот вариант связан с экологическим выигрышем особей в группе: сигнал становится более мощным, но энергетические затраты на синтез молекул феромонов для каждой особи уменьшаются с увеличением размеров группы.

Конечно, возможен случай, когда часть особей увеличивает интенсивность генерации феромона, а часть уменьшает. В этом случае в зависимости от соотношения числа особей с различными стратегиями генерации феромона могут иметь место разные варианты кривых $W(N)$. Например, возможна ситуация, когда отдельные самки в группе будут использовать стратегию «безбилетного пассажира» (Шикин, 2007). В этом случае этими особями при генерации феромонов используется стратегия минимизации энергии, затрачиваемой для синтеза молекул феромонов в расчете на то, что другие особи будут продолжать генерацию феромонов и продолжать привлекать самцов.

С точки зрения эффективности нахождения самцами самок такая стратегия полезна, так как с увеличением числа самок суммарная мощность источника феромонов будет расти.

Однако с увеличением число самок в группе возрастает конкуренция между самками в такой группе за прилетевших самцов. Чем больше число самок в группе, тем мощнее феромонный сигнал, и тем больше, при прочих равных условиях, вероятность того, что поиск самцами самок окажется эффективным (эффективность p_1 будет пропорциональна размерам группы). С другой стороны с увеличением размеров группы самок уровень конкуренции между ними за прилетевших самцов возрастает и при большом размере группы часть самок, генерировавших феромон, может оказаться неоплодотворенной. Будем полагать, что вероятность p_2 оплодотворения будет обратно пропорциональной размеру группы.

$$p_1 = \frac{N}{A+N}$$

$$p_2 = \frac{B}{B+N}$$

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 найдём оптимальное значение $N=N_{\text{опт}}$. Для этого найдём решение уравнения $\frac{dP}{dN} = 0$. Для упрощения расчетов вместо p будем дифференцировать функцию $\ln p$.

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

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

$$(A+N)(B+N) - N(B+N) - N(A+N) = 0$$

$$AB = N^2$$

$$N_{\text{опт}} = \sqrt{AB} \quad (1)$$

Таким образом, из уравнения (1) следует, что размеры скопления самок должны быть ограничены. Это означает, что должны существовать экологические механизмы, которые, с одной стороны, способствуют концентрации самок, а, с другой стороны, ограничивают численность группы.

2. Свойства канала передачи информации при феромонном поиске.

Если рассматривать феромонную коммуникацию с точки зрения теории информации, то в данном случае мы имеем дело с передачей закодированного сообщения по физическим каналам (системой, передающей и распространяющей физические сигналы в данном случае является воздушная среда). В любых информационных каналах всегда происходит, во-первых, потери информации, и, во-вторых, возникают помехи (шум), так что в общем случае сообщения, принятые из канала, каким-то образом искажены. Надежность феромонной коммуникации определяется, с одной стороны, объемом полезной информации, поступающей к самцу, и, во-вторых, потерями информации и наличием шума в информационном канале.

Основным фактором, ведущим к возникновению шума в феромонном канале коммуникации лесных чешуекрылых, является турбулентность воздушной среды. Если воздушный поток, в котором переносятся молекулы феромона, ламинарен и сигнал от улавливаемых самцом молекул феромонов превышает пороговое значение, то в этом случае самец, нашедший феромонную «струи», может успешно применить стратегию анемотаксиса. Если воздушный поток турбулентен, то использование механизма анемотаксиса явно недостаточно для нахождения цели. Чем больше время, прошедшее с момента выделения самкой феромона и чем дальше молекула феромона переносилась турбулентными воздушными потоками, тем меньше информации о местоположении источника может дать рецепция такой молекулы ведущему поиску самцу.

Фактором, приводящим к потере информации в канале, является трансформация или распад молекул феромона вследствие влияния внешних факторов,

например, при взаимодействии молекулы феромона с веществами, содержащимися в лесном воздухе: водой, кислородом, галогенами и терпенами; взаимодействии феромонов друг с другом; воздействии на молекулу электромагнитного излучения (Томилин и др., 2008).

Защита сообщений от влияния шума канала реализуется с помощью специальных методов кодирования. Легко понять, что одним из всевозможных методов защиты является увеличение энергии, затрачиваемой на передачу каждого сообщения, например, с помощью многократного повторения передачи одного и того же сообщения. Повторение сообщений является тривиальным методом кодирования. В нашем случае испускание самкой феромонов в течение заданного промежутка времени – времени лёта – можно рассматривать как посыл одного и того же сигнала снова и снова.

Когда поток ламинарный, то можно сказать, что информация о направлении, откуда была принесена молекула, не теряется. Чем более турбулентен поток, тем быстрее молекула перестает нести информацию о том, в каком направлении необходимо двигаться, чтобы найти источник. Интенсивность потери информации будет зависеть от степени турбулентности воздушного потока и времени, в течение которого молекула перемещалась в пространстве.

Пусть P – вероятность того, что молекула сохранит направление начального движения через время T после генерации молекулы феромона самкой. Будем предполагать, что в простейшем случае при постоянной средней скорости воздушного потока вероятность того, что к моменту времени T молекула феромона продолжает движения в ламинарном потоке, дается следующим выражением

$$P = 1 - \frac{T^\alpha}{A + T^\alpha} \quad (2)$$

где A и α – некоторые константы, характеризующие уровень турбулентности потока.

На рисунке 3 приведены типичные кривые, описывающие зависимость P от T в уравнении (2).

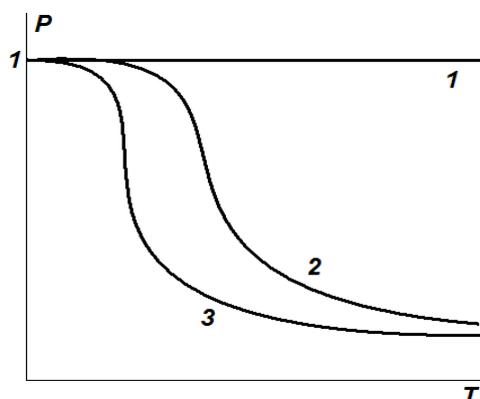


Рисунок 3 - Вероятность P сохранения молекулой феромона начального направления движения через время T после ее генерации самкой (1- ламинарный поток, 2 – слабо турбулентный поток, 3 – сильно турбулентный поток)

В качестве примера возможного механизма функ-

ционирования канала феромонной коммуникации ранее нами были рассмотрены шумы и механизмы их подавления в системе феромонной коммуникации сибирского шелкопряда и показано, что трансформация молекул феромона сибирского шелкопряда возможна при реакции их с молекулами воды, стимулируемой воздействием ближнего УФ-излучения (Томилин и др., 2008; Овчинникова и др., 2009). При благоприятных погодных условиях лет самцов к источнику феромона начинается вечером и заканчивается к середине ночи. Самка сибирского шелкопряда синтезирует молекулы феромона непосредственно в процессе лёта. В связи с отсутствием интенсивного светового излучения потери информации в феромонном коммуникационном канале в течение вечера и ночи вследствие дезактивации молекул феромона сибирского шелкопряда будут минимальны.

С другой стороны, наличие турбулентных потоков будет приводить к возникновению шума в информационном канале. Однако молекулы феромона, выделенные самками в течение предыдущего вечера и ночи, могут в течение следующего светового дня дезактивироваться, что уменьшит уровень шума в феромонном канале к следующему вечеру. Таким образом, особенности поведения имаго сибирского шелкопряда способствуют минимизации потерь информации в феромонном канале коммуникации в течение вечера и ночи, когда происходит лёт, а уменьшение шума и дезактивация молекул феромонов может происходить в течение следующего светового дня, до начала лёта.

3. Оценка эффективности феромонного канала коммуникации

При конструировании технических систем поиска источника запаха критерием эффективности внедряемых алгоритмов и используемых технологий является максимальная успешность локализации устройством источника сигнала. Предполагается, что подвижное техническое устройство – робот должен найти объект, генерирующий определенный запах, быстро и с эффективностью, близкой к 100 % – в противном случае коммерческого спроса на него не будет. Эффективным поиском будет такой, для которого малы и ошибки первого рода (пропуск цели), и ошибки второго рода (ложной тревоги). Конструкция поисковой системы робота должны быть такой, чтобы поиск был 100 % эффективен в любых условиях. При этом необходимо иметь в виду, что робот – индивидуальное устройство и не должно ориентироваться на поведение других подобных устройств. Требование 100 % эффективности поиска для индивидуальных роботов приводит к разработке сложных поисковых алгоритмов, требующих значительных вычислительных ресурсов для своего исполнения (Kuwana, 1999; Lilienthal, 2003; Rutkowski, 2004; Ishida, 2006; Рук, 2006;).

Для популяции же насекомых нахождение полового партнера каждым самцом – не есть цель. «Целеполагающей» системной единицей у насекомых является популяция в целом. С точки зрения выживания популяции достаточно, чтобы коэффи-

циент размножения (отношение числа особей в двух смежных поколениях) у популяции в целом был не меньше 1. Для насекомых поиск – лишь один из элементов системы размножения. При этом индивидуальный успех особи следует отличать от популяционного успеха. Популяционный успех – доля оплодотворенных самок, а индивидуальный успех – доля самцов, нашедших самок. Отдельная же особь не обязана найти полового партнера с такой же 100 % эффективностью, как находит объект по его запаху робот. Для насекомых эффективный поиск для каждой особи, невзирая на затраты, не обязателен. У особи имеется определенный запас времени, позволяющий начать поиск тогда, когда условия для него максимально благоприятны. Также отдельная особь насекомых в процессе поиска полового партнера будет взаимодействовать с другими особями в популяции. В популяции насекомых, исходя из эволюционных принципов, необходим определённый отбор, который заключается, в том числе, в отсеивании определённого процента неэффективных самцов и самок. Кроме того, зачастую один самец может оплодотворить более одной самки, к примеру, у сибирского шелкопряда один самец может оплодотворить до пяти самок (Рожков, 1963). Всё выше обозначенное позволяет прийти к выводу, что эффективность поиска насекомыми половых партнёров не достигает и не должна достигать 100 %. Так, в экспериментах с использованием ветряного тоннеля до источника долетало 50 % самцов восточной плодовой моли *Grapholitha molesta*, и в среднем 70 % самцов табачного бражника *Manduca sexta*, и свыше 90 % особей совки *Trichoplusia ni* (Belanger, 1998).

Ожидаемая эффективность нахождения источника в натуральных условиях, естественно, будет ещё меньше, чем в экспериментах в ветряном тоннеле. Вообще говоря, оценить в натуральных измерениях величину эффективности крайне трудно. Регулярные сообщения в общедоступной прессе о том, что «...самцы насекомых обнаружили самок на расстоянии километры (десять километров)» ни о чем не говорят. Неясно, все ли самцы в популяции на такое способны, или же это единичные «подвиги» отдельных особей?

Таким образом, возникает вопрос, могут ли насекомые использовать алгоритмы с эффективностью поиска, меньшей 100 %, но с большей эффективностью по другим характеристикам? Вопрос можно переформулировать: какая эффективность поиска необходима для того, чтобы все 100 % самок были оплодотворены в течение всего сезона?

Проведем следующий простой расчет. Будем полагать, что эффективный поиск полового партнера при прочих равных условиях обеспечивает поддержание численности популяции, то есть коэффициент размножения y_n такой устойчивой популяции должен быть равен 1. Тогда

$$y_n = \frac{x_{n+1}}{x_n} = \frac{W \cdot F \cdot s \cdot \mu \cdot m \cdot q \cdot x_n}{x_n} \quad (3)$$

где s – половой индекс (доля самок в популя-

ции), m – число яиц, откладываемых одной самкой, F – доля оплодотворенных самок, W – доля особей, вышедших из яиц и доживших до состояния имаго, q ($0 < q \leq 1$) – эффективность поиска самцами самок, $q(1-s)x_n$ – число самцов, нашедших самок;

$\mu = \frac{q(1-s)x_n}{sx_n}$ – отношение числа нашедших са-

мок самцов к числу самок; k – число самок, которых способен оплодотворить один самец.

Доля оплодотворённых самок равна:

$$F_n = \begin{cases} 1, & \text{если } \mu \geq \frac{1}{k} \\ \mu, & \text{если } \mu < \frac{1}{k} \end{cases}$$

Если в (3) половой индекс считать близким к 0,5 и полагать, что отдельный самец способен оплодотворить от 3-х до 5 самок, то минимальная эффективность поиска должна составлять всего 20-30 %.

Может возникнуть вопрос: если не все самцы участвуют в размножении, то какую роль выполняют «лишние» особи? Представляется вероятным, что избыток самцов насекомых может быть полезен для популяции на стадии гусеницы. Пищей большинства гусениц является листья (хвоя) деревьев, и чтобы «сломить» сопротивление дерева и преодолеть его защитные реакции, необходима очень интенсивная атака, которая может быть успешно реализована только большим числом гусениц. Кроме того, и на стадии гусениц, и на стадии имаго самцы являются альтернативными, отвлекающими мишенями для хищников (преимущественно птиц) и паразитов и при прочих равных условиях полезные для популяции самки имеют больше шансов на выживание.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ показал, что число биологических, экологических и физико-химических механизмов, с участием которых реализуется передача информации в популяции насекомых и поиск особей, должно быть существенным и эффективным поиск при спаривании насекомых может обеспечить только функционирование всей совокупности рассмотренных выше механизмов. Однако в большинстве случаев при изучении канала феромонной коммуникации обычно делается «крен» в сторону анализа двух процессов – выделения феромонов самками и достижение самцами феромонных ловушек с девственными самками или синтезированными молекулами феромона. Отсутствие как натуральных, так и экспериментальных данных о различных фазах процесса передачи информации и принятия решений насекомыми в процессе поиска полового партнера существенно затрудняет разработку методов эффективного управления поведением насекомых. В связи с этим необходимо проведение дополнительных исследований, посвященных изучению функциони-

вания всех компонентов системы передачи информации у чешуекрылых насекомых.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Бедный В.Д. Технология применения диспарлора в лесозащите // В.Д. Бедный. – Кишинёв: Штиинца, 1984. – 166 с.
- Овчинникова, Т.М. Моделирование системы феромонного поиска у лесных чешуекрылых: анализ свойств канала коммуникации и трансформации сигнала в шум/ Овчинникова, Т.М., Ковалев А.В., Волкова П.Е., Суховольский В.Г. // Математическое моделирование в экологии. Пущино, 2009, с. 195 – 196.
- Рожков А.С. Сибирский шелкопряд // А.С. Рожков – М.: Издательство Академии наук СССР, 1963. – 176 с.
- Томилин, Ф.Н. Теоретический анализ устойчивости молекул феромонов к факторам внешней среды/ Ф.Н. Томилин, О.В. Осина, Е.В. Седова, С.Г. Овчинников, Т.М.Овчинникова// Сложные системы в экстремальных условиях. – 2008 – С.96-97.
- Шикин, Е.В. От игр к играм // Е.В. Шикин. – М.: Издательство ЛКИ, 2007. – 112 с.
- Belanger J. H. Behavioral strategies underlying pheromone-modulated fight in moths: lessons from simulation studies/ J. H. Belanger, E. A. Arbas // J Comp Physiol A. 1998. No.183. P. 345-360.
- Brady J. Odor movement, wind direction, and the problem of host-finding by tsetse flies/ J. Brady, G. Gibson, M.J. Packer //Physiological Entomology. 1989. №14. p.369-380.
- Charlton R.E. Factors mediating copulatory behavior and close-range mate recognition in the male gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) / R.E. Charlton, R.T. Carde // Environmental entomology. – 1995 – P. 1239-1244.
- Elkinton J.S. Pheromone puff trajectory and upwind flight of male gypsy moths in a forest/ J.S. Elkinton, C. Schal, T. Ono, R.T. Carde// Physiological Entomology. 1987. №12. p.399-406. <http://www.pherobase.com/>
- Ishida H. Mobile robot navigation using vision and olfaction to search for a gas/odor source./ H. Ishida, H. Tanaka, H. Taniguchi, T. Moriizumi // Auton Robot. 2006. No. 20. P. 231–238.
- Kuwana Y. Synthesis of the pheromone-oriented behavior of silkworm moths by a mobile robot with moth antennae as pheromone sensors/ Y. Kuwana, S. Nagasawa, I. Shimoyama, R. Kanzaki // Biosensors Bioelectronics. 1999. No. 14. P. 195-202.
- Lilienthal A. Gas source tracing with a Mobile Robot using an adapted moth strategy/ A. Lilienthal, D. Reimann, A. Zell // Proc. of the AMS 2003. 2003. P. 150-160.
- Pyk P. An artificial moth: Chemical source localization using a robot based neuronal model of moth optomotor anemotactic search/ P. Pyk, S. Bermúdez i Badia, U. Bernarde et. al. // Auton Robot. 2006. No. 20.P. 197–213.
- Ramaswamy S.B. Relationship between catch in pheromone-baited traps and larval density of the spruce budworm, *christoneura fumiferana* (Lepidoptera: tortricidae) // The Canadian Entomologist. – 1983. – P. 1437-1443.
- Rutkowski A.J. A robotic platform for testing moth-inspired plume tracking strategies/ A.J. Rutkowski, S. Edwards, M.A. Willis, R.D. Quinn, G.C. Causey // Proc. of IEEE International Conference on Robotics and Automation (ICRA 2004). 2004.
- Shorey H.H. Chemical control of insect behavior // H.H. Shorey, John J. McKelvey. – USA: John Wiley&Sons, Inc., 1977. - 414 pp.

Поступила в редакцию 2 ноября 2008 г.
Принята к печати 8 июня 2009 г.