

## **Лекция 15**

# **РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОНЦЕНТРАЦИОННОЙ ВОЛНЫ В СИСТЕМАХ С ДИФФУЗИЕЙ**

*Модель распространения фронта волны Петровского-Колмогорова-Пискунова. Взаимодействие процессов размножения и диффузии. Локальные функции размножения. Авто-модельная переменная. Распространение амброзиевого листоеда. Уединенная популяционная волна амброзиевого листоеда и волна пораженности амброзии*

Процессы, происходящие в активных кинетических средах, во многом определяются видом функции в правых частях уравнений типа реакции-диффузии. Важную роль играет также характер граничных и начальных условий процесса. Сочетание тех и других факторов может давать чрезвычайно разнообразные картины эволюции системы в пространстве и во времени. Лишь для некоторых важных для биологии случаев удалось провести качественное рассмотрение простейших уравнений при самых общих предположениях. Одной из таких важных задач является изучение распространения концентрационной волны в системах с диффузией. В популяционной генетике к такой задаче приводит рассмотрение распространения области, занятой особями – носителями доминантного гена. Подобные задачи встречаются в экологии при изучении распространения вида. Эффекты, возникающие при распространении волн в активной кинетической среде, играют особую роль в процессах передачи информации и управления в биологических системах. Передача сигнала путем движения концентрационной волны обладает большой помехоустойчивостью, защищенностью от внешних факторов и, по-видимому, этот способ передачи сигналов был закреплен в процессе эволюции.

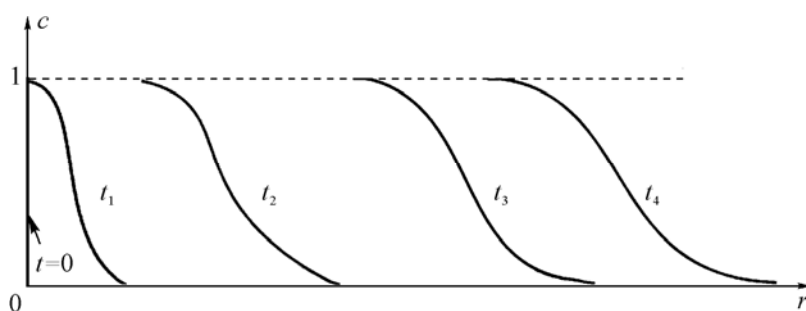
Рассмотрим дифференциальное уравнение:

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + f(C) \quad (15.1)$$

с начальным условием

$$C(0, r) = g(r) = \begin{cases} 1, & r < 0 \\ 0 & r > 0 \end{cases} \quad (15.2)$$

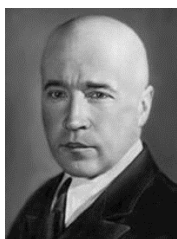
Начальное условие такого вида означает, например, что обширная территория (в одномерном случае – полупрямая  $r < 0$ ) занята доминантным геном, концентрация которого близка к единице. В начальный момент времени область, где  $C = 1$  имеет резкую границу, и при всех  $r > 0$  концентрация  $C = 0$ . При  $t = 0$  начинается распространение “волны” ненулевых концентраций доминантного гена в область  $r > 0$ , которое является следствием взаимодействия двух процессов: случайного перемещения особей (диффузии частиц) и размножения, описываемого функцией  $f(C)$ . Эти процессы ведут к перемещению области плотностей, близких к единице с возрастанием  $t$  слева направо. Примерная картина профиля плотности  $C$  в зависимости от координаты  $r$  в разные моменты времени изображена на рис. 15.1.



**Рис.15.1** Профиль плотности  $C$  в зависимости от координаты  $r$  в последовательные моменты времени:  $t_4 > t_3 > t_2 > t_1 > t_0 = 0$

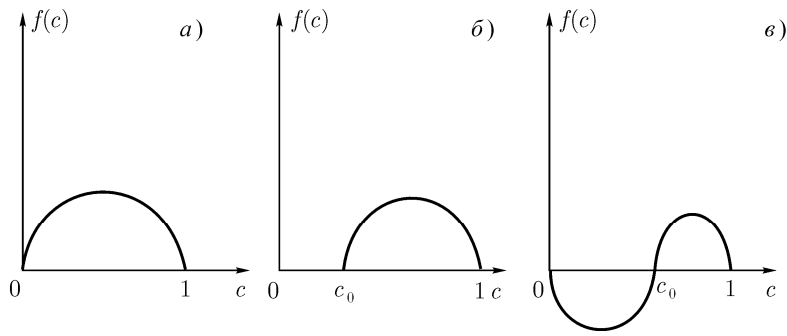
В начальный момент времени  $t_0 = 0$  кривая имеет вид ступеньки. С течением времени фронт волн перемещается вправо, причем его форма со временем приближается к определенной предельной кривой.

А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский, Н.С. Пискунов в 1937 г. в работе «Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме» решили задачу о предельной скорости перемещения фронта волны и определили предельную форму фронта.



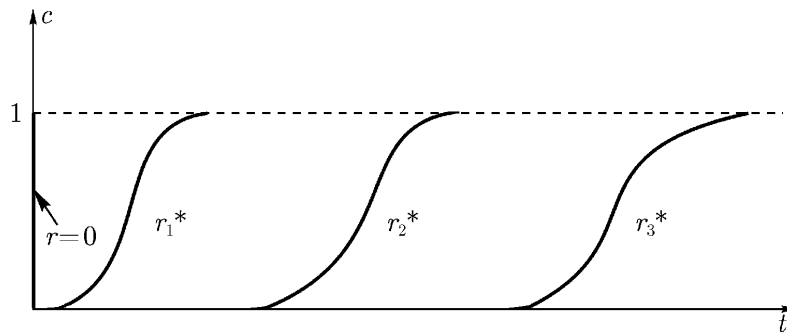
**Петрoвский Иван Георгиевич (1901 –1973)** — выдающийся советский математик и деятель отечественного образования. Им получены фундаментальные результаты в различных областях математики: в алгебраической геометрии, теории вероятностей, теории обыкновенных дифференциальных уравнений, математической физике, теории уравнений с частными производными. С 1951 по 1973 гг. — ректор Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

В качестве функции  $f(C)$  в этой работе рассматривали функцию, равную нулю при  $C = 0$  и  $C = 1$ , и положительную в промежуточных точках. Вид такой функции изображен на рис. 15.2а.



**Рис. 15.2.** Возможные типы функции  $f(C)$  для уравнения 15.1

Сделанные относительно  $f(C)$  предположения означают, что при малых  $C$  концентрация резко нарастает за счет функции размножения  $f(C)$ . При  $C$ , близких к единице, наступает насыщение.



**Рис. 15.3.** Вид функции  $C(t)$  в зависимости от времени в фиксированных точках пространства  $r^*$ .  $r_1^* < r_2^* < r_3^*$

Продолжительность лаг-периода функции  $C(t)$  зависит от координаты  $r^*$ . Как только благодаря диффузии малые, но конечные концентрации достигли точки  $r^*$ , здесь начинается бурный рост  $C$  до значений, близких к единице, в соответствии с функцией  $f(C)$ . Вид функции  $C(t)$  в зависимости от времени в фиксированных точках пространства  $r^*$  изображен на рис.15.3.

Таким образом, малые концентрации, которые распространяются за счет диффузии, увеличиваются за счет нелинейных свойств локальной системы. Взаимодействие этих двух процессов приводит к тому, что волна концентрации, близкой к единице, движется слева направо (см. рис.15.3). В цитированной выше работе Колмогорова, Петровского, Пискунова установлено, что предельная скорость распространения фронта волны для функции, изображенной на рис.15.1а, равна:

$$\lambda_0 = 2\sqrt{D \cdot f'(0)} \quad (15.3)$$

Предельная форма кривой плотности дается решением уравнения:

$$D \frac{d^2 V}{dz^2} + \lambda_0 \frac{dV}{dz} + f(V) = 0, \quad (15.4)$$

которое обращается в нуль при  $Z = +\infty$  и в единицу при  $Z = -\infty$ . Такое решение  $V(Z)$  всегда существует и единственно, с точностью до преобразования  $Z' = Z + A$  ( $A$  – произвольная постоянная), не меняющего форму кривой.

Уравнение (15.4) может быть получено, если искать решение уравнения (15.1) в форме:

$$C(t, r) \approx V(r - \lambda t). \quad (15.5)$$

Решение вида (15.5) устанавливает связь временной и пространственной координаты, оно называется автоволновым и обладает тем свойством, что при изменении  $t$  форма кривой, изображающей зависимость  $V(t)$  не меняется, а сама эта кривая перемещается слева направо со скоростью  $\lambda$ . Рассматривая  $V$  как функцию одного автоволнового переменного  $z = r - \lambda t$ , получим уравнение (15.4). Можно показать, что уравнение (15.4) имеет решение, удовлетворяющее начальным условиям (15.2) лишь при  $\lambda = \lambda_0$  (формула 15.3).

Отметим, что за счет множителя  $\sqrt{f(0)}$  скорость распространения волны  $\lambda_0 2\sqrt{Df(0)}$  может быть существенно больше, чем скорость, с которой распространяются не очень маленькие концентрации за счет диффузии. Это увеличение скорости распространения происходит вследствие действия “размножителя”, который описывается точечной системой.

В ряде моделей возникают функции иного вида, чем изображенные на рис.15.2а. Например функция на рис. 15.2б описывает случай, когда размножение частиц начинается не при любой сколь угодно малой концентрации, а только при достижении некоторой достаточно большой концентрации  $C_0$ . Такая функция встречается в некоторых моделях химической кинетики и моделях передачи сигналов в биологических системах, когда реакция начинается только в том случае, когда концентрация достигает порогового значения. Эта функция применяется в теории горения, пороговое значение переменной величины здесь имеет смысл температуры возгорания. В случае нелинейностей, изображенных на рис. 15.2б, когда начальное условие задано “ступенькой” (15.2), в распределенной системе тоже распространяется концентрационная волна.

Случай, изображенный на рис. 15.2в, встречается в ряде задач популяционной генетики и экологии. Отрицательность функции  $f(C)$  при малых  $C$  описывает, например, эффект, связанный с тем, что при малой концентрации скорость размножения мала, так как мала частота встреч особей разного пола. Поэтому за счет смертности при малых  $C$  скорость изменения численности отрицательна. Именно такой вид функции скорости ро-

ста мы рассматривали в лекции 3, когда говорили о популяциях с наименьшей критической численностью. В случае (в) для распространения концентрационной волны постоянной амплитуды надо еще потребовать, чтобы величина  $\int_0^1 f(C)dC$  была положительна, в противном случае будет распространяться область малых значений концентраций.

В важном частном случае  $f(C) = C(1 - C)(C - \mu)$  скорость волны, которая устанавливается при больших  $t$ , можно вычислить явно. Именно этот тип функции используется в уравнении Фитцхью-Нагумо для описания распространения нервного импульса (лекция 18). Оказывается, в этом случае скорость распространения волны равна  $\sqrt{D}\left(\frac{1}{\sqrt{2}} - \mu\sqrt{2}\right)$ .

Предполагается, что  $(0 < \mu < \frac{1}{2})$ , иначе будет расширяться область малых значений концентраций.

Выше мы рассмотрели распространение диффузной волны в одномерном случае. Результаты справедливы и в многомерном случае, на поверхности и в пространстве (Aronson and Weinberger, 1978). В целом ряде задач естественно считать, что размножение происходит не всюду в пространстве, а на границе области или на каких-то поверхностях внутри нее. Это приводит к распространению волны в основном вдоль этих границ или, во всяком случае, распространение волны по всему объему определяется поверхностными явлениями. Модели такого типа качественно объясняют процесс агрегации миксомицетов на поверхности агара (Freidlin and Sivak, 1979). Основной организующий сигнал здесь – волна цАМФ, которая распространяется за счет диффузии и “усиления” волны отдельными миксомицетами. Аналогичная ситуация возникает в океане, где размножение целого ряда видов происходит только в приповерхностном слое. Роль поверхностей меньшей размерности могут также играть реки, вдоль которых часто идет размножение видов.

### **Модель распространения Амброзиевого листоеда**

Процессы распространения фронтов заселения территории популяциями наблюдаются достаточно часто. Иногда такое распространение имеет катастрофический характер и имеет вид нашествий (Elton, 1958, 2000). Таковы миграции саранчи и леммингов. Однако характер распространяющейся популяционной волны имеют и процессы, не имеющие столь очевидного драматического характера. К ним относятся фактически все процессы интродукции «чужих» видов, не встроенных в пищевые цепи и конкурентные отношения существующего на данной территории сообщества. Обсудим один из удачных примеров

использования модели Колмогорова-Петровского-Пискунова для описания реально наблюдающейся популяционной волны амброзиевого листоеда (Ковалев и Вечерин, 1986).

Амброзиевый жук является естественным вредителем амброзии полынолистной (*Ambrosia artemisiifolia*), которая была завезена в Россию в сороковые годы 20 века во время Великой Отечественной Войны вместе с американскими продовольственными поставками зерна. «Чужой» для России вид быстро распространился по огромным территориям Европейской части СССР, в Закавказье, Казахстане, Приморском крае. Амброзия заглушает посевы культурных растений, не имеет в Европе и Азии естественных вредителей, не поедается большинством теплокровных животных, пыльца амброзии вызывает массовую аллергию у людей в летнее время.

По рекомендации Зоологического института АН СССР в Ставропольский край был завезен полосатый жук – амброзиевый листоед (*Zygogramma suturalis*), который является естественным вредителем амброзии в Америке. За распространением жука проводили тщательное наблюдение, и была построена специальная модель, описывающая процессы его миграции. Эта модель является уникальным примером описания наблюдаемого в естественных условиях пространственно-временного поведения естественной популяции.

Оказалось, начиная с третьего поколения жука границы разрастающейся популяции можно было определить по зонам высокой плотности листоеда. Эти зоны представляли собой неправильной формы круги, причем положение зон высокой плотности в течение сезона оставалось фиксированным и изменялось лишь в следующем сезоне.

Начиная с седьмого поколения была зарегистрирована уединенная популяционная волна, движущаяся с постоянной скоростью без изменения формы. В узкой полосе регистрировалась чрезвычайно высокая плотность насекомых – до 5 тыс. на 1 кв. м. В тылу волны амброзия оказывается полностью уничтоженной, движение напоминало распространение степного пожара. Скорость движения волны составляла 3 м/сут. Формирование волны происходило на всей территории ареала вредителя по мере достижения критической численности в местах колонизации.

Авторы модели использовали в качестве базовой модель Колмогорова-Петровского-Пискунова и функцию, описывающую популяцию с наименьшей критической численностью в качестве локального элемента. Кроме того, в правую часть уравнения модели был добавлен член, пропорциональный градиенту плотности корма. Таким образом, учитывалось как хаотическое расползание жуков (диффузия), так и движение жуков в поисках пищи (направленное движение).

Общее уравнение для плотности жуков  $n(\mathbf{r}, t)$  имеет вид:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -\nabla \mathbf{I} + f(n) \quad (15.6)$$

где  $\mathbf{I}(\mathbf{r}, t)$  – вектор потока насекомых,  $f(n)$  – изменение численности жуков за счет рождения и смертности.

Вектор потока насекомых  $\mathbf{I}(\mathbf{r}, t)$  записывается формулой

$$\mathbf{I} = -D\nabla n + B\nabla p. \quad (15.7)$$

Здесь первый член описывает обычный процесс диффузии, второй член пропорционален градиенту плотности кормового растения.  $B$  – коэффициент эффективности поиска пищи,  $p(\mathbf{r}, t)$  – плотность амброзии.

В модель также включается уравнение, описывающее изменение плотности кормового растения, поедаемого жуками. В итоге система уравнений, описывающая взаимодействие ресурс-потребитель на плоскости имеет вид

$$\begin{aligned} \frac{\partial n}{\partial t} &= D\Delta n + \nabla(B\nabla p) + f(n) \\ \frac{\partial p}{\partial t} &= -An, \end{aligned} \quad (15.8)$$

где  $A$  – количество корма, поедаемое одной особью в сутки, оператор  $\Delta = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$ .

Как и для уравнения Колмогорова-Петровского-Пискунова решение можно представить в виде плоской волны, движущейся без изменения формы с постоянной скоростью  $V$ . Введем автомодельную переменную:

$$\xi = x - x_0 - Vt,$$

при этом изначальные переменные системы выразятся в виде:

$$\eta(\mathbf{r}, t) = n(\xi); \quad p(\mathbf{r}, t) = p(\xi).$$

Граничные условия определяются выражениями:

$$\begin{aligned} n(\xi)|_{\xi \rightarrow \pm\infty} &= 0, \\ p(\xi)|_{\xi \rightarrow -\infty} &= 0, \\ p(\xi)|_{\xi \rightarrow +\infty} &= p_0. \end{aligned} \quad (15.9)$$

В результате замены переменных частные производные от плотности популяции по пространственным координатам выражаются в виде:

$$\frac{\partial n}{\partial x} = n', \quad \frac{\partial n}{\partial y} = 0, \quad \frac{\partial n}{\partial t} = -Vn'$$

Система (15.8) в автомодельных переменных принимает вид:



$$-Vn' = Dn'' - (Bp')' + f(n),$$

$$Vp' = An.$$

Подставив выражение для  $p'$  из второго уравнения в первое, получим одно обыкновенное дифференциальное уравнение второго порядка

$$-Vn' = Dn'' - \left(B \frac{F}{V} n\right)' + f(n). \quad (15.10)$$

Для случая  $B = \text{const}$  уравнение (15.10) приобретает вид:

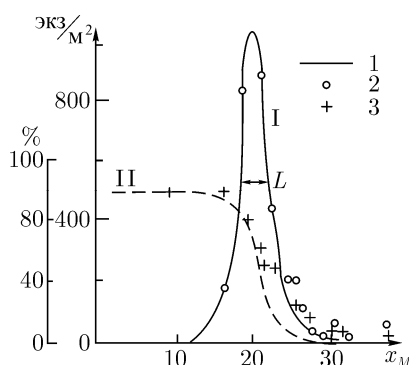
$$Dn'' - \left(V - \frac{AB}{V}\right) n' + f(n) = 0.$$

Это уравнение имеет решение, удовлетворяющее заданным граничным условиям только в случае равенства нулю члена при  $n'$ . Таким образом, скорость волны равна:

$$V = \sqrt{AB}. \quad (15.11)$$

Скорость волны определяется количеством амброзии, съедаемым одним насекомым в сутки и коэффициентом эффективности поиска пищи. Чем быстрее и эффективнее жук находит и поедает кормовые растения, тем быстрее движется волна.

На рис. 15.4 представлена форма уединенной популяционной волны амброзиевого листоеда, кривая I, и волна пораженности амброзии (%), кривая II.



**Рис. 15.4.** Популяционная волна амброзиевого листоеда, кривая I, и волна пораженности амброзии (%), кривая II. 1 – расчет по модели, 2,3 – данные экспериментальных наблюдений (Алексеев и др., 1992)

Расчеты проведены в предположении аппроксимации функции  $f(n)$  квадратичным полиномом

$$f(n) = \frac{E_n}{n_0} (n^2 - En).$$

В этом простейшем случае форма волны как для жука-листоеда, так и для амброзии могут быть выражены аналитически.

Применение метода автомодельной переменной позволяет получить асимптотическое решение – то есть поведение системы на больших временах. Более аккуратное рассмотрение пространственно-временного поведения систем популяционной динамики показывает, что развитие системы, которое включает увеличение численности популяции и ее распространение в пространстве, носит сложный, многостадийный характер.

## Литература

- Aronson D.G. and Weinberger H.F. Multidimensional nonlinear diffusion arising in population genetics. *Adv. Math.* **30**: 33-76, 1978
- Chow P.L. and Tam W.C. Periodic and traveling wave solutions to Volterra-Lotka equations with diffusion. *Bull. Math. Biology* **38**(6):643-658, 1976
- Freidlin M.I. and Sivak S.A. Small parameter method in multidimensional reaction-diffusion problem. *Studia Biophysica (DDR)* **76**: 129-136
- Elton C.S. The ecology of invasions by animals and plants. London, Methuen and Co. Ltd., 1958. Последнее издание: Chicago, The University of Chicago Press, 2000
- Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. Спб., Гидрометеиздат, 1992
- Ковалев О.В. и Вечерин В.В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae). *Энтомологическое обозрение* **65**(1): 21-38, 1986
- Колмогоров А.Н., Петровский Н.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастом вещества, и его применение к одной биологической проблеме. *Бюл. МГУ, сер. Математика и механика* **1**(6): 1-26, 1937
- Коростелев А.П. и Фрейдлин М.И. О распространении концентрационных волн за счет нелинейных граничных эффектов. В: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике, с. 149-160. Пушино, ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1980
- Фрейдлин М.И. Распространение концентрационной волны при случайном движении, сопряженном с ростом вещества. *Докл. АН СССР* **246** (3): 544 –548, 1979