

ИНФОРМАТИКА

УДК 51-76

MSC 92D99

Математическая модель «потребитель — ресурс» на линейном ареале и ее применение к моделированию распространения фитофтороза картофеля*Н. А. Гасратова*Санкт-Петербургский государственный университет, Российская Федерация,
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9

Для цитирования: *Гасратова Н. А.* Математическая модель «потребитель — ресурс» на линейном ареале и ее применение к моделированию распространения фитофтороза картофеля // Вестник Санкт-Петербургского университета. Прикладная математика. Информатика. Процессы управления. 2022. Т. 18. Вып. 4. С. 548–554.

<https://doi.org/10.21638/11701/spbu10.2022.409>

Представлена модель распространения потребителя на неподвижном ресурсе, который равномерно распределен на линейном ареале. Модель основана на задаче Коши для системы дифференциальных уравнений в частных производных. Исследована устойчивость системы. В физической основе модели лежит распространение фитофтороза по территории трофического ресурса. В результате моделирования получена качественная картина рассматриваемого процесса, совпадающая с натурными данными. Модель описывает развитие «потребителя» не только в локальный момент, но и по линейному ареалу, тем самым делая возможной оценку площади поражения картофельного поля заболеванием.

Ключевые слова: математическая модель развития фитофтороза, фитофтороз, математическая модель фитопатологии, линейный ареал.

1. Введение. Математические модели, основанные на моделях «хищник — жертва», и, как следствие, SEIR-модели широко используются для оценки численности популяции особей или прогнозирования развития заболеваний. Подобные модели лежат в основе практически значимых методов оценки тяжести риска развития фитофтороза картофеля [1]. Большинство из них описывают изменение численности популяции во времени и не принимают во внимание перемещение по территории [2]. Учет перемещения по территории моделируется на основе нелинейных уравнений в частных производных [3, 4].

Фитофтороз — заболевание, продуцируемое оомицетом *Phytophthora infestans*, который тесно связан с водорослями. Спорам фитофтороза требуется вода для прорас-

тания и проникновения в ткани растения-хозяина. Жизненный цикл *Phytophthora infestans* зависит от образования спор. На стадии бесполого спора образуются миллионы тонкостенных спор — спорангии. Каждый спорангий образует 20–40 тонкостенных спор, называемых зооспорами. Стадия половых спор происходит внутри растительного материала между разными типами спаривания спорангиев и дает толстостенные споры, которые называются ооспорами [5].

Спорангии и зооспоры представляют собой недолговечные споры в растительных остатках или почве. Их убивают морозы и жаркая погода. Жизненный цикл фитоспороза завершается за 2–5 дней. Однако спорангии внутри клубней картофеля и ооспоры могут жить много лет [5, 6].

Отдельные спорангии *Phytophthora infestans* погибают в течение 1 ч в солнечные дни, но многие из них выживают за несколько часов в пасмурные дни. Рассматриваемый оомицет может распространиться от зараженных культур на площадь 25 км² за 2 недели [3]. На развитие фитоспороза существенно влияют погодные условия. Так, при преобладании постоянной температуры от 10 до 24 °С и относительной влажности более 75 % в течение не менее 48 ч, или не менее 90 % в течение 10 ч каждый день 8 дней, происходит заражение и возможна вспышка фитоспороза через 2–3 недели. Если в течение такого периода и после него выпадут дожди, роса или относительная влажность будет высока несколько часов подряд, то может вырасти уровень заболеваемости и увеличится вероятность крупной эпидемии фитоспороза. Применяются различные методы борьбы с заболеванием, основным из которых является обработка фунгицидами. Указанный метод тесно связан с отслеживанием влияния погодных условий на развитие фитоспороза. Для этого существуют различные системы поддержки принятия решений (СППР). Кроме того, возможно комбинировать данный метод со стратегией чередования посадки на местности разных по устойчивости к фитоспорозу сортов картофеля, учитывать расположение полей и их ландшафт [2, 5, 7–9].

2. Диффузионная модель распространения «потребителя» на линейном ареале при неподвижном «ресурсе». Предложим модель двух уравнений: первое описывает динамику изменения плотности «потребителя», второе — изменение плотности «ресурса». Оба уравнения базируются на логистической модели роста популяции, с учетом того, что определенная доля «ресурса» расходуется на воспроизводство «потребителя». Таким образом, система будет иметь вид

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \beta u \left(\frac{v}{a+v} - \frac{u}{k_1} \right) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - \tau \frac{\partial}{\partial x} \left(u \frac{\partial v}{\partial x} \right), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= c_1 v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right) - c_2 u \left(\frac{v}{a+v} \right). \end{aligned} \quad (1)$$

В (1) $u(t, x)$ — линейная плотность потребителя; $v(t, x)$ — линейная плотность ресурса; $\beta u \left(\frac{v}{a+v} - \frac{u}{k_1} \right)$ — слагаемое, описывающее логистическую популяционную модель, которая учитывает емкость среды (k_1); β — удельная скорость роста популяции; a — параметр полунасыщения. Отметим, что в этом случае соотношение $v/(a+v)$ характеризует долю ресурса, используемого на размножение потребителя; $D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ — случайный процесс перемещения патогена по территории (диффузионное смещение); D — коэффициент, характеризующий подвижность потребителя; $\tau \frac{\partial}{\partial x} \left(u \frac{\partial v}{\partial x} \right)$ — скорость распространения u по градиенту v ; $c_1 v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right)$ — член, описывающий скорость роста ресурса с учетом емкости среды (k_2). Так как «ресурс» неподвижен, то члены, отвечающие за его пространственное перемещение, отсутствуют.

3. Математическая модель распространения «потребителя» на восстанавливаемом ресурсе. Изучим следующую систему:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \beta u \left(\frac{v}{a+v} - \frac{u}{k_1} \right) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= -c_2 u \left(\frac{v}{a+v} \right). \end{aligned} \quad (2)$$

В первом ее уравнении отсутствует член $\tau \frac{\partial}{\partial x} \left(u \frac{\partial v}{\partial x} \right)$, так как рассматривается ситуация без направленного процесса по градиенту v . Движение осуществляется за счет потока патогена в среду для благоприятного его развития. Во втором уравнении системы уравнений (2) отсутствует первое слагаемое $c_1 v \left(1 - \frac{v}{k_2} \right)$, так как считаем, что v не восстанавливается.

Граничные условия

$$\frac{\partial u}{\partial x} \Big|_{x=0} = \frac{\partial u}{\partial x} \Big|_{x=l} = 0 \quad (3)$$

описывают ситуацию, когда на концах отрезка задается нулевая производная по координате. Тем самым патологический процесс не выходит за рамки очерченной территории (потребитель не пересекает границу).

Зададим начальные условия:

$$\begin{aligned} v(0, x) &= 1 \quad \text{при } 0 < x < l, \\ u(0, x) &= u_0 \quad \text{при } 0 < x < \tilde{x}, \quad \tilde{x} < 0.01l. \end{aligned} \quad (4)$$

В начальный момент времени на всем ареале плотность второй популяции («ресурса») имеет заданную величину, которую будем считать равной 100 %. Потребитель в начальный момент времени занимает линейный ареал менее 1 % от рассматриваемой территории.

4. Устойчивость решения в случае отсутствия патогена. Определим устойчивость модели (2) при граничных (3) и начальных условиях (4). Решение системы уравнений (2) $u(0, x) = 0$, $v(0, x) = v_0 = \text{const} > 0$ отражает отсутствие патогена. Возмущение этого равновесного состояния будем рассматривать в виде $u(t, x) = \delta u(t, x)$, $v(t, x) = v_0 + \delta v(t, x)$ ($0 < \delta u(t, x) \ll 1$, $0 < \delta v(t, x) \ll 1$, $\delta u(0, x) = \delta u_0(x)$). Тогда линеаризованные уравнения (2) запишем следующим образом:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \delta u}{\partial t} &= \beta \delta u \left(1 - \frac{a}{a+v_0} \right) + D \frac{\partial^2 \delta u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial \delta v}{\partial t} &= -c_2 \delta u \left(1 - \frac{a}{a+v_0} \right). \end{aligned} \quad (5)$$

Решение первого уравнения системы уравнений (5), удовлетворяющее условиям (3), можно представить так:

$$\delta u(t, x) = e^{\tilde{\beta}t} \sum_{k=0}^{\infty} A_k(t) \cos k\pi \frac{x}{l}, \quad \tilde{\beta} = \beta \frac{v_0}{a+v_0} \approx 1 - a \quad (\text{при } v_0 = 1, |a| < 1),$$

здесь коэффициенты $A_k(t)$ находятся как решение системы уравнений

$$\begin{aligned} \frac{dA_0(t)}{dt} &= 0, \\ \frac{dA_k(t)}{dt} &= -D \left(\frac{k\pi}{l} \right)^2 A_k(t), \quad k = 1, 2, 3, \dots \end{aligned}$$

Тогда $A_0(t) = \varepsilon_0 = \text{const}$, $A_k(t) = C_k \exp[-D \left(\frac{k\pi}{l} \right)^2 t]$.

Функция $\delta u_0(x)$, в силу физического смысла, не должна принимать отрицательные значения на рассматриваемом промежутке. Следовательно, $A_0(0) > 0$, а $A_0(t)e^{\beta t}$ является возрастающей функцией времени. Решение $u(0, x) = 0$, $v(0, x) = v_0$ будет неустойчивым.

5. Численный эксперимент. Система уравнений (2) нелинейная, ее решение в аналитическом виде построить в общем случае затруднительно. Система уравнений (2) с граничными (3) и начальными (4) условиями решалась численно методом Рунге—Кутты—Фельберга пятого порядка точности, который реализован в Maple при помощи функции `pdsolve` и метода `numeric`. Шаг разбиения по времени и пространству составлял $1/200$ рассматриваемых диапазонов, что в 10 раз меньше значения, которое указывается в Maple по умолчанию.

Численный эксперимент проводился при таких значениях параметров модели:

$$c_2 = 0.05, a = 0.01, D = 0.0001, k_1 = 1, k_2 = 1, \beta = 1.14. \quad (6)$$

Масштаб параметров согласуется с приведенными в работах [2, 7]. Параметры $k_1 = k_2 = 1$ показывают, что рассматривается случай максимальной емкости среды. Величина $a = 0.01$ указывает на то, что почти весь ресурс был задействован потребителем. Начальные условия задавались в виде

$$\begin{cases} v(x, 0) = 1 \text{ при } 0 < x < 1, \\ u(x, 0) = 1 \text{ при } 0 \leq x \leq 0.001, \\ u(x, 0) = 0 \text{ при } 0.001 \leq x. \end{cases}$$

Удельная скорость роста потребителя оценивалась, исходя из экспоненциального роста популяции в отсутствие давления окружающей среды, в предположении, что за 14 дней площадь очага заболевания диаметром 0.001 м (минимальное деление линейки) увеличивается до 25 км². Таким образом,

$$\beta = \frac{\ln \frac{1}{0.001} \sqrt{\frac{25 \cdot 10^6}{\pi}}}{14 - 1} = 1.14.$$

Значения параметров D , c_2 подбирались, исходя из соответствия экспериментальным данным.

Линейная плотность потребителя ($u(t, x)$) представлена на рис. 1, на котором видно, что с течением времени фитофтороз продвигается фронтом. Через некоторое время пик плотности смещается вместе с фронтом и происходит уменьшение плотности потребителя на левом крае, которое объясняется тем, что фитофтороз может паразитировать только на живой ткани. За 21 день от момента развития заболевания пик фронта развития может достигнуть дистанции в $r = 400$ м, таким образом можно говорить о заражении минимум $(2r)^2 \approx 0.64$ км² поля [9].

На рис. 2 показано изменение доли линейной плотности утраченного ресурса ($1 - v(t, x)$) в фиксированной точке в зависимости от времени: кривая 1 получена численным моделированием системы (2)–(4) при параметрах (6); кривая 2 — это аппроксимация экспериментальных данных; кривая 3 — экспериментальные данные из работы [9], где нуль по оси абсцисс берется за неделю до первых ненулевых значений поражения листы фитофторозом. Как следует из анализа численных результатов, качественная картина совпадает с результатами натурных измерений доли поражения фитофторозом картофеля [9, 10]. Экспериментальные данные с точностью 5–6%

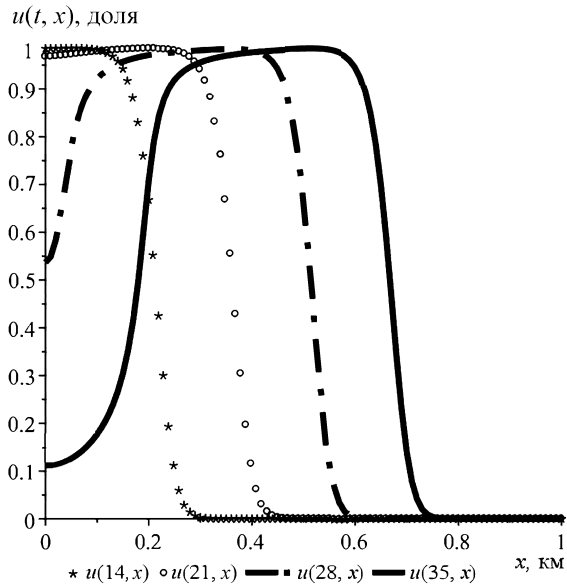


Рис. 1. Распространение линейной плотности потребителя $u(t, x)$ на линейном ареале в различные моменты времени (t , дни)

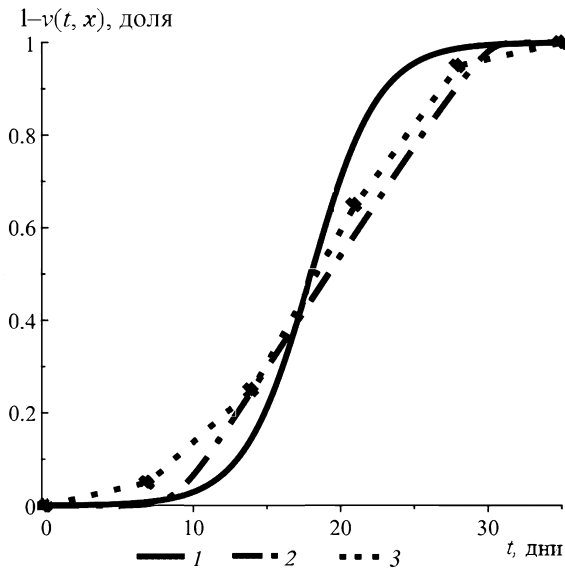


Рис. 2. Изменение доли утраченного ресурса $(1 - v(t, x))$ в зависимости от времени
 1 — результаты численного эксперимента; 2 — аналитическая аппроксимация логистической кривой; 3 — результаты натуральных наблюдений [9].

можно аппроксимировать уравнением

$$1 - v(x, t) = \left(1 + e^{-0.438(t-18)}\right)^{-1}.$$

Таким образом, модель (5) с граничными (3) и начальными (4) условиями дает качественную картину распространения потребителя на неподвижном ресурсе [9, 10].

6. Заключение. В статье представлена модель распространения потребителя на линейном ареале с учетом того, что ресурс неподвижен и не воспроизводится. Данная модель пригодна для качественного анализа распространения фитопатологии растений не только во времени, но и на территории. Для количественного анализа требуется определить параметры модели, согласно экспериментальным данным, в котором принимаются во внимание устойчивость сорта к заболеванию и внешние условия.

Литература

1. *Narouei-Khandan H. A., Shakya S. K., Garrett K. A., Goss E. M., Dufault N. S., Andrade-Piedra J. L., Asseng S., Wallach D., van Bruggen A. H. C.* BLIGHTSIM: A new potato late blight model simulating the response of *Phytophthora infestans* to diurnal temperature and humidity fluctuations in relation to climate change // Pathogens. 2020. Vol. 9 (8). P. 659–679. <https://doi.org/10.3390/pathogens9080659>
2. *Firester B., Shtienberg D., Blank L.* Modelling the spatiotemporal dynamics of *Phytophthora infestans* at a regional scale // Plant Pathology. 2018. Vol. 67. P. 1552–1561. <https://doi.org/10.1111/ppa.12860>
3. *Ризниченко Г. Ю.* Математические методы в биологии и экологии. Биофизическая динамика продукционных процессов. В 2 ч. Ч. 1: учебник для вузов. 3-е изд., перераб. и доп.; под ред. А. Б. Рубина. М.: Изд-во Юрайт, 2020. 210 с.
4. *Оволаби К. М.* Математическое исследование систем с двумя переменными с использованием адаптивных численных методов // Сиб. журн. вычисл. математики. 2016. Т. 19. № 3. С. 281–295. <https://doi.org/10.1134/S1995423916030046>
5. *Филиппов А. В.* Фитофтороз картофеля // Защита и карантин растений. 2012. № 5 (приложение). С. 61–87.
6. *Чикин Ю. А.* Общая фитопатология. Ч. 1: учеб. пособие. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 2001. 170 с.
7. *Skelsey P., Rossing W. A. H., Kessel G. J. T., van der Werf W.* Invasion of *Phytophthora infestans* at the landscape level: How do spatial scale and weather modulate the consequences of spatial heterogeneity in host resistance? // Phytopathology. 2010. Vol. 100 (11). P. 1146–1161. <https://doi.org/10.1094/phyto-06-09-0148>
8. *Fry W. E., Grünwald N. J.* Introduction to Oomycetes // The Plant Health Instructor. 2010. <https://doi.org/10.1094/PHI-I-2010-1207-01>
9. *Leifert C., Wilcockson S. J.* Blight-MOP: Development of a systems approach for the management of late blight (caused by *Phytophthora infestans*) in EU organic potato production. Newcastle, UK: University of Newcastle, 2005. URL: orgprints.org/id/eprint/10650 (дата обращения: 10.06.2022).
10. *Andrade-Piedra J. L., Hijmans R. J., Jubrez H. S., Forbes G. A., Shtienberg D., Fry W. E.* Simulation of potato late blight in the Andes. II: Validation of the late blight model // Phytopathology. 2005. Vol. 95 (10). P. 1200–1208. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-95-1200>

Статья поступила в редакцию 1 сентября 2022 г.

Статья принята к печати 1 сентября 2022 г.

Контактная информация:

Газратова Наталья Александровна — канд. физ.-мат. наук, доц.; n.gasratova@spbu.ru

Mathematical model “consumer — resource” on a liner range and its application for modeling the spread of late blight of potato

N. A. Gasratova

St Petersburg State University, 7–9, Universitetskaya nab., St Petersburg, 199034, Russian Federation

For citation: Gasratova N. A. Mathematical model “consumer — resource” on a liner range and its application for modeling the spread of late blight of potato. *Vestnik of Saint Petersburg Univer-*

sity. *Applied Mathematics. Computer Science. Control Processes*, 2022, vol. 18, iss. 4, pp. 548–554. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu10.2022.409> (In Russian)

A model of consumer distribution on a fixed resource, which is uniformly distributed through a linear area, is presented. The model is based on the Cauchy problem for a system of partial differential equations. The stability of the system is studied. The physical basis of the model is the spread of late blight over the territory of a trophic resource. A qualitative picture of the process under consideration coincides with field data obtained as a result of modeling. The model describes “consumer” development not even at the moment, but through linear range. Thus assessment of damaged field square is possible.

Keywords: mathematical model of late blight development, late blight, mathematical model of phytopathology, linear range.

References

1. Narouei-Khandan H. A., Shakya S. K., Garrett K. A., Goss E. M., Dufault N. S., Andrade-Piedra J. L., Asseng S., Wallach D., van Bruggen A. H. C. BLIGHTSIM: A new potato late blight model simulating the response of *Phytophthora infestans* to diurnal temperature and humidity fluctuations in relation to climate change. *Pathogens*, 2020, vol. 9 (8), pp. 659–679. <https://doi.org/10.3390/pathogens9080659>
2. Firester B., Shtienberg D., Blank L. Modelling the spatiotemporal dynamics of *Phytophthora infestans* at a regional scale. *Plant Pathology*, 2018, vol. 67, pp. 1552–1561. <https://doi.org/10.1111/ppa.12860>
3. Riznichenko G. Yu. *Matematicheskie metody v biologii i ekologii. Biofizicheskaya dinamika produkcionnykh processov. V 2 ch. Ch. 1 [Mathematical methods in biology and ecology. Biophysical dynamics of production processes. In 2 pt. Pt 1]*. Textbook for universities. 3rd ed., revised and additional. Moscow, Yurayt Publ., 2020, 210 p. (In Russian)
4. Owolabi K. M. Matematicheskoe issledovanie sistem s dvumia peremennymi s ispol'zovaniem adaptivnykh chislennykh metodov [Mathematical study of two-variable systems with adaptive numerical methods]. *Siberian Journal of Calculating Mathematics*, 2016, vol. 19, no. 3, pp. 281–295. <https://doi.org/10.1134/S1995423916030046> (In Russian)
5. Filippov A. V. Fitofloroz kartofelya [Potato late blight]. *Zashchita i karantin rastenii [Defence and quarantine of plants]*, 2012, no. 5 (suppl.), pp. 61–87. (In Russian)
6. Chikin Yu. A. *Obshchaya fitopatologiya. Ch. 1 [General phytopathology. Pt 1]*. Textbook. Tomsk, Tomsk State University Press, 2001, 170 p. (In Russian)
7. Skelsey P., Rossing W. A. H., Kessel G. J. T., van der Werf W. Invasion of *Phytophthora infestans* at the landscape level: How do spatial scale and weather modulate the consequences of spatial heterogeneity in host resistance? *Phytopathology*, 2010, vol. 100 (11), pp. 1146–1161. <https://doi.org/10.1094/phyto-06-09-0148>
8. Fry W. E., Grünwald N. J. Introduction to Oomycetes. *The Plant Health Instructor*, 2010. <https://doi.org/10.1094/PHI-I-2010-1207-01>
9. Leifert C., Wilcockson S. J. *Blight-MOP: Development of a systems approach for the management of late blight (caused by Phytophthora infestans) in EU organic potato production*. Newcastle, UK, University of Newcastle Press, 2005. Available at: orprints.org/id/eprint/10650 (accessed: June 10, 2022).
10. Andrade-Piedra J. L., Hijmans R. J., Juárez H. S., Forbes G. A., Shtienberg D., Fry W. E. Simulation of potato late blight in the Andes. II. Validation of the late blight model. *Phytopathology*, 2005, vol. 95 (10), pp. 1200–1208. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-95-1200>

Received: September 01, 2021.

Accepted: September 01, 2022.

A u t h o r ' s i n f o r m a t i o n :

Natalya A. Gasratova — PhD in Physics and Mathematics, Associate Professor; n.gasratova@spbu.ru