

УДК 004.94
PACS 87.15.Aa

Сплошносредная модель биоконвекции с центростремительной силой

Д. А. Брацун*, К. В. Костарев†

Пермский национальный исследовательский политехнический университет, Пермь, Россия

* DABracun@pstu.ru, † KVKostarev@pstu.ru

Работа посвящена математическому моделированию необычного коллективного поведения императорских пингвинов в зимний период. Наблюдения за стаями пингвинов этого вида в естественной среде обитания, проведенные в последние годы, показали, что пингины используют различные формы адаптационного поведения, которые помогают им выжить в условиях антарктической зимовки. Несмотря на средства индивидуальной защиты от холода, эти морские птицы периодически вынуждены собираться в плотные группы, внутри которых поддерживается необходимая для выживания температура. В результате наблюдений обнаружен эффект внезапного оживления плотной среды пингвинов, при котором возникает макроскопическая циркуляция птиц от края группы к её центру и обратно. В данной работе впервые указывается, что наблюдаемое явление есть биоконвекция, которая должна интерпретироваться как фазовый переход второго рода. Более того, циркуляция птиц в группе может быть объяснена механизмом тепловой конвекции, в котором стремление пингвинов двигаться к максимуму температуры выполняет роль эффективной подъёмной силы. В приближении сплошной среды предложена математическая модель явления, которая сводится к уравнению самогравитирующего пористого диска, насыщенного несжимаемой жидкостью, которая генерирует тепло. В приближении Дарси-Буссинеска выведены определяющие уравнения, сформулирована нелинейная краевая задача. Получено точное решение линеаризованной задачи для бесконечно малых возмущений основного состояния, вычислены критические значения управляющего параметра для начала биоконвекции. Для конечных возмущений краевая задача решена с помощью метода сеток. Показано, что в случае осевой симметрии наиболее опасной является четырехвихревая циркуляция. При наличии ветра, нарушающего симметрию задачи, наиболее опасной становится двухвихревая конвекция пингвинов. Проведено сравнение полученных результатов теории с результатами экспериментальных наблюдений за императорскими пингвинами в Антарктике.

Ключевые слова: биоконвекция; модель сплошной среды; фазовый переход 2-го рода

Поступила в редакцию 21.04.2022; после рецензии 18.05.2022; принята к опубликованию 18.05.2022

A continuum model of bioconvection with a centripetal force

D. A. Bratsun*, K. V. Kostarev†

Perm National Research Polytechnic University, Perm, Russia

* DABracun@pstu.ru, † KVKostarev@pstu.ru

The paper is devoted to mathematical modeling of the unusual collective behavior of emperor penguins in winter. Recent observations of flocks of penguins of this species in their natural habitat have shown that penguins use various forms of adaptive behavior that help them survive in the

conditions of the Antarctic winter. Despite the fact that each penguin is well protected from cold, these sea-birds are periodically forced to gather in dense groups, within which the temperature necessary for survival is maintained. Observations have revealed the effect of a sudden liquefaction of a dense huddle of penguins, accompanied by a macroscopic circulation of birds from the edge of the group to its center and back. This paper is the first to assert that the observed phenomenon is bioconvection, which should be interpreted as a second-order phase transition. Moreover, the circulation of birds in a dense group can be explained by the mechanism of thermal convection, with the desire of penguins to move toward the temperature maximum playing the role of an effective force field. In the continuum approximation, we propose a mathematical model of the phenomenon, which is reduced to the equation of a self-gravitating porous disk saturated with an incompressible fluid that generates heat. We derive the governing equations in the Darcy-Boussinesq approximation and formulate a nonlinear boundary value problem. An exact solution of the linearized problem for infinitesimal perturbations of the base state is obtained, and the critical values of the control parameter for the onset of bioconvection are calculated. For finite-amplitude perturbations, the boundary value problem is solved using a finite-difference method. We show that in the case of axial symmetry, the most dangerous is the four-vortex motion. In the case of wind breaking the symmetry of the problem, the two-vortex circulation of penguins becomes the most dangerous. The numerical results obtained based on our theoretical developments are compared with observations of penguins in the Antarctic.

Keywords: bioconvection; continuum model; second-order phase transition

Received 21 April 2022; revised 18 May 2022; accepted 18 May 2022

doi: 10.17072/1994-3598-2022-2-36-46

1. Введение

Коллективное поведение в сложных биологических системах может выступать в роли механизма сохранения энергии и играть ключевую роль при выживании группы организмов [1]. Одним из хорошо известных примеров такого рода является биоконвекция [2], которая наблюдается в растворах с аэробными микроорганизмами *Bacillus subtilis* и свободной поверхностью. Инстинктивное движение бактерий по градиенту кислорода приводит среду к фазовому переходу второго рода, запускающему макроскопическое упорядоченное движение элементов среды. Вся система в целом приобретает длинные корреляции и согласованное взаимодействие микроорганизмов. Явление биоконвекции легко интерпретируется в рамках синергетической парадигмы Пригожина [3] и имеет ту же конвективную природу, что и неустойчивость Рэлея-Бенара [4], т.е. может быть полностью объяснена в рамках физической концепции. Подобные явления в среде высших животных гораздо труднее дифференцировать от социального поведения в группе, поэтому они плохо изучены. Например, сложные колебательные движения наблюдаются у птиц, рыб, оленей [5]. Но простого объяснения этим явлениям на основе физических механизмов здесь уже недостаточно, так как основным триггером такого поведения является социальная адаптация, а не безусловный рефлекс.

В данной работе мы впервые указываем на одно важное исключение, когда представители высших животных демонстрируют коллективное по-

ведение, которое имеет даже большее сходство с явлением классической тепловой конвекции жидкости, чем биоконвекция микробов. Речь идет об адапционном поведении императорских пингвинов (лат. *Aptenodytes forsteri*) во время зимовки в Антарктиде. До последнего времени особенности жизненного цикла этого вида были изучены крайне плохо из-за трудного доступа в зону их проживания [6]. Кроме того, самое интересное происходит зимой, когда условия существования в ареале обитания императорских пингвинов становятся одними из самых жестких на планете. В прошлом веке результаты качественных наблюдений за животными во время редких экспедиций были обобщены в работе [7]. Здесь уже вскользь упоминается коллективная стратегия птиц по выживанию. В 2005 вышел документальный фильм «La Marche de l'Empereur» [8], который стимулировал дальнейшие исследования. В фильме впервые демонстрируется спонтанное возникновение «черепахи», под которой понимается плотно сжатая группа пингвинов (рис. 1). В последние годы появились результаты натуральных наблюдений в Антарктике, которые включают количественные измерения [9,10]. Показано, что животные при ухудшении погоды демонстрируют спорадический переход к «черепахе», состоящей из сотен (иногда тысяч) особей. Внутри плотно упакованной стаи устанавливается температура, достаточная для выживания

В данной работе мы предлагаем простую математическую модель, полученную в приближении сплошной среды, которая объясняет эффект внезапного оживления и возникновения внутреннего

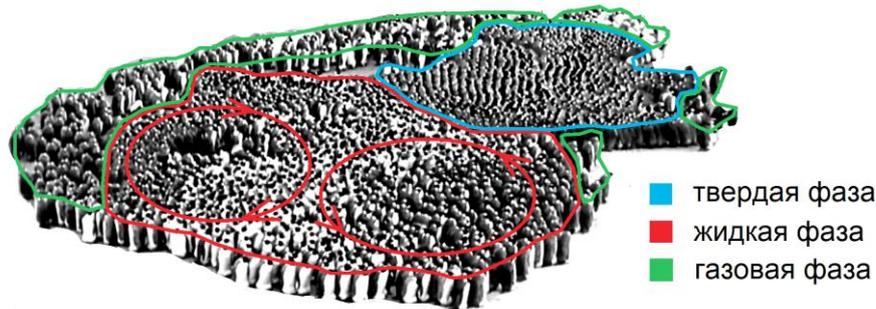


Рис. 1. Типичный пример коллективного поведения императорских пингвинов, при котором птицы собираются в большую стаю, которая называется «черепаша». Плотность упаковки стаи не везде одинаковая: разные части группы находятся в газовой (выделена зеленой линией), жидкой (красная линия) и твердой (синяя линия) фазах агрегатного состояния. Стрелки показывают двухвихревую циркуляцию в жидкой фазе. На рисунке представлена прорисовка кадра из фильма «La Marche de l'Empereur» [8]

коллективного движения пингвинов в плотной группе «черепаша».

2. Особенности зимовки императорских пингвинов в Антарктиде

Пингвины – вид бескрылых, водоплавающих птиц, которые живут в естественной среде только в землях южного полушария. Большинство пингвинов проводят приблизительно половину своей жизни в океане, а другую половину – на суше. Императорский пингвин – самый крупный представитель современных видов пингвинов. Полный рост взрослой особи может достигать 1.3 м, а вес до 50 кг. Его ареал из всех видов пингвинов заходит далее всего на юг. Гнездится на побережье Антарктиды, к югу от 67° южной широты [6]. Императорские пингвины – единственные животные, которые размножаются во время антарктической зимы. В этот период температура воздуха опускается ниже $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$, а скорость ветра может достигать 200 км/ч [6]. Птица отлично защищена индивидуально от холода: слой подкожного жира и три слоя жестких, очень компактно расположенных перьев (до 70 шт. в одном см^2), которые сохраняют теплоизоляцию.

Во время зимовки самки откладывают яйцо и покидают сушу, зимую в океане. Роль самца заключается в том, чтобы держать яйцо лапами, предохраняя его от контакта со льдом. Самцы уходят далеко от берега и не имеют возможности питаться более двух месяцев. В этот период пингвин поддерживает свой метаболизм за счет накопленного летом жира, но этого оказывается недостаточно, когда наступают особенно суровые заморозки и/или дует сильный ветер. Даже мощная индивидуальная защита от холода не помогает птице поддерживать постоянную температуру тела для нужного уровня метаболизма.

Наблюдения за императорскими пингвинами показывают, что в наиболее критические моменты

высживания птенцов они переключаются от индивидуального к коллективному поведению. Строго показано, что управляющими параметрами такого перехода являются температура окружающей среды и сила ветра [10]. На первом этапе пингвины собираются в «черепашу» (рис. 1). Во время сборки пингвины могут находиться в одном из трёх агрегатных состояний – газообразном, жидком и твёрдом. Причём, эти фазы могут сосуществовать в стае одновременно [10]. Например, на рис. 1 мы выделили несколько подгрупп пингвинов, которые могут быть отнесены к разным агрегатным состояниям. Хорошо видны кристаллическая решетка твёрдого состояния и циркуляция птиц в жидкой фазе. Условия смены агрегатных состояний изучены в [10], однако возможные фазовые переходы второго рода в литературе до сих не обсуждаются.

В последние годы было предложено несколько моделей [11–13], описывающих явление. Интерес исследователей сфокусирован либо на условиях начала сборки пингвинов в черепашу, либо на механизме уплотнения в группе. Например, в твёрдой фазе в среде животных каждые 30–60 секунд периодически бежит волна сжатия, модель возбуждения которой предложена в [11]. Процесс не связан с переносом массы пингвинов, но, по мнению авторов [11], позволяет уплотнить группу для более эффективного сбережения тепла. В работе [12] предложена модель коллективного теплового поля и исследуется вопрос о теплопотерях при групповом и индивидуальном поведении. Акцент в работе сделан на оптимизации формы структуры и равномерном распределении тепла между всеми пингвинами в зависимости от конфигурации. Наконец, работа [13] представляет собой любопытную попытку применить опыт пингвинов в качестве алгоритма для самоуправления стаей роботов.

Нетрудно заметить, что пока явление обсуждается специалистами, далекими от механики жидкости. В научных статьях даже не замечен факт внезапного оживления «черепаша» и возникновения

глобальной циркуляции (рис. 1), который хорошо виден в эпизодах научно-популярного фильма [8]. Данная работа призвана возместить этот пробел.

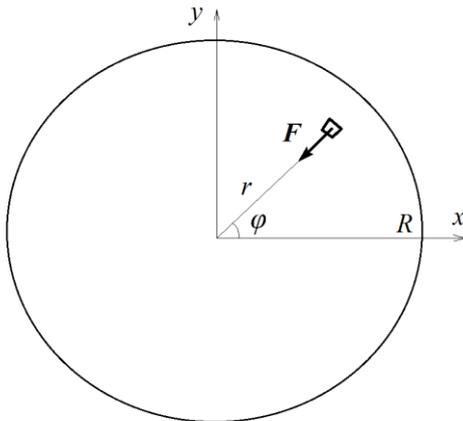


Рис. 2. Схематическое изображение плотной группы пингвинов в виде круга радиусом R . На каждый элемент сплошной среды действует центростремительная сила

3. Математическая модель

Рисунок 1 показывает, что «черепаха» из пингвинов может одновременно находиться в одном из трёх агрегатных состояний. В этом смысле плотная упаковка из птиц напоминает гранулированную среду, которая также может демонстрировать сосуществование фаз. Как известно [14], это существенно усложняет математическое описание системы, так как получить универсальное уравнение движения для среды из твердых частиц практически невозможно. Поэтому ограничим себя рассмотрением случая, когда «черепаха» представляет собой сплошную среду и находится в оживленном состоянии, что подразумевает возможность движения особей внутри группы.

Будем считать, что группа уже сформировалась и новые особи к ней не присоединяются. Для простоты будем полагать, что «черепаха» располагается на идеально плоском рельефе, имеет круглую форму радиуса R (рис. 2). Такое допущение вполне разумно, если предположить, что все факторы, нарушающие симметрию задачи (например, ветер), отсутствуют. Таким образом, выбор полярных координат является естественным для данной задачи.

Опираясь на данные наблюдений [10], можно сделать вывод, что тепловое поле $T(r, \varphi)$ является определяющим в механизме неустойчивости. Принимая во внимание, что каждый пингвин является точечным источником тепла, запишем уравнение теплопроводности в следующем виде:

$$\frac{\partial T}{\partial t} + (\mathbf{u} \cdot \nabla)T = \chi \Delta T - \omega \frac{\partial T}{\partial \mathbf{m}} + \frac{Q}{\rho_0 c_p}, \quad (1)$$

где $\mathbf{u}(r, \varphi)$ – скорость элемента среды, ρ_0 – плотность среды, Q – мощность источников тепла, χ и c_p – эффективные коэффициенты теплопроводности и теплоёмкости «черепахи». Второе слагаемое в правой части (1) описывает влияние ветра, дующего с постоянной скоростью $\mathbf{W} = \omega \mathbf{m}$, на тепловой факел, генерируемый пингвинами. Единичный вектор \mathbf{m} определяет здесь направление ветра.

Уравнение (1) может быть дополнено слагаемым, которое описывает диссипацию тепла в окружающее пространство. Такое допущение качественно не меняет конечный результат, но усложняет выкладки. Кроме того, можно предположить, что теплоотдача пингвина в воздух гораздо ниже, чем теплоотдача между птицами при их плотном контакте. Поэтому мы пренебрегаем этим слагаемым

Обсудим уравнение движения для жидкого диска. Примем во внимание, что пингвины на зимовке занимаются высиживанием птенцов. Это означает, что пингвин не может передать кому-то на время яйцо (у каждого есть своё) или положить его на лёд, потому что птенец сразу погибнет. Особь вынуждена всё время сохранять вертикальное положение, держать яйцо опорными лапами на весу и с помощью этих же лап, если требуется, перемещаться. В этом случае движение в принципе не может быть скоростным. Максимальная скорость движения на практике не превышает 0.2 м/с. Если же пингвин является частью плотной группы, то его движение еще медленнее. Таким образом, в физических терминах, мы имеем дело с безынерционным диссипативным движением элемента среды, которое удобнее всего описывать уравнением Дарси, выведенного для движения жидкости в пористой среде или ячейке Хеле-Шоу:

$$-\frac{1}{\rho_0} \nabla p - \frac{\nu}{K} \mathbf{u} + \mathbf{F} = 0, \quad (2)$$

где ν и K – эффективные коэффициенты вязкости и проницаемости среды, \mathbf{F} – объёмная сила, действующая на элемент в «черепахе». Таким образом, динамическое поведение каждой особи в задаче подчиняется Аристотелевой механике, в которой силы \mathbf{F} определяют скорость, а не ускорение тела.

Наша основная гипотеза заключается в том, что каждый пингвин, находясь в оживленном диске «черепахи», движется к максимальному значению температуры, которое в симметричной ситуации совпадает с центром диска. Реальный механизм срабатывания этой силы не совсем понятен. Вряд ли пингвин во время сборки плотной стаи идёт по градиенту температуры, скорее он визуальнo ориентируется на самую крупную группу (на начальном этапе формируется несколько мелких «черепах»), которые постепенно сливаются в одну

крупную). Находясь уже внутри стаи, птица может ориентироваться и по градиенту. На самом деле конкретный механизм не столь важен, важен финальный результат: в «черепахе» возникает эффективная объёмная сила, направленная к её центру:

$$\mathbf{F} = -g \left(T|_{r=0} - T(r) \right) \mathbf{r} , \quad (3)$$

где g – некоторый коэффициент соответствующей размерности $[\text{K}^{-1}\text{c}^{-2}]$. Согласно (3), желание пингвина попасть в центр «черепахи» становится тем выше, чем дальше он находится от её центра и чем менее комфортна его температура.

Подставляя силу (3) в уравнение (2) и переопределяя давление таким образом, чтобы абсорбировать градиентное слагаемое, получим следующее уравнение:

$$-\frac{1}{\rho_0} \nabla p - \frac{\nu}{K} \mathbf{u} + gT \mathbf{r} = 0 . \quad (4)$$

Мы получили интересное заключение: движение в оживленном диске «черепахи» сводится к уравнению тепловой конвекции жидкости, насыщающей самогравитирующий двумерный диск пористой среды. Причем, если интерпретировать (4) как уравнение конвекции, оно записано в приближении Буссинеска. Подобная задача рассматривалась для трёхмерного самогравитирующего шара однородной жидкости [15,16], так как она имеет очевидные приложения в планетологии и космологии. Задача о самогравитирующем пористом диске ранее не рассматривалась, так как сама постановка задачи, по-видимому, не выглядела реалистичной.

Обезразмеривая уравнения (1), (4) с помощью единиц R , R^2/χ , χ/R , $\nu\chi\rho_0/K$ и $(\nu Q/2\rho_0 c_p g K)^{1/2}$ соответственно для длины, времени, скорости, давления и температуры, получим систему безразмерных уравнений, определяющих тепловую конвекцию несжимаемой тепловыделяющей жидкости в самогравитирующем пористом диске:

$$\nabla \cdot \mathbf{u} = 0 , \quad (5)$$

$$\mathbf{u} = -\nabla p + G T \mathbf{r} , \quad (6)$$

$$\frac{\partial T}{\partial t} + (\mathbf{u} \cdot \nabla) T = \Delta T - \Omega \frac{\partial T}{\partial \mathbf{m}} + 2G , \quad (7)$$

где определились два критерия подобия задачи, содержащие все физические константы:

$$G = R^2 \sqrt{\frac{gKQ}{2\rho_0 c_p \nu \chi^2}} , \quad \Omega = \frac{R\omega}{\chi} . \quad (8)$$

Можно заметить, что безразмерный параметр G растёт квадратично с радиусом диска. Таким образом, можно предположить, что с ростом числа особей, включенных в «черепаху», энергетика стаи, как целого, будет увеличиваться. Будем

называть параметр G числом сборки «черепахи». Второй параметр в (8) описывает влияние ветра.

Сформулируем граничные условия задачи:

$$r = 1: \quad \mathbf{u} \cdot \mathbf{r} = 0 , \quad T = 0 , \quad (9)$$

где мы допустили касательные движения пингвинов вдоль границы. Такое допущение не является искусственным – движение особей вдоль границы «черепахи» действительно наблюдается [8].

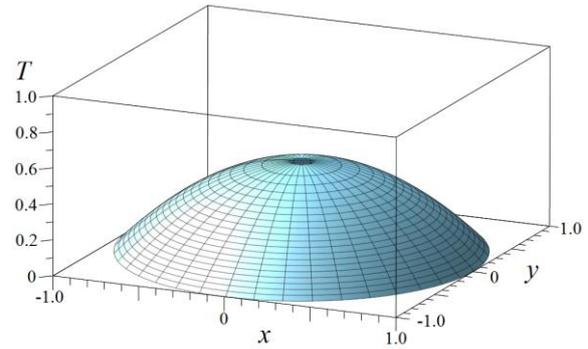


Рис. 3. Тепловое поле круглой «черепахи» в основном состоянии, когда пингвины не двигаются. Максимальное значение температуры достигается в центре группы. Параметр сборки равен $G = 1$. Ветер отсутствует $\Omega = 0$

Как обычно, кроме условий (9) в полярных координатах следует поставить стандартное условие ограниченности решения в точке $r = 0$.

4. Задача устойчивости

Система уравнений (5)–(7) с граничными условиями (9) и ограниченностью решения в $r = 0$ в отсутствие ветра $\Omega = 0$ допускает стационарное решение, которое описывает состояние жидкой, но неподвижной «черепахи». Будем называть такое состояние системы основным. Положим скорость пингвинов равной нулю и будем рассматривать тепловое поле, зависящее только от радиуса: $T_0(r)$. Тогда приходим к краевой задаче:

$$\frac{1}{r} \frac{d}{dr} \left(r \frac{dT_0}{dr} \right) + 2G = 0 , \quad T_0(1) = 0 . \quad (10)$$

В результате её решения получим:

$$T_0(r) = \frac{1}{2} G (1 - r^2) . \quad (11)$$

Как видно из рис. 3, учитывая, что пингвины являются однородными источниками тепла, максимальная температура в плотной неподвижной группе достигается в центре.

В случае наличия ветра неподвижное состояние оживленной «черепахи» не существует, так как осесимметричное решение не проходит через уравне-

ние (7). Это означает, что пингвины начинают движение при любом значении амплитуды ветра.

Запишем задачу для конечных возмущений основного состояния (11):

$$\begin{bmatrix} \mathbf{u}(t, r, \varphi) \\ T(t, r, \varphi) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ T_0(r) \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{v}(t, r, \varphi) \\ \theta(t, r, \varphi) \end{bmatrix}. \quad (12)$$

Подставляя (12) в уравнения (5)–(7) и вводя функцию тока в цилиндрических координатах

$$v_r = \frac{1}{r} \frac{\partial \psi}{\partial \varphi}, \quad v_\varphi = -\frac{\partial \psi}{\partial r}, \quad (13)$$

получим задачу

$$\Delta \psi - G \frac{\partial \theta}{\partial \varphi} = 0, \quad (14)$$

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} + \frac{1}{r} \frac{\partial(\psi, \theta)}{\partial(\varphi, r)} = \Delta \theta + G \frac{\partial \psi}{\partial \varphi}, \quad (15)$$

$$r=1: \quad \psi = 0, \quad \theta = 0. \quad (16)$$

Данная задача относится к классу задач с косимметрией [17,18], которая заключается в том, что для двух операторов задачи выполняется следующее интегральное соотношение:

$$\iint \psi \frac{\partial \theta}{\partial t} r dr d\varphi = 0, \quad (17)$$

где интегрирование ведется по всей круглой области. Прямое следствие косимметрии – вырождение стационарных решений, которые появляются в виде неоднородных однопараметрических семейств. Однако в задаче (14)–(16) свойство косимметрии проявляет себя формально, так как находится в тени непрерывной группы вращений, оставляющих задачу инвариантной. Любой поворот вокруг оси вращения порождает еще одно решение задачи. Поэтому все решения являются равноправными и нетривиальные свойства косимметрии в полной мере не проявляют себя. Далее мы не будем фокусировать внимание на свойстве (17) управляющих уравнений.

Линеаризуем уравнения (14)–(16) вблизи основного состояния:

$$\Delta \psi - G \frac{\partial \theta}{\partial \varphi} = 0, \quad (18)$$

$$\Delta \theta + G \frac{\partial \psi}{\partial \varphi} = 0, \quad (19)$$

$$r=1: \quad \psi = 0, \quad \theta = 0. \quad (20)$$

Можно заметить: если пара функций (ψ, θ) является решением задачи (18)–(20), то тогда и пара $(\theta, -\psi)$ также является решением. Таким образом, все критические значения числа сборки G вырож-

дены дважды, что является типичным следствием косимметрии и/или симметрии задачи (17).

Введем в рассмотрение комплексную функцию

$$\Phi(r, \varphi) = \psi(r, \varphi) + i\theta(r, \varphi). \quad (21)$$

Тогда задача (18)–(20) может быть сведена к следующему виду:

$$\Delta \Phi + iG \frac{\partial \Phi}{\partial \varphi} = 0, \quad \Phi(1, \varphi) = 0. \quad (22)$$

Критические значения числа сборки «черепахи» G для различных мод (n, l) циркуляции животных в стае

n	(n, l)	$G_{(n, l)}$	мода
0	(0, 1)	∞	
1	(1, 1)	14.67	
1	(1, 2)	49.22	
2	(2, 1)	13.21	
2	(2, 2)	35.45	
3	(3, 1)	13.57	
3	(3, 2)	31.75	
4	(4, 1)	14.40	
4	(4, 2)	61.16	

Будем искать решение задачи (22), учитывая правильную геометрию области:

$$\Phi(r, \varphi) = \zeta(r) e^{-in\varphi}, \quad (23)$$

где n – азимутальное волновое число. Подставляя (23) в (22) и делая замену переменной

$$X = r\sqrt{nG}, \quad (24)$$

получим для амплитуды ζ спектральную задачу

$$\frac{d^2 \zeta}{dX^2} + \frac{1}{X} \frac{d\zeta}{dX} + \left(1 - \frac{n^2}{X^2}\right) \zeta = 0, \quad \zeta(\sqrt{nG}) = 0, \quad (25)$$

общее решение которой запишем через функции Бесселя и Неймана n -го порядка:

$$\zeta(X) = C_1 J_n(X) + C_2 N_n(X). \quad (26)$$

Учитывая, что функция Неймана N_n неограниченна в точке $r=0$, коэффициент при ней C_2 положим нулю. Таким образом, условие разрешимости задачи (25) приводит к условию

$$J_n(\sqrt{nG}) = 0. \quad (27)$$

Каждая функция Бесселя n -го порядка согласно характеристическому уравнению (27) порождает ряд дискретных значений (нулей функции), которые соответствуют усложнению радиальной структуры течения. Будем нумеровать эти моды индексом l . В таблице показаны критические значения управляющего параметра G для первых девяти конвективных мод (n, l) . Первой модой, которая теряет устойчивость, является $(2, 1)$ – её кризис наступает при $G_{(2,1)} = 13.21$. Сразу вслед за ней возбуждается $(3, 1)$, затем $(4, 1)$. Таким образом, при постепенном увеличении параметра последовательно возникают циркуляции со всё большим числом азимутальных вихрей.

Интересно отметить, что одновихревая мода с азимутальной симметрией имеет абсолютную устойчивость (см. таблицу). Этот факт может быть легко объяснен с точки зрения биофизики: в рамках этой циркуляции не происходит периодическое погружение животных с холодного края стаи к её середине. Поэтому для целей выживания такая циркуляция бессмысленна.

5. Конечно-амплитудная циркуляция

Выразим уравнения (5)–(7) для естественных переменных через функцию тока (13), не выделяя основное состояние системы. Тогда получим:

$$\Delta\psi - G \frac{\partial T}{\partial \varphi} = 0, \quad (28)$$

$$\frac{\partial T}{\partial t} + \frac{1}{r} \frac{\partial(\psi, T)}{\partial(\varphi, r)} = \Delta T + G \frac{\partial \psi}{\partial \varphi} + 2G - \Omega \cos \varphi \frac{\partial T}{\partial r} - \Omega \frac{\sin \varphi}{r} \frac{\partial T}{\partial \varphi}, \quad (29)$$

$$r = 1: \psi = 0, \quad T = 0. \quad (30)$$

Уравнение (29) записано с учетом предположения, что ветер дует вдоль оси x .

Задача (28)–(30) решалась методом конечных разностей. Для записи уравнений в разностной форме вводилась сетка

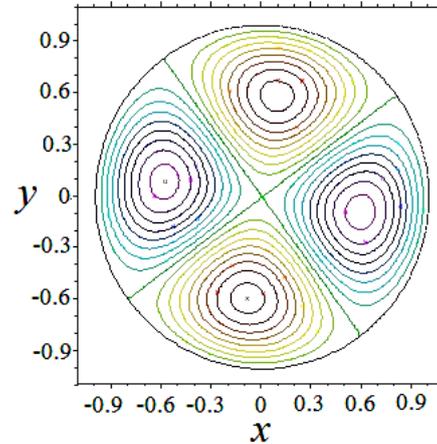
$$r_i = i \Delta r, \quad \varphi_j = j \Delta \varphi, \quad i = 0, \dots, N, \quad j = 0, \dots, L. \quad (31)$$

Использовалась явная схема, в которой устойчивость метода обеспечивалась переменным шагом по времени

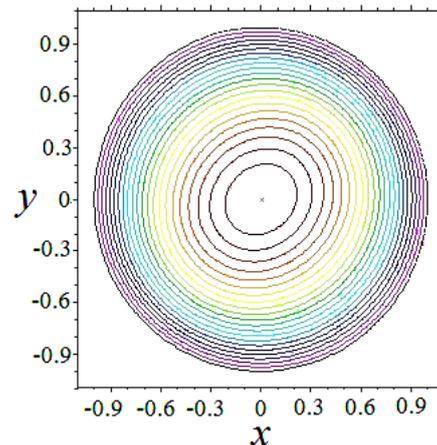
$$\Delta t = \frac{\Delta r^2}{2(2 + \max(|\Psi|))}. \quad (32)$$

Уравнение Пуассона (28) решалось итерационным методом с заданной точностью интегрирования 10^{-4} . В целом, задача является комфортной для численного анализа, уравнение Пуассона сходилось к решению за несколько (до 10) итераций на этапе выхода к стационарному решению и за 1–2

итерации при применении техники продолжения по параметру. Большинство результатов получено на сетке 21×121 , хотя и более крупные сетки давали приемлемые результаты. В качестве начального состояния задавались случайные возмущения функции тока с амплитудой не более 10^{-3} .



а



б

Рис. 4. Конечно-амплитудная стационарная неустойчивость при $G = 13.22$, $\Omega = 0$: а – функция тока; б – температура. Максимальное значение функции тока 10^{-2} . Синие и желтые вихри вращаются соответственно по часовой и против часовой стрелки

Результаты расчетов подтвердили выводы линейной теории: в отсутствие ветра $\Omega = 0$ вплоть до критического значения параметра сборки $G = 13.21$ все возмущения затухали. Сразу выше порога мягко возбуждалась циркуляция с четырьмя вихрями, приведенная на рис. 4.

При этом тепловое поле слегка искажается, так как амплитуда возмущений мала по сравнению с амплитудой основного состояния, приведенного на рис. 3. Расчеты показали, что решение отвечает мягкой зависимости от G . Обратим внимание также, что центры вихрей смещены к внешней стороне

диска. Это объясняется тем, что градиент температуры становится больше при приближении к краю области. Именно это генерирует неустойчивость. В центре области градиент температуры пологий, что препятствует раскачиванию неустойчивости (рис. 3, б).

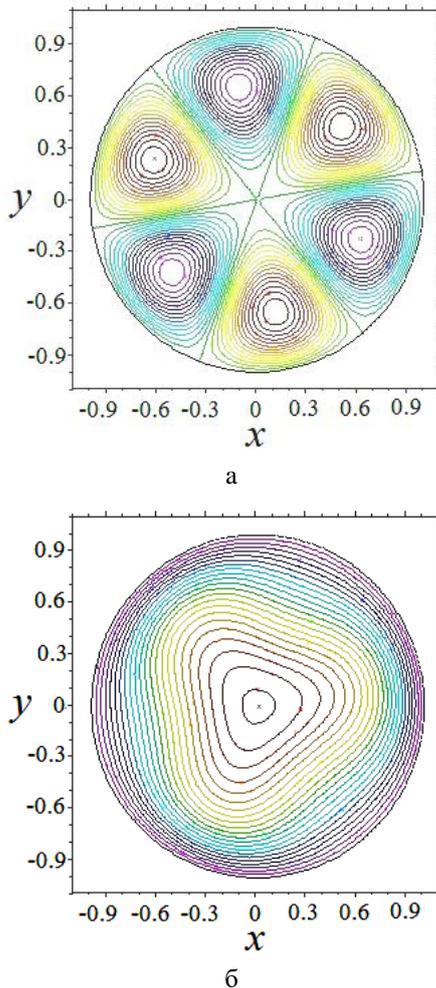


Рис. 5. Конечно-амплитудная стационарная неустойчивость при $G = 14.3$, $\Omega = 0$: а – функция тока; б – температура. Максимальное значение функции тока 0.9. Синие и желтые вихри вращаются соответственно по часовой и против часовой стрелки

Так как задача (28)–(30) в отсутствие ветра инвариантна по отношению к преобразованиям группы непрерывных поворотов, то любой сдвиг решения относительно оси симметрии порождает такое же полноправное стационарное решение. Поэтому ориентация вихрей на рис. 4 носит случайный характер и определяется начальным возмущением функции тока.

При увеличении управляющего параметра течение усложняется. Например, при $G = 14.3$ в системе наблюдается стационарная циркуляция с уже шестью симметричными вихрями (рис. 5). Здесь

искажения теплового поля в основном состоянии приобретают уже явный вид. Полученные результаты находятся в полном согласии с результатами линейного анализа предыдущего раздела.

При повышении параметра сборки все больше мод включаются в формирование неустойчивости, пока, наконец, выше значения $G = 19$ в системе не начинается нестационарная циркуляция. Первая колебательная мода представляет собой периодическую перестройку циркуляции, при которой последовательно возникают и исчезают 4-, 6- и 8-вихревые течения.

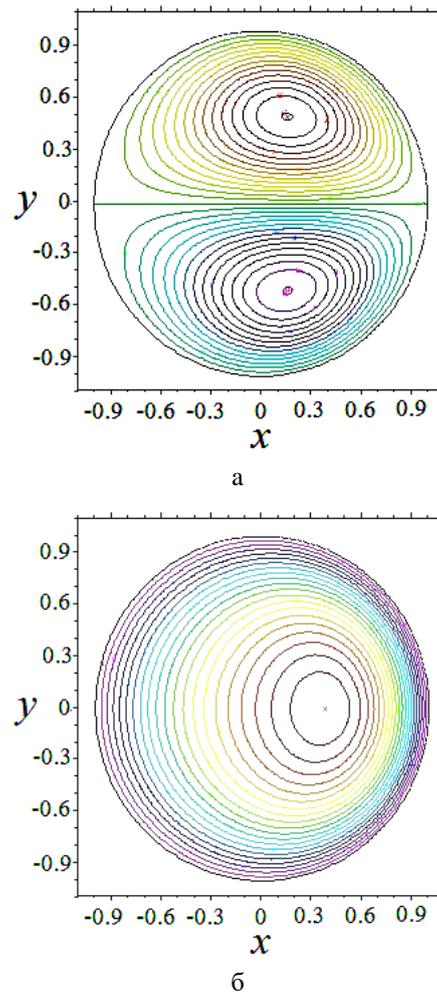


Рис. 6. Конечно-амплитудная стационарная неустойчивость при $G = 14.3$, $\Omega = 0.1$: а – функция тока; б – температура. Максимальное значение функции тока 1.7. Синие и желтые вихри вращаются соответственно по часовой и против часовой стрелки. Ветер дует вдоль оси x .

Можно задаться вопросом – реалистично ли достижение стадий колебательных циркуляций в «черепаше»? На наш взгляд, – да, вполне реалистично. Как видно из определения (8), параметр сборки «черепашки» квадратично зависит от характерного радиуса плотной стаи. Таким образом, сам

параметр G можно интерпретировать как площадь стаи или, переходя от континуального описания к дискретному, число особей в стае (если плотность упаковки постоянна). Это значит, что стая при $G = 13$, когда возникает простейшая циркуляция, и стая при $G = 19$, когда начинаются колебания, различаются по своему составу примерно на 46%. Присоединение новых птиц в таком количестве выглядит вполне допустимым событием, особенно если мы вспомним, что на первом этапе сборки формируется несколько конкурирующих «черепах», которые постепенно сливаются в одно крупное образование.

В случае появления ветра симметрия задачи нарушается. Численные расчеты показывают, что направление ветра задаёт предпочтительное направление, вдоль которого выстраивается центральная ось, разделяющая вихри. Сама циркуляция становится двухвихревой (рис. 6). При этом перестройка к двухвихревой циркуляции происходит при любой форме исходной конвекции (можно сравнить рис. 5 и 6). Ветер деформирует структуру и теплового поля, смещая его максимум в сторону от центральной точки.

6. Обсуждение и заключение

В распоряжении авторов не имеется достаточно данных, иллюстрирующих внезапное оживление «черепахи». Одно из достоверных свидетельств приведено на рис. 1. Мы видим двухвихревую циркуляцию, внезапно вспыхнувшую в части оживленной плотной стаи.

Интересно отметить, что двухвихревая циркуляция, хорошо видимая на фотографии рис. 1, уверенно воспроизводится в теоретической модели в случае сколь угодно малого ветра.

Сплошносредная модель, предложенная в данной работе, позволила объяснить возникновение спонтанной циркуляции в среде пингвинов, как непосредственный аналог возникновения тепловой конвекции в задаче Рэлея-Бенара. В данном случае аналогом Архимедовой (подъёмной) силы выступает желание каждого пингвина, находящегося на периферии «черепахи», согреться путём продвижения в центр стаи, где средняя температура выше, чем на краю диска. Линейный и нелинейный анализ уравнений модели показали, что при достижении некоторого критического значения параметра сборки стаи вязкие силы уже могут сдерживать эффективную подъёмную силу и начинается циркуляция пингвинов в стае (аналог тепловой конвекции). С точки зрения природы, такая циркуляция является вершиной справедливости, так как означает для стаи коллективное спасение от холода. В ходе циркуляции каждый член «черепахи» попеременно движется от её края к центру и обратно, при этом согреваясь в центре и временно теряя тепло на краю. Если бы стая не задействова-

ла этот механизм, то крайние птицы умирали бы от холода, что уменьшало бы размеры популяции и привело к постепенной смерти всего сообщества.

Авторам неизвестен другой подобный пример, когда бы высшие животные были бы включены в тепловую конвекцию в качестве элемента среды. Вероятно, это весьма редкое явление для высокоорганизованных существ, чьё поведение по большей части определяется не рефлексам, а приобретенными навыками. Тем ценнее данный пример, который демонстрирует единство законов природы на всех уровнях самоорганизации материи.

Авторы благодарны Министерству науки и высшего образования Российской Федерации за финансовую поддержку этой работы (проект № FSNM-2020-0026).

Список литературы

1. *Trenchard H., Perc M.* Energy saving mechanisms, collective behavior and the variation range hypothesis in biological systems: a review // *BioSystems*. 2016. Vol. 147. P. 40–66. DOI: 10.1016/j.biosystems.2016.05.010
2. *Hillesdon A. J., Pedley T. J.* Bioconvection in suspensions of oxytactic bacteria: linear theory // *J. Fluid Mech.* 1996. Vol. 324. P. 223–259. DOI: 10.1017/S0022112096007902
3. *Пригожин И., Стенгерс И.* Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. М.: Прогресс, 1986. 432с.
4. *Гершуни Г. З., Жуховицкий Е. М.* Конвективная устойчивость несжимаемой жидкости. М.: Наука, 1972. 392 с.
5. *Sumpter D. J.* Collective animal behavior. Princeton, USA: Princeton University Press, 2010. 312 p.
6. *Williams T. D.* The Penguins. Oxford: Oxford University Press, 1995. 295 p.
7. *Maho Y.* The emperor penguin: A strategy to live and breed in the cold: morphology, physiology, ecology, and behavior distinguish the polar emperor penguin from other penguin species, particularly from its close relative, the king penguin // *American Scientist*. 1977. Vol. 65. No. 6, P. 680–693.
8. *La Marche de l'Empereur.* Un film du Luc Jacquet. Paris, France: Buena Vista Home Entertainment, 2005. 1 электрон. опт. диск (DVD-ROM).
9. *Richter S., Gerum R. C., Schneider W., Fabry B., Le Bohec C., Zitterbart D. P.* A remote-controlled observatory for behavioural and ecological research: A case study on emperor penguins // *Methods Ecol. Evol.* 2018. Vol. 9. N. 5. P. 1168–1178. DOI: 10.1111/2041-210X.12971
10. *Richter S., Gerum R., Winterl A., Houstin A., Seifert M., Peschel J., Fabry B., Le Bohec C., Zitterbart D. P.* Phase transitions in huddling emperor

- penguins // *J. Phys. D.* 2018. Vol. 51. N. 21, 214002. DOI: 10.1088/1361-6463/aabb8e
11. Gerum R. C., Fabry B., Metzner C., Beaulieu M., Ancel A., Zitterbart D. P. The origin of traveling waves in an emperor penguin huddle // *New Journal of Physics.* 2013. Vol. 15. N. 12. 125022. DOI: 10.1088/1367-2630/15/12/125022
 12. Waters A., Blanchette F., Kim A. D. Modeling huddling penguins // *PLOS ONE.* 2012. Vol. 7. N. 11. DOI: 10.1371/journal.pone.0050277
 13. Dhiman G., Kumar V. Emperor penguin optimizer: A bio-inspired algorithm for engineering problems // *Knowledge-Based Systems.* 2018. Vol. 159. P. 20–50. DOI: 10.1016/j.knosys.2018.06.001
 14. Aranson I., Tsimring L. *Granular patterns.* Oxford, UK: Oxford University Press, 2009. 343 p.
 15. Бабский В. Г., Скловская И. Л. О возникновении конвекции в самогравитирующей жидкой сфере с внутренним нагревом // *Прикладная математика и механика.* 1971. Т. 35. № 6. С. 1000–1014.
 16. Тарунин Е. Л., Шарифулин А. Н. Надкритический режим тепловой конвекции в самогравитирующей сфере // *Гидродинамика.* 1976. № 6. С. 62–68.
 17. Юдович В. И. Косимметрия, вырождение решений операторных уравнений, возникновение фильтрационной конвекции // *Матем. заметки.* 1991. Т. 49. Вып. 5. С. 142–148.
 18. Bratsun D. A., Lyubimov D. V., Roux B. Cosymmetry breakdown in problems of thermal convection in porous medium // *Physica D.* 1995. Vol. 82. P. 398–417. DOI: 10.1016/0167-2789(95)00045-6
 7. Maho Y. The emperor penguin: A strategy to live and breed in the cold: morphology, physiology, ecology, and behavior distinguish the polar emperor penguin from other penguin species, particularly from its close relative, the king penguin. *American Scientist,* 1977, vol. 65, no. 6, pp. 680–693.
 8. *La Marche de l'Empereur.* Un film du Luc Jacquet. Paris, France: Buena Vista Home Entertainment, 2005, DVD-ROM.
 9. Richter S., Gerum R. C., Schneider W., Fabry B., Le Bohec C., Zitterbart D. P. A remote-controlled observatory for behavioural and ecological research: A case study on emperor penguins. *Methods Ecol. Evol.,* 2018, vol. 9, no. 5, pp. 1168–1178. DOI: 10.1111/2041-210X.12971
 10. Richter S., Gerum R., Winterl A., Houstin A., Seifert M., Peschel J., Fabry B., Le Bohec C., Zitterbart D. P. Phase transitions in huddling emperor penguins. *J. Phys. D: Appl. Phys.,* 2018, vol. 51, no. 21, 214002. DOI: 10.1088/1361-6463/aabb8e
 11. Gerum R. C., Fabry B., Metzner C., Beaulieu M., Ancel A., Zitterbart D. P. The origin of traveling waves in an emperor penguin huddle. *New Journal of Physics,* 2013, vol. 15, no. 12, 125022. DOI: 10.1088/1367-2630/15/12/125022
 12. Waters A., Blanchette F., Kim A. D. Modeling huddling penguins. *PLOS ONE,* 2012, vol. 7, no. 11, e50277. DOI: 10.1371/journal.pone.0050277
 13. Dhiman G., Kumar V. Emperor penguin optimizer: A bio-inspired algorithm for engineering problems. *Knowledge-Based Systems,* 2018, vol. 159, pp. 20–50. DOI: 10.1016/j.knosys.2018.06.001
 14. Aranson I., Tsimring L. *Granular patterns.* Oxford: Oxford University Press, 2009, 343 p.
 15. Babskii V. G., Sklovskaya I. L. On convection onset in a self-gravitating fluid sphere with internal heating. *Journal of Applied Mathematics and Mechanics,* 1971, vol. 35, no. 6, pp. 951–965. DOI: 10.1016/0021-8928(71)90099-2
 16. Tarunin E. L., Sharifulin A. N. Nadkriticheskiy rezhim teplovoi konveksii v samogravitiruyuschei sfere [Supercritical regime of thermal convection in a self-gravitating sphere]. *Gidrodinamika* [Hydrodynamics], 1976, no. 6. pp. 62–68. (In Russian).
 17. Yudovich V. I. Cosymmetry, degeneration of solutions of operator equations, and onset of a filtration convection. *Math. Notes Ac. Sci. USSR,* 1991, vol. 49, no. 5, pp. 540–545.
 18. Bratsun D. A., Lyubimov D. V., Roux B. Cosymmetry breakdown in problems of thermal convection in porous medium. *Physica D,* 1995, vol. 82, pp. 398–417. DOI: 10.1016/0167-2789(95)00045-6

References

Просьба ссылаться на эту статью в русскоязычных источниках следующим образом:

Брацун Д. А., Костарев К. В. Сплошносредная модель биоконвекции с центростремительной силой // Вестник Пермского университета. Физика. 2022. № 2. С. 36–46. doi: 10.17072/1994-3598-2022-2-36-46

Please cite this article in English as:

Bratsun D. A., Kostarev K. V. A continuum model of bioconvection with a centripetal force. *Bulletin of Perm University. Physics*, 2022, no. 2, pp. 36–46. doi: 10.17072/1994-3598-2022-2-36-46

Сведения об авторах

1. *Брацун Дмитрий Анатольевич*, д-р физ.-мат. наук, заведующий кафедрой прикладной физики, Пермский национальный исследовательский политехнический университет, Комсомольский проспект, д. 29, Пермь, 614990.
2. *Костарев Кирилл Владимирович*, аспирант, Пермский национальный исследовательский политехнический университет, Комсомольский проспект, д. 29, Пермь, 614990.

Author information

1. *Dmitry A. Bratsun*, Doctor of Physical and Mathematical Sciences, Head of the Department of Applied Physics, National Research Polytechnic University; 29, Komsomolsky prospekt, 614990, Perm, Russia
2. *Kirill V. Kostarev*, Postgraduate Student, Perm National Research Polytechnic University; 29, Komsomolsky prospekt, 614990, Perm, Russia