

СОЛИТОННОЕ И ПОЛУСОЛИТОННОЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ТАКСИСНЫХ ВОЛН

Цыганов М. А., Бикташев В. Н.

(Россия, Пущино; Великобритания, Ливерпуль)

Исследованы свойства нелинейных волн в математической модели “хищник-жертва” с таксисом. Нами показано, что для таких систем с положительным и отрицательным таксисом существует большая параметрическая область, для которой характерно квазисолитонное взаимодействие волн: сталкивающиеся волны проходят/отражаются друг сквозь друга, а также отражаются от непроницаемых границ. В численных экспериментах мы также демонстрируем новое волновое явление — полусолитонное взаимодействие: при столкновении двух волн одна аннигилирует, а другая продолжает распространение. Мы показали, что этот эффект зависит от “возраста” или, эквивалентно, “ширине” сталкивающихся волн.

Пространственно-временная организация в популяционных системах чаще всего описывается математическими уравнениями типа «реакция–диффузия». В то же время характерной особенностью живых систем является их способность реагировать на изменения окружающей среды, и, как следствие, направленное движение особей по отношению к внешнему стимулу — таксис. Включение в математические модели дополнительных членов, учитывающих таксис, более полно описывает биологические и экологические процессы, включая распространение эпидемий, бактериальные популяционные волны, клеточные агрегации [1–3].

Нами представлены результаты математического моделирования популяционных таксисных волн. На математической модели типа “хищник–жертва” исследованы свойства реакционно-диффузионно-таксисных волн (РДТВ) и реакционно-таксисных

волн (РТВ). В случае РДТВ пространственная эволюция популяционных таксисных волн управлялась следующими тремя процессами: положительный таксис хищника на градиент жертвы, отрицательный таксис жертвы на градиент хищника, а также диффузия обеих переменных. Для РТВ пространственная эволюция популяционных таксисных волн управлялась только положительным и отрицательным таксисом. В работах [4–6] нами было показано, что включение таксисных членов может радикально менять свойства волн в сравнении с хорошо исследованными чисто реакционно-диффузионными системами.

В настоящей работе мы рассматриваем математическую модель для одномерного случая следующего вида:

$$\begin{cases} \frac{\partial P}{\partial t} = f(P, Z) + D \frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + h_- \frac{\partial}{\partial x} P \frac{\partial Z}{\partial x}, \\ \frac{\partial Z}{\partial t} = g(P, Z) + D \frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} - h_+ \frac{\partial}{\partial x} Z \frac{\partial P}{\partial x}, \end{cases}$$

где $P(x, t)$ — плотность популяции жертвы, $Z(x, t)$ — плотность популяции хищника, коэффициенты диффузии P и Z считаем одинаковыми (D), $\partial/\partial x(P(\partial Z/\partial x))$ и $\partial/\partial x(Z(\partial P/\partial x))$ таксисные члены, h_- — коэффициент отрицательного таксиса P на градиент Z , h_+ — коэффициент положительного таксиса Z на градиент P . Функции локальной кинетики $f(P, Z)$ и $g(P, Z)$ аналогичны “реакционно-диффузионной” системы в модели Трускотт-Бриндли, описывающей популяционную динамику фитопланктона (P) и зоопланктона (Z) [7]:

$$\begin{cases} f(P, Z) = \beta P(1 - P) - ZP^2 / (P^2 + v^2), \\ g(P, Z) = \gamma ZP^2 / (P^2 + v^2) - wZ, \end{cases}$$

где β, γ, v, w — константы.

Известно, что такого рода кинетики демонстрируют “возбуждаемое” поведение, т.е. в случае реакционно-диффузионной системы (уравнение (1) при $h_- = h_+ = 0$) возможно распространение одиночной волны.

Для численной аппроксимации таксисных членов использовалась “upwind”-схема, предложенная нами в работе [5].

Кроме специально отмеченных случаев вычисления проводились при следующих значениях параметров: $\beta = 1$, $\nu = 0.07$, $w = 0.004$ для двух разных значениях γ : а) $\gamma = 0.01$, при котором возможно распространение чисто диффузионной волны (т.е. при $h_- = h_+ = 0$, $D > 0$); б) $\gamma = 0.016$, при котором невозможно распространение диффузионной волны при $h_- = h_+ = 0$, $D > 0$. Все переменные и параметры модели (1, 2) безразмерные.

На рис. 1 показаны профили популяционных волн, описываемых системой уравнений (1), в чисто реакционно-диффузионном случае (рис. 1а) и с добавлением таксисных членов (рис. 1б–г). Таксисные члены существенно изменяют профиль волны, причем коэффициент h_+ вносит значительно больший эффект, чем h_- . Если $h_- > 0$, а $h_+ = 0$, волны остаются той же формы, что и в чисто диффузионном случае с длинным и гладким плато. При $h_+ > 0$ в профиле волны переменной Z возникает явно выраженная немонотонность, а для волны переменной P характерны два профиля — “одногорбый” и “двугорбый”.

Рассмотрим механизм распространения в случае $D = 0$, $h_- = 0$, $h_+ > 0$. Пусть впереди волны система находится в устойчивом состоянии (P_0, Z_0) . Эффект локального увеличения плотности $P > P_0$ (передний фронт волны) приводит к потоку Z в направлении переднего фронта за счет положительного таксиса хищника на градиент жертвы. Таким образом перед передним фронтом волны возникает зона пониженной плотности Z , что в свою очередь приводит к нарушению устойчивого состояния системы в этой локальной зоне и, соответственно, к увеличению плотности P . Последовательность таких локальных потоков приводит к формированию осциллирующего переднего фронта, что наблюдается в численных экспериментах (рис. 1г, д). Аналитическая оценка осцилляции переднего фронта таксисной волны дана в работе [4].

Важным свойством таксисных волн являются сохранение их формы, амплитуды и скорости: после временного установления

не зависят от начальных условий. В этом они подобны автоволнам и отличаются от решений в консервативных системах.

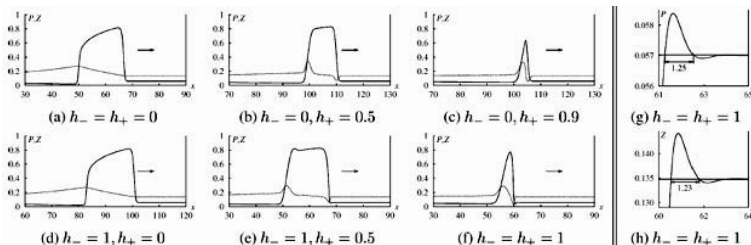


Рис. 1. Таксисные волны в системе (1) ($\gamma = 0.01$, $D = 0.04$, $\beta = 1$, $w = 0.004$) при различных коэффициентах h_+ . Толстые линии соответствуют P , тонкие — Z . (g,h) Осцилляции переднего фронта (теоретическое значение половины длины равно 1.256) [4], горизонтальными линиями показаны устойчивые значения P_0 и Z_0

Квазисолитонное взаимодействие таксисных волн. Мы обнаружили, что система уравнений (1) имеет большую область в параметрическом пространстве, для которой характерно квазисолитонное взаимодействие волн: сталкивающиеся волны проходят/отражаются друг сквозь друга, а также отражаются от непроницаемых границ. На рис.2 показаны результаты численных экспериментов на отрезке длины L с непроницаемыми границами ($\partial P/\partial x|_{x=0,L} = 0$ и $\partial Z/\partial x|_{x=0,L} = 0$). Две волны запускались из концов

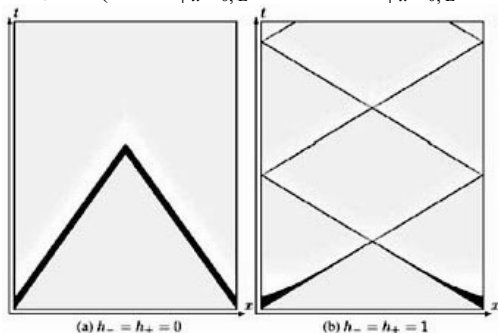


Рис. 2. Взаимодействие волн при различных таксисных коэффициентах h_+ . (a) аннигиляция волн; (b) квазисолитонный режим взаимодействия таксисных волн. В обоих случаях $D = 0.04$, $L = 500$, $t \in [0,3000]$

из концов отрезка, результаты представлены в пространстве (x,t) . Чисто диффузионные волны аннигилируют при столкновении (рис. 2a). При включении таксисных членов ($h_- = h_+ = 1$) наблюдается квазисолитонное взаимодействие

действие: волны проходят друг сквозь друга и затем отражаются от границ.

Солитонно-подобные взаимодействия наблюдаются в некоторых реакционно-диффузионных системах с возбудимой кинетикой (автоволны), как в численных [8–10], так и в натуральных экспериментах [11]. Такие взаимодействия в этих системах всегда ограничены узкой параметрической областью в районе границы между ждущим и колебательным режимами [10]. В отличие от автоволновых систем для таксисных волн характерна широкая область с солитонно-подобным взаимодействием, а также не требуется близость этой области к колебательному режиму (рис. 3). Отметим, что на рис. 3d показана зависимость поведения таксисных волн от h_- и h_+ при фиксированных $\gamma = 0.016$ и $D = 0.04$. Точка $h_- = h_+ = 0$ принадлежит области, в которой распространение волн невозможно.

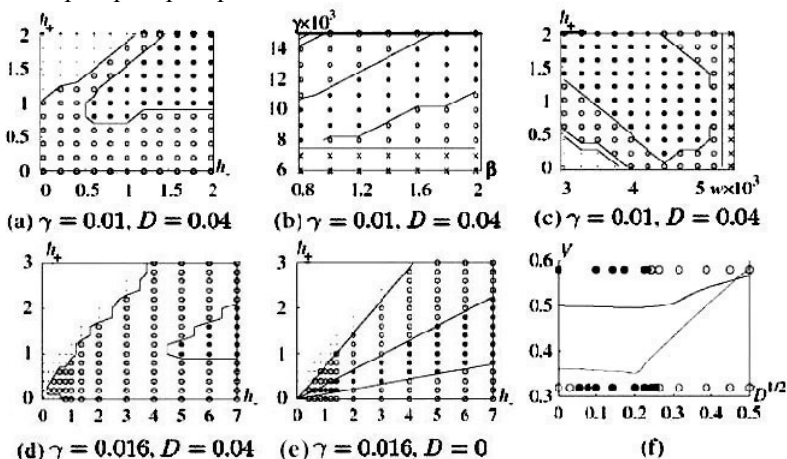


Рис. 3. Пространство параметров, соответствующих различным режимам распространения и взаимодействия таксисных волн: (a) $\beta = 1, w = 0.004$; (b) $h_+ = h_- = 1, w = 0.004$; (c) $\beta = 1, h_- = 1$; (d) и (e) $\beta = 1, w = 0.004$; (f) скорость распространения таксисных волн как функция $D^{1/2}$: сплошная линия — $\gamma = 0.016, h_- = 5, h_+ = 1$; пунктирная линия — $\gamma = 0.01, h_- = h_+ = 1$; ● — солитонное взаимодействие; ○ — устойчивое распространение импульсов с несолитонным взаимодействием; · — неустойчивое распространение; × — колебательный режим

Существенное отличие свойств таксисных волн от автоволн также и в зависимости скорости распространения таксисных волн от коэффициента диффузии D (рис. 3f). Полученная зависимость, очевидно, отличается от $\propto D^{1/2}$ закона в реакционно-диффузионных волнах. В реакционно-диффузионных системах эта зависимость всегда прямая. Нарушение линейной зависимости имеет место вблизи перехода между несолитонным и квазисолитонным режимами взаимодействия волн при столкновении.

Другим качественным отличием таксисных волн от автоволн является то, что даже в несолитонном режиме взаимодействия (рис. 4а–с) они не аннигилируют, как автоволны, а всегда проходят друг сквозь друга и только затем погибают/затухают (рис. 4f).

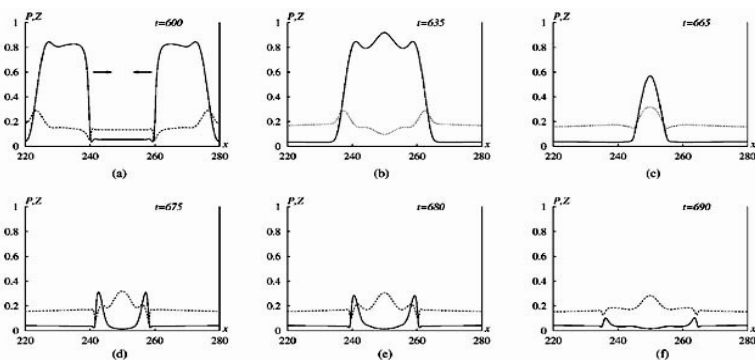


Рис. 4. Динамика несолитонного взаимодействия таксисных волн ($\gamma=0.01$, $D=0.04$, $h=2$, $h_+=0.85$)

Механизм квазисолитонного взаимодействия таксисных волн. Рассмотрим детально квазисолитонное взаимодействие таксисных волн для случая $\gamma=0.016$ и $D=0$ (рис. 5). Как отмечено выше, для таксисных волн в математической модели “хищник-жертва” характерно наличие низкого уровня “хищника” (Z) перед фронтом волны “жертвы” (P), т.к. “хищник” смещается по градиенту плотности “жертвы” за счет положительного таксиса. Это движение “хищника” направлено в обратную сторону по отношению движения “жертвы” (рис. 5а). Встреча двух волн жертв создает высокую плотность жертв (рис. 5а–с).

Высокая локальная плотность жертв в центре зоны столкновения притягивает хищников (рис. 5b,c). В свою очередь, локальный рост хищника вызывает “бегство” жертв (за счет отрицательного таксиса на градиента хищника) из центра зоны столкновения к границам этой зоны, где плотность хищника уже понижена. В результате происходит инвертирование градиентов популяций и формируются новые фронты на границах зоны столкновения (рис. 5c,d). Таким образом генерируются две новые (отраженные) таксисные волны (рис. 5e–h), которые постепенно восстанавливают свою нормальную амплитуду.

Квазисолитонное взаимодействие не является математической экзотикой: солитонно-подобное взаимодействие было получено *in vitro* при взаимодействии бактериальных популяционных волн [12].

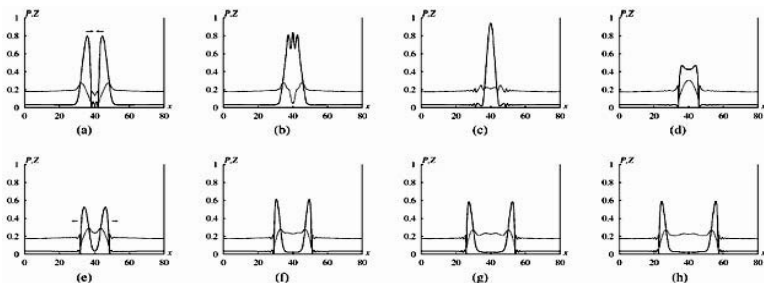


Рис. 5. Динамика квазисолитонного взаимодействия для $\gamma = 0.016$ и $D = 0$, $h_+ = 5$, $h_- = 1$. Интервал между кадрами $t = 5$

Полусолитонное взаимодействие популяционных таксисных волн. В работе [6] мы показали, что таксисные волны обладают еще одним уникальным свойством — полусолитонное (half-soliton) взаимодействие: при столкновении двух волн одна аннигилирует, а другая продолжает распространение.

Ключом к результатам, описанным далее, является обнаруженный следующий факт: структура таксисной волны и скорость распространения устанавливаются за относительно длинный временной интервал после инициации [6]. С другой стороны, тип взаимодействия стационарных волн, т.е. отражение или аннигиляция, также коррелирует с формой профиля этих волн [5, 6]. Так как форма профилей изменяется относительно долго

после инициации, мы предположили, что “возраст” волны должен влиять на режимы взаимодействия. Это предположение было проверено в численных экспериментах, представленных на рис. 6. Периодические волны были инициированы в одномерной среде с непроницаемыми границами. После отражения от правой границы отраженные таксисные волны взаимодействуют с периодическими волнами, идущими от левой границы. В зависимости от места столкновения наблюдается или квазисолитонные, или полусолитонные взаимодействия.

Для детального исследования этого явления мы искусственно подготовили волны разных “возрастов”. Были записаны волны в большой среде в определенные моменты времени в течение перехода к установившемуся режиму распространения. Затем мы устанавливали начальные условия так, что в одной половине среды размещена волна одного “возраста”, сдвинутая вдоль оси x , а в другой половине инвертированная волна другого “возраста”. Численные эксперименты показали, что полусолитонное взаимодействие имеет место, когда две сталкивающиеся волны существенно отличаются по ширине. Тонкой (более “старой”) волне сложнее пройти сквозь широкую (“молодую”) волну (рис. 7). Заметим, что так как сталкивающиеся волны отличаются друг от друга, то мы можем разделить “отражение” от “прохождения” волн, т.е. наиболее естественно интерпретировать квазисолитонное взаимодействие, как прохождение волн друг сквозь друга.

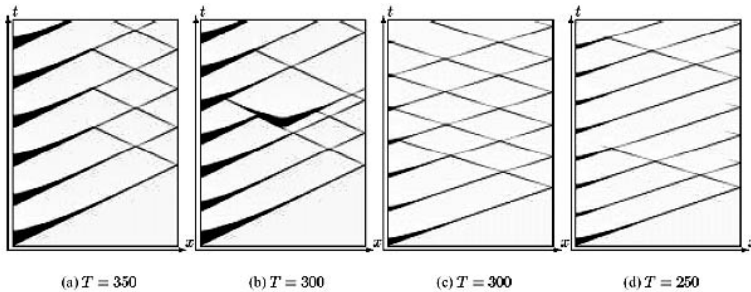


Рис. 6. Пространственно-временная динамика одномерных таксисных волн (1), периодически инициализируемых на левом конце с периодом T . $L = 250$, $t \in [0, 2000]$. (a) и (b) $\gamma = 0.01$, $D = 0.04$, $h_- = h_+ = 1$; (c) и (d) $\gamma = 0.016$, $D = 0$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$

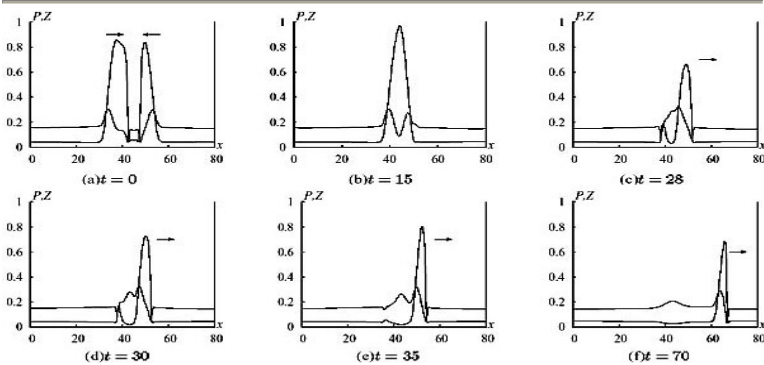


Рис. 7. Полусолитонное взаимодействие при столкновении двух таксисных волн разной ширины. Отношение ширины волн (левой к правой) на уровне $P = 0.4$ равно 1.6

Работа поддержана РФФИ, грант 03-01-00673.

Список литературы:

1. Иваницкий Г.Р., Медвинский А.Б., Цыганов М.А. От беспорядка к упорядоченности на примере движения микроорганизмов // Успехи физических наук. 1991. Т.161. №4. С.13–71.
2. Иваницкий Г.Р., Медвинский А.Б., Цыганов М.А. От динамики популяционных автоволн, формируемых клетками к нейроинформатике // Успехи физических наук. 1994. Т.164. №10. С.1041–1072.
3. Mittal N., Budrene E.O., Brenner M.P., and van Oudenaarden A. Motility of *Escherichia coli* cells in clusters formed by chemotactic aggregation // PNAS. 2003. V.100. №23. P.13259–13263.
4. Tsyganov M.A., Brindley J., Holden A.V., Biktashev V.N. Quasisoliton interaction of pursuit-evasion waves in a predator-prey system // Phys. Rev. Lett. 2003. V.91. №21. P.218102-1-4.
5. Tsyganov M.A., Brindley J., Holden A.V., Biktashev V.N. Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a predator-prey pursuit and evasion example // Physica D. 2004. V.197. №1–2. P.18–33.
6. Tsyganov M.A., Biktashev V.N. Half-soliton interaction of population taxis waves in predator-prey systems with pursuit and evasion // Phys. Rev. E. 2004. V.70. №3. P.031901–10.

7. Truscott J.E., Brindley J. Equilibria, stability and excitability in general class of plankton population models // Philos. Trans. R. Soc. A. 1994. V.347. P.703–718.
8. Petrov V., Scott S.K., Shott S.K., Showalter K. Excitability, wave reflection and wave splitting in a cubic autocatalysis reaction-diffusion system // Phil.Trans. R.Soc.A. 1994. V.347. P.631.
9. Kozek J., Marek M. Wave reflection in reaction-diffusion equations // Phys.Rev.Lett. 1995. V.74. №11. P.2134–2137.
10. Морнев О.А., Асланиди О.В., Алиев Р.Р., Чайлахян Л.М. Солитонный режим в уравнениях Фицхью-Нагумо: отражение сталкивающихся импульсов возбуждения // ДАН. 1996. Т.347. С.123–125.
11. Oertzen H., Mikhailov A.S., Rotermund H., Ertl G. Subsurface oxygen in the CO oxidation reaction on Pt: Experiments and modeling of pattern formation // J.Phys.Chem.B. 1998. V.102. P.4966.
12. Цыганов М.А., Крестьева И.Б., Медвинский А.Б., Иваницкий Г.Р. Новый режим взаимодействия бактериальных популяционных волн // ДАН. 1993. Т.333. №4. С.532–536.

SOLITON AND HALFSOLITON INTERACTIONS OF POPULATION TAXIS WAVES

Tsyganov M. A., Biktashev V. N.

(Russia, Pushchino; United Kingdom, Liverpool)

We have studied properties of non-linear waves in a mathematical model of a predator-prey system with taxis. We demonstrate that, for systems with negative and positive taxis there typically exists a large region in the parameter space, where the waves demonstrate quasi-soliton interaction; colliding waves can penetrate through each other, and waves can also reflect from impermeable boundaries. In this paper, we use numerical simulations to demonstrate also a new wave phenomenon — a half-soliton interaction of waves, when of two colliding waves, one annihilates and the other continues to propagate. We show that this effect depends on the “ages” or, equivalently, “widths” of the colliding waves.