

ИЗ ТЕКУЩЕЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Бифуркации бегущих волн в популяционных моделях с таксисом

Ф.С. Березовская, Г.П. Карев

Проводится последовательный анализ волновых режимов динамики концептуальной популяционной системы, описываемой полиномиальными моделями "реакция–таксис–диффузия" и "реакция–автотаксис–кросс-диффузия" при возрастании степеней функций реакции и таксиса (автотаксиса). Показано, что существование "подходящего" нелинейного таксиса может изменить характеристики волновых фронтов, привести к возникновению немонотонных волн: трейнов и импульсов, являющихся точными решениями модельной системы. Указаны параметрические критические точки, вблизи которых реализуется многообразие возможных волновых режимов модели, типы волн систематизированы в виде бифуркационных диаграмм. Это делает возможным разработку стандартных критериев приближения к "опасным границам". Обсуждаются возможности применения полученных результатов для описания "пульсирующих пятен плотности" в популяциях лесных насекомых, планктонных сообществ и др.

PACS numbers: 05.45.–a, 87.10. + e, 87.23.Cc

Содержание

1. Введение (1011).
 2. Описание моделей и постановка задачи (1012).
 3. Модели и автомодельные системы (1013).
 - 3.1. Модель (А). 3.2. Модель (В). 3.3. Волновые решения и фазовые кривые.
 4. Волновые режимы некоторых полиномиальных уравнений (А) (1014).
 - 4.1. Линеинные функции роста (модели мальтузианского типа).
 - 4.2. Квадратичные функции роста (модели логистического типа).
 - 4.3. Кубические функции роста (модели типа Олли). 4.4. О монотонных волновых решениях уравнения (А).
 - 4.5. Неполиномиальные модели.
 5. Волновые решения модели (В) и проблема образования паттернов (1020).
 6. Примеры (1021).
 7. Заключение (1022).
- Список литературы (1023).

1. Введение

Характерной особенностью живых систем является их способность реагировать на изменения окружающей среды и, в свою очередь, до некоторой степени изменять ее. Одним из простейших видов отклика является движение особей по направлению к внешнему стимулу (или от

него), называемое *таксисом*. Способность к неслучайным перемещениям особей, ведущим к улучшению условий местообитания и повышению коэффициента размножения, зафиксирована естественным отбором [1, 2]. Существенно, что интенсивность таксиса обычно зависит от плотности популяции.

Необходимость учета таксиса возникает при моделировании биофизических и экологических процессов: развития ткани, формирования колоний бактерий, динамики планктонного сообщества, распространения эпидемий, всплеск численности насекомых-фитофагов и т.п. (см., например, [3–12]).

Среди различных видов таксиса — термотаксис, фототаксис и т.д., одним из важнейших является *хемотаксис*, при котором происходит движение особей по направлению к веществу, называемому далее *аттрактантом*, которое продуцируется самими особями популяции. (Возможна и противоположная ситуация — движение от *репеллента*.) По-видимому, хемотаксис является одним из основных механизмов, приводящим к образованию устойчивых пространственно неоднородных распределений в виде "паттернов" или "пятен плотности" популяции, наблюдаемых, например, в популяциях насекомых, скоплениях амёб, планктонных сообществах и др. Можно предположить, что явление хемотаксиса лежит в основе так называемого эффекта Олли [13], при котором особи в разреженной популяции собираются в "пятна плотности" для повышения коэффициента размножения [14]. Такое поведение особей отражает *немонотонную* зависимость коэффициента размножения от плотности популяции [15, 16] и существование значения плотности, при которой коэффициент размножения максимален.

Типичными примерами популяций с аттрактантом являются популяции животных и насекомых, реагирующих на запах. В этом случае скорость пространственного

Ф.С. Березовская, Г.П. Карев. Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН, 117418 Москва, ул. Новочеремушкинская 69, Российская Федерация
Тел. (095) 332-69-90
Факс (095) 332-29-17
E-mail: faina@cepl.rssi.ru, gkarev@hotmail.com

Статья поступила 14 апреля 1999 г.

распространения аттрактанта может быть много больше, чем скорость перемещения особей. Однако представляет интерес и противоположная ситуация: например, для популяций лесных насекомых-ксилофагов аттрактантом служат листва или стволы деревьев, поврежденных насекомыми, так что аттрактант в этом случае неподвижен [15]. Другим примером являются некоторые планктонные сообщества, в которых скорость осаждения, выводящая аттрактант (детрит) из системы, существенно больше скорости случайных перемещений [17, 18].

Хемотаксис с неподвижным аттрактантом (или репеллентом) мы будем называть *автотаксисом*.

Модели пространственной динамики популяций с таксисом обычно описываются уравнениями "рост – диффузия – конвекция (таксис) – кросс-диффузия".

После основополагающих работ Колмогорова, Петровского, Пискунова [19], Тьюринга [20] и Патлака [3] уравнения "реакция – диффузия" являются одним из основных рабочих инструментов в различных задачах математической биологии и биофизики [21–27] (см. также обзоры [9, 10]).

Несколько менее известны в экологии широко исследуемые в биофизике модели типа "реакция – кросс-диффузия" (см., например, [7–10, 17, 18, 28]). Такие модели возникают при исследовании динамики моделей типа Лотки–Вольтерра, границы древесных популяций и в других задачах математической биологии [5, 8, 11, 29]; их отличает существенная нелинейность как коэффициента размножения, так и функции интенсивности направленных потоков.

Отметим, что интерес к таким моделям возрастает и среди "чистых" математиков, поскольку соответствующие уравнения обладают рядом интересных математических свойств (см. обзор [30]), часть которых использована в представленной статье.

2. Описание моделей и постановка задачи

В настоящей статье рассмотрены два класса моделей с таксисом: скалярные уравнения (А) и системы двух уравнений (В).

К первому классу относятся одномерные "феноменологические" уравнения, описывающие динамику нормированной плотности популяции $P(x, t)$:

$$P_t = F(P) + [H(P) + DP_x]_x, \quad D = \text{const}. \quad (\text{А})$$

Здесь t — время, x — координата одномерного физического пространства; функция $F(P)$ задает локальную кинетику популяции, функция $H(P)$ описывает на феноменологическом уровне направленный миграционный поток и называется *интенсивностью таксиса*; D — коэффициент диффузии, который предполагается постоянным (не уменьшая общности, считаем $D = 1$).

Модели второго класса "объясняют" возникновение таксиса, включая в себя явное описание динамики аттрактанта в рамках классических моделей популяций с хемотаксисом (см., например, [8, 31])

$$\frac{\partial P}{\partial t} = F(P) + \frac{\partial}{\partial x} \left[D(P, S) \frac{\partial P}{\partial x} - \Phi(P, S) \frac{\partial S}{\partial x} \right], \quad (\text{1})$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = T(P, S) + \frac{\partial}{\partial x} \left[\mu(P, S) \frac{\partial S}{\partial x} \right]. \quad (\text{2})$$

Кроме популяционной плотности $P(x, t)$ в эту модель входит концентрация $S(x, t)$ продуцируемого вещества — аттрактанта. При выводе модели (1), (2) предполагается, что поток особей складывается из двух составляющих — диффузионной, пропорциональной градиенту плотности $P(x, t)$, и направленной, пропорциональной градиенту концентрации аттрактанта $S(x, t)$, с коэффициентами диффузии $D(P, S)$ и кросс-диффузии $\Phi(P, S)$ соответственно. Локальная кинетика аттрактанта описывается функцией $T(P, S)$, μ — коэффициент диффузии аттрактанта.

В случае автотаксиса естественно пренебречь диффузионным членом в уравнении (2), считая $\mu = 0$. Предполагая также, что коэффициент диффузии D постоянен (и равен 1), получим систему — модель *популяции с аттрактантом*:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = F(P) + \frac{\partial}{\partial x} \left[\frac{\partial P}{\partial x} - \Phi(P, S) \frac{\partial S}{\partial x} \right], \quad (\text{В})$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = T(P, S),$$

являющуюся вторым объектом анализа в этой статье.

Наблюдаемые пространственные распределения плотности и соответствующие им решения моделей не обязательно являются стационарными. Большой интерес представляют автомодельные решения, в частности, решения типа "бегущие волны". Такие решения соответствуют движущимся с определенной скоростью пространственно неоднородным распределениям различных типов (см., например, [5, 32–37]).

Стандартным методом исследования "бегущих волн" является переход к автомодельной системе обыкновенных дифференциальных уравнений. Оказывается, что при этом "таксисные" и "кросс-диффузионные" члены не увеличивают размерность автомодельной системы (в отличие от "диффузионных").

В данной статье ставятся следующие задачи:

— описать все возможные волновые решения моделей (А) и (В), в частности, указать те из них, которые возникают вследствие существования нелинейного таксиса (автотаксиса);

— исследовать изменения характеристик бегущей волны (формы, скорости) в зависимости от вариации параметров модели.

Поставленные задачи полностью решены для некоторых *полиномиальных* моделей популяций. Такое ограничение обусловлено следующими соображениями.

Как правило, точный вид функций — скорости роста популяции $F(P)$ и интенсивности потока (таксиса) H в уравнении (А), а также скорости роста аттрактанта $T(P, S)$ и кросс-диффузионного коэффициента $\Phi(P, S)$ в модели (В) — неизвестен. Естественным подходом в условиях неполного знания функций является их представление в виде *полиномов минимально необходимой степени*, отвечающих разложению в ряд Тейлора в окрестности равновесных значений плотности — корней функции $F(P)$.

В статье последовательно рассмотрены случаи, когда в модели локальной динамики имеется одно, два или три положения равновесия. В соответствии с изложенным подходом это означает, что в окрестности исследуемых значений плотности функция роста $F(P)$ аппроксими-

руется полиномом первой, второй или третьей степени. Таким образом, мы приходим к трем известным моделям локальной популяционной динамики — обобщенным моделям Мальтуса, Ферхюльста и Олли, соответственно. При заданной функции роста F производится последовательный анализ волн плотности, возникающих в модели (А) в зависимости от возрастания степени полинома H .

В случае модели (В) относительно функций $\Phi(P, S)$ и $T(P, S)$ сделаны следующие предположения:

1) мультипликативность функций Φ и T : $\Phi(P, S) = \Phi_1(P)\Phi_2(S)$, $T(P, S) = T_1(P)T_2(S)$;

2) полиномиальность функции $R(P) = \Phi_1(P)T_1(P)$, называемой *интенсивностью автотаксиса*;

3) $\Phi_2(S)T_2(S) = \text{const} (\equiv 1)$.

Замечание. Последнее предположение, вызванное скорее техникой методов исследования модели, имеет, тем не менее, ясный "асимптотический" смысл — оно описывает уменьшение влияния аттрактанта S при чрезмерном его нарастании на динамику продуцента P . Такого типа зависимости применялись, например, в работах по исследованию динамики колоний бактерий [18, 38].

При исследовании модели (В), как и в случае модели (А), для каждой из перечисленных выше функций роста популяции F производится последовательный анализ возникающих волн плотности в зависимости от возрастания степени полинома $R(P)$.

3. Модели и автомодельные системы

3.1. Модель (А)

Решения уравнения (А) — бегущие волны, движущиеся с постоянной скоростью C вдоль пространственной координаты x , имеют вид

$$P(x, t) = P(x + Ct) \equiv p(\xi), \quad (C_1)$$

где $\xi = x + Ct$. Положительным скоростям C отвечает движение волны справа налево по x . Решения (C₁) удовлетворяют волновой (автомодельной) системе

$$\begin{cases} p_\xi = v, \\ v_\xi = -F(p) + vG(p), \end{cases} \quad (3)$$

в которой функция $G(p)$ выражается через функцию $H(P)$ и скорость движения волны C :

$$G(p) = C - H_p(p) \quad (4)$$

и является полиномом при полиномиальной функции интенсивности таксиса $H(P)$.

Вид функции $G(p)$ можно уточнить, если представить $H_p(p)$ в виде полинома: $H_p(p) = h_0 + h(p)$, где $h_0 = \text{const}$ — плотностно независимая составляющая интенсивности таксиса, а $h(p)$ — остальные члены разложения. Тогда $G(p) = C_h - h(p)$, где $C_h = C - h_0$ — относительная скорость бегущей волны. Таким образом, полином $G(p)$ зависит от относительной скорости волны C_h как от параметра.

3.2. Модель (В)

Решения "бегущие волны" модели (В)

$$P(x, t) = P(x + Ct) \equiv p(\xi), \quad S(x, t) = S(x + Ct) \equiv s(\xi) \quad (C_2)$$

удовлетворяют волновой автомодельной системе, которая, в силу условий 1)–3) раздела 2, принимает вид

$$\begin{cases} s_\xi = \frac{T_1(p)T_2(s)}{C}, \\ p_\xi = v, \\ v_\xi = -F(p) + vG(p). \end{cases} \quad (5)$$

Здесь

$$G(p) = C + \frac{R_p(p)}{C}, \quad R(p) = \Phi_1(P)T_1(P). \quad (6)$$

Заметим, что в системе уравнений (5) выделяется *независимая* подсистема из двух последних уравнений, имеющая вид волновой системы (3) (и также зависящая от скорости C как от параметра). Функция $G(p)$, входящая в эту систему, выражается через интенсивность автотаксиса $R(p)$ по формуле (6) и является полиномиальной в силу предположения 2) раздела 2.

Таким образом, модели популяций с "феноменологическим" таксисом и с автотаксисом обладают следующим замечательным общим свойством: исследование решений "бегущие волны" плотности популяции P как для модели (А), так и для модели (В) сводится к исследованию *автомодельной системы* обыкновенных дифференциальных уравнений (3) одного и того же типа. Различие заключается лишь в интерпретации получаемых результатов.

В качестве интересного примера рассмотрим случай, когда функция локального роста $F \equiv 0$. Оказывается, уже здесь введение в модель плотностно зависимого таксиса (автотаксиса) приводит к нетривиальным результатам. Одной квадратурой автомодельная система (3) сводится к уравнению

$$p_\xi = Cp - H(p) + c_1 \equiv Q_1(p) + c_1 \quad (7)$$

для модели (А) или к уравнению

$$p_\xi = Cp + \frac{R(p)}{C} + c_1 \equiv Q_2(p) + c_1 \quad (8)$$

для модели (В). В обоих уравнениях константа c_1 может быть вычислена из "начальных" (по ξ) условий и далее для простоты полагается равной нулю.

Если правые части уравнений (7) и (8) — функции Q_1 и Q_2 , являются константами или линейными полиномами, то уравнения не имеют ограниченных неоднородных решений на прямой $-\infty < \xi < \infty$. Но если Q_1, Q_2 — полиномы второй степени или выше, то ограниченные пространственно неоднородные решения могут существовать. При этом каждой паре соседних корней этих функций отвечает однопараметрическое семейство ограниченных монотонных волн-перепадов, максимальная амплитуда которых равна расстоянию между корнями.

Возвращаясь к исходным переменным, можем утверждать, что даже в простейшем случае нулевого локального роста плотностно зависимый таксис (автотаксис) может послужить причиной существования *неоднородных ограниченных* волновых режимов (см. пример 1 в разделе 6).

3.3. Волновые решения и фазовые кривые

Между ограниченными решениями "бегущие волны" $p(\xi)$ пространственной модели (А) (или (В)) и фазовыми

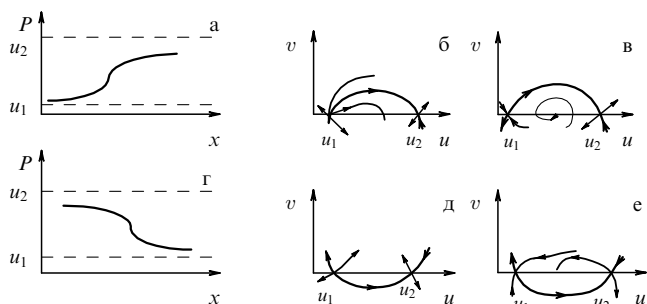


Рис. 1. Соответствие между ограниченными решениями "бегущие волны" системы (А) и фазовыми кривыми ее автомодельной системы. Волновые фронты (а, г) отвечают гетероклиническим фазовым кривым: сепаратриса из седла в узел, соответственно, верхнее (б) и нижнее (д) соединение; сепаратриса из седла в седло, соответственно, верхнее (в) и нижнее (е) соединение.

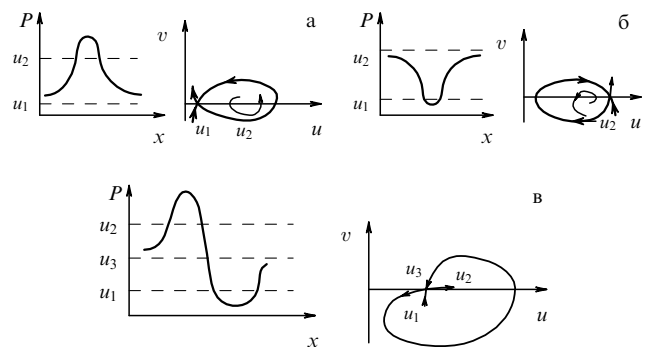


Рис. 2. То же, что на рис. 1. Волновые импульсы отвечают гомоклиническим фазовым кривым; (а, б, в) — соответственно, две малые и большая петля сепаратрис.

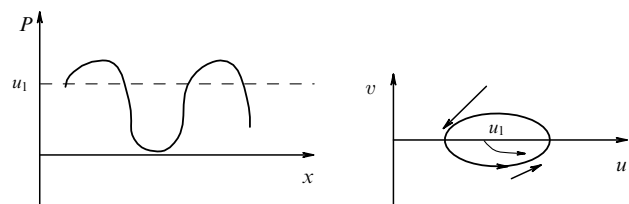


Рис. 3. То же, что на рис. 1, 2. Волновые трейны отвечают предельным циклам.

кривыми автомодельной системы (3) имеется известное (см., например, [25, 32, 39]) соответствие (рис. 1–3), которое сформулируем для наиболее важных случаев.

Предложение 1. Ограниченный волновой фронт \Leftrightarrow гетероклиническая кривая, волна-импульс \Leftrightarrow гомоклиническая кривая, волновой трейн \Leftrightarrow предельный цикл.

В силу этого утверждения описание всех возможных волновых решений уравнения (А) и системы (В), а также их перестройки при изменении параметров функций $F(P)$ и $H(P)$ (или $R(P)$), сводится к анализу фазовых кривых и бифуркаций в автомодельной системе, зависящей от "дополнительного" параметра — скорости распространения волн C .

Полагая функции F и G полиномами, рассмотрим поведение системы (3) в зависимости от параметров.

Заметим, что в форме (3) представляются *полиномиальные канонические системы* многих известных локальных бифуркаций (см., например, [40–46]). Такие канонические системы могут быть записаны в "абстрактных переменных" (y_1, y_2) с "абстрактными" же параметрами $\delta = (\delta_1, \dots, \delta_n)$:

$$\begin{aligned} y_1' &= y_2, \\ y_2' &= V(y_1, \delta) + y_2 W(y_1, \delta). \end{aligned} \tag{CS}$$

Бифуркация происходит в нулевой особой точке системы (CS) при нулевых значениях параметров δ , число параметров n совпадает с коразмерностью бифуркации. Бифуркационная диаграмма системы (CS) задает разбиение окрестности параметрической точки $(\delta_1, \dots, \delta_n) = (0, \dots, 0)$ на области с топологически различными фазовыми портретами.

Применение этих диаграмм для анализа волновых систем (3) совместно с Предложением 1 позволяет проследить появление, перестройки и исчезновение волновых решений моделей (А) и (В) при вариации параметров, а также при возрастании нелинейности интенсивности таксиса.

Ниже, в разделе 4, мы будем для определенности говорить об исследовании волновых решений уравнения (А) [47, 48].

4. Волновые режимы некоторых полиномиальных уравнений (А)

Для каждой заданной функции роста $F(P)$ — полинома степени не выше 3, укажем полиномиальную функцию таксиса $G(P)$ минимально возможной степени, при которой в модели возникают качественно новые (по сравнению с *моделью без таксиса*) волновые режимы.

4.1. Линейные функции роста (модели мальтузианского типа)

Пусть функция роста

$$F(P) = \alpha(P - \gamma), \quad \alpha > 0, \quad \gamma > 0.$$

Если таксис в уравнении (А) описывается кубическим полиномом $H(P)$, то $G(p)$ в системе (3) — квадратичный полином, который можно представить в виде

$$G(p) = C_h + bp + fp^2, \quad f \neq 0.$$

Сдвигом $(p - \gamma) \rightarrow p$ и переобозначением переменных $(p, v) \rightarrow (y_1, y_2)$ волновая система (3) с данными функциями F и G сводится к системе (CS) с функциями

$$V(y_1, \delta_1) = -\alpha y_1, \quad W(y_1, \delta_1) = \delta_1 + Ay_1 + fy_1^2, \tag{9}$$

где $A = b + 2f\gamma$ и $\delta_1 = C_h + b\gamma + f\gamma^2 \equiv G(\gamma)$.

Система (CS), (9), зависящая от одного параметра δ_1 — простая модификация модели Ван-дер-Поля (см., например, [40, 49]). Ее особая точка $(y_1, y_2) = (0, 0)$ устойчива для $\delta_1 < 0$ и неустойчива для $\delta_1 > 0$. При $\delta_1 = 0$ первая ляпуновская величина $l_1 \cong \alpha f$ отлична от нуля. Следовательно, в системе происходит бифуркация коразмерности 1 Андронова–Хопфа. При этом рождается (рис. 4) или гибнет один предельный цикл. Заметим теперь, что система (CS), (9) не имеет грубых предельных циклов для полинома G ниже второй степени.

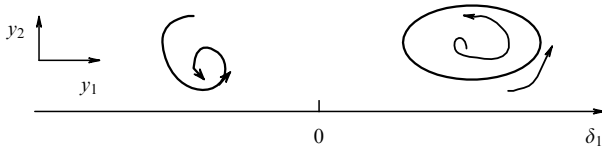


Рис. 4. Бифуркационная диаграмма системы $y_1' = y_2$, $y_2' = -\alpha y_1 + y_2(\delta_1 + Ay_1 + fy_1^2)$, $\alpha > 0$, $f < 0$. При $\delta_1 = 0$ особая точка $(y_1, y_2) = (0, 0)$ меняет устойчивость с рождением предельного цикла.

Согласно Предложению 1, предельному циклу волновой системы (3) при данных функциях F и G отвечает трейн переменной P в исходной модели (A) (см. рис. 3).

На основании проведенного анализа решений полиномиальной модели (A) с мальтузианской рождаемостью F можно сделать следующие выводы относительно волновой динамики популяции, описываемой этой моделью.

Существование в популяции зависящего от плотности таксиса, интенсивность которого H — полином не менее чем третьей степени, может привести к возникновению периодических ограниченных колебаний плотности, которые распространяются по пространству с постоянной скоростью.

4.2. Квадратичные функции роста (модели логистического типа)

Пусть теперь функция роста

$$F(P) = \alpha + \beta P - hP^2, \quad h \neq 0.$$

Частным случаем является логистическая функция $F(P) = hP(1 - P)$, $h > 0$.

При $H \equiv 0$ модель (A) с логистической функцией роста совпадает с известной моделью Фишера [11, 19, 50] (см. также [8]); в этой модели возможны лишь монотонные волны-перепады.

В общем случае функция F может иметь до двух различных неотрицательных корней:

$$F(P) = -h(P - u_1)(P - u_2), \quad h > 0,$$

где $0 \leq u_1 \leq u_2$. При этом в локальной системе существуют до двух равновесий — неустойчивое u_1 и устойчивое u_2 , а в волновой системе (3) — две особые точки, соответственно, топологический узел $(u_1, 0)$ и седло $(u_2, 0)$.

Пусть в модели (A) интенсивность таксиса H — квадратичный полином, так что в системе (3) G — линейный полином $G(p) = C_h + bp$ ($b \neq 0$).

Обозначим $u^* = \beta/(2h)$. Сдвигом $(p - u^*) \rightarrow p$ и переобозначением переменных $(p, v) \rightarrow (y_1, y_2)$ волновая система (3) с данными функциями F и G сводится к системе (CS) с функциями

$$V(y_1, \delta_1, \delta_2) = \delta_1 + hy_1^2, \quad W(y_1, \delta_1, \delta_2) = \delta_2 + by_1, \quad (10)$$

где $\delta_1 = -\alpha - \beta u^* + hu^{*2} \equiv -F(u^*)$, $\delta_2 = C_h + bu^* \equiv G(u^*)$.

Система (CS), (10) является модельной для бифуркации коразмерности 2 "двукратное нейтральное равновесие" [41] (см. также [40, 45]), которая происходит в нулевой особой точке $(y_1, y_2) = (0, 0)$ при нулевых значениях параметров δ_1 , δ_2 и произвольных фиксированных

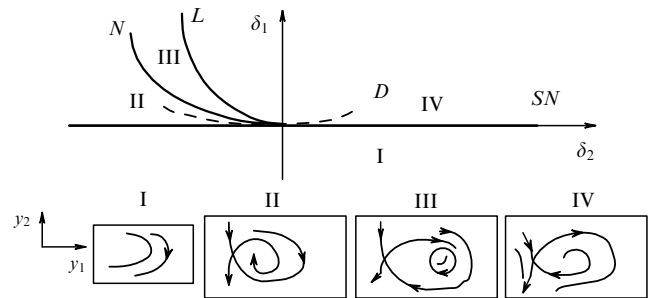


Рис. 5. Бифуркационная диаграмма системы $y_1' = y_2$, $y_2' = \delta_1 + hy_1^2 + y_2(\delta_2 + by_1)$, $h < 0$, $b > 0$. При пересечении граничной кривой SN на плоскости (y_1, y_2) появляются (исчезают) две особые точки — седло и узел (устойчивый при $\delta_2 < 0$, неустойчивый при $\delta_2 > 0$), на кривой D происходит (нетопологическая) перестройка узла в фокус, граничной кривой N отвечает бифуркация Андронова–Хопфа, граничной кривой L — существование петли сепаратрис седловой точки.

значениях коэффициентов h , b (рис. 5). В системе (3) при данных функциях F и G та же бифуркация происходит в двукратной точке $(u^*, 0)$, а бифуркационными параметрами являются $\delta_1 = -F(u^*)$, $\delta_2 = G(u^*)$.

Плоскость параметров (δ_1, δ_2) разбивается на четыре области топологически различных фазовых портретов. Границами областей служат:

- линия кратности SN ($\delta_1 = 0$), отвечающая существованию двукратного равновесия; пересечение этой линии влечет рождение двух равновесий — седла и узла. Последний при изменении параметров δ_1 , δ_2 становится фокусом. Этой нетопологической перестройке соответствует штриховая линия D на параметрическом портрете;

- линия нейтральности N , на которой в системе происходит бифуркация Андронова–Хопфа — рождение предельного цикла из фокуса;

- линия L , которой отвечает гомоклиническая кривая (петля сепаратрис) седла. Именно на этой кривой умирает предельный цикл, родившийся из нейтрального фокуса на линии N .

Замечание. Естественно, события можно трактовать и в "противоположном направлении": предельный цикл рождается из петли сепаратрис и при изменении параметров исчезает, "садясь" на фокус.

Из Предложения 1 следует, что каждой точке параметрических областей II и IV отвечает волновой фронт (см. рис. 1), причем монотонный в областях, ограниченных линиями SN и D ; точкам области III отвечает волновой трейн — пространственные колебания плотности вблизи значения $P = \gamma$ (см. рис. 3), волна-импульс отвечает границе L (рис. 2а).

Для интерпретации полученных решений в терминах популяционной плотности следует, разумеется, рассматривать лишь неотрицательные значения переменной p .

Исходя из проведенного анализа решений полиномиальной модели (A), можно сделать следующие выводы относительно волновой динамики популяции, описываемой этой моделью.

В популяции с логистической функцией рождаемости F под действием нелинейного таксиса могут возникнуть распространяющиеся по пространству с постоянной скоростью периодические колебания плотности, а также волна-импульс. Для этого интенсивность так-

сиса H должна быть квадратичной (или выше) функцией от плотности. При линейном таксисе в популяции существуют лишь пространственные волны-перепады, аналогичные популяционным волнам Фишера.

4.3. Кубические функции роста (модели типа Олли)

Пусть теперь функция роста — кубический полином общего вида

$$F(P) = \alpha + \beta_1 P + \beta_2 P^2 - hP^3, \quad h \neq 0.$$

Частным случаем является функция

$$F(P) = hP(P-l)(1-P), \quad 0 < l < 1, h > 0,$$

широко используемая в различных задачах, таких, как исследование динамики популяций типа Олли, распространение фронта пламени и т.д. (см., например, [11, 51, 52]).

Мы рассмотрим два варианта с разными знаками h в функции F и исследуем случаи, когда полином F в зависимости от значений параметров имеет от одного (u_1) до трех положительных корней ($u_1 \leq u_3 \leq u_2$). Это означает, что в локальной системе могут существовать от одного до трех равновесных состояний. При положительном коэффициенте h это, соответственно, *устойчивое равновесие* и *два устойчивых равновесия* и *одно неустойчивое* между ними. При отрицательном коэффициенте h имеет место дополнительная ситуация: *неустойчивое равновесие* и *два неустойчивых равновесия* и *одно устойчивое* между ними.

Пусть в модели (А) функция таксиса H такова, что в системе (3) G — квадратичный полином, который, как и в разделе 4.1, представим в виде

$$G(p) = C_h + bp + fp^2, \quad bf \neq 0.$$

Обозначим $u^{**} = \beta_2/(3h)$. Сдвигом $(p - u^{**}) \rightarrow p$ и переобозначением переменных $(p, v) \rightarrow (y_1, y_2)$ волновая система (3) с данными функциями F и G сводится к системе (СS) с функциями

$$\begin{aligned} V(y_1, \delta_1, \delta_2, \delta_3) &= \delta_1 + \delta_2 y_1 + h y_1^3, \\ W(y_1, \delta_1, \delta_2, \delta_3) &= \delta_3 + A y_1 + f y_1^2, \end{aligned} \quad (11)$$

где

$$\begin{aligned} \delta_1 &= -\alpha - \beta_1 u^{**} - \beta_2 (u^{**})^2 + h (u^{**})^3 \equiv -F(u^*), \\ \delta_2 &= -\beta_1 - 2\beta_2 u^{**} + 3h (u^{**})^2 \equiv -F_p(u^{**}), \\ \delta_3 &= C_h + b u^{**} + f (u^{**})^2 \equiv G(u^{**}), \\ A &= b + 2f u^{**}. \end{aligned}$$

Система (СS), (11) является канонической модельной системой для трех бифуркаций коразмерности 3 "трехкратное нейтральное равновесие" ("седло" при $h > 0$, "фокус" при $h < -q = A^2/8$, "эллиптический сектор" при $-q < h < 0$; предполагается, что f мало), происходящих в нулевой особой точке $(y_1, y_2) = (0, 0)$ при $\delta_1 = \delta_2 = \delta_3 = 0$ [44].

В волновой системе (3) при данных функциях F и G те же бифуркации происходят в трехкратной точке $(u^{**}, 0)$, а бифуркационными параметрами являются $\delta_1 = -F(u^*)$, $\delta_2 = -F_p(u^{**})$ и $\delta_3 = G(u^{**})$.

Рассмотрим случаи "седло" и "фокус", бифуркационные диаграммы которых приведены на рис. 6 и 7 соответственно [43, 44].

1) При $h > 0$ реализуется случай "седло". Окрестность бифуркационных значений параметров разбивается на 12 областей топологически различных фазовых портретов. В зависимости от параметров δ_1, δ_2 на плоскости (y_1, y_2) имеется от одной (седло с координатами $(u_1, 0)$) до трех (два седла – неседло с координатами $(u_1, 0), (u_3, 0), (u_2, 0)$) особых точек¹, $u_1 \leq u_3 \leq u_2$.

На рисунке 6 приведен срез параметрического портрета системы на плоскость (δ_3, δ_1) для типичного значения параметра δ_2 . Параметрическое пространство разбивается на двенадцать областей топологически различного фазового поведения; граничные поверхности² отвечают следующим бифуркациям:

SN_1, SN_2 — рождение (слияние) пары фазовых точек — седла и узла;

N — смена устойчивости неседловой особой точки;

DC — рождение (слияние) пары предельных циклов;

L_1, L_2 — гомоклиническая кривая каждой седловой точки;

SC_1, SC_2 — гетероклиническое соединение двух седловых точек.

Применяя Предложение 1, мы получаем описание волновых решений модели в каждой из параметрических областей и на границах между областями.

Обратим внимание на области VIII–XII: на соответствующих фазовых портретах имеются предельные циклы, которым в исходной модели отвечают бегущие трейны. Среди границ особый интерес представляют SC_1, SC_2 — им отвечают монотонные волны-перепады (рис. 1а, в, а также рис. 1г, е) в уравнении (А) с максимально возможной амплитудой (см., например, [25, 52]); подробное фазово-параметрическое исследование этих решений содержится в разделе 4.4.

На основании проведенного анализа решений полиномиальной модели (А) можно сделать следующие выводы относительно *волновой* динамики популяции с кубической функцией рождаемости F .

Рассматриваемая локально, такая популяция, в зависимости от параметров системы, может существовать либо в одном (устойчивом) равновесном состоянии u_1 , либо в двух устойчивых равновесных состояниях u_1 и u_2 (и неустойчивом u_3). В первом случае (область I параметрического портрета на рис. 6) *ограниченные пространственные волны плотности не возникают ни при каком таксисе*. В случае локальной бистабильности:

— при *линейной интенсивности таксиса H* имеются *лишь волны-перепады* (области II–VII параметрического портрета) с амплитудами $a_3 = u_3 - u_1, a_2 = u_2 - u_3$. Границам SC_1 и SC_2 отвечают волновые фронты с амплитудами $a_1 = u_2 - u_1$ (см. рис. 1);

— при *квадратичной H* *появляются волновые трейны* (в параметрических областях VIII, IX) — пространственные периодические колебания вокруг плотности u_3 с

¹ Термином "неседло" обозначаются и узел, и фокус, и центр, которыми может быть особая точка с положительным определителем якобиана в зависимости от параметров системы; в частности, при изменении параметров узел становится фокусом (эта нетопологическая бифуркация не отмечена на параметрическом портрете).

² На плоском срезе параметрического портрета, представленного на рис. 6, поверхности изображаются линиями, а линии их пересечения — точками.

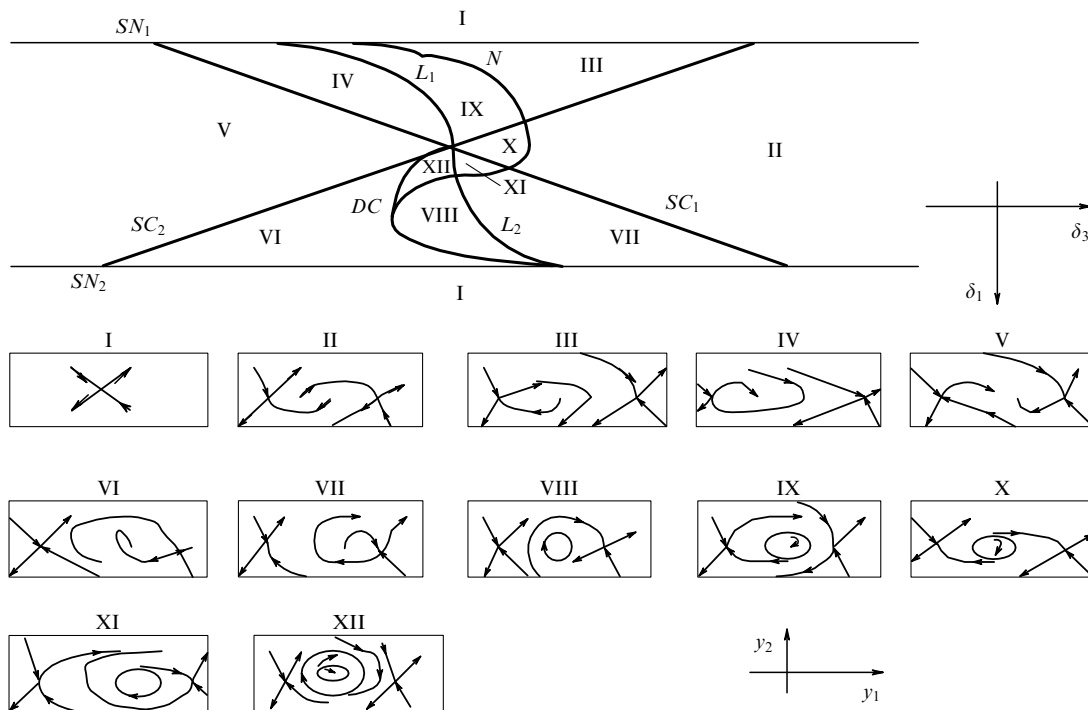


Рис. 6. Срез бифуркационной диаграммы системы $y'_1 = y_2, y'_2 = \delta_1 + \delta_2 y_1 + h y_1^3 + y_2 (\delta_3 + A y_1 - f y_1^2), h > 0, f > 0$ на плоскость (δ_3, δ_1) при фиксированном значении параметра $\delta_2 < 0$. На граничных кривых SN_1, SN_2 происходит появление (исчезновение) двух особых точек — седла и узла на плоскости (y_1, y_2) ; кривой N отвечает появление (исчезновение) предельного цикла вокруг фокуса; граничной кривой $L_1 (L_2)$ отвечает существование петли сепаратрис седла, охватывающей левое (правое) неседло; на границе $SC_1 (SC_2)$ происходит верхнее (нижнее) сепаратрисное соединение седел; на кривой DC происходит появление (исчезновение) двух предельных циклов на плоскости (y_1, y_2) .

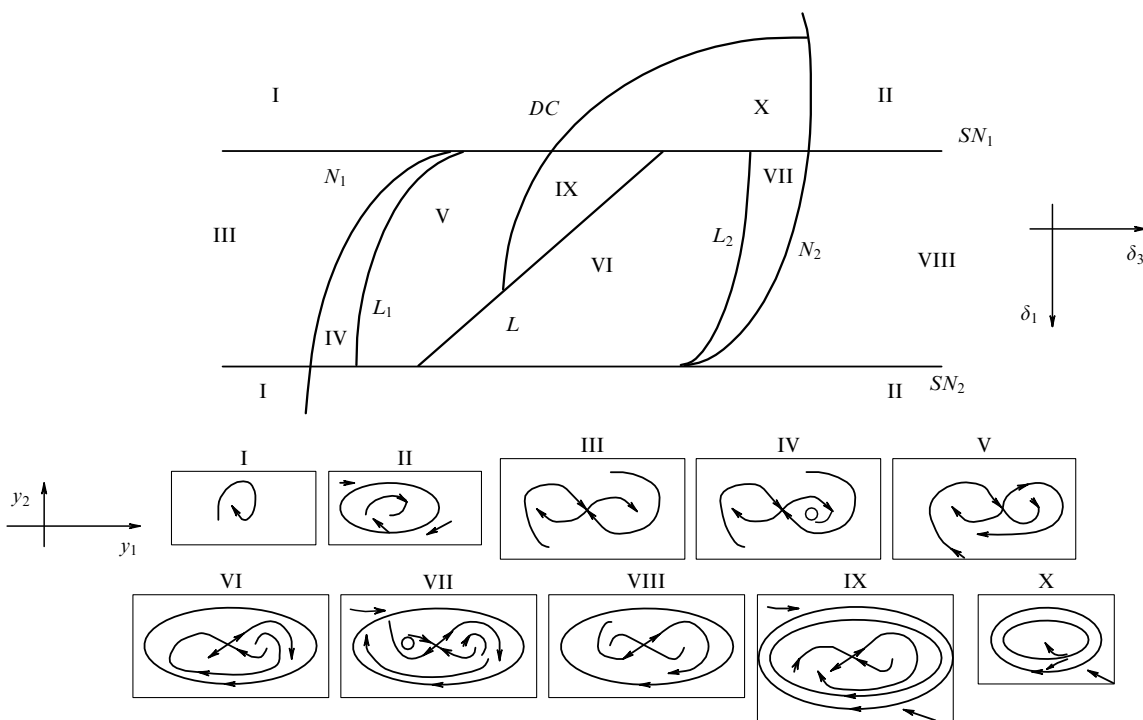


Рис. 7. Срез бифуркационной диаграммы системы $y'_1 = y_2, y'_2 = \delta_1 + \delta_2 y_1 + h y_1^3 + y_2 (\delta_3 + A y_1 - f y_1^2), 8h < -A^2, f > 0$ на плоскость (δ_3, δ_1) при фиксированном значении параметра $\delta_2 > 0$. Граничным кривым SN_1, SN_2 отвечает появление (исчезновение) двух особых точек на плоскости (y_1, y_2) ; кривой DC отвечает появление (исчезновение) двух предельных циклов; кривой N_1 (соответственно, N_2) отвечает бифуркация Андронова–Хопфа, происходящая с правым (левым) фокусом; граничным кривым L_1, L_2, L отвечают петли сепаратрис седловой особой точки, охватывающие соответственно правый, левый, оба фокуса.

амплитудой, меньшей, чем a_1 (см. рис. 3), а также волновые импульсы (рис. 2а, б) на параметрических границах L_1, L_2 ;
 — при кубической (и выше) H может появиться два разных волновых трейна (область XII на рис. 6)³ с разными амплитудами, но с одинаковой скоростью распространения.

2) Пусть теперь кубическая функция локального роста F имеет старший коэффициент $h < 0$, а интенсивность таксиса H такова, что в канонической системе (CS), (11) выполняется неравенство: $h < -A^2/8$. В зависимости от параметров δ_1, δ_3 на плоскости (y_1, y_2) имеется от одной (неседло с координатой $(u_1, 0)$) до трех (два седла — седло с координатами $(u_1, 0), (u_3, 0), (u_2, 0)$) особых точек (см. сноску¹), перестройки которых при изменении параметров и определяют параметрический портрет системы. В волновой системе реализуется бифуркация "фокус", при которой окрестность нулевой точки в пространстве параметров $(\delta_1, \delta_2, \delta_3)$ разбивается на десять областей топологически различных фазовых портретов. Срез параметрического портрета системы на плоскость (δ_3, δ_1) для "типичного" положительного значения параметра δ_2 представлен на рис. 7.

Граничные поверхности (см. сноску²) отвечают следующим бифуркациям:

SN_1, SN_2 — рождение (слияние) пары фазовых точек — седла и узла;

N_1, N_2 — смена устойчивости каждого фокуса;

DC — рождение (слияние) пары предельных циклов;

L_1, L_2 и L — образование разных петель сепаратрис седловой точки.

Основная особенность данной бифуркационной диаграммы по сравнению с предыдущими — существование "большой" петли сепаратрис седла, отвечающей границе L , и существование "большого" предельного цикла, охватывающего все три равновесия (в областях VI–IX параметрического портрета, а в области IX — даже двух таких циклов, устойчивого и неустойчивого). В работах [44, 53] доказано, что указанная гомоклиническая кривая появляется лишь при квадратичной (и большей степени) функции W в канонической системе (CS), (11).

Применяя Предложение 1, получаем описание волновых решений модели (А) в каждой из параметрических областей и на границах между областями. Основными волновыми решениями, очевидно, будут трейны (см. рис. 3), спектр которых очень широк.

Исходя из проведенного анализа решений полиномиальной модели (А), можно сделать следующие выводы относительно волновой динамики популяции с данной кубической функцией рождаемости F .

Локальная популяция с такой функцией рождаемости имеет либо одно, и притом неустойчивое, равновесие с плотностью u_1 или u_2 , либо три равновесия с плотностями $u_1 \leq u_3 \leq u_2$, из которых устойчивым является лишь одно, u_3 ; область его притяжения ограничена крайними равновесными плотностями u_1 и u_2 .

Таксис в такой популяции может заметно стабилизировать ее динамические режимы, "порождая" трейны плотности. Такие трейны реализуются в модели, даже если равновесие одно (области II, X, причем в последней — два трейна с разными амплитудами, но с одинаковой

скоростью движения вдоль пространственной переменной x). В случае трех равновесий в популяции могут существовать распространяющиеся с постоянной скоростью периодические колебания плотности вблизи равновесия u_2 с амплитудой $a_3 < u_2 - u_3$ (при параметрах из области IV), вблизи равновесия u_1 с амплитудой $a_1 < u_3 - u_1$ (область VII). Наконец, трейны с большой амплитудой $a_2 > u_2 - u_1$ существуют в областях VI–IX.

Границам L_1, L_2 и L отвечают волновые импульсы (рис. 2а–в). Отметим, что большой волновой импульс (с размахом, большим $u_2 - u_1$) может осуществляться лишь при кубической (и выше) интенсивности таксиса H (квадратичной и выше функции G в волновой системе (3)). Для существования импульсов и трейнов с малой амплитудой достаточно, чтобы интенсивность таксиса H была квадратичной.

Замечание. Бифуркация "трехкратное нейтральное равновесие — эллиптический сектор", реализующаяся в канонической системе (CS), (11) при $-q < h < 0$ не приводит к появлению в модели (А) новых ограниченных волновых решений по сравнению со случаем $h < -q$; более того, исчезает интересный и важный случай волны-импульса, отвечающий "большой петле сепаратрис".

4.4. О монотонных волновых решениях уравнения (А)

Монотонные волновые фронты играют особую роль среди решений модели (А), хотя бы потому, что они существуют в уравнениях "реакция–диффузия" и без таксиса (в отличие от "грубых" немонотонных волн). В автомодельной системе (3) волновым фронтам отвечают гетероклинические кривые, т.е. сепаратрисы седловых равновесий (см. рис. 1).

Рассмотрим два типа гетероклинических кривых: сепаратриса из седла в узел (рис. 1б, д) и сепаратриса из седла в седло (рис. 1в, е).

Кривая первого типа, "сепаратриса из седла в узел", не является бифуркационной: если такое соединение происходит для некоторых фиксированных значений параметров модели, то оно, вообще говоря, сохраняется и для близких параметрических значений. Решения этого типа реализуются в модели (А) уже при квадратичной (логистической) функции F , рассмотренной в разделе 4.2 [8, 19, 32, 39, 50].

Кривая второго типа, "сепаратрисное соединение двух седел", отвечает нелокальной бифуркации в волновой системе (3); на параметрическом портрете системы ей соответствует граница между параметрическими областями. Для ее реализации функция локальной рождаемости F должна быть по крайней мере кубической. Соответствующая модель рассмотрена в разделе 4.3, случай 1) ($h > 0$). Отметим, что для $H \equiv 0$ такая кривая найдена в известной работе [52] (см. также [25, 32, 39]).

Мы рассмотрим оба варианта гетероклинических кривых и поставим задачу их описания для системы (3) с квадратичной и кубической функциями F .

Решение этой задачи позволяет оценить влияние таксиса на форму соответствующей волны-перепада и скорости ее распространения в моделях (А) и (В).

Представим систему (3) в виде уравнения

$$\frac{dv}{dp} = -\frac{F(p)}{v} + G(p), \quad (12)$$

³ Здесь выражение "может появиться" означает "может появиться при значениях параметров из соответствующих областей параметрического портрета".

где функция G линейна:

$$G(p) = C_h + bp, \quad b \neq 0. \tag{13}$$

Пусть u_1, u_2 — корни полинома F , из которых один (например, u_1), отвечает седловой точке $(u_1, 0)$. Точка $(u_2, 0)$ представляет собой узел, если F квадратичный, и седло, если F кубичный полином (в этом последнем случае обязательно существует точка $(u_3, 0)$ — узел, лежащий между двумя седлами: $u_1 \leq u_3 \leq u_2$).

Будем искать гетероклиническую кривую, соединяющую точки $(u_1, 0)$ и $(u_2, 0)$ в виде параболы $v = v(p)$:

$$v = k(p - u_1)(p - u_2). \tag{14}$$

а) Пусть F — квадратичный полином $F(p) = \alpha + \beta p - hp^2$, представленный в виде

$$F(p) = -h(p - u_1)(p - u_2). \tag{15}$$

Дифференцируя (14) и подставляя результат в уравнение (12), с учетом (13), (15) получаем соотношение

$$k[2p - (u_1 + u_2)] = \frac{h}{k} + C_h + bp. \tag{16}$$

Откуда, приравнявая коэффициенты при одинаковых степенях p и замечая, что $u_1 + u_2 = \beta/h$, имеем

$$k = \frac{b}{2}, \quad C_h = -\frac{h}{k} - k(u_1 + u_2) \equiv -\frac{2h}{b} - \frac{\beta b}{2h}. \tag{17}$$

Соотношения (14), (17) задают уравнение гетероклинической кривой системы (3), (13), (15), а с учетом (C_1) — точное волновое решение системы (A), (13), (15) вместе с относительной скоростью C_h распространения соответствующей волны-перепада вдоль пространственной переменной x . Эта волна, как уже отмечалось выше, "одна из многих", которые существуют при вариации параметра β . Следовательно, формулы (17) позволяют оценить характеристики целого семейства волновых фронтов, куда входит и волна (14).

Заметим теперь, что частный случай решения (14), (17) найден Марри [8] при чисто логистической локальной рождаемости: $F(p) = p(1 - p)$ и функции $G(p) = bp$.

б) Пусть F — кубический полином

$$F(p) = \alpha + \beta_1 p + \beta_2 p^2 - hp^3, \quad h > 0,$$

имеющий корни $u_1 \leq u_3 \leq u_2$ и представленный в форме:

$$F(p) = -h(p - u_1)(p - u_2)(p - u_3). \tag{18}$$

Будем искать сепаратрису, соединяющую седла $(u_1, 0)$, $(u_2, 0)$, в виде (14). Аналогично предыдущему, получаем систему для отыскания k и C_h :

$$2k^2 - bk - h = 0, \quad k^2(u_1 + u_2) + kC_h - hu_3 = 0. \tag{19}$$

Так как корни u_1, u_2, u_3 полинома $F(p)$ связаны соотношением

$$u_1 + u_2 + u_3 = \frac{\beta_2}{h},$$

то получаем систему

$$\begin{cases} k^\pm = \frac{b \pm \sqrt{b^2 + 8h}}{4}, \end{cases} \tag{20}$$

$$\begin{cases} C_h = \frac{hu_3}{k^\pm} - k^\pm \left(\frac{\beta_2}{h} - u_3 \right), \end{cases} \tag{21}$$

$$\begin{cases} \alpha + \beta_1 u_3 + \beta_2 u_3^2 - hu_3^3 = 0. \end{cases} \tag{22}$$

Здесь коэффициент k^+ отвечает случаю $v < 0$, т.е. нижнему соединению седел на фазовом портрете (рис. 1е), а k^- — случаю $v > 0$ (верхнее соединение, рис. 1в).

Система (14), (20)–(22) полностью определяет искомую гетероклиническую кривую системы (3), (13), (18), а учитывая (C_1) , — точное волновое решение уравнения (A), (13), (18) вместе с относительной скоростью C_h распространения соответствующей волны-перепада вдоль пространственной переменной x .

Напомним, что $G(p) = C - H_p(p)$. Таким образом, для случая $G(p) = C$ формулы (20)–(22) совпадают с формулами, полученными в [52]. Кроме того, система (20)–(22) позволяет оценить влияние таксиса на скорость распространения монотонной волны, соответствующей гетероклинической кривой (14). В формулах (20), (21) функция H "представлена" коэффициентом b . Из системы (14), (20)–(22) получаем

$$v = K(p - u_1)(p - u_2), \tag{23}$$

$$C_h = C_0 + k_1 b + o(b),$$

$$K = k_0^\pm + \frac{b}{4} + o(b^2).$$

Здесь $k_0^\pm = \pm \sqrt{h/2}$ — коэффициент при параболе, которой является гетероклиническая кривая системы (3) для $b = 0$, $C_0 = \pm(3u_3 h - \beta_2)/\sqrt{2h}$ — скорость волны, соответствующей этой кривой в пространственной модели, коэффициент $k_1 = -(u_3 + \beta_2/h)/4$.

Отметим теперь, что при квадратичной $G(p) = C_h + bp + fp^2$ (коэффициент $f \neq 0$), гетероклиническая кривая, соединяющая седла, перестает быть параболой вида (14). В этом случае удается оценить форму волны и скорость ее распространения при малых f .

Замечание. Предложенный подход позволил нам решить важную задачу теории бифуркаций: найти параметрическую поверхность, отвечающую нелокальной бифуркации — гетероклиническому соединению двух седел, в канонической трехпараметрической системе (CS), у которой функции V и W имеют вид (11):

$$V(y_1, \delta_1, \delta_2, \delta_3) = \delta_1 + \delta_2 y_1 + h y_1^3,$$

$$W(y_1, \delta_1, \delta_2, \delta_3) = \delta_3 + A y_1 + f y_1^2, \quad h > 0.$$

Для $f \neq 0$ при $\delta_1 = \delta_2 = \delta_3 = 0$ в этой системе реализуется бифуркация коразмерности 3 "седло", бифуркационная диаграмма приведена на рис. 6.

При тех значениях параметров (δ_1, δ_2) , для которых функция V имеет три корня, система (CS) имеет равновесия — два седла и неседло. Для всех значений коэффициентов A, f в параметрическом пространстве $(\delta_1, \delta_2, \delta_3)$ имеются бифуркационные поверхности SC_1 и SC_2 , которыми на фазовой плоскости отвечают сепаратрисы, идущие из седла в седло (соответственно, верхнее и нижнее соединение) [44, 53]. Используя формулы (14), (20)–(22), получим точное аналитическое описание этих поверхностей для случая $f = 0$.

У данной функции V корни связаны соотношением $u_1 + u_2 + u_3 = \beta_2 = 0$, и система (20)–(22) принимает вид

$$\begin{cases} \delta_1 + \delta_2 u_3 + h u_3^3 = 0, \\ \delta_3 = \frac{h u_3}{k^\pm} + k^\pm u_3, \\ k^\pm = \frac{A \pm \sqrt{A^2 + 8h}}{4}. \end{cases} \tag{24}$$

Для фиксированных коэффициентов A и h три уравнения, составляющие систему (24), определяют зависимость между *пятью* "переменными" $\delta_1, \delta_2, \delta_3, u_3, k^\pm$. Значит, система (24) задает поверхность (точнее, две поверхности — для k^+ и k^-) в этом пятимерном пространстве. Проекция этих поверхностей в пространство параметров $(\delta_1, \delta_2, \delta_3)$ и являются искомыми границами SC_1 и SC_2 , которые отображаются кривыми на рис. 6.

4.5. Неполиномиальные модели

В общем случае, когда функции роста и таксиса не являются полиномами, но имеют достаточную гладкость, в автомоделной системе при определенных значениях параметров могут реализовываться те же бифуркации, что и в полиномиальных системах. Тогда соответствующая структура фазово-параметрического портрета наблюдается в некоторой окрестности этих значений параметров. (При этом говорят, что системы имеют одинаковый "организующий центр".) Разумеется, вне этой окрестности в системе могут возникать и другие бифуркации [54].

Для нахождения "организующего центра" неполиномиальной модели, вблизи которого реализуется многообразие ее волновых режимов, следует разложить функции F и H в ряд Тейлора в критической точке локальной модели. Под критической точкой понимается то значение переменной $P = P^*$, которое преобразуется в точку бифуркации автомоделной системы.

Для модели *мальтузианского типа* такой точкой является *единственное равновесие* — корень функции локальной кинетики F .

Для модели *логистического типа* (с квадратичной функцией локальной кинетики F) критической является точка P^* , в которой $F_P(P^*) = 0$. (При $F(P^*) = 0$ точка P^* становится точкой двукратного равновесия модели.)

Для модели *типа Олли* (с кубической функцией локальной кинетики F) критической является точка P^* , в которой $F_{PP}(P^*) = 0$. (При $F(P^*) = 0$ и $F_P(P^*) = 0$ точка P^* становится точкой трехкратного равновесия.)

Параметром (или одним из параметров), от которого зависит структура и поведение волн, во всех случаях является значение функции $G(P)$ в критической точке. В модели с логистической функцией F еще одним параметром будет значение функции $F(P)$ в критической точке. В модели типа Олли имеется третий параметр — значение первой производной $F_P(P)$ в критической точке.

Заметим, что при исследовании автомоделной системы может оказаться недостаточно рассмотренных выше бифуркаций. Пусть, для определенности, функция рождаемости $F(P)$ в модели (А) — полином, а функция таксиса $H(P)$ не является полиномиальной и разложена в ряд Тейлора в критической точке.

Рассмотрим случай (см. раздел 4.1), когда в системе (3) с линейной функцией F произошло вырождение — коэффициент при p^2 в функции $G(p)$ обратился в нуль: $f = 0$. Тогда в критической точке автомоделной системы может происходить бифуркация коразмерности 2 "нуль первой ляпуновской величины" (см. [40, 45]), для анализа которой потребуется вычислить коэффициент при p^4 в функции $H_p(p)$.

В системе (3) с квадратичной функцией F (см. раздел 4.2) вырождение в автомоделной системе может

привести к бифуркации коразмерности 3 "поворот касания" [42].

Наконец, вырождение в системе с кубической функцией роста F (см. раздел 4.3) может привести к бифуркациям коразмерности 4 [46].

Спектр возможных волновых решений в модели при всех таких вырождениях расширяется. Однако области параметров, при которых эти дополнительные режимы возникают, весьма малы.

5. Волновые решения модели (В) и проблема образования паттернов

Как отмечалось выше, феноменологическая модель популяции с таксисом (А) и модель популяции с автотаксисом (В) имеют однотипные волновые (автомоделные) системы, которым удовлетворяют решения "бегущие волны плотности популяции" (C_1) и (C_2). При этом роль интенсивности таксиса $H(P)$ из модели (А) в возникновении и бифуркациях этих волн соответствует роли интенсивности автотаксиса $R(P)$ из модели (В). Следовательно, описание и бифуркационный анализ волновых решений модели (А) полностью справедлив и для модели (В) с точностью до замены функции $H(P)$ на $R(P)$.

Выводы из проведенного анализа состоят в следующем.

При автотаксисе линейной интенсивности основными волновыми решениями рассмотренных моделей являются монотонные волны-перепады. Включение нелинейного автотаксиса может не только изменить скорость и форму монотонных решений — волновых фронтов модели, но, самое главное, "породить" возможность существования различных грубых немонотонных волн⁴.

Заметим теперь, что немонотонные волны — трейны и импульсы — приобретают особенно важное значение в связи с тем, что соответствующие им режимы могут быть интерпретированы как пространственные пятна высокой популяционной плотности — "динамические паттерны", возникающие и движущиеся в окружении областей, имеющих низкую плотность. Этот феномен наблюдается для многих систем. Различным аспектам исследования соответствующих режимов уделяется большое внимание в биофизике [36, 37, 55, 56] (см. также [9, 10]).

Можно заключить, что такие динамические паттерны (при условии их устойчивости) представляют собой новый аспект в решении проблемы образования "пятен плотности" — классической задачи математической экологии, весьма существенной при исследовании динамики популяций лесных насекомых, планктонных сообществ и т.п.

Анализ устойчивости описанных немонотонных волновых режимов, возникающих вследствие нелинейного автотаксиса — весьма непростая математическая задача, далеко выходящая за рамки настоящей работы (разные аспекты ее рассматривались, например, в [30, 57–63]).

⁴ Напомним, что такие режимы с большими амплитудами соответствуют волновым трейнам и импульсы — решениям моделей (А) и (В) с кубическими функциями локального роста $F(P)$ и кубической же интенсивностью таксиса $H(P)$ в модели (А) и интенсивностью автотаксиса $R(P)$ в модели (В).

Можно лишь предполагать, что условия устойчивости соответствующих решений моделей должны включать требования на устойчивость локальной модели. (Аналогично тому, как это имеет место в кросс-диффузионной модели Буриджа – Кнопва [64]. В локальной части этой модели имеется линейно нейтральное равновесие (центр), ему соответствует особая точка — фокус — автомодельной системы, которая при изменении параметров модели дважды меняет устойчивость в двух разных бифуркациях Андронова–Хопфа: в первой бифуркации рождается устойчивый предельный цикл, а во второй он исчезает. Для тех значений параметров, для которых этот цикл существует, в модели имеется устойчивый волновой трейн.)

Отметим, наконец, что немонотонные пространственные режимы представляют большой интерес даже в случае неустойчивости, так как могут реализоваться в качестве переходных при изменении параметров системы [28, 55, 56, 65].

6. Примеры

Пример 1. В работе [38] динамика популяции микробактерий исследовалась с помощью модели (В), в которой функция $F(P) \equiv 0$, $\Phi_1(P) = \chi P$, $\Phi_2(S) = 1/S$, $T_1(P) = \lambda P$, $T_2(S) = S$ ($\chi > 0$, $\lambda < 0$). Численно показана возможность возникновения агрегации в популяции при $\lambda > 0$ и некоторых начальных распределениях.

Результаты, полученные в настоящей работе, позволяют указать точные решения "бегущие волны" модели при функциях заданного вида. Для решения этой задачи достаточно воспользоваться автомодельным уравнением (8), которое здесь принимает форму⁵

$$p_\xi = Cp + \frac{R(p)}{C}, \quad C > 0,$$

где $R(p) = \lambda \chi p^2$. При $\lambda < 0$ уравнение имеет две "равновесные" точки $p_1 = 0$, $p_2 = -C^2/(\lambda \chi)$; решения модели "бегущие волны" представляются в виде

$$P(\xi = x + Ct) = -\frac{C^2}{\lambda \chi} \left[1 - \frac{c_2}{\exp(-C\xi) + c_2} \right],$$

где c_2 — произвольная константа. Функция $P(\xi) \rightarrow p_1$ при $\xi \rightarrow \infty$, $P(\xi) \rightarrow p_2$ при $\xi \rightarrow -\infty$, если скорость волн $C > 0$.

При $\lambda < 0$ обе точки p_1 и p_2 лежат в первом квадранте (рис. 8), т.е. могут интерпретироваться в терминах плотностей популяций. Таким образом, при скорости $C > 0$ модель описывает волны, распространяющиеся справа налево, т.е. "волны вымирания" (направление движения волн показано стрелкой на рис. 8).

Устойчивость этих волн была доказана в работе [66].

Если же $\lambda > 0$, то смысл имеет лишь точка p_1 . Значит, в модели нет ограниченных волн при положительных плотностях.

Пример 2. Пусть в локальной популяции, соответствующей модели (А), начиная с некоторого порога $\gamma > 0$ происходит мальтузианский рост плотности: $F(P) = a(P - \gamma)$, $a > 0$. Существование случайных пространственных перемещений особей, а также нелиней-

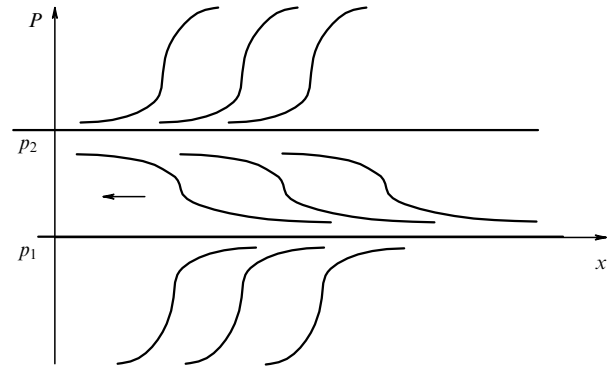


Рис. 8. Модель (В) при $F(P) \equiv 0$, $\Phi_1(P) = \chi P$, $\Phi_2(S) = 1/S$, $T_1(P) = \lambda P$, $T_2(S) = S$ ($\chi > 0$, $\lambda < 0$) имеет семейство ограниченных монотонных решений "бегущие волны", движущихся со скоростью C и имеющих размах $|C^2/(\lambda \chi)|$.

ного таксиса (с кубической интенсивностью) приводит к возникновению ограниченных колебаний плотности вблизи значения $P = \gamma$, распространяющихся по пространству с постоянной скоростью. Это означает, что бесконечного нарастания плотности в популяции может не произойти даже при мальтузианской функции локального роста. Аналогичное утверждение верно для модели (В) с нелинейным (кубическим) автотаксисом.

Пример 3. Пусть кинетика локальной популяции описывается логистическим законом:

$$F(P) = a(P - \gamma)(1 + \gamma - P), \quad a > 0, \gamma > 0.$$

Наличие случайных перемещений особей (как в модели Фишера) приводит к появлению монотонных пространственных волн плотности. При плотностно зависимом таксисе (с квадратичной интенсивностью) могут возникнуть пространственные колебания плотности вблизи значения $P = \gamma$, а также волна-импульс. Такие волны не существуют в логистической популяции без таксиса.

Пример 4. Две разные экосистемы — лесные насекомые-фитофаги и некоторые планктонные сообщества с точки зрения моделирования обладают схожими особенностями динамики: они имеют немонотонный коэффициент размножения, дают вспышки численности, которые распространяются на большие территории, могут образовывать пространственные структуры. Известно также, что в этих системах важную роль играет таксис, в ряде случаев в форме автотаксиса. Таким образом, при моделировании пространственной динамики таких экосистем могут быть применены модели (А) и (В) с кубической скоростью локального роста. Остановимся на модели (А) с кубичной $F(P)$ (см. раздел 4.3), применяемой для моделирования динамики лесных насекомых.

1. Для $h > 0$ модель описывает случай, когда локальная популяция может существовать в двух устойчивых равновесных состояниях — со "стабильной" u_1 и с "метастабильной" u_2 плотностями (и в неустойчивом равновесии с "плотностью ускользания" u_3 : $u_1 \leq u_3 \leq u_2$). Переход в метастабильное равновесие обычно интерпретируется как вспышка массового размножения [11, 12, 15], которая может распространяться по пространству в виде так называемой "фиксированной вспышки" числен-

⁵ Случай линейной функции $R(p)$ рассмотрен в [5] (см. также [10]).

ности. Этому режиму соответствуют в модели монотонные волны-перепады с амплитудами $u_2 - u_1$. Таксис в популяции фитофага может привести к появлению в модели немонотонных волн, а также изменить скорость и форму монотонных волн (см. разделы 4.3, 4.4), т.е. прервать или усилить вспышку. При этом возникают дополнительные возможности описания развития вспышки. Рассмотрим следующий сценарий последовательных перестроек периодической "стоячей" волны (см. рис. 3), взятой в качестве начального распределения, основанный на анализе параметрического портрета модели (см. рис. 6). При увеличении абсолютной величины скорости C сначала возникают волны с медленно меняющимся периодом и возрастающей амплитудой, затем возникнет волна-импульс, далее переходный режим — одна из монотонных полуволн, и наконец образуется устойчивая волна-перепад. Таким образом, для внешнего наблюдателя волна размножения начинается с нарастающих пространственных колебаний численности. Аналогично может быть рассмотрено угасание вспышки.

Полученные результаты могут стать основой для объяснения зарождения двух различных типов вспышечных режимов. Первому соответствует "редкое" начальное размещение на лесной территории благоприятно для фитофага биотопов на расстояниях, многократно превышающих радиус разлета насекомых. Вспышка массового размножения, начинаясь с площади одного благоприятного биотопа, разовьется в одну волну-перепад. При этом потеря устойчивости и деструкция лесного покрова происходит на относительно небольших площадях. Во втором случае благоприятные биотопы располагаются достаточно близко друг от друга, т.е. начальное распределение является квазипериодическим. Именно оно, в соответствии с изложенными выше результатами, пройдя стадию медленных немонотонных волн с малой амплитудой, может развиваться во вспышку, охватывающую одновременно большой ареал лесного покрова [12].

По-видимому, возможно развитие пространственно неоднородных распределений плотности в планктонных сообществах по аналогичным сценариям.

2. Модель (А) с кубическими функциями локальной кинетики F и таксиса H при $h < 0$ (см. раздел 4.3) описывает случай, когда в локальной системе имеется одно стабильное равновесие с плотностью u_3 , его "область притяжения" ограничена плотностями u_1 и u_2 .

Этот вариант модели (А) применяется для исследования так называемых "перманентной вспышки" и "собственно вспышки" массового размножения, которые реализуются у некоторых видов лесных насекомых (первая свойственна дубовой листовертке, сосновой пяденице и др., вторая — непарному шелкопряду и др., см. [15, 16]).

"Перманентная вспышка" характеризуется колебаниями численности огромного размаха, при которых значение максимальной плотности популяции больше, а минимальной — меньше равновесных плотностей u_2 и u_1 , соответственно.

"Собственно вспышка" состоит в следующем: популяция насекомых сильно увеличивает свою численность, так что плотность популяции становится больше максимальной равновесной u_2 ; в результате размножившиеся насекомые объедают лес (что по воздействию аналогично лесному пожару), затем численность их сильно

уменьшается, а после — снова на много лет возвращается к низкой стабильной численности u_1 . Отметим, что такая волна прокатывается по лесному массиву, захватывая большие территории.

Модельный аналог режима "собственно вспышки" реализуется в области V параметрического портрета модели, приведенного на рис. 7; аналог режима "перманентной вспышки" реализуется в области VIII этого параметрического портрета. Основной границей между указанными областями служит параметрическая поверхность, отвечающая гомоклинической кривой ("большой" петле сепаратрис) автомодельной системы, что, согласно Предложению 1, соответствует волне-импульсу с размахом большим, чем разность максимальных равновесных плотностей, $a > u_2 - u_1$.

Таким образом, для популяции, способной в принципе к обоим режимам вспышечного размножения⁶, эти режимы являются соседними в параметрическом пространстве.

Мы полагаем, что рассмотренные в этих примерах динамические режимы и сценарии развития вспышек численности могут реализоваться не только для популяций лесных насекомых, где они реально наблюдаются, но и для других популяций (типа Олли с нелинейным таксисом) и в иных сложных биологических системах. При этом концептуально важное значение имеет обнаруженная "параметрическая" близость режимов с существенно различными динамическими характеристиками (в том числе опасными). Исследование этих задач ждет своего продолжения, при котором, несомненно, может использоваться структура волновых режимов, полученных при анализе моделей (А) и (В).

7. Заключение

Исследование волновых режимов динамики концептуальной популяционной системы с направленными миграционными потоками в окрестности положения равновесия локальной модели позволяет ограничиться полиномиальными функциями локального роста и таксиса (автоаксиса).

Проведенный анализ решений "бегущие волны" полиномиальных моделей, описываемых моделями "реакция-таксис-диффузия" и "реакция-автоаксис-кросс-диффузия", приводит к следующим выводам о роли процессов таксиса и автоаксиса.

Существование "подходящего" нелинейного таксиса может не только изменить скорость и форму волновых фронтов, но, самое главное, привести к возникновению различных "грубых" пространственно неоднородных волновых режимов. Среди них выделяются режимы с очень большой амплитудой колебаний плотности (в зависимости от интерпретации такие колебания могут рассматриваться как опасные либо как высокопродуктивные). С другой стороны, таксис может оказать стабилизирующее влияние на динамику пространственно распределенной популяционной системы, обеспечивая даже при мальтузианском локальном росте возможность существования популяции в режиме ограниченных пространственных колебаний.

⁶ Известны популяции фитофагов, для которых реализуется один или другой тип вспышки численности в зависимости от состояния леса [15].

Построенные в работе диаграммы систематизируют типы динамических режимов, позволяя проследить их смену в зависимости от изменения параметров модели. При анализе модели применен метод нормальных форм бифуркаций, согласно которому полученные диаграммы сохраняются при вариации функций, входящих в модель. В силу этого результаты анализа, проведенного для полиномиальных моделей, могут быть распространены на некоторые модели с неполиномиальными функциями локального роста и интенсивности таксиса/автотаксиса. Конечно, в каждой такой модели возможно появление и других пространственных режимов динамики, кроме рассмотренных выше.

Проблема анализа устойчивости найденных режимов требует своего исследования, далеко выходящего за рамки данной работы. Отметим лишь, что все найденные волновые режимы, будучи точными решениями модельной системы, осуществляются при подходящих начальных пространственных распределениях. Отметим также, что и неустойчивые режимы могут реализоваться — в качестве переходных при изменении параметров системы.

Проведенное исследование позволило рассмотреть проблему образования пространственно неоднородных распределений в нелинейных динамических системах как задачу возникновения "бегущих волн" в моделях типа "реакция–таксис–диффузия". Для биологических объектов, таких как популяции лесных насекомых или планктонные сообщества, эти режимы могут быть интерпретированы как динамические пространственные "пятна высокой популяционной плотности" в окружении областей, имеющих низкую плотность.

Важно отметить, что многообразие возможных волновых режимов возникает при тех значениях параметров, которые отвечают критическим точкам модели. Это делает возможным использование стандартных методов теории бифуркаций при разработке критериев приближения к "опасным границам".

Авторы благодарят М.А. Цыганова за полезные обсуждения и численные эксперименты. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 98-01-00483 и 99-04-49450).

Список литературы

- Семевский Ф Н, Семенов С М *Математическое моделирование экологических процессов* (Л.: Гидрометеиздат, 1982)
- Тинберген Н *Социальное поведение животных* (М.: Мир, 1993)
- Patlak C S *Bull. Math. Biophys.* **15** 311 (1953)
- Adler J *Sciences* **153** 708 (1966)
- Keller E F, Segel L A *J. Theor. Biol.* **30** 235 (1971)
- Keller E F, in *Chemotaxis: its Biology and Biochemistry* (Antibiotics and Chemotherapy, Vol. 19, Ed. E Sorkin) (Basel: S. Karger, 1974)
- Monk A, Othmer H G *Philos. Trans. R. Soc. London* **323** 185 (1989)
- Murray J D *Mathematical Biology* (Biomathematics, Vol. 19) 2nd, corr. ed. (Berlin: Springer–Verlag, 1993)
- Иваницкий Г Р, Медвинский А Б, Цыганов М А *УФН* **161** (4) 13 (1991)
- Иваницкий Г Р, Медвинский А Б, Цыганов М А *УФН* **164** (10) 1041 (1994)
- Свирижев Ю М *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии* (М.: Наука, 1987)
- Березовская Ф С и др. *ДАН* **365** (3) 1 (1999)
- Alle W C *Animal Aggregation: a Study in General Sociology* (Chicago: Chicago Press, 1931)
- Горбань А Н и др., в сб. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем* Т. 6 (Л.: Гидрометеиздат, 1984) с. 161
- Исаев А С и др. *Динамика численности лесных насекомых* (Новосибирск: Наука, 1984)
- Ludwig D, Jones D D, Holling C S *J. Animal Ecology* **47** 315 (1978)
- Davis B *Probab. Th. Rel. Fields* **84** 203 (1990)
- Othmer H G, Stevens A *SIAM J. Appl. Math.* **57** 1044 (1997)
- Колмогоров А Н, Петровский И Г, Пискунов Н С *Бюлл. МГУ* **1** (6) 1 (1937)
- Turing A M *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* **237** 37 (1952)
- Романовский Ю М, Степанова Н С, Чернавский Д С *Математическое моделирование в биофизике* (М.: Наука, 1975)
- Jorne J J *Theor. Biol.* **65** 133 (1977)
- Васильев В А, Романовский Ю М, Яхно В Г *УФН* **128** 625 (1979)
- Okubo A *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models* (Biomathematics, Vol. 10) (Berlin: Springer–Verlag, 1980)
- Кринский В И, Жаботинский А М, в кн. *Автотолковые процессы в системах с диффузией* (Под ред. М Т Грехова и др.) (Горький: ИПФ АН СССР, 1981) с. 6
- Levin S A, in *Proc. of a Conf. on Differential Equations and Applications in Ecology, Epidemics, and Population Problems, Claremont, Calif., 1981* (Eds S N Busenberg, K L Cooke) (New York: Academic Press, 1981) p. 1
- Aronson D G, in *Mathematical Biology and Medicine* (Eds V Capasso, E Grosso, S L Paveri-Fontana) (1985) p. 2
- Иваницкий Г Р и др. *УФН* **168** 1221 (1998)
- Кузнецов Ю А и др., в сб. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем* Т. 14 (Л.: Гидрометеиздат, 1993) с. 198
- Wei-Ming Ni *Notices* **45** 9 (1998)
- Самарский А А, Михайлов А П *Математическое моделирование* (М.: Наука, Физматлит, 1997)
- Kopell N, Howard L N *Stud. Appl. Math.* **LII** 291 (1973)
- Fife P, McLeod J B *Arch. Rat. Mech. Anal.* **65** 333 (1977)
- Levin S A, Segel L A *SIAM Rev.* **27** 45 (1985)
- Jager W, Luckhaus S *Trans. AMS* **329** 819 (1992)
- Agladze K L et al. *Proc. R. Soc. London B. Biol. Sci.* **253** 131 (1993)
- Цыганов М А и др. *ДАН* **333** 532 (1993)
- Stevens A *J. Biol. Sci.* **3** 1059 (1995)
- Kopell N, Howard L N *Adv. Math.* **18** 306 (1975)
- Арнольд В И *Дополнительные главы теории обыкновенных дифференциальных уравнений* (М.: Наука, 1978)
- Богданов Р И, в сб. *Труды сем. им. И.Г. Петровского* Т. 2 (М.: Изд-во МГУ, 1976) с. 37
- Березовская Ф С, Хибник А И, в кн. *Методы качественной теории дифференциальных уравнений* (Горький: Изд-во ГГУ, 1985) с. 128
- Базыкин А Д, Кузнецов Ю А, Хибник А И *Портреты бифуркаций* (М.: Знание, 1989)
- Dumortier F, Rossarie R, Sotomayor J, in *Lect. Notes Math.* Vol. 1480 (Berlin: Springer, 1991)
- Kuznetsov Yu A *Elements of Applied Bifurcation Theory* (Applied Mathematics Science, Vol. 112) (New York: Springer-Verlag, 1995)
- Хибник А, Krauskopf В, Rousseau C *Nonlinearity* **11** 1505 (1998)
- Березовская Ф С, в кн. *Математика, компьютер, образование* Т. 5 (2) (Под ред. Г Ю Ризниченко) (М.: Прогресс-Традиция, 1998) с. 22
- Березовская Ф С, Карев Г П *ДАН* **368** (3) 5 (1999)
- Марсен Дж, МакКракен М *Бифуркация рождения цикла и ее приложения* (М.: Мир, 1980)
- Fisher R A *Ann. Eugenics* **7** 355 (1937)
- Зельдович Я Б и др. *Математическая теория горения и взрыва* (М.: Наука, 1980)
- Nagumo J, Yoshikawa S, Arimoto S *IEEE Trans. Commun. Technol.* **12** 400 (1965)
- Dumortier F, Rousseau C *Nonlinearity* **3** 1015 (1990)
- Молчанов А М *Нелинейности в биологии* (Пушкино: ОНТИ НЦБИ, 1992)
- Keller E F, Segel L A *Theor. Biol.* **26** 399 (1970)
- Budrene E O, Berg H C *Nature* (London) **349** 630 (1991)

57. Генри Д *Геометрическая теория полудиффузионных параболических уравнений* (М: Мир, 1984) [Пер. с англ. Henry D *Geometric Theory of Semilinear Parabolic Equations* (New York: Springer, 1981)]
58. Вольперт А И, Иванова А Н, в кн. *Автоволновые процессы в системах с диффузией* (Под ред. М Т Греховой и др.) (Горький: ИПФ АН СССР, 1981) с. 33
59. Maini Р К, Murray J D, Oster G F, in *Lect. Notes Math.* Vol. 1151 (Berlin: Springer, 1985) p. 252
60. Maginu K J. *Diff. Eq.* **139** 73 (1981)
61. Sattinger D H *Adv. Math.* **22** 312 (1976)
62. Evans J W, Feroe J *Math. Biosci.* **37** 23 (1977)
63. Conley C C, Smoller J, in *Lect. Notes Math.* Vol. 525 (Berlin: Springer, 1976) p. 77
64. Cartwright J H E, Hernandez-Garcia E, Piro O *Phys. Rev. Lett.* **79** 527 (1997)
65. Ахромеева Т С и др. *Нестационарные структуры и диффузионный хаос* (М.: Наука, 1992)
66. Gueron S, Liron N J. *Math. Biol.* **27** 595 (1989)

Bifurcations of travelling waves in population taxis models

F.S. Berezovskaya, G.P. Karev

Center of Problems of Forest Ecology and Productivity, Russian Academy of Sciences,

ul. Novochemushkinskaya 69, 117418 Moscow, Russian Federation

Tel. (7-095) 332-6990

Fax (7-095) 332-2917

E-mail: faina@cepl.rssi.ru, gkarev@hotmail.com

A systematic analysis of the wave dynamical modes of a conceptual population system described by the 'growth-taxis-diffusion' and 'growth-autotaxis-crossdiffusion' models is carried out for the case of the increasing powers of the growth and taxis (autotaxis) polynomial functions. It is shown that a 'suitable' nonlinear taxis can generate non-monotonous waves, such as trains and impulses, which represent the exact solutions of the model system. Parametric 'critical' points whose neighborhood displays the full spectrum of possible wave modes are identified and a mode systematization in the form of bifurcation diagrams is given. This enables standard criteria to be developed, by which the proximity of 'dangerous boundaries' may be judged. As possible applications, 'pulsing density spots' in forest insect populations as well as plankton communities and some other examples are discussed.

PACS numbers: **05.45.-a**, **87.10. + e**, 87.23.Cc

Bibliography — 66 references

Received 14 April 1999