

УДК 517.958.57  
DOI: 10.15372/PMTF202415517

## НЕУСТОЙЧИВОСТЬ И КОРОТКИЕ ВОЛНЫ В ГИПЕРБОЛИЧЕСКОЙ СИСТЕМЕ ХИЩНИК — ЖЕРТВА

А. Б. Моргулис

Южный федеральный университет, Ростов-на-Дону, Россия  
Южный математический институт Владикавказского научного центра РАН,  
Владикавказ, Россия  
E-mail: abmorgulis@sfedu.ru

Рассматривается математическая модель среды, состоящей из активных частиц, способных корректировать свое движение в зависимости от так называемых сигналов или стимулов. Такие модели применяются, например, при изучении роста живых тканей, колоний микроорганизмов и более высокоорганизованных популяций. Исследуется взаимодействие частиц двух видов, один из которых (хищник) преследует другой (жертву). При этом перемещение хищника описывается уравнением типа уравнения теплопроводности Каттанео, а жертва способна лишь диффундировать. С учетом гиперболичности модели Каттанео при достаточно слабой диффузии жертв можно предположить наличие долгоживущих коротковолновых структур. Однако выявлен механизм неустойчивости и разрушения таких структур. В явной форме выражены соотношения между транспортными коэффициентами хищника, блокирующие этот механизм.

**Ключевые слова:** системы Патлака — Келлера — Сегел, модель Каттанео хемосенситивного движения, формирование пространственных структур, осреднение, гомогенизация, устойчивость, неустойчивость, бифуркация

**Введение.** Рассмотрим частицы двух видов, один из которых (например, хищник) чувствителен к концентрации другого (жертвы). Пусть жертва распространяется только диффузным путем. Распространение хищника определяется как диффузией, так и перемещениями частиц вследствие преследования жертв. Вклад таких перемещений выражается в форме соотношения Патлака — Келлера — Сегел (ПКС)  $r\chi\nabla s$ , где  $r$  — плотность хищников;  $s$  — плотность жертв;  $\chi$  — коэффициент чувствительности (см., например, обзор [1]). Аналогично выражаются вклады более общих перемещений частиц в процессе преследования-избегания различных, возможно, нескольких сигналов (стимулов). Включение ПКС-члена (наряду с диффузией) непосредственно в выражение для потока вида приводит к так называемым параболическим моделям различных видов таксиса, например хемотаксиса. В данной работе рассматривается альтернативная модель перемещения хищника типа модели Каттанео [2], в которой вклады как диффузионных, так и сенситивных перемещений (в ПКС-форме) включаются в выражение для временной производной потока. Полученная таким образом система уравнений принадлежит семейству гиперболических моделей сенситивного движения активной среды, которые применяются для изучения роста живых тканей, колоний микроорганизмов и более высокоорганизованных популяций [3].

В данной работе рассматривается медленная эволюция коротковолновых пакетов для исследуемой модели. Интерес к этой проблеме обусловлен агрегацией — спонтанным формированием крупномасштабных структур из мелкомасштабных, которое рассматривается как важная область приложения гиперболических моделей [3]. Если в силу гиперболичности модели типа модели Каттанео наличие долгоживущих коротковолновых структур при достаточно слабой диффузии жертв вполне ожидаемо, то возможность агрегации подразумевает механизм их дестабилизации и разрушения. Этот механизм исследуется в данной работе.

Вследствие гиперболичности модель Каттанео допускает распространение коротких волн. Гомогенизация этих волн приводит к уравнениям медленной модуляции амплитуд коротковолновых пакетов. В гомогенизированной системе имеют место дестабилизация и разрушение квазиравновесий, обусловленные исключительно вкладом коротких волн. Дестабилизация не имеет места лишь в том случае, если выполняются некоторые соотношения между транспортными коэффициентами хищника. Следует отметить, что такой тип транспортных коэффициентов независимо рассматривался ранее при описании мелкомасштабных “мозаичных” распределений некоторых реальных популяций [4, 5].

**1. Уравнения движения системы.** В безразмерных переменных рассматриваемые уравнения имеют вид

$$p_t + \operatorname{div} \mathbf{q} = F(p, s); \quad (1)$$

$$\mathbf{q}_t + \nu \mathbf{q} = \chi(p, s)p \nabla s - \mu(p, s) \nabla p; \quad (2)$$

$$s_t = G(p, s) + \delta \Delta s. \quad (3)$$

Здесь  $x \in \mathbb{R}^n$  ( $n = 1, 2, 3$ ) и  $t > 0$  — пространственная и времененная координаты; зависимые переменные  $p = p(x, t)$ ,  $\mathbf{q} = \mathbf{q}(x, t)$ ,  $s = s(x, t)$  представляют собой плотность и поток хищников, а также плотность жертв. Уравнения (1), (2) образуют модель Каттанео движения хищника в поиске жертв, где  $\mu > 0$  — коэффициент диффузии;  $\chi > 0$  — коэффициент чувствительности хищника к жертве. Эти коэффициенты будем называть транспортными. Кроме того, уравнение (2) содержит слагаемое с постоянным множителем  $\nu > 0$ , который далее называется удельным сопротивлением по аналогии с силой сопротивления в механике.

Транспортные коэффициенты, а также кинетические члены  $F$ ,  $G$ , считаются аналитическими функциями переменных  $p > 0$ ,  $s > 0$ , причем

$$F(0, s) = G(p, 0) = 0 \quad \forall p > 0, \quad s > 0. \quad (4)$$

Коэффициент диффузии жертвы  $\delta > 0$  постоянен.

Исключая  $\mathbf{q}$  из уравнений (1), (2), получаем уравнения второго порядка

$$(p_t - F(p, s))_t + \nu(p_t - F(p, s)) = \operatorname{div}(\mu(p, s) \nabla p - \chi(p, s)p \nabla s); \quad (5)$$

$$s_t = G(p, s) + \delta \Delta s. \quad (6)$$

При этом задача с начальными данными  $p_0$ ,  $\mathbf{q}_0$ ,  $s_0$  для системы (1)–(3) сводится к задаче со специальными начальными данными для системы (5), (6), а именно:

$$p_t|_{t=0} = F(p_0, s_0) - \operatorname{div} \mathbf{q}_0. \quad (7)$$

Уравнение относительно  $\boldsymbol{\omega} = \operatorname{rot} \mathbf{q}$  имеет вид

$$\boldsymbol{\omega}_t + \nu \boldsymbol{\omega} = -\boldsymbol{\varkappa} \nabla p \times \nabla s, \quad \boldsymbol{\varkappa} = \chi(p, s) + p \chi_p(p, s) + \mu_s(p, s). \quad (8)$$

Следовательно, завихренность потока хищника затухает со временем при выполнении условия интегрируемости

$$\exists \varphi(p, s): \quad d\varphi = \mu(p, s) dp - p \chi(p, s) ds. \quad (9)$$

При условии (9) уравнение (2) представляет собой закон сохранения. Соответствующие ударные волны рассмотрены в [6].

**2. Постановка задачи.** Рассмотрим три численных решения задачи Коши для одномерной модели (1)–(3), где

$$\mu = \text{const}, \quad \chi = \text{const}, \quad G(p, s) = s(\alpha - p - s), \quad F = p(\gamma s - \beta), \quad (10)$$

$\alpha, \beta, \gamma$  — положительные постоянные. Таким образом, используется кинетика Лотки — Вольтерры.

В расчетах параметры  $\alpha, \beta, \gamma$  подобраны таким образом, что система (1)–(3) допускает однородное равновесие, в котором  $p \equiv p_e > 0, s \equiv s_e > 0$  и  $q \equiv 0$ . Диффузия жертвы считается малой. При этом чувствительности хищника  $\chi$  присвоено значение, представляющее собой порог линейной неустойчивости однородного равновесия в случае  $\delta = 0$  (см. п. 6).

На рис. 1 представлены мгновенные значения отклонения плотностей видов от их равновесных значений для одного и того же набора параметров системы. На рис. 1, *a*–*г*

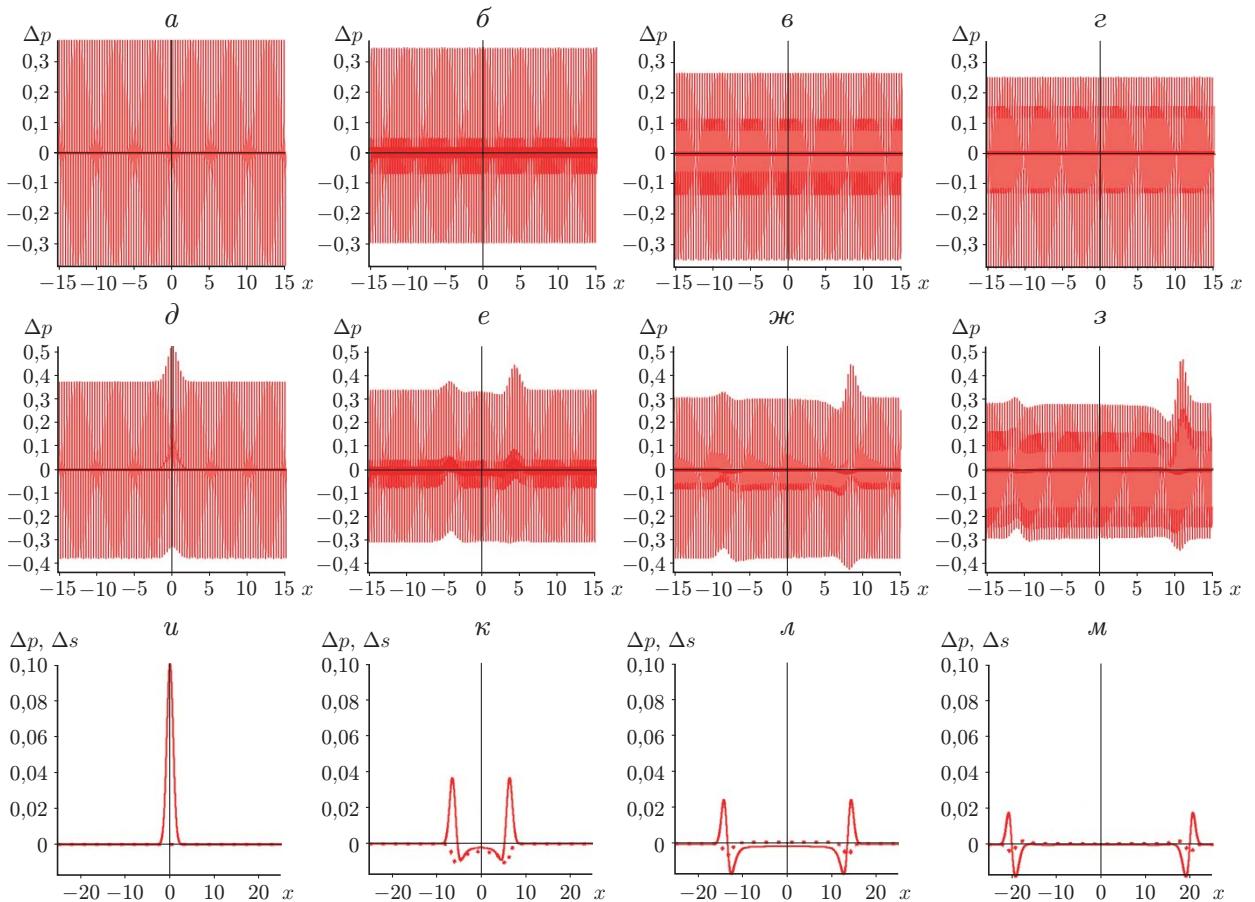


Рис. 1. Эволюции плотностей видов при начальных данных  $p|_{t=0} = p_e(1 + \varepsilon e^{-x^2} + a \sin^N(2\pi n x)), q|_{t=0} = \sqrt{\mu} p_e a \sin^N(2\pi n x), s|_{t=0} = s_e$ :

*a*–*г* — отклонение мгновенных значений плотности хищников от равновесного значения, *u*–*μ* — отклонение мгновенных значений плотности хищников (сплошные линии) и жертв (пунктирные линии) от равновесного значения; *a*–*г* —  $N = 5, n = 3, \varepsilon = 0, a = 1/2$  (*a* —  $t = 0, \beta —  $t = 2,0, \varepsilon —  $t = 3,9, \mu —  $t = 6,0$ ), *д*–*з* —  $N = 5, n = 3, \varepsilon = 0,1, a = 1/2$  (*д* —  $t = 0, e —  $t = 2,0, \varepsilon —  $t = 4,1, \mu —  $t = 5,4$ ), *u*–*μ* —  $N = 5, n = 3, \varepsilon = 0,1, a = 0$  (*u* —  $t = 0, \varepsilon —  $t = 3,1, \mu —  $t = 6,9, \mu —  $t = 10,0$ )$$$$$$$$$

показаны отклонения, возникающие в результате коротковолновой модуляции однородного равновесия. На рис. 1,  $\partial$ – $z$  показано взаимодействие той же модуляции с небольшим гладким локализованным возмущением. Рис. 1,  $u$ – $m$  соответствуют тому же возмущению, но без фоновой короткой волны. Рис. 1,  $a$ – $g$  указывает на сходство эволюции коротковолнового профиля плотности хищников и медленно затухающей линейной бегущей волны. Это наблюдение согласуется с тем, что в коротковолновом пределе основные уравнения сводятся к линейной акустической системе, в которой скорость звука равна  $\sqrt{\mu}$ :

$$p_t + q_x = 0, \quad q_t + \mu p_x = 0.$$

Затухание амплитуды обусловлено тем, что в расчете коэффициент сопротивления является положительным.

Из рис. 1,  $\partial$ – $z$  следует, что локализованное начальное возмущение не только сохраняется, но и увеличивается, несмотря на имеющееся сопротивление. На рис. 1,  $u$ – $m$  представлена картина затухания возмущения, симметрия которой обусловлена зеркальной инвариантностью уравнений (1)–(3) и начальных данных.

Анализ рис. 1 позволяет предположить, что короткие волны способны усиливать возмущения. Проверим это с помощью гомогенизации.

### 3. Гомогенизация системы. Рассмотрим частный случай

$$\mu = \mu(s), \quad \chi = \chi(s). \quad (11)$$

Такой вид транспортных коэффициентов часто встречается в приложениях (см., например, [4, 5, 7]).

Пусть в уравнении (3)  $\delta \rightarrow +0$ . Будем искать коротковолновые решения в виде степенных рядов

$$(p, q, s)(x, t, \xi, \tau, \delta) = \sum_{k=0}^{\infty} (p, q, s)_k(x, t, \xi, \tau) \delta^k,$$

где  $\tau = t/\delta$ ;  $\xi = x/\delta$ . Предполагается, что коэффициенты этих рядов имеют средние значения, определяемые следующим образом:

$$\langle u \rangle(x, t) \stackrel{\text{def}}{=} \lim_{L \rightarrow \infty} \frac{1}{(2L)^{n+1}} \int_{[-L, L]^{n+1}} u(x, t, \xi, \tau) d\xi d\tau. \quad (12)$$

Следовательно, для каждого  $k = 0, 1, \dots$  существует разложение

$$(p, q, s)_k(x, t, \xi, \tau) = (\bar{p}, \bar{q}, \bar{s})_k(x, t) + (\tilde{p}, \tilde{q}, \tilde{s})_k(x, t, \xi, \tau),$$

где  $(\bar{p}, \bar{q}, \bar{s})_k = (\langle p \rangle, \langle q \rangle, \langle s \rangle)_k$ ; знак “ $\sim$ ” обозначает функцию с нулевым средним. Далее

$$\bar{p}_0 = \bar{p}, \quad \tilde{p}_0 = \tilde{p}, \quad \bar{q}_0 = \bar{q}, \quad \tilde{q}_0 = \tilde{q}, \quad \bar{s}_0 = \bar{s}, \quad \tilde{s}_0 = \tilde{s}.$$

Кроме того, нижний индекс  $\xi$  при знаке дифференциального оператора обозначает, что этот оператор действует по быстрой переменной  $\xi$ . Наконец, предположим, что

$$\tilde{s} = \tilde{s}_0 = 0.$$

Замена зависимых переменных  $p, q, s$  приведенными выше разложениями дает цепочку уравнений для последовательных приближений. В частности, в результате сравнения членов порядка  $\delta^{-1}$  получаем уравнения

$$\tilde{p}_\tau + \operatorname{div}_\xi \tilde{q} = 0, \quad \tilde{q}_\tau + \mu(\bar{s}) \nabla_\xi \tilde{p} = 0, \quad (13)$$

где зависимая переменная  $\bar{s}$  заморожена и представляет собой параметр. Система (13) сводится к линейному волновому уравнению

$$\tilde{p}_{\tau\tau} = \mu(\bar{s}) \Delta_\xi \tilde{p}. \quad (14)$$

В результате сравнения членов порядка  $\delta^0 = 1$  получаем уравнения

$$\tilde{p}_{1\tau} + \operatorname{div}_\xi \tilde{q}_1 = F(p_0, \bar{s}) - p_{0t} - \operatorname{div} q_0; \quad (15)$$

$$\tilde{q}_{1\tau} + \mu(\bar{s}) \nabla_\xi p_1 = p_0 \chi(\bar{s}) (\nabla \bar{s} + \nabla_\xi \tilde{s}_1) - \mu_s(\bar{s}) s_1 \nabla_\xi \tilde{p} - \mu(\bar{s}) \nabla p_0 - q_{0t} - \nu q_0; \quad (16)$$

$$\tilde{s}_{1\tau} - \Delta_\xi \tilde{s}_1 = G(p_0, \bar{s}) - \bar{s}_t. \quad (17)$$

Условия совместности уравнений (15)–(17) имеют вид

$$\bar{p}_t + \operatorname{div} \bar{\mathbf{q}} = \langle F(\bar{p} + \tilde{p}, \bar{s}) \rangle; \quad (18)$$

$$\bar{\mathbf{q}}_t + \nu \bar{\mathbf{q}} + \mu(\bar{s}) \bar{\nabla} p = \bar{p} \chi(\bar{s}) \nabla \bar{s} + \mathbf{w}; \quad (19)$$

$$\bar{s}_t = \langle G(\bar{p} + \tilde{p}, \bar{s}) \rangle, \quad (20)$$

где

$$\mathbf{w} = W(\bar{p}, \bar{s}) = \langle \chi(\bar{s}) \tilde{p} \nabla_\xi \tilde{s}_1 - \mu_s(\bar{s}) \tilde{s}_1 \nabla_\xi \tilde{p} \rangle = \varkappa(\bar{s}) \langle \tilde{p} \nabla_\xi \tilde{s}_1 \rangle, \quad (21)$$

$\varkappa$  — коэффициент в уравнении вихря (8) (упрощенный с учетом предположения (11));  $W$  — нелинейный нелокальный оператор, вычисление которого включает выражение быстрых зависимых переменных  $\tilde{p}, \tilde{s}_1$  через медленные  $\bar{s}, \bar{p}$  из уравнений (14) и уравнения

$$\tilde{s}_{1\tau} - \Delta_\xi \tilde{s}_1 = G(\bar{p} + \tilde{p}, \bar{s}) - \langle G(\bar{p} + \tilde{p}, \bar{s}) \rangle. \quad (22)$$

Таким образом, уравнения (18)–(20) составляют замкнутую систему относительно медленных зависимых переменных  $\bar{p}, \bar{q}, \bar{s}$ , которую будем называть гомогенизированной или осредненной системой.

Гомогенизированная система отличается от исходной только наличием в правой части уравнения потока (19) векторного поля  $\mathbf{w} = W(\bar{p}, \bar{s})$ , которое будем называть “ветром”. “Ветер” представляет собой вклад коротких волн в гомогенизированную систему.

“Ветер” заведомо исчезает при выполнении условия

$$\varkappa = \mu_s(s) + \chi(s) = 0, \quad (23)$$

которое является условием интегрируемости (9), записанным с учетом предположения (11).

Задача вычисления “ветра” упрощается за счет того, что уравнение (14) линейно и может быть решено независимо от (22). Например, имеем решения

$$e_k^\pm = e^{i(k\xi \pm c|k|\tau)}, \quad c = \sqrt{\mu(\bar{s}(x, t))}, \quad (24)$$

где индекс  $k \in \mathbb{Z}^n \setminus \{0\}$ . Полагаем

$$\tilde{\psi} = \sum_{k \in K} (\psi_k^+ e_k^+ + \psi_k^- e_k^-), \quad (25)$$

где  $K \subset \mathbb{Z}^n \setminus \{0\}$  — конечное множество, причем  $K = -K$  и  $\psi_k^+ = (\psi_{-k}^-)^*$ . Последние два условия обеспечивают вещественность функции (25). Если, например,  $n = 1, K = \{-1, 1\}$ ,  $\psi_1^+ = \psi_{-1}^- = 1, \psi_1^- = \psi_{-1}^+ = 0$ , то  $\tilde{\psi} = 2 \cos(x + ct)$ .

Путем нормализации обеспечивается выполнение неравенства  $1 + \tilde{\psi} > 0$ . Главное приближение плотности хицнника определяем равенством

$$p_0 = \bar{p}(x, t)(1 + \tilde{\psi}), \quad \tilde{p} = \bar{p}(x, t)\tilde{\psi}. \quad (26)$$

Для явного выражения “ветра” полагаем кинетические члены линейными по плотности хицнников (как в модели Лотки — Вольтерры):

$$G(p, s) = G_1(s)p + G_0(s), \quad F(p, s) = F_1(s)p + F_0(s). \quad (27)$$

Тогда такие же кинетические члены включают осредненные уравнения (18), (20). При этом уравнение (22) имеет вид

$$\tilde{s}_{1\tau} - \Delta \tilde{s}_1 = G_1(\bar{s})\tilde{p}.$$

Отсюда находим  $\tilde{s}_1$  и подставляем в формулу (21). После ряда вычислений получаем выражение

$$\mathbf{w} = \varkappa(\bar{s})G_1(\bar{s})\bar{p}^2\boldsymbol{\theta}(\bar{s}), \quad \boldsymbol{\theta}(\bar{s}) = c \sum_{k \in K} \frac{|\psi_k^+|^2 - |\psi_k^-|^2}{k^2 + c^2} \frac{\mathbf{k}}{|k|}, \quad (28)$$

где  $c = c(\bar{s}) = \sqrt{\mu(\bar{s})}$ . Вектор  $\mathbf{w}$  в общем случае ненулевой, так как члены суммы не сокращаются в силу нечетности выражения  $|\psi_k^+|^2 - |\psi_k^-|^2$  относительно индекса  $k$ .

В одномерном случае

$$\begin{aligned} w &= G_1(\bar{s})\varkappa(\bar{s})\bar{p}^2\theta, \quad c = c(\bar{s}) = \sqrt{\mu(\bar{s})}; \\ \theta &= 2c \sum_{k>0, k \in K} \frac{|\psi_k^+|^2 - |\psi_k^-|^2}{c^2 + k^2}. \end{aligned} \quad (29)$$

Функционал (29) можно продолжить на пространство мер  $\psi^\pm$  на окружности, используя бесконечные ограниченные последовательности  $\psi_k^\pm$ . Рассмотрим задачу максимизации (минимизации) коэффициента  $\theta$  при фиксированном  $c > 0$ , считая сумму  $\psi^+ + \psi^-$  вероятностной мерой. Следовательно,  $|\psi_k^\pm| < 1$ ,  $k \in \mathbb{N}$ , а максимизирующая (минимизирующая) пара последовательностей имеет вид  $|\psi_k^+| = 1$ ,  $\psi_k^- = 0$  ( $|\psi_k^-| = 1$ ,  $\psi_k^+ = 0$ ). Итак, верхнюю и нижнюю грани функционала  $\theta$  можно представить следующим образом:

$$\pm 2c \sum_{k=1}^{\infty} \frac{1}{c^2 + k^2} = \pm \frac{\pi \operatorname{cth}(\pi c)c - 1}{c}. \quad (30)$$

Эти значения доставляются  $2\pi$ -периодической решеткой мер Дирака, по одному атому на период.

Оценка типа (30) имеет место в многомерном случае, если дополнительно предположить, что

$$\sum_{k \in K, k^2 = m^2} |\psi_k^+|^2 \leq 1, \quad m = 1, 2, \dots \quad (31)$$

Тогда

$$|\boldsymbol{\theta}| \leq \frac{\pi \operatorname{cth}(\pi c)c - 1}{c}. \quad (32)$$

Далее будем считать условие (31) выполненным.

**4. Квазиравновесия.** В общем случае из формулы (21) следует, что  $W(\bar{p}, \bar{s}) = \text{const}$  при условии  $\bar{p} = \text{const}$ ,  $\bar{s} = \text{const}$ . Следовательно, условия равновесия общей гомогенизированной системы (в случае их наличия) имеют вид

$$\bar{p} \equiv \bar{p}_e = \text{const}, \quad \bar{s} \equiv \bar{s}_e = \text{const}, \quad \bar{\mathbf{q}}_e = \mathbf{w}/\nu, \quad \mathbf{w} = W(\bar{p}_e, \bar{s}_e),$$

где равновесные плотности — решения системы уравнений

$$\langle F(\bar{p}_e + \tilde{p}, \bar{s}_e) \rangle = 0, \quad \langle G(\bar{p}_e + \tilde{p}, \bar{s}_e) \rangle = 0.$$

Если равновесие гомогенизированной системы существует, то оно порождает квазиравновесие — коротковолновый пакет вида (24)–(26) с амплитудой  $\bar{p} \equiv \text{const}$ .

В случае кинетики, линейной по плотности хищников, т. е. при условии (27), равновесные плотности видов одинаковы как для гомогенизированной, так и для исходной системы, т. е.

$$\bar{p}_e = p_e, \quad \bar{s}_e = s_e,$$

где  $p_e > 0, s_e > 0$  — решения системы уравнений

$$pG_1(s) + G_0(s) = 0, \quad pF_1(s) + F_0(s) = 0.$$

Этот вывод позволяет установить, какое влияние оказывает “ветер” на систему. Для этого нужно исследовать устойчивость равновесия при наличии “ветра” и в его отсутствие.

**5. Постоянные транспортные коэффициенты.** При выполнении условий (27) вектор  $\boldsymbol{\theta}$  в формуле (28) постоянен и гомогенизированная система имеет вид

$$\begin{aligned} \bar{p}_t + \operatorname{div} \bar{\mathbf{q}} &= \bar{p}F_1(\bar{s}) + F_0(\bar{s}), & \bar{q}_t + \nu \bar{\mathbf{q}} &= -\mu \nabla p + \chi \bar{p}(\nabla \bar{s} + \bar{p}G_1(\bar{s})\boldsymbol{\theta}), \\ \boldsymbol{\theta} &= c \sum_{k \in K} \frac{|\psi_k^+|^2 - |\psi_k^-|^2}{k^2 + c^2} \frac{\mathbf{k}}{|\mathbf{k}|}, & \bar{s}_t &= \bar{p}G_1(\bar{s}) + G_0(\bar{s}), \end{aligned} \quad (33)$$

где  $\mu = \operatorname{const} > 0; \chi = \operatorname{const} > 0; c = \sqrt{\mu}$ . Гомогенизированная система (33) при  $\boldsymbol{\theta} = 0$  совпадает с системой (1)–(3) с точностью до диффузионного члена.

Выберем систему декартовых координат таким образом, чтобы вектор  $\boldsymbol{\theta}$  был сонаправлен с ортом  $\mathbf{e}_x$  оси  $Ox$ . Рассмотрим частные решения  $\tilde{\mathbf{q}} = \bar{q}\mathbf{e}_x$ . Для этих решений имеем систему уравнений

$$\begin{aligned} \bar{p}_t + \bar{q}_x &= \bar{p}F_1(\bar{s}) + F_0(\bar{s}), & \bar{q}_t + \nu \bar{q} &= -\mu p_x + \chi \bar{p}(\bar{s}_x + \bar{p}G_1(\bar{s})\theta), \\ \theta &= c \left| \sum_{k \in K} \frac{|\psi_k^+|^2 - |\psi_k^-|^2}{k^2 + c^2} \frac{\mathbf{k}}{|\mathbf{k}|} \right|, & \bar{s}_t &= \bar{p}G_1(\bar{s}) + G_0(\bar{s}). \end{aligned} \quad (34)$$

От коротковолнового пакета зависит лишь величина  $\theta$ . Будем рассматривать ее в качестве дополнительного числового параметра, изменяющегося в диапазоне, заданном оценкой (32). Тогда система (34) совпадет с одномерным вариантом системы (33) с точностью до знака параметра  $\theta$ . Это различие несущественно ввиду инвариантности относительно преобразования  $(x, t, \bar{p}, \bar{q}, \bar{s}, \theta) \rightarrow (-x, t, \bar{p}, -\bar{q}, \bar{s}, -\theta)$ .

**6. Линейный анализ устойчивости.** Будем полагать, что кинетические члены имеют вид (10). В этих условиях как исходная, так и осредненная система допускают равновесные плотности видов

$$p_e = \alpha - \beta/\gamma, \quad s_e = \beta/\gamma, \quad (35)$$

где  $\alpha, \beta, \gamma$  — кинетические параметры (см. (10)). Выполним линеаризацию системы (34) вблизи равновесия (35) и найдем нормальные моды  $(\hat{p}, \hat{q}, \hat{s}) \exp(ikx + \lambda t)$ ,  $\hat{p}, \hat{q}, \hat{s}, \lambda \in \mathbb{C}, k \in \mathbb{R}$ .

В рассматриваемом случае проверка устойчивости индивидуальной нормальной моды тривиальна и сводится к подсчету количества собственных значений некоторой комплексной матрицы размером  $3 \times 3$ , принадлежащих правой полуплоскости (см. [8]). Заметим, что характеристические полиномы указанных матриц зависят не от параметра  $\theta$ , а от параметра  $\theta^2$ , что также согласуется с инвариантностью гомогенизированной системы. Приведем сведения о линейной устойчивости равновесия (35) при  $\theta = 0$ .

Нейтральные моды существуют при значениях параметров, принадлежащих графику функции  $\chi = \chi_{nt}(\gamma, p_e, s_e, s, k^2)$ , где

$$\chi_{nt} = \frac{\mu\nu}{p_e s_e} + \frac{\gamma p_e s_e^2 + s_e \nu^2 + s_e^2 \nu}{p_e s_e k^2}. \quad (36)$$

Нормальная мода конкретного равновесия при конкретном волновом числе  $k$  устойчива при  $\chi < \chi_{nt}$  и неустойчива при  $\chi > \chi_{nt}$ .

Потеря устойчивости равновесия происходит при пересечении графика функции  $\chi = \chi_{cr} = \mu\nu/(p_e s_e)$ . Конкретное равновесие устойчиво при условии  $\chi < \chi_{cr}$  и становится неустойчивым в противном случае. Эта неустойчивость всегда колебательная, поэтому при  $\chi = \chi_{cr}$  имеют место неравенства  $\operatorname{Re} \lambda = 0$ ,  $\operatorname{Im} \lambda \neq 0$ . При этом неустойчивость является коротковолновой, т. е. при  $\chi > \chi_{cr}$  существует  $k_* > 0$ , такое что каждая собственная мода неустойчива (устойчива) при условии  $|k| > k_*$  ( $|k| < k_*$ ).

Приведенные выше выводы в основном справедливы при ненулевой диффузии жертв, за исключением коротковолнового характера неустойчивости, так как нейтральная гиперповерхность является графиком функции

$$\chi = \check{\chi}_{nt} = \delta^2 k^2 A + \delta B + \chi_{nt}$$

( $\chi_{nt}$  — функция (36)), а множители  $A, B$  не зависят от  $k$  и  $\delta$ .

Критическая гиперповерхность представляет собой график функции  $\chi = \check{\chi}_{cr} = \min_k \check{\chi}_{nt}(\gamma, p_e, s_e, k^2, \delta)$ , где

$$\check{\chi}_{cr} = \frac{\delta(\nu^2 + 2\nu s_e + \gamma p_e s_e + \nu s_e \sqrt{\nu^2 + \nu s_e + \gamma p_e s_e}) + \mu\nu}{p_e s_e} > \chi_{cr}.$$

При  $\delta > 0$  конкретное равновесие устойчиво при условии  $\chi < \check{\chi}_{cr}(\gamma, p_e, s_e, k^2)$  и становится неустойчивым в противном случае. Эта неустойчивость всегда имеет колебательный характер, при этом существуют действительные числа  $k_1 > k_0 > 0$ , такие что каждая собственная мода неустойчива при условии, что ее волновое число удовлетворяет неравенству  $k_0 < |k| < k_1$ . Функция  $\check{\chi}_{cr}$  линейна как по  $\mu$ , так и по  $\delta$ .

Перейдем к осредненной системе (33) и проверим линейную устойчивость для  $\chi = \chi_{cr}$  и максимального значения  $\theta$ . С учетом сказанного выше равновесие (35) неустойчиво, несмотря на то что оно устойчиво при  $\theta = 0$  и  $\delta > 0$  и по крайней мере нейтрально при  $\delta = 0$ . Следовательно, “ветер” может нарушить равновесие.

Иными словами, при  $\chi = \chi_{cr}$  и максимальном  $\theta$  для любых допустимых заданий остальных параметров существуют значения  $k_2 > k_1 > 0$ , при которых для каждого волнового числа  $k$ , такого что  $|k| > k_2$ , существуют неустойчивые нормальные моды, но все нормальные моды устойчивы, если  $k$  такое, что  $|k| < k_1$ .

На рис. 2,а показана зависимость наибольшей действительной части спектрального параметра  $\lambda$  от волнового числа  $k$  при различных значениях параметра  $\mu$ . Видно, что по мере его увеличения зависимость  $\operatorname{Re} \lambda(k^2)$  возрастает. Соответственно, кривая смещается вверх, причем ее часть, лежащая ниже оси абсцисс, плотнее прилегает к оси ординат, поэтому  $k_1 \rightarrow +0$ .

На рис. 2,б приведены нейтральные кривые на плоскости  $(\mu, k^2)$  при различных значениях параметра  $\alpha$ . При увеличении этого параметра нейтральная кривая смещается вправо и вверх, вследствие чего область устойчивых мод, ограниченная нейтральной кривой и координатными осями, увеличивается.

Из рис. 2 следует, что  $\operatorname{Im} \lambda = |k| \sqrt{\mu} + O(|k|^{-1})$  при  $|k| \rightarrow \infty$ , а  $\operatorname{Re} \lambda$  имеет предел, зависящий от параметров задачи.

**7. Численный эксперимент.** Численный эксперимент проводился для системы (34) с кинетикой Лотки — Вольтерры при постоянных транспортных коэффициентах. На рис. 3,а-в показаны типичные картины эволюции гладкого локализованного возмущения, на рис. 3,г-е — картины его затухания в отсутствие “ветра” (ср. с рис. 1). Эти картины получены путем численного решения задач Коши при одних и тех же значениях всех параметров, за исключением значения  $\theta$ , которое равно либо нулю (см. рис. 3,г-е),

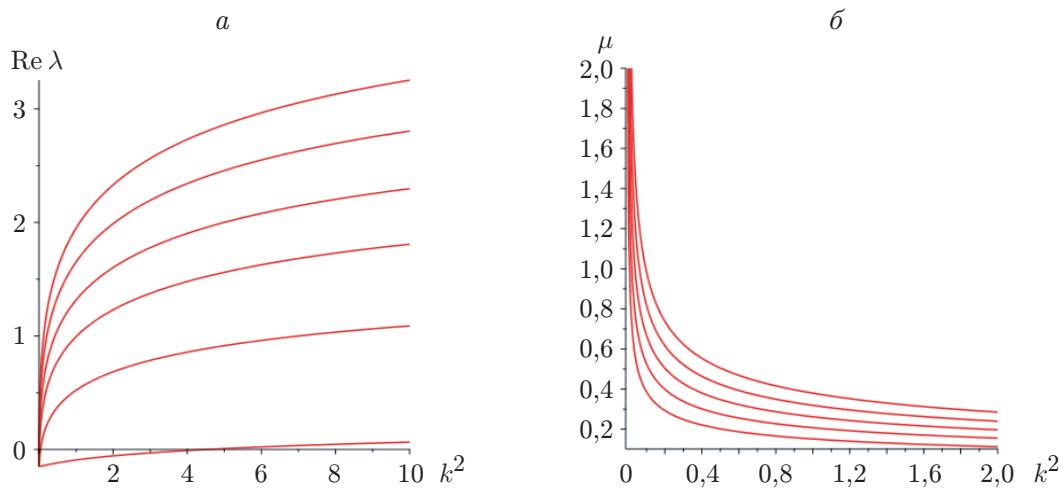


Рис. 2. Линейная устойчивость квазиравновесия при  $\chi = \chi_{cr}$ ,  $\theta = \theta_{\max}$ ,  $\nu = 1$ ,  $\gamma = 2/3$ ,  $\beta = 0,4\gamma\alpha$ :

а — зависимость максимального значения  $\text{Re } \lambda$  от волнового числа при  $\alpha = 3/4$  (1 —  $\mu = 0,1$ , 2 —  $\mu = 0,7$ , 3 —  $\mu = 1,3$ , 4 —  $\mu = 1,8$ , 5 —  $\mu = 2,4$ , 6 —  $\mu = 3,0$ ); б — нейтральные кривые (1 —  $\alpha = 0,5$ , 2 —  $\alpha = 0,875$ , 3 —  $\alpha = 1,25$ , 4 —  $\alpha = 1,625$ , 5 —  $\alpha = 2,0$ )

либо отрицательному абсолютному максимальному значению (см. рис. 3, а–в), заданному формулой (30), где  $c = \sqrt{\mu}$ . Начальные условия и значения параметров следующие:

$$p|_{t=0} = p_e + 0,05 e^{-x^2/4}, \quad s|_{t=0} = s_e, \quad q|_{t=0} = q_e = -\theta\chi s_e p_e^2 / \nu; \quad (37)$$

$$s_e = \beta/\gamma < \alpha, \quad p_e = \alpha - s_e > 0;$$

$$\chi = \chi_{cr} = \mu\nu / (p_e s_e), \quad \nu = 1, \quad \mu = 1/2, \quad \beta = 0,4\alpha\gamma; \quad (38)$$

$$\alpha = 3/4, \quad \gamma = 2/3. \quad (39)$$

Во всех численных экспериментах поведение малого конечного возмущения качественно согласуется с линейной теорией (см. п. 6). Согласно этой теории система устойчива при условии  $\theta = 0$ , если остальные параметры принимают значения (38), (39). В этом случае в численном эксперименте наблюдается затухание малых конечных возмущений. В то же время увеличение абсолютной величины параметра  $\theta$  при неизменных остальных параметрах приводит к возникновению неустойчивости линейного приближения. В этом случае в численном эксперименте наблюдается рост конечных возмущений.

Были проведены расчеты для комбинаций параметров с более сильным или слабым сопротивлением, более быстрым ростом жертвы ( $\alpha > 1$ ), меньшей диффузией жертвы, умеренным переизбыtkом жертвы ( $\alpha = 0,6\beta\gamma$ ), большей эффективностью действий хищников ( $\gamma > 1$ ), также использовались меньшие значения параметра  $\theta$  (например, создаваемые одной гармоникой). Тем не менее возмущения, качественно отличающиеся от рассмотренных выше возмущений, не наблюдались.

При решении задачи Коши для одномерной системы (33) с данными (37), (38) система (1)–(3) редуцировалась к системе (5), (6) путем исключения потока (см. п. 1). При этом в начальном условии (7) правая часть полагалась равной нулю в соответствии с данными (37).

Расчеты, описанные в п. 2, выполнялись с помощью указанной редукции одномерного варианта уравнений (1)–(3) при условиях (10) и следующих начальных условиях и

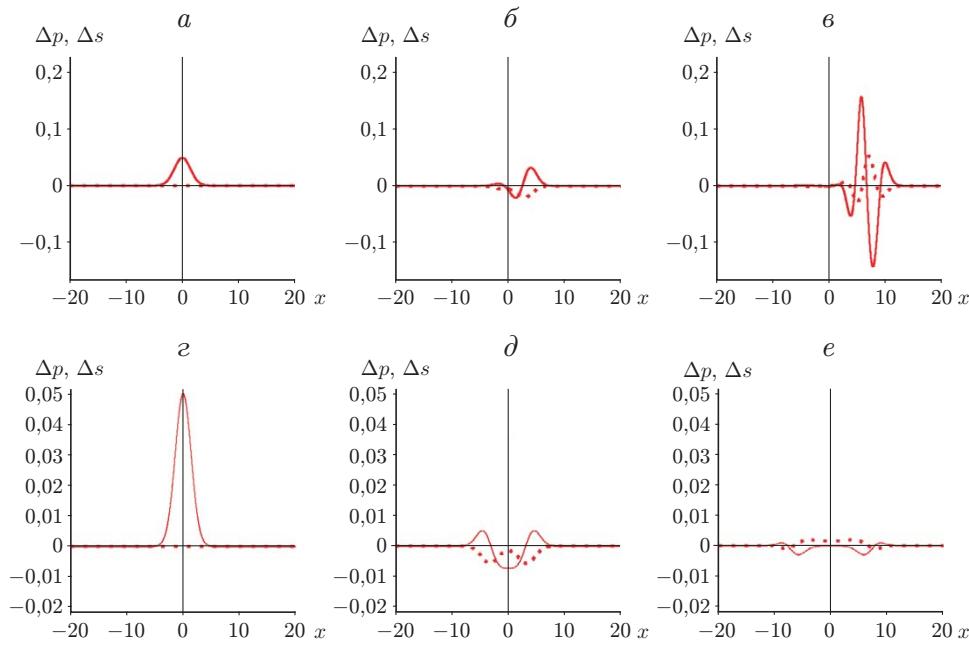


Рис. 3. Эволюция возмущений равновесного состояния гомогенизированной системы:

сплошные линии — мгновенные значения отклонения плотности хищников от равновесного значения; пунктирные — мгновенные значения отклонения плотности жертв от равновесного значения;  $a$ — $e$  — эволюция гладкого локализованного возмущения ( $a$  —  $t \approx 0$ ,  $b$  —  $t \approx 3,4$ ,  $c$  —  $t \approx 9,3$ ),  $g$ — $e$  — затухание возмущения в отсутствие “ветра” ( $g$  —  $t \approx 0$ ,  $d$  —  $t \approx 5,2$ ,  $e$  —  $t \approx 10$ )

параметрах:

$$p|_{t=0} = p_e(1 + \varepsilon e^{-x^2} + a \sin^N(2\pi nx)), \quad q|_{t=0} = \sqrt{\mu} p_e a \sin^N(2\pi nx),$$

$$s|_{t=0} = s_e, \quad s_e = \beta/\gamma, \quad p_e = \alpha - s_e, \quad \beta/(\gamma\alpha) = 0,4, \quad \alpha = 5/4, \quad \gamma = 2/3,$$

$$\mu \equiv \text{const} = 4, \quad \nu = 1, \quad \delta = 0,01, \quad \chi \equiv \text{const} = \mu\nu/(p_e s_e).$$

Конкретные значения параметров  $N$ ,  $n$ ,  $\varepsilon$ ,  $a$  соответствуют рис. 1.

Во всех расчетах задача Коши заменялась начально-краевой задачей с граничными условиями Неймана на достаточно широком пространственном интервале, которая решалась с помощью встроенного солвера Maple. В данном пункте был выбран интервал  $x \in (-25, 25)$ , в п. 2 — интервал  $x \in (-35, 35)$ .

**8. Выводы.** Исследована модель сообщества хищник — жертва, в которой чисто диффузная жертва взаимодействует с преследующим ее хищником, движение которого описывается моделью типа модели Каттанео. Результаты предварительных численных экспериментов (см. п. 2) свидетельствуют о возможности неустойчивости коротковолновых структур вследствие медленной амплитудной модуляции. Рассмотрен процесс распространения коротковолновых пакетов в пределе бездиффузионной жертвы и выведена замкнутая система уравнений, описывающая медленную эволюцию оболочек таких пакетов. Данная система отличается от исходной одним членом (“ветром”) в осредненном уравнении потока хищника.

Анализ линейной устойчивости показал, что “ветер” всегда дестабилизирует равновесие гомогенизированной системы и, следовательно, соответствующую квазиравновесную

коротковолновую структуру. В соответствии с линейной теорией при численном решении гомогенизированной системы наблюдаются рост конечных возмущений равновесия под действием “ветра” и их затухание в его отсутствие.

Итак, обнаружен механизм дестабилизации и разрушения коротковолновых пространственно-временных структур в модели Каттанео. Условие (23) определяет единственный случай, соответствующий отсутствию этого механизма. В работах [4, 5] это условие было введено при моделировании мелкомасштабных мозаик в пространственном распределении некоторых популяций веслоногих. В [4, 5] использовалась параболическая модель Патлака — Келлера — Сегел с транспортными коэффициентами, удовлетворяющими условию (23). В силу изложенного выше гиперболические модели при условии (23) также пригодны для изучения формирования мелкомасштабных структур в популяционной динамике.

## ЛИТЕРАТУРА

1. **Bellomo N., Bellouquid A., Tao Y., Winkler M.** Toward a mathematical theory of Keller — Segel models of pattern formation in biological tissues // Math. Models Methods Appl. Sci. 2015. V. 25, N 9. P. 1663–1763.
2. **Dolak Y., Hillen T.** Cattaneo models for chemosensitive movement // J. Math. Biol. 2003. V. 46, N 5. P. 461–478. DOI: 10.1007/s00285-003-0221-y.
3. **Eftimie R.** Hyperbolic and kinetic models for self-organised biological aggregations. A modelling and pattern formation approach. Cham: Springer Nature Switzerland AG, 2018.
4. **Тютюнов Ю. В., Загребнева А. Д., Сурков Ф. А., Азовский А. И.** Моделирование потока популяционной плотности организмов с периодическими миграциями // Биофизика. 2009. Т. 54, вып. 3. С. 508–514.
5. **Тютюнов Ю. В., Загребнева А. Д., Сурков Ф. А., Азовский А. И.** Микромасштабная пятнистость распределения веслоногих раков как результат трофически обусловленных миграций // Океанология. 2010. Т. 50, № 1. С. 72–81.
6. **Morgulis A.** Waves in a hyperbolic predator — prey system // Axioms. 2022. V. 11, N 5. 187. DOI: 10.3390/axioms11050187.
7. **Menolascina F., Rusconi R., Stocker R., et al.** Logarithmic sensing in *Bacillus subtilis* aerotaxis // Systems Biology Appl. 2017. V. 3. 16036. DOI: 10.1038/njbsa.2016.36.
8. **Гантмахер Ф. Р.** Теория матриц. М.: Наука, 1969.

Поступила в редакцию 20/V 2024 г.,

после доработки — 20/V 2024 г.

Принята к публикации 3/VI 2024 г.