Март 2007 г. *Том 177, № 3*

УСПЕХИ ФИЗИЧЕСКИХ НАУК

ОБЗОРЫ АКТУАЛЬНЫХ ПРОБЛЕМ

Волны в кросс-диффузионных системах — особый класс нелинейных волн

М.А. Цыганов, В.Н. Бикташев, Дж. Бриндли, А.В. Холден, Г.Р. Иваницкий

Представлен обзор работ по исследованию возбудимых пространственно распределенных систем с кросс-диффузией компонент. Особое внимание уделено характерным для этих систем новым волновым явлениям, таким как квазисолитонное и полусолитонное взаимодействие волн возбуждения помимо стандартного несолитонного взаимодействия, сопровождающегося взаимной аннигиляцией волн. Показана связь различных режимов взаимодействия с вариациями формы профиля волн. Примером кросс-диффузионных систем являются популяционные системы с таксисом. На основании исследований математических моделей и экспериментов с бактериальными популяциями волны в возбудимых кросс-диффузионных системах можно выделить в особый класс нелинейных волн.

PACS numbers: **05.45.–a**, 87.18.Hf, 87.23.Cc

Содержание

1. **Введение (275).**
2. **Нелинейная кросс-диффузия. Таксисные волны (277).**
   2.1. Таксис в популяционных системах. 2.2. Бактериальные популяционные волны. 2.3. Восстановление бактериальных популяционных волн при изоляции центра инокуляции. 2.4. Солитоноподобный режим взаимодействия бактериальных волн.
3. **Основные свойства популяционных таксисных волн (283).**
   3.1. Волны в системе реакция–диффузия–таксис ($\gamma = 0{,}01$). 3.2. Волны в системе реакция–таксис ($\gamma = 0{,}016$). 3.3. Механизм квазисолитонного взаимодействия таксисных волн.
4. **Таксисные волны в двумерных средах (287).**
   4.1. Спиральные волны. 4.2. Альтернативное поведение волновых разрывов. 4.3. Частичное отражение и самоподдерживающаяся активность.
5. **Полусолитонное взаимодействие популяционных таксисных волн (290).**
   5.1. Одномерный случай. 5.2. Двумерная среда. 5.3. Такситоны. Зависимость режима отражения от угла взаимодействия таксисных волн.
6. **Волны в возбудимых средах с линейной кросс-диффузией (293).**
   6.1. Примеры систем с линейной кросс-диффузией. 6.2. Характерные свойства волн. 6.3. Квазисолитонное взаимодействие волн.
7. **Заключение (298).**

Список литературы (299).

М.А. Цыганов, Г.Р. Иваницкий. Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, 142290 Пущино, Московская обл., ул. Институтская 3, Российская Федерация
Тел. (495) 632-78-69. Факс (4967) 33-53-03
E-mail: tsyganov@iteb.ru, ivanitsky@iteb.ru
В.Н. Бикташев. Department of Mathematical Sciences, University of Liverpool, Liverpool L69 7ZL, UK
Tel. +44 (151) 794-40-04. Fax +44 (151) 794-40-61
E-mail: vnb@liv.ac.uk
Дж. Бриндли. Department of Applied Mathematics, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, UK
Tel. +44 (113) 343-51-34. Fax +44 (113) 343-50-90
E-mail: amtjb@maths.leeds.ac.uk
А.В. Холден. Faculty of Biological Sciences, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, UK
Tel. +44 (113) 233-42-51. Fax +44 (113) 233-42-30
E-mail: a.v.holden@leeds.ac.uk

Статья поступила 28 апреля 2006 г., после доработки 18 июля 2006 г.

1. Введение

Начиная с работы Тьюринга [1], математические модели формирования и распространения нелинейных волн и процессов структурной самоорганизации в физических, химических, биологических и социальных системах в значительной степени основаны на системах типа реакция–диффузия, где нелинейные члены описывают кинетику, а процессы переноса представлены изотропной диффузией [2–9]. Однако во многих системах в не меньшей степени важны более сложные механизмы диффузионного типа — нелинейная, анизотропная и перекрестная диффузия (кросс-диффузия).

В большинстве работ рассматривается прямая диффузия (самодиффузия) N компонентов φ_k, $k = 1, \ldots, N$, описываемая уравнениями

$$\partial_t \varphi_k + \partial_x J_k = F_k(\varphi_j)\,,$$

где поток $J_k = -D_k \partial_x \varphi_k$, а коэффициенты диффузии D_k — постоянные величины [10]. В этом классе систем процессы формирования пространственно-временны́х структур определяются коэффициентами диффузии D_k и специфическими формами кинетических функций реак-

© М.А. Цыганов, В.Н. Бикташев, Дж. Бриндли, А.В. Холден, Г.Р. Иваницкий 2007

ционных процессов F_k. Случай, когда коэффициенты диффузии не являются константами, но зависят от динамических переменных, соответствует нелинейной диффузии. Примеры нелинейной диффузии имеют место в процессах массопереноса в пористых средах, а также в популяционных моделях [11, 12]. Математическими моделями с коэффициентом диффузии, зависящим от плотности бактерий, описаны процессы формирования сложных пространственных структур при росте бактериальных колоний [13–16]. Режимы с обострением и пространственной локализации в открытых диссипативных системах описываются моделями с нелинейной диффузией [17, 18].

Естественное обобщение этих систем включает использование кросс-диффузии (перекрестной диффузии), для которой поток записывается, как [10]

$$J_k = -\sum_j D_{kj}(\varphi)\,\partial_x\varphi_j\,.$$

Некоторые кросс-диффузионные модели рассмотрены в ряде работ в физических системах (физика плазмы) [10, 19], в химических системах (динамика электролитических растворов [20]), в биологических системах (кросс-диффузионный транспорт [21], динамика популяционных систем [9, 22–25]), в экологии (динамика возрастной структуры леса [26, 27]), в сейсмологии — модель Бурриджа–Кнопоффа, описывающая взаимодействие тектонических плит [28, 29]. В последние десять лет при исследовании роста и развития опухолей активно применяются математические модели с кросс-диффузией [30–36] (а также системы типа реакция–диффузия–адвекция [37]).

Поясним, что мы подразумеваем под термином "кросс-диффузия" (или перекрестная диффузия). Рассмотрим следующую систему двух уравнений в частных производных для одномерного случая:

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= f(u,v) + D_1\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + h_1\frac{\partial}{\partial x}\left(Q_1(u,v)\frac{\partial v}{\partial x}\right),\\ \frac{\partial v}{\partial t} &= g(u,v) + D_2\frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + h_2\frac{\partial}{\partial x}\left(Q_2(u,v)\frac{\partial u}{\partial x}\right).\end{aligned} \qquad (1)$$

При $h_1 = h_2 = 0$ математическая модель (1) представляет собой систему типа реакция–диффузия с коэффициентами диффузии $D_1 \geqslant 0$, $D_2 \geqslant 0$ (по крайней мере, один $D_i \neq 0$). В случае, когда хотя бы один из коэффициентов $h_i \neq 0$ (знак может быть любым), система (1) является кросс-диффузионной. Линейной кросс-диффузии соответствует $Q_i(u,v) = \text{const}$ для $i = 1, 2$; нелинейной кросс-диффузии — $Q_i(u,v) \neq \text{const}$ хотя бы для одного i.

Кросс-диффузия означает, что пространственное перемещение одного объекта, описываемого одной из переменных, происходит за счет диффузии другого объекта, описываемого другой переменной. На популяционном уровне простейший пример — паразит (первый объект), находящийся внутри "хозяина" (второго объекта), перемещается за счет диффузии хозяина. Термин "самодиффузия" (диффузия, прямая диффузия, обыкновенная диффузия) подразумевает перемещение особи за счет диффузионного потока из области высокой концентрации особей в область их низкой концентрации. Под термином "кросс-диффузия" понимается перемещение/поток одного вида особей/веществ за счет наличия градиента других особей/веществ. Величина кросс-диффузионного коэффициента может быть положительной, отрицательной или равной нулю. Положительный коэффициент кросс-диффузии указывает, что движение особей происходит в направлении низкой концентрации других особей/веществ, а отрицательный коэффициент кросс-диффузии указывает, что движение одного вида особей происходит в направлении высокой концентрации других видов особей/веществ. В природе системы с кросс-диффузией довольно распространены и играют существенную роль, особенно в биофизических и биомедицинских системах.

Способность к спонтанному образованию и развитию сложных упорядоченных динамичных и статичных структур — одна из особенностей реакционно-диффузионных систем. В результате самоорганизации у подобных систем могут появиться свойства, которыми не обладала ни одна из их составляющих. Формирование упорядоченных в пространстве и во времени структур является ключевым для понимания развития отдельных стадий морфогенеза, динамики популяций и экосистем, возбудимых тканей, нейронных сетей и т.д. [38–43]. Простейшие варианты морфогенеза связаны с образованием многоклеточного "организма" популяциями одноклеточных организмов, которое чаще всего происходит в экстремальных для популяции условиях. Такая же способность к образованию и развитию сложных упорядоченных динамичных и статичных структур свойственна и кросс-диффузионным системам. Во множестве случаев при моделировании распределенных популяционных систем типа хищник–жертва необходимо учитывать кросс-диффузию [9, 24, 25, 44–47]. Кросс-диффузионные системы играют основную роль при математическом моделировании пигментации животных [9, 48–52], локализации лейкоцитов, движущихся в ответ на бактериальное воспаление [53], агрегации *Dictyostelium discoideum* [54–57]. Создание эффективных моделей биологических явлений как на уровне тест-систем в экспериментах вне организма (*in vitro*), так и математического моделирования — один из базовых подходов в биофизике.

Прогресс в исследовании явлений самоорганизации в физических, химических и биологических системах в первую очередь связан с развитием теории автоволн: исследованием закономерностей генерации, распространения и взаимодействия нелинейных волн в распределенных активных средах с диффузией, так называемых активных (возбудимых) средах. Примерами названных сред являются цепочки связанных генераторов Ван-дер-Поля, нервные волокна, распределенные химические системы с автокатализом и т.п. [6, 8, 58–63]. Важное объединяющее свойство указанных сред заключается в их способности генерировать и проводить автоволны — самоподдерживающиеся сильно нелинейные волны изменения состояния среды, форма и скорость которых в установившемся режиме движения не зависят от краевых условий и полностью определяются значениями характеризующих среду параметров. Автоволны представляют собой распределенные аналоги автоколебаний в сосредоточенных системах. Нарушение нормальных режимов распространения и взаимодействия автоволн ведет к дезорганизации и хаосу в контролируемых автоволновыми процессами системах.

Все хорошо известные свойства автоволн до недавнего времени были получены в результате исследований систем типа реакция–диффузия. Как влияет на свойства волн в возбудимых системах включение кросс-диффузии? В работах 1980-х–1990-х годов на основе экспериментальных и теоретических исследований бактериальных популяционных волн показано, что бактериальные волны имеют много общего с волнами возбуждения, распространяющимися в биологических системах, являясь одним из примеров автоволнового процесса [22, 23, 64–67]. В этих же работах отмечалось, что бактериальные волны представляют собой особый класс автоволн из-за присущих только им свойств, которые не наблюдались в "классических" автоволнах. Совершенно неожиданные результаты были получены в работах последних четырех лет [68–73], в которых показано, что у возбудимых систем с кросс-диффузией обнаруживаются новые волновые свойства, существенно отличающиеся от волн возбуждения в системах типа реакция–диффузия. Эти результаты позволили выделить волны в кросс-диффузионных системах в особый класс нелинейных волн.

Анализу работ по исследованию волн в возбудимых системах с кросс-диффузией посвящен данный обзор.

В разделе 2 на примере бактериальных популяционных волн, распространяющихся за счет хемотаксиса, рассмотрены свойства волн в системах с нелинейной кросс-диффузией. Представлены результаты экспериментальных исследований и математического моделирования формирования, распространения и взаимодействия бактериальных волн, а также условия возникновения солитоноподобного режима взаимодействия.

В разделах 3 и 4 для систем типа реакция–диффузия–таксис и реакция–таксис обсуждаются результаты исследований свойств таксисных волн на математической модели типа хищник–жертва с включением положительного и отрицательного таксиса. Описан механизм распространения волн в таких системах. Показано, что зависимость скорости распространения таксисных волн от коэффициента диффузии существенно отличается от аналогичной зависимости для волн в системах типа реакция–диффузия. В большой области параметрического пространства имеет место квазисолитонное взаимодействие таксисных волн.

В разделе 5 представлены результаты исследования в одномерных и двумерных средах неизвестного ранее волнового явления — полусолитонного взаимодействия.

В разделе 6 показано, что характерной особенностью волн в системах с линейной кросс-диффузией также является квазисолитонный режим взаимодействия, и рассмотрена связь эволюции формы волны с различными режимами взаимодействия волн.

2. Нелинейная кросс-диффузия. Таксисные волны

2.1. Таксис в популяционных системах

Основной пример нелинейных кросс-диффузионных систем — системы с таксисом. Формирующиеся в них волны называют *таксисными*. Выбор направления движения живыми организмами связан с их способностью реагировать на изменения окружающей среды [22, 74, 75]. Этот процесс реагирования на внешние стимулы для поиска наиболее оптимальных окружающих условий получил название *таксис*. Направленное движение организмов в сторону более благоприятных условий по градиенту аттрактанта — положительный таксис (например, по градиенту питательных веществ) или, наоборот, движение в сторону от неблагоприятных условий (от репеллента) — отрицательный таксис [76–78].

Во многих случаях миграция животных — это реакция на неоднородность факторов внешней среды, сопровождаемая образованием вре́менных скоплений особей: птичьих стай, рыбных косяков, мушиных роев и др. Например, стаеобразование является одной из важнейших форм взаимоотношений особей, имеющее защитное, кормовое (поисковое) и приспособительное значения, и характеризуется способностью особей к направленным перемещениям, интенсивность и направление которых определяются неоднородностью пространственного распределения стимула [79–82]. В качестве последнего могут выступать как фактор внешней среды (температура, соленость, освещенность, корм, звук и т.д.), так и плотность самой популяции.

В работах [79–82] пространственное поведение животных описывается согласно предположению, что ускорение движения мигрантов в каждой точке пространства пропорционально градиенту плотности распределения некоторого стимула. Такая гипотеза подтверждается наблюдениями за природными популяциями, например стайными рыбами: вероятность изменения направления их движения (вариации скорости) зависит от разности между текущей и предпочитаемой температурой [83]. Анализ движения растительноядных насекомых также показывает, что особи изменяют свою скорость в зависимости от качества и близости кормового пятна [84]. В работах [79–82], основываясь на результатах кинематических характеристик движения животных, представленных в публикациях Окубо [85, 86], построена и исследована математическая модель, описывающая агрегирование особей в результате автотаксиса — ориентации по градиенту собственной плотности популяции. Аналитические исследования модели [79–82], дополненные численными расчетами в одномерной и двумерной среде, показали, что для некоторой области значений параметров модели наблюдается образование устойчивого стационарного скопления особей, т.е. в модели имеется неоднородное по пространству решение, не зависящее от времени.

В работе [87] проведен анализ волновых режимов динамики концептуальной популяционной системы, описываемой полиномиальными моделями реакция–диффузия–таксис и реакция–кросс-диффузия–автотаксис при возрастании степеней функций реакции и таксиса (автотаксиса). Показано, что, с одной стороны, существование "подходящего" нелинейного таксиса может изменить скорость и форму волновых фронтов, привести к возникновению различных "грубых" пространственно неоднородных волновых режимов. Среди них выделяются режимы с очень большой амплитудой колебаний плотности. С другой стороны, таксис может оказать стабилизирующее влияние на динамику пространственно распределенной системы. В этой работе также отмечается, что многообразие возможных волновых режимов возникает при значениях параметров, которые отвечают критическим точкам модели. Эти же авторы исследовали роль таксиса в динамике численности лесных насекомых [88].

В настоящее время основные экспериментальные и теоретические результаты исследований таксиса и процессов самоорганизации в популяционных системах получены при исследовании бактериальных популяционных волн, а также роста и развития бактериальных колоний [22, 23, 65–67, 89–99]. Бактериальные популяции очень удобны при модельном подходе к анализу одной из основных задач математической биофизики экологических сообществ — исследованию устойчивости того или иного режима функционирования экосистем. Характерные для микробных популяций особенности, такие, как многочисленность, быстрая смена поколений, возможность управления условиями роста, богатство разнообразных форм структурной самоорганизации, делают их объектом для экспериментальных и теоретических исследований в совершенно неожиданных областях. Так, например, в работе Рона с соавторами [100] некоторые из структурных форм развития бактериальной колонии рассмотрены как возможные модели роста опухоли.

Известно, что хаотично движущиеся бактерии могут при некоторых условиях распределяться в пространстве неравномерно, т.е. формировать пространственные структуры как меняющиеся во времени, так и неизменные (см., например, [22, 89–91, 101–104]). Интенсивный этап исследования подвижности индивидуального и кооперативного поведения бактерий начался с середины 1960-х годов после выхода работ Адлера [74, 75]. За последние четыре десятилетия различные аспекты хемотаксисной подвижности, особенно для модельной организации *E. coli* и *Salmonella spp.*, исследованы достаточно подробно (см. обзоры [22, 23, 105–107]). Коротко выделим следующие аспекты подвижности и хемотаксиса бактерий. Многие бактерии имеют внеклеточные спиральные нитевидные органеллы, названные флагеллами (или жгутиками) [108–110]. Каждая флагелла в своем основании на клетке имеет ротационный двигатель, который может вращаться по или против часовой стрелки. Когда индивидуальные флагеллы вращаются против часовой стрелки, они собираются в связанный пучок, который, вращаясь, толкает бактерию вперед. Эти ровные/свободные пробеги прерываются тамблингами, когда бактерии совершают резкие хаотические движения, напоминающие дрожание и кувыркание. Они вызваны расплетением связки фибрилл за счет изменения направления их вращения [108–110]. После каждого тамблинга бактерия движется в новом, случайном направлении. Таким образом, в отсутствие хемотаксисного градиента индивидуальная клетка движется случайным образом. Как уже отмечалось, факторы среды, привлекающие бактерий, называются аттрактантами, а противоположные им — репеллентами [74, 75, 108–112]. Период свободного пробега в изотропной среде $\sim$1–3 с, а тамблинга $\sim$0,1 с. Если бактерия плывет по градиенту аттрактанта, то тамблинг частично подавляется, а в градиенте репеллента частота тамблинга увеличивается.

Молекулярный механизм управления направлением вращения флагелл достаточно сложен [77, 78, 107, 108–114]. Разработана модель хеморецепции для бактерий, находящихся в градиенте аттрактанты или репеллента. Открыто достаточно много рецепторов, реагирующих на аттрактанты, а также рецепторов, реагирующих на репелленты. Большинство рецепторов высокоспецифичны к одному-двум химическим соединениям. Клетка проводит временной анализ состояния окружающей среды для выбора оптимальной стратегии поведения, сравнивая занятость рецептора и уровень метилирования погруженной в цитоплазму части рецептора. Занятость рецептора отражает текущие условия окружающей среды, тогда как уровень метилирования — условия, существовавшие в "недалеком прошлом", которое, как показали эксперименты, составляет примерно 3 с.

В качестве аттрактантов или репеллентов для бактерий могут выступать не только химические соединения, но и физические факторы: температура [105, 115], свет [116, 117], электрические и магнитные поля [118–121], гравитация [122]. Например, интенсивный синий свет инициирует непрерывный тамблинг бактерий *E. coli*, переменные электрические поля могут увеличивать подвижность бактерий *E. coli* и одновременно подавлять их способность к хемотаксису.

В течение длительного времени хемотаксис на условия окружающей среды рассматривался как основная причина движения индивидуальной бактерии. В то же время бактериальные клетки сами могут влиять на этот процесс. Например, при определенных неблагоприятных условиях клетки *E. coli* и *S. typhimurium* выделяют два аминокислотных аттрактанта — аспартат и глютамат [90, 91, 96, 123]. Эти клетки сами затем становятся движущимися источниками аттрактантов и начинают взаимодействовать с другими клетками, координируя хемотаксисную подвижность. Это взаимодействие ведет к различным нетривиальным коллективным явлениям, таким как формирование плотных мультиклеточных кластеров, подвижных колец и различной формы стационарных структур.

В недавних работах Бен-Якоба [102–104] определяются общие принципы роста и развития бактериальных колоний в терминах, примененных ранее к интеллектуальным системам. Популяция бактерий при таком подходе рассматривается Бен-Якобом как многоуровневая структурированная система со сложной мультиклеточной иерархией, во многом аналогичная социальным структурам, сформированным особями, имеющими индивидуальный интеллект. Показано, что бактерии обладают многочисленными способами обмена информацией для осуществления кооперативного поведения в случае неблагоприятных изменений условий окружающей среды, включая широкий набор химических сигнальных механизмов, коллективную активацию и дезактивацию генов и даже обмен генетической информацией.

2.2. Бактериальные популяционные волны

В середине 1960-х годов Адлер и его сотрудники установили, что бактерии, локально инокулированные в питательную среду, могут формировать распространяющиеся популяционные волны [74, 75]. Потребление субстрата бактериями приводит к возникновению градиента субстрата-аттрактанта. В хаотическом перемещении бактерий появляется составляющая, направленная по градиенту. Кроме того, бактерии продолжают размножаться. Хемотаксисный ответ на градиент субстрата-аттрактанта обусловливает формирование и распространение колец таксиса — бактериальных популяционных волн. В процессе движения бактерий кольца таксиса сохраняют резко очерченную форму и движутся приблизительно с постоянной скоростью, зависящей от вязко-

сти среды (агара) и подвижности штамма. Такое постоянство характеристик связано с тем, что локальный градиент концентрации аттрактанта постоянно воспроизводится бактериями при перемещении на новое место. Эта волна фактически визуализирует границу между областью пониженной концентрации аттрактанта и той областью, где концентрация аттрактанта все еще остается высокой. При наличии в среде двух аттрактантов, потребляемых бактериями, могут сформироваться две бактериальные популяционные волны за счет последовательного выедания субстрата-аттрактанта и переключения на следующий субстрат, который ранее не был востребован.

В результате взаимодействия бактериальных волн могут формироваться статичные пространственные структуры [22, 66, 89]. Тип структуры определяется режимом взаимодействия волн [23, 67]. В данном разделе мы рассмотрим два режима взаимодействия — солитоноподобный и несолитонный. Первый характеризуется прохождением популяционных волн друг сквозь друга без существенных задержек, второй — остановкой волн при столкновении.

Несолитонный режим взаимодействия. На рисунке 1 приведен пример несолитонного взаимодействия (волны после столкновения останавливаются). Исходный посев бактерий осуществлялся в четыре разные точки инокуляции в слабоагаризованную питательную среду в чашке Петри. Эти места за счет размножения бактерий служат местом зарождения бактериальных популяционных волн. Рассмотрим процесс формирования статичной крестообразной структуры, возникающий при взаимодействии бактериальных волн, исходящих из четырех точек [66]. Через $\sim 3-4$ ч из центров инокуляции формируются первые кольцевые хемотаксисные волны, основным продуктом потребления бактерий из данных колец является серин, входящий в состав питательной среды (табл. 1). С некоторой временно́й задержкой формируется второе кольцо хемотаксисной волны (рис. 1а). Для бактерий из второй волны основным

Таблица 1. Аминокислотный состав питательной среды (10^{-3} моль) до (контроль) и после прохождения таксисных волн бактерий *E. coli J621*

Среда	Контроль	*1*	*2*	*2′*
Alanine	1,4	1,4	1,5	1,5
Arginine	2,0	2,1	2,1	2,1
Aspartate	**0,3**	**0,2**	**0,04**	**0,03**
Glutamate	0,7	0,7	0,6	0,6
Histidine	0,5	0,5	0,5	0,5
Isoleucine	0,4	0,5	0,5	0,5
Leucine	1,5	1,5	1,4	1,3
Lysine	0,8	0,8	0,8	0,8
Methionine	0,2	0,2	0,2	0,2
Phenylalanine	0,9	0,9	0,9	0,9
Praline	0,00	0,00	0,00	0,00
Serine	**0,5**	**0,08**	**0,03**	**0,04**
Threonine	0,3	0,3	0,2	0,2
Tyrosine	0,9	1,0	1,0	1,0
Valine	1,0	1,0	1,0	1,0

Примечание. Полужирным шрифтом выделены компоненты среды, в основном потребляемые бактериями после прохождения первой волны (serine) и после прохождения волн *2* и *2′* (aspartate) [66]. Измерения выполнены на аминокислотном анализаторе Analaser T339 (Mocrotechna Praha).

источником питания является аспартат (табл. 1). При столкновении первых колец хемотаксиса (рис. 1б) формируется тонкая линия (рис. 1б–г): волны останавливаются, так как исчезает градиент серина.

Можно было бы ожидать диффузионного размывания столкнувшихся и остановившихся колец. Однако этого не происходит, бактерии снова формируют волны. Из линии столкновения первых колец хемотаксиса через некоторое время τ после столкновения формируются волны *2′* (рис. 1д). В работе [66] показано, что распространение бактериальных волн *2* и *2′* происходит за счет потребления бактериями идентичных компонент субстрата. Согласно результатам экспериментов на различных питательных средах и с разными штаммами

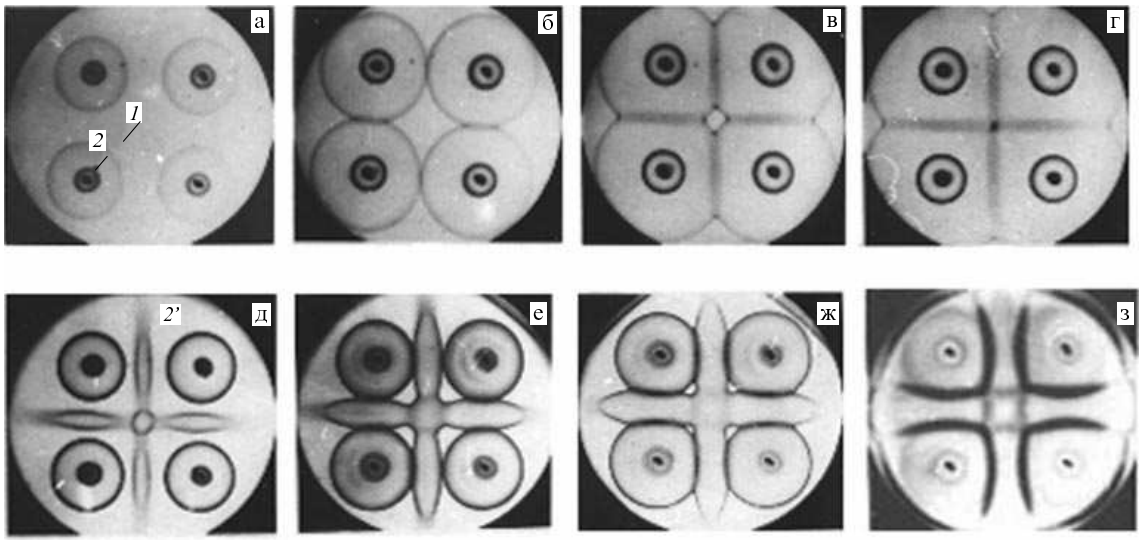

Рис. 1. Формирование крестообразной структуры в чашке Петри ∅9 см при взаимодействии бактериальных волн, распространяющихся из четырех точек инокуляции бактерий *E. coli J621* в питательную среду [66, 67]: (а) сближающиеся кольца хемотаксиса ($t = 0$); (б) столкновение первых колец хемотаксиса ($t = 15$ мин); (в, г) формирование линий столкновения ($t = 30$ мин, 55 мин); (д) "отражение" — из линий столкновения формируются волны *2′* ($t = 85$ мин); (е) столкновение волн *2* и *2′* ($t = 140$ мин); (ж, з) формирование крестообразной структуры.

бактерий бактерии из фронтов *1* "переключаются" после столкновения на тот же аттрактант, по градиенту которого распространяется и волна *2* (в данном случае — аспартат) (см. табл. 1). Поэтому при столкновении волн *2* и *2′* происходит формирование соответствующих линий (рис. 1е–з).

В работах [65, 66] было предложено рассматривать бактериальные популяционные волны *1* и *2* (*2′*) как автоволны различной "модальности". В отличие от автоволн, исследовавшихся ранее в физике, химии и биологии, бактериальные волны различной модальности могут трансформироваться друг в друга благодаря переключению бактерий на потребление другого субстрата.

От чего зависит промежуток времени τ, за который первые бактериальные волны при столкновении трансформируются в волны *2′*, выходящие из линии столкновения? Оказывается, что τ имеет наименьшее значение при взаимодействии бактериальных волн, которые распространяются в установившемся режиме [99]. В ходе распространения бактериальной волны плотность фронта увеличивается за счет деления бактерий и выходит на постоянный уровень в установившемся режиме. При взаимодействии волн хемотаксиса, исходящих из точек инокуляции, расположенных на малом расстоянии друг от друга, происходит столкновение фронтов с низкой бактериальной плотностью и, соответственно, остается еще достаточное количество первого субстрата-аттрактанта, а следовательно, и больше времени требуется на переключение на другой субстрат-аттрактант [99].

Математическая модель формирования и распространения бактериальных волн на многокомпонентной питательной среде. Математическая модель распространения хемотаксисной волны была предложена в 1971 году Келлером и Сегелем [124]. Для описания процессов формирования и распространения бактериальных волн на многокомпонентной среде рассмотрим модификацию модели Келлера – Сегеля [67]:

$$\frac{\partial b_i}{\partial t} = k_i g(S_i)\, b_i + \nabla\left(\mu\,(S_i)\,\nabla b_i\right) - h_i \nabla\left(b_i\,\chi\,(S_i)\,\nabla S_i\right) + R_i(b,S), \tag{2}$$

$$\frac{\partial S_i}{\partial t} = -p_i g\,(S_i)\, b_i + D_S \nabla^2 S_i\,, \qquad i = 1,2,\ldots,m,$$

$$\mu(S_i) = \begin{cases} \mu_0 = D_b\,, & \text{если} \quad S_i \geqslant S_{00}\,, \\ \mu_0 \left(\dfrac{S_i}{S_{00}}\right)^n, & \text{если} \quad S_i < S_{00}\,, \end{cases} \tag{2а}$$

$$R_i(b,S) = r_{i-1} b_{i-1} - r_i b_i\,,$$

$$r_i = \begin{cases} 0, & \text{если} \quad S_i > S_{hi}\,, \\ \alpha\ (0<\alpha<1), & \text{если} \quad S_i < S_{hi}\,, \end{cases} \tag{2б}$$

$$\chi\,(S_i) = \frac{S_i}{(S_i + S_k)^2}\,, \quad g(S_i) = \frac{S_i}{S_i + S_r}\,, \tag{2в}$$

где $b_i\,(x,y,t)$ — концентрация бактерий, потребляющих компоненту субстрата $S_i\,(x,y,t)$, S_{hi} — пороговое значение субстрата S_i, D_b и D_S — коэффициенты диффузии бактерий и субстрата соответственно, $\chi\,(S_i)$ — функция хемотаксисного ответа, $g\,(S_i)$ — удельная скорость роста бактерий, h — коэффициент таксиса; S_k, S_r, S_{hi}, S_{00}, k_i, p_i, r_i, α — константы. Функция $R_i\,(b,S)$ описывает переход бактерий b_{i-1}, потребляющих субстрат S_{i-1}, в субпопуляцию бактерий b_i, потребляющих субстрат S_i. Классическая математическая модель Келлера – Сегеля имеет место при $m=1$ и $\alpha=0$, т.е. для однокомпонентной среды и, соответственно, без переключения бактерий на потребление других субстратов-аттрактантов [1].

Результат численного моделирования формирования крестообразной структуры, возникающей при взаимодействии бактериальных волн, исходящих из четырех центров инокуляции, представлен на рис. 2. Общая картина процесса показана на рис. 2а. Для более детального рассмотрения на рис. 2б выделена динамика распространения и взаимодействия бактериальных волн, сформированных только бактериями типа b_2 (волны *2* и *2′*), как из четырех центров инокуляции, так и после столкновения волн бактерий b_1 и переключения их на субстрат S_2 после интервала $\tau \approx 25$ усл. ед. времени.

Как видно из эксперимента (см. рис. 1) и результатов моделирования (см. рис. 2), данный режим взаимодействия является несолитонным, поскольку популяционные волны *1* при столкновении останавливаются и не проходят друг сквозь друга. Прохождение/отражение волн связано с переключением на потребление другого субстрата. Это переключение происходит в течение некоторого промежутка времени.

2.3. Восстановление бактериальных популяционных волн при изоляции центра инокуляции

Для выяснения зависимости формирования бактериальных волн от начальных условий были проведены как математическое моделирование, так и эксперименты по возмущению распространения двух последовательных колец хемотаксиса бактерий *E. coli* с изоляцией области вокруг точки инокуляции, являющейся источником таких волн. Было показано, что такое возмущение не препятствует возникновению второй волны хемотаксиса [93].

Математическое моделирование проводилось на модели (2) в двумерной среде для двухкомпонентного случая ($m=2$) с начальными условиями: $S_1(x,y,0) = S_2(x,y,0) = S_0$, $x_c = L_x/2$, $y_c = L_y/2$, где (x_c, y_c) — координаты центра области (радиусом R_0) инокуляции бактерий (b_0). Результаты численных экспериментов представлены на рис. 3а. После формирования двух волн, распространяющихся соответственно по субстратам-аттрактантам S_1 и S_2 (рис. 3, $t=60$), в момент времени $t^* = 70$ вырезалась окрестность центра инокуляции радиусом $R = 30$ так, чтобы изолировать вторую волну:

$$S_1(x,y,t^*) = S_2(x,y,t^*) = 0,$$

$$b_1(x,y,t^*) = b_2(x,y,t^*) = 0\,,$$

$$\text{если} \quad \sqrt{(x-x_c)^2 + (y-y_c)^2} < R\,.$$

В процессе распространения волны по субстрату S_1 из бактерий, отстающих от фронта первой волны, формируется вторая волна, потребляющая субстрат S_2.

[1] Более подробно о математической модели Келлера – Сегеля см. в обзоре [22].

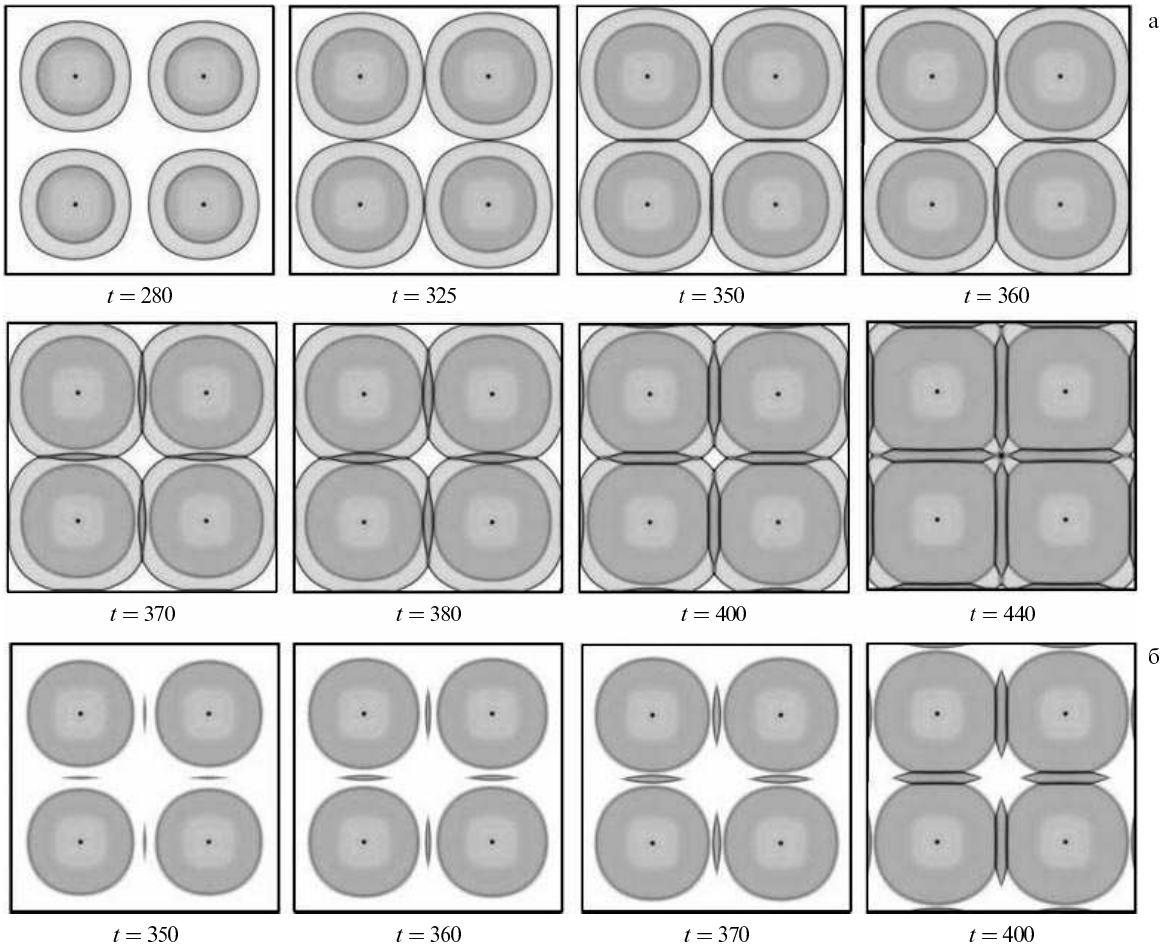

Рис. 2. Формирование крестообразной структуры в численном эксперименте на математической модели (2) для случая двухкомпонентной среды ($m = 2$) размером $L_x \times L_y = 210 \times 210$ [99]: (а) динамика распространения и взаимодействия популяционных волн бактерий $b = b_i + b_2$; (б) динамика формирования, распространения и взаимодействия популяционных волн (*2′* и *2*) бактерий b_2. Параметры модели: $h_1 = 0{,}4$, $h_2 = 0{,}2$, $S_k = 5 \times 10^{-3}$, $S_r = 0{,}55$, $S_{h1} = 10^{-5}$, $S_0 = 0{,}05$, $\alpha = 0{,}1$, $S_{00} = 0$, $b_0 = 0{,}8$, $D_b = 0$, $D_S = 0$, $k_1 = k_2 = 1$, $p_1 = p_2 = 0{,}4$. Координаты центров инокуляции (x_c, y_c): (55, 55), (155, 55), (55, 155), (155, 155).

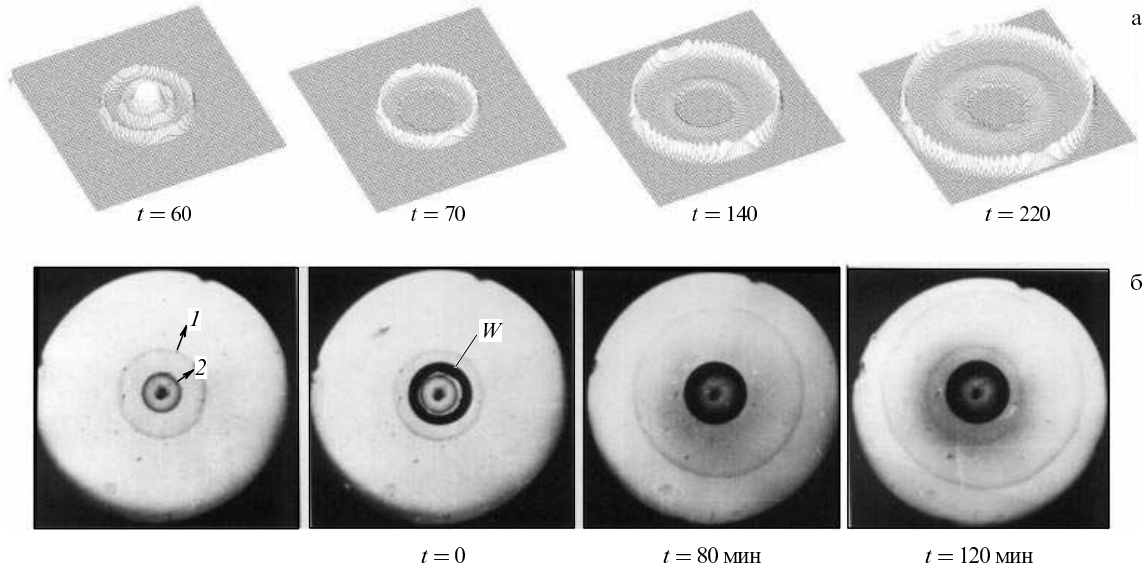

Рис. 3. Формирование и распространение второй бактериальной волны при изоляции центра инокуляции [93]. (а) Результаты численного эксперимента на математической модели (2). Двухкомпонентная среда ($m = 2$) размером $L_x \times L_y = 250 \times 250$. Параметры модели: $h_1 = 4$, $h_2 = 2$, $S_r = 0{,}7$, $S_k = 5 \times 10^{-3}$, $S_{h1} = 5 \times 10^{-4}$, $S_0 = 0{,}05$, $\alpha = 1$, $S_{00} = 0$, $b_0 = 1$, $D_b = 0$, $D_S = 0$, $k_1 = k_2 = 1$, $p_1 = p_2 = 0{,}4$, $R = 30$. (б) Популяционные волны бактерий *E. coli J621*: распространение первого (*1*) и второго (*2*) колец хемотаксиса из центра инокуляции, установка цилиндрической перегородки $W(t = 0)$ для второго кольца; формирование второго кольца хемотаксиса вне перегородки ($t = 80$ мин, $t = 120$ мин).

Каков механизм этого процесса? Из математической модели (2) следует, что переключение бактерий с одного субстрата на другой может происходить только при падении концентрации первого субстрата до порогового значения S_{h1}. При условии, что скорость распространения и бактериальная плотность первой волны постоянны, через равные промежутки времени после прохождения фронта волны концентрация субстрата $S_1(x, y)$ в каждой точке опускается до величины S_{h1}. Соответственно, после изоляции центра инокуляции с окрестностью, в которой находится вторая волна, первыми начинают переключаться на потребление второго субстрата-аттрактанта бактерии на окружности радиусом R. В результате распространяется волна переключения бактерий, отставших от первого кольца хемотаксиса, на потребление субстрата S_2. Необходимым условием существования хемотаксисной волны является наличие градиента концентрации субстрата-аттрактанта. Очевидно, что градиент концентрации субстрата S_2, возникнув на окружности радиусом R, приводит к возникновению направленного движения бактерий. Пространственная плотность бактерий, распространяющихся в этом направлении по градиенту S_2, усиливается за счет бактерий, последовательно переключающихся на потребление S_2 при $r > R$. Эти факторы и обусловливают формирование второго кольца хемотаксиса.

Результаты численного моделирования были подтверждены в экспериментах по формированию бактериальных популяционных волн. В этих экспериментах бактерии *E. coli J621* инокулировались в центре чашки Петри диаметром 9 см на слабоагаризованную питательную среду (пептон — 1,5 %, агар "Difco" — 0,27 %, NaCl — 0,5 %) и инкубировались при температуре 37 °C. Предварительно в чашку Петри заливалась сильно агаризованная "подложка" (2 % агара "Difco", 0,5 % NaCl, толщиной ~ 2 мм). Она необходима для надежной изоляции центра инокуляции. Изоляция центра производилась непроницаемой цилиндрической перегородкой после формирования второй бактериальной волны так, чтобы весь второй фронт оказался внутри перегородки.

На рисунке 3б представлены результаты этих экспериментов. Видно, что после изоляции центра инокуляции и второй волны (рис. 3б, $t = 0$) на некотором расстоянии от изолированной области все-таки идет процесс зарождения новой волны, формируемой бактериями (рис. 3б, $t = 80$ мин, $t = 120$ мин), отставшими от первого кольца хемотаксиса. Появление и перемещение второго фронта обусловлено в большей степени адаптацией бактерий к измененной среде, нежели начальными условиями.

2.4. Солитоноподобный режим взаимодействия бактериальных волн

В работе [67] как в результате математического моделирования, так и экспериментально впервые было показано, что в исследуемой бактериальной популяционной системе существует также солитоноподобный режим взаимодействия колец хемотаксиса: при столкновении бактериальных волн, скорость распространения которых превышает некоторое критическое значение, они могут проходить/отражаться друг сквозь друга без существенных задержек. На рисунке 4а представлена динамика солитоноподобного взаимодействия бактериальных волн в численных экспериментах на модели (2), а на рис. 4б — динамика взаимодействий популяционных волн бактерий *E. coli* на слабоагаризованной питательной среде.

Каков механизм данного взаимодействия? Как известно, сила хемотаксисного ответа главным образом зависит от отношения dS/S (где S — концентрация субстрата-аттрактанта) [125]. Таким образом, даже при наличии относительно небольшого количества субстрата при высокой скорости его потребления может создаваться достаточно большой градиент аттрактанта. В начальный момент контакта фронтов концентрация бактерий в точке столкновения увеличивается, и бактерии, локализованные в данном месте, способны создать новый градиент концентрации первого субстрата, ос-

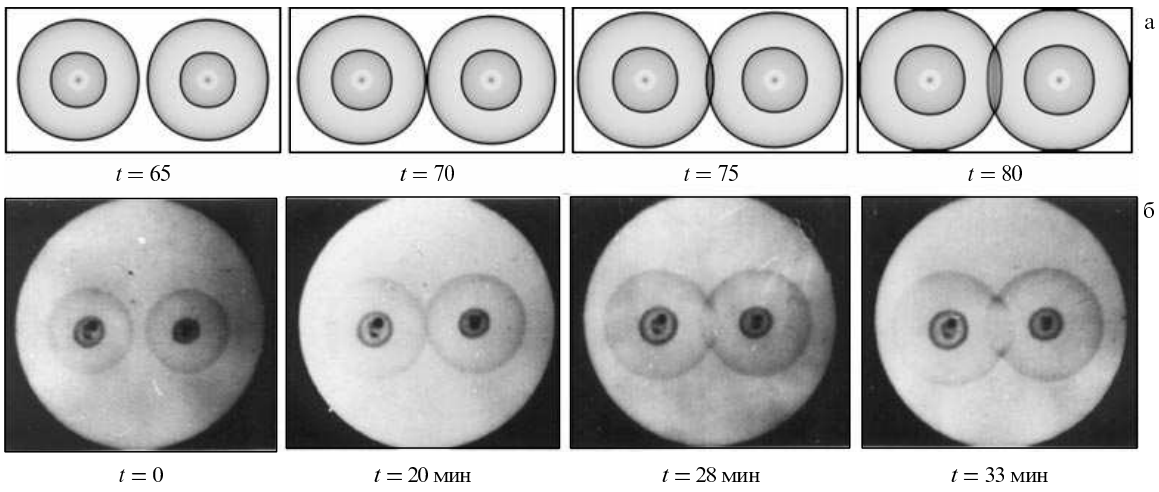

Рис. 4. Солитоноподобный режим взаимодействия бактериальных популяционных волн. (а) Численный эксперимент на математической модели (2) для случая двухкомпонентной среды ($m = 2$) размером $L_x \times L_y = 210 \times 110$ [99]. Параметры модели: $h_1 = 6$, $h_2 = 3$, остальные параметры такие же, как в подписи к рис. 2. Координаты центров инокуляции (x_c, y_c): (55, 55), (155, 55). (б) Взаимодействие бактериальных волн (*E. coli J621*), выходящих из двух центров инокуляции в слабоагаризованной питательной среде (1 % пептон, 0,5 % NaCl, 0,22 % агар "Тур USA", толщина слоя $\sim 1-2$ мм, чашка Петри (⌀9 см) при температуре 37 °C). Волны при столкновении ($t = 20$ мин) проходят/отражаются друг сквозь друга без существенных задержек ($t = 28$ мин, $t = 33$ мин) [67].

тающегося после прохождения волны. Если же на бактериальном фронте и за ним остается еще некоторое количество первого субстрата, то вновь созданного градиента достаточно для поддержания направленного движения без переключения на второй субстрат. Распространение волны по первому аттрактанту будет продолжаться до области среды, где он уже отсутствует, что обусловлено потреблением субстрата бактериями, небольшая часть которых всегда отстает от первого кольца хемотаксиса при его расширении.

Скорость V распространения бактериальных волн зависит от концентрации агара в питательной среде. Изменяя концентрацию агара в питательной среде, в экспериментах [67] показали, что солитоноподобный режим взаимодействия бактериальных (*E. coli J621*) волн имел место при относительно больших скоростях расширения колец хемотаксиса: при $V > 9$ мм ч$^{-1}$ — солитоноподобный режим; при $4{,}5 < V < 9$ мм ч$^{-1}$ — несолитонный режим (при $V < 4{,}5$ мм ч$^{-1}$ наблюдался бесстолкновительный режим взаимодействия [92]). В численных экспериментах на математической модели (2) смена режимов взаимодействия от несолитонного к солитоноподобному также происходит при увеличении скорости распространения волны в результате изменения коэффициента таксиса h.

3. Основные свойства популяционных таксисных волн

Математическая модель. Свойства популяционных таксисных волн рассмотрим на примере реакционно-диффузионной математической модели типа хищник–жертва с направленным движением хищников в сторону жертв и, наоборот, жертв от хищников [9]. Подобные задачи, но на моделях типа клеточный автомат с включением преследования хищниками жертв и убеганием жертв от хищников были рассмотрены в работах [126–128]. В работах [68, 69] впервые полно исследованы свойства нелинейных волн в одномерной математической модели хищник–жертва с включением положительного и отрицательного таксиса. Для систем реакция–диффузия–таксис и реакция–таксис был продемонстрирован новый тип распространения волн, механизм которого существенно зависит от таксиса, а также обнаружены совершенно неожиданные результаты [68, 69].

Рассмотрим одномерную систему типа реакция–диффузия–таксис, описывающую популяционную модель типа хищник–жертва, пространственная эволюция которой управляется тремя процессами: диффузией обеих переменных, положительным таксисом хищника на градиент жертвы, отрицательным таксисом жертвы на градиент хищника:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= f(P,Z) + D\frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + h_- \frac{\partial}{\partial x} P \frac{\partial Z}{\partial x}, \\ \frac{\partial Z}{\partial t} &= g(P,Z) + D\frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} - h_+ \frac{\partial}{\partial x} Z \frac{\partial P}{\partial x}, \end{aligned} \tag{3}$$

где $P(x,t)$ — плотность популяции жертвы, $Z(x,t)$ — плотность популяции хищника, коэффициенты диффузии плотностей P и Z считаем одинаковыми, равными D, $\partial/\partial x\,(P(\partial Z/\partial x))$ и $\partial/\partial x\,(Z(\partial P/\partial x))$ — таксисные члены, h_- — коэффициент отрицательного таксиса P на градиент Z, h_+ — коэффициент положительного таксиса Z на градиент P. Функции локальной кинетики $f(P,Z)$ и $g(P,Z)$ были взяты такими же, как в работах [129, 130] при исследовании модели Трускотта–Бриндли — системы типа реакция–диффузия, описывающей популяционную динамику фитопланктона (P) и зоопланктона (Z):

$$\begin{aligned} f(P,Z) &= \beta P(1-P) - \frac{ZP^2}{P^2+\nu^2}, \\ g(P,Z) &= \frac{\gamma ZP^2}{P^2+\nu^2} - wZ, \end{aligned} \tag{3а}$$

где β, γ, ν, w — константы.

Известно, что такого рода кинетика демонстрирует "возбудимое" поведение, т.е. в случае реакционно-диффузионной системы ($h_- = h_+ = 0$) при определенных параметрах возможно распространение одиночной волны. Переменные и параметры модели (3), (3а) безразмерные.

Все численные эксперименты при исследовании свойств математической модели (3) типа реакция–диффузия–таксис ($D > 0$, $h_- > 0$ и/или $h_+ > 0$) и реакция–таксис ($D = 0$, $h_- > 0$ и/или $h_+ > 0$) выполнены с помощью противопотоковой разностной схемы (upwind-схема), предложенной в работе [69]. Отметим, что в отличие от "классической" центральной схемы эта схема позволяет проводить вычисления не только при малых значениях коэффициента диффузии D, но также и при $D = 0$.

Кроме специально отмеченных случаев, вычисления проводились при следующих значениях параметров: $\beta = 1$, $\nu = 0{,}07$, $w = 0{,}004$ и для двух разных значений γ:

а) $\gamma = 0{,}01$, при котором возможно распространение волны только за счет диффузии (т.е. при $h_- = h_+ = 0$, $D > 0$);

б) $\gamma = 0{,}016$, при котором невозможно распространение чисто диффузионной волны.

3.1. Волны в системе реакция–диффузия–таксис ($\gamma = 0{,}01$)

На рисунке 5 показаны профили популяционных волн, описываемых системой уравнений (3), в реакционно-диффузионном случае (рис. 5а) и с добавлением таксисных членов (рис. 5б, в, д–ж). Таксисные члены существенно изменяют профиль волны, причем коэффициента h_+ вносит значительно больший эффект, чем h_-. Если $h_- > 0$ и $h_+ = 0$, то волны остаются той же формы, что и в чисто диффузионном случае с длинным и гладким плато. При $h_+ > 0$ в профиле волны переменной Z возникает явно выраженная немонотонность, а для волны переменной P характерны два профиля — "одногорбый" и "двугорбый".

Качественное объяснение изменения формы волны можно рассмотреть на примере включения только положительного таксиса Z на градиент P для $h_+ > 0$. Перед волной система находится в устойчивом состоянии. Локальное увеличение плотности P на отрезке $0 < x < x_0$ вызывает поток Z из окрестности перед точкой x_0 на градиент P. Таким образом, состояние равновесия перед точкой x_0 нарушается за счет уменьшения плотности Z, что приводит к увеличению плотности P. Последовательная цепочка таких событий является причиной возникновения бегущей волны. Заметим, что для данного механизма формирования волны совсем не требуется присутствия в системе диффузии. Этот же

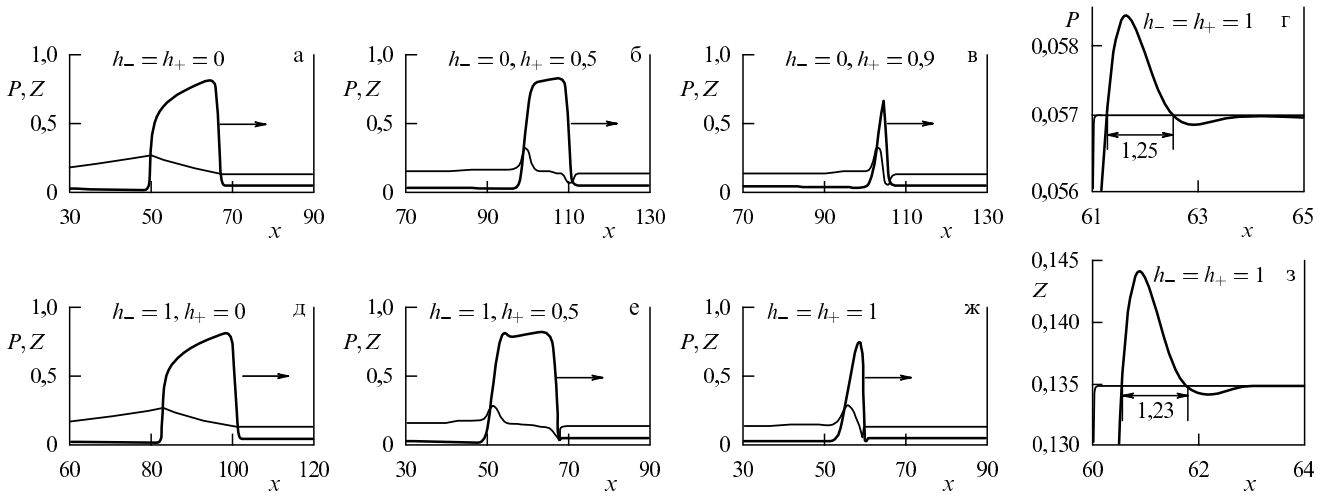

Рис. 5. (а–в, д–ж) Таксисные волны в системе (3) (P — полужирные линии, Z — светлые линии) при различных коэффициентах h_+ ($D = 0{,}04$, $\beta = 1$, $\gamma = 0{,}01$, $w = 0{,}004$). (г, з) Осцилляции переднего фронта импульса (теоретическое значение половины длины равно 1,256), горизонтальные линии соответствуют устойчивому состоянию (P_0, Z_0) [68, 69].

механизм объясняет возникновение перед фронтом таксисной волны осцилляции (рис. 5г, з). Так как эти осцилляции имеют малую амплитуду, они могут быть описаны в рамках линеаризованной теории. При установившемся распространении волны со скоростью c переменные P и Z зависят только от комбинации $\xi = x - ct$ и удовлетворяют автомодельной системе

$$f(P,Z) + D\frac{\mathrm{d}^2P}{\mathrm{d}\xi^2} + h_- \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}\xi} P \frac{\mathrm{d}Z}{\mathrm{d}\xi} + c\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}Z} = 0\,,$$
$$g(P,Z) + D\frac{\mathrm{d}^2Z}{\mathrm{d}\xi^2} - h_+ \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}\xi} Z \frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}\xi} + c\frac{\mathrm{d}Z}{\mathrm{d}Z} = 0\,. \qquad (4)$$

На рисунке 5ж скорость волны $c = 0{,}3535$, стационарные значения $P_0 = 0{,}05703$, $Z_0 = 0{,}13480$. С этими параметрами простые вычисления дают решения в форме

$$(P,Z)(\xi) \approx (P_0, Z_0) + \mathrm{Re}\left[(P_1, Z_1)\exp(-\lambda\xi)\right],$$
$$|P_1, Z_1| \ll |P_0, Z_0|, \quad \lambda \approx 1{,}9925 + 2{,}5014\mathrm{i}\,.$$

Из этого следует, что половина длины осцилляций вдоль координаты $\xi\,\pi/\mathrm{Im}\,\lambda_{1,2} \approx 1{,}256$, что хорошо согласуется с наблюдаемыми профилями волн (рис. 5г, з). Значит, эти осцилляции не являются численным артефактом [68].

Важное свойство таксисных волн — сохранение формы, амплитуды и скорости, т.е. эти характеристики волны после переходного периода установления не зависят от начальных условий [68, 69]. В этом они подобны автоволнам и отличаются от волн в консервативных системах.

Отметим основные различия в механизмах распространения волн в реакционно-диффузионных и реакционно-таксисных системах. В реакционно-диффузионной волне плотность хищника изменяется медленно на переднем фронте. Распространение волнового фронта происходит обычно за счет диффузии и локальной нелинейной динамики жертвы. Между передним и задним фронтом плотность хищника медленно увеличивается за счет потребления им жертв. На заднем фронте концентрация хищников достигает такого значения, что концентрация жертв резко падает. Так же как и на переднем фронте, существенно влияние диффузии P и Z. Совсем другая последовательность событий в реакционно-таксисной системе. Как уже отмечалось выше, передний фронт P притягивает Z, вызывая смещение Z в направлении фронта P. Здесь необходимо учитывать второй механизм: передний фронт P перемещается за счет отрицательного таксиса жертв на градиент хищников. Эти же механизмы смещения P и Z определяют форму заднего фронта, а также то, что временна́я протяженность (τ) таксисной волны значительно короче диффузионной [70].

Квазисолитонное взаимодействие таксисных волн. В работах [68, 69] обнаружено, что система уравнений (3) имеет область в параметрическом пространстве, для которой характерно квазисолитонное взаимодействие волн: сталкивающиеся волны проходят (отражаются) друг сквозь друга и отражаются от границ. Это их основное отличие от классических автоволн в возбудимых средах [62]. На рисунке 6 показаны результаты численных экспериментов на отрезке длиной L с непроницаемыми границами ($\partial P/\partial x|_{x=0,L} = 0$ и $\partial Z/\partial x|_{x=0,L} = 0$); две волны запускались из концов отрезка, результаты представлены в координатах (t, x). Чисто диффузионные волны аннигилируют при столкновении (рис. 6а). При включении

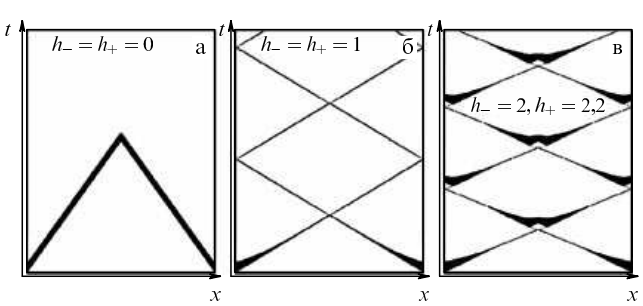

Рис. 6. Пространственно-временна́я динамика распространения и взаимодействия волн (3) при различных таксисных коэффициентах $h_\pm$ [69]: (а) аннигиляция волн; (б) квазисолитонное взаимодействие; (в) квазисолитонное взаимодействие с расщеплением волн после столкновений. Во всех случаях $D = 0{,}04$, $L = 500$, $t \in [0, 3000]$.

таксисных членов наблюдаются два типа взаимодействия: (б) квазисолитонное — волны проходят друг сквозь друга и затем отражаются от границ; (в) — после того, как волны прошли друг сквозь друга (или отразились от границ), они расщепляются, т.е. от задних фронтов отделяются волны, которые при взаимодействии друг с другом аннигилируют.

Отметим, что солитоноподобные взаимодействия наблюдаются в некоторых реакционно-диффузионных системах с возбудимой кинетикой (автоволны) как при математическом моделировании [131–138], так и в экспериментах [138, 139]. *Однако такие взаимодействия всегда ограничены очень узкой параметрической областью, лежащей на границе ждущего и колебательного режимов системы* [134–137]. Анализ перехода от режима аннигиляции к солитоноподобному при столкновении двух волн проведен в работах [140, 141] на примере реакционно-диффузионной математической модели Фитцхью–Нагумо [142, 143].

В работах [68, 69] показано, что *для возбудимых систем с кросс-диффузией квазисолитонный режим существует в большой области параметрического пространства.*

Различные режимы распространения и взаимодействия таксисных волн представлены на рис. 7 для нескольких параметрических пространств. Для волн в реакционно–диффузионно–таксисных системах (3), (3а) характерны следующие режимы (рис. 7а–в):

1) распространение волн с аннигиляцией при взаимодействии друг с другом;

2) распространение с расщеплением;

3) квазисолитонное взаимодействие, т. е. прохождение волн друг сквозь друга;

4) квазисолитонное взаимодействие с расщеплением.

Другое качественное отличие таксисных волн от "классических" автоволн состоит в том, что даже в несолитонном режиме взаимодействия (рис. 8а) они не аннигилируют немедленно, как автоволны в реакционно-диффузионных системах, а проходят друг сквозь друга и только затем затухают.

Расщепление волн. Феномен расщепления таксисных волн может наблюдаться как в случае квазисолитонного взаимодействия (см. рис. 7, черные треугольники), так и в случае несолитонного взаимодействия (см. рис. 7, белые треугольники). На рисунке 9 в зависимости от коэффициента h_+ показаны различные режимы, наблюдаемые в одномерных таксисных волнах в среде с непроницаемыми границами. С увеличением h_+ (рис. 9б, в) временной интервал между последовательными расщеплениями увеличивается. Распространяющаяся назад отщепившаяся волна может погибнуть или разделиться вновь. В последнем случае такой процесс может привести к самоподдерживающейся апериодической или периодической активности.

Как показано в работе [69], непосредственно процессу расщепления предшествует осцилляционная неустойчивость распространяющейся волны, которая выражается в растущей амплитуде колебаний P и Z. Каждое расщепление волны слабо влияет на скорость распространения переднего фронта, а сам процесс остается почти периодическим [69].

Похожие расщепления волн наблюдались в экспериментах на реакции Белоусова–Жаботинского [144], в численных экспериментах на модели Фитцхью–Нагумо и математической модели реакции Белоусова–Жаботинского [145, 146], а также в трехкомпонентной реакционно-диффузионной модели, описывающей свертывание крови [147].

Скорость распространения таксисных волн. На рисунке 10а приведена типичная зависимость скорости распространения таксисных волн от h_+ при различных фиксирован-

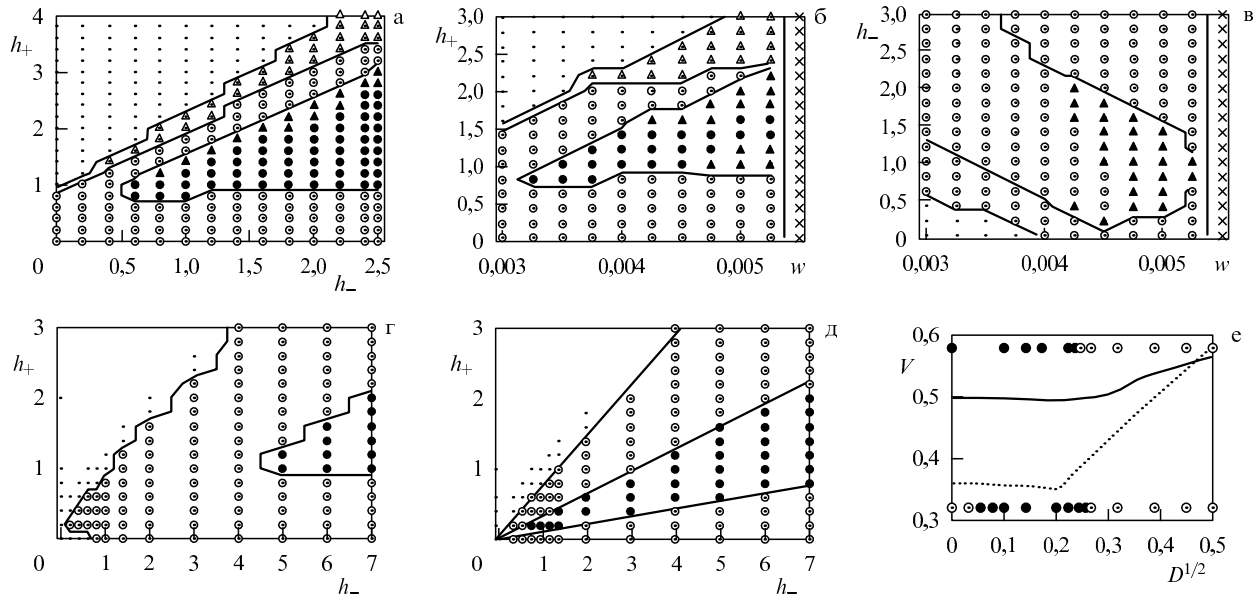

Рис. 7. Пространство параметров, соответствующих различным режимам распространения и взаимодействия таксисных волн [68, 69]: (а) $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $\beta = 1$, $w = 0{,}004$; (б) $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $\beta = 1$, $h_- = 1$; (в) $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $\beta = 1$, $h_+ = 1$; (г) $\gamma = 0{,}016$, $D = 0{,}04$, $\beta = 1$, $w = 0{,}004$; (д) $\gamma = 0{,}016$, $D = 0$, $\beta = 1$, $w = 0{,}004$; (е) скорость распространения таксисных волн как функция $D^{1/2}$. Сплошная линия — $\gamma = 0{,}016$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$; пунктирная линия — $\gamma = 0{,}01$, $h_- = h_+ = 1$. В реакционно-диффузионных системах эта зависимость всегда прямая. ● — квазисолитонное взаимодействие; ▲ — квазисолитонное взаимодействие с расщеплением волн; ○ — устойчивое распространение импульсов с несолитонным взаимодействием; △ — распространение импульсов с расщеплением; • — неустойчивое распространение; × — колебательный режим.

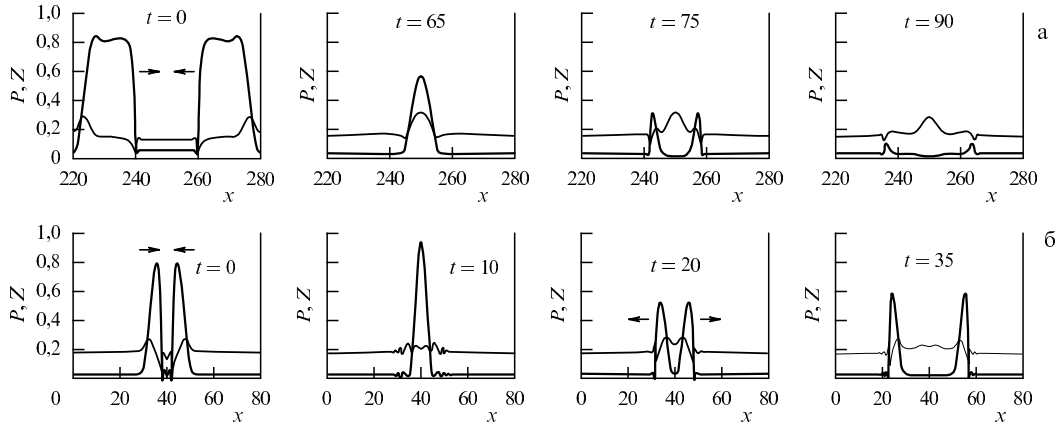

Рис. 8. Два режима взаимодействия таксисных волн [68, 69]: (а) несолитонный ($\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $h_- = 2$, $h_+ = 0{,}85$) — волны проходят друг сквозь друга и только затем затухают; (б) квазисолитонный ($\gamma = 0{,}016$ и $D = 0$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$) — волны проходят друг сквозь друга, амплитуда волн постепенно восстанавливается.

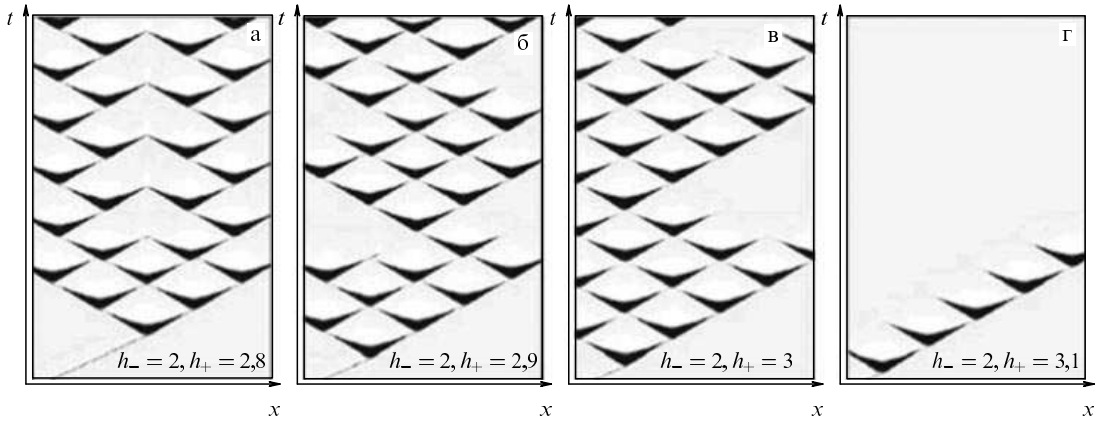

Рис. 9. Пространственно-временна́я динамика распространения и взаимодействия таксисных волн в режиме с расщеплением [69] ($L = 600$, $t \in [0, 3000]$).

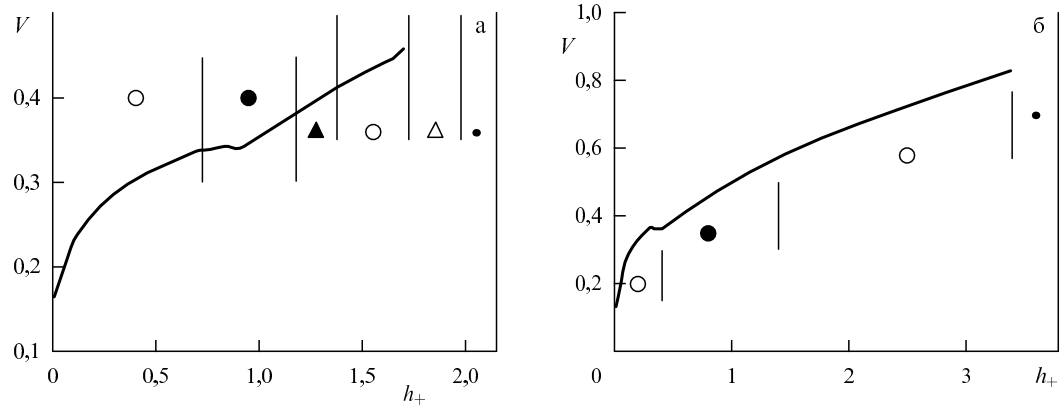

Рис. 10. Зависимости скорости распространения таксисных волн V от коэффициента h_+ при фиксированных h_- [69]: (а) $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $h_- = 1$; (б) $\gamma = 0{,}016$, $D = 0$, $h_- = 5$. Вертикальными линиями разделены области, соответствующие различным режимам взаимодействия волн (обозначения см. в подписи к рис. 7).

ных значениях h_-. На этом же рисунке символами указаны области, соответствующие различным режимам распространения и взаимодействия волн. Графики скоростей имеют две ветви — параболическую и линейную. Выше определенного значения h_+ линейная ветвь почти не зависит от h_-. Оказалось, что с увеличением h_+ переход с параболической ветви на линейную коррелирует с качественным изменением в форме волны [69]. Параболическая ветвь соответствует "двугорбой" форме $P(x)$, линейная ветвь — "одногорбой" форме.

3.2. Волны в системе реакция–таксис ($\gamma = 0{,}016$)

В предыдущем разделе рассмотрены таксисные волны, когда локальная кинетика допускает чисто диффузионные волны в системе уравнений (3), т.е. для $h_- = h_+ = 0$, $D > 0$. Можно изменить параметры локальной кинетики

так, что подобное распространение становится невозможным. Этот режим получается в случае увеличения параметра γ в математической модели. Оказалось, что и в этом случае таксисные волны способны распространяться.

На рисунке 7г показана зависимость поведения таксисных волн от h_- и h_+ при фиксированных $\gamma = 0{,}016$ и $D = 0{,}04$. Точка $h_- = h_+ = 0$ лежит в области, где стационарное распространение волн невозможно. На плоскости (h_-, h_+) имеются области, которые соответствуют квазисолитонному и несолитонному взаимодействиям волн. В отличие от случая локальной кинетики, рассмотренной для $\gamma = 0{,}01$, в данной параметрической области расщепление волн не наблюдается.

Перейдем к случаю, когда коэффициент диффузии $D = 0$ (рис. 7д). Зависимость скорости распространения волны от h_+ приведена на рис. 10б. Здесь также имеются две ветви графика, и переход параболическая → линейная ветвь (рис. 10б) коррелирует с переходом "двугорбая" → → "одногорбая" волна [69]. В данном случае этот переход четко коррелирует с переходом от квазисолитонных к несолитонным режимам взаимодействия волн [69]. Как и в предыдущем случае, в несолитонном режиме взаимодействия при $\gamma = 0{,}016$ для $D \geqslant 0$ таксисные волны не аннигилируют, а всегда проходят друг сквозь друга и только затем затухают [69].

3.3. Механизм квазисолитонного взаимодействия таксисных волн

Рассмотрим детально квазисолитонное взаимодействие таксисных волн для случая $\gamma = 0{,}016$ и $D = 0$ (рис. 8б). Как отмечено выше, для таксисных волн в математической модели хищник – жертва характерно наличие низкого уровня хищника (Z) перед фронтом волны жертвы (P), так как хищник смещается на градиент плотности жертвы за счет положительного таксиса. Это движение хищника направлено в обратную сторону по отношению движения жертвы. Встреча двух волн жертв создает высокую плотность жертв (рис. 8б, $t = 10$). Высокая локальная плотность жертв притягивает хищников, которые покидают границы зоны столкновения. Локальный рост количества хищников вызывает "бегство" жертв (за счет отрицательного таксиса на градиент хищника) из центра зоны столкновения к ее границам, где плотность хищника уже понижена (рис. 8б, $t = 20$). В результате происходит инвертирование градиентов популяций, и формируются новые фронты на границах зоны столкновения. Таким образом, генерируются две новые (отраженные) таксисные волны, которые постепенно восстанавливают свою нормальную амплитуду (рис. 8б, $t = 35$).

Как мы уже отмечали, некоторые свойства таксисных волн существенно отличаются от свойств автоволн. Отличие также можно наблюдать и в зависимости скорости распространения таксисных волн от коэффициента диффузии D (рис. 7е). Приведенная зависимость, очевидно, отличается от $\propto D^{1/2}$ закона в реакционно-диффузионных волнах. Нарушение этой зависимости имеет место вблизи перехода между аннигилирующими и отражающимися волнами.

В заключение этого раздела отметим: *обнаруженные свойства, характерные для таксисных волн, не относятся к математической экзотике*. Подтверждением этого является солитоноподобный режим взаимодействия в бактериальных популяциях [67] (рис. 4б).

4. Таксисные волны в двумерных средах

Математическая модель. Рассмотрим двумерную версию математической модели (3) [70]:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = f(P,Z) + D\nabla^2 P + h_-\nabla(P\nabla Z), \qquad (5)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = g(P,Z) + D\nabla^2 Z - h_+\nabla(Z\nabla P),$$

где $P(x,y,t)$ и $Z(x,y,t)$ — плотности популяции жертвы и хищников. Функции локальной кинетики $f(P,Z)$ и $g(P,Z)$ удовлетворяют системе (2а), параметры $\beta = 1$, $v = 0{,}07$, $w = 0{,}004$, а параметры γ и D рассмотрены в двух вариантах: (А) $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$; (В) $\gamma = 0{,}016$, $D = 0$. Таксисные коэффициенты h_- и h_+ варьировались. Из одномерного случая известно, что в варианте (А) может распространяться чисто диффузионная волна без таксисных членов ($h_- = h_+ = 0$), в то время как в варианте (В) такие волны невозможны.

Все двумерные численные эксперименты выполнялись на прямоугольных или квадратных средах $(x,y) \in [0, L_x] \times [0, L_y]$ с непроницаемыми границами:

$$\left.\frac{\partial(P,Z)}{\partial x}\right|_{x=0,L_x} = \left.\frac{\partial(P,Z)}{\partial y}\right|_{y=0,L_y} = 0. \qquad (6)$$

Численные эксперименты проводились по явной схеме Эйлера с численной аппроксимацией таксисного члена по явной противопотоковой разностной схеме [69] с пространственными и временны́ми шагами $\delta x = \delta y = 0{,}5$ и $\delta t = 0{,}005$. На рисунках, где представлены картины с регулярным временны́м интервалом, этот интервал указан как Δt.

4.1. Спиральные волны

Особым типом элементарных возбуждений в двумерных активных средах, описываемых реакционно-диффузионными системами, служат вращающиеся спиральные волны [148–152]. Спиральная волна является наиболее быстрым из автономных автоволновых источников — ее частота выше, чем у ведущего (кругового) центра. Спиральные волны — известные и интенсивно исследуемые процессы в двумерных реакционно-диффузионных системах, наблюдаемые в различных экспериментальных системах. Соответственно, для этих систем имеются различные математические модели, включая математические модели типа хищник – жертва [153]. Рассмотрим результаты исследования свойств спиральных волн в возбудимых средах типа реакция – диффузия – таксис и реакция – таксис [70].

Очень маленький таксис, способный дестабилизировать спирали. На рисунке 11а показан вид типичного устойчивого спирально-волнового решения, наблюдаемого в чисто реакционно-диффузионной модели (5). Согласно результатам исследований свойств таксисных волн в одномерном случае [68, 69] можно ожидать качественно нового поведения спиральных волн, когда таксисные члены достаточно большие в сравнении с коэффициентом диффузии D (в нашем случае $D = 0{,}04$). Это значение соответствует потокам, сравнимым за счет диффузии и таксиса. Сравнение потоков позволяет разумно оценить относительный вклад таксисных и диффузионных членов. Следует помнить, что коэффициенты нелинейных членов ($h_\pm$) и D имеют разную размерность.

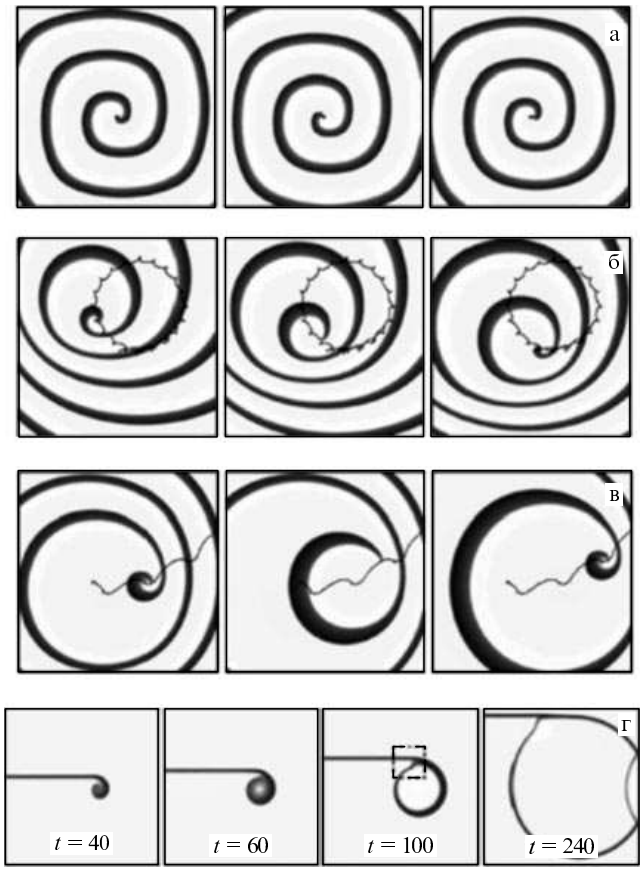

Рис. 11. (а) Спиральная волна в реакционно-диффузионной системе (5): случай (А), $L_x \times L_y = 200 \times 200$, $h_- = h_+ = 0$, $\Delta t = 150$; (б) меандр спирали с малыми таксисными коэффициентами: случай (А), $L_x \times L_y = 200 \times 200$, $h_- = h_+ = 0{,}05$, $\Delta t = 400$; (в) поведение спирали при увеличении таксисных коэффициентов: случай (А), $L_x \times L_y = 200 \times 200$, $h_- = h_+ = 0{,}1$, $\Delta t = 225$; (г) волновой разрыв не приводит к формированию спиральной волны: случай (В), $L_x \times L_y = 250 \times 250$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$.

Спиральная волна в реакционно-диффузионно-таксисной системе при значениях таксисных коэффициентов существенно меньше тех, при которых имеет место отражение от границ, показана на рис. 11б. Уже эти малые таксисные коэффициенты существенно изменяют поведение спирали, возникает меандр спиральной волны, в своем движении спиральная волна осуществляет дрейф по определенной траектории [70]. Такой тип нестационарного поведения спиральной волны не известен в возбудимых средах, где переход из устойчивого вращения обычно ассоциируется с изменениями параметров реакции. Здесь же мы видим такой переход при изменении пространственных параметров. При увеличении таксисных коэффициентов их воздействие на волновую спиральную динамику возрастает, спирально-волновой меандр расширяется так, что спираль, дрейфуя, аннигилирует на границе среды (рис. 11в).

4.2. Альтернативное поведение волновых разрывов

В автоволновых системах разрыв волны приводит или к прорастанию и свертыванию кончика волны в спиральную волну, если среда "сильно возбудима", или к сокращению (втягиванию), если среда "слабо возбудима". На рисунке 11г приведен пример в системе реакция–таксис, где ничего подобного не наблюдается. Это явление также отличает таксисные волны от классических автоволн. Кончик разрыва таксисной волны прорастает, но не свертывается в спираль, наблюдается качественно новое волновое явление [70]. Прорастание кончика волнового разрыва (ВР) и переход в расширяющуюся окружность характерны, когда $h_- > h_+$. Вблизи разрыва жертвы способны уходить от хищников в область относительно свободную от хищников. В этой зоне плотность жертвы растет за счет размножения, в результате формируется круговая расширяющаяся область. Внутри этой зоны еще нет волны преследования хищниками и происходит увеличение плотности жертвы. Однако это увеличение плотности заканчивается, когда хищник начинает сильно размножаться и формируется волна преследования. Кончик ВР не может быть идентифицирован на основе распределения популяции жертвы (P). Тем не менее ВР может быть формально определен как точка пересечения изолиний P и Z [70]. Этот ВР присоединяется к "материнской" волне. Такой процесс невозможен в возбудимых реакционно-диффузионных системах, так как за волной возбуждения имеется зона рефрактерности. Рефрактерный период в рассматриваемой нами популяционной системе может быть охарактеризован высокой плотностью хищника, при которой отрицательный таксис уже невозможен. Состояние равновесия переменных P и Z позади волны устанавливается достаточно быстро (за счет положительного таксиса Z на градиент P), чем качественно отличаются таксисные волны от классических автоволн. В результате позади таксисной волны рефрактерный хвост достаточно маленький (или вообще отсутствует), что делает возможным притяжение и прикрепление ВР к заднему фронту собственной волны [70]. Заметим, что прикрепленный ВР может двигаться значительно быстрее, чем плоская одиночная волна, так как ВР участвует одновременно в движении "материнской" волны и круговой волны, которая движется под углом к "материнской". Такое быстрое движение объясняется необычной нелинейной дисперсионной связью таксисных волн, у которых скорость увеличивается с уменьшением периода.

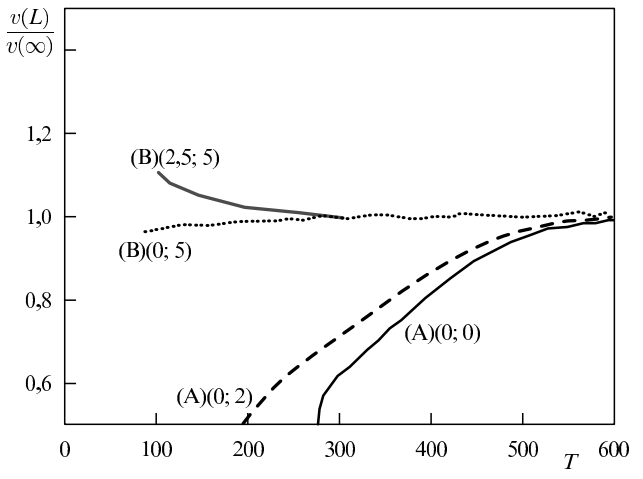

Рис. 12. Дисперсионные кривые периодических волн как зависимость нормализованной скорости $v(L)/v(\infty)$ от периода $T = L/v(L)$ в случаях (А) и (В) для различных параметров (в скобках указаны значения h_- и h_+). Реакционно-диффузионные волны замедляются с увеличением частоты, таксисные могут ускоряться [70].

Это свойство проиллюстрировано на рис. 12, где показана скорость распространения волн на одномерном интервале с периодическими граничными условиями. Расчеты производились следующим образом. Сначала волна стартовала на интервале большой длины L, затем границы интервала замыкались друг с другом, и волна распространялась по окружности. Длина L последовательно уменьшалась маленькими шагами, после каждого изменения шага определялась установившаяся скорость $v(L)$. Чтобы обойти трудности интерпретации, связанной с различными масштабами шкал в диффузионных и таксисных членах, построен график не абсолютной скорости, а отношения скорости распространения волны к скорости одиночной волны $v(\infty)$. По горизонтальной оси отложен период $T = L/v(L)$.

4.3. Частичное отражение и самоподдерживающаяся активность

В одномерном случае таксисные волны могут отражаться от границ и проходить друг сквозь друга. В двумерном возникают новые аспекты, характеризующие взаимодействия с границами и друг с другом, — кривизна волн и угол между ними в момент взаимодействия. В работе [70] показано, что в реакционно-таксисной модели (5) влияние кривизны и/или угла взаимодействия оказывает существенное воздействие на сам процесс: волны могут отразиться или аннигилировать. Соответствующий пример представлен на рис. 13а. Круговая волна была инициирована в асимметрично расположенном месте внутри прямоугольной среды так, что расстояния от всех границ были различны. В результате волна аннигилировала на "северной" и "западной" границах (за исключением небольших участков волны), а от "южной" и "восточной" отразилась. Видно, что к "северной" и "западной" границам волна подошла с большей кривизной, чем к "южной" и "восточной". Волны, отраженные от "южной" и "восточной" границ, частично аннигилируют при взаимодействии друг с другом. Переход от аннигиляции к отражению/прохождению волн зависит от угла взаимодействия волновых фронтов. Оказалось также, что существенным фактором, который влияет на результат взаимодействия, является "возраст" волны. Это свойство таксисных волн более детально рассмотрено в следующем разделе.

Таким образом, сталкивающиеся волны аннигилируют или проходят/отражаются в зависимости от локальных деталей взаимодействия и могут породить самоподдерживающуюся пространственно-временну́ю активность. Типичная последовательность событий следующая. Частичное отражение/проникновение волн вызывает разрыв волн, т.е. возникают свободные концы, которые не сворачиваются в спираль, а дают круговую волну. Эти волны взаимодействуют между собой и границами, повторяя всю цепочку, что приводит к нерегулярной, по-видимому, хаотической пространственно-временно́й активности. Примеры такой самоподдерживающейся активности показаны на рис. 13б, в. В работе [70] представлена достаточно широкая подборка численных экспериментов, демонстрирующих, что этот механизм не ограничен узкой областью параметров. Самоподдерживающаяся активность может быть достаточно долгой, но необязательно бесконечной, так как всегда есть вероятность, что все волны проаннигилируют при столкновениях. Очевидно, такая вероятность будет выше для ограниченных по пространству сред. Но в то же время образование разрывов в результате частичного отражения волн и формирование кольцевых волн из этих разрывов может лежать в основе нового механизма генерации пространственно-временно́го хаоса.

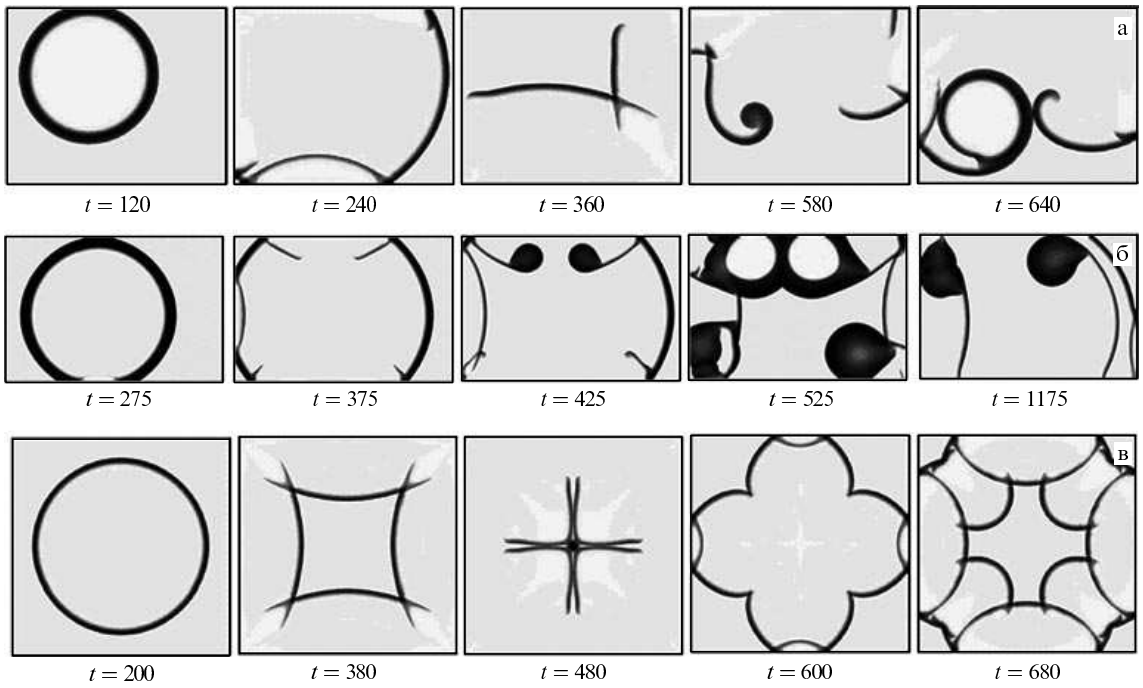

Рис. 13. Самоподдерживающаяся активность [70]. (а) Эволюция круговой волны: случай (В), $L_x \times L_y = 200 \times 160$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$, некоторые части отражаются от границ, некоторые нет; (б) случай (А), $L_x \times L_y = 350 \times 230$, $h_- = 2$, $h_+ = 1{,}5$; (в) симметричный случай (В), $L_x \times L_y = 250 \times 250$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$.

5. Полусолитонное взаимодействие популяционных таксисных волн

Представленные в данном разделе результаты получены в численных экспериментах при исследовании математических моделей (3) и (5) [71]. В одномерном случае была использована неявная противопотоковая разностная схема [69] с шагами дискретизации $\delta x = 0{,}1$, $\delta t = 5 \times 10^{-3}$, а в двумерном случае — явная противопотоковая разностная схема с $\delta x = \delta y = 0{,}5$, $\delta t = 5 \times 10^{-3}$. Так же как и в предыдущих разделах, $\beta = 1$, $v = 0{,}07$, $w = 0{,}004$ для двух разных значений γ: $\gamma = 0{,}01$ и $\gamma = 0{,}016$. На границах сред выполнялось условие Неймана: $\partial P/\partial x|_{x=0,L} = 0$, $\partial Z/\partial x|_{x=0,L} = 0$ в одномерном случае $(x \in [0, L])$ и $\partial P/\partial x\,|_{x=0,L_x} = 0$, $\partial Z/\partial x\,|_{x=0,L_x} = 0$, $\partial P/\partial y|_{y=0,L_y} = 0$, $\partial Z/\partial y|_{y=0,L_y} = 0$ в двумерном случае $((x, y) \in [0, L_x] \times [0, L_y])$.

5.1. Одномерный случай

В работе [71] показано, что таксисные волны обладают еще одним уникальным свойством — "полусолитонным" взаимодействием (*half-soliton*): при столкновении двух волн одна из них аннигилирует, а другая продолжает распространение. На рисунке 14а, б представлена пространственно-временна́я динамика одиночных популяционных таксисных волн в модели (3), включая их формирование, распространение и отражение от границ. Эти волны были инициированы с $\gamma = 0{,}01$ (рис. 14а) и $\gamma = 0{,}016$ (рис. 14б) при следующих начальных условиях: $P(x, 0) = 0{,}8$ для $x \in [0, 1]$, $P(x, 0) = P_0$ для $x \in (1, L]$ и $Z(x, 0) = Z_0$ для $x \in [0, L]$, где P_0 и Z_0 — стационарные значения.

В основе описанных далее результатов лежит следующий обнаруженный факт — *структура таксисной волны и скорость распространения устанавливаются после довольно длинного переходного периода* [71]. На рисунке 15А представлены графики изменения скорости (V) распространения волн и ширины волнового профиля (W) в процессе такого перехода до и после отражения от границ. В процессе установления скорость распространения волн резко уменьшается на коротком промежутке времени (приблизительно $450 < t < 550$), в то время как ширина волнового профиля монотонно приближается к стационарному значению. Это уменьшение скорости во времени связано с изменением формы профиля волны (см. раздел 3). На рисунке 15Б показаны волновые профили, соответствующие выбранным моментам, обозначенным стрелками на рис. 15А(а, б). Видно, что

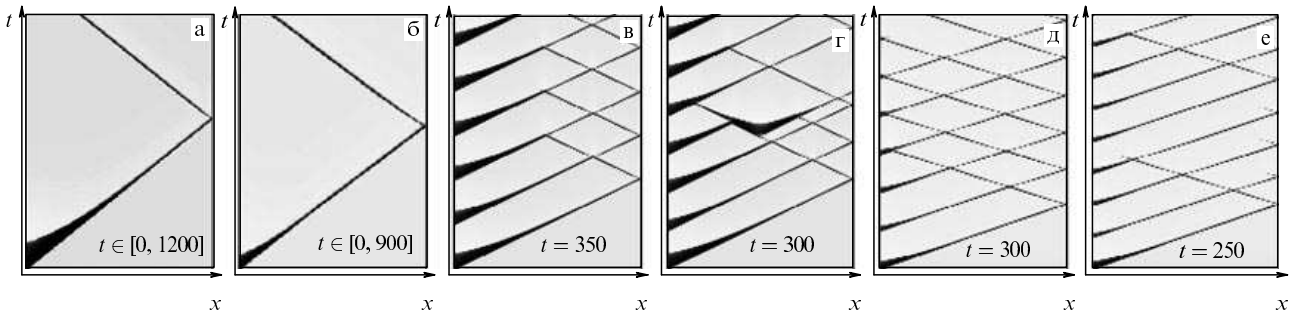

Рис. 14. Пространственно-временна́я динамика одномерных ($L = 250$) таксисных волн (3) с отражением от непроницаемых границ [71]. Случаи (а, б) — одиночные волны, (в–е) — периодически инициируемые волны на левом конце с периодом T и $t \in [0, 2000]$: (а) $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $h_- = h_+ = 1$; (б) $\gamma = 0{,}016$, $D = 0$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$; (в, г) $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $h_- = h_+ = 1$; (д, е) $\gamma = 0{,}016$, $D = 0$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$. Интенсивные черные начальные участки линий соответствуют $P = 0{,}9$, тонкие пунктирные линии — $P = 0$.

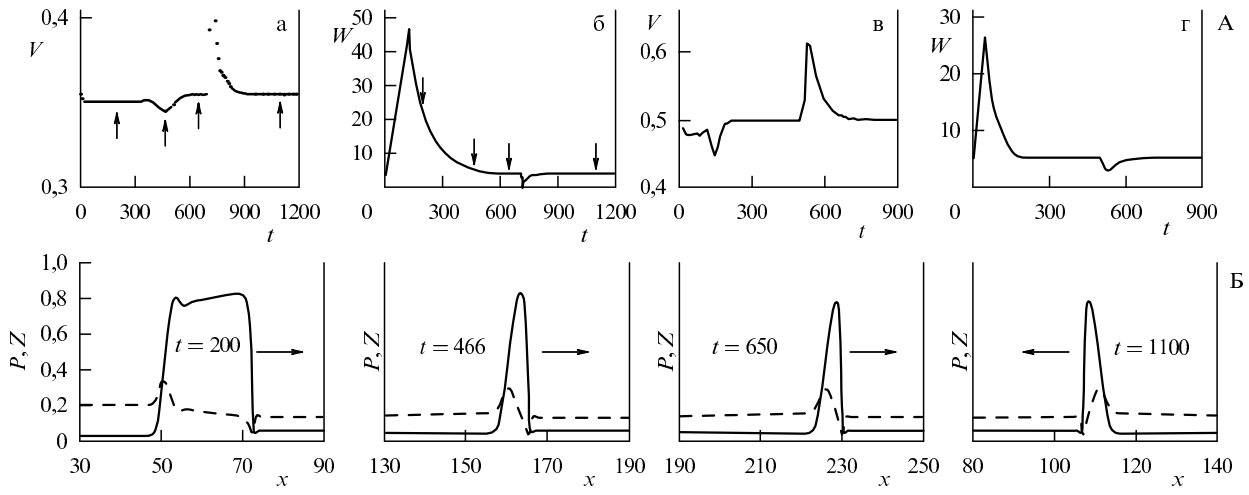

Рис. 15. (А) Скорость распространения волны (а, в) и ширина (б, г) волнового профиля в процессе установления, соответствующие рис. 14а, б [71]: (а, б) $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $h_- = h_+ = 1$; (в, г) $\gamma = 0{,}016$, $D = 0$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$. Ширина профиля волны $W(t)$ определена как расстояние между точками переднего и заднего фронтов, где $P(x, t) = 0{,}4$. (Б) Профили волн, соответствующие выбранным моментам времени t (стрелки на рис. А).

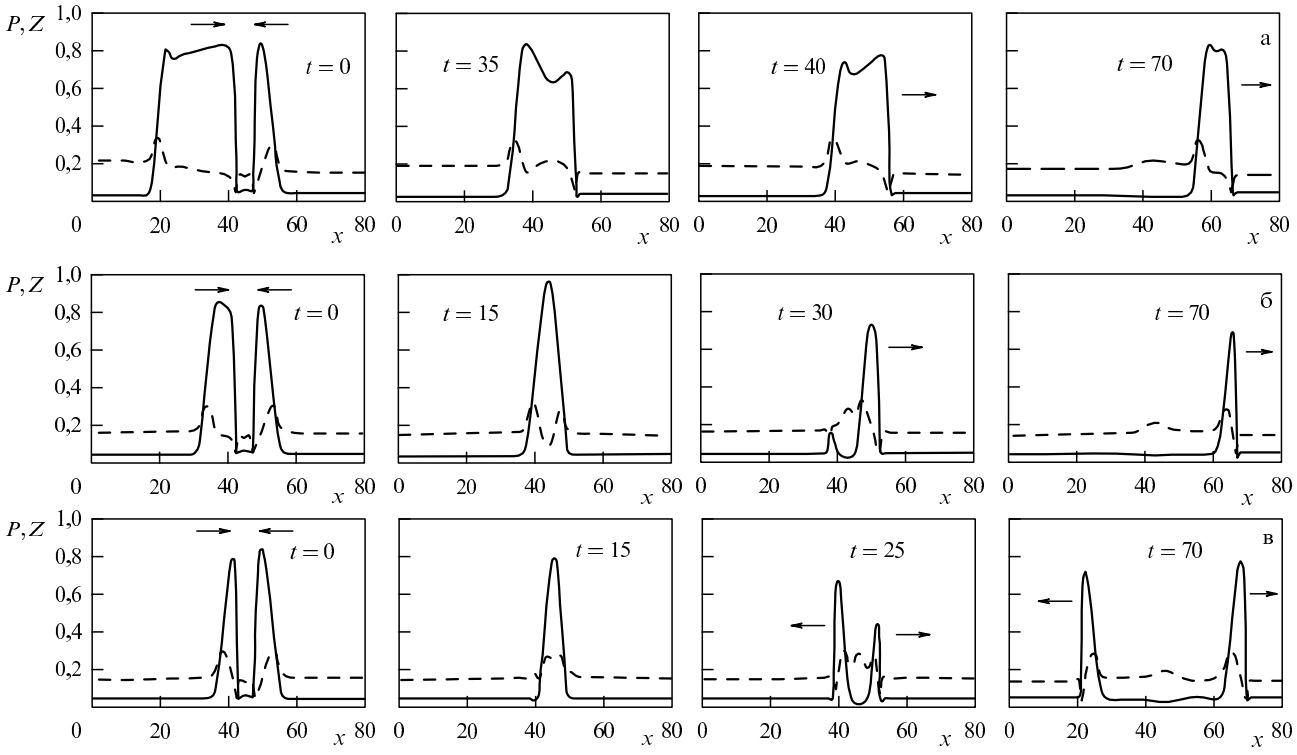

Рис. 16. Результаты столкновения волн различных "возрастов" [71]: (а) волны W_{200} (слева) и W_{466} (справа); (б) волны W_{350} (слева) и W_{466} (справа); (в) волны W_{650} (слева) и W_{466} (справа).

временно́е уменьшение скорости коррелирует с изменением профиля волны от "двугорбого" к "одногорбому".

С другой стороны, тип взаимодействия стационарно распространяющихся волн, т.е. отражение или аннигиляция, также коррелирует с формой профиля этих волн (см. раздел 3). Так как форма профилей изменяется в течение относительно долгого времени после инициирования, было сделано предположение, что "возраст" волны должен влиять на режимы взаимодействия. Это предположение было проверено в численных экспериментах, представленных на рис. 14в–е. Периодические волны были инициированы в одномерной среде с непроницаемыми границами. На рисунке можно наблюдать процесс взаимодействия волн, выходящих из левого конца отрезка, с отраженными от непроницаемой границы. При этом происходят как квазисолитонные взаимодействия, так и взаимодействия, где только одна волна проходит после столкновения, т.е. имеет место новый тип взаимодействия — полусолитонный (*half-soliton*).

Для детального исследования этого явления генерировались волны разных "возрастов". Они были записаны в большой среде в определенные моменты времени в течение перехода к стационарному режиму распространения, а именно в моменты $t = 195, 345, 461, 645$. Затем начальные условия устанавливались так, что в одной половине среды размещалась волна одного "возраста", сдвинутая вдоль оси x, а в другой половине — волна другого "возраста", развернутая навстречу первой. Искусственные начальные условия были такими, что столкновение волн имело место приблизительно через пять временны́х единиц, т.е. в момент столкновения "возрасты" волн соответствовали тем, что указаны на рис. 15. Обозначим такие волны согласно росту их "возраста" как W_{200}, W_{350}, W_{466}, W_{650}.

На рисунке 16а показано взаимодействие волн W_{200} и W_{466}, в котором W_{200} подавляет W_{466}. Аналогично на рис. 16б волна W_{350} подавляет W_{466}. При взаимодействии волн W_{650} и W_{466} наблюдается квазисолитонный режим. В таблицах 2 и 3 суммируются результаты столкновений волн различных "возрастов". Видно, что полусолитонное взаимодействие имеет место, когда две сталкивающиеся

Таблица 2. Результаты столкновений таксисных волн для $\gamma = 0{,}01$, $D = 0{,}04$, $h_- = h_+ = 1$

	A	B	C	D
A	–	A	A	A
B	A	+	B	B
C	A	B	+	+
D	A	B	+	+

Примечание. Здесь A соответствует W_{200}, B — W_{350}, C — W_{466}, D — W_{650}. На пересечении строк и столбцов буква указывает, какая волна подавила другую, знак + соответствует квазисолитонному режиму, знак – — аннигиляции. Отношения ширины профилей волн на уровне $P = 0{,}4$: $\lambda_A/\lambda_D = 5{,}3$, $\lambda_B/\lambda_D = 2$, $\lambda_C/\lambda_D = 1{,}25$ [71].

Таблица 3. Результаты столкновений таксисных волн для $\gamma = 0{,}016$, $D = 0$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$ (рис. 15в, г)

	a	b	c	d
a	–	a	a	a
b	a	–	b	b
c	a	b	+	+
d	a	b	+	+

Примечание. Здесь a соответствует w_{84}, b — w_{140}, c — w_{160}, d — w_{450}. Отношения ширины профилей волн на уровне $P = 0{,}4$: $\lambda_a/\lambda_d = 2{,}8$, $\lambda_b/\lambda_d = 1{,}4$, $\lambda_c/\lambda_d = 1{,}14$ [71].

волны существенно отличаются по ширине их профилей. Тонкой (более "старой") волне сложнее пройти сквозь широкую ("молодую") волну.

5.2. Двумерная среда

Рассмотрим взаимодействие концентрических таксисных волн различного радиуса и профилей различной ширины [71]. В одномерном столкновении начальные условия были подготовлены из одиночных импульсов, записанных в разные стадии развития таксисной волны и, как следствие этого, имеющих различную ширину. Если $P_{1d}(x)$, $Z_{1d}(x)$ — запись импульса, сдвинутого вдоль оси X так, что фронт находится в точке $x = 0$, то начальные условия, которые мы использовали, могут быть представлены в виде

$$P(x, y, 0) = P_{1d}\left(\sqrt{x^2 + y^2} - R\right),$$

$$Z(x, y, 0) = Z_{1d}\left(\sqrt{x^2 + y^2} - R\right),$$

где R — устанавливаемый радиус круговой волны.

Этим преобразованием для параметров $\gamma = 0{,}016$, $D = 0$, $h_- = 5$, $h_+ = 1$ инициировались круговые волны из одномерной волны, взятой в моменты $t = 120$ (волна W), $t = 150$ (волна S), $t = 450$ (волна U). Ширина профиля этих волн, измеренная на уровне $P = 0{,}4$, была соответственно $\lambda_W = 9{,}2$, $\lambda_S = 6{,}4$, $\lambda_U = 5{,}1$, так что $\lambda_W/\lambda_U = 1{,}8$ и $\lambda_W/\lambda_U = 1{,}25$.

Взаимодействие U-волн с начальным радиусом $R = 35$ показано на рис. 17а. В этом случае обе волны проходят (отражаются) друг сквозь друга и отражаются от границ. Взаимодействие U- и W-волн с такими же радиусами демонстрирует полусолитонное поведение, когда W-волна подавляет U-волну, но аннигилирует на границе (рис. 17б).

5.3. Такситоны. Зависимость режима отражения от угла взаимодействия таксисных волн

При столкновении двух S-волн с начальными радиусами $R = 20$ (рис. 17в) имеет место частичное прохождение волн. В результате образуются пространственно локализованные волны, которые по аналогии с термином "экситон", введенным для локализованных движущихся возбуждений в возбудимых средах [154], были названы "такситоны" [71] (рис. 17в, $t = 80$, 100).

Возможны также случаи, когда одновременно оба режима, полусолитонный и такситон, реализуются после столкновения (рис. 17г). В результате взаимодействия U-волны ($R = 35$) с S-волной ($R = 20$) S-волна проходит сквозь U-волну в полусолитонном режиме, а U-волна проходит только частично (рис. 17г, $t = 60$, 80, 100).

Тип взаимодействия (аннигиляция, квазисолитонное или полусолитонное) зависит не только от кривизны сталкивающихся волн и ширины их профилей, но также от угла между ними [71]. Этим можно объяснить формирование такситонов.

На рисунке 18 представлены столкновения плоских таксисных волн для различных углов между взаимодействующими волнами. Начальные условия были сформированы из одномерной установившейся U-волны, переведенной в две двумерные плоские волны, распространяющиеся навстречу друг другу с различными углами наклона. Для этого было использовано следующее

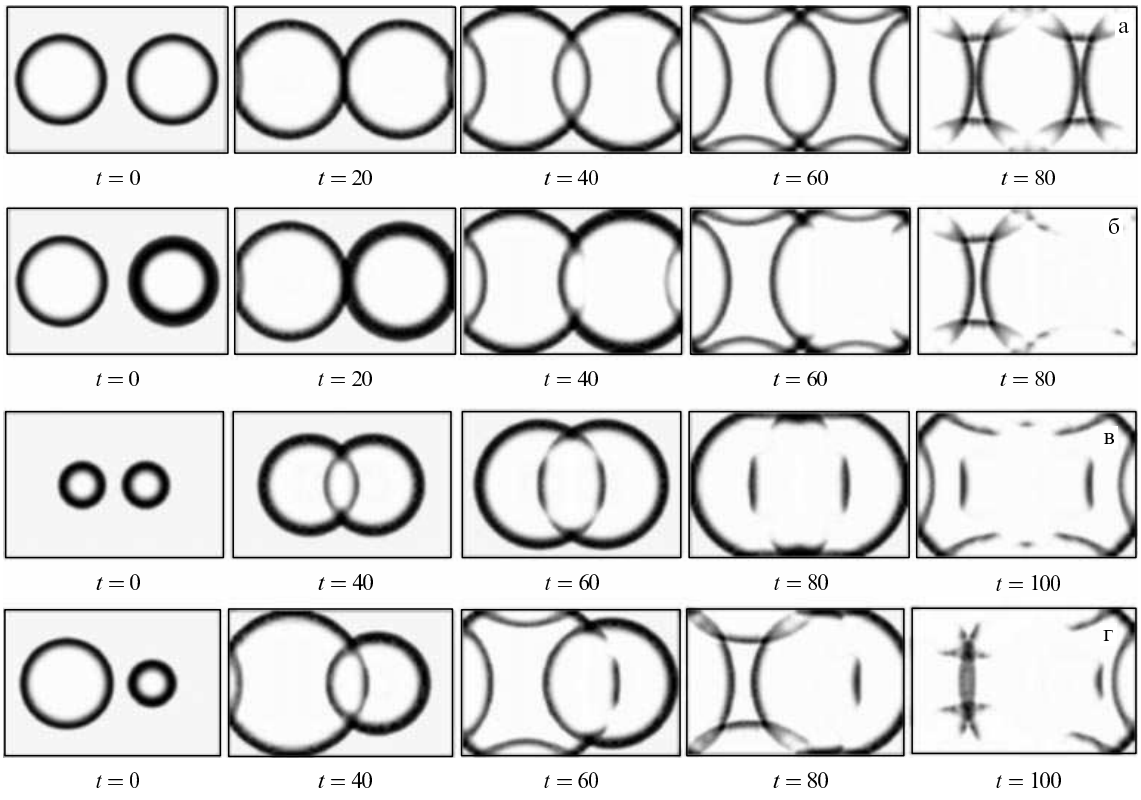

Рис. 17. Взаимодействие концентрических таксисных волн ($L_x \times L_y = 150 \times 100$) [71]: (а) квазисолитонное взаимодействие U-волн с начальными радиусами $R = 35$; (б) полусолитонное взаимодействие U- и W-волн с $R = 35$; (в) две S-волны с $R = 20$; (г) U-волна ($R = 35$) и S-волна ($R = 20$).

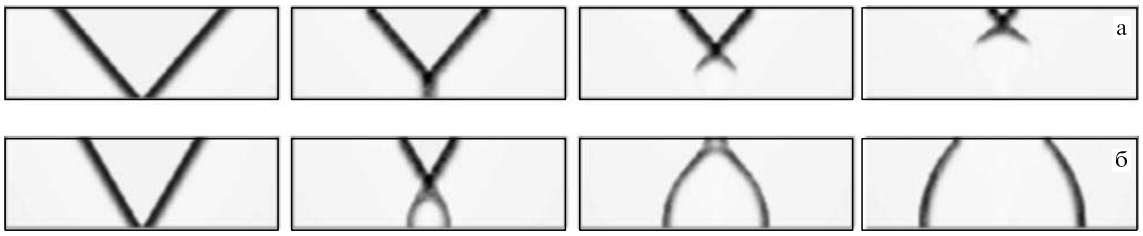

Рис. 18. Взаимодействие двух плоских U-волн с разными углами α между фронтами ($L_x \times L_y = 150 \times 50$, $\Delta t = 20$) [71]: (а) $\alpha = 80°$; (б) $\alpha = 60°$.

преобразование:

$$P(x, y, 0) = P_{1d}(x\cos\theta + y\sin\theta - C),$$

$$Z(x, y, 0) = Z_{1d}(x\cos\theta + y\sin\theta - C),$$

где θ и C — константы, различные для левой и правой половин среды.

В результате при угле взаимодействия между фронтами волн $\alpha = 80°$ волны аннигилируют (рис. 18а), а при $\alpha = 60°$ проходят друг сквозь друга (рис. 18б).

6. Волны в возбудимых средах с линейной кросс-диффузией

6.1. Примеры систем с линейной кросс-диффузией

В предыдущих разделах статьи мы рассмотрели математические модели с таксисом, который может быть классифицирован как нелинейная кросс-диффузия. В отличие от систем с нелинейной кросс-диффузией, число публикаций по исследованию систем с линейной кросс-диффузией сравнительно небольшое, т.е. это направление пока не получило должного внимания.

В 1975 г. Джорн [20] в контексте химических реакций (динамика электролитических растворов) показал, что включение отрицательной линейной кросс-диффузии в реакционно-диффузионные уравнения увеличивает вероятность возникновения неустойчивостей, ведущих к осцилляциям и процессам формирования упорядоченных структур. Позднее он исследовал уравнения Лотки–Вольтерра с диффузией в гомогенной системе, включающей отрицательную линейную кросс-диффузию [155]. Было обнаружено, что при определенных значениях кросс-диффузионных коэффициентов возникают осцилляции и появляются пространственные структуры. С этого момента отрицательная кросс-диффузия была признана как фактор, способный приводить к неустойчивым режимам в распределенной системе Лотки–Вольтерра [45, 46, 156].

В работе Сатуловского [156] при исследовании модели Лотки–Вольтерра рассмотрено поведение хищников и жертв, которое приводило к уравнениям с отрицательной кросс-диффузией. В экологических задачах отрицательная кросс-диффузия в том виде, в каком она представлена в работах Джорна и Сатуловского [155, 156], как подчеркивали сами авторы, рассматривается крайне редко, поскольку она отражает стратегию поведения жертв, губительную для них самих.

В работе Алмирантиса и Папагеоргиу [21] предложен механизм межклеточной связи, который способен создать кросс-диффузионный транспорт в биологических системах. Чтобы проиллюстрировать это, они предложили гипотетический мембранный механизм, включающий трансмембранные микроструктуры с ферментативной активностью, наделенные двумя активными и одним регуляторным участками. Оказалось, что при такой пространственной связи простая каталитическая реакция даже при очень малой кросс-диффузии (по сравнению с обычной диффузией) может приводить к формированию структур. В работе [21] была исследована также реакционно-кросс-диффузионная система

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} X &= F(X, Y, A) + D_X \frac{\partial^2}{\partial r^2} X + D_{XY} \frac{\partial^2}{\partial r^2} Y, \\ \frac{\partial}{\partial t} Y &= G(X, Y, A) + D_Y \frac{\partial^2}{\partial r^2} Y + D_{YX} \frac{\partial^2}{\partial r^2} X, \end{aligned} \tag{7}$$

где X и Y — регуляторное и "транспортное" вещества соответственно.

Были найдены условия, при которых в двухкомпонентной реакционно-диффузионной системе (7) могут формироваться стационарные структуры при наличии кросс-диффузии. Таким образом, в работе [21] предложен и исследован гипотетический механизм, включающий трансмембранные аллостерические ферменты, как возможный кандидат для создания кросс-диффузионного взаимодействия между компонентами системы, в которой возникают диссипативные структуры. Некоторые характеристики мембранных микроструктур, представленные в этой работе, наблюдались в отдельных рецепторных системах [157, 158].

В работе Дабея с соавторами [24] рассмотрена следующая модель типа хищник–жертва с само- и кросс-диффузией:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= g(P)\,P - f(P)\,Z + D_{11}\frac{\partial^2 P}{\partial x^2} + D_{12}\frac{\partial^2 Z}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial Z}{\partial t} &= \left[cf(P) - q(P)\right]Z + D_{22}\frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} + D_{21}(t)\frac{\partial^2 P}{\partial x^2}, \end{aligned} \tag{8}$$

где $P(x, t)$ и $Z(x, t)$ — популяционные плотности жертвы и хищника соответственно.

На этой модели были изучены критерии неустойчивости и глобальной устойчивости, исследовано влияние критической длины волны, которая может привести кросс-диффузионную систему к неустойчивым режимам. Был также исследован случай, когда кросс-диффузионный коэффициент хищника зависит от времени, и дана оценка влияния зависящей от времени кросс-диффузии на устойчивость системы [24].

Сейсмология. Модель Бурриджа–Кнопоффа (БК-модель). Для исследования характерных особенностей землетрясений Бурридж и Кнопофф [28] предложили

модель, которая описывает взаимодействие двух тектонических плит как взаимодействие цепочки N блоков равной длины a и одинаковой массы m, взаимно связанных пружинами с коэффициентом Гука k_c. Блоки связаны с основной частью плиты, которая движется со скоростью V. Связь блоков с этой плитой определяется эластичным сдвигом с коэффициентом k_p, и трением F_f между двумя плитами. В стационарном состоянии уравнение для i-го блока имеет вид

$$m\dot{X}_i = k_c(X_{i+1} - 2X_i + X_{i-1}) - k_p(X_i - Vt) - F_f(\dot{X}_i)\,, \quad (9)$$

где X_i — смещение i-го блока от его положения равновесия. Бурридж и Кнопофф [28] ввели S-образную зависимость функции трения. В дальнейшем Карлсон и Лангер [159, 160] ввели функцию трения, асимптотически ослабевающую с увеличением скорости. Картрайт с коллегами [29] вернулись к первоначальному виду функции трения и свели БК-модель к системе с линейной кросс-диффузией.

Переходя к пределу в уравнении (9), получаем

$$\ddot{\chi} = c^2\chi'' - (\chi - vt) - \gamma\varphi(\dot{\chi})\,, \quad (10)$$

где $\chi(x,t)$ представляет собой зависящее от времени локальное продольное смещение верхней плиты относительно нижней плиты. Для локальной скорости $\psi = \dot{\chi}$ получаем из уравнения (10) БК-модель в виде системы с линейной кросс-диффузией [29]:

$$\dot{\psi} = \gamma(\eta - \varphi(\psi))\,, \quad \dot{\eta} = -\gamma^{-1}(\psi - v - c^2\psi'')\,. \quad (11)$$

Кросс-диффузионная модель динамики возрастной структуры леса. С математической точки зрения казалось бы, что системы с линейной кросс-диффузией являются более простым случаем по сравнению с нелинейной кросс-диффузией, но представление таких систем с физической точки зрения достаточно сложно. Рассмотрим один из наиболее интересных выводов математической модели с линейной кросс-диффузией на примере модели динамики возрастной структуры леса, предложенной в работах [26, 27]. Под динамикой возрастной структуры леса подразумевается пространственное и временно́е изменение числа деревьев различных возрастных классов, обусловленное внутренними и внешними факторами. Реальные леса имеют возрастную структуру, меняющуюся от участка к участку, и такие локальные "ячейки" объединены в единую экосистему механизмами переноса семян и вегетативного размножения. Известно, что воспроизводство деревьев происходит обычно через четыре основные стадии, связанные с семенами, а именно: производство семян, перенос семян, осаждение семян на почву и, наконец, их прорастание. Была рассмотрена следующая модель:

$$\begin{aligned}
\frac{\partial u}{\partial t} &= \delta\beta w - \gamma(v)\,u - fu\,,\\
\frac{\partial v}{\partial t} &= fu - hv\,,\\
\frac{\partial w}{\partial t} &= \alpha v - \beta w + Dw_{xx}\,,
\end{aligned} \quad (12)$$

где u и v — плотность "молодых" и "старых" деревьев; w — плотность "семян в воздухе"; f и h — коэффициенты старения "молодых" и смертности "старых" деревьев; $\gamma(v)$ — смертность "молодых" деревьев; α, β, δ — коэффициенты производства, осаждения и прорастания семян соответственно; D — коэффициент диффузии вдоль пространственной переменной x. Система (12) имеет вид реакция–диффузия. Путем исключения "семенной" переменной из (12) была получена кросс-диффузионная система уравнений для плотности классов "молодых" и "старых" деревьев [26, 27].

Вывод кросс-диффузионной модели в работах [26, 27] проделан на основе гипотезы о различии временны́х масштабов для рассеивания семян и жизни деревьев. Так как в системе (12) последнее уравнение линейно, то его формальное решение записывается в виде

$$w(x,t) = \int_{-\infty}^{+\infty} \mathrm{d}\xi \int_0^{+\infty} \mathrm{d}\tau\, v(x+\xi, t-\tau) \times \times \frac{\alpha}{2\sqrt{\pi D\tau}} \exp\left(-\frac{\xi^2}{4D\tau} - \beta\tau\right). \quad (13)$$

Примем во внимание, что время, проводимое семенами в воздухе, много меньше, чем все остальные временны́е постоянные, т.е. β^{-1} (характерное время осаждения семян) является малым параметром. Разложим v в ряд Тейлора по второму аргументу. Это дает асимптотический ряд для w в пределе $\beta \to +\infty$:

$$\begin{aligned}
w(x,t) &= \int_{-\infty}^{+\infty} \mathrm{d}\xi \left\{ v(x+\xi,t) \int_0^{+\infty} \mathrm{d}\tau\, \frac{\alpha}{2\sqrt{\pi D\tau}} \times \right.\\
&\times \exp\left(-\frac{\xi^2}{4D\tau} - \beta\tau\right) + v_t(x+\xi,t) \int_0^{+\infty} \mathrm{d}\tau\, \frac{\alpha}{2\sqrt{\pi D\tau}} \times\\
&\left. \times \exp\left(-\frac{\xi^2}{4D\tau} - \beta\tau\right) + \ldots \right\} =\\
&= \alpha \int_{-\infty}^{+\infty} \mathrm{d}\xi \left\{ v(x+\xi,t)\, \frac{1}{\sqrt{D\beta}} \exp\left[-|\xi| \left(\frac{\beta}{D}\right)^{1/2} \right] + \right.\\
&+ v_t(x+\xi,t)\, \frac{1}{2\sqrt{D\beta^3}} \left[1 + |\xi| \left(\frac{\beta}{D}\right)^{1/2} \right] \times\\
&\left. \times \exp\left[-|\xi| \left(\frac{\beta}{D}\right)^{1/2} \right] \right\} + O\left(\beta^{-5/2}\right).
\end{aligned} \quad (14)$$

Подставляя это выражение в первое уравнение системы (12), получаем (сохраняя только главный член) следующую интегрально-дифференциальную систему уравнений:

$$\begin{aligned}
u_t &= \int_{-\infty}^{+\infty} \rho_0(\xi)\, v(x+\xi,t)\, \mathrm{d}\xi - \gamma(v)\,u - fu\,,\\
v_t &= fu - hv\,,
\end{aligned} \quad (15)$$

где функция ρ_0 задается формулой

$$\rho_0(\xi) = \alpha\delta \left(\frac{\beta}{D}\right)^{1/2} \exp\left[-|\xi| \left(\frac{\beta}{D}\right)^{1/2} \right]. \quad (16)$$

Интегральный член в (15) может быть аппроксимирован дифференциальным, если разложить $v(x+\xi)$ в ряд Тейлора и оставить только первые четыре члена. Хотя этот прием не имеет строгого обоснования, он дает первое "нетривиальное" пространственно распределен-

ное обобщение модели (12). Полагая

$$\int_{-\infty}^{+\infty} \rho_0(\xi)\, v(x+\xi,t)\, \mathrm{d}\xi \cong \rho v(x,t) + K v_{xx}(x,t)\,,$$

где

$$\rho = \int_{-\infty}^{+\infty} \rho_0(\xi)\, \mathrm{d}\xi = 2\alpha\delta\,,$$

$$K = \frac{1}{2}\int_{-\infty}^{+\infty} \rho_0(\xi)\, \xi^2\, \mathrm{d}\xi = \frac{2\alpha\delta D}{\beta}\,,$$

получаем систему с перекрестной диффузией:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \rho v - \gamma(v)\, u - f u + K v_{xx}\,, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= f u - h v\,. \end{aligned} \tag{17}$$

Линейный и кубический по ξ члены исчезают вследствие четности функций ρ_0. Заметим, что система (17) уже имеет кросс-диффузионный член $K v_{xx}$, в то время как модель (12) имеет классический диффузионный член $D w_{xx}$. Таким образом, для качественного описания пространственно-временно́й динамики одновидового леса с возрастной структурой была предложена модель кросс-диффузионного типа с двумя взаимодействующими компонентами [26, 27]. Для модели (17) в работе [26, 27] исследовано движение границ леса.

6.2. Характерные свойства волн

Математическая модель. В работе [72] при исследовании возбудимых систем с линейной кросс-диффузией показано, что характерной особенностью волн в таких системах также является квазисолитонный режим взаимодействия. Эти исследования были проведены на математической модели с нелинейностью типа Фитцхью – Нагумо [142, 143], которая является прототипом модели возбудимой системы, но вместо традиционного описания распространения компонент системы за счет диффузии (18) включена линейная кросс-диффузия (19) [72]:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= u(u-a)(1-u) - v + D_u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}\,, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \varepsilon(u-v) + D_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}\,, \end{aligned} \tag{18}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= u(u-a)(1-u) - v + D_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}\,, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= \varepsilon(u-v) - D_u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}\,, \end{aligned} \tag{19}$$

где $D_u \geqslant 0$, $D_v \geqslant 0$, $\varepsilon \ll 1$, $a < 0{,}5$.

Знаки кросс-диффузионных членов в (19) были выбраны по аналогии с исследованной системой с нелинейной кросс-диффузией. Отметим, что система (19) при $D_v = 0$ соответствует модели Бурриджа – Кнопоффа, описывающей взаимодействие тектонических плит [29].

Численные эксперименты на системе (19) проводились для $x \in [0, L]$, где размер среды L варьировался для разных экспериментов. На границах среды выполнялись условия непроницаемости: $\partial u/\partial x|_{x=0,L} = \partial v/\partial x|_{x=0,L} = 0$. Когда требовалось исследовать поведение волн в неограниченной среде, интервал вычисления время от времени сдвигался так, чтобы не было влияния границы на распространение волны. Таким образом, отмеченные на всех рисунках пространственные координаты представляют пространственную шкалу, а не позицию волны в конкретном эксперименте. Во всех численных экспериментах параметр $a = 0{,}3$, в то время как ε, D_u и D_v варьировались. При вычислении использовалась неявная центрально-разностная схема [161]. Пространственные и временны́е шаги вычислений были соответственно $\delta x = 0{,}2$, $\delta t = 0{,}005$. Начальные условия; $u(x,0) = \Theta(\delta - x)$, $v(x,0) = 0$ для запуска одной волны (на левом конце); $u(x,0) = \Theta(\delta - x) + \Theta(x - (L-\delta))$, $v(x,0) = 0$ для запуска двух волн с обоих концов, где Θ — функция Хевисайда, а $\delta = 2$. Начало и конец волны возбуждения определялись как точки, где $u(x,t) = u_f = 0{,}5$.

Эволюция формы волны. Рисунок 19А иллюстрирует типичный профиль распространяющейся волны в возбудимой кросс-диффузионной системе (19). Отметим следующие характерные свойства [72]:

— имеется достаточно длительный переход (много больше, чем в системе с обычной диффузией), в течение которого волновой импульс расширяется до определенной стационарной длины;

— передний фронт импульса осциллирующий;

— осцилляции волнового профиля вблизи переднего и заднего фронтов наблюдаются как для активатора, так и для ингибитора;

— плато импульса (рис. 19А, $t = 120$ и $t = 620$) как активатора, так и ингибитора изменяются незначительно.

Все эти свойства подобны свойствам, описанным для таксисных волн, и в то же время отличаются от свойств волн в системе Фитцхью – Нагумо с обычной диффузией:

— переход к устойчивому импульсу обычно происходит в течение времени, сравнимого с продолжительностью импульса;

— передние и задние фронты монотонны;

— солитоноподобный режим взаимодействия волн имеет место в узкой параметрической области на границе ждущего и колебательного режимов.

Рассмотрим эволюцию ширины волнового профиля W, определенную как расстояние в данный момент времени между точками с $u = u_f$ и $\partial u/\partial t > 0$ (передний фронт), $u = u_f$ и $\partial u/\partial t < 0$ (задний фронт). На рисунке 19Б видно, что с теми начальными условиями, которые были использованы, ширина профиля волны увеличивается до стационарного значения. Как скорость увеличения ширины, так и ее стационарное значение зависят от всех параметров. Однако зависимость от ε наиболее интересна, поскольку эффект насыщения пропадает при $\varepsilon = 0$ (рис. 19Б (г)).

На рисунке 19В можно более детально проследить эволюцию формы волны при малых значениях параметра ε. Волна становится длиннее и, соответственно, передний и задний фронты для разных моментов времени можно лучше сравнить по отдельности. Наложим друг на друга передние и задние фронты в моменты времени $t = 250$ и $t = 1000$. В процессе продолжительного перехода волны к устойчивому состоянию передний фронт остается практически постоянным (рис. 19В (в)), относительно малые изменения формы наблюдаются на заднем фронте.

Соответственно рассмотрим раздельно движение переднего и заднего фронтов волны как изменение скорости фронтов от времени (рис. 19Г). Видно, что

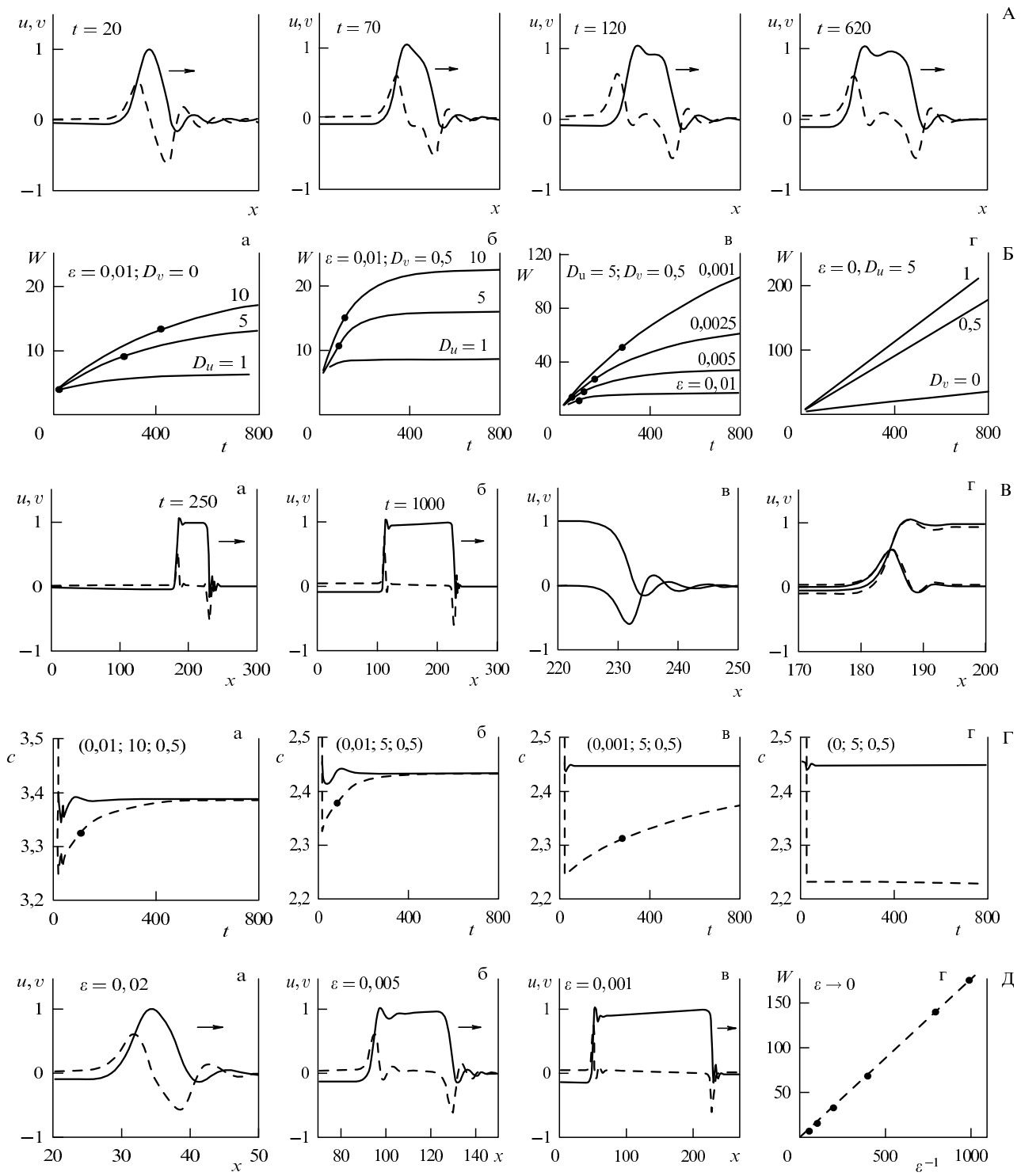

Рис. 19. (А) Профили распространяющейся волны, описываемой математической моделью (19) в различные моменты времени. Сплошные линии — u, штриховые — v. Параметры: $\varepsilon = 0{,}001$, $D_u = 5$, $D_v = 0{,}5$, шкала x на всех фигурах равна 50. (Б) Рост ширины профиля волны (W) со временем для различных комбинаций параметров системы (19). Точками на графиках указаны границы квазисолитонного режима, т.е. волна отражается от границы, если столкновение случится до указанного момента. На рисунке (б) кривая $D_u = 1$ — квазисолитонный режим отсутствовал. На рисунке (г) случай $\varepsilon = 0$ — квазисолитонный режим имел место в течение всего времени наблюдения. (В) Детали эволюции формы волны во времени ($\varepsilon = 0{,}001$, $D_u = 5$, $D_v = 0{,}5$): (а) и (б) общий вид; (в) наложение передних фронтов, соответствующих моментам $t = 250$ и $t = 1000$; (г) — наложение задних фронтов волны. (Г) Эволюция скоростей переднего (сплошная линия) и заднего (штриховая линия) фронтов волны со временем при различных комбинациях параметров ε, D_u, D_v (указаны в скобках на рисунках). Точками на графиках указаны границы квазисолитонного режима, т.е. волна отражается от границы, если столкновение случится до указанного момента. Для случая $\varepsilon = 0$ (г) квазисолитонный режим имел место в течение всего времени наблюдения. (Д) Устойчивые профили волн для различных значений параметра ε. Стационарная ширина волны W (рис. 2) пропорциональна ε^{-1} при $\varepsilon \to 0$, точками указаны результаты численных экспериментов. Во всех случаях (рис. а–г) $D_u = 5$, $D_v = 0{,}5$.

скорость переднего фронта принимает постоянное значение после очень короткого перехода. В отличие от этого скорость заднего фронта, стартуя с очень малого значения величины, постепенно увеличиваясь, достигает

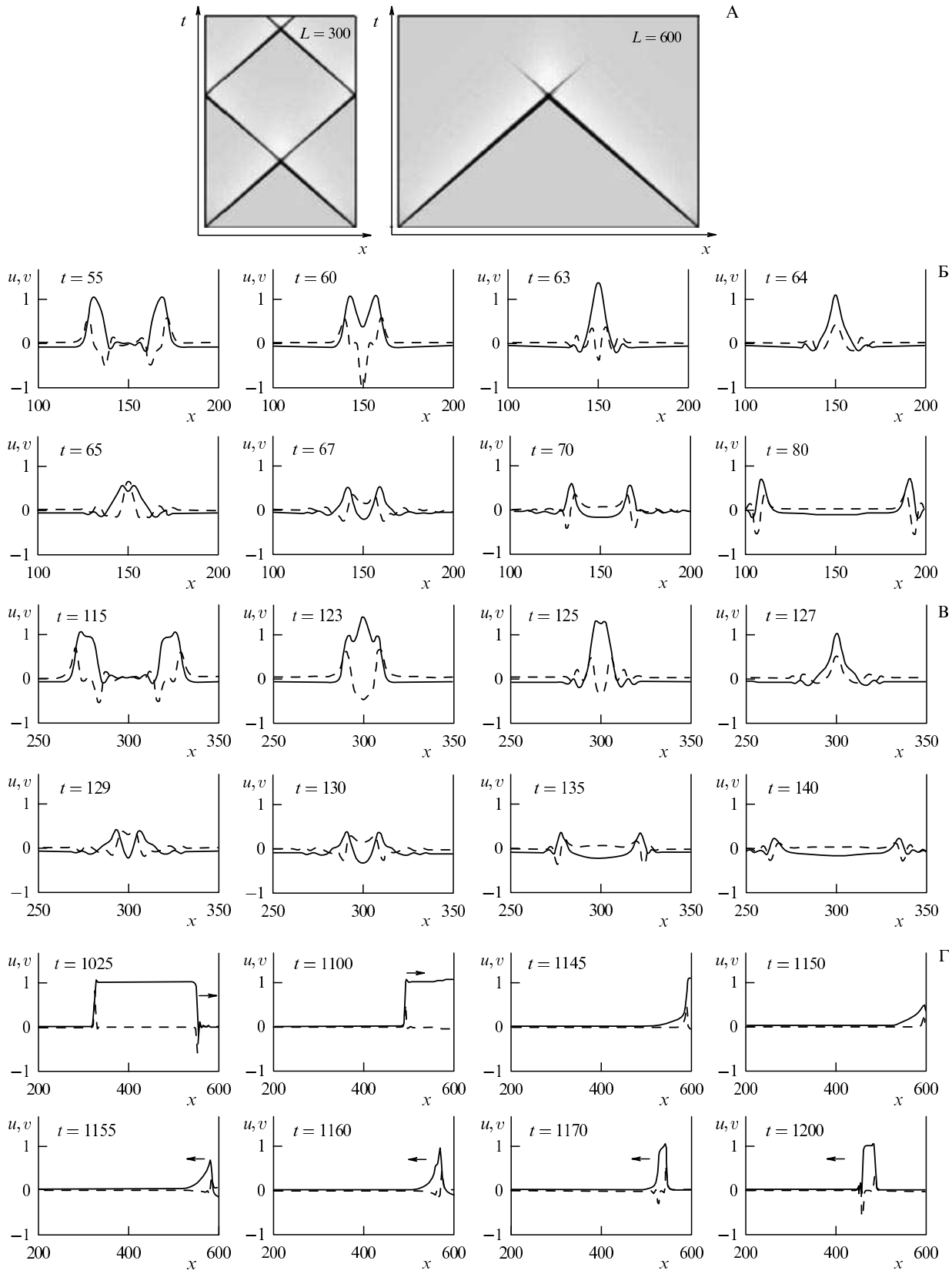

Рис. 20. Взаимодействие волн в возбудимой системе с линейной кросс-диффузией [72]. (А) Пространственно-временна́я картина взаимодействия волн (u, v) в одномерных средах различной длины L: квазисолитонный режим на маленькой среде и несолитонный режим на большой среде. В обоих случаях $t \in [0, 200]$. Параметры системы (19): $\varepsilon = 0{,}01$, $D_u = 5$, $D_v = 0{,}5$. (Б) Динамика квазисолитонного взаимодействия волн при $L = 300$ (сплошные линии — u, штриховые — v). (В) Динамика несолитонного взаимодействия волн при $L = 600$. (Г) Квазисолитонное взаимодействие волны с непроницаемой границей при $\varepsilon = 0$. (Во всех случаях $D_u = 5$, $D_v = 0{,}5$).

за длительный промежуток времени величины скорости переднего фронта. Таким образом, динамика формирования волнового профиля может быть описана как отставание заднего фронта от переднего на определен-

ное расстояние, на котором скорости обоих фронтов становятся одинаковы. С уменьшением величины ε изменение скорости заднего фронта замедляется (рис. 19Г (а – в)), а при $\varepsilon = 0$ скорость заднего фронта не изменяется вообще (рис. 19Г (г)). В этом случае такое разделение в движении переднего и заднего фронтов приводит к непрерывному росту длины волны. Зависимость устойчивых волновых профилей от ε представлена на рис. 19Д. При малых ε устойчивые длины волн W хорошо аппроксимируется зависимостью $W \propto \varepsilon^{-1}$.

6.3. Квазисолитонное взаимодействие волн

В работе [72] показано, что для волн в возбудимых системах с линейной кросс-диффузией квазисолитонное взаимодействие также является характерным свойством. Причем это связано с медленной эволюцией формы волны, описанной в предыдущем разделе. Способность волн проходить друг сквозь друга и отражаться от непроницаемых границ зависит от их "возраста", т.е. от ширины их профиля в момент столкновения.

На рисунке 20А показаны два режима взаимодействия волн для различных "возрастов" при одних и тех же параметрах. Различные возрасты были получены за счет разных размеров среды. На среде с меньшим размером ($L = 300$) профили волн к моменту столкновения не достигли соответствующей ширины, в результате столкновение квазисолитонное. Волны после столкновения снова становятся тонкими и, как следствие, при дальнейшем распространении отражаются от границ. Этот процесс повторяется снова и снова так, что в системе наблюдается самоподдерживающаяся активность. В среде большего размера ($L = 600$) к моменту столкновения волны имеют "достаточно" широкие профили и наблюдается их аннигиляция [72]. Динамика квазисолитонного и несолитонного взаимодействия волн для обоих случаев показана на рис. 20Б, В. Так же как и в случае таксисных волн, несолитонный режим взаимодействия для данного случая характеризуется прохождением волн друг сквозь друга с последующим их затуханием.

Переключение с солитоноподобного на несолитонный режим взаимодействия наблюдается, когда волна находится на определенной фазе "расширения" в процессе перехода к устойчивому состоянию. Моменты этого переключения показаны на рис. 19Б и рис. 19Г. Квазисолитонный режим взаимодействия имеет место только для "узких" волн, т.е. волн, находящихся в первой половине перехода волны к устойчивому состоянию (рис. 19Б). Рост ширины профиля волны зависит от динамики заднего фронта (от его пространственного положения и структуры). Таким образом, можно предположить, что результат столкновения в основном определяется свойствами заднего фронта. Взаимосвязь между передним и задним фронтами должна быть незначительной, если профиль волны очень широкий.

Структура задней части широкого профиля волны остается такой же, как и тонкого, т.е. пригодной к отражению, если динамика изменения плато импульса достаточно медленная, что определяется параметром ε. Таким образом, если $\varepsilon = 0$, то волна должна оставаться квазисолитонной для любой ширины профиля волны. Это предположение подтвердилось в численных экспериментах (рис. 19Г (г)) [72]. В этой же работе [72] представлен аналитический подход к исследованиям волн в системах с линейной кросс-диффузией.

7. Заключение

Таким образом, показано, что *при замене обыкновенной диффузии на кросс-диффузию в возбудимых системах обнаруживаются новые волновые свойства.*

Выделим основные свойства и новые волновые явления, характерные для волн в системах с кросс-диффузией и отличающие их от известных свойств автоволн.

— Передний фронт волн в кросс-диффузионных системах осциллирующий.

— Профили волн могут быть "одногорбыми" и "двугорбыми". Зависимость скорости распространения волны от таксисных коэффициентов имеет две ветви — параболическую и линейную. Переход от одной ветви к другой четко коррелирует с изменениями в форме волновых профилей: параболическая ветвь соответствует "двугорбой" форме, линейная — "одногорбой".

— Имеется достаточно длительный переход (много больше, чем в системе с обычной диффузией), в течение которого волновой импульс достигает определенной стационарной длины.

— Зависимость скорости распространения таксисной волны от коэффициента диффузии отличается от зависимости, имеющейся всегда у скорости распространения волн в реакционно-диффузионных системах и пропорциональной $\sqrt{D}$.

— Малые таксисные коэффициенты существенно изменяют поведение спиральных волн, возникает меандр спиральной волны. Такой тип нестационарного поведения спиральной волны не известен в возбудимых реакционно-диффузионных системах, где переход из устойчивого вращения обычно ассоциируется с изменениями параметров реакции.

— В двумерных средах возможен режим частичного отражения кросс-диффузионных волн.

— Свободные концы разрывов волн могут прикрепляться к заднему фронту материнской волны, формируя круговую волну.

— При столкновении кросс-диффузионных волн квазисолитонный режим взаимодействия имеет место в большой параметрической области. Солитоноподобный режим взаимодействия в реакционно-диффузионных системах наблюдается в узкой параметрической области на границе ждущего и колебательного режимов.

— В несолитонном режиме взаимодействия волны в кросс-диффузионных системах не аннигилируют, как классические автоволны, а всегда проходят друг сквозь друга и только затем затухают.

— При определенных условиях в кросс-диффузионных системах происходит полусолитонное взаимодействие волн.

— Для различных режимов взаимодействия (квазисолитонного, несолитонного, полусолитонного) характерна связь с эволюцией формы профиля волны.

Эти результаты показывают, что волны в возбудимых кросс-диффузионных системах **можно выделить в особый класс нелинейных волн**.

В данном обзоре мы не ставили перед собой цель провести анализ аналитических подходов в исследовании кросс-диффузионных систем. Такие исследования были активно начаты после опубликования в 1971 г. математической модели Келлера – Сегеля [124], описывающей хемотаксис в популяционных системах. Большинство аналитических работ посвящено исследованию процес-

сов самоорганизации в популяционных системах (см., например, [9, 15, 25, 44, 155, 162–167]). Отметим здесь еще работы В.И. Таланова [168, 169], в которых предложено феноменологическое описание нелинейных кооперативных эффектов в распределенных кинетических системах и рассмотрена связь стимулированной диффузии (нелинейной диффузии и кросс-диффузии) с принципами термодинамики. Асимптотическая теория для режима, когда локальная динамика ингибитора много меньше локальной динамики активатора, представлена в работе [72], где рассмотрена классическая система Фитцхью–Нагумо, в которой обычная диффузия была заменена линейной кросс-диффузией.

Рассмотрение свойств волн в кросс-диффузионных системах в данном обзоре, в основном, проведено на примерах распределенных популяционных систем. В первую очередь это связано с тем, что для них можно достаточно наглядно объяснить некоторые механизмы, лежащие в основе исследуемых волновых явлений. Кроме того, для ряда популяционных систем имеются экспериментальные результаты, подтверждающие некоторые волновые свойства, обнаруженные при математическом моделировании.

Можно ожидать, что дальнейшие теоретические и экспериментальные исследования возбудимых систем с кросс-диффузией внесут существенный вклад в исследования явлений самоорганизации во всех нелинейных системах от микро- и астрофизических систем до общественных социальных систем.

Авторы выражают благодарность Э.Э. Шнолю и О.А. Морневу за ценные замечания по данной работе. Авторы также признательны РФФИ (грант 03-01-00673) и EPSRC (Grant No. GR/08664/01, UK) за финансовую поддержку исследований.

Список литературы

1. Turing A M *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* **237** 37 (1952)
2. Хакен Г *Синергетика* (М.: Мир, 1980)
3. Лоскутов А Ю, Михайлов А С *Введение в синергетику* (М.: Наука, 1990)
4. Малинецкий Г Г *Математические основы синергетики: Хаос, структуры, вычислительный эксперимент* 4-е изд. (М.: Едиториал УРСС, 2005)
5. Трубецков Д И *Введение в синергетику. Хаос и структуры* 2-е изд. (М.: Едиториал УРСС, 2004)
6. Иваницкий Г Р, Кринский В И, Сельков Е Е *Математическая биофизика клетки* (М.: Наука, 1978)
7. Полак Л С, Михайлов А С *Самоорганизация в неравновесных физико-химических системах* (М.: Наука, 1983)
8. Cross M C, Hohenberg P C *Rev. Mod. Phys.* **65** 851 (1993)
9. Murray J D *Mathematical Biology* 3rd ed. (Berlin: Springer, 2002–2003)
10. del-Castillo-Negrete D, Carreras B A, Lynch V *Physica D* **168–169** 45 (2002)
11. Okubo A *Diffusion and Ecological Problems: Mathematical Models* (Biomathematics, Vol. 10) (Berlin: Springer-Verlag, 1980)
12. Иваницкий Г Р, Панфилов А В, Цыганов М А *Биофизика* **32** 354 (1987)
13. Kawasaki K et al. *J. Theor. Biol.* **188** 177 (1997)
14. Kozlovsky Y et al. *Phys. Rev. E* **59** 7025 (1999)
15. Mimura M, Sakaguchi H, Matsushita M *Physica A* **282** 283 (2000)
16. Wakano J Y, Komoto A, Yamaguchi Y *Phys. Rev. E* **69** 051904 (2004)
17. Самарский А А и др. *Режимы с обострением в задачах для квазилинейных параболических уравнений* (М.: Наука, 1987)
18. Ахромеева Т С и др. *Нестационарные структуры и диффузионный хаос* (М.: Наука, 1992)
19. del-Castillo-Negrete D, Carreras B A *Phys. Plasmas* **9** 118 (2002)
20. Jorné J *J. Theor. Biol.* **55** 529 (1975)
21. Almirantis Y, Papageorgiou S *J. Theor. Biol.* **151** 289 (1991)
22. Иваницкий Г Р, Медвинский А Б, Цыганов М А *УФН* **161** (4) 13 (1991)
23. Иваницкий Г Р, Медвинский А Б, Цыганов М А *УФН* **164** 1041 (1994)
24. Dubey B, Das B, Hussain J *Ecolog. Model.* **141** 67 (2001)
25. Wu Y, Zhao X *Physica D* **200** 325 (2005)
26. Kuznetsov Yu A et al. *J. Math. Biol.* **32** 219 (1994)
27. Кузнецов Ю А и др. "Кросс-диффузионная модель динамики границы леса", в сб. *Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем* Т. 26 (СПб.: Гидрометиздат, 1996) с. 213
28. Burridge R, Knopoff L *Bull. Seismol. Soc. Am.* **57** 341 (1967)
29. Cartwright J H E, Hernández-Garcia E, Piro O *Phys. Rev. Lett.* **79** 527 (1997)
30. Chaplain M A J, Stuart A M *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.* **10** 149 (1993)
31. Perumpanani A J, Sherratt J A, Norbury J *Nonlinearity* **10** 1599 (1997)
32. Perumpanani A J, Byrne H M *Eur. J. Cancer* **35** 1274 (1999)
33. Perumpanani A J, Norbury J *Math. Comp. Model.* **30** 123 (1999)
34. Sherratt J A, Chaplain M A J *J. Math. Biol.* **43** 291 (2001)
35. Marchant B P, Norbury J, Sherratt J A *Nonlinearity* **14** 1653 (2001)
36. Jackson T L, Byrne H M *Math. Biosci.* **180** 307 (2002)
37. Kolobov A V, Polezhaev A A, Solyanik G I *J. Theor. Med.* **3** 63 (2001)
38. Романовский Ю М, Степанова Н В, Чернавский Д С *Математическая биофизика* (М.: Наука, 1984)
39. Рубин А Б *Биофизика* 3-е изд. (М.: Изд-во МГУ. Наука, 2004)
40. Ризниченко Г Ю *Лекции по математическим моделям в биологии* (М.-Ижевск: РХД, 2002)
41. Свирежев Ю М *Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии* (М.: Наука, 1987)
42. Борисюк Г Н и др. *УФН* **172** 1189 (2002)
43. Чернавский Д С *УФН* **170** 157 (2000)
44. Shigesada N, Kawasaki K, Teramoto E *J. Theor. Biol.* **79** 83 (1979)
45. Murray J D, Cohen J E R *SIAM J. Appl. Math.* **43** 66 (1983)
46. Pettet G J, McElwain D L S, Norbury J *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.* **17** 395 (2000)
47. Chattopadhyay J, Chatterjee S *Nonlin. Phenom. Comp. Syst.* **4** 364 (2001)
48. Murray J D, Deeming D C, Ferguson M W *Proc. R. Soc. London Ser. B* **239** 279 (1990)
49. Murray J D, Myerscough M R *J. Theor. Biol.* **149** 339 (1991)
50. Myerscough M R, Maini P K, Painter K J *Bull. Math. Biol.* **60** 1 (1998)
51. Painter K J, Maini P K, Othmer H G *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **96** 5549 (1999)
52. Painter K J "Modelling of pigment patterns in fish", in *Mathematical Models for Biological Pattern Formation Frontiers in Biological Mathematics* (The IMA Volumes in Mathematics and its Applications, Vol. 121, Eds P K Maini, H G Othmer) (Berlin: Springer, 2001) p. 59
53. Lauffenburger D A, Kennedy C R *J. Math. Biol.* **16** 141 (1983)
54. Vasiev B N, Hogeweg P, Panfilov A V *Phys. Rev. Lett.* **73** 3173 (1994)
55. Höfer T, Sherratt J A, Maini P K *Physica D* **85** 425 (1995)
56. Marée A F M, Panfilov A V, Hogeweg P *J. Theor. Biol.* **199** 297 (1999)
57. Marée A F M, Panfilov A V, Hogeweg P *Proc. R. Soc. London Ser. B* **266** 1351 (1999)
58. Жаботинский А М *Концентрационные автоколебания* (М.: Наука, 1974)
59. Васильев В А, Романовский Ю М, Яхно В Г *Автоволновые процессы* (М.: Наука, 1987)
60. Кернер Б С, Осипов В В *Автосолитоны* (М.: Наука, 1991)
61. Жаботинский А М и др. *Колебания и бегущие волны в химических системах* (Под ред. Р Филда, М Бургер) (М.: Мир, 1988)
62. Кринский В И, Михайлов А С *Автоволны* (Новое в жизни, науке и технике. Физика, Вып. 10) (М.: Знание, 1984)
63. Атауллаханов Ф И и др. *УФН* **172** 671 (2002)
64. Иваницкий Г Р и др. *Биофизика* **33** 372 (1988)
65. Agladze K I et al., in *Irreversible Processes and Selforganization* (Teubner-Texte zur Physik, Bd. 23, Eds W Ebeling, H Ulbricht) (Leipzig: BSB B.G. Teubner Verlagsgesellschaft, 1989) p. 34
66. Agladze K et al. *Proc. R. Soc. London Ser. B* **253** 131 (1993)
67. Цыганов М А и др. *Докл. РАН* **333** 532 (1993)
68. Tsyganov M A et al. *Phys. Rev. Lett.* **91** 218102 (2003)
69. Tsyganov M A et al. *Physica D* **197** 18 (2004)
70. Biktashev V N et al. *Chaos* **14** 988 (2004)
71. Tsyganov M A, Biktashev V N *Phys. Rev. E* **70** 031901 (2004)
72. Biktashev V N, Tsyganov M A *Proc. R. Soc. London Ser. A* **461** 3711 (2005)
73. Brindley J, Biktashev V N, Tsyganov M A *Biol. Invasions* **7** 807 (2005)
74. Adler J *Science* **153** 708 (1966)

75. Adler J *J. Bacteriol.* **92** 121 (1966)
76. Tso W W, Adler J *J. Bacteriol.* **118** 560 (1974)
77. Taylor B L, Zhulin I B, Johnson M S *Annu. Rev. Microbiol.* **53** 103 (1999)
78. Alexandre G, Greer-Phillips S, Zhulin I B *FEMS Microbiol. Rev.* **28** 113 (2004)
79. Сенина И Н, Тютюнов Ю В *Журн. общей биологии* **63** 494 (2002)
80. Говорухин В Н, Моргулис А Б, Тютюнов Ю В *Докл. РАН* **372** 730 (2000)
81. Arditi R et al. *Theor. Popul. Biol.* **59** 207 (2001)
82. Tyutyunov Yu, Senina I, Arditi R *Am. Naturalist* **164** 722 (2004)
83. Flierl G et al. *J. Theor. Biol.* **196** 397 (1999)
84. Kareiva P *Nature* **326** 388 (1987)
85. Okubo A, Chiang H C *Res. Popul. Ecol.* **16** 1 (1974)
86. Okubo A, Chiang H C, Ebbesmeyer C C *Can. Entom.* **109** 149 (1977)
87. Березовская Ф С, Карев Г П *УФН* **169** 1011 (1999)
88. Березовская Ф С и др. *Докл. РАН* **365** 416 (1999)
89. Будрене Е О *Биофизика* **33** 373 (1988)
90. Budrene E O, Berg H C *Nature* **349** 630 (1991)
91. Budrene E O, Berg H C *Nature* **376** 49 (1995)
92. Medvinsky A B et al. *Physica D* **64** 267 (1993)
93. Цыганов М А и др. *Докл. РАН* **339** 109 (1994)
94. Brenner M P, Levitov L S, Budrene E O *Biophys. J.* **74** 1677 (1998)
95. Tyson R, Lubkin S R, Murray J D *Proc. R. Soc. London Ser. B* **266** 299 (1999)
96. Mittal N et al. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **100** 13259 (2003)
97. Лобанов А И и др. *Математическое моделирование* **14** (10) 17 (2002)
98. Erban R, Othmer H S *SIAM J. Appl. Math.* **65** 361 (2004)
99. Цыганов М А, Иваницкий Г Р *Биофизика* (2006) (в печати)
100. Ron I G et al. *Physica A* **320** 485 (2003)
101. Shapiro J A *Annu. Rev. Microbiol.* **52** 81 (1998)
102. Ben-Jacob E *Nature* **415** 370 (2002)
103. Ben-Jacob E *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. A* **361** 1283 (2003)
104. Ben-Jacob E et al. *Trends Microbiol.* **12** 366 (2004)
105. Armitage J P *Adv. Microbial. Physiol.* **41** 229 (1999)
106. Falke J J, Hazelbauer G L *Trends Biochem. Sci.* **26** 257 (2001)
107. Korobkova E et al. *Nature* **428** 574 (2004)
108. Berg H C *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* **355** 491 (2000)
109. Berg H C *Phys. Today* **53** (1) 24 (2000)
110. Berg H C *Annu. Rev. Biochem.* **72** 19 (2003)
111. Fenchel T *Science* **296** 1068 (2002)
112. Mazzag B C, Zhulin I B, Mogilner A *Biophys. J.* **85** 3558 (2003)
113. Sourjik V, Berg H C *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **99** 123 (2002)
114. Thar R, Kühl M *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **100** 5748 (2003)
115. Maeda K et al. *J. Bacteriol.* **127** 1039 (1976)
116. Taylor B L, Koshland D E (Jr) *J. Bacteriol.* **123** 557 (1975)
117. Taylor B L et al. *J. Bacteriol.* **140** 567 (1979)
118. Blakemore R *Science* **190** 377 (1975)
119. Frankel R B, Blakemore R P *Bioelectromagnetics* **10** 223 (1989)
120. Frankel R B et al. *Biophys. J.* **73** 994 (1997)
121. Eisenbach M et al. *Bioelectrochem. Bioenerg.* **10** 499 (1983)
122. Plesset M S, Winet H *Nature* **248** 441 (1974)
123. Woodward D E et al. *Biophys. J.* **68** 2181 (1995)
124. Keller E F, Segel L A *J. Theor. Biol.* **30** 225 (1971)
125. Koshland D E (Jr) *Physiol. Rev.* **59** 811 (1979)
126. Rozenfeld A F, Albano E V *Physica A* **266** 322 (1999)
127. Monetti R, Rozenfeld A, Albano E *Physica A* **283** 52 (2000)
128. Droz M, Pkalski A *Physica A* **298** 545 (2001)
129. Truscott J E, Brindley J *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. A* **347** 703 (1994)
130. Matthews L, Brindley J *Dyn. Stab. Syst.* **12** 39 (1997)
131. Petrov V, Scott S K, Showalter K *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. A* **347** 631 (1994)
132. Kobayashi R, Ohta T, Hayase Y *Phys. Rev. E* **50** R3291 (1994)
133. Kosek J, Marek M *Phys. Rev. Lett.* **74** 2134 (1995)
134. Морнев О А и др. *Докл. РАН* **347** 123 (1996)
135. Асланиди О В, Морнев О А *Биофизика* **41** 953 (1996)
136. Асланиди О В, Морнев О А *Письма в ЖЭТФ* **65** 553 (1997)
137. Aslanidi O V, Mornev O A *J. Biol. Phys.* **25** 149 (1999)
138. von Oertzen A et al. *J. Phys. Chem. B* **102** 4966 (1998)
139. Rotermund H H et al. *Phys. Rev. Lett.* **66** 3083 (1991)
140. Argentina M, Coullet P, Mahadevan L *Phys. Rev. Lett.* **79** 2803 (1997)
141. Argentina M, Coullet P, Krinsky V *J. Theor. Biol.* **205** 47 (2000)
142. FitzHugh R *Biophys. J.* **1** 445 (1961)
143. Nagumo J, Arimoto S, Yoshizawa S *Proc. IEEE* **50** 2061 (1962)
144. Гурия Г Т, Кияткин А Б, Мюллер С *Биофизика* **38** 463 (1993)
145. Aliev R R, Vasiev B N *Chaos, Solitons Fractals* **5** 439 (1995)
146. Aliev R R, Panfilov A V *Phys. Rev. E* **52** 2287 (1995)
147. Lobanova E S, Ataullakhanov F I *Phys. Rev. Lett.* **91** 138301 (2003)
148. Winfree A T *Chaos* **1** 303 (1991)
149. Barkley D, Kevrekidis I G *Chaos* **4** 453 (1994)
150. Biktashev V N, Holden A V *Physica D* **116** 342 (1998)
151. Biktashev V N *Phys. Rev. Lett.* **95** 084501 (2005)
152. Морнев О А и др. *Письма в ЖЭТФ* **77** 319 (2003)
153. Sherratt J A et al. *Proc. R. Soc. London Ser. B* **269** 327 (2002)
154. Заикин А Н *Физическая мысль России* (1) 54 (1995)
155. Jorné J *J. Theor. Biol.* **65** 133 (1977)
156. Satulovsky J E *J. Theor. Biol.* **183** 381 (1996)
157. Saito H et al. *Nature* **309** 757 (1984)
158. Yarden Y, Ullrich A *Annu. Rev. Biochem.* **57** 443 (1988)
159. Carlson J M, Langer J S *Phys. Rev. Lett.* **62** 2632 (1989)
160. Carlson J M, Langer J S, Shaw B E *Rev. Mod. Phys.* **66** 657 (1994)
161. Самарский А А, Гулин А В *Численные методы математической физики* (М.: Научный мир, 2003)
162. Mimura M, Kawasaki K *J. Math. Biol.* **9** 49 (1980)
163. Byrne H M, Owen M R *J. Math. Biol.* **49** 604 (2004)
164. Galiano G, Garzon M L, Jüngel A *Rev. Real Acad. Ciencias, Ser. A Mat.* **95** 281 (2001)
165. Chen L, Hsiao L, Li Y *Commun. Math. Sci.* **1** 799 (2003)
166. Chen L, Jüngel A *SIAM J. Math. Anal.* **36** 301 (2004)
167. Barrett J W, Blowey J F *Numer. Math.* **98** 195 (2004)
168. Таланов В И *ДАН СССР* **258** 604 (1981)
169. Таланов В И, в сб. *Нелинейные волны: Самоорганизация* (Отв. ред. А В Гапанов-Грехов, М И Рабинович) (М.: Наука, 1983) с. 47

Waves in systems with cross-diffusion as a new class of nonlinear waves

M.A. Tsyganov, G.R. Ivanitsky
Institute of Theoretical and Experimental Biophysics, Russian Academy of Sciences, ul. Institutskaya 3, 142290 Pushchino, Moscow region, Russian Federation
Tel. (7-495) 632-78 69. Fax (7-4967) 33-53 03. E-mail: tsyganov@iteb.ru, ivanitsky@iteb.ru
V.N. Biktashev
Department of Mathematical Sciences, University of Liverpool, Liverpool L69 7ZL, UK
Tel. +44 (151) 794-40 04. Fax +44 (151) 794-40 61. E-mail: vnb@liv.ac.uk
J. Brindley
Department of Applied Mathematics, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, UK
Tel. +44 (113) 343-51 34. Fax +44 (113) 343-50 90. E-mail: amtjb@maths.leeds.ac.uk
A.V. Holden
Faculty of Biological Sciences, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, UK
Tel. +44 (113) 233-42 51. Fax +44 (113) 233-42 30. E-mail: a.v.holden@leeds.ac.uk

Research on spatially-extended excitable systems with cross-diffusing components is reviewed. Particular attention is given to the new phenomena of the quasi-soliton and half-soliton interaction of excitation waves, which are specific to such systems and occur along with the standard non-soliton wave interaction that causes the waves to mutually annihilate. A correlation is shown to exist between interaction regimes and wave profile shapes. One example of a cross-diffusion system is population systems with taxis. Based on the mathematical models of and experimental work with bacterial populations, waves in excitable cross-diffusion systems can be identified as a new class of nonlinear waves.

PACS numbers: **05.45.–a**, 87.18.Hf, 87.23.Cc
Bibliography — 169 references
Uspekhi Fizicheskikh Nauk **177** (3) 275–300 (2007)

Received 28 April 2006, revised 18 July 2006
Physics–Uspekhi **50** (3) (2007)