СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Костецкий Б.И. Структурно-энергетическая приспосабливаемость материалов при трении // Трение и износ. – 1985. – Т. 6. – № 2. – С. 201–212.
2. Буяновский И.А. и др. Влияние покрытий-ориентантов на энергию активации разрушения граничного слоя // Трение и износ. – 2007. – Т. 28. – № 1. – С. 15–20.
3. Лашхи В.Л. и др. Исследование эффективности действия антифрикционных присадок к моторным маслам // Трение и износ. – 1982. – Т. 3. – № 6. – С. 988–993.
4. Устройство для испытания трущихся материалов и масел: а.с. 983522 СССР; опубл. 1982, Бюл. № 47.
5. Способ определения смазывающей способности масел: а.с. 1054732 СССР; опубл. 1983, Бюл. № 42.

Поступила 14.12.2009 г.

УДК 577.3.01;577.38

ФОРМИРОВАНИЕ ДИССИПАТИВНОЙ СТРУКТУРЫ В ДВУМЕРНОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ДИНАМИКЕ С НЕЛОКАЛЬНЫМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕМ

А.В. Борисов*, А.Ю. Трифонов, А.В. Шаповалов*

Томский политехнический университет
*Томский государственный университет
E-mail: trifonov@tpu.ru

Численными методами исследовано влияние нелокального взаимодействия на динамику популяции в двумерной реакционно-диффузионной модели. Динамическое уравнение модели обобщает известное уравнение Фишера–Колмогорова–Петровского–Пискунова и учитывает нелокальное взаимодействие особей в популяции различных типов, включая таксис. При определенном выборе параметров модели получена двумерная диссипативная структура, образованная так называемыми таксисными кольцами. Обсуждаются свойства полученной структуры.

Ключевые слова:
Популяционная динамика, численные методы, модель Фишера, популяционные структуры.
Key words:
Population dynamics, population waves, Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov model.

Введение

В работе численными методами исследуется двумерная модель динамики роста популяции микроорганизмов с нелокальным взаимодействием.

Моделирование двумерной динамики представляет особый интерес, что связано с условиями экспериментальных исследований роста бактериальных или клеточных популяций. Обычно такие исследования проводятся в чашке Петри, плоское круговое дно которой заполняется тонким слоем питательной среды, а небольшое количество культуры вносится (инокулируется) в центр, равноудаленный от границы чашки. Результаты многочисленных экспериментальных и теоретических исследований показали [1–5], что популяции микроорганизмов представляют собой организованное сообщество (колонию), более устойчивое к влиянию неблагоприятных воздействий, чем простая совокупность особей. Непосредственно наблюдаемым проявлением колониального поведения популяции микроорганизмов является формирование неоднородных пространственных структур (морфогенез) в процессе роста популяции.

Одной из фундаментальных проблем математического моделирования популяционной динамики является описание морфогенеза колоний микроорганизмов. Для решения этой проблемы пробуются различные подходы и типы моделей (непрерывные и дискретные, локальные и нелокальные, детерминистические и стохастические и др.), так как поведение колоний микроорганизмов является многофакторным.

В данной работе исследуется влияние нелокального нелинейного взаимодействия в популяции на процесс формирования двумерной пространственно неоднородной структуры в рамках реакционно-диффузионной модели, обобщающей известную модель Фишера–Колмогорова–Петровского–Пискунова (ФКПП) [6, 7]. Нелокальное обобщение уравнения ФКПП рассматривалось в [8–10]. Динамическое уравнение модели в двумерном случае записывается в виде:

$$\frac{\partial u(x,y,t)}{\partial t} = D\left(\frac{\partial^2 u(x,y,t)}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u(x,y,t)}{\partial y^2}\right) + a(x,y,t)u(x,y,t) - \kappa u(x,y,t)\int\limits_{-\infty}^{\infty} b(x,y,x_1,y_1,t)u(x_1,y_1,t)\,dx_1 dy_1. \quad (1)$$

Здесь $u(x,y,t)$ – кинетическая переменная (массовая плотность популяции или число организмов данного вида, приходящаяся на единицу площади) – зависит от времени t и пространственных координат x, y. В данной модели учитываются: процесс диффузии с постоянным коэффициентом диффузии D; процесс производства бактерий с темпом роста (мальтузианским параметром) $a(x,y,t)$ и квадратичными по плотности потерями с функцией влияния $b(x,y,x_1,y_1,t)$, моделирующей конкуренцию за ресурс; процессы метаболизма и лизиса; таксис микроорганизмов; κ – параметр нелинейности. Зависимость коэффициентов $a(x,y,t)$ и $b(x,y,x_1,y_1,t)$ от пространственных координат (x,y,x_1,y_1) и времени t позволяет учитывать пространственную неоднородность и нестационарность условий протекания популяционных процессов, обусловленных внешними факторами. Будем также считать величины, входящие в уравнение (1), безразмерными.

Для одномерного случая уравнение (1) с гауссовой функцией влияния $b(x,y,t)=\exp(-(x-y)^2/\sigma^2)$ изучалась в [10]. Численное моделирование одномерной динамики показало, что локализованное начальное распределение распространяется вдоль оси x в обе стороны от центра локализации с образованием серии локальных максимумов, что можно рассматривать как процесс формирования популяционной структуры в одномерном случае [8, 10].

В двумерном случае при определенном выборе параметров модели (коэффициентов уравнения, начальных и граничных условий) данная модель описывает формирование пространственно неоднородной диссипативной популяционной структуры. В формирование структуры существенный вклад вносит нелокальная часть уравнения (1), которую можно рассматривать как математическое описание коллективного поведения большого числа особей в популяции и эффектов самоорганизации в колонии бактерий.

Численное решение уравнения модели

В работе [10] для численного решения уравнения (1) в одномерном случае применялись явная и неявная численные схемы, а также метод конечных элементов. Для численного решения уравнения (1) в данной работе использовался метод конечных элементов [11].

Начальные условия $u(x,y,0)$ выбирались в форме функций, локализованных в малой окрестности начала координат (x=0, y=0). Решения строились на таком временном интервале $(0,T_0)$, когда за расчетное время T_0 ненулевые значения искомой функции $u(x,y,t)$, распространяясь от начала по всем направлениям, не достигали границ области изменения пространственных переменных x, y: $-L_x<x<L_x$, $-L_y<y<L_y$. Эти условия соответствуют убыванию решения на бесконечности. Начальную функцию $u(x,y,0)$ выберем в форме гауссова распределения с дисперсией σ_0 и амплитудой f_0:

$$u(x,y,0)=u_0(x,y)=f_0\exp(-(x^2+y^2)/\sigma_0^2). \qquad (2)$$

Здесь параметры f_0 и σ_0 характеризуют максимум численности популяции и степень локализации. Дисперсию σ_0 следует выбирать достаточно малой, чтобы начальное распределение можно было считать локальной инокуляцией.

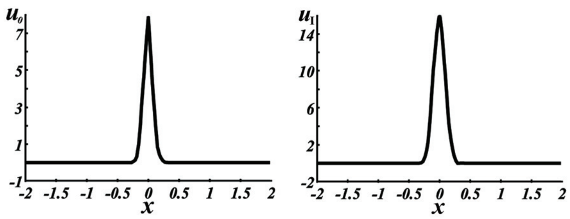
Функцию конкурентных потерь $b(x,y,t)$ выберем в виде

$$b(x,y,x_1,y_1,t)=\begin{cases} b_0, & \sqrt{(x-x_1)^2+(y-y_1)^2}\le\sigma, \\ 0, & \sqrt{(x-x_1)^2+(y-y_1)^2}>\sigma. \end{cases} \qquad (3)$$

Здесь b_0 – параметр, характеризующий степень влияния нелокального взаимодействия на динамику популяции, а σ – характерный размер области нелокального взаимодействия.

Эти параметры при выборе ядра интегрального оператора в виде (3) отвечают за образование специфических кольцеобразных структур в колонии бактерий.

На рис. 1–3 приведены результаты численного решения уравнения (1) с начальным условием (2) и функцией влияния (3). Параметры уравнения выбраны в виде: D=0,001, a=2, κ=2, f_0=8, σ_0=0,1, b_0=2, σ=0,6.



а *б*

Рис. 1. *Сечение начального (t=0) распределения (2) с параметрами f_0=8, σ_0=0,1, что соответствует инокуляции в начале координат (x=0, y=0) (а); сечение функции u_I в момент времени t≈1,5 при f_0=8, σ_0=0,1 (б)*

На указанных рисунках начальное возмущение не достигает пространственных границ расчетной области, что соответствует асимптотическим нулевым граничным условиям $u(x,y,t)_{x\to\pm\infty}=0$, $u(x,y,t)_{y\to\pm\infty}=0$. В процессе формирования диссипативной популяционной структуры можно выделить следующие стадии.

На первой стадии начальное распределение u_0 вида (2) (сечение которого плоскостью, проходящей через оси u и x, показано на рис. 1, *а*) преобразуется в аксиально симметричное распределение u_I с максимумом в начале координат x=0, y=0, сечение которого показано на рис. 1, *б*.

Проведенные расчеты показали, что функции $u=u_I$ при различных значениях параметров f_0, σ_0 на первой стадии незначительно отличаются друг от друга. На рис. 1, *б*, показано сечение распределения при f_0=8, σ_0=0,1; аналогичный вид имеет распределение с параметрами f_0=4, σ_0=0,05.

Отметим также, что сечения распределений, рис. 1, при соответствующем выборе параметров мало отличаются от одномерных распределений, рассмотренных в [10].

На второй стадии вокруг центрального максимума распределения образуется аксиально симметричное кольцевое распределение плотности $u=u_{II}$, (таксисное кольцо [12]), локализованное в окрестности некоторой окружности (рис. 2), радиус которой зависит от функции влияния b, а также от параметров D и a.

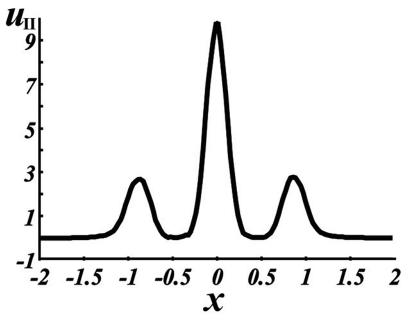


Рис. 2. *Сечение функции u_{II} в момент времени t=11*

На третьей стадии аксиально симметричное распределение первого таксисного кольца трансформируется в неоднородное вдоль кольца распределение с периодически расположенными локальными максимумами. Со временем радиус кольца и положение локальных максимумов на кольце остаются практически неизменными. На рис. 3 показано распределение с шестью локальными максимумами. Эти локальные максимумы со временем растут по величине и достигают значения, равного значению центрального максимума (рис. 4).

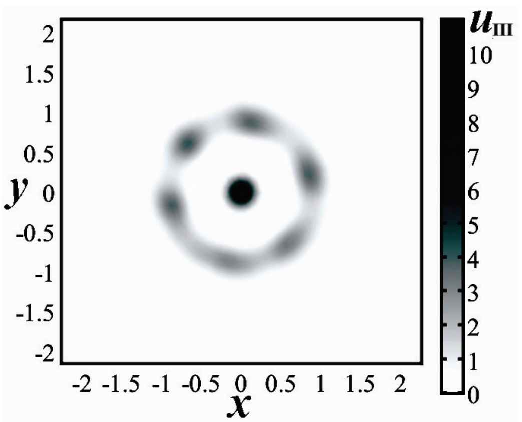


Рис. 3. *Пространственное распределение функции u_{III} в момент времени t=12*

На следующей, четвертой, стадии образуется второе кольцо локализации плотности u, распределение на котором формируется по тому же сценарию, как и на первом кольце. Образование второго кольца распределения иллюстрирует рис. 4, на котором расположены 12 локальных максимумов. Подчеркнем, что второе кольцо, изображенное на рис. 4, не сформировалось окончательно. Кроме того, предварительные расчеты показали, что со временем начинает формироваться следующее кольцо.

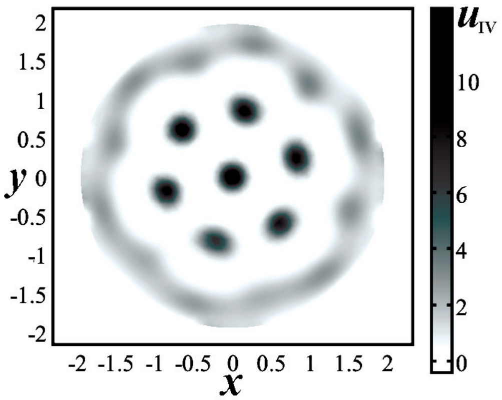


Рис. 4. *Пространственное распределение функции u_{IV} в момент времени t=19*

Описанный выше процесс продолжается до тех пор, пока формирующаяся колония микроорганизмов не достигнет границы занимаемой ей области. Взаимодействие с границей вносит изменения в распределение популяции. На рис. 5 показан вид пространственного распределения популяции, инокулированной в центр круговой области (моделирующей дно цилиндрической чашки Петри) и достигшей границы области, заполненной питательным веществом. Расчет проведен для периодического по радиусу граничного условия. С увеличением времени функция $u(x,y,t)$ переходит в стационарное состояние $u(x,y,t)_{t\to\infty}\to u_{st}(x,y)$, рис. 5.

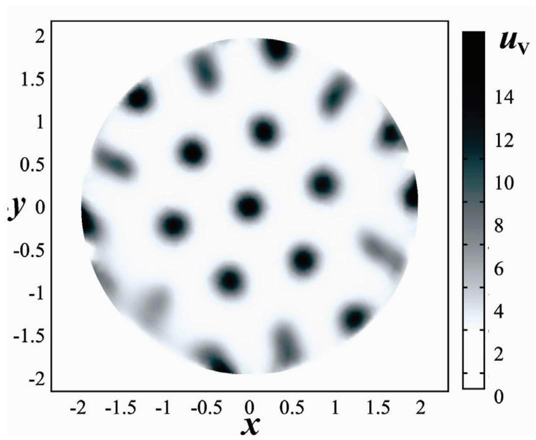


Рис. 5. *Пространственное распределение функции u с учетом влияния границы в момент времени t=30*

Число формирующихся на границе локальных максимумов (на рис. 5 их число равно 14) отличается от числа максимумов соответствующего таксисного кольца, удаленного от границы (на рис. 4 их число равно 12). Как показывают расчеты, число локальных максимумов на границе зависит от параметров уравнения, а также от соотношения между радиусом границы области (радиус дна чашки Петри) и радиусом таксисного кольца, достигающего границы.

Заключение

В работе построены численные решения уравнения (1), соответствующие нулевым граничным условиям на бесконечности. Анализ численных решений, полученных для начального распределения (2) с различными параметрами f_0 и σ_0 с функцией конкурентных потерь вида (3), показал, что в процессе эволюции проходит 4 характерные стадии, примеры которых приведены на рис. 1–4. Проведенные расчеты показали, что первая стадия динамики, на которой формируется аксиально симметричное кольцевое распределение u_I, слабо зависит от значения максимума и формы аксиально симметричного, но достаточно узкого начального распределения u_0. Эта стадия подобна первой стадии, полученной для одномерного случая [10]. В последующих стадиях характерным является последовательное возникновение таксисных колец с постоянными радиусами вокруг начальной инокуляции и формированием на этих кольцах периодически расположенных стационарных пиков. Аналогичные результаты получены в [13] при описании динамики колоний бактерий в рамках другой математической модели.

Выводы

1. Двумерная реакционно-диффузионная модель популяционной динамики с квадратично-нелинейным нелокальным взаимодействием, обобщающая модель Фишера–Колмогорова–Петровского–Пискунова, применена для анализа роста колонии бактерий и формирования диссипативной структуры.
2. Для описания нелокального взаимодействия использовалось ядро, представляющее собой упрощение гауссовой функции, применявшейся ранее в одномерных нелокальных моделях.
3. Численными методами исследовано влияние нелокальных эффектов на динамику популяции микроорганизмов на плоскости.
4. Показано, что уравнение модели при выбранных в работе параметрах описывает сценарий формирования диссипативной популяционной структуры в виде последовательного возникновения и роста стационарных таксисных колец.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке АВЦП ФАО Министерства образования и науки РФ № 2.1.1/3436, Федерального агентства по науке и инновациям России по контракту № 02.740.11.0238.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Murray J.D. Mathematical Biology. I. An Introduction (Third Edition) – N.Y., Berlin, Heidelberg: Springer Verlag, 2001. – 551 p.
2. Matsushita M., Fujikawa H. Diffusion-limited growth in bacterial colony formation // Physica A. – 1990. – V. 168. – P. 498–506.
3. Matsushita M., Hiramatsu F., Kobayashi N., Ozawa T., Yamazaki Y., Matsuyama T. Colony formation in bacteria: experiments and modeling // Biofilms. – 2004. – V. 1. – P. 305–317.
4. Budrene E.O., Berg H.C. Complex patterns formed by motile cells of E. coli // Nature. – 1991. – V. 349. – P. 630–633.
5. Ben Jacob E., Garik P. The formation of patterns in non-equilibrium growth // Nature. – 1990. – V. 343. – P. 523–530.
6. Fisher R.A. The wave of advance of advantageous genes // Annual Eugenics. – 1937. – V. 7. – P. 255–369.
7. Колмогоров А.Н., Петровский Н.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюллетень МГУ. Сер. А. Математика и Механика. – 1937. – Т. 1. – № 6. – С. 1–16.
8. Fuentes M.A., Kuperman M.N., Kenkre V.M. Nonlocal interaction effects on pattern formation in population dynamics // Phys. Rev. Lett. – 2003. – V. 91. – P. 158104-1–158104-4.
9. Трифонов А.Ю., Шаповалов А.В. Одномерное уравнение Фишера-Колмогорова с нелокальной нелинейностью в квазиклассическом приближении // Известия вузов. Физика. – 2009. – Т. 52. – № 9. – С. 14–23.
10. Борисов А.В., Резаев Р.О., Трифонов А.Ю., Шаповалов А.В. Численное моделирование одномерной популяционной динамики с нелокальным взаимодействием // Известия Томского политехнического университета. – 2009. – Т. 315. – № 2. – С. 24–28.
11. Зенкевич О. Метод конечных элементов в технике. – М.: Мир, 1975. – 318 с.
12. Цыганов М.А., Асланиди Г.В., Шахбазян В.Ю., Библиография Бекташев В.И., Иваницкий Г.Р. Нестационарная динамика бактериальных популяционных волн // Доклады РАН. – 2001. – Т. 380. – С. 828–833.
13. Колобов А.В., Полежаев А.А. Направленный рост и инвазия опухоли в отсутствии хемотактической подвижности ее клеток // Математика. Компьютер. Образование: Сб. трудов XII Междунар. конф. Т. 3 / под ред. Г.Ю. Ризниченко. – М.-Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2005. – С. 979–989.

Поступила 30.12.2009 г.