

УДК 517.9;577.3.01;577.38

ДВУМЕРНАЯ ДИНАМИКА РАСПРЕДЕЛЕНИЙ С ОДНИМ И ДВУМЯ ЦЕНТРАМИ В НЕЛОКАЛЬНОЙ РЕАКЦИОННО-ДИФФУЗИОННОЙ МОДЕЛИ

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

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

В рамках реакционно-диффузионной модели с нелокальным взаимодействием, обобщающей известную популяционную модель Фишера–Колмогорова–Петровского–Пискунова, численными методами проведено сравнение двумерной динамики популяции с одним и двумя центрами инокуляции. Нелокальное взаимодействие в популяции описывается интегральным оператором с ядром в виде гауссовой функции.

Ключевые слова:

Популяционная динамика, популяционные волны, модель Фишера–Колмогорова–Петровского–Пискунова.

Key words:

Population dynamics, population waves, Fisher-Kolmogorov-Petrovsky-Piskunov model.

Введение

Экспериментальные и теоретические исследования роста колоний микроорганизмов, в которых существенными являются такие факторы как диффузия, подвижность особей (явление таксиса), пространственная неоднородность распределения метаболитов и продуктов лизиса, обнаружили явления формирования специфических популяционных агрегаций [1]. Закономерности возникновения и динамики роста бактериальных структур существенны для выявления основных механизмов контроля на начальном уровне зарождения и развития бактериальных инфекций в медицинской практике [2].

Рассмотрим поведение плотности популяции микроорганизмов $u(x, y, t)$ в питательной среде, динамика которой на двумерной евклидовой плоскости R^2 с декартовыми координатами (x, y) характеризуется процессом диффузии с постоянным коэффициентом диффузии D , процессом производства микроорганизмов с темпом роста a и квадратичными по плотности потерями с функцией влияния $b(x, y, x_1, y_1, t)$, описывающей конкуренцию за ресурс.

Зависимость функции влияния $b(x, y, x_1, y_1, t)$ 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. Моделирование динамики пространственного распределения популяций микроорганизмов с учетом указанных выше факторов проводится на основе уравнения реакционно-диффузионного типа с нелокальным взаимодействием, обобщающего известное уравнение Фишера–Колмогорова–Петровского–Пискунова [3, 4]:

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

Здесь $\kappa > 0$ – вещественный параметр нелинейности.

Построение решений уравнения вида (1) в аналитическом виде представляет собой сложную математическую проблему, поэтому анализ многомерных моделей, использующих уравнение (1) в качестве основного динамического уравнения, как правило, проводится численными методами [3]. В одномерном случае для уравнения (1) в работе [5] развит формализм построения квазиклассических асимптотик.

Рассмотренная выше постановка задачи моделирования двумерной динамики на основе уравнения (1) соответствует условиям экспериментальных исследований роста колоний бактерий, которые обычно проводятся в чашке Петри. Плоское дно чашки Петри заполняется тонким слоем питательной среды, а небольшое количество культуры вносится (инокулируется) в область, удаленную от границы чашки.

В одномерном случае, $u = u(x, t)$, популяционная динамика, описываемая уравнением (1) для нелокального взаимодействия с функцией влияния вида $b(x, x_1, t) = \exp(-(x - x_1)^2 / \sigma^2)$, рассматривалась в [6]. 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.

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 в уравнении (1), которая в рассматриваемой модели определяет коллективное поведение большого числа особей в популяции.

Численное решение

Для численного моделирования уравнения (1) зададим функцию конкурентных потерь $b(x, y, x_1, y_1, t)$ в виде гауссовой функции

$$b(x, y, x_1, y_1, t) = \exp(-((x - x_1)^2 + (y - y_1)^2) / 2\sigma^2). \quad (2)$$

Параметр σ характеризует размер области, в которой нелокальное взаимодействие проявляется наиболее существенно (обычно в качестве диаметра такой области выбирается 3σ).

При численном моделировании использовались следующие параметры уравнения (1): $D=0,001$, $a=2$, $\kappa=2$, $\sigma=\sqrt{0,02}$.

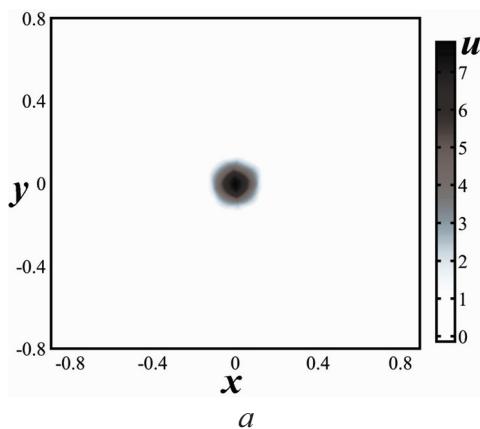
Рассмотрим два вида начальных условий.

1. В первом случае рассмотрим начальную функцию $u(x, y, 0)$ с одним максимумом, расположенным в начале координат ($x=0$, $y=0$) и экспоненциально убывающую при $x, y \rightarrow \pm\infty$. Такой выбор начальной функции с точки зрения экспериментальных условий соответствует инокуляции культуры бактерий в область, локализованную в окрестности начала координат — центра инокуляции. Моделирование проводится на временном интервале, при котором возмущение мало на границе расчетной области, что соответствует асимптотическим граничным условиям

$$u(x, y, t)_{x \rightarrow \pm\infty} = 0, \quad u(x, y, t)_{y \rightarrow \pm\infty} = 0. \quad (3)$$

Зададим начальное распределение в следующем виде:

$$u(x, y, 0) = u_0(x, y) = f_0 \exp(-(x^2 + y^2) / 2\sigma_0^2). \quad (4)$$



Здесь σ_0 характеризует «узость» начального распределения (размер области инокуляции), а f_0 есть максимум плотности численности в начальный момент времени.

2. Во втором случае рассмотрим начальную функцию $u(x, y, 0)$ вида

$$u(x, y, 0) = u_0(x, y) = f_0 \left(\exp(-((x - x_0)^2 + y^2) / 2\sigma_0^2) + \exp(-((x + x_0)^2 + y^2) / 2\sigma_0^2) \right) \quad (5)$$

с двумя максимумами, расположенными в точках с координатами $(-x_0; 0)$ и $(x_0; 0)$, что в экспериментальных условиях соответствует инокуляции в две пространственно разделенные области, локализованные в малых окрестностях точек максимумов (центров инокуляции). Будем считать выполненными асимптотические граничные условия (3).

Расчеты, приведенные ниже, проводились при $\sigma_0=\sqrt{0,005}$, $f_0=8$. Численные решения строились на временном интервале $t \in (0, T_0)$, когда за расчетное время T_0 ненулевые значения искомой функции $u(x, y, t)$, распространяясь от центров инокуляции по всем направлениям, не достигали границ области изменения пространственных переменных x , y , $-L_x < x < L_x$, $-L_y < y < L_y$ ($L_x=L_y=2$), что можно рассматривать как решение с нулевыми граничными условиями на бесконечности.

Начальное распределение в первом и втором случаях показано на рис. 1. Рис. 1, а, соответствует инокуляции в начало координат, а рис. 1, б — инокуляции в две области с центрами в точках с координатами $(-0,3; 0)$ и $(0,3; 0)$.

Численные решения уравнения (1), построенные для начального распределения (4) с набором значений параметров f_0 и σ_0 , позволили заметить следующую особенность динамики $u(x, y, t)$. Оказалось, что за некоторое характерное время $t=\tau$, зависящее от параметров f_0 и σ_0 ($\tau=\tau(f_0, \sigma_0)$), начальные распределения с различными значениями f_0 и σ_0 трансформируются в распределение $\bar{u}(x, y)=u(x, y, \tau(f_0, \sigma_0))$, слабо зависящее от f_0 и σ_0 , т. е. имеющее один и то же вид для различных f_0 и

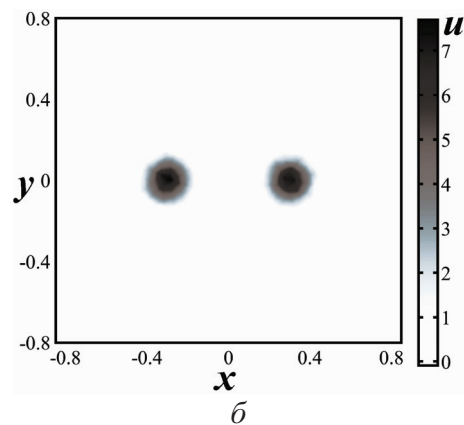


Рис. 1. Начальное распределение плотности $u(x, y, 0)$ при $t=0$: а) вида (4); б) вида (5)

σ_0 . Переход начального распределения (4) к виду $\bar{u}=(x,y)$ является промежуточной стадией рассматриваемой динамики. Данная особенность означает, что динамика, описываемая уравнением (1) с начальным распределением (4), начиная с некоторого момента времени (зависящего от f_0, σ_0), утрачивает зависимость от параметров f_0, σ_0 . Время τ будем называть временем релаксации.

Дальнейшую динамику естественно рассматривать для времен $t > \tau$. В силу симметрии задачи представление о динамике дает сечение распределения $u(x,y,t)$ плоскостью $y=0$ (т. е. функция $u(x,0,t)$). Переход начального распределения (4) к виду проиллюстрирован на рис. 2, а и б, в терминах сечений распределения плоскостью $y=0$.

Начиная с момента времени τ , центральный максимум сечения $\bar{u}=(x,0)$ уменьшается и разделяется на два локальных максимума, которые движутся в разные стороны друг относительно друга. Этот процесс иллюстрирует рис. 2, в, на котором представлен вид функции $u(x,0,t)$. По мере удаления максимумов от начала координат в нем возникает (вторичный) локальный максимум, который, в свою очередь, разделяется на два локальных максимума меньшей величины, чем крайние (первичные) максимумы (рис. 2, г). Из данного рассмотренного можно сделать вывод о том, что, как и в одномерном случае [6], процесс образования центрального максимума для сечения $y=0$ и его разделение может продолжаться и далее.

Анализ численных решений показывает, что амплитуды образовавшихся локальных максимумов со временем достигают постоянных значений, причем амплитуды вторичных максимумов, образовавшихся на более поздних стадиях, меньше, чем амплитуды максимумов, образовавшихся на более ранних стадиях. Уменьшение амплитуд вторичных максимумов объясняется следствием конкурентных потерь во внутренней области популяции.

В случае инокуляции в две области сечение начального распределения вида (5) плоскостью $y=0$ показано на рис. 3, а. На начальной стадии динамики каждая из областей инокуляции эволюционирует независимо от другой, т. к. области инокуляции не перекрываются. Если за время релаксации $\tau=\tau(f_0, \sigma_0)$ перекрытия областей инокуляции не наступает, то, в силу изложенного выше, можно считать, что для $t > \tau$ динамика $u(x,y,t)$ с начальным распределением вида (5) слабо зависит от параметров f_0, σ_0 . Пример сечений распределения $u(x,0,t)$ проиллюстрирован на рис. 3, а, б. Начиная с момента времени τ , каждый из двух максимумов сечения уменьшается и разделяется на два локальных максимума, которые движутся в разные стороны друг относительно друга. Динамика, порожденная каждой из областей инокуляции, проходит по описанному выше сценарию динамики инокуляции с одним центром до момента соприкосновения обеих областей.

Максимумы, которые движутся к началу координат, начинают взаимодействовать между собой.

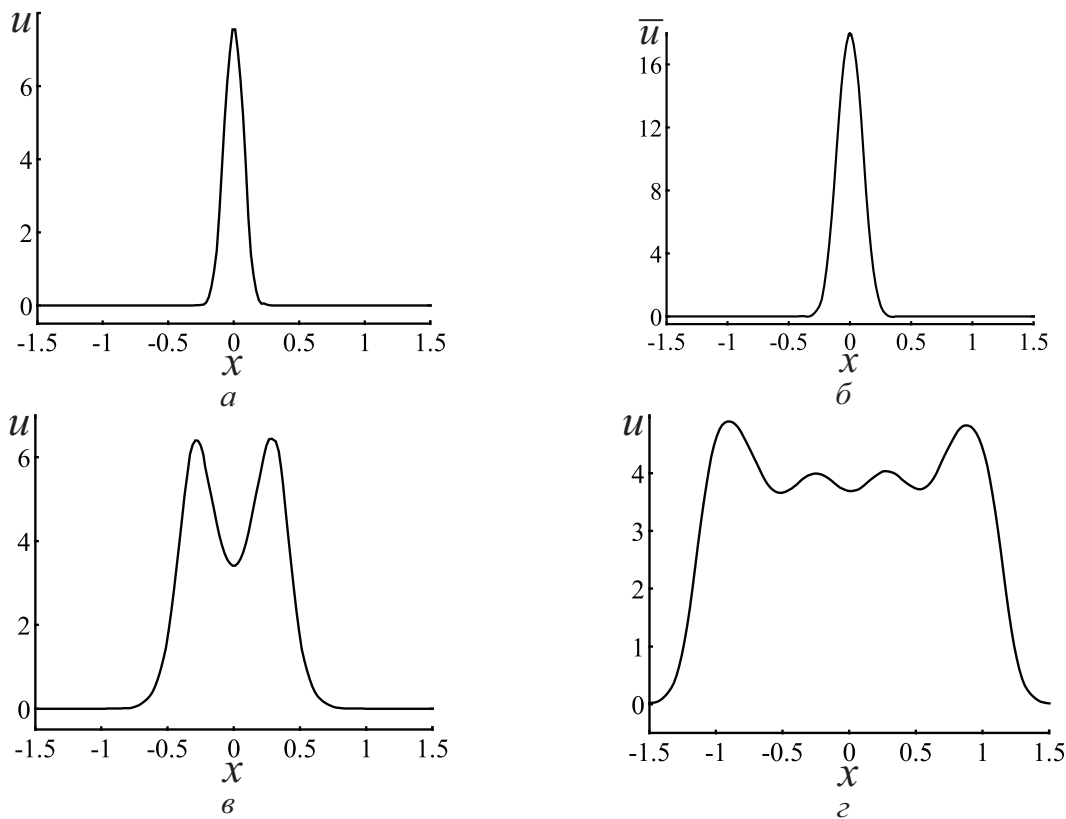


Рис. 2. Сечение плоскостью $y=0$ начального распределения плотности вида (4) при времени релаксации: а) 0; б) $t=\tau$; $\tau=1,5$ – время релаксации; в) $t=6$; г) $t=12$

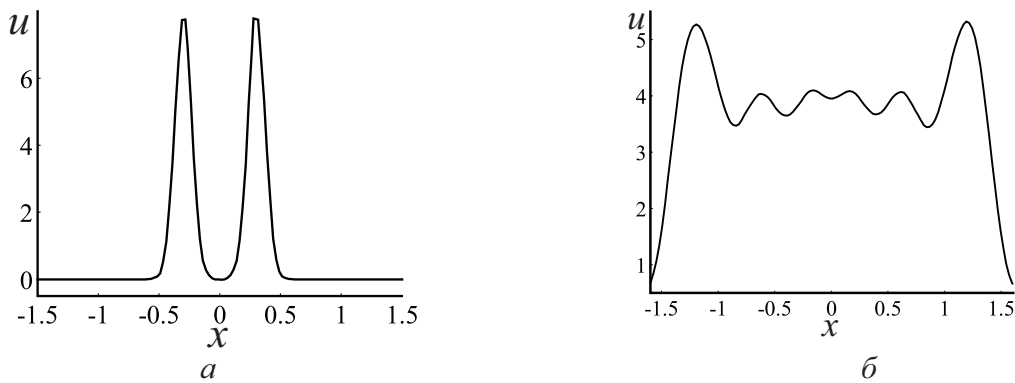


Рис. 3. Сечение плоскостью $y=0$ начального распределения вида (5) при t : а) 0; б) 12

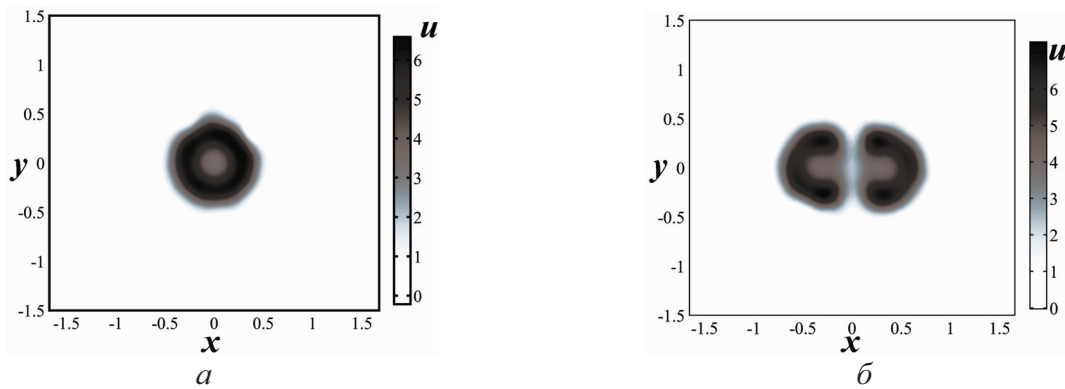


Рис. 4. Распределение плотности u в случае инокуляции при $t=6>\tau$: а) в одну область; б) в две области

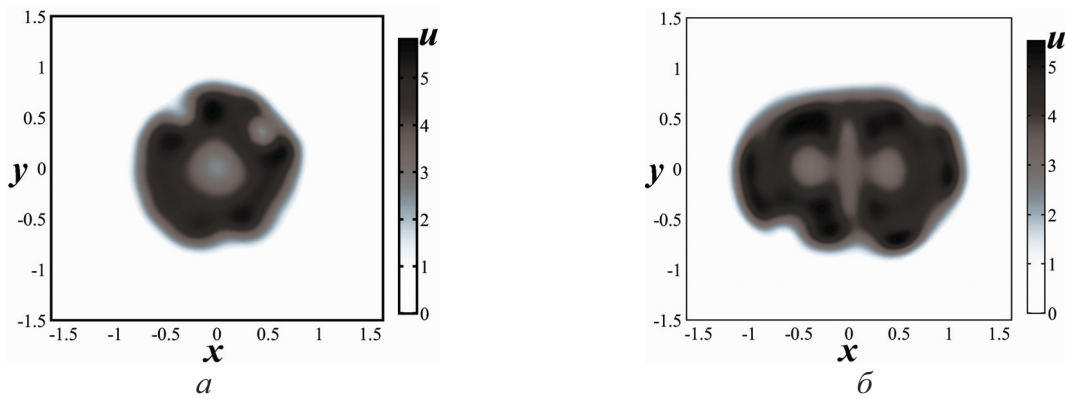


Рис. 5. Распределение плотности u в случае инокуляции при $t=9$: а) в одну область; б) в две области

Сечение $u(x, 0, t)$ для этого случая показано на рис. 3, б.

Рассмотрим распределение плотности $u(x, y, t)$ на плоскости (x, y) для случаев инокуляции с одним и двумя центрами (в одну и две области) с одинаковыми параметрами. Как и выше будем считать, что время, за которое происходит соприкосновение областей популяции, порожденных двумя областями инокуляции, меньше времени релаксации τ . Для $t > \tau$ в случае инокуляции в одну область происходит образование кольцеобразной структуры, показанной на рис. 4, а (сечение $u(x, y, t)$ плоскостью $y=0$ показано на рис. 2, в).

Рис. 4, а, 5, а, и 6, а, показывают, что начальное распределение (4) на временах $t > \tau$ трансформируется в структуру, состоящую из расширяющихся со временем колец, исходящих из центра инокуляции, подобных кольцевым «волнам». Наибольшую амплитуду имеет внешнее кольцо. В качестве «фронта волны» можно рассматривать линию положений максимумов плотности u вдоль кольца, или линию средних значений плотности u на кольце. По мере распространения внешней кольцевой волны из центра инокуляции происходит образование новых (вторичных) кольцевых волн (рис. 2, з).

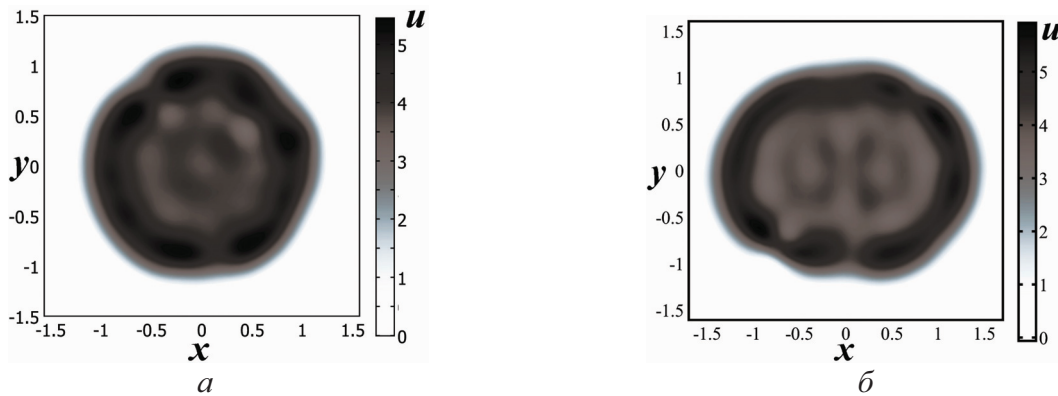


Рис. 6. Распределение плотности u в случае инокуляции при $t=12$: а) в одну область; б) в две области

На рис. 4, б, 5, б, и 6, б, проиллюстрирована динамика начального распределения вида (5), отвечающего случаю инокуляции в две области, для моментов времени $t > \tau$, когда происходит взаимодействие внешних кольцевых волн, образовавшихся от каждого из двух центров инокуляции.

Из рисунков видно, что в процессе столкновения область высокой плотности популяции в месте контакта двух волн исчезает, и две волны сливаются в одну. Процесс слияния волн можно объяснить обеднением питательных веществ в области контакта сталкивающихся двух волн за счет конкурентных потерь, что приводит к снижению популяционной плотности в месте контакта и за волнами.

В реальных условиях область, занимаемая популяцией, ограничена. Описанный выше процесс образования и распространения кольцевых волн продолжается до достижения популяцией границы занимаемой ею области. Рассмотрение взаимодействия популяции с границей выходит за рамки данной работы.

Заключение

В работе построены численные решения обобщенного уравнения Фишера–Колмогорова–Пе-

тровского–Пискунова с нелокальной нелинейностью с убывающими на бесконечности граничными условиями, для начальных распределений с одним и двумя локальными максимумами. Постановка задачи соответствует экспериментальным условиям динамики роста популяции микроорганизмов, инокулированных в одну и две пространственно разделенные области.

Нелокальный характер взаимодействия в популяции приводит к формированию неоднородности плотности популяции вдоль «фронта» кольцевой волны, представляющей собой периодически расположенные на кольце области локальных максимумов и минимумов плотности.

Параметром, характеризующим динамику плотности и столкновение кольцевых популяционных «волн», является время релаксации. При временах, превышающих время релаксации, отмечено слияние сталкивающихся кольцевых популяционных «волн», порожденных начальным распределением с двумя локальными максимумами.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке АБЦП 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. 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.
3. Fisher R.A. The wave of advance of advantageous genes // Annual Eugenics. – 1937. – V. 7. – P. 255–369.
4. Колмогоров А.Н., Петровский Н.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме // Бюл. МГУ. Сер. А. Математика и механика. – 1937. – Т. 1. – № 6. – С. 1–16.
5. 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.
6. 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.

Поступила 04.02.2010 г.