

УДК 517.958

DOI: 10.22363/2413-3639-2024-70-2-253-277

EDN: YJBKVV

ХЕМОТАКСИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ КЕЛЛЕРА—СЕГЕЛЯ, ОСНОВАННЫЕ НА МОДЕЛИ БРОУНОВСКОГО ДВИЖЕНИЯ ЭЙНШТЕЙНА

Р. Ислам¹, А. Ибрагимов^{1,2}¹Техасский технологический университет, Лаббок, США²Институт проблем нефти и газа РАН, Москва, Россия

Аннотация. Изучается движение живого организма ленточной формы в направлении концентрации химических субстратов с помощью системы эволюционных дифференциальных уравнений в частных производных. Используется метод броуновского движения Эйнштейна для вывода хемотаксической модели, демонстрирующей бегущую полосу. Впервые применен метод Эйнштейна для обоснования уравнений, описывающих взаимодействие хемотаксической системы. Показано, что при наличии как ограниченного, так и неограниченного субстрата возможны бегущие полосы, и это соответствующим образом обосновано. Также изучается устойчивость постоянных стационарных состояний системы. Линеаризованная система в окрестности постоянного стационарного состояния получена при смешанных граничных условиях Дирихле и Неймана. Нам удалось найти явные условия линейной неустойчивости. Установлена линейная устойчивость по L^2 -норме, H^1 -норме и L^∞ -норме при определенных условиях.

Ключевые слова: хемотаксическая модель, метод броуновского движения Эйнштейна, бегущая полоса.

Заявление о конфликте интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности и финансирование. Мы благодарим профессора Луана Хоанга за его вклад в написание теорем 3.2 и 3.3 и плодотворные обсуждения. Исследования поддержаны госзаказом Института проблем нефти и газа РАН, проект 122022800272-4.

Для цитирования: Р. Ислам, А. Ибрагимов. Хемотаксические системы Келлера—Сегеля, основанные на модели броуновского движения Эйнштейна // Современ. мат. Фундам. направл. 2024. Т. 70, № 2. С. 253–277. <http://doi.org/10.22363/2413-3639-2024-70-2-253-277>

1. ВВЕДЕНИЕ

В знаменитой работе Эйнштейна о теории броуновского движения [6] предполагается существование дискретных молекул, которые слишком малы, чтобы их можно было увидеть в микроскоп, но результирующее движение которых наблюдаемо через микроскоп. В этой теории утверждается, что возбуждение частиц в воде является результатом столкновений с молекулами. Эйнштейном была построена модель, описывающая это движение относительно близлежащих частиц.

Хемотаксис — это биологическое явление, посредством которого организмы меняют свое состояние движения либо по направлению к химическому веществу, либо от него. Эту миграцию можно увидеть как в клетках бактерий, так и млекопитающих. В 1966 году Адлер провел эксперимент с капиллярной трубкой, содержащей разбавленную культуру бактерий и хемоаттрактант [1].



Бактерии чувствуют более высокое содержание хемоаттрактанта и движутся в его направлении. Во время этого процесса детальное движение, осуществляемое каждой клеткой, кажется беспорядочным. Эта хаотичность возникает не только из-за хемотаксического ответа, но также и из-за случайных скачков клеток. Мы утверждаем, что на теоретической основе броуновского движения Эйнштейна можно описать хемотаксическую реакцию и случайное движение организмов.

На основе наблюдений Адлера за полосами мигрирующих бактерий за последние несколько десятилетий было сформулировано множество моделей. Одна из самых интересных и новаторских моделей хемотаксиса была разработана Келлером и Сегелем [10]. С тех пор проводились обширные исследования и были построены различные варианты модели Келлера—Сегеля. Келлер и Сегель применили макроскопический подход для вывода модели хемотаксиса, но существует и другой способ моделирования хемотаксического движения — с микроскопической точки зрения. Отмер и Стивенс [16] использовали случайное блуждание в дискретном пространстве с непрерывным временем для описания движения бактериальных клеток по одномерной решетке. Стивенс рассматривал стохастическую систему многих частиц, в которой взаимодействие между частицами описывается системой хемотаксиса, которую можно интерпретировать с помощью плотности популяции [15]. Романчук, Эрдманн, Энгель и Шиманский-Гайер исследовали самоорганизованное движение бактерий, используя концепцию активных броуновских частиц [13].

В статьях [2, 4, 18] использовался стохастический подход для перехода от модели Келлера—Сегеля в терминах уравнений в частных производных к интегро-дифференциальному стохастическому уравнению с шумом в качестве источника. В настоящем исследовании мы собираемся применить микроскопический подход и расширить структуру случайных блужданий Эйнштейна, чтобы получить такую модель. Наши предположения включают взаимодействие между бактериями и движение бактерий к субстратам. Мы также обсуждаем и анализируем агрегированную массу бактериальных клеток.

В разделе 2 мы выводим хемотаксическую модель, основанную на модели случайного блуждания Эйнштейна. Мы описываем поведение бегущих полос в двух случаях: среда с неограниченным и ограниченным запасами еды, описанными в разделе 3. В разделе 4 рассмотрен критерий линейной неустойчивости постоянных стационарных решений с однородными граничными условиями Дирихле и Неймана и линейная устойчивость в L^2 и L^∞ с использованием энергетического метода (ср. с подходом [9]).

2. ВЫВОД ХЕМОТАКСИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ НА ОСНОВЕ МОДЕЛИ ЭЙНШТЕЙНА

В этом разделе рассматривается применение модели броуновского движения Эйнштейна для описания хемотаксической системы.

2.1. Модели с потреблением или реакцией. Пусть $X = (x, t)$ — наблюдаемая точка в пространстве $x \in \mathbb{R}$ в момент времени $t \in (0, \infty)$. При $t > 0$ рассмотрим пространство, ограниченное двумя плоскостями x и $x + dx$, перпендикулярными оси x . Для вывода модели в частных производных требуется существование временного интервала τ между столкновением двух частиц. Интервал τ «достаточно мал» по сравнению с временем t наблюдения физического процесса, но не настолько мал, чтобы движения стали коррелированными. Обозначим через Δ расстояние, которое каждая частица проходит за интервал времени $(t, t + \tau)$, а за $\varphi_\tau(\Delta)$ — плотность вероятности отсутствия столкновения. Пусть $w(x, t)$ — количество частиц (таких как бактерии и глюкоза либо хищник и добыча и т. д.) в объеме $[x, x + dx]$. Введем следующие основные свойства.

Определение 2.1. Ожидание длины свободного прыжка:

$$\Delta_e = \int \Delta \varphi_\tau(\Delta) d\Delta.$$

Определение 2.2. Стандартное отклонение свободного прыжка:

$$\sigma^2 = \int (\Delta - \Delta_e)^2 \varphi_\tau(\Delta) d\Delta.$$

Тогда число частиц в момент времени $t + \tau$ между двумя плоскостями, перпендикулярными оси x , с абсциссами x и $x + dx$, определяется выражением

$$(w(x, t + \tau)) \cdot dx = \left(\underbrace{\mathbb{E}[w(x + \Delta, t)]}_{I_1} + \underbrace{w \frac{\partial \Delta_e}{\partial x}}_{I_2} + \underbrace{\frac{1}{\tau} \int_t^{t+\tau} f(x, \xi) d\xi}_{I_3} \right) \cdot dx \quad (2.1)$$

Здесь

$$\mathbb{E}[w(x + \Delta, t)] = \int_{-\infty}^{\infty} w(x + \Delta, t) \varphi_{\tau}(\Delta) d\Delta.$$

В правой части уравнения (2.1) первый член I_1 описывает распределение частиц вследствие случайного блуждания. Второе слагаемое I_2 описывает адвективный поток частиц, зависящий от градиента ожидаемой длины. Последний член I_3 описывает рождение или смерть частиц в течение времени $[t, t + \tau]$.

Величины τ , Δ и $\varphi_{\tau}(\Delta)$ могут быть функциями пространственного расстояния x и временной переменной t , а также любой другой физической величины, такой как плотность или количество частиц и т. д. В нашем случае будем пока считать, что τ не зависит от концентрации частиц $w(x, t)$, а $\varphi_{\tau}(\Delta)$ фиксировано относительно $w(x, t)$.

Добавим и вычтем $w(x, t)$ в правой части уравнения (2.1), получим

$$(w(x, t + \tau) - w(x, t)) \cdot dx = \left(\mathbb{E}[w(x + \Delta, t)] - \mathbb{E}[w(x, t)] + w \cdot \frac{\partial \Delta_e}{\partial x} + \frac{1}{\tau} \int_t^{t+\tau} f(x, \xi) d\xi \right) \cdot dx. \quad (2.2)$$

Пусть $w(x, t)$ — четырехкратно дифференцируемая ограниченная функция на \mathbb{R} , тогда величина $(\mathbb{E}[w(x + \Delta, t)] - w(x, t))$ хорошо аппроксимируется формулами [14]

$$(\mathbb{E}[w(x + \Delta, t)] - w(x, t)) = \frac{1}{2} \sigma^2 \frac{\partial^2 w(x, t)}{\partial x^2} + \Delta_e \frac{\partial w(x, t)}{\partial x}. \quad (2.3)$$

Используя свойства функции φ и применяя уравнение (2.3) к (2.2), получаем

$$\tau \frac{\partial w}{\partial t} = \Delta_e \frac{\partial w}{\partial x} + w \cdot \frac{\partial \Delta_e}{\partial x} + \frac{1}{2} \sigma^2 \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} + \frac{1}{\tau} \int_t^{t+\tau} f(x, \xi) d\xi, \quad (2.4)$$

или, что то же самое,

$$\tau \frac{\partial w}{\partial t} = \frac{\partial (w \cdot \Delta_e)}{\partial x} + \frac{1}{2} \sigma^2 \frac{\partial^2 w}{\partial x^2} + \frac{1}{\tau} \int_t^{t+\tau} f(x, \xi) d\xi. \quad (2.5)$$

2.2. Модели хемотаксических систем. Пусть x — расстояние вдоль трубки, а t — время. Обозначим через $u(x, t)$ и $v(x, t)$ соответственно концентрацию бактерий и химического субстрата (пищи или любого химического аттрактора) в единице объема.

Соответствующее представление уравнения (2.5) для бактерий имеет вид

$$\tau_u \frac{\partial u}{\partial t} - \frac{\partial (u \cdot \Delta_{e,u})}{\partial x} - \frac{1}{2} \sigma_u^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - \frac{1}{\tau_u} \int_t^{t+\tau_u} f_u(x, \xi) d\xi = 0. \quad (2.6)$$

На хемотаксический ответ бактерий $u(x, t)$ в среде может влиять концентрация химического субстрата $v(x, t)$ и/или ∇v (см. недавний обзор [17]). Мы предполагаем, что хемотаксический ответ, вызывающий движение организма к пище (или какому-либо аттрактору), пропорционален пространственному изменению v по отношению к количеству пищи. Тогда по определениям 2.1 и 2.2 величины $\Delta_{e,u}$ и σ_u также зависят от $v(x, t)$. Келлер и Сегель предположили, что чувствительность зависит от плотности с особенностью при $v = 0$ (см. [10]). Следуя предположению

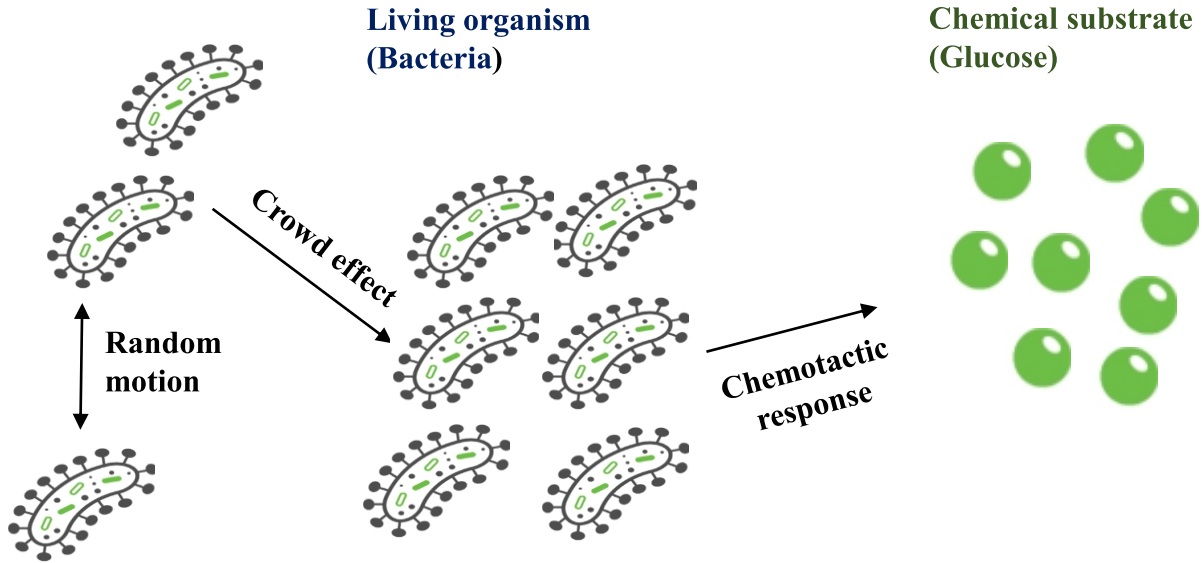


Рис. 1. Представление взаимодействия организма (бактерии) и субстрата (глюкозы).

FIG. 1. A virtual representation of the interactions between the organism (bacteria) and chemical substrates (glucose).

Келлера—Сегеля, опишем динамику направленного движения, характеризуемую ожидаемой величиной свободного прыжка $\Delta_{e,u}$, следующим образом:

$$\Delta_{e,u}(v) = -\beta(v) \frac{\partial v}{\partial x} = -\frac{\beta}{v} \frac{\partial v}{\partial x} = -\beta \frac{\partial \ln v}{\partial x}, \quad (2.7)$$

где β — положительный коэффициент хемотаксиса размерности $[L^2]$.

Хотя в действительности стандартное отклонение — составной параметр, зависящий от v , ∇v , u , ∇u , x , t и т. д., в этой статье мы рассматриваем динамику процессов с постоянным стандартным отклонением. А именно,

$$\sigma_u^2(v) = \mu, \quad (2.8)$$

где μ — параметр подвижности, или коэффициент диффузии, организма с размерностью $[L^2]$. И μ , и β можно получить из анализа динамики процесса с использованием обработки изображений.

Величина f_u — количество организмов, которые рождаются или умирают в единице объема. Будем считать, что

$$\int_t^{t+\tau_u} f_u(x, \xi) d\xi = \tau_u g(u, v). \quad (2.9)$$

Здесь $g(u, v)$ — скорость рождения или гибели организма размерности $\left[\frac{1}{T}\right]$. Поскольку рост или размножение организма происходят в больших временных масштабах, а хемотаксис происходит в очень малых временных масштабах, мы можем игнорировать этот член. Полагая $g(u, v) = 0$ в уравнении (2.10), получим

$$\tau_u \frac{\partial u}{\partial t} + \beta \frac{\partial}{\partial x} \left(u \frac{\partial \ln v}{\partial x} \right) - \frac{\mu}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = 0. \quad (2.10)$$

Первый член в правой части уравнения (2.10) представляет собой хемотаксическую реакцию организма. Второй член — изменение плотности организма вследствие хаотического движения.

Концентрация $v(x, t)$ химических субстратов может быть задана уравнением

$$\tau_v \frac{\partial v}{\partial t} - \frac{\partial (v \cdot \Delta_{e,v})}{\partial x} - \frac{1}{2} \sigma_v^2 \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - \frac{1}{\tau_v} \int_t^{t+\tau_v} f_v(x, \xi) d\xi = 0. \quad (2.11)$$

Предположение 2.1. Пицца (химический субстрат) считается неподвижной, поэтому химическое взаимодействие между частицами субстратов в нашем предположении невозможно. Следовательно,

$$\Delta_{e,v} = 0 \quad \text{и} \quad \sigma_v^2 = D,$$

где D — константа диффузии химического субстрата.

Предположение 2.2. Величина f_v определяется как потребление клеток субстрата и

$$\int_t^{t+\tau_v} f_v(x, \xi) d\xi = H(u, v) = -\tau_v k(v)u,$$

где $k(v)$ — скорость расхода субстрата размерности $\left[\frac{1}{T}\right]$.

В этих предположениях уравнение (2.11) можно записать как

$$\tau_v \frac{\partial v}{\partial t} = -\tau_v k(u, v)u + \frac{D}{2} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}. \quad (2.12)$$

Следовательно, хемотаксическая модель запишется в виде

$$\tau_u \frac{\partial u}{\partial t} + \beta \frac{\partial}{\partial x} \left(u \frac{\partial \ln v}{\partial x} \right) - \frac{\mu}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = 0, \quad (2.13a)$$

$$\tau_v \frac{\partial v}{\partial t} - \frac{D}{2} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + \tau_v k(u, v)u = 0. \quad (2.13b)$$

3. БЕГУЩИЕ ПОЛОСЫ

Этот раздел посвящен демонстрации того, что при описании хемотаксических моделей при неограниченном и ограниченном субстрате возникают бегущие полосы. Сначала определим понятие *бегущей полосы*.

Определение 3.1. Система уравнений (2.10) и (2.12) имеет форму *бегущей полосы*, если существуют решения $u(x, t)$ и $v(x, t)$ следующего вида:

$$u(x, t) = U(x - ct) \quad \text{и} \quad v(x, t) = V(x - ct) \quad \text{для всех} \quad x \in \mathbb{R} \quad \text{и} \quad t \geq 0, \quad (3.1)$$

где $c > 0$ — постоянная скорость полосы, а U, V — функции из \mathbb{R} в $(0, \infty)$ такие, что пределы $\lim_{\zeta \rightarrow \pm\infty} U(\zeta)$ и $\lim_{\zeta \rightarrow \pm\infty} V(\zeta)$ существуют и принадлежат $[0, \infty)$.

Мы также будем предполагать $D = 0$ в уравнении (2.12), поскольку соответствующий эффект тривиален в хемотаксической модели. Для простоты также положим $\tau = \tau_u$ и $\tau_v = 1$.

3.1. Случай неограниченного субстрата. При обилии субстрата скорость потребления пищи $k(v)$ не зависит от концентрации пищи. Следовательно, $k(v) = k = \text{const}$. Тогда хемотаксическая модель неограниченного субстрата имеет вид

$$\tau \frac{\partial u}{\partial t} + \beta \frac{\partial}{\partial x} \left(u \frac{\partial \ln v}{\partial x} \right) - \frac{\mu}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = 0, \quad (3.2a)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + kv = 0 \quad (3.2b)$$

для всех ζ в \mathbb{R} .

Теорема 3.1. Если $d = \frac{2\beta}{\mu}$ и $d \geq 1$, то система (3.2) имеет форму бегущей полосы. Точнее, для любых $\tau, \beta, \mu, k, c, V_\infty, C_0 > 0$ и $d \geq 1$ существуют решения вида (3.1), где

$$U(\zeta) = C_0 V^d(\zeta) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}, \quad (3.3a)$$

$$V(\zeta) = \begin{cases} \left[\frac{1}{2} C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} + V_\infty^{-d+1} \right]^{-\frac{1}{d-1}} & \text{при } d > 1, \\ V_\infty e^{-\frac{1}{2} C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}} & \text{при } d = 1. \end{cases} \quad (3.3b)$$

Более того, $(U(\zeta), V(\zeta))$ является решением уравнений (3.5) и (3.6), которое удовлетворяет условию

$$\begin{aligned} U(\zeta) \rightarrow 0, \quad U'(\zeta) \rightarrow 0, \quad V(\zeta) \rightarrow V_\infty \quad \text{при} \quad \zeta \rightarrow \infty, \\ U(0)V(0)^{-d} = C_0. \end{aligned} \quad (3.4)$$

Доказательство. Подставляя $u(x, t)$ и $v(x, t)$ вида (3.1) в уравнения (3.2a) и (3.2b), получим

$$\tau c U' - \beta(UV^{-1}V')' + \frac{\mu}{2}U'' = 0, \quad (3.5)$$

$$cV' - kU = 0. \quad (3.6)$$

Мы будем искать решения U и V уравнений (3.5) и (3.6), которые удовлетворяют (3.1).

Разделив уравнение (3.5) на $\frac{\mu}{2}$ и проинтегрировав, получим

$$\frac{2\tau c}{\mu}U - dUV^{-1}V' + U' = \text{const}. \quad (3.7)$$

Затем, переходя к пределу при $\zeta \rightarrow \infty$ в уравнении (3.7) и применив условия (3.4), мы получаем константу, равную 0. Тогда из уравнения (3.7) получаем

$$U' = \left(dV^{-1}V' - \frac{2\tau c}{\mu} \right) U.$$

Следовательно, решение для U имеет вид

$$U(\zeta) = C_0 V^d(\zeta) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} = U(0)V(0)^d V^d(\zeta) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}. \quad (3.8)$$

Случай $d > 1$. Из уравнения (3.6) получаем $V' = \frac{k}{c}U$.

Подставляя выражение для U , заданное уравнением (3.8), в уравнение (3.6) и интегрируя с условиями (3.4), получаем

$$V(\zeta) = \left[\frac{1}{2} C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} + V_\infty^{-d+1} \right]^{-\frac{1}{d-1}}.$$

Случай $d = 1$. Решение U имеет вид

$$U(\zeta) = C_0 V(\zeta) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}.$$

Тогда из уравнения (3.6) получаем

$$V' = \frac{k}{c} C_0 V e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}. \quad (3.9)$$

Интегрируя уравнение (3.9) и применяя условие (3.4), получаем

$$V(\zeta) = V_\infty e^{-\frac{1}{2} C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}}.$$

□

Можно проверить, что решения (3.3a) и (3.3b) удовлетворяют условию (3.4) и

$$\lim_{\zeta \rightarrow -\infty} U(\zeta) = 0, \quad \lim_{\zeta \rightarrow -\infty} V(\zeta) = 0.$$

Кроме того, используя уравнение (3.6), мы можем вычислить

$$c = \frac{k}{V_\infty} \int_{-\infty}^{\infty} U(\zeta) d\zeta.$$

Замечание 3.1. Здесь $V_\infty > 0$ — некоторая пороговая концентрация субстрата, инициирующая потребление субстрата бактериями.

Замкнутая форма решения позволяет провести базовый анализ чувствительности модели по отношению к ее параметрам следующим образом.

Теорема 3.2. Обозначим $\vec{W} = (d, C_0, k, c, \tau, \mu, V_\infty) \in \mathbb{D} = (1, \infty) \times (0, \infty)^6$. Тогда для любого компакта $\Omega \subset \mathbb{D}$ существует $K > 0$ такое, что для любого $\vec{W}_1, \vec{W}_2 \in \Omega$,

$$|U(\zeta, \vec{W}_1) - U(\zeta, \vec{W}_2)| \leq K |\vec{W}_1 - \vec{W}_2|, \quad (3.10a)$$

$$|V(\zeta, \vec{W}_1) - V(\zeta, \vec{W}_2)| \leq K |\vec{W}_1 - \vec{W}_2| \quad (3.10b)$$

для всех $\zeta \in \mathbb{R}$.

Доказательство. Пусть $A(C_0, k, c, \tau, \mu, \zeta) = \frac{1}{2} C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}$, тогда уравнение (3.3b) можно записать в виде

$$V(\zeta) = \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right)^{-\frac{1}{(d-1)}}.$$

Пусть, без потери общности,

$$\Omega = [d_*, d^*] \times [C_*, C^*] \times [k_*, k^*] \times [c_*, c^*] \times [\tau_*, \tau^*] \times [\mu_*, \mu^*] \times [V_*, V^*] \subset \mathbb{D}.$$

Сначала мы докажем (3.10b). Для $\vec{W} \in \Omega$ вычисляем

$$D_{\vec{W}} V(\zeta, \vec{W}) = \frac{\partial V}{\partial \vec{W}} = \left(\frac{\partial V}{\partial d}, \frac{\partial V}{\partial C_0}, \frac{\partial V}{\partial k}, \frac{\partial V}{\partial c}, \frac{\partial V}{\partial \tau}, \frac{\partial V}{\partial \mu}, \frac{\partial V}{\partial V_\infty} \right),$$

где

$$\frac{\partial V}{\partial d} = -V \frac{1}{d-1} \left(\ln V + \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right)^{-1} (A - V_\infty^{-(d-1)} \ln V_\infty) \right), \quad (3.11a)$$

$$\frac{\partial V}{\partial C_0} = - \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right)^{-\frac{d}{d-1}} \frac{\partial A}{\partial C_0}, \quad (3.11b)$$

$$\frac{\partial V}{\partial k} = - \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right)^{-\frac{d}{d-1}} \frac{\partial A}{\partial k}, \quad (3.11c)$$

$$\frac{\partial V}{\partial c} = - \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right)^{-\frac{d}{d-1}} \frac{\partial A}{\partial c}, \quad (3.11d)$$

$$\frac{\partial V}{\partial \tau} = - \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right)^{-\frac{d}{d-1}} \frac{\partial A}{\partial \tau}, \quad (3.11e)$$

$$\frac{\partial V}{\partial \mu} = - \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right)^{-\frac{d}{d-1}} \frac{\partial A}{\partial \mu}, \quad (3.11f)$$

$$\frac{\partial V}{\partial V_\infty} = \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right)^{-\frac{d}{d-1}} V_\infty^{-d}. \quad (3.11g)$$

Теперь мы более подробно рассмотрим уравнение (3.11a), а остальные уравнения можно исследовать аналогичным образом. Для любого $\zeta \in \mathbb{R}$ и любого $\vec{W} \in \Omega$ из уравнения (3.11a) имеем

$$\left| \frac{\partial V}{\partial d}(\zeta, \vec{W}) \right| \leq V^* \frac{1}{d_* - 1} \left(\frac{1}{d_* - 1} \left| \ln \left(A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \right) \right| + \frac{1}{d_* - 1} + \max\{|\ln V^*|, |\ln V_*|\} \right).$$

Для $\zeta > 0$ имеем $0 < A \leq \frac{1}{2} C^* k^* c_*^{-2} \tau_*^{-1} \mu^*$. Тогда

$$A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \geq \frac{1}{(V^* + 1)^{d_* - 1}} = k_1,$$

$$A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)} \leq \frac{1}{2} C^* k^* c_*^{-2} \tau_*^{-1} \mu^* + \left(\frac{1}{V_*} + 1 \right)^{d^* - 1} = k_2.$$

Тогда мы получим

$$\left| \frac{\partial V}{\partial d}(\zeta, \vec{W}) \right| \leq V^* \frac{1}{d_* - 1} \left(\frac{1}{d_* - 1} \max\{|\ln k_1|, |\ln k_2|\} + \frac{1}{d_* - 1} + \max\{|\ln V^*|, |\ln V_*|\} \right) = K_1.$$

Таким образом, для всех $\zeta \geq 0$ и $\vec{W} \in \Omega$

$$\left| \frac{\partial V}{\partial d}(\zeta, \vec{W}) \right| \leq K_1. \quad (3.12)$$

При $\zeta < 0$ получим

$$\frac{\partial V}{\partial d}(\zeta, \vec{W}) = -\frac{e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu} \frac{1}{d-1}}}{(d-1)\left(\frac{1}{2}C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) + V_\infty^{-(d-1)} e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}\right)^{\frac{1}{d-1}}} \times$$

$$\times \left(-\frac{2\tau c \zeta}{\mu} + \ln \left(\frac{1}{2}C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) + V_\infty^{-(d-1)} e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} \right) + \frac{1}{d-1} + |\ln V_\infty| \right) = I_1 + I_2,$$

где

$$I_1 = -\frac{e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu} \frac{1}{d-1}} \ln \left(\frac{1}{2}C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) + V_\infty^{-(d-1)} e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} \right)}{(d-1) \left(\frac{1}{2}C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) + V_\infty^{-(d-1)} e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} \right)^{\frac{1}{d-1}}},$$

$$I_2 = -\frac{e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu} \frac{1}{d-1}}}{(d-1) \left(\frac{1}{2}C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) + V_\infty^{-(d-1)} e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} \right)^{\frac{1}{d-1}}} \left(-\frac{2\tau c \zeta}{\mu} + \frac{1}{d-1} + |\ln V_\infty| \right).$$

Сначала оценим $|I_1|$. Имеем

$$\frac{1}{2}C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) + V_\infty^{-(d-1)} e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} \geq \frac{1}{2}C_* k_* c_*^{-2} \tau_*^{-1} \mu_* (d_* - 1) = k_3,$$

$$\frac{1}{2}C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) + V_\infty^{-(d-1)} e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} \leq \frac{1}{2}C^* k^* c_*^{-2} \tau_*^{-1} \mu^* (d^* - 1) + \left(\frac{1}{V_*} + 1 \right)^{-(d_* - 1)} = k_4,$$

$$\left(\frac{1}{2}C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu (d-1) + V_\infty^{-(d-1)} e^{\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} \right)^{-\frac{1}{d-1}} \leq \left(\frac{1}{\frac{1}{2}C_* k_* c_*^{-2} \tau_*^{-1} \mu_* (d_* - 1)} + 1 \right)^{\frac{1}{d_* - 1}} = k_5.$$

Поэтому

$$|I_1| \leq \frac{k_5 \max\{|\ln k_3|, |\ln k_4|\}}{d_* - 1} = K_2.$$

Для оценки $|I_2|$ мы имеем

$$|I_2| \leq V^* \frac{k_5 k_6 \frac{2\tau_* c_*}{\mu_*}}{d_* - 1} + V^* \frac{k_5 \left(\frac{1}{d_* - 1} + \max\{|\ln V^*|, |\ln V_*|\} \right)}{d_* - 1} = K_3,$$

где

$$\sup \left\{ e^{-\frac{2\tau_* c_* |\zeta|}{\mu_* (d_* - 1)}} |\zeta|, \zeta < 0 \right\} = k_6 < \infty. \quad (3.13)$$

Потому

$$\left| \frac{\partial V}{\partial d}(\zeta, \vec{W}) \right| \leq K_2 + K_3 = K_4 \quad (3.14)$$

для любых $\vec{W} \in \Omega$ и $\zeta < 0$. Пусть $K = \max\{K_1, K_4\}$, тогда из уравнений (3.12) и (3.14) получаем

$$\left| \frac{\partial V}{\partial d}(\zeta, \vec{W}) \right| \leq K \quad (3.15)$$

для любых $\vec{W} \in \Omega$ и $\zeta \in \mathbb{R}$.

Аналогичная проверка остальных уравнений (3.11) показывает, что для любого $\vec{W} \in \Omega$ существует $K > 0$ такое, что $|D_{\vec{W}} V| \leq K$ на $\mathbb{R} \times \Omega$. Следовательно, по теореме о среднем значении мы получаем неравенство (3.10b).

Аналогично мы можем показать, что для любых $\vec{W} \in \Omega$ и $\zeta \in \mathbb{R}$

$$D_{\vec{W}} U(\zeta, \vec{W}) = \frac{\partial U}{\partial \vec{W}} = \left(\frac{\partial U}{\partial d}, \frac{\partial U}{\partial C_0}, \frac{\partial U}{\partial k}, \frac{\partial U}{\partial c}, \frac{\partial U}{\partial \tau}, \frac{\partial U}{\partial \mu}, \frac{\partial U}{\partial V_\infty} \right),$$

где

$$\frac{\partial U}{\partial d} = C_0 d V^{d-1} \frac{\partial V}{\partial d} e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}, \quad (3.16a)$$

$$\frac{\partial U}{\partial C_0} = V^d \left(1 + C_0 d V^{-1} \frac{\partial V}{\partial C_0} \right) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}, \quad (3.16b)$$

$$\frac{\partial U}{\partial k} = C_0 d V^{d-1} \frac{\partial V}{\partial k} e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}, \quad (3.16c)$$

$$\frac{\partial U}{\partial c} = C_0 V^d \left(d V^{-1} \frac{\partial V}{\partial c} - \frac{2\tau \zeta}{\mu} \right) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}, \quad (3.16d)$$

$$\frac{\partial U}{\partial \tau} = C_0 V^d \left(d V^{-1} \frac{\partial V}{\partial \tau} - \frac{2c \zeta}{\mu} \right) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}, \quad (3.16e)$$

$$\frac{\partial U}{\partial \mu} = -C_0 V^d \left(d [A(d-1) + V_\infty^{-(d-1)}]^{-1} \frac{\partial A}{\partial \mu} - \frac{2\tau c \zeta}{\mu^2} \right) e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}, \quad (3.16f)$$

$$\frac{\partial U}{\partial V_\infty} = C_0 d V^{d-1} \frac{\partial V}{\partial V_\infty} e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}. \quad (3.16g)$$

ограничены и, следовательно, неравенство (3.10a) верно. \square

Также исследуем равномерную сходимость решений (3.3a) и (3.3b) по параметру d . Здесь d — отношение коэффициента хемотаксиса и коэффициента подвижности.

Теорема 3.3. Пусть $C_0, k, c, \tau, \mu, V_\infty$ заданы. Обозначим семейство решений, заданных уравнениями (3.3a) и (3.3b), через $U_d(\zeta)$ и $V_d(\zeta)$, соответствующие значениям $d \geq 1$. Тогда

$$U_d(\zeta) \rightarrow U_1(\zeta) \text{ и } V_d(\zeta) \rightarrow V_1(\zeta) \text{ равномерно по } \zeta \in \mathbb{R} \text{ при } d \searrow 1.$$

Доказательство. Пусть $\delta = d - 1$, $B = \frac{1}{2} C_0 k c^{-2} \tau^{-1} \mu$ и $y = B V_\infty^\delta e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}$, тогда уравнение (3.3b) при $d > 1$ сводится к

$$V_{1+\delta}(\zeta) = V_\infty \left((1 + \delta y)^{\frac{1}{\delta y}} \right)^{-B V_\infty^\delta e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}}. \quad (3.17)$$

Тогда

$$\lim_{\delta \rightarrow 0} V_{1+\delta}(\zeta) = V_\infty e^{-B e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}}} = V_1(\zeta),$$

кроме того,

$$\lim_{\delta \rightarrow 0} U_{1+\delta}(\zeta) = C_0 V_1 e^{-\frac{2\tau c \zeta}{\mu}} = U_1(\zeta).$$

Далее нам нужно доказать равномерную сходимость на \mathbb{R} . Пусть $\varepsilon > 0$, тогда обозначим

$$V_{1+\delta}(\zeta) = V_\infty \left((1 + \delta y)^{\frac{1}{\delta y}} \right)^{-y} = V_\infty \left(e^{\frac{1}{\delta y} \ln(1 + \delta y)} \right)^{-y} = V_\infty e^{-\frac{1}{\delta} \ln(1 + \delta y)}. \quad (3.18)$$

Шаг 1. Существует $M > 0$ такое, что для любого $\zeta \in (-\infty, -M]$ имеем

$$|V_1(\zeta)| \leq \left| V_\infty e^{-B e^{\frac{2\tau c M}{\mu}}} \right| < \frac{\varepsilon}{3}. \quad (3.19)$$

Равенство (3.17) дает

$$\|V_{1+\delta}(\zeta)\|_{C((-\infty, -M])} = V_\infty (1 + \delta B V_\infty^\delta e^{\frac{2\tau c M}{\mu}})^{-\frac{1}{\delta}}. \quad (3.20)$$

Так как

$$\lim_{\delta \rightarrow 0} V_\infty (1 + \delta B V_\infty^\delta e^{\frac{2\tau c M}{\mu}})^{-\frac{1}{\delta}} = V_\infty e^{-B e^{\frac{2\tau c M}{\mu}}},$$

существует $\delta_1 > 0$ такое, что для любого $0 < \delta < \delta_1$ имеем

$$\left| V_\infty (1 + \delta B V_\infty^\delta e^{\frac{2\tau c M}{\mu}})^{-\frac{1}{\delta}} - V_\infty e^{-B e^{\frac{2\tau c M}{\mu}}} \right| < \frac{\varepsilon}{3}. \quad (3.21)$$

Таким образом,

$$\|V_{1+\delta}(\zeta)\|_{C((-\infty, -M])} < \frac{\varepsilon}{3} + V_\infty e^{-B e^{\frac{2\tau c M}{\mu}}} \leq \frac{\varepsilon}{3} + \frac{\varepsilon}{3} = \frac{2\varepsilon}{3}.$$

Следовательно, из соотношений (3.19), (3.20) и (3.21) при $\zeta \in (-\infty, -M]$ получаем

$$|V_{1+\delta}(\zeta) - V_1(\zeta)| \leq |V_{1+\delta}(\zeta)| + |V_1(\zeta)| \leq \frac{2\varepsilon}{3} + \frac{\varepsilon}{3} = \varepsilon. \quad (3.22)$$

Шаг 2. Рассмотрим $\zeta \in [-M, \infty)$ и $\delta < 1$. Тогда

$$0 < y \leq K := B(V_\infty + 1)e^{\frac{2\tau c M}{\mu}}. \quad (3.23)$$

В последнем равенстве (3.18) разложение $\ln(1 + \delta y)$ в $\delta y \in [0, K]$ дает

$$V_{1+\delta}(\zeta) = V_\infty e^{-\frac{1}{\delta}(\delta y + \mathcal{O}((\delta y)^2))} = V_\infty e^{-y + \mathcal{O}(\delta)}. \quad (3.24)$$

Для любого $\zeta \in [-M, \infty)$

$$\left| V_{1+\delta}(\zeta) - V_\infty e^{-Be^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta}} \right| \leq V_\infty \left| e^{(1-V_\infty^\delta)Be^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta} + \mathcal{O}(\delta)} - 1 \right|.$$

Поскольку $e^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta} \leq e^{\frac{2\tau c}{\mu}M}$ для всех $\zeta \in [-M, \infty)$, получаем, что $(1 - V_\infty^\delta)Be^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta} + \mathcal{O}(\delta)$ сходится к 0 при $\delta \rightarrow 0$ равномерно по $\zeta \in [-M, \infty)$. Следовательно, $e^{(1-V_\infty^\delta)Be^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta} + \mathcal{O}(\delta)}$ сходится к 1 при $\delta \rightarrow 0$ равномерно по ζ . Таким образом, существует $\delta_2 > 0$ такое, что для любых $0 < \delta < \delta_2$ и $\zeta \in [-M, \infty)$

$$V_\infty \left| e^{(1-V_\infty^\delta)Be^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta} + \mathcal{O}(\delta)} - 1 \right| < \varepsilon.$$

Следовательно, при $0 < \delta < \delta_2$ имеем

$$\left| V_{1+\delta}(\zeta) - V_\infty e^{-Be^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta}} \right| < \varepsilon \quad (3.25)$$

для всех $\zeta \in [-M, \infty)$.

Шаг 3. Теперь выберем $\delta_0 = \min(\delta_1, \delta_2) > 0$. Для любого $0 < \delta < \delta_0$ и любого $\zeta \in \mathbb{R}$ из (3.22) и (3.25) следует, что

$$|V_{1+\delta}(\zeta) - V_1(\zeta)| < \varepsilon.$$

Следовательно, $V_{1+\delta}(\zeta)$ сходится равномерно к $V_1(\zeta)$ для $\zeta \in \mathbb{R}$ при $\delta \rightarrow 0$. \square

Следствие 3.1 (вид U и V). Пусть U и V – решения модели (3.2).

(i) Функция $U(\zeta)$ достигает максимума

$$U_{max} = \begin{cases} 2c^2\tau k^{-1}\mu^{-1}V_\infty d^{-\left(\frac{d}{d-1}\right)} & \text{для } \zeta_0 = \frac{\mu}{2\tau c} \ln \left(\frac{\frac{1}{2}C_0 k c^{-2}\tau^{-1}\mu}{V_\infty^{-d+1}} \right) \text{ при } d > 1, \\ 2c^2\tau k^{-1}\mu^{-1}V_\infty e^{-1} & \text{для } \zeta_0 = \frac{\mu}{2\tau c} \ln \left(\frac{1}{2}C_0 k c^{-2}\tau^{-1}\mu \right) \text{ при } d = 1. \end{cases}$$

Фактически, $U(\zeta)$ – возрастающая функция на $(-\infty, \zeta_0)$ и убывающая на (ζ_0, ∞) .

(ii) Функция $V(\zeta)$ строго возрастает от 0 до V_∞ при изменении ζ от $-\infty$ до ∞ .

3.2. Случай ограниченного субстрата. Если недоступность источника питания приводит к уменьшению концентрации субстрата, то $k(v)$ пропорционально $v(x, t)$, т. е. $k(v) = kv$ с некоторой константой k . Поэтому хемотаксическая модель для ограниченного субстрата имеет вид

$$\tau \frac{\partial u}{\partial t} + \beta \frac{\partial}{\partial x} \left(u \frac{\partial \ln v}{\partial x} \right) - \frac{\mu}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = 0, \quad (3.26a)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} + kuv = 0. \quad (3.26b)$$

С помощью уравнения (3.1) система уравнений (3.26a) и (3.26b) приводится к виду

$$\tau c U' - \beta \left(U(\ln V)' \right)' + \frac{\mu}{2} U'' = 0, \quad (3.27)$$

$$cV' - kUV = 0. \quad (3.28)$$

Отметим, что из уравнения (3.28) имеем

$$(\ln V)' = \frac{k}{c}U, \quad \text{что дает} \quad (\ln V)'' = \frac{k}{c}U'.$$

Следовательно, из уравнений (3.27) и (3.28) следует, что

$$U' - C_3(U^2)' + \frac{\mu}{2\tau c}U'' = 0. \quad (3.29)$$

Здесь

$$C_3 = \frac{2\beta k}{c\mu}$$

с размерностью $[L]$.

Тогда интегрирование уравнения (3.29) дает:

$$U - C_3U^2 + \frac{\mu}{2\tau c}U' = \text{const}. \quad (3.30)$$

Будем искать решения, удовлетворяющие условию (3.4). По условию (3.4) константа в уравнении (3.30) равна 0. Тогда из рассуждений выше следует

$$U' = C_3U(U - C_4), \quad (3.31)$$

где

$$C_4 = \frac{\tau c^2}{\beta k}.$$

Отметим, что $C_3 > 0$ и $C_4 > 0$.

Случай I: $U(0) = C_4$. Тогда $U(\zeta) = C_4$ и $V(\zeta) = V(0)e^{\frac{kC_4}{c}\zeta}$ для всех $\zeta \in \mathbb{R}$. Эти решения не удовлетворяют условию (3.4).

Случай II: $0 < U(0) < C_4$. Тогда $0 < U(\zeta) < C_4$ для всех $\zeta \in \mathbb{R}$. Тогда частичное разложение уравнения (3.31) дает

$$\frac{U'}{C_4 - U} + \frac{U'}{U} = -\frac{2\tau c}{\mu}.$$

Интегрируя, получим

$$\ln \left| \frac{C_4 - U}{U} \right| = -\frac{2\tau c}{\mu}\zeta + \text{const}. \quad (3.32)$$

Следовательно, из уравнения (3.32) получаем

$$U = C_4(1 + C_0e^{\frac{2\tau c}{\mu}\zeta})^{-1} \quad (3.33)$$

Следовательно, $U(\zeta) \rightarrow C_4$ при $\zeta \rightarrow -\infty$ и $U(\zeta) \rightarrow 0$ при $\zeta \rightarrow \infty$.

Подставив уравнение (3.33) в уравнение (3.28) и проинтегрировав, получим

$$V = C_6(e^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta} + C_0)^{-\frac{\mu}{2\beta}}, \quad (3.34)$$

где C_6 — константа интегрирования.

При условии (3.4) получаем

$$V = V_\infty \left(1 + C_7e^{-\frac{2\tau c}{\mu}\zeta}\right)^{-\frac{\mu}{2\beta}},$$

где $C_7 = C_0^{-1}$. Здесь $V(\zeta) \rightarrow V_\infty$ при $\zeta \rightarrow \infty$. Следовательно, решения удовлетворяют условию (3.4).

Случай III: $U(0) > C_4$. Тогда $U(\zeta) > C_4$ для всех $\zeta \in (-\infty, \zeta_{max})$, где $\zeta_{max} \leq \infty$. Следовательно, уравнение (3.32) дает

$$U = C_4 \left(1 - C_0e^{\frac{2\tau c}{\mu}\zeta}\right)^{-1}.$$

Здесь величина $\zeta_{max} = -\frac{\mu}{2\tau c} \ln C_5$ конечна, и $U(\zeta) \rightarrow \infty$ при $\zeta \rightarrow \zeta_{max}$. Следовательно, решения не удовлетворяют условию (3.4).

Теорема 3.4. Для любых $\tau, \beta, \mu, k, c > 0$ система (3.26) имеет бегущую полосу вида (3.1). Точнее, $U(\zeta)$ и $V(\zeta)$ могут быть заданы формулами

$$U(\zeta) = \frac{\tau c^2}{\beta k} \left(1 + C_0 e^{\frac{2\tau c}{\mu} \zeta} \right)^{-1}, \tag{3.35a}$$

$$V(\zeta) = V_\infty \left(1 + C_0^{-1} e^{-\frac{2\tau c}{\mu} \zeta} \right)^{-\frac{\mu}{2\beta}}, \tag{3.35b}$$

где $V_\infty > 0$ и $C_0 > 1$. Фактически, $U(\zeta)$ и $V(\zeta)$ в уравнениях (3.35a) и (3.35b) являются единственными решениями уравнений (3.27) и (3.28), которые удовлетворяют условиям (3.4) и

$$U(0) = \frac{\tau c^2 C_0}{\beta k}. \tag{3.36}$$

Доказательство. Пусть $C_0 > 1$ и $U(0)$ удовлетворяет уравнению (3.36). Тогда имеем $0 < U(0) < C_4$, и результат соответствует случаю II, приведенному выше. \square

Из уравнений (3.35a) и (3.35b) видим, что

$$\lim_{\zeta \rightarrow -\infty} U(\zeta) = \frac{\tau c^2}{\beta k}, \quad \lim_{\zeta \rightarrow -\infty} V(\zeta) = 0. \tag{3.37}$$

Теорема 3.5. Пусть $\vec{W} = (C_0, k, \tau, c, \beta, \mu, V_\infty) \in \mathbb{D} = (1, \infty) \times (0, \infty)^6$. Тогда $U(\zeta, \vec{W})$ непрерывна по \vec{W} равномерно при $\zeta \in \mathbb{R}$. Точнее, для любого компакта $\Omega \subset \mathbb{D}$ существует $K > 0$ такое, что для всех $\vec{W}_1, \vec{W}_2 \in \Omega$

$$\begin{aligned} |U(\zeta, \vec{W}_1) - U(\zeta, \vec{W}_2)| &\leq K |\vec{W}_1 - \vec{W}_2|, \\ |V(\zeta, \vec{W}_1) - V(\zeta, \vec{W}_2)| &\leq K |\vec{W}_1 - \vec{W}_2| \end{aligned}$$

при всех $\zeta \in \mathbb{R}$.

3.3. Обсуждение. В этом разделе мы проведем анализ полученных в замкнутой форме решений обеих моделей (3.2) и (3.26). Мы обсудим явление бегущей полосы в каждом случае. Все результаты являются качественными, и мы использовали следующие значения параметров из опубликованных данных [1, 10], за исключением τ для сравнения.

Параметр	Описание	Значения	Единицы измерения
τ	интервал столкновения	0,05–0,005	час
μ	коэффициент подвижности	0,25	см ² /ч
c	скорость полосы	1,5	см/ч
β	хемотаксический коэффициент	0,16–0,6	см ² /час
d	$\frac{2\beta}{\mu}$	0,3–10	безразмерная
C_0	константа интегрирования	4	безразмерная

ТАБ. 1. Значения параметров

Parameter	Description	Value	Units
τ	time interval of collision	0.05–0.005	hour
μ	motility coefficient	0.25	cm ² /hour
c	band speed	1.5	cm/hour
β	chemotactic coefficient	0.16–0.6	cm ² /hour
d	$\frac{2\beta}{\mu}$	0.3–10	unitless
C_0	integrating constant	4	unitless

ТАБ. 1. Parameter values

Графики решений для концентрации организмов в системе (3.2) при различных значениях τ представлены на рис. 2. Они показывают зависимость размера бегущей полосы от времени столкновения τ . Полоса бактерий расширяется при уменьшении значения τ .

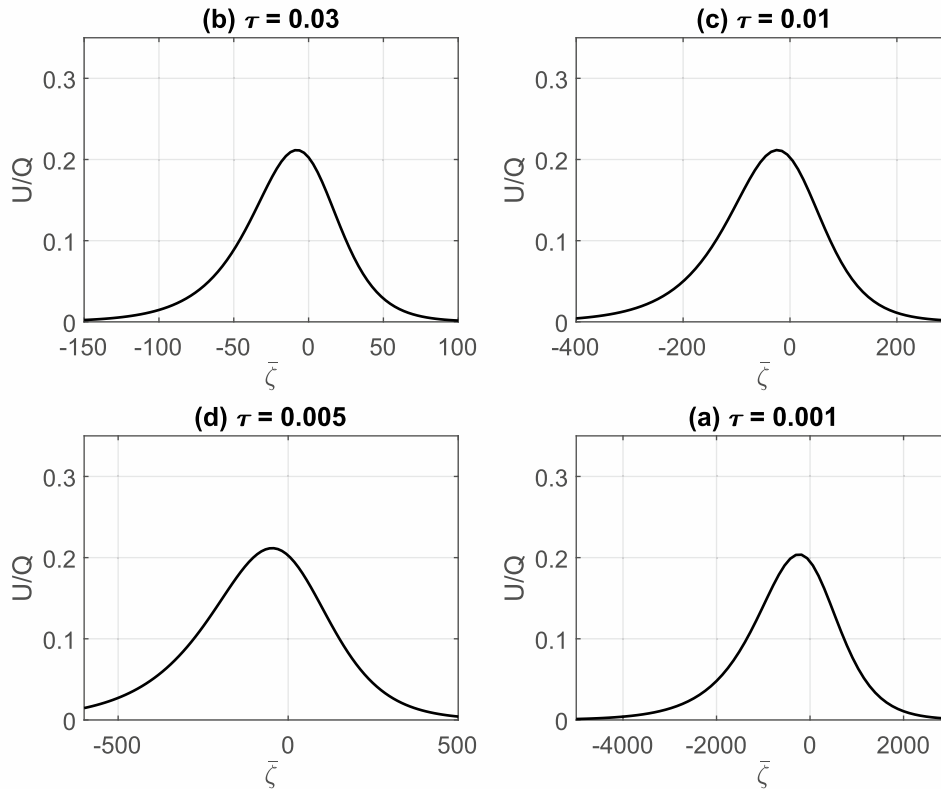


Рис. 2. Концентрация бактерий $U(\zeta)$, разделенная на $Q = C_0V_\infty$, в модели (3.2) при разных значениях τ с $d = 1,3$ относительно $\bar{\zeta} = c\mu^{-1}\zeta$, показывающая зависимость размера бактериальной полосы от параметра τ . Изменение диапазона оси $\bar{\zeta}$ эквивалентно ширине полосы.

FIG. 2. Concentration of bacteria $U(\zeta)$ divided by $Q = C_0V_\infty$ of model (3.2) for different values of τ with $d = 1.3$ against $\bar{\zeta} = c\mu^{-1}\zeta$ showing the dependence of the size of bacterial band on the parameter τ . The change in the range of the $\bar{\zeta}$ axis is equivalent to the width of the band.

Семейство решений модели (3.2) равномерно сходится к решению U_1, V_1 . Рис. 3 показывает равномерную сходимость (а) концентрации U и (б) концентрации V . Пунктирная черная линия — это решения U_1 и V_1 в (а) и (б), соответственно. На рис. 3(а) показано, что пики $U(\zeta)$ растут выше по мере уменьшения значения d .

Концентрации организмов и субстрата модели (3.26) показаны на рис. 4 и 5 для разных значений d . Концентрация U стремится к 0 при $\zeta \rightarrow \infty$. При больших отрицательных значениях ζ концентрация U сходится к константе, размер которой уменьшается по мере увеличения d . Поэтому при наличии ограничений на пищу, если фиксировать местоположение и длительно наблюдать, то концентрация организмов будет сходиться к тем меньшей константе, чем больше хемотаксис. Для субстрата кривая V с ростом d становится более полой.

4. АНАЛИЗ ЛИНЕЙНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ

В этом разделе сосредоточимся на классической модели типа Келлера—Сегеля, основанной на рассуждениях раздела 2. Переписав (2.13), где $u(x, t)$ — концентрация бактерий, а $v(x, t)$ —

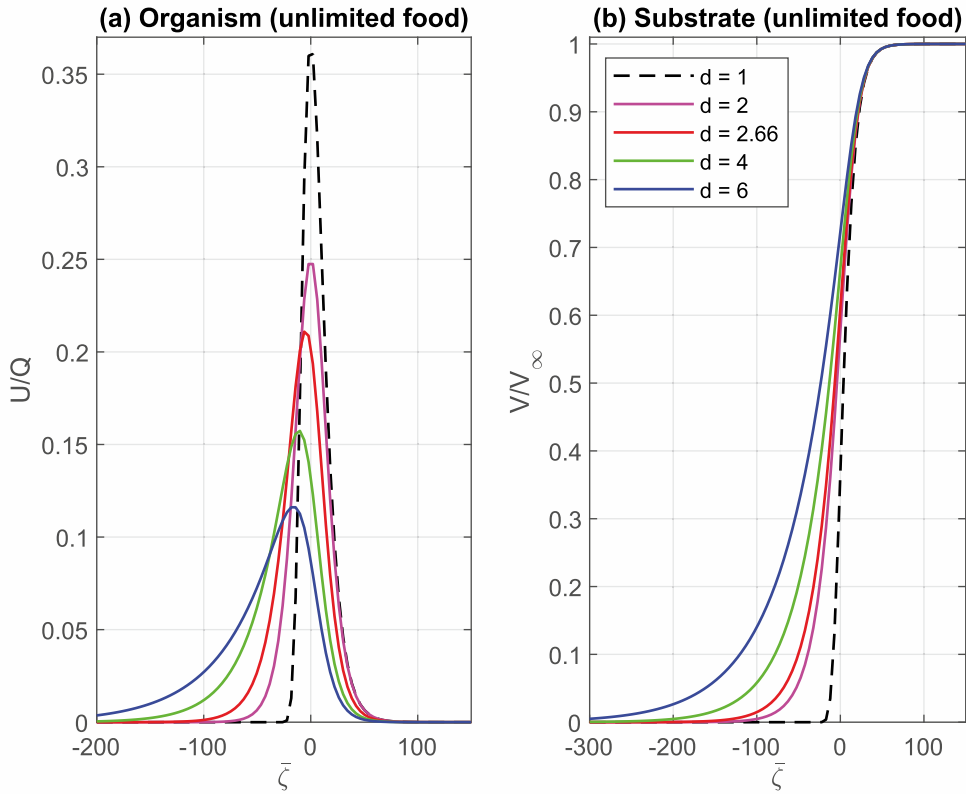


Рис. 3. Равномерная сходимость (а) концентрации бактерий $U(\zeta)$, разделенной на $Q = C_0 V_\infty$, к решению U_1 и (б) концентрации субстратов $V(\zeta)$, разделенной на V_∞ , к решению V_1 при $d \rightarrow 1$.

FIG. 3. The uniform convergence of (a) the concentration of bacteria $U(\zeta)$ divided by $Q = C_0 V_\infty$ to the solution U_1 and (b) the concentration of the substrates $V(\zeta)$ divided by V_∞ of model (3.2) to the solution V_1 as $d \rightarrow 1$.

химический субстрат, или аттрактант, получим

$$\tau \frac{\partial u}{\partial t} + \beta \frac{\partial}{\partial x} \left(u \frac{\partial \ln v}{\partial x} \right) - \frac{\mu}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = 0, \quad (4.1a)$$

$$\tau \frac{\partial v}{\partial t} - \frac{D}{2} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + H(u, v) = 0. \quad (4.1b)$$

В уравнениях (4.1a) и (4.1b) β — коэффициент хемоаттрактанта, μ и D — коэффициенты диффузии бактерий и химического субстрата, соответственно, $H(u, v)$ обозначает чистое производство химического субстрата.

Нашей основной целью является изучение процесса агрегации, который указывает на неустойчивость однородной конфигурации бактерий и химического субстрата. Пусть популяция клеток однородна по всей системе до агрегации. Равномерное распределение $u(x, t)$ и $v(x, t)$ называется *состоянием равновесия*. Обозначим эти равновесные распределения через u_0 и v_0 , соответственно. Здесь $u_0 > 0$ и $v_0 > 0$ являются константами, $H(u_0, v_0) = 0$. Мы ищем решения уравнений (4.1) вблизи равновесия.

Начнем с рассмотрения области $\Omega = (0, L)$, $L > 0$, и малых возмущений,

$$u = u_0 + \bar{u}(x, t), \quad v = v_0 + \bar{v}(x, t). \quad (4.2)$$

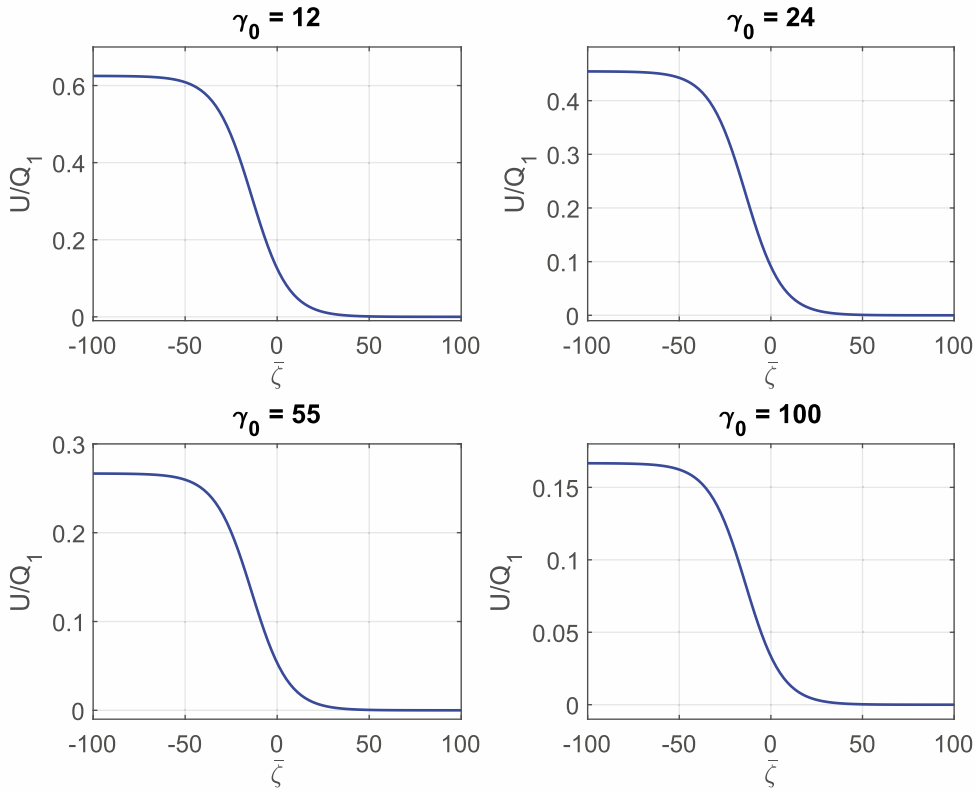


Рис. 4. Концентрация бактерий $U(\zeta)$, разделенная на $Q_1 = 2\tau c^2 k^{-1} \beta^{-1}$, в модели (3.26) для разных значений d относительно $\zeta = c\mu^{-1}\zeta$.

FIG. 4. Concentration of bacteria $U(\zeta)$ divided by $Q_1 = 2\tau c^2 k^{-1} \beta^{-1}$ of model (3.26) for different values of d against $\zeta = c\mu^{-1}\zeta$.

Тогда соответствующие однородные граничные условия Дирихле на левой границе и граничные условия Неймана на правой границе имеют вид

$$\bar{u}(0, t) = \bar{v}(0, t) = 0, \tag{4.3}$$

$$\bar{u}_x(L, t) = \bar{v}_x(L, t) = 0. \tag{4.4}$$

Пусть \bar{u} , \bar{u}_x , \bar{v} , \bar{v}_x , \bar{v}_{xx} малы. Используя равенства (4.2), получаем

$$\tau \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} + \beta \frac{u_0}{v_0} \frac{\partial^2 \bar{v}}{\partial x^2} - \frac{\mu}{2} \frac{\partial^2 \bar{u}}{\partial x^2} = 0.$$

Тогда, поскольку $H(u_0, v_0) = 0$ и игнорируются члены более высокого порядка, имеем следующее приближение:

$$H(u, v) \approx \left(\frac{\partial H}{\partial u}(u_0, v_0) \right) \bar{u} + \left(\frac{\partial H}{\partial v}(u_0, v_0) \right) \bar{v} = -a\bar{u} + d\bar{v}. \tag{4.5}$$

Здесь $a = -\frac{\partial H}{\partial u}(u_0, v_0)$ — производство химического субстрата, а $d = \frac{\partial H}{\partial v}(u_0, v_0)$ — деградация субстрата.

Подставив соотношение (4.5) в уравнение (4.1b), получим уравнения для возмущений $\bar{u}(x, t)$ и $\bar{v}(x, t)$ следующего вида:

$$\tau \frac{\partial \bar{u}}{\partial t} + \beta \frac{u_0}{v_0} \frac{\partial^2 \bar{v}}{\partial x^2} - \frac{\mu}{2} \frac{\partial^2 \bar{u}}{\partial x^2} = 0. \tag{4.6}$$

$$\tau \frac{\partial \bar{v}}{\partial t} - \frac{D}{2} \frac{\partial^2 \bar{v}}{\partial x^2} - a\bar{u} + d\bar{v} = 0. \tag{4.7}$$

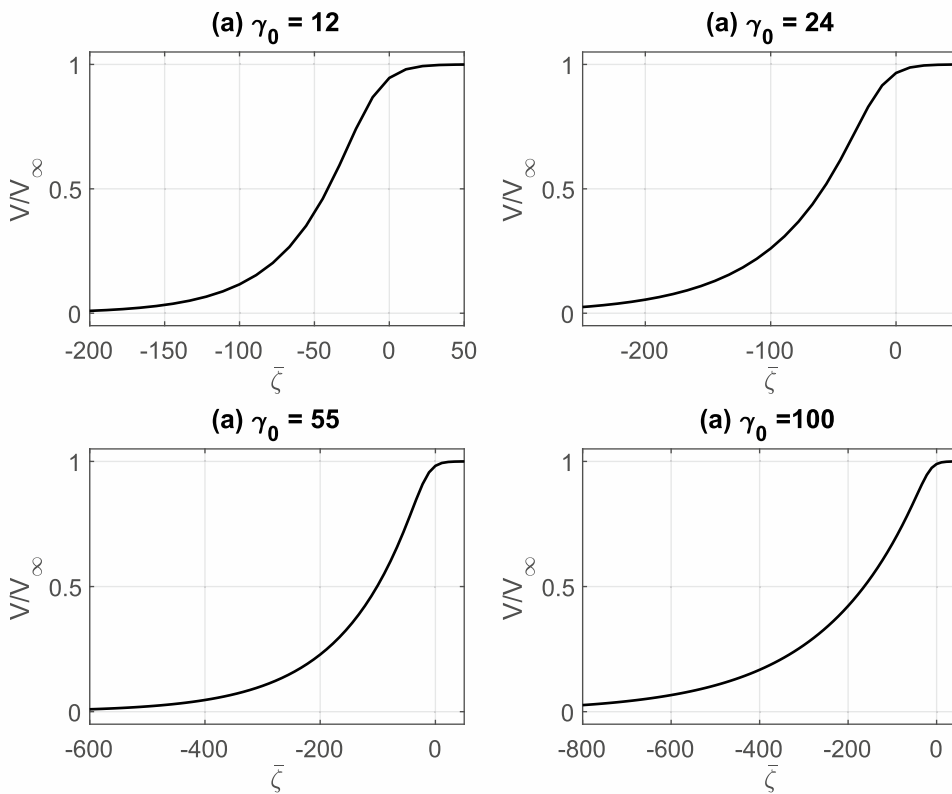


Рис. 5. То же, что и на рис. 4, для концентрации субстратов $V(\zeta)$, разделенной на V_∞ в модели (3.26).

FIG. 5. Same as in Fig. 4 for the concentration of the substrates $V(\zeta)$ divided by V_∞ of model (3.26).

Благодаря вышеизложенному биологическому смыслу a и d мы естественно предполагаем следующее.

Предположение 4.1. Пусть $a > 0$ и $d > 0$.

Для установления условий неустойчивости ищем решения в виде

$$\bar{u}(x, t) = u^* e^{\sigma t} \Phi_\lambda(x), \quad \bar{v}(x, t) = v^* e^{\sigma t} \Phi_\lambda(x). \tag{4.8}$$

Здесь $u^*, v^* > 0$ и $\Phi_\lambda(x)$ — ненулевая функция, удовлетворяющая условию

$$\Phi_\lambda''(x) = -\lambda^2 \Phi_\lambda(x) \text{ на } \Omega, \quad \Phi_\lambda(0) = 0, \quad \Phi_\lambda'(L) = 0. \tag{4.9}$$

Другими словами, $\Phi_\lambda(x)$ является собственной функцией в задаче на собственные значения (4.9). А именно, $\lambda = \lambda_n$, где

$$\lambda_n = \frac{1}{L} \left(2\pi n + \frac{\pi}{2} \right) \text{ для } n \in \{0\} \cup \mathbb{N},$$

и $\Phi_\lambda(x) = \Phi_{\lambda_n}(x) = \sin(\lambda_n x)$.

Пусть $\lambda = \lambda_n$ для фиксированного числа $n \in \{0\} \cup \mathbb{N}$. Тогда, подставив соотношения (4.8) в уравнения (4.6) и (4.7), получим

$$\left(\tau\sigma + \frac{\mu}{2} \lambda^2 \right) u^* - \beta \frac{u_0}{v_0} \lambda^2 v^* = 0, \tag{4.10a}$$

$$-a u^* + \left(\tau\sigma + \frac{D}{2} \lambda^2 + d \right) v^* = 0. \tag{4.10b}$$

Нетривиальное решение (u^*, v^*) существует тогда и только тогда, когда

$$\det \begin{pmatrix} \tau\sigma + \frac{\mu}{2}\lambda^2 & -\beta\frac{u_0}{v_0}\lambda^2 \\ -a & \tau\sigma + \frac{D}{2}\lambda^2 + d \end{pmatrix} = 0.$$

Тогда мы получаем квадратное уравнение

$$\sigma^2 + b\sigma + c = 0, \quad (4.11)$$

где

$$b = \frac{1}{\tau} \left(\frac{D}{2}\lambda^2 + \frac{\mu}{2}\lambda^2 + d \right), \quad (4.12)$$

$$c = \frac{\lambda^2}{\tau^2} \left(\frac{\mu D}{4}\lambda^2 + \frac{\mu d}{2} - a\beta\frac{u_0}{v_0} \right). \quad (4.13)$$

Корни уравнения (4.11) имеют вид

$$\sigma_i = \frac{-b \mp \sqrt{b^2 - 4c}}{2}, \quad i = 1, 2. \quad (4.14)$$

Чтобы проанализировать устойчивость, нам нужно исследовать знак $\operatorname{Re}(\sigma_i)$ — вещественной части σ_i в формуле (4.14). Если $\operatorname{Re}(\sigma_i) > 0$ либо для $i = 1$, либо для $i = 2$, то возмущения будут расти со временем, что соответствует неустойчивому состоянию вблизи равновесия. Напомним, что каждый из параметров $\mu, \lambda, \tau, \beta, k, D, u_0, v_0, a, d$ положителен. Следовательно, знак b всегда положителен и знак c будет определять знак $\operatorname{Re}(\sigma_i)$. Поскольку $b > 0$, находим, что

$c > 0$	$\operatorname{Re}(\sigma_i) < 0$ для $i = 1, 2$
$c < 0$	$\sigma_1 < 0, \sigma_2 > 0$
$c = 0$	$\sigma_1 = -b, \sigma_2 = 0$

Благодаря приведенной выше таблице видим, что система линейно неустойчива, если $c < 0$, что вследствие формулы (4.13) эквивалентно

$$a > \frac{v_0}{2u_0} \frac{\mu}{\beta} \left(\frac{D\lambda^2}{2} + d \right) = \frac{v_0}{2u_0} \frac{\mu}{\beta} \left(\frac{D}{2L^2} \left(2\pi n + \frac{\pi}{2} \right)^2 + d \right). \quad (4.15)$$

Следовательно, получаем следующую теорему.

Теорема 4.1. *При предположении 4.1, если*

$$a > \frac{v_0}{16u_0} \frac{\mu}{\beta} \left(\frac{D\pi^2}{L^2} + 8d \right), \quad (4.16)$$

то тривиальное решение $(0, 0)$ линеаризованной системы (4.6) и (4.7) неустойчиво. Следовательно, стационарное состояние (u_0, v_0) системы (4.1) линейно неустойчиво.

Доказательство. Пусть $\varepsilon > 0$. Если взять $n = 0$, то $\lambda = \lambda_0$ и неравенство (4.15) становится (4.16). Пусть σ — положительный корень (4.11). Тогда существуют решения u^* и v^* системы (4.10), принадлежащие $(0, \varepsilon)$. Отметим, что

$$\Phi_\lambda(x) = \Phi_{\lambda_0}(x) = \sin \left(\frac{\pi x}{2L} \right) \in (0, 1) \quad \text{для всех } 0 < x < L.$$

Отсюда следует, что решение $(\bar{u}(x, t), \bar{v}(x, t))$ линеаризованной системы (4.6), (4.7), заданное формулой (4.8), удовлетворяет условиям $\bar{u}(x, 0), \bar{v}(x, 0) \in (0, \varepsilon)$ для всех $x \in (0, L)$ и

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \bar{u}(x, t) = \infty, \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \bar{v}(x, t) = \infty \quad \text{для всех } x \in (0, L).$$

Следовательно, тривиальное решение $(0, 0)$ линеаризованной системы (4.6) и (4.7) неустойчиво. \square

Исследование условия неустойчивости (4.15) показывает, что неустойчивость возникает, когда производство химического субстрата превышает определенный порог. Производство субстрата должно перевешивать локальную диффузию бактерий и субстрата. Кроме того, по мере того, как L становится больше, у a появляется больше возможностей преодолеть порог и начать агрегацию. Таким образом, в большой области меньшее производство субстрата запускает процесс агрегации. Большое значение хемотаксического фактора или медленная деградация уровня субстрата приводит к росту возмущений.

4.1. Линейная устойчивость по энергетическому методу. Этот раздел посвящен установлению линейной устойчивости системы (4.1) с использованием линеаризованной системы (4.6), (4.7). Для удобства мы переобозначим $u = \bar{u}$, $v = \bar{v}$ в уравнениях (4.6), (4.7) и условиях (4.3), (4.4). Таким образом, имеем систему

$$\tau \frac{\partial u}{\partial t} + \frac{u_0}{v_0} \beta \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - \frac{\mu}{2} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = 0, \quad (4.17a)$$

$$\tau \frac{\partial v}{\partial t} - \frac{D}{2} \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} - au + dv = 0 \quad (4.17b)$$

с граничными условиями

$$u(0, t) = v(0, t) = 0, \quad (4.18)$$

$$u_x(L, t) = v_x(L, t) = 0. \quad (4.19)$$

При исследовании устойчивости системы (4.17) мы будем использовать следующие известные неравенства в леммах 4.1 и 4.2 ниже.

Лемма 4.1 (неравенство Пуанкаре). Пусть $L > 0$. Если $u \in C^1([0, L])$ удовлетворяет

$$u(0) = 0 \quad \text{или} \quad u(L) = 0,$$

тогда

$$\int_0^L (u'(x))^2 dx \geq C_p \int_0^L u^2(x) dx, \quad (4.20)$$

где

$$C_p = \frac{2}{L^2}. \quad (4.21)$$

Доказательство. Хотя неравенство хорошо известно, мы приведем его быстрое доказательство для полноты изложения. Сначала рассмотрим $u(0) = 0$. При $x \in [0, L]$ имеем

$$u^2(x) = \left(\int_0^x u'(\xi) d\xi \right)^2 \leq \left(\int_0^x |u'(\xi)| d\xi \right)^2.$$

Применение неравенства Гельдера дает

$$u^2(x) \leq x \cdot \left(\int_0^x |u'(\xi)|^2 d\xi \right) \leq x \cdot \left(\int_0^L |u'(\xi)|^2 d\xi \right).$$

Интегрирование по x приводит к неравенству

$$\int_0^L u^2(x) dx \leq \frac{L^2}{2} \cdot \int_0^L |u'(x)|^2 dx,$$

что доказывает неравенство (4.21).

Далее рассмотрим $u(L) = 0$. При $x \in [0, L]$ имеем

$$u^2(x) = \left(- \int_x^L u'(\xi) d\xi \right)^2 \leq \left(\int_x^L |u'(\xi)| d\xi \right)^2.$$

Применение неравенства Гельдера дает

$$u^2(x) \leq (L-x) \cdot \left(\int_0^x |u'(\xi)|^2 d\xi \right) \leq (L-x) \cdot \left(\int_0^L |u'(\xi)|^2 d\xi \right),$$

а интегрирование по x приводит к неравенству

$$\int_0^L u^2(x) dx \leq \frac{L^2}{2} \cdot \int_0^L |u'(x)|^2 dx,$$

что доказывает неравенство (4.21). \square

Лемма 4.2. Пусть $L > 0$. Если $u \in C^1([0, L])$ удовлетворяет

$$u(0) = 0 \quad \text{или} \quad u(L) = 0,$$

тогда

$$\sup_{x \in [0, L]} |u(x)| \leq \sqrt{L} \left(\int_0^L |u'(x)|^2 dx \right)^{\frac{1}{2}}. \quad (4.22)$$

Доказательство. Опять же, для полноты приводим элементарное доказательство. Пусть $x \in [0, L]$. Если $u(0) = 0$, то по основной теореме анализа и неравенству Гельдера имеем

$$|u(x)| = \left| \int_0^x u'(\xi) d\xi \right| \leq \int_0^L |u'(\xi)| d\xi \leq \sqrt{L} \left(\int_0^L |u'(\xi)|^2 d\xi \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Если $u(L) = 0$, то аналогично

$$|u(x)| = \left| - \int_x^L u'(\xi) d\xi \right| \leq \int_0^L |u'(\xi)| d\xi \leq \sqrt{L} \left(\int_0^L |u'(\xi)|^2 d\xi \right)^{\frac{1}{2}}.$$

Таким образом, мы получаем неравенство (4.22). \square

Для начала, мы имеем следующий результат об устойчивости в L^2 .

Теорема 4.2. Если

$$\frac{2u_0}{v_0} \beta \leq \mu, \quad \frac{2u_0}{v_0} \beta \leq D, \quad (4.23)$$

$$4a \leq C_p \mu, \quad 4a \leq C_p D + d, \quad (4.24)$$

то существует число $A > 0$ такое, что

$$\int_0^L (u^2(x, t) + v^2(x, t)) dx \leq e^{-At} \int_0^L (u^2(x, 0) + v^2(x, 0)) dx \quad (4.25)$$

для всех $t \geq 0$. Следовательно, стационарное состояние (u_0, v_0) системы (4.1) линейно устойчиво относительно L^2 -нормы на интервале $[0, L]$.

Доказательство. Умножив уравнение (4.17а) на u и уравнение (4.17б) на v и проинтегрировав по x на $(0, L)$, получим

$$\begin{aligned} \frac{\tau}{2} \frac{d}{dt} \int_0^L u^2 dx + \frac{u_0}{v_0} \beta \int_0^L u \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} dx - \frac{\mu}{2} \int_0^L u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} dx &= 0, \\ \frac{\tau}{2} \frac{d}{dt} \int_0^L v^2 dx - \frac{D}{2} \int_0^L v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} dx - a \int_0^L v u dx + d \int_0^L v^2 dx &= 0. \end{aligned}$$

Интегрирование по частям и сложение обоих уравнений дает

$$\begin{aligned} & \frac{\tau}{2} \frac{d}{dt} \left(\int_0^L u^2 dx + \int_0^L v^2 dx \right) + \frac{\mu}{4} \int_0^L \left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx - \frac{u_0}{v_0} \beta \int_0^L \frac{\partial u}{\partial x} \frac{\partial v}{\partial x} dx + \frac{D}{4} \int_0^L \left(\frac{\partial v}{\partial x} \right)^2 dx + \\ & + \frac{\mu}{4} \int_0^L \left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx + \frac{D}{4} \int_0^L \left(\frac{\partial v}{\partial x} \right)^2 dx - a \int_0^L v u dx + d \int_0^L v^2 dx = 0. \end{aligned} \quad (4.26)$$

По условию (4.23) и неравенству Гельдера

$$\begin{aligned} & \frac{\mu}{4} \int_0^L \left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx - \frac{u_0}{v_0} \beta \int_0^L \frac{\partial u}{\partial x} \frac{\partial v}{\partial x} dx + \frac{D}{4} \int_0^L \left(\frac{\partial v}{\partial x} \right)^2 dx \geq \\ & \geq \frac{1}{2} \frac{u_0}{v_0} \beta \left(\sqrt{\int_0^L \left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx} - \sqrt{\int_0^L \left(\frac{\partial v}{\partial x} \right)^2 dx} \right)^2 \geq 0. \end{aligned}$$

Таким образом, мы получаем

$$\frac{\tau}{2} \frac{d}{dt} \left(\int_0^L u^2 dx + \int_0^L v^2 dx \right) + \frac{\mu}{4} \int_0^L \left(\frac{\partial u}{\partial x} \right)^2 dx + \frac{D}{4} \int_0^L \left(\frac{\partial v}{\partial x} \right)^2 dx - a \int_0^L v u dx + d \int_0^L v^2 dx \leq 0.$$

Применяя неравенство Пуанкаре (4.20), получаем

$$\begin{aligned} & \frac{\tau}{2} \frac{d}{dt} \left(\int_0^L u^2 dx + \int_0^L v^2 dx \right) + \frac{C_p \mu}{8} \int_0^L u^2 dx + \left(\frac{C_p D}{8} + \frac{7d}{8} \right) \int_0^L v^2 dx + \\ & + \frac{C_p \mu}{8} \int_0^L u^2 dx - a \int_0^L v u dx + \left(\frac{C_p D}{8} + \frac{d}{8} \right) \int_0^L v^2 dx \leq 0. \end{aligned}$$

По условию (4.24) и неравенству Гельдера находим

$$\frac{C_p \mu}{8} \int_0^L u^2 dx - a \int_0^L v u dx + \left(\frac{C_p D}{8} + \frac{d}{8} \right) \int_0^L v^2 dx \geq \frac{1}{2} a \left(\sqrt{\int_0^L u^2 dx} - \sqrt{\int_0^L v^2 dx} \right)^2 \geq 0.$$

Отсюда следует, что

$$\frac{\tau}{2} \frac{d}{dt} \left(\int_0^L u^2 dx + \int_0^L v^2 dx \right) + \frac{C_p \mu}{8} \int_0^L u^2 dx + \left(\frac{C_p D}{8} + \frac{7d}{8} \right) \int_0^L v^2 dx \leq 0. \quad (4.27)$$

Обозначая $C = \min \left\{ \frac{C_p \mu}{4}, \frac{C_p D}{4} + \frac{7d}{4} \right\}$, из уравнения (4.27) получим

$$\tau \frac{d}{dt} I(t) + CI(t) \leq 0,$$

где $I(t) = \int_0^L u^2(x, t) dx + \int_0^L v^2(x, t) dx$.

По неравенству Гронуолла находим

$$I(t) \leq I(0) e^{-\frac{C}{\tau} t}$$

для всех $t \geq 0$. Таким образом, получаем (4.25). □

Далее покажем устойчивость в H^1 и L^∞ .

Теорема 4.3. Пусть верны (4.23) и (4.24). Тогда

$$\int_0^L (u_x^2(x, t) + v_x^2(x, t)) dx \leq M_0^2 e^{-Bt} \quad \text{для всех } t \geq 0, \quad (4.28)$$

где $B = a/\tau$ и

$$M_0 = \int_0^L (u_x^2(x, 0) + v_x^2(x, 0)) dx.$$

Следовательно, для всех $t \geq 0$ имеем

$$\sup_{x \in [0, L]} |u(x, t)| + \sup_{x \in [0, L]} |v(x, t)| \leq 2\sqrt{L} M_0 e^{-\frac{Bt}{2}}. \quad (4.29)$$

Таким образом, стационарное состояние (u_0, v_0) системы (4.1) линейно устойчиво относительно L^∞ -нормы на интервале $[0, L]$.

Доказательство. Умножая уравнение (4.17а) на $-u_{xx}$ и уравнение (4.17б) на $-v_{xx}$ и интегрируя по x на $(0, L)$, используя граничные условия (4.18) и (4.19), мы имеем

$$\frac{\tau}{2} \frac{d}{dt} \int_0^L u_x^2 dx + \frac{\mu}{2} \int_0^L u_{xx}^2 dx - \frac{u_0}{v_0} \beta \int_0^L u_{xx} v_{xx} dx = 0, \quad (4.30)$$

$$\frac{\tau}{2} \frac{d}{dt} \int_0^L v_x^2 dx + \frac{D}{2} \int_0^L v_{xx}^2 dx - a \int_0^L u_x v_x dx + d \int_0^L v_x^2 dx = 0. \quad (4.31)$$

В силу неравенства Коши

$$|u_{xx} v_{xx}| \leq \frac{1}{2} (u_{xx}^2 + v_{xx}^2), \quad |u_x v_x| \leq \frac{1}{2} (u_x^2 + v_x^2). \quad (4.32)$$

Суммируя уравнения (4.30) и (4.31) и используя (4.32), получаем

$$\begin{aligned} & \tau \frac{d}{dt} \left(\int_0^L u_x^2 dx + \int_0^L v_x^2 dx \right) + \left(\mu - \frac{u_0}{v_0} \beta \right) \int_0^L u_{xx}^2 dx + \left(D - \frac{u_0}{v_0} \beta \right) \int_0^L v_{xx}^2 dx - \\ & - a \int_0^L u_x^2 dx + (2d - a) \int_0^L v_x^2 dx \leq 0. \end{aligned}$$

Применяя неравенство Пуанкаре к u_x и v_x с граничными условиями $u_x(L, t) = v_x(L, t) = 0$, получаем

$$\int_0^L u_{xx}^2(x, t) dx \geq C_p \int_0^L u_x^2(x, t) dx, \quad \int_0^L v_{xx}^2(x, t) dx \geq C_p \int_0^L v_x^2(x, t) dx.$$

Отметим, что

$$\mu - \frac{u_0}{v_0} \beta > 0, \quad D - \frac{u_0}{v_0} \beta > 0.$$

Следовательно,

$$\tau \frac{d}{dt} \left(\int_0^L u_x^2 dx + \int_0^L v_x^2 dx \right) + \left(\mu C_p - \frac{u_0 C_p}{v_0} \beta - a \right) \int_0^L u_x^2 dx + \left(D C_p + 2d - \frac{u_0 C_p}{v_0} \beta - a \right) \int_0^L v_x^2 dx \leq 0.$$

Имеем

$$\mu C_p - \frac{u_0 C_p}{v_0} \beta - a \geq \mu C_p - \frac{1}{2} \mu C_p - a = \frac{1}{2} \mu C_p - a \geq 2a - a = a,$$

$$DC_p + 2d - \frac{u_0 C_p}{v_0} \beta - a \geq DC_p + 2d - \frac{1}{2} DC_p - a = \frac{1}{2} (DC_p + d) + \frac{3}{2} d - a \geq 2a - a = a.$$

Следовательно, мы получаем

$$\tau \frac{d}{dt} \int_0^L (u_x^2 + v_x^2) dx + a \int_0^L (u_x^2 + v_x^2) dx \leq 0.$$

По неравенству Гронуолла находим

$$I(t) \leq I(0) e^{-\frac{a}{\tau} t} \quad \text{для всех } t \geq 0,$$

где $I(t) = \int_0^L (u_x^2(x, t) + v_x^2(x, t)) dx$. Таким образом, получаем (4.28).

Тогда оценка (4.29) следует из неравенства (4.22). \square

Используя лемму 4.1, условия устойчивости (4.23) и (4.24) можно переписать в виде

$$\frac{v_0}{2u_0} \frac{\mu}{\beta} \geq 1 \quad \text{и} \quad \frac{v_0}{2u_0} \frac{D}{\beta} \geq 1, \quad (4.33a)$$

$$\frac{\mu}{2aL^2} \geq 1 \quad \text{и} \quad \frac{D}{2aL^2} + \frac{d}{2a} \geq 1. \quad (4.33b)$$

Первое условие (4.33a) указывает на то, что μ и D должны быть велики для привлечения бактерий к аттрактору. Это имеет смысл, поскольку амёбу привлекает высокая концентрация субстрата. Поскольку большое значение D сглаживает высокую концентрацию, это приводит к небольшому притяжению β к субстрату. Кроме того, большое значение μ противодействует скоплению бактерий и направляет их в сторону присутствия химического субстрата.

С другой стороны, второе условие (4.33b) показывает, что для стабильного состояния μ и D должны быть больше, чем производительность a . Кроме того, необходимо быстрое уменьшение концентрации субстрата d , чтобы перевесить производство a . И, наконец, размер области L должен быть достаточно мал, чтобы диффузия бактерий и субстрата могла распространиться по всему пространству.

5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой работе показан способ применения модели броуновского движения Эйнштейна для вывода хемотаксической системы типа Келлера—Сегеля. Обе системы с ограниченным и неограниченным субстратом имеют решения в виде бегущей полосы. Анализ линейной устойчивости показывает, что небольшое значение D и/или μ по сравнению с производством субстрата провоцирует агрегацию или неустойчивость системы. С другой стороны, ожидается, что хемотаксическая аттракция клетки должна быть выше для устойчивости системы. Уменьшение концентрации субстрата также дает устойчивость. Наконец, большая длина области способствует неустойчивости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Adler J. Effect of amino acids and oxygen on chemotaxis in escherichia coli// J. Bacteriology. — 1966. — 92, № 1. — С. 121–129.
2. Belopolskaya Y. I. Stochastic models of chemotaxis processes// J. Math. Sci. (N. Y.). — 2020. — 251, № 1. — С. 1–14.
3. Carrillo J. A., Li J., Wang Zh. Boundary spike-layer solutions of the singular Keller—Segel system: existence and stability// Proc. Lond. Math. Soc. (3). — 2021. — 122, № 1. — С. 42–68.
4. Chavanis P. H. A stochastic Keller—Segel model of chemotaxis// Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul. — 2010. — 15, № 1. — С. 60–70.
5. Davis P. N., van Heijster P., Marangell R. Absolute instabilities of travelling wave solutions in a Keller—Segel model// Nonlinearity. — 2017. — 30, № 11. — С. 4029–4061.
6. Einstein A. Uber die von der molekularkinetischen theorie der warme geforderte bewegung von in ruhenden flussigkeiten suspendierten teilchen// Ann. Phys. Leipzig. — 1905. — 322. — С. 549–560.
7. Fu S., Huang G., Adam B. Instability in a generalized multi-species Keller—Segel chemotaxis model// Comput. Math. Appl. — 2016. — 72, № 9. — С. 2280–2288.

8. *Gobbetti M., De Angelis M., Di Cagno R., Minervini F., Limitone A.* Cell-cell communication in food related bacteria// *Int. J. Food Microbiology.* — 2007. — 120, № 1-2. — С. 34–45.
9. *Ibragimov A., Peace A.* Light driven interactions in spatial predator-prey chemotaxis model in the presence of chemical agent// *J. Pure Appl. Math.* — 2022. — 2, № 1. — С. 222–244.
10. *Keller E. F., Segel L. A.* Traveling bands of chemotactic bacteria: A theoretical analysis// *J. Theor. Biol.* — 1971. — 30, № 2. — С. 235–248.
11. *Li Yi, Li Yong, Wu Y., Zhang H.* Spectral stability of bacteria pulses for a Keller–Segel chemotactic model// *J. Differ. Equ.* — 2021. — 304. — С. 229–286.
12. *Qiao Q.* Traveling waves and their spectral instability in volume-filling chemotaxis model// *J. Differ. Equ.* — 2024. — 382. — С. 77–96.
13. *Romanczuk P., Erdmann U., Engel H., Schimansky-Geier L.* Beyond the Keller–Segel model: Microscopic modelling of bacterial colonies// *Eur. Phys. J. Spec. Topics.* — 2008. — 157. — С. 61–77.
14. *Skorokhod A.* Basic principles and applications of probability theory. — Berlin–Heidelberg: Springer, 2005.
15. *Stevens A.* The derivation of chemotaxis equations as limit dynamics of moderately interacting stochastic many-particle systems// *SIAM J. Appl. Math.* — 2000. — 61, № 1. — С. 183–212.
16. *Stevens A., Othmer H. G.* Aggregation, blowup, and collapse: the abc’s of taxis in reinforced random walks// *SIAM J. Appl. Math.* — 1997. — 57, № 4. — С. 1044–1081.
17. *Tindall M., Maini P., Porter S., Armitage J.* Overview of mathematical approaches used to model bacterial chemotaxis II: bacterial populations// *Bull. Math. Biol.* — 2008. — 70, № 6. — С. 1570–607.
18. *Tomasevic M., Talay D.* A new McKean–Vlasov stochastic interpretation of the parabolic-parabolic Keller–Segel model: The one-dimensional case// *Bernoulli.* — 2020. — 26, № 2. — С. 1323–1353.
19. *Wang Q., Yan J., Gai C.* Qualitative analysis of stationary Keller–Segel chemotaxis models with logistic growth// *Z. Angew. Math. Phys.* — 2016. — 67, № 3. — 51.

Р. Ислам

Техасский технологический университет, Лаббок, США

А. Ибрагимов

Техасский технологический университет, Лаббок, США

Институт проблем нефти и газа РАН, Москва, Россия

E-mail: akif.ibragimov@ttu.edu

UDC 517.958

DOI: 10.22363/2413-3639-2024-70-2-253-277

EDN: YJBKVV

Class of Keller–Segel Chemotactic Systems Based on Einstein Method of Brownian Motion Modeling

R. Islam¹ and A. Ibragimov^{1,2}

¹*Texas Tech University, Lubbock, USA*

²*Institute of Oil and Gas Problems of the RAS, Moscow, Russia*

Abstract. We study the movement of the living organism in a band form towards the presence of chemical substrates based on a system of partial differential evolution equations. We incorporate Einstein’s method of Brownian motion to deduce the chemotactic model exhibiting a traveling band. It is the first time that Einstein’s method has been used to motivate equations describing the mutual interaction of the chemotactic system. We have shown that in the presence of limited and unlimited substrate, traveling bands are achievable and it has been explained accordingly. We also study the stability of the constant steady states for the system. The linearized system about a constant steady state is obtained under the mixed Dirichlet and Neumann boundary conditions. We are able to find explicit conditions for linear instability. The linear stability is established with respect to the L^2 -norm, H^1 -norm, and L^∞ -norm under certain conditions.

Keywords: chemotactic model, Einstein’s method of Brownian motion, traveling band.

Conflict-of-interest. The authors declare no conflicts of interest.

Acknowledgments and funding. We thank Prof. Dr. Luan Hoang for his contributions in to writing out theorems 3.2 and 3.3 and stimulating discussion. The research was supported by the state assignment of the Institute of Oil and Gas Problems of the RAS, project 122022800272-4.

For citation: R. Islam, A. Ibragimov, “Class of Keller–Segel Chemotactic Systems Based on Einstein Method of Brownian Motion Modeling,” *Sovrem. Mat. Fundam. Napravl.*, 2024, vol. **70**, No. 2, 253–277. <http://doi.org/10.22363/2413-3639-2024-70-2-253-277>

REFERENCES

1. J. Adler, “Effect of amino acids and oxygen on chemotaxis in escherichia coli,” *J. Bacteriol.*, 1966, **92**, No. 1, 121–129.
2. Y. I. Belopolskaya, “Stochastic models of chemotaxis processes,” *J. Math. Sci. (N. Y.)*, 2020, **251**, No. 1, 1–14.
3. J. A. Carrillo, J. Li, and Zh. Wang, “Boundary spike-layer solutions of the singular Keller–Segel system: existence and stability,” *Proc. Lond. Math. Soc. (3)*, 2021, **122**, No. 1, 42–68.
4. P. H. Chavanis, “A stochastic Keller–Segel model of chemotaxis,” *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul.*, 2010, **15**, No. 1, 60–70.
5. P. N. Davis, P. van Heijster, and R. Marangell, “Absolute instabilities of travelling wave solutions in a Keller–Segel model,” *Nonlinearity*, 2017, **30**, No. 11, 4029–4061.
6. A. Einstein, “Über die von der molekularkinetischen theorie der warme geforderte bewegung von in ruhenden flussigkeiten suspendierten teilchen,” *Ann. Phys. Leipzig*, 1905, **322**, 549–560.
7. S. Fu, G. Huang, and B. Adam, “Instability in a generalized multi-species Keller–Segel chemotaxis model,” *Comput. Math. Appl.*, 2016, **72**, No. 9, 2280–2288.



8. M. Gobetti, De M. Angelis, Di R. Cagno, F. Minervini, and A. Limitone, “Cell–cell communication in food related bacteria,” *Int. J. Food Microbiol.*, 2007, **120**, No. 1-2, 34–45.
9. A. Ibragimov and A. Peace, “Light driven interactions in spatial predator–prey chemotaxis model in the presence of chemical agent,” *J. Pure Appl. Math.*, 2022, **2**, No. 1, 222–244.
10. E. F. Keller and L. A. Segel, “Traveling bands of chemotactic bacteria: A theoretical analysis,” *J. Theor. Biol.*, 1971, **30**, No. 2, 235–248.
11. Yi Li, Yong Li, Y. Wu, and H. Zhang, “Spectral stability of bacteria pulses for a Keller–Segel chemotactic model,” *J. Differ. Equ.*, 2021, **304**, 229–286.
12. Q. Qiao, “Traveling waves and their spectral instability in volume-filling chemotaxis model,” *J. Differ. Equ.*, 2024, **382**, 77–96.
13. P. Romanczuk, U. Erdmann, H. Engel, and L. Schimansky-Geier, “Beyond the Keller–Segel model: Microscopic modelling of bacterial colonies,” *Eur. Phys. J. Spec. Topics*, 2008, **157**, 61–77.
14. A. Skorokhod, *Basic principles and applications of probability theory*, Springer, Berlin–Heidelberg, 2005.
15. A. Stevens, “The derivation of chemotaxis equations as limit dynamics of moderately interacting stochastic many-particle systems,” *SIAM J. Appl. Math.*, 2000, **61**, No. 1, 183–212.
16. A. Stevens and H. G. Othmer, “Aggregation, blowup, and collapse: the abc’s of taxis in reinforced random walks,” *SIAM J. Appl. Math.*, 1997, **57**, No. 4, 1044–1081.
17. M. Tindall, P. Maini, S. Porter, and J. Armitage, “Overview of mathematical approaches used to model bacterial chemotaxis II: bacterial populations,” *Bull. Math. Biol.*, 2008, **70**, No. 6, 1570–607.
18. M. Tomasevic and D. Talay, “A new McKean–Vlasov stochastic interpretation of the parabolic-parabolic Keller–Segel model: The one-dimensional case,” *Bernoulli*, 2020, **26**, No. 2, 1323–1353.
19. Q. Wang, J. Yan, and C. Gai, “Qualitative analysis of stationary Keller–Segel chemotaxis models with logistic growth,” *Z. Angew. Math. Phys.*, 2016, **67**, No. 3, 51.

R. Islam

Texas Tech University, Lubbock, USA

A. Ibragimov

Texas Tech University, Lubbock, USA

Institute of Oil and Gas Problems of the RAS, Moscow, Russia