

# КОРОТКОВОЛНОВАЯ СТАБИЛИЗАЦИЯ ПРОСТРАНСТВЕННЫХ СТРУКТУР В СИСТЕМЕ С НЕЛИНЕЙНОЙ КРОСС-ДИФФУЗИЕЙ

А. Б. Моргулис<sup>1</sup>, К. Ильин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> — Южный математический институт — филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального научного центра «Владикавказский научный центр Российской академии наук», и Институт математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Воровича Южного федерального университета;

<sup>2</sup> — Отделение математики Йоркского университета

Поступила в редакцию 19.01.2017 г.

**Аннотация.** В данной статье мы изучаем коротковолновую стабилизацию кросс-диффузионной системы типа Патлака-Келлера-Сегеля (PKS). Хорошо известно, что динамика таких систем может стать довольно сложной благодаря дестабилизации и бифуркациям более простых режимов. Однако такие переходы (насколько нам известно) изучались только для однородных равновесий однородных (то есть, трансляционно-инвариантных) PKS-систем. В настоящей статье мы избавляемся от этой инвариантности, предполагая, что система способна реагировать на внешний сигнал. Мы исследуем влияние коротковолнового сигнала с использованием гомогенизации. Гомогенизированная система демонстрирует экспоненциальное уменьшение кросс-диффузионного транспорта в ответ на увеличение уровня внешнего сигнала. Такая потеря кросс-диффузионной подвижности, в свою очередь, стабилизирует примитивные квазиравновесия и в значительной степени предотвращает возникновение более сложных нестационарных структур.

**Ключевые слова:** кросс-диффузия, хемотаксис, системы Патлака-Келлера-Сегеля, гомогенизация, устойчивость, бифуркация.

## SHORT WAVELENGTH STABILIZATION OF SPATIAL STRUCTURES IN A SYSTEM WITH NONLINEAR CROSS-DIFFUSION

A. B. Morgulis, K. I. Ilin

**Abstract.** In this paper, we study the short-wave stabilization of a cross-diffusion system of Patlac-Keller-Segel type (PKS). It is well known that the dynamics of such systems can become rather complex due to the destabilization and bifurcation of simpler regimes. However, such transitions (as far as we know) were studied only for homogeneous equilibria of homogeneous (i.e. translational invariant) PKS systems. In this article we get rid of this invariance by assuming that the system is capable of the reacting to an external signal. We investigate the effect of the shortwave signal using some kind of homogenization. The homogenized system evinces an exponential reduction of cross-diffusive transport in response to the increase in the external signal level. Such loss of the cross-diffusion motility, in turn, stabilizes primitive quasi-equilibria and prevents the occurrence of more complex unsteady regimes to a great extent.

**Keywords:** cross-diffusion, chemotaxis, Patlac-Keller-Segel systems, homogenization, stability, bifurcation.

## ВВЕДЕНИЕ

Таксис обычно определяется как способность биологического вещества реагировать на другое вещество, называемое стимулом или сигналом, направленным движением в макроскопическом масштабе. В частности, так называемый хемотаксис управляется химическими сигналами. Известная модель Патлака-Келлера-Сегеля (PKS) исходит из предположения о том, что хемотаксический поток субстанции направлен вдоль градиента стимула и в этом смысле представляет собой нелинейную кросс-диффузию. Подход PKS широко используется для моделирования других форм таксиса. Например, стимулом для одного вида («хищник») может быть плотность другого вида («жертва»), или какой-то другой сигнал, генерируемый «жертвой». Им может быть какое-то вещество (феромон), привлекающее или отталкивающее «хищника». Такое взаимодействие видов известно как таксис к жертве (prey-taxis) [1]-[4], [9], [10], [13]. В настоящее время системы PKS и их приложения изучаются весьма широко. Помимо цитированных выше, см., например, статьи [5], [6], [7], [8], [11], [14], а также имеющиеся в них ссылки.

Хорошо известно, что динамика систем PKS может стать довольно сложной благодаря дестабилизации и бифуркациям более простых режимов. Однако такие переходы (насколько нам известно) изучались только для однородных (т. е. трансляционно инвариантных) систем, где в роли «постых режимов» выступают однородные равновесия<sup>1)</sup> [5], [6], [7], [10], [11], [12]. Влияние пространственно-временной неоднородности до сих пор редко рассматривается в литературе. Мы можем указать лишь статьи [14], [15], [16]. В последней из них моделируется влияния рельефа местности на пространственно распределенное живое сообщество с помощью гомогенизации реакционно-диффузионной системы со скачками коэффициентов в точках измельчающейся сетки. В двух первых статьях рассматриваются вопросы глобальной ограниченности решений.

В настоящей статье рассматривается система без трансляционной инвариантности. Эта система является результатом добавления внешнего сигнала к модели, первоначально предложенной в [5], [6] для сообщества хищников-жертв с таксисом хищника к жертве. Точнее, мы предполагаем, что, помимо сигнала, генерируемого жертвой, хищники способны воспринимать какой-то другой сигнал, генерируемый вне сообщества, например, неоднородностью окружающей среды, которая может быть обусловлена распределением температуры, солёности, рельефа местности и т. д.

Система, введенная в [5], [6], является, пожалуй, самой простой системой типа PKS, способной переходить от однородных равновесий к автоколебательным волновым движениям через локальную бифуркацию. Здесь мы подчеркиваем, что этот переход связан не с кинетикой хищников, а только с таксисом. Именно поэтому данная система представляется наиболее подходящей для первичного изучения влияния неоднородности на такие переходы в PKS-системах. Здесь мы сосредоточимся на коротковолновых сигналах, которые исследуем с помощью метода гомогенизации, см., например [17]-[18]. Гомогенизированная система оказывается очень похожей на однородную, и они совпадают, когда внешний сигнал выключен. Его включение вызывает дополнительный дрейф хищников, что приводит к снижению подвижности последних. Именно, эффективная подвижность хищника уменьшается экспоненциально по сравнению с однородной системой в ответ на увеличение уровня сигнала. Потеря подвижности в значительной степени препятствует возникновению волн и резко стабилизирует примитивные квазиравновесия, полностью навязанные внешним сигналом. Этот факт можно интерпретировать так: необходимость реагировать на интенсивные мелкомасштабные колебания окружающей среды лишает хищников способности эффективно преследовать до-

---

<sup>1)</sup> в таком равновесии распределения всех видов однородны

бычу, что можно рассматривать как своего рода дезориентацию.

В настоящей заметке мы даем краткое изложение намеченных выше результатов. Подробное изложение см. в [19].

## 1. ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

При надлежащем обезразмеривании, рассматриваемая система имеет вид

$$\partial_t u = \partial_x(\kappa q + f) - \nu u + \delta_u \partial_x^2 u; \quad (1)$$

$$\partial_t p = \partial_x(\delta_p \partial_x p - pu); \quad (2)$$

$$\partial_t q = q(1 - q - p) + \delta_q \partial_x^2 q. \quad (3)$$

где  $p, q$  — концентрации хищников и жертв, соответственно,  $u$  — адвективная скорость хищников,  $f$  — внешний сигнал,  $\delta_p, \delta_q, \delta_u, \kappa, \sigma, \nu$  — числовые параметры<sup>2)</sup>.

Как видно из уравнения (2), вклады от рождаемости и смертности хищников в кинетику системы считаются пренебрежимыми, а кинетика жертв подчиняется логистическому закону и закону Лотка-Вольтерра. Функция  $f = f(x, t)$  предполагается заданной. При  $f = \text{const}$  получается однородная версия системы, введенная в [5], [6].

Как отмечено в [10], подстановка  $u = \kappa \partial_x \varphi$  преобразует систему (1) - (3) в систему, состоящую из уравнения (3) и следующих двух уравнений

$$\partial_t \varphi = q + \kappa^{-1} f - \nu \varphi + \delta_u \partial_x^2 \varphi; \quad \partial_t p = \partial_x(\delta_p \partial_x p - \kappa p \partial_x \varphi) \quad (4)$$

Система (3), (4) — система типа PKS с так называемым непрямым таксисом (indirect taxis), [13], [9], где потенциал скорости  $\varphi$  играет роль сигнала, генерируемого жертвой, и с внешним сигналом  $f$  [14]; коэффициент  $\kappa$  играет роль коэффициента подвижности хищников. Наша цель — исследовать случай коротковолнового внешнего сигнала. С этой целью в уравнении (1) полагаем

$$f = f(x, t, \xi, \tau), \quad \xi = \omega x, \quad \tau = \omega t, \quad \omega \gg 1 \quad (5)$$

считаем, что коэффициенты диффузии величин  $u$  и  $p$  — порядка длины волны, так что

$$\delta_u = \nu_1 \omega^{-1}, \quad \delta_p = \nu_2 \omega^{-1}, \quad \nu_1 > 0, \quad \nu_2 > 0. \quad (6)$$

Прежде чем перейти к гомогенизации системы при  $\omega \rightarrow +\infty$ , приведем некоторые сведения об однородной версии системы (1)–(3) (где  $f = 0$ ), установленные, в основном, в [5], [6]. Их изложение необходимо для последующего сравнения с гомогенизированной системой.

## 2. ОДНОРОДНАЯ СРЕДА

Семейство однородных равновесий однородной системы (1) - (3) имеет вид

$$p \equiv p_e, \quad q \equiv q_e, \quad u = 0, \quad p_e = \text{const} > 0, \quad q_e = \text{const} > 0, \quad p_e + q_e = 1 \quad (7)$$

Здесь нормированная плотность хищников,  $p_e$ , играет роль параметра семейства. Линеаризация однородной системы (1) - (3) вблизи равновесия семейства (7) с данной плотностью  $p_e$  имеет вид

$$\partial_t u + \nu u - \kappa \partial_x q = \delta_u \partial_x^2 u, \quad (8)$$

$$\partial_t p + p_e \partial_x u = \delta_p \partial_x^2 q; \quad (9)$$

$$\partial_t q + q_e(p + q) = \delta_q \partial_x^2 q; \quad (10)$$

$$p_e + q_e = 1.$$

<sup>2)</sup> Параметр  $\kappa$  в уравнении (1) может быть нормирован на единицу выбором масштаба длины.

Разыскиваем собственные моды малых возмущений этого равновесия в виде

$$(\hat{u}, \hat{p}, \hat{q}) \exp(i\alpha x + \lambda t), \lambda = \lambda(\alpha) \in \mathbb{C}, \alpha \in \mathbb{R} \quad (11)$$

Мы говорим, что собственная мода (11) устойчива (неустойчива, нейтральна), если действительная часть  $\lambda$  отрицательна (положительна, равна нулю). Рассмотрим возникновение неустойчивых мод (11), то есть, трансверсальное пересечение гладким семейством собственных чисел  $\lambda$  мнимой оси при изменении параметров задачи вдоль некоторого гладкого пути в пространстве параметров  $p_e, \alpha, \kappa, \nu, \delta_u, \delta_p, \delta_q$ . Если такое пересечение происходит в ненулевой точке мнимой оси, говорят о колебательной неустойчивости, иначе – о монотонной.

С целью отсеечения излишних вырождений вводим ограничения

$$\alpha \neq 0, 0 < p_e < 1, \nu(\delta_p + \delta_u + \delta_q) > 0. \quad (12)$$

Заметим, что любое равновесие семейства (7) имеет собственную моду (11) с  $\lambda = \alpha = 0$ , но это не приводит к длинноволновой неустойчивости.

Известно, что возникновение неустойчивости в семействе равновесий сопровождается ответвлением от него вторичных режимов движения, см. [23]-[25]. Если при этом нет дополнительных вырождений, и неустойчивость монотонная, то ответвляются равновесия, если колебательная – предельные циклы (бифуркация Пуанкаре Андронова-Хопфа); в случае дополнительного вырождения, такого, например, как кратность нейтрального спектра, имеют место более сложные бифуркации, см. [23], [24], [25].

Введем обозначения

$$\beta = \alpha^2, \delta = (\nu, \delta_q, \delta_p, \delta_u),$$

и пусть  $\Pi$  – область в пространстве параметров  $p_e, \beta, \delta$ , высекаемая неравенствами (12). Рассмотрим равновесие (7), заданное параметром  $p_e$ , и соответствующие собственные моды (11) с  $\alpha = \sqrt{\beta}$ . Найдётся функция

$$\kappa_c = \kappa_c(p_e, \beta, \delta)$$

аналитическая в  $\Pi$  и такая, что

- (i) каждая из указанных собственных мод устойчива при  $\kappa < \kappa_c(p_e, \beta, \delta)$ ;
- (ii) имеется неустойчивая мода при  $\kappa > \kappa_c(p_e, \beta, \delta)$ ;
- (iii) имеется две комплексно сопряжённых нейтральных собственных моды  $\lambda \neq 0$  при  $\kappa = \kappa_c(p_e, \beta, \delta)$ .

Таким образом, колебательная неустойчивость наступает всякий раз, когда путь в области  $\Pi \times (0, \infty)$  (где  $(0, \infty) \ni \kappa$ ) трансверсально пересекает график  $\{(p_e, \beta, \delta), \kappa_c(p_e, \beta, \delta)\}$  исключая, быть может, некоторые вырождения.

Отметим, что

$$\min_{0 < p_e < 1, \beta > 0} \kappa_c(p_e, \beta, \delta) = \kappa_*(\delta) > 0 \quad (13)$$

причём строгая положительность нижней грани имеет место для всех  $\delta$ , удовлетворяющих (12). Для всех  $\kappa \in (\kappa_*(\delta), \infty)$  уравнение  $\kappa = \kappa_c(p_e, \beta, \delta)$  определяет гладкую замкнутую кривую в полуполосе  $\{0 < p_e < 1, \beta > 0\}$ , которая стремится к границе этой полуполосы, когда  $\kappa \rightarrow +\infty$  (рис. 1). Как видно из рис. 2, в ответ на увеличение  $p_e$  в семействе (7) возникает колебательная неустойчивость при условии, что  $\kappa > \kappa_*(\delta)$ .

Из результатов [5], [6] вытекает<sup>3)</sup>, что указанная колебательная неустойчивость сопровождается переходом от однородного равновесия к волновым движениям через бифуркацию

<sup>3)</sup> В [5], [6] рассматривается конечная пространственная область. Поэтому масштаб длины фиксирован, а собственные значения и волновые числа собственных мод (11) заполняют определенные дискретные подмножества непрерывных спектров, описанных выше.

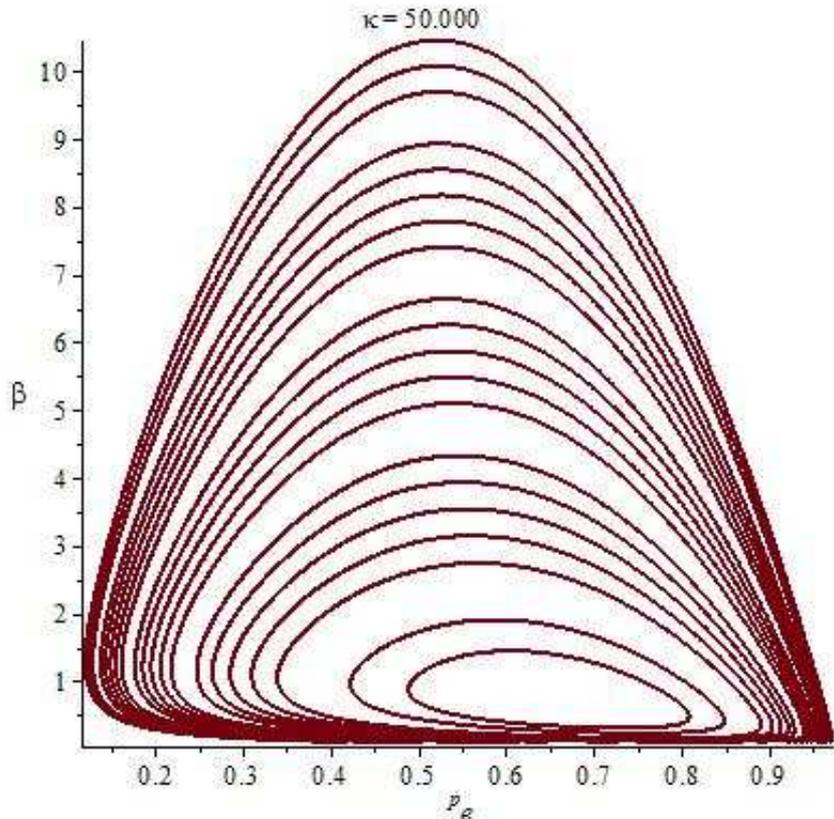


Рис. 1. Типичная картина кривых  $\kappa_c(p_e, \beta, \delta) = \kappa \in (15.12..50.0)$  при  $\delta = (1, 1, 0, 0)$ . При данном  $\kappa$  область неустойчивости лежит внутри кривой  $\kappa_c = \kappa$ . Когда  $\kappa \rightarrow +\infty$ , область, ограниченная этой кривой расширяется, и стремится заполнить всю полуплоску  $\{0 < p_e < 1, \beta > 0\}$ .

Пуанкаре Андронова-Хопфа. При этом волновая динамика оказывается выгодней равновесия в том смысле, что хищники могут потреблять больше, оставляя при этом больший запас жертв. Пороговым значением подвижности служит  $\kappa_*(\delta) > 0$ . Если  $\kappa < \kappa_*(\delta)$ , то колебательная неустойчивость однородного равновесия и сопровождающая ее бифуркация невозможны, каковы бы ни были значения плотности хищников и длины волн возмущений. Таким образом, слабая подвижность хищника влечет абсолютную стабилизацию однородного равновесия, и не дает сообществу приспособиться к дефициту ресурса.

Переходы, аналогичные описанному, в более общих однородных системах типа PKS изучались в [7], [10], [11].

### 3. КОРОТКОВОЛНОВАЯ АСИМПТОТИКА

В дальнейшем функции от  $(\xi, \eta)$ , понимаются как функции на двумерном торе  $\mathbb{T}^2$ . Вводим усреднение

$$\langle g \rangle = \frac{1}{4\pi} \int_0^{2\pi} \int_0^{2\pi} g(x, t, \xi, \eta) d\xi d\eta.$$

Рассмотрим систему (1) - (3) с коротковолновым внешним сигналом (5). Асимптотика отклика

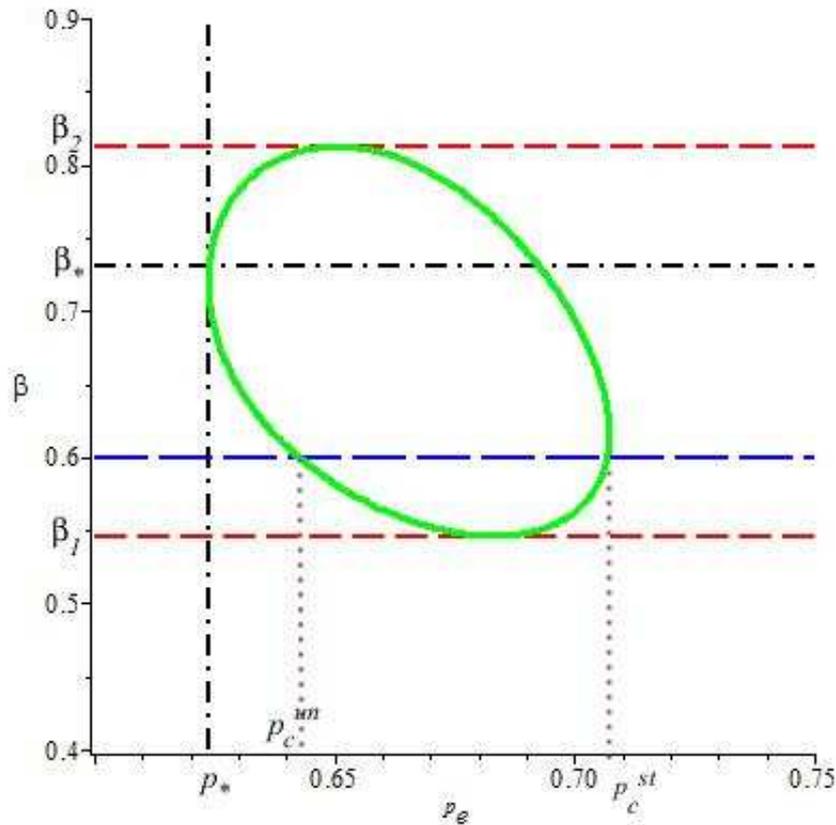


Рис. 2. Критическая кривая при  $\delta = (1,1,0,0)$   $\kappa = 13.56$ ; прочие значения:  $p_* \approx 0.624$ ;  $p_c^{un} \approx 0.642$ ,  $p_c^{st} \approx 0.707$ ,  $\beta_1 \approx 0.546$ ,  $\beta_2 \approx 0.812$ . Область неустойчивости – внутри кривой. Таким образом, при данном  $\kappa$  неустойчивые моды существуют при  $p \in (p_*, p^*) \subset (0,1)$  ( $p^*$  на рисунке не показано), и для любого  $p \in (p_*, p^*)$  квадраты волновых числа неустойчивых мод заполняют интервал  $(\beta_*(p), \beta^*(p)) \subset (\beta_1, \beta_2)$ . В частности, путь  $\delta = (1,1,0,0)$ ,  $\beta = 0.6$ , параметризованный значениями  $p_e$ , при возрастании  $p_e$  пересекает график функции  $\kappa_c$  дважды, сперва при  $p_e = p_e^{un}$ , и затем при  $p_e = p_e^{st}$

системы на такой сигнал имеет вид

$$q(x,t) = \bar{q}(x,t) + O(\omega^{-1}), \omega \rightarrow +\infty; \tag{14}$$

$$u(x,t) = \bar{u}(x,t) + \tilde{u}_0(x,t,\tau,\xi) + O(\omega^{-1}), \omega \rightarrow +\infty; \tag{15}$$

$$p(x,t) = \bar{p}(x,t)P(x,t,\tau,\xi) + O(\omega^{-1}), \omega \rightarrow +\infty, \tag{16}$$

где  $\xi = \omega x$  и  $\tau = \omega t$ ; при этом функции  $\tilde{u}_0$ ,  $P$ ,  $\bar{u}$ ,  $\bar{q}$  и  $\bar{p}$  определяются из уравнений

$$\partial_\tau \tilde{u}_0 = \partial_\xi (\sigma f + \nu_1 \partial_\xi \tilde{u}_0); \langle \tilde{u}_0 \rangle = 0, \tag{17}$$

$$\partial_\tau P = \partial_\xi (\nu_2 \partial_\xi P - P(\bar{u} + \tilde{u}_0)), \langle P \rangle = 1; \tag{18}$$

$$\partial_t \bar{u} = \partial_x (\kappa \bar{q} + \sigma \bar{f}) - \nu \bar{u}; \bar{f} = \langle f \rangle \tag{19}$$

$$\partial_t \bar{p} + \partial_x (\bar{p}(\bar{u} + \langle \tilde{u}_0 P \rangle)) = 0; \tag{20}$$

$$\bar{q}_t = \bar{q}(1 - \bar{p} - \bar{q}) + \delta_q \partial_x^2 \bar{q}; \tag{21}$$

причём уравнения (17) и (18) рассматриваются на  $\mathbb{T}^2$ . Как видно из уравнения (20), имеется дополнительный дрейф хищников со скоростью, равной  $\langle \tilde{u}_0 P \rangle$ , и именно он отвечает за эффект коротковолнового сигнала. При данной  $f$ , дрейф однозначно определяется  $\bar{u}$ . Поэтому

уравнения (19), (20) и (21) представляют собой замкнутую систему относительно неизвестных  $\bar{u}$ ,  $\bar{q}$  и  $\bar{p}$ , которые описывают гладкую компоненту отклика системы в главном приближении. Эту систему назовём гомогенизированной.

#### 4. КВАЗИРАВНОВЕСИЯ И ИХ СТАБИЛИЗАЦИЯ

В дальнейшем  $f = f(\xi, \tau)$ . Тогда гомогенизированная система однородна и имеет семейство однородных равновесий (7). В силу формул (14) - (16), каждое равновесие гомогенизированной системы определяет некоторое квазиравновесие – коротковолновый режим, полностью навязанный внешним сигналом и потому стационарный в медленном времени. В наших рассмотрениях квазиравновесия отождествляются с однородными равновесиями гомогенизированной системы.

Линеаризации однородной и гомогенизированной систем около однородного равновесия почти совпадают. Именно, последняя имеет вид

$$\partial_t \bar{u} + \nu \bar{u} - \bar{\kappa} \partial_x \bar{q} = 0; \quad (22)$$

$$\partial_t \bar{p} + p_e \partial_x \bar{u} = 0; \quad (23)$$

$$\partial_t \bar{q} + q_e (\bar{p} + \bar{q}) - \delta_q \partial_x^2 \bar{q} = 0; \quad \text{где} \quad (24)$$

$$\bar{\kappa} = (1 + \mathcal{V}'(f)) \kappa. \quad (25)$$

Здесь  $\mathcal{V}'(f)$  – производная отображения  $\bar{u} \mapsto \langle \tilde{u}_0 P \rangle$ , рассматриваемого как отображение  $\mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$  при фиксированном сигнале  $f$ , так что, при вычислении этого отображения, на  $\bar{u}$  в уравнении (18) следует смотреть как на числовой параметр.

В разделе 2 были параметры системы были подчинены ограничениям (12). Заметим, что эти ограничения не исключают равенств  $\delta_p = \delta_u = 0$ . Таким образом, все утверждения об устойчивости и неустойчивости однородных равновесий однородной системы, сформулированные в разделе 2, распространяются на квазиравновесия, при условии, что подвижность  $\kappa$  заменяется эффективной подвижностью  $\bar{\kappa}$ , вычисляемой по формуле (25). Выразить  $\bar{\kappa}$  явно удаётся при дополнительном предположении

$$f = f(\xi), \quad \langle f \rangle = 0$$

В этом случае

$$\bar{\kappa} = \kappa (\langle e^{-v} \rangle \langle e^v \rangle)^{-1}, \quad v = (\nu_1 \nu_2)^{-1} \partial_\xi^{-2} f,$$

где  $\partial_\xi^{-1}$  – правый обратный к оператору  $\partial_\xi$  на  $\mathbb{T}^2$ .

Если, в частности,  $f = A \sin \xi$ , то

$$\bar{\kappa} = \kappa I_0^{-2} (A (\nu_1 \nu_2)^{-1})$$

где  $I_0$  – модифицированная функция Бесселя первого рода. Как отмечалось в разделе 2, неустойчивость однородного равновесия однородной системы невозможна при  $\kappa < \kappa_*$ . Соответственно, критерий абсолютной стабилизации квазиравновесия имеет вид

$$\kappa I_0^{-2} (A (\nu_1 \nu_2)^{-1}) < \kappa_* |_{\delta_p = \delta_u = 0},$$

где  $I_0$  – модифицированная функция Бесселя первого рода, так что эффективная подвижность хищников, стоящая в левой части этого неравенства, экспоненциально убывает с ростом параметра  $a = A (\nu_1 \nu_2)^{-1}$ , который представляет собой характерную амплитуду внешнего сигнала. Указанное свойство системы – довольно общее. Это вытекает из оценки  $\langle e^{-v} \rangle$  методом Лапласа для  $f = A f_0$ , где  $f_0$  – гладкая периодическая функция, и  $A \rightarrow \infty$ .

## 5. ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Итак, увеличение уровня внешнего сигнала экспоненциально быстро приводит к абсолютной стабилизации квазиравновесий. Заметим, что указанная стабилизация имеет место независимо от того, является ли внешний сигнал привлекающим или отталкивающим хищников. В любом случае сообществу навязывается примитивная коротковолновая структура, хищники разобщаются и теряют способность преследовать жертв. В этом смысле воздействие интенсивного коротковолнового внешнего сигнала дезориентирует сообщество, и оно утрачивает способность к самоорганизации, несмотря на выгоды последней для обоих видов (при переходе к сложной динамике хищники могут потреблять больше и в то же время держать больший запас жертвы, чем в равновесном состоянии).

Механизм дезориентации действует, благодаря возникновению дрейфа Стокса типа<sup>4)</sup> (см. уравнение (20)). Таким образом, дрейф Стокса оказывает стабилизирующее влияние. В этом смысле эффект коротковолнового сигнала подобен эффекту модуляции силы гравитации в механике (перевернутый маятник, конвекция, ... [20], [21]).

Интересно выяснить, насколько стабилизирующий эффект внешнего сигнала зависит от его формы. Этот вопрос приводит к проблеме оптимизации для функционала эффективной подвижности (25) при ограничении  $\langle f^2 \rangle = 1$ .

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иваницкий, Г. Р. От динамики популяционных автоволн, формируемых живыми клетками, к нейроинформатике / Г. Р. Иваницкий, А. Б. Медвинский, М. А. Цыганов // Успехи физических наук. — 1994. — Т. 164, № 10. — С. 1041–1072.
2. Quasisoliton interaction of pursuit-evasion waves in a predator-prey system / М. А. Tsyganov et. al. // Physical review letters. — 2003. — V. 91, № 21. — P. 218102.
3. Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a predator-prey pursuit and evasion example / М. А. Tsyganov et. al. // Physica D : Nonlinear Phenomena. — 2004. — V. 197, № 1–2. — P. 18–33.
4. Tsyganov, M. A. Half-soliton interaction of population taxis waves in predator-prey systems with pursuit and evasion / М. А. Tsyganov, V. N. Biktashev // Physical Review E. — 2004. — V. 70, № 3. — P. 031901.
5. Говорухин, В. Н. Медленный таксис в модели хищник-жертва / В. Н. Говорухин, А. Б. Моргулис, Ю. В. Тютюнов // Доклады академии наук. — 2000. — Т. 372, № 6. — С. 730–732.
6. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator-prey models / R. Arditi et. al. // Theoretical Population Biology. — 2001. — V. 59, № 3. — P. 207–221.
7. Chemotaxis-induced spatio-temporal heterogeneity in multi-species host-parasitoid systems / I. G. Pearce et. al. // Journal of mathematical biology. — 2007. — V. 55, № 3, P. 365–388.
8. Toward a mathematical theory of Keller–Segel models of pattern formation in biological tissues / N. Bellomo et. al. // Mathematical Models and Methods in Applied Sciences. — 2015. — V. 25, № 09. — P. 1663–1763.
9. Tello, J. I. Predator-prey model with diffusion and indirect prey-taxis / J. I. Tello, D. Wrzosek // Mathematical Models and Methods in Applied Sciences. — 2016. — V. 26, № 11. — P. 2129–2162.
10. Tyutyunov, Y. V. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause–Kolmogorov-type model for predator-prey system / Y. V. Tyutyunov, L. I. Titova, I. N. Senina // Ecological Complexity. — 2017. — V. 31. — P. 170–180.

---

<sup>4)</sup> Дрейф Стокса – добавка к средней скорости адвекции, возникающая при усреднении по коротким волнам, создаваемым высокочастотными/ коротковолновыми пульсациями адвективной скорости [22]

11. Wang, Q. Time-periodic and stable patterns of a two-competing-species Keller-Segel chemotaxis model: Effect of cellular growth / Q. Wang, J. Yang, L. Zhang // *Discrete & Continuous Dynamical Systems-B*. — 2017. — V. 22, № 9. — P. 3547–3574.
12. Li, C. Steady states of a predator–prey model with prey-taxis / C. Li, X. Wang, Y. Shao // *Nonlinear Analysis : Theory, Methods & Applications*. — 2014. — V. 97. — P. 155–168.
13. Li, H. Boundedness in a chemotaxis system with indirect signal production and generalized logistic source / H. Li, Y. Tao // *Appl. Math. Letters*. — 2018. — V. 77. — P. 108–113.
14. Black, T. Boundedness in a Keller–Segel system with external signal production / T. Black // *Journal of Mathematical Analysis and Applications*. — 2017. — V. 446, № 1. — P. 436–455.
15. Issa, T. B. Persistence, coexistence and extinction in two species chemotaxis models on bounded heterogeneous environments / T. B. Issa, W. Shen // *arXiv preprint arXiv:1709.10040*. — 2017.
16. Yurk, B. P. Homogenization techniques for population dynamics in strongly heterogeneous landscapes / B. P. Yurk, C. A. Cobbold // *Journal of biological dynamics*. — 2018. — V. 12, № 1. — P. 171–193.
17. Allaire, G. A brief introduction to homogenization and miscellaneous applications / G. Allaire // *ESAIM: Proceedings*. — EDP Sciences, 2012. — V. 37. — P. 1–49.
18. Allaire, G. Homogenization and two-scale convergence / G. Allaire // *SIAM Journal on Mathematical Analysis*. — 1992. — V. 23, № 6. — P. 1482–1518.
19. Ilin, K. A remark on the disorienting of species due to the fluctuating environment / K. Ilin, A. Morgulis // *arXiv preprint arXiv:1808.02091*. — 2018.
20. Юдович, В. И. Вибродинамика систем со связями / В. И. Юдович // *Докл. РАН*. — 1997. — Т. 354, № 5. — С. 622–624.
21. Vladimirov, V. On vibrodynamics of pendulum and submerged solid / V. Vladimirov // *Journ. of Math. Fluid Mech.* — 2005. — V. 7. — P. S397–S412.
22. Vladimirov, V. Two-Timing Hypothesis, Distinguished Limits, Drifts, and Pseudo-Diffusion for Oscillating Flows / V. Vladimirov // *Studies in Appl. Math.* — 2017. — V. 138(3). — P. 269–293.
23. Йосс Ж., Джозеф Д. Элементарная теория устойчивости и бифуркаций. — Мир, 1983.
24. Арнольд В. И. и др. Теория бифуркаций // *Итоги науки и техники. Серия «Современные проблемы математики. Фундаментальные направления»*. — 1986. — Т. 5. — С. 5–218.
25. Iooss, G. Local bifurcations, center manifolds, and normal forms in infinite-dimensional dynamical systems / G. Iooss, M. Haragus, G. Iooss. — Springer, 2010.

## REFERENCES

1. Ivanitskii G.R., Medvinskii A.B., Tsyganov M.A. From the dynamics of population autowaves generated by living cells to neuroinformatics. [Ivanickiy G.R., Medvinskiy A.B., Cyganov M.A. Ot dinamiki populyacionnykh avtovoln, formiruemykh zhivymi kletkami, k neyroinformatike]. *Uspechi fizicheskix nauk — Physics-Uspexhi*, 1994, vol. 164, no. 10, pp. 1041–1072.
2. Tsyganov M.A. et. al. Quasisoliton interaction of pursuit-evasion waves in a predator-prey system. *Physical review letters*, 2003, vol. 91, no. 21, pp. 218102.
3. Tsyganov M.A. et. al. Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a predator–prey pursuit and evasion example. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 2004, vol. 197, no. 1–2, pp. 18–33.
4. Tsyganov M.A., Biktashev V.N. Half-soliton interaction of population taxis waves in predator-prey systems with pursuit and evasion. *Physical Review E*, 2004, vol. 70, no. 3, pp. 031901.
5. Govorukhin V.N., Morgulis A.B., Tyutyunov Y.V. Slow Taxis in a Predator-Prey Model. [Govoruxin V.N., Morgulis A.B., Tyutyunov Yu.V. Medlennyyj taksis v modeli xishhnik-zhertva]. *Doklady Akademii nauk — Doklady Mathematics*, 2000, vol. 372, no. 6, pp. 730–732.

6. Arditi R. et. al. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator–prey models. *Theoretical Population Biology*, 2001, vol. 59, no. 3, pp. 207–221.
7. Pearce I.G. et. al. Chemotaxis-induced spatio-temporal heterogeneity in multi-species host-parasitoid systems. *Journal of mathematical biology*, 2007, vol. 55, no. 3, pp. 365–388.
8. Bellomo N. et. al. Toward a mathematical theory of Keller–Segel models of pattern formation in biological tissues. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 2015, vol. 25, no. 09, pp. 1663–1763.
9. Tello J.I., Wrzosek D. Predator–prey model with diffusion and indirect prey-taxis. *Mathematical Models and Methods in Applied Sciences*, 2016, vol. 26, no. 11, pp. 2129–2162.
10. Tyutyunov Y.V., Titova L.I., Senina I.N. Prey-taxis destabilizes homogeneous stationary state in spatial Gause–Kolmogorov-type model for predator–prey system. *Ecological Complexity*, 2017, vol. 31, pp. 170–180.
11. Wang Q., Yang J., Zhang L. Time-periodic and stable patterns of a two-competing-species Keller–Segel chemotaxis model: Effect of cellular growth. *Discrete & Continuous Dynamical Systems-B*, 2017, vol. 22, no. 9, pp. 3547–3574.
12. Li C., Wang X., Shao Y. Steady states of a predator–prey model with prey-taxis. *Nonlinear Analysis: Theory, Methods & Applications*, 2014, vol. 97, pp. 155–168.
13. Li H., Tao Y. Boundedness in a chemotaxis system with indirect signal production and generalized logistic source. *Appl. Math. Letters*, 2018, vol. 77, pp. 108–113.
14. Black T. Boundedness in a Keller–Segel system with external signal production. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2017, vol. 446, no. 1, pp. 436–455.
15. Issa T.B., Shen W. Persistence, coexistence and extinction in two species chemotaxis models on bounded heterogeneous environments. *arXiv preprint arXiv:1709.10040*, 2017.
16. Yurk B.P., Cobbold C.A. Homogenization techniques for population dynamics in strongly heterogeneous landscapes. *Journal of biological dynamics*, 2018, vol. 12, no. 1, pp. 171–193.
17. Allaire G. A brief introduction to homogenization and miscellaneous applications. *ESAIM: Proceedings*. EDP Sciences, 2012, vol. 37, pp. 1–49.
18. Allaire G. Homogenization and two-scale convergence. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 1992, vol. 23, no. 6, pp. 1482–1518.
19. Ilin K., Morgulis A. A remark on the disorienting of species due to the fluctuating environment. *arXiv preprint arXiv:1808.02091*, 2018.
20. Yudovich V.I. The dynamics of vibrations in systems with constraints. [Yudovich V.I. Vibrodinamika sistem so svyazyami]. *Doklady RAN – Doklady Physics*, 1997, vol. 354, no. 5, pp. 622–624.
21. Vladimirov V. On vibrodynamics of pendulum and submerged solid. *Journ. of Math. Fluid Mech.*, 2005, vol. 7, pp. S397–S412.
22. Vladimirov V. Two-Timing Hypothesis, Distinguished Limits, Drifts, and Pseudo-Diffusion for Oscillating Flows. *Studies in Appl. Math.*, 2017, vol. 138(3), pp. 269–293.
23. Iooss G., Joseph D.D. Elementary stability and bifurcation theory. [YJoss ZH., Dzhozef D. Elementarnaya teoriya ustoychivosti i bifurkaciy]. Moscow: Mir, 1983.
24. Arnold V.I. et. al. Dynamical systems V: bifurcation theory and catastrophe theory. [Arnol'd V.I. i dr. Teoriya bifurkaciy. Itogi nauki i tekhniki. Seriya «Sovremennye problemy matematiki. Fundamental'nye napravleniya»]. 1986, vol. 5, pp. 5–218.
25. Iooss, G. Haragus M., Iooss G. Local bifurcations, center manifolds, and normal forms in infinite-dimensional dynamical systems. Springer, 2010.

Моргулис Андрей Борисович, Южный математический институт — филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального научного центра «Владикавказский научный центр Российской академии наук», ведущий научный сотрудник отдела дифференциальных уравнений; Институт математики, механики и компьютерных наук им. И. И. Ворovichа Южного федерального университета, проф. кафедры вычислительной математики и математической физики, Ростов-на-Дону, Россия

E-mail: [morgulisandrey@gmail.com](mailto:morgulisandrey@gmail.com);  
[abmorgulis@sfedu.ru](mailto:abmorgulis@sfedu.ru)

Andrey Morgulis, Southern Mathematical Institute — the Affiliate of Vladikavkaz Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Department of Differential Equations, Leading Researcher, I. I. Vorovich Institute of Mathematics, Mechanics and Computer Science of Southern Federal University, Department of Computational Mathematics and Mathematical Physics, professor, Rostov-na-Donu, Russia

E-mail: [morgulisandrey@gmail.com](mailto:morgulisandrey@gmail.com);  
[abmorgulis@sfedu.ru](mailto:abmorgulis@sfedu.ru)

Ильин Константин Иванович, отделение математики Йоркского университета, профессор, Йорк, Великобритания

E-mail: [konstantin.ilin@york.ac.uk](mailto:konstantin.ilin@york.ac.uk)

Konstantin Ilin, Department of Mathematics, The University of York, Professor, York, UK

E-mail: [konstantin.ilin@york.ac.uk](mailto:konstantin.ilin@york.ac.uk)