

ОБ УСТОЙЧИВОСТИ КВАЗИРАВНОВЕСИЙ СИСТЕМ ТИПА КЕЛЛЕРА–СЕГЕЛЯ В СИЛЬНО НЕОДНОРОДНОЙ СРЕДЕ

А.Б. Моргулис^{1,2}

¹ Южный математический институт Владикавказского научного центра Российской академии наук, г. Владикавказ, Российская Федерация

² Институт математики, механики и компьютерных наук им. И.И. Воровича, Южный федеральный университет, г. Ростов-на-Дону, Российская Федерация

E-mail: morgulisandrey@gmail.com

Хорошо известно, что локальная бифуркация равновесия системы типа Патлака–Келлера–Сегеля (ПКС) часто оказывается первым звеном в цепи динамических переходов, приводящих к весьма сложным режимам движения. Однако, насколько нам известно, первые переходы исследованы лишь для однородных равновесий однородных (т.е. трансляционно инвариантных) систем. В настоящей статье рассмотрено влияние неоднородности. С этой целью введена система ПКС, моделирующая два вида, один из которых (хищник) способен искать другой (жертву). При этом помимо таксиса к жертве хищник наделён таксисом к некоторым характеристикам окружающей среды, например таким, как температура, солёность, рельеф местности и т. д., то есть хищник способен воспринимать внешний сигнал. Отключение последнего приводит к очень простой однородной системе типа ПКС, которая тем не менее может перейти от однородного равновесия к автоколебательным волновым движениям через локальную бифуркацию. Примечательно, что этот переход происходит безотносительно кинетики хищников, а лишь только благодаря таксису. Для исследования эффекта коротковолнового внешнего сигнала применена гомогенизация и на этой основе установлено, что коротковолновый сигнал обычно вызывает экспоненциальное снижение подвижности хищников по сравнению с однородной системой в ответ на увеличение уровня внешнего сигнала. Потеря подвижности в значительной степени предотвращает возникновение волн и резко стабилизирует примитивные квазиравновесия, полностью навязанные внешним сигналом. Можно сказать, что интенсивные мелкомасштабные колебания окружающей среды дезориентируют и отвлекают хищников и мешают им эффективно преследовать добычу.

Ключевые слова: системы Келлера–Сегеля; таксис к жертве; косвенный таксис; внешний сигнал; устойчивость; неустойчивость; бифуркация Пуанкаре–Андропова–Хопфа; усреднение; гомогенизация.

Введение

Таксис обычно определяется как способность биологического вещества реагировать на другое вещество, называемое стимулом или сигналом, направленным движением в макроскопическом масштабе. Хемотаксис, например, управляется химическими сигналами. Хорошо известная модель Патлака–Келлера–Сегеля (ПКС) предполагает, что хемотаксический поток видов направлен вдоль градиента стимула и в этом смысле представляет собой нелинейную кросс-диффузию. Подход ПКС широко используется для моделирования других видов таксиса. Например, стимулом для одного биологического вида («хищник») может быть плотность другого вида («жертва») или какой-то другой сигнал, генерируемый «жертвой». Это может быть какое-то химическое вещество или нечто другое, привлекающее или отталкивающее «хищников». Такое взаимодействие видов известно как таксис к жертве (prey–taxis) [1–8]. Если при этом хищник реагирует не на жертву, а на подаваемый ей сигнал, то говорят о косвенном (indirect) таксисе. Подробный обзор теории систем ПКС и их приложений см. в [9].

Хорошо известно, что локальная бифуркация равновесия системы типа Патлака–Келлера–Сегеля (ПКС) часто оказывается первым звеном в цепи динамических переходов, приводящих к весьма сложным режимам движения x [7, 10–13]. Однако насколько нам известно, первый переход исследован лишь для однородных равновесий однородных (т. е. трансляционно инвариантных) систем. Эффект пространственно-временной неоднородности пока малоизучен. Нам извест-

ны только статьи [14–16]. В статьях [14, 15] рассматриваются вопросы глобальной ограниченности решений. Нашей работе идейно близка статья [16], в которой с целью моделирования влияния рельефа местности на пространственно распределенное живое сообщество изучается гомогенизация системы типа «реакция–диффузия» со скачками коэффициентов в точках заданной сетки, когда последняя измельчается. В нашей статье рассмотрено влияние неоднородности на устойчивость так называемых квазиравновесий – режимов, заменяющих однородные равновесия в неоднородном случае. В известной степени наше исследование следует плану, реализованному П.Л. Капицей при построении теории маятника с вибрирующим подвесом (см. также [17, 18]).

Мы рассматриваем систему ПКС, описывающую сообщество «хищник–жертва», где наряду с таксисом к жертве хищник наделён таксисом к некоторым характеристикам окружающей среды, например таким, как температура, солёность, рельеф местности и т. д., то есть хищник способен воспринимать внешний сигнал. Отключение последнего приводит к очень простой однородной системе типа ПКС, введённой в [10, 11], которая представляет, пожалуй, самую простую систему этого типа, способную перейти от однородных равновесий к автоколебательным волновым движениям через локальную бифуркацию. Примечательно, что этот переход происходит безотносительно кинетики хищников, а лишь только благодаря таксису.

Для исследования эффекта коротковолнового внешнего сигнала применяется гомогенизация [19–21]. Оказывается, что коротковолновый сигнал обычно вызывает экспоненциальное снижение подвижности хищников по сравнению с однородной системой в ответ на увеличение уровня внешнего сигнала. Потеря подвижности в значительной степени предотвращает возникновение волн и резко стабилизирует примитивные квазиравновесия, полностью навязанные внешним сигналом. Можно сказать, что интенсивные мелкомасштабные колебания окружающей среды дезориентируют и отвлекают хищников, и мешают им эффективно преследовать добычу.

1. Постановка задачи

Рассматриваем систему, введённую в [10, 11], но с внешним сигналом. В безразмерных переменных имеем

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

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

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

Здесь x, t – пространственная координата и время, ∂_t и ∂_x – операторы частного дифференцирования по указанным координатам; p, q – концентрации хищников и жертв соответственно, u – адвективная скорость хищников, f – внешний сигнал, $\delta_p, \delta_q, \delta_u, \kappa, \sigma, \nu$ – числовые параметры¹, за исключением κ – положительные. 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 $f = f(x, t)$ задана. При $f = \text{const}$ получается однородная версия системы, введенная в [10, 11].

Как отмечено в [7], подстановка $u = \kappa \partial_x \phi$ преобразует систему (1)–(3) в систему, состоящую из уравнения (3) и следующих двух уравнений:

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

Система (3), (4) – система типа ПКС с косвенным таксисом (*indirect taxis*), где потенциал скорости ϕ играет роль сигнала, генерируемого жертвой, и с внешним сигналом f ; коэффициент κ играет роль коэффициента подвижности хищников. С целью исследования коротковолнового внешнего сигнала в уравнениях (1)–(2) полагаем

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

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

¹ параметр κ в уравнении (1) может быть нормирован на единицу выбором масштаба длины.

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 [10, 11]. Их изложение необходимо для последующего сравнения с гомогенизированной системой.

2. Однородная система

Однородные равновесия однородной системы (1)–(3) имеют вид

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

Линеаризация однородной системы (1)–(3) вблизи равновесия семейства (7) с данной плотностью p_e (играющей роль параметра семейства) имеет вид:

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

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

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

$$p_e + q_e = 1.$$

Разыскиваем собственные моды малых возмущений этого равновесия в виде

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

Собственная мода (11) устойчива (неустойчива, нейтральна), если действительная часть λ отрицательна (положительна, равна нулю).

Рассмотрим возникновение неустойчивых мод (11), то есть трансверсальное пересечение гладким семейством собственных чисел λ мнимой оси при изменении параметров задачи вдоль некоторого гладкого пути в пространстве параметров $p_e, \alpha, \kappa, \nu, \bar{a}_u, \delta_p, \delta_q$. Если такое пересечение происходит в ненулевой точке мнимой оси, говорят о колебательной неустойчивости, иначе – о монотонной. Известно, что возникновение неустойчивости в семействе равновесий сопровождается ответвлением от него вторичных режимов движения. Если при этом нет дополнительных вырождений и неустойчивость монотонная, то ответвляются равновесия, если колебательная – предельные циклы (бифуркация Пуанкаре–Андронов–Хопфа); в случае дополнительного вырождения, такого, например, как кратность нейтрального спектра, имеют место более сложные бифуркации [22–25].

С целью отсекаания 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. Вводим обозначения

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

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

Предложение 1. Найдётся функция

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

– аналитическая в Π 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 сопряжённые нейтральные собственные моды $\lambda \neq 0$ при $\kappa = \kappa_c(p_e, \beta, \delta)$.

Доказательство. Выберем равновесие из семейства (1), задав значение параметра семейства, p_e . Собственные значения λ для собственных мод (5), имеющих заданное волновое число α , суть решения алгебраического уравнения

$$\lambda^3 + (D_1 + D_2 + D_3)\lambda^2 + (D_2 D_3 + D_1 D_3 + D_1 D_2)\lambda + D_1 D_2 D_3 + \beta \kappa p_e q_e = 0,$$

$$D_1 = \nu + \beta \delta_u; D_2 = \beta \delta_p; D_3 = q_e + \beta \delta_q; \beta = \alpha^2.$$

Ввиду ограничений (12) все коэффициенты полинома в левой части этого уравнения строго положительны. Следовательно, этот многочлен не имеет ни положительных, ни нулевых корней. Следовательно, вещественному собственному значению не могут соответствовать ни неустойчивые, ни нейтральные собственные моды. Из теоремы Рауса–Гурвица следует, что необходимым и достаточным условием нахождения всех корней указанного многочлена в открытой левой полуплоскости комплексной плоскости является неравенство $(D_1 + D_2 + D_3)(D_2 D_3 + D_1 D_3 + D_1 D_2) > D_1 D_2 D_3 + \beta \kappa p_e q_e$. Оно допускает более компактную форму, а именно: $(D_1 + D_2)(D_1 + D_3)(D_2 + D_3) > \beta \kappa p_e q_e$. Отсюда вытекают утверждения (i)–(iii) предложения 1, если положить

$$\kappa_c = \frac{(D_1 + D_2)(D_1 + D_3)(D_2 + D_3)}{\beta p_e q_e}. \tag{13}$$

Предложение доказано.

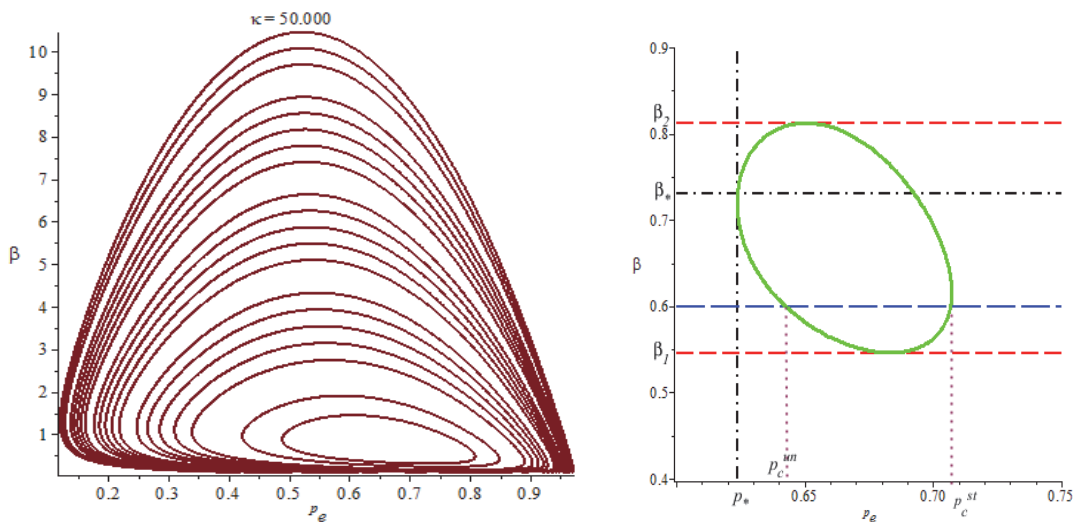
Замечание 1. Для нас будет особо интересен случай $\delta_p = \delta_u = 0$. В этом случае κ_c принимает гораздо более простую форму

$$\kappa_c|_{\delta_p=\delta_u=0} = \frac{v(\delta_q \beta + v + q_e)(\delta_q \beta + q_e)}{q_e p_e \beta}. \tag{14}$$

Замечание 2. 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 (см. рисунок). Отметим, что

$$\min_{0 < p_e < 1, \beta > 0} \kappa_c(p_e, \beta, \delta) = \kappa_*(\delta) > 0, \tag{15}$$

причём строгая положительность нижней грани в (15) имеет место для всех δ , удовлетворяющих ограничениям (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 $\kappa \rightarrow +\infty$ (см. рисунок, справа). Левая панель рисунка показывает, что в ответ на увеличение p_e в семействе (7) возникает колебательная неустойчивость при условии, что $\kappa > \kappa_*(\delta)$.



Слева показаны типичные кривые, определяемые уравнением $\kappa_c(p_e, \beta, \delta) = \kappa$ на плоскости (p_e, β) , когда κ пробегает интервал от 15,12 до 50,0 и $\delta = (1,1,0,0)$. Область, ограниченная кривой, расширяется с ростом κ . Справа показана одна из кривых, соответствующая $\delta = (1,1,0,0)$ и $\kappa = 13,56$. Прочие числовые значения таковы: $p_* \approx 0,624$; $p_c^{min} \approx 0,642$, $p_c^{st} \approx 0,707$, $\beta_1 \approx 0,546$, $\beta_2 \approx 0,812$

Из результатов [10, 11]¹ следует, что указанная колебательная неустойчивость сопровождается бифуркацией Пуанкаре–Андронов–Хопфа, проявляющейся возбуждением волн, причём динамика волн оказывается выгоднее равновесия: хищник может потреблять больше, оставляя при этом большой запас жертв. Значение $\kappa_*(\delta) > 0$ – порог подвижности хищников, κ . Если $\kappa < \kappa_*(\delta)$, то ни колебательная неустойчивость однородного равновесия, ни сопутствующая бифуркация невозможны, независимо от значений p_e, β . Таким образом, уменьшение подвижности хищников приводит к абсолютной стабилизации однородных равновесий и не позволяет сообществу адаптироваться к дефициту ресурсов.

Бифуркация Пуанкаре–Андронов–Хопфа в более общем классе однородных систем типа ПКС изучалась в [7, 12, 13].

3. Гомогенизация

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

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

Теорема 1. Пусть коэффициенты диффузии в уравнениях (1) и (2) имеют вид (6). Тогда отклик системы (1)–(3) на коротковолновый внешний сигнал (5) имеет формальную асимптотику

$$q(x, t) = \bar{q}(x, t) + O(\omega^{-1}), \omega \rightarrow +\infty; \quad (16)$$

$$u(x, t) = \bar{u}(x, t) + \tilde{u}_0(x, t, \xi, \tau) + O(\omega^{-1}), \omega \rightarrow +\infty; \quad (17)$$

$$p(x, t) = \bar{p}(x, t)P(x, t, \xi, \tau) + O(\omega^{-1}), \omega \rightarrow +\infty, \quad (18)$$

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

$$\partial_\tau \tilde{u}_0 = \partial_\xi (f + v_1 \partial_\xi \tilde{u}_0); \langle u_0 \rangle = 0, \quad (19)$$

$$\partial_\tau P = \partial_\xi (v_2 \partial_\xi P - P(\bar{u} + \tilde{u}_0)); \langle P \rangle = 1; \quad (20)$$

$$\partial_t \bar{u} = \partial_x (\kappa \bar{q} + \bar{f}) - v\bar{u}; \bar{f} = \langle f \rangle \quad (21)$$

$$\partial_t \bar{p} + \partial_x (\bar{p}(\bar{u} + \langle \tilde{u}_0 P \rangle)) = 0; \quad (22)$$

$$\bar{q}_t = \bar{q}(1 - \bar{p} - \bar{q}) + \delta_q \partial_x^2 \bar{q}; \quad (23)$$

причём уравнения (19) и (20) рассматриваются на \mathbb{T}^2 .

Замечание 3. Как видно из уравнения (20), имеется дополнительный дрейф хищников со скоростью, равной $\langle u_0 P \rangle$, и именно он отвечает за эффект коротковолнового сигнала. При заданном сигнале f дрейф однозначно определяется средней скоростью \bar{u} . Поэтому уравнения (21), (22) и (23) представляют собой замкнутую систему относительно неизвестных \bar{u} , \bar{q} и \bar{p} , которые описывают гладкую компоненту отклика системы в главном приближении.

Определение 1. Систему уравнений (21), (22) и (23), где дрейфовый член $\langle \tilde{u}_0 P \rangle$ выражен через функции \bar{u} и f из уравнений (19)–(20), а функция f задана, назовём гомогенизированной.

Доказательство теоремы 1. Вводим быстрые переменные $\xi = \omega x$, $\tau = \omega t$ в уравнения (1)–(3). Имеем

$$\omega((\partial_t + \omega \partial_\tau)u - (\partial_x + \omega \partial_\xi)(\kappa q + f) + v u) = v_1(\partial_x + \omega \partial_\xi)^2 u; \quad (24)$$

¹ В указанных работах рассматривается ограниченная пространственная область; соответственно спектры собственных мод (5) заполняют некоторые дискретные подмножества непрерывных спектров, описанных выше.

$$\omega((\partial_t + \omega\partial_\tau)p + (\partial_x + \omega\partial_\xi)(up)) = \nu_2(\partial_x + \omega\partial_\xi)^2 p; \tag{25}$$

$$(\partial_t + \omega\partial_\tau)q - q(1 - p - q) = \delta_q(\partial_x + \omega\partial_\xi)^2 q \tag{26}$$

Ищем степенное разложение решений системы (1)–(3) в виде

$$(u, p, q) = \sum_{k=0}^{\infty} \omega^{-k} (u_k, p_k, q_k)(x, t, \xi, \tau), \omega \rightarrow \infty, \tag{27}$$

требуя при этом 2π – периодичности всех коэффициентов разложения (27) по ξ и τ . Подставляем (27) в уравнения (24)–(26) и требуем взаимного сокращения членов одного порядка по ω . Исключаем члены порядка ω^2 из уравнения (26) и приходим к уравнению

$$\partial_{\xi\xi} q_0 = 0, \tag{28}$$

общее периодическое решение которого имеет вид

$$q_0 = q_0(x, t, \tau), \tag{29}$$

где функция q_0 должна быть определена на последующих шагах процедуры исключения. Исключаем члены порядка ω^2 из уравнений (24)–(25). Ввиду (28)–(29), приходим к уравнениям

$$(\partial_\tau - \nu_1 \partial_{\xi\xi})u_0 = \partial_\xi f; \tag{30}$$

$$(\partial_\tau - \nu_2 \partial_{\xi\xi})p_0 + \partial_\xi(u_0 p_0) = 0; \tag{31}$$

$$(u_0, p_0) = (u_0, p_0)(x, t, \xi, \tau), (\xi, \tau) \in \mathbb{T}^2.$$

Замечаем, что уравнение (31) – в точности совпадает с первым уравнением задачи (19). Уравнение (31) на \mathbb{T}^2 имеет ровно одно решение с нулевым средним, которое мы обозначаем \tilde{u}_0 . Итак, $u_0 = \bar{u} + \tilde{u}_0$, $\bar{u} = \langle u_0 \rangle$, и мы обосновали главный член асимптотического разложения неизвестной u , определённый формулами (17), (19).

Лемма 1. Пусть $w = w(\xi, \tau)$ – гладкая функция на торе \mathbb{T}^2 , и $\varepsilon = \text{const} > 0$. Тогда система

$$\partial_\tau Q + \partial_\xi(wQ - \varepsilon \partial_\xi Q) = 0 \text{ on } \mathbb{T}^2; \langle Q \rangle = 1 \tag{32}$$

имеет ровно одно решение.

Доказательство леммы 1. Прежде чем доказывать лемму в полной общности, рассмотрим частный случай $w = w(\xi)$. Тогда уравнение (32) сводится к ОДУ $\partial_\xi(\varepsilon \partial_\xi Q - wQ) = 0$, общее решение которого имеет вид $Q = \exp(\varepsilon^{-1} \int w(\xi) d\xi) \int \exp(-\varepsilon^{-1} \int w(\xi) d\xi) d\xi$. Среди функций, заданных этим интегралом, имеется ровно одна периодическая (с точностью до множителя). Запишем её явно. С этой целью полагаем $w(\xi) = \langle w \rangle + \tilde{w}(\xi)$ и вводим функцию $E(\xi) = \exp((\varepsilon \partial_\xi)^{-1} \tilde{w}(\xi))$. Тогда

$$Q = AE(\xi) \int_0^\infty E\left(\xi + \frac{s}{\mu}\right) e^{-s} ds, \text{ где } \mu = \langle w \rangle \varepsilon^{-1}, \text{ и } \langle w \rangle \neq 0 \text{ и } Q = AE(\xi), \langle w \rangle = 0, A = \text{const}. \text{ Очевидно, выбор } A \text{ однозначно определён условием } \langle Q \rangle = 1. \text{ Осталось записать решение в форме, охватывающей оба случая. С этой целью разлагаем функции } E, E^{-1} \text{ в ряды Фурье, так что}$$

$$E(\xi) = \sum_k \alpha_k e^{ik\xi}, E^{-1}(\xi) = \sum_k \beta_k e^{ik\xi}. \text{ Тогда}$$

$$Q = AE(\xi) \left(\beta_0 + \mu \sum_{k \neq 0} \frac{\beta_k e^{ik\xi}}{\mu - ik} \right), A^{-1} = \phi_0 \psi_0 + \mu \sum_{k \neq 0} \frac{\beta_k \alpha_k^*}{\mu - ik}, \tag{33}$$

где α_k^* – комплексно-сопряжённые коэффициенты Фурье. Перейдём к общему случаю. Пусть H – пространство рядов Фурье по переменным ξ, τ с квадратично-суммируемыми коэффициентами. Через $\mathcal{L}: H \rightarrow H$ обозначим оператор, ассоциированный с левой частью первого уравнения в системе (32). Наша задача – доказать, что $\dim \text{Ker } \mathcal{L} = 1$, и $\langle \chi \rangle \neq 0 \forall \chi \in \text{Ker } \mathcal{L} \setminus \{0\}$. Вводим опера-

тор $\tilde{\mathcal{L}}^* = \mathcal{J}\mathcal{L}^*\mathcal{J}$, где \mathcal{L}^* – сопряжён к \mathcal{L} , а оператор $\mathcal{J}: H \rightarrow H$ индуцирован инверсией $(\zeta, \tau) \mapsto (-\zeta, -\tau)$. По определению, $\tilde{\mathcal{L}}^*: \varphi \mapsto (\partial_\tau - \varepsilon \partial_{\xi\xi})\varphi + w \partial_\xi \varphi$. Уравнение $(\partial_\tau - \varepsilon \partial_{\xi\xi})\varphi + w \partial_\xi \varphi = 0$ подчиняется сильному принципу максимума [25, 26]. Поэтому $\text{Ker } \tilde{\mathcal{L}}^* = \phi \equiv \text{const}$, и $\text{Ker } \tilde{\mathcal{L}}^* = \text{Ker } \mathcal{L}^*$. Обратимся к уравнению $(\partial_\tau - \varepsilon \partial_{\xi\xi})\varphi + w \partial_\xi \varphi = 1$. В этом случае действует сильный односторонний принцип максимума, из которого вытекает, что ни уравнение $\tilde{\mathcal{L}}^* \tilde{\psi} = 1$, ни уравнение $\mathcal{L}^* \tilde{\psi} = 1$ не имеют решений в H . Следовательно, резольвента $(\mathcal{L}^* - \lambda \mathcal{J})^{-1}$, $\lambda \in \mathbb{C}$ имеет простой полюс в начале комплексной плоскости. Далее, эта резольвента компактна, так что сопряжённые операторы \mathcal{L}^* и \mathcal{L} подчиняются теореме Фредгольма. Поэтому $\dim \text{Ker } L = 1$. Более того, если $\langle \chi \rangle = 0$ и $\chi \in \text{Ker } \mathcal{L} \setminus \{0\}$, то уравнение $\mathcal{L}^* \psi = \text{const} \neq 0$ разрешимо, что противоречит уже доказанному. Лемма 1 доказана.

Продолжим вывод асимптотического разложения. Применяем к уравнению (31) лемму 1, где ε заменяем на ν_2 , и w на $\bar{u} + \tilde{u}_0$, и заключаем, что $p_0 = \bar{p}(x, t) P(x, t, \xi, \tau)$, где функция P однозначно определена уравнениями (20). Итак, обоснована асимптотика неизвестной p , определённая равенствами (18), (20).

Переходим к исключению членов порядка ω из уравнения (26). С учётом (29) приходим к уравнению $\delta_q \partial_{\xi\xi} q_1 = \partial_\tau q_0$, где q_0 не зависит от ξ . Получившееся уравнение имеет периодическое решение, если и только если q_0 не зависит от τ . Поэтому $q_0 = \bar{q}(x, t)$, и мы приходим к главному члену асимптотического приближения (16). Кроме того, понятно, что $q_1 = q_1(x, t, \tau)$. Функции q_1 и \bar{q} должны быть определены на последующих шагах процедуры исключения. Заметим, что существование периодического решения q_1 обосновывает оценку O -члена (т. е. ошибки) приближения (16).

Исключение членов порядка ω из уравнений (24), (25) приводит к уравнениям

$$(\partial_\tau u_1 - \nu_1 \partial_{\xi\xi} u_1) = 2\nu_2 \partial_{x\xi} u_0 + \partial_x (\kappa q_0 + f) - \nu u_0 - \partial_t u_0, (\xi, \tau) \in \mathbb{T}^2; \quad (34)$$

$$\partial_\tau p_1 + \partial_\xi (u_0 p_1) - \nu_2 \partial_{\xi\xi} p_1 = 2\nu_2 \partial_{x\xi} p_0 - \partial_t p_0 - \partial_x (u_0 p_0) - \partial_\xi (u_1 p_0), (\xi, \tau) \in \mathbb{T}^2. \quad (35)$$

Усреднение уравнений (34), (35) с учётом уже известных фактов приводит к гомогенизированной системе. Теорема доказана.

Замечание 4. Разрешая гомогенизированную систему, мы обеспечиваем существование периодических решений уравнений (34), (35), что, в свою очередь, обосновывает оценку O -членов в выражениях (17), (18).

4. Устойчивость квазиравновесий

В дальнейшем полагаем

$$f = f(\xi, \tau).$$

Тогда гомогенизированная система однородна и имеет семейство однородных равновесий (7). В силу формул (14)–(16), каждое однородное равновесие гомогенизированной системы определяет некоторое квазиоднородное квазиравновесие – коротковолновый режим, полностью навязанный внешним сигналом и потому стационарный в медленном времени. В главном приближении средние значения скорости хищников и плотностей обоих видов в квазиоднородном квазиравновесии определяются значениями соответственных фазовых переменных гомогенизированной системы в её однородном равновесии, так что средняя квазиравновесная скорость равна нулю, а средние плотности обоих видов постоянны. В наших рассуждениях квазиоднородные квазиравновесия и однородные равновесия гомогенизированной системы неразличимы и в дальнейшем изложении отождествляются.

Исследуем устойчивость квазиравновесий методом линеаризации. Пусть на \mathbb{T}^2 задана функция $f = f(\xi, \tau)$. Определим отображение $\mathcal{V}(f): \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, действующее по следующему правилу: $\mathcal{V}(f): \eta \mapsto \langle \tilde{u}_0 P \rangle$, где $\tilde{u}_0 = \tilde{u}_0(\xi, \tau)$ – решение уравнения (19), а $P = P(\xi, \tau)$ – решение системы

$$\partial_\tau P = \partial_\xi (v_2 \partial_\xi P - P(\eta + \tilde{u}_0)), \langle P \rangle = 1. \tag{36}$$

Пусть $\mathcal{L}^*, \mathcal{L}$ – пара сопряжённых операторов, введённых при доказательстве леммы 1. Пусть $\Pi^* = \Pi^*(\eta)$ – спектральный проектор на $\text{Ker } \mathcal{L}^*$. Тогда $\mathcal{V}(f): \eta \mapsto \langle \Pi^*(\eta) \tilde{u}_0 \rangle$. Из теории возмущений линейных операторов вытекает аналитичность $\mathcal{V}(f)$ в окрестности $\eta = 0$. Обозначим $\mathcal{V}'(f)$ дифференциал отображения $\mathcal{V}(f)$ при $\eta = 0$.

Предположим, что внешний сигнал не зависит от τ :

$$f = f(\xi), \langle f \rangle = 0. \tag{37}$$

Линеаризация гомогенизированной системы на квазиравновесии имеет вид

$$\partial_t \bar{u} + v \bar{u} - \kappa \partial_x \bar{q} = 0; \tag{38}$$

$$\partial_t \bar{p} + p_e (1 + \mathcal{V}'(f)) \partial_x \bar{u} = 0; \tag{39}$$

$$\partial_t \bar{q} + q_e (\bar{p} + \bar{q}) - \delta_q \partial_x^2 \bar{q} = 0. \tag{40}$$

Заметим, что множитель $1 + \mathcal{V}'(f)$ можно рассматривать как эффективный коэффициент подвижности хищника.

Перенормировкой неизвестной \bar{u} приводим систему (38)–(40) к виду (8)–(10) с $\delta_p = \delta_u = 0$ и коэффициентом κ , заменённым на $\kappa = (1 + \mathcal{V}'(f)) \kappa$. Итак, эффект коротковолнового сигнала на устойчивость квазиравновесий проявляется в изменении интенсивности таксиса, или, эквивалентно, подвижности хищника по правилу $\kappa \mapsto \bar{\kappa} = (1 + \mathcal{V}'(f)) \kappa$.

В разделе 2 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 предложении 1, распространяются на квазиравновесия при условии, что подвижность κ заменяется эффективной подвижностью $\bar{\kappa} = (1 + \mathcal{V}'(f)) \kappa$. В частности, неравенство $\bar{\kappa} < \kappa_* \Big|_{\delta_p = \delta_u = 0}$ (где κ_* – в точности пороговая подвижность хищников, введённая в разделе 2, подразумевает абсолютную стабилизацию квазиравновесий в том смысле, что неустойчивых мод не существует, независимо от того, какое равновесие и какое волновое число возмущения рассматриваются. Таким образом, критерий абсолютной стабилизации квазиравновесий имеет вид

$$1 + \mathcal{V}'(f) < \kappa_*^{-1} \kappa_* \Big|_{\delta_p = \delta_u = 0}. \tag{41}$$

Правая часть в неравенстве (41) не зависит от внешнего сигнала, тогда как левая часть, очевидно, зависит, и интересно узнать, в какой степени; в частности, может ли коротковолновый внешний сигнал привести к абсолютной стабилизации равновесий, неустойчивых при условии, что сигнал выключен? Более формально, можно ли получить неравенство (8), манипулируя функцией f ? Покажем, что ответ на этот вопрос положителен. Введём усреднение $\langle g \rangle^\xi$ по переменной ξ , полагая $\langle g \rangle^\xi = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} g(x, t, \xi, \tau) d\xi$. Тогда вычисление \tilde{u}_0 и P сводится к решению

уравнений

$$\partial_\xi (f + v_1 \partial_\xi \tilde{u}_0) = 0, \langle u_0 \rangle^\xi = 0, \tag{42}$$

$$\partial_\xi (v_2 \partial_\xi P - P(\bar{u} + \tilde{u}_0)) = 0, \langle P \rangle^\xi = 1. \tag{43}$$

Следовательно, $\mathcal{V}'(f) = \langle \tilde{u}_0 P_1 \rangle^\xi$, где функция P_1 определяется уравнениями

$$\partial_\xi (v_2 \partial_\xi P_1 - P_0 - \tilde{u}_0 P_1) = 0, \langle P_1 \rangle^\xi = 0, \quad (44)$$

$$\partial_\xi (v_2 \partial_\xi P_0 - \tilde{u}_0 P_0) = 0, \langle P_0 \rangle^\xi = 1. \quad (45)$$

Непосредственное интегрирование уравнений (44)–(45) с учётом условия периодичности даёт

$$P_0 = A_0 e^v, A_0 = \frac{1}{\langle e^v \rangle^\xi}, v = (v_2 \partial_\xi)^{-1} \tilde{u}_0, \quad (46)$$

$$P_1 = e^v \left(A_1 + \frac{\partial_\xi^{-1} (A_0 - C_1 e^{-v})}{v_2} \right), A_1 = \frac{A_0 \langle e^v \partial_\xi^{-1} (C_1 e^{-v} - A_0) \rangle^\xi}{v_2}, C_1 = \frac{1}{\langle e^{-v} \rangle^\xi \langle e^v \rangle^\xi}; \quad (47)$$

где оператор ∂_ξ^{-1} действует на подпространстве 2π -периодических по ξ функций с нулевым средним как правый обратный к ∂_ξ , то есть, $\partial_\xi \partial_\xi^{-1} w = w, \langle \partial_\xi^{-1} w \rangle^\xi = 0$ для любой 2π -периодической по ξ функции $w: \langle w \rangle^\xi = 0$. Следовательно, $\mathcal{V}'(f) =$

$$v_2 \langle (A_1 + v_2^{-1} \partial_\xi^{-1} (A_0 - C_1 e^{-v})) e^v \partial_\xi v \rangle^\xi = -\langle e^v (A_0 - C_1 e^{-v}) \rangle^\xi = C_1 - 1 = \frac{1}{\langle e^{-v} \rangle^\xi \langle e^v \rangle^\xi} - 1.$$

Решаем уравнение (42) и находим $\tilde{u}_0 = -(v_1 \partial_\xi)^{-1} f$. Отсюда имеем $v = (v_2 \partial_\xi)^{-1} \tilde{u}_0 = -(v_2 \partial_\xi)^{-1} (v_1 \partial_\xi)^{-1} f$. Для удобства меняем f на $-f$, что не приводит к ошибке ввиду чётности функционала $\mathcal{V}'(f)$. Итак, эффективная подвижность $\bar{\kappa} = (1 + \mathcal{V}'(f)) \kappa$ записана в почти явной форме; именно:

$$\bar{\kappa} = \frac{\kappa}{\langle e^{-v} \rangle^\xi \langle e^v \rangle^\xi}, v = (v_1 v_2)^{-1} \partial_\xi^{-2} f. \quad (48)$$

Подставляем эти выражения в неравенства (40) и находим критерий абсолютной стабилизации в виде

$$\frac{1}{\langle e^{-v} \rangle^\xi \langle e^v \rangle^\xi} < \kappa^{-1} \kappa_* \Big|_{\delta_p = \delta_u = 0}, \quad (49)$$

Пример 1. Полагаем $f = A \sin \xi$, $A = \text{const} > 0$. Тогда $v = -A(v_1 v_2)^{-1} \sin \xi$, и

$$\bar{\kappa} = \kappa I_0^{-2}(a), a = \frac{A}{v_1 v_2},$$

где I_0 – модифицированная функция Бесселя первого рода. Критерий абсолютной стабилизации принимает вид

$$\frac{\kappa}{I_0^2(a)} < \kappa_* \Big|_{\delta_p = \delta_u = 0}, a = \frac{A}{v_1 v_2}.$$

Замечание 5. Мы привели пример экспоненциального убывания эффективной подвижности хищников с ростом параметра $a = A(v_1 v_2)^{-1}$, который представляет собой характерную амплитуду внешнего сигнала. Возрастание последней оказывает мощное стабилизирующее воздействие.

Замечание 6. Стабилизирующий эффект коротковолнового сигнала, основанный на экспоненциальном снижении эффективной подвижности хищников при возрастании амплитуды сигнала, – довольно общее свойство системы. Это вытекает из оценки $\langle e^{-v} \rangle$ методом Лапласа для $f = A f_0$, где f_0 – гладкая периодическая функция и $A \rightarrow \infty$.

Заключение

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 слу-

чае сообществу навязывается примитивная коротковолновая структура, хищники разобщаются и теряют способность преследовать жертву. 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 большой запас жертв, чем в равновесном состоянии).

Механизм дезориентации действует благодаря возникновению дрейфа стокова типа (см. уравнение (22)). Это понятие объединяет различные добавки к средней скорости адвекции, возникающей при усреднении по коротким волнам, создаваемым высокочастотными/ коротковолновыми пульсациями адвективной скорости [27]. В нашем случае стоков дрейф сильно стабилизирует. В этом смысле эффект коротковолнового сигнала подобен эффекту модуляции силы гравитации в механике (перевернутый маятник, виброконвекция, ... [17, 18]).

Литература

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 / M.A. Tsyganov, J. Brindley, A.V. Holden, V.N. Biktashev // Physical review letters. – 2003. – Vol. 91, Iss. 21. – P. 218102.
3. Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a predator–prey pursuit and evasion example / M.A. Tsyganov, J. Brindley, A.V. Holden, V.N. Biktashev // Physica D: Nonlinear Phenomena. – 2004. – Vol. 197, Iss. 1-2. – P. 18–33.
4. Tsyganov, M.A. Half-soliton interaction of population taxis waves in predator–prey systems with pursuit and evasion / M.A. Tsyganov, V.N. Biktashev // Physical Review E. – 2004. – Vol. 70, Iss. 3. – p. 031901.
5. Li, C. Steady states of a predator–prey model with prey–taxis / C. Li, X. Wang, Y. Shao // Non-linear Analysis: Theory, Methods & Applications. – 2014. – Vol. 97. – P. 155–168.
6. 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. – Vol. 26, no. 11. – С. 2129–2162.
7. 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. – Vol. 31. – P. 170–180.
8. Li, H. Boundedness in a chemotaxis system with indirect signal production and generalized logistic source / H. Li, Y. Tao // Applied Mathematics Letters. – 2018. – Vol. 77. – P. 108–113.
9. Toward a mathematical theory of Keller–Segel models of pattern formation in biological tissues / N. Bellomo, A. Bellouquid, Y. Tao, M. Winkler // Mathematical Models and Methods in Applied Sciences. – 2015. – Vol. 25, no. 9. – P. 1663–1763.
10. 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.
11. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator–prey models / R. Arditi, Y. Tyutyunov, A. Morgulis *et al.* // Theoretical Population Biology. – 2001. – Vol. 59, no. 3. – P. 207–221.
12. Chemotaxis-induced spatio-temporal heterogeneity in multi-species host-parasitoid systems / I.G. Pearce, M.A. Chaplain, P.G. Schofield *et al.* // Journal of mathematical biology. – 2007. – Vol. 55, Iss. 3. – P. 365–388.
13. 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. – Vol. 22, no. 9. – P. 3547–3574.
14. Black, T. Boundedness in a Keller–Segel system with external signal production / T. Black // Journal of Mathematical Analysis and Applications. – 2017. – Vol. 446, Iss. 1. – P. 436–455.
15. Yurk, B.P. Homogenization techniques for population dynamics in strongly heterogeneous landscapes / B.P. Yurk, C.A. Cobbold // Journal of biological dynamics. – 2018. – Vol. 12, Iss. 1. – P. 171–193.

16. Issa, T. Persistence, coexistence and extinction in two species chemotaxis models on bounded heterogeneous environments / T. Issa, W. Shen // 2018. – arXiv preprint arXiv:1709.10040v4
17. Юдович, В.И. Вибродинамика систем со связями / В.И. Юдович // Докл. РАН. – 1997. – Т. 354, № 5. – С. 622–624.
18. Vladimirov, V.A. On vibrodynamics of pendulum and submerged solid / V.A. Vladimirov // Journal of Mathematical Fluid Mechanics. – 2005. – Vol. 7, Supplement 3. – P. S397–S412.
19. Allaire, G. A brief introduction to homogenization and miscellaneous applications / G. Allaire // ESAIM: Proc. – 2012. – Vol. 37. – P. 1–49.
20. Allaire, G. Homogenization and two-scale convergence / G. Allaire // SIAM Journal on Mathematical Analysis. – 1992. – Vol. 23, Iss. 6. – P. 1482–1518.
21. Allaire, G. Shape optimization by the homogenization method / G. Allaire // Applied Mathematical Sciences. – Vol. 146. – New York, NY: Springer, 2002. – 456 p.
22. Йосс, Ж. Элементарная теория устойчивости и бифуркаций / Ж. Йосс, Д. Джозеф. – Мир, 1983. – 300 с.
23. Теория бифуркаций / В.И. Арнольд, В.С. Афраймович, Ю.С. Ильяшенко, Л.П. Шильников // Динамические системы – 5. Итоги науки и техн. Сер. Современ. пробл. мат. Фундам. направления: сб. науч. тр. – М.: ВИНТИ, 1986. – Т. 5 – С. 5–218.
24. Haragus, M. Local bifurcations, center manifolds, and normal forms in infinite-dimensional dynamical systems / M. Haragus, G. Iooss. – Universitext. London: Springer; Les Ulis: EDP Sciences, 2011. – 329 p.
25. Nirenberg, L. A strong maximum principle for parabolic equations / L. Nirenberg // Communications on Pure and Applied Mathematics. – 1953. – Vol. 6, Iss. 2. – P. 167–177.
26. Landis, E.M. Second Order Equations of Elliptic and Parabolic Type / E.M. Landis. – American Mathematical Society, Providence, RI, USA, 1998. – Translations of Mathematical Monographs, Vol. 171. – 203 p.
27. Vladimirov, V.A. Two-Timing Hypothesis, Distinguished Limits, Drifts, and Pseudo-Diffusion for Oscillating Flows / V.A. Vladimirov // Studies in Applied Mathematics. – 2017. – Vol. 138, Iss. 3. – P. 269–293.

Поступила в редакцию 7 мая 2019 г.

*Bulletin of the South Ural State University
Series "Mathematics. Mechanics. Physics"
2019, vol. 11, no. 3, pp. 28–40*

DOI: 10.14529/mmph190304

STABILITY OF THE QUASI-EQUILIBRIA OF KELLER–SEGEL SYSTEMS IN STRICTLY INHOMOGENEOUS ENVIRONMENT

A.B. Morgulis^{1,2}

¹ Southern Mathematical Institute of the Vladikavkaz Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Vladikavkaz, Russian Federation

² Institute for Mathematics, Mechanics, and Computer Science in the name of I.I. Vorovich, Southern Federal University, Rostov-on-Don, Russian Federation

E-mail: morgulisandrey@gmail.com

It is well known that a local bifurcation of the equilibrium of a system of Patlak-Keller-Segels' type (PKS) often turns out to be the first link in the chain of dynamical transitions leading to rather complex regimes of motion. However, as far as we are aware, the studies of the first transition cover only the homogeneous equilibria of homogeneous (i.e. translationally invariant) systems. In this article, we consider the effect of inhomogeneity. For this purpose, we have been introducing a PKS system, modeling two species, one of which (predator) is capable of searching the other one (prey). In addition to the prey-taxis, the predator has been endowed with taxis driven by environmental characteristics, such as temperature, salinity, terrain relief, etc. In other words, the predator can perceive an external signal. When the external signal is off, then we get a very simple homogeneous PKS-type system, which is, nevertheless,

capable of transiting from the homogeneous equilibrium to self-oscillatory wave motions via a local bifurcation. Notably, this transition does not involve the predator's kinetics, but the taxis only. We have been examining the short wavelength signals using the homogenization technique. It turns out that a short wavelength signal typically causes an exponential reduction of the predators' motility in comparison with the homogeneous system in response to the increase in the external signal level. The loss of motility to a great extent prevents the occurrence of the waves and dramatically stabilizes the primitive quasi-equilibria fully imposed by the external signal. It can be said that intense small-scale environmental fluctuations disorient and distract predators, and prevent them from effectively pursuing their prey.

Keywords: Patlak–Keller–Segel systems; prey-taxis; indirect taxis; external signal production; stability; instability; Poincaré–Andronov–Hopf bifurcation; averaging; homogenization.

References

1. Ivanitskii G.R., Medvinskii A.B., Tsyganov M.A. From the dynamics of population autowaves generated by living cells to neuroinformatics. *Phys. Usp.*, 1994, Vol. 37, Iss. 10, pp. 961–989. DOI: 10.1070/PU1994v037n10ABEH000049
2. Tsyganov M.A., Brindley J., Holden A.V., Biktashev V.N. Quasisoliton interaction of pursuit–evasion waves in a predator–prey system. *Physical review letters*, 2003, Vol. 91, Iss. 21, p. 218102. DOI: 10.1103/PhysRevLett.91.218102
3. Tsyganov M.A., Brindley J., Holden A.V., Biktashev V.N. Soliton-like phenomena in one-dimensional cross-diffusion systems: a predator–prey pursuit and evasion example. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, 2004, Vol. 197, Iss. 1-2, pp. 18–33. DOI: 10.1016/j.physd.2004.06.004
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, Iss. 3, p. 031901. DOI: 10.1103/PhysRevE.70.031901
5. 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. DOI: 10.1016/j.na.2013.11.022
6. 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. DOI: 10.1142/S0218202516400108
7. 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. DOI: 10.1016/j.ecocom.2017.07.001
8. Li H., Tao Y. Boundedness in a chemotaxis system with indirect signal production and generalized logistic source. *Applied Mathematics Letters*, 2018, Vol. 77, pp. 108–113. DOI: 10.1016/j.aml.2017.10.006
9. Bellomo N., Bellouquid A., Tao Y., Winkler M. 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. 9, pp. 1663–1763. DOI: 10.1142/S021820251550044X
10. Govorukhin V.N., Morgulis A.B., Tyutyunov Y.V. Slow taxis in a predator-prey model. Slow Taxis in a Predator–Prey Model. *Doklady Mathematics*, Vol. 61, no. 3, pp. 420–422.
11. Arditi R., Tyutyunov Y., Morgulis A., Govorukhin V., Senina I. Directed movement of predators and the emergence of density-dependence in predator–prey models. *Theoretical Population Biology*, 2001, Vol. 59, Iss. 3, pp. 207–221. DOI: 10.1006/tpbi.2001.1513
12. Pearce I.G., Chaplain M.A., Schofield P.G., Anderson A.R., Hubbard S.F. Chemotaxis-induced spatio-temporal heterogeneity in multi-species host-parasitoid systems. *Journal of mathematical biology*, 2007, Vol. 55, Iss. 3, pp. 365–388. DOI: 10.1007/s00285-007-0088-4
13. 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. DOI: 10.3934/dcdsb.2017179
14. Black T. Boundedness in a Keller–Segel system with external signal production. *Journal of Mathematical Analysis and Applications*, 2017, Vol. 446, Iss. 1, pp. 436–455. DOI: 10.1016/j.jmaa.2016.08.049

15. Yurk B.P., Cobbold C.A. Homogenization techniques for population dynamics in strongly heterogeneous landscapes. *Journal of biological dynamics*, 2018, Vol. 12, Iss. 1, 171–193. DOI: 10.1080/17513758.2017.1410238
16. Issa T, Shen W. Persistence, coexistence and extinction in two species chemotaxis models on bounded heterogeneous environments. 2018; *arXiv preprint* arXiv:1709.10040v4
17. Yudovich V.I. The dynamics of vibrations in systems with constraints. *Doklady Physics*, 1997, Vol. 42, no. 6, pp. 322–325.
18. Vladimirov V.A. On vibrodynamics of pendulum and submerged solid. *Journal of Mathematical Fluid Mechanics*, 2005, Vol. 7, Supplement 3, P. S397–S412. DOI: 10.1007/s00021-005-0168-4
19. Allaire G. A brief introduction to homogenization and miscellaneous applications. *ESAIM: Proc.*, 2012, Vol. 37, pp. 1–49. DOI: 10.1051/proc/201237001
20. Allaire G. Homogenization and two-scale convergence. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 1992, Vol. 23, Iss. 6, pp. 1482–1518. DOI: 10.1137/0523084
21. Allaire G. *Shape optimization by the homogenization method*. Applied Mathematical Sciences, Vol. 146, New York, NY, Springer, 2002, 456 p. DOI: 10.1007/978-1-4684-9286-6
22. Iooss G., Joseph D.D. *Elementary stability and bifurcation theory*. Springer Science & Business Media, 2012. DOI: 10.1007/978-1-4684-9336-8
23. Arnol'd V.I., Afraimovich V.S., Ilyashenko Yu.S., Shilnikov L.P. Bifurcation theory. *Dynamical systems – 5, Itogi Nauki i Tekhniki. Ser. Sovrem. Probl. Mat. Fund. Napr.*, Vol. 5, Moscow, VINITI publ., 1986, pp. 5–218. (in Russ.).
24. Haragus M., Iooss G. *Local bifurcations, center manifolds, and normal forms in infinite-dimensional dynamical systems*. Universitext. London: Springer; Les Ulis: EDP Sciences, 2011, 329 p. DOI: 10.1007/978-0-85729-112-7
25. Nirenberg L. A strong maximum principle for parabolic equations. *Communications on Pure and Applied Mathematics*, 1953, Vol. 6, Iss. 2, pp. 167–177. DOI: 10.1002/cpa.3160060202
26. Landis E.M. *Second Order Equations of Elliptic and Parabolic Type*. Translations of Mathematical Monograph, Vol. 171, American Mathematical Society, Providence, RI, USA; 1998, 203 p. DOI: 10.1090/mmono/171
27. Vladimirov V.A. Two-Timing Hypothesis, Distinguished Limits, Drifts, and Pseudo-Diffusion for Oscillating Flows. *Studies in Applied Mathematics*, 2017, Vol. 138, Iss. 3, pp. 269–293. DOI: 10.1111/sapm.12152

Received May 7, 2019