

УДК 519.63

## Исследование процессов самоорганизации в бактериальных колониях, описываемых моделью Чави-Вадди – Колокольникова

© 2025 г. А. Г. Головков, П. Н. Рябов, Н. А. Кудряшов

Национальный исследовательский ядерный университет «МИФИ», Москва, 115409, Россия

Исследована обобщенная модель Чави-Вадди – Колокольникова, применяемая для описания пространственно-временной динамики бактериальных колоний с учетом возможной «дисперсии» – механизма, отвечающего за миграцию и перераспределение популяции в окружающей среде. С биологической точки зрения, благодаря рассматриваемой модели удастся понять, как бактериальные клетки, способные к коллективному движению, формируют упорядоченные структуры (например, скопления или волны) даже при наличии внешних возмущений. Основной фокус работы направлен на исследование динамики системы бактериальных колоний, описываемых обобщенной моделью Чави-Вадди – Колокольникова. Так, в работе разработан численный алгоритм для проведения математического моделирования данных процессов, проведена его верификация на базе точных решений рассматриваемой модели в виде уединенных волн. Исследовано влияние параметров задачи на поведение системы бактериальных колоний. Помимо этого, основное внимание в работе уделено изучению процессов самоорганизации бактерий, а также классификации динамики поведения системы для различных значений параметров рассматриваемой задачи.

**Ключевые слова:** моделирование, дифференциальные уравнения, бактериальные колонии, хемотаксис, фототаксис, метод линий, метод Рунге – Кутты, численные методы.

### Введение

Решение задачи распределения бактерий в пространстве является важным этапом для анализа их дальнейшего поведения. Поскольку бактерии часто вынуждены выживать в условиях, неблагоприятных для их роста, они разработали ряд адаптивных механизмов. Например, хемотаксис представляет собой направленное движение бактерий под воздействием химического градиента. В последние годы этот феномен подробно изучали математики, начиная с работ Келлера и Сигела [1–3]. Их модель включает четыре сильно связанных параболических уравнения в частных производных, описывающих агрегацию популяции клеточной слизи. Модель Келлера – Сигела была разработана с макроскопической точки зрения, рассматривая всю популяцию относительно плотности в конкретном месте и времени. Модель демонстрирует важные особенности хемотаксиса, такие как взрывное увеличение концентрации за конечное время при высоких концентрациях, самоагрегация и формирование пространственных паттернов [4, 5]. Также предложено несколько расширений модели Келлера – Сигела. Например, в работе [6] модель была расширена с учетом плотности хемотаксирующей популяции, которая напрямую регулирует свою чувствительность к химическим веществам. В работе [7] была выведена обобщенная модель Келлера – Сигела с учетом флуктуаций. В исследовании [8] модель Келлера – Сигела была связана с моделью хищник – жертва для описания динамики двух биологических видов, выделяющих

✉ А. Г. Головков: [gag006@campus.mephi.ru](mailto:gag006@campus.mephi.ru)

Поступила в редакцию: 30.06.2025

После доработки: 24.07.2025

Принята к публикации: 30.07.2025

EDN MJQWIL

химические вещества. В статье [9] представлены результаты по предотвращению взрывного роста в модели Келлера – Сигела путем добавления сублогистического источника.

Известен и другой механизм адаптации микроорганизмов – фототаксис. Фототаксис представляет собой направленное движение микроорганизмов в ответ на световые градиенты. Данный эффект в настоящий момент недостаточно хорошо изучен в сравнении с хемотаксисом. В работе [10] была выведена модель, описывающая фототаксическое поведение клеточного слизняка, на основе гибридных клеточных автоматов и модели уравнений в частных производных. Исследование [11] представляет вывод модели фототаксиса у *E. gracilis* на основе подхода Келлера – Сигела и стационарных распределений. В работе [12] предложена модель, в которую был добавлен новый реактивный крутящий момент, связанный с фототаксисом, в уравнение Фоккера – Планка для функции плотности вероятности направления плавания клеток. В работе [13] представлена система уравнений в частных производных, выведенная как предел систем множества частиц, взаимодействующих стохастически. Вторая модель также точно описывала движение бактерий в областях с низкой и средней плотностью клеток. В этой модели применялась дискретная по времени динамика частиц, локально взаимодействующих по заданным правилам с добавлением случайных членов [14, 15]; при этом сами правила были сформулированы на основе ранних экспериментальных наблюдений [16, 17].

В недавней работе [18] была представлена упрощенная версия модели фототаксиса из [14, 15] и получено новое параболическое дифференциальное уравнение в приближении постоянного предела. Это дифференциальное уравнение учитывает одномерное поведение бактерий без процесса дисперсии. В данной работе мы исследуем самоорганизацию бактериальных колоний, описываемых уравнением, которое имеет вид

$$u_t + u_{xx} + \sigma u_{xxx} + u_{xxxx} - \alpha \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{u_x u_{xx}}{u} \right) = 0, \quad (1)$$

где  $u(x, t)$  – функция, описывающая концентрацию бактерий,  $x$  и  $t$  – независимые переменные,  $\alpha$  и  $\sigma$  – параметры математической модели, где  $\alpha$  определяется по формуле [18]:

$$\alpha = \frac{c(2d+1)(d+1)^2}{c[1+d(d^2+2d+3)]-2a}. \quad (2)$$

В работе [19] была предложена обобщенная модель Чави-Вадди – Колокольникова, описывающая одномерную динамику концентрации бактериальной колонии  $u(x, t)$  с учетом дисперсии:

$$u_t + u_{xx} + \sigma u_{xxx} + u_{xxxx} - \alpha \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{u_x u_{xx}}{u} \right) = 0, \quad x \in [0, l], t > 0, \quad (3)$$

где  $\sigma$  – произвольный параметр.

Данная модель и является предметом исследования настоящей работы.

#### **Алгоритм численного моделирования процессов самоорганизации в бактериальных колониях, описываемых обобщенной моделью Чави-Вадди – Колокольникова**

Для начала построим численный алгоритм решения задачи (3) на основе метода линий. Данный алгоритм делится на две стадии. Первая стадия посвящена построению разностной аппроксимации пространственной компоненты модели (3). По сути, таким образом мы переформулируем базовую постановку в серию задач Коши в каждом пространственном узле рассматриваемой сетки. На второй стадии алгоритма интегрируем каждую из задач Коши численно методом Рунге – Кутты четвертого порядка точности. В частности, данный подход был использован для решения смешанной краевой задачи для уравнения Курамото – Сивашинского в работе [20].

Для реализации данного алгоритма перепишем исходную постановку задачи (3) в виде:

$$\begin{aligned} u_t &= L(u) + N(u), \\ u(x, 0) &= u_0(x), \\ u(x, t) &= u(x + l, t), \end{aligned} \quad (4)$$

где  $L$  – линейный оператор от  $u(x, t)$ ,  $N$  – нелинейный оператор от  $u(x, t)$ ,  $u_0(x)$  – начальное условие,  $l$  – период.

Для уравнения (3) имеем:

$$\begin{aligned} L(u) &= -u_{xx} - \sigma u_{xxx} - u_{xxxx}, \\ N(u) &= \alpha \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{u_x u_{xx}}{u} \right) = \alpha \frac{\partial}{\partial x} (S(u)). \end{aligned} \quad (5)$$

Далее опишем, как строилась аппроксимация пространственной и временной компоненты, а также граничных условий.

Дискретизация производных по пространству строилась на сетке из  $N$  узлов с шагом  $\Delta x = \frac{x_{\max} - x_{\min}}{N}$ .

Для аппроксимации производных на данной сетке использовались центральные разности в виде

$$\begin{aligned} u_x &\approx \frac{u_{i-2} - 8u_{i-1} + 8u_{i+1} - u_{i+2}}{12\Delta x}, \\ u_{xx} &\approx \frac{-u_{i-2} + 16u_{i-1} - 30u_i + 16u_{i+1} - u_{i+2}}{12(\Delta x)^2}, \\ u_{xxx} &\approx \frac{u_{i+2} - 2u_{i+1} + 2u_{i-1} - u_{i-2}}{2\Delta x^3}, \\ u_{xxxx} &\approx \frac{u_{i+2} - 4u_{i+1} + 6u_i - 4u_{i-1} + u_{i-2}}{\Delta x^4}. \end{aligned} \quad (6)$$

Далее, подставляя (6) в уравнение (3), приходим к значению  $u_i$  в  $x_i$  узле сетки для  $i = [2, \dots, N-2]$ , получаем систему ОДУ из  $N-4$  уравнений. Как уже отмечалось ранее, численное решение системы полученных ОДУ строилось на базе метода Рунге – Кутты 4-го порядка точности.

Аппроксимация нелинейного оператора из (5) строилась следующим образом. Запишем частную производную от функции  $S(u)$  в виде

$$\frac{\partial S}{\partial x} = \frac{u_{xxx} u_x}{u} + \frac{u_{xx}^2}{u} - \frac{u_{xx} u_x^2}{u^2}. \quad (7)$$

Воспользуемся центральными разностями из (6). Подставляем аппроксимации производных, находим

$$\frac{dS}{dx} \approx \frac{D3 \cdot D1}{u_i} + \frac{D2^2}{u_i} - \frac{D2 \cdot D1^2}{u_i^2}, \quad (8)$$

где

$$\begin{aligned}\frac{D3 \cdot D1}{u_i} &= \frac{(u_{i+2} - 2u_{i+1} + 2u_{i-1} - u_{i-2})(u_{i+1} - u_{i-1})}{4\Delta x^4 u_i}, \\ \frac{D2^2}{u_i} &= \frac{(u_{i+1} - 2u_i + u_{i-1})^2}{u_i \Delta x^4}, \\ \frac{D2 \cdot D1^2}{u_i^2} &= \frac{(u_{i+1} - 2u_i + u_{i-1})(u_{i+1} - u_{i-1})^2}{4\Delta x^4 u_i^2}.\end{aligned}\tag{9}$$

Таким образом, получаем аппроксимацию пространственной компоненты задачи (4). В свою очередь, для интегрирования по времени рассмотрим задачу Коши для системы обыкновенных дифференциальных уравнений первого порядка в виде

$$\begin{aligned}y_z &= w, \\ w_z &= r, \\ r_z &= Vy - \frac{y^{m+1}}{m+1} - w - \beta r.\end{aligned}\tag{10}$$

Здесь и далее:

$$\mathbf{y}(z) = (y(z), w(z), r(z)), \mathbf{f}(z, \mathbf{y}) = (f_1(z, \mathbf{y}), f_2(z, \mathbf{y}), f_3(z, \mathbf{y})).\tag{11}$$

Значения в последующих точках вычисляются по итерационной формуле

$$\mathbf{y}(z+h) = \mathbf{y}(z) + \frac{h}{6}(\mathbf{k}_1 + 2\mathbf{k}_2 + 2\mathbf{k}_3 + \mathbf{k}_4),\tag{12}$$

где  $h$  – шаг сетки по  $z$ , а  $\mathbf{k}_1, \mathbf{k}_2, \mathbf{k}_3, \mathbf{k}_4$  вычисляются на каждом шаге по следующим формулам:

$$\begin{aligned}k_1 &= f(z, y(z)), \\ k_2 &= f\left(z + \frac{h}{2}, y(z) + \frac{h}{2}k_1\right), \\ k_3 &= f\left(z + \frac{h}{2}, y(z) + \frac{h}{2}k_2\right), \\ k_4 &= f(z+h, y(z) + hk_3),\end{aligned}\tag{13}$$

$$\begin{aligned}f_1(z, y) &= w(z), \\ f_2(z, y) &= r(z), \\ f_3(z, y) &= Vy(z) - \frac{y^{m+1}(z)}{m+1} - w(z) - \beta r(z).\end{aligned}\tag{14}$$

Здесь  $k_i$  называют наклонами или оценками производных в четырех специально подобранных точках, которые лежат на отрезке  $[t_n, t_{n+1}]$ . Именно выбор этих точек позволяет построить схему четвертого порядка без использования производных  $f_z, f_y, \dots$ . Рассмотрим обобщенную формулу перехода. Пусть приблизительное значение решения в  $t_{n+1} = t_n + h$  рассчитывается как

$$y_{n+1} = y_n + h(a_1 k_1 + a_2 k_2 + a_3 k_3 + a_4 k_4), \quad (15)$$

где  $a_i$  – неизвестные коэффициенты, которые предстоит найти из требования четвертого порядка точности. Для компактности введем обозначения  $\Phi = ak_1 + ak_2 + ak_3 + ak_4$ , так что (15) можно записать в виде  $y_{n+1} = y_n + h\Phi$ . Разложим  $y$  в ряд Тейлора в точке  $t_{n+1} = t_n + h$ :

$$y(t_n + h) = y_n + hy'_n + \frac{h^2}{2} y''_n + \frac{h^3}{6} y'''_n + \frac{h^4}{24} y^{(4)}_n + \mathcal{O}(h^5), \quad (16)$$

где производные  $y_n^{(m)}$  выражаются через  $f$  и его частные производные (ниже понадобятся только коэффициенты при степенях  $h^1 \dots h^4$ )

$$\begin{aligned} y'_n &= f_n, \\ y''_n &= f_t + f_y f, \\ y'''_n &= f_{tt} + 2f_{ty} f + f_{yy} f^2 + f_y (f_t + f_y f), \\ y^{(4)}_n &= f_{ttt} + 4f_{tuy} f + 6f_{tyy} f^2 + 4f_{yyy} f^3 + f_{yyyy} f^4 + \dots \end{aligned} \quad (17)$$

Нужно разложить  $\Phi$ , а значит и каждый  $k_i$ , в ряд Тейлора по  $h$ .

$$\begin{aligned} k_1 &= f_n, \\ k_2 &= f(t_n + \frac{h}{2}, y_n + \frac{h}{2} k_1) = f_n + \frac{h}{2} f_t + \\ &\quad + \frac{h}{2} f_y f_n + \mathcal{O}(h^2), \\ k_3 &= f(t_n + \frac{h}{2}, y_n + \frac{h}{2} k_2) = f_n + \frac{h}{2} f_t + \frac{h}{2} f_y f_n + \\ &\quad + \frac{h^2}{4} (f_{tt} + 2f_{ty} f_n + f_{yy} f_n^2) + \mathcal{O}(h^3), \\ k_4 &= f(t_n + h, y_n + h k_3) = f_n + h f_t + h f_y f_n + \\ &\quad + \frac{h^2}{2} (f_{tt} + 2f_{ty} f_n + f_{yy} f_n^2) + \mathcal{O}(h^3). \end{aligned} \quad (18)$$

Теперь вставляем эти разложения в  $\Phi$  и группируем по степеням  $h$ :

$$\begin{aligned} \Phi &= \underbrace{(a_1 + a_2 + a_3 + a_4) f_n}_{\mathcal{O}(h^0)} + \underbrace{(\frac{1}{2} a_2 + \frac{1}{2} a_3 + a_4) (f_t + f_y f_n)}_{\mathcal{O}(h^1)} + \\ &\quad + \underbrace{(\frac{1}{4} a_2 + \frac{1}{4} a_3 + \frac{1}{2} a_4) (f_{tt} + 2f_{ty} f_n + f_{yy} f_n^2)}_{\mathcal{O}(h^2)} + \dots \end{aligned} \quad (19)$$

Подставляя  $y_{n+1} = y_n + h\Phi$  и приравнявая коэффициенты у каждой степени  $h$  с соответствующими коэффициентами в (16), получаем систему линейных уравнений:

$$\begin{aligned} a_1 + a_2 + a_3 + a_4 &= 1, \\ \frac{1}{2} a_2 + \frac{1}{2} a_3 + a_4 &= \frac{1}{2}, \\ \frac{1}{4} a_2 + \frac{1}{4} a_3 + \frac{1}{2} a_4 &= \frac{1}{3}, \\ \frac{1}{8} a_2 + \frac{1}{8} a_3 + a_4 &= \frac{1}{4}. \end{aligned} \quad (20)$$

Решением системы (20) являются следующие коэффициенты:  $a_1 = \frac{1}{6}$ ,  $a_2 = -\frac{1}{3}$ ,  $a_3 = \frac{1}{3}$ ,  $a_4 = \frac{1}{6}$ . Подставим их в (15):

$$y_{n+1} = y_n + \frac{h}{6}(k_1 + 2k_2 + 2k_3 + k_4).$$

с локальной погрешностью  $O(h^5)$  и глобальным порядком  $O(h^4)$ .

Применим метод Рунге – Кутты для задачи (4):

$$u_{n+1} = u_n + \frac{\Delta t}{6}(k_1 + k_2 + k_3 + k_4) \quad (21)$$

где  $n$  это индекс временной сетки, а  $k_1, k_2, k_3, k_4$  вычисляются по формулам (13), причем  $f$  имеет вид

$$u_t = -u_{xx} - \sigma u_{xxx} - u_{xxxx} + \alpha \frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{u_x u_{xx}}{u} \right). \quad (22)$$

Здесь  $u_{xx}, u_{xxx}, u_{xxxx}$  выражаем через центральные разности (6), а нелинейный член  $\frac{\partial}{\partial x} \left( \frac{u_x u_{xx}}{u} \right)$  – через (8). В постановке задачи (4) граничные условия периодические, они обеспечивают непрерывность решения на границах вычислительной области. Параметры для граничных условий были определены путем решения системы уравнений. Рассмотрим систему уравнений, полученную из применения разностных схем (6):

$$\begin{aligned} -u_{-2} + 2u_{-1} - 2u_1 + u_2 &= -u_{N-3} + 2u_{N-2} - 2u_N + u_{N+1}, \\ -u_{-2} + 16u_{-1} - 30u_0 + 16u_1 - u_2 &= -u_{N-3} + 16u_{N-2} - 30u_{N-1} + 16u_N - u_{N+1}, \\ u_{-2} - 8u_{-1} + 8u_1 - u_2 &= u_{N-3} - 8u_{N-2} + 8u_N - u_{N+1}, \\ u_0 &= u_{N-1}, \\ -u_{-1} + 2u_0 - 2u_2 + u_3 &= -u_{N-2} + 2u_{N-1} - 2u_{N+1} + u_{N+2}, \\ -u_{-1} + 16u_0 - 30u_1 + 16u_2 - u_3 &= -u_{N-2} + 16u_{N-1} - 30u_N + 16u_{N+1} - u_{N+2}, \\ u_{-1} - 8u_0 + 8u_2 - u_3 &= u_{N-2} - 8u_{N-1} + 8u_{N+1} - u_{N+2}, \\ u_1 &= u_N, \end{aligned} \quad (23)$$

Система (23) была решена с использованием программного обеспечения Python и библиотеки SymPy для определения значений граничных узлов, обеспечивающих периодичность решения. Были получены следующие значения:

$$\begin{aligned} u_{-1} &= u_{N-2}, u_{-2} = u_{N-3}, \\ u_0 &= u_{N-1}, u_{N+1} = u_2, \\ u_{N+2} &= u_3, u_N = u_1. \end{aligned} \quad (24)$$

Таким образом, аппроксимированные граничные условия используются в виде (24). Проведем верификацию разработанного численного решения, приведенного в формуле (30).

### Построение точного решения обобщенного уравнения Чави-Вадди – Колокольникова

Уравнение (3) не относится к классу интегрированных уравнений. В связи с этим получение общего решения методом обратной задачи рассеивания невозможно. Поэтому построим частное решение, используя метод простейших уравнений. Поскольку уравнение допускает группу преобразований сдвига по координате и времени, обратимся к редукции бегущих волн.

$$u(x, t) = y(z), \quad z = x - \omega t, \quad (25)$$

где  $y(z)$  – новая функция, а  $\omega$  – постоянная скорость волны. Аналитические решения при  $\omega = 0$  были получены в работах [21, 22]. Показано, что порядок полюса общего решения зависит от параметра  $\alpha$  и равен

$$\rho = \frac{2}{\alpha - 1}, \quad (26)$$

где  $p$  – порядок полюса функции  $Q(z)$ .

Подставляя преобразование (25) в уравнение (3), получаем

$$y_{zzzz}y^2 + (-\alpha y y_z + \sigma y^2)y_{zz} - \alpha y y_{zz}^2 + (\alpha y_z^2 + y^2)y_{zz} - \omega y_z y^2 = 0. \quad (27)$$

Точные решения уравнения (27) были получены в работе [19]. Для этого уравнения существует первый интеграл

$$y_{zz}y + (\sigma y - \alpha y_z)y_{zz} - \omega y^2 + y y_z + C_1 y = 0, \quad (28)$$

где  $C_1$  – константа.

Далее, частное решение данного уравнения строится с использованием метода простейших уравнений. Подробное изложение метода построения решения задачи (29) приведено в работе [19]. В результате мы получаем следующие соотношения параметров задачи, при которых существует частное аналитическое решение в виде бегущих волн.

При  $\alpha \neq 1$  получаем:

$$\begin{aligned} p &= \frac{2}{\alpha - 1}, \\ m &= \frac{1}{\alpha - 1} \mp \frac{\sigma(\alpha + 1)}{k(\alpha + 3)(\alpha - 1)}, \\ \omega &= -\frac{\sigma(-2\alpha\sigma^2 + \alpha^2 - 2\sigma^2 + 6\alpha + 9)}{(\alpha + 3)^3}, \\ k &= \pm \frac{\sqrt{\alpha_1 + \alpha_2}}{\alpha + 3}, \\ \alpha_1 &= -\alpha^2\sigma^2 + \alpha^3 + 2\alpha\sigma^2, \\ \alpha_2 &= 5\alpha^2 + 3\sigma^2 + 3\alpha - 9. \end{aligned} \quad (29)$$

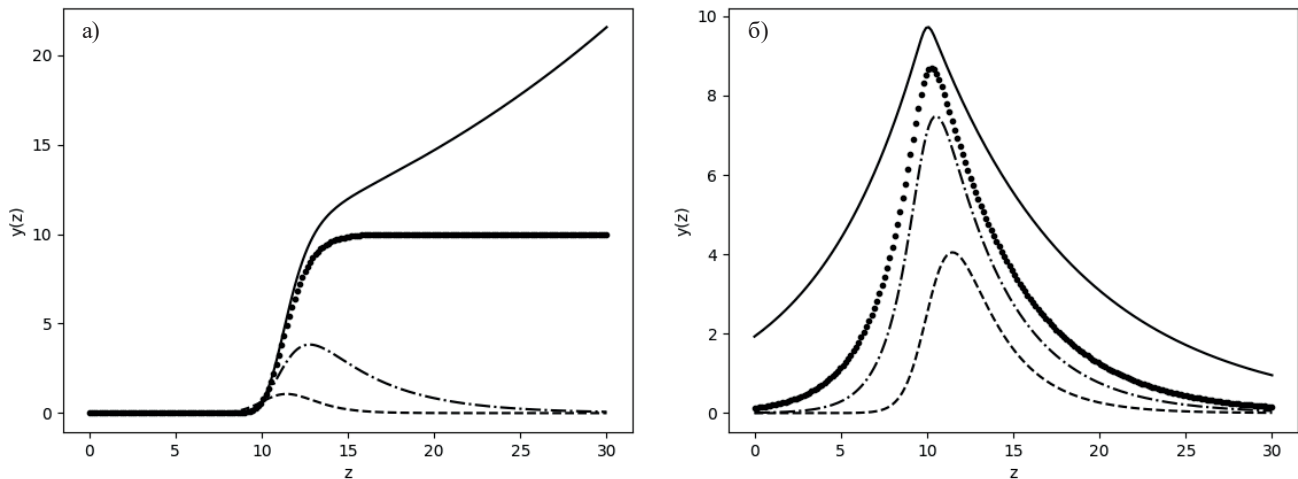
Для набора параметров (29) решение уравнения (3) имеет вид

$$u(x, t) = \frac{A e^{-km(x - \omega t - z_0)}}{(1 + e^{-k(x - \omega t - z_0)})^p}. \quad (30)$$

где  $A$  и  $z_0$  – произвольные константы.

На рис. 1 показана концентрация бактерий  $u$  в момент времени  $t = 0$  при разных значениях параметров задачи.

На рис. 1а фиксируется параметр  $\alpha = 1.5$ , при небольших значениях  $\sigma$  видно, что начальное распределение концентрации имеет вид уединенной волны, при достижении значения  $\sigma = \frac{9\sqrt{5}}{10}$  концентрация  $u$  стремится к значению 10, а при увеличении до  $\sigma = 2.1$  концентрация с  $z = 10$  начинает непрерывно расти. В свою очередь, на рис. 1б фиксируется параметр  $\sigma$ , видно, что с увеличением второго параметра увеличивается амплитуда волн.



**Рис. 1.** График функции  $u(x, t)$  (30) при  $t = 0$  и при разных значениях параметров задачи: а)  $\alpha = 1.5$ ,  $\sigma = 0.7$  (график пунктиром),  $\sigma = 1.5$  (график точкой запятой),  $\sigma = \frac{9\sqrt{5}}{10}$  (график точечный),  $\sigma = 2.1$  (график сплошной); б)  $\sigma = 1.2$ ,  $\alpha = 2.0$  (график пунктиром),  $\alpha = 5.0$  (график точкой запятой),  $\alpha = 10.0$  (график точечный),  $\alpha = 50.0$  (график сплошной)

### Тестирование численного алгоритма для проведения математического моделирования бактериальных колоний

Для тестирования предложенного численного алгоритма проводилось сравнение численного и аналитического решений для модели Чави-Вадди – Колокольникова.

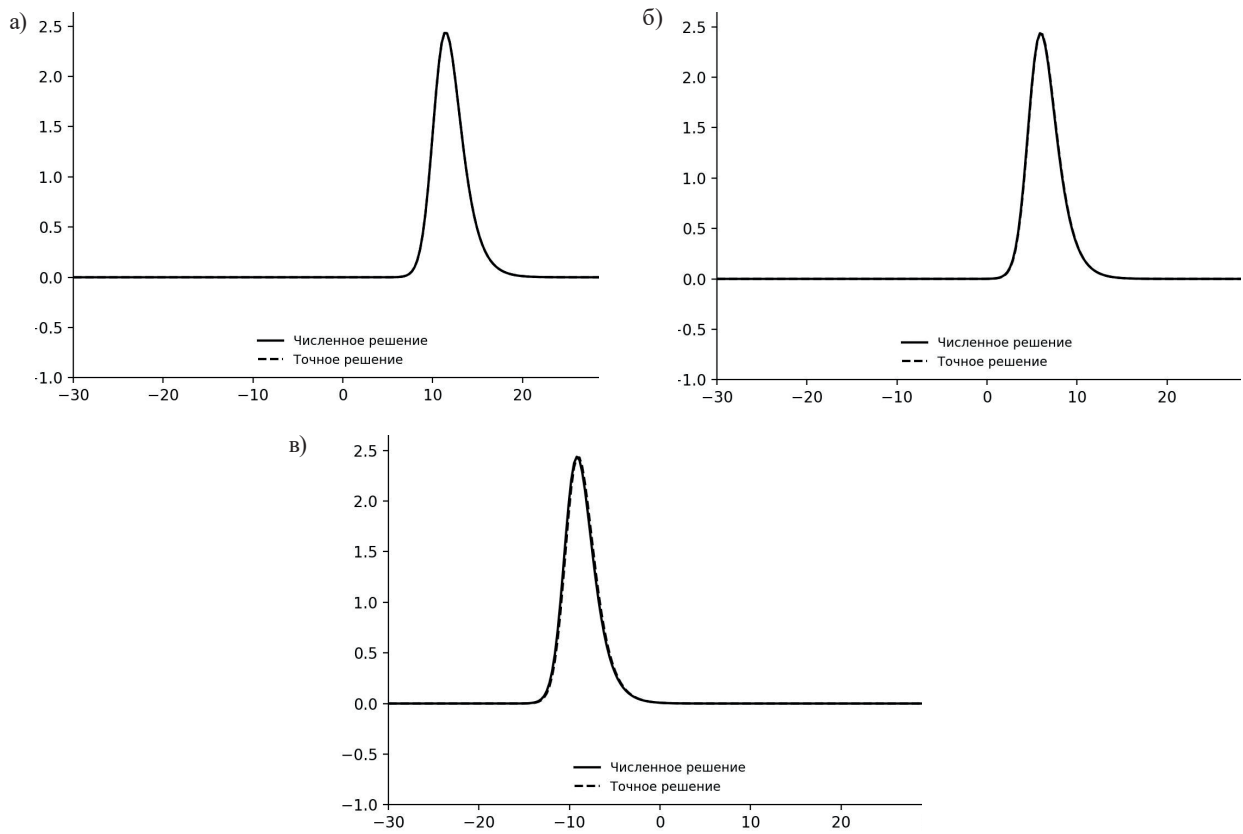
На рис. 2 приведено численное моделирование процессов самоорганизации в бактериальных колониях, описываемых моделью ЧВК. На рис. 2а при  $t = 0$  полученное возбуждение имеет вид уединенной волны, с течением времени (при  $t = 40$ ,  $t = 150$ ) на рис. 2б,в наблюдается, что уединенная волна движется справа налево, причем график численного решения имеет незначительное отклонение от графика точного решения. Погрешности, полученные при расчетах, лежат в пределах второго порядка точности по координате и времени. Это демонстрирует эффективность построенного численного алгоритма.

### Моделирование процессов самоорганизации бактериальных колоний при различных параметрах задачи

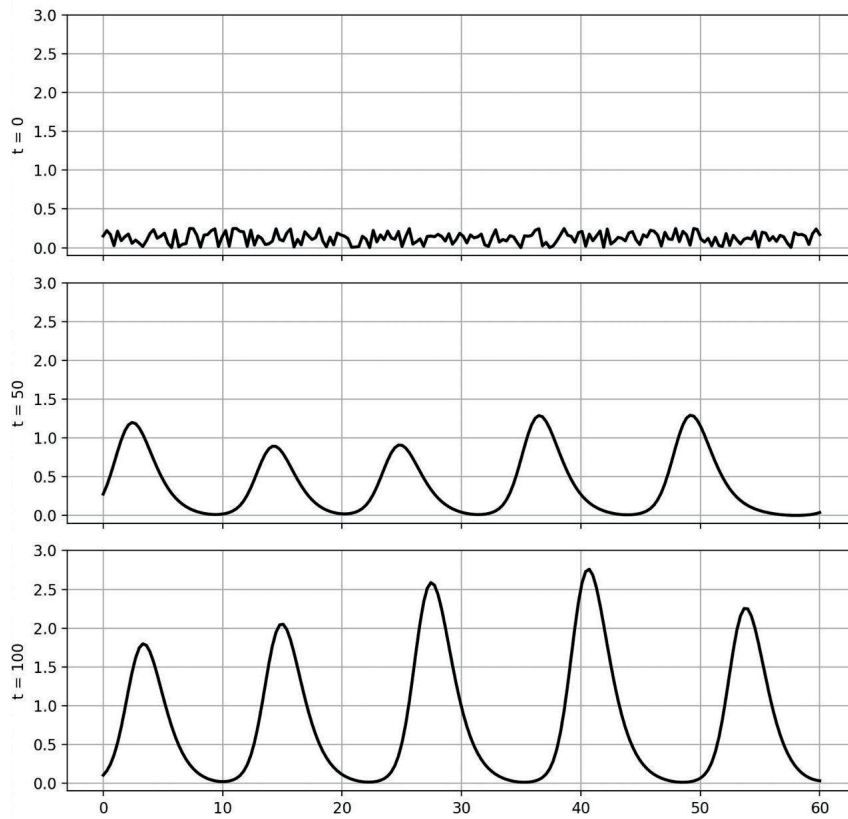
Известно, что различные математические модели, основу которых составляют уравнения в частных производных, предполагают наличие регулярной динамики, описывающей самоорганизацию пространственно однородных структур из случайно распределенного начального состояния системы. К примеру, подобные явления наблюдались в задачах, описываемых обобщенным уравнением Курамото – Сивашинского [20], а также в задачах, описываемых уравнением в частных производных пятого порядка [23].

Численные эксперименты показали, что в зависимости от значения параметров  $\alpha$  и  $\sigma$  модели (3) имеют место подобные процессы (рис. 3). Данный раздел посвящен исследованию влияния параметров модели на динамику эволюции системы бактериальных колоний с течением времени. Для этого





**Рис. 2.** Зависимость численного решения задачи (4) от координат  $x$  и времени  $t$  при  $\sigma = 0.7$  и  $\alpha = 1.5$ , при начальном условии (4): а) при  $t = 0$ ; б)  $t = 40$ ; в)  $t = 150$



**Рис. 3.** Хаотическая и регулярная структуры ( $\sigma = 0.7$ ,  $\alpha = 1.5$ )

в качестве начального условия  $u(x, t = 0)$  используется равномерно распределенный шум амплитуды  $\varepsilon = 0.25$ , моделирующий случайное распределение концентрации бактерий около состояния  $u(x, t = 0)$ . Заданное в таком виде начальное условие довольно неплохо описывает реальные системы.

На среднем и нижнем графиках рис. 3 мы видим, что со временем становится заметным формирование регулярных волновых структур. Амплитуда колебаний подобных структур растет, а нелинейность начинает играть более значительную роль, что приводит к выделению устойчивой формы колебаний. Также с течением времени наблюдается демпфирование шума, его компонента становится менее выраженной, уступая место более крупным и плавным колебаниям. Это может быть связано с тем, что система фильтрует высокочастотные шумовые компоненты, сохраняя только низкочастотные моды. Нелинейная природа дифференциального уравнения приводит к появлению устойчивых форм колебаний даже при начальном нерегулярном возмущении.

В рамках данного исследования была построена детальная двухпараметрическая карта состояний системы, иллюстрирующая различные типы динамики в зависимости от изменения двух ключевых параметров модели  $\alpha$  и  $\sigma$  на вид уравнения (3) при начальных условиях в виде равномерно распределенного шума. Исследования показали, что при  $\alpha > 3.15$  возбуждения становятся неустойчивыми, и наблюдается явление взрыва волны при любых значениях  $\sigma$ . При фиксированном  $\alpha$  было установлено, что при увеличении значения  $\sigma$  в областях с устойчивой системой скорость возрастания амплитуды волн увеличивается, как и движение волн вдоль оси  $x$ .

Полученная карта позволила наглядно выделить три качественно отличающихся области, каждая из которых характеризуется специфическими динамическими особенностями формирования и эволюции возбуждений.

Распределение изначально нерегулярное, но со временем система сама приходит к явно выраженной периодической структуре, имеющей регулярные пики (рис. 4).

Данное поведение представляет собой типичный пример пространственно-временной самоорганизации, когда случайные флуктуации упорядочиваются в регулярные пики с устойчивой амплитудой. Распределение преобразуется из хаотического в периодическое с равными амплитудами (рис. 5).

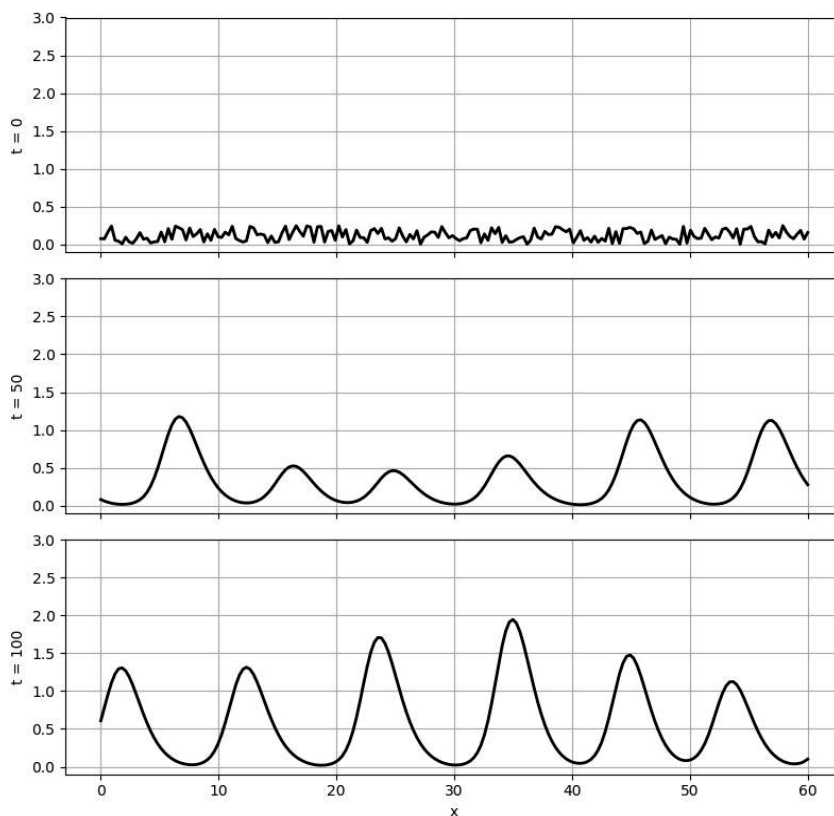


Рис. 4. Поведение системы в области 1

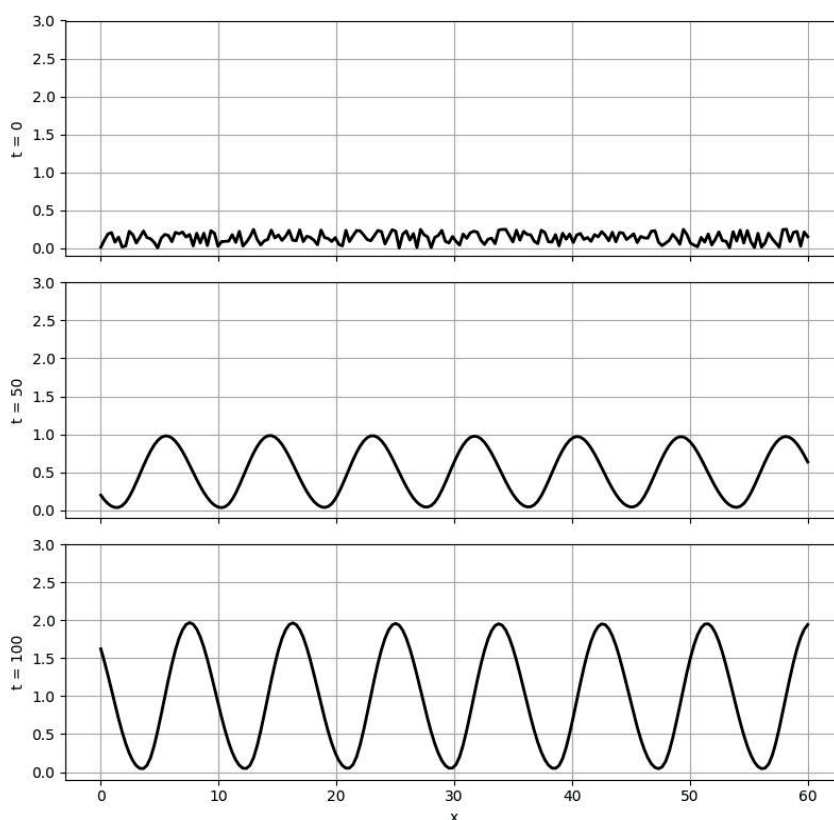


Рис. 5. Поведение системы в области 2

Здесь динамика амплитуды волн остается устойчивой и не проявляет тенденции к дальнейшему росту. Третья область описывается тем же переходом из нерегулярного состояния к периодическому, однако, в отличие от предыдущих случаев, амплитуда волн непрерывно возрастает. Такое поведение приводит к неустойчивости и, в конечном итоге, к разрушению структуры возбуждений, что можно охарактеризовать как динамическую неустойчивость, вызванную чрезмерным ростом амплитуды колебаний.

Таким образом, построенная карта (рис. 6) позволяет наглядно визуализировать и обобщить результаты численных экспериментов, предоставляя возможность качественного и количественного анализа влияния параметров  $\sigma$  и  $\alpha$  на динамическое поведение системы. Это существенно упрощает идентификацию режимов стабильности и неустойчивости.

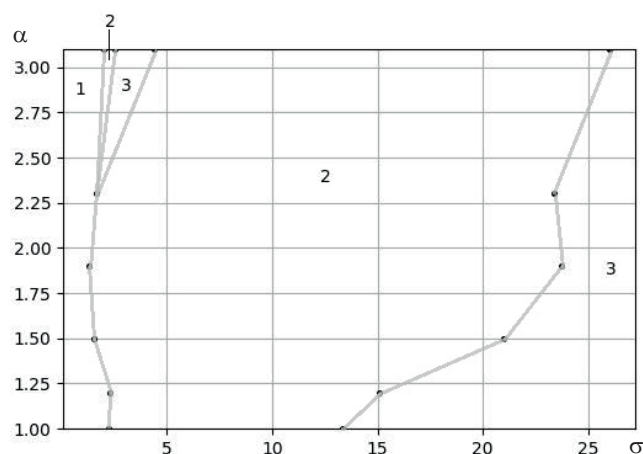


Рис. 6. Карта параметров  $\sigma$  и  $\alpha$

Численные опыты с начальным шумом показали, что высокочастотные флуктуации быстро подавляются, а система переходит к устойчивым волновым структурам, сформированным нелинейной динамикой.

Построенная карта параметров  $\alpha$  и  $\sigma$  выявила три принципиальные области:

1. Нерегулярная динамика  $\rightarrow$  устойчивые периодические структуры;
2. Нерегулярная динамика  $\rightarrow$  устойчивая структура с пиками различной амплитуды;
3. Нерегулярная динамика  $\rightarrow$  неустойчивая пространственная структура.

Порог  $\alpha > 3.15$  отделяет область взрыва решения, тогда как при фиксированном  $\alpha$  увеличение  $\sigma$  усиливает амплитуду волн. Эти результаты уточняют границы стабильности и подтверждают роль нелинейности в самоорганизации бактериальных колоний.

Отметим, что полученные результаты находятся в хорошем согласовании с результатами работы [19].

## Финансирование

Данная работа выполнена в рамках проекта РНФ № 25-21-00417.

## Конфликт интересов

Конфликт интересов отсутствует.

## Вклад авторов

*А.Г. Головков* – проведение численных расчетов, обработка результатов, подготовка текста статьи.

*П.Н. Рябов* – выбор методов, разработка алгоритмов, анализ результатов.

*Н.А. Кудряшов* – формулировка идеи исследования, постановка задачи.

## Список литературы

1. Keller E.F, Segel Lee A. Traveling bands of chemotactic bacteria: a theoretical analysis // Journal of theoretical biology, 1971. V. 30(2). P. 235–248.
2. Keller E.F, Segel Lee A. Initiation of slime mold aggregation viewed as an instability // Journal of theoretical biology, 1970. V. 26(3). P. 399–415.
3. Keller E.F, Segel Lee A. Model for chemotaxis // Journal of theoretical biology, 1971. V. 30(2). P. 225–234.
4. Horstmann D. From 1970 until present: the Keller-Segel model in chemotaxis and its consequences // Jahresbericht der Deutschen Mathematiker-Vereinigung, 2003. V. 105(3). P. 103–165.
5. Liu P, Shi J., Wang Z-A. Pattern formation of the attraction-repulsion Keller-Segel system // Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B, 2013. V. 18. № 10. P. 2597–2625.
6. Painter K. J., Hillen T. Volume-filling and quorum-sensing in models for chemosensitive movement // Canadian Applied Mathematics Quarterly journal, 2002. V. 10. № 4. P. 501–543.
7. Chavanis P-H. A stochastic Keller–Segel model of chemotaxis // Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation, 2010. V. 15. № 1. P. 60–70.
8. Negreanu M., Tello J.I. Global existence and asymptotic behavior of solutions to a predator–prey chemotaxis system with two chemicals // Journal of Mathematical Analysis and Applications, 2019. V. 474. № 2. P.1116–1131.
9. Xiang T. Sub-logistic source can prevent blow-up in the 2D minimal Keller-Segel chemotaxis system // Journal of Mathematical Physics, 2018. V. 59. Iss. 8. DOI: 10.1063/1.5018861.
10. Mar'ee A.F. M., Panfilov A.V., Hogeweg P. Phototaxis during the slug stage of Dictyostelium discoideum: a model study // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 1999. V. 266. Iss. 1426. P. 1351–1360. DOI: 10.1098/rspb.1999.0787.
11. Giometto A., Altermatt F., Maritan A., Stocker R., Rinaldo A. Generalized receptor law governs phototaxis in the phytoplankton *Euglena gracilis* // Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015. V. 112. Iss. 22. P. 7045–7050. DOI: 10.1073/pnas.1422922112.
12. Williams C.R., Bees M.A. Photo-gyrotactic bioconvection // Journal of fluid mechanics, 2011. V. 678. P. 41–86. DOI: 10.1017/jfm.2011.100.
13. Levy D., Requeijo T. Modeling group dynamics of phototaxis: From particle systems to PDEs // Discrete and Continuous Dynamical Systems Series B, 2008. V. 9. Iss. 1. P. 103–128. DOI: 10.3934/dcdsb.2008.9.103.
14. Galante A., Levy D. Modeling selective local interactions with memory // Physica D, 2013. V. 260. P. 176–190. DOI: 10.1016/j.physd.2012.10.010.

15. Weinberg D., Levy D. Modeling selective local interactions with memory: Motion on a 2D lattice // *Physica D*, 2014. V. 278–279. P. 13–30. DOI: 10.1016/j.physd.2014.04.001 .
16. Burriesci M., Bhaya D. Tracking phototactic responses and modeling motility of *Synechocystis* sp. strain PCC6803 // *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2008. V. 91. Iss. 2–3. P. 77–86. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2008.01.012.
17. Bhaya D. Light matters: phototaxis and signal transduction in unicellular cyanobacteria // *Molecular microbiology*, 2004. V. 53. Iss. 3. P. 745–754. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2004.04160.x.
18. Chavy-Waddy P.-Ch., Kolokolnikov Th. A local PDE model of aggregation formation in bacterial colonies // *Non-linearity*, 2016. V. 29. Iss. 10. P. 3174. DOI: 10.1088/0951-7715/29/10/3174.
19. Kudryashov N.A., Kutukov A.A., Lavrova S.F. Properties of the generalized Chavy-Waddy–Kolokolnikov model for description of bacterial colonies // *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 2024. V. 128. P. 107645. DOI: 10.1016/j.cnsns.2023.107645.
20. Kudryashov N.A., Ryabov P.N., Petrov B.A. Dissipative structures of the Kuramoto–Sivashinsky equation // *Automatic Control and Computer Sciences*, 2015. V. 49. Iss. 7. P. 508–513. DOI: 10.3103/S0146411615070147.
21. Kudryashov N.A., Lavrova S.F. Painlevé Test, Phase Plane Analysis and Analytical Solutions of the Chavy-Waddy–Kolokolnikov Model for the Description of Bacterial Colonies // *Mathematics*, 2023. V. 11(14). P. 3203. DOI: 10.3390/math11143203.
22. Leo'n-Ram'irez A., Gonza'lez-Gaxiola O., Chaco'n-Acosta G. Analytical solutions to the Chavy-Waddy–Kolokolnikov model of bacterial aggregates in phototaxis by three integration schemes // *Mathematics*, 2023. V. 11. Iss. 10. P. 2352. DOI: 10.3390/MATH11102352.
23. Kudryashov N.A., Ryabov P. N., Fedyanin T.E., Kutukov A.A. Evolution of pattern formation under ion bombardment of substrate // *Physics Letters A*, 2013. V. 377. P. 753–759. DOI: 10.1016/j.physleta.2013.01.007.

---

**Vestnik Natsional'nogo Issledovatel'skogo Yadernogo Universiteta «MIFI», 2025, vol. 14, no. 4, pp. 318–331**

---

## **Investigation of self-organization processes in bacterial colonies described by the Chavi-Waddy – Kolokolnikov model equation**

**A. G. Golovkov<sup>✉</sup>, P. N. Ryabov, N. A. Kudryashov**

National Research Nuclear University MEPhI (Moscow Engineering Physics Institute), Moscow, 115409 Russia

<sup>✉</sup> gag006@campus.mephi.ru

Received June 30, 2025; revised July 24, 2025; accepted July 30, 2025

The generalized Chavi-Waddy – Kolokolnikov model used to describe the spatial and temporal dynamics of bacterial colonies is studied, taking into account possible «dispersion» – the mechanism responsible for migration and redistribution of the population in the environment. From a biological point of view, the model allows us to understand how bacterial cells, capable of collective movement, form ordered structures (e.g., clusters or waves) even in the presence of external disturbances. The main focus of the work is on the study of the dynamics of the bacterial colony system described by the generalized Chavi – Wadi – Kolokolnikov model. Thus, a numerical algorithm for mathematical modeling of these processes has been developed and its verification has been carried out on the basis of exact solutions of the model in the form of solitary waves. The influence of the problem parameters on the behavior of the bacterial colony system was investigated. In addition, the main attention in the work is paid to the study of bacterial self-organization processes, as well as to the classification of the dynamics of the system behavior for different values of the parameters of the problem under consideration.

**Keywords:** Modeling, differential equations, bacterial colonies, chemotaxis, phototaxis, line method, Runge-Kutta method, numerical methods.



## References

1. Keller E.F, Segel Lee A. Traveling bands of chemotactic bacteria: a theoretical analysis. Journal of theoretical biology, 1971. Vol. 30(2). Pp. 235–248.
2. Keller E.F, Segel Lee A. Initiation of slime mold aggregation viewed as an instability. Journal of theoretical biology, 1970. Vol. 26(3). Pp. 399–415.
3. Keller E.F, Segel Lee A. Model for chemotaxis. Journal of theoretical biology, 1971. Vol. 30(2). Pp. 225–234.
4. Horstmann D. From 1970 until present: the Keller-Segel model in chemotaxis and its consequences. Jahresbericht der Deutschen Mathematiker-Vereinigung, 2003. Vol. 105(3). Pp. 103–165.
5. Liu P, Shi J., Wang Z-A. Pattern formation of the attraction-repulsion Keller-Segel system. Discrete and Continuous Dynamical Systems - Series B, 2013. Vol. 18. No. 10. Pp. 2597–2625.
6. Painter K. J., Hillen T. Volume-filling and quorum-sensing in models for chemosensitive movement. Canadian Applied Mathematics Quarterly journal, 2002. Vol. 10. No. 4. Pp. 501–543.
7. Chavanis P-H. A stochastic Keller–Segel model of chemotaxis. Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation, 2010. Vol. 15. No. 1. Pp. 60–70.
8. Negreanu M., Tello J.I. Global existence and asymptotic behavior of solutions to a predator–prey chemotaxis system with two chemicals. Journal of Mathematical Analysis and Applications, 2019. Vol. 474. No. 2. Pp. 1116–1131.
9. Xiang T. Sub-logistic source can prevent blow-up in the 2D minimal Keller-Segel chemotaxis system. Journal of Mathematical Physics, 2018. Vol. 59. Iss. 8. DOI: 10.1063/1.5018861.
10. Mar'ee A.F. M., Panfilov A.V., Hogeweg P. Phototaxis during the slug stage of Dictyostelium discoideum: a model study. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 1999. Vol. 266. Iss. 1426. Pp. 1351–1360. DOI: 10.1098/rspb.1999.0787.
11. Giometto A., Altermatt F., Maritan A., Stocker R., Rinaldo A. Generalized receptor law governs phototaxis in the phytoplankton Euglena gracilis. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2015. Vol. 112. Iss. 22. Pp. 7045–7050. DOI: 10.1073/pnas.1422922112.
12. Williams C.R., Bees M.A. Photo-gyrotactic bioconvection. Journal of fluid mechanics, 2011. Vol. 678. Pp. 41–86. DOI:10.1017/jfm.2011.100.
13. Levy D., Requeijo T. Modeling group dynamics of phototaxis: From particle systems to PDEs. Discrete and Continuous Dynamical Systems Series B, 2008. Vol. 9. Iss. 1. Pp. 103–128. DOI: 10.3934/dcdsb.2008.9.103.
14. Galante A., Levy D. Modeling selective local interactions with memory. Physica D, 2013. Vol. 260. Pp. 176–190. DOI: 10.1016/j.physd.2012.10.010.
15. Weinberg D., Levy D. Modeling selective local interactions with memory: Motion on a 2D lattice. Physica D, 2014. Vol. 278–279. Pp. 13–30. DOI: 10.1016/j.physd.2014.04.001.
16. Burriesci M., Bhaya D. Tracking phototactic responses and modeling motility of Synechocystis sp. strain PCC6803. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2008. Vol. 91. Iss. 2–3. Pp. 77–86. DOI: 10.1016/j.jphotobiol.2008.01.012.
17. Bhaya D. Light matters: phototaxis and signal transduction in unicellular cyanobacteria. Molecular microbiology, 2004. Vol. 53. Iss. 3. Pp. 745–754. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2004.04160.x.
18. Chavy-Waddy P.-Ch., Kolokolnikov Th. A local PDE model of aggregation formation in bacterial colonies. Nonlinearity, 2016. Vol. 29. Iss. 10. Pp. 3174. DOI: 10.1088/0951-7715/29/10/3174.
19. Kudryashov N.A., Kutukov A.A., Lavrova S.F. Properties of the generalized Chavy-Waddy–Kolokolnikov model for description of bacterial colonies. Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation, 2024. Vol. 128. Pp. 107645. DOI:10.1016/j.cnsns.2023.107645.
20. Kudryashov N.A., Ryabov P. N., Petrov B. A. Dissipative structures of the Kuramoto–Sivashinsky equation. Automatic Control and Computer Sciences, 2015. Vol. 49. Iss. 7. Pp. 508–513. DOI: 10.3103/S0146411615070147.
21. Kudryashov N.A., Lavrova S. F. Painlevé Test, Phase Plane Analysis and Analytical Solutions of the Chavy-Waddy–Kolokolnikov Model for the Description of Bacterial Colonies. Mathematics, 2023. Vol. 11(14). Pp. 3203. DOI: 10.3390/math11143203.
22. Leo'n-Ram'irez A., Gonza'lez-Gaxiola O., Chaco'n-Acosta G. Analytical solutions to the Chavy-Waddy–Kolokolnikov model of bacterial aggregates in phototaxis by three integration schemes. Mathematics, 2023. Vol. 11. Iss. 10. Pp. 2352. DOI: 10.3390/MATH11102352.
23. Kudryashov N.A., Ryabov P. N., Fedyanin T.E., Kutukov A.A. Evolution of pattern formation under ion bombardment of substrate. Physics Letters A, 2013. Vol. 377. Pp. 753–759. DOI: 10.1016/j.physleta.2013.01.007.