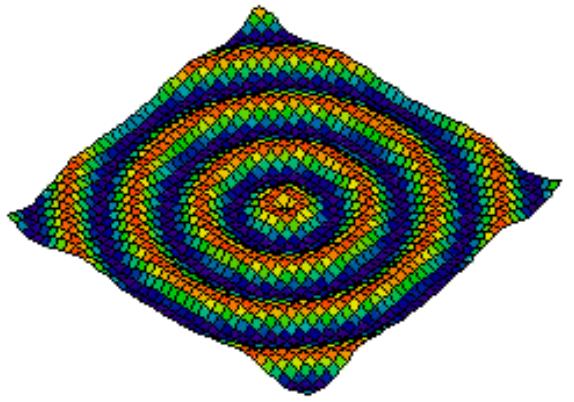


2



Распределенные системы



**Устойчивость гомогенного
(однородного по
пространству)**

**стационарного
(постоянного во времени)
состояния**

Устойчивость гомогенного стационарного состояния для одного уравнения в одномерном реакторе (трубке длины l)

$$\frac{\partial C}{\partial t} = f(C) + D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}.$$

Краевые условия –
непроницаемость границ

$$\frac{\partial C}{\partial t}(t, 0) = \frac{\partial C}{\partial r}(t, l) = 0.$$

Гомогенное стационарное состояние:

$$f(C_0) = 0$$

Устойчивость – зададим малые отклонения

$$\frac{\partial C}{\partial t} = f(C) + D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}.$$

Зададим системе некоторое возмущение $\delta(r)$, т.е.
выберем в качестве начальной функции в этой задаче
функцию, близкую к C_0 :

$$C(0, r) = C_0 + \delta(r); \quad |\delta(r)| \ll 1 \quad \text{Малое отклонение}$$

Пусть $C_\delta(t, r)$ – решение задачи с такой начальной функцией.

При малых $\delta(r)$ функция $C_\delta(t, r)$ может быть представлена в виде:

$$C_\delta(t, r) \approx C_0(r) + \delta(t, r).$$

Вблизи $C_0(r)$ нелинейную функцию $f(C)$ можно приблизить линейной функцией, использовав первый член разложения по C в ряду Тейлора:

$$f(C) = f(C_0) + f'_c(C_0)(C - C_0)$$

$$C - C_0 = \delta(t, r)$$

Уравнение для отклонения

$$\frac{\partial C}{\partial t} = f(C) + D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}.$$

$$|\delta(r)| \ll 1$$

$$C_\delta(t, r) \approx C_0 + \delta(t, r).$$

$$\cancel{\frac{\partial C_0}{\partial t}} + \frac{\partial \delta(t, r)}{\partial t} = \cancel{f(C_0)} + f'_c(C_0)\delta(t, r) + D \cancel{\frac{\partial^2 C_0}{\partial r^2}} + D \frac{\partial^2 \delta(t, r)}{\partial r^2}$$

Учитывая, что C_0 – гомогенное стационарное состояние, остается уравнение для отклонений

$$\frac{\partial \delta(t, r)}{\partial t} = \frac{\partial^2 \delta(t, r)}{\partial r^2} + f'_c(C_0)\delta(t, r) \quad \text{Здесь } D=1$$

с начальным условием $\delta(0, r) = \delta(r)$ и краевыми условиями:

$$\frac{\partial \delta(t, 0)}{\partial r} = \frac{\partial \delta(t, l)}{\partial r} = 0$$

Решение линеаризованной задачи

$$\frac{\partial \delta(t, r)}{\partial t} = \frac{\partial^2 \delta(t, r)}{\partial r^2} + f'_c(C_0) \delta(t, r)$$

$$f'_c(C_0) = A = \text{const}$$

$$\frac{\partial \delta(t, r)}{\partial t} = \frac{\partial^2 \delta(t, r)}{\partial r^2} + A \cdot \delta(t, r)$$

Решение ищем в виде

$$\delta(t, r) = \sum_{k=0}^{\infty} a_k(t) \cos \frac{k\pi r}{l}$$

Для каждого k получим уравнение:

$$\frac{\partial a_k(t)}{\partial t} \cos \frac{k\pi r}{l} = -\frac{k^2 \pi^2}{l^2} a_k(t) \cos \frac{k\pi r}{l} + A a_k(t) \cos \frac{k\pi r}{l}$$

Уравнение для отклонений во времени

$$\frac{\partial a_k(t)}{\partial t} = \left(-\frac{k^2 \pi^2}{l^2} + A \right) a_k(t) \quad a_k(0) = 1$$

$$a_k(t) = \exp \left\{ \left(-\frac{k^2 \pi^2}{l^2} + A \right) t \right\}$$

Решение неустойчиво, если

Нарастают гармоники (моды) для которых

$$\frac{k^2 \pi^2}{l^2} < A = f'(C_0)$$

$$k^* < \sqrt{\frac{f'(C_0)l^2}{D\pi^2}}$$

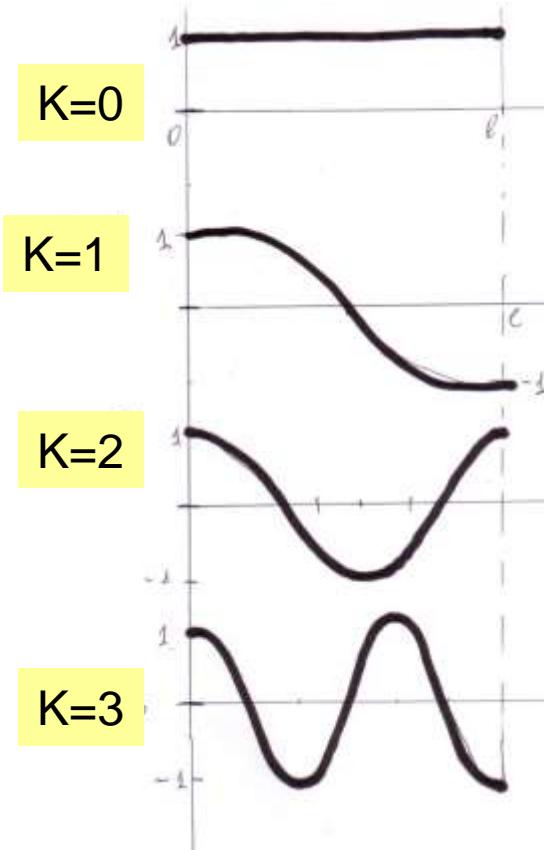
Система усиливает вклады низших гармоник (мод)

$$\delta(t, r) = \sum_{k=0}^{\infty} a_k(t) \cos \frac{k\pi r}{l}$$

$$k^* < \sqrt{\frac{f'(C_0)l^2}{D\pi^2}}$$

Номер наивысшей незатухающей гармоники тем больше, чем длиннее реактор и тем меньше, чем выше значение коэффициента диффузии.

Незатухающие гармоники, развиваясь, могут приводить систему к установлению пространственно неоднородных диссипативных структур или автоволновых режимов.



Два уравнения реакция-диффузия

Алан Тьюринг
1912-1954



Создатель «машины Тьюринга» -
абстрактное вычислительное устройство
(1936)

Разгадал немецкий код Enigma

Член команды, создавшей первый
электронный компьютер в Манчестере
вскоре после 2-й мировой войны

Тест Тьюринга

Могут установиться структуры, когда одно вещество –
близкодействующий активатор,
а другое – дальнедействующий ингибитор.

$$\frac{\partial x}{\partial t} = P(x, y, r) + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}$$

$$\frac{\partial y}{\partial t} = Q(x, y, r) + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}$$

Аллан Тьюринг.
Химические основы
морфогенеза. 1952
A.Turing. The chemical basis
of morphogenesis.
Phyl. Trans. Roy. Soc.
(London) v.237, p. 37-72

Два уравнения реакция-диффузия

$$\frac{\partial x}{\partial t} = P(x, y) + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}$$

$$\frac{\partial y}{\partial t} = Q(x, y) + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}$$

Линеаризованные уравнения

$$\frac{\partial \xi}{\partial t} = a\xi + b\eta + D_\xi \frac{\partial^2 \xi}{\partial r^2} \quad a = \frac{\partial P(\bar{x}, \bar{y})}{\partial x}, \quad b = \frac{\partial P(\bar{x}, \bar{y})}{\partial y}$$

$$\frac{\partial \eta}{\partial t} = c\xi + d\eta + D_\eta \frac{\partial^2 \eta}{\partial r^2} \quad c = \frac{\partial Q(\bar{x}, \bar{y})}{\partial x}, \quad d = \frac{\partial P(\bar{x}, \bar{y})}{\partial y}$$

Решение линейной системы
ищем в виде:

$$\xi(t, r) = Ae^{pt} e^{ikr},$$

$$\eta(t, r) = Be^{pt} e^{ikr}$$

$$k_n = \frac{\pi n}{l}$$

k – волновое число, «частота» по пространству

Уравнения для амплитуд

$$A(p - a + D_\xi k^2) - bB = 0$$

$$cA - (p - d + D_\eta k^2)B = 0$$

Дисперсионное уравнение

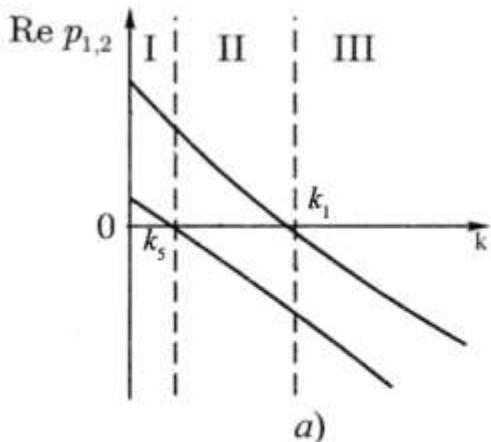
$$(p - a + k^2 D_\xi)(p - d + k^2 D_\eta) - bc = 0$$

$$p_{1,2} = \frac{a + d - (D_\xi - D_\eta)k^2 \pm \sqrt{[a - d - k^2(D_\xi - D_\eta)]^2 + 4bc}}{2}$$

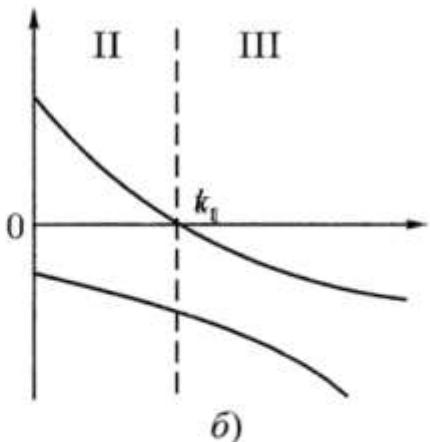
Отсюда ищем p - знак действительной части которого определяет устойчивость

$$\xi(t, r) = A e^{pt} e^{ikr},$$

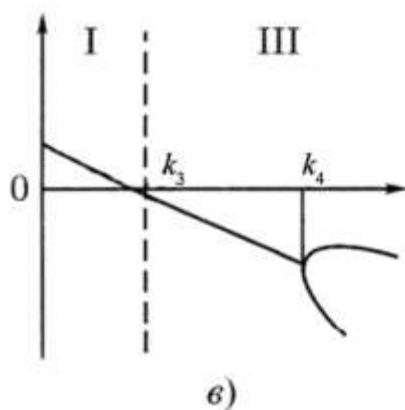
$$\eta(t, r) = B e^{pt} e^{ikr}$$



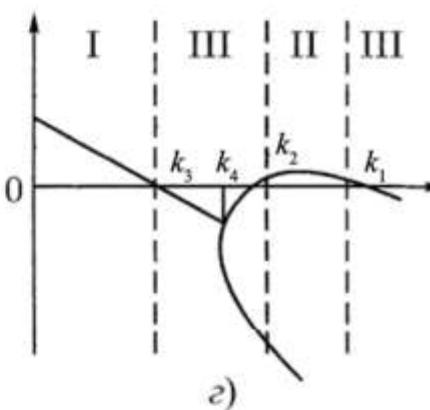
a)



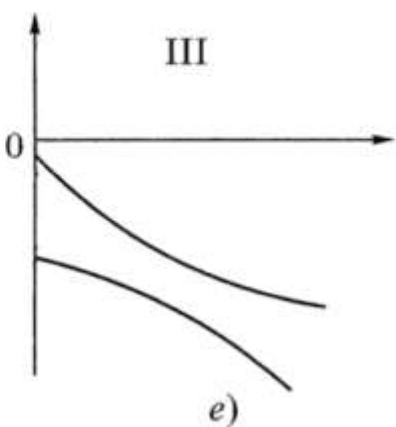
b)



c)



d)



e)

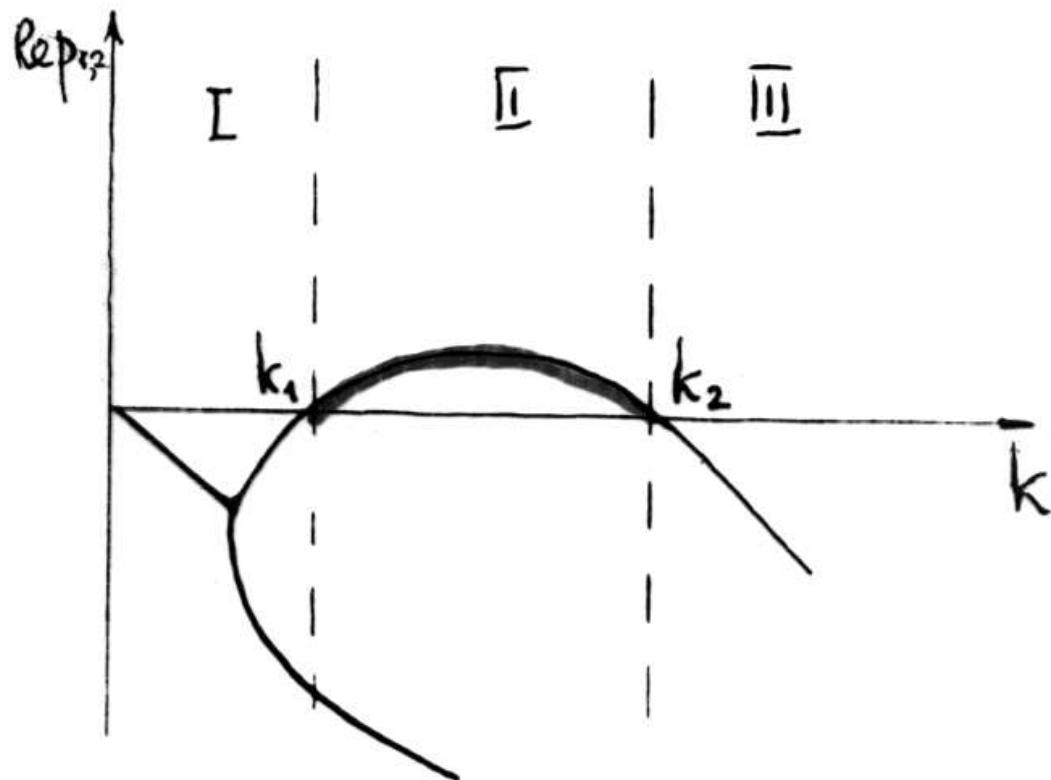
$$\frac{\partial x}{\partial t} = P(x, y, r) + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}$$

$$\frac{\partial y}{\partial t} = Q(x, y, r) + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}$$

Различные типы
зависимости
действительной части
корней дисперсионного
уравнения от волнового
числа k

k_1 – волновое число, при котором система становится устойчивой к данному виду возмущений; k_2 – система теряет устойчивость к данному виду возмущений; k_3 – переход из области колебательной неустойчивости в область устойчивых колебаний; k_4 – переход колебательной системы в бесколебательную; k_5 – переход из области неустойчивого узла в область седловой неустойчивости

Зависимость реальной части собственных чисел от волнового числа для системы двух уравнений с диффузией. Неустойчивость Тьюринга



Пространственно-временные режимы

Turing A.M. The chemical basis of morphogenesis.
Phil.Trans.R.Soc. London B, 1952



Илья Пригожин
1917-2003

$$\frac{\partial x}{\partial t} = P(x, y, r) + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}$$

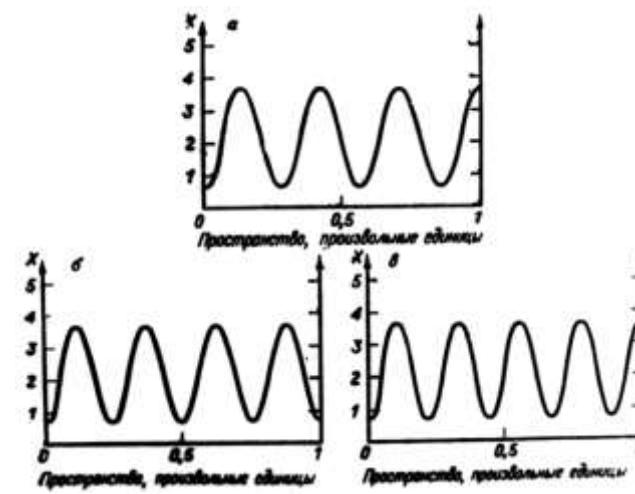
$$\frac{\partial y}{\partial t} = Q(x, y, r) + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}$$

$$\frac{\partial x}{\partial t} = A + X^2 Y - (B + 1)X + D_x \frac{\partial^2 X}{\partial r^2}$$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = BX - X^2 Y + D_y \frac{\partial^2 Y}{\partial r^2}$$



Алан Тьюринг
1912-1954



Prigogine I, Lefever R. Symmetry breaking instabilities in dissipative systems,
J.Chem. Phys. 48, 1665-1700, 1968

Химические реакции – базовые модели процессов в активных средах

- Брюсселятор
- $A \rightarrow X$ $2X + Y \rightarrow 3X$
- $B + X \rightarrow Y + C$ $X \rightarrow R$

Г.Николис, И.Пригожин. Самоорганизация в неравновесных системах. М., Мир 1979
G.Nicolis, I.Prigogine
Self-Organization in non-equilibrium systems.
From dissipative structures to Order through fluctuations. 1977

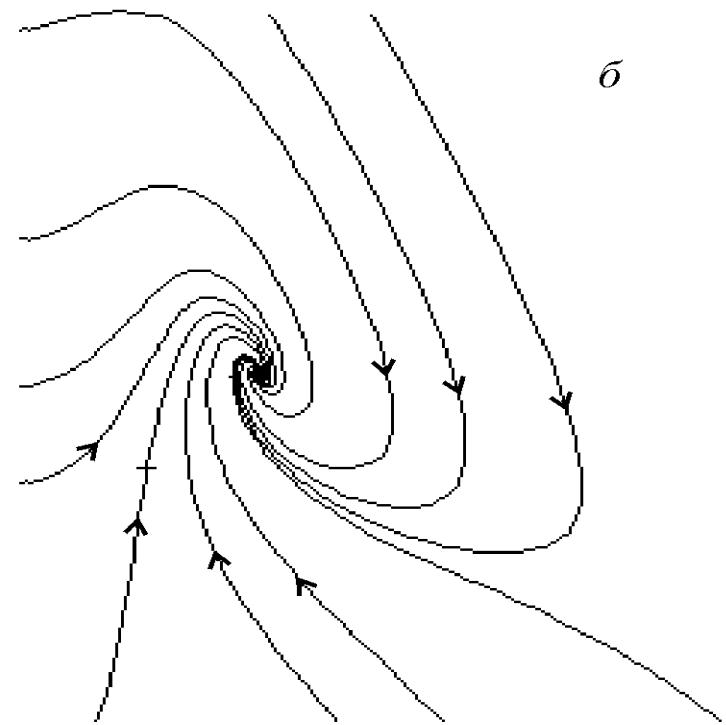
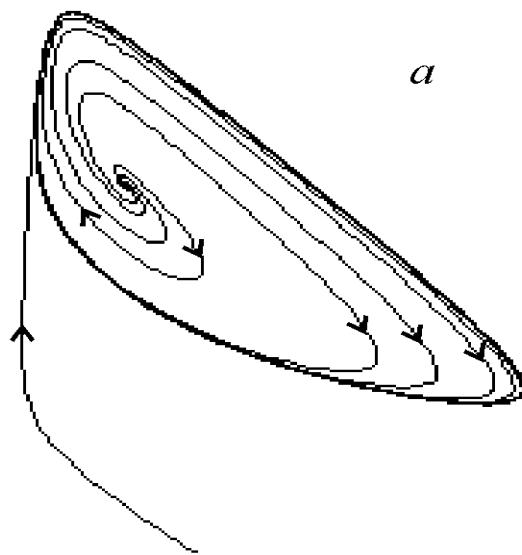
Система уравнений «брюсселятор

Если конечные продукты C и R удаляются из реакционного пространства, а субстрат A находится в избытке, $k_{-1} = k_{-3} = k_{-4} = 0$. Пусть также $k_{-2} = 0$. Значения остальных констант положим равными единице.

$$\frac{dx}{dt} = A + X^2 Y - (B + 1)X$$

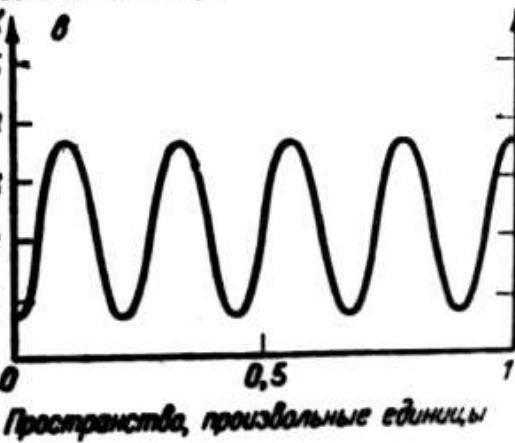
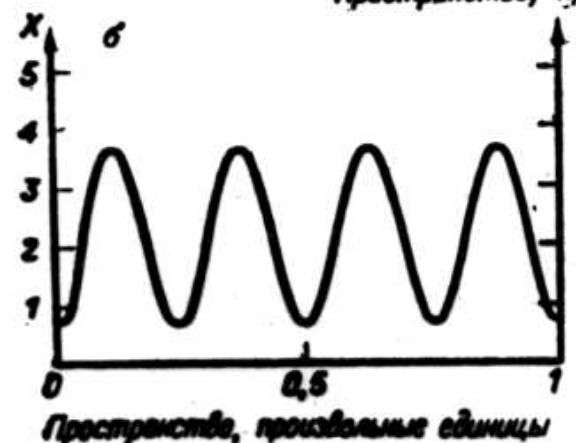
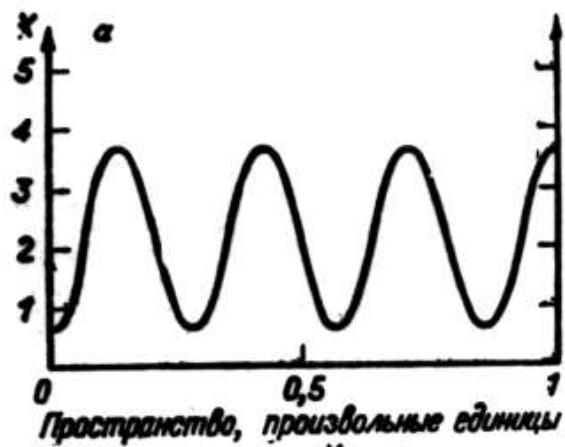
$$\frac{dy}{dt} = BX - X^2 Y. \quad \bar{X} = A, \quad \bar{Y} = \frac{B}{A}.$$

Классические модели. Брюсселятор.



Фазовый портрет системы брюсселятор при $B>1+A^2$ (а) и $B<1+A^2$ (б).

Диссипативные структуры в «распределенном брюсселяторе»



$$\frac{\partial X}{\partial t} = A + X^2 Y - (B + 1)X + D_x \frac{\partial^2 X}{\partial r^2}$$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = BX - X^2 Y + D_y \frac{\partial^2 Y}{\partial r^2}$$

X – активатор,

Y - ингибитор

Условие возникновения структур:

$$B \geq 1, \quad D_x \leq \frac{D_y(1 - \sqrt{B})^2}{A^2}$$

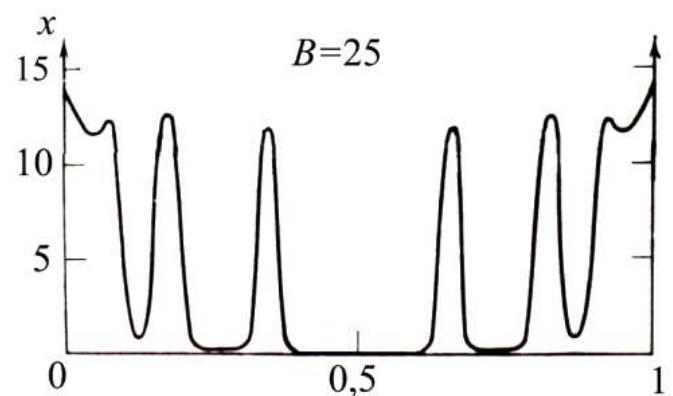
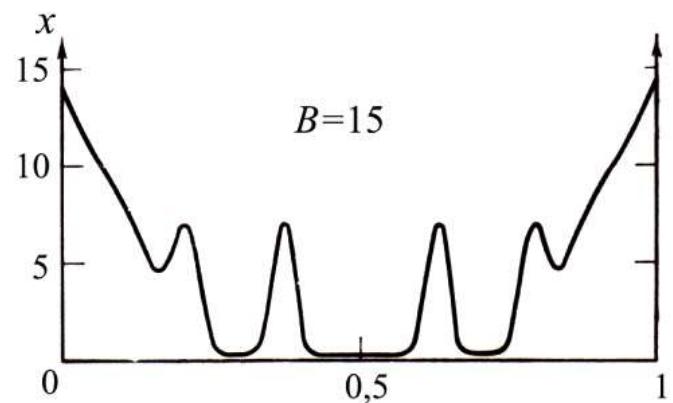
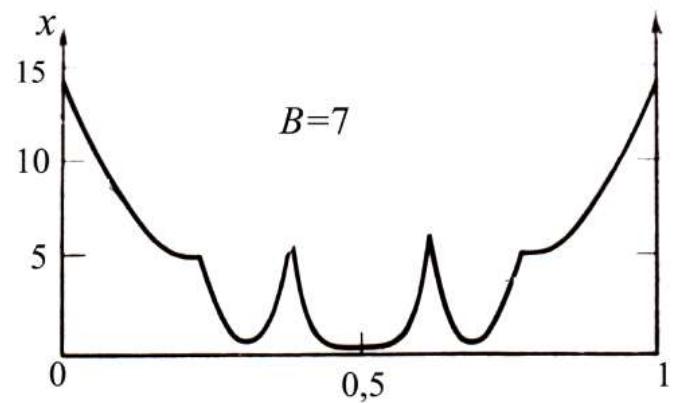
Вещество B равномерно распределено по объему, а концентрация вещества A поддерживается постоянной на границе,

$$\frac{\partial X}{\partial t} = A + X^2 Y - (B + 1)X + D_x \frac{\partial^2 X}{\partial r^2},$$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = BX - X^2 Y + D_y \frac{\partial^2 Y}{\partial r^2},$$

$$\frac{\partial A}{\partial r} = -A + D_A \frac{\partial^2 A}{\partial r^2}, \quad (0 \leq r \leq l)$$

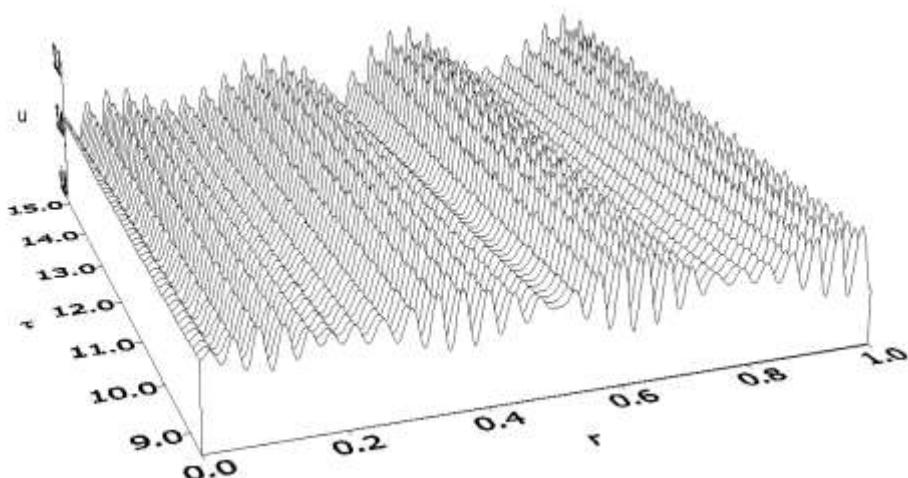
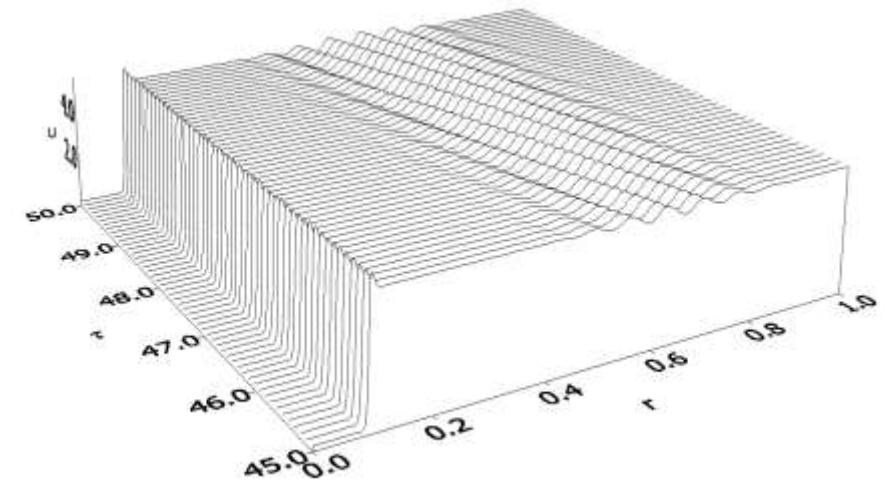
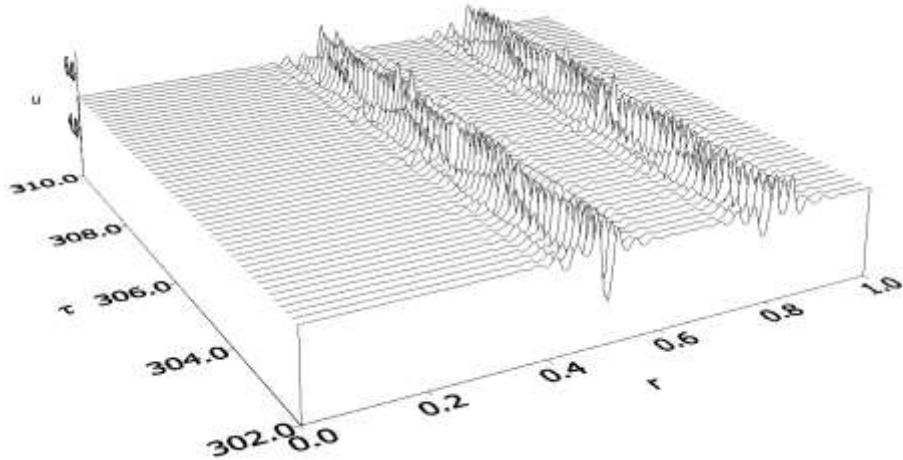
$$A(0) = A(l) = \bar{A}$$



Параметры системы: $DA = 0.026$, $Dx = 1.052 \cdot 10^{-3}$, $Dy = 5.26 \cdot 10^{-3}$, $l = 1$, (a) – $B = 7$; (б) – $B = 12$; (в) – $B = 25$

Пространственно-распределенный брюсселятор с заряженными компонентами.

А.И.Лобанов, Т.Ю.Плюснина, Т.К.Старожилова, Г.Ю.Ризниченко, А.Б.Рубин.
Влияние электрического поля на пространственно-временные структуры в
системе «Реакция-диффузия». Биофизика 2000



$$\frac{\partial c_1}{\partial \tau} = D_1 \frac{\partial^2 c_1}{\partial r^2} + B_1 \frac{\partial c_1}{\partial r} \frac{\partial \psi}{\partial r} - B_1 \chi c_1 (c_1 - z\gamma c_2) + f(c_1, c_2)$$

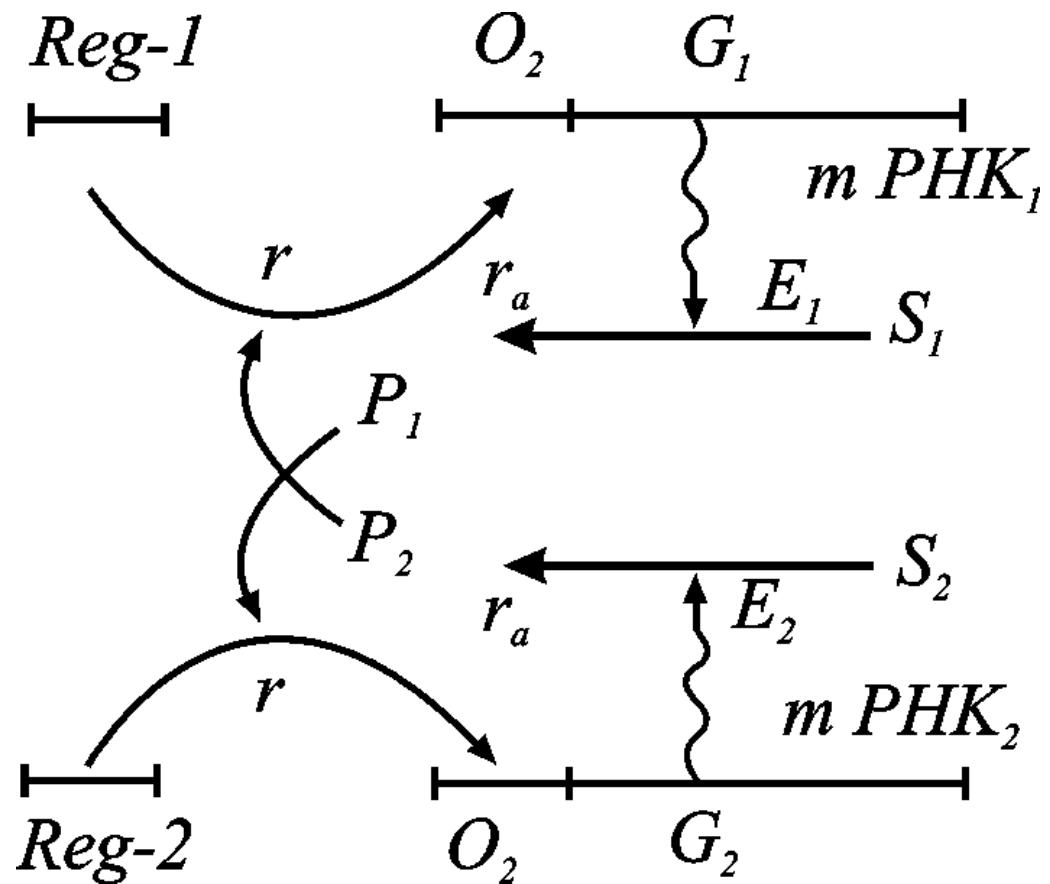
$$\frac{\partial c_2}{\partial \tau} = D_2 \frac{\partial^2 c_2}{\partial r^2} - B_2 \frac{\partial c_2}{\partial r} \frac{\partial \psi}{\partial r} + B_2 \chi c_2 (c_1 - z\gamma c_2) + g(c_1, c_2)$$

$$\frac{\partial^2 \psi}{\partial r^2} = -\chi (c_1 - z\gamma c_2)$$

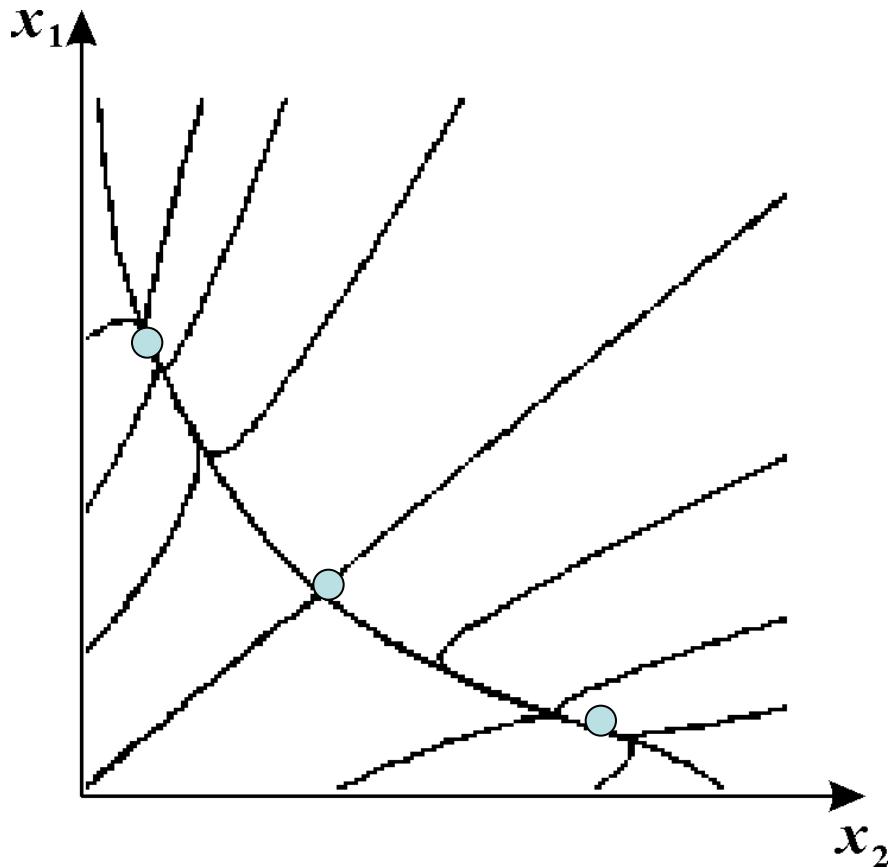
Схема синтеза двух ферментов Жакоба и Моно. Генетический триггер

$$\frac{dP_1}{dt} = \frac{A_1}{B_1 + P_2^m} - q_1 P_1,$$

$$\frac{dP_2}{dt} = \frac{A_2}{B_2 + P_1^m} - q_2 P_2.$$



Фазовый портрет триггерной системы Жакоба и Моно



$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{L_1}{1+x_2^m} - x_1 ,$$

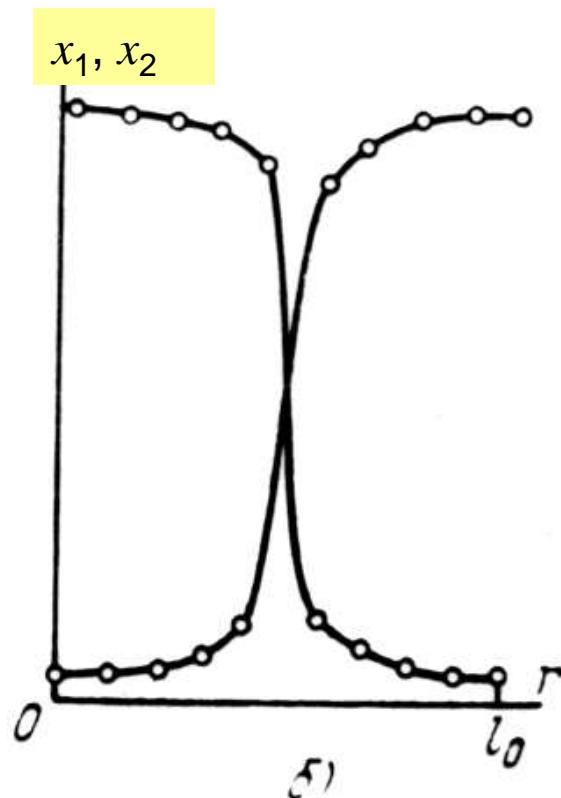
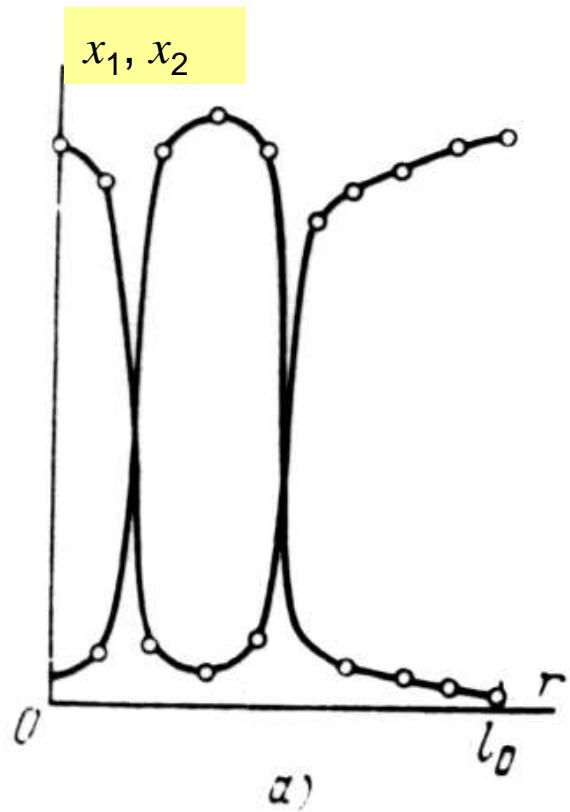
$$\frac{dx_2}{dt} = \frac{L_2}{1+x_1^m} - x_2$$

$$L_1=L_2=3; \quad m=2$$

Структуры в распределенном триггере Жакоба и Моно Модель Д.С.Чернавского и др.

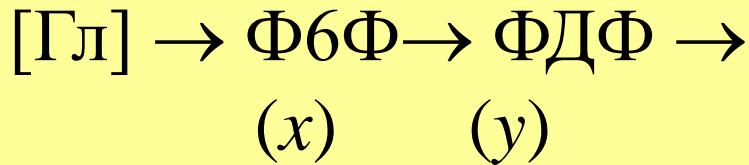
$$\frac{\partial x_1}{\partial t} = \frac{L_1}{1 + x_2^m} - x_1 + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2},$$

$$\frac{\partial x_2}{\partial t} = \frac{L_2}{1 + x_1^m} - x_2 + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}$$



Колебания в гликолизе

Активация
↓



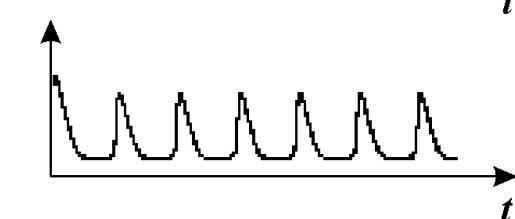
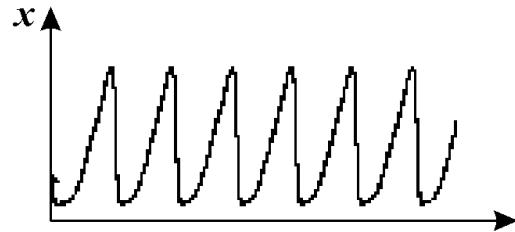
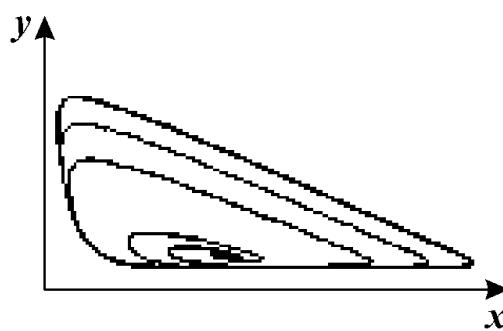
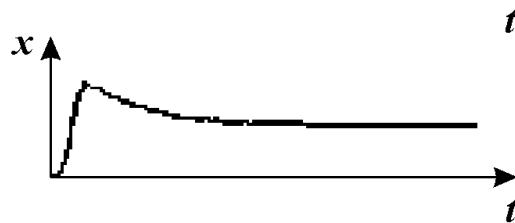
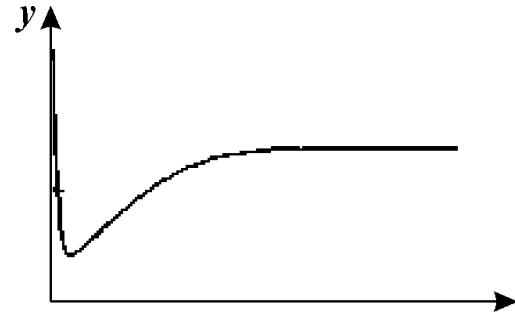
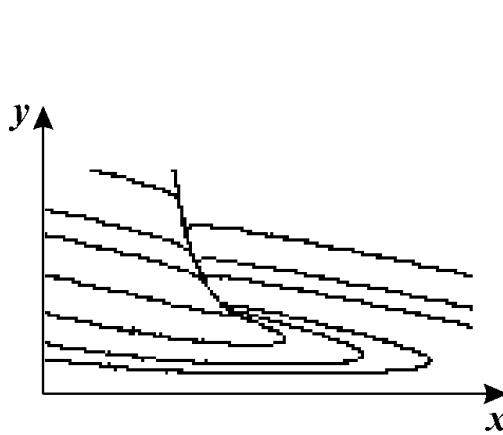
$$\frac{dx}{dt} = k - \chi \frac{x}{(K_{mx} + x)} \frac{y}{(K_{my} + y)}$$

$$\frac{dy}{dt} = \chi \frac{x}{(K_{mx} + x)} \frac{y}{(K_{my} + y)} - q \frac{y}{(K'_{my} + y)}$$

Фазовые портреты и кинетика

$$\frac{dx}{dt} = 1 - xy,$$

$$\frac{dy}{dt} = \alpha y \left(x - \frac{1+r}{1+ry} \right),$$



Модель гликолиза (8.10).

Кинетика изменений концентраций

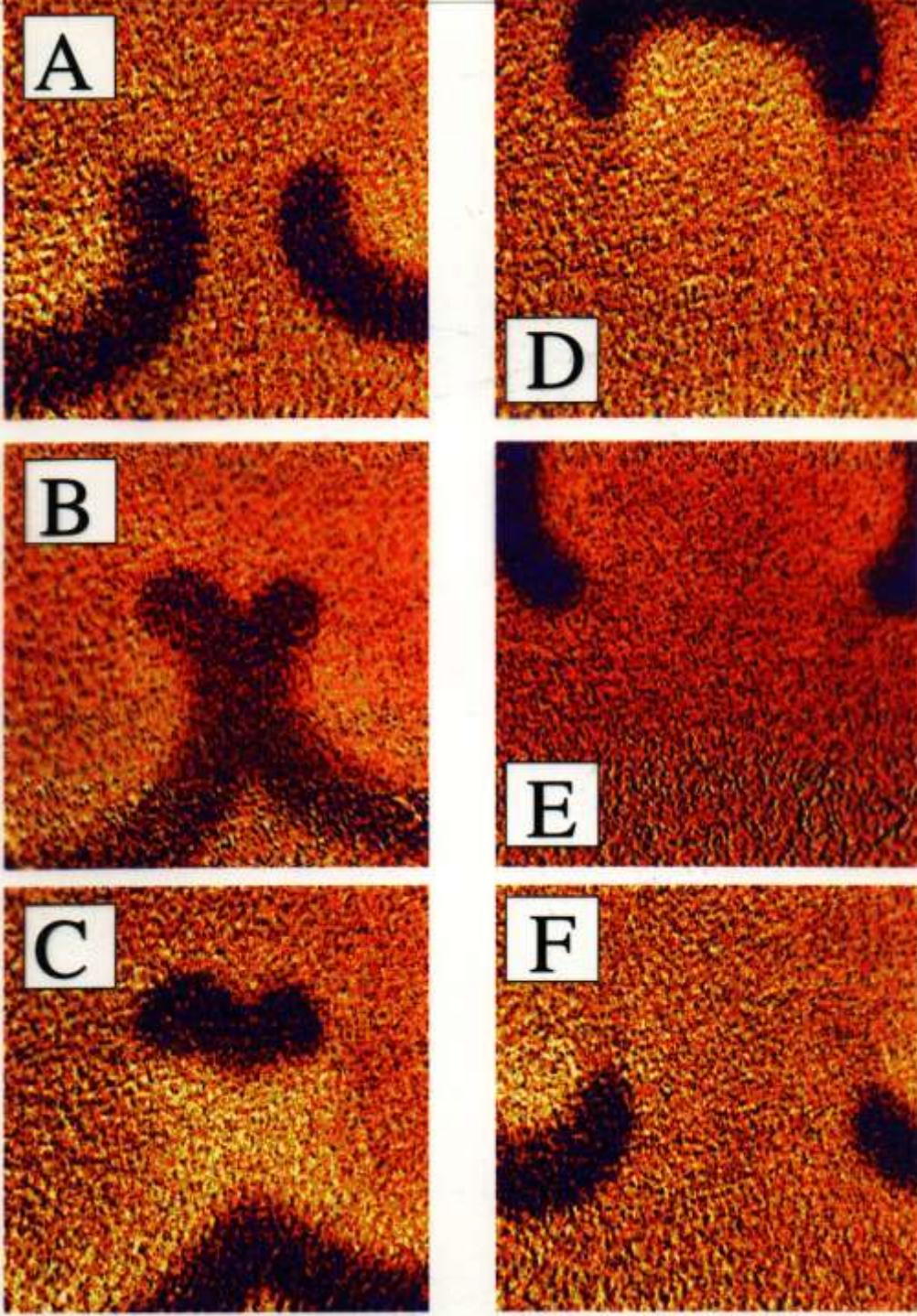
фруктозо-6-fosфата (x) и

a фруктозодифосфата (y) (справа) и фазовый портрет системы (слева) при разных значениях параметров системы,

a - бесколебательный процесс (узел на фазовой плоскости), $\alpha = 0.25$; $r = 1$.

b β – колебания с

постоянной амплитудой и фазой (пределный цикл на фазовой плоскости), $\alpha = 8$; $r = 0.5$.



Структуры в
гомогенате
дрожжей
Распределенная
система гликолиз.

A-F -
последовательные
моменты времени

$$\frac{\partial x}{\partial t} = 1 - xy + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2},$$
$$\frac{\partial y}{\partial t} = \alpha y \left(x - \frac{1+r}{1+ry} \right) + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2},$$



Модели морфогенеза



Дриш Ханс (Driesch Hans Adolf Eduard, 1867-1941) - немецкий биолог, эмбриолог, философ.

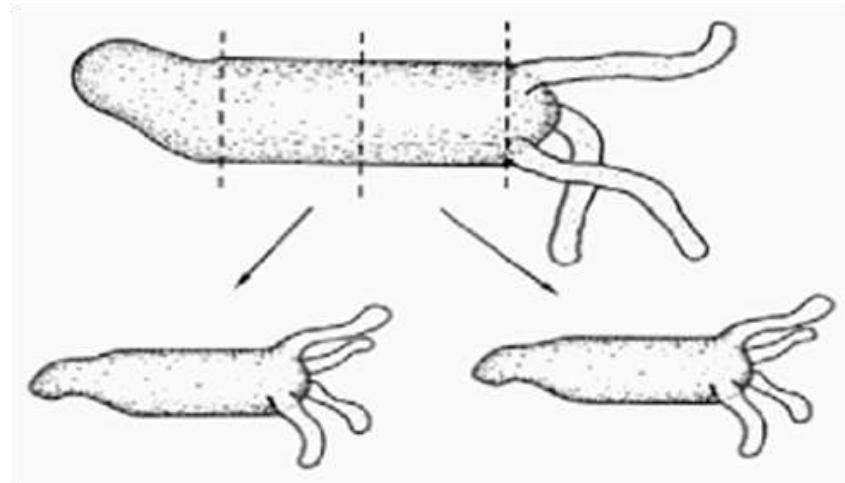
установил существование «эмбриональных регуляций». Он показал, что после экспериментального нарушения структуры зародыша в результате микрохирургического изъятия, добавления или перемещения его материала организм воссоздает свою структуру

Гурвич Александр Гаврилович (1874-1954) – русский советский биолог, автор трудов по цитологии, эмбриологии, биофизике, теоретической биологии. Впервые ввёл в эмбриологию понятие морфогенетического (биологического) поля

Морфогенез - каскад морфогенетических актов Единое морфогенетическое поле зародыша подразделяется на множество морфогенетических полей.

Каждый из морфогенетических актов включает «пространственную разметку» области, т.е. генерацию пространственной информации, которая затем фиксируется в соответствующем акте дифференцировки клеток.

Модель Гидры Гирера и Майнхарда



Гидра (*Hydra*) – простой хорошо изученный практически одномерный организм

Уже ранние опыты Трамбле (18 век) показали, что при регенерации сохраняется полярность фрагмента. Если разрезать тело гидры поперек на несколько цилиндрических фрагментов, то на каждом из них ближе к бывшему оральному концу регенерируют гипостом и щупальца («голова» - оральный конец тела), а ближе к бывшему аборальному полюсу — подошва («нога»). При этом у тех фрагментов, которые располагались ближе к «голове», быстрее регенерирует «голова», а у расположившихся ближе к «ноге» — «нога».

Gierer A. and Meinhardt H. A theory of biological pattern formation. *Kybernetik*
12(1): 30-39, 1972

Meinhardt H. Models of biological pattern formation. London, Academic press, 1982

Meinhardt H. The algorithmic beauty of sea shells. Berlin, Springer-Verlag, 1995

$$\frac{\partial A}{\partial t} = F(A, B) + D_A \frac{\partial^2 A}{\partial r^2}$$

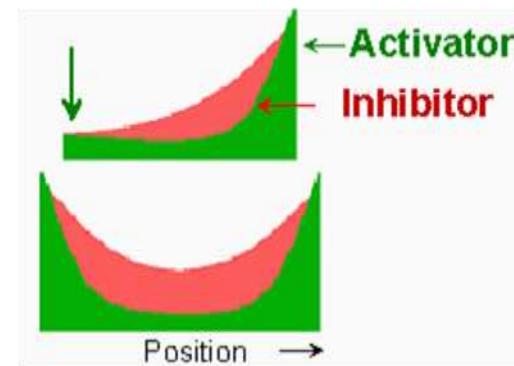
$$\frac{\partial B}{\partial t} = G(A, B) + D_B \frac{\partial^2 B}{\partial r^2}$$

$$F(A, B) = k_1 - k_2 A + \frac{k_3 A^2}{B},$$

$$G(A, B) = k_4 A^2 - k_5 B.$$

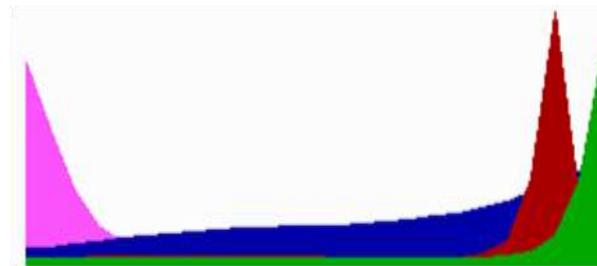
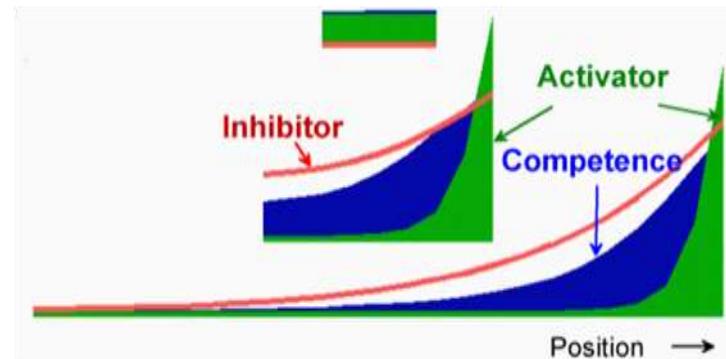
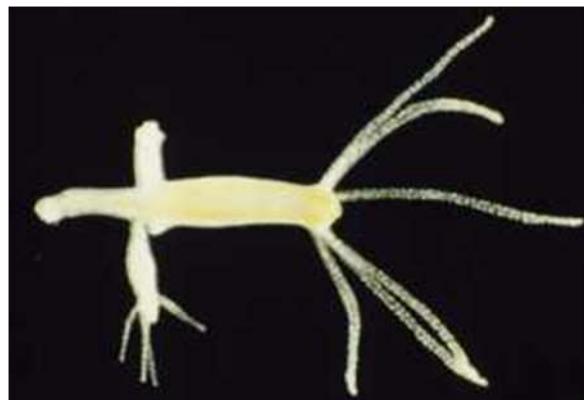
A – активатор, быстро спадающая ф-ция
B – ингибитор

В процессе роста гидры уровень ингибитора становится низким, и включается новая активация – возможен новый источник «головы»



Активатор головы — пептид из 11 аминокислот (pGlu-Pro-Pro-Gly-Gly-Ser-Lys-Val-Ile-Leu-Phe), активный в пикомолярной концентрации.
Ингибитор «головы», активатор и ингибитор «ноги» также являются пептидами

С сайта H. Mainhardt

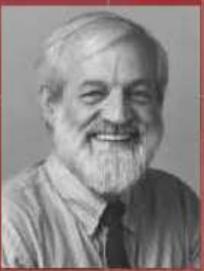


нога

голова



Перевод 1 тома Д.Мюррей



Джеймс Д. Мюррей – профессор университетов Вашингтона и Оксфорда, член Королевского научного общества Великобритании и иностранный член Французской Академии наук, имеет почетные звания многих университетов мира. Автор более 200 научных статей и нескольких книг, основатель и директор Центра математической биологии университета в Оксфорде.

Джеймс Мюррей
МАТЕМАТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ



БИОФИЗИКА
МАТЕМАТИЧЕСКАЯ БИОЛОГИЯ

Джеймс Мюррей
**МАТЕМАТИЧЕСКАЯ
БИОЛОГИЯ**



ТОМ 1: ВВЕДЕНИЕ





Раскраска шкур животных

- наблюдаемая раскраска шкуры животного, например, зебры или леопарда, определяется лежащими в основе распределениями химических веществ, которые закладываются на стадии эмбриогенеза в течение первых недель развития зародыша.
- При этом генетически детерминированные клетки – меланобласти – мигрируют к поверхности эмбриона и превращаются в специализированные пигментные клетки – меланоциты, которые располагаются в базальных слоях эпидермиса.
- Раскраска волосяного покрова определяется меланоцитами, приносящими в волосяные фолликулы меланин, который затем поступает в волосы и определяет их цвет.
- Независимо от биохимических и клеточных деталей процесса, для моделирования важно, что характерный размер цветовых неоднородностей значительно больше размера одной клетки.
- Например, известно, что размер паттерна эмбриона, соответствующего будущему пятну на шкуре леопарда, составляет около 0.5 мм в диаметре, что составляет около 100 клеток.

Модели, описывающие раскраску шкур

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f(u, v) + D_u \frac{\partial^2 u}{\partial r^2}, \quad h(u, v) = \frac{puv}{1 + u + Ku^2}$$
$$\frac{\partial v}{\partial t} = g(u, v) + D_v \frac{\partial^2 v}{\partial r^2}$$

$$f(u, v) = a - u - h(u, v),$$
$$g(u, v) = \alpha(d - v) - h(u, v)$$

Здесь u, v – безразмерные концентрации «морфогенов», a, b, α, ρ, K – положительные параметры.

Модели раскраски шкур



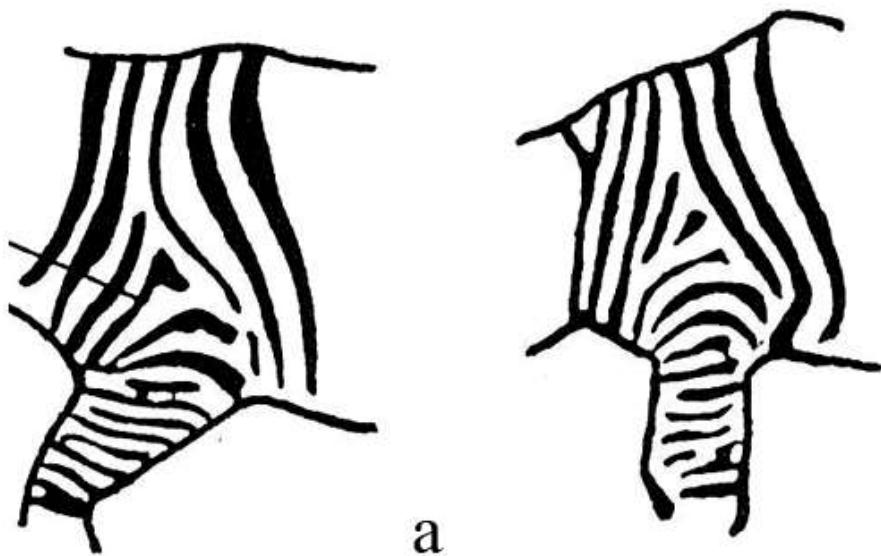
Рисунок зависит от формы и
размеров



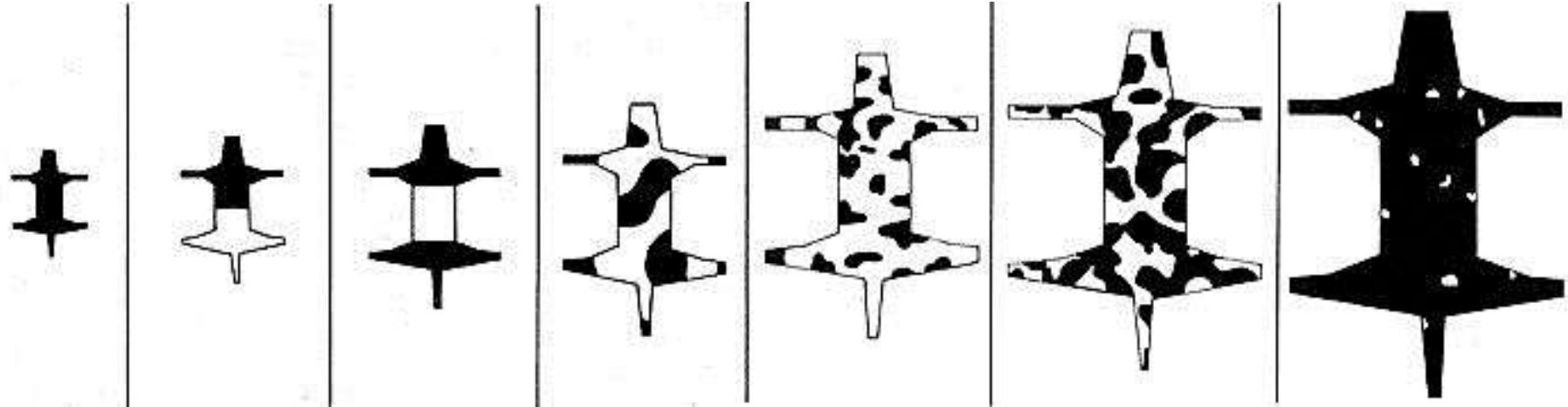
Леопардиха с детёнышами



а – формирование полос в основании ноги зебры; *б* – результаты моделирования (Murray, 1993)

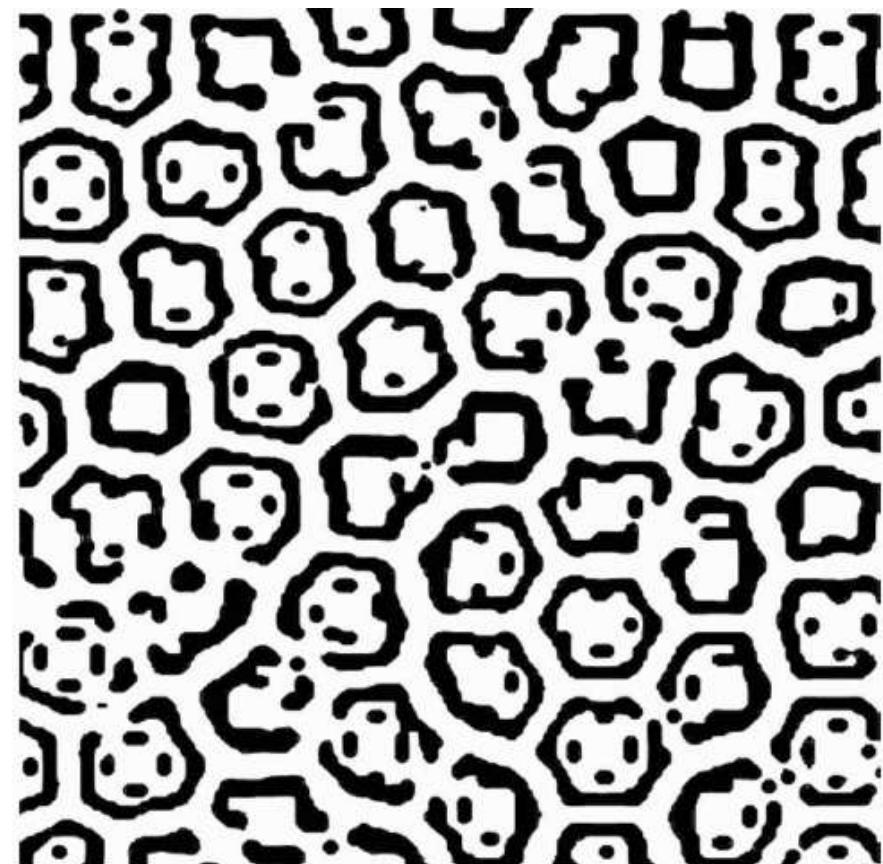
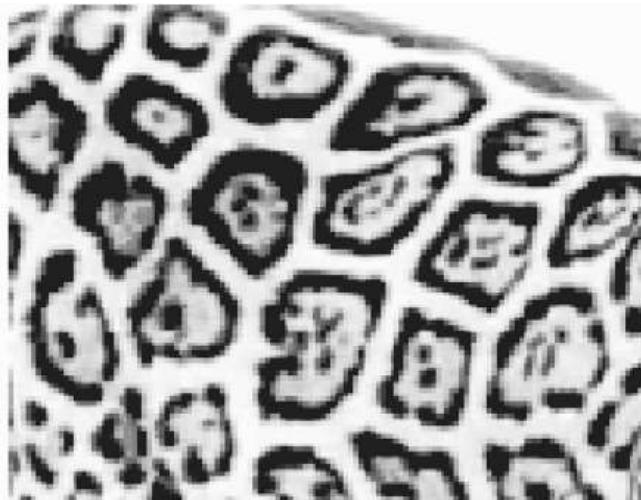


Влияние размеров на моделируемые структуры раскраски для обобщенной формы животного



Увеличение размеров при фиксированных остальных параметрах дает поразительное разнообразие структур. Реакционно-диффузионная модель согласуется с теми наблюдениями, что маленькие животные, такие как мыши, имеют равномерно окрашенные шкуры, животные промежуточных размеров - узорчатые шкуры, а окраска крупных животных, таких как слоны, снова однородна

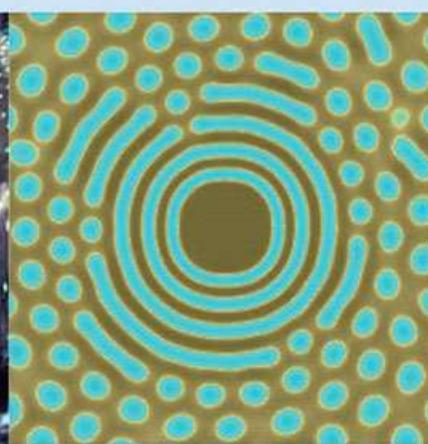
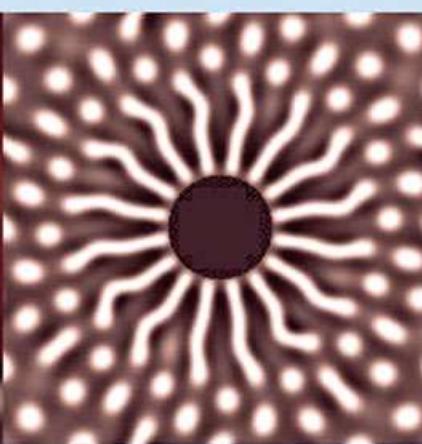
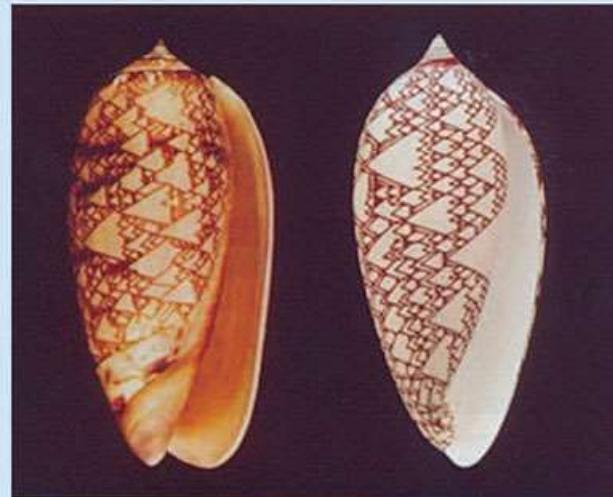
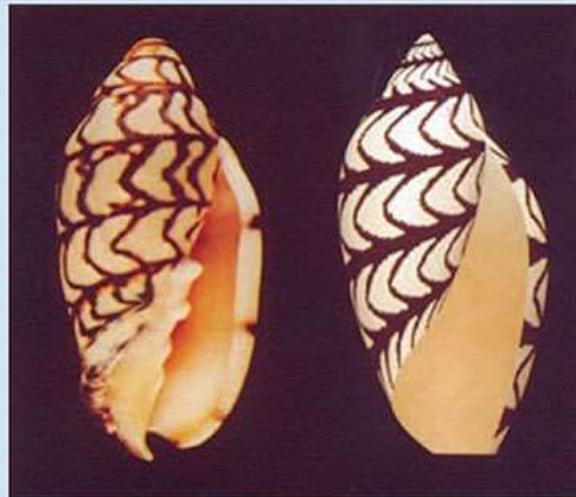
Структуры Тьюринга



Liu, R. T., Liaw, S. S., and Maini, P. K., Two-stage Turing model for generating pigment patterns on the leopard and the jaguar, *Physical Review E* **74**, 011914 (2006).

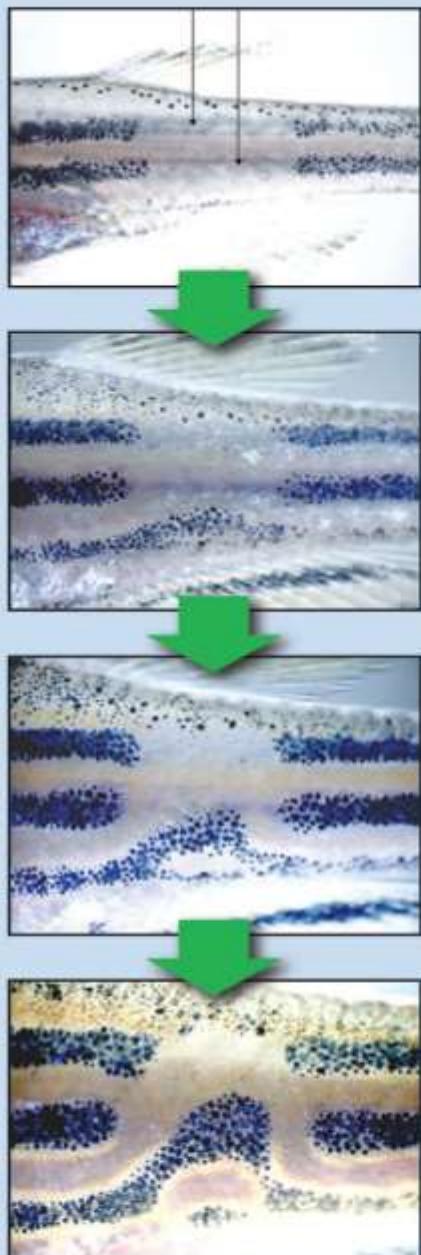
Зебры



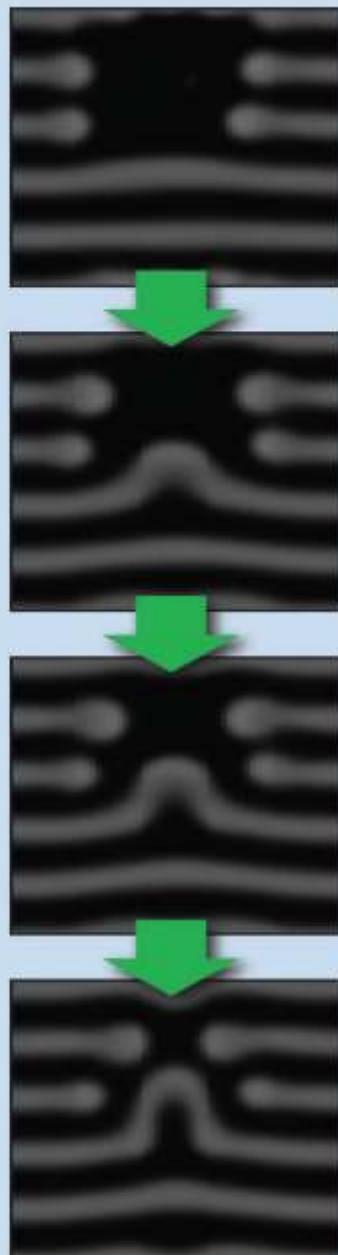


Реакционно-диффузионные модели позволяют воспроизвести самые причудливые узоры, встречающиеся в живой природе. На каждой фотографии слева — природный объект, справа — имитация его окраски при помощи модели Тьюринга. Изображение из статьи Kondo, Miura, 2010. [Reaction-Diffusion Model as a Framework for Understanding Biological Pattern Formation](#). Science 329, 1616

А



Б



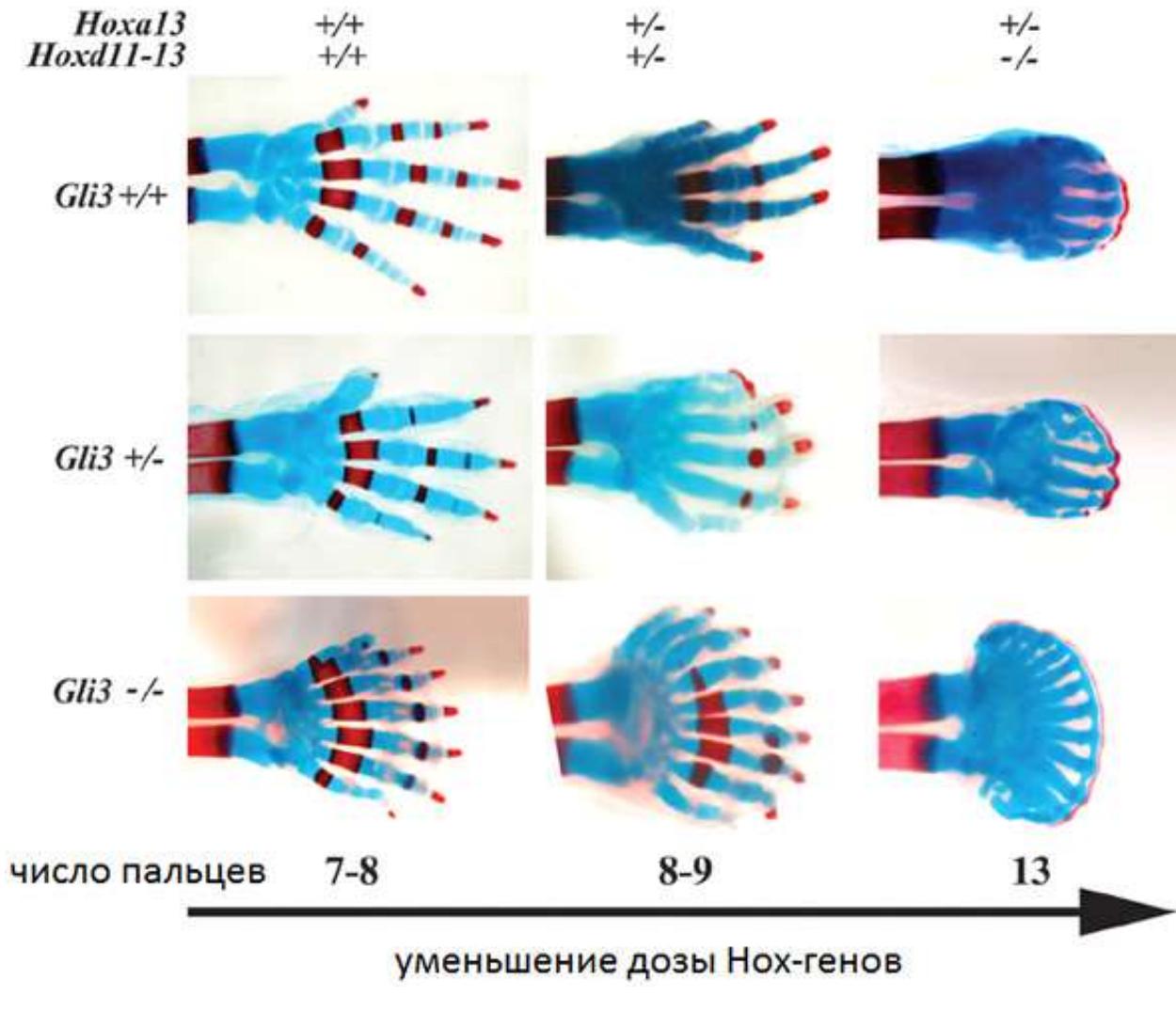
Рыба-зебра

Movement of zebrafish stripes and the interaction network among the pigment cells. Рисунок раскраски рыбы-зебры формируется черными пигментными клетками (меланофорами) и желтыми пигментными клетками (ксантофорами). Рисунок образуется в результате взаимодействия этих клеток. (А) Меланофоры двух черных полос удалены с помощью лазера, записан процесс восстановления рисунка.

(Б) Симуляция процесса с помощью модели типа Тьюринга

Пальцы передней конечности новорожденных мышат с разными наборами отключенных генов-регуляторов. Слева вверху — нормальный мышонок (контроль).

Сверху вниз уменьшается активность сигнальной системы *Sonic hedgehog/Gli3*, слева направо — отключаются гены *Hoxa13* и *Hoxd11-13*. Красным цветом отмечена костная ткань, синим — хрящевая

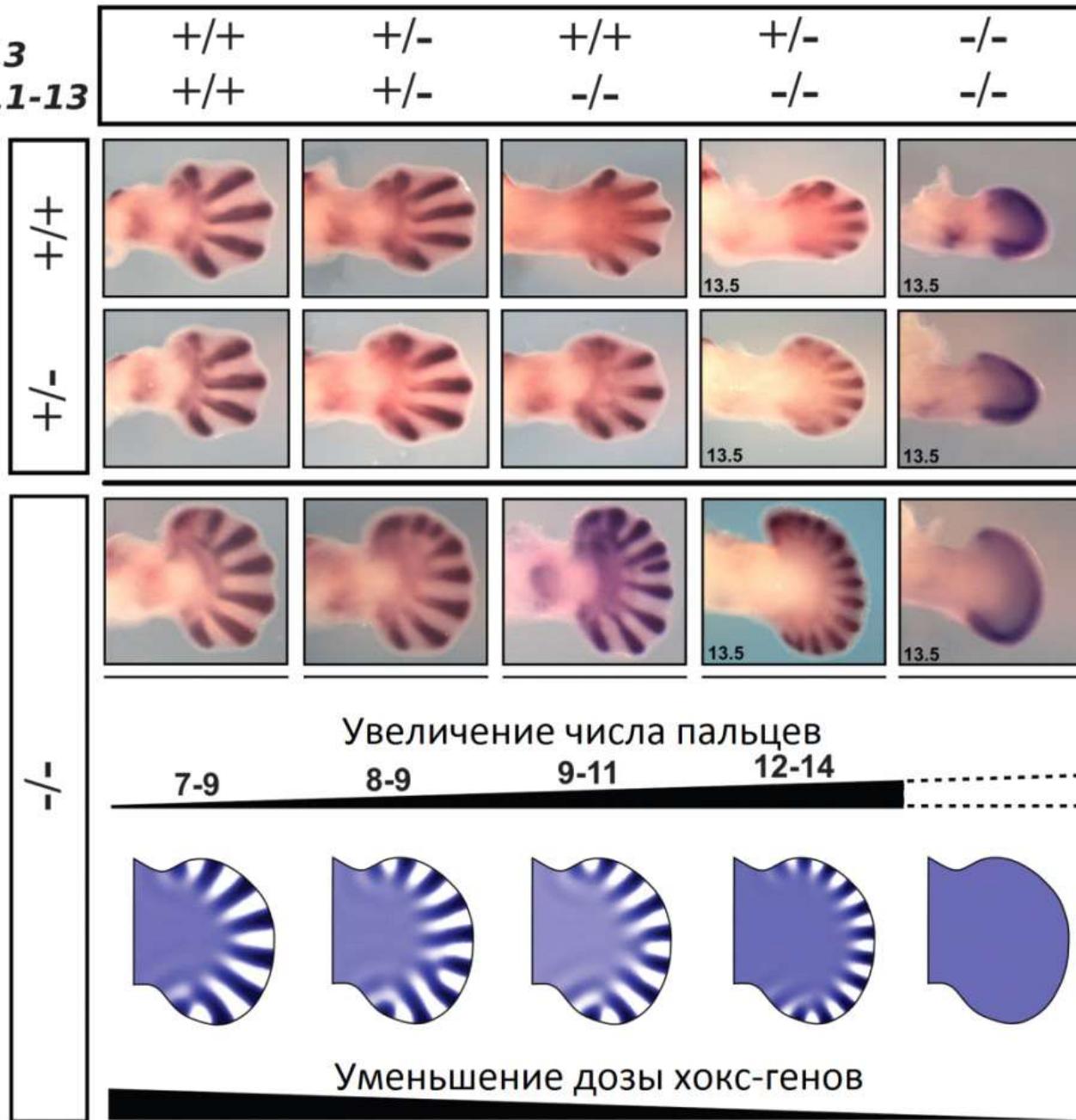


Rushikesh Sheth, Luciano Marcon, M. Félix Bastida, Marisa Junco, Laura Quintana, Randall Dahn, Marie Kmita, James Sharpe, Maria A. Ros. Hox Genes Regulate Digit Patterning by Controlling the Wavelength of a Turing-Type Mechanism // Science. 2012. V. 338. P. 1476–1980.

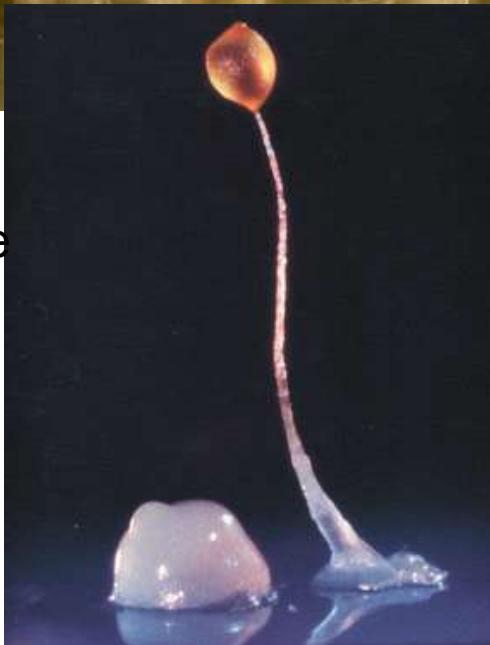
Mouse fingers

Формирование пальцев у мышиных эмбрионов с разными комбинациями включенных и выключенных генов-регуляторов. Внизу показаны результаты моделирования закладки пальцев у мышей *Gli3*–/– на основе механизма Тьюринга

Hoxa13
Hoxd11-13



Dictyostelium discoideum



Плодовое
тело



Ползущий слизевик

Образование псевдоплазмодия



$$\nabla = \frac{\partial}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial y}$$

$$\Delta = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$$

Коллективные
слизевики *Dictyostelium*
discoideum.

Хемотаксис



$$\frac{\partial v}{\partial t} = \gamma u \left(g \frac{v^2 + A^2}{v^2 + 1} - \delta v \right) + D_v \Delta v,$$

$$\frac{\partial g}{\partial t} = B - (1 + Hv)g,$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_u \Delta u - \nabla \left(\chi (g - g_0)^4 u \nabla v \right).$$

v - концентрация хемоаттрактанта цАМФ

g - концентрация рецепторов

u - концентрация клеток.

Полежаев Андрей
Александрович, ФИАН

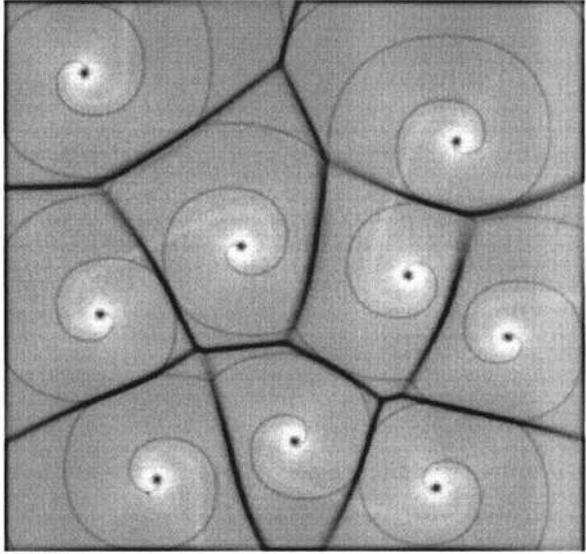
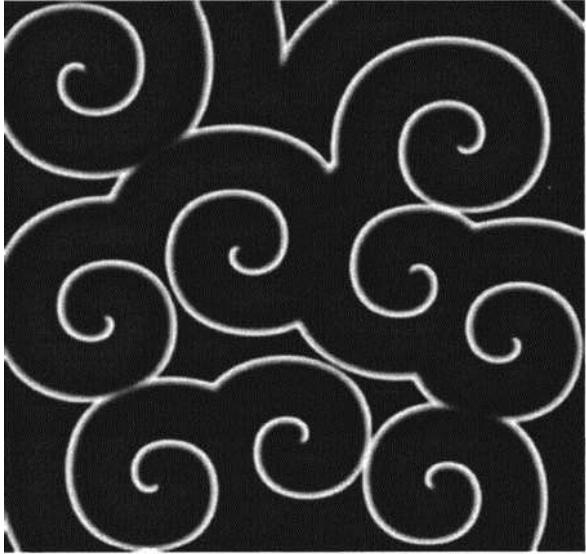
В условиях голодаания популяции слизевиков агрегируют благодаря волнам цАМФ в среде, создаваемой самими клетками.

Polezhaev et al., 1998; 2005

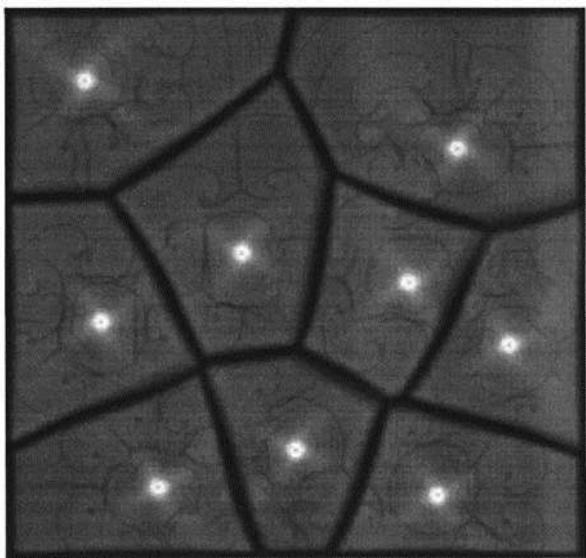
Динамические модели процессов в клетках и субклеточных наноструктурах. Изд. РХД 2010

Модели агрегации амеб

Начальный этап агрегации



Конечный этап агрегации



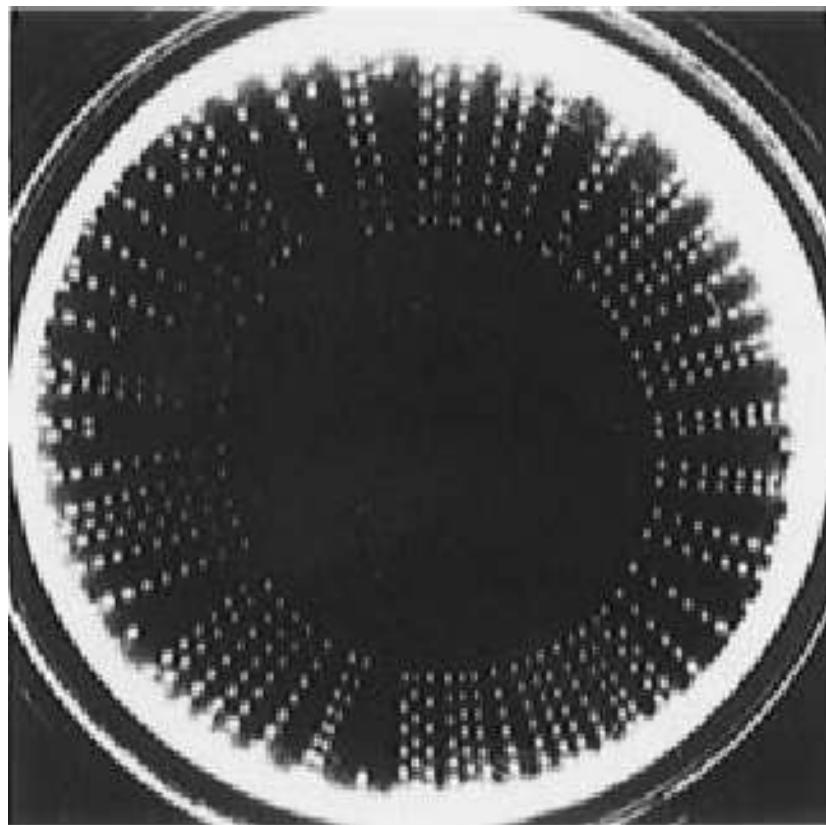
Концентрация цАМФ

Плотность слизевиков

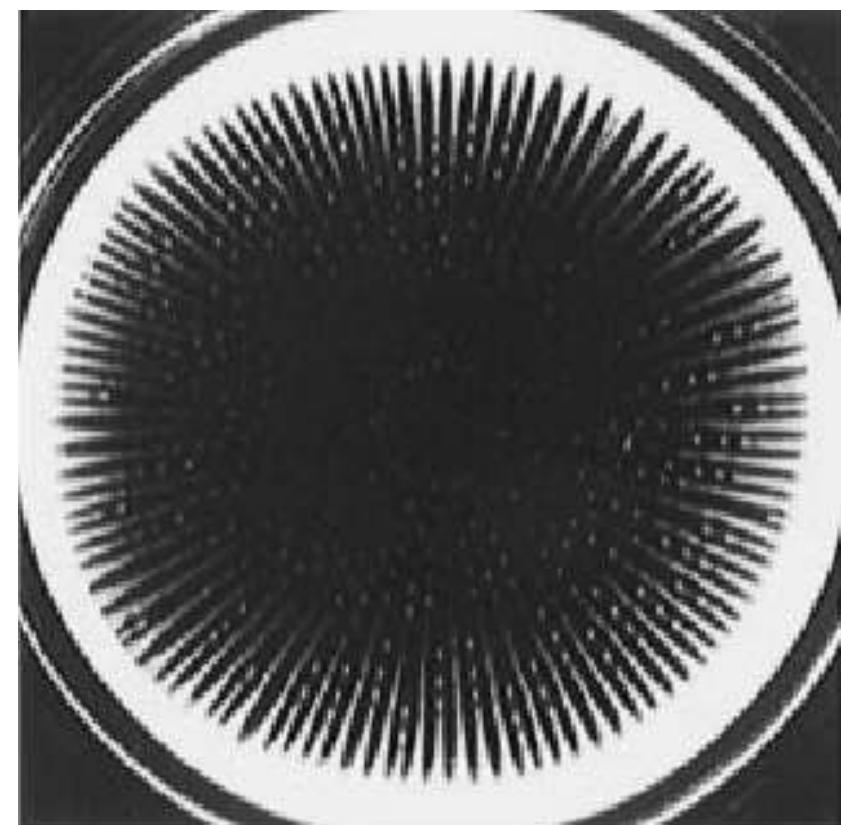
Полежаев А.А. Механизмы биологического морфогенеза. В книге: Динамические модели процессов в клетках и субклеточных наноструктурах. Изд. РХД 2010

Примеры структур в колониях бактерий *E. Coli*, в экспериментах Будрене и Берга (Budrene, Berg, 1991)

E. Coli обладают хемотаксисом к аспартату, секретируемому в среду клетками



радиально выстроенные пятна



радиально ориентированные полосы