

УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ДИССИПАТИВНЫХ СТРУКТУР В ПОЛЕ ФЛУКТУАЦИЙ ДИНАМИЧЕСКИХ ПЕРЕМЕННЫХ В МОДЕЛИ МОРФОГЕНЕЗА ГИРЕРА-МАЙНХАРДТА

© 2008 С.Е. Курушина

Самарский государственный аэрокосмический университет

Аналитически с использованием концепции параметра порядка исследовано влияние аддитивного однородного изотропного поля гауссовых флуктуаций динамических переменных на образование диссипативных структур при мягком режиме их возбуждения в модели Гирера - Майнхардта. Проведено численное моделирование эволюции этой системы. Показано, что вблизи маргинального состояния флуктуации динамических переменных приводят к увеличению области неустойчивых мод, а в области контрастных структур вдали от бифуркации Тьюринга флуктуации способствуют более быстрому образованию последних. Показано, что действительная часть собственных чисел неустойчивых мод пропорциональна интенсивности флуктуаций и некоторой степени радиуса корреляции, зависящей от размерности пространства реакционно – диффузионной системы.

Модель Гирера – Майнхардта, диссипативные структуры, неустойчивые моды, случайное поле, флуктуации, численное моделирование

Теоретическое исследование морфогенеза относится к наиболее важным аспектам изучения процессов индивидуального развития. Модели морфогенеза Тьюринга [1] и Гирера – Майнхардта [2] показали, что нелинейная автокаталитическая диссипативная система, «дальнодействующая» сигнализация в которой обеспечивается диффузией, оказывается способной к пространственной и временной самоорганизации, то есть к образованию диссипативных структур (ДС). Эти модели не утратили своего значения и в настоящее время, так как форма учета дальнодействия членами диффузионного типа является достаточно общей. Она охватывает не только диффузию, но и другие процессы, в частности, взаимодействие за счет упругих сил [3].

В работе [3] отмечается, что за счет стохастического характера ферментативных реакций уровень флуктуаций «выхода» реакции может быть достаточно большим. Флуктуации вызываются различными причинами. В частности, концентрация молекул может изменяться из-за тепловой и турбулентной диффузии через виртуальные или вполне реальные стенки элементарного объема (например, оболочки клеток, внутриклеточные мембраны). Необходимо также учитывать флуктуации за счет стохастического характера взаимодействия между молекулами [3]. В этом случае динамические пе-

ременные модели являются случайными функциями.

В настоящей работе исследуется влияние аддитивного однородного изотропного поля гауссовых флуктуаций динамических переменных на образование ДС при мягком режиме их возбуждения в модели Гирера - Майнхардта.

Скорости изменения концентраций автокаталитической и демпфирующей переменных (активатора и ингибитора, соответственно) описываются системой уравнений:

$$\begin{aligned} \frac{\partial a}{\partial t} &= \rho + k \frac{a^2}{h} - \mu a + D_a \Delta a + F_1(\mathbf{r}, t), \\ \frac{\partial h}{\partial t} &= ca^2 - \nu h + D_h \Delta h + F_2(\mathbf{r}, t). \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь ρ – скорость образования автокаталитической переменной, μ – ее постоянная распада, D_a – коэффициент диффузии активатора; ν – постоянная скорости распада демпфирующей переменной, член ca^2 задает скорость образования ингибитора, D_h – коэффициент диффузии ингибитора. Случайные функции $F_i(\mathbf{r}, t)$ определяют пространственные и временные гауссовы флуктуации скорости изменения концентраций активатора и ингибитора, соответственно, с корреляционными функциями $\langle F_i(\mathbf{r}, t) F_i(\mathbf{r}', \tau) \rangle = \theta_i f_i(|\mathbf{r} - \mathbf{r}'|) \delta(t - \tau)$ и нулевыми средними значениями. Взаимная кор-

реляция случайных функций $F_i(\mathbf{r}, t)$ отсутствует. Величины θ_i характеризуют интенсивность флуктуаций, $f_i(|\mathbf{r} - \mathbf{r}'|)$ – некоторая функция, определяющая пространственную зависимость корреляций однородного и изотропного случайного поля [4]; δ -коррелированность во времени фактически означает, что время корреляции случайного поля гораздо меньше всех характерных времен задачи.

Модель (1) при условии $F_1 = F_2 = 0$ исследована в работах [2,5]. Модель Гирера – Майнхардта [2] допускает реализацию трех различных режимов [3].

Запишем уравнения модели [2] в безразмерной форме [6]:

$$\begin{aligned} \frac{\partial a}{\partial t} &= 1 + \frac{a^2}{h^m} - a + \Delta a, \\ \tau \frac{\partial h}{\partial t} &= A \frac{a^p}{h^l} - h + \Lambda^2 \Delta h, \end{aligned} \quad (2)$$

где $\Lambda^2 = D\tau$; τ , A , показатели m , l и p – параметры модели. Если изоклины системы (2) пересекаются левее точки минимума изоклины второго уравнения системы, то однородное состояние устойчиво, но возможны жестко возбуждаемые решения «солитонного» типа. Если изоклины пересекаются правее точки минимума и $\Lambda \gg 1$, то однородное состояние неустойчиво по Тьюрингу. При $mp > l + 1$ существуют пиковые ДС. В случае $mp \leq l + 1$ и достаточно больших $\Lambda \gg 1$ все стационарные режимы оказываются неустойчивыми.

В случайном поле аналитически методом Ланжевена в линейном приближении вблизи точки бифуркации Тьюринга проводился анализ системы (3) [7]:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= a_{11}x + a_{12}y + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2} + \xi(r, t); \\ \frac{\partial y}{\partial t} &= a_{21}x + a_{22}y + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2} + \eta(r, t). \end{aligned} \quad (3)$$

Здесь x и y – отклонения от стационарного состояния, которое считается устойчивым, $\xi(r, t)$ и $\eta(r, t)$ – малые случайные функции пространства r и времени t , отражающие флуктуации переменных x и y , $\xi(r, t)$ и $\eta(r, t)$ распределены нормально и δ -коррелированы по времени и пространству.

Было показано, что амплитуды флуктуаций величин $x(r, t)$ и $y(r, t)$ и их радиусы корреляций сильно возрастают при приближении к бифуркации Тьюринга, а последние в самой точке бифуркации стремятся к бесконечности. Поведение системы становится почти стохастическим.

Численное исследование модели (3) проведено в работе [8]. Было обнаружено, что в области бифуркации Тьюринга флуктуации динамических переменных $x(r, t)$ и $y(r, t)$, вызванные шумом параметров, велики и что существует область параметров, в которой на отрезке конечной длины существует несколько ДС различного периода. В области контрастных ДС [8] вариабельность заметно меньше и даже при наличии флуктуаций образуются четко выраженные и устойчивые ДС пикового типа.

Однако в [8] не проводилось аналитического исследования влияния флуктуаций на условия возникновения ДС и не учитывался нелинейный характер автокаталитических реакций.

В данной работе с использованием концепции параметра порядка [5] аналитически исследуется поведение системы (1) и на основании проведенного анализа осуществлено численное моделирование эволюции системы.

Введем новые переменные:

$$\mathbf{r}' = \mathbf{r} \sqrt{v/D_a}; \quad t' = vt; \quad a' = ca/k; \quad h' = vch/k^2.$$

В результате получим

$$\begin{aligned} \frac{\partial a'}{\partial t'} &= \rho' + \frac{a'^2}{h'} - \mu' a' + \Delta a' + F_1'(\mathbf{r}', t'); \\ \frac{\partial h'}{\partial t'} &= a'^2 - h' + D' \Delta h' + F_2'(\mathbf{r}', t'), \end{aligned} \quad (4)$$

где $\rho' = \rho c / vk$; $\mu' = \mu / v$; $D' = D_h / D_a$.

В дальнейшем штрихи будем опускать.

Исследование устойчивости системы (4) при $F_1 = F_2 = 0$ проведено в работе [5]. Показано, что неустойчивость типа мягкой моды возникает при двух критических значениях волновых чисел $k_{cp} = \pm \sqrt[4]{\mu/D}$.

Чтобы учесть влияние случайного воздействия, перепишем (4) в виде

$$\left(\frac{\partial}{\partial t} - K(\Delta)\right)\mathbf{q} = \mathbf{g} + \mathbf{F}, \quad (5)$$

где

$$K(\Delta) = \begin{pmatrix} \mu\left(\frac{2}{\rho+1} - 1\right) & \frac{-\mu^2}{(\rho+1)^2} \\ \frac{2}{\mu}(\rho+1) & -1 + D\Delta \end{pmatrix};$$

$$\mathbf{q} = \begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \end{pmatrix}; \quad q_1 = a - a_0, \quad q_2 = h - h_0;$$

q_1, q_2 описывают малые отклонения концентраций относительно стационарных состояний $h_0 = (\rho+1)^2 / \mu^2; a_0 = (\rho+1) / \mu$. Вектор \mathbf{g} содержит квадратичные и кубические нелинейности, полученные разложением в ряд правой части (1), и определяется так: $\mathbf{g} = \left((q_1^2 / h_0 - (q_1^2 q_2 + 2a_0 q_1 q_2) / h_0^2 + (2a_0 q_1 q_2^2 + a_0^2 q_2^2) / h_0^3 - a_0^2 q_2^3 / h_0^4), q_1^2 \right)$.

Представим вектор \mathbf{q} в виде суперпозиции

$$\mathbf{q}(\mathbf{r}, t) = \sum_{k,j} \mathbf{O}^{(j)} \xi_k^{(j)}(t) e^{i\mathbf{k}\mathbf{r}}, \quad (6)$$

где $\mathbf{O}^{(j)}$ - собственные векторы линейного оператора $K(\Delta)$ задачи (5). Как показано в работе [5], неустойчивые моды заключены в узкой полосе значений волновых векторов, что дает возможность построения волновых пакетов путем суммирования по волновым векторам, заключенным в малых интервалах. Таким образом, получаем несущие моды с дискретными значениями волновых векторов и медленно меняющимися амплитудами $\xi_k^{(j)}(t)$.

После преобразований система уравнений для амплитуд мод $\xi_k^{(j)}(t)$ принимает вид:

$$\begin{aligned} & \frac{d\xi_k^{(j)}}{dt} - \lambda_j(k) \xi_k^{(j)} = \\ & \frac{\mu^2 \bar{O}_{1,k}^{(j)}}{(1+\rho)^2} \left\{ \sum_{k',k''} (O_{1,k'}^{(1)} \xi_{k'}^{(1)} + O_{1,k'}^{(2)} \xi_{k'}^{(2)}) (O_{1,k''}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} + O_{1,k''}^{(2)} \xi_{k''}^{(2)}) \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' - \mathbf{k}) + \right. \\ & + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} \sum_{k',k''} (O_{2,k'}^{(1)} \xi_{k'}^{(1)} + O_{2,k'}^{(2)} \xi_{k'}^{(2)}) (O_{2,k''}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} + O_{2,k''}^{(2)} \xi_{k''}^{(2)}) \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' - \mathbf{k}) - \\ & - \frac{2\mu}{(1+\rho)} \sum_{k',k''} (O_{1,k'}^{(1)} \xi_{k'}^{(1)} + O_{1,k'}^{(2)} \xi_{k'}^{(2)}) (O_{2,k''}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} + O_{2,k''}^{(2)} \xi_{k''}^{(2)}) \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' - \mathbf{k}) - \\ & - \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} \sum_{k',k'',k'''} (O_{1,k'}^{(1)} \xi_{k'}^{(1)} + O_{1,k'}^{(2)} \xi_{k'}^{(2)}) (O_{1,k''}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} + O_{1,k''}^{(2)} \xi_{k''}^{(2)}) (O_{2,k'''}^{(1)} \xi_{k'''}^{(1)} + O_{2,k'''}^{(2)} \xi_{k'''}^{(2)}) \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' + \mathbf{k}''' - \mathbf{k}) + \\ & + \frac{2\mu^3}{(1+\rho)^3} \sum_{k',k'',k'''} (O_{2,k'}^{(1)} \xi_{k'}^{(1)} + O_{2,k'}^{(2)} \xi_{k'}^{(2)}) (O_{2,k''}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} + O_{2,k''}^{(2)} \xi_{k''}^{(2)}) (O_{1,k'''}^{(1)} \xi_{k'''}^{(1)} + O_{1,k'''}^{(2)} \xi_{k'''}^{(2)}) \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' + \mathbf{k}''' - \mathbf{k}) - \\ & \left. - \frac{\mu^4}{(1+\rho)^4} \sum_{k',k'',k'''} (O_{2,k'}^{(1)} \xi_{k'}^{(1)} + O_{2,k'}^{(2)} \xi_{k'}^{(2)}) (O_{2,k''}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} + O_{2,k''}^{(2)} \xi_{k''}^{(2)}) (O_{2,k'''}^{(1)} \xi_{k'''}^{(1)} + O_{2,k'''}^{(2)} \xi_{k'''}^{(2)}) \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' + \mathbf{k}''' - \mathbf{k}) \right\} + \\ & + \bar{O}_{2,k}^{(j)} \sum_{k',k''} (O_{1,k'}^{(1)} \xi_{k'}^{(1)} + O_{1,k'}^{(2)} \xi_{k'}^{(2)}) (O_{1,k''}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} + O_{1,k''}^{(2)} \xi_{k''}^{(2)}) \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' - \mathbf{k}) + \\ & + \int \bar{O}_{1,k}^{(j)} e^{-i\mathbf{k}\mathbf{r}} F_1(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} + \int \bar{O}_{2,k}^{(j)} e^{-i\mathbf{k}\mathbf{r}} F_2(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r}; \quad j = 1, 2. \end{aligned} \quad (7)$$

Здесь $\bar{O}_n^{(j)}$ - компоненты собственных векторов оператора, сопряженного к $K(\Delta)$. Выражения для $\lambda_j(k)$ и компонент векторов $\mathbf{O}^{(j)}$ и $\bar{O}^{(j)}$ приведены ниже [9]:

$$\mathbf{O}^{(j)} = \begin{pmatrix} 1 \\ 2(\rho+1) \\ \mu(1+Dk^2+\lambda_j) \end{pmatrix}; \quad \mathbf{O}^{(j)} = \begin{pmatrix} (-1)^j \frac{1+Dk^2+\lambda_j}{\lambda_2-\lambda_1} \\ (-1)^j \frac{\mu(1+Dk^2+\lambda_1)(1+Dk^2+\lambda_2)}{2(\rho+1)(\lambda_1-\lambda_2)} \end{pmatrix};$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{\alpha(k)}{2} \pm \sqrt{\frac{\alpha^2(k)}{4} - \beta(k)}; \quad \alpha(k) = -(D+1)k^2 + 2\mu/(\rho+1) - \mu - 1;$$

$$\beta(k) = (k^2 + \mu)(Dk^2 + 1) - 2\mu Dk^2/(\rho+1).$$

Функции $\delta(\overset{\mathbf{r}'}{k'} + \overset{\mathbf{r}''}{k} - \overset{\mathbf{r}}{k})$ и $\delta(\overset{\mathbf{r}'}{k'} + \overset{\mathbf{r}''}{k} + \overset{\mathbf{r}'''}{k} - \overset{\mathbf{r}}{k})$ дают «правила отбора», которые важны для определения возникающих пространственных структур.

Система (7) содержит как устойчивые, так и неустойчивые моды. Чтобы провести процедуру адиабатического исключения устойчивых мод, перепишем (7), выделив из

нее две подсистемы уравнений: для неустойчивых мод (обозначим их дополнительным индексом (u)) и для устойчивых (s) . Поскольку незатухающие моды, если пренебречь нелинейными членами, могут нарастать до бесконечности, уравнения для них запишем с точностью до слагаемых третьего порядка малости включительно:

$$\begin{aligned} & \frac{d\xi_{k,u}^{(1)}}{dt} - \mathfrak{L}_{1,u}(k)\xi_{k,u}^{(1)} = \\ & = \sum_{\substack{\mathbf{r} \\ k',k'',u',u''}} \left[\frac{\mu^2 \bar{O}_{1,k}^{(1)}}{(1+\rho)^2} (O_{1,k}^{(1)} O_{1,k'}^{(1)} + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} O_{2,k}^{(1)} O_{2,k'}^{(1)} - \frac{2\mu}{(1+\rho)} O_{1,k}^{(1)} O_{2,k'}^{(1)}) + \right. \\ & \left. + \bar{O}_{2,k}^{(1)} O_{1,k}^{(1)} O_{1,k''}^{(1)} \right] \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',u}^{(1)} \delta(\overset{\mathbf{r}'}{k'} + \overset{\mathbf{r}''}{k} - \overset{\mathbf{r}}{k}) + \\ & + \sum_{\substack{\mathbf{r} \\ k',k'',u',s}} \left[\frac{2\mu^2}{(1+\rho)^2} (\bar{O}_{1,k}^{(1)} O_{1,k}^{(1)} O_{1,k'}^{(1)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k',s}^{(1)} + \bar{O}_{1,k}^{(1)} O_{1,k}^{(1)} O_{1,k'}^{(2)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k',s}^{(2)}) + \right. \\ & \left. + \frac{2\mu^4}{(1+\rho)^4} (\bar{O}_{1,k}^{(1)} O_{2,k'}^{(1)} O_{2,k''}^{(1)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',s}^{(1)} + \bar{O}_{1,k}^{(1)} O_{2,k'}^{(1)} O_{2,k''}^{(2)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',s}^{(2)}) - \right. \\ & \left. - \frac{2\mu^3 \bar{O}_{1,k}^{(1)}}{(1+\rho)^3} (2O_{1,k'}^{(1)} O_{2,k''}^{(1)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',s}^{(1)} + O_{1,k'}^{(1)} O_{2,k''}^{(2)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',s}^{(2)} + O_{1,k''}^{(2)} O_{2,k'}^{(1)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',s}^{(2)}) + \right. \\ & \left. + 2\bar{O}_{2,k}^{(1)} (O_{1,k'}^{(1)} O_{1,k''}^{(1)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',s}^{(1)} + O_{1,k'}^{(1)} O_{1,k''}^{(2)} \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',s}^{(2)}) \right] \delta(\overset{\mathbf{r}'}{k'} + \overset{\mathbf{r}''}{k} - \overset{\mathbf{r}}{k}) - \\ & - \sum_{\substack{\mathbf{r} \\ k',k'',k''',u',u''}} \frac{\mu^4 \bar{O}_{1,k}^{(1)}}{(1+\rho)^4} (O_{1,k}^{(1)} O_{1,k'}^{(1)} O_{2,k''}^{(1)} + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} O_{2,k}^{(1)} O_{2,k'}^{(1)} O_{2,k''}^{(1)} - \\ & - \frac{2\mu}{(1+\rho)} O_{2,k}^{(1)} O_{2,k''}^{(1)} O_{1,k'''}^{(1)}) \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',u}^{(1)} \xi_{k''',u}^{(1)} \delta(\overset{\mathbf{r}'}{k'} + \overset{\mathbf{r}''}{k} + \overset{\mathbf{r}'''}{k} - \overset{\mathbf{r}}{k}) + \\ & + \int \bar{O}_{1,k}^{(1)} e^{-ik\mathbf{r}} F_1(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} + \int \bar{O}_{2,k}^{(1)} e^{-ik\mathbf{r}} F_2(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r}. \end{aligned} \tag{8}$$

В уравнениях для устойчивых мод оставим только члены, необходимые для получения уравнений для неустойчивых мод с точностью до членов третьего порядка:

$$\begin{aligned} \frac{d\xi_{k,s}^{(j)}}{dt} - \kappa_{j,s}(k)\xi_{k,s}^{(j)} &= \sum_{k',k'';u,u'} \left[\frac{\mu^2 \bar{O}_{1,k}^{(j)}}{(1+\rho)^2} \left(O_{1,k}^{(1)} O_{1,k'}^{(1)} + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} O_{2,k}^{(1)} O_{2,k'}^{(1)} - \frac{2\mu}{(1+\rho)} O_{1,k}^{(1)} O_{2,k'}^{(1)} \right) + \right. \\ &+ \left. \bar{O}_{2,k}^{(j)} O_{1,k}^{(1)} O_{1,k'}^{(1)} \right] \xi_{k',u}^{(1)} \xi_{k'',u}^{(1)} \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' - \mathbf{k}) + \int \bar{O}_{1,k}^{(j)} e^{-i\mathbf{k}\mathbf{r}} F_1(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} + \int \bar{O}_{2,k}^{(j)} e^{-i\mathbf{k}\mathbf{r}} F_2(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r}; \quad (9) \\ j &= 1, 2. \end{aligned}$$

В случае мягкой моды при исключении $\xi_{k,s}^{(j)}$ из уравнений (8) в (9) можно пренебречь производной по времени [5].

Считая, что неустойчивость возникает

при $\mathbf{k} = \mathbf{k}_c$, адиабатически исключаем устойчивые моды (9) из уравнений (8). В результате уравнения для неустойчивых мод с индексом \mathbf{k}_c примут окончательный вид:

$$\begin{aligned} \frac{d\xi_{k_c}^{(1)}}{dt} - \kappa_1(k_c)\xi_{k_c}^{(1)} &= \sum_{k',k''} c(k_c, \mathbf{k}) \xi_{k'}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' - \mathbf{k}_c) + \sum_{k',k'',k'''} d(k_c, \mathbf{k}) \xi_{k'}^{(1)} \xi_{k''}^{(1)} \xi_{k'''}^{(1)} \delta(\mathbf{k}' + \mathbf{k}'' + \mathbf{k}''' - \mathbf{k}_c) + \\ &+ \sum_{k',\mathbf{k}} \left[\chi(k_c, \mathbf{k}) \left(\int \bar{O}_{1,\mathbf{k}}^{(1)} e^{-i\mathbf{k}\mathbf{r}} F_1(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} + \int \bar{O}_{2,\mathbf{k}}^{(1)} e^{-i\mathbf{k}\mathbf{r}} F_2(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} \right) + \varepsilon(k_c, \mathbf{k}) \left(\int \bar{O}_{1,\mathbf{k}}^{(2)} e^{-i\mathbf{k}\mathbf{r}} F_1(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} + \right. \right. \\ &+ \left. \left. \int \bar{O}_{2,\mathbf{k}}^{(2)} e^{-i\mathbf{k}\mathbf{r}} F_2(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} \right) \right] \xi_{k'}^{(1)} \delta(\mathbf{k}' - \mathbf{k}_c) + \int \bar{O}_{1,k_c}^{(1)} e^{-i\mathbf{k}_c\mathbf{r}} F_1(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r} + \int \bar{O}_{2,k_c}^{(1)} e^{-i\mathbf{k}_c\mathbf{r}} F_2(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r}. \quad (10) \end{aligned}$$

Эти моды служат параметрами порядка. Их кооперация или конкуренция определяют вид возникающих структур. В уравнениях (10) введены следующие обозначения:

$$\begin{aligned} c(k_c) &= \frac{\mu^2 \bar{O}_{1,k_c}^{(1)}}{(1+\rho)^2} \left[\left(O_{1,k_c}^{(1)} \right)^2 + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} \left(O_{2,k_c}^{(1)} \right)^2 - \frac{2\mu}{(1+\rho)} O_{1,k_c}^{(1)} O_{2,k_c}^{(1)} + \bar{O}_{2,k_c}^{(1)} \left(O_{1,k_c}^{(1)} \right)^2 \right]; \\ \chi(k_c, \mathbf{k}) &= -\frac{1}{\kappa_1(\mathbf{k})} \left[\frac{2\mu^2 \bar{O}_{1,\mathbf{k}}^{(1)}}{(1+\rho)^2} \left(O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} - \frac{2\mu}{(1+\rho)} O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} \right) + 2\bar{O}_{2,\mathbf{k}}^{(1)} O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} \right]; \\ \varepsilon(k_c, \mathbf{k}) &= -\frac{1}{\kappa_2(\mathbf{k})} \left[\frac{2\mu^2 \bar{O}_{1,\mathbf{k}}^{(1)}}{(1+\rho)^2} \left(O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} O_{1,\mathbf{k}}^{(2)} + \right. \right. \\ &+ \left. \left. \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} O_{2,\mathbf{k}}^{(2)} - \frac{2\mu}{(1+\rho)} \left(O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} O_{2,\mathbf{k}}^{(2)} + O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} O_{1,\mathbf{k}}^{(2)} \right) \right] + 2\bar{O}_{2,\mathbf{k}}^{(1)} O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} O_{1,\mathbf{k}}^{(2)} \right]; \\ d(k_c, \mathbf{k}) &= -\frac{\mu^4 \bar{O}_{1,k_c}^{(1)}}{(1+\rho)^4} \left[\left(O_{1,k_c}^{(1)} \right)^2 O_{2,k_c}^{(1)} + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} \left(O_{2,k_c}^{(1)} \right)^3 - \frac{2\mu}{(1+\rho)} \left(O_{2,k_c}^{(1)} \right)^2 O_{1,k_c}^{(1)} \right] + \\ &+ \chi(k_c, \mathbf{k}) \left[\frac{\mu^2 \bar{O}_{1,\mathbf{k}}^{(1)}}{(1+\rho)^2} \left(\left(O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} \right)^2 + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} \left(O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} \right)^2 - \frac{2\mu}{(1+\rho)} O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} \right) + \bar{O}_{2,\mathbf{k}}^{(1)} \left(O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} \right)^2 \right] + \\ &+ \varepsilon(k_c, \mathbf{k}) \left[\frac{\mu^2 \bar{O}_{1,\mathbf{k}}^{(2)}}{(1+\rho)^2} \left(\left(O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} \right)^2 + \frac{\mu^2}{(1+\rho)^2} \left(O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} \right)^2 - \frac{2\mu}{(1+\rho)} O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} O_{2,\mathbf{k}}^{(1)} \right) + \bar{O}_{2,\mathbf{k}}^{(2)} \left(O_{1,\mathbf{k}}^{(1)} \right)^2 \right]. \end{aligned}$$

Уравнения (10) записаны в общем случае и справедливы для среды любой размерности.

Предположим, что реакция протекает в двумерном слое, размеры которого l_1 и l_2 , и

сформулируем периодические граничные условия. Волновой вектор определяется как

$$\mathbf{k} = 2\pi \begin{pmatrix} n/l_1 \\ m/l_2 \end{pmatrix}, \quad n, m = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$$

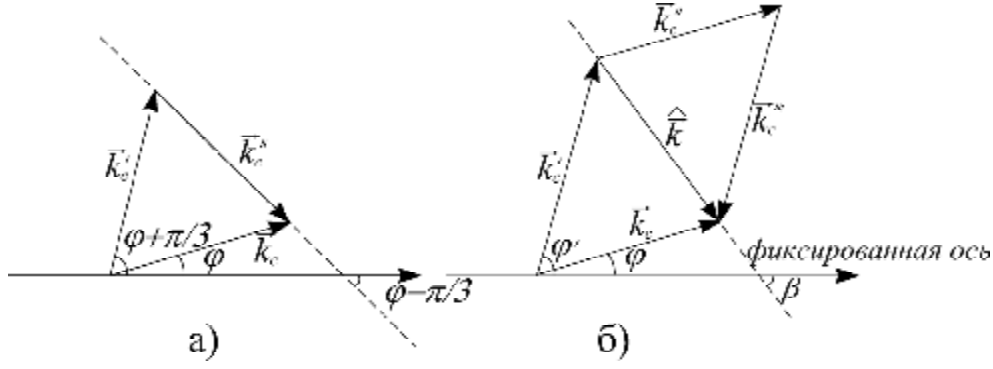


Рис. 1. Правила отбора для волновых векторов

Заменим вектор \mathbf{k}_c его модулем k_c и углом ϕ , который этот вектор образует с фиксированной осью. Этот угол изменяется от 0 до π . В первой сумме уравнений (10) может остаться только слагаемое, для которого $\mathbf{k}'_c + \mathbf{k}''_c = \mathbf{k}_c$. Из рис. 1а видно, что это возможно, если рассматриваемая тройка векторов образует правильный треугольник. Аналогично, во второй сумме уравнений (10) $\mathbf{k}'_c + \mathbf{k}''_c + \mathbf{k}'''_c = \mathbf{k}_c$. Следовательно, $\mathbf{k}'''_c = -\mathbf{k}'_c$; $\mathbf{k}''_c = \mathbf{k}_c$ (рис.1б). Модуль и угол волнового вектора устойчивых мод \mathbf{k} легко выражается через k_c , ϕ и ϕ' (рис. 1б):

$$\hat{k} = \sqrt{2}k_c \sqrt{1 - \cos(\phi' - \phi)}; \quad \text{tg } \beta = -\text{ctg}(\phi' + \phi) / 2.$$

В результате систему уравнений (10) для параметров порядка можно переписать так:

$$\begin{aligned} \frac{d\xi_{k_c, \phi}^{(1)}}{dt} - \mathfrak{K}_1(k_c) \xi_{k_c, \phi}^{(1)} = & \\ = c(k_c) \xi_{k_c, \phi + \pi/3}^{(1)} \xi_{k_c, \phi - \pi/3}^{(1)} + & \\ + \sum_{\phi'} d(|\phi - \phi'|) \xi_{k_c, \phi}^{(1)} |\xi_{k_c, \phi'}^{(1)}|^2 + & \\ + \sum_{\phi'} \xi_{k_c, \phi'}^{(1)} z_{1, \hat{k}}(t) \omega_1(|\phi - \phi'|) + & \\ + \sum_{\phi'} \xi_{k_c, \phi'}^{(1)} z_{2, \hat{k}}(t) \omega_2(|\phi - \phi'|) + & \\ + \bar{O}_{1, k_c}^{(1)} z_{1, \hat{k}}(t) + \bar{O}_{2, k_c}^{(1)} z_{2, \hat{k}}(t), & \end{aligned}$$

где

$$\omega_1(|\phi - \phi'|) = \bar{O}_{1, \hat{k}}^{(1)} \chi(|\phi - \phi'|) + \bar{O}_{1, \hat{k}}^{(2)} \varepsilon(|\phi - \phi'|);$$

$$\omega_2(|\phi - \phi'|) = \bar{O}_{2, \hat{k}}^{(1)} \chi(|\phi - \phi'|) + \bar{O}_{2, \hat{k}}^{(2)} \varepsilon(|\phi - \phi'|);$$

$z_{j, \hat{k}}(t) = \int e^{-i\hat{k}\mathbf{r}} F_j(\mathbf{r}, t) d\mathbf{r}$ - компоненты случайного векторного поля $\hat{z}(t)$, j и \hat{k} - индексные аргументы этого поля. Корреляционные функции для компонент поля $\hat{z}(t)$ имеют вид:

$$\langle z_{j, \hat{k}}(t) z_{j, \hat{k}'}(\tau) \rangle = 2\theta_j \Phi_j(k) \delta(\hat{k} + \hat{k}') \delta(t - \tau).$$

Очевидно, $\xi_{k_c, \phi}^{(1)}$ являются функционалами компонент поля $\hat{z}(t)$.

Усредним уравнения системы (11):

$$\begin{aligned} \frac{d\langle \xi_{k_c, \phi}^{(1)} \rangle}{dt} = \mathfrak{K}_1(k_c) \langle \xi_{k_c, \phi}^{(1)} \rangle + & \\ + c(k_c) \langle \xi_{k_c, \phi + \pi/3}^{(1)} \xi_{k_c, \phi - \pi/3}^{(1)} \rangle + & \\ + \sum_{\phi'} d(|\phi - \phi'|) \langle \xi_{k_c, \phi}^{(1)} |\xi_{k_c, \phi'}^{(1)}|^2 \rangle + & \quad (12) \\ + \sum_{\phi'} \langle \xi_{k_c, \phi'}^{(1)} z_{1, \hat{k}}(t) \rangle \omega_1(|\phi - \phi'|) + & \\ + \sum_{\phi'} \langle \xi_{k_c, \phi'}^{(1)} z_{2, \hat{k}}(t) \rangle \omega_2(|\phi - \phi'|). & \end{aligned}$$

Последняя система (12) содержит коррелятор $\langle \xi_{k_c, \phi'}^{(1)} z_{j, \hat{k}}(t) \rangle$. Он может быть раскрыт с помощью многомерного обобщения формулы Фуругцу - Новикова [4]. Принимая во внимание формальные решения системы (11), окончательно получим:

$$\begin{aligned} \frac{d\langle \xi_{k_c, \phi}^{(1)} \rangle}{dt} &= \lambda \langle \xi_{k_c, \phi}^{(1)} \rangle + c(k_c) \langle \xi_{k_c, \phi + \pi/3}^{(1)} \xi_{k_c, \phi - \pi/3}^{(1)} \rangle + \\ &+ \sum_{\phi'} d(|\phi - \phi'|) \langle \xi_{k_c, \phi}^{(1)} | \xi_{k_c, \phi'}^{(1)}|^2 \rangle + \\ &+ \sum_{\phi'} (\omega_1^2(|\phi - \phi'|) \theta_1 \Phi_1(\mathbf{k}) + \\ &+ \omega_2^2(|\phi - \phi'|) \theta_2 \Phi_2(\mathbf{k})) \langle \xi_{k_c, \phi'}^{(1)} \rangle, \end{aligned} \quad (13)$$

где

$$\lambda = \lambda_1(k_c) + \theta_1 \omega_1^2(0) \Phi_1(0) + \theta_2 \omega_2^2(0) \Phi_2(0), \quad (14)$$

$\Phi_{1,2}(0) > 0$, $\omega_{1,2}^2(0)$, в общем случае, комплексные величины. Знак ° над суммой означает, что в нее не входит слагаемое с $\phi' = \phi$. Из выражения для собственных чисел λ неустойчивых мод видно, что их действительная часть пропорциональна интенсивности флуктуаций.

В одномерном случае система (10) после процедуры усреднения примет еще более простой вид:

$$\frac{d\langle \xi_{k_c}^{(1)} \rangle}{dt} = \lambda \langle \xi_{k_c}^{(1)} \rangle + 2d(k_c, 0) \langle \xi_{k_c}^{(1)} | \xi_{k_c}^{(1)}|^2 \rangle. \quad (15)$$

Пусть для простоты $\theta_1 = \theta_2 = \theta$, $f_i = \exp(-k_f |r - r'|)$. Здесь k_f – величина, обратная радиусу корреляции. Тогда для одномерной среды $\Phi = 2k_f / (k^2 + k_f^2)$, двумерной – $\Phi = \frac{4\pi k_f}{(k^2 + k_f^2)^{3/2}}$ и трехмерной $\Phi = \frac{8\pi k_f}{(k^2 + k_f^2)^2}$.

Численно исследовалась зависимость действительной части λ от волнового числа k при различных интенсивностях шума θ . Результаты численных расчетов для двумерной среды в случае, когда становится неустойчивой только одна мода k_c (маргинальная) при $\theta = 0$ и для $\theta_1 < \theta_2 < \theta_3 < \theta_4$, приведены на рис. 2. Из рисунка видно, что при увеличении интенсивности флуктуаций концентрации активатора и ингибитора область неустойчивых мод, для которых $\text{Re}(\lambda) > 0$, увеличивается.

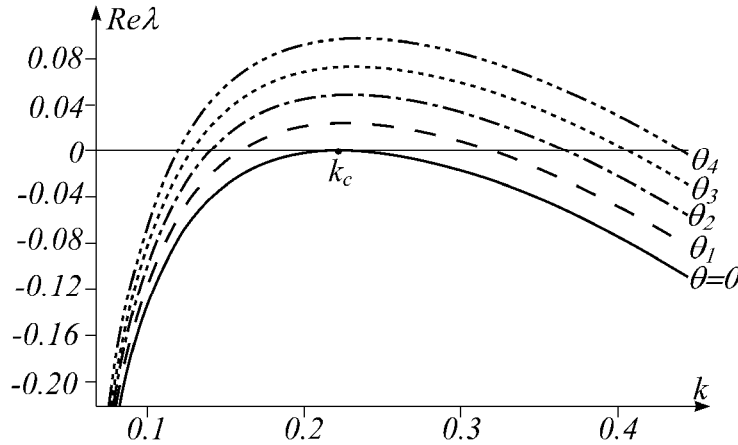


Рис. 2. Зависимость действительной части λ от волнового числа

Было проведено численное моделирование эволюции системы (4) с беспотоковыми граничными условиями для двумерной среды.

Вдали от точки бифуркации Тьюринга процесс установления стационарных ДС пикового типа в отсутствие флуктуаций представлен на рис. 3. На рис. 4 показана установившаяся структура при тех же параметрах модели на слое существенно большей

площади. Формирование пиков при наличии шума различной интенсивности представлено на рис. 5, из которого видно, что при увеличении интенсивности флуктуаций процесс формирования стационарной ДС происходит быстрее. Кроме того, из сравнения рис. 3 и 5 можно заметить, что при наличии флуктуаций формируются ДС других периодов, т.е. флуктуации играют роль фактора отбора, выбирая на стадии формирова-

ния ДС наиболее устойчивые. Последний результат согласуется с выводами, сделанными по этому поводу в работе [3].

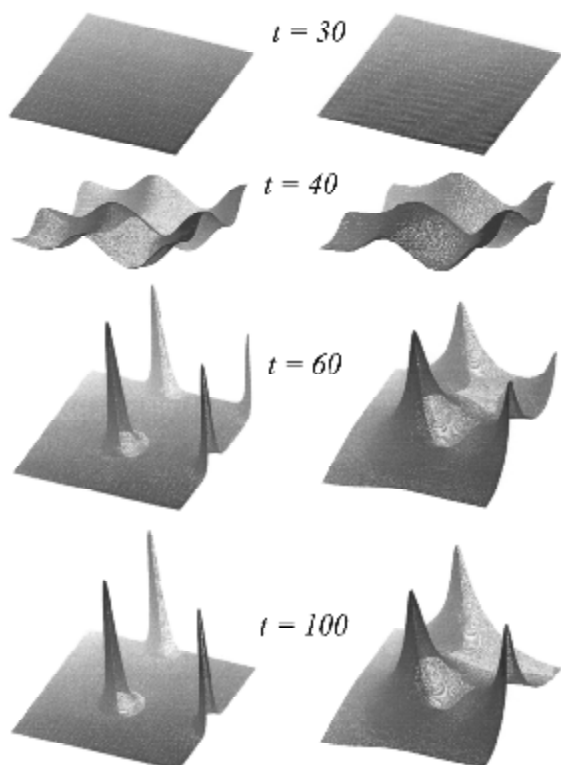


Рис. 3. Процесс образования ДС пикового типа из однородного состояния в отсутствие флуктуаций вдали от критической точки неустойчивости Тьюринга.

Параметры модели: $\rho = 0,1$; $\mu = 1$; $D = 400$. Слой 50×50 единиц длины.

Левый вертикальный ряд – концентрация автокаталитической переменной, правый – демпфирующей. В середине указаны соответствующие моменты времени.

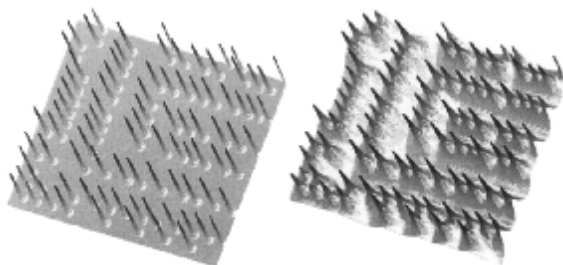


Рис. 4. Установившаяся ДС на слое большой площади (400×400 единиц длины). Параметры модели: $\rho = 0,1$; $\mu = 1$; $D = 400$.

Слева концентрация активатора, справа – ингибитора

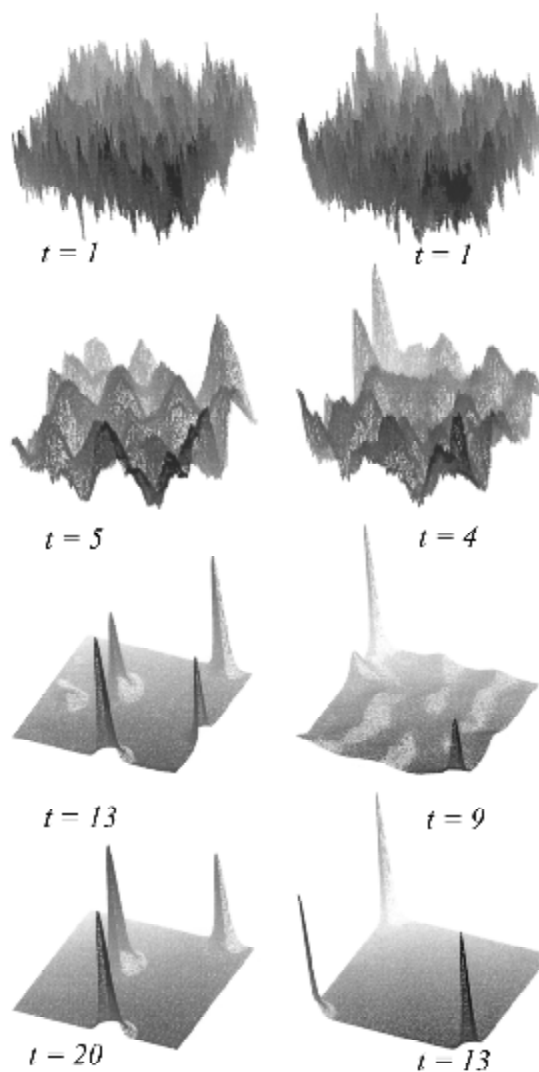


Рис. 5. Формирование ДС концентрации активатора при наличии флуктуаций вдали от точки бифуркации.

Параметры модели: $\rho = 0,1$; $\mu = 1$; $D = 400$; $k_f = 5$. Слой 50×50 единиц длины. Левый вертикальный ряд $\theta = 0,01$, правый $\theta = 0,1$

Результаты моделирования вблизи неустойчивости Тьюринга показаны на рис. 6 и 7. При выбранных параметрах модели D и μ (подпись к рис. 6) критическая скорость образования автокаталитической переменной $\rho_c = 0,814$. Численно исследовались процессы изменения концентраций реагентов при $\rho = 0,8$ и $\rho = 0,82$ в отсутствие и при наличии флуктуаций.

Зависимости концентраций активатора (слева) и ингибитора от времени и одной из пространственных координат вблизи области

неустойчивости при отсутствии шума показаны на рис. 6. В отсутствие флуктуаций при $\rho > \rho_c$ (т.е. при $\rho = 0,82$) однородное состояние устойчиво. Если ρ немного меньше ρ_c (т.е. при $\rho = 0,8$), область неустойчивых мод очень узкая и ДС при мягком режиме возбуждения практически не формируются, то временная зависимость концентраций реагентов имеет сходный с рис. 6 вид.

Рис. 7 иллюстрирует процесс формирования пиков в поле флуктуаций вблизи точки неустойчивости Тьюринга. Видно, что даже при $\rho > \rho_c$ образуются четко выраженные устойчивые пиковые структуры. Этот результат, полученный численно, хорошо согласуется с аналитическими исследованиями, приведенными выше.

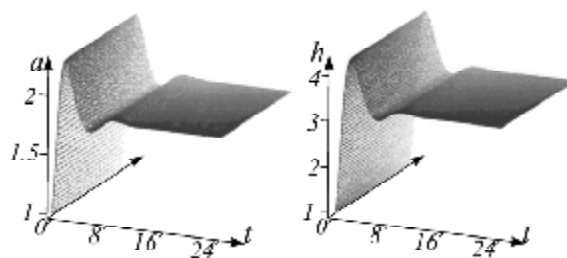


Рис. 6. Зависимость концентраций активатора (слева) и ингибитора от времени и одной из пространственных координат вблизи области неустойчивости. Параметры модели: $\rho = 0,82$; $\mu = 1$; $D = 400$; $\theta = 0$. Слой 80×80 единиц длины

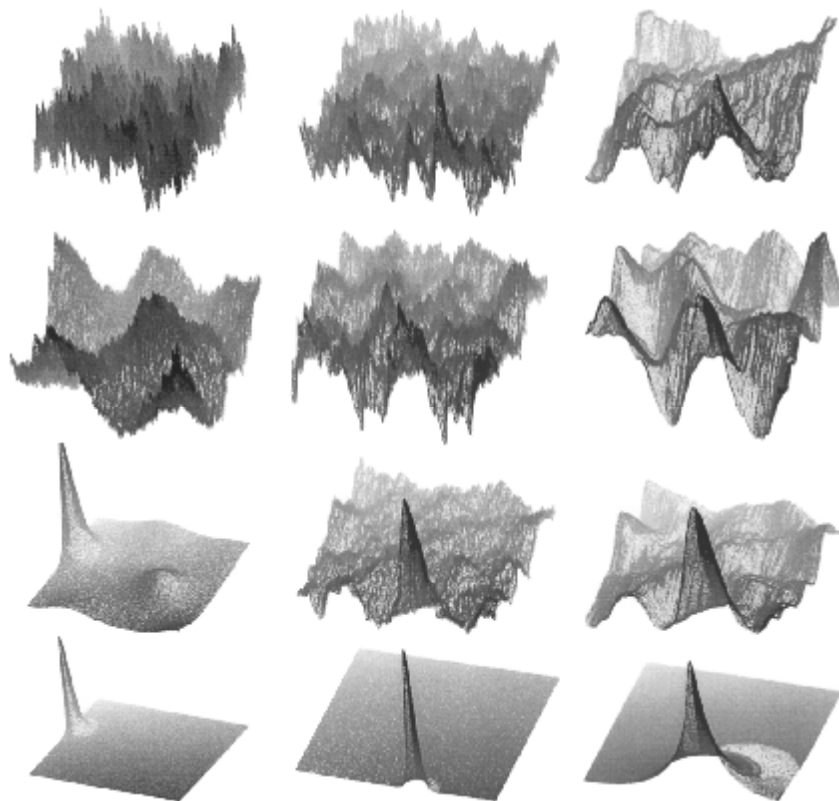


Рис. 7. Формирование ДС концентраций реагентов при наличии флуктуаций вблизи точки бифуркации. Левый вертикальный ряд – концентрация активатора при $\rho = 0,8$; $\mu = 1$; $D = 400$; $k_f = 5$; $\theta = 0,2$. Слой 50×50 .
Вертикальный ряд в середине – концентрация активатора, правый вертикальный ряд – концентрация ингибитора при $\rho = 0,82$; $\mu = 1$; $D = 400$; $k_f = 1$; $\theta = 0,5$. Слой 80×80

Таким образом, в модели Гирера - Майнхардта вблизи маргинального состояния достаточно сильные флуктуации динамических переменных могут привести к увеличению области неустойчивых мод (рис. 2),

а в области контрастных структур вдали от бифуркации Тьюринга флуктуации способствуют более быстрому образованию последних (рис. 5). Показано, что действительная часть собственных чисел неустойчивых

мод пропорциональна интенсивности флуктуаций и некоторой степени радиуса корреляции, зависящей от размерности пространства реакционно – диффузионной системы.

Приведенный анализ будет качественно справедлив и для других распределенных моделей типа реакция - диффузия.

Библиографический список

1. **Turing, A.M.** The chemical basis of the morphogenesis [текст] / A.M. Turing // Proc. Roy. Soc. B. – 1952. – V. 237. – P. 37-71.

2. **Meinhardt, H.** Generation and re-generation of sequences of structures during morphogenesis [текст] / H. Meinhardt, A. Gierer // J. Theor. Biol. – 1980. – V. 85. – P. 429-450.

3. **Романовский, Ю.М.** Математическое моделирование в биофизике (Введение в теоретическую биофизику) [текст] / Ю.М. Романовский, Н.В. Степанова, Д.С. Чернавский – Москва-Ижевск: ИКИ, 2004. – С. 472.

4. **Кляцкин, В.И.** Стохастические уравнения глазами физика [текст] / В.И. Кляцкин – М.: Физматлит, 2001. – С. 528.

5. **Хакен, Г.** Синергетика [текст] / Г. Хакен – М.: Мир, 1980. – С. 406.

6. **Keener, I.P.** Activators and inhibitors in pattern formation. [текст] / I.P. Keener // Studies and Applied Mathematics. – 1978. – V. 59. – P. 1-23.

7. **Белинцев, Б.Н.** Динамические коллективные свойства развивающихся систем. Канд. диссертация [текст] / Б.Н. Белинцев – М.: МФТИ, 1979.

8. **Соляник, Г.И.** Математические модели морфогенеза [текст] / Г.И. Соляник, Д.С. Чернавский // Препринт ФИАН, 1980. – № 8.

9. **Абрамов, Е.И.** Влияние флуктуаций динамических переменных на образование диссипативных структур в модели морфогенеза Гирера – Майнхардта [текст] / Е.И. Абрамов, С.Е. Курушина // Материалы международной междисциплинарной научной конференции «III Курдюмовские чтения. Синергетика в естественных науках». – Тверь, 19-22 апреля 2007 г. – С. 48-52.

10. **Свирижев, Ю.М.** Устойчивость биологических сообществ [текст] / Ю.М. Свирижев, Д.О. Логофет – М.: Наука, 1978. – С. 352.

Информация об авторе

Курушина Светлана Евгеньевна, Самарский государственный аэрокосмический университет имени академика С.П. Королева, доцент кафедры физики, кандидат физико-математических наук, доцент, kurushina72@mail.ru. Область научных интересов: динамика нелинейных стохастических систем; теория самоорганизации; прикладная математика; стохастические уравнения.