



РАСПРЕДЕЛЕННЫЕ СИСТЕМЫ (1)

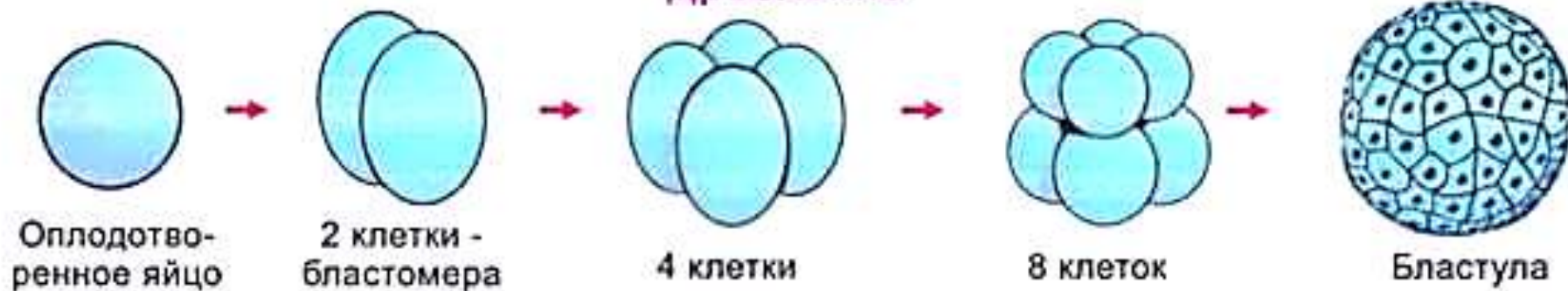
Г.Ю.Ризниченко

Самоорганизация в пространстве:

- Нарушения симметрии при развитии эмбриона из яйцеклетки.
- Дифференцировка клеток и тканей.
- Возникновение органов. Раскраска шкур животных

СТАДИИ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫША ЖИВОТНОГО

Дробление



Стадии гаструляции

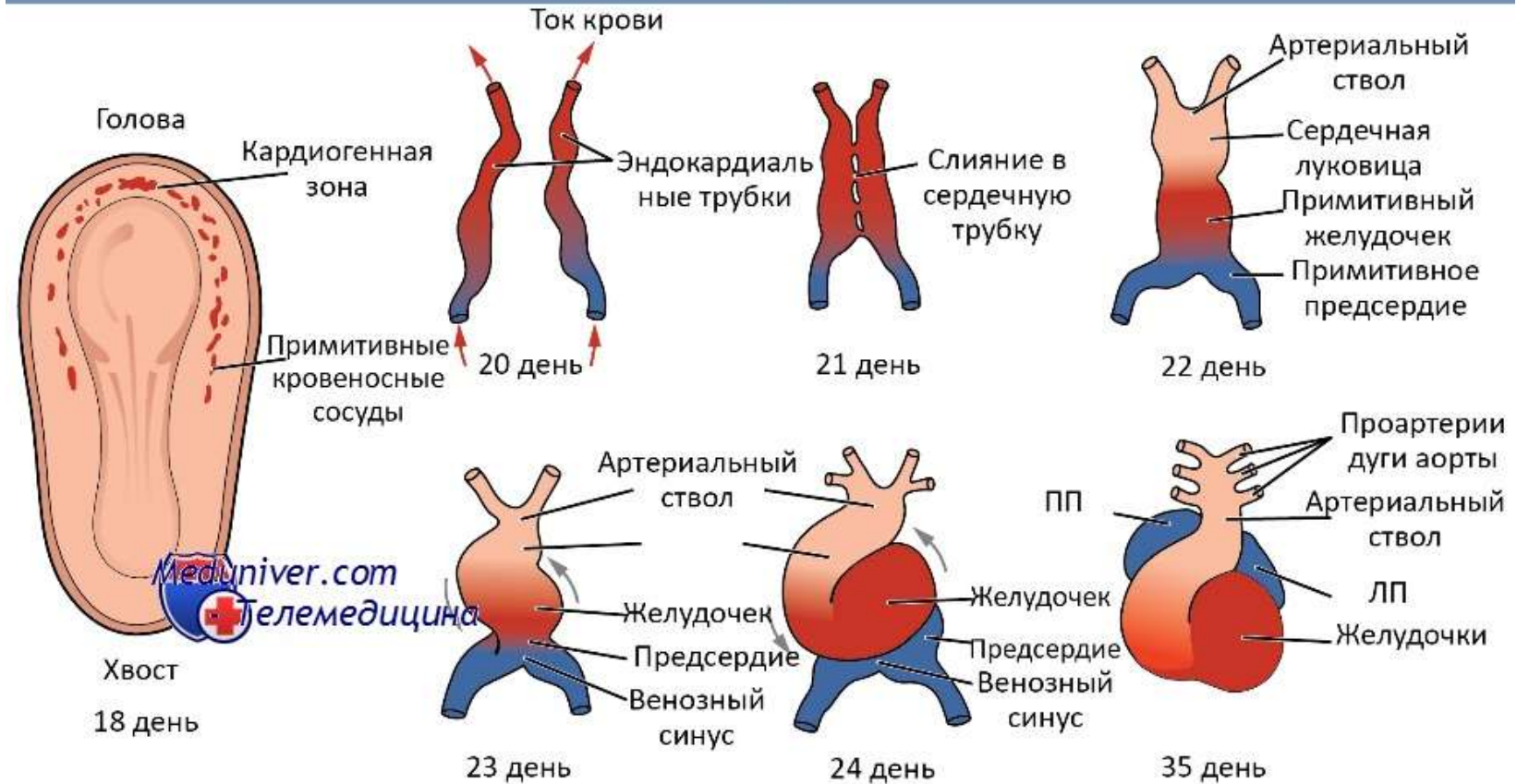


Нарушение
симметрии
при
развитии
зародыша



Развитие сердца (эмбриогенез)

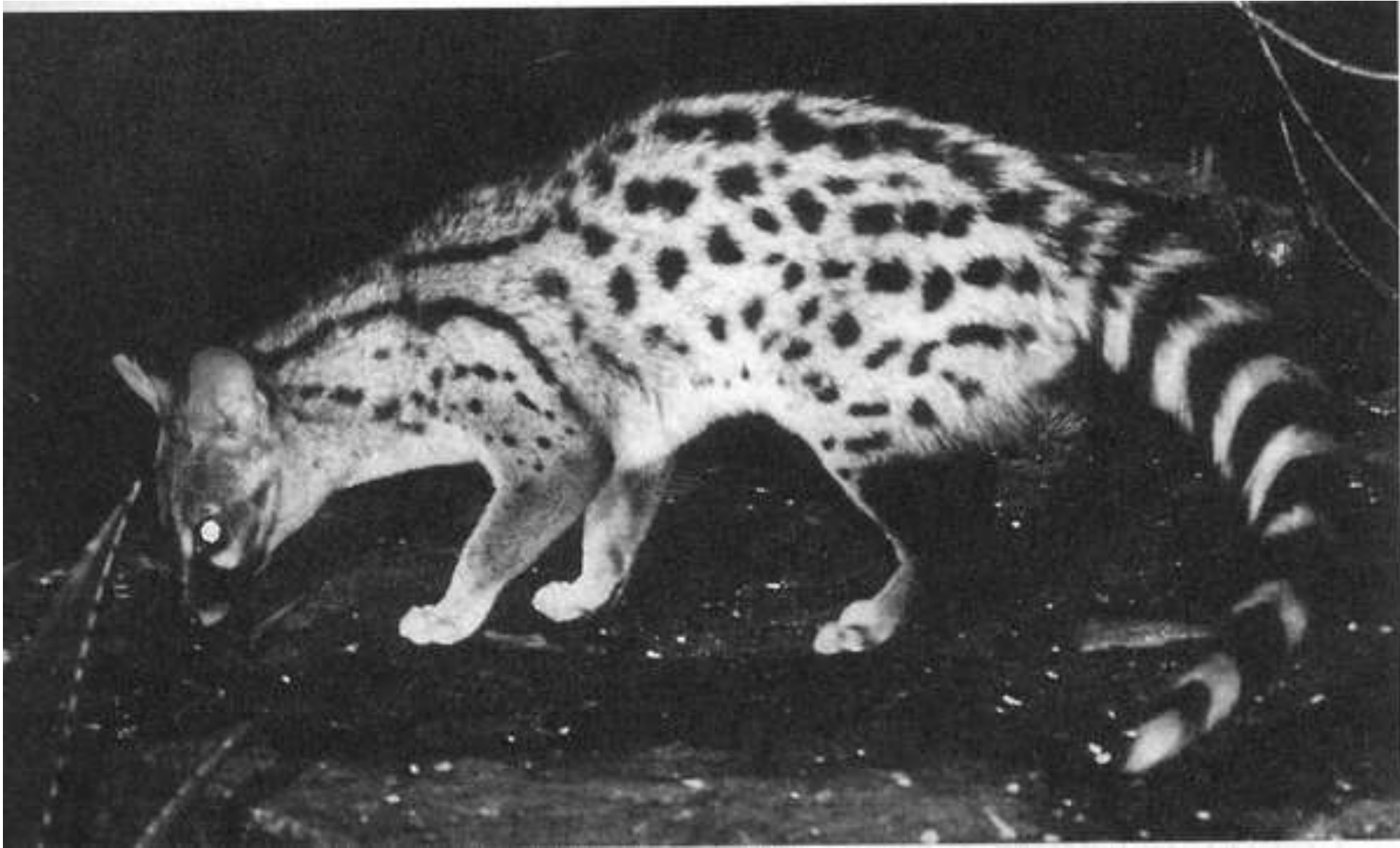
Нарушение симметрии при эмбриогенезе сердца



Разделение сердца на четыре камеры



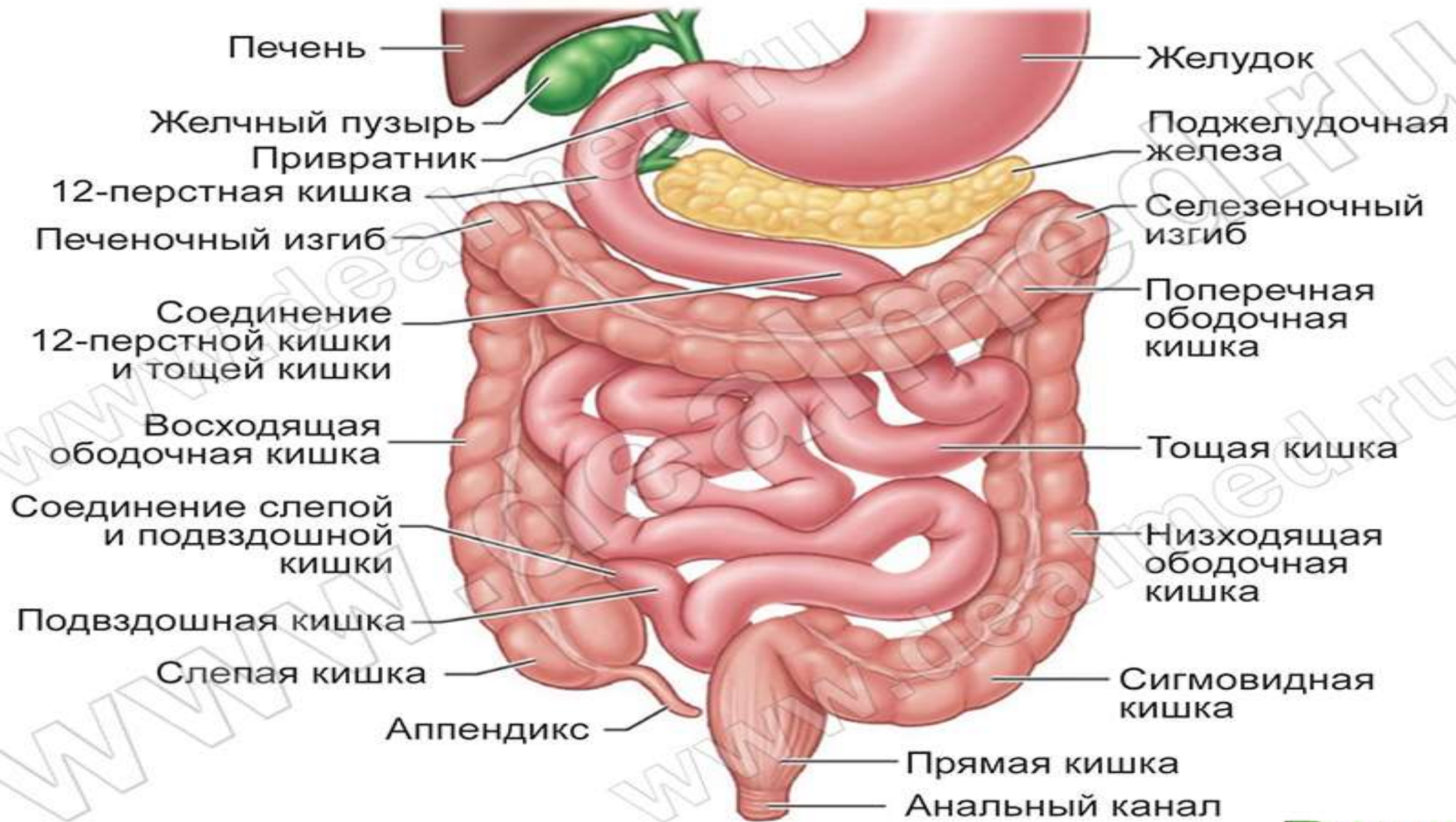
Раскраска шкур животных



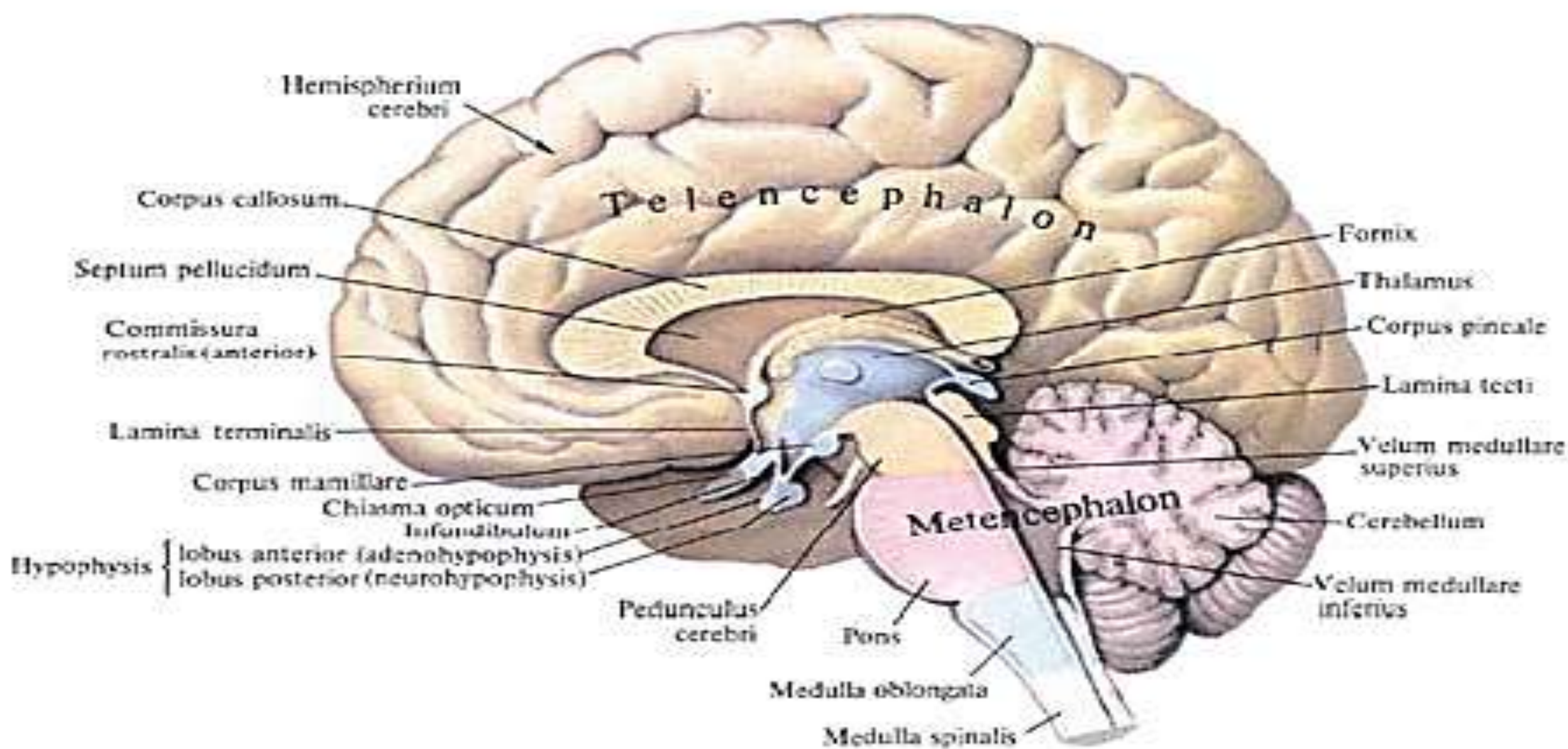


Распространение волн возбуждения

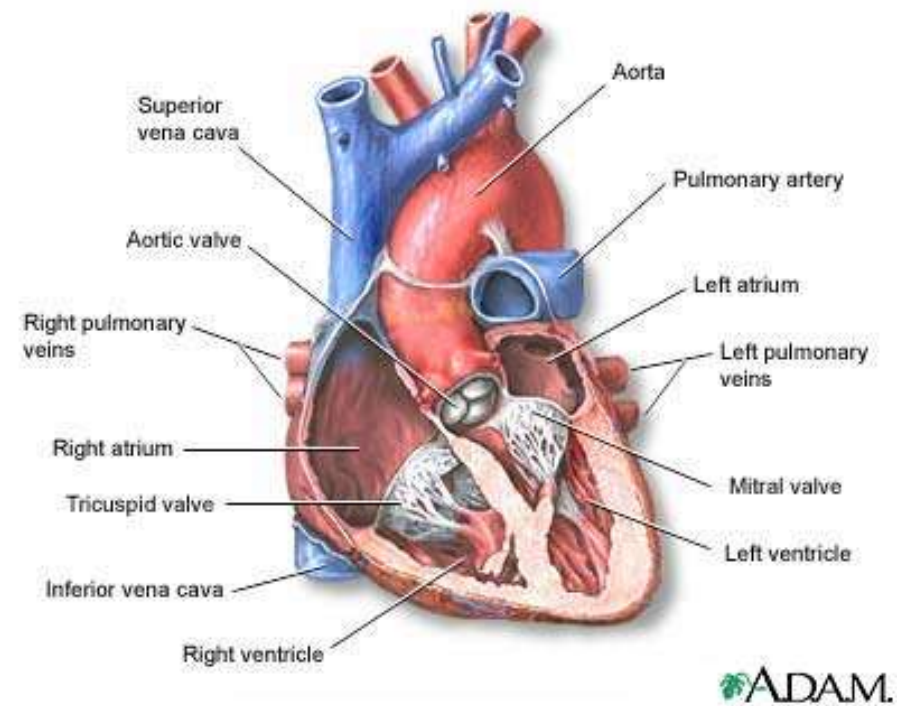
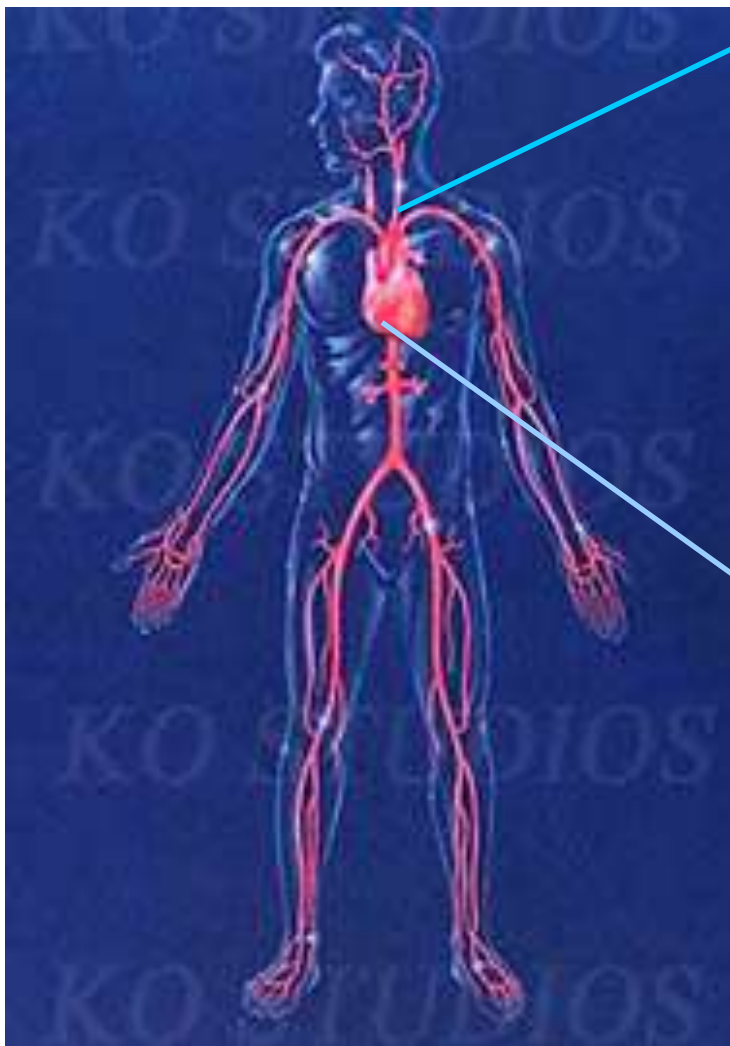
- Распространение нервного импульса
- Возбудимая ткань сердца
- Сокращение стенок сосудов (артерий)
- Сокращение стенок отделов желудочно-кишечного тракта
- Волны в мозгу



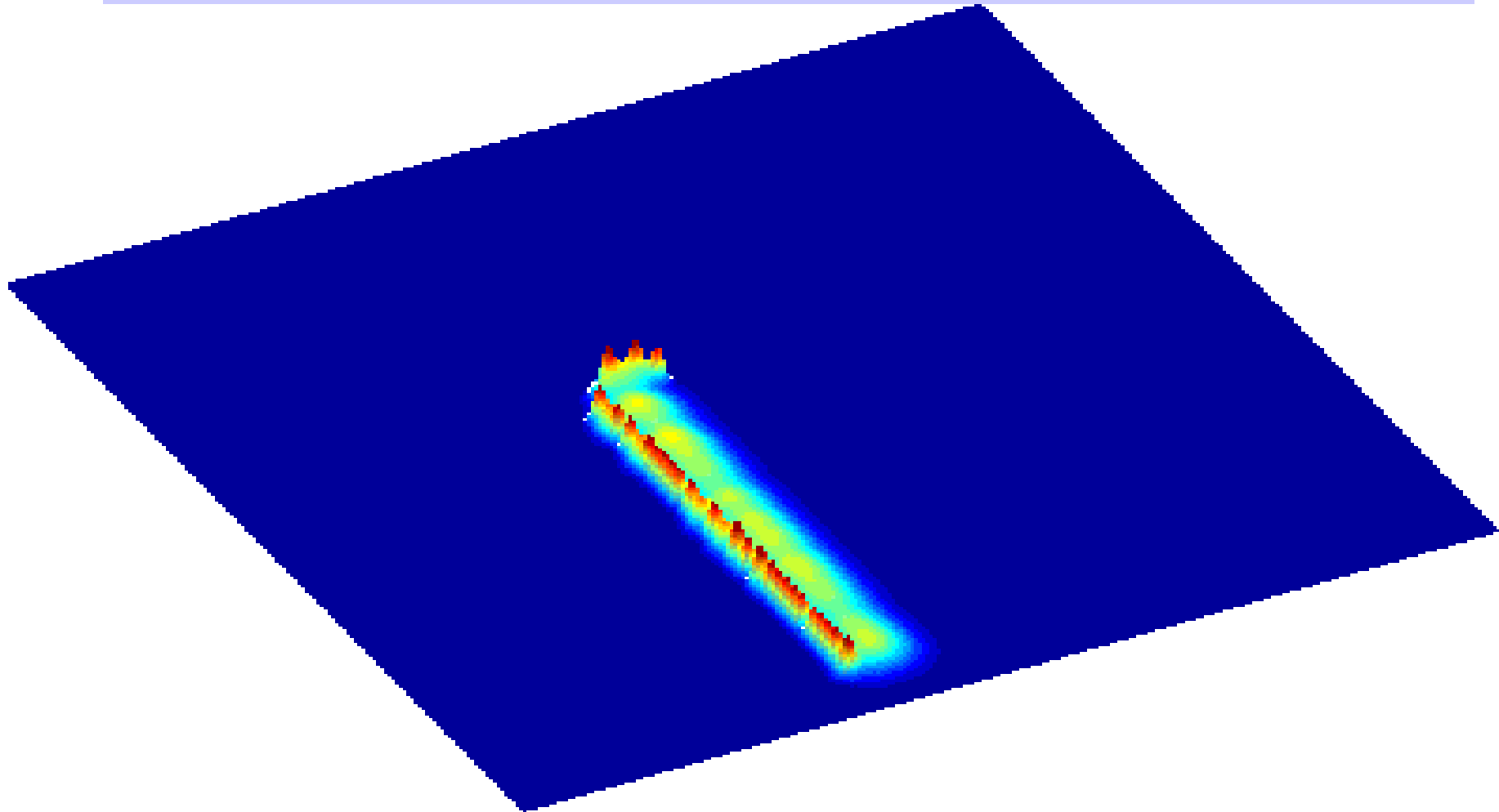
Головной мозг взрослого, правое полушарие. медиальная поверхность



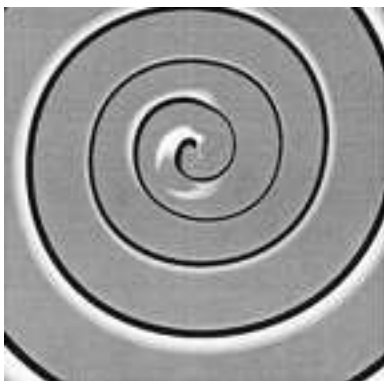
Строение сердца



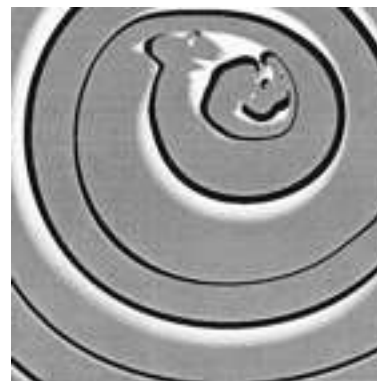
Разрыв фронта и возникновение спиральной волны



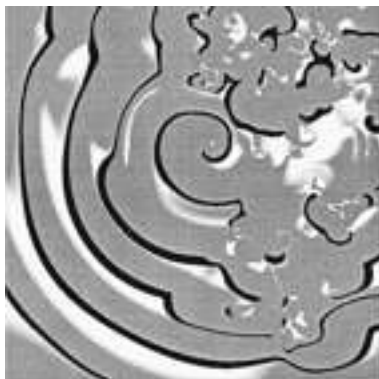
Рождение множества волн (т.е. *пространственно-временного хаоса*) – фибрилляция



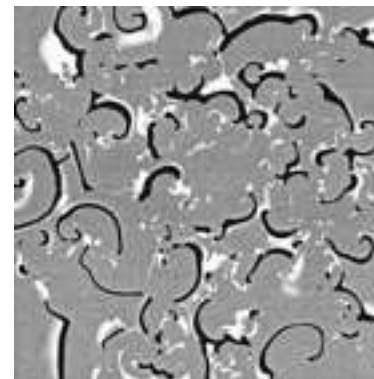
а. Исходная спиральная волна



б. Начало распада (в центре)

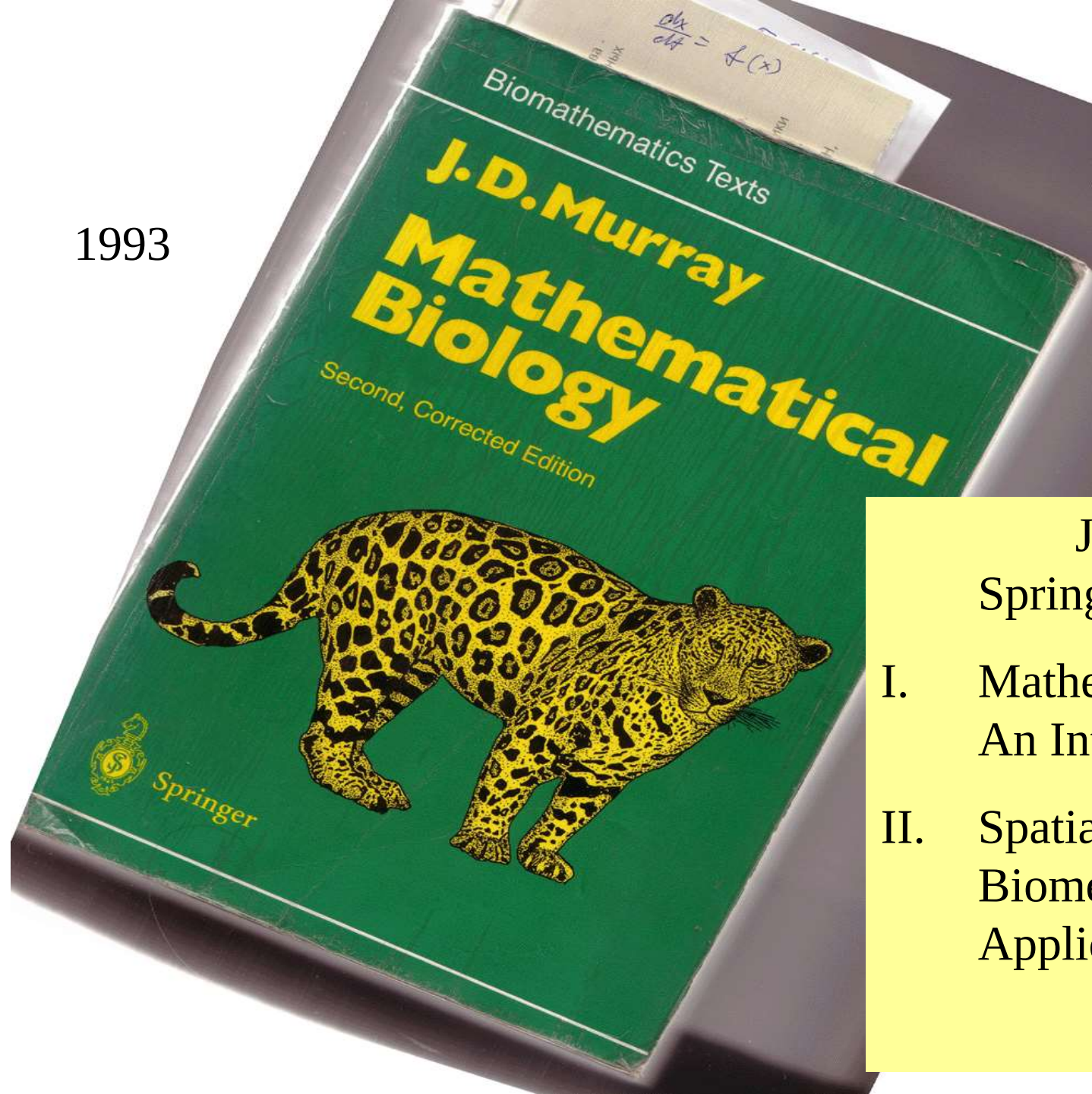


в. Увеличение области хаотического поведения



г. Конечная стадия распада спиральных волн

1993

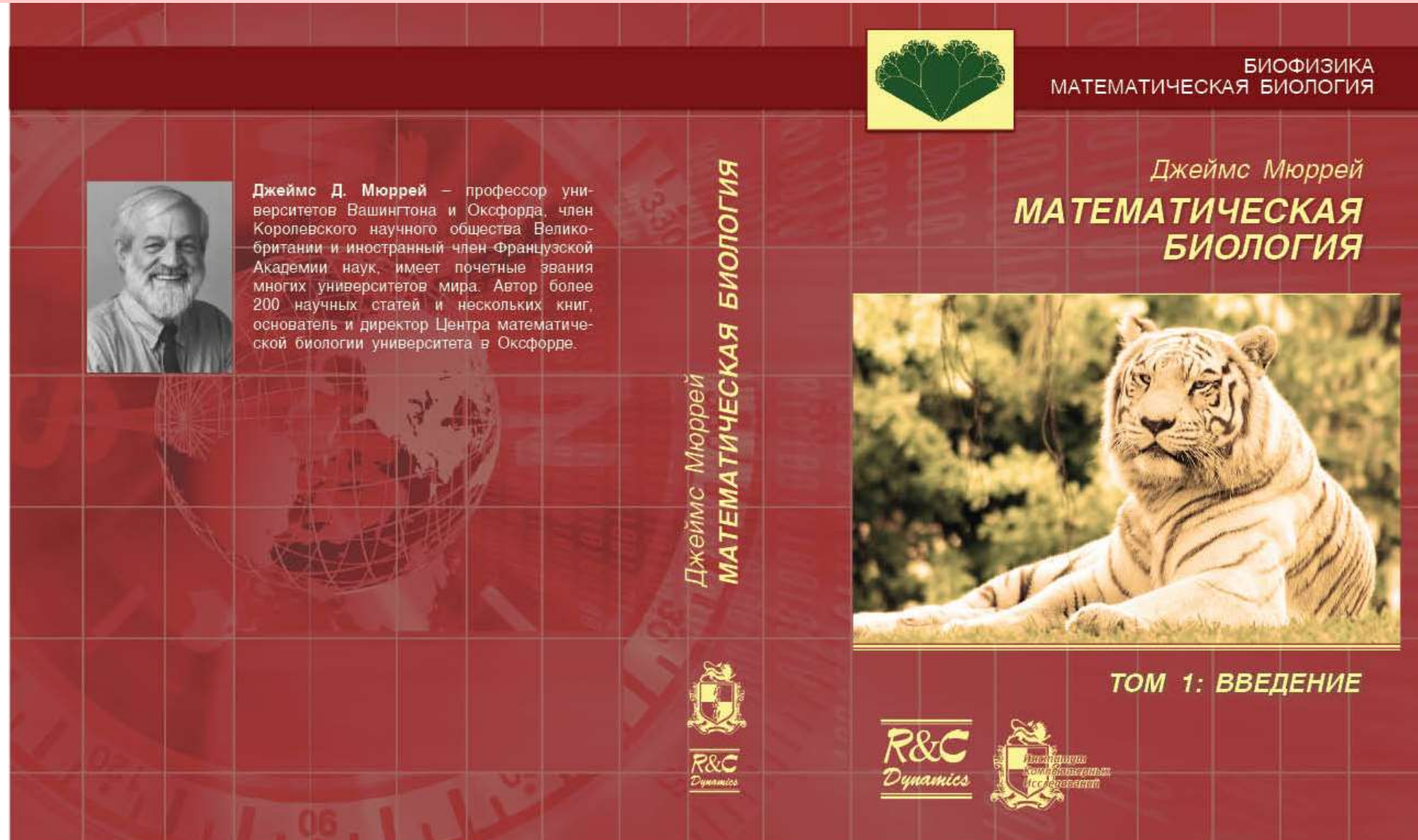


J.D.Murray.

Springer

- I. Mathematical biology.
An Intriduction. 2003
- II. Spatial models and
Biomedical
Applications. 2004

Перевод: Д.Мюррей 1. Введение, 2.Пространственные модели и биомедицинские приложения



Процессы самоорганизации

- описываются системами нелинейных дифференциальных уравнений в частных производных вида:

$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = F_i(x_1, x_2, \dots, x_n) + \frac{\partial}{\partial r} \left(\sum_{j=1}^n D_{ij} \frac{\partial x_j}{\partial r} \right),$$

- $i = 1, 2, \dots, n$ Здесь D_i и D_{ij} ($i \neq j$) - коэффициенты диффузии и взаимной диффузии, F_i - нелинейные функции, описывающие взаимодействие компонентов.

Активные среды

- а) существует распределенный источник энергии или веществ, богатых энергией;
- б) каждый элементарный объем среды находится в состоянии, далеком от термодинамического равновесия, т.е. является открытой термодинамической системой, в которой диссипирует (рассеивается в тепло) часть энергии, поступающей из распределенного источника;
- в) связь между соседними элементарными объемами осуществляется за счет процессов переноса.

Типы пространственно-временного поведения в активных средах (1)

- Распространяющиеся возмущения в виде бегущего импульса.
- Генерация волн автономными источниками импульсной активности.
- В качестве источников волн могут выступать либо неоднородности среды, вызванные отклонением значений параметров системы из-за механических либо других повреждений, либо локальные кратковременные флуктуации переменных (источники типа "ведущий центр").

Стоячие волны.

Типы пространственно-временного поведения в активных средах (2)

- Синхронные автоколебания во всем пространстве. Синхронизация происходит с частотой того элемента пространства, который обладает наименьшим периодом колебаний.
- Квазистохастические волны, которые могут быть связаны с динамическим хаосом в локальной системе, но могут и возникать в распределенной системе с устойчивыми локальными элементами.
- Стационарные неоднородные распределения переменных в пространстве — диссипативные структуры.

$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = F_i (x_1, x_2, \dots, x_n) + \frac{\partial}{\partial r} \left(\sum_{j=1}^n D_{ij} \frac{\partial x_j}{\partial r} \right),$$

Уравнение диффузии. Закон Фика

диффузионный поток какого-либо компонента, т.е. масса диффундирующего компонента, проходящая в единицу времени через единицу площади, перпендикулярной к направлению диффузии, пропорционален градиенту концентрации этого компонента, взятому с обратным знаком (закон Фика):

$$I = -D \frac{\partial C}{\partial r}.$$

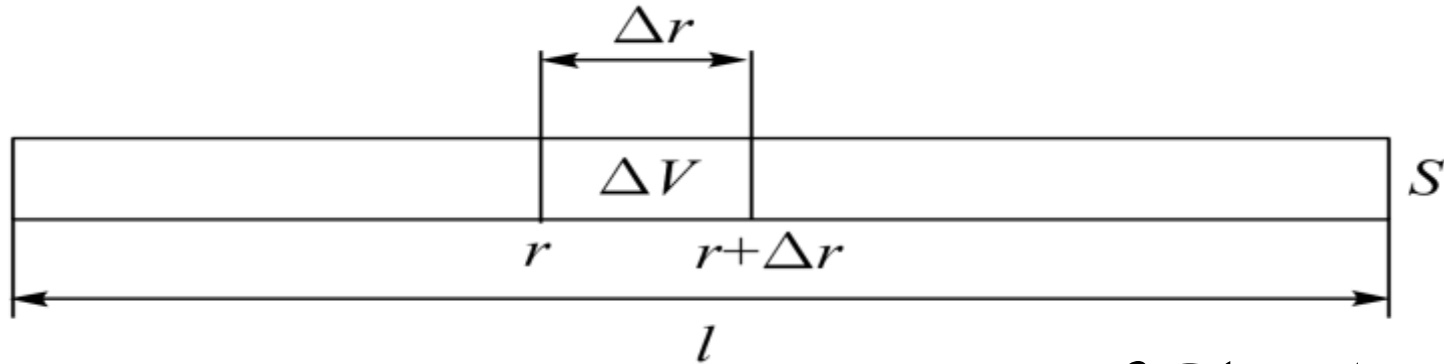


Фик Адольф Юджин
Fick Adolf Eugen
1829-1901

– немецкий физик и физиолог, сформулировал закон диффузии, изобретатель контактных линз.

$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = F_i(x_1, x_2, \dots, x_n) + \frac{\partial}{\partial r} \left(\sum_{j=1}^n D_{ij} \frac{\partial x_j}{\partial r} \right),$$

Вывод уравнения диффузии



$$\Delta M_r = -D \frac{\partial C(r, t)}{\partial r} S \Delta t \quad \Delta M_{r+\Delta r} = -D \frac{\partial C(r + \Delta r, t)}{\partial r} S \Delta t$$

$$\Delta M = \Delta M_r - \Delta M_{r+\Delta r}, \quad \Delta M = \left[D \frac{\partial C(r + \Delta r, t)}{\partial r} - D \frac{\partial C(r, t)}{\partial r} \right] S \Delta t.$$

$$\Delta C = \frac{\Delta M}{\Delta V} = \frac{\Delta M}{S \Delta r} = \frac{D \frac{\partial C(r + \Delta r, t)}{\partial r} - D \frac{\partial C(r, t)}{\partial r}}{\Delta r} \Delta t$$

$$\Delta r \rightarrow 0$$

$$\Delta C = \frac{\partial}{\partial r} \left(D \frac{\partial C(r, t)}{\partial r} \right) \Delta t$$

$$\Delta t \rightarrow 0$$

$$\frac{\partial C(r, t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial r} \left(D \frac{\partial C(r, t)}{\partial r} \right)$$

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

$F(r, t)$ – функция источника

Уравнения реакции-диффузии

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = f_i(C_1, C_2, \dots, C_n) + D_i \frac{\partial^2 C_i}{\partial r^2}$$

Начальные и граничные условия

Начальные и граничные (краевые) условия

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

Начальные условия

$$C_i(t_0, r) = \varphi_i(r).$$

2 рода – заданы потоки

$$\frac{\partial C}{\partial r}(0, t) = v_1(t)$$

$$\frac{\partial C}{\partial r}(l, t) = v_2(t)$$

Граничные условия

1 рода – заданы концентрации

$$\begin{aligned} C(0, t) &= \mu_1(t) \\ C(l, t) &= \mu_2(t) \end{aligned}$$

Например, в начале трубки

$$I(0, t) = -D \frac{\partial C}{\partial r}(0, t)$$

$$v(t) = -\frac{I(0, t)}{D}$$

3 рода. На краю трубки задано линейное соотношение между производной и функцией

$$\frac{\partial C}{\partial r}(0, t) = -\lambda [C(0, t) - \theta(t)]$$

θ – заданная функция.

В большом объеме граничные условия не влияют на малых временах. Все определяется начальным распределением веществ

Этапы решения краевой задачи для уравнения диффузии

$$C_t = DC_{rr} + f(r, t)$$

$$C(r, 0) = \varphi(r)$$

$$C(0, t) = \mu_1(t); \quad C(l, t) = \mu_2(t)$$

1. Решение однородного уравнения с нулевыми граничными условиями $C(0, t) = 0; C(l, t) = 0$. и заданным начальным условием $C(r, 0) = \varphi(r)$.
2. Решение неоднородного уравнения с нулевыми граничными условиями
3. Решение неоднородного уравнения с заданными граничными условиями



Андрей
Николаевич
Тихонов
1906-1993



Александр
Андреевич
Самарский
1919-2008

Уравнения
Математической
физики

Решение однородного уравнения

Метод разделения переменных

$$C_t = DC_{rr} + f(r, t)$$

$$C_t = DC_{rr}$$

Начальное условие: $C(r, 0) = \varphi(r)$.

нулевые краевые условия: $C(0, t) = 0$; $C(l, t) = 0$

Ищем решение в виде: $C(r, t) = R(r)T(t)$.

$R(r)$ — функция только пространственной переменной r ,

$T(t)$ — функция только переменной времени t .

Метод разделения переменных

$$T'R = DTR''$$

$$\frac{1}{D} \frac{T'}{T} = \frac{R''}{R} = -\lambda$$

$$C_t = DC_{rr} + f(r, t)$$

$$C_t = DC_{rr}$$

$$C(r, t) = R(r)T(t).$$

$$R''(r) + \lambda R(r) = 0,$$

Уравнения для R

$$T'(t) + D\lambda T(t) = 0.$$

Уравнение для T

Уравнение для R
Задача Штурма-Лиувилля о
собственных значениях
и собственных функциях

$$C_t = DC_{rr}$$

$$C(r, t) = R(r)T(t).$$

$$\frac{1}{D} \frac{T'}{T} = \frac{R''}{R} = -\lambda$$

Граничные условия: $R(0) = R(l) = 0$,

$$R(r) = C_1 e^{\sqrt{-\lambda}r} + C_2 e^{-\sqrt{-\lambda}r}$$

$$R''(r) + \lambda R(r) = 0,$$

При $\lambda \leq 0$ задача не имеет нетривиальных решений.

При $\lambda > 0$ общее решение содержит мнимые показатели

и поэтому может быть записано в виде $R(r) = D_1 \cos \sqrt{\lambda}r + D_2 \sin \sqrt{\lambda}r$

Краевые условия (14.9) дают:

$$R(0) = D_1 = 0,$$

$$R(l) = D_2 \sin \sqrt{\lambda}l = 0$$

$$\sin \sqrt{\lambda}l = 0 \quad \sqrt{\lambda} = \frac{\pi n}{l} \quad n - \text{целое число}$$

Собственные значения и собственные функции

Волновое число

$$R(l) = D_2 \sin \sqrt{\lambda} l = 0$$

$$k = \sqrt{\lambda_n} = \frac{\pi n}{l}$$

$$\sqrt{\lambda} = \frac{\pi n}{l}$$

Таким образом, нетривиальные решения задачи возможны лишь при значениях

$$\lambda_n = \left(\frac{\pi n}{l} \right)^2$$

Собственные значения

$$R_n(r) = D_n \sin \frac{n\pi}{l} r$$

Собственные функции

Уравнение для T:

$$C_t = DC_{rr}$$

$$C(r, t) = R(r)T(t).$$

$$T''(t) + D\lambda T(t) = 0$$

Для каждого n:

$$\frac{1}{D} \frac{T'}{T} = \frac{R''}{R} = -\lambda$$

$$T_n(t) = A_n e^{-D\lambda_n t}$$

$$C_n(r, t) = R_n(r) \cdot T_n(t) = A_n e^{-D\lambda_n t} \sin \frac{\pi n}{l} r$$

$$\lambda_n = \left(\frac{\pi n}{l} \right)^2$$

$k_n = \frac{\pi n}{l}$ является «частотой колебания» переменной C в пространстве

$$\Lambda_n = \frac{2\pi}{k_n}$$

Длина волны n-й гармоники

$$e^{-\left(\frac{\pi n}{l} \right)^2 Dt}$$

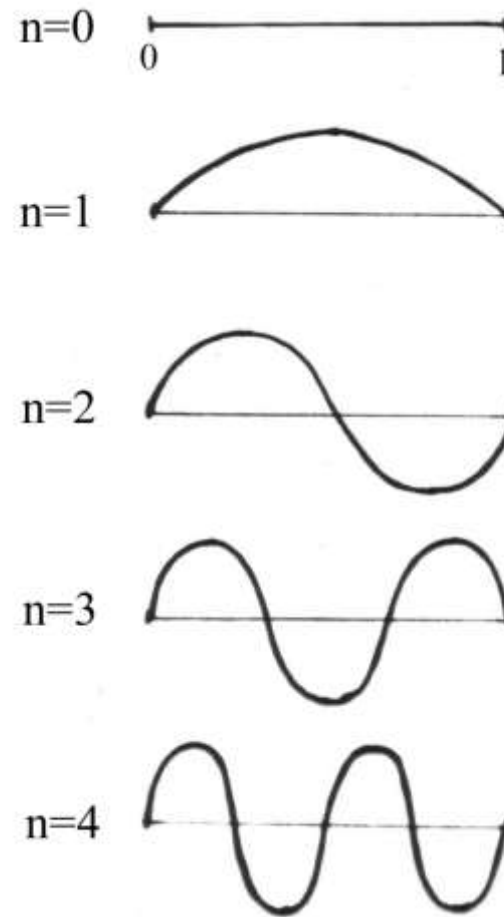
Коэффициент затухания

Линейное уравнение диффузии с нулевыми граничными условиями

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial r^2}$$

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \sin \frac{\pi n}{l} r$$

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{p_n t} e^{ik_n r}$$



Собственные функции

Учет начальных условий

$$C_t = DC_{rr}$$

Начальное условие: $C(r, 0) = \varphi(r)$.

$$\varphi(r) = C(r, 0) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin \frac{\pi n}{l} r$$

A_n представляют собой коэффициенты *разложения в ряд Фурье* функции $\varphi(r)$ по синусам в интервале $(0, l)$:

$$A_n = \varphi_n = \frac{2}{l} \int_0^l \varphi(\xi) \sin \frac{\pi n}{l} \xi d\xi$$

Решение однородного уравнения с ненулевыми начальными условиями

Общее решение

A_n находим из начальных условий

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \sin \frac{\pi n}{l} r \quad A_n = \varphi_n = \frac{2}{l} \int_0^l \varphi(\xi) \sin \frac{\pi n}{l} \xi d\xi$$

$$C(r, t) = \int_0^l \left[\frac{2}{l} \sum_{n=1}^{\infty} e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \sin \frac{\pi n}{l} r \cdot \sin \frac{\pi n}{l} \xi \right] \varphi(\xi) d\xi$$

Функция мгновенного источника

$$G(r, \xi, t) = \frac{2}{l} \sum_{n=1}^{\infty} e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \sin \frac{\pi n}{l} r \cdot \sin \frac{\pi n}{l} \xi$$

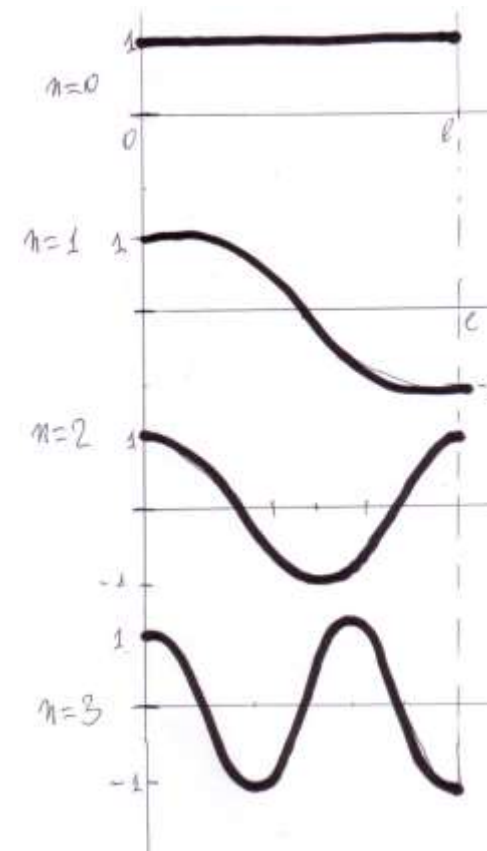
характеризует распределение вещества в трубке $0 \leq r \leq l$ в момент времени t , если в начальный момент времени концентрация вещества равна нулю, и в этот момент в точке $r = \xi$ мгновенно выделяется некоторое количество вещества, а концентрация вещества на концах трубки все время поддерживается нулевой.

$$C(r, t) = \int_0^l G(r, t, \xi) \varphi(\xi) d\xi$$

Нулевые потоки на границах замкнутая система

Собственные функции

$$R_n = D_n \cos \frac{\pi n}{l} r$$



$$C(r, t) = \int_0^l \left[\frac{2}{l} \sum_{n=1}^{\infty} e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \cos \frac{\pi n}{l} r \cdot \cos \frac{\pi n}{l} \xi \right] \varphi(\xi) d\xi,$$

Решение задачи с источниками (стоками)

$$C_t = DC_{rr} + f(r, t)$$

Ищут решение с нулевым начальным и
нулевыми краевыми условиями

Ищут решение в виде

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} C_n(t) \sin \frac{\pi n}{l} r.$$

$$f(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} f_n(t) \sin \frac{\pi n}{l} r$$

разлагают в ряд Фурье

решение:

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} \left[\int_0^t e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 D(t-\tau)} f_n(\tau) d\tau \right] \sin \frac{\pi n}{l} r.$$

Решение неоднородной задачи через функцию источника

$$C(r, t) = \int_0^t \int_0^l G(r, \xi, t - \tau) f(\xi, \tau) d\xi d\tau$$

$$G(r, \xi, t - \tau) = \frac{2}{l} \sum_{n=1}^{\infty} e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 D(t-\tau)} \sin \frac{\pi n}{l} r \cdot \sin \frac{\pi n}{l} \xi$$

В случае неоднородного уравнения (14.1) функция $f(r, t)$ задает распределение источников вещества, действующих постоянно. Поэтому в выражении для $C(r, t)$, через функцию источника необходимо суммировать действие мгновенных точечных источников во все моменты времени от $t = 0$ до рассматриваемого момента t (интеграл по τ) и во всех точках одномерного реактора (интеграл по ξ).

Общее решение краевой задачи

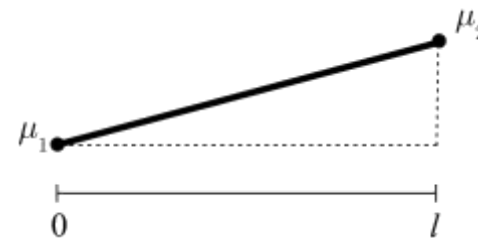
$$C_t = DC_{rr} + f(r, t)$$

$$C(r, 0) = \varphi(r)$$

$$C(0, t) = \mu_1(t); \quad C(l, t) = \mu_2(t)$$

$$C(r, t) = V(r, t) + v(r, t).$$

$$V(r, t) = \mu_1(t) + \frac{r}{l} [\mu_2(t) - \mu_1(t)]$$



$$v_t = Dv_{rr} + \bar{f}(r, t)$$

$$\bar{f}(r, t) = f(r, t) - [V_t - DV_{rr}]$$

Начальные условия: $v(r, 0) = \bar{\varphi}(r)$ $\bar{\varphi}(r) = \varphi(r) - V(r, 0)$

Граничные условия – нулевые: $\bar{\mu}_1(t) = 0$ $\bar{\mu}_2(t) = 0$

Как возникают структуры

- Чтобы возникли структуры, гомогенное (однородное в пространстве) состояние должно быть неустойчивым

Уравнение
реакция-
диффузия

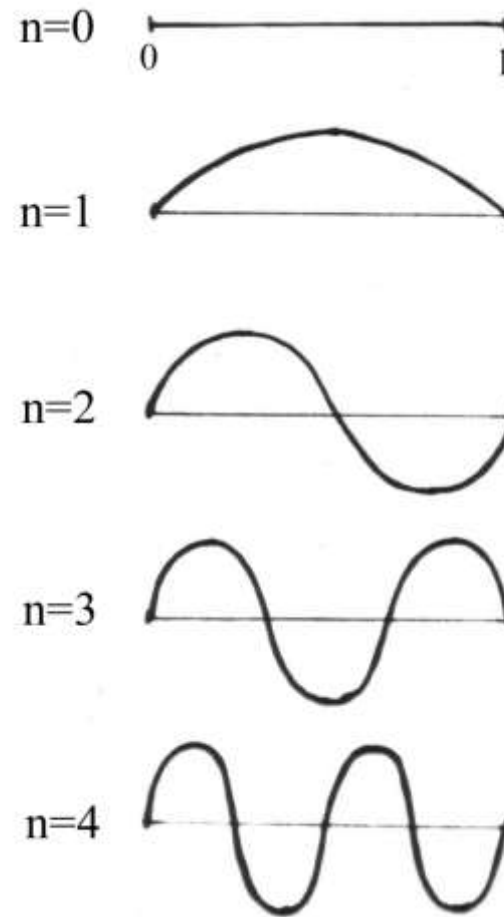
$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = F_i(x_1, x_2, \dots, x_n) + \frac{\partial}{\partial r} \left(\sum_{j=1}^n D_{ij} \frac{\partial x_j}{\partial r} \right),$$

Линейное уравнение диффузии с нулевыми граничными условиями

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 c}{\partial r^2}$$

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \sin \frac{\pi n}{l} r$$

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{p_n t} e^{ik_n r}$$



Собственные функции

Устойчивость гомогенного стационарного состояния

Уравнение для отклонений во времени

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

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

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

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

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

Решение

неустойчиво,

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

Нарастают гармоники (моды) для которых

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

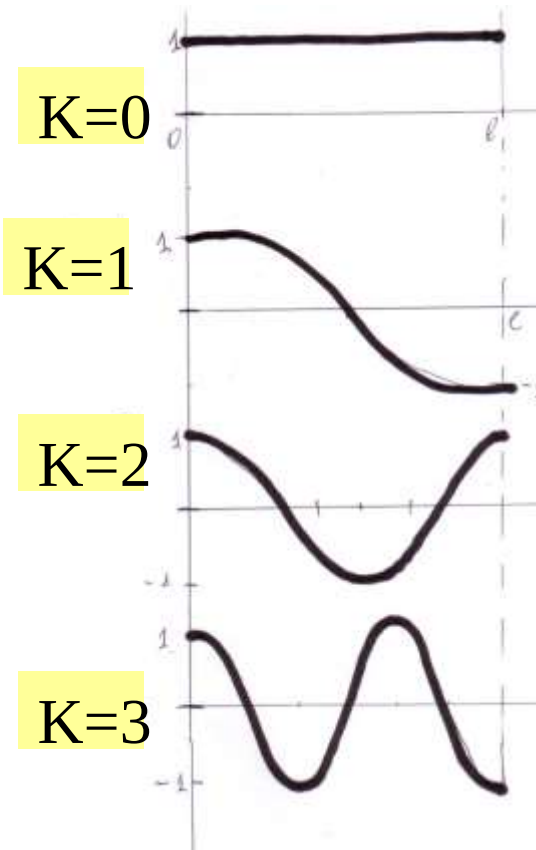
Система усиливает вклады
низших гармоник (мод)

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

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

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.



- Условие возникновения пространственно-временных сложных режимов — неустойчивость гомогенного стационарного состояния

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

Г.Ю.Ризниченко.

Лекции по математическим моделям в биологии. 2011

Лекции 13,14 www.mathbio.ru/lectures

Классические работы

- А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский, Н.С. Пискунов
“Исследование уравнения диффузии, соединенной с
возрастанием вещества, и его применение к одной
биологической проблеме” (Бюллетень МГУ, Серия А,
Математика и механика, 1937, т.1; Вопросы кибернетики,
вып.12, М.,1975, стр.3-30
- Аллан Тьюринг. Химические основы морфогенеза. 1952
A.Turing. The chemical basis of morphogenesis. Phyl. Trans. Roy.
Soc. (London) v.237, p. 37-72