

Matematičko modeliranje formiranja struktura u biološkim sustavima

Rošić, Mia

Master's thesis / Diplomski rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:143295>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-06-28**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO–MATEMATIČKI FAKULTET
MATEMATIČKI ODSJEK

Mia Rošić

MATEMATIČKO MODELIRANJE
FORMIRANJA STRUKTURA U
BIOLOŠKIM SUSTAVIMA

Diplomski rad

Voditelj rada:
doc.dr.sc. Marko Radulović

Zagreb, rujan 2023.

Ovaj diplomski rad obranjen je dana _____ pred ispitnim povjerenstvom u sastavu:

1. _____, predsjednik
2. _____, član
3. _____, član

Povjerenstvo je rad ocijenilo ocjenom _____.

Potpisi članova povjerenstva:

1. _____
2. _____
3. _____

Svima koji su vjerovali u mene

Sadržaj

Sadržaj	iv
Uvod	1
1 Diferencijalne jednačbe i stabilnost	2
1.1 Diferencijalne jednačbe	2
1.2 Linearizacija nelinearnog sustava	5
1.3 Stabilnost autonomnih sustava	6
2 Reakcijsko-difuzijski sustav	8
2.1 Nestabilnost uzrokovana difuzijom	9
2.2 Primjeri reakcijskih-difuzijskih sustava	16
2.3 Utjecaj veličine domene na oblikovanje uzorka	20
2.4 Učinak promjene parametara na formiranje prostornih uzoraka	24
3 Proširenje modela reakcijske difuzije	28
3.1 Reakcijska-difuzija s jednom vrstom	28
3.2 Određivanje kritičnih veličina domene	33
3.3 Uloga vanjskih čimbenika u prostornoj raspodjeli	34
Bibliografija	38

Uvod

Kada zastanemo i promotrimo prirodu oko nas, možemo otkriti bogatstvo raznolikih i pravilnih struktura koje se isprepliću u svakom kutku - od šara na cvjetovima, preko raznih motiva na koži životinja pa sve do nežive prirode poput oblika pješćanih dina u pustinji. Ovi raznoliki obrasci nisu samo estetski lijepi, već imaju ključne funkcije u prirodi. Cvjetovi sa svojim šarenim motivima privlače oprašivače, dok životinjama uzorci uglavnom služe kao kamuflaža od predatora. Zebrine pruge stvaraju optičku iluziju predatorima te im na taj način otežava procjenu brzine i rotacije zebre dok trči među visokim travama.

U ovom radu promatramo formiranje struktura s matematičkog gledišta kako bi bolje razumjeli proces stvaranja tih pojava. Za analizu koristimo reakcijsko-difuzijski sustav, koji je uveo Alan Turing u svom radu u kojem proučava mehanizme koji stoje iza formiranja oblika tijekom embrionalnog razvoja organizma. Njegov model sugerira da postoji mreža kemikalija koje u biološkim sustavima djeluju kao *aktivatori* i *inhibitori*. Aktivatori potiču formiranje specifičnih struktura, dok inhibitori ograničavaju njihov rast. Ključno Turingovo otkriće pokazalo je kako lokalne fluktuacije u koncentraciji ovih kemikalija mogu rezultirati oblikovanjem složenih i raznolikih oblika.

Turing je došao do ovog otkrića jer je imao ideju da biološki procesi dijele slične matematičke principe s procesima u računalnim strojevima. Njegova se vizija pokazala inspirativnom i otvorila je vrata za novi način razumijevanja i povezivanja biologije s područjima kao što su teorija računarstva i automatsko programiranje.

Ovu temu započinjemo s matematičkom teorijom, to jest definicijama i rezultatima koje će nam poslužiti kao osnova za daljnje razumijevanje rada. Nakon toga, proučavamo već spomenuti reakcijsko-difuzijski sustav s dvije kemijske vrste istražujući kako različiti faktori utječu na oblikovanje prostornog uzorka unutar takvog sustava. Za kraj, analiziramo reakcijsku-difuziju s jednom vrstom kako bismo istražili dodatne čimbenike koji oblikuju uzorak.

Rad se oslanja na djelo James D. Murray, *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, Springer, 2002. [6]

Poglavlje 1

Diferencijalne jednačbe i stabilnost

U ovom poglavlju imamo nekoliko ciljeva pomoću kojih stvaramo temelje za daljnju raspravu o reakcijsko-difuzijskim sustavima, koristeći definicije i rezultate koje smo ovdje naveli. Za početak definiramo osnovne pojmove vezane uz diferencijalne jednačbe i sustave diferencijalnih jednačbi koji će nam biti važni u kasnijim poglavljima. Također, fokusiramo se na pretvaranje nelinearnih sustava u linearne kako bismo olakšali manipulaciju takvim sustavima i iskoristili prednosti koje nude linearni diferencijalni modeli. Nakon toga, promatramo uvjete potrebne za stabilnost autonomnih sustava te dajemo iskaz Hartman-Grobmanovog teorema pomoću kojeg možemo promatrati ponašanje nelinearnog sustava u blizini stacionarne točke.

1.1 Diferencijalne jednačbe

Prvotno definiramo diferencijal i parcijalne derivacije kako bi bolje razumjeli teoriju diferencijalnih jednačbi. Radi jednostavnosti, u nastavku koristimo realne funkcije, iako se sve može analogno definirati i za kompleksne funkcije.

Definicija 1.1.1 (Diferencijal od \mathbf{F} u c , [4]). *Funkcija $\mathbf{F} : C \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^m$ je diferencijabilna u točki c ako postoji linearni operator $D\mathbf{F}(c) \in L(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^m)$, takav da vrijedi:*

$$\lim_{h \rightarrow 0} \frac{\|\mathbf{F}(c+h) - \mathbf{F}(c) - D\mathbf{F}(c)h\|}{\|h\|} = 0.$$

Ako takav linearan operator postoji, zovemo ga diferencijal od \mathbf{F} u c .

Definicija 1.1.2 (Parcijalne derivacije, [4]). *Parcijalne derivacije funkcije \mathbf{F} u točki c , u oznaci $\frac{\partial \mathbf{F}_i}{\partial x_j}(c)$ ili $\partial_{x_j} \mathbf{F}_i(c)$, dane su*

$$\frac{\partial \mathbf{F}_i}{\partial x_j}(c) = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\mathbf{F}_i(c_1, \dots, c_{j-1}, c_j + h, c_{j+1}, \dots, c_n) - \mathbf{F}_i(c_1, \dots, c_n)}{h} = \lim_{h \rightarrow 0} \frac{\mathbf{F}_i(c + h\mathbf{e}_j) - \mathbf{F}_i(c)}{h}.$$

Definicija 1.1.3 (Obična diferencijalna jednačba, [10]). *Jednačbu oblika*

$$u' = f(x, u),$$

nazivamo običnom diferencijalnom jednačbom, gdje je $f : \Omega \subseteq \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ funkcija s otvorenim skupom Ω . Uz početni uvjet $u(x_0) = u_0$, gdje je $(x_0, u_0) \in \Omega$, problem nazivamo inicijalnim, Cauchyjevim ili početnim.

U definiciji smo koristili kanonski oblik diferencijalne jednačbe. Alternativan zapis gornje jednačbe je implicitan oblik $f(x, u, u') = 0$, gdje funkcija f ovisi o neovisnoj varijabli x , funkciji u i njenoj derivaciji u' .

Kažemo da je funkcija u rješenje gornjeg inicijalnog problema na intervalu $I \subseteq \mathbb{R}$ ako zadovoljava:

- $u \in C^1(I)$
- graf $\{(x, u(x)) \in \mathbb{R}^2 : x \in I\}$ funkcije u je u domeni funkcije f
- $u'(x) = f(x, u(x))$, $x \in I$
- $x_0 \in I$ i $u(x_0) = u_0$

Inicijalni problem iz definicije 1.1.3 ima jedinstveno rješenje na određenom otvorenom intervalu u skupu \mathbb{R} oko točke x_0 . Preduvjet za postojanje jedinstvenog rješenja je neprekidnost funkcije f i Lipschitz-neprekidnost po varijabli u na zatvorenom pravokutniku u \mathbb{R}^2 oko točke (x_0, u_0) . Najširi povezani interval oko x_0 na kojem postoji rješenje se naziva maksimalni interval egzistencije. Rješenje se dobiva kao limes Picardovih iteracija koje konvergiraju uniformno prema tom rješenju. Precizne iskaze s dokazima ovih tvrdnji i definicije Lipschitz-neprekidnosti moguće je pronaći u [10].

Nadalje, promotrimo općeniti sustav diferencijalnih jednačbi kojega zapisujemo u obliku:

$$\frac{\partial}{\partial x} \mathbf{u} = \mathbf{F}(x, \mathbf{u}), \quad (1.1)$$

gdje je $\mathbf{u} : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$ tražena funkcija, a $\mathbf{F} : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ zadana funkcija, pri čemu je $\Omega \subseteq \mathbb{R} \times \mathbb{R}^n$ otvoren skup. Ako kanonsku bazu u \mathbb{R}^n označimo s $(\mathbf{e}_1, \dots, \mathbf{e}_n)$, onda je $\mathbf{u}(x) = \sum_{i=1}^n u_i(x) \mathbf{e}_i$ vektorska funkcija realnih funkcija $u_i : I_i \subseteq \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$. Za zadane $(x, \mathbf{u}) \in \Omega$, funkcija \mathbf{F} je oblika $\mathbf{F}(x, \mathbf{u}) = \sum_{i=1}^n F_i(x, \mathbf{u}) \mathbf{e}_i$, gdje su F_i realne funkcije definirane na Ω za sve $i = 1, \dots, n$.

Jednačbu (1.1) sada možemo raspisati na sljedeći način:

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial x} u_1 &= F_1(x, u_1, \dots, u_n), \\ \frac{\partial}{\partial x} u_2 &= F_2(x, u_1, \dots, u_n), \\ &\vdots \\ \frac{\partial}{\partial x} u_n &= F_n(x, u_1, \dots, u_n).\end{aligned}$$

Uz tu diferencijalnu jednadžbu odgovarajući inicijalni problem je definiran tako da za zadane $x_0 \in \mathbb{R}$, $\mathbf{u}_0 \in \mathbb{R}^n$ i $\mathbf{F} : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$ tražimo funkciju $\mathbf{u} : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$ za koju vrijedi:

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial x} \mathbf{u}(x) = \mathbf{F}(x, \mathbf{u}), \\ \mathbf{u}(x_0) = \mathbf{u}_0. \end{cases} \quad (1.2)$$

Analogno kao i kod običnih diferencijalnih jednadžbi, kažemo da je funkcija $\mathbf{u} : I \rightarrow \mathbb{R}^n$ rješenje gornjeg problema na otvorenom intervalu $I \subseteq \mathbb{R}$ ako zadovoljava:

- $\mathbf{u} \in C^1(I; \mathbb{R}^n)$
- $\{(x, \mathbf{u}(x)) \in \mathbb{R}^{n+1} : x \in I\} \in \Omega$
- $\mathbf{u}'(x) = \mathbf{F}(x, \mathbf{u}(x)), x \in I$
- $x_0 \in I$ i $\mathbf{u}(x_0) = \mathbf{u}_0$

Kao i kod običnih diferencijalnih jednadžbi imamo analogne teoreme za egzistenciju i jedinstvenost rješenja kod sustava diferencijalnih jednadžbi. Više detalja o teoriji sustava diferencijalnih jednadžbi moguće je pronaći u [8].

U nastavku definiramo sustav linearnih diferencijalnih jednadžbi:

Definicija 1.1.4 (Sustav linearnih diferencijalnih jednadžbi, [10]). *Neka je $I \subseteq \mathbb{R}$. Sustav diferencijalnih jednadžbi:*

$$\begin{aligned}u_1' &= a_{11}(x)u_1 + \dots + a_{1n}(x)u_n + b_1(x) \\ u_2' &= a_{21}(x)u_1 + \dots + a_{2n}(x)u_n + b_2(x) \\ &\vdots \\ u_n' &= a_{n1}(x)u_1 + \dots + a_{nn}(x)u_n + b_n(x)\end{aligned}$$

gdje su $a_{ij} : I \rightarrow \mathbb{R}$ i $b_i : I \rightarrow \mathbb{R}$ za $i, j = 1, \dots, n$ zadane neprekidne funkcije, nazivamo sustavom linearnih diferencijalnih jednadžbi.

Uz početni uvjet $\mathbf{u}(x_0) = \mathbf{u}_0$ dobivamo inicijalnu zadaću za sustav.

Za gornji linearan sustav diferencijalnih jednadžbi možemo staviti $F_i = a_{i1}(x)u_1 + \dots + a_{in}(x)u_n + b_i(x)$ te $\mathbf{F} = (F_1, \dots, F_n)$.

Sada ćemo definirati autonomni sustav koji se često koristi za modeliranje prirodnih fenomena i dinamičkih procesa.

1.2 Linearizacija nelinearnog sustava

Određena osnovna svojstva linearnih diferencijalnih jednadžbi poput egzistencije i jedinstvenosti rješenja ne vrijede za nelinearne sustave pa ih je ponekad korisno linearizirati. Taj postupak je analogan zamjeni diferencijabilne funkcije s njezinim Taylorovim polinomom prvog stupnja koji aproksimira funkciju u okolini određene točke, koristeći prvi izvod te funkcije u toj točki. Ova linearizacija nam omogućuje analitičko proučavanje sustava i primjenu metoda linearnog sustava, što je često jednostavnije.

Za početak definirajmo autonomni sustav diferencijalnih jednadžbi:

Definicija 1.2.1 (Autonomni sustav diferencijalnih jednadžbi, [8]). *Pripadni homogeni sustav, sustava definiranog prema (1.1), definiran s $\mathbf{u}' = \mathbf{F}(\mathbf{u})$ zovemo autonomni sustav.*

U autonomnom sustavu, desna strana ne ovisi eksplicitno o nezavisnoj varijabli x . Ako bismo tu varijablu x predstavili kao varijablu vremena, tada promjene u autonomnom sustavu ovise samo o trenutnim vrijednostima tih varijabli, a ne o izričitoj ovisnosti o vremenu. Analiza autonomnih sustava omogućuje nam razumijevanje stabilnosti, ravnoteže i dugoročnog ponašanja tih sustava.

Promotrimo sada nelinearan sustav diferencijalnih jednadžbi oblika

$$\frac{\partial}{\partial x} \mathbf{u} = \mathbf{F}(\mathbf{u}(x)), \quad (1.3)$$

gdje je $\mathbf{F} : C \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ poznata funkcija. Ideja je zamijeniti nelinearni sustav linearnim sustavom koji je lokalno ekvivalentan oko stacionarne točke.

Definicija 1.2.2 (Stacionarna točka, [7]). *Za točku $x_0 \in \mathbb{R}^n$ kažemo da je stacionarna točka (drugi nazivi: ravnotežna i kritična točka) autonomnog sustava iz 1.2.1 ako vrijedi*

$$\mathbf{F}(\mathbf{x}_0) = 0.$$

Teorem 1.2.3 (Jacobijeva matrica, [4]). *Neka je $C \subseteq \mathbb{R}^n$ otvoren skup i $F: C \rightarrow \mathbb{R}^m$ diferencijabilna funkcija u točki $c \in C$. Tada sve parcijalne derivacije $\frac{\partial F_i}{\partial x_j}(c)$ postoje. Nadalje, ako definiramo matricu $\nabla F(c) \in M_{n,n}(\mathbb{R})$ s $\nabla F(c) = \left[\frac{\partial F_i}{\partial x_j}(c) \right]$, tada je $\nabla F(c)$ zapis od $DF(c)$ u paru kanonskih baza od \mathbb{R}^n i \mathbb{R}^m te ju zovemo Jacobijeva matrica funkcije F u točki c*

Definicija 1.2.4 (Linearizacijska matrica). *Sustav diferencijalnih jednadžbi (1.3) lineariziramo u okolini stacionarne x_0 ako ga aproksimiramo pomoću $u' = A(u - x_0)$, za $A \in M_n$ koju definiramo pomoću Jacobijeve matrice $A = [DF(x_0)]$. Matricu A zovemo linearizacijska matrica sustava (1.3)*

1.3 Stabilnost autonomnih sustava

Za početak počnimo od proizvoljnog rješenja početne zadaće (1.2) za sustav prvog reda.

Definicija 1.3.1 (Stabilnost sustava diferencijalnih jednadžbi, [10]). *Neka je $\|\cdot\|$ norma na \mathbb{R}^n . Kažemo da je rješenje $v: \mathbb{R}_0^+ \rightarrow \mathbb{R}^n$ sustava (1.2)*

- stabilno ako za $\forall \epsilon > 0 \exists \delta > 0$ tako da za svako rješenje u sustava koje u početnom trenutku zadovoljava

$$\|u(x_0) - v(x_0)\| < \delta$$

vrijedi

$$\|u(x) - v(x)\| < \epsilon, \quad x > 0.$$

- asimptotski stabilno ako je stabilno i $\exists \rho > 0$ tako da za svako rješenje u sustava vrijedi

$$\|u(x_0) - v(x_0)\| < \rho \Rightarrow \lim_{x \rightarrow +\infty} (u(x) - v(x)) = 0.$$

Pitanje stabilnosti je od velike važnosti u raznim primjenama zbog činjenice da početne uvjete sustava često ne možemo egzaktno izmjeriti.

Kako bi uveli definiciju stabilnosti linearnog autonomnog sustava prvo definirajmo spektar.

Definicija 1.3.2 (Spektar operatora, [5]). *Neka je A linearan operator. Ako je*

$$Av = \lambda v \quad \text{za neki } v \neq 0,$$

kažemo da je $\lambda \in \mathbb{R}$ svojstvena vrijednost operatora A , i v svojstveni vektor za svojstvenu vrijednost λ .

Skup svih svojstvenih vrijednosti operatora A zovemo spektar operatora A i označavamo s

$$\sigma_A = \{\lambda \in \mathbb{R} \mid \lambda \text{ je svojstvena vrijednost od } A\}.$$

Teorem 1.3.3 (Stabilnost linearnog autonomnog sustava, [10]). *Neka je $A \in \mathbb{M}_n(\mathbb{R})$ i $\sigma(A)$ njen spektar. Tada je linearni autonomni sustav $\mathbf{u}' = A\mathbf{u}$*

- stabilan ako i samo ako

$$\forall \lambda \in \sigma(A) \quad \operatorname{Re} \lambda < 0 \text{ i } \operatorname{Re} \lambda = 0 \Rightarrow \text{matrica } A \text{ je dijagonalizabilna}$$

- asimptotski stabilan ako i samo ako

$$\forall \lambda \in \sigma(A) \quad \operatorname{Re} \lambda < 0.$$

U nastavku promatramo ponašanje rješenja početne zadaće $\mathbf{u}' = \mathbf{F}(\mathbf{u})$, $\mathbf{u}(0) = \mathbf{t}$ u stacionarnoj točki \mathbf{y}_0 , uz $x > 0$.

Definicija 1.3.4 (Svojstva stacionarne točke, [8]). *Neka je zadan sustav $\mathbf{u}' = \mathbf{F}(\mathbf{u})$ i neka je \mathbf{u}_0 njegova stacionarna točka te $\phi(\cdot, \mathbf{u})$ rješenje te početne zadaće. Kažemo da je \mathbf{u}_0*

- stabilna stacionarna točka (na intervalu $[0, +\infty)$) ako za $\forall \epsilon > 0$, $\exists \delta > 0$ takav da za svaki $\mathbf{u} \in \mathbb{R}^n$ za koji je $\|\mathbf{u} - \mathbf{u}_0\| < \delta$ i svaki $x \in [0, +\infty)$ vrijedi $\|\phi(x, \mathbf{u}) - \mathbf{u}_0\| < \epsilon$
- nestabilna ako nije stabilna
- (lokalno) asimptotički stabilna ako je stabilna i $\exists a > 0$ takav da za $\|\mathbf{u} - \mathbf{u}_0\| < a$ vrijedi $\phi(x, \mathbf{u}) \rightarrow \mathbf{u}_0$ kad $x \rightarrow \infty$
- globalno asimptotički ako je stabilna i ako za svaki $\mathbf{u} \in \mathbb{R}^n$ vrijedi $\phi(x, \mathbf{u}) \rightarrow \mathbf{u}_0$ kad $x \rightarrow \infty$.

U nastavku iskazujemo Hartman-Grobmanov teorem koji nam daje rezultat da se ponašanje nelinearnog sustava, u blizini stacionarne točke, može dobro aproksimirati linearnim sustavom.

Teorem 1.3.5 (Hartmann-Grobmanov teorem, [7]). *Neka je $U \in \mathbb{R}^n$ otvoren skup koji sadrži točku \mathbf{y}_0 . Neka je funkcija $\mathbf{F} \in C^2(U)$ te pretpostavimo da je točka \mathbf{y}_0 stacionarna, to jest da vrijedi $\mathbf{F}(\mathbf{u}) = 0$ i da matrica $\mathbf{A} = [D\mathbf{F}(\mathbf{y}_0)]$ ima strogo pozitivne (negativne) svojstvene vrijednosti. Tada postoji homeomorfizam H sa skupa U u skup V koji sadrži točku ishodišta, takav da za svaki $\mathbf{u} \in U$ postoji otvoreni interval $I(\mathbf{u}) \subseteq \mathbb{R}$ koji sadrži nulu i za svaki $\mathbf{u} \in U$ i $t \in I(\mathbf{u})$ vrijedi:*

$$H(\phi_t(\mathbf{u})) = e^{At} H(\mathbf{u}).$$

Poglavlje 2

Reakcijsko-difuzijski sustav

Reakcijska difuzija je pojava u kojoj kombinacija kemijskih reakcija i difuzije tvari rezultira stvaranjem prostornih uzoraka i struktura. Kada se tvari sudaraju i reagiraju jedna s drugom, dolazi do promjene njihovih koncentracija. Istovremeno, difuzija omogućuje širenje tvari kroz prostor, s tendencijom kretanja iz područja veće koncentracije prema područjima manje. Kombinacija ovih procesa može dovesti do stvaranja složenih i raznolikih uzoraka u sustavima. Teoriju sustava reakcijske-difuzije je uveo Alan Turing 1952. godine (vidi [9]), jedan od utemeljitelja matematičke biologije, pa se obrasci reakcijske-difuzije često nazivaju *Turingovi obrasci*.

U biologiji, reakcijsko-difuzijski sustavi su ključni za razumijevanje formiranja raznih struktura u organizmima. Primjerice, oni se koriste za proučavanje oblikovanja tkiva tijekom embriogeneze ili formiranje uzoraka pigmentacije kod životinja. Ovi modeli omogućuju detaljno istraživanje složenih bioloških procesa i pomažu u razumijevanju osnovnih mehanizama razvoja i funkcioniranja života. U ovom radu posebno ćemo se usredotočiti na primjenu reakcijsko-difuzijskih sustava u biološkom kontekstu.

Za lakše razumijevanje prezentiramo nekoliko slikovnih primjera, kako bi bolje vizualizirali pojam Turingovih obrazaca i lakše pratili daljnju analizu.



Slika 2.1: Pustinja (slika preuzeta iz [1])



Slika 2.2: Kornjača (slika preuzeta iz [1])



Slika 2.3: Zebre (slika preuzeta iz [1])



Slika 2.4: Cvijet Canna (slika preuzeta iz [1])

2.1 Nestabilnost uzrokovana difuzijom

Za početak uvedimo opći oblik jednadžbe reakcijsko-difuzijskog sustava s dvije kemijske vrste:

$$u_t = \gamma f(u, v) + \nabla^2 u, \quad v_t = \gamma g(u, v) + d \nabla^2 v, \quad (2.1)$$

gdje su f i g su kinetike reakcija dvije kemijske vrste, d je omjer koeficijenata difuzije te dvije kemijske vrste ($d = \frac{D_v}{D_u}$), a γ je koeficijent proporcionalan prostornoj domeni.

Difuzija u reakcijsko-difuzijskom sustavu uzrokuje nestabilnost koja se ponekad naziva *Turingova nestabilnost*. Ona nastaje zbog nejednakih koeficijenata difuzije dviju tvari, to jest kada je omjer koeficijenata difuzije $d \neq 1$. Ovo Turingovo otkriće je od velike važnosti zato što se do tada pretpostavljalo da difuzijski učinci imaju stabilizirajući utjecaj na sustav.

Nas zanima pod kojim uvjetima difuzija uzrokuje nestabilnost stacionarnog stanja pa u nastavku izvodimo nužne i dovoljne uvjete za takav utjecaj. Za rubne uvjete općeg sustava (2.1) uzimamo rubne uvjete nultog toka jer nas zanima samoorganizacija uzorka, a uvjeti nultog toka impliciraju da nema vanjskog utjecaja na sustav. Takav uvjet odgovara sustavu kemostata koji se koristi u laboratorijskim eksperimentima kako bi se održavala stabilna populacija mikroorganizama u kontroliranim uvjetima. Uz dane početne uvjete, matematički problem je definiran na sljedeći način:

$$\begin{aligned} u_t &= \gamma f(u, v) + \nabla^2 u, & v_t &= \gamma g(u, v) + d \nabla^2 v, \\ (\mathbf{n} \cdot \nabla) \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} &= 0, & \mathbf{r} \in \partial B, & u(\mathbf{r}, 0), v(\mathbf{r}, 0) \text{ dani,} \end{aligned} \quad (2.2)$$

gdje je ∂B rub zatvorene domene reakcijske difuzije B , a \mathbf{n} je jedinična vanjska normala na ∂B .

Homogeno stacionarno stanje (u_0, v_0) gornje zadaće je pozitivno rješenje jednadžbi

$$f(u, v) = 0, \quad g(u, v) = 0.$$

Budući da nas zanima nestabilnost koja je uzrokovana difuzijom, tražimo uvjete koji zadovoljavaju da je stacionarno stanje (u_0, v_0) linearno stabilno u odsutnosti difuzije, dok je nestabilno zbog slučajnih poremećaja u prisutnosti difuzije. Drugim riječima, zanima nas linearna nestabilnost stacionarnog stanja (u_0, v_0) koje ovisi isključivo o prostornoj varijaciji. Prostorna varijacija se odnosi na promjene u koncentracijama tvari koje se javljaju na različitim mjestima u prostoru. Dakle, ako pretpostavimo suprotno, da prostorne varijacije nema, homogeno ravnotežno stanje mora biti linearno stabilno. Odredimo uvjete kada to vrijedi.

Za početak, lineariziramo oko stabilnog stanja (u_0, v_0) tako da definiramo

$$\mathbf{w} = \begin{pmatrix} u - u_0 \\ v - v_0 \end{pmatrix}. \quad (2.3)$$

Bez prostorne varijacije, u i v zadovoljavaju

$$u_t = \gamma f(u, v), \quad v_t = \gamma g(u, v).$$

Za male $|\mathbf{w}|$ ta jednadžba je oblika

$$\mathbf{w}_t = \gamma A \mathbf{w}, \quad A = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}_{u_0, v_0}, \quad (2.4)$$

gdje smo za procjenu u stabilnom stanju uzeli Jakobijevu matricu A koju nazivamo *matricom stabilnosti*. Ova matrica opisuje koncentraciju tvari u prostoru i vremenu oko ravnotežnog stanja. Rješenje za \mathbf{w} je oblika: $\mathbf{w} = C e^{\lambda t}$, gdje je C konstanta, a λ svojstvena vrijednost. Primjetimo da je stacionarno stanje, za koje vrijedi $\mathbf{w} = 0$, linearno stabilno ako vrijedi $\text{Re} \lambda < 0$ jer u tom slučaju $\mathbf{w} \rightarrow 0$ kako $t \rightarrow \infty$. Svojstvenu vrijednost λ računamo izjednačavanjem eksponenata:

$$\begin{aligned} |\gamma A - \lambda I| &= \begin{vmatrix} \gamma f_u - \lambda \gamma f_v & \\ \gamma g_u & \gamma g_v - \lambda \end{vmatrix} = 0 \\ \lambda^2 - \lambda \gamma (f_u + g_v) + \gamma^2 (f_u g_v - f_v g_u) &= 0 \\ \lambda_1, \lambda_2 &= \frac{\gamma}{2} \cdot \left[(f_u + g_v) \pm \sqrt{(f_u + g_v)^2 - 4(f_u g_v - f_v g_u)} \right] \end{aligned} \quad (2.5)$$

Sada imamo uvjete za linearnu stabilnost stacionarnog stanja, odnosno $\text{Re} \lambda < 0$ vrijedi ako su λ_1 i λ_2 manje od nule. Da bi vrijedilo $\lambda_1 < 0$, mora biti zadovoljeno $f_u + g_v < 0$ čime automatski vrijedi $\lambda_2 < 0$. Uz to mora vrijediti da je $|f_u + g_v|$ veći od korijena gornje determinante iz čega dobivamo drugu jednadžbu u preciznije zapisanim objašnjenim uvjetima:

$$\text{tr} A = f_u + g_v < 0, \quad |A| = |f_u g_v - f_v g_u| > 0. \quad (2.6)$$

Sada analiziramo slučaj kada uključimo difuziju u reakcijsko-difuzijski sustav. Krenemo od početnog problema (2.2), zatim ponovo lineariziramo oko stabilnog stanja kako bi dobili:

$$\mathbf{w}_t = \gamma A \mathbf{w} + D \nabla^2 \mathbf{w}, \quad D = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}. \quad (2.7)$$

Za rješavanje ove jednadžbe koristimo metodu separacije pa pretpostavimo da je rješenje oblika $\mathbf{W}(\mathbf{r})T(t)$, gdje je $\mathbf{W}(\mathbf{r})$ vremenski neovisno rješenje. Rubni uvjeti koje primjenjujemo su uvjeti nultog toka, što znači da vrijedi $(\mathbf{n} \cdot \nabla)\mathbf{W} = 0$ za $\mathbf{r} \in \partial B$. Uvrstimo $\mathbf{w}(\mathbf{r}, t) = \mathbf{W}(\mathbf{r})T(t)$ u jednadžbu definiranu prema (2.7)

$$\begin{aligned} \mathbf{W}(\mathbf{r})T'(t) &= \gamma A \mathbf{W}(\mathbf{r})T(t) + D \nabla^2 \mathbf{W}(\mathbf{r})T(t) \\ \frac{\gamma A \mathbf{W}(\mathbf{r}) + D \nabla^2 \mathbf{W}(\mathbf{r})}{\mathbf{W}(\mathbf{r})} &= \frac{T'(t)}{T(t)} = -\lambda \end{aligned} \quad (2.8)$$

gdje je λ konstanta iz razloga što lijeva strana jednadžbe (2.8) ovisi isključivo o \mathbf{r} , a desna o t pa iz tog razloga λ ne može ovisiti niti o \mathbf{r} niti o t . Shodno tome, rješavamo: $\gamma A \mathbf{W}(\mathbf{r}) + D \nabla^2 \mathbf{W}(\mathbf{r}) = -\lambda \mathbf{W}(\mathbf{r})$, što je za neki k ($k^2 \geq 0$) oblika:

$$\nabla^2 \mathbf{W} + k^2 \mathbf{W} = 0, \quad (\mathbf{n} \cdot \nabla)\mathbf{W} = 0 \text{ za } \mathbf{r} \in \partial B. \quad (2.9)$$

Rješenje za \mathbf{W} je dano s $\mathbf{W}(\mathbf{r}) = M \cos(k\mathbf{r}) + N \sin(k\mathbf{r})$, gdje su M i N konstante. Iskorištavanjem rubnih uvjeta se dođe do izraza za k za koje je (k, \mathbf{W}_k) svojstveni par, te takve k , svojstvene vrijednosti, zovemo *valni broj*.

Nadalje, rješavanjem $T'_k(t) + \lambda_k T_k(t) = 0$ dobijemo rješenje u obliku $T_k(t) = C_k e^{-\lambda_k t}$, gdje su C_k konstante, a λ svojstvena vrijednost koja određuje vremenski rast.

Uvrštavanjem natrag, linearnom kombinacijom, dobijemo:

$$\mathbf{w}(\mathbf{r}, t) = \sum_k \mathbf{w}_k(\mathbf{r}, t) = \sum_k c_k e^{-\lambda_k t} \mathbf{W}_k(\mathbf{r}), \quad (2.10)$$

gdje se konstante c_k se dobiju analizom Fourierovog niza početnih uvjeta za \mathbf{w} .

Uvrstimo li gornji izraz za $\mathbf{w}(\mathbf{r}, t)$ u formulu definiranu prema (2.7), dobivamo $\lambda \mathbf{W}_k = \gamma A \mathbf{W}_k + D \nabla^2 \mathbf{W}_k$. Prema formuli (2.9), vrijedi jednakost $\nabla^2 \mathbf{W}_k = -k^2 \mathbf{W}_k$ pa slijedi $\lambda \mathbf{W}_k = \gamma A \mathbf{W}_k - D k^2 \mathbf{W}_k$. Pretpostavimo da \mathbf{W}_k ima netrivialna rješenja kako bi mogli izračunati λ iz jednadžbe:

$$\begin{aligned} 0 &= |\lambda I - \gamma A + D k^2| = \begin{vmatrix} \lambda - \gamma f_u + k^2 & \gamma f_v \\ \gamma g_u & \lambda - \gamma g_v + k^2 d \end{vmatrix} \\ &= \lambda^2 + \lambda[k^2(1 + d) - \gamma(f_u + g_v)] + dk^4 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2|A|. \end{aligned}$$

Označimo li s $h(k^2)$ dio iz jednakosti koji nije vezan uz λ dobivamo sustav jednadžbi:

$$\begin{aligned}\lambda^2 + \lambda[k^2(1+d) - \gamma(f_u + g_v)] + h(k^2) &= 0 \\ h(k^2) &= dk^4 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2|A|.\end{aligned}\quad (2.11)$$

Stacionarno stanje (u_0, v_0) je linearno stabilno ako obje jednadžbe zadovoljavaju uvjet $\text{Re}\lambda < 0$. Od prije znamo da, ako nema nikakvih prostornih učinaka, stacionarno stanje je stabilno ako vrijedi $\text{Re}\lambda(k^2 = 0) < 0$. Primjetimo da za $k^2 = 0$, sustav jednadžbi iz (2.11) je jednak formuli (2.5), dok zahtjev $\text{Re}\lambda < 0$ daje uvjete (2.6). Dakle, da bi stacionarno stanje bilo nestabilno na prostorne poremećaje, treba vrijediti $\text{Re}\lambda(k) > 0$ za neki $k \neq 0$. To je ispunjeno ako je u sustavu jednadžbi iz (2.11) ili $\lambda < 0$ ili $h(k^2) < 0$ za neki $k \neq 0$. Iz uvjeta (2.6) znamo da vrijedi $f_u + g_v < 0$ te za sve $k \neq 0$ vrijedi $k^2(1+d) > 0$. To povlači

$$k^2(1+d) - \gamma(f_u + g_v) > 0,$$

pa vidimo da je jedini način da vrijedi $\text{Re}\lambda(k^2) > 0$ ako je $h(k^2) < 0$ za neki $k \neq 0$.

Budući da zahtijevamo da vrijedi $|A| > 0$ prema uvjetima iz (2.6), iz sustava jednadžbi (2.11) slijedi da je jedini način da $h(k^2)$ bude negativan je ako vrijedi $df_u + g_v > 0$. Uz drugi uvjet iz (2.6), $f_u + g_v < 0$, zaključujemo da mora biti $d \neq 1$ i da f_u i g_v imaju suprotne predznake. Tako sada imamo dodatan uvjet uz one iz (2.6):

$$df_u + g_v > 0 \Rightarrow d \neq 1. \quad (2.12)$$

Nadalje, pretpostavimo $f_u > 0$ i $g_v < 0$ iz čega slijedi $d > 1$. Uvjet zapisan prema (2.12) je nužan, ali nije dovoljan za postizanje $\text{Re}\lambda > 0$. Da bismo imali $h(k^2) < 0$ za neki $k \neq 0$, minimum od $h(k^2)$ također mora biti negativan. Kako bismo dobili taj minimum, deriviramo izraz za $h(k^2)$ iz (2.11) po k^2

$$\frac{\partial h}{\partial k^2} = 2dk^2 - \gamma(df_u + g_v) = 0.$$

Budući da smo pretpostavili $d > 1$, u stacionarnoj točki k_{min}^2 se postiže minimum. Kada tu vrijednost vratimo u izraz za $h(k^2)$, dobivamo h_{min}

$$k_{min}^2 = \gamma \frac{df_u + g_v}{2d}, \quad h_{min} = \gamma^2 \left[|A| - \frac{(df_u + g_v)^2}{4d} \right]. \quad (2.13)$$

Sada je uvjet da vrijedi $h(k^2) < 0$ za neki $k \neq 0$ jednak:

$$\frac{(df_u + g_v)^2}{4d} > |A|. \quad (2.14)$$

Kada je $h_{min} = 0$, slijedi $|A| = \frac{(df_u + g_v)^2}{4d}$ pa za fiksne kinetičke parametre definiramo kritični omjer koeficijenata difuzije d_c (gdje je $d_c > 1$) kao rješenje jednadžbe

$$|A| = \frac{(d_c f_u + g_v)^2}{4d_c}. \quad (2.15)$$

Kritični valni broj k_c , dobivamo zamjenom omjera koeficijenta difuzije d s d_c , u izrazu za k_{min}^2 iz (2.13)

$$k_c^2 = \gamma \frac{d_c f_u + g_v}{2d_c}.$$

Sređivanjem jednadžbe izražene prema (2.15) dobijemo:

$$d_c f_u + g_v = 2 \sqrt{|A| d_c}.$$

Uvrstimo to natrag u k_c :

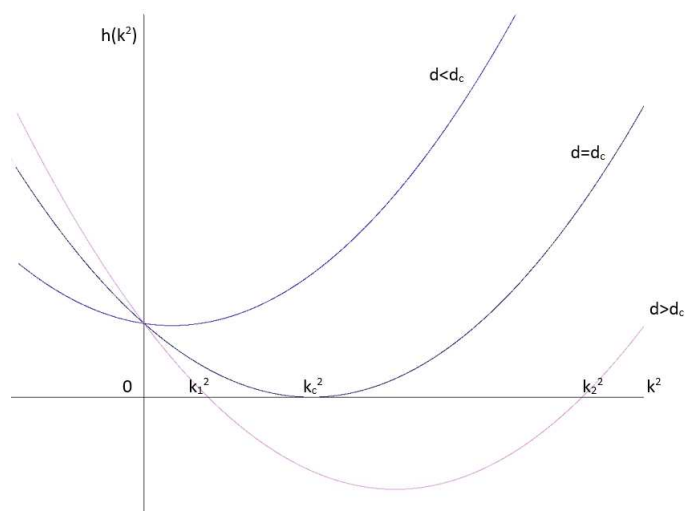
$$k_c^2 = \gamma \frac{d_c f_u + g_v}{2d_c} = \gamma \sqrt{\frac{|A|}{d_c}} = \gamma \sqrt{\frac{f_u g_v - f_v g_u}{d_c}}.$$

Za sve k^2 za koje vrijedi $h(k^2) < 0$, sustav jednadžbi (2.11) ima rješenje λ koje je pozitivno. Rješenje od λ je u obliku:

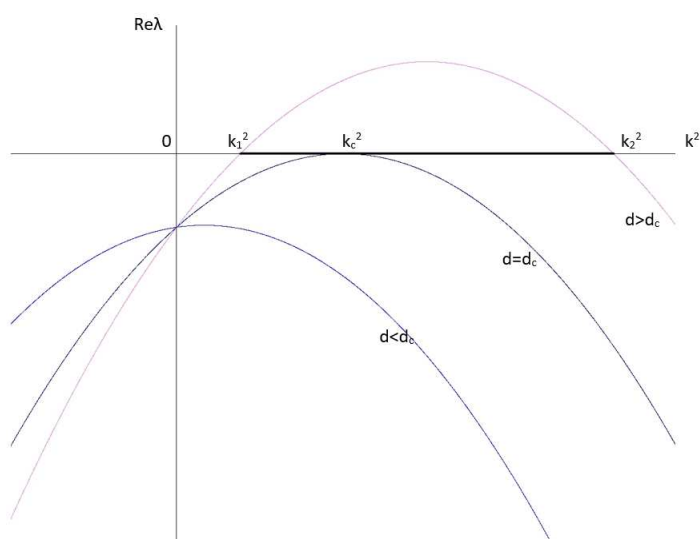
$$\lambda = \frac{-k^2(1+d) + \gamma(f_u + g_v) \pm \sqrt{[k^2(1+d) - \gamma(f_u + g_v)]^2 - 4h(k^2)}}{2}.$$

Izraz $\lambda = \lambda(k^2)$ zovemo *mjera disperzije* ili varijabilnosti. Raspon valnih brojeva za koje vrijedi $h(k^2) < 0$ je moguće izračunati u slučaju $d > d_c$, jer tada postoji h_{min} koji je manji od nule, pa funkcija $h(k^2)$ ima nultočke k_1^2 i k_2^2 . Raspon između tih nultočki je raspon nestabilnih valnih brojeva, a za njih vrijedi:

$$\begin{aligned} k_1^2 &= \frac{\gamma}{2d} \left[(df_u + g_v) - \sqrt{(df_u + g_v)^2 - 4d|A|} \right] < k^2 \\ &< \frac{\gamma}{2d} \left[(df_u + g_v) + \sqrt{(df_u + g_v)^2 - 4d|A|} \right] = k_2^2 \end{aligned} \quad (2.16)$$



Slika 2.5: Varijacije funkcije $h(k^2)$ za različite d prema formuli (2.11)



Slika 2.6: Prikaz najveće svojstvene vrijednosti $\lambda(k^2)$ prema formuli (2.11)

Iz grafova 2.5 i 2.6 vidimo da kada se omjer koeficijenta difuzije d poveća iznad kritične vrijednosti d_c , funkcija $h(k^2)$ postaje negativna na konačnom rasponu valnih brojeva $k_1^2 < k^2 < k_2^2$, koji je linearno nestabilan.

Primijetimo da unutar nestabilnog područja uz $d > d_c$, $\text{Re}\lambda(k^2)$ postiže maksimum u valnom broju k_{min} , koji smo izračunali u (2.13). To implicira da su komponente izraza za \mathbf{w} veće kako t raste i u tom slučaju vrijedi $\text{Re}\lambda(k^2) > 0$ (ostale komponente eksponencijalno teže nuli). U nejednakostima zapisanima u (2.16) smo izračunali raspon valnih brojeva $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ za koje vrijedi $h(k^2) < 0$ te to, zajedno s $\text{Re}\lambda(k^2) > 0$, uvrštavamo u izraz za \mathbf{w} iz (2.10) kako bi dobili aproksimaciju:

$$\mathbf{w}(\mathbf{r}, t) \sim \sum_{k_1}^{k_2} c_k e^{\lambda(k^2)t} \mathbf{W}_k(\mathbf{r}) \quad \text{za velike } t. \quad (2.17)$$

Gornji izraz aproksimira prostornu funkciju $\mathbf{w}(\mathbf{r}, t)$ za velika vremena. Svaki član koji se dobije razvijanjem sume predstavlja zasebnu komponentu svojstvene funkcije \mathbf{w} povezane s određenim svojstvenim valnim brojem k , a sve te komponente zajedno čine cjelokupnu svojstvenu funkciju \mathbf{w} .

Analizom i grafom disperzijske relacije možemo odrediti koje su svojstvene funkcije, odnosno prostorni obrasci, linearno nestabilni i eksponencijalno rastući s vremenom. Ako imamo konačan skup svojstvenih vrijednosti, valni brojevi su diskretni, što znači da samo određeni k iz raspona navedenog u izrazu (2.16) igraju ulogu u tim nestabilnostima.

Ključna pretpostavka, koja se često potvrđuje u prirodi, jest da će te linearno nestabilne svojstvene funkcije koje eksponencijalno rastu s vremenom, a dobivene iz aproksimacije (2.17), biti ograničene nelinearnim članovima u jednadžbama reakcijske difuzije. Ova pretpostavka sugerira da će u nestabilnom stanju konačno prostorno rješenje postati uočljivo. Ključan element ove pretpostavke je postojanje ograničenog skupa kinetike, što znači da postoji određeni skup reakcijskih brzina ili parametara koji kontroliraju nelinearne članove u jednadžbama. Intuitivno, očekujemo da će ovaj skup, ako postoji, sadržavati rješenja kada je difuzija prisutna.

Razmotrimo kratko izvedene uvjete koji su potrebni za stvaranje prostornih obrazaca putem mehanizama reakcije-difuzije dvije vrste, izražene u obliku (2.2). Važno je napomenuti da su svi izrazi derivirani pri stabilnom stanju (u_0, v_0) . U tom kontekstu, izrazi dobiveni iz (2.6), (2.12) i (2.14) imaju sljedeći oblik:

$$\begin{aligned} f_u + g_v < 0, \quad f_u g_v - f_v g_u > 0 \\ df_u + g_v > 0, \quad (df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0. \end{aligned} \quad (2.18)$$

Također, preduvjet je da su f_u i g_v suprotnog predznaka. Stoga, pod pretpostavkom da je $f_u > 0$ i $g_v < 0$, prva i treća nejednadžba impliciraju $d > 1$. Ako označimo f_u i g_v kao brzinu stvaranja kemikalija u i v , redom, ovaj slučaj možemo interpretirati na sljedeći način: uvjet $f_u > 0$ označava povećanje brzine stvaranja kemikalije u pa kemikaliju u tada nazivamo *aktivator*, dok uvjet $g_v < 0$ označava usporavanje stvaranja kemikalije v pa kemikaliju v u

tom slučaju zovemo *inhibitor*. Nadalje, definirali smo d kao omjer koeficijenata difuzije $\frac{D_v}{D_u}$. Tada $d > 1$ ukazuje na to da inhibitor brže difundira od aktivatora.

Ako promotrimo model reakcijske difuzije s jednom vrstom u dvije dimenzije:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{D}{x} \frac{\partial}{\partial x} \left(x \frac{\partial c}{\partial x} \right),$$

možemo primjetiti da koeficijent difuzije D ima mjernu jedinicu $\frac{(\text{udaljenost})^2}{\text{vrijeme}}$. Iz ovog možemo zaključiti da je prosječna udaljenost na koju difuzija ima utjecaj u danom vremenu t jednaka $(Dt)^{\frac{1}{2}}$, a prosječno vrijeme djelovanja difuzije za neku udaljenost s je proporcionalno vrijednosti $\frac{s^2}{D}$ (vidi [3], Poglavlje 9).

Sada definirajmo

$$\tau_u = \frac{1}{|f_u|} \quad \text{i} \quad \tau_v = \frac{1}{|g_v|}$$

gdje su τ_u i τ_v vremenske konstante povezane uz aktivaciju i inhibiciju, redom. Uvrštavanjem τ_u i τ_v u $df_u + g_v > 0$ i uz nejednakost $d > 1$, to jest $D_v > D_u$ slijedi:

$$D_u \tau_u < D_v \tau_v. \quad (2.19)$$

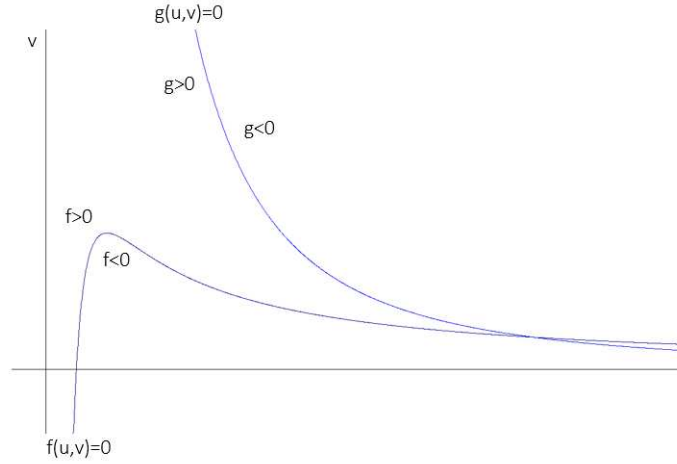
Izraze $\sqrt{D_u \tau_u}$ i $\sqrt{D_v \tau_v}$ možemo redom interpretirati kao *doseg* ili *raspon* aktivacije i inhibicije. Oni označavaju jedinicu duljine kojom se prostire koncentracija kemikalije, odnosno koliko daleko njezin utjecaj doseže. U skladu s time, (2.19) izražava da je raspon inhibicije veći od raspona aktivacije (vidi [3], Poglavlje 11).

2.2 Primjeri reakcijskih-difuzijskih sustava

U ovom poglavlju provodimo analizu reakcijsko-difuzijskih sustava s dvije vrste. Pristupamo računanju parametara i provjeri uvjeta, koje smo izveli, na dva primjera: jedan s jednodimenzionalnom i drugi s dvodimenzionalnom prostornom domenom.

Započinjemo s primjerom koji je definiran na jednodimenzionalnoj prostornoj domeni. Proučavamo najjednostavniji reakcijsko-difuzijski mehanizam koji je opisan sljedećim problemom:

$$\begin{aligned} u_t &= \gamma f(u, v) + u_{xx} = \gamma(a - u - u^2 v) + u_{xx}, \\ v_t &= \gamma g(u, v) + dv_{xx} = \gamma(b - u^2 v) + dv_{xx}. \end{aligned}$$


 Slika 2.7: Graf funkcija $f(u, v) = 0$ i $g(u, v) = 0$ za $a = -0.1$ i $b = 1.5$

Stacionarno stanje (u_0, v_0) je pozitivno rješenje $f(u, v) = 0$ i $g(u, v) = 0$. Konkretno, možemo ga izraziti na sljedeći način:

$$u_0 = a + b, \quad v_0 = \frac{b}{(a + b)^2}, \quad b > 0, \quad a + b > 0. \quad (2.20)$$

Nadalje, izračunavamo elemente matrice stabilnosti koji su izraženi u (2.4)

$$\begin{aligned} f_u &= \frac{b - a}{a + b}, \quad f_v = (a + b)^2 > 0, \\ g_u &= \frac{-2b}{a + b} < 0, \quad g_v = -(a + b)^2 < 0, \\ f_u g_v - f_v g_u &= (a + b)^2 > 0. \end{aligned} \quad (2.21)$$

Primijetimo da vrijedi $g_v < 0$, te iz uvjeta da su f_u i g_v suprotnog predznaka, slijedi da je $f_u > 0$, što implicira $b > a$. Dalje, provjerimo da su svi uvjeti iz (2.18) zadovoljeni:

$$\begin{aligned} f_u + g_v < 0 &\Rightarrow b - a < (a + b)^3 \\ f_u g_v - f_v g_u > 0 &\Rightarrow (a + b)^2 > 0 \\ df_u + g_v > 0 &\Rightarrow d(b - a) > (a + b)^3 \\ (df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0 &\Rightarrow [d(b - a) - (a + b)^3]^2 > 4d(a + b)^4. \end{aligned} \quad (2.22)$$

Lijeve nejednakosti su uvjeti iz (2.18), a desne nejednakosti, uz $b > a$, definiraju domenu u (a, b, d) prostoru parametara koji se naziva prostor formiranja uzorka ili *Turingov*

prostor. U tom prostoru, sustav postaje nestabilan na prostorne poremećaje karakterizirane određenim valnim brojevima k . Sada ćemo pristupiti određivanju tih valnih brojeva. Za početak definiramo domenu kao $x \in \langle 0, p \rangle$, gdje je $p > 0$, a zatim nastavimo s izračunom prema formuli iz (2.9):

$$\mathbf{W}_{xx} + k^2 \mathbf{W} = 0, \quad \mathbf{W}_x = 0 \text{ za } x = 0, p. \quad (2.23)$$

Rješenje gornje obične diferencijalne jednadžbe je oblika:

$$\mathbf{W}(x) = A \cos(kx) + B \sin(kx),$$

gdje su A i B konstante. Budući da ova jednadžba zadovoljava $\mathbf{W}_x = 0$ u $x = 0$ i $x = p$, slijedi

$$0 = \mathbf{W}(0) = -A \sin(0) + B \cos(0) \Rightarrow B = 0$$

$$0 = \mathbf{W}(p) = -A \sin(kp) \Rightarrow kp = n\pi \Rightarrow k = \frac{n\pi}{p}, n \in \mathbb{Z}.$$

Sada dobivamo:

$$\mathbf{W}_n(x) = \mathbf{A}_n \cos\left(\frac{nx\pi}{p}\right), \quad n \in \mathbb{Z},$$

gdje su \mathbf{A}_n proizvoljne konstante. Svojstvene vrijednosti su diskretni valni brojevi $k = \frac{n\pi}{p}$. U skladu s uvjetima izraženima u (2.21), postoji raspon valnih brojeva unutar granica definiranih u (2.16), gdje pripadajuće svojstvene funkcije \mathbf{W}_n postaju linearno nestabilne. Sada ćemo izračunati k_1^2 i k_2^2 koristeći stabilna stanja definirana u (2.22)

$$\begin{aligned} k_1^2, k_2^2 &= \frac{\gamma}{2d} \left[(df_u + g_v) \pm \sqrt{(df_u + g_v)^2 - 4d|A|} \right] \\ &= \frac{\gamma}{2d} \left[\frac{(a+b)^3 + d(a-b)}{a+b} \pm \sqrt{\left(\frac{(a+b)^3 + d(a-b)}{a+b} \right)^2 - 4d(a+b)^2} \right] \\ &= \frac{\gamma}{2d(a+b)} \left[(a+b)^3 + d(a-b) \pm \sqrt{[(a+b)^3 + d(a-b)]^2 - 4d(a+b)^4} \right]. \end{aligned}$$

Uvodimo oznake M i R te imamo analogne nejednakosti kao u (2.16)

$$\begin{aligned} \gamma M(a, b, d) &= k_1^2 < k^2 = \left(\frac{n\pi}{p}\right)^2 < k_2^2 = \gamma R(a, b, d), \\ M(a, b, d) &= \frac{-(a+b)^3 - d(a-b) - \sqrt{[(a+b)^3 + d(a-b)]^2 - 4d(a+b)^4}}{2d(a+b)} \\ R(a, b, d) &= \frac{-(a+b)^3 - d(a-b) + \sqrt{[(a+b)^3 + d(a-b)]^2 - 4d(a+b)^4}}{2d(a+b)}. \end{aligned} \quad (2.24)$$

Primijetimo važnost γ u gornjem intervalu. Uzmimo $n = 1$ što implicira $k = \frac{\pi}{p}$, te fiksirajmo parametre a , b i d . Ako je vrijednost parametra γ dovoljno mala, tada dolazimo do zaključka da ne postoji raspon valnih brojeva k , za koje svojstvena funkcija \mathbf{W} postaje linearno nestabilna. To znači da sve komponente iz formule (2.17) eksponencijalno teže nuli, što rezultira stabilnim stacionarnim stanjem.

Prostorno heterogeno rješenje može se izraziti kao zbroj nestabilnih komponenti, definirano analogno formuli (2.17), na sljedeći način:

$$\mathbf{w}(x, t) \sim \sum_{n_1}^{n_2} \mathbf{C}_n \exp\left[\lambda\left(\frac{n^2\pi^2}{p^2}\right)t\right] \mathbf{W}_k(\mathbf{r}), \quad (2.25)$$

gdje je λ pozitivno rješenje sustava jednadžbi (2.11) s parcijalnim derivacijama iz (2.21). Parametri n_1 i n_2 su definirani kao $n_1 = \lfloor \frac{pk_1}{\pi} \rfloor$ te $n_2 = \lceil \frac{pk_2}{\pi} \rceil$, dok su \mathbf{C}_n konstante koje se određuju analizom Fourierovog niza početnih uvjeta za \mathbf{w} .

U biološkom kontekstu, početni uvjeti uključuju određenu stohastičnost, što znači da će Fourierov spektar sadržavati razne Fourierove komponente. Drugim riječima, \mathbf{C}_n će biti različite od nule. Stoga, pretpostavljamo da je parametar γ dovoljno velik kako bi osigurao postojanje dopustivih valnih brojeva unutar nestabilnog raspona k .

Promotrimo sada drugi primjer s dvodimenzionalnom domenom B definiranom s $0 < x < p$, $0 < y < q$, gdje je pravokutna granica označena s ∂B . U ovom slučaju, umjesto problema svojstvenih vrijednosti iz (2.9), imamo sljedeći:

$$\nabla^2 \mathbf{W} + k^2 \mathbf{W} = 0, \quad (\mathbf{n} \cdot \nabla) \mathbf{W} = 0 \text{ za } (x, y) \in \partial B. \quad (2.26)$$

Ovu jednadžbu rješavamo metodom separacije, pretpostavljajući rješenje u obliku $\mathbf{W}(x, y) = X(x)Y(y)$. Uvrštavanjem ovog izraza u (2.26) dobivamo:

$$X''(x)Y(y) + X(x)Y''(y) + k^2 X(x)Y(y) = 0,$$

uz rubne uvjete $X'(0) = X'(p) = 0$ i $Y'(0) = Y'(q) = 0$. Dijeljenjem s $X(x)Y(y)$ dobijemo:

$$\frac{X''(x)}{X(x)} + k^2 = \frac{Y''(y)}{Y(y)} = -\lambda.$$

Zasebno pronalazimo rješenja za X i Y , analogno kao u (2.23). Dobivamo $X(x) = A_n \cos\left(\frac{nx\pi}{p}\right)$ s $k_n = \frac{n\pi}{p}$ i $Y(y) = A_m \cos\left(\frac{my\pi}{q}\right)$ s $k_m = \frac{m\pi}{q}$, gdje su $n, m \in \mathbf{Z}$.

Konačno rješenje dobivamo uvrštavanjem ovih izraza u početnu jednadžbu (2.26)

$$\begin{aligned} \mathbf{W}_k(x, y) &= C_{n,m} \cos\left(\frac{nx\pi}{p}\right) \cos\left(\frac{my\pi}{q}\right), \quad C_{n,m} = A_n + A_m, \\ k^2 &= k_n^2 + k_m^2 = \pi^2 \left(\frac{n^2}{p^2} + \frac{m^2}{q^2} \right). \end{aligned} \quad (2.27)$$

Analogno kao i u jednodimenzionalnom problemu, uvodimo oznake M i R prema formuli (2.24). Pretpostavimo da je vrijednost parametra γ dovoljno velika kako bi raspon nestabilnih valnih brojeva sadržavao barem jedno moguće rješenje. Dvodimenzionalna rješenja $\mathbf{W}_k(x, y)$ definirana formulom (2.27) su linearno nestabilna za valne brojeve k koji se nalaze unutar nestabilnog intervala definiranog analogno prema formuli (2.24). Nestabilne komponente se izražavaju slično kao u aproksimaciji iz (2.17):

$$\begin{aligned} \gamma M(a, b, d) &= k_1^2 < k^2 = \pi^2 \left(\frac{n^2}{p^2} + \frac{m^2}{q^2} \right) < k_2^2 = \gamma R(a, b, d), \\ \mathbf{w}(x, y, t) &\sim \sum_{n,m} C_{n,m} e^{\lambda(k^2)t} \cos\left(\frac{nx\pi}{p}\right) \cos\left(\frac{my\pi}{q}\right) \end{aligned} \quad (2.28)$$

gdje je $\lambda(k^2)$ pozitivno rješenje (2.11) s parcijalnim derivacijama definiranih od f i g prema formuli (2.21). Kako vrijeme t prolazi, prostorni uzorak koji se razvija je sastavljen od komponenti iz formule (2.28).

2.3 Utjecaj veličine domene na oblikovanje uzorka

U ovom potpoglavlju istražujemo promjene u prostornoj raspodjeli populacije kada mijenjamo veličinu prostornog područja u kojem se populacija širi. Analizu temeljimo na primjeru s jednodimenzionalnom prostornom domenom iz prošlog potpoglavlja.

Prvo proučavamo slučaj smanjenja veličine domene γ do te mjere da samo jedan valni broj k ulazi u raspon nestabilnih valnih brojeva definiranih prema formuli (2.24). Tada je

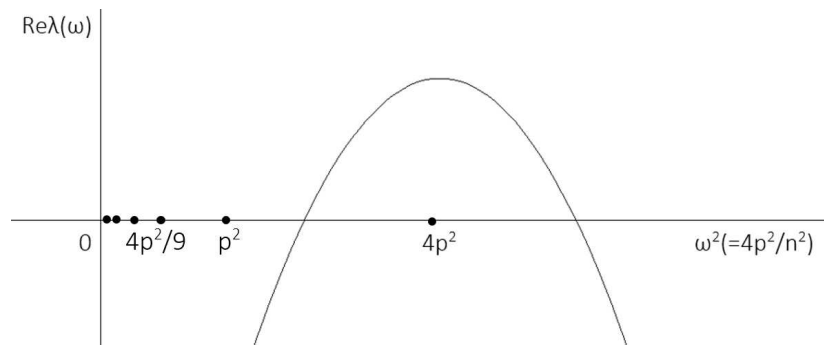
jedina nestabilna komponenta $\mathbf{W}_k = \cos\left(\frac{x\pi}{p}\right)$, a prostorno heterogeno rješenje koje dobijemo prema rezultatu u formuli (2.25) je:

$$\mathbf{w}(x, t) \sim \mathbf{C}_1 \exp\left[\lambda\left(\frac{\pi^2}{p^2}\right)t\right] \cos\left(\frac{\pi x}{p}\right),$$

gdje je λ pozitivno rješenje sustava jednadžbi (2.11) s parcijalnim derivacijama iz formule (2.21), pri čemu je $k^2 = \left(\frac{\pi}{p}\right)^2$. Sve ostale komponente opadaju eksponencijalno s vremenom. Konstanta \mathbf{C}_1 se određuje iz početnih uvjeta. Za daljnje računanje pretpostavimo da je \mathbf{C}_1 oblika $\mathbf{C}_1 = (\epsilon, \epsilon)$ za mali $\epsilon > 0$ te uzmimo \mathbf{w} kako smo definirali prema formuli (2.3). Tada slijedi:

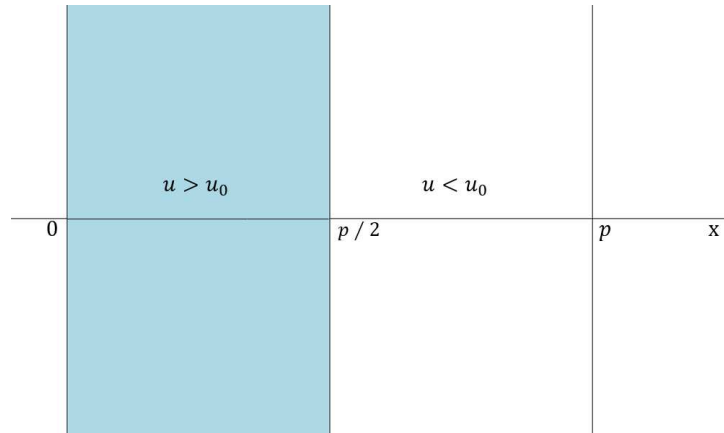
$$u(x, t) \sim u_0 + \epsilon \cdot \exp\left[\lambda\left(\frac{\pi^2}{p^2}\right)t\right] \cos\left(\frac{\pi x}{p}\right). \quad (2.29)$$

Ova nestabilna komponenta je rastuće, dominantno rješenje koje se pojavljuje kako vrijeme t raste. Ovaj uzorak je predviđen disperzijskom relacijom prikazanom na sljedećoj slici 2.8 gdje je jedna komponenta nestabilna (za $n = 1$), dok su sve ostale komponente stabilne i za njih vrijedi $\text{Re}\lambda < 0$. Podsjetimo se da je veza između frekvencije ω i valnog broja k dana izrazom $\omega = \frac{2\pi}{k}$.



Slika 2.8: Disperzijska relacija za faktor rasta $\text{Re}\lambda(\omega)$ s jednom nestabilnom komponentom (za $n = 1$)

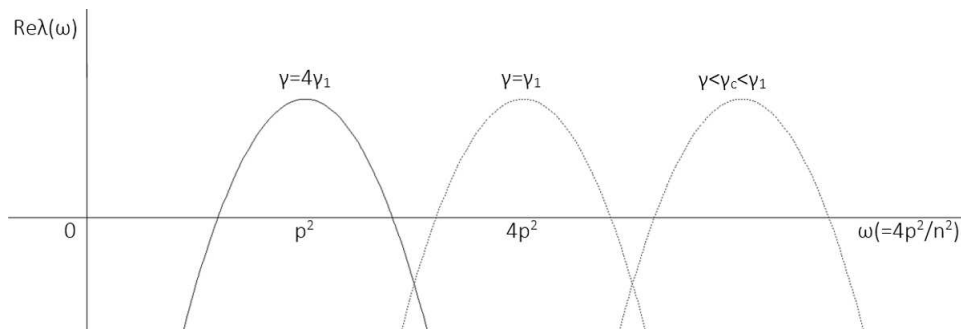
Na sljedećoj slici 2.9 prikazan je prostorni uzorak rezultata za mehanizme reakcijske difuzije. Područje obojano plavom bojom predstavlja koncentraciju iznad ravnotežne vrijednosti, dok neosjenčano područje predstavlja koncentraciju ispod ravnotežne vrijednosti. Ovaj način prikazivanja rezultata koristan je u području razvojne biologije, posebno kod problema oblikovanja uzoraka, gdje se pretpostavlja da se stanice dijele kada je koncentracija određenog morfogena iznad ili ispod određene granice.



Slika 2.9: Primjer prikazivanja rezultata prostornog uzorka

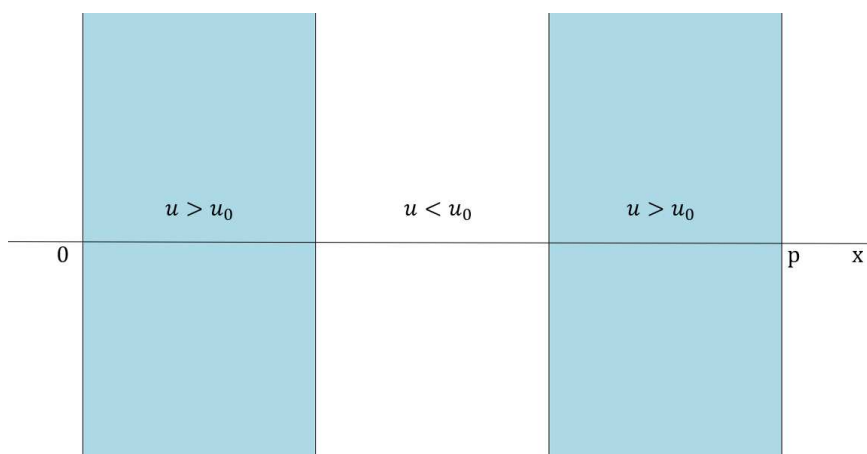
Promotrimo što se događa kada povećamo veličinu domene. Pretpostavimo da je u početku $\gamma = \gamma_1$, kao što je prikazano na slici 2.8 i dovodi do uzorka prikazanog na slici 2.9. Nakon toga, pretpostavimo da je $\gamma = 4\gamma_1$. Ovaj slučaj je ekvivalentan γ_1 s domenom koja je 4 puta veća. Disperzijska relacija za ovaj slučaj prikazana je na sljedećoj slici - to je ista disperzijska relacija kao na slici 2.8, ali pomaknuta tako da valna duljina nestabilne komponente sada iznosi $\omega = p$, odnosno $n = 2$. Kako domena raste, ona uključuje i uzorak s $n = 2$ (što je domena veća, uključuje više komponenti).

Slično tome, ako je domena dovoljno mala, na primjer $\gamma = \gamma_c$ (gdje je γ_c kritična vrijednost koja ne dopušta nikakav heterogeni uzorak), tada je odnos disperzije pomaknut udesno na sljedećoj slici pa tako neće dopustiti ni valnu duljinu s $n = 1$. U tom slučaju nema nestabilnih komponenti pa se ne može generirati prostorni uzorak.



Slika 2.10: Disperzijska relacija za $Re\lambda(\omega)$ kada je jedna komponenta nestabilna (za $n = 2$) za veličinu domene $4\gamma_1$

Sljedeća slika 2.11 prikazuje prostorni uzorak u slučaju uvećane domene, uzimajući u obzir da redoslijed plavih i bijelih pruga može biti obrnut - to ovisi o početnim uvjetima:



Slika 2.11: Prostorni uzorak

Primijetimo da, u istom dvodimenzionalnom primjeru s nestabilnim komponentama izraženim pomoću (2.29), kada fiksiramo γ , određene komponente postaju nestabilne, dok druge ostaju stabilne. Koje komponente će biti stabilne, a koje ne, ovisi o veličini domene mjerenoj duljinom p i širinom q .

Primjeri koje smo obradili su generirali uzorke u obliku pruga. Međutim, reakcijski-difuzijski sustavi, kada su u stabilnom stanju, mogu generirati širok spektar različitih prostornih oblika, poput mrlja, krugova ili složenijih struktura, ovisno o parametrima sustava. Takvi prostorni oblici se nazivaju uzorci s konačnom amplitudom, jer fluktuacije, u vrijednostima komponenti sustava, ne rastu s vremenom. Stabilno stanje znači da su ti obrasci održivi tijekom vremena, bez tendencije da gube svoj oblik.

Primjer 2.3.1. Riba zebrica

*Prisutnost karakterističnih pruga i mrlja na tijelu ribe zebrice (*Danio rerio*) predstavlja zanimljiv primjer oblikovanja uzoraka u biološkim sustavima, koji se može objasniti reakcijskom difuzijom. Ovi prepoznatljivi obrasci pružaju uvid u složene prirodne procese koji generiraju ove uzorke. Riba zebrica, popularna kao kućni ljubimac, koristi svoj pigmentni uzorak za zaštitu od predatora, kamuflažu i prepoznavanje drugih jedinki iste vrste. Njihov uzorak ostaje dinamičan u rastućim ribama te se s povećanjem veličine pojavljuju nove pruge, pri čemu se razmak između pruga uglavnom održava konstantnim.*

Zanimljivo je da su genetske mutacije u genu leopard povezane s promjenom pigmentnog uzorka kod ovih riba. Umjesto pruga, ribice s mutacijama u genu leopard razvijaju mrlje na svom tijelu. Detaljne vizualizacije utjecaja tog gena mogu se pronaći u [2].

Ovaj primjer odgovara sljedećem matematičkom modelu:

$$\begin{aligned}u_t &= au - bv + c - eu + \nabla^2 u, \\v_t &= fu - g - hv + d\nabla^2 v, \\0 &\leq x, y \leq P.\end{aligned}$$

Model predstavlja sustav s dvije kemijske tvari, označene s u i v , koji se odvija u dvodimenzionalnom prostoru s ograničenom prostornom domenom. Konstante a, b, c, e, f, g, h određuju kinetiku reakcija, dok parametar d predstavlja difuzijsku stopu.

Dvodimenzionalni uzorak, koji se generira prema gornjim jednadžbama, vrlo je osjetljiv na promjene u parametrima koje uzrokuju mutacije. Za određivanje koji parametar najbolje modelira obrasce nastale mutacijom gena leopard, provode se simulacije s postupnim promjenama parametara. Kako bi se uzelo u obzir rast kože riba, postupno se povećava veličina prostorne domene. Detaljniji prikaz simulacija i njihovih rezultata moguće je pronaći u [2].

2.4 Učinak promjene parametara na formiranje prostornih uzoraka

U prethodnim potpoglavljima, analizirali smo reakcijsko-difuzijske sustave i njihovu sposobnost generiranja prostornih uzoraka. Sada ćemo istražiti kako promjene parametara u tim sustavima utječu na formiranje uzoraka.

U našem modelu, parametri a, b i d igraju ključnu ulogu u određivanju prostornih uzoraka. Uvjeti za generiranje uzoraka izraženi su sustavom nejednadžbi iz (2.22). Međutim, ovi izrazi mogu biti algebarski neuredni i teški za rješavanje. Kako bismo olakšali analizu, ideja je da stacionarno stanje (u_0, v_0) izrazimo u ovisnosti o parametru a i početnoj vrijednosti u_0 , za $u_0 > 0$. Novo stacionarno stanje dobivamo sređivanjem izraza za stacionarno stanje iz (2.20):

$$b = u_0 - a, \quad v_0 = \frac{u_0 - a}{u_0^2}.$$

Računamo elemente matrice stabilnosti uvrštavajući b u (2.21):

$$\begin{aligned}f_u &= \frac{u_0 - 2a}{a + u_0 - a} = 1 - \frac{2a}{u_0}, & f_v &= (a + u_0 - a)^2 = u_0^2, \\g_u &= \frac{-2u_0 + 2a}{a + u_0 - a} = \frac{-2(u_0 - a)}{u_0}, & g_v &= -(a + u_0 - a)^2 = -u_0^2.\end{aligned}$$

Sada ćemo izraziti uvjete za nestabilnost uzrokovanu difuzijom definiranom s (2.18) kao nejednakosti izražene preko parametra u_0 . Prvi uvjet nam daje sljedeće izraze:

$$\begin{aligned} f_u + g_v < 0 &\Rightarrow a - \frac{2a}{u_0} - u_0^2 \Rightarrow a > \frac{u_0(1 - u_0^2)}{2} \\ b = u_0 - a &> \frac{u_0(1 + u_0^2)}{2} \Rightarrow b = \frac{u_0(1 + u_0^2)}{2}. \end{aligned} \quad (2.30)$$

U posljednjem redu, nejednakost je zamijenjena jednakošću kako bismo dobili graničnu krivulju. Na isti način pristupimo i ostalim uvjetima. Drugi uvjet je automatski zadovoljen:

$$f_u g_v - f_v g_u > 0 \Rightarrow u_0^2 > 0.$$

Treći uvjet zahtijeva sljedeće:

$$\begin{aligned} df_u + g_v > 0 &\Rightarrow \frac{d(u_0 - 2a)}{u_0} + u_0 > 0 \Rightarrow a < \frac{u_0(d - u_0^2)}{2d}, \\ b = u_0 - a &> \frac{u_0(d + u_0^2)}{2d} \Rightarrow b = \frac{u_0(d + u_0^2)}{2d}. \end{aligned} \quad (2.31)$$

Sredimo i četvrti uvjet:

$$\begin{aligned} (df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) &> 0 \\ \Rightarrow [u_0(d - u_0^2) - 2da]^2 - 4du_0^4 &> 0 \\ \Rightarrow 4a^2 d^2 - 4adu_0(d - u_0^2) + [u_0^2(d - u_0^2)^2 - 4du_0^2] &> 0. \end{aligned}$$

Rješavajući tu kvadratnu nejednakost, dobivamo:

$$a < \frac{u_0}{2} \left(1 - \frac{2u_0}{\sqrt{d}} - \frac{u_0^2}{d} \right) \quad \text{ili} \quad a > \frac{u_0}{2} \left(1 + \frac{2u_0}{\sqrt{d}} - \frac{u_0^2}{d} \right).$$

Ove dvije nejednakosti rezultiraju dvjema graničnim krivuljama:

$$\begin{aligned} a = \frac{u_0}{2} \left(1 - \frac{2u_0}{\sqrt{d}} - \frac{u_0^2}{d} \right), \quad b = u_0 - a = \frac{u_0}{2} \left(1 + \frac{2u_0}{\sqrt{d}} + \frac{u_0^2}{d} \right) \\ a = \frac{u_0}{2} \left(1 + \frac{2u_0}{\sqrt{d}} - \frac{u_0^2}{d} \right), \quad b = u_0 - a = \frac{u_0}{2} \left(1 - \frac{2u_0}{\sqrt{d}} + \frac{u_0^2}{d} \right). \end{aligned} \quad (2.32)$$

Granične krivulje i ograničena domena, definirane parametarski pomoću izraza (2.30) do (2.32), određuju prostor parametara, poznat kao *Turingov prostor*. U tom prostoru stabilno stanje može biti difuzijski viđeno kao nestabilno. Drugim riječima, stabilno stanje,

koje bi samo po sebi bilo stabilno u izolaciji, postaje nestabilno kada se uzmu u obzir prostorne interakcije što dovodi do formiranja prostornih oblika.

Prethodno smo utvrdili da su f_u i g_v suprotnih predznaka pa prema prvom i trećem uvjetu iz izraza (2.22) slijedi $b > a$ te tako $d > 1$.

Pretpostavimo da u_0 poprima niz pozitivnih vrijednosti pa izračunajmo a i b za zadani d . Primijetimo da ako prvi uvjet izraza (2.32) vrijedi, tada je automatski zadovoljen i uvjet iz (2.31), zbog pretpostavke $u_0 > 0$. To možemo zapisati kao:

$$a < \frac{u_0}{2} \left(1 - \frac{2u_0}{\sqrt{d}} - \frac{u_0^2}{d} \right) < \frac{u_0}{2} \left(1 - \frac{u_0^2}{d} \right) = \frac{u_0(d - u_0^2)}{2d}.$$

Također, budući da je $d > 1$, vrijedi:

$$\frac{u_0(d - u_0^2)}{2d} > \frac{1}{2}u_0(1 - u_0^2).$$

Stoga krivulja definirana pomoću (2.30) leži ispod krivulje definirane izrazom (2.31). Ako koristimo prvu krivulju iz (2.32), dobivamo prikladnu domenu. Nadalje, budući da vrijedi:

$$\frac{u_0(d - u_0^2)}{2d} < \frac{u_0}{2} \left(1 + \frac{2u_0}{\sqrt{d}} - \frac{u_0^2}{d} \right),$$

nije moguće pronaći domenu koja zadovoljava uvjet (2.31) i drugu krivulju iz izraza (2.32).

Konačno, za rješavanje ovog problema potrebne su nam samo dvije parametarske krivulje koje smo definirali pomoću (2.30) i prve krivulje iz formula (2.32). Turingov prostor je definiran na sljedeći način:

$$\begin{aligned} a &> \frac{1}{2}u_0(1 - u_0^2), & b &= \frac{1}{2}u_0(1 + u_0^2), \\ a &< \frac{u_0}{2} \left(1 - \frac{2u_0}{\sqrt{d}} - \frac{u_0^2}{d} \right), & b &= \frac{u_0}{2} \left(1 + \frac{2u_0}{\sqrt{d}} + \frac{u_0^2}{d} \right). \end{aligned}$$

Za $d = 1$, gornje krivulje dovode do kontradikcije, što znači da za $d = 1$ ne postoji Turingov prostor. Za $d > 1$, Turingov prostor počinje rasti kada je d veće od kritične vrijednosti d_c , gdje dvije plohe u prostoru (a, b, d) definiraju taj prostor. Međutim, čak i ako su a i b unutar Turingovog prostora za dani $d > 1$, to ne garantira generiranje prostornih uzoraka zbog važnosti veličine i geometrije domene. Ovisno o veličini γ i stvarnoj prostornoj domeni, nestabilne svojstvene funkcije ili komponente mogu biti bez dopuštenog rješenja.

Primjećujemo da je u stvaranju uzoraka ključno usklađivanje više faktora i prilagođavanje parametara. Promjena jednog od tih parametara može rezultirati prelaskom iz jednog načina formiranja uzorka u drugi.

Dakle, disperzijski odnos za opći reakcijski sustav (2.1) dobiva se rješavanjem jednadžbe $\lambda(k^2)$ iz (2.11). Način na koji provjeravamo postojanje nestabilnih prostornih komponenti je analizirajući ima li funkcija $h(k^2)$ iz (2.11) negativna rješenja za $k^2 \neq 0$. Ove situacije smo imali prikazane na slici 2.5. Funkcija $h(k^2)$, koja se bazira na derivacijama funkcija f i g u stabilnom stanju (u_0, v_0) , kvadratna je u parametru k^2 . Točka k_{min} označava mjesto gdje se postiže minimum funkcije $h(k^2)$, što ujedno odgovara točki gdje se postiže maksimum od $\text{Re}\lambda$. Tako je najveći faktor rasta neke komponente jednak $e^{\lambda(k_{min}^2)t}$. Izrazi za h_{min} i k_{min} dani su na sljedeći način:

$$\begin{aligned} h_{min} &= h(k_{min}^2) = -\frac{\gamma^2}{4} \left[df_u^2 + \frac{g_v^2}{d} - 2(f_u g_v - 2f_v g_u) \right], \\ k_{min}^2 &= \gamma \frac{df_u + g_v}{2d}. \end{aligned} \quad (2.33)$$

Točka između prostorno stabilnih i nestabilnih komponenti javlja se kada je $h_{min} = 0$. U tom slučaju postoji kritični valni broj $k_c = k_{min}$. U slučaju konačnih domena, odabirom širine intervala nestabilnih valnih brojeva, možemo izolirati određenu komponentu i učiniti je stabilnom ili nestabilnom. Pretpostavimo $d = d_c + \epsilon$, gdje je $0 < \epsilon \ll 1$, uz fiksne kinetičke parametre. Iz izraza za k_{min} slijedi:

$$\gamma \approx \frac{2d_c k^2}{d_c f_u + g_v}.$$

Variranjem parametra γ možemo izolirati bilo koju komponentu kojoj želimo promijeniti stabilnost. Pretpostavimo da su γ i kinetički parametri fiksni i neka vrijednost parametra d raste od svoje granične vrijednosti d_c . Kada pustimo $d \rightarrow \infty$ iz (2.33), slijedi $h_{min} \rightarrow -\infty$ jer prvi član $-\frac{\gamma^2 df_u^2}{4} \rightarrow -\infty$ što dovodi do $\text{Re}\lambda \rightarrow \infty$ i $\lambda \rightarrow \infty$. Promatramo sada kako izgleda interval nestabilnih valnih brojeva, koji smo izrazili u (2.16) pa puštanjem $d \rightarrow \infty$ dobivamo:

$$k_1^2 \sim 0, \quad k_2^2 \sim \gamma f_u.$$

Svaki par parametara (d, γ) određuje jedinstvenu parabolu $h(k^2)$, koju smo definirali u izrazu (2.11), i s njom se određuje skup nestabilnih komponenti. Možemo stoga podijeliti ravninu (d, γ) na područja u kojima su određene komponente ili skupine komponenti difuzijski nestabilne. Kada postoji više nestabilnih komponenti, zbog oblika disperzijske relacije, jasno postoji komponenta s najvećom brzinom rasta jer postoji maksimum $\text{Re}\lambda$, što je vidljivo na slici 2.6. Prostor (d, γ) je samo jedan od relevantnih prostora za razmatranje, a važna upotreba ovakvih prostora je mjera otpornosti na slučajne varijacije parametara. U procjeni osjetljivosti modela uzimamo u obzir i veličinu i oblik Turingovog prostora koji uključuje sve kinetičke parametre.

Poglavlje 3

Proširenje modela reakcijske difuzije

U ovom poglavlju analiziramo model reakcijske difuzije s jednom vrstom te ga proširujemo kako bismo istražili dodatne elemente koji mogu utjecati na oblikovanje uzorka. Proučit ćemo promjene u rezultatima kada mijenjamo rubne uvjete i kritičnu veličinu domene. Kroz primjer ćemo ilustrirati kako ove promjene utječu na prostornu raspodjelu populacije.

3.1 Reakcijska-difuzija s jednom vrstom

U prethodnom poglavlju smo vidjeli da, ako je veličina domene nedovoljno velika, odnosno ako je vrijednost parametra γ premalena, modeli reakcijske difuzije s rubnim uvjetima nultog toka ne mogu generirati prostorne uzorke. Uvjeti nultog toka impliciraju da je domena zatvorena na vanjski utjecaj. Sada ćemo analizirati jednadžbu reakcijske difuzije jedne reakcije koja je u obliku:

$$u_t = f(u) + D\nabla^2 u. \quad (3.1)$$

Varijablu u možemo zamisliti kao gustoću naseljenosti vrste, dok $f(u)$ opisuje dinamiku vrste. Pretpostavimo da vrijedi $f(0) = 0$, $f'(0) \neq 0$ i $f(u_i) = 0$ za $i = 1, 2, \dots, k$, gdje je k broj stabilnih stanja. Koeficijent difuzije D predstavlja mjeru rasprostranjenosti vrste.

Započnimo analizu jednodimenzionalne domene $x \in \langle 0, L \rangle$, uz $k = 3$ i uvjete nultog toka $u(0, t) = u(L, t) = 0$. Matematički problem koji razmatramo je sljedeći:

$$\begin{aligned} u_t &= f(u) + Du_{xx}, \\ u(0, t) &= u(L, t) = 0, \quad u(x, 0) = u_0(x), \\ f(0) &= 0, \quad f'(0) > 0, \quad f(u_2) = 0, \quad f'(u_2) > 0, \\ f(u_i) &= 0, \quad f'(u_i) < 0, \quad i = 1, 3, \end{aligned} \quad (3.2)$$

gdje je u_0 početna distribucija populacije.

Za početak pokažimo da su prostorni uzorci održivi u ovom modelu.

U prostorno homogenom slučaju, stanja $u = 0$ i $u = u_2$ su nestabilna, dok su $u = u_1$ i $u = u_3$ stabilna. Ako pretpostavimo da nema difuzije, vrijednost u će konvergirati prema jednom od stabilnih stanja, ovisno o početnim uvjetima. Međutim, u prostornoj situaciji, kad je difuzija prisutna, očekujemo da će vrijednost u rasti od $u = 0$, osim na granicama domene, to znači da postoji promjena vrijednosti prema rubnim točkama. Difuzija uzrokuje širenje populacije iz unutrašnjosti domene prema vani, što rezultira gubitkom vrijednosti u kroz granice domene. Dakle, za male vrijednosti u djeluju dva suprotstavljena efekta: rast uzrokovan dinamikom i gubitak vrijednosti na granicama. Za početak, linearizirajmo sustav oko $u = 0$:

$$\begin{aligned} u_t &= f'(0)u + Du_{xx}, \\ u(0, t) &= u(L, t) = 0, \quad u(x, 0) = u_0(x). \end{aligned} \quad (3.3)$$

Za rješavanje ove zadaće koristit ćemo metodu separacije varijabli. Pretpostavimo da se rješenje može izraziti u obliku $u(x, t) = X(x)T(t)$, te ga supstituirajmo u originalnu jednadžbu:

$$XT' = f'(0)XT + DX''T.$$

Podijelimo jednadžbu s XT :

$$\frac{T'}{T} - f'(0) = D \frac{X''}{X} = -\lambda.$$

Riješimo pridruženu diferencijalnu jednadžbu za $X(x)$:

$$X'' + \lambda X = 0, \quad X(0) = X(L) = 0 \Rightarrow X(x) = A \cos\left(\sqrt{\frac{\lambda}{D}}x\right) + B \sin\left(\sqrt{\frac{\lambda}{D}}x\right)$$

gdje su A i B konstante. Uvrstimo sada početne uvjete:

$$0 = X(0) = A \cos(0) + B \sin(0) \Rightarrow A = 0,$$

$$0 = X(L) = B \sin\left(\sqrt{\frac{\lambda}{D}}L\right) \Rightarrow \lambda = D \left(\frac{n\pi}{L}\right)^2.$$

Dobivamo rješenje za X u obliku:

$$X_n(x) = \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right), \quad n \in \mathbb{Z}.$$

Riješimo sada za $T(t)$:

$$T' + (\lambda - f'(0))T = 0 \Rightarrow T(t) = e^{(f'(0) - \lambda)t}.$$

Rješenje dobivamo linearnom kombinacijom rješenja za $X(x)$ i $T(t)$:

$$u(x, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{\left[f'(0) - D\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2\right]t} \sin\left(\frac{n\pi x}{L}\right).$$

Koeficijenti A_n se određuju iz početnih uvjeta $u_0(x)$. Iz rješenja možemo primijetiti da je dominantna komponenta ona s najvećim λ , koja se postiže kada je $n = 1$, jer vrijedi:

$$\exp\left[f'(0) - D\left(\frac{n\pi}{L}\right)^2\right]t < \exp\left[f'(0) - D\left(\frac{\pi}{L}\right)^2\right]t, \quad \forall n \geq 2.$$

Ako dominantna komponenta teži prema 0 pri $t \rightarrow \infty$, tada sve ostale komponente također teže prema 0. Iz toga slijedi uvjet za linearnu stabilnost za $u = 0$:

$$f'(0) - D\left(\frac{\pi}{L}\right)^2 < 0 \Rightarrow L < L_c := \pi \sqrt{\frac{D}{f'(0)}}. \quad (3.4)$$

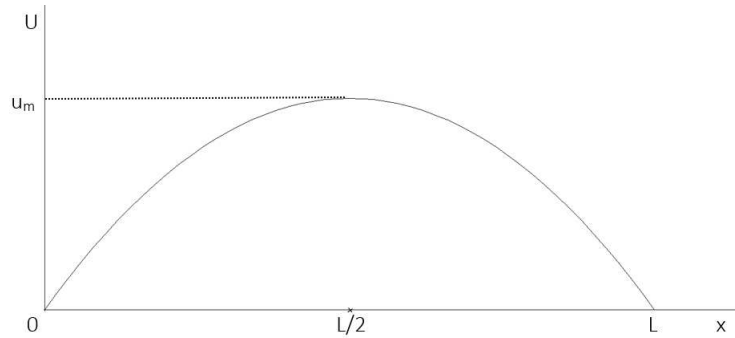
Dakle, ako je veličina domene L manja od kritične veličine domene L_c , i ako $t \rightarrow \infty$, slijedi $u \rightarrow 0$ i ne razvija se prostorni uzorak. S druge strane, kako koeficijent difuzije D raste, kritična veličina domene L_c također raste, što je u skladu s promatranjem da se širenje populacije izvan domene povećava s povećanjem koeficijenta D .

Promotrimo sada što se događa kada L raste tako da vrijedi $L > L_c$. Tada $u = 0$ postaje nestabilan i prva komponenta od u (kada u iz jednadžbe 3.4 računamo za $n = 1$), koja je jednaka $a_1 \exp\left[f'(0) - D\left(\frac{\pi}{L}\right)^2\right]t \sin\left(\frac{\pi x}{L}\right)$, raste kako vrijeme t prolazi. Nelinearni učinci pridonose stvaranju prostorno nehomogenih rješenja koja evoluiraju prema ravnotežnom stanju $U(x)$ koje je iz izraza (3.5) određeno pomoću:

$$DU'' + f(U) = 0, \quad U(0) = U(L) = 0, \quad (3.5)$$

gdje smo U derivirali po x . Budući da je $f(U)$ nelinearan, nemamo eksplicitno rješenje za U .

Iz prostorne simetrije u jednadžbama (3.2) i (3.5) zamjenom x s $-x$ se ništa ne promijeni. Iz rubnih uvjeta možemo naslutiti da će rješenja biti simetrična u odnosu na središte $x = \frac{L}{2}$. S obzirom na to da je vrijednost U , na granicama, jednaka nuli pretpostavljamo da se postiže maksimum u središnjoj točki $x = \frac{L}{2}$. U toj točki mora vrijediti $U' = 0$. Na sljedećoj slici 3.1 je ilustriran ovaj slučaj.


 Slika 3.1: Graf izraza iz (3.2) uz $L > L_c$

Pomnožimo jednadžbu (3.5) s U' te integrirajmo po x u granicama domene:

$$\frac{1}{2}DU'^2 + F(U) = F(u_{max}), \quad F(U) = \int_0^U f(s)ds. \quad (3.6)$$

Kada vrijedi $U' = 0$, tada je $U = u_{max}$. Zamjenimo x s $x - \frac{L}{2}$ kako bi dobili $U'(0) = 0$ i $U(0) = u_{max}$ za gornju granicu integracije, a za donju stavimo $U(x)$. Korjenovanjem prve jednadžbe iz (3.6) i integriranjem dobijemo:

$$\left(\frac{D}{2}\right)^2 \frac{dU}{dx} = \sqrt{F(u_{max}) - F(U)}.$$

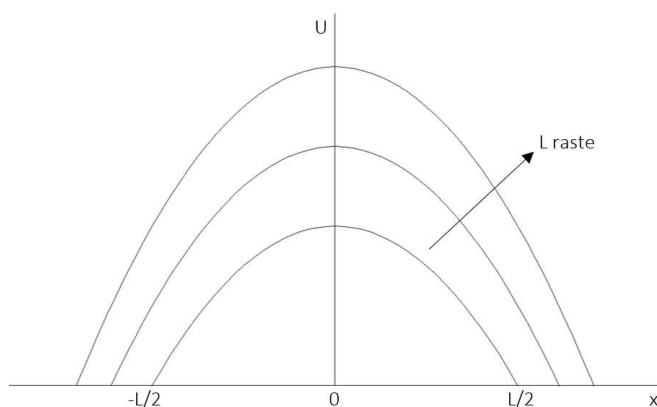
Jednadžbu pomnožimo s $\frac{dx}{dU} [F(u_{max}) - F(w)]^{-\frac{1}{2}}$ te integriramo kako bi dobili:

$$|x| = \left(\frac{D}{2}\right)^2 \int_{U(x)}^{u_{max}} [F(u_{max}) - F(w)]^{-\frac{1}{2}} dw.$$

Apsolutnu vrijednost $|x|$ koristimo kako bismo obuhvatili oba kraka funkcije $U(x)$ za $x < 0$ i $x > 0$. Na ovaj način dobivamo implicitno rješenje za $U(x)$. Izračunajmo sada veličinu L uvrštavanjem $x = \pm \frac{L}{2}$ za koje vrijedi $U = 0$, iz pomaknutih rubnih uvijeta

$$L = \sqrt{2D} \int_0^{u_{max}} [F(u_{max}) - F(w)]^{-\frac{1}{2}} dw \Rightarrow u_{max} = u_{max}(L).$$

Implicitno, u_{max} se može izraziti kao funkcija od L . Primjetimo da u_{max} raste s porastom L . Shematski prikaz rješenja za $U(x)$ s gornjom supstitucijom je ilustriran na sljedećem grafu 3.2.



Slika 3.2: Stacionarna stanja s ishodištem u točki simetrije gdje je $U = u_{max}$ i $U_x = 0$

Primjer 3.1.1. Kanadski smrekov moljac

Kanadski smrekov moljac je insekt koji napada smrekove i četinarske šume. Hrani se iglicama i izdanjcima smreke, što može uzrokovati ozbiljna oštećenja i gubitak lišća na drveću. Ovaj štetnik je posebno problematičan jer se populacija moljaca može brzo povećavati, uzrokujući velike štete na smrekovim šumama. Napadnute smreke mogu pokazivati žute ili smeđe iglice, sušenje grana i općenito oslabljen rast. Napadi ovog štetnika mogu biti destruktivni za smrekove šume i utjecati na njihovu vitalnost i dugoročni opstanak. Rast populacije moljaca kontroliraju predatori, prije svega ptice. Postoji granična količina smrekovih moljaca ispod koje će ptice radije potražiti hranu negdje drugdje, dok s većim brojem insekata dolazi i do povećanja broja grabežljivaca.

U ovom primjeru je dinamika populacije f izražena na sljedeći način:

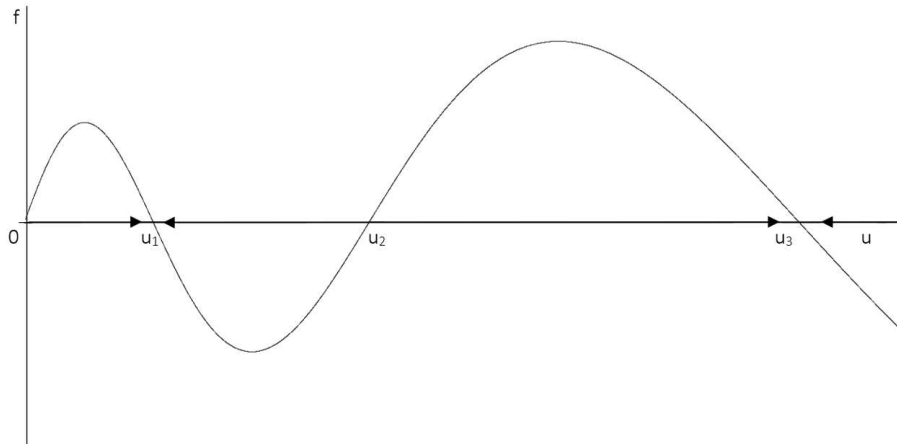
$$f(u) = ru \left(1 - \frac{u}{q} \right) - \frac{u^2}{1 + u^2}.$$

Kada taj izraz uvrstimo u formulu (3.2), dobivamo

$$u_t = f(u) + Du_{xx} = ru \left(1 - \frac{u}{q} \right) - \frac{u^2}{1 + u^2} + Du_{xx}, \quad (3.7)$$

gdje r predstavlja omjer brzine kojom se nove jedinice smrekovog moljca rađaju u populaciji i intenziteta grabežljivosti, a q je proporcionalan nosivosti koja je povezana s određenim ekološkim uvjetima, kao što je dostupnost hrane.

Dinamika populacije $f(u)$ je skicirana na sljedećoj slici 3.3. Za $f(u)$ smo uzeli, kao i prije, s $k = 3$ pozitivna stacionarna stanja u_1 , u_2 i u_3 , gdje je u_2 linearno nestabilno, a u_1 i u_3 su linearno stabilna.

Slika 3.3: Dinamika $f(u)$ smrekovog moljca definirana prema (3.7)

3.2 Određivanje kritičnih veličina domene

S ekološkog stajališta, važno je znati kritičnu veličinu domene koja omogućuje populaciji da se nalazi u fazi epidemije. To je minimalna površina potrebna za postizanje maksimalnog broja jedinki u populaciji. Kritična veličina domene, označena kao L_0 , ukazuje na minimalne uvjete potrebne za održavanje stabilne populacije ili poticanje širenja populacije. U nastavku ćemo izračunati vrijednost L_0 .

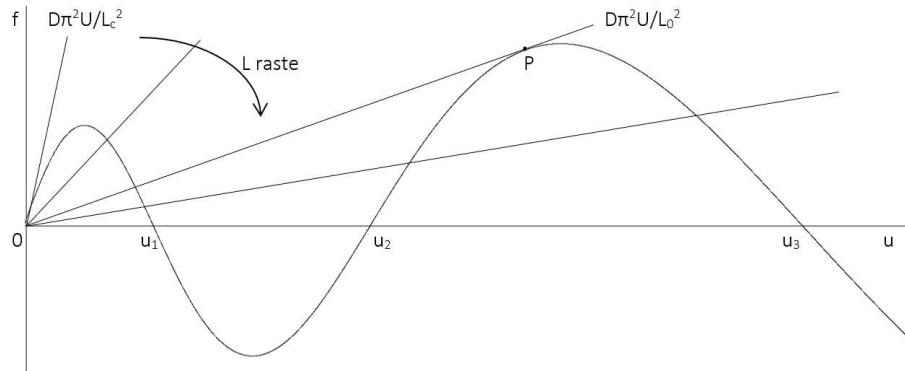
Problem stacionarnog stanja smo definirali s (3.5). Uvedimo supstituciju $x \rightarrow \frac{x}{L}$ kako bi domena bila $x \in \langle 0, 1 \rangle$. Tada slijedi

$$DU'' + L^2 f(U) = 0, \quad U(0) = U(1) = 0. \quad (3.8)$$

Na slici 3.1 oblik rješenja podsjeća na sinus. Uz prilagodbu da vrijedi $x \in \langle 0, 1 \rangle$ rješenje je oblika $\sin(\pi x)$. Iz ovog slijedi $U'' \approx -\pi^2 U$ pa iz (3.8) dobivamo:

$$-D\pi^2 U + L^2 f(U) \approx 0 \Rightarrow \frac{D\pi^2 U}{L^2} \approx f(U) \quad (3.9)$$

Promotrimo sljedeću sliku 3.4 gdje je dinamika opisana s $f(U)$.



Slika 3.4: Približni analitički postupak za određivanje kritičnih veličina domene L_c i L_0

Nas zanima vrijednost L tako da jednačba (3.9) ima tri rješenja za U . To se događa kada je na slici $L > L_0$. Za fiksni koeficijent disperzije D , primjećujemo da rješenja U osciliraju s L . Kada se L povećava od $L \approx 0$, dolazimo do prvog kritičnog L , L_c , koji se postiže kada se presjeku krivulje $\frac{D\pi^2 U}{L^2}$ i krivulje $f(U)$. Vrijednost L_c može se izračunati iz $\frac{D\pi^2}{L^2} = f'(0)$, kako je prikazano u (3.4).

Kako L dalje raste, dolazi do pojave druge kritične veličine, L_0 . To se događa kada je tangenta na krivulji $f(U)$ jednaka $\frac{D\pi^2 U}{L^2}$. Jednostavno rečeno, rješenje je dobiveno iz jednačbe $\frac{D\pi^2 U}{L^2} = f(U)$, koja ima dva pozitivna rješenja za U .

3.3 Uloga vanjskih čimbenika u prostornoj raspodjeli

U ovom potpoglavlju ćemo se detaljnije posvetiti problemu reakcijsko-difuzijske jednačbe u prisutnosti vanjske domene koja nije potpuno neprijateljska. U takvim scenarijima, pretpostavit ćemo postojanje prevladavajućeg vjetra kao relevantnog vanjskog čimbenika, budući da je uvjet $u = 0$, na granicama, previše restriktivan.

Radi jednostavnosti, pretpostavimo da je dvodimenzionalna domena A pravokutna pa definiramo $0 \leq x \leq a$, $0 \leq y \leq b$ te površinu označimo s P . Započnimo s potpuno neprijateljskim problemom, po uzoru na (3.1):

$$u_t = f(u) + D \left(\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial y^2} \right),$$

$$u = 0 \text{ za } (x, y) \in \partial A.$$

Rješavamo analogno kao za (3.2). Za male u lineariziramo oko $u = 0$ i dobivamo:

$$\begin{aligned} u_t &= f'(0)u + D(u_{xx} + u_{yy}) \\ u &= 0 \quad \text{za } (x, y) \in A. \end{aligned}$$

Pretpostavimo da se rješenje može izraziti u obliku $u(x, y, t) = X(x)Y(y)T(t)$ te to rješenje uvrštavamo u gornju jednadžbu. Primjenjujući isti postupak kao i kod (3.3), dolazimo do pojedinačnih rješenja:

$$\begin{aligned} X(x) &= C \sin\left(\frac{n\pi x}{a}\right) \\ Y(y) &= D \sin\left(\frac{m\pi y}{b}\right) \\ T(t) &= E e^{-\lambda t}. \end{aligned}$$

Konačno rješenje je linearna kombinacija pojedinačnih rješenja

$$U(x, y, t) = \sum_{m,n} a_{m,n} \exp\left\{\left[f'(0) - D\pi^2\left(\frac{n^2}{a^2} + \frac{m^2}{b^2}\right)\right]t\right\} \sin\left(\frac{n\pi x}{a}\right) + \sin\left(\frac{m\pi y}{b}\right),$$

gdje je $\lambda_{m,n} = \lambda_m + \lambda_n = \left(\frac{n^2}{a^2} + \frac{m^2}{b^2}\right)$.

Kritična veličina domene može se odrediti kombinacijom parametara a i b tako da izjednačimo izraz unutar eksponencijalne funkcije, uz t i $n = m = 1$, s nulom:

$$\frac{a^2 b^2}{a^2 + b^2} = \frac{D\pi^2}{f'(0)}.$$

Iz nejednakosti $a^2 + b^2 > 2ab = P$ slijedi procjena za postojanje prostornog uzorka:

$$\frac{2D\pi^2}{f'(0)} = \frac{2a^2 b^2}{a^2 + b^2} < P. \quad (3.10)$$

U svim reakcijsko-difuzijskim jednadžbama koje smo dosad razmatrali, prostorni obrasci koje smo dobili imaju samo jedan maksimum. S potpuno neprijateljskim rubnim uvjetima, to su jedini tipovi uzoraka koji se mogu generirati. Sada, pretpostavimo da postoji konstantan prevladavajući vjetar \mathbf{w} koji doprinosi transportnom toku $(\mathbf{w} \cdot \nabla)u$ u jednadžbi kontinuiteta za populaciju $u(\mathbf{r}, t)$. Pretpostavimo također da vanjska okolina nije potpuno neprijateljska. Odgovarajući granični uvjeti su sljedeći

$$(\mathbf{n} \cdot \nabla)u + hu = 0, \quad \mathbf{r} \in \partial A, \quad (3.11)$$

gdje je \mathbf{n} jedinična normala na granicu domene ∂A , a parametar h predstavlja mjeru neprijateljstva. Vrijednost $h = \infty$ označava potpuno neprijateljsku okolinu, dok $h = 0$ implicira rubne uvjete nultog toka. Uz rubne uvjete (3.11) i početnu distribuciju $u(\mathbf{r}, 0)$ matematički problem je formuliran kao:

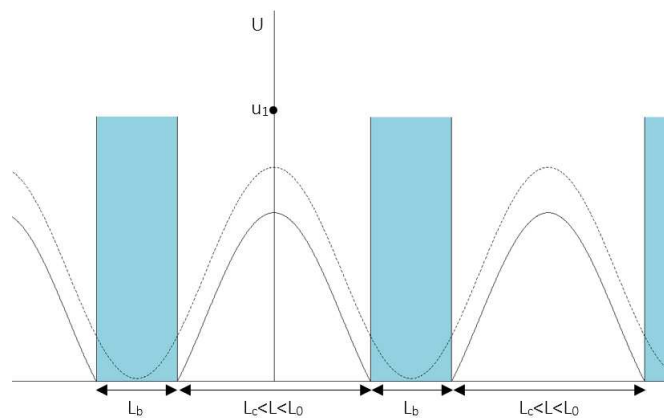
$$u_t + (\mathbf{w} \cdot \nabla)u = f(u) + D\nabla^2 u.$$

Iako nećemo detaljno razmatrati rješenja ovih jednažbi, koristit ćemo primjer kako bismo ilustrirali intuitivni uvid u neke njihove osobine ili svojstva.

Razmotrimo sada problem suzbijanja insekata štetnika, poput smrekovog moljca. Dobra strategija kontrole bi bila održavanje populacije na određenoj razini, kako bi se spriječio prekomjeren rast. Međutim, ovakva kontrola populacije putem dinamičkih parametara r i q nije uvijek ekološki izvediva. S druge strane, kada se fokusiramo na prostornu dimenziju problema, postoji dodatna mogućnost održavanja štetnika unutar prihvatljivih granica tako da se kontrolira veličina njihovih prostornih domena. Ovakva strategija sprječava populacije da prelaze u fazu intenzivnog razmnožavanja.

Iako su prethodni argumenti predstavljeni za jednodimenzionalnu situaciju, vrijede i za složenije dvodimenzionalne domene.

Promotrimo sliku 3.4. Ako bismo prostornu regiju podijelili na zone veličine $L < L_0$, vrijedilo bi da je maksimalna vrijednost u_{max} uvijek manja od u_1 , koja je ciljane populacijska razina koju želimo održavati kako bi se kontrolirao broj štetnika. Moguća strategija za takvo što je raspršivanje segmenata u trakama kako bi se održala veličina neprskane domene L da bude manja od L_0 , kako je prikazano na sljedećoj slici 3.5. Plave linije koje dijele neprskana područja, označavaju granice prema potpuno neprijateljskom vanjskom okruženju.



Slika 3.5: Strategija kontrole za suzbijanje insekata.

U stvarnom svijetu nije izvedivo uništiti sve štetnike koji izlaze iz neprskanog područja, stoga je realniji model onaj s rubnim uvjetima (3.10), gdje neki insekti mogu preživjeti izvan tretiranog područja, pa je ova isprekidana linija na gornjem grafu situacija kakva bude u praksi. L_b je kritična širina "prekida" insekata koja mora biti takva da količina insekata koja difundira iz susjednih netretiranih područja ne bude dovoljna da pokrene širenje insekata kroz prekid.

Iako smo se usredotočili na problem smrekovih moljaca, tehnike i strategije kontrole mogu se primijeniti i na druge štetne insekte. Područje raspršivanja insekata predstavlja važne ekološke probleme, kao što je provođenje zaprašivanja komaraca, što se provodi u Hrvatskoj u periodu visokih temperatura, radi očuvanja zdravlja ljudi i životinja ili kontrola epidemije bolesti kao što je Covid-19 ili bjesnoća.

Bibliografija

- [1] *Pexels - Free Stock Photos & Videos*, <https://www.pexels.com/>.
- [2] Ryota Asai, Eisuke Taguchi, Yasuko Kume, Masataka Saito i Shigeru Kondo, *Zebrafish leopard gene as a component of the putative reaction-diffusion system*, *Mechanisms of Development* **89** (1999), br. 1-2, 87–92.
- [3] Leah Edelstein-Keshet, *Mathematical Models in Biology*, Society for Industrial and Applied Mathematics (SIAM), 2005.
- [4] Ilja Gogić, Pavle Pavle Pandžić i Josip Tambača, *Diferencijalni račun funkcija više varijabli*, Matematički odsjek, PMF, 2021.
- [5] Goran Muić i Mirko Primc, *Vektorski prostori*, Matematički odsjek, PMF.
- [6] J.D. Murray, *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, Springer, New York, NY, 2003.
- [7] Lawrence Perko, *Differential equations and dynamical systems*, Springer, 2006.
- [8] Maja Starčević, *Sustavi diferencijalnih jednadžbi*, Matematički odsjek, PMF, 2019.
- [9] Alan Turing, *The Chemical Basis of Morphogenesis*, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* (1952), 37–72.
- [10] Zvonimir Tutek i Marko Vrdoljak, *Obične diferencijalne jednadžbe*, Matematički odsjek, PMF, 2019.

Sažetak

U ovom radu smo proučavali oblikovanje prostornog uzorka u biološkim sustavima pomoću reakcijsko-difuzijskog modela. Glavna svrha ovog rada bila je istražiti uvjete pod kojima se formiraju prostorni obrasci te kako različiti čimbenici utječu na oblikovanje tih uzoraka.

Prvo poglavlje sadrži osnovne pojmove vezane uz diferencijalne jednadžbe, sustave diferencijalnih jednadžbi i stabilnost rješenja tih sustava. U drugom poglavlju, uvodimo opći oblik jednadžbe reakcijsko-difuzijskog modela s dvije kemijske vrste, s danim početnim uvjetima i rubnim uvjetima nultog toka koji impliciraju da nema vanjskog utjecaja na sustav. Za taj model izvodimo uvjete za stvaranje prostornog uzorka te promatramo kako veličina prostorne domene utječe na formiranje obrazaca. Na kraju razmatramo pojednostavljeni model reakcijske difuzije s jednom kemijskom vrstom. Fokusiramo se na određivanje kritične veličine domene u ovom modelu te analiziramo slučaj kada vanjski čimbenici utječu na sustav, odnosno kada nisu ispunjeni uvjeti nultog toka.

Summary

In this study, we examined the spatial pattern formation in biological systems using a reaction-diffusion model. The main purpose of this work was to examine the conditions under which spatial patterns are formed and how various factors influence the shaping of these patterns.

The initial chapter contains basic terms related to differential equations, systems of differential equations, and the stability of solutions within these systems. In the second chapter, we introduce the general form of the reaction-diffusion model involving two chemical species, along with given initial conditions and zero-flux boundary conditions implying no external influences on the system. For this model, we derive the conditions necessary for the emergence of spatial patterns and observe how the size of the spatial domain influences the development of these patterns. Finally, we analyze a simplified reaction-diffusion model featuring a singular chemical species. Our focus is on determining the critical domain size within this model and examining the scenario in which external factors impact the system, in other words, when the zero-flux conditions are not satisfied.

Životopis

Rođena sam 23. travnja 1998. u Livnu, Bosna i Hercegovina. Nakon trećeg razreda osnovne škole, svoje školovanje nastavljam u Zadru, gdje završavam osnovnu školu te prirodoslovno-matematičku gimnaziju Franje Petrića. Nakon srednje škole, 2017. godine, upisujem preddiplomski sveučilišni studij matematike na Matematičkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu kojeg završavam 2021. godine. Svoje obrazovanje nastavljam upisujući diplomski studij Financijske i poslovne matematike, a od srpnja 2023. godine zasnivam radni odnos kao aktuar u Adriatic osiguranju.