

ناپایداری تورینگ و نقش‌های فضایی در مدل‌های کنش-انتشار

علی عطاییگی علمی*

استادیار، گروه ریاضی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه رازی، کرمانشاه، ایران

تاریخ ارسال مقاله: ۱۳۹۸/۰۴/۲۰ تاریخ پذیرش مقاله: ۱۳۹۸/۱۰/۱۹

چکیده

نقش‌ها همه‌جا در طبیعت وجود دارند و تحقیقات پنجاه سال اخیر فهم ما را نسبت به مکانیسم‌های تشکیل آنها تا حد زیادی افزایش داده‌اند. هدف از این مقاله مطالعه سیستم‌هایی است که در آنها نقش‌های فضایی پایدار بطور موقتی شکل می‌گیرند. بطور خاص، تأکید ویژه بر ناپایداری‌های تورینگ بعنوان متداول‌ترین مکانیسم تشکیل نقش‌ها خواهد بود. مدل گیرر-ماینهارت یکی از نمونه‌های اولیه سیستم‌های کنش انتشار است که پدیده تشکیل نقش را در فرایندهای طبیعی توصیف می‌کند. آنالیز انشعاب، بصورت تئوری و عددی، روی این مدل انجام و اثر انتشار بر پایداری حالت تعادل آن بررسی می‌شود. نشان داده می‌شود که تحت شرایط خاصی، ناپایداری ناشی از انشعاب یا ناپایداری تورینگ در حالت تعادلی که در غیاب انتشار پایدار است، اتفاق می‌افتد.

واژه‌های کلیدی: معادلات کنش-انتشار، تشکیل نقش، ناپایداری تورینگ، مدل گیرر-ماینهارت.

۱- مقدمه

تشکیل نقش یک فرآیند پیچیده در طبیعت است. به ساختار ظریف برف‌دانه‌ها بنگرید، نقش‌های پیچیده روی پوست حیوانات و یا طرح‌های هندسی صدف‌های دریایی. حتی در ابعاد میکروسکوپی نیز ظاهر می‌شوند؛ مانند اتصالات نورون‌های قشر بصری در مغز. علیرغم پیچیدگی و تنوعشان، شاید فراوانی نقش‌ها در طبیعت پیشنهاد می‌کند که مجموعه‌ای از اصول ساده وجود دارند که در حالت کلی باعث تشکیل نقش‌ها می‌شوند. در پنجاه سال گذشته، توجه محققین زیادی به فهم مکانیسم‌های تشکیل نقش‌های بیولوژیکی معطوف شده است و این رشته به زمینه‌ای غنی برای همکاری بین تیم‌های آزمایشگاهی و ریاضیدانان کاربردی تبدیل شده است.

از لحاظ تاریخی، فهم ما از مبانی ریاضیاتی تشکیل نقش‌ها برمیگردد به تحقیقاتی در زیست‌شناسی تکاملی که به یکی از جالب‌ترین "نقش‌ها" در طبیعت می‌پردازد یعنی فرآیند تشکیل و ساختار بدن موجودات تکاملی. تنوع زیاد در اشکال بدن حیوانات توجه محققان زیادی را بخود معطوف کرده است. با این حال، مطالعات مورفولوژیکی موجودات از تغییرات تکاملی، که سبب تنوع ویژگی‌های بدن در میان گونه‌های می‌شود، به فرآیندهای تکاملی، که باعث ایجاد موجودات چندسلولی پیچیده از تخمک‌های بارور شده می‌شوند، روی آورده است.

یکی از بزرگترین پیشرفت‌ها در این زمینه مقاله آن تورینگ در سال ۱۹۵۲ یعنی "The chemical basis of morphogenesis" است [۱]. در این مقاله، تورینگ پیشنهاد داد که تشکیل نقش را می‌توان با استفاده از یک سیستم ساده متشکل از معادلات کنش-انتشار، که برهم‌کنش مواد شیمیایی را توصیف می‌کنند، توضیح داد. او نشان داد که به دلیل آنچه در اصطلاح "ناپایداری ناشی از انتشار" خوانده می‌شود، در یک سیستم از معادلات کنش-انتشار جفت‌شده نقش‌هایی فضایی از چگالی مواد شیمیایی درگیر از یک شرط اولیه دلخواه بوجود می‌آیند، بعبارت دیگر، انتشار می‌تواند باعث ناپایداری یک حالت تعادل بگونه‌ای دیگر پایدار و در نتیجه نقش‌های فضایی غیریکنواخت شود. مقاله تورینگ

تحقیقات تئوری وسیعی در زمینه مدل‌های ریاضی فرآیند تشکیل نقش را برانگیخت و در این میان تحقیقات فراوانی صرف مطالعه ناپایداری تورینگ در متون بیولوژیکی و شیمیایی شده‌اند، برای نمونه مراجع [۲،۳،۴،۵] برای مدل بروسلاتور؛ [۶،۷] برای مدل گری-اسکات؛ [۸،۹،۱۰] برای مدل اشنیکنبرگ و [۱۱] برای مدل آنزیم-کاتالیزور را مشاهده کنید.

در ادامه، ابتدا شرایط ناپایداری تورینگ معرفی می‌شوند، به این ترتیب که شرایط لازم برای (الف) پایداری بدون انتشار، یعنی اگر مواد شیمیایی منتشر نشوند و یا با آهنگ برابر منتشر شوند در اینصورت غلظت آنها به یک حالت تعادل میل می‌کند، و (ب) ناپایداری با انتشار، یعنی یک اختلال کوچک در حالت تعادل به تغییرات چشمگیر در ساختار فضایی جواب و در نتیجه تشکیل نقش منجر می‌شود، را بدست می‌آوریم. در نهایت، شرایط بدست آمده بر روی مدل گیر-ماینهارت بررسی می‌شوند. بعلاوه، در کنار نتایج تحلیلی، شبیه‌سازی‌هایی عددی از مدل‌های کنش-انتشار با استفاده از نرم‌افزار MATLAB ارائه می‌شوند.

۲- ناپایداری تورینگ

در سال ۱۹۵۲، تورینگ مقاله‌ای تحت عنوان [۱] The chemical basis of morphogenesis چاپ کرد که در آن او یک مدل کنش-انتشار برای تشکیل نقش پیشنهاد کرد. در این مقاله انتشار بعنوان منبع ناپایداری که باعث تشکیل نقش می‌شد معرفی شد. این نتیجه برخلاف مشاهدات معمول بود، زیرا تا آن زمان انتشار را بعنوان یک نیروی پایدارکننده می‌شناختند. با این حال، همانطور که جلوتر خواهیم دید نکته کلیدی این است که این ناپایداری حاصل تعاملات جملات کنشگر و انتشاری است که غلظت مواد شیمیایی واکنش‌دهنده که در یک دامنه فضایی پخش می‌شوند را توصیف می‌کنند. سیستم زیر را در نظر بگیرید:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + f(u, v), \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + g(u, v), \end{aligned} \quad (1)$$

که در آن D_u و D_v ضرایب انتشار، u و v غلظت‌های

$$D = \begin{pmatrix} D_u & 0 \\ 0 & D_v \end{pmatrix}. \quad (1)$$

می‌خواهیم در شرایط بدون انتشار سیستم فوق پایدار باشد. سیستم خطی شده بدون انتشار بصورت زیر است:

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix}. \quad (2)$$

بدنبال جواب‌های تعادلی بطور مجانبی پایدار هستیم. بنابراین باید $Re(\lambda_{1,2}) < 0$ که $\lambda_{1,2}$ مقادیر ویژه ماتریس J_1 هستند. با استفاده از جبر خطی می‌دانیم که در یک ماتریس 2×2 ، اثر ماتریس برابر است با $\tau = \lambda_1 + \lambda_2$ و دترمینان ماتریس برابر است با $\Delta = \lambda_1 \lambda_2$. بنابراین با در نظر گرفتن $Re(\lambda_{1,2}) < 0$ شرایط پایداری سیستم (۲) عبارتند از:

$$\tau = f_u + g_v < 0. \quad (3)$$

$$\Delta = f_u g_v - f_v g_u > 0. \quad (4)$$

حال، طبق تعریف ۱، نقش‌ها جواب‌های ناهمگون فضایی مستقل از زمان سیستم (۱) هستند. فرض می‌کنیم جواب جداشده است، پس قرار می‌دهیم:

$$\begin{pmatrix} \tilde{u}(x,t) \\ \tilde{v}(x,t) \end{pmatrix} = \sum_{q=0}^{\infty} \begin{pmatrix} A(t) \\ B(t) \end{pmatrix} e^{iqx}$$

در اینجا q عدد موج یک مد فوریه است. بنابراین جملات انتشار بصورت زیر خواهند بود:

$$D_u \frac{\partial^2}{\partial x^2} \sum_{q=0}^{\infty} A(t) e^{iqx} =$$

$$-q^2 D_u \sum_{q=0}^{\infty} A(t) e^{iqx}.$$

$$D_v \frac{\partial^2}{\partial x^2} \sum_{q=0}^{\infty} B(t) e^{iqx} =$$

$$-q^2 D_v \sum_{q=0}^{\infty} B(t) e^{iqx}.$$

بنابراین با متحد قرار دادن ضرایب مدهای مختلف، ماتریس ژاکوبی سیستم مختل شده بصورت زیر خواهد بود:

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_u - q^2 D_u & f_v \\ g_u & g_v - q^2 D_v \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix}. \quad (5)$$

مواد شیمیایی و توابع $u(x,t)$ ، $v(x,t)$ و $f(u,v)$ و $g(u,v)$ چگونگی برهم‌کنش u و v را توصیف می‌کنند.

در ادامه به بیان چند تعریف می‌پردازیم:

تعریف ۱ ([۱۲]): نقش‌ها جواب‌های ناهمگون فضایی، وابسته به زمان و پایدار سیستم (۱) هستند.

تعریف ۲ ([۱۲]): ناپایداری تورینگ یا ناپایداری ناشی از انتشار زمانی اتفاق می‌افتد که یک حالت تعادلی، در غیاب انتشار پایدار، تحت انتشار ناپایدار می‌شود.

در ادامه شرایط لازم برای ناپایداری تورینگ را بیان می‌کنیم. فرض می‌کنیم (u_0, v_0) یک حالت تعادل یکنواخت است، یعنی

$$f(u_0, v_0) = g(u_0, v_0) = 0.$$

قرار دهید $u(x,t) = u_0 + \tilde{u}$ و $v(x,t) = v_0 + \tilde{v}$ که در آن \tilde{u} و \tilde{v} اختلالات کوچک هستند. با استفاده از بسط تیلور در حالت تعادل داریم:

$$f(\tilde{u}, \tilde{v}) = f(u_0, v_0) + \tilde{u} \frac{\partial f(u_0, v_0)}{\partial u} + \tilde{v} \frac{\partial f(u_0, v_0)}{\partial v} + O(|\tilde{u}, \tilde{v}|^2),$$

$$g(\tilde{u}, \tilde{v}) = g(u_0, v_0) + \tilde{u} \frac{\partial g(u_0, v_0)}{\partial u} + \tilde{v} \frac{\partial g(u_0, v_0)}{\partial v} + O(|\tilde{u}, \tilde{v}|^2).$$

بنابراین خطی شده سیستم (۱) در (u_0, v_0) بصورت زیر است:

$$\frac{\partial \tilde{u}}{\partial t} = f_u \tilde{u} + f_v \tilde{v} + D_u \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial x^2}$$

$$\frac{\partial \tilde{v}}{\partial t} = g_u \tilde{u} + g_v \tilde{v} + D_v \frac{\partial^2 \tilde{v}}{\partial x^2}$$

برای سادگی می‌توان معادلات بالا را بصورت نماد ماتریسی زیر نمایش داد.

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix} = \left(D \frac{\partial}{\partial x^2} + J_1 \right) \begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix}. \quad (6)$$

در اینجا

$$J_1 = \begin{pmatrix} f_u & f_v \\ g_u & g_v \end{pmatrix}.$$

در اینجا u "فعال کننده" و v "مهارکننده" نامیده می‌شوند، D_u و D_v ضرایب انتشار و b آهنگ طبیعی زوال فعال کننده u است.

بررسی پایداری در غیاب انتشار: مدل بدون انتشار متناظر با (۱۱) بصورت زیر است:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= \frac{u^2}{v} - bu. \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= u^2 - v. \end{aligned} \quad (12)$$

بنابراین براحتی می‌توان دید که حالت تعادل سیستم برابر است با $P_0 = (1/b, 1/b^2)$. با خطی‌سازی سیستم (۱۲) در حالت تعادل، ماتریس ژاکوبی بصورت زیر بدست می‌آید:

$$J(P_0) = \begin{pmatrix} -b + \frac{2u}{v} & -\frac{u^2}{v^2} \\ 2u & -1 \end{pmatrix}_{P_0} = \begin{pmatrix} b & -b^2 \\ \frac{2}{b} & -1 \end{pmatrix}.$$

حال براحتی می‌توان مقادیری از پارامتر که بازای آنها نقطه تعادل پایدار است را پیدا کرد، برای این منظور کافیسیت (الف) $tr(J(P_0)) = b - 1 < 0$ یا $b < 1$ و (ب) $\det(J(P_0)) = b > 0$. بنابراین روی هم رفته باید $0 < b < 1$. در شکل ۱ نمای فاز سیستم بدون انتشار مدل گیر-ماینهات برای مقادیر مختلف پارامتر b نمایش داده شده است.

ناپایداری تورینگ در حضور انتشار: منظور بررسی

اثر عامل انتشار بر پایداری حالت تعادل، سیستم کنش-انتشار (۱۱) را در فضای باناخ $\mathbb{H}^2([\mathbf{0}, \mathbf{L}]) \times \mathbb{H}^2([\mathbf{0}, \mathbf{L}])$ در نظر می‌گیریم که

$$\mathbb{H}^2([\mathbf{0}, \mathbf{L}]) = \left\{ w(\cdot, t): \frac{\partial^j w}{\partial x^j}(\cdot, t) \in \mathbb{L}^2([\mathbf{0}, \mathbf{L}]), j = 0, 1, 2 \right\}.$$

واضح است که P_0 یک حالت تعادل از سیستم (۱۱) نیز هست. بعلاوه، اگر P_0 بطورخطی در $\mathbb{H}^2([\mathbf{0}, \mathbf{L}]) \times \mathbb{H}^2([\mathbf{0}, \mathbf{L}])$

معادله (۶) ناپایدار است هرگاه حداقل یکی از دو شرط زیر درست باشد،

$$\tau = f_u + g_v - q^2(D_u + D_v) > 0. \quad (7)$$

$$\Delta = (f_u - q^2 D_u)(g_v - q^2 D_v) - f_v g_u < 0 \quad (8)$$

توجه کنید طبق (۴) و اینکه $D_u, D_v \in \mathbb{R}^+$ شرط (۷) هیچوقت برقرار نیست. بنابراین بمنظور اینکه سیستم (۶) ناپایدار شود باید نابرابری (۸) درست باشد.

بنابراین کافی است $q > q_{min}$ که q_{min} اولین مد فوریه‌ای است که باعث ناپایداری می‌شود، یعنی در شرط زیر صدق می‌کند:

$$H(q^2) = (f_u - q^2 D_u)(g_v - q^2 D_v) - f_v g_u < 0. \quad (9)$$

با توجه به اینکه (۹) نسبت به q^2 از درجه دوم است، براحتی می‌توان نشان داد که

$$q_{min}^2 = \frac{D_u g_v + D_v f_u}{2 D_u D_v}.$$

بعلاوه دلتای معادله درجه دوم نیز باید مثبت باشد که شرط زیر را دیکته می‌کند:

$$\frac{D_u g_v + D_v f_u}{2 \sqrt{D_u D_v (f_u g_v - f_v g_u)}} > 0. \quad (10)$$

شرایط فوق تاحدودی انتزاعی بنظر می‌رسند، از اینرو در بخش‌های بعد به بررسی این شرایط در یک مدل فعال کننده-مهارکننده معروف به مدل گیر-ماینهات می‌پردازیم.

۳- مدل گیر-ماینهات

گیر و ماینهات در [۱۳] یک مدل نمونه اولیه از معادلات کنش-انتشار جفت‌شده ارایه کردند که تعاملات بین دو ماده شیمیایی، فعال کننده و مهارکننده، را بیان می‌کنند. یک صورت ساده شده از مدل گیر-ماینهات عبارت است از:

$$\begin{aligned} \frac{\partial u}{\partial t} &= D_u \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \frac{u^2}{v} - bu. \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= D_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + u^2 - v. \end{aligned} \quad (11)$$

$$\frac{\partial}{\partial t} \begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} b - q^2 D_u & -b^2 \\ \frac{2}{b} & -1 - q^2 D_v \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix}.$$

معادله مشخصه متناظر با سیستم خطی فوق عبارتست از $\lambda^2 - \text{tr}(q)\lambda + \det(q) = 0$.

که در آن

$$\begin{aligned} \text{tr}(q) &= b - 1 - q^2(D_u + D_v) \\ \det(q) &= b - bq^2 D_v + q^2 D_u + q^4 D_u D_v. \end{aligned}$$

بنابراین تحت شرط $0 < b < 1$ ، داریم که برای هر

$$\det(0) = \dots \text{ و } \text{tr}(q) < 0 \cdot q = 0.1.2. \dots$$

$$\det(J(P_0)) > 0 \text{ حال قرار دهید}$$

$$r_m = \min_{1 \leq q \leq m} \frac{\det(J) + q^2 D_u}{(b - q^2 D_u) q^2}.$$

اگر $\frac{b}{D_u} \leq 1$ یا $m^2 < \frac{b}{D_u} \leq (m+1)^2$ و

$D_v < r_m$ آنگاه $\det(q) \geq \det(0) > 0$ و در

نتیجه P_0 بطور خطی مجانبی پایدار است. و اگر $m^2 <$

$\frac{b}{D_u} \leq (m+1)^2$ و $D_v > r_m$ در اینصورت حداقل

یکی از مقادیر $\det(1), \dots, \det(m)$ منفی است و

بنابراین P_0 ناپایدار است.

$\mathbb{H}^2([\mathbf{0}, \mathbf{L}])$ ناپایدار باشد، آنگاه بطور غیرخطی نیز ناپایدار است.

روش معمول در بررسی پایداری حالت تعادل این است اختلالات کوچکی به حالت تعادل سیستم اضافه می‌کنیم و مقادیری از پارامتر که به ازای آنها این اختلالات کوچک با گذر زمان رشد می‌کنند را می‌یابیم.

فرض کنید $u(x, t) = u_0 + \tilde{u}$ و $v(x, t) = v_0 + \tilde{v}$ که در آن \tilde{u} و \tilde{v} اختلالات کوچک هستند. از

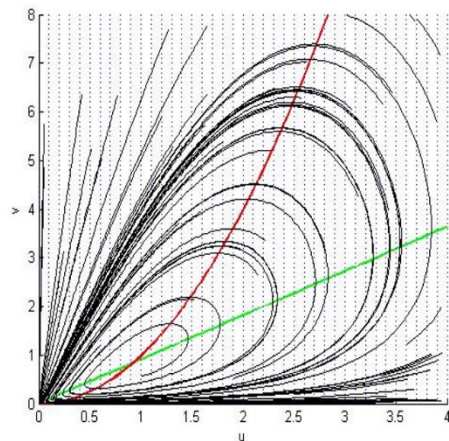
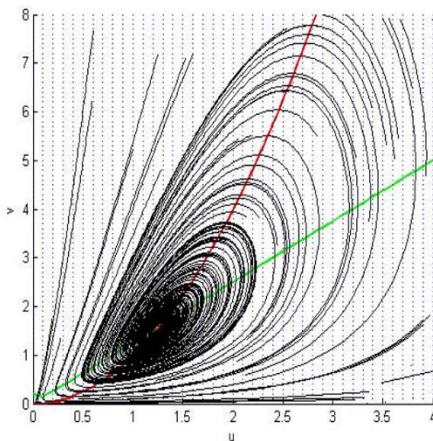
سیستم خطی شده بمنظور مطالعه $\frac{\partial \tilde{u}}{\partial t}$ و $\frac{\partial \tilde{v}}{\partial t}$ استفاده می‌کنیم. سیستم خطی شده به صورت زیر است:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \tilde{u}}{\partial t} &= D_u \frac{\partial^2 \tilde{u}}{\partial x^2} + b\tilde{u} - b^2 \tilde{v}. \\ \frac{\partial \tilde{v}}{\partial t} &= D_v \frac{\partial^2 \tilde{v}}{\partial x^2} + \frac{2}{b} \tilde{u} - \tilde{v}. \end{aligned}$$

این سیستم را با استفاده از جداسازی متغیرها حل کرد، بنابراین به دنبال جوابهایی به صورت زیر هستیم:

$$\begin{pmatrix} \tilde{u} \\ \tilde{v} \end{pmatrix} = \sum_{q=0}^{\infty} \begin{pmatrix} A(t) \\ B(t) \end{pmatrix} e^{iqx}.$$

در اینجا q مد فوریه است. سیستم متناظر با (۶) عبارتست از



شکل ۱: نمای فاز سیستم (۱۲)، راست: ناپایدار $b > 1$ چپ: پایدار $0 < b < 1$

بنابراین بمنظور تشکیل نقش، کوچکترین مقدار L جایی است که:

$$q^2 = \frac{\pi^2}{L^2} < \frac{A + \sqrt{A^2 - B}}{D_u D_v} = q_+^2.$$

که در آن $B = 4bD_u D_v$ ، $A = bD_v - D_u$ و q_+^2 ریشه بزرگتر $H(q^2)$ است. عبارت دیگر کوچکترین طول دامنه فضایی ممکن برای تشکیل نقش برابر است با $L_c = \frac{\pi}{q_+}$

۵- شبیه‌سازی عددی

در شکل‌های ۲ و ۳ شبیه‌سازی عددی سیستم گیرر-ماینه‌ارت (۱۱) تحت شرایط مرزی تناوبی نمایش داده شده است. در شکل ۲ مؤلفه‌های جواب را در برابر متغیر فضایی نمایش داده شده‌اند و در شکل ۳ نقش تشکیل شده در مؤلفه جواب u بصورت رویه‌ای از متغیرهای زمانی-فضایی نمایش داده شده است. در شکل ۴ دو شبیه‌سازی از مدل (۱۱) تحت شرایط مرزی تناوبی به نمایش گذاشته شده است. تنها تفاوت این دو شبیه‌سازی در اندازه دامنه فضایی است و می‌توان دید که تشکیل یا عدم تشکیل نقش چگونه به اندازه دامنه فضایی وابسته است. در همه این شبیه‌سازی‌ها شرایط اولیه را اختلالات کوچکی از حالت تعادل در نظر گرفته‌ایم.

ناپایداری‌های تورینگ و نقش‌های خالی:

سیستم‌هایی که تاکنون مورد بررسی قرار دادیم دارای دامنه فضایی یک بُعدی بودند، با این حال تعمیم مطالب فوق به دامنه دو بُعدی کار سختی نیست. در این قسمت مدل گیرر-ماینه‌ارت را با دامنه فضایی دو بُعدی در نظر می‌گیریم. همه پارامترها بجز طول دامنه همان‌هایی هستند که قبلاً داشتیم. با در نظر گرفتن یک دامنه فضایی مستطیلی و شرایط مرزی بدون شار در شکل ۵ نقش‌هایی بصورت خالی ظاهر می‌شوند. در اینجا نیز مانند حالت یک بُعدی یک حد آستانه تشکیل نقش برای اندازه اضلاع مستطیل وجود دارد.

ملاحظه: در واقع می‌خواهیم حداقل یکی از ریشه‌های معادله مشخصه

$$\lambda^2 - \text{tr}(q)\lambda + \det(q) = 0.$$

دارای قسمت حقیقی مثبت باشد. بنابراین طبق (۹) باید $\det(q) = H(q^2) = (b - q^2 D_u)(-1 - q^2 D_v) + 2b < 0$.

توجه کنید که دترمینان نسبت به q^2 یک تابع چندجمله‌ای درجه دو است، بنابراین وابسته به مقدار پارامتر b هیچ، یک و یا دو ریشه حقیقی دارد. در نتیجه، تنها زمانی نقش‌ها شکل می‌گیرند که این چندجمله‌ای ریشه‌های حقیقی داشته باشد. طبق (۱۰) دو ریشه حقیقی زمانی وجود دارند که

$$-bD_u + D_v > 2\sqrt{bD_u D_v}.$$

بحث بالا را می‌توان در نتیجه زیر خلاصه نمود.

قضیه: فرض کنید $0 < b < 1$ و

$$r_m = \min_{1 \leq q \leq m} \frac{\det(J) + q^2 D_u}{(b - q^2 D_u)q^2}.$$

در اینصورت حالت تعادل P_0 از سیستم (۱۱) پایدار است هرگاه یا $\frac{b}{D_u} \leq 1$ و یا $m^2 < \frac{b}{D_u} \leq (m+1)^2$ و $D_v < r_m$ بعلاوه حالت تعادل P_0 ناپایدار است هرگاه $m^2 < \frac{b}{D_u} \leq (m+1)^2$ و $D_v > r_m$

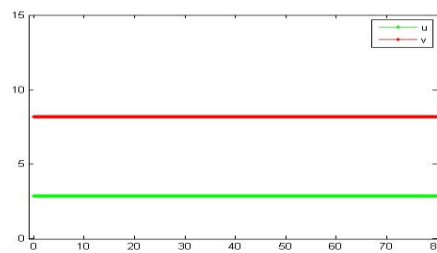
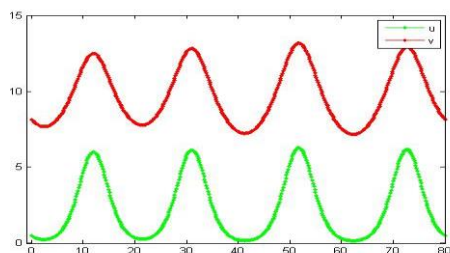
۴- اثر اندازه دامنه فضایی در تشکیل نقش

اگر روی دامنه $x \in [0, L]$ شرایط مرزی تناوبی را اعمال کنیم در اینصورت جواب‌های جداشده به صورت زیر هستند:

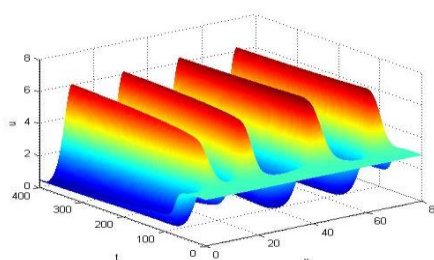
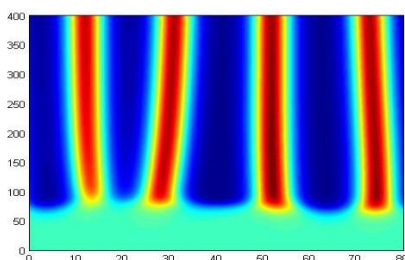
$$\sum_k A_k e^{\lambda q^2 t} \cos(qx).$$

که در آن

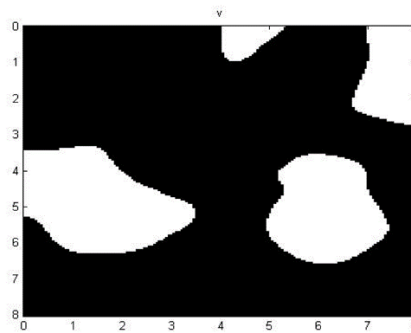
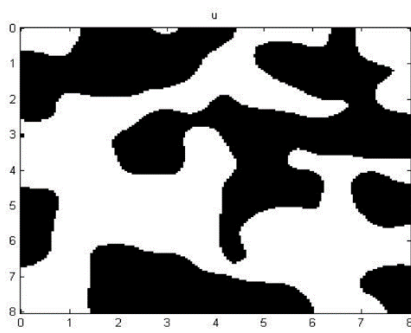
$$q = \frac{n\pi}{L}. n \in \{1, 2, \dots\}.$$



شکل ۲. راست: جواب سیستم (۱۱) قبل از تشکیل نقش. چپ: جواب سیستم (۱۱) بعد از تشکیل نقش



شکل ۳. تشکیل نقش در مؤلفه u جواب سیستم (۱۱)



شکل ۴. نقش‌های خال خالی در (۱۱) با دامنه دو بعدی

مدل کنش-انتشار مطالعه شده در این مقاله نکات قابل توجهی دارد: دقیقاً نقش‌های درست را تولید می‌کند و تحت تغییرات کوچک در پارامترهای مدل به انواع زیادی از نقش‌ها منجر می‌شود.

نتیجه‌گیری

مدل‌های کنش-انتشار متعارف تشکیل نقش از این جهت اهمیت دارند که بسیاری از نقش‌ها در سیستم‌هایی متشکل از دو عنصر شکل می‌گیرند که هم در کنش با یکدیگرند و هم در حال انتشار و معمولاً این عناصر مواد شیمیایی هستند. بسیاری از مدل‌ها برای مطالعه نقش‌ها در دامنه‌های در حال رشد بوجود آمدند [۱۴] و برخی دیگر بمنظور مطالعه نقش‌های مختلف بدن حیوانات در ماهیان [۱۵]، مارها [۱۶] و پلنگ‌ها [۱۲].

فهرست منابع

- [10] Xu, C., & Wei, J. (2012). Hopf bifurcation analysis in a one-dimensional Schnakenberg reaction–diffusion model. *Nonlinear Analysis: Real World Applications*, 13, 1961-1977.
- [11] Atabaigi, A., Barati, A., & Norouzi, H. (2018). Bifurcation analysis of an enzyme-catalyzed reaction–diffusion system. *Computers & Mathematics with Applications*, 75, 4361-4377.
- [12] Murray, J. D. (2003). *Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications*, volume 2. Springer-Verlag, New York.
- [13] Gierer, A. and Meinhardt, H. (1972). A theory of biological pattern formation. *Kyber-netik*, 12, 30-39.
- [14] Maini, P. K., Woolley, T. E., Baker, R. E., Gaffney, E. A., and Lee, S. S. (2012). Turing's model for biological pattern formation and the robustness problem. *Interface Focus*, 2, 487-96.
- [15] Kondo, S. (2009). How animals get their skin patterns: fish pigment pattern as a live Turing wave. *Int. J. Dev. Biol.*, 53, 851-856.
- [16] Murray, J. D. and Myerscough, M. R. (1991). Pigmentation pattern formation on snakes. *J Theor Biol*, 149, 339-60.
- [1] Turing, A. (1952). The chemical basis of morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 237, 37-72.
- [2] Brown, K.J., Davidson, F.A. (1995). Global bifurcation in the Brusselator system, *Nonlinear Anal.*, 24, 1713–1725.
- [3] Catlla, A.J., McNamara, A., Topaz, C.M. (2012). Instabilities and patterns in coupled reaction–diffusion layers, *Phys. Rev. E*, 85, 026215.
- [4] Ghergu, M. (2008). Non-constant steady-state solutions for Brusselator type systems, *Nonlinearity*, 21, 2331–2345.
- [5] Kolokolnikov, T., Erneux, T., Wei, J. (2006). Mesa-type patterns in the one-dimensional Brusselator and their stability, *Phys.D*, 214, 63–77.
- [6] McGough, J. S., & Riley, K. (2004). Pattern formation in the Gray–Scott model. *Nonlinear analysis: real world applications*, 5, 105-121.
- [7] Peng, R., & Wang, M. X. (2009). Some nonexistence results for nonconstant stationary solutions to the Gray–Scott model in a bounded domain. *Applied Mathematics Letters*, 22, 569-573.
- [8] Ghergu, M., & RADULESCU, V. (2011). *Nonlinear PDEs: Mathematical models in biology, chemistry and population genetics*. Springer Science & Business Media.
- [9] Liu, P., Shi, J., Wang, Y., & Feng, X. (2013). Bifurcation analysis of reaction–diffusion Schnakenberg model. *Journal of Mathematical Chemistry*, 51, 2001-2019.