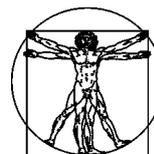


DOI: 10.15593/RZhBiomech/2019.1.09

УДК 531/534: [57+61]



**Российский
Журнал
Биомеханики**
www.biomech.ru

ОСОБЕННОСТИ ТЕРМОТАКСИСА В ЖИДКОЙ СРЕДЕ

Т. Нгуен-Кван¹, З. Аллу²

¹ Engineering Department, Dalhousie University, Biofluids and Biosystems Modelling Lab, NS, B2N 5E3, Truro, Canada, e-mail: tri.nguyen-quang@dal.ca

Лаборатория моделирования биожидкостей и биосистем, Труро, Канада

² Department of Mechanics, Faculty of Technology, University of Batna 2, 53 Route de Constantine, Fesdis, 05078, Batna, Algeria, e-mail: z.alloui@univ-batna2.dz

Кафедра механики, Батна, Алжир

Аннотация. Таксис – естественное сопротивление, которое живой организм вырабатывает на стимулы, такие как гравитация (гравитаксис), свет (фототаксис), химические вещества (хемотаксис) и т.д. Термотаксис – это движение микроорганизмов по направлению к температурному стимулу или от него, которое создает термотактическую модель поведения в природе. Примерами могут служить движение слизней *Dictyostelium slugs*, терморегуляция пчел, поведение круглых червей (в частности *Caenorhabditis elegans*), поведение спермы человека и животных и то, как ведут себя коллоидные частицы. Были предложены множественные математические модели для исследования термотаксиса. Главная цель данной статьи – спрогнозировать начало термотактической конвекции в жидкой среде, используя анализ линейной устойчивости. Наиболее распространенными системами, в которых термотактические модели создаются живыми организмами, являются биологические системы. Этот вид таксиса проявляется в различии в направлениях движений микроорганизмов, имеющих общий вектор движения в виде стимула-градиента, и может быть математически обобщен в виде таксиса, основанного на градиенте. Результаты анализа линейной устойчивости показывают, что термотактическая конвекция аналогична классической тепловой конвекции, при нагреве постоянной температурой, когда число Пекле мало и существует важное условие сверхстабильности, при котором коэффициент диффузии клеток микроорганизмов выше, чем коэффициент термодиффузии. В дальнейшем планируется применить этот анализ к проблемам вредного цветения водорослей.

Ключевые слова: биологические системы, градиентный таксис, термотаксис, линеаризованное возмущение, уравнения в частных производных.

ВВЕДЕНИЕ

Таксис – естественное сопротивление, которое живой организм вырабатывает на стимулы, такие как гравитация (гравитаксис), свет (фототаксис), химические вещества (хемотаксис) и т.д.

Термотаксис – это движение микроорганизмов по направлению к температурному стимулу или от него, которое создает термотактическую модель поведения в природе. Примерами могут служить движение слизней *Dictyostelium slugs* [11, 16], терморегуляция пчел [30], поведение круглых червей (в частности *Caenorhabditis elegans*) [17], поведение спермы человека и животных [4, 5] и то, как

ведут себя коллоидные частицы [13]. Были предложены множественные математические модели для исследования термотаксиса. *Maree* и соавт. [16] использовали гибридную модель клеточных автоматов для описания движения слизней *Dictyostelium* при разных температурах. Модели, относящиеся к пчелиным кластерам, были основаны на двух разных подходах. При первом подходе пытались предсказать температуру внутри кластера путем предположений о поведении кластера, например, метаболическая скорость выработки тепла как функция от положения пчелы в колонии [18]. При втором подходе учитывали индивидуальное поведение пчел в кластере. *Watmough* и *Camazine* [30] и *Sudarsan* и соавт. [27] предложили модель, основанную на вычислительной гидродинамике, для моделирования потока внутри улья. Исследования на *C. elegans* показали термотактические модели поведения круглых червей и то, как они важны для нейробиологии и биологических процессов [3, 17].

Три скрытые марковские модели были построены *Choi* и соавт. [7], чтобы показать «ползающее» поведение *C. elegans* в двух разных средах: контрольной и загрязненной. Простая модель случайного блуждания была разработана *Nakazato* и *Mochizuki* [19], которые описали поведение популяции, основываясь на результатах индивидуального анализа. Более поздняя модель показала значимость крутизны градиента температуры для миграционного поведения.

Golestanian [13] предложил стохастический подход для моделирования движения коллоидных частиц в растворе с присутствием внешнего температурного градиента, который известен под названием «термофорез», или эффект Соре. Система линейных связанных дифференциальных уравнений для профилей плотности и температуры была использована для длительного периода времени, большого предела длины шкалы и разбавленного раствора. Результаты показали, что термическая активность коллоидного раствора может проявлять нестабильность при критической интенсивности лазера.

Все работы, приведенные выше, не упоминали или не показывали способы спрогнозировать пороговые значения за пределами модели. В этой статье была предложена детерминированная модель для описания коллективного поведения популяции микроорганизмов с общим видом стимула градиентоснованного таксиса (движение микроорганизмов вдоль изменения градиента стимула), и температурный градиент рассматривается как главный стимул для поведения таксиса микроорганизмов. Например, микроорганизмы будут двигаться вдоль температурного градиента и образовывать различные слои концентрации клеток, формируя активное расслаивание суспензии в зависимости от поведения термотаксиса. Главным объектом данной работы является использование анализа линейной устойчивости для описания порога устойчивости в случае термотактической конвекции. Кривая устойчивости определяется соотношением между числом Рэлея и длиной волны конвективных клеток, попавших в модель. Модель включает уравнение Навье – Стокса для движения жидкости в жидкой среде, два уравнения сохранения: сохранение клетки для популяции микроорганизмов в жидкой среде и сохранение энергии для температуры. Учитывая эффект плотности, была использована аппроксимация Буссинеска. Также следует отметить, что некоторые подходы были использованы для решения градиентоснованного таксиса в пористой среде, где уравнение Навье – Стокса было заменено уравнением Дарси для движения в пористых средах [2].

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ ФОРМУЛИРОВКА

Рассматривается бесконечный горизонтальный $2D$ -слой жидкости (рис. 1), содержащий большое количество термотактических микроорганизмов, которые могут

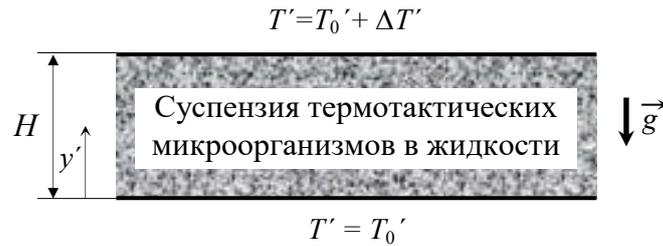


Рис. 1. Физическая модель: T' – температура, T_0 – начальная температура, \bar{g} – ускорение свободного падения, H – высота слоя, y' – ось ординат

плавать в жидкости со средней скоростью (\bar{V}_c') . Верхняя и нижняя стенки непроницаемы, поэтому поток клеток не может двигаться через эти границы.

Физические свойства жидкости считаются постоянными, за исключением силы Архимеда. Применяя аппроксимацию Буссинеска, получили следующую система уравнений для данной модели.

- Уравнение непрерывности:

$$\nabla \cdot \bar{u}' = 0, \tag{1}$$

где \bar{u}' – скорость жидкости.

- Уравнение количества движения:

$$\rho_w \frac{\partial \bar{u}'}{\partial t'} + \rho_w \nabla \cdot (\bar{u}' \bar{u}') = -\nabla p' + \mu \nabla^2 \bar{u}' + \vartheta \Delta \rho N' \bar{g} - \rho_w \beta (T' - T_0') \bar{g}, \tag{2}$$

где ρ_w – плотность воды; p' – динамическое давление; ϑ – объем клетки; $\Delta \rho$ – разница между плотностями клетки и воды, $\Delta \rho = \rho_c - \rho_w$; μ – динамическая вязкость суспензии; N' – концентрация клеток; β – коэффициент объемного расширения.

- Уравнение сохранения для клеток:

$$\frac{\partial N'}{\partial t'} = \nabla \cdot \bar{J}', \tag{3}$$

где t' – время; \bar{J}' – поток микроорганизмов.

Поток микроорганизмов описывается как

$$\bar{J}' = (\bar{u}' + \bar{V}_c') N' - D_c \nabla N', \tag{4}$$

где \bar{V}_c' – средняя скорость плавания клеток благодаря термотаксису; D_c – клеточная диффузия.

- Уравнение тепловой энергии:

$$\frac{\partial T'}{\partial t'} + \nabla \cdot (\bar{u}' T') = \alpha \nabla^2 T', \tag{5}$$

где α – температуропроводность.

Скорость термотаксиса определяется как

$$\bar{V}_c' = W_0' \nabla T', \tag{6}$$

где W_0' – постоянная емкость термотактического движения микроорганизмов.

На непроницаемой границе задаются условия прилипания и нулевого потока:

$$y' = 0, H: \quad \bar{u}' = 0 \quad \text{и} \quad \bar{J}' \cdot \bar{n}' = 0. \quad (7)$$

Температурные граничные условия:

$$y' = 0: \quad T' = T_0', \quad (8)$$

$$y' = H: \quad T' = T_0' + \Delta T'. \quad (9)$$

Обозначив H как безразмерную длину, D_c / H как безразмерную скорость, \bar{N} как безразмерную концентрацию и $\Delta T'$ как безразмерную температуру, вывели следующие безразмерные уравнения в терминах завихренности (ω) и функции потока (Ψ):

$$\omega = -\nabla^2 \Psi, \quad (10)$$

$$\frac{\partial \nabla^2 \Psi}{\partial t} + \frac{\partial \Psi}{\partial y} \frac{\partial \nabla^2 \Psi}{\partial x} - \frac{\partial \Psi}{\partial x} \frac{\partial \nabla^2 \Psi}{\partial y} = Sc \nabla^4 \Psi + Sc \left(Ra_T Le \frac{\partial T}{\partial x} - Ra_N \frac{\partial N}{\partial x} \right), \quad (11)$$

$$\frac{\partial N}{\partial t} + \left(\frac{\partial \Psi}{\partial y} + Pe \frac{\partial T}{\partial x} \right) \frac{\partial N}{\partial x} + \left(-\frac{\partial \Psi}{\partial x} + Pe \frac{\partial T}{\partial y} \right) \frac{\partial N}{\partial y} = \nabla^2 N - N \cdot Pe \nabla^2 T, \quad (12)$$

$$\frac{\partial T}{\partial t} + \frac{\partial \Psi}{\partial y} \frac{\partial T}{\partial x} - \frac{\partial \Psi}{\partial x} \frac{\partial T}{\partial y} = Le \nabla^2 T, \quad (13)$$

где $Sc = \nu / D_c$ – число Шмидта (ν – кинематическая вязкость), $Ra_N = g \vartheta \Delta r \bar{n} H^3 / (\rho_w \nu D_c)$ – число биоконвекции Рэлея (\bar{n} – вектор нормали), $Ra_T = g \beta \Delta T' H^3 / (\nu \cdot \alpha)$ – тепловое число Рэлея, $Le = \alpha / D_c$ – число Льюиса, $Pe = W_0' \Delta T' / D_c$ – число Пекле являются управляющими параметрами проблемы.

Граничные условия в терминах безразмерных переменных:

$$\text{при } y = 0: \quad \bar{u} = 0, \quad \bar{J} \cdot \bar{n} = 0 \quad \text{и} \quad T = 0, \quad (14)$$

$$\text{при } y = 1: \quad \bar{u} = 0, \quad \bar{J} \cdot \bar{n} = 0 \quad \text{и} \quad T = 1. \quad (15)$$

АНАЛИЗ ЛИНЕЙНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ

Линейные уравнения

Пусть диффузионное состояние « d » изменяется под действием величин, обозначенных «1», т.е.

$$\begin{aligned} N(x, y, t) &= N_1 + N_4, \\ T(x, y, t) &= T_1 + T_4, \\ \Psi(x, y, t) &= \Psi_1 + \Psi_4, \\ \bar{V}(x, y, t) &= \bar{V}_1 + \bar{V}_4, \end{aligned} \quad (16)$$

где $N_1, T_1, \Psi_1, \bar{V}_1$ – возмущенные состояния:

$$\begin{aligned} N_1 \ll N_d &= \frac{e^{\text{Pe} \cdot y}}{e^{\text{Pe}} - 1}, \\ T_1 \ll T_d &= y, \\ \bar{V}_d &= \Psi_d = 0. \end{aligned} \quad (17)$$

Подставляя (16) в уравнения (11)–(13) и пренебрегая всеми членами второго порядка, вызванными изменениями, имеем:

$$\frac{\partial \nabla^2 \Psi_1}{\partial t} = \text{Sc} \nabla^4 \Psi_1 + \text{Sc} \left(\text{Ra}_T \text{Le} \frac{\partial T_1}{\partial x} - \text{Ra}_N \frac{\partial N_1}{\partial x} \right), \quad (18)$$

$$\frac{\partial N_1}{\partial t} + \left(-\frac{\partial \Psi_1}{\partial x} + \text{Pe} \frac{\partial T_1}{\partial x} \right) \frac{\partial N_4}{\partial y} + \text{Pe} \frac{\partial T_4}{\partial y} \frac{\partial N_1}{\partial y} = \nabla^2 N_1 - N_4 \text{Pe} \nabla^2 T_1, \quad (19)$$

$$\frac{\partial T_1}{\partial t} - \frac{\partial \Psi_1}{\partial x} \frac{\partial T_4}{\partial y} = \text{Le} \nabla^2 T_1. \quad (20)$$

Уравнения (18)–(20) позволяют определить начальное развитие возмущения и вывести критерии устойчивости для начала конвекции.

Соответствующие граничные условия:

$$\Psi_1 = T_1 = \frac{\partial N_1}{\partial y} - \text{Pe} N_1 - \frac{\text{Pe}}{e^{\text{Pe}} - 1} \frac{\partial T_1}{\partial y} = 0 \quad \text{при } y = 0, 1. \quad (21)$$

Линейная устойчивость фокусируется на прогнозировании влияния термической стратификации на гидродинамические процессы микроорганизмов. Диаграммы устойчивости могут быть использованы для описания анализа линейной устойчивости. Критическое число Рэлея Ra_{NC} варьируется в зависимости от волнового числа k , и это описывается как функция теплового числа Рэлея Ra_T . Критическое число представляет собой начало пространственно-временной модели (начало конвекции), которая прогнозируется с использованием линейной устойчивости.

Предполагается, что решение возмущения имеет следующую функциональную форму, основанную на состоянии покоя (N_4, T_4, Ψ_4):

$$\begin{cases} \Psi_1(t, x, y) = \tilde{\psi}(y) e^{pt+ikx}, \\ T_1(t, x, y) = \tilde{\theta}(y) e^{pt+ikx}, \\ \bar{V}_1(t, x, y) = \tilde{\eta}(y) e^{pt+ikx}, \end{cases} \quad (22)$$

где $\tilde{\psi}(y)$, $\tilde{\theta}(y)$ и $\tilde{\eta}(y)$ описывают вертикальные возмущения, тогда как $p = p_r + i\omega$ описывает общую скорость роста возмущения. Параметр $k = \pi/\lambda$ есть действительное волновое число, где λ – длина волны, p_r – скорость роста неустойчивости и ω – частота неустойчивости.

Подставляя систему (22) в (10)–(13) и пренебрегая вторыми нелинейными членами более высокого порядка, получаем следующую линейную систему:

$$\text{Sc}(D^2 - k^2)(D^2 - k^2)\tilde{\psi} + \text{Sc} \cdot i \cdot k(\text{Ra}_T \text{Le} \tilde{\theta} - \text{Ra}_N \tilde{\eta}) = p(D^2 - k^2)\tilde{\psi}, \quad (23a)$$

$$\text{Le}(D^2 - k^2)\tilde{\theta} + i \cdot k \cdot D \cdot T_4 \tilde{\psi} = p\tilde{\theta}, \quad (23б)$$

$$(D^2 - k^2)\tilde{\eta} - \text{Pe} D T_4 D \tilde{\eta} - \text{Pe} N_4 (D^2 - k^2)\tilde{\theta} - \text{Pe} D N_4 D \tilde{\theta} + ik D N_4 \tilde{\psi} = p\tilde{\eta}. \quad (23в)$$

Граничные условия:

$$\tilde{\psi} = \tilde{\theta} = D\tilde{\eta} - Pe\tilde{\eta} - \frac{Pe}{e^{Pe} - 1} D\tilde{\theta} = 0 \quad \text{при } y = 0, 1, \quad (24)$$

где $D = d / dy$.

Уравнения 23 a, b, v вместе с граничными условиями (24) могут быть записаны в следующей матричной форме:

$$M_A(k)Y = pM_B(k)Y, \quad (25)$$

где $Y = [\tilde{\psi}, \tilde{\theta}, \tilde{\eta}]$ – это двухкомпонентный вектор возмущения. $M_A(k)$ и $M_B(k)$ – два линейных дифференциальных оператора, которые зависят от контрольных параметров Ra_N, Ra_T, Sc, Le и Pe .

Численное решение для уравнений анализа устойчивости

Для анализа линейной устойчивости уравнение (25) может быть решено с использованием схемы дискретизации путем конечных разностей. Четвертый и второй порядок центральных дифференциальных схем использовался для дискретизации системы между $y = 0$ и $y = 1$. Для n_y дискретизированных точек результирующая система имеет $3n_y$ собственных значений, которые могут быть найдены при помощи стандартных компьютерных программ для собственных значений. Величина Ra_N , где скорость роста p_r не используется, может быть итеративно определена методом Ньютона при волновом числе k и постоянных Ra_T, Sc, Le и Pe . Точность величины критического числа Рэлея прогнозируется данным численным решением, зависящим от числа точек n_y , взятых в направлении y . Численные тесты, использующие разные значения n_y , были выполнены для тех же условий, чтобы определить лучшее соотношение между точностью результатов и временем вычисления. Проверка настоящего анализа устойчивости была проведена для случая горизонтального слоя чистой жидкости, нагретого снизу постоянной температурой ($Pe \rightarrow 0, Le = 1, Ra_T = 0$). Для этого случая, исследованного ранее *Pellew* и *Southwell* [24], начало движения происходит при критическом числе Рэлея $Ra_c = 1708$ и критическом волновом числе $k_c = 3,11$. Результаты представлены в табл. 1. На основании этих результатов значения $n_y = 100$ было достаточно для данного численного исследования.

Таблица 1

Сравнение между текущим численным решением анализа линейной устойчивости и результатами *Pellew* и *Southwell* [24]

Параметр	<i>Pellew</i> и <i>Southwell</i> [24]	Данное исследование, $n_y = 20$	Данное исследование, $n_y = 60$	Данное исследование, $n_y = 100$	Данное исследование, $n_y = 140$
Ra_c	1708	1708,51	1707,79	1707,77	1707,77
k_c	3,11	3,106	3,115	3,116	3,116

Таблица 2

Зависимость ω от k для случая $Pe = 0,5$, $Sh = 1$, $Ra_T = 0$ и $Le = 0,1$

k	Ra_N	ω
1,49	835,43	2,83
2,17	846,43	3,23
4,24	866,22	0
5,65	1058,91	0

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Пороговые значения моделей термотаксиса

На рис. 2–5 семейство кривых устойчивости представлено изменением Ra_N от k . Вычисления были выполнены для следующих значений безразмерных параметров: $Sc = 1$, $Le = 1$, которые соответствовали типичным случаям биоконвекции с известными характеристиками микроорганизмов [14, 28], и Pe изменялось от очень малого значения (0,001) до высокого ($Pe = 0,1$; 0,5 и 2). Это разделяет пространство на две области: область неустойчивости над кривой и область стабильности под кривой. Для каждого значения Pe существует одна кривая устойчивости с минимальным значением при $Ra_N = Ra_c$, $k = k_c$. Это критическая точка начала конвекции, вызванной термотаксисом.

На рис. 6 начало конвекции изображено с помощью линии тока, концентрации и изотермы для случая $Pe = 0,5$, $Le = Sh = 1$ при трех разных значениях Ra_T : $Ra_T = 500$ (a), $Ra_T = 0$ (б), $Ra_T = -500$ (в). Критическое число Рэлея для начала конвекции возникает при $Ra_{NC} = 1361,78$; 1091,91 и 790,3 соответственно. Соответственные критические длины волн возрастают от 1,92 до 2,39 и 2,38.

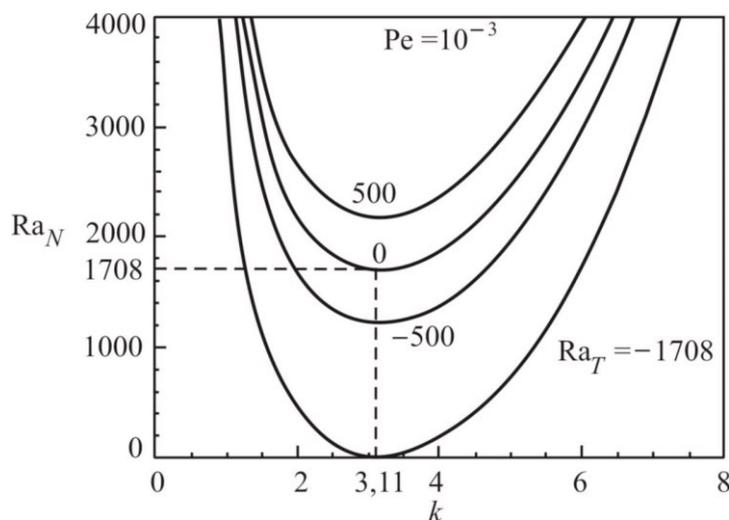


Рис. 2. Кривые устойчивости Ra_N от k для разных Ra_T при $Pe = 0,001$ ($Le = Sh = 1$)

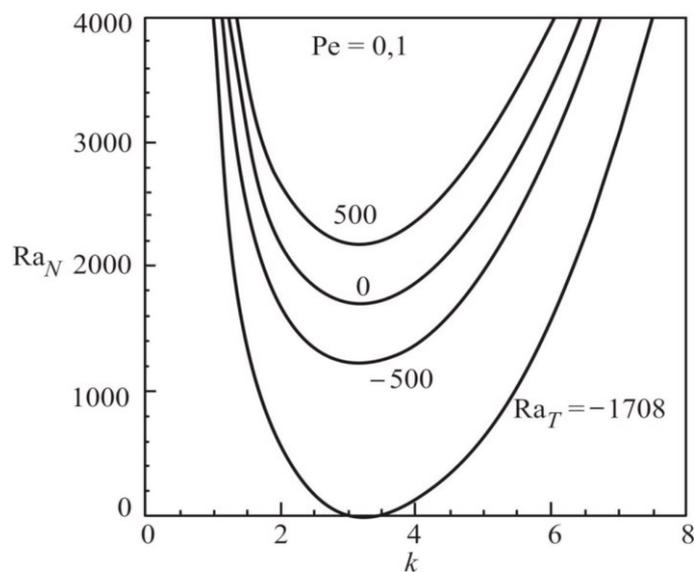


Рис. 3. Кривые устойчивости Ra_N от k для разных Ra_T при $Pe = 0,1$ ($Le = Sh = 1$)

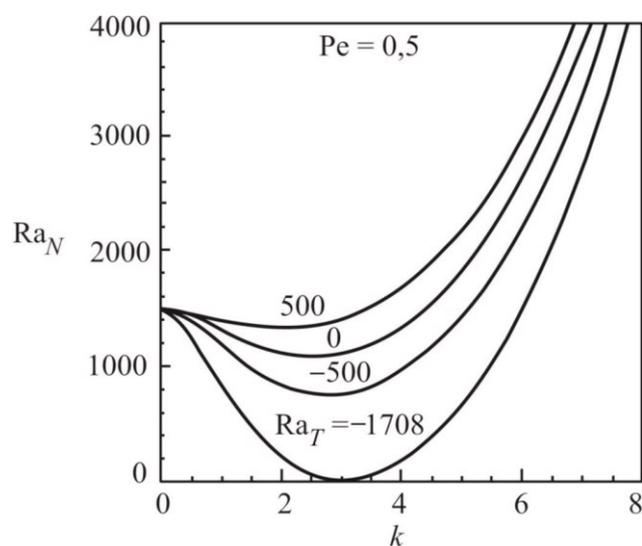


Рис. 4. Кривые устойчивости Ra_N от k для разных Ra_T при $Pe = 0,5$ ($Le = Sh = 1$)

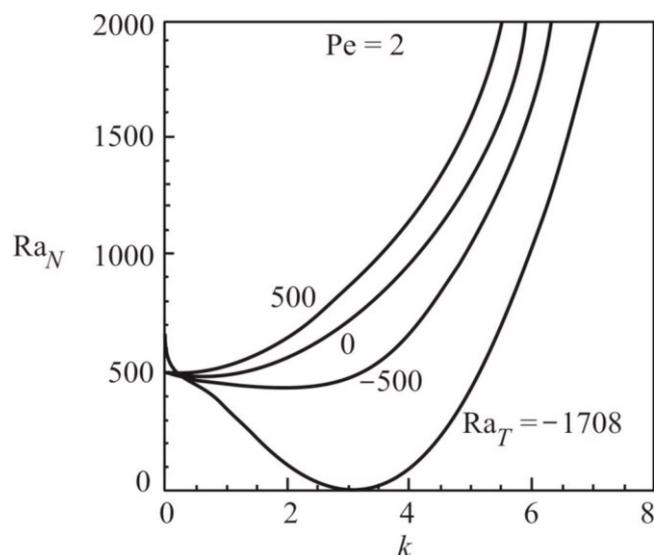


Рис. 5. Кривые устойчивости Ra_N от k для разных Ra_T при $Pe = 2$ ($Le = Sh = 1$)

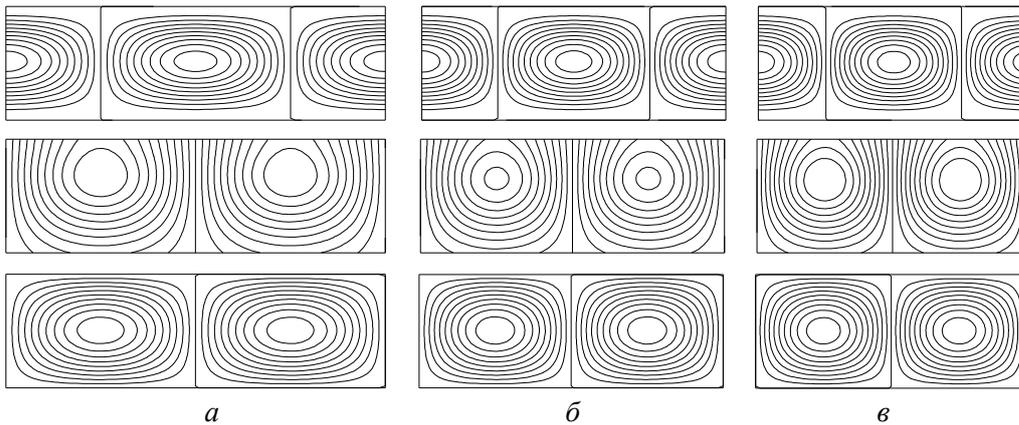


Рис. 6. Модели линии тока (верхний ряд), концентрации (средний ряд) и изотермы (нижний ряд) при начале конвекции для случая $Pe = 0,5$, $Le = 1$, $Sh = 1$ и $Ra_T = 500$, $Ra_{NC} = 1361,78$ (а); $Ra_T = 0$, $Ra_{NC} = 1091,91$ (б); $Ra_T = -500$, $Ra_{NC} = 790,3$ (в)

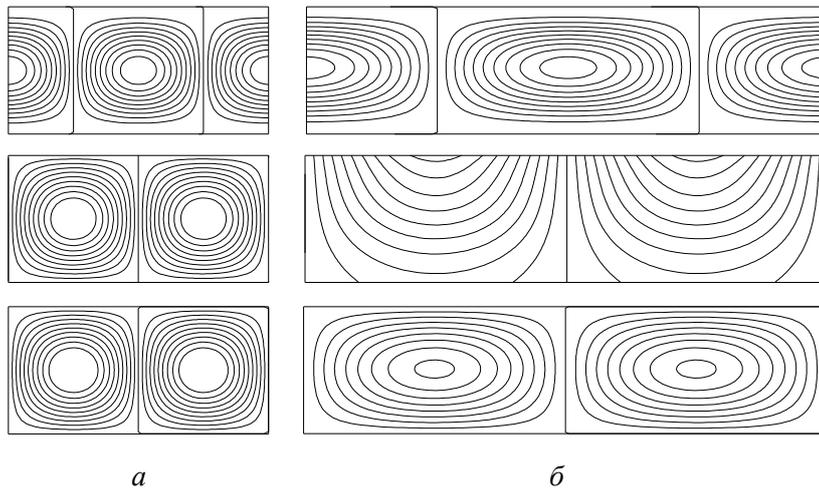


Рис. 7. Линии тока (верхний ряд), концентрация (средний ряд) и изотерма (нижний ряд) при начале конвекции для случая $Ra_T = 0$, $Le = 1$, $Sh = 1$ при $Pe = 0,01$, $Ra_{NC} = 1689,82$ (а); $Pe = 1$, $Ra_{NC} = 780,03$ (б)

На рис. 7 показаны линии тока, концентрация и изотерма при начале конвекции для случая $Ra_T = 0$, $Le = Sh = 1$ с двумя значениями $Pe = 0,01$ и 1 . Критическое число Рэлея для начала конвекции возникает при $Ra_{NC} = 1689,82$ и $780,03$ соответственно. Критические длины волн составляют $3,10$ и $1,54$.

Влияние Pe на скорость термотаксиса

На рис. 8 показана зависимость Ra_N от k при изменении числа Pe для случая $Ra_T = 0$ (нет эффекта двойной диффузии) и $Le = 1$. Когда Pe меняется, это сильно влияет на подвижность модели. Когда $Pe \rightarrow 0$, критическое значение Ra_{NC} было 1708 , тогда как $k_c = 3,11$. Эти значения соответствуют пороговым значениям слоя жидкости, который был нагрет при постоянной температуре, см. работы [12, 26]. Чтобы понять значимость этого аспекта, стоит напомнить, что для случая $Pe \rightarrow 0$ в чистой

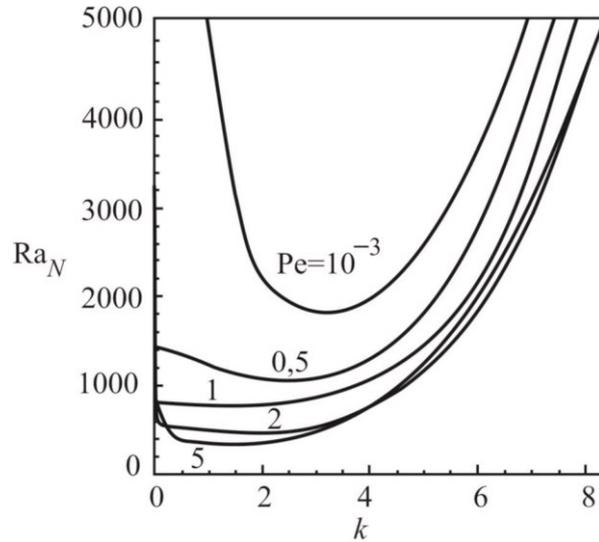


Рис. 8. Зависимости Ra_N и k от Pe при $Ra_T = 0$, $Sh = 1$ и $Le = 1$

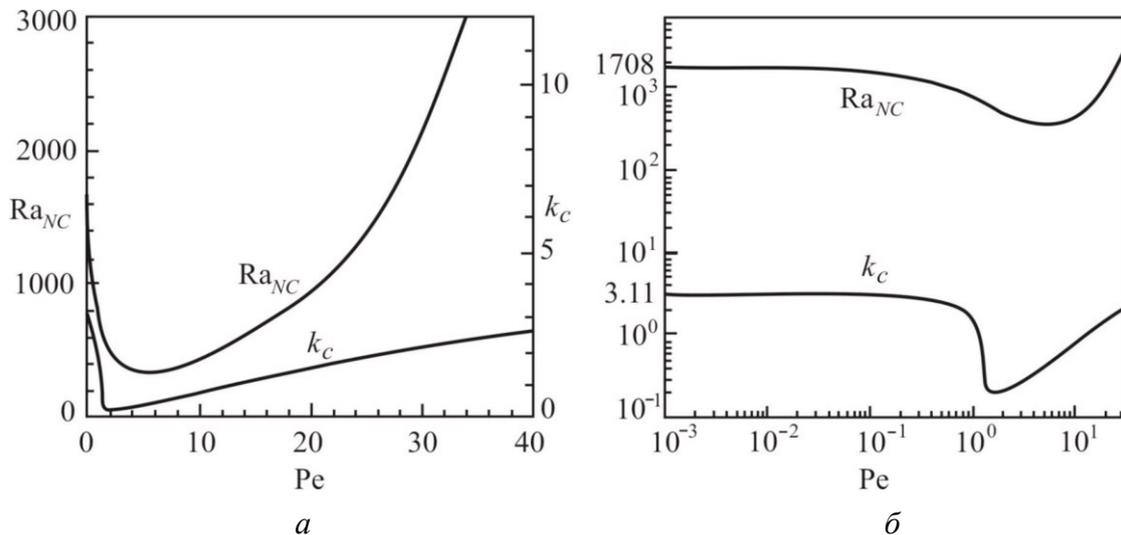


Рис. 9. Зависимости Ra_{NC} и k_c от Pe при $Ra_T = 0$, $Sh = 1$ и $Le = 1$
(*a* – обычная шкала, *б* – логарифмическая)

гравитактической биоконвекции, изложенного в работе [6], наблюдаемые пороговые значения были похожи на пороговые значения для слоя жидкости, который был нагрет снизу при постоянном потоке ($Ra_{NC} \rightarrow 720$ и $k_c \rightarrow 0$). Интересны изменения Ra_{NC} в зависимости от значения Pe . В диапазоне Pe от 0 до 5 Ra_N уменьшается при увеличении Pe (рис. 8, 9). Похожее поведение наблюдалось и для k_c .

Однако когда Pe становится больше 5, Ra_{NC} быстро возрастает с увеличением Pe , как и k_c . Это позволяет найти критическое значение Pe для минимального значения Ra_{NC} . На рис. 8 изображены различные кривые Ra_{NC} от k_c в зависимости от числа Pe . При $Pe = 5$ значение Ra_{NC} наименьшее. Критическое значение Pe в итоге определяется значением около 5,5 (случай, когда Ra_{NC} достигает минимального значения, показан на рис. 9). Эквивалентное волновое число k_c , однако, не является минимальным, и следует отметить, что k_c принимает минимальное значение при приближении Pe к 1,77. Другими словами, критические значения Ra_{NC} и длины волны k_c не достигаются одновременно.

Влияние двойной диффузии

На рис. 10 показаны кривые Ra_{NC} от Ra_T для случая $Le = 1$ (т.е. клеточная диффузия и теплопроводность равны) при различных значениях скоростей плавления (Pe). Следует отметить, что Ra_T имело отрицательные значения (т.е. нагрев с низкого значения в соответствии с температурным градиентом, принятом на рис. 1), что дестабилизировало систему, в противовес конфигурации термоконвекции при нагреве со среднего значения постоянной температурой [12]. Было обнаружено, что $Ra_{NC} = 0$ при $Ra_T = -1708$ при любом значении Pe . Конвекция может возникать и регулироваться только вследствие теплового эффекта.

При изменении числа Льюиса (Le) полученная кривая имела вид Ra_{NC} от k_c для $Ra_T = 0$ и $Pe = 10$ (рис. 11). Было обнаружено, что число Le играет большую роль в определении величины Ra_{NC} , но гораздо меньшую для k_c , в противоположность

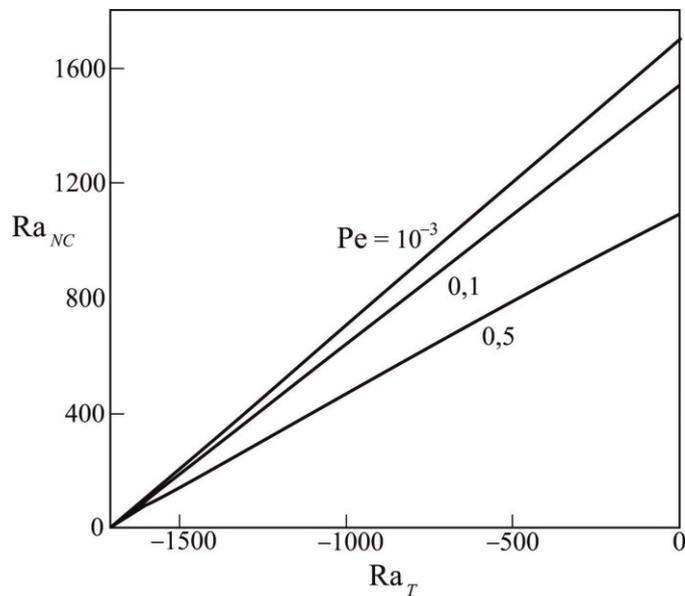


Рис. 10. Зависимость Ra_{NC} от Ra_T для $Le = 1$ и $Sh = 1$ при различных Pe

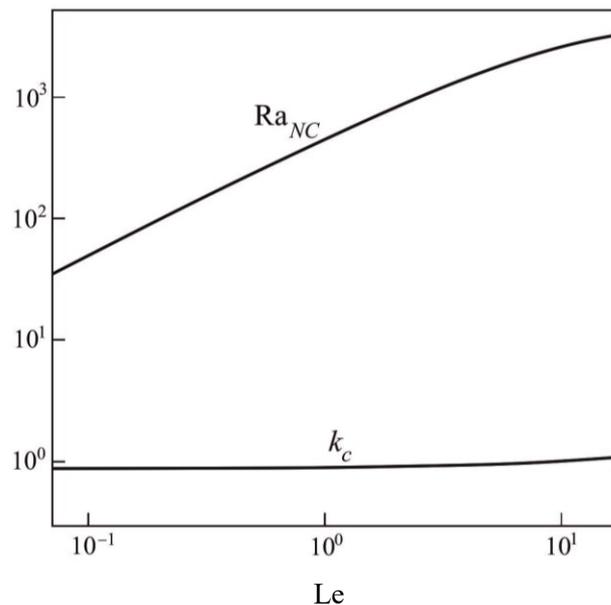


Рис. 11. Зависимость Ra_{NC} и k_c от числа Льюиса для $Ra_T = 0$, $Sh = 1$ и $Pe = 10$

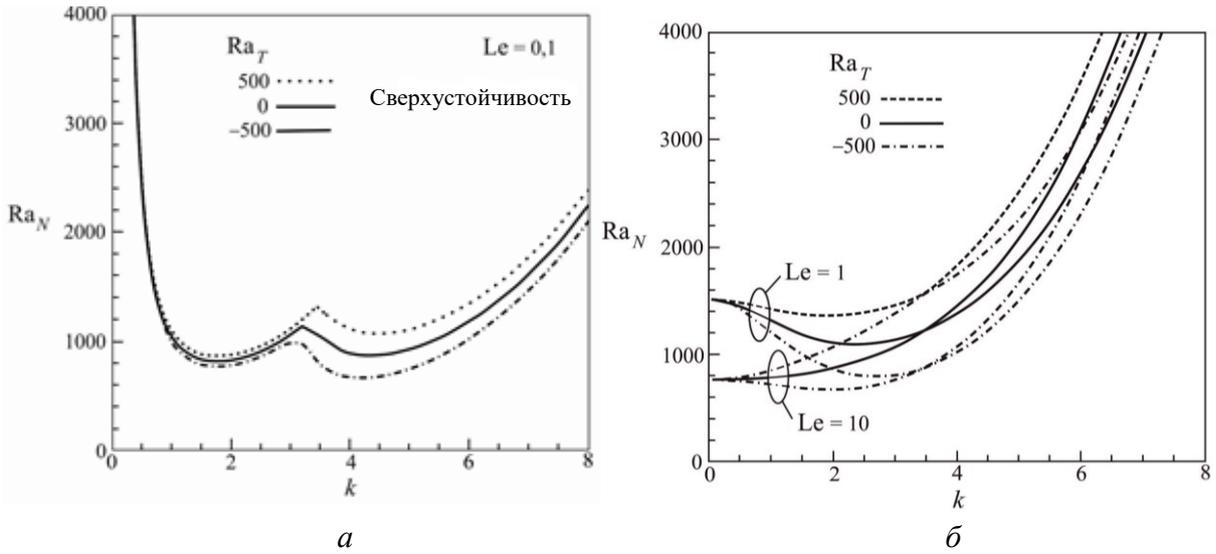


Рис. 12. Зависимость Ra_N от k как функция Ra_T , случай $Pe = 0,5$, $Sh = 1$ и $Le = 0,1$ (a – сверхустойчивость); и с $Le = 1$ и 10 (b)

гравитактической термобиоконвекции в пористой и в жидкой средах, где Le не имело влияния при $Ra_T = 0$ [1, 20]. На рис. 11 показано, что при $Ra_T = 0$ чем больше Le , тем больше Ra_{NC} . Критическое волновое число k_c изменялось незначительно в зависимости от числа Льюиса Le .

Также стоит подчеркнуть, что при помощи анализа линейной устойчивости термотаксис может показать случай сверхустойчивости, когда $Le = 0,1$ (т.е. диффузия клеток в десять раз больше, чем теплопроводность). На рис. 12, a показаны два критических пороговых значения Ra_N в виде кривых устойчивости в зависимости от трех вариантов Ra_T . Это можно объяснить уравнением (22), где $p = p_r + i\omega$ и представляет собой общую скорость роста возмущения, в нем p_r и ω обозначают действительную часть скорости роста и частоту неустойчивости соответственно. Из теории линейной устойчивости известно, что если p действительна, то амплитуда скорости есть функция от времени. Когда p составная, система становится сверхустойчивой, что эквивалентно экспоненциальному увеличению амплитуды скорости со временем, однако это увеличение периодически изменяется [15].

Полученные результаты показали, что расчетное значение ω ненулевое, это означает, что скорость роста p была составной величиной и поэтому возникла сверхустойчивость (рис. 12, a). Когда клеточная диффузия была равна теплопроводности или меньше ($Le = 1$ или 10 , см. рис. 12, b), сверхустойчивость исчезала.

ПРИМЕНЕНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В биологических системах движение микроорганизмов – это ответная реакция от транспортных сигналов, вызывающих движение клеток. Рассматриваемое движение клетки здесь представляет собой скорость, вызванную градиентом, или скорость, следующую за градиентом. Этот таксис, вызванный градиентом, является общим случаем, который отражает другие таксисы, упомянутые в работе *Nguyen-Quang* и соавт. [21], включая модель «хищник – жертва» [25]. Это обычное поведение для живых организмов, и предложенная ниже модель градиента может быть обобщена и применена во многих областях.

Цветение зеленых или сине-зеленых водорослей (цианобактерий) в водной среде (морской или пресной воде) кажется важным термотактическим приложением, особенно в сочетании с хемотаксисом (питательные вещества для водорослей, такие как азот и фосфор) и фототаксисом (интенсивность света). Термотаксис при цветении водорослей можно объяснить тем, что виды водорослей должны адаптироваться к окружающей их среде, т.е. они мигрируют к предпочтительным стимулам, в том числе температурным.

Цианобактерии – одни из наиболее адаптивных организмов фитопланктона. Они имеют механизмы перемещения в толще воды на различной глубине, что помогает им выживать и выбирать наилучшие условия окружающей среды для жизни. Высокая температура воды – один из наиболее важных факторов для роста цианобактерий [10], и температура выше 20 °С (до 26 °С) является идеальным условием [8, 23]. Не только рост водорослей контролируется температурой, но и плавучесть также становится выше при более высоких температурах [8]. Используя плавучесть, цианобактерии двигаются вверх и вниз в толще воды намного быстрее, чем другие виды планктона, чтобы найти лучшие условия по свету, температуре, еде. Это движение вверх – вниз создает конвективную циркуляцию, следовательно, биоконвекцию. Они реагируют на изменение температуры воды, двигаясь на дно ночью, где температура более стабильна [22]. Они погружаются в водные слои, богатые питательными веществами, для поиска пищи [29] и используют споры (как *Anabaena sp.* или *Aphanizomenon*) или оседают на дне (*Microcystis*) на зиму. Изменение климата повышает среднюю температуру и продлевает теплый период. Изменение температуры ведет к уменьшению вязкости воды, что позволяет мелкому фитопланктону, такому как цианобактерии, двигаться быстрее, и в результате мы имеем больше цветения, связанного в основном с цианобактериями [29].

Термическое расслоение в водоемах также увеличивается за счет более высоких температур, при которых предпочтение отдается росту некоторых видов водорослей, включая цианобактерии. В летние месяцы потепление поверхностных вод может привести к расслоению на всю глубину водоема. Расслоение водоема ограничит вертикальное перемещение кислорода и питательных веществ. Поэтому плотность воды становится зависимой от температуры и глубины водяной толщи. Поверхность воды обычно теплее и менее плотная в сравнении с холодной, более плотной водой на дне. Это может увеличить конкурентное преимущество некоторых видов водорослей, таких как цианобактерии, над другими.

Высокая температура также уменьшает вязкость воды. Уменьшение вязкости увеличивает скорость миграции малых водных организмов, которые, в свою очередь, позволяют малым цианобактериям плавать на поверхности и создавать цветение водорослей. Уменьшение вязкости также способствует погружению зеленых водорослей, что повышает преимущество цианобактерий с гораздо меньшим размером, перемещающихся на поверхность, создавая цветения.

Поэтому одно из очень многообещающих и известных применений исследования термотаксиса, и особенно порога термотактической конвективной модели, будет основываться на исследовании цветения вредных водорослей в условиях изменения климата и глобального потепления. Это исследование необходимо не только с экологической точки зрения, но и с точки зрения биосоциального влияния цветения вредных водорослей, поскольку они в большей степени способны к росту в популяции при увеличении температуры воды. Рост стимулируется благодаря адаптируемости цветения вредных водорослей к таким факторам, как интенсивность света, осадки и влияние ветра, каждый из которых приводит к положительной ответной реакции, такой как градиентоснованный таксис, и это способствует их конкурентному преимуществу в водных экосистемах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Термотаксис присутствует во множестве направленных движений, которые обычно не изучаются, в частности анализ устойчивости фасета и разработка режимов конвекции, которые выходят за пределы критических значений. В этой статье линейный анализ был использован для прогнозирования порога конвекции термотаксиса в жидких средах. Предложенная модель включает в себя направленное движение под стимулами градиента. Эта математическая модель может обобщить различные градиентоснованные таксисы, включая хемотаксис, фототаксис и поведение «жертвы» (модель «хищник – жертва»).

Гидродинамическая модель под воздействием конвекции является результатом температуры и подвижности клеток, вызванных термотаксисом, поэтому она носит название термотактическая биоконвекция. В этой модели мы можем найти взаимодействие между температурным градиентом и клеточной популяцией.

Результаты показывают, что существует схожесть между термотактическим поведением и термоконвекцией, когда число Пекле очень мало (стремится к нулю).

Мы также обнаружили состояние сверхстабильности, когда клеточная диффузия больше, чем теплопроводность.

Если добавить составляющую «хищника» к уравнению (3), то уравнение модели «хищник – жертва», предложенное в [25] и [9], может быть получено. Это перспектива для биоконвективных исследований, которые могут быть применены к экологическим явлениям, таким как цветение вредных водорослей.

Индивидуальные шкалы поведения обуславливают биофизическую связь, о чем свидетельствуют результаты. Также важно определить пространственно-временную модель в экологических масштабах. Дальнейшие исследования позволят показать надежность градиентоснованной модели термотаксиса и её важность в естественных экологических системах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность профессору Тхе Хунь Нгуену из Политехнической школы Монреаля за обсуждения явления термотаксиса. Профессору Хиллу из Университета Лидса и профессору Кесслеру из Университета Аризоны благодарности за их вклад в концепции популяции микроорганизмов. Три Нгуен-Кван также благодарит Совет по естественным наукам и инженерным исследованиям Канады за поддержку исследований грантом *Discovery Grant NSERC* (номер гранта *RGPIN 03796*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Alloui Z., Nguyen T.H., Bilgen E. Stability analysis of thermo-bioconvection in suspensions of gravitactic micro-organisms in a fluid layer // *International Communications in Heat and Mass Transfer*. – 2006. – Vol. 33. – P. 1198–1206.
2. Alloui Z., Nguyen-Quang T. Modeling approach for gradient-based motion of microorganisms in porous media and applications in Biosystems, porous Media: applications in biological systems and biotechnology (PMABS) / ed. by Kambiz Vafai. – CRC Press/Taylor & Francis Group, 2015. – P. 1–959.
3. Ardiel E.L., Rankin C.H. An elegant mind: learning and memory in *Caenorhabditis elegans* // *Learn Mem.* – 2010. – Vol. 17. – P. 191–201.
4. Bahat A., Eisenbach M. Sperm thermotaxis // *Mol. Cell. End.* – 2006. – Vol. 252. – P. 115–119.
5. Bahat A., Caplan S.R., Eisenbach M. Thermotaxis of human sperm cells in extraordinarily shallow temperature gradients over a wide range // *PLoS One*. – 2012. – Vol. 7 – P. 415–419.
6. Bahloul A., Nguyen-Quang T., Nguyen T.H. Bioconvection of gravitactic microorganisms in a fluid layer // *International Communications in Heat and Mass Transfer*. – 2005. – Vol. 32. – P. 64–71.

7. Choi Y., Sim S., Lee S. Characterization of *Caenorhabditis elegans* behavior in response to chemical stress by using hidden Markov model // *Modern Physics Letters B*. – 2014. – Vol. 28. – P. 1–11.
8. Cayelan C.C., Ibelings B.W., Hoffmann E.P., Hamilton D.P., Brookes J.D. Eco-physiological adaptations that favor freshwater cyanobacteria in a changing climate // *Water Research*. – 2012. – Vol. 46. – P. 1394–1407.
9. Chakraborty A., Singh M., Lucy D., Ridland P. Predator-prey model with prey-taxis and diffusion // *Math. Comp. Modelling*. – 2007. – Vol. 46. – P. 482–498.
10. Chorus I., Bartram J. *Toxic Cyanobacteria: A guide to their public health consequences, monitoring and management* / published on behalf of WHO (World Health Organization) by E & FN Spon. – London, 1999.
11. Gaudet P., Williams J.G., Fey P., Chisholm R.L. An anatomy ontology to represent biological knowledge in *Dictyostelium discoideum* // *BMC Genomics*. – 2008. – Vol. 9. – P. 110–130.
12. Getling A.V. *Rayleigh-Bénard convection; structures and dynamics*. – World Scientific, 1998. – 245 p.
13. Golestanian R. Collective behavior of thermally active colloids // *Physical Review Letters*. – 2012. – Vol. 108, № 3. – P. 1–5.
14. Kawakubo T., Tsuchiya Y. Diffusion coefficient of paramecium as a function of temperature // *J. Protozool.* – 1981. – Vol. 28. – P. 342–344.
15. Koschmieder E.L. *Bénard cells and Taylor vorticities*. – Cambridge University Press, 1993.
16. Marea A.F.M., Panfilov A.V., Hogeweg P. Migration and thermotaxis of *Dictyostelium discoideum* slugs: a model study // *J. Theor. Biol.* – 1999. – Vol. 199. – P. 297–309.
17. Matsuoka T., Gomi S., Shingai R. Simulation of *C. elegans* thermotactic behavior in a linear thermal gradient using a simple phenomenological motility model // *J. Theor. Biol.* – 2008. – Vol. 250. – P. 230–243.
18. Myerscough M.R. A simple model for temperature regulation in honey bees warms // *J. Theor. Biol.* – 1993. – Vol. 162. – P. 360–381.
19. Nakazato K., Mochizuki A. Steepness of thermal gradient is essential to obtain a unified view of thermotaxis in *C. elegans* // *J. Theor. Biol.* – 2009. – Vol. 260, No. 1. – P. 56–65.
20. Nguyen-Quang T., Nguyen T.H., LePelec G. Gravitactic bioconvection in a fluid-saturated porous medium with double diffusion // *J. of Porous Media*. – 2008. – Vol. 11. – P. 751–764.
21. Nguyen-Quang T., Nguyen T.H., Guichard F. Spatial pattern formation of gravitactic microorganisms: from bioconvection to population dynamics // *Porous Media: Applications in Biological Systems and Biotechnology*. – Taylor & Francis, CRC Press, 2010.
22. Ndong M., Bird D., Nguyen-Quang T., Boutray M., Zamyadi A., Vincon-Leite B., Lemaire J.B., Prevost M., Dorner S. Estimating the risk of cyanobacterial occurrence using an index integrating meteorological factors: Application to drinking water production // *Water Research*. – 2014. – Vol. 56. – P. 98–108.
23. Paerl H.W., Fulton R.S., Moisander P.H., Dyble J. Harmful freshwater algae blooms with an emphasis on Cyanobacteria: review article // *The Scientific World*. – 2001. – Vol. 1. – P. 76–113.
24. Pellew A., Southwell R.V. On the maintained convective motion in a fluid heated from below // *Proc. Roy. Soc. London Ser. A*. – 1940. – Vol. 176. – P. 312–343.
25. Sapoukhina N., Tyutyunov Y., Arditi R. The role of prey-taxis in biological control // *Amer. Nat.* – 2003. – Vol. 162. – P. 61–76.
26. Sparrow E.M., Goldstein R.J., Jonsson V.K. Thermal instability in a horizontal fluid layer: effect of boundary conditions and non-linear temperature profile // *J. Fluid Mech.* – 1964. – Vol. 18. – P. 513–528.
27. Sudarsan R., Thompson C., Kevan P.G., Eberl H.J. Flow currents and ventilation in Langstroth beehives due to brood thermoregulation efforts of honeybees // *J. Theor. Biol.* – 2012. – Vol. 295. – P. 168–193.
28. Tawada K., Miyamoto H. Sensitivity of *Paramecium* thermotaxis to temperature change // *J. Protozool.* – 1973. – Vol. 20. – P. 209–292.
29. USEPA, *Impacts of Climate Change on the Occurrence of Harmful Algal Blooms*. – United States Environmental Protection Agency, 2013.
30. Watmough J., Camazine S. Self-organized thermoregulation of honeybee clusters // *J. Theor. Biol.* – 1995. – Vol. 176. – P. 391–402.

THERMOTAXIS PATTERN IN FLUID MEDIUM

T. Nguyen-Quang (Truro, Canada), Z. Alloui (Batna, Algeria)

Taxis is a natural response that a living organism has towards stimuli such as gravity (gravitaxis), light (phototaxis), or chemical substances (chemotaxis), etc. Thermotaxis is the motion of a microorganism towards or away from a thermal stimulus, which generates a thermotactic pattern in nature. Examples include the motion of *Dictyostelium slugs*, the thermoregulation of honeybees, the behavior of roundworms (specifically *Caenorhabditis elegans*), the behavior of human and animal sperm, and how colloidal particles act. Multiple mathematical models were suggested to deal with thermotaxis. The main goal of this paper is to predict the onset of thermotactic convection in fluid medium by using the linear stability analysis. Biological systems are known as the most common systems, where thermotactic patterns generated by living organisms could happen. This category of taxis takes place in a variety of directional motion of microorganisms, having the common sense of motion under the gradient-stimuli and can be generalized mathematically under the form of gradient-based taxis. The results from linear stability analysis show that the thermotactic convection is analogous to the classical thermal convection created by a constant temperature, when the Peclet number is small, and there exists an important overstability condition, when the microorganism cell diffusivity is greater than the thermal diffusivity. The promising future study from this analysis will rely on the application to the harmful algal blossoming.

Key words: biological systems, gradient-based taxis, thermotaxis, linearized perturbation, partial differential equations.

Получено 10 октября 2018