
О.М. ВАСИЛЬЄВ

Київський національний університет імені Тараса Шевченка
(Вул. Володимирська, 60, Київ 01601; e-mail: oleksii@vasyliev.kyiv.ua)

МОДЕЛЬ ХЕМОТАКСИСУ В КОМБІНОВАНОМУ СЕРЕДОВИЩІ

УДК 577.3

У статті пропонується модель, яка описує процес хемотаксису бактерій у комбінованому середовищі, яке містить одночасно як атрактант, так і репелент. Модель ґрунтується на системі диференціальних рівнянь, які враховують ефекти від взаємодії бактерій як з атрактантом, так і репелентом. У рамках цього підходу ефект від хемотаксису пропорційний до градієнта концентрації відповідної речовини (атрактанту чи репеленту). Також модель враховує наявність ефекту насичення, коли збільшення концентрації атрактанту чи репеленту зменшує відгук бактерій на наявність градієнта в розподілі концентрації цих речовин. Для аналізу неоднорідності розподілу бактерій в системі використовується функція чутливості хемотаксису. Її значення обчислюється на межах системи та, за наявності екстремуму у розподілі бактерій, в точці такого екстремуму. Аналізується залежність значення функції чутливості хемотаксису від концентрації атрактанту та репеленту. Показано, що така залежність є суттєво нелінійною і якісно відрізняється від аналогічних залежностей, отриманих раніше для систем, що містять лише атрактант чи репелент.

Ключові слова: модель, хемотаксис, бактерія, атрактант, репелент, концентрація, розподіл.

*In theory, there is no difference
between theory and practice. In
practice, there is.* Yogi BERRA

1. Вступ

Останнім часом цікавість дослідників викликають певні типи джгутикових бактерій (на кшталт *Escherichia coli* або *Salmonella enterica*), рухомість яких забезпечується обертальними рухами їх джгутиків [1–3]. Причому алгоритм руху бактерій залежить від особливостей середовища, в якому він відбувається, і є досить нетривіальним. Зокре-

ма, бактерії мають рецептори, здатні реєструвати певні речовини, до яких бактерії є чутливими. Скажімо, для бактерій *Escherichia coli* такою речовиною є цукор, і бактерії у підсумку намагаються опинитися в області з максимальною концентрацією цукру. Таку речовину (яка «притягує» бактерії) називають атрактантом, а відповідне явище називається *хемотаксисом* [3–6]. Також існують речовини, яких бактерія намагається уникнути. Речовину, яка «відштовхує» бактерії, називають репелентом [3, 4, 7].

Що стосується механізмів реалізації хемотаксису, то ключовою є та обставина, що бактерія, в силу своїх відносно малих розмірів (порядку декількох мікрометрів), не здатна визначити градієнт розподілу атрактанту чи репеленту, а отже, і напрямок, у якому слід рухатись, аби опинитися в області з найбільшою концентрацією атрактан-

Цитування: Васильєв О.М. Модель хемотаксису в комбінованому середовищі. *Укр. фіз. журн.* **70**, № 12, 868 (2025).
© Видавець ВД «Академперіодика» НАН України, 2025.
Стаття опублікована за умовами відкритого доступу за ліцензією CC BY-NC-ND (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

ту чи найменшою концентрацією репеленту. Тому бактерії застосовують певний алгоритм, який дозволяє їм рухатись (у середньому) в потрібному напрямку. А саме, бактерія не тільки здатна реєструвати (за допомогою своїх рецепторів) кількість атрактанту/репеленту, а й запам'ятовувати, скільки атрактанту/репеленту було зареєстровано нею в процесі руху. Технічно це реалізується через кількість рецепторів, які переходять в активований стан внаслідок взаємодії з атрактантом/репелентом. При цьому перебування рецептора в активованому стані є тимчасовим. Тому фактично бактерія “пам’ятає” кількість зареєстрованого атрактанту/репеленту за певний час. Ба більше, оскільки загальна кількість рецепторів є обмеженою, то для бактерій існує явище насичення, коли в активований стан переходять всі чи майже всі рецептори й далі кількість активованих рецепторів не збільшується навіть за наявності атрактанту/репеленту [3, 6, 7].

Кількість активованих рецепторів (а отже, кількість зареєстрованого атрактанту/репеленту) впливає на характер руху бактерій. На загал, бактерії рухаються рівномірно й прямолінійно. Однак у якийсь момент бактерія зупиняється і випадковим чином змінює напрямок руху. Це називається *тамблінгом*. Частота тамблінгу залежить від кількості активованих рецепторів: чим більше рецепторів активовано, тим меншою (для атрактанту) чи більшою (для репеленту) є частота тамблінгу. Оскільки кількість активованих рецепторів визначається кількістю зареєстрованого атрактанту/репеленту, то частота тамблінгу є меншою/більшою в тих областях, де концентрація атрактанту/репеленту є вищою. Простіше кажучи, ймовірність зміни напрямку руху бактерій зменшується зі збільшенням/зменшенням кількості атрактанту/репеленту [3].

Для моделювання та аналізу руху бактерій використовують різні підходи [8–14]. Один з фундаментальних підходів ґрунтується на використанні системи нелінійних диференціальних рівнянь дифузійного типу, які описують розподіл атрактанту/репеленту та бактерій у системі [8, 9, 12, 15–21]. Перевагою такого підходу є те, що він дозволяє отримувати числові розв’язки та досліджувати вплив на систему межових та початкових умов, а також враховувати ефекти від зміни інших параметрів моделі. Це є важливим в прикладному пла-

ні, оскільки дозволяє пов’язати результати теоретичного дослідження з наявними експериментальними даними. Також в рамках цього підходу реалізується важлива методологічна парадигма, яка дозволяє розглядати явище хемотаксису як таке, що ізоморфне явищам дифузії в системах зі складною структурою (див., наприклад, [22–24]) та деяким біофізичним системам, на кшталт хімічного синапсу [25–28]. І хоча цей підхід, як і всі інші, має певні недоліки (наприклад, найефективнішим він є за малих градієнтів концентрації атрактанту/репеленту [3, 29, 30]), у багатьох випадках він видається перспективним.

У цій статті пропонується модель, в рамках якої система з бактеріями містить як атрактант, так і репелент, на які можуть реагувати бактерії. Тобто таке комбіноване середовище містить компоненти, які мають протилежний вплив на поведінку бактерій. Як буде показано далі, ця обставина виявлятиметься у доволі цікавих, нелінійних ефектах, які не зводяться до простого “накладання” ефектів від взаємодії бактерій з атрактантом та репелентом.

2. Вихідні рівняння моделі

Ми розглядатимемо одновимірну просторово обмежену систему розміру L , просторова координата $0 \leq x \leq L$. Концентрацію бактерій, атрактанту та репеленту позначимо відповідно як $b(x)$, $a(x)$ та $r(x)$. Оскільки ми розглядатимемо стаціонарний випадок, то ці величини залежатимуть лише від просторової координати й не залежатимуть від часу.

У загальному випадку розподіл атрактанту $a(x)$ та репеленту $r(x)$ визначаються зі стаціонарного рівняння дифузії. Легко показати, що для одновимірного випадку, коли концентрації атрактанту/репеленту фіксуються на межах системи, відповідні залежності будуть лінійними по координаті. Що стосується концентрації бактерій, то для визначення їхнього розподілу має місце аналогічне рівняння дифузійного типу, однак у цьому рівнянні слід врахувати наявність ефекту хемотаксису. У рамках використаного модельного підходу (див., наприклад, [8–12, 15–21]) ефект хемотаксису враховується через відповідний доданок у виразі для потоку бактерій. Оскільки у нашому випадку розглядається комбіноване середовище як з атрактантом, так і з репелентом, то таких доданків буде

два. А саме, ми виходимо з того, що потік бактерій визначається таким співвідношенням [3, 17]:

$$\mathbf{j}_b(x) = -D\nabla b(x) + k_a \frac{b(x)\nabla a(x)}{(a_0 + a(x))^2} - k_r \frac{b(x)\nabla r(x)}{(r_0 + r(x))^2}, \quad (1)$$

де D є коефіцієнтом дифузії, а k_a , a_0 , k_r та r_0 є параметрами моделі. Перший доданок у виразі (1) описує дифузійний рух бактерій. Другий та третій доданки описують ефект хемотаксису від наявності в системі атрактанту та репеленту відповідно. Ми врахували те, що ці внески пропорційні до концентрації атрактанту/репеленту, пропорційні до кількості бактерій і зменшуються при збільшенні атрактанту/репеленту внаслідок ефекту насичення (детальніше обговорення конкретного вигляду доданка, що описує ефект хемотаксису, можна знайти, наприклад, в [3] та посиланнях, що містяться там).

Основне рівняння для визначення розподілу бактерій з урахуванням хемотаксису можна отримати, якщо прирівняти до нуля потік бактерій (див., наприклад, [8, 15–18]):

$$D \frac{db}{dx} = k_a \frac{b(x) \frac{da}{dx}}{(a_0 + a(x))^2} - k_r \frac{b(x) \frac{dr}{dx}}{(r_0 + r(x))^2}. \quad (2)$$

Після нескладних перетворень отримаємо таке співвідношення:

$$b(x) = C \exp \left(\frac{1}{D} \left(\frac{k_r}{r_0 + r(x)} - \frac{k_a}{a_0 + a(x)} \right) \right), \quad (3)$$

де C є сталою інтегрування.

Співвідношення (3) визначає залежність концентрації бактерій в системі від концентрації атрактанту та репеленту.

3. Обезрозмірення залежностей

Щоб визначити особливості розподілу бактерій у системі, необхідно уточнити межові умови як щодо розподілу атрактанту/репеленту, так і власне бактерій. А саме, ми вважатимемо, що режим підведення атрактанту/репеленту в систему регулюється через фіксацію концентрації атрактанту/репеленту на межах системи. З практичної точки зору такий механізм є найзручнішим і його найлегше реалізувати в експерименті [3].

Припустимо, що на лівій межі (при $x = 0$) підтримується нульова концентрація атрактанту та репеленту (тобто $a(0) = 0$ та $r(0) = 0$). На правій межі (при $x = L$) для атрактанту та репеленту підтримується стала концентрація A та R відповідно (тобто $a(L) = A$ та $r(L) = R$). Тоді просторовий розподіл концентрацій атрактанту та репеленту визначатиметься так:

$$a(x) = \frac{Ax}{L}, \quad (4)$$

$$r(x) = \frac{Rx}{L}. \quad (5)$$

Константу C з рівняння (3) знаходимо з умови, що концентрація бактерій у системі є постійною і дорівнює B (тобто $\int_0^L b(x) dx = B$):

$$C = \frac{B}{\int_0^L \exp \left(\frac{1}{D} \left(\frac{k_r}{r_0 + \frac{Rx}{L}} - \frac{k_a}{a_0 + \frac{Ax}{L}} \right) \right) dx}. \quad (6)$$

Усі вищезгадані співвідношення для подальшого кількісного аналізу розумно обезрозмірити, поклавши $x = Lz$, $\alpha = \frac{k_a}{Da_0}$, $\beta = \frac{k_r}{Dr_0}$ та позначивши $A_0 = \frac{A}{a_0}$ та $R_0 = \frac{R}{r_0}$. Також замість залежності $b(x)$ переходимо до безрозмірного виразу $m(z) = \frac{Lb(x)}{B}$. Тоді для залежності $m(z)$ отримуємо таке співвідношення:

$$m(z) = \frac{\exp \left(\frac{\beta}{1+R_0z} - \frac{\alpha}{1+A_0z} \right)}{\int_0^1 \exp \left(\frac{\beta}{1+R_0z} - \frac{\alpha}{1+A_0z} \right) dz}. \quad (7)$$

Фактично, залежність (7) визначає просторовий розподіл бактерій у системі. Цей розподіл залежить від параметрів A_0 та R_0 , які є значеннями градієнтів атрактанту та репеленту відповідно.

4. Особливості розподілу бактерій

Навіть після обезрозмірення співвідношення (7) містить певну кількість феноменологічних параметрів, тому загальний його аналіз є малоцікавим. Розглянемо спрощений, але разом з тим важливий з практичної точки зору випадок, коли атрактант та репелент виконують однотипну (але різнонаправлену) дію. Зокрема, працюватимемо в наближенні $\alpha = \beta$ та $A_0 \approx R_0$. Тоді співвідношення (7)

можна записати у вигляді

$$m(z) = \frac{\exp(f(z))}{\int_0^1 \exp(f(z)) dz}. \quad (8)$$

Тут використано функцію

$$f(z) = \frac{\lambda z}{(1 + kz)^2} \quad (9)$$

і позначено $\lambda = \alpha(A_0 - R_0)$ та $k = A_0 \approx R_0$. Враховуючи рівняння (8), неважко збагнути, що екстремум функції $f(z)$, що визначається рівнянням (9), співпадає з екстремумом функції $m(z)$, що визначається рівнянням (8). Функція $f(z)$ має екстремум у точці $z = \frac{1}{k}$ (максимум при $\lambda > 0$ та мінімум при $\lambda < 0$). Разом з тим, для аргументу z має місце обмеження $0 \leq z \leq 1$. Тому екстремум у розподілі бактерій в системі матиме місце лише за умови $k > 1$. Отже, залежно від значень параметрів λ та k , можливі такі типи розподілу бактерій у системі.

- При значеннях $\lambda > 0$ та $k \leq 1$ концентрація бактерій в системі монотонно зростає зі збільшенням z від 0 до 1.
- При значеннях $\lambda > 0$ та $k > 1$ концентрація бактерій в системі зростає до максимального значення при $z = \frac{1}{k}$, після чого починає зменшуватись. При цьому концентрація бактерій при $z = 1$ більша за концентрацію бактерій при $z = 0$.
- При значеннях $\lambda < 0$ та $k \leq 1$ концентрація бактерій в системі монотонно спадає зі збільшенням z від 0 до 1.
- При значеннях $\lambda < 0$ та $k > 1$ концентрація бактерій в системі спадає до мінімального значення при $z = \frac{1}{k}$, після чого починає збільшуватись. При цьому концентрація бактерій при $z = 1$ менша за концентрацію бактерій при $z = 0$.

Характерні розподіли бактерій в системі проілюстровано на рис. 1.

Важливо, що параметри λ та k визначаються через максимальну концентрацію атрактанту та репеленту на правій межі $z = 1$. Максимальну концентрацію атрактанту та репеленту відносно легко контролювати в експерименті, тому ми розглядатимемо λ та k як керуючі параметри системи. Значення цих параметрів якісно впливають на розподіл бактерій.

5. Функція чутливості хемотаксису

Для аналізу характеру впливу межових умов на особливості розподілу бактерій у системі зручно використовувати таку характеристику, як *функція чутливості хемотаксису* [3, 15–21]. На загал, ця функція визначається для певної просторової області S як відхилення середнього значення концентрації бактерій по області S від середнього значення концентрації бактерій по системі S_{tot} , нормоване на середнє значення концентрації бактерій по системі:

$$F(S) = \frac{\frac{1}{S} \int_S b(\mathbf{r}) d\sigma - \frac{1}{S_{\text{tot}}} \int_{S_{\text{tot}}} b(\mathbf{r}) d\sigma}{\frac{1}{S_{\text{tot}}} \int_{S_{\text{tot}}} b(\mathbf{r}) d\sigma} = \frac{S_{\text{tot}}}{S} \frac{\int_S b(\mathbf{r}) d\sigma}{\int_{S_{\text{tot}}} b(\mathbf{r}) d\sigma} - 1, \quad (10)$$

де $\int_S b(\mathbf{r}) d\sigma$ є інтегралом від концентрації бактерій по області (для якої визначається функція чутливості хемотаксису), а $\int_{S_{\text{tot}}} b(\mathbf{r}) d\sigma$ є інтегралом по всій системі.

Якщо область, для якої визначається функція чутливості хемотаксису, локалізовано в околі точки $\mathbf{r}$, а міра області $S \rightarrow 0$, тоді вираз для функції чутливості хемотаксису трансформується до такого співвідношення:

$$F(\mathbf{r}) = \frac{S_{\text{tot}} b(\mathbf{r})}{\int_{S_{\text{tot}}} b(\mathbf{r}) d\sigma} - 1. \quad (11)$$

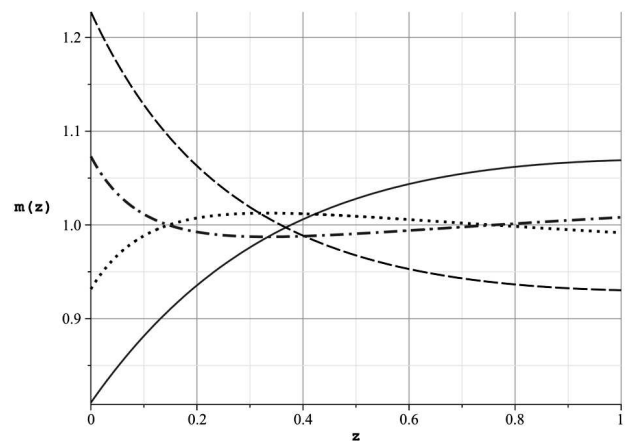


Рис. 1. Характерні розподіли бактерій у системі: суцільна лінія відповідає значенням $\lambda = 1$ та $k = 0.9$; пунктирна лінія відповідає значенням $\lambda = 1$ та $k = 3$; штрихова лінія відповідає значенням $\lambda = -1$ та $k = 0.9$; штрихпунктирна лінія відповідає значенням $\lambda = -1$ та $k = 3$

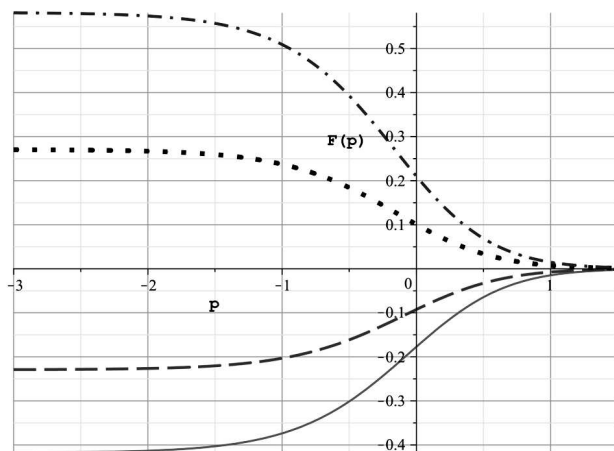


Рис. 2. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ на лівій межі системи (при $z = 0$) для різних значень параметра λ : суцільна лінія відповідає значенню $\lambda = 1$; штрихована лінія відповідає значенню $\lambda = 0,5$; пунктирна лінія відповідає значенню $\lambda = -0,5$; штрихпунктирна лінія відповідає значенню $\lambda = -1$

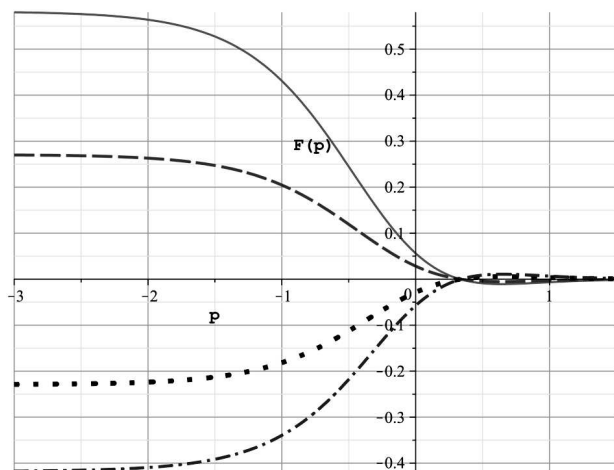


Рис. 3. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ на правій межі системи (при $z = 1$) для різних значень параметра λ : суцільна лінія відповідає значенню $\lambda = 1$; штрихована лінія відповідає значенню $\lambda = 0,5$; пунктирна лінія відповідає значенню $\lambda = -0,5$; штрихпунктирна лінія відповідає значенню $\lambda = -1$

Враховуючи співвідношення (8) і той очевидний факт, що $\int_0^1 m(z) dz = 1$, отримуємо в нашому конкретному випадку таке співвідношення для функції чутливості хемотаксису в точці z :

$$F(z) = m(z) - 1 = \frac{\exp(f(z))}{\int_0^1 \exp(f(z)) dz} - 1. \quad (12)$$

Це співвідношення, з одного боку, є тривіальним. Однак тут слід врахувати, що власне тривіальною є залежність від координати. Разом з тим, функція чутливості хемотаксису залежить від межових умов і, серед іншого, від параметрів λ та k . І ця залежність у загальному випадку не є тривіальною [3, 15–21].

Розглянемо питання про залежність від параметрів λ та k функції чутливості хемотаксису на межах системи та у тих просторових точках, де концентрація бактерій приймає найбільшого та найменшого значень (якщо такі існують). При цьому для зручності покладемо $k = 10^p$ і досліджуватимемо залежність $F(z)$ від параметра p . На рис. 2 показано, які значення приймає функція чутливості хемотаксису на лівій межі системи залежно від значення параметра p (за деяких різних значень параметра λ). Відповідна залежність є монотонною: зі збільшенням значення параметра p для $\lambda > 0$ значення функції чутливості хемотаксису $F(p)$ монотонно зростає з від'ємних значень до нульового, а при $\lambda < 0$ значення функції чутливості хемотаксису монотонно зменшується з додатного значення до нульового. При цьому параметр λ впливає на “амплітуду” екстремального значення функції чутливості хемотаксису при $p \rightarrow -\infty$, яка дорівнює, як нескладно показати,

$$F(p = -\infty) = \frac{\lambda}{\exp(\lambda) - 1} - 1. \quad (13)$$

Майже аналогічно (з поправкою на зміну зростання на спадання і навпаки при зміні знака параметра λ) поводить себе функція чутливості хемотаксису на правій межі при збільшенні параметра p . А саме, при збільшенні значення p до нуля при $\lambda > 0$ функція чутливості хемотаксису монотонно зменшується, а при $\lambda < 0$ вона монотонно збільшується, як показано на рис. 3. При цьому на правій межі

$$F(p = -\infty) = \frac{\lambda \exp(\lambda)}{\exp(\lambda) - 1} - 1. \quad (14)$$

Однак при значеннях $p > 0$ відповідні залежності мають екстремум. Ситуацію ілюструє рис. 4.

Також, як зазначалося, при значеннях $k > 1$ (отже, при $p > 0$) у розподілі бактерій має місце екстремум в точці $z = \frac{1}{k} = 10^{-p}$ (максимум при $\lambda > 0$ та мінімум при $\lambda < 0$). На рис. 5 показано залежність $F(p)$ у точці $z = 10^{-p}$ за додатних значень

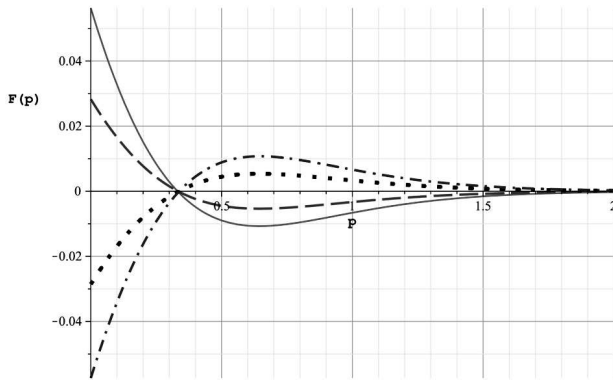


Рис. 4. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ на правій межі системи (при $z = 1$) для різних значень параметра λ та значеннях $p \geq 0$: суцільна лінія відповідає значенню $\lambda = 1$; штрихована лінія відповідає значенню $\lambda = 0,5$; пунктирна лінія відповідає значенню $\lambda = -0,5$; штрихпунктирна лінія відповідає значенню $\lambda = -1$

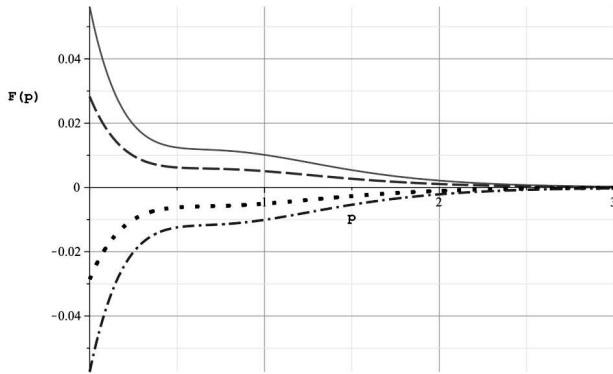


Рис. 5. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ у точці внутрішнього екстремуму (при $z = 10^{-p}$) для різних значень параметра λ та значеннях $p \geq 0$: суцільна лінія відповідає значенню $\lambda = 1$; штрихована лінія відповідає значенню $\lambda = 0,5$; пунктирна лінія відповідає значенню $\lambda = -0,5$; штрихпунктирна лінія відповідає значенню $\lambda = -1$

p . Бачимо, що ця залежність є монотонною (спадуюча при $\lambda > 0$ та зростаюча при $\lambda < 0$) з характерним плато у центрі, де зміна значення параметра p мало впливає на зміну значення функції чутливості хемотаксису. Така залежність якісно відрізняється від аналогічних залежностей куполоподібного типу, отриманих раніше для функції чутливості хемотаксису систем, що містять лише аттрактант чи репелент [3, 15–21].

На рис. 6 показано, як змінюється функція чутливості хемотаксису при зміні значення параметра p на лівій межі, в точці максимальної кон-

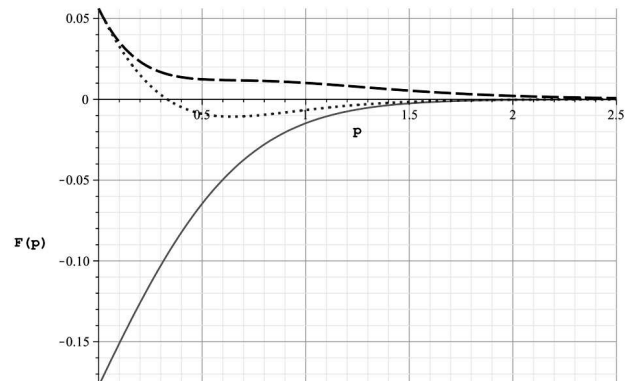


Рис. 6. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ на лівій межі (суцільна лінія), на правій межі (пунктирна лінія) та у точці максимальної концентрації бактерій (штрихована лінія) при значенні $\lambda = 1$ та $p \geq 0$

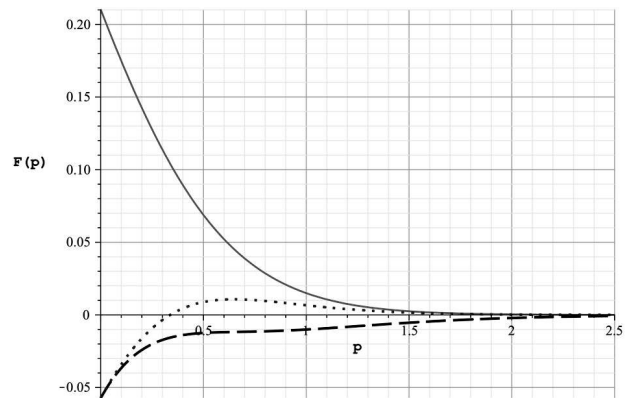


Рис. 7. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ на лівій межі (суцільна лінія), на правій межі (пунктирна лінія) та у точці мінімальної концентрації бактерій (штрихована лінія) при значенні $\lambda = -1$ та $p \geq 0$

центрації бактерій, та на правій межі за значення $\lambda = 1$ при невід'ємних значеннях параметра p (оскільки невід'ємність цього параметра є умовою існування екстремуму в розподілі бактерій). Аналогічні залежності, але для значення $\lambda = -1$, показано на рис. 7. Зрозуміло, з поправкою на те, що в цьому разі йдеться не про максимум, а про мінімум у розподілі бактерій. У обох випадках характер залежностей доволі прогнозований: при збільшенні параметра p неоднорідність у розподілі бактерій зменшується, в результаті чого значення функції чутливості хемотаксису на межах системи і в точці екстремуму прямує до нуля. Цей висновок підтверджують і графіки на рис. 8 (значення фун-

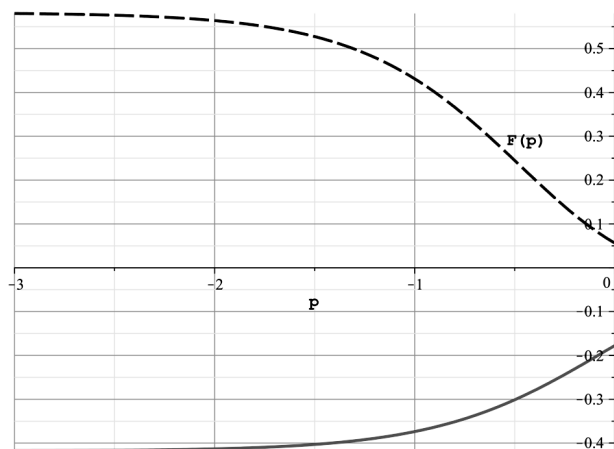


Рис. 8. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ на лівій межі (суцільна лінія) та на правій межі (пунктирна лінія) при значенні $\lambda = 1$ та $p \leq 0$

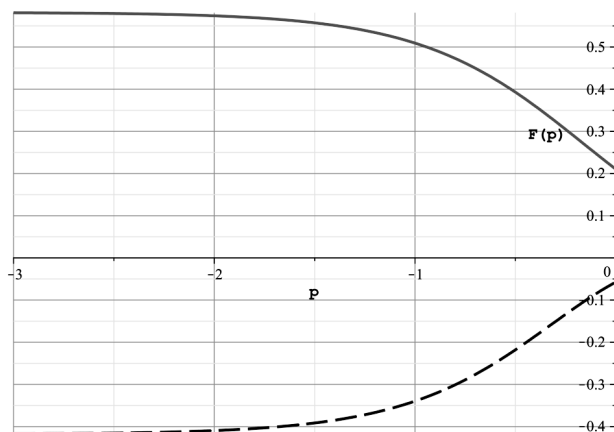


Рис. 9. Функція чутливості хемотаксису $F(p)$ на лівій межі (суцільна лінія) та на правій межі (пунктирна лінія) при значенні $\lambda = -1$ та $p \leq 0$

кції чутливості хемотаксису на межах системи за відсутності внутрішнього екстремуму при $\lambda = 1$ та від'ємних значеннях p) та на рис. 9 (значення функції чутливості хемотаксису на межах системи за відсутності внутрішнього екстремуму при $\lambda = -1$ та від'ємних значеннях p).

Той факт, що при збільшенні значення параметра p неоднорідність в розподілі бактерій зменшується (з можливим екстремумом при додатних значеннях p) має насправді нетривіальне пояснення. Адже збільшення параметра p означає збільшення концентрації атрактанту та репеленту на правій межі системи (внаслідок співвідношення $k = 10^p$).

В силу рівнянь (4) та (5) це означає збільшення градієнта в розподілі атрактанту та репеленту. Відповідно до співвідношення (1), доданки, що описують ефект хемотаксису, пропорційні до градієнта концентрації атрактанту чи репеленту. Разом з тим, оскільки такі доданки містять концентрацію атрактанту/репеленту в знаменнику, збільшення загальної концентрації цих речовин зменшує ефект від хемотаксису. Тому фактично, маємо два протилежно направлених ефекти. Крім того, наявність в системі як атрактанту, так і репеленту, також нівелює їхній сумарний вплив, причому в нелінійний спосіб.

6. Висновки

Запропонована в статті модель пояснює особливості розподілу бактерій в системі з комбінованим середовищем (за наявності одночасно атрактанту та репеленту). Модель враховує ефекти хемотаксису від наявності атрактанту та репеленту, які мають протилежну направленість, але при цьому їхня сумарна дія не зводиться до простого накладання одного ефекту на інший. Для характеристики неоднорідності розподілу бактерій в системі використано функцію чутливості хемотаксису, яка розраховується на межах системи та, за наявності екстремуму в розподілі бактерій, в точці такого екстремуму. Зміна концентрації атрактанту та репеленту на правій межі системи (там, де в систему підводяться атрактант та репелент) нелінійно впливають на зміну значення функції чутливості хемотаксису. При цьому конкуруючими є декілька ефектів. По-перше, збільшення градієнта концентрації атрактанту чи репеленту збільшує ефект від хемотаксису, однак це ж спричиняє збільшення загальної кількості атрактанту чи репеленту в системі, що виводить рецептори бактерій у стан насичення і послаблює ефект від збільшення градієнта концентрації відповідної речовини. По-друге, наявність в системі одночасно як атрактанту, так і репеленту, частково компенсує сукупний вплив цих речовин. Як наслідок, поведінка функції чутливості хемотаксису для системи з комбінованим середовищем (з атрактантом та репелентом) суттєво відрізняється від властивостей функції чутливості хемотаксису для системи лише з атрактантом чи репелентом.

1. H.C. Berg, D.A. Brown. Chemotaxis in *Escherichia coli* analysed by three-dimensional tracking. *Nature* **239**, 500 (1972).
2. H.C. Berg. *E. coli in Motion* (Springer, 2004).
3. T. Namba, M. Nishikawa, T. Shibata. The relation of signal transduction to the sensitivity and dynamic range of bacterial chemotaxis. *Biophys. J.* **103**, 1390 (2012).
4. J. Adler. Chemotaxis in bacteria. *Science* **153**, 708 (1966).
5. J. Adler, G.L. Hazelbauer, M.M. Dahl. Chemotaxis toward sugars in *Escherichia coli*. *J. Bacteriol.* **115**, 824 (1973).
6. T. Sagawa, Y. Kikuchi, Y. Inoue, H. Takahashi, T. Muraoka, K. Kinbara, A. Ishijima, H. Fukuoka. Single-cell *E. coli* response to an instantaneously applied chemotactic signal. *Biophys. J.* **10**, 730 (2014).
7. J. Adler. Chemoreceptors in bacteria. *Science* **166**, 1588 (1969).
8. E.F. Keller, L.A. Segel. Travelling bands of chemotactic bacteria: A theoretical analysis. *J. Theor. Biology* **30**, 235 (1971).
9. E. Keller, L. Segel. Model for chemotaxis. *J. Theor. Biology* **30**, 225 (1971).
10. R. Lapidus, R. Schiller. A mathematical model for bacterial chemotaxis. *Biophys. J.* **14**, 825 (1974).
11. R. Lapidus, R. Schiller. Model for the chemotactic response of a bacterial population. *Biophys. J.* **16**, 779 (1976).
12. J.D. Murray. *Mathematical Biology: I. An Introduction* (Springer, 2007).
13. M.J. Tindall, S.K. Porter, P.K. Maini, G. Gaglia, J.P. Armitage. Overview of mathematical approaches used to model bacterial chemotaxis. II: Bacterial populations. *Bull. Math. Biol.* **70**, 1570 (2008).
14. J. Zhuang, G. Wei, R.W. Carlsen, M.R. Edwards, R. Marculescu, P. Bogdan, M. Sitti. Analytical modeling and experimental characterization of chemotaxis in *Serratia marcescens*. *Phys. Rev. E* **89**, 052704 (2014).
15. О.М. Васильєв, Д.Е. Сакович. Моделювання бактеріального хемотаксису в одновимірній системі. *Журнал фізичних досліджень* **19** (1/2), 1801 (2015).
16. Д.В. Богданов, О.М. Васильєв. Функція чутливості хемотаксису для двовимірної системи з радіальною симетрією. *Журнал фізичних досліджень* **21**, 3801 (2017).
17. A.N. Vasilev. Analytical approach for calculating the chemotaxis sensitivity function. *Ukr. J. Phys.* **63**, 255 (2018).
18. O.M. Vasilev, V.O. Karpenko. Modeling of bacterial chemotaxis in a medium with a repellent. *Ukr. J. Phys.* **63**, 802 (2018).
19. A.N. Vasilev. Peculiarities of bacterial chemotaxis in a cylindrical pore. *Ukr. J. Phys.* **64**, 137 (2018).
20. О.М. Васильєв, Б.Є. Сергушев. Особливості хемотаксису бактерій у циліндричній порі. *УФЖ* **64** (2), 135 (2019).
21. О.М. Васильєв, А.О. Слободянюк. Функція чутливості хемотаксису для системи зі сферичною геометрією. *УФЖ* **68** (7), 458 (2023).
22. D.A. Gavryushenko, K.V. Cherevko, V.M. Sysoev. The influence of the chemical reactions on the diffusion phenomena in the cylindrical systems bounded with the membranes. *J. Mol. Liq.* **127**, 1 (2006).
23. K.V. Cherevko, D.A. Gavryushenko, O.V. Korobko, V.M. Sysoev. Entropy production in the diffusion of a Margules solution in a flat-parallel pore. *Ukr. J. Phys.* **58**, 10 (2013).
24. K.V. Cherevko, D.A. Gavryushenko, L.A. Bulavin. Entropy production in a model biological system with facilitated diffusion. *Ukr. J. Phys.* **66**, 8 (2021).
25. O.V. Kulish, A.N. Vasilev. Modeling the nerve impulse transmission in a synaptic cleft. *J. Phys. Studies* **23** (1), 1801 (2019).
26. О.М. Васильєв, О.В. Куліш. Моделювання процесу деактивації постсинаптичної мембрани. *УФЖ* **63** (10), 919 (2018).
27. A.N. Vasilev, A.V. Chalyi. Cooperative operation mode of a synaptic channel. *Ukr. J. Phys.* **54** (12), 1183 (2009).
28. A.V. Chalyi, A.N. Vasilev, E.V. Zaitseva. Synaptic transmission as a cooperative phenomenon in confined systems. *Cond. Matter Phys.* **20** (1), 13804 (2017).
29. R. Lapidus, R. Schiller. Bacterial chemotaxis in a fixed attractant gradient. *J. Theor. Biol.* **53**, 215 (1975).
30. M. Widman, D. Emerson, C. Chiu, R. Worden. Modelling microbial chemotaxis in a diffusion gradient chamber. *Biotech. Bioeng.* **55**, 191 (1997).

Одержано 21.08.25

O.M. Vasylyev

MODEL OF CHEMOTAXIS IN A COMBINED ENVIRONMENT

We propose a model that describes the process of bacterial chemotaxis in a combined environment containing both an attractant and a repellent. The model is based on a system of differential equations that considers the effects of interaction of bacteria with both the attractant and the repellent. Within this approach framework, the chemotaxis effect turns out to be proportional to the concentration gradient of the corresponding substance (attractant or repellent). The model also revolves the saturation effect, when an increase in the concentration of the attractant or repellent reduces the bacterial response to the presence of a gradient in the concentration distribution of those substances. The chemotaxis sensitivity function has been used to analyze the heterogeneity of bacteria in the system. Its values are calculated at the system boundaries and, if there is an extremum in the bacterial distribution, at the extremum point. The dependence of the chemotaxis sensitivity function on the attractant and repellent concentrations has been analyzed. It is shown that this dependence is significantly nonlinear and differs qualitatively from similar dependences obtained earlier for systems containing only the attractant or the repellent.

Keywords: chemotaxis model, bacterium, attractant, repellent, concentration, distribution.