
О.М. ВАСИЛЬЄВ

Київський національний університет імені Тараса Шевченка
(Вул. Володимирська, 64/13, Київ 01601; e-mail: vasiliev@knu.ua)

МЕТОД МАЛОГО ПАРАМЕТРА В ЗАДАЧІ ХЕМОТАКСИСУ

УДК 577.3

У статті пропонується ітераційний метод для побудови аналітичного наближеного розв'язку задачі хемотаксису в просторово обмеженій одновимірній системі. У рамках запропонованого підходу отримано такий розв'язок, знайдено достатні умови його застосовності й виконано порівняння аналітичного наближеного і чисельного розв'язків.

Ключові слова: хемотаксис, аттрактант, малий параметр, розподіл, збіжність, ітерація.

Знадобиться час, щоб відновити хаос.

Джордж БУШ

1. Вступ

Під час розв'язання інженерних і фізичних задач дослідники часто стикаються з математично складними проблемами, які не мають аналітичного розв'язку. У таких випадках альтернативою є отримання або чисельного, або наближеного аналітичного розв'язку. Кожен із цих підходів має свої переваги та недоліки. Чисельний розв'язок, у принципі, можна вважати "точним". Детальніше точність такого розв'язку визначається точністю чисельного методу, використаного для його отримання. У більшості випадків ця точність є контрольованою в тому сенсі, що, якщо чисельний метод є збіжним, зазвичай можна отримати розв'язок із необхідною точністю. Однак навіть такий підхід не завжди є прийнятним.

Річ у тім, що під час розв'язання задач теоретичної фізики або математичної біофізики часто

необхідно мати аналітичний розв'язок. Це критично важливо у випадках, коли метою отримання розв'язку є подальший якісний аналіз досліджуваної системи. Це досить поширена й, певною мірою, "класична" ситуація. Чисельний розв'язок, яким би точним він не був, зазвичай непридатний для цієї мети. Фундаментальна неможливість отримання точного аналітичного розв'язку ускладнює ситуацію, але навіть за його відсутності наближений аналітичний розв'язок може бути цілком достатнім. Більше того, точний розв'язок може виявитися настільки складним і незручним, що використання наближеного аналітичного розв'язку стає пріоритетним. Хемотаксис є прикладом ситуації, для якої все зазначене вище є надзвичайно актуальним [1–19].

Хемотаксис – це процес, за якого джгутикові бактерії рухаються в напрямку збільшення концентрації аттрактанта. Прикладом таких бактерій є *Escherichia coli*, а аттрактантом є цукор. Увесь процес є досить складним і багатостадійним (див., наприклад, роботи [20–22]). Бактерії можуть рухатися завдяки обертанню своїх джгутиків. Вони рухаються рівномірно та прямолінійно. Однак у певні моменти відбувається процес, який називають переорієнтацією (tumbling): бактерія зупиняється й випадковим чином змінює напрямок руху. Бакте-

Цитування: Васильєв О.М. Метод малого параметра в задачі хемотаксису. *Укр. фіз. журн.* **71**, № 11, 869 (2026).
© Видавець ВД "Академперіодика" НАН України, 2026.
Стаття опублікована за умовами відкритого доступу за ліцензією CC BY-NC-ND (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

рії також мають спеціалізовані рецептори, які виявляють аттрактанти. Після взаємодії з аттрактантом рецептори активуються й залишаються в цьому стані протягом певного часу. Важливим є те, що чим більше рецепторів активовано в бактерії, тим менш імовірною є її переорієнтація. Іншими словами, чим більше аттрактанта реєструє бактерія під час руху, тим менш імовірно, що вона змінить напрямку руху. У результаті бактерія опиняється в області з вищою концентрацією аттрактанта.

Існує метод дослідження хемотаксису, що ґрунтується на феноменологічних моделях, ядром яких є система нелінійних диференціальних рівнянь дифузійного типу (див. роботи [23–30] та, для порівняння й огляду моделей, роботи [31–33]). Конкретна постановка задачі залежить від розмірності системи, характеристик розподілу аттрактанта та способу введення бактерій у систему. Однак загалом така система не допускає точного аналітичного розв'язку. Водночас аналітичні розв'язки (навіть наближені) становлять першочерговий інтерес, оскільки вони необхідні для якісного аналізу відповідних біофізичних процесів у хемотаксисі. Тому пошук методів побудови наближених аналітичних розв'язків цієї задачі є актуальним і перспективним.

2. Постановка задачі

Розглянемо одновимірну систему, що містить бактерії та аттрактант. Нас цікавить знаходження стаціонарного розподілу бактерій у такій системі. Для цього формалізуємо задачу. А саме, припустимо, що просторова координата x змінюється від 0 до L , тобто $0 \leq x \leq L$. Нехай $b(x)$ позначає функцію розподілу бактерій у системі. Нехай $a(x)$ позначає розподіл аттрактанта в системі. Відповідно до базової моделі потік $j_b(x)$ бактерій визначається таким чином [23–30]:

$$j_b(x) = -D \frac{db}{dx} + k \frac{b(x) \frac{da}{dx}}{(a_0 + a(x))^2}, \quad (1)$$

де D – коефіцієнт дифузії, а k та a_0 – феноменологічні параметри моделі. Перший доданок у правій частині виразу (1) описує дифузії бактерій, тоді як другий доданок описує внесок у потік, пов'язаний із хемотаксисом. Цей доданок пропорційний концентрації бактерій і градієнту (похідній) концентрації аттрактанта. Знаменник у цьому доданку

зумовлює насичення процесу хемотаксису, внаслідок чого активується майже вся сукупність рецепторів і бактерія стає менш чутливою до виявлення аттрактанта під час руху [21, 22].

Стаціонарність розподілу бактерій у системі означає, що потік бактерій є сталим (включно з можливістю того, що він дорівнює нулю). Однак для остаточного формулювання задачі необхідно задати граничні умови та визначити розподіл аттрактанта. Граничні умови зазвичай обирають відповідно до експериментальної установки. Розглянемо ситуацію, коли концентрація бактерій на межах системи є однаковою та задається відомою величиною B :

$$b(0) = b(L) = B. \quad (2)$$

Що стосується аттрактанта, будемо вважати, що його концентрація дорівнює нулю на лівій межі $x = 0$, а на правій межі $x = L$ концентрація аттрактанта є відомою:

$$a(0) = 0, \quad (3)$$

$$a(L) = A, \quad (4)$$

де значення A задане. Крім того, за умов (3), (4) та вільного розподілу аттрактанта в системі легко показати, що просторовий розподіл аттрактанта буде лінійним за координатою:

$$a(x) = A \frac{x}{L}. \quad (5)$$

З урахуванням усього цього остаточно можемо записати співвідношення, яке разом з умовою (2) визначає стаціонарний розподіл бактерій у системі:

$$D \frac{db}{dx} - \frac{kA}{L} \frac{b(x)}{(a_0 + \frac{A}{L}x)^2} = \text{const}, \quad (6)$$

де стала в правій частині рівняння (6) визначається з умови (2).

Для подальшого аналізу рівняння (6) слід звести до безрозмірного вигляду. Для цього покладемо $x = Lz$ ($0 \leq z \leq 1$), $b(x) = Bm(z)$ та позначимо $\alpha = \frac{kA}{Da_0^2}$ і $\beta = \frac{A}{a_0}$. Тоді отримаємо наступне рівняння для визначення профілю $m(z)$:

$$\frac{dm}{dz} - \alpha \frac{m(z)}{(1 + \beta z)^2} = C \quad (7)$$

з граничними умовами

$$m(0) = m(1) = 1, \quad (8)$$

які, зокрема, визначають значення сталої в правій частині рівняння (7).

У принципі, задача (7), (8) має аналітичний розв'язок, який задається співвідношенням

$$m(z) = \exp\left(\frac{\alpha z}{1 + \beta z}\right) + C \exp\left(-\frac{\alpha}{\beta(1 + \beta z)}\right) \times \int_0^z \exp\left(\frac{\alpha}{\beta(1 + \beta t)}\right) dt, \quad (9)$$

де сталу C визначають за формулою:

$$C = \frac{\exp\left(\frac{\alpha}{\beta(1 + \beta)}\right) - \exp\left(\frac{\alpha}{\beta}\right)}{\int_0^z \exp\left(\frac{\alpha}{\beta(1 + \beta t)}\right) dt}. \quad (10)$$

Проблема полягає в тому, що цей розв'язок не дуже придатний для практичного використання. Тому ми пропонуємо метод, який дає змогу побудувати відносно простий наближений аналітичний розв'язок задачі (7), (8).

3. Наближений аналітичний розв'язок

Насамперед варто зазначити, що значення параметра $\alpha = 0$ відповідає випадку, коли в системі немає хемотаксису (тобто коли бактерії не реагують на речовину, яку ми називаємо атрактантом). У такому разі задача (7), (8) має очевидний, майже тривіальний розв'язок

$$m(z) \equiv 1, \quad (11)$$

який задовольняє співвідношенню (7) і граничним умовам (8). Наближений розв'язок за наявності хемотаксису шукатимемо у вигляді ряду за малим параметром α . З огляду на реальні системи, що досліджуються на практиці, такий підхід є обґрунтованим. Тому подамо шукану функцію у вигляді

$$m(z) \approx \sum_{k=0}^n m_k(z) \alpha^k, \quad (12)$$

де функції $m_k(z)$ ($k = 0, 1, \dots, n$) є невідомими. Тоді з рівняння (7) маємо

$$\sum_{k=0}^n \frac{dm_k}{dz} \alpha^k - \sum_{k=0}^n \frac{m_k(z) \alpha^{k+1}}{(1 + \beta z)^2} = C, \quad (13)$$

що зрештою зводиться до рекурентних рівнянь

$$\frac{dm_{k+1}}{dz} = C_{k+1} + \frac{m_k(z)}{(1 + \beta z)^2} \quad (14)$$

для $k \geq 0$ з граничними умовами

$$m_k(0) = m_k(1) = 0 \quad (15)$$

коли $k \geq 1$, тоді як розв'язок для $m_0(z)$ визначається співвідношенням (11).

Розв'язок для $m_1(z)$ знайти досить просто. Зокрема, для визначення цієї функції маємо рівняння

$$\frac{dm_1}{dz} - \frac{1}{(1 + \beta z)^2} = C_1 \quad (16)$$

за умови $m_1(0) = m_1(1) = 0$; звідки отримуємо $C_1 = -\frac{1}{1 + \beta}$ і остаточний розв'язок має вигляд

$$m_1(z) = \frac{1}{\beta} - \frac{z}{1 + \beta} - \frac{1}{\beta(1 + \beta z)}. \quad (17)$$

Отже, у лінійному наближенні за параметром α розв'язок задачі має вигляд

$$m(z) \approx 1 + \alpha \left(\frac{1}{\beta} - \frac{z}{1 + \beta} - \frac{1}{\beta(1 + \beta z)} \right) = 1 + \frac{\alpha \beta z (1 - z)}{(1 + \beta)(1 + \beta z)}. \quad (18)$$

Для наступних наближень з урахуванням рівності (14) і граничних умов (15), для $k \geq 0$ можна отримати рекурентне співвідношення, яке пов'язує функції $m_{k+1}(z)$ і $m_k(z)$:

$$m_{k+1}(z) = \int_0^z \frac{m_k(t)}{(1 + \beta t)^2} dt - z \int_0^1 \frac{m_k(t)}{(1 + \beta t)^2} dt. \quad (19)$$

Варто зазначити, що наступні за першим наближення не є тривіальними, але вираз (19) може бути основою для обчислення певної кількості аналітичних наближень в автоматичному режимі за допомогою систем комп'ютерної алгебри, таких як Maple або Mathematica.

4. Застосовність методу

Для нескінченного ряду

$$m(z) = \sum_{k=0}^{\infty} \alpha^k m_k(z) \quad (20)$$

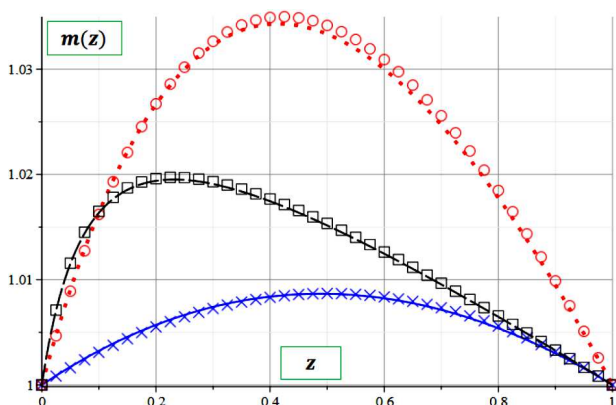


Рис. 1. Чисельні та наближені аналітичні розв'язки задачі (7), (8) для $\alpha = 0,4$ за різних значень $\beta = 0,1$ (хрестики та суцільна лінія відповідно), 1 (кружечки та пунктирна лінія, відповідно) і 10 (квадратики й штрихова лінія відповідно)

з функціями $m_k(z)$, визначеними відповідно до рекурентного співвідношення (19), рівномірну збіжність ряду (20) можна оцінити так. Припустимо, що для деякого $k \geq 0$ існує оцінка $|m_k(z)| \leq \mu_k$, де μ_k – відома величина. Тоді зі співвідношення (19) випливає, що

$$\begin{aligned}
 |m_{k+1}(z)| &= \left| \int_0^z \frac{m_k(t)}{(1+\beta t)^2} dt - z \int_0^1 \frac{m_k(t)}{(1+\beta t)^2} dt \right| \leq \\
 &\leq \left| \int_0^z \frac{m_k(t)}{(1+\beta t)^2} dt \right| + \left| z \int_0^1 \frac{m_k(t)}{(1+\beta t)^2} dt \right| \leq \\
 &\leq \mu_k \left(\left| \int_0^z \frac{dt}{(1+\beta t)^2} \right| + \left| z \int_0^1 \frac{dt}{(1+\beta t)^2} \right| \right) \leq \\
 &\leq 2\mu_k \left| \int_0^1 \frac{dt}{(1+\beta t)^2} \right| = \frac{2\mu_k}{1+\beta}. \quad (21)
 \end{aligned}$$

Оскільки $|m_0(z)| \leq \mu_0 = 1$, маємо таку оцінку для функцій, що входять до функціонального ряду (20):

$$|m_{k+1}(z)| \leq \left(\frac{2}{1+\beta} \right)^k. \quad (22)$$

Тоді достатньою умовою рівномірної збіжності ряду (20) буде така:

$$\frac{2\alpha}{1+\beta} < 1. \quad (23)$$

З урахуванням природних, тобто таких, що впливають із характеру досліджуваної задачі, обмежень на параметри задачі ($\alpha > 0$ і $\beta > 0$), а також того факту, що параметр β визначається граничними умовами для аттрактанта (концентрацією аттрактанта на правій межі), яку можна змінювати в експерименті, доходимо ще одного важливого висновку: для $\alpha < \frac{1}{2}$ ряд (20) є рівномірно збіжним незалежно від значення параметра β .

5. Аналіз результатів

Отже, для задачі хемотаксису (7), (8) отримано наближений розв'язок і знайдено достатню умову (23) його застосовності. Як ілюстрацію на рис. 1 наведено чисельні розв'язки задачі (7), (8) та їх порівняння з наближеними аналітичними розв'язками (18), що відповідають лінійному наближенню за параметром α , й отримані для значення $\alpha = 0,4 < 1/2$ і кількох різних значень параметра β .

Результати цих та інших оцінок показують, що навіть у лінійному наближенні за параметром α розв'язок (18) задачі (7), (8) дає якісно прийнятний результат за умови (23) і тому може використовуватися на практиці. Як зазначалося вище, аналітичний вираз для профілю розподілу бактерій у задачі хемотаксису, навіть якщо він є наближеним, має безсумнівну перевагу над чисельними розв'язками. По-перше, він дає змогу проводити подальший якісний аналіз відповідної системи за допомогою належного математичного апарату, що надзвичайно важливо в теоретичних і прикладних дослідженнях (див., наприклад, роботи [10–19] та наведені там посилання). По-друге, він спрощує інтерпретацію та візуалізацію результатів. Що стосується критеріїв застосовності наближеного розв'язку, тут варто зазначити кілька моментів. З одного боку, отримані оцінки дають лише достатні умови збіжності функціонального ряду (20) і, відповідно, можливості застосування наближеного розв'язку замість чисельного. Невиконання достатніх умов не обов'язково означає, що наближені розв'язки є непридатними. З іншого боку, практика застосування наближених розв'язків під час дослідження фізичних, біофізичних або технічних задач зазвичай полягає в тому, що правильність або неправильність наближеного розв'язку перевіряється переважно його практичним застосува-

нням. У цьому сенсі наявність чітких критеріїв, які гарантують правильність застосування наближеного розв'язку, є вагомим результатом і значно полегшує подальше дослідження відповідної системи.

6. Висновки

Таким чином, отримано наближений аналітичний розв'язок задачі хемотаксису в одновимірній системі. Запропоновано алгоритм побудови наступних наближень і знайдено достатні умови, за яких такий наближений розв'язок може застосовуватися на практиці.

Результати аналізу підтверджено порівнянням чисельних розв'язків із наближеними аналітичними розв'язками. Отримані результати можуть бути корисними для подальших досліджень систем хемотаксису. Вони також мають певне значення для підтвердження правильності та надійності результатів, отриманих для систем подібної природи в попередніх дослідженнях.

1. E. Keller, L. Segel. Model for chemotaxis. *J. Theor. Biol.* **30**, 225 (1971).
2. J. Adler, G.L. Hazelbauer, M.M. Dahl. Chemotaxis toward sugars in *Escherichia coli*. *J. Bacteriology* **115**, 824 (1973).
3. R. Lapidus, R. Schiller. Bacterial chemotaxis in a fixed attractant gradient. *J. Theor. Biol.* **53**, 215 (1975).
4. M. Eisenbach. *Chemotaxis* (World Scientific Publishing, 2004).
5. H.C. Berg. *E. coli in Motion* (Springer, 2004).
6. P. Van Haastert, P. Devreotes. Chemotaxis: Signalling the way forward. *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.* **5**, 626 (2004).
7. R. Kay, P. Langridge, D. Traynor *et al.* Changing directions in the study of chemotaxis. *Nat. Rev. Mol. Cell. Biol.* **9**, 455 (2008).
8. J. Adler. Chemotaxis in bacteria. *Science* **153**, 708 (1966).
9. J. Adler. Chemoreceptors in bacteria. *Science* **166**, 1588 (1969).
10. E.F. Keller, L.A. Segel. Travelling bands of chemotactic bacteria: A theoretical analysis. *J. Theor. Biology* **30**, 235 (1971).
11. H.C. Berg, D.A. Brown. Chemotaxis in *Escherichia coli* analysed by three-dimensional tracking. *Nature* **239**, 500 (1972).
12. R. Lapidus, R. Schiller. Model for the chemotactic response of a bacterial population. *Biophys. J.* **16**, 779 (1976).
13. 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).
14. L. Yang. Global solutions to the Cauchy problem in a higher-dimensional chemotaxis model with indirect signal production mechanism. *Appl. Anal.* **1** (2026).
 15. A. Paiva. Interaction of Dirac δ -waves in the inviscid Levine and Sleeman chemotaxis model. *Math. Methods Appl. Sci.* **49** (7), 6492 (2026).
 16. X. Pan, C. Mu. Large time behavior in a doubly degenerate nutrient taxis system with logistic source. *Nonlinear Anal.* **271**, 114142 (2026).
 17. A. Agosti, A. Signori. Analysis of a multi-species Cahn–Hilliard–Keller–Segel tumor growth model with chemotaxis and angiogenesis. *J. Differ. Equ.* **403**, 308 (2024).
 18. H. Garcke, K.F. Lam. Analysis of a Cahn–Hilliard system with non-zero Dirichlet conditions modeling tumor growth with chemotaxis. *Discrete Contin. Dyn. Syst.* **37** (8), 4277 (2017).
 19. H. Garcke, K.F. Lam. Well-posedness of a Cahn–Hilliard system modelling tumour growth with chemotaxis and active transport. *Europ. J. Appl. Math.* **28**, 2, 284 (2017).
 20. C. Beta, C. Martinez-Torres. *Cell Motility and Chemotaxis* (Humana New York, 2024).
 21. 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).
 22. 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).
 23. A.N. Vasilev. Analytical approach for calculating the chemotaxis sensitivity function. *Ukr. J. Phys.* **63** (3), 255 (2018).
 24. A.N. Vasilev, D.E. Sakovich. The Modeling of bacterial chemotaxis in a one-dimensional system. *J. Phys. Studies* **19** (1/2), 1801 (2015).
 25. О.М. Васильєв, Б.Є. Сергушев. Особливості хемотаксису бактерій у циліндричній порі. *Укр. фіз. журн.* **64**, 137 (2019).
 26. О.М. Васильєв. Модель хемотаксису в комбінованому середовищі. *Укр. фіз. журн.* **70**, 852 (2025).
 27. О.М. Васильєв, В.О. Карпенко. Моделювання бактеріального хемотаксису в середовищі з репелентом. *Укр. фіз. журн.* **63**, 802 (2018).
 28. О.М. Васильєв, А.О. Слободянюк. Функція чутливості хемотаксису для системи зі сферичною геометрією. *Укр. фіз. журн.* **68**, 458 (2023).
 29. О.М. Васильєв. A model of chemotaxis in an aggressive environment. *J. Phys. Stud.* **30**, 2801 (2026).
 30. D.V. Bohdanov, A.N. Vasilev. Chemotaxis sensitivity function for two-dimensional system with radial symmetry. *J. Phys. Stud.* **21**, 3801 (2017).

31. R. Lapidus, R. Schiller. A mathematical model for bacterial chemotaxis. *Biophys. J.* **14**, 825 (1974).
32. J.D. Murray. *Mathematical Biology: I. An Introduction* (Springer, 2007).
33. 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).

Одержано 03.05.26

Переклад українською мовою О. Войтенка

O.M. Vasyliiev

A SMALL PARAMETER

METHOD FOR THE CHEMOTAXIS PROBLEM

The paper proposes an iterative method for constructing an approximate analytical solution for the chemotaxis problem in a spatially constrained one-dimensional system. Within the proposed approach, an approximate analytical solution is obtained, sufficient conditions for its applicability are identified, and the approximate and numerical solutions are compared.

Keywords: chemotaxis, attractant, small parameter, distribution, convergence, iteration.