

Г. С. КИКНАДЗЕ, Б. П. ЕСАКОВ, В. Л. ШНЫРОВ,
С. В. ТАГЕЕВА

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ СТАТИСТИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ К ИЗУЧЕНИЮ ФОТОТАКСИСА

(Представлено академиком Г. М. Франком 22 VII 1974)

Одним из путей изучения метаболизма макроорганизмов является исследование их поведения при различного рода внешних воздействиях (фото-, хемо-, грави- и другие таксисы). Методы подобных исследований можно свести к двум: «метод популяций» и «метод индивидуальных клеток» (1-3). В связи с тем, что отдельный микроорганизм является сложной динамической системой, в поведении которого, как правило, присутствует большая хаотическая составляющая, метод индивидуальных клеток встречается с трудностями, связанными с невозможностью соблюсти основное требование эксперимента — постоянство условий. Тем не менее он используется, поскольку «метод популяций» считается недостаточным для изучения причин скопления клеток в результате таксисов (4). Однако такой взгляд не всегда справедлив. Это становится ясным, если поведение как отдельного микроорганизма, так и целой популяции рассматривать в терминах основного понятия статистической физики — функции распределения.

Не умаляя общности результатов, рассмотрим случай одномерного движения, когда объект, который впредь мы будем именовать частицей, движется вдоль какого-то выделенного направления, тем более, что большой класс экспериментов предполагает наличие аксиальной симметрии. Пусть на отрезке $[a, b]$ оси X движется (детерминированно или хаотично, не выходя за пределы отрезка) какая-то частица. Движение этой частицы можно охарактеризовать двумя способами, а именно, задав ее траекторию движения или задав вероятность ее нахождения на произвольном отрезке. Так как задавать траекторию движения имеет смысл только в случае детерминированного движения, то, естественно, второй вариант более универсален. При вероятностном описании движения используется понятие «функции распределения плотности вероятностей» или просто — «функция распределения», которая определяется равенством (4)

$$d\omega_0 = \rho_0(x, t) dx. \quad (1)$$

Здесь $d\omega_0$ — вероятность обнаружить частицу в момент времени t на отрезке $[x, x+dx]$, $\rho_0(x, t)$ — функция распределения. Вероятность нахождения частицы на отрезке $[x_1, x_2]$, будет равна

$$\omega_0(x_1, x_2) = \int_{x_1}^{x_2} \rho_0(x, t) dx.$$

Учитывая начальные условия, можно записать

$$\omega_0(a, b) = \int_a^b \rho_0(x, t) dx = 1, \quad (2)$$

т. е. функция распределения полностью описывает движение частицы, однако в случае одной частицы она носит чисто абстрактный характер, так как измерить ее практически невозможно. Положение существенно меняется, когда на отрезке $[a, b]$ находится достаточно большое количество N невзаимодействующих частиц. Пусть $\rho_i(x, t)$ — функция распределения i -й частицы, $d\omega_i$ — вероятность нахождения i -й частицы на отрезке $[x, x+dx]$, $d\omega$ — вероятность найти на отрезке одну из N частиц, $\rho(x, t)$ — функция распределения N частиц. Для невзаимодействующих частиц справедливо: $d\omega = \sum_i d\omega_i = dx \sum_i \rho_i(x, t) = \rho(x, t) dx$, т. е.

$$\rho(x, t) = \sum_i \rho_i(x, t). \quad (3)$$

Равенство (3) можно рассматривать как определение отсутствия взаимодействия между частицами. Аналогом ему является равенство

$$\rho(x, t) = \int_a^b W(x, t, x_0, t_0) \rho(x_0, t_0) d\xi, \quad (4)$$

где $W(x, t, x_0, t_0)$ — функция мгновенного точечного источника, т. е. функция распределения частицы, которая в момент времени t_0 находилась в точке x_0 .

Из (4) непосредственно следует уравнение Эйнштейна:

$$W(x, t, x_0, t_0) = \int_a^b W(x, t, \xi, \tau) W(\xi, \tau, x_0, t_0) d\xi, \quad (5)$$

которому соответствует дифференциальное уравнение Колмогорова:

$$\frac{\partial}{\partial t} f + \frac{\partial}{\partial x} (V, f) = \frac{\partial^2}{\partial x^2} (Df). \quad (6)$$

Здесь $V=V(x, t)$ — средняя скорость частицы, $D=D(x, t)$ — коэффициент диффузии частицы, f — функция W или ρ .

V и D определяются формулами:

$$V(x, t) = \lim_{\tau \rightarrow 0} \frac{1}{\tau} \int_a^b (\xi - x) W(\xi, t + \tau, x, t) d\xi, \quad (7)$$

$$2D(x, t) = \lim_{\tau \rightarrow 0} \int_a^b (\xi - x)^2 W(\xi, t + \tau, x, t) d\xi. \quad (8)$$

При $D \neq 0$ функция распределения не зависит от начальных условий (при достаточно большом t) и поэтому равенство (3) принимает вид

$$\rho = N\rho_0,$$

т. е. с точки зрения функций распределения совокупность N невзаимодействующих частиц эквивалентна одной частице.

$$\int_a^b \rho dx = N,$$

то

$$d\omega = dn,$$

где dn — количество частиц, находящихся на отрезке $[x, x+dx]$ в момент времени t ; приходим к важному выводу, что при достаточно большом числе невзаимодействующих частиц функция распределения есть не что иное,

как концентрация частиц. Таким образом, измеряя в эксперименте концентрацию как функцию от координат и времени мы получаем $\rho(x, t)$. Так как решение уравнения (6) для всех реальных условий при выполнении условия (3) единственно, то, зная $\rho(x, t)$, мы имеем возможность найти функции V, D , и, наоборот, непосредственно получить характеристики поведения частицы.

Для проверки теоретических положений настоящей работы предпринята попытка изучить фототаксическое поведение культуры одноклеточной водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. Принимая во внимание специфику объекта исследования (суспензия клеток является сильно рассеивающей средой), мы считаем наиболее естественным (в отличие от большинства исследований, которые фиксируют изменения в поведении микроорганизмов посредством измерения во времени оптической плотности в одной—двух точках исследуемого объема) фотографировать исследуемый объект как источник рассеянного света, тем более, что такой метод особенно удобен при изучении фототаксиса, ибо в этом случае свет является необходимым условием эксперимента.

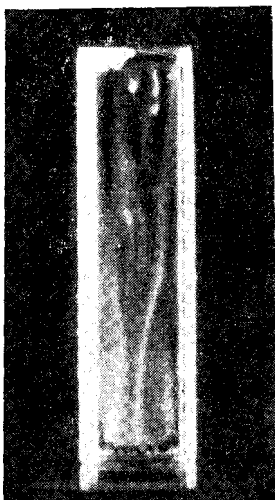


Рис. 1. Образование сгустков и тяжей при освещении суспензии клеток *Chlamydomonas reinhardtii* сверху вниз параллельным и однородным пучком света (кадр из фильма)

Суспензия клеток в кювете квадратного сечения 10×10 мм², высотой 40 мм освещалась параллельным и однородным световым потоком, падающим сверху вниз (величина облученности не более 10^4 эрг/см²·сек, спектральный интервал действующего света 350–520 нм). Плотность суспензии не превышала 10^6 клеток/мл, что с достаточной степенью удовлетворяет условию (3). Так как решение уравнения (6) известно не только для постоянных V и D , но и для случая, когда они являются функциями от времени, то перед нами стояла задача найти из эксперимента $V(t), D(t)$, или установить факт взаимодействия, т. е. показать, что полученные из эксперимента средняя скорость и коэффициент диффузии не удовлетворяют уравнению Колмогорова.

Через 2–3 мин. после включения действующего света у культуры начинает проявляться неустойчивость по пространству, сохраняющаяся в течение всего времени наблюдения (до 5 час.). В суспензии наблюдается при этом четко выраженная пространственная структура, состоящая из совокупности сгустков и тяжей (рис. 1), изменяющаяся во времени. Применение для регистрации происходящих процессов цейтраферной кино съемки со скоростью 1 кадр/сек позволяет отчетливо просматривать при проекции кинофильма на экран два потока — восходящий и нисходящий. Явление хорошо воспроизводится в широком интервале интенсивностей света и концентраций микроорганизмов.

Может возникнуть вопрос: не является ли неустойчивое состояние культуры клеток следствием неустойчивого состояния среды, т. е. не возникают ли под действием света конвективные потоки? Как известно, для возникновения конвективных потоков необходимо, чтобы более нижние слои жидкости поглощали энергии больше, чем верхние. При падении света сверху вниз происходит обратное — нижние слои поглощают энергии меньше, чем верхние, т. е. возникновение конвективных потоков в условиях, подобных условиям эксперимента, принципиально невозможно. Это положение подтверждается контрольным экспериментом: на убитой нагреванием культуре описанных явлений не наблюдается.

Таким образом, поведение клеток в данном эксперименте можно объяснить только их взаимодействием, так как в условиях нашего эксперимента

(расстояние между микроорганизмами 100 мкм, параллельный и однородный пучок действующего света, падающий сверху вниз) в отсутствие взаимодействия характер изменения концентрации должен был бы соответствовать диффузии в стационарном однородном поле внешней силы, т. е. функция распределения должна удовлетворять решению уравнения (6), чего в нашем случае не наблюдается.

Институт биологической физики
Академии наук СССР
Пушино Московской обл.

Поступило
13 VII 1974

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ *W. G. Hand, D. Davenport*, In: *Photobiol. of Microorganisms*, London, 1970.
² *A. Lindes, B. Diehn, G. Tollin*, *Rev. Sci. Instr.*, v. 36, 1721 (1965). ³ *M. E. H. Feinleib, G. M. Curry*, *Phys. Plant.*, v. 20, 1083 (1967). ⁴ *И. Леви*, Стохастические процессы и броуновское движение, «Наука», 1964.