Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie

Klára Stehnová

Turingovy struktury v biologických systémech: od makroorganismů k mikrosvětu

Turing Structures in Biological Systems: From Macroorganisms to the Microscale

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Pavel Škaloud, Ph.D.

Praha, 2026

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

Prohlašuji, že při přípravě předložené práce byly použity následující nástroje generativní AI uvedenými způsoby:

Pro gramatickou korekci textu byl použit nástroj Grammarly AI a LitMaps AI, který byl použit pro vyhledávání literatury.

Po použití uvedených nástrojů umělé inteligence jsem důkladně revidovala a upravila obsah pole potřeby a plně přejímám odpovědnost za výslednou podobu práce.

V Praze dne 27. 4. 2026 Klára Stehnová

Poděkování

Jako prvnímu bych chtěla upřímně poděkovat mému školiteli, doc. Mgr. Pavlu Škaloudovi, Ph.D., za ochotu, rady a cennou kritiku. Děkuji mu za trpělivost a za možnost psát mou bakalářskou práci právě pod jeho vedením.

Velké díky také patří mojí sestře, Vendulce, která je pro mě neskutečnou oporou a jistotou ve chvílích kdy to potřebuji nejvíce. Dává mi cenné rady a bez ní bych tuto práci nikdy nenapsala.

Také děkuji mým přátelům, Klárce, Klárce, Danče, Vojtovi, Marušce, Ádě, Barče a Emičce za to, že vyslechli mé stížnosti a utírali mi slzy v budovách knihovny Akademie věd a NTK.

Všem Vám moc děkuji.

Abstrakt

Tato bakalářská práce se věnuje fenoménu Turingových struktur a jejich roli v procesu morfogeneze. Text nejprve vysvětluje rozdíl mezi teorií poziční informace a konceptem samoorganizace, který vysvětluje, jak z původně homogenního prostředí vznikají složité vzory. Práce analyzuje stádia Turingovy stability a podrobně se věnuje stádiu šestému, které je nutné k tvorbě stabilních a fixních vzorů.

Kromě původního Turingova modelu reakce a difuze jsou v práci představeny i jeho modifikace, konkrétně Gierer – Meinhardt model a Gray – Scott model. Ty umožňují věrnější simulace biologické reality. Práce dále demonstruje praktickou aplikovatelnost těchto modelů na příkladech, napříč živočišnými i rostlinnými organismy, od zbarvení srsti a kůže až po procesy na buněčné úrovni.

Závěrem se práce věnuje Turingovým vzorům v algologii, kde se ukazuje, že reakčně-difuzní mechanismy mohou působit napříč několika měřítky. Tyto vzory se u řas projevují na makroúrovni (vodní květy v oceánech), na mezoúrovni (modely interakcí mezi slávkami a řasami) i na mikroúrovni (procesy ukládání křemíku u rozsivek).

Klíčová slova

Turingovy struktury, reakčně – difuzní systémy, morfogeneze, samoorganizace, biologické vzory, Gierer – Meinhardt, Gray – Scott

Abstract

This bachelor's thesis examines the phenomenon of Turing structures and their role in the process of morphogenesis. The text first explains the difference between the theory of positional information and the concept of self–organization, which accounts for how complex patterns emerge from an initially homogeneous state. The thesis analyzes the stages of Turing stability and focuses in detail on the sixth stage, which is necessary for the formation of stable and fixed patterns.

In addition to the original Turing reaction – diffusion model, the thesis also presents its modifications, specifically the Gierer – Meinhardt model and the Gray – Scott model. These allow for more accurate simulations of biological reality. The thesis further demonstrates the practical applicability of these models using examples from both the animals and plants, ranging from fur and skin coloration to processes at the cellular level.

In its final part, the thesis examines Turing patterns in phycology, demonstrating that reaction–diffusion mechanisms can operate across multiple spatial scales. In algae, these patterns manifest at the macro-scale (oceanic phytoplankton blooms), the meso-scale (models of mussel–algae interactions), and the micro-scale (silica deposition processes in diatoms).

Key words

Turing structures, reaction – diffusion systems, morphogenesis, self-organization, biological patterns, Gierer – Meinhardt, Gray – Scott

Seznam Zkratek

Zkratka	**Význam**
RD systém	Reakčně – difuzní systém
GM model	Gierer – Meinhardt model
GS model	Gray – Scott model

Obsah

1. Úvod ... 1
2. Jak vznikají samoregulační systémy ... 3
3. Tvorba vzorů na živočiších ... 9
   3.1. Savci ... 9
   3.2. Ryby ... 12
      3.2.1 *Salvenilus leucomaenis, Oncorhynchus masou* ... 12
      3.2.2 *Pomacanthus imeprator* ... 13
      3.2.3 *Danio rerio* ... 13
   3.3. Hmyz ... 15
4. Vzory v říši cévnatých rostlin ... 17
5. Vzory v algologii ... 20
   5.1. Makroměřítko ... 20
   5.2. Mezoměřítko ... 21
   5.3. Mikroměřítko ... 23
      5.3.1 *Bacillariales (Achnanthes)* ... 23
      5.3.2. *Dasycladales (Acetabularia)* ... 24
      5.3.3 Desmidiales (*Micrasterias*) ... 25
6. Závěr ... 27
7. Citovaná literatura ... 28

1. Úvod

V přírodě, všude kolem nás, se vyskytují pravidelné a pozorovatelné struktury. Ve své průlomové práci „The chemical basis of morphogenesis“ se Turing (1952) zabývá právě těmito vzory v přírodě a předpokládá, že vznikají díky základním interakcím. Podle něj je společná kombinace jednoduchých fyzikálních principů, jako jsou reakce a difuze, dostatečná k vysvětlení vzniku biologických vzorů.

Ještě předtím, než se objevil Turingův koncept samoorganizačních systémů, převládal názor, že vzory v přírodě vznikají podle předem daných gradientů. Koncept poziční informace předpokládal, že vše vzniká v přesně daném souřadnicovém systému. Buňka je zde jen adresátem informace a nemá žádnou roli ve výsledné organizaci vzoru. Nejvýznamnějším zastáncem teorie poziční informace byl na přelomu sedmdesátých let britský vědec Lewis Wolpert.

Nejznámější je model francouzské vlajky (Deshpande 2022), který vysvětluje diferenciaci buněk podle jejich polohy a určuje, zda budou tvořit kost, tkáň nebo sval. Základní látkou pro Wolpertův i Turingův model jsou látky zvané morfogeny (Turing 1952; Wolpert 1969). Oba autoři morfogeny definují jako signální molekuly, které svou prostorovou koncentrací určují osud buňky, co se ale v jejich pracích liší, je chápání samotné látky. Pro Lewise Wolperta je morfogen látka, která je nástrojem pro vytvoření statického souřadnicového systému, ve kterém buňka pasivně interpretuje svou polohu. Podle Turinga je morfogen aktivní látkou, která diriguje vznik vzoru prostřednictvím komplexních reakčně – difuzních interakcí mezi jednotlivými morfogeny.

V biologickém kontextu to znamená, že princip poziční informace určuje to, kde budou nohy a ruce, které jsou u všech na stejných místech a samoorganizační systém se projevuje v jemnějších měřítkách jako jsou rozestupy chloupků na končetinách (Wang & Badea 2006) nebo například formace otisků prstů (Garzón-Alvarado & Ramírez Martinez 2011; Glover et al. 2023).

Univerzálnost aplikovatelnosti Turingových rovnic se projevuje i nad rámec biologie. Pomocí odvozených modelů se dá matematicky předpovědět formace písečných dun (Yan et al. 2026) nebo se samoorganizace dá využít jako nástroj pro tvorbu velmi náročných systémů, jako jsou nanostroje nebo různé chytré materiály (Lehn 2004). Dalším zcela nebiologickým využitím těchto systémů je jejich aplikace pro modelování prostorové distribuce kriminality. Díky interakcím mezi pachateli a prostředím se zločin sám organizuje do mapových struktur

(Short et al. 2010) a to nadále pomáhá policejním jednotkám při tvorbě strategie pro boj se zločinem.

V každém z reakčně – difuzních modelů se tedy musí vyskytovat morfogeny, které spolu vzájemně interagují. Tyto látky dělíme do dvou skupin, podle toho, jakou roli v systémech zastávají. Aktivátory fungují na principu *short range positive feedback*, šíří se pomalu prostorem a zároveň stimulují vlastní tvorbu prostřednictvím lokální autokatalýzy. Další jejich vlastností je také tvorba inhibitoru. Inhibitory se dokážou velmi rychle šířit, a jak již bylo zmíněno, tak vznikají z aktivátoru. Inhibice funguje na principu *long range negative feedback*, inhibitor se rychle šíří do prostoru a reaguje na změny koncentrace aktivátoru, který má schopnost neutralizovat (Turing 1952; Gierer a Meinhardt 1972).

V mé práci se zaměřuji na to, jak systémy vznikají. Věnuji se základnímu reakčně difuznímu modelu, který uvedl Turing ve své práci z roku 1952, dále klasickému Gierer – Meinhardt modelu (Gierer & Meinhardt 1972) a také dynamicky složitějšímu Gray – Scott modelu (McGough & Riley 2004).

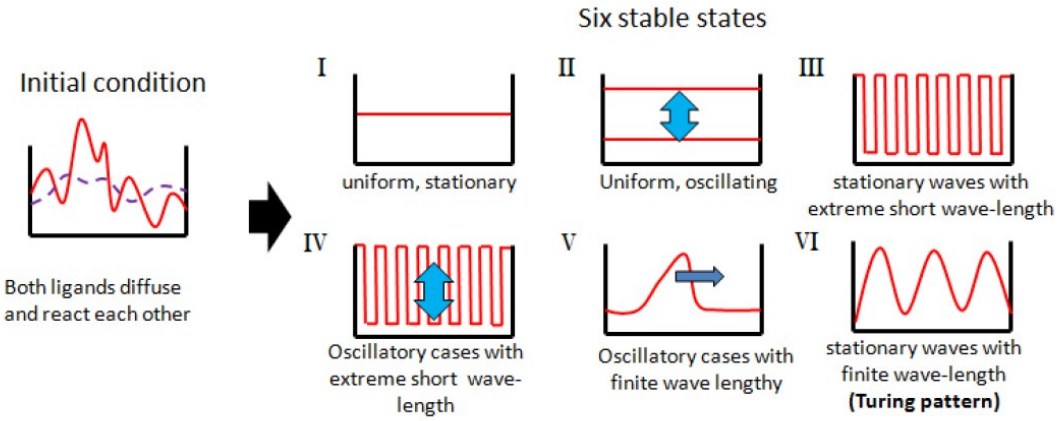
Dále se věnuji jejich aplikaci v biologickém kontextu, to jak ovlivňují tvorbu vzoru na živočiších, jako jsou savci (Bard 1981), ryby (Kondo 2009) nebo také hmyz (Carroll et al. 1994). Také tomu, jak reakčně – difuzní systémy mohou ovlivňovat růst rostlin (Reinhardt et al. 2003) nebo vzorování na jejich květech (Ringham et al. 2021). V poslední kapitole se zaměřuji na reakčně – difuzní systémy u řas. Tomu, jak ovlivňují tvorbu křemičitých schránek (Babenko et al. 2024) nebo například tomu, jak řasy ovlivňují distribuci populací slávek (Koppel et al. 2005).

Nutné je také poznamenat, že v rozsahu mé bakalářské práce nebylo možné shrnout všechny existující modely a všechna jejich využití. Svět Turingových vzorů je obrovský a neskutečně pestrý. V mé práci jsem se tedy pokusila shrnout to nejdůležitější.

2. Jak vznikají samoregulační systémy

Alan Turing se snažil poukázat na to, že společná kombinace fyzikálních prvků, jako jsou právě difuze a reakce, je dostatečná k tomu, aby vysvětlila vznik biologických vzorů.

Turing (1952) pomocí matematických modelů objevil přesně šest stabilních stádií (Obr. 1), které jsou závislé na dynamice reakčního členu a vlnové délce vzoru. Systém I je stacionární, stabilní a uniformní stádium. Vzniká tak homogenní prostředí a koncentrace morfogenů je všude stejná. V Systému II dochází ke stabilní oscilaci koncentrace morfogenu. Dochází k rychlým celoplošným změnám, lze si to představit jako tikání hodin. Všechno se mění naráz v krátkých intervalech. Nevzniká prostorový vzor, ale rychlý pulzující interval (lze aplikovat například na cirkadiální rytmus (Ukai & Ueda 2010)). Systém III je také stacionární a nestabilní, vlnová délka vzoru se stává delší, než je samotný organismus, takže se vzor projevuje nejasně, protože se na organismus zkrátka nevejde. Výsledkem je často pak jen gradient koncentrace. Díky odlišným koncentračním mezím tak vzniká gradient tvaru „sůl a pepř“, kde jsou vidět jednotlivé morfogeny a jejich rozdílné zbarvení. Zároveň diferenciované buňky inhibují následnou diferenciaci buněk sousedících. Nejméně rozvinutý je Systém IV, který je podobný předchozímu. Jde o oscilační nestabilní dlouhou vlnu, která ale cestuje prostorem. Lze si to představit jako miniaturní mexickou vlnu. U tohoto systému ovšem nebyly identifikovány žádné vývojové příklady. Systém V je oscilační nestabilní krátká vlna. Jedná se o divoký a dynamický stav, kdy vznikají rychle kmitající a měnící se vzory. Vývojem vlny poté vzniká spirální vzor, který ale zase záhy zaniká. Modelovým příkladem pro formaci spirál je améba *Dyctiostelium discoideum*. Avšak lepší uplatnění tento systém nachází v chemii, v morfogenezi je totiž málo stabilní. Poslední je Systém VI, stacionární nestabilní krátká vlna, která už vytváří fixní vzory, které byly později pojmenované jako Turingovy vzory. Difuze v systému vzor v prostoru paradoxně stabilizuje. Nelineární vlna je tak udržována dynamickou rovnováhou systému. A v tuto chvíli se už dá hovořit o pravých Turingových vzorech (Kondo & Miura 2010).



Obr. 1 Vizualizace stádií u reakčně difuzních systému podle A. Turinga. (Zdroj: Kondo and Watanabe, 2010)

V rámci systému šest už se tedy dostáváme k pravým Turingovým vzorům, avšak i jejich tvorba má nějaká svá pravidla, podle kterých se musíme řídit. Ne každý pravidelný vzor se ihned může označit za Turingův. Vzor se musí podřizovat matematické interpretaci reakčně – difuzního systému. Forma tohoto systému, jak ji definuje Murray (2003, s. 401), vypadá následovně:

$$\frac{\partial c}{\partial t} = D\nabla^2 c + f(c)$$

Tento vzorec ukazuje, že změna koncentrace látky v čase je závislá na součtu dvou dějů, reakce a difuze. ∂c a ∂t vyjadřují, jak se koncentrace látky c mění v čase t v daném bodě prostoru. První člen, $D\nabla^2 c$, tedy difuzní, určuje to, jak moc se daná látka v prostředí rozpíjí a jak se šíří prostorem. Zde je D difuzní koeficient, který určuje, jak rychle se látka šíří prostorem. $\nabla^2 c$ (Laplacián koncentrace) popisuje, jak se koncentrace zakřivuje v prostoru – tedy zda je v daném místě více či méně látky než v okolí. Druhý člen, $f(c)$, tzv. reakční, popisuje lokální chemické reakce, které koncentraci látky zvyšují (produkce) nebo snižují (degradace). Funkce $f(c)$ může mít různý tvar podle typu konkrétního modelu (Murray 2003).

Tento vzorec je teoretickým základem, ze kterého se pak odvíjí další systémy, které pracují s konkrétnějšími podmínkami.

Turingův klasický RD (reakčně – difuzní) model je statický, nepočítá s dynamickou změnou v čase, stejně jako GS (Geirer – Meindhart) model, který z něho vychází (Gierer & Meinhardt 1972). Turingův model sice otevřel dveře, ale bohužel byl pro biologickou aplikaci moc nestabilní, a proto se snažili vytvořit systém dostatečně stabilní i pro biologickou

aplikaci. Fenomén nestability se označuje jako Turingova instabilita (Satnoianu et al. 2000). Tento paradoxní jev popisuje nestabilitu vyvolanou difuzí v systému, který by byl bez jejího působení stabilní vůči malým odchylkám. Ve chvíli, kdy se spolu nemohou látky pohybovat a okolní podmínky jim umožňují pouze společně reagovat, tak dojde k ustálení koncentrací obou látek a nedochází tak k tvorbě žádného vzoru (Murray 2003). Pokud ale umožníme interagujícím látkám vzájemný pohyb, tedy difuzi v prostoru, vzniknou vzory. Systém paradoxně přijde o stabilitu a místo hladkého promíchání dochází k tvorbě vzorů, jako jsou například pruhy či skvrny (Turing, 1952).

Difuze se tedy paradoxně nevyhlazuje do sjednoceného celku, ale pomáhá vytvořit konkrétní tvary a struktury.

Gierer a Meinhardt (1972) tedy reinterpretovali originální RD model, ponechali si ale statičnost systému. Také odvodili, že pro stabilitu systému je nutné, aby difuzní koeficient inhibitoru byl větší než difuzní koeficient aktivátoru (Murray 2003).

$$\begin{cases} \dfrac{\partial a}{\partial t} = D_a \Delta_a + \rho_a \dfrac{a^2}{h} - \mu_a a + \sigma_a \\ \dfrac{\partial h}{\partial t} = D_h \Delta_h + \rho_h a^2 - \mu_h h + \sigma_h \end{cases}$$

$\frac{\partial a}{\partial t}$ a $\frac{\partial h}{\partial t}$ říkají, jak se koncentrace látky v daném bodě mění s plynoucím časem. Pokud je výsledek kladný, látky přibývá, a pokud je výsledek záporný, tak látky umírá.
Členy D_a a D_hv rovnici značí difuzní koeficienty a Δ_a a Δ_h značí diferenciální operátor, známý jako Laplaceův (Semmelmann & Weingart 2019). Člen $\rho_a \frac{a^2}{h}$ popisuje vzájemný efekt reaktantů, kde v první rovnici a^2 je autokatalýza aktivátoru a v druhé rovnici se jedná o katalýzu inhibitoru aktivátorem. A člen h popisuje vliv inhibitoru na aktivátor. ρ značí intenzitu reakce a samotné členy ρ_a a ρ_h jsou obecně popsány jako koeficienty křížové reakce. Členy $\mu_a a$ a $\mu_h h$ popisují degradaci prvního řádu inhibitoru a aktivátoru s rychlostními konstantami (μ_a a μ_h jsou rychlostní koeficienty). Poslední členy, tedy σ_a a σ_h jsou exogenní zdroje (Sun et al. 2017). Sun et al. (2017) ve svém článku rovnici dále upravují, pro praktičnost zanedbávají vnější zdroje aktivátorů a inhibitorů a pracují v uzavřeném systému, toto jim tedy dovoluje za σ_a a σ_a dosadit nulu.

Murray (2003) popisuje tvorbu statických vzorů na ulitách měkkýšů. Také vysvětluje, proč inhibitor musí být rychlejší než aktivátor.

Statické vzory se vizuálně projevují jako linie kolmé k rostoucímu kraji ulity a působí jako záznam růstu a toho, kde se nacházely pigmentové buňky, prázdný prostor zase indikuje, kde pigmentové buňky při růstu chyběly (Meinhardt 2009). Tento model předpokládá, že

aktivátor stimuluje svou vlastní produkci, a tím pádem i produkci pigmentu, zatímco inhibitor má za úkol produkci pigmentu potlačovat a u toho rychle difundovat do prostředí. Zajímavým mechanismem je i to, že úkolem aktivátoru je produkovat další aktivátory, ale také další inhibitory. Jde ve finále o mechanismus kombinující lokální sebezesilování a inhibici na dlouhou vzdálenost (Meinhardt 2009). To, že se vzor projevuje jako stabilní a neosciluje, je důsledkem disperze inhibitoru, který rychle reaguje na změny a má vyšší rychlost rozpadu. Pokud by vzor začal oscilovat (nebyl by stabilní) byly by výsledkem pruhy kolmé ke směru růstu ulity (Meinhardt 2009).

Obr. 2 Ulita *Nertinia Natalensis* s patrným vzorem (Zdroj: Wikimedia Commons, licence CC BY-SA)

Dalším modelem, tentokrát více dynamickým, je model označovaný jako GS (Gray – Scott) model. Ten také pracuje s principem reakce a difuze (Gray & Scott 1983). V systému se pracuje se dvěma látkami *A* a *B* (morfogeny), které spolu reagují. Vyskytuje se zde ale i teoretická látka *C*, která se ovšem do výpočtů nezahrnuje. Tento konkrétní typ RD systému pracuje s tím, že spolu interagují látky *A* a *B* a že obě v průběhu času difundují do prostoru. Morfogeny A a B spolu reagují dvěma způsoby:

$$A + 2B \rightarrow 3B$$

$$B \rightarrow C$$

Musíme ale předpokládat, že morfogen *A* je do systému pumpován určitou rychlostí. Při reakci se tedy látka *A* spotřebovává a vzniká z ní nová látka *B*. Látka *B* se pak promění na látku *C*, která vystupuje z rovnice (nebo ze systému). Průběh celé reakce je poté pravděpodobnější při vyšší koncentraci látek.

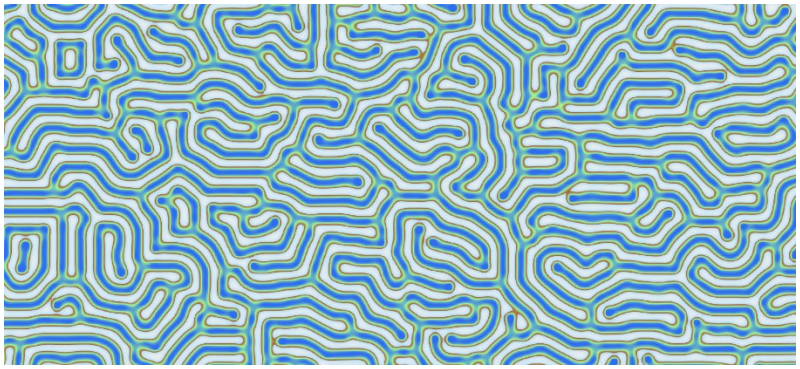
$$\begin{cases} \dfrac{\partial a}{\partial t} = D_a \nabla^2 a - ab^2 + f(1-a) \\ \dfrac{\partial b}{\partial t} = D_b \nabla^2 b + ab^2 - (f+k)b \end{cases}$$

První členy $\frac{\partial a}{\partial t}$ a $\frac{\partial b}{\partial t}$ nám značí změnu koncentrace morfogenů *A* a *B* v čase. Konstanty $D_a\nabla^2 a$ a $D_b\nabla^2 b$ jsou koeficienty látek, které v rámci systému difundují. Člen ab^2 definuje reakce, které byly zmíněny na začátku odstavce. V horní části rovnice je vzorec pro změnu morfogenu *A* na morfogen *B* a v dolní rovnici se jedná o změnu morfogenu *B* na teoretickou látku *C.* Člen $f(1-a)$ je to, kolik látky *A* nám vstoupí do reakce. F značí tedy *feeding rate*, rychlost doplňování látky. Člen v dolní rovnici, $(f+k)b$, nám odečítá to, kolik z látky *B* se přeměnilo na látku *C.* A člen K zde znázorňuje *kill rate* neboli rychlost odumírání látky *B.*

Obě rovnice se následně musí vynásobit změnou v čase, tedy na konec obou rovnic musíme přidat Δt. Rovnice tedy budou vypadat takto:

$$\begin{cases} \frac{\partial a}{\partial t} = D_a\nabla^2 a - ab^2 + f(1-a)\Delta t \\ \frac{\partial b}{\partial t} = D_b\nabla^2 b + ab^2 - (f+k)b\Delta t \end{cases}$$

Gray – Scott model je dynamický, počítá se změnou vzoru v čase. Vzory v něm rostou, mění se a i zanikají (Pearson 1993). Velmi citlivými součástmi systému na změnu jsou parametry *kill rate* a *feeding rate*. Bohatá dynamika právě těchto parametrů nám ukazuje rozmanitost tvorby vzorů, které se mění společně se změnou právě k a f (McGough & Riley 2004).



Obr. 3 Příklad simulace v GS modelu (vytvořeno pomocí: https://visualpde.com/)

Tento model se dá aplikovat například k modelování chování bakteriálních kolonií (Lacasta et al. 1999). Samotné struktury se potom odvíjejí jak od bakteriálního druhu, tak od podmínek v kultuře. Hlavními faktory, které zde tvorbu vzoru ovlivňují, jsou množství živin a koncentrace agaru, na kterém se kolonie pěstují. Se zhoršením podmínek pro růst vznikají komplexnější vzory, bakterie se takto adaptují na nepříznivé podmínky tvorbou efektivní a velmi organizované strategie, která jim pomáhá přežít. Lacasta et al. (1999) tento model prezentovali za pomocí bakterie *Bacillus subtillis*, která tvoří širokou škálu vzorů v rámci svých bakteriálních kolonií. V těchto koloniích obecně, koncentrace agaru ovlivňuje hustotu

média a množství dostupných živin ovlivňuje schopnost reprodukce bakterií. Tyto dva faktory společně ovlivňují to, jak rychle nebo pomalu se daná kolonie šíří (Lacasta et al. 1999).

Tvrdé médium s vysokou koncentrací agaru, je pro bakterie nehostinné, nemohou se v něm v podstatě pohybovat a kolonie roste jen díky konzumaci živin a reprodukci. Toto prostředí tedy znemožňuje schopnost kolonie volně difundovat do prostředí. Kombinace tvrdého média a nízké koncentrace živin způsobuje pomalejší růst kolonie, protože ten je ovlivněn difuzí živin k bakteriím, které jsou na okraji kolonie. Vizuálně tak vzniká vzor rozkvetlé sněhové vločky s pomalým růstem, ale ostrým vzorem (Lacasta et al. 1999).

Vyšší koncentrace živin na stále tvrdém médiu způsobí rychlejší růst kolonie a změnu projevujícího se vzoru. Jednotlivé větve „vločky“ se spojí dohromady a vznikne disk s hrubým okrajem. A při vyšší koncentraci živin a s měkčím médiem, které vzniká ubráním agaru, začínají kolonie formovat koncentrické kruhy. V této fázi už vzniká periodicky dynamický systém, který Lacasta et al. (1999) rozdělují do dvou fází. Při migrační fázi se kolonie rozšiřuje a bakterie jsou aktivní. Po ní přichází fáze konsolidační, při které kolonie houstne díky rozmnožování, ale neexpanduje do prostoru.

Takto dynamický systém vytváří v kolonii koncentrické kruhy, které si lze představit jako přírůstky letokruhu u stromů, u kterých se také střídají dva druhy růstu.

Při dodatečném snížení koncentrace agaru se disk s ostře definovanými koncentrickými kruhy rozpije a vznikne z něj homogenní kolonie, která je nižší hustoty než předtím. Díky tomu se v ní bakterie mohou volně pohybovat. Naopak polotuhé médium, tedy médium s ještě nižší koncentrací agaru, má za důsledek tvorbu silně větveného vzoru, kdy se bakterie posunou k sobě a mezi jednotlivými větvemi kolonie vznikají stejně široké mezery napříč celou kolonií (Lacasta et al. 1999).

3. Tvorba vzorů na živočiších

Nejvíce viditelnou a nejlépe představitelnou formou vzorů jsou ty, které se vyskytují na kůži a srsti živočichů, zejména pak obratlovců. Různorodá škála vzorů, od teček až po pruhy se vyskytuje napříč různými organismy. V této kapitole se budu primárně věnovat vzorům na savčí srsti a kůži ryb. V poslední části kapitoly se také zaměříme na tvorbu vzoru u hmyzu, přesněji u řádu *Lepidoptera*.

3.1. Savci

Tvorba černých a bílých pruhů u skaláry druhu *Pterophyllum altum* a u zebry druhu *Equus grevyi* je vyvolávána reakcemi v rámci reakčně – difuzního systému. Organismy pod pokožkou nemají struktury, které by tvorbu těchto vzorů nějak podmiňovaly a podle kterých by se vzory formovaly. Tyto vzory tedy musejí vznikat spontánně bez předem daného gradientu. Vzory vznikají tak, že si morfogeny najdou své místo náhodně díky vzájemné interakci na bázi aktivátoru a inhibitoru (Turing, 1952). Vznikají tedy z chaotických interakcí, které jsou umírněny a stabilizovány difuzí.

Tvorba vzorů začíná, již při embryogenezi (Meinhardt 1982), proto je tak náročnou na pozorování. Díky *in situ* hybridizaci je dnes již možné analyzovat prostorovou distribuci genové exprese (Gall & Pardue 1969). Toto je ovšem pro naše účely limitující, protože se jedná o poskytnutí statického snímku v konkrétním čase. Pro studium RD systému je ovšem nutné sledování změn v delším časovém úseku pro pochopení dynamiky celého procesu. Je potřeba sledovat a analyzovat postupnou tvorbu vzoru. Komplikací pro tvorbu modelu je také morfogeneze embrya. Změny objemu a proporcí znesnadňují tvorbu přesných simulačních modelů, které by se daly využít pro praktický výzkum (Kondo 2002).

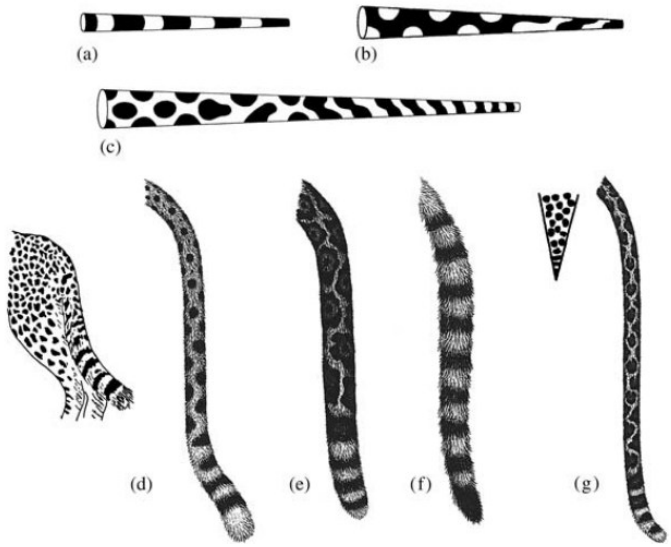
Také je důležité zmínit, že ne všechny látky, které jsou pro vývoj v embryogenezi důležité a potřebné, se musí řadit mezi morfogeny. Identifikace jednotlivých morfogenů a mechanismus vzniku vzoru jsou doposud u některých organismů prakticky neznámé. Murray (1981) proto navrhl RD mechanismus, který analyzuje rozestupy a prostorové uspořádání vzorů u savců. Melanocyty rozdělil na tmavé a světlé, eumelanin a pheomelanin. A protože koncentrace melanocytů není v epidermis rovnoměrná, tak usoudil, že barevné variace vzoru jsou dány reakcemi mezi jednotlivými melanocyty.

Projev vzoru nezávisí jen na koncentraci morfogenu v systému, ale také na ploše nebo doméně, která je plátnem pro vznik vzoru. Ve chvíli, kdy je doména moc malá, se na ní vzor jednoduše nevejde a zbarvení je homogenní. Při středně velké ploše se začínají vizualizovat jednoduché jednorozměrné vzory, typicky se jedná o pruhy. Na velké doméně už vznikají

složité dvourozměrné vzory, jako jsou tečky a skvrny. Pokud ale přejdeme do velikostního extrému a plocha bude až moc velká, tak se systém vrací k jednotnému homogennímu zbarvení (Murray 1981).

Projev vzoru se také odvíjí od plochy, na které se vizualizuje. Trup, který má největší plochu, je podkladem, na kterém se mohou tvořit složité vzory, které nejsou deformované. Ale i tvorba vzoru má své hranice, protože u savců, jako je například již zmíněná zebra druhu *Equus grevyi,* je břicho homogenní, bez vzoru. To je dané tím, že látka ze systému nemůže uniknout, vzniká tedy uzavřená hranice vzoru (Murray 1981).

Složitější plochou je pak ocas, který Murray (2003) přirovnal k zužujícímu se kuželu. U kořene, kde je ocas ještě široký, se vzor vejde a může se normálně projevit. Níže na ocasu se se zmenšujícím poloměrem a ubývající plochou vzor přepíná na jednodušší pruhy a samotná špička ocasu potom může být homogenní. Na ocasu vzniká periodická hranice vzoru, ten se totiž obtáčí dokola (Murray 1981).



Obr. 4 Projev vzoru na ocasech. Matematická simulace (b,c) a reálný vzor u šelem (d,e,g) znázorňující přechod ze skvrn na pruhy. (Zdroj: J.D. Murray, Mathematical Biology II: Animal Coat Patterns and Other Practical Applications of Reaction Diffusion Mechanisms)

Tyto systémy mohou být velmi náchylné na změny. Stačí změna jednoho parametru, který se nachází v blízkosti bifurkačního bodu (Turing 1952) a projev vzoru může být diametrálně odlišný. Odchylky od pravidelného vzoru nejčastěji vznikají špatným načasováním spuštění reakce. Například u výše zmíněné zebry se při časné aktivaci systému, kdy je embryo ještě moc malé, může projevit homogenní černé zbarvení. A při opožděné aktivaci, kdy je embryo zase moc velké, se místo klasických pruhů tvoří skvrny (Jonathan 1977). Ty jsou složitější a jejich tvorba je na větší ploše matematicky pravděpodobnější (Murray 2003).

Dalším známým příkladem špatně načasované aktivace je případ z roku 1927, kdy byl špatně identifikován gepard štíhlý (*Acinonyx jubatus)* (Pocock 1927). Jedinec byl odchycen v dnešním Zimbabwe a původně byl považován za kříženec rodů geparda (*Acinonyx*) a levharta (*Panthera*). Ale po bližším ohledání byl zařazen do rodu gepard, protože nesl typické gepardí znaky, jako jsou drápy nekryté kožními pochvami (Kitchener et al. 2017). Rod levhart tento znak postrádá. Britský biolog R. I. Pocock tedy jedince označil za kompletně nový druh geparda a pojmenoval ho *Acynonix rex*, gepard královský. Tento odchycený jedinec postrádal klasické tečkování, místo něj měl na hřbetu podél páteře dlouhé černé horizontální pruhy, které se na bocích měnily na nepravidelné a podlouhlé skvrny. Toto nebyl jeden osamocený nález, v historii bylo jedinců s tímto vzorováním popsáno více. Pocock (1927) tedy rozhodl, že se nejedná o osamocenou odchylku, ale o stabilně se vyskytující druh.

Pro tento druh uvedl dvě teorie vzniku. Jednalo se podle něj buď o specializovaného potomka, který vznikl z již známého geparda druhu *Acinonyx jubatus* anebo, že se naopak jednalo o živoucí fosilii. Podle něj původní pruhový vzor se měl rozpadnout na skvrny (Pocock 1927).

O několik desetiletí později se toto povedlo vyvrátit. Murray díky modelování RD systému dokázal, že to, co R. I. Pocock považoval za relikt nebo nový druh, bylo pouze důsledkem drobné změny v načasování vývojových procesů v rámci reakčně – difuzního systému.

Podle Murrayho byla tato změna v projevu způsobena předčasnou aktivací Turingova mechanismu při vývoji embrya. Ve chvíli, kdy už byl mechanismus spuštěn, bylo embryo moc malé a nevešly se na něj jasně ohraničené a oddělené skvrny, takže se vytvořily matematicky méně náročné pruhy a podlouhlé skvrny.

Dnes je tedy tento projev klasifikován jako vzácná genetická mutace (Kaelin et al. 2012). To, že se nejedná o samostatný druh bylo také vyvráceno pouhým pozorováním v zajetí. V jihoafrickém centru De Wildt (dnes The Ann van Dyk Cheetah Centre) se dvěma běžně zbarveným rodičům narodilo mládě se zbarvením geparda královského (*Acinonyx rex*) (Dyk 2013). Tím se také potvrdila genetická podstata vzniku vzoru.

3.2. Ryby

Vzor na kůži ryb je na rozdíl od kůže savčí dynamický hned u několika druhů. Systém zůstává aktivní po celý život jedince a neustále tvoří vzor spjatý s růstem organismu. Vzor na kůži ryb tedy může hybridizovat.

3.2.1 *Salvenilus leucomaenis, Oncorhynchus masou*

Miyazawa et al. (2010) aplikovali RD model na reálné organismy. Snažili se replikovat počítačové modely, které vznikly aplikací reakčně – difuzního modelu.
V japonských studených a čistých řekách se přirozeně vyskytuje siven běloskvrnný (*Salvelinus leucomaenis*), který má světlé skvrny na tmavém pozadí. Společně s ním se v řekách vyskytuje i losos masou (*Oncorhynchus masou*), který má inverzní zbarvení. Má na kůži tmavé skvrny na světlém pozadí. Oba druhy mají rozdělené habitaty, siven se vyskytuje v horní části toku a losos se obvykle nachází v nižší části toku (Morita et al. 2016).
K hybridizacím musí logicky docházet v místech, kde se výskyt překrývá.

U hybridních druhů se vzor změní na labyrintový, který je jedním z nejvíce typických Turingových vzorů. U lososových hybridů je obecně labyrintový projev statisticky velmi častý, pokud má druhý druh inverzní zbarvení. Tento labyrintový vzor přesně předpovídá RD model.

V počítačovém prostředí lze využitím reakčně – difuzních modelů akurátně napodobit vzory na kůži. Variací proměnných v těchto rovnicích je možné plynule přecházet mezi klasickým tečkováním a inverzní variantou vzoru. Hybridizace dvou opačně zbarvených jedinců tedy vede k vytvoření úplně nového vzoru a typu maskování, vzniká tedy labyrintový vzor. Aplikace tohoto vzoru v biologii vysvětluje, proč mají někteří hybridi unikátní a komplexní vzor (Miyazawa et al. 2010).

Obr. 5 Vlevo siven běloskvrnný (*Salvelinus leucomaenis*), uprostřed hybridní jedinci, vpravo losos masou (*Oncorhynchus masou*). V dolní části obrázku je vidět počítačová 2D modelace vytvořená počítačovou simulací (Upraveno z: Miyazawa et al. 2010)

3.2.2 *Pomacanthus imeprator*

U ryb, jako je například pomec druhu *Pomacanthus imeprator*, dochází díky celoživotní aktivitě RD systému často ke tvorbě ypsilonových pruhů. Ryba roste a aby se udrželo rovnoměrné rozložení pruhů, může se jeden pruh zdvojit a vytvořit pruh podobný písmenu ypsilon. Tím, že systém zůstává aktivní, je hustota vzoru konstantní.

Obr. 6 Příklad vzoru juvenilního (vlevo) a u dospělého (vpravo) jedince pomce druhu *Pomacanthus imperator* (Zdroje: Wikimedia Commons, licence CC BY-SA)

Juvenilní jedinci na sobě mají zkřivené světlé pruhy na tmavě modrém pozadí. Postupem času, jak jedinec roste, vzor roste s ním. Do mezer mezi jednotlivými pruhy se vkládají pruhy nové, a proto má dospělý jedinec odlišný vzor.

Pomec císařský patří mezi velmi teritoriální druhy, dospělci napadají na bázi podobného zbarvení jiného jedince (Fricke 1980). Proto se u juvenilních jedinců odlišné zbarvení a projev vzoru stává naprosto zásadním v boji o přežití.

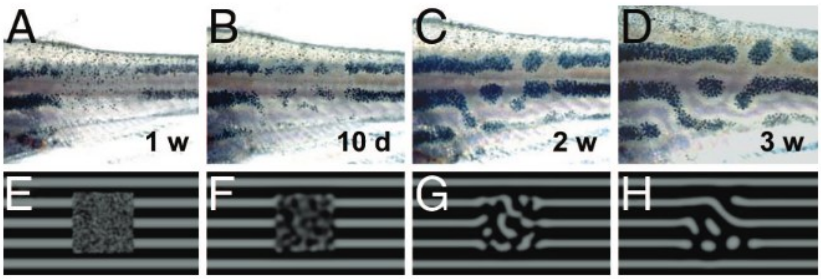
U tohoto příkladu je také důležité zmínit, že existuje rozdíl mezi mechanismem vzniku vzoru a jeho následnou funkcí. Vzor se formuje nezávisle na jeho následné funkci, vzniká jako takový vedlejší produkt fyzikálních procesů při vývoji jedince. Samotný RD mechanismus je „slepý“ k jeho následnému využití, záleží poté na filtru evoluce, jak bude vzor využit a jestli vůbec bude využit. Ve chvíli, kdy je vzor na živočichovi užitečný, předá jedinec geny společně s matematickou rovnicí dál do další generace.

3.2.3 *Danio rerio*

Poslední rybí druh, který bych v této kapitole ráda zmínila, je dánio druhu *Danio rerio*. Kůže dánia obsahuje tři druhy pigmentových buněk (morfogenů). Melanofory produkují černou pigmentaci a reagují na hormonální nebo nervovou stimulaci. Iridofory odrážejí světlo, a díky nim ryba působí, jako by tvořila stříbrné nebo bílé odlesky. Posledním druhem jsou potom xantofory a erytrofory, které produkují barvy, jako je žlutá, oranžová nebo červená (Painter 2001; Singh & Nüsslein-Volhard 2015).

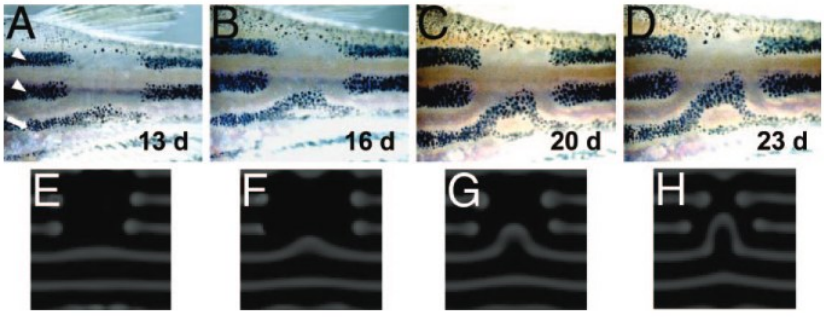
Díky zjištění, že dánia umí obnovovat své barevné vzory, se usneslo, že tyto struktury nejsou předem fixovány, ale vznikají systémem samoorganizace. Tyto experimenty využívaly

laserovou ablaci, kterou odstranili melanfory a xantofory z kůže dvacetidenních jedinců. U vzoru poté došlo k autonomní obnově původního vzoru. V zóně s odstraněným pigmentem se nejdřív začnou objevovat nové pigmentové buňky, které se po několika dnech začnou třídit. A místo chaotického rozptylu se melanofory a xantofory shlukují do oddělených oblastí. Postupem času se tak vzor utřiďuje a vznikají jasné hranice mezi tmavými a světlými zónami. Důležitým poznatkem je, že vzor si zachovává stejný rozestup mezi jednotlivými pruhy, ale jejich prostorová orientace se může lišit od původního vodorovného uspořádání (Yamaguchi et al. 2007).



Obr. 7 Porovnání regenerace vzoru bez původního vzoru. V horní polovině pokožka dánia pruhovaného a v dolní počítačová simulace. (Zdroj: Yamaguchi et al., 2007)

Druhý experiment dokázal schopnost RD systému dynamicky regulovat již existující vzor. Pokud dojde k umělému odstranění části vzoru, tak má systém schopnost se sám opravit a zachovat geometrické parametry rozestupu vzorů, což je klasickou vlastností samoorganizačních systémů. Opakované odstraňování dvou pruhů dánia, prostředního a horního, mělo za následek světlou plochu, která ale podle pravidel dynamického systému musí zase zaplnit. Pozoruhodně se místo tvorby zcela nového tmavého pruhu, začal spodní pruh (který nebyl odstraněn laserem) migrovat a efektivně zaplnil prázdné místo, které zbylo po odstranění horních dvou pruhů (Yamaguchi et al. 2007). Vzor byl tedy znovu vyvážený a měl konstantní hustotu.



Obr. 8 Porovnání počítačové simulace a regenerace vzoru u dánia pruhovaného po opakovaném odstraňování části vzoru. (Zdroj: Yamaguchi et al., 2007)

3.3. Hmyz

Hmyz představuje nejpočetnější a vizuálně jednu z nejpestřejších skupin dnešních organismů (Labandeira & Sepkoski 1993). Klíčovou roli v jejich evolučním úspěchu hraje fenotypická plasticita, která umožňuje generování funkčních a komplexních vzorů v reakčně – difuzních systémech (Suzuki 2017). Mechanismy jako mimeze (maskování či napodobování) a aposematismus (výstražné zbarvení) jsou pro přežití a adaptabilitu hmyzu zcela zásadní (Koch et al. 2000; Sekimura et al. 2000).

Samotná tagmatizace hmyzího těla je determinována převážně Hox geny (Lewis 1978) a hierarchickým systémem genetické regulace (Nüsslein-Volhard & Wieschaus 1980). Nejedná se tedy o systém samoorganizační, ale o systém poziční informace (Wolpert 1969). Zatímco Hox geny tedy poskytují poziční informaci pro makroskopické části těla, například při samotné tagmatizaci, Turingovy systémy pravděpodobně operují na menším měřítku. Například při tvorbě periodických struktur a jemných vzorů v rámci těchto větších struktur, jako jsou mikrostruktury na kutikule hmyzu anebo pigmentace křídel u motýlů (Büscher et al. 2018).

V této části bych se nadále zaměřila jen na motýly, Turingovy struktury se u nich totiž vyskytují jak na buněčné úrovni ve formě trojrozměrných mikrostruktur šupinek, tak na vizuální dvojrozměrné úrovni na ploše křídel.

U motýlů představuje plocha křídla „plátno“, které je ideálním podkladem pro reakčně – difuzní systémy. Morfologie křídla se řídí podle plánu, který se nazývá *Nymphalid ground plan*. Ten vysvětluje, že každé křídlo má univerzální geometrické rozložení (Sekimura & Nijhout 2017). Univerzální mapa křídla se tedy dělí na symetrické systémy a morfogenní pole. V morfogenním poli vzory vznikají díky reakci buněk na lokální chemické signály. Buňka syntetizuje příslušný pigment na základě toho, jakou má koncentraci morfogenů, které se šíří z určitých center. Vlastností těchto reakčně – difuzních systému je samozřejmě také plasticita. Úprava parametrů o pár procent může vést k projevu zcela odlišného fenotypu (Sekimura et al. 2000).

Obr. 9 Příklad polymorfismu u samičích jedinců *Papilio dardanus* (otakárek) (Zdroj: Sekimura et al., 2000)

Mezi vysoce polymorfní druhy patří *Papilio dardanus*, otakárek africký. Jejich velká plasticita, co se týče vzorování, pomohla úspěšně nasimulovat reakčně – difuzní systémy a

prokázat, že vzorování je výsledkem samoorganizace (Sekimura et al. 2000). Projev Turingova vzoru na křídle je tedy signifikantně ovlivněn jeho tvarem a velikostí v době vývoje, což představuje analogický princip, jako je například u tvorby vzoru u některých obratlovců (Kratochwil & Mallarino 2023). Bilaterální symetrie křídel je poté výsledkem precizní souhry Turingových procesů a poziční informace, která se nachází například v centrech budoucích očních skvrn. Obě křídla mají stejné počáteční podmínky a centra poziční informace fungují jako fixní body a jsou na křídlech rozmístěna zrcadlově. Tyto body poté usměrňují reakčně – difuzní procesy do stabilního a reprodukovatelného vzoru. Zrcadlové rozmístění a stejné podmínky jsou tedy schopné produkovat stejný vzor.

A ačkoliv je samotný systém k dalšímu využití vzoru „slepý“, tvorba vzoru u otakárka afrického se stala klíčovou pro jejich přežití, a to především u mimetických forem (Koch et al. 2000).

Vedle tohoto dvourozměrného pole se Turingovy struktury prolínají i do hloubky k samostatnému materiálu šupinek. Barva motýlích křídel totiž není daná jen chemicky pigmentem, ale hrají v ní roli i fyzikální faktory, jako je strukturální interference (odraz světla od nanostruktur) (Vukusic 2006). Komplexní morfologie šupinek vzniká samoorganizací materiálu při tuhnutí chitinu, tyto struktury vznikají procesy, které jsou analogické Turingovým vzorům, ale v trojrozměrném prostoru. Vznikají tedy samoorganizací a fázovou separací (Ghiradella 1991). Tyto nanostruktury nejsou užitečné jen pro barvu, ale jsou také důležité pro schopnost termoregulace hmyzu (Tsai et al. 2020; Krishna et al. 2020) a pro hydrofobní vlastnosti křídel (Sun et al. 2009).

4. Vzory u cévnatých rostlin

Na rozdíl od živočichů, rostliny nemají pohyblivé buňky, jako jsou například melanofory, zmíněné v minulé kapitole. Vzory v rostlinách tedy nevznikají díky migraci buněk, ale chemickou signalizací a rozmístěním orgánů.

Klíčovým mechanismem je u rostlin polární transport auxinu, který je naprosto zásadní pro růst a vývoj rostliny (Blakeslee et al. 2005). Proces polárního transportu v těle rostliny simuluje systém aktivátor – inhibitor, který navrhl Turing (1952) ve svém originálním článku.

Turingův model předpokládá dvě společně reagující látky, ale rostlinný model je souhrou mezi auxinem, který je v roli aktivátoru, a transportním proteinem PIN1, který je zase brán jako inhibitor. Reinhardt et al. (2003) také zmiňují, že protein se v těle rostliny nešíří náhodně, ale orientuje se do míst s vysokou koncentrací auxinu. Mezi látkami tedy vzniká pozitivní zpětná vazba a auxin tak stimuluje vlastní transport do konkrétního bodu, díky čemuž dochází k lokálnímu zesílení signálu a vzniku budoucího listu.

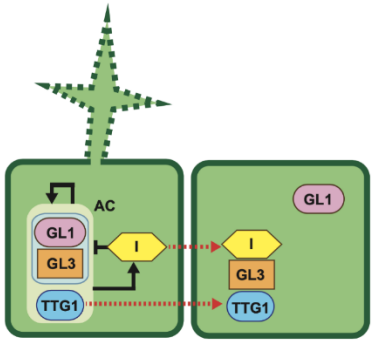
Tento proces zároveň přirozeně vytváří inhibiční pole. Transportní protein PIN1 aktivně pumpuje auxin do vznikajícího místa růstu a v okolních buňkách tak dochází k depleci auxinu a vznikají vyčerpaná místa. Okolí nového listu se tedy stává sterilním pro vznik dalších orgánů, protože auxin je v okolí vyčerpán (Reinhardt et al. 2003).

V kontextu Turingových struktur tedy v rostlinách nefunguje inhibice skrze specifickou tlumící látku, ale skrze prostorové odčerpání aktivátoru. Tento specifický systém, ve kterém je inhibice zajištěna konkrétní tlumící molekulou se nazývá depleční model (Hernandez-Aristizabal et al. 2021). PIN1 tedy aktivně shromažďuje auxin do budoucích center orgánů. Tím vznikají zóny, kde je koncentrace auxinu pod hraničním bodem nutným pro vyvolání růstu.

Zatímco tedy fylotaxe představuje model, který je transportně – aktivní, kde difuze je nahrazena aktivním pumpováním auxinu do místa budoucího růstu, tvorba trichomů (dále s příkladem u *Arabidopsis thaliana*, česky huseníčku rolního) se vrací blíže k původnímu modelu, který zamýšlel Turing. Vrací se k reakčně – difuznímu systému, kde spolu látky volně difundují v rámci pletiva. Tento proces vzorového uspořádání trichomů tedy není řízen primárně hormonálními drahami, ale precizním balancem mezi kódovanými proteiny a přirozeným molekulárním šumem.

Konkrétní molekulární mechanismus tvorby vzoru trichomů u huseníčku rolního popsali Di Patti et al. (2023). Podařilo se jim přímo identifikovat morfogeny, které nesou

zodpovědnost za prostorové uspořádání trichomů. Díky tomu se již nejedná jen o teorii. Jako aktivátor byl popsán komplex tří proteinů TTG1 – GL3 – GL1, který podporuje vlastní tvorbu (autokatalýza). Inhibitor byl identifikován jako dva malé proteiny TRY a CPC, které jsou podle Turingovy teorie (Turing, 1952) také produkovány aktivátorem. Tyto malé proteiny se poté šíří do ostatních buněk, kde blokují komplex TTG1 – GL3 – GL1 neboli aktivátor.



Obr. 10 Formace trichomu („křížek“ vystupující ze zelené buňky) u *Arabidopsis thaliana* (huseníček rolní). Proteiny GL1 a GL3 společně tvoří dimer, který ve spojení s TTG1 tvoří komplex aktivátoru. Černými šipkami je naznačeno, že aktivátor tvoří jak sebe, tak inhibitor. Inhibitor se poté přesouvá do sousední buňky, kde blokuje tvorbu dimeru a brání tak tvorbě dalšího aktivátoru (Zdroj:Di Patti et al., 2023)

Na takto malé ploše má velký vliv i molekulární šum, který vyplývá z nízkého počtu kopií mnoha zúčastněných molekul, a to způsobuje výrazné fluktuace v koncentraci jejich produktů (Elowitz et al. 2002). Klasické deterministické vzorce nedokážou vysvětlit, jak může vzor vzniknout v reálné buňce, kde je málo molekul. Stochastický šum pomáhá systém „pošťouchnout“, aby vzor vznikl. Šum způsobuje náhodné fluktuace (Elowitz et al. 2002; Di Patti et al. 2023), které slouží jako základní asymetrie, která způsobuje Turingovu nestabilitu (Satnoianu et al. 2000). To poté vede ke tvorbě trichomů. V tomto případě také platí pravidlo difuze, kde se menší proteiny šíří rychleji a brání tak vzniku jiného trichomu v těsné blízkosti. Trichomy na listu mají tedy nepravidelný vzhled jen díky náhodě (stochastice) (Di Patti et al. 2023).

Může to tedy znít tak, že samotný šum je nepřítelem, ale opak je pravdou. Stochastický šum může být spouštěčem a popostrčit systém k tvorbě vzoru, jako jsou skvrny nebo pruhy v podmínkách, kde by normálně vzor nevznikl (Butler & Goldenfeld 2009). V malých buňkách, kde je malý počet molekul, tedy hraje velkou roli náhoda, a i když jsou průměrné koncentrace látek stabilní, tak mohou náhodné fluktuace překročit hraniční mez a mohou vzniknout skvrny nebo pruhy. To vysvětluje, proč trichomy na listech mají pravidelné rozestupy, ale přesná pozice se list od listu liší.

Stejné procesy samoorganizace se dají aplikovat a na vznik estetických vzorů. Ringham et al. (2021) studovali vzory, které se formují díky reakčně – difuzním (RD) systémům, a zařazují je do třídy 6. Vznikají díky nestabilnímu rovnoměrnému rozložení

aktivátorů a inhibitorů. Aktivátor podporuje tvorbu pigmentu (antokyanu) a svou vlastní produkci, zatímco inhibitor produkci potlačuje a sám difunduje do okolí. Výsledný vzor je pak ovlivněn morfogenním gradientem, který určuje, kde přesně na ploše spustit Turingův systém a kde přesně se na květu projeví Turingova nestabilita.

Jedním příkladem může být vzorování u *Digitalis purpurea*, náprstníku červeného. Jedná se o tmavé skvrny typicky obklopené světlým lemem. Vzniká zde takový halo efekt, který je důsledkem difuze inhibitoru, protože aktivátor v centru skvrny inhibitory zákonitě produkuje. Ty difundují do okolí skvrny a potlačují tam tvorbu aktivátorů. Model náprstníku ukazuje spíše přechodný stav mezi homogenními poli. RD systém přišel o aktivitu dříve, než skvrny splynuly a pokryly celý povrch květu (Ringham et al. 2021).

Dalším krásným příkladem jsou květy rodu *Kohleria*, které jsou v článku popsány jako jeden z nejkomplexnějších vzorů. V hrdle květu se jim tvoří síť pigmentace z propojených linií, které velmi nápadně připomínají Turingův labyrintový vzor, a směrem k okraji se vzor mění na separované skvrny. Tento přechod se dá vysvětlit pomocí anizotropie v hrdle květu, kde je difuze směrována. Směrem k okrajům je již difuze izotropní, tedy šíří se všemi směry stejně, čímž vznikají kruhové tečky (Ringham et al. 2021) .

Obr. 11 Příklad vzoru u *Kohleria amabilis* (Zdroj: Wikimedia Commons, licence CC BY-SA)

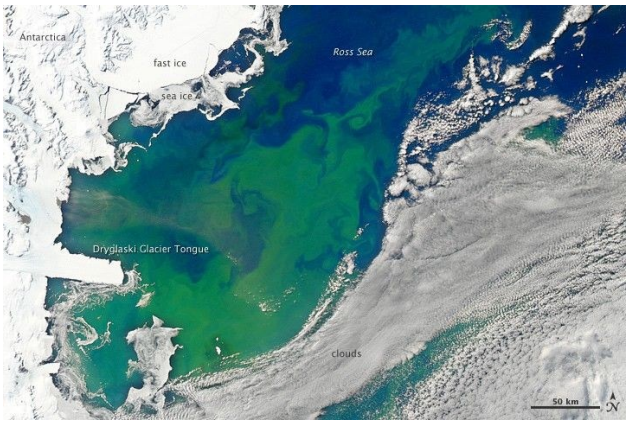
5. Vzory v algologii

Turingovy vzory představují u řas také fascinující adaptabilitu na různá měřítka. Reakčně – difuzní systémy můžeme aplikovat jak na obrovské vodní květy v oceánu (makroměřítko), tak na model interakce slávek a řas (mezoměřítko) a nakonec například i na proces ukládání křemíku u rozsivek (mikroměřítko) (Lacalli 2022).

5.1. Makroměřítko

V obrovském makroměřítku našich oceánů se vodní květy řas a sinic mohou zdát velmi chaotické. Ale pravdou je, že vodní květy se v oceánu dají velmi přesně reinterpretovat dle rovnice reakce a difuze. Místo klasických morfogenů do vzorce vstupuje fytoplankton a zooplankton (Nguyen-Quang et al. 2025). V dřívější kapitole byl zmíněn dynamický Gray – Scott model, který je vhodný pro aplikace na tyto vodní květy. Vodní květ se v oceánu netvoří jako homogenní masa, ale utváří vzorce, které odpovídají Turingovým. Všechno vzniká díky Turingově nestabilitě. Systém musí spadat do dynamiky Turingova prostoru, kdy zooplankton (inhibitor) difunduje do prostoru výrazně rychleji než fytoplankton (aktivátor) (Nguyen-Quang et al. 2025).

V roli aktivátoru je fytoplankton, který má schopnost sebereprodukce neboli autokatalýzy (Gierer & Meinhardt 1972). S dostatkem živin a světla jeho populační hustota v určitém bodě rapidně vzroste, což odpovídá exponenciální růstové fázi fytoplanktonu v nelineárních ekosystémech (Huisman & Weissing 1999). Zooplankton v rámci systému zase reguluje množství fytoplanktonu, a díky jeho rychlé schopnosti se přemisťovat systém odpovídá pravidlu difuze. A protože zooplankton má tendenci se stahovat tam, kde je nejvíce potravy, dokáže tak udržovat vodní květ v určitých hranicích (Huisman & Weissing 1999; Nguyen-Quang et al. 2025).



Obr. 12 Příklad vodního květu v Rossově moři u Antarktidy (zdroj: NASA image courtesy Norman Kuring, Ocean Color Team at NASA Goddard Space Flight Center)

Pro vznik pravého Turingova vzoru je také důležitá role nestability (Turing 1952). Tou je v tomto případě náhodný pohyb zooplanktonu a fytoplanktonu v moři a jejich rozdílná rychlost šíření (Nguyen-Quang et al. 2025). Při tvorbě těchto makroskopických vzorů ale nutně dochází i k jejich deformaci advekcí. To, že známe všechny proměnné v rovnici, nám umožňuje přesně modelovat zdánlivý chaos tvorby vodních květů. Spojením známých parametrů (teplota, koncentrace živin, rychlost mořských proudů) dokážeme předpovědět tvar, který vodní květ zaujme (Nguyen-Quang et al. 2025).

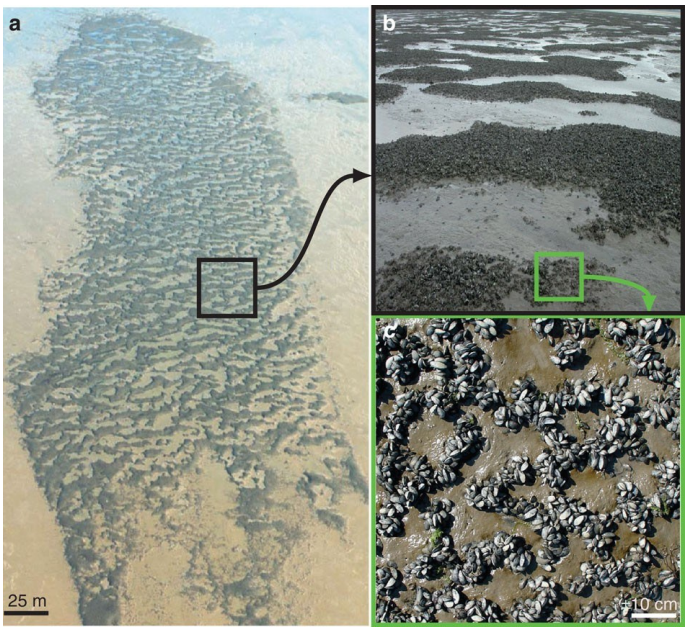
Díky obřímu měřítku a možnosti satelitních snímků pozorujeme struktury táhnoucí se až několik stovek kilometrů. Samotný monitoring a znalost vzniku vzoru vodních květů jsou zásadní pro ochranu rybolovu a pro monitoring zdraví pobřežních vod. Toxiny nejsou totiž v moři rozptýleny rovnoměrně, ale shlukují se v těchto systémech, což odpovídá teorii planktonní „skvrnitosti“ vyvolané biologickými interakcemi (Levin & Segel 1976).

5.2. Mezoměřítko

Menší měřítko prostorových vzorů najdeme například na mořském dně, kde se slávky organizují do komplexních vzorů, které vznikají díky principu aktivátoru a inhibitoru. Jedná se o takzvaný *scale dependent feedback* (Rietkerk et al. 2002). Systém funguje v rámci pozitivní zpětné vazby, která se projevuje v lokálním měřítku. Slávky se k sobě aktivně shlukují a stahují, protože osamocená slávka je vystavena predátorovi a je snadnou kořistí. Ale ve velkém shluku jsou slávky v bezpečí, chráněny mechanickou stabilitou skupiny i kolektivní obranou. Jedná se tedy o princip lokální aktivace (Koppel et al. 2005).

Ve větším měřítku poté funguje negativní zpětná vazba. Velký shluk slávek rychle spotřebovává dostupný fytoplankton a v jejich okolí vzniká „potravinová poušť“. Tento jev představuje princip dálkové inhibice, absence fytoplanktonu totiž brání nekontrolovanému rozpínání kolonie slávek (Koppel et al. 2005).

Tvorba Turingových vzorů koloniemi tedy není náhodná, ale vzniká jako efektivní strategie pro přežití. Uspořádáním do pruhů nebo labyrintů ke slávkám lépe proudí živiny a vzniká tak odolnější systém s maximalizovaným přísunem potravy, a tím pádem i vyšší šancí na přežití. Takto strukturovaný útes dokáže efektivně odfiltrovávat vodu díky lepší cirkulaci, na rozdíl od náhodně rozmístěných slávek (Koppel et al. 2005).



Obr. 13 Kolonie slávek na přílivové pláni (a). Jednotlivé pásy slávek se samoorganizují s rozmezím mezi jednotlivými pruhy okolo 2 až 20 m (b). uvnitř pruhů se dále nacházejí menší rozdělení kolonie s rozestupy pod 20 cm (zdroj : Liu et al., 2014)

Aby tedy vznikl klasický stacionární Turingův vzor, musí být splněna základní podmínka difuze. V tomto případě se jedná o to, že informace o nedostatku řas ve vodě (inhibitor) se musí šířit rychleji než samotné slávky po mořském dně (aktivátor). Řasy se tedy ve vodním sloupci pohybují mnohem rychleji než slávky a jejich difuzní koeficienty jsou tedy velmi odlišné (Shen & Junjie Wei 2020).

Následným ustálením v periodickém stacionárním vzoru vzniká optimalizovaný vzor kolonie, kdy jsou slávky uspořádány tak, aby maximalizovaly svůj přísun potravy a zároveň zůstaly v bezpečném shluku (Shen & Junjie Wei 2020).

Studie od Koppel et al. (2005) a Shen & Junjie Wei (2020) pracují s tím, že řasy se ke slávkám dostávají náhodnou difuzí. Ale tvar vzoru kolonie se mění s advekcí. Wang et al. (2022) ve své studii přišli na to, že pokud voda proudí jen jedním směrem, tak se vzor místo labyrintu orientuje do pravidelných pruhů tak, aby maximalizoval přísun řas z vody pro celou kolonii.

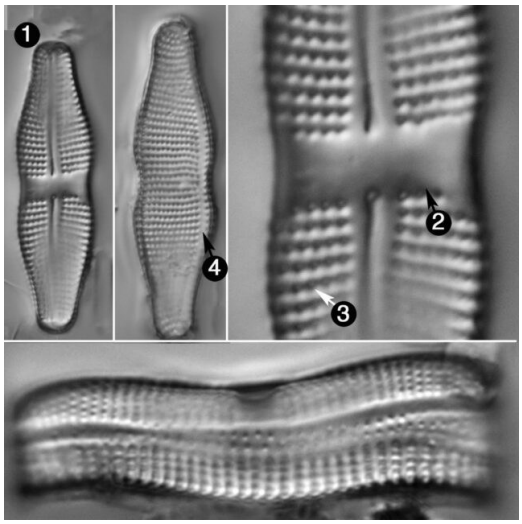
Systém ale není pevně upoután k mořskému dnu. Pokud je proud extrémně silný, mohou vznikat tzv. putující vlny (*travelling waves*). Proud vody způsobuje, že se celá kolonie postupně posouvá s tím, jak se slávky na jedné straně shluku množí (díky přísunu čerstvých řas) a na opačné straně kolonie pomalu stádají díky nedostatku potravy (Wang et al. 2022).

5.3. Mikroměřítko

Ačkoliv se může zdát, že na mikroskopickém měřítku se reakčně difuzní systémy dokazují těžko, tak i v takto malém měřítku dokážeme Turingovy systémy vypočítat a do určité míry i reprodukovat.

5.3.1 Bacillariales *(Achnanthes)*

Morfogeneze rozsivek probíhá v mikroměřítku a vznik pravidelných okluzí v jejich křemičitých schránkách představuje jednu z posledních fází formování frustul. Okluze jsou jemné křemičité uzávěry uvnitř areol – větších pórů schránky – které tyto póry zcela nebo částečně překrývají a vytvářejí charakteristické ornamentace. Tyto struktury vznikají až poté, co jsou samotné areoly plně utvořené (Schmid & Schulz 1979).



Obr. 14 *Achnanthes coarctata* s jasně viditelnými areolami (3) ve kterých se nachází jednotlivé okluze (Zdroj: Sarah Spaulding)

Willis et al. (2010) ve své studii testují teorii, podle které nejsou jednotlivé okluze předepsány geneticky, ale jsou pouze výsledkem fyzikálních procesů reakce a difuze spojených s ukládáním křemíku v prostoru ohraničeném silikalemou – deformovanou biomembránou, která vymezuje hranici pro výslednou nanostrukturu. Model počítá se zpětnou vazbou mezi místem vstupu křemíku do póru a místem jeho ukládání na vnitřní hranici póru, která se tímto procesem neustále mění.

Vzhledem k extrémně malému měřítku, které se blíží samotné velikosti nanočástic křemíku (nanočástice křemíku mohou mít od 5 nm do 2000 nm (Stöber et al. 1968; Meier et al. 2018)). Zvolili Willis et al. (2010) model, jenž simuluje náhodný pohyb jednotlivých prekurzorů křemíku jako stochastický pohyb na diskrétní mřížce. Ve studii byla velikost jedné okluze modelována přibližně jako 200 nm, tedy v rozsahu, kde je nutné uvažovat jednotlivé nanočástice jako diskrétní objekty. Protože se tvar vnitřního okraje póru dynamicky mění

podle toho, kde se křemík ukládá, byl na tento proces aplikován model volné hranice. V tomto systému představuje srážení křemíku na okraji růstový proces, zatímco zdrojové body přísunu křemíku se neustále přesouvají do míst nejvzdálenějších od rostoucích hranic. Tento mechanismus podporuje symetrický růst a vede ke vzniku pravidelných okluzí, jejichž uspořádání připomíná reakčně – difuzní vzory.

Model, který Willis et al. (2010) aplikovali, dokázal věrně simulovat některé charakteristické rysy, jako jsou bifurkační (rozdvojující se) výčnělky (protrusions), které rostou proti sobě. Tyto výčnělky (protrusions) odpovídají strukturám pozorovaným u rodu *Achnanthes*.

Geometrická symetrie výsledných okluzí v modelu od Willis et al. (2010) je dána nastavením specifických fyzikálních parametrů, hlavně tedy rychlostí přísunu křemíku do systému a rychlostí jeho precipitace. Pomalejším přísunem křemíku se růst hranic stává symetričtějším. A rychlá precipitace zase vede ke vzniku nepravidelných zubatých struktur připomínajících agregaci, která je omezená difuzí (*diffusion – limited aggregation* (Sander 2000)). Tyto zubaté struktury jsou pro reálné okluze ovšem velmi chaotické.

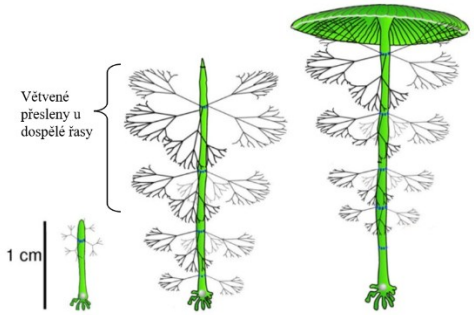
Bohužel samotný základní model od Willis et al. (2010) produkoval struktury, které byly oproti reálným příliš nepravidelné a hrubé, takže autoři byli nuceni studovat ještě další vlivy, jako bylo například zamezení vstupu křemíku tam, kde je již prostor zaplněn nebo také lokální přeskupování neboli *resetlling* (čerstvě usazený křemík se může v malém měřítku posouvat aby dosáhl stabilnější konformace).

Po posledních úpravách v jejich modelu byli Willis et al. (2010) schopni úspěšně replikovat reakčně – difuzní podmínky, díky kterým se tvoří pravidelná geometrická struktura okluzí u rozsivek. Jednoduché reakčně – difuzní principy tedy lze aplikovat i na takto složitý typ morfogeneze v nanoměřítku.

5.3.2. Dasycladales *(Acetabularia)*

Jedny z dalších řas, které při morfogenezi využívají reakčně – difuzní systémy jsou řasy rodu *Acetabularia* (Harrison & Hillier 1985), jako je například *Acetabularia major* nebo *Acetabularia mediterranea*. Při morfogenezi jednotlivých přeslenů se vzdálenost mezi jednotlivými chloupky typicky pohybuje okolo 20 μm (Lacalli 2022). Při tvorbě jednotlivých přeslenů se vzdálenost mezi strukturami řídí podle teploty a okolní koncentrace vápníku v mořské vodě, je tedy spravována chemickou kinetikou (Harrison & Hillier 1985). Složitý vzor přeslenu také nejspíš nevzniká v jednom kroku, ale ve dvou fázích.

Ve fázi jedna se se vytvoří jednoduchý vzor prekurzoru, který se lokalizuje v prstenci (*anulus*) a z něj se poté v druhé fázi generace vzoru tvoří jednotlivé chloupky (Harrison & Hillier 1985). Jako prekurzor v tomto modelu fungují kationty vápníku, jejichž koncentrace v okolní vodě určuje vzdálenost jednotlivých chloupků. Vzdálenost mezi jednotlivými chloupky je lineárně závislá na převrácené koncentraci vápníku. Jinými slovy, vápník se váže na plazmatickou membránu (nejspíš na proteiny nebo fosfolipidy) a je identifikován jako prekurzor, který v Turingových rovnicích určuje výslednou vlnovou délku vzoru. V tomto případě je vazba vápníku endotermní a je poháněna entropií (Harrison & Hillier 1985). Harrison a Hillier (1985) ve své práci nepojmenovávají konkrétní látky, které by fungovaly jako aktivátor a inhibitor, ale předpokládají navázání extracelulárního vápníku na proteiny nebo fosfolipidy na plazmatické membráně, nikoliv uvnitř buňky.



Obr. 15 Příklad větvených přeslenů u řasy *Acetabularia* (Upraveno z: Wikimedia Commons, licence CC BY-SA)

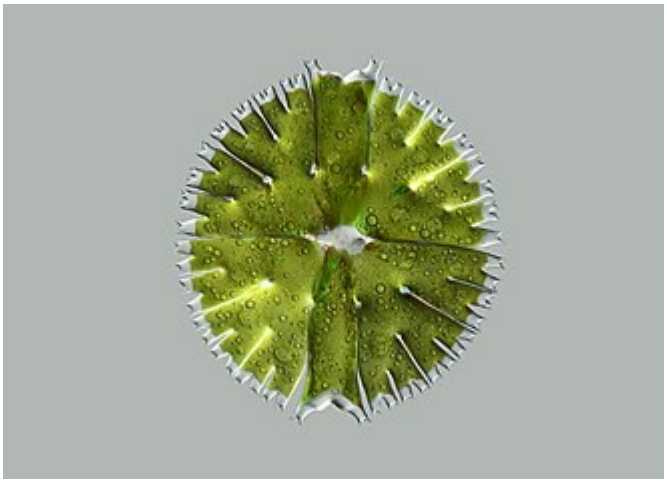
5.3.3 Desmidiales (*Micrasterias*)

Studie morfologie rodu *Micrasterias* je dalším příkladem pro využití Turingových modelů (Harrison & Kolář 1988). Autoři v této studii představují kompletně samoorganizační mechanismus pro formování a dělení laloků u řasy *Micrasterias.* Pro přesné modelování je podle nich nutné propojit tři smyčky. Nejdříve probíhá klasická RD reakce mezi aktivátorem a inhibitorem a tvoří se chemický vzor. Jeden z morfogenů (aktivátor) přímo katalyzuje růst na povrchu buňky. Tím se mění tvar regionu, a to nutí chemický vzor, aby se přizpůsobil nové geometrii povrchu. A nakonec je nutné, aby mechanismus byl schopný sám kontrolovat své hranice. Mechanismus musí být schopen sám určit, kdy má přestat růst a kde vytvořit novou hranici, aby špička zůstala špičkou a nezaoblila se.

Harrison & Kolář (1988) ve své práci zavedli také parametr stáří povrchu. Předpokládají, že růst buňky se odehrává na „mladém“ povrchu, a jakmile růst v nějakém místě zpomalí, materiál „zestárne“. Jakmile materiál dosáhne prahového stáří, dojde v daném

místě k zastavení přísunu prekurzorů. Tím se vytvoří nová hranice a aktivní růstová zóna se izoluje od zbytku buňky a dochází ke stabilizaci výsledného tvaru laloku.

Modelování růstu uzavřené smyčky se zpočátku jevilo jako kruh. Díky kombinaci Turingových vzorů a parametru stárnutí dokázali Harrison & Kolář (1988) replikovat jednoduché tvary. Například dichotomické větvení, kdy se jeden růstový vrchol rozdělí na dva (bifurkace). Nebo také morfologii Desmidiales, zde simulované tvary věrně napodobují laloky a členění buněk rodu *Micrasterias*, *Euastrum* nebo *Cosmarium*.



Obr. 16 Mikroskopický snímek *Micrasterias rotata* na kterém je možné pozorovat dichotomické větvení jednotlivých laloků (Zdroj: Wikimedia Commons, licence CC BY-SA)

Samotný mechanismus větvení je proces, kdy se jedno růstové centrum rozdělí na dvě. Vrchol laloku je tedy místem, kde je vysoká koncentrace aktivátoru, a jak špička roste a rozšiřuje se, tak se původní maximum aktivátoru stane nestabilní a rozdělí se na dvě menší, ale stabilní maximální koncentrace. Tato centra se ustanovují dříve, než je vidět samotná změna tvaru (Lacalli & Harrison 1987). Pokud je špička úzká, vejde se do ní jen jedno maximum aktivátoru a roste jen rovně. Jakmile špička dosáhne kritické šířky, která odpovídá vlnové délce vzoru, tak dojde k nestabilitě a vzor se musí rozdělit (Lacalli & Harrison 1987).

Ačkoliv samotná chemie procesu je také důležitá, Lacalli & Harrison (1987) se zde věnovali spíše rychlosti reakce a tvrdí, že rychlost tempa větvení (zkracování času) přímo souvisí se zmenšováním rozměrů laloků. Autoři uvádí, že během pěti po sobě jdoucích větvení se prostorové měřítko (vzdálenost mezi větvemi) i časové měřítko (doba mezi větvením) zmenšilo o 75 %. To v praxi podle jejich studie znamená, že mezi časem a prostorem v tomto případě existuje lineární vztah a Turingův model dokáže oba parametry interpretovat najednou.

6. Závěr

Předložená bakalářská práce potvrdila, že Turingovy modely reakce a difuze představují fundamentální mechanismus pro pochopení vzniku komplexních biologických vzorů. I když Turing formuloval původní koncept již v roce 1952, jeho modifikace v podobě GM či GS modelu dodnes poskytují věrné simulace reality, a to od makroskopické úrovně, jako je zbarvení srsti savců, až po mikroskopické struktury na buněčné úrovni.

Z provedené rešerše vyplývá, že univerzalita těchto matematických principů překračuje hranice jednotlivých biologických říší a linií. Přestože je studiu RD systémů věnována pozornost již několik desetiletí, stále existují rozsáhlé oblasti, které zůstávají nedostatečně prozkoumány. Zatímco u vyšších živočichů a rostlin je role Turingových struktur relativně dobře zdokumentována, u autotrofních mikroskopických organismů, jako jsou řasy, je situace odlišná.

Právě u řas lze přitom pozorovat fascinující struktury, jako jsou celulózní destičky obrněnek, či křemičité šupiny zlativek, které svou pravidelností přímo odkazují na roli těchto systémů při jejich morfogenezi. Překvapivé je, že o těchto strukturách dosud prakticky neexistují publikace, které by je dávaly do souvislosti s Turingovými mechanismy.

Pro studium Turingových stále existuje mnoho neprobádaných možností. V mé diplomové práci se proto plánuji věnovat dosud nestudovaným fenoménům ornamentace šupin u zlativek rodu *Mallomonas.*

7. Citovaná literatura

Anna-Maria M. Schmid, D. Schulz. 1979. *Wall Morphogenesis in Diatoms: Deposition of Silica by Cytoplasmic Vesicles*.

Babenko, Iaroslav, Nils Kröger, a Benjamin M. Friedrich. 2024. „Mechanism of branching morphogenesis inspired by diatom silica formation“. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 121 (10): e2309518121. https://doi.org/10.1073/pnas.2309518121.

Bard, Jonathan B. L. 1981. „A model for generating aspects of zebra and other mammalian coat patterns“. *Journal of Theoretical Biology* 93 (2): 363–85. https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90109-0.

Blakeslee, Joshua J., Wendy A. Peer, a Angus S. Murphy. 2005. „Auxin Transport“. *Current Opinion in Plant Biology* 8 (5): 494–500. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.07.014.

Büscher, Thies H., Mikhail Kryuchkov, Vladimir L. Katanaev, a Stanislav N. Gorb. 2018. „Versatility of Turing patterns potentiates rapid evolution in tarsal attachment microstructures of stick and leaf insects (Phasmatodea)“. *Journal of The Royal Society Interface* 15 (143): 20180281. https://doi.org/10.1098/rsif.2018.0281.

Butler, Thomas, a Nigel Goldenfeld. 2009. „Robust ecological pattern formation induced by demographic noise“. *Physical review. E, Statistical, nonlinear, and soft matter physics* 80 (září): 030902. https://doi.org/10.1103/PhysRevE.80.030902.

Carroll, Sean B., Julie Gates, David N. Keys, et al. 1994. „Pattern Formation and Eyespot Determination in Butterfly Wings“. *Science* 265 (5168): 109–14. https://doi.org/10.1126/science.7912449.

Deshpande, Sujata. 2022. „A Simple Idea to Understand Complexity“. *Resonance* 27 (12): 2033–44. https://doi.org/10.1007/s12045-022-1504-1.

Di Patti, Francesca, Yamel Ugartechea Chirino, Rinat Arbel-Goren, et al. 2023. „Stochastic Turing patterns of trichomes in Arabidopsis leaves“. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 120 (42): e2309616120. https://doi.org/10.1073/pnas.2309616120.

Dyk, Ann Van. 2013. *MY FORTY-TWO YEARS IN CHEETAH AND WILD DOG CONSERVATION*.

Elowitz, Michael B., Arnold J. Levine, Eric D. Siggia, a Peter S. Swain. 2002. „Stochastic Gene Expression in a Single Cell“. *Science* 297 (5584): 1183–86. https://doi.org/10.1126/science.1070919.

Fricke, Hans W. 1980. „Juvenile-Adult Colour Patterns and Coexistence in the Territorial Coral Reef Fish Pomacanthus Imperator“. *Marine Ecology* 1 (2): 133–41. https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1980.tb00215.x.

Gall, Joseph G., a Mary Lou Pardue. 1969. „Formation and detection of rna-dna hybrid molecules in cytological preparations*“. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 63 (2): 378–83. https://doi.org/10.1073/pnas.63.2.378.

Garzón-Alvarado, Diego A., a Angelica M. Ramírez Martinez. 2011. „A Biochemical Hypothesis on the Formation of Fingerprints Using a Turing Patterns Approach“. *Theoretical Biology and Medical Modelling* 8 (1): 24. https://doi.org/10.1186/1742-4682-8-24.

Ghiradella, Helen. 1991. „Light and color on the wing: structural colors in butterflies and moths“. *Applied Optics* 30 (srpen): 3492–500. https://doi.org/10.1364/AO.30.003492.

Gierer, Alfred, a Hans Meinhardt. 1972. „Gierer, A. & Meinhardt, H. A theory of biological pattern formation. Kybernetik 12, 30- 39“. *Biological Cybernetics* 12 (leden): 30–39. https://doi.org/10.1007/BF00289234.

Glover, James, Zoe Sudderick, Barbara Shih, et al. 2023. „The developmental basis of fingerprint pattern formation and variation“. *Cell* 186 (únor). https://doi.org/10.1016/j.cell.2023.01.015.

Gray, P., a S. K. Scott. 1983. „Autocatalytic reactions in the isothermal, continuous stirred tank reactor: Isolas and other forms of multistability“. *Chemical Engineering Science* 38 (1): 29–43. https://doi.org/10.1016/0009-2509(83)80132-8.

Harrison, Lionel G., a Naomi A. Hillier. 1985. „Quantitative control of *Acetabularia* morphogenesis by extracellular calcium: A test of kinetic theory“. *Journal of Theoretical Biology* 114 (1): 177–92. https://doi.org/10.1016/S0022-5193(85)80261-7.

Harrison, Lionel G., a Miroslav Kolář. 1988. „Coupling between reaction-diffusion prepattern and expressed morphogenesis, applied to desmids and dasyclads“. *Journal of Theoretical Biology* 130 (4): 493–515. https://doi.org/10.1016/S0022-5193(88)80213-3.

Hernandez-Aristizabal, David, Diego A. Garzón-Alvarado, a Anotida Madzvamuse. 2021. „Turing Pattern Formation Under Heterogeneous Distributions of Parameters for an Activator-Depleted Reaction Model“. *Journal of Nonlinear Science* 31 (2): 34. https://doi.org/10.1007/s00332-021-09685-6.

Huisman, Jef, a Franz J. Weissing. 1999. „Biodiversity of Plankton by Species Oscillations and Chaos“. *Nature* 402 (6760): 407–10. https://doi.org/10.1038/46540.

Jonathan, B. L. Bard. 1977. „A Unity Underlying the Different Zebra Striping Patterns“. *Journal of Zoology* 183 (4): 527–39. https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb04204.x.

Kaelin, Christopher B., Xiao Xu, Lewis Z. Hong, et al. 2012. „Specifying and Sustaining Pigmentation Patterns in Domestic and Wild Cats“. *Science* 337 (6101): 1536–41. https://doi.org/10.1126/science.1220893.

Kitchener, Andrew, Christine Breitenmoser, Eduardo Eizirik, et al. 2017. „A revised taxonomy of the Felidae. The final report of the Cat Classification Task Force of the IUCN/SSC Cat Specialist Group“. *Cat News Special Issue*, leden 1, 80 pp.

Koch, P. Bernhardt, Bettina Behnecke, a Richard H. ffrench-Constant. 2000. „The Molecular Basis of Melanism and Mimicry in a Swallowtail Butterfly“. *Current Biology* 10 (10): 591–94. https://doi.org/10.1016/S0960-9822(00)00494-2.

Kondo, Shigeru. 2002. „The Reaction-Diffusion System: A Mechanism for Autonomous Pattern Formation in the Animal Skin“. *Genes to Cells* 7 (6): 535–41. https://doi.org/10.1046/j.1365-2443.2002.00543.x.

Kondo, Shigeru. 2009. „How Animals Get Their Skin Patterns: Fish Pigment Pattern as a Live Turing Wave“. In *Systems Biology*, editoval Shigetada Nakanishi, Ryoichiro Kageyama, a Dai Watanabe. Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-87704-2_4.

Kondo, Shigeru, a Takashi Miura. 2010. „Reaction-Diffusion Model as a Framework for Understanding Biological Pattern Formation“. *Science* 329 (5999): 1616–20. https://doi.org/10.1126/science.1179047.

Koppel, Johan van de, Max Rietkerk, Norbert Dankers, a Peter M. J. Herman. 2005. „Scale-Dependent Feedback and Regular Spatial Patterns in Young Mussel Beds.“ *The American Naturalist* 165 (3): E66–77. https://doi.org/10.1086/428362.

Kratochwil, Claudius F., a Ricardo Mallarino. 2023. „Mechanisms Underlying the Formation and Evolution of Vertebrate Color Patterns“. *Annual review of genetics* 57 (listopad): 135–56. https://doi.org/10.1146/annurev-genet-031423-120918.

Krishna, Anirudh, Xiao Nie, Andrew Warren, Jorge Llorente, Adriana Briscoe, a Jaeho Lee. 2020. „Infrared optical and thermal properties of microstructures in butterfly wings“. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117 (leden): 201906356. https://doi.org/10.1073/pnas.1906356117.

Labandeira, Conrad, a J. Sepkoski. 1993. „Insect Diversity in the Fossil Record“. *Science (New York, N.Y.)* 261 (srpen): 310–15. https://doi.org/10.1126/science.11536548.

Lacalli, Thurston C. 2022. „Patterning, From Conifers to Consciousness: Turing’s Theory and Order From Fluctuations“. *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 10: 871950. https://doi.org/10.3389/fcell.2022.871950.

Lacalli, Thurston C., a Lionel G. Harrison. 1987. „Turing’s Model and Branching Tip Growth: Relation of Time and Spatial Scales in Morphogenesis, with Application to *Micrasterias*“. *Canadian Journal of Botany* 65 (7): 1308–19. https://doi.org/10.1139/b87-184.

Lacasta, A. M., I. R. Cantalapiedra, C. E. Auguet, A. Peñaranda, a L. Ramírez-Piscina. 1999. „Modeling of spatiotemporal patterns in bacterial colonies“. *Physical Review E* 59 (6): 7036–41. https://doi.org/10.1103/PhysRevE.59.7036.

Lehn, Jean-Marie. 2004. „Supramolecular Chemistry: From Molecular Information towards Self-Organization and Complex Matter*“. *Reports on Progress in Physics* 67 (3): 249. https://doi.org/10.1088/0034-4885/67/3/R02.

Levin, Simon A., a Lee A. Segel. 1976. „Hypothesis for Origin of Planktonic Patchiness“. *Nature* 259 (5545): 659–659. https://doi.org/10.1038/259659a0.

Lewis, E. B. 1978. „A Gene Complex Controlling Segmentation in Drosophila“. In *Genes, Development and Cancer*, editoval Howard D. Lipshitz. Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-8981-9_13.

Liu, Quan-Xing, Peter M. J. Herman, Wolf M. Mooij, et al. 2014. „Pattern Formation at Multiple Spatial Scales Drives the Resilience of Mussel Bed Ecosystems“. *Nature Communications* 5 (říjen): 5234. https://doi.org/10.1038/ncomms6234.

McGough, Jeff S., a Kyle Riley. 2004. „Pattern formation in the Gray–Scott model“. *Nonlinear Analysis: Real World Applications* 5 (1): 105–21. https://doi.org/10.1016/S1468-1218(03)00020-8.

Meier, Manuel, Julian Ungerer, Mira Klinge, a Hermann Nirschl. 2018. „Synthesis of nanometric silica particles via a modified Stöber synthesis route“. *Colloids and Surfaces A: Physicochemical and Engineering Aspects* 538 (únor): 559–64. https://doi.org/10.1016/j.colsurfa.2017.11.047.

Meinhardt, Hans. 1982. *Models of Biological Pattern Formation (Academic Press, London, 1982)*.

Meinhardt, Hans. 2009a. „Pattern Formation by Local Self-Enhancement and Long Range Inhibition“. In *The Algorithmic Beauty of Sea Shells*, editoval Hans Meinhardt. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-92142-4_2.

Meinhardt, Hans. 2009b. *The Algorithmic Beauty of Sea Shells*. The Virtual Laboratory. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-92142-4.

Miyazawa, Seita, Michitoshi Okamoto, a Shigeru Kondo. 2010. „Blending of Animal Colour Patterns by Hybridization“. *Nature Communications* 1 (1): 66. https://doi.org/10.1038/ncomms1071.

Morita, Kentaro, Genki Sahashi, a Jun-ichi Tsuboi. 2016. „Altitudinal Niche Partitioning between White-Spotted Charr (Salvelinus Leucomaenis) and Masu Salmon (Oncorhynchus Masou) in a Japanese River“. *Hydrobiologia* 783 (1): 93–103. https://doi.org/10.1007/s10750-015-2571-z.

Murray, J. D. 1981. „A Pre-pattern formation mechanism for animal coat markings“. *Journal of Theoretical Biology* 88 (1): 161–99. https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90334-9.

Murray, J. D. 2003a. „Animal Coat Patterns and Other Practical Applications of Reaction Diffusion Mechanisms“. In *Mathematical Biology: II: Spatial Models and Biomedical Applications*, editoval J. D. Murray. Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-22438-6_3.

Murray, J. D. 2003b. „Spatial Pattern Formation with Reaction Diffusion Systems“. In *Mathematical Biology: II: Spatial Models and Biomedical Applications*, editoval J. D. Murray. Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-22438-6_2.

Nguyen-Quang, Tri, Louis Labat, a Qurat Ul An Sabir. 2025. „A Deterministic Model for Harmful Algal Bloom (HAB) Patterns Under Turing’s Instability Perspective“. *Knowledge* 5 (leden): 1. https://doi.org/10.3390/knowledge5010001.

Nüsslein-Volhard, Christiane, a Eric Wieschaus. 1980. „Mutations Affecting Segment Number and Polarity in Drosophila“. *Nature* 287 (5785): 795–801. https://doi.org/10.1038/287795a0.

Painter, K. J. 2001. „Models for Pigment Pattern Formation in the Skin of Fishes“. In *Mathematical Models for Biological Pattern Formation*, editoval Philip K. Maini a Hans G. Othmer, roč. 121, edited by Willard Miller. The IMA Volumes in Mathematics and Its Applications. Springer New York. https://doi.org/10.1007/978-1-4613-0133-2_4.

Pearson, John E. 1993. „Complex Patterns in a Simple System“. *Science* 261 (5118): 189–92. https://doi.org/10.1126/science.261.5118.189.

Pocock, R. I. 1927. „Description of a New Species of Cheetah (*Acinonyx*)“. *Proceedings of the Zoological Society of London* 97 (1): 245–52. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1927.tb02258.x.

Reinhardt, Didier, Eva-Rachele Pesce, Pia Stieger, et al. 2003. „Regulation of Phyllotaxis by Polar Auxin Transport.“ *Nature* 426 (6964): 255–60. 11524404. https://doi.org/10.1038/nature02081.

Rietkerk, Max, Maarten C. Boerlijst, Frank van Langevelde, et al. 2002. „Self-Organization of Vegetation in Arid Ecosystems.“ *The American Naturalist* 160 (4): 524–30. https://doi.org/10.1086/342078.

Ringham, Lee, Andrew Owens, Mikolaj Cieslak, Lawrence D. Harder, a Przemyslaw Prusinkiewicz. 2021. „Modeling flower pigmentation patterns“. *ACM Trans. Graph.* 40 (6): 233:1-233:14. https://doi.org/10.1145/3478513.3480548.

Sander, Leonard M. 2000. „Diffusion-Limited Aggregation: A Kinetic Critical Phenomenon?“ *Contemporary Physics* 41 (4): 203–18. https://doi.org/10.1080/001075100409698.

Satnoianu, Razvan A., Michael Menzinger, a Philip K. Maini. 2000. „Turing Instabilities in General Systems“. *Journal of Mathematical Biology* 41 (6): 493–512. https://doi.org/10.1007/s002850000056.

Sekimura, Toshio, Anotida Madzvamuse, Andrew J. Wathen, a Philip K. Maini. 2000a. „A model for colour pattern formation in the butterfly wing of Papilio dardanus“. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267 (1446): 851–59. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1081.

Sekimura, Toshio, Anotida Madzvamuse, Andrew Wathen, a Philip Maini. 2000b. „A model for colour pattern formation in the butterfly wing of Papilio dardanus“. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society* 267 (červen): 851–59. https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1081.

Sekimura, Toshio, a H. Frederik Nijhout, ed. 2017. *Diversity and Evolution of Butterfly Wing Patterns: An Integrative Approach*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-4956-9.

Semmelmann, Uwe, a Gregor Weingart. 2019. „The Standard Laplace Operator“. *Manuscripta Mathematica* 158 (1): 273–93. https://doi.org/10.1007/s00229-018-1023-2.

Shen, Zuolin a Junjie Wei. 2020. „Stationary Pattern of a Reaction–Diffusion Mussel–Algae Model“. *Bulletin of Mathematical Biology* 82 (4): 51. https://doi.org/10.1007/s11538-020-00727-w.

Short, Martin B., P. Jeffrey Brantingham, Andrea L. Bertozzi, a George E. Tita. 2010. „Dissipation and displacement of hotspots in reaction-diffusion models of crime“. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (9): 3961–65. https://doi.org/10.1073/pnas.0910921107.

Singh, Ajeet Pratap, a Christiane Nüsslein-Volhard. 2015. „Zebrafish Stripes as a Model for Vertebrate Colour Pattern Formation“. *Current Biology* 25 (2): R81–92. https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.013.

Stöber, Werner, Arthur Fink, a Ernst Bohn. 1968. „Controlled growth of monodisperse silica spheres in the micron size range“. *Journal of Colloid and Interface Science* 26 (1): 62–69. https://doi.org/10.1016/0021-9797(68)90272-5.

Sun, Gui-Quan, Cui-Hua Wang, a Ze-Yan Wu. 2017. „Pattern Dynamics of a Gierer–Meinhardt Model with Spatial Effects“. *Nonlinear Dynamics* 88 (2): 1385–96. https://doi.org/10.1007/s11071-016-3317-9.

Sun, Mingxia, Gregory Watson, Yongmei Zheng, Jolanta Watson, a Ai-Ping Liang. 2009. „Wetting properties on nanostructured surfaces of cicada wings“. *Journal of Experimental Biology* 212 (říjen): 3148–55. https://doi.org/10.1242/jeb.033373.

Suzuki, Takao K. 2017. „Camouflage Variations on a Theme of the Nymphalid Ground Plan“. In *Diversity and Evolution of Butterfly Wing Patterns: An Integrative Approach*, editoval Toshio Sekimura a H. Frederik Nijhout. Springer. https://doi.org/10.1007/978-981-10-4956-9_3.

Tsai, Cheng-Chia, Richard A. Childers, Norman Nan Shi, et al. 2020. „Physical and Behavioral Adaptations to Prevent Overheating of the Living Wings of Butterflies“. *Nature Communications* 11 (1): 551. https://doi.org/10.1038/s41467-020-14408-8.

Turing, Alan. 1952. *The Chemical Basis of Morphogenesis*.

Ukai, Hideki, a Hiroki R. Ueda. 2010. „Systems Biology of Mammalian Circadian Clocks“. *Annual Review of Physiology* 72 (1): 579–603. https://doi.org/10.1146/annurev-physiol-073109-130051.

Vukusic, Pete. 2006. „Structural Colour in Lepidoptera“. *Current Biology* 16 (16): R621–23. https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.07.040.

Wang, Jinfeng, Xue Tong, a Yongli Song. 2022. „Dynamics and Pattern Formation in a Reaction-Diffusion-Advection Mussel–Algae Model“. *Zeitschrift Für Angewandte Mathematik Und Physik* 73 (3): 117. https://doi.org/10.1007/s00033-022-01744-6.

Willis, Lisa, Karen Page, David Broomhead, a Eileen Cox. 2010. „Discrete free-boundary reaction-diffusion model of diatom pore occlusions“. *Plant Ecology and Evolution* 143 (listopad): 297–306. https://doi.org/10.5091/plecevo.2010.415.

Wolpert, L. 1969a. „Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation“. *Journal of Theoretical Biology* 25 (1): 1–47. https://doi.org/10.1016/S0022-5193(69)80016-0.

Wolpert, L. 1969b. „Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation“. *Journal of Theoretical Biology* 25 (1): 1–47. https://doi.org/10.1016/S0022-5193(69)80016-0.

Y. Wang,T. Badea. 2006. „Order from Disorder: Self-Organization in Mammalian Hair Patterning“. prosinec 26. https://doi.org/10.1073/pnas.0609712104.

Yamaguchi, Motoomi, Eiichi Yoshimoto, a Shigeru Kondo. 2007. „Pattern regulation in the stripe of zebrafish suggests an underlying dynamic and autonomous mechanism“. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (12): 4790–93. https://doi.org/10.1073/pnas.0607790104.

Yan, Mengdi, Nan He, Yang Zhang, a Yuanwei Lin. 2026. „Characterization of the self-organization of dome dune via the Turing pattern paradigm“. *Geomorphology* 500 (květen): 110227. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2026.110227.