

УДК 577.352

АВТОВОЛНОВЫЕ ПРОЦЕССЫ

Елькин Ю.Е.

ИМПБ РАН, г. Пущино

В статье, по возможности популярно, изложены основные понятия теории автоволн, дан обзор литературы, посвященной некоторым математическим методам исследования автоволн. Статья дополняет ранее опубликованный обзор [3].

1. Введение

Автоволнами обычно называют волновые процессы, имеющие устойчивые (“самоподдерживающиеся”) параметры — скорость, амплитуду, форму импульса. Способностью к многократному проведению автоволн обладают так называемые *активные среды*, для которых характерно наличие распределенных внешних источников энергии, то есть с термодинамической точки зрения это открытые системы далекие от равновесия. После прохождения автоволнового импульса такая среда должна восстановить свои свойства за счет поступающей извне энергии и подготовиться к проведению следующего импульса. Необходимое для этого восстановления время называется *рефрактерным периодом*. В течение рефрактерного периода среда не способна к проведению следующего импульса.

Активные среды могут иметь любую размерность. В одномерном случае автоволна представляет собой распространяющийся с некоторой скоростью импульс определенной формы и амплитуды, тогда как в двумерном или трехмерном она характеризуется еще и формой своего фронта. Было обнаружено, что наличие рефрактерности делает возможным существование уже в двумерном случае особых режимов, вращающихся автоволн, развивающихся из волновых фронтов со свободным концом. В достаточно больших средах, эти режимы имеют вид вращающихся спиралей, в которых кончик спирали — обрыв волны возбуждения — вращается “вокруг самого себя”. Различные авторы называют это явление спиральными волнами, ревербераторами, роторами или автоволновыми вихрями. Это явление — пример самоорганизации, поскольку существование и местоположение такого вихря в среде не связаны с какой-либо неоднородностью, а определяются только эволюцией системы. Автоволновые вихри демонстрируют удивительную стабильность своих свойств, они ведут себя “по их собственному усмотрению”, и на их поведение могут существенно влиять только те события, которые происходят вблизи ядра.

Автоволны возникают в самых различных средах физического, химического и биологического происхождения. Их примерами могут служить концентрационные волны в реакции Белоусова-Жаботинского [4], волны химической сигнализации в колониях некоторых микроорганизмов [5], волны в межзвездном газе, приводящие к образованию спиральных галактик [6]. Важный пример активных сред представляют многие биологические ткани. Так, автоволновую природу имеют распространение нервного импульса [7] и возбуждения в сердечной мышце [8]. Автоволны, таким образом, играют важную роль в функционировании живых систем. Изучение их свойств является ключом к пониманию многих явлений в нервной системе, работе мышц, морфогенезе, динамике экосистем и других вопросов биофизики. Нарушение режимов распространения автоволн ведет к серьезным нарушениям жизнедеятельности. Так в сердечной мышце возникновение спиральных волн приводит к некоторым

опасным для жизни аритмиям. Управляя возникшей волной при помощи внешних воздействий, можно ликвидировать такую аритмию. Этими соображениями определяется важность исследования автоволновых процессов.

Математически активные среды чаще всего описываются уравнениями типа реакция-диффузия с нелинейным реакционным членом. Непосредственное решение таких уравнений — сложная математическая задача. Например, до сих пор неизвестно их точных решений в виде спиральных волн. Все результаты получены только приближенно, главным образом численно. Случаи, когда аналитические решения могут быть найдены асимптотическими методами, представляют особую ценность, отвечая на вопросы, которые трудно выяснить при помощи только численного моделирования.

Одним из таких асимптотических методов является *кинематический подход* [1,2,9], разработанный специально для *возбудимых сред*, то есть разновидности активных сред наиболее часто встречающихся в живых системах. Он применим для сред с малой рефрактерностью, т.е. когда время релаксации среды к стационарному состоянию после прохождения волны возбуждения много меньше промежутка времени между прохождением последующих волн. В этом случае можно ограничиться рассмотрением движения только волнового фронта, т.е. линии на плоскости или поверхности в трехмерном пространстве, нормальная скорость которого оказывается зависящей только от локальной кривизны фронта. В результате размерность соответствующей математической задачи снижается на единицу. При исследовании движения волнового фронта с обрывом, необходимо описать движение этого обрыва и поставить граничные условия на нем. Аккуратный (с “физической” строгостью) вывод уравнений кинематического подхода можно найти в [10]

2. Активные среды и их математическое описание

Во введении уже отмечалось, что автоволны возникают в активных средах, которые характеризуются не только наличием связи (потоков вещества и/или энергии, например, диффузии или теплопроводности) между отдельными точками среды, ее *элементами*, но и достаточно сложным поведением отдельного элемента. Можно выделить три простейших типа таких элементов [11]: *бистабильный*, *возбудимый* и *автоколебательный*, которым отвечают соответствующие типы составленных из них активных сред.

Бистабильный элемент обладает двумя устойчивыми стационарными состояниями, переходы между которыми происходят при внешнем воздействии, превышающем некоторый порог. В средах из таких элементов возникают *волны переключения* из одного состояния в другое. К ним относятся, например, волны горения [12,13].

Возбудимый элемент имеет только одно устойчивое стационарное состояние. Внешнее воздействие, превышающее пороговый уровень, способно вывести элемент из устойчивого состояния и заставить его совершить некоторую эволюцию, прежде чем он вновь вернется в это состояние. Во время переходов, активный элемент способен повлиять на связанные с ним элементы и в свою очередь вывести их из стационарного состояния. В результате, в такой среде распространяется *волна возбуждения*. Это наиболее распространенный вид автоволн в биологических средах, таких как нервная ткань [7], или сердечная мышца [8].

Автоколебательный элемент не имеет стационарных состояний и постоянно совершает устойчивые автоколебания определенной формы, амплитуды и частоты. Внешнее воздействие способно возмутить эти колебания. По прошествии некоторого времени релаксации, все их характеристики кроме фазы вернуться к своему устойчивому значению, но фаза может измениться. В итоге, в среде из таких элементов распространяются *фазовые волны*. Это, например, волны в электрогирлянде и

некоторых химических средах.

Математическую модель активной среды можно строить на основе свойств отдельных элементов среды, составляя ее из определенным образом связанных *клеточных автоматов*. Каждый из них имеет конечное множество состояний и совершает переходы между ними по определенным правилам, характерным для элемента среды данного типа. Такие модели называются *аксиоматическими* [14,11,15]. С их помощью был получен ряд качественных результатов, особенно касающихся возбудимых сред, например, наблюдалось образование спиральной волны из плоского фронта со свободным концом. Однако, наблюдать более тонкие эффекты, а тем более добиться количественного соответствия с экспериментальными данными, на таких моделях не удастся. Понаблюдать явления в среде Винера-Розенблюта можно при помощи программы VR, которую можно бесплатно скачать с сайта автора <http://yurae.boom.ru/AW/progs.htm>

Более детальное описание активной среды можно получить, основываясь на дифференциальных уравнениях с частными производными типа реакция-диффузия (далее *РД-системы*). При этом связи между элементами — точками среды — описываются диффузионными членами уравнений, а динамика отдельного элемента — реакционными. Количество независимых пространственных переменных в РД-системе определяет размерность среды и может меняться от одной до трех. Неизвестные функции описывают динамику величин (*компонент*), характеризующих среду. Это концентрации веществ в химической системе; концентрации ионов, трансмембранные токи и напряжения при описании нервной или мышечной ткани. В реальной системе таких переменных может быть сколь угодно много, но основные закономерности поведения активных сред наблюдаются уже в моделях с двумя компонентами. Для того чтобы реакционный член адекватно описывал достаточно сложное локальное поведение активного элемента, он должен быть нелинейным.

Общая двухкомпонентная РД-система имеет вид

$$\begin{aligned}\partial_t u &= D_{11}\Delta u + D_{12}\Delta v + F(u, v) \\ \partial_t v &= D_{21}\Delta u + D_{22}\Delta v + G(u, v).\end{aligned}\quad (1)$$

Здесь t — время, $u(\mathbf{r}, t)$ и $v(\mathbf{r}, t)$ — неизвестные функции, Δ — оператор Лапласа по пространственным переменным (радиус вектору \mathbf{r}), $\hat{\mathbf{D}} = \{D_{ij}\}$ — тензор диффузии, $F(u, v)$, $G(u, v)$ — реакционные члены. Система ОДУ (1) с нулевым тензором диффузии называется *точечной системой* и описывает динамику отдельного элемента среды.

В зависимости от вида реакционных членов, активная среда может оказаться бистабильной, автоколебательной или возбудимой. Вид фазовых портретов точечной системы для сред различных типов показан на рис. 1. Приведем некоторые наиболее популярные модели конкретных сред и укажем некоторые их свойства.

Бистабильные среды

Для реализации модели бистабильной среды достаточно даже однокомпонентной системы:

$$\partial_t u = D\Delta u + f(u)\quad (2)$$

Такова, например, модель распространения пламени [11], в которой $u = u(\mathbf{r}, t)$ — температура, $f(u) = C^{-1}q(u)$, C — удельная теплоемкость, $q(u)$ — теплота сгорания, D — коэффициент температуропроводности среды. Если уравнение $q(u) = 0$ имеет три корня $u_1 < u_2 < u_3$, причем температура воспламенения u_0 такова, что $u_1 < u_0 < u_3$, то в такой среде возможно распространения волн возгорания или тушения.

Среди биологических задач, бистабильные среды появляются, например, в некоторых задачах популяционной генетики. Так, в [16] была предложена простейшая модель видообразования

$$\partial_t p = \psi(p) + D\Delta p \quad (3)$$

$$\psi(p) = p(1-p) \frac{(w_{AA} - w_{AB})p + (w_{AB} - w_{BB})(1-p)}{w_{AA}p^2 + 2w_{AB}p(1-p) + w_{BB}(1-p)^2} - \mu p + \nu(1-p) \quad (4)$$

где p — частота гена A , а $(1-p)$ — гена B , генотипам AA , AB , BB соответствуют коэффициенты приспособляемости w с соответствующими индексами, μ и ν — частоты мутаций, D — коэффициент “диффузии”, обусловленной миграцией особей. При некоторых параметрах, уравнение $\psi(p) = 0$ имеет три корня, тогда уравнение (3) имеет два устойчивых состояния равновесия, а переход между ними носит характер фазового перехода. В такой среде возможно распространение волн переключения, отвечающих вытеснению одного вида другим.

Возможны и бистабильные среды, в которых одно из положений равновесия неустойчиво, но может существовать неограниченно долго из-за ограничений на области изменения переменных, как в простейшей модели размножения организмов в питательной среде [17], которая в безразмерном виде может быть представлена как

$$\partial_t n = m(n)n + \Delta n \quad (5)$$

$$m(n) = \begin{cases} n_0 - n, & n < n_0 \\ 0 & n \geq n_0 \end{cases} \quad (6) \quad (7)$$

где $n = n(\mathbf{r}, t)$ — численность популяции, $m(n)$ — масса пищи. Здесь формально неустойчивое состояние $n \equiv 0$ будет существовать до тех пор, пока в среду не будет внесено некоторое количества микроорганизмов, после чего начнет распространяться волна переключения из неустойчивого состояния $n \equiv 0$ в устойчивое состояние $n \equiv n_0$.

Скорость волны переключения в одномерном случае определяется только функцией $f(u)$. К сожалению, получить эту скорость аналитически удастся только для некоторых видов функции $f(u)$ [11,18], в том числе, для важного частного случая, когда $f(u)$ — кубичный полином. В двумерной среде скорость волны зависит также и от кривизны K ее фронта. Эта зависимость, для случая диагонального диффузионного тензора с равными коэффициентами D , имеет вид

$$c = c_0 - DK, \quad (8)$$

где c_0 — скорость в одномерной среде. Для волн горения эта зависимость была впервые получена в [19]. Отметим, что, благодаря положительности D , такая зависимость гарантирует устойчивость плоского фронта: при появлении на нем выпуклого (вогнутого) участка, он будет двигаться медленнее (быстрее) и фронт выровняется.

Автоколебательные среды

Копелль и Ховардом [20] был предложен простой класс моделей автоколебательных сред, так называемые $\lambda - \omega$ системы:

$$\begin{aligned} \partial_t u &= \Delta u + \lambda(\rho)u - \omega(\rho)v \\ \partial_t v &= \Delta v + \omega(\rho)u + \lambda(\rho)v \end{aligned} \quad (9)$$

где $\rho^2 = u^2 + v^2$, $\lambda(0) > 0$, $\omega(0) \neq 0$, $\lambda(\rho)$ имеет изолированный ноль при некотором $\rho = \rho_0 > 0$. В частности к этому классу принадлежит обобщенное уравнение Гинзбурга-Ландау (УГЛ), которое, как было показано в [21] описывает автоколебательную среду с

точечной системой вблизи бифуркации Хопфа. В УГЛ

$$\begin{aligned} \lambda(\rho) &= \alpha_1 + \beta_1 \rho^2 \\ \omega(\rho) &= \alpha_2 + \beta_2 \rho^2 \end{aligned} \quad (10)$$

Возбудимые среды

Этот тип сред особенно часто встречается в биологических системах. Поэтому остановимся на них подробнее. Конкретный вид уравнений для нервной ткани был предложен Ходжкиным и Хаксли в 1952 году [22], а для сердечной ткани через 10 лет Ноблом [23]. Обе они содержат по четыре уравнения. Для клеток сердечной ткани характерна сильная релаксационность [24], т.е. значительное превышение (примерно в 300 раз) времени рефрактерности над временем возбуждения. Это приводит к тому, что волна возбуждения в сердечной ткани имеет резкий передний, но не имеет выраженного заднего фронта. Эта особенность уравнений существенно затрудняет непосредственное решение их на ЭВМ, но позволяет произвести аналитическую редукцию с учетом малости параметров. В результате количество уравнений удается сократить до двух [25] (Надо заметить, что при этом теряются некоторые весьма важные свойства модели, см. например [26], но это предмет для другой статьи).

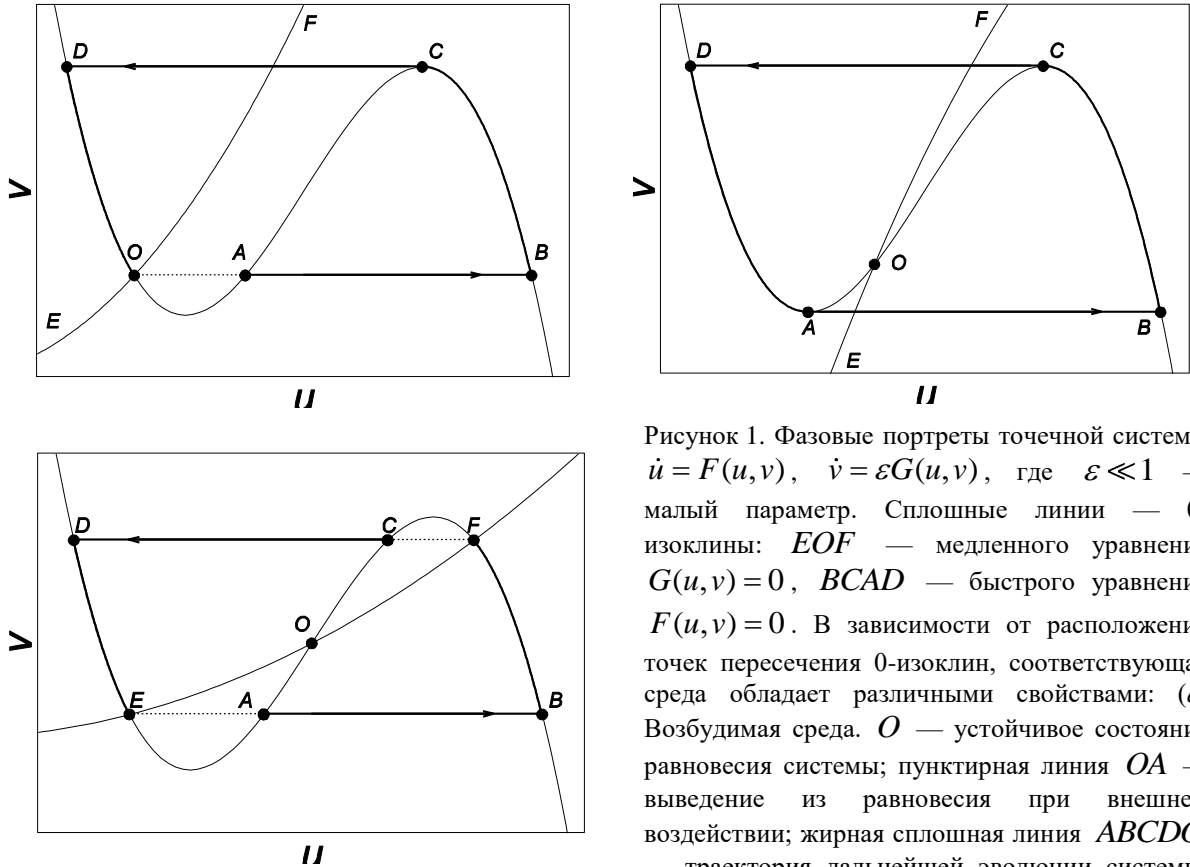


Рисунок 1. Фазовые портреты точечной системы $\dot{u} = F(u, v)$, $\dot{v} = \varepsilon G(u, v)$, где $\varepsilon \ll 1$ — малый параметр. Сплошные линии — 0-изоклины: EOF — медленного уравнения $G(u, v) = 0$, $BCAD$ — быстрого уравнения $F(u, v) = 0$. В зависимости от расположения точек пересечения 0-изоклин, соответствующая среда обладает различными свойствами: (a) Возбудимая среда. O — устойчивое состояние равновесия системы; пунктирная линия OA — выведение из равновесия при внешнем воздействии; жирная сплошная линия $ABCDO$ — траектория дальнейшей эволюции системы.

При этом отрезок AB соответствует переднему, а CD — заднему фронтам волны возбуждения. (b) Автоколебательная среда. O — неустойчивое состояние равновесия системы; жирная сплошная линия $ABCD$ — предельный цикл, описываемый системой при автоколебании. (c) Бистабильная среда. F и E — точки устойчивых равновесий; пунктирные линии EA и FC — внешние воздействия; ABF и CDE — траектории последующего переключения в другое равновесие.

Широкий класс возбудимых сред может быть описан двухкомпонентными РД-системами (1) со специальным видом реакционных членов и различной скоростью

изменения переменных. Пусть, например u — быстрая переменная, а v — медленная. Для того чтобы система была возбудимой, достаточно предположить, что нуль-изоклина уравнения для u , то есть кривая $F(u, v) = 0$ на плоскости (u, v) имеет N -образный вид, а реакционный член $G(u, v) \equiv \bar{v}(u) - v$, где $\bar{v}(u)$ монотонно возрастает, причем реакционный член $F(u, v) > 0$ ниже кривой $F(u, v) = 0$ и отрицателен выше нее, а единственная точка пересечения 0-изоклин $F(u, v) = 0$ и $F(u, v) = 0$ лежит левее минимума $F(u, v) = 0$, как это показано на рисунке 1(a). Отметим, что при другом расположении корней, среда окажется автоколебательной (рис. 1(b)) или бистабильной (рис. 1(c)).

Из простых модельных систем возбудимых сред наибольшее распространение получили (некоторые дополнительные сведения о них можно найти на http://www.mathcell.ru/ru/obzors/obzor_Elkin2.shtml)

- Кубичная модель ФитцХью-Нагумо, [27]

$$\begin{aligned} \partial_t u &= \varepsilon^{-1}(u - u^3/3 - v) + \Delta u \\ \partial_t v &= \varepsilon(u + \beta - \gamma v) + \delta \Delta v \end{aligned} \quad (11)$$

где δ выбирается равным 0 или 1.

- Ее модификация — кусочно-линейная модель ФитцХью-Нагумо [28]:

$$\begin{aligned} \partial_t u &= a_i u - g_i v + b_i + \Delta u, \\ \partial_t v &= \varepsilon_i (g_2 u - v), \end{aligned} \quad (12)$$

$$i = \begin{cases} 0, & u < u_1, \\ 1, & u_1 < u < u_2, \\ 2, & u_2 < u \end{cases}$$

$$b_0 = 0, \quad b_1 = (a_0 - a_1)u_1, \quad b_2 = -a_2,$$

$$u_2 = \frac{a_2 + (a_0 - a_1)u_1}{a_2 - a_1}$$

$$a_{0,2} < 0, \quad a_1 > 0, \quad 0 < u_1 < \frac{a_1}{a_1 - a_0},$$

$$g_1 > 0, \quad g_2 > \frac{(a_0 - a_1)u_1 + a_1}{(a_0 - a_1)u_1 + a_2} a_2$$

- Модель Баркли, [29]

$$\begin{aligned} \partial_t u &= \varepsilon^{-1}u(1-u) \left(u - \frac{v+b}{a} \right) + \Delta u \\ \partial_t v &= u - v \end{aligned} \quad (16)$$

- Модель Алиева-Панфилова [17], хорошо воспроизводящая основные особенности импульса возбуждения в сердечной ткани:

$$\partial_t u = \Delta u - ku(u-a)(u-1) - uv;$$

$$\partial_t v = - \left(\varepsilon_0 + \frac{\mu_1 v}{u + \mu_2} \right) (v + ku(u-a-1)) \quad (17)$$

3. Свойства автоволн

Автоволны обладают многими особенностями, делающими их резко отличными от волн в консервативных системах: они не сохраняют энергию, не удовлетворяют принципу суперпозиции, зато сохраняют форму и амплитуду [31]. Для них нет

эффектов интерференции и отражения в обычном виде, связанных с принципом суперпозиции. Хотя в некоторых случаях возможны эффекты похожие на отражение и аннигиляцию солитонов [32]. Пожалуй, единственное свойство, объединяющее автоволны с линейными волнами — это принцип Гюйгенса, позволяющий говорить также о дифракции автоволн.

Одним из важнейших отличительных свойств активной среды является ее рефрактерность — необходимость некоторого времени на восстановление свойств после прохождения импульса. На портрете 1(a) точечной системы возбудимой среды рефрактерный участок описывается отрезком DO . Сразу после прохождения автоволны, активная среда находится в рефрактерном состоянии и неспособна к повторному проведению волны, но со временем среда возвращается в исходное состояние, и способность проводить автоволны восстанавливается. В некоторых случаях возможно и проведение волны до полного восстановления среды — *состояние относительной рефрактерности*, но скорость ее при этом будет несколько меньше в зависимости от прошедшего с момента прохождения предыдущей волны времени. Так в РД-моделях возбудимых сред, описанных в разделе 2, скорость распространения очередной волны определяется значением медленной переменной v установившимся после прохождения предыдущей [33]. Для периодической последовательности импульсов это приводит к *дисперсии* — зависимости скорости волн от их частоты. В [34] закон дисперсии для модельной среды Ринцеля-Келлера был получен аналитически. Если время после прохождения предыдущей волны слишком мало, то проведение последующей вообще невозможно, так что **существует минимальный временной интервал между соседними волнами** — *время абсолютной рефрактерности*. Однако даже после полного восстановления среды, **скорость волны в ней не может превысить некоторой максимальной для данной среды величины**.

В одномерной среде автоволны могут представлять собой либо одиночный импульс определенной формы, либо последовательность таких импульсов, движущихся с некоторой скоростью, зависящей от интервалов между импульсами.

Перейдем к описанию автоволн в двумерных средах. Источником автоволн в активной среде может служить некоторая ее область, называемая *пейсмейкером*, испускающая автоволны с некоторым периодом. Пейсмейкер создает в среде картину в виде кольцевых волн расходящихся из некоторого центра. Период пейсмейкера определяется его собственными свойствами и может быть произвольным, но не меньше времени абсолютной рефрактерности. При наличии в среде нескольких пейсмейкеров с разными периодами, низкочастотные подавляются наиболее высокочастотными [11].

Уже в аксиоматических моделях типа Винера-Розенблюта [14] было показано, что разрыв плоской волны возбуждения при ее встрече с невозбудимым препятствием в среде приводит к образованию *спиральной автоволны* (другие названия: *ревербератор*, *автоволновой вихрь*), вращающейся вокруг этого препятствия. Позже было выяснено, что спиральные волны возникают в сходных условиях не только в возбудимых, но и в автоколебательных средах [35]. Кроме того, оказалось, что наличие препятствия не является обязательным и спиральная волна возникает также и при создании подходящих начальных условий [36].

В спиральной волне обрыв ее фронта — *кончик* — вращается вокруг фиксированной точки — *центра спирали* по окружности определенного радиуса. Внутри круга, ограниченного этой окружностью, и называемого *ядром*, автоволна не проникает. В возбудимой среде ядро остается невозбужденным. В случае неограниченной однородной среды, радиус ядра, как и скорость вращения спирали, определяются только свойствами самой среды, а не начальными условиями. Форма спиральной волны вдали от центра вращения близка к эвольвенте окружности — границы ее ядра [14].

Спиральная волна, возникшая в среде, приводит к возникновению в ней

периодической последовательности волн, похожей на испускаемую пейсмейкером. В такой последовательности каждая последующая волна, вообще говоря, движется в среде, находящейся в частично рефрактерном состоянии после прохождения предшествующей. Поэтому скорость ее распространения зависит и от периода спиральной волны. Пренебечь этой зависимостью при приближенном изучении спиральных волн можно только в том случае, если период значительно больше времени рефрактерности, и вся автоволна, вплоть до самого кончика, движется в среде, находящейся в состоянии покоя, а не рефрактерности. Такая ситуация имеет место для спиральных волн с большим ядром, описанных в [37].

В отличие от волн, генерируемой пейсмейкером, последовательность импульсов в спиральной волне имеет фиксированный период, определенный свойствами самой среды. В силу этого спиральные волны не подавляют друг друга, но могут взаимодействовать иным способом, например, вызывая взаимное движение центров друг друга — дрейф и изменение скоростей вращения [38]. К тому же результату приводит и взаимодействие спиральной волны с границей или неоднородностью среды [39,40,41,42], а также периодическое изменение свойств среды [43,41].

Как уже отмечалось во введении, на поведение спиральных волн могут существенно влиять только те события, которые происходят вблизи ядра. Это свойство устойчивости типично для автоволновых вихрей в различных моделях, включая как возбудимые, так и автоколебательные среды. Хотя оно никогда не было доказано строго математически а только постулировано, это свойство позволяет создать асимптотические теории автоволновой динамики, обращаясь с ними как с квазичастицами в двух измерениях [44], или нитями вихря в трех измерениях [45,46]. Математическим выражением этой идеи стало введение В.Н. Бикташевым [47] *функции чувствительности*, являющейся ядром интегрального оператора, определяющего дрейф спиральной волны при внешнем воздействии. Аналитические результаты относительно этой чувствительности ограничены случаем автоколебательной модели, описываемой уравнением Гинзбурга-Ландау. Взаимодействие вихрей в этой модели с границами и неоднородностями среды и друг с другом рассматривалось в [47,48,49,50], и было показано, что чувствительность убывает с расстоянием по экспоненте.

Различные автоволновые режимы, такие как распространяющиеся плоские или спиральные волны, могут существовать в активной среде не всегда, а лишь при определенных условиях на параметры этой среды. Винфри [51] построил (путем численного эксперимента) диаграмму в пространстве параметров (ε, β) кубичной модели ФитцХью-Нагумо (11) при $\delta = 0$, $\gamma = 1/2$. На диаграмме представлены линия ∂P , ограничивающая область параметров, при которых в одномерной среде могут распространяться импульсы, а в двумерной — плоские автоволны; *граница роторов* ∂R , ограничивающая область параметров, при которых в среде существуют спиральные волны; *границы меандра* ∂M и *гипермеандра* ∂C , ограничивающие области параметров, при которых могут существовать дупериодические и более сложные режимы. Спиральные волны с большим ядром существуют в средах с параметрами близкими к границе ∂R . Аналогичная диаграмма для модели Баркли (16) была построена в [52].

Еще большее разнообразие картин может возникать в трехмерных активных средах. Прямым обобщением спиральной волны на трехмерное пространство является *свиток*, у которого вращение происходит вокруг некоторой прямой — *нити*. Однако нить свитка может быть и произвольным образом искривлена и, возможно, замкнута, а фаза вращения свитка может меняться вдоль нити (в этом случае свиток называется *скрученным*) [45,46]. Существуют определенные топологические ограничения [53,54,55,56], существенно сокращающие разнообразие трехмерных структур, например не может существовать одиночный скрученный кольцевой свиток.

Спиральные и свитковые волны наблюдались в многочисленных экспериментах с активными средами различной природы. Важным примером является сердечная ткань [31,57]. Именно волны возбуждения заставляют сердечную мышцу сокращаться и выполнять свою функцию. Возникают они в специальном пейсмейкере — так называемом *синусовом узле*. При некоторых патологиях возможно возникновение в сердце автоволновых вихрей *риентри*, которые испускают волны значительно более высокой частоты и подавляют синусовый узел. Это приводит к опасным для жизни *тахикардиям* и *фибрилляциям* (беспорядочным сокращения сердца). Методы борьбы с ними — высоковольтная и низковольтная дефибрилляции [58] — основаны на закономерностях движения автоволн и стимулируют их изучение.

4. Приближенные методы исследования автоволн

Как уже говорилось, наиболее адекватным математическим описанием активных сред являются РД-системы. Однако это довольно сложная математическая модель и полное ее исследование весьма затруднительно. Например, до сих пор не получено точных решений какой-либо РД-системы в виде спиральной волны. Поэтому актуально построение приближенных методов исследования. Укажем некоторые такие методы, которые близки к теме данной работы методически или дают результаты в сравнимых терминах.

Обобщением приближения геометрической оптики для линейных волн является *метод диффузии автоволн* [59,18]. Основное уравнение этого метода может быть записано в терминах волнового вектора $\mathbf{k} = \nabla\phi$, где ϕ — фаза, и имеет вид:

$$\partial_t \mathbf{k} = \text{grad} \left(-\omega(\mathbf{k}^2) + P(\mathbf{k}^2) \text{div} \mathbf{k} + Q(\mathbf{k}^2) (\mathbf{k}, \text{grad}(\mathbf{k}^2)) \right) \quad (18)$$

Здесь ω — частота автоволны, $P(\mathbf{k}^2)$ называется коэффициентом *поперечной* диффузии, а $R(\mathbf{k}^2) = P(\mathbf{k}^2) + 2\mathbf{k}^2 Q(\mathbf{k}^2)$ — коэффициентом *продольной* диффузии. Эти коэффициенты описывают диффузию фазы автоволны обусловленную изменением направления волнового вектора \mathbf{k} (поперечная диффузия) и его величины (продольная диффузия). Поперечная диффузия происходит вдоль волнового фронта и определяет зависимость скорости автоволн от кривизны фронта. Продольная диффузия, напротив, происходит вдоль направления волнового вектора в направлении ортогональном к фронту и вместе с *дисперсионным* членом ω отвечает в частности за зависимость скорости от частоты следования волн.

К **волнам возбуждения** применимы методы, основанные на изучении движения фронта волны, что позволяет понизить размерность задачи на единицу. Отметим среди них *метод свободной границы* [9,61,62,63,64] и *кинематический подход* [1,2,65,66]. В основе обоих указанных методов лежит зависимость скорости распространения автоволнового фронта от его кривизны, аналогичная соотношению (8) для волны переключения, в котором, однако, D является теперь некоторой феноменологической константой среды.

Основное различие между этими методами состоит в том, что понимается под фронтом. В методе свободной границы различают *передний* и *задний* фронты, соответствующие процессам нарастания возбуждения (участок OB диаграммы 1(a)) — передний фронт и его спада (участок CD) — задний фронт. Эти две кривые делят среду на *возбужденная область* (участок BC) и *область покоя* (участок DO). Передний и задний фронты пересекаются в точке обрыва волны. Понятно, что передний и задний фронты распространяются в областях с различным значением v , а значит, как уже отмечалось выше, соответствующие скорости распространения плоского фронта также различны. В итоге удастся получить уравнения движения для фронтов в полярных координатах и решать их численно.

В кинематическом подходе, в качестве фронта выбирается некая условная линия, заменяющая собой как передний, так и задний фронты, которые предполагаются близко лежащими. Обрыв фронта — *кончик* — представляет собой в этом случае особую точку, для которой необходимо выписывать дополнительные уравнения движения и граничные условия.

Основные элементы волны, используемые методом свободной границы и кинематическим подходом проиллюстрированы на рисунке 2.

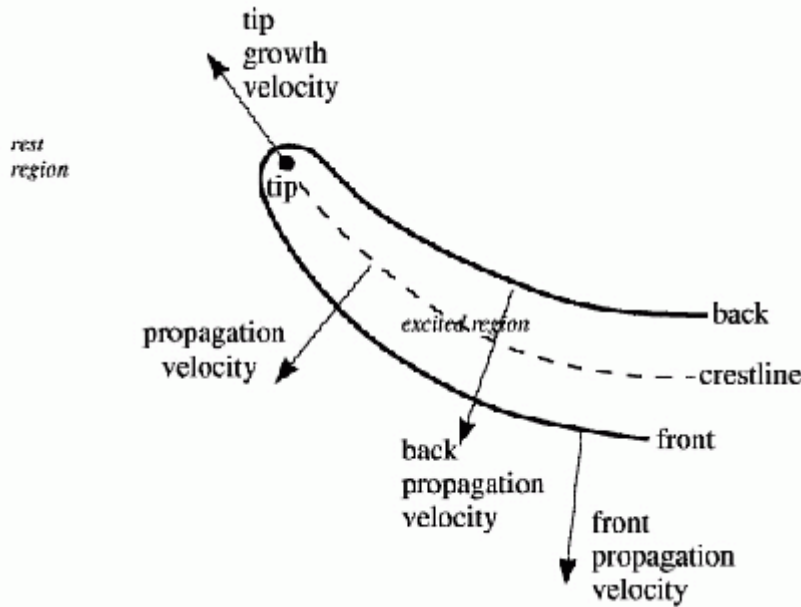


Рисунок 2. Диаграмма, иллюстрирующая основные линии и области, связанные с волной возбуждения. Здесь front и back — это соответственно передний и задний фронты в понимании метода свободной границы. Они разделяют возбужденную область (excited region) и область покоя (rest region). Crestline — волновой фронт в понимании кинематического подхода, tip — кончик спиральной волны, представляющий собой обрыв crestline. Аналогичную роль выполняет точка стыковки переднего и заднего фронтов в терминах метода

свободной границы. Стрелки указывают направления распространения фронтов.

Подчеркнем, что, несмотря на идеологическую близость кинематического подхода и метода свободной границы, метод свободной границы основан на рассмотрении волны возбуждения имеющей резкие передний и задний фронты, и описание проводится в терминах движения этих двух фронтов. Хотя понятие крутого переднего фронта вполне уместно при описании сердечной волны возбуждения, понятие заднего фронта довольно сомнительно, кончик здесь не является точкой соединения переднего и заднего фронтов и метод свободной границы вообще едва ли применим к сердечной ткани. Напротив, кинематический подход не нуждается ни в четком заднем, ни даже в переднем фронте, а только предполагает, что *гребень волны* остается гладким и профиль импульса поперек этой линии возмущается слабо, а эти условия соответствуют некоторым состояниям в сердечной ткани.

С технической точки зрения для кинематического подхода характерно использование натуральных уравнений для представления линии фронта вместо принятых в методе свободной границы уравнений в полярных координатах.

В классической формулировке [67,68], кинематический подход применяется к РД-системе с диффузией только одной компоненты и сильно различающимися характерными временами для быстрой и медленной переменных (система типа (11) с $\delta=0$ и $\varepsilon \ll 1$). В этом случае коэффициент D в уравнении эйконала (8) снова приобретает смысл единственного коэффициента диффузии. В [69,70] предложено обобщение кинематического подхода на случай сред с дисперсией. Оказалось, что и в этом случае зависимость скорости распространения от кривизны описывается уравнением (8), только теперь D является функцией временного интервала между последовательными прохождениями волнового фронта через точку (для спиральной волны — ее частоты). В [70] получен вид этой функции отдельно для случаев $\delta=0$ и $\delta=1$.

При некоторых предположениях удастся исключить из уравнений не только профили переменных среды поперек волнового фронта, но и саму форму фронта и свести задачу о спиральных волнах к движению квазичастиц на плоскости [44], а задачу о поведении трехмерного автоволнового вихря к движению его нитями в пространстве [45,46], как уже упоминалось в разделе 3.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность В.Н. Бикташеву, чье внимание к моей работе невозможно переоценить. Работа была поддержана грантом РФФИ № 06-07-89274

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Давыдов В.А., Зыков В.С., Михайлов А.С. 1991. *Кинематика автоволновых структур в возбудимых средах. УФН.* с.45–85.
2. Mikhailov A.S., Davydov V.A. and Zykov V.S. 1994. *Complex dynamics of spiral waves and motion of curves. Physica.* **D70.** 1–39.
3. Елькин Ю.Е. 2002. Глава 4 (часть 2). "Волны возбуждения в биологических системах и кинематический подход к их изучению" В кн.: *Компьютеры и суперкомпьютеры в биологии.* Москва-Ижевск: Институт компьютерных исследований. с. 247-273.
4. Zaikin A.N., Zhabotinsky A.M. 1970. *Concentration wave propagation in two-dimensional liquid-phase self-oscillating system.* *Nature.* 535–537.
5. Alcantara F., Monk M. 1974. Signal propagation during aggregation in the slime mould *Dictyostelium discoideum.* *J.Gen. Microbiol.* 321–334.
6. Madore B.F., Freedman W.L. 1987. Self-organizing structures. *Am. Sci.* 252–259.
7. Gorelova N.A., Bures J. 1983. Spiral waves of spreading depression in the isolated chicken retina. *J. Neurobiol.* 353–363.
8. Gray R.A., Jalife J. 1996. Spiral waves and the heart. *Int. J. Bifurcation and Chaos.* 415–435.
9. Tyson J.J., Keener J.P. 1988. Singular perturbation theory of traveling waves in excitable media (a review). *Physica.* **D32.** 327–361.
10. Elkin Yu.E., Biktashev V.N., Holden A.V. 1998. On the movement of excitation wave breaks. *Chaos Solitons & Fractals.* 1597–1610.
11. Лоскутов А.Ю., Михалов А.С. 1990 *Введение в синергетику.* М.:Наука
12. Зельдович Я.Б., Баренблатт Г.И., Либрович В.Б., Махвиладзе Г.М. 1980. *Математическая теория горения и взрыва.* М. Наука.
13. Мержанов А.Г., Руманов Э.Н. 1987. *Нелинейные эффекты в макроскопической кинетик.* УФН. 553–593.
14. Wiener N., Rosenblueth A. 1946. The mathematical formulation of the problem of conduction of impulses in a network of connected excitable elements, specifically in cardiac muscle *Arch. Inst. Cardiologia de Mexico.* **3–4.** 205. *Русский перевод.* Винер Н., Розенблют А. 1961. Проведение импульсов в сердечной мышце. Математическая формулировка проблемы проведения импульсов в сети связанных возбудимых элементов, в частности, в сердечной мышце. *Кибернетический сборник* **3.** М.: ИЛ. 3–56.
15. Winfree A.T., Winfree E.M., Seifert H. 1985. Organizing center in a cellular excitable medium. *Physica.* **D17.** 109–115.
16. Белинцев Б.Н., Волькенштейн М.В. 1977. Фазовые переходы в эволюционирующей популяции. *ДАН.* **1.** 205–207.
17. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. 1937. Бюл. МГУ, секция

- “Математика и механика”. **1**. 1–26.
18. Полак Л.С., Михайлов А.С. 1983. *Самоорганизация в неравновесных физико-химических системах*. М.: Наука.
 19. Markstein G.H. 1951. *J. Aeronaut. Sci.* 199–207.
 20. Kopell N., Howard L.N. 1973. Plane wave solutions to reaction-diffusion equations. *Stud. Appl. Math.* **3**. 291–310.
 21. Kuramoto Y., Tsuzuki T. 1975. On the formation of dissipative structures in reaction-diffusion systems. *Prog. of teor. Phys.* **3**. 687–699.
 22. Hodgkin A.L., Huxley A.F. 1952. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 500–544.
 23. Noble D. 1962. A modification of the Hodgkin-Huxley equations applicable to Purkinje fibre action and pacemaker potentials. *J. Physiol.* 317–352.
 24. Кринский В.И., Медвинский А.Б., Панфилов А.В. 1986. *Эволюция автоволновых вихрей*. М.: Знание.
 25. Кринский В.И., Коккоз Ю.М. 1973. Анализ уравнений возбудимых мембран III. Мембрана волокна Пуркинье. Сведение уравнений Нобла к системе второго порядка. Анализ автоматии по графикам нуль-изоклин. *Биофизика*. **6**. 1067–1073.
 26. Biktashev V.N. 2002. Dissipation of the excitation wavefronts. *Phys. Rev. Lett.* (16):168102.
 27. FitzHugh R.A. 1961. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophys. J.* 445–466.
 28. Biktashev V.N. and Holden A.V. 1993. Resonant drift of an autowave vortex in a bounded medium. *Phys. Lett.* **A181**. 216–224.
 29. Barkley D. 1991. A model for fast computer simulation of waves in excitable media. *Physica*. **D49**. 61–70.
 30. Aliev R.R., Panfilov A.V. 1996. A simple model of cardiac excitation. *Chaos, Solitons & Fractals*. **3**. 293–301.
 31. Кринский В.И., Михайлов А.С. 1984. *Автоволны*. М.: Знание.
 32. Морнев О.А., Асланиди О.В., Чайлахян Л.М. 1997. Солитонный режим в системе уравнений ФитцХью-Нагумо: динамика вращающейся спиральной волны. *ДАН*. 682–686.
 33. Fife P.C. 1976. Singular perturbation and wave front techniques in reaction-diffusion problems. *SIAM-AMS Proceedings*. 23–50.
 34. Mikhailov A.S., Krinsky V.I. 1983. Rotating spiral waves in excitable media: the analytical results. *Physica*. **D9**. 346–371.
 35. Hagan P.S. 1982. Spiral waves in reaction-diffusion equations. *SIAM J. Appl. Math.* 762–781.
 36. Балаховский И.С. 1965. Некоторые режимы движения возбуждения в идеальной возбудимой ткани. *Биофизика*. **6**. 1063–1067.
 37. Перцов А.М., Панфилов А.В. 1981. Спиральные волны в активных средах. Ревербераторы в модели ФитцХью-Нагумо. В кн.: *Автоволновые процессы в системах с диффузией*. Горький. ИПФ. с.77–84.
 38. Ермакова Е.А., Перцов А.М., Шноль Э.Э. 1987. Пары взаимодействующих вихрей в двумерных активных средах. Пущино. *Препринт ОНТИ НЦБИ*.
 39. Ермакова Е.А., Перцов А.М. 1986. Взаимодействие вращающихся спиральных волн с границей. *Биофизика*. **5**. 855–861.
 40. Pertsov A.M. and Ermakova E.A. 1988. Mechanism of the drift of a spiral wave in an inhomogeneous medium. *Biofizika*. 338–342.
 41. Давыдов В.А., Зыков В.С., Михайлов А.С., Бражник П.К. 1988. Дрейф и резонанс спиральных волн в активных средах. *Изв. ВУЗов, сер. Радиофизика*. с.574–582.

42. Elkin Yu.E., Biktashev V.N. 1999. Drift of large-core spiral waves in inhomogeneous excitable media. *J. Biol. Phys.* **2**. 129–147.
43. Агладзе К.И., Давыдов В.А., Михайлов А.С. 1987. Наблюдение резонанса спиральных волн в возбудимой распределенной среде. *Письма в ЖЭТФ*. **12**. 601–603.
44. Biktashev V.N. and Holden A.V. 1995. Resonant drift of autowave vortices in two dimensions and the effects of boundaries and inhomogeneities. *Chaos Solitons & Fractals*. 575–622.
45. Keener J.P. 1988. The dynamics of 3-dimensional scroll waves in excitable media. *Physica*. **D31**. 269–276.
46. Biktashev V.N., Holden A.V., Zhang H. 1994. Tension of organizing filaments of scroll waves. *Phyl. Trans. Roy. Soc. London*. **A347**. 611–630.
47. Бикташев В.Н. 1989. Дрейф ревербератора в активной среде при взаимодействии с границами. В сборнике “Нелинейные волны. Динамика и эволюция” под ред. А.В. Гапонов-Грехов, М.И.Рабинович. М.: Наука. с.316–324.
48. Pismen L.M., Nepomnyashchy A.A. 1992. On interaction of spiral waves. *Physica*. **D54**. **3**. 183–193.
49. Biktasheva I.V., Elkin Yu.E. and Biktashev V.N. 1998. Localized sensitivity of spiral waves in the complex Ginzburg-Landau equation. *Phys. Rev.* **E57**. 2656–2659.
50. Biktasheva I.V., Elkin Yu.E. and Biktashev V.N. 1999. Resonant drift of spiral waves in the complex Ginzburg-Landau equation. *J.Biol.Phys.* 115–127.
51. Winfree A.T. 1991. Varieties of spiral wave behaviour — an experimentalist’s approach to the theory of excitable media. *Chaos*. 303–334.
52. Barkley D. 1994. Euclidean symmetry and the dynamics of rotating spiral waves. *Phys. Rev. Letters*. **1**. 164–167.
53. Winfree A.T., Strogatz S.H. 1983. Singular filaments organize chemical waves in three dimensions: I. Geometrically simple waves. *Physica*. **D8**. 35–49.
54. Winfree A.T., Strogatz S.H. 1983. Singular filaments organize chemical waves in three dimensions: II. Twisted waves. *Physica*. **D9**. 65–80.
55. Winfree A.T., Strogatz S.H. 1983. Singular filaments organize chemical waves in three dimensions: III. Knotted waves. *Physica*. **D9**. 333–345.
56. Winfree A.T., Strogatz S.H. 1984. Singular filaments organize chemical waves in three dimensions: IV. Wave taxonomy. *Physica*. **D13**. 221–233.
57. Mathematical Approaches to Cardiac Arrhythmias. 1990. A special issue of *Ann. N.Y.Acad.Sci.* p.1-417.
58. Biktashev V.N. and Holden A.V. 1994. Design principles of a low voltage cardiac defibrillator based on the effect of feedback resonant drift. *J. Theor. Biol.* 101–112.
59. Бикташев В.Н. 1989. Диффузия автоволн. *Препринт ОНТИ НЦБИ*. Пушино.
60. V.N.Biktashev 1989. Diffusion of autowaves. Evolution equation for slowly varying autowaves. *Physica*. **D40**. 83–90.
61. Karma A. 1991. Velocity selection in two-dimensional excitable media: from spiral waves to retracting fingers. In: *Growth and Form*. Ed. Amar M.B. et al. Plenum Press. New York.
62. Kessler D.A., Kupferman R. 1996. Spirals in excitable media: the free-boundary limit with diffusion. *Physica*. 509–516.
63. Karma A. 1991. Universal limit of spiral wave propagation in excitable media. *Phys. Rev. Lett.* 2274–2277.
64. Hakim V., Karma A. 1999. Theory of spiral wave dynamics in weakly excitable media: asymptotic reduction to a kinematic model and applications. *Phys. Rev.* **E60**. **5**. 5073–5105.
65. Brazhnik P.K., Davydov V.A. 1995. Non-spiral autowave structures in excitable

- media. *Phys. Lett.* **A199**, 40–44.
66. Mikhailov A.S. and Zykov V.S. 1991. Kinematical theory of spiral waves in excitable media: Comparison with numerical simulations. *Physica*. **D52**, 379–397.
67. Зыков В.С. 1980. Кинематика стационарной циркуляции в возбудимой среде. *Биофизика*. **2**, 319–322.
68. Зыков В.С. 1980. Аналитическая оценка зависимости скорости волны возбуждения в двумерной возбудимой среде от кривизны ее фронта. *Биофизика*. **2**, 888–892.
69. Pertsov A.M., Welner M., Jalife J. 1997. Eikonal relation in highly dispersive excitable media. *Phys. Rev. Lett.* **13**, 2656–2659.
70. Welner M., Pertsov A.M. 1997. Generalized eikonal equation in excitable media. *Phys. Rev.* **E55**, 6, 7656–7661.

Материал поступил в редакцию 17 мая 2006 г., опубликован 25 мая 2006 г.