

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНЫЙ ЦЕНТР БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ

ПРЕПРИНТ

Б. Н. ВАСИЕВ, А. В. ПАНФИЛОВ

**РЕВЕРБЕРАТОР В СИСТЕМЕ
ИЗ ДВУХ СВЯЗАННЫХ ВОЛОКОН**

ПУШЧИНО • 1989

В работе, методом численного эксперимента, исследованы свойства ревербератора в однородной системе из двух связанных волокон. Построена простейшая теория ревербератора в этой системе. Обнаружен и исследован феномен дрейфа ревербератора в однородной среде.

Введение

Статья посвящена изучению вихрей, возникающих в активной среде, состоящей из двух связанных волокон. Существование вращающихся вихрей является общим свойством активных сред самой различной природы. Ревербераторы, возникающие в физических, химических и биологических активных средах, являются основной причиной неустойчивостей, нарушающих нормальные волновые режимы и приводящих к хаосу в изолированно упорядоченной среде. С появлением ревербераторов связаны наиболее опасные нарушения ритма работы сердца - пароксизмальная тахикардия и фибрилляция / 1 /.

Простейшей средой в которой может существовать ревербератор является система из двух связанных волокон. Ревербератор, в такой системе, представляет собой импульс, вращающийся по замкнутой траектории (рис.1). Несмотря на свою простоту такая модель может реализоваться в различных воздушных средах, например, в сердечной ткани, и хорошо приспособлена для описания анзотропных сред, ступенчатых неоднородностей, влияния граничных условий и т.д. Кроме того, простота модели делает ее удобным объектом для численных и аналитических исследований. Среда из двух связанных волокон использовалась в / 2 / для изучения дрейфа вихрей на неоднородностях.

Цель данной работы - изучение свойств ревербератора в системе из двух связанных одинаковых волокон. В работе численными методами исследуется влияние характеристик активной среды (связи

между волокнами, длительности возбужденного состояния и т.д.) на свойства ревербератора. Обнаружен нестационарный режим вращения ревербератора: ревербератор после своего возникновения может дрейфовать и скорость этого дрейфа падает со временем.

В главе 2 представлены результаты аналитических исследований, посвященных определению периода и размера ревербератора.

В главе 3 предложен механизм дрейфа ревербератора в однородной среде

Модель и методика численного эксперимента

Для описания волокна, по которому может распространяться волна возбуждения использовалась система уравнений типа Фитц-Хью - Нагумо:

$$\begin{aligned} \frac{\partial E}{\partial t} - \frac{\partial^2 E}{\partial x^2} - f(E) - g \\ \frac{\partial g}{\partial t} = \varepsilon(E) * (E - g) \end{aligned} \quad (M.1)$$

Здесь E и g - переменные, характеризующие состояние каждой точки волокна, $f(E)$ - нелинейная N образная функция, $\varepsilon(E)$ - параметр, задающий длительность рефрактерного хвоста, крутизну фронта и длительность возбужденного состояния волны.

Расчеты проводились для кусочно-линейной аппроксимации функции $f(E)$, определенной на отрезке $[0, 1]$, вида:

$$f(E) = \begin{cases} -C_2 * (E - a) & \text{при } 0 < E < 1 \\ [-1, \infty) & \text{при } E = 1 \end{cases} \quad (M.2)$$

где $C_2 = 1$. На рис.8а представлен фазовый портрет системы (M.1), (M.2).

Параметр $\varepsilon(E)$ задавался следующим образом:

$$\varepsilon(E) = \begin{cases} \varepsilon_1, & \text{при } E < E_{T1} \\ \varepsilon_2, & \text{при } E_{T1} < E < E_{T2} \\ \varepsilon_3, & \text{при } E > E_{T2} \end{cases} \quad (M.3)$$

где $E_{T1} = 0, E_{T2} = 1$.

Величина ε_1 - характеризует длительность рефрактерного хвоста, величина ε_2 - крутизну фронта, ε_3 - длительность возбужденного состояния.

Рассчитывалась система, состоящая из двух волокон. Связь между волокнами осуществлялась по переменной E .

Таким образом, исследуемая активная среда представлялась системой:

$$\begin{aligned} \frac{\partial E_1}{\partial t} - \frac{\partial^2 E_1}{\partial x^2} - f(E_1) + (E_2 - E_1) * P - g_1 \\ \frac{\partial g_1}{\partial t} = \varepsilon(E) * (E_1 - g_1) \\ \frac{\partial E_2}{\partial t} - \frac{\partial^2 E_2}{\partial x^2} - f(E_2) + (E_1 - E_2) * P - g_2 \\ \frac{\partial g_2}{\partial t} = \varepsilon(E) * (E_2 - g_2) \end{aligned} \quad (M.4)$$

Эксперименты проводились с использованием граничных условий Неймана $\partial E / \partial n = 0$, по явной схеме Эйлера в декартовой системе координат, с шагами по пространству $h_x = 0.5$ и по времени $h_t = 0.04$.

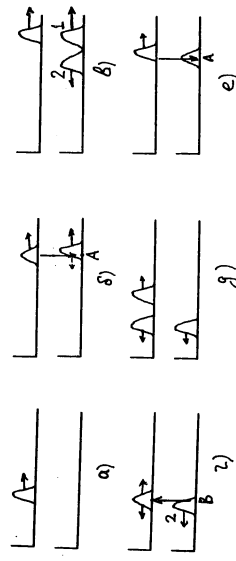


Рис. 1 Образование ревербератора в системе из двух волокон.

Для получения ревербератора использовалась следующая процедура:

Пускалась волна возбуждения по одному волокну (рис.1а). После того как ее скорость и форма стабилизируются включалась связь между

волоконнами. Включение связи приводит к тому что волна возбуждения передается на второе волокно (точка А) и там образуются две волны возбуждения (I и 2), идущие в противоположных направлениях (рис.1в). Волна I вместе с волной на первом волокне образует коллективную волну, а волна 2 называется одиночной. Через некоторое время одиночная волна сможет возбудить первое волокно (точка В на рис.1д.) Это произойдет когда первое волокно непосредственно под одиночной волной выйдет из состояния рефрактерности. После возбуждения точки В из нее побегут две волны (рис.1д.). Одна из этих волн опять окажется одиночной. Со временем эта волна вновь сможет вызвать две волны возбуждения на втором волокне, и т.д.

Таким образом, в системе из двух связанных волокон ревербератор представляет из себя одиночную волну, переходящую с одного волокна на другое. Время оборота одиночной волны дает его период, а область, в которой происходит циркуляция одиночной волны (АВ на рис.1), определяет размер ревербератора.

Глава1. Результаты численных экспериментов.

Среда из двух связанных волокон характеризуется как свойствами самих волокон (порог, длительность возбужденного состояния, рефрактерность), так и величиной связи между ними, R .

В §1.1 приведены результаты по исследованию зависимости свойств ревербератора от параметров системы (М.4), в первую очередь от величины связи между волокнами, R .

§1.2 посвящен обнаруженному в работе режиму нестационарного вращения ревербератора, возникающего при больших длительностях возбужденного состояния среды, т.

§1.1 Свойства ревербератора.

Численные эксперименты показали, что ревербератор в системе из двух связанных волокон обладает следующими свойствами:

1. Ревербератор может существовать только в некотором диапазоне

зоне значений коэффициента связи $R_{\min} < R < R_{\max}$. Величина этого диапазона меняется в зависимости от параметров модели. В модели (М.4), минимальное значение R , при котором существует ревербератор $R_{\min} = 0.09$, максимальное $R_{\max} = 0.31$ (при пороге возбуждения среды $C = 0.085$).

Если коэффициент связи R меньше чем R_{\min} , то ревербератор не образуется так как волна возбуждения не может перейти с волокна на волокно. Это объясняется тем что ток, текущий от волны возбуждения на соседнее волокно, меньше порогового.

С ростом коэффициента связи R переход возбуждения становится возможным (при $R > R_{\min}$), но при этом ухудшаются условия проведения одиночной волны вдоль волокна. Одиночная волна тормозится из-за токов утечки на соседнее волокно и при $R > R_{\max}$ ее распространение становится невозможным. В численных экспериментах при R больших чем R_{\max} после перехода возбуждения в точку А (рис.1в) из нее выходит только волна I; волна 2 не образуется и, соответственно, не возникает ревербератора. Более детально наличие R_{\max} и R_{\min} будет пояснено в §3 на языке фазовых плоскостей.

2. Величины R_{\max} и R_{\min} могут изменяться в зависимости от других параметров системы (М.4). С увеличением порога возбуждения среды, C , R_{\min} увеличивается (на величину приращения C) а R_{\max} уменьшается. Увеличение длительности возбужденного состояния волны приводит к уменьшению R_{\max} (от 0.31 при $\epsilon_3 = 2$ до 0.26 при $\epsilon_3 = 0.1$) и почти не влияет на R_{\min} . ($R_{\min} = 0.09$ при $\epsilon_3 = 2$ и $R_{\min} = 0.1$ при $\epsilon_3 = 0.1$).

3. Оказалось, что не во всей области своего существования ревербератор устойчиво вращается. А именно, в некотором интервале значений R близких к R_{\max} ($R_d < R < R_{\max}$) ревербератор имеет короткое время жизни, т.е. одиночная волна, сделав несколько оборотов, исчезает. В частности, при $\epsilon_3 = 0.5$ этот интервал заключен между $R_d = 0.25$ и $R_{\max} = 0.31$. Время жизни ревербератора падает с ростом R и если при $R = R_d$ ревербератор существует бесконечно долго

то при $P=P_{max}$ время жизни ревербератора обращается в ноль.

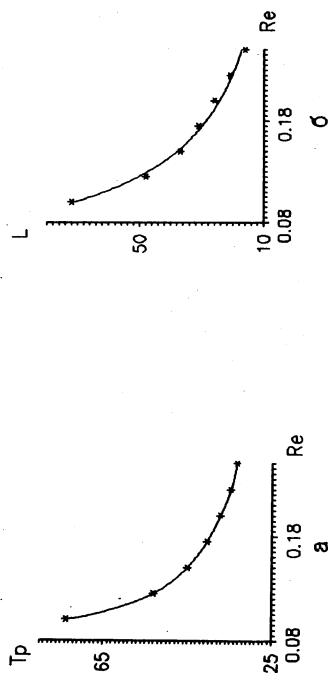


Рис. 2 Зависимость периода (а) и размера (б) ревербератора от величины связи между волокнами (рефрактерность среды $n \approx 1.8$, минимальная длина волны в среде $\lambda \approx 2.1$)

4. Величина связи между волокнами определяет основные характеристики ревербератора. На рисунке 2 представлены графики зависимости периода ревербератора и его размера от величины связи между волокнами. Видно, что с ростом связи между волокнами, P , период ревербератора, T , и его размер, D , падают. Видно также, что формы обоих графиков одинаковы. Это связано с тем, что размер ревербератора и его период связаны соотношением $D = T \cdot V_{од}$ ($V_{од}$ - скорость одиночного импульса), а величина связи между волокнами влияет только на период ревербератора и почти не влияет на скорость одиночного импульса.

§1.2 Дрейф ревербератора.

5. Варьируя различные параметры модели мы обнаружили, что ревербератор, возникший в однородной активной среде, может дрейфовать. Дрейф ревербератора в однородной среде наблюдается при достаточно высоких значениях длительности возбужденного состояния ($\tau \geq 10$ или $\epsilon_3 < 0.2$). На рис.3 представлена траектория дрейфующего ревербератора. Видно, что с каждым оборотом одиночная волна смещается вправо. Величина этого смещения за период в наших экспери-

ментах составляла до 30% от размера ревербератора.

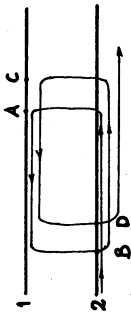


Рис. 3 Дрейф ревербератора в однородной системе из двух связанных волокон.

6. Эксперимент показал, что скорость дрейфа ревербератора с течением времени падает до нуля. Это означает, что дрейф ревербератора представляет собой переходной процесс связанный с изменением динамики уменьшения скорости ревербератора при двух значениях длительности возбужденного состояния τ ($1-\tau=20.7$, $2-\tau=24.2$). Видно, что уменьшение скорости дрейфа с хорошей степенью точности является экспоненциальным. Время релаксации скорости τ_1 (величина обратная наклону прямых на рис. 4а) зависит от длительности скорости дрейфа τ_1 от длительности возбужденного состояния τ . На рис.4б представлен график зависимости времени релаксации скорости дрейфа τ_1 от длительности возбужденного состояния τ . Видно, что время релаксации τ_1 резко (по экспоненциальному закону) растет с ростом τ , а следовательно резко возрастает и время дрейфа ревербератора. Так, при $\tau=10.4$ время релаксации $\tau_1=170$ (около 3 оборотов), а при $\tau=24.2$ $\tau_1=11680$ (185 оборотов). Большое время релаксации скорости дрейфа ревербератора позволяет говорить о феномене дрейфа ревербератора в однородной среде и рассматривать ревербератор как ньютоновскую частицу, движущуюся в среде с трением.

7. В результате дрейфа ревербератор смещается на некоторое расстояние L_0 от места своего возникновения. Это расстояние растет с ростом возбужденности среды (с ростом длительности возбужденного состояния, уменьшением порога возбужденности среды или длительности рефрактерного хвоста). На рис. 5 представлен график зависимости смещения ревербератора L_0 от длительности возбужденного состояния τ . Видно, что с ростом длительности возбужденного состояния τ активной среды смещение L_0 растет экспоненциально.

приводит к изменению величины его суммарного смещения L_{∞} .

На рис.6 представлены динамика изменения скорости дрейфа и смещения ревербераторов, родившихся в одной и той же среде, но при разных начальных условиях. Видно, что в обоих случаях скорость дрейфа падает экспоненциально с одним и тем же временем релаксации и различие заключено в величине начальной скорости дрейфа, что приводит к различию величин смещения L_{∞} .

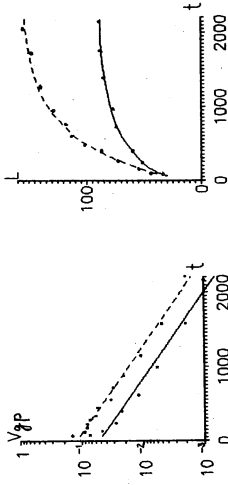


Рис.6 Зависимость скорости дрейфа V и смещения L ревербератора от времени при различных начальных условиях. Сплошной линией соответствует $\varepsilon_1=0$, пунктирной $\varepsilon_1=0.5$. ($\tau=13.8$ период $T=53.6$).

9. Начальные условия определяют не только величину смещения ревербератора в процессе дрейфа, но и его направление. На рисунке 7 представлен способ закрутки ревербератора, который не меняет направления его вращения (по сравнению с рис.3), но меняет направление дрейфа. Если ревербератор на рис.3 был закручен против часовой стрелки и дрейфовал вправо, то ревербератор на рис.7 также закручен против часовой стрелки но дрейфует влево. Направление дрейфа ревербератора в обоих случаях совпадает с направлением распространения первоначальной волны. Последнее замечание наводит на мысль об "инерционности" ревербератора: первоначальная волна может иметь некоторый "импульс" который сохраняется и передается родившемуся ревербератору.

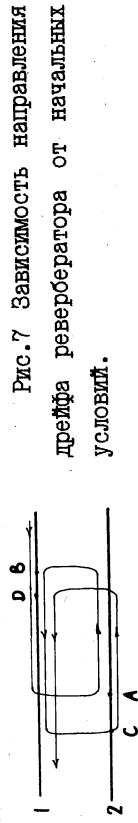


Рис.7 Зависимость направления дрейфа ревербератора от начальных условий.

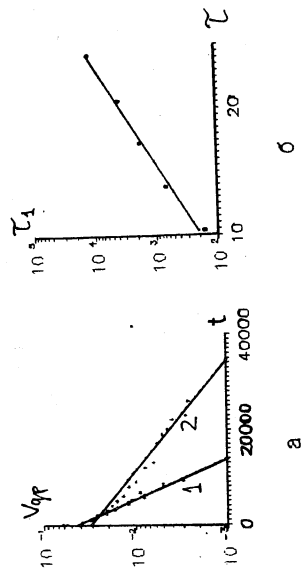


Рис.4 а-зависимость скорости дрейфа ревербератора от времени $T=20.7$ (период $T=57.2$, $2-\tau=24.2$ (период $T=60.1$). б- зависимость времени релаксации скорости дрейфа от длительности возбужденного состояния τ .

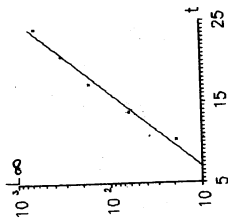


Рис. 5 Зависимость пути L_{∞} проходившего дрейфующим ревербератором от длительности возбужденного состояния τ .

8. Оказалось, что величина смещения ревербератора L_{∞} зависит от начальных условий, при которых запускается ревербератор. Начальная скорость дрейфа ревербератора (рис.4) возникшего в одной и той же среде может быть различной и зависит от формы волны возбуждения в момент включения связи между волокнами (рис.1б). Так, при $\varepsilon_3=0.1$ начальная скорость дрейфа может принимать различные значения 0.023 до 0.116, то есть меняется в 5 раз. Изменение скорости дрейфа ревербератора в приводит к изменению смещения L_{∞} .

Начальные условия менялись следующим образом: В момент включения связи между волокнами (рис.1а-б) на втором волокне значение ε задавалось равным ε_1 . Это приводит к некоторой задержке перед возбуждения на второе волокно. В течение этой задержки меняются форма волны возбуждения (из-за наличия токов утечки), что в свою очередь сказывается на величине начальной скорости дрейфа ревербератора. Изменение начальной скорости дрейфа ревербератора

Механизм, объясняющий наличие дрейфа ревербератора в *обной* среде, а также влияние начальных условий на величину скорости этого дрейфа предложен в третьей главе этой работы.

Глава 2. Результаты аналитических исследований.

В этой главе исследуются свойства ревербератора, в среде, описываемой динамической моделью (М.4), качественными и аналитическими методами.

§2.1. Качественный анализ системы.

Данный параграф посвящен качественному анализу ревербератора при помощи метода фазовых плоскостей. Это позволит наглядно объяснить ряд свойств ревербератора, представленных в §1.1, в частности наличие P_{\max} и P_{\min} .

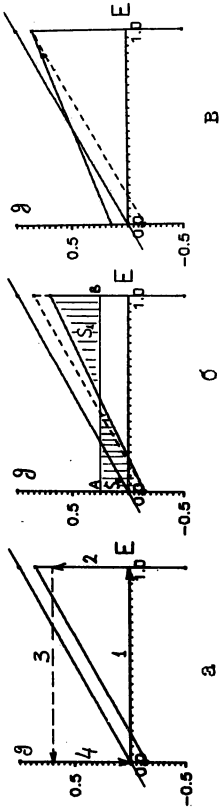


Рис. 8 Нуль-изоклины систем (М.1) и (М.4).

Прежде чем перейти к анализу ревербератора рассмотрим более простую задачу о движении волны по одиночному волокну. На рис.8а представлена фазовая плоскость системы (М.1), описывающей одиночное волокно, с соответствующими нуль-изоклинами. Там же представлена фазовая траектория точки на волокне при прохождении через нее волны возбуждения. Эта фазовая траектория состоит из четырех участков, которые четко разделены из-за релаксационности нашей модели /3/.

1. Фаза роста E при $G \approx \text{const}$. В этой фазе через точку проходит передний фронт волны возбуждения.

2. Фаза роста G при $E \approx \text{const}$. В этой фазе точка находится на плато волны возбуждения: $E=I$

3. Фаза падения E при $G \approx \text{const}$ В этой фазе через точку проходит задний фронт волны возбуждения.

4. Фаза падения G при $E \approx \text{const}$ В этой фазе точка находится на рефрактерном хвосте волны возбуждения, а $E=0$

Если волокно, на котором расположена рассматриваемая точка, связано со вторым волокном, то ее фазовый портрет будет отличаться от представленного на рис.1а. Это отличие обусловлено наличием связи между волокнами (членом $\pm P*(E_1 - E_2)$ в системе (М.4)).

Когда второе волокно находится в состоянии покоя, ($E_2=0$) система уравнений для первого волокна принимает вид:

$$\frac{\partial E_1}{\partial t} = \frac{\partial^2 E_1}{\partial x^2} - f(E_1) - E_1 * P - G_1 \quad (I.1)$$

$$\frac{\partial G_1}{\partial t} = \varepsilon(E) * (E_1 - G_1)$$

На рисунке 8.б представлена фазовая плоскость этой системы. Видно, что наличие связи приводит к изменению наклона нуль-изоклины $\partial E / \partial t = 0$ от C_2 до $C_2 - P$. Это означает, что из-за токов утечки на второе волокно возбудимость первого волокна падает.

Если точки второго волокна, мимо которых пробегает волна, возбуждены, тогда следует считать что $E_2 = I$ и система уравнений для первого волокна принимает вид:

$$\frac{\partial E_1}{\partial t} = \frac{\partial^2 E_1}{\partial x^2} - f(E_1) + (1 - E_1) * P - G_1 - C_2 * (E_1 - I) - G + P * (1 - E_1) \quad (I.2)$$

$$\frac{\partial G_1}{\partial t} = \varepsilon(E) * (E_1 - G_1)$$

В этом случае (рис.8в) нуль-изоклина $\partial E / \partial t = 0$ не только меняет наклон с C_2 на $C_2 - P$, но и поднимается вверх на величину P . Это позволяет понять наличие минимальной связи P_{\min} при которой возможно существование ревербератора. Действительно, если подъем нуль-изоклины P меньше чем $C_2 * I$, то он не сможет привести к воз-

буждению точек на первом волокне так как состояние покоя системы (I.2) остается устойчивым. Таким образом, существование ревербератора невозможно когда

$$R < P_{\min} = C_2 * a \quad (I.3)$$

Это условие достаточно хорошо согласуется с численным экспериментом. Так при $a=0.085$ из формулы (I.3) $P_{\min}=0.085$, а в расчетах $P_{\min}=0.09$.

Наличие максимального значения коэффициента связи между волокнами R_{\max} можно пояснить воспользовавшись фазовой плоскостью на рисунке 8б. В соответствии с этим рисунком увеличение коэффициента связи R приводит к уменьшению наклона нуль-изоклины $\partial E / \partial t = 0$, а это в свою очередь приводит к уменьшению скорости одиночной волны. Известно, что скорость одиночной волны обращается в ноль когда равны друг другу площади областей закрашенных на рис.8б /4/ (линия АВ соответствует переднему фронту волны возбуждения). Можно показать (§2.2), что линия АВ проходит на уровне $g=P-a$. Отсюда для R_{\max} легко получить оценку:

$$R_{\max} = C_2 / 3. \quad (I.4)$$

Данная формула согласуется с экспериментальными данными. (Из оценки (I.4) $R_{\max}=0.33$, в численных экспериментах R_{\max} от 0.26 до 0.31 в зависимости от других параметров модели.)

§2.2. Период ревербератора.

Для определения периода вращения ревербератора рассмотрим динамику состояний точки В (рис.1), в которой волна возбуждения перескакивает со второго волокна на первое.

Период T ревербератора можно представить в виде суммы:

$$T = T_1 + T_2 + T_3 + T_4 \quad (2.1)$$

где T_1, T_2, T_3, T_4 - длительности выделенных нами фаз (§2.1) на фазовой траектории точки.

В работе /5/ найдены длительности соответствующих фаз для бегущей волны возбуждения:

$$T_1 = \frac{1}{2\gamma} * \frac{\pi^2 + \gamma^2}{C_2} \quad (2.2)$$

$$T_2 = \epsilon_1^{-1} * I g \frac{g_2 - g}{g_2 - g} \quad (2.3)$$

$$T_3 = \frac{1}{2\gamma} * \frac{\pi^2 + \gamma^2}{C_2} \quad (2.4)$$

$$T_4 = \epsilon_1^{-1} * I g \frac{g^-}{g} \quad (2.5)$$

здесь g^+ - значение g , на переднем фронте волны возбуждения (g^+ - минимальное значение g достигаемое в точке В), g^- значение g на заднем фронте волны возбуждения (g^- - максимальное значение g в точке В). Величины γ_{\pm} находят из соотношений:

$$\gamma_{\pm} = \ln \frac{1 - a_{\pm}}{a_{\pm}} \quad (2.6)$$

где для установившейся волны на одиночном волокне (рис.8а) $a_{+} = a - a$ - порог возбудимости среды.

Для точки В в соответствии с рисунками 8б и 8в:

$$a_{+} = a_{+} = 0 \quad (2.7)$$

$$g^- = C_2 * (1 - a) - P \quad (2.8)$$

$$g^+ = P - C_2 * a \quad (2.9)$$

Воспользовавшись формулами (2.30 и (2.5) и соотношениями (2.8), (2.9) можно найти длительности возбужденного состояния (T_2) и времени восстановления свойств среды (T_4) в точке В. Однако, соотношения (2.7) не позволяют нам воспользоваться формулами (2.2) и (2.4) для длительностей переднего и заднего фронтов волны возбуждения так как при $a=0$ T_1 и T_3 найденные в соответствии с этими формулами обращаются в бесконечность.

Для оценки длительности переднего фронта в точке В, T_1 , воспользуемся системой (I.2) описывающей переход возбуждения. Поскольку до настоящего времени не существует общих аналитических методов расчета нестационарных процессов в распределенных систе-

мах с частными производными ограничимся точечным приближением системы (1.2). Таким образом, динамика роста E в точке B удовлетворяет системе:

$$\begin{cases} \dot{E} = (C_2 - P) * E - g + (P - C_2) * a \\ \dot{g} = \varepsilon_2 (E - g) \end{cases} \quad (2.10)$$

при начальных условиях:

$$E(0) = 0$$

$$g(0) = P - C_2 * a$$

Решение для переменной E имеет вид:

$$E = A_0 + A_1 * e^{\lambda_1 * t} + A_2 * e^{\lambda_2 * t}$$

где:

$$A_0 = \frac{\varepsilon(P - C_2 * a)}{\lambda_1 * \lambda_2}$$

$$A_1 = \frac{\varepsilon * (P - C_2 * a)}{\lambda_1 * (\lambda_2 - \lambda_1)}$$

$$A_2 = - \frac{\varepsilon * (P - C_2 * a)}{\lambda_2 * (\lambda_1 - \lambda_2)}$$

$$\lambda_{1,2} = \frac{C_2 - P - \varepsilon}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{C_2 - P - \varepsilon}{2}\right)^2 - \varepsilon(P - C_2 + 1)}$$

Уравнение (2.11) с параметрами (2.12) является невязным уравнением для времени T_1 , необходимого для роста E от 0 до 1 в точке B .

Аналогичным образом можно определить длительность заднего фронта в точке B , T_3 . Для этого следует взять систему (1.1), отбросить в ней диффузионный член и воспользоваться начальными условиями:

$$E(0) = 1$$

$$g(0) = C_2 * (1 - a) - P$$

В этом случае изменение E во времени также описывается урав-

нением (2.11) только с другими коэффициентами A_0 , A_1 , A_2 :

$$A_0 = \frac{\alpha * C_2}{C_2 - P - 1}$$

$$A_1 = \frac{\lambda_2}{\lambda_1 - \lambda_2} * (1 - A_0)$$

$$A_2 = \frac{\lambda_1}{\lambda_2 - \lambda_1} * (1 - A_0)$$

где λ_1 и λ_2 находятся из (2.12).

Из уравнения (2.11) с параметрами заданными в (2.14) определяется длительность заднего фронта T_3 в точке B .

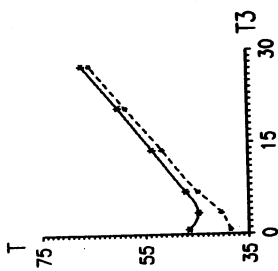


Рис. 9 Зависимость периода ревербератора T от длительности возбужденного состояния среды τ . Сплошной линией показана зависимость полученная в численных экспериментах, пунктирной - аналитически. (Рефрактерность среды R меняется в пределах от 23 до 50).

Уравнения (2.3), (2.5), (2.11) с параметрами определяемыми в (2.8), (2.9), (2.12) и (2.13) позволяют аналитически определить период ревербератора. На рисунке 9 представлен график зависимости периода ревербератора от длительности возбужденного состояния в среде, полученный аналитически в соответствии с приведенными выше формулами. Там же представлен аналогичный график, полученный в численных экспериментах. Видно, что при больших значениях τ графики хорошо численно соответствуют друг другу. При низких значениях длительности возбужденного состояния среды, τ , между этими графиками наблюдаются расхождения. Здесь на экспериментальной кривой видно наличие локального минимума чего нет на кривой полученной аналитически.

§2.3. Размер ядра ревербератора

Для определения размера ядра ревербератора оценим скорость одиночной волны $V_{од}$ и воспользуемся формулой:

$$L = V_{од} * (\Gamma - 2 * \Gamma_1) \quad (3.1)$$

В этой формуле из периода ревербератора дважды вычитается время перехода возбуждения на соседнее волокно (Γ_1), так как в точках перекока одиночную волну можно считать остановившейся.

Найдем скорость одиночного импульса $V_{од}$. Если длительность возбужденного состояния волны мала по сравнению с ее рефрактерностью, распространение одиночной волны описывается системой (1.2) и в соответствии с работой [5] для ее скорости имеем:

$$V_{од} = 2 * \gamma * \sqrt{\frac{C_{2,нов}^2}{\gamma^2 - \mu^2}} \quad (3.2)$$

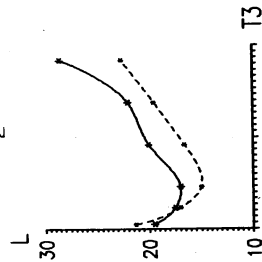
$$\text{где } \gamma = L \mu \frac{1 - C_{нов}}{C_{нов}}$$

где:

$$C_{2,нов} = C_2 - P$$

$$C_{нов} = \frac{C_2 * O + B}{C_2 - P} \quad (3.3)$$

Рис. 10 Зависимость размера ревербератора L от длительности возбужденного состояния среды τ . Сплошной линией показана зависимость полученная в численных экспериментах, пунктирной - аналитически.



На рис. 10 представлены графики зависимости размера ревербератора от длительности τ возбужденного состояния среды полученные в численных экспериментах и аналитически в соответствии с формулами (3.1) и (3.2). Видно, что при малых τ ($\tau < 10$) графики достаточно хорошо соответствуют друг другу. С увеличением τ кривые

расходятся, так как здесь кончается область применимости формулы (3.1).

В том случае, когда длительность возбужденного состояния волны велика, необходимо учесть, что часть пути одиночная волна проходит мимо точек в которых $E=0$ со скоростью $V_{од}$, а другую часть - мимо точек в которых $E=1$ со скоростью коллективной волны $V_{колл}$. Формулу (3.1) нужно модифицировать в этом случае следующим образом:

$$L = V_{од} * t_1 + V_{колл} * t_2 \quad (3.4)$$

где t_1 - это время, в течении которого одиночный импульс проходит мимо точек с $E_2=0$, а t_2 - время, в течении которого одиночная волна проходит мимо возбужденной области на соседнем волокне ($E_2=1$). Естественно, что:

$$t_1 + t_2 = \mu - 2\Gamma_1 \quad (3.5)$$

К сожалению, определение t_1 и t_2 связано с определенными сложностями, так как когда длительность возбужденного состояния среды велика ревербератор неустойчив.

Глава 3. Дрейф ревербератора в однородной среде.

В этой главе представлен механизм объясняющий дрейф ревербератора в однородной среде.

Рассмотрим волну распространяющуюся по одиночному волокну. Известно, что длительность волны в месте ее возникновения больше ее длительности при стационарном распространении $/6/$. Это объясняется различием в скоростях переднего и заднего фронтов формирующегося импульса. На рис. 11 представлена форма волны возбуждения в различные моменты времени в процессе ее формирования. Видно, что по мере удаления от места своего зарождения волна укорачивается. Укорочение волны приводит к тому, что по мере распространения волны уменьшается время восстановления свойств среды - ее рефрактерность. Так в случае рис. 11 рефрактерность среды вблизи места возникновения волны примерно в 1.5 раза больше чем вдали от

нее. Таким образом, процесс стабилизации формы импульса сопряжен с возникновением в исходно однородной среде функциональной неоднородности по рефрактерности.

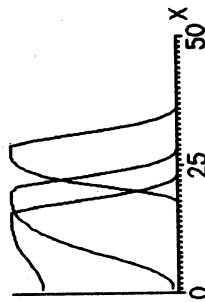


Рис. 11 Эффект укорочения волн возбуждения. Показаны последовательные положения волны возбуждения.

Однородная волна, циркулирующая в системе из двух связанных волокон фактически возникает каждый раз в момент перехода возбуждения с волокна на волокно, а в промежутках между этими переходами постоянно меняет свою форму, а следовательно меняет и рефрактерность среды. Возникающая неоднородность приводит к дрейфу ревербератора.

Для того, чтобы объяснить возникновение дрейфа ревербератора обратимся к рисунку 3. На нем представлена траектория одиночной волны возбуждения и указаны последовательные точки перехода возбуждения между волокнами. Пусть первоначальная волна распространялась по первому волокну и после включения связи перескочила на второе волокно в точке А. Совершая свой первый оборот одиночная волна перейдет на первое волокно в точке В и вернется к точке А через время равное рефрактерности K_B среды по которой распространяется волна стационарной формы. Заметим, что рефрактерность среды в точке А K_A больше рефрактерности K_B так как точка А это место возникновения волны. Отсюда следует, что одиночная волна после первого оборота вернется к точке А, когда второе волокно в этой точке еще находится в рефрактерном состоянии. В такой ситуации одиночная волна вынуждена пройти дальше за точку А по первому волокну и перескочит на второе волокно в другом месте (точка С). Таким образом, совершая один оборот ревербератор смещается влево. Следующий оборот одиночная волна совершит между точками С и D за

время равное рефрактерности точки D (R_D). При этом, как и в рассмотренном выше случае рефрактерность R_D меньше рефрактерности точки С (R_C), что приведет к очередному сдвигу ревербератора. Таким образом, видно, что ревербератор дрейфует и направление его дрейфа совпадает с направлением распространения первоначальной волны.

Обсуждение.

Одним из механизмов сердечных аритмий является механизм феномена отражения [7]. Он заключается в том, что в системе из двух связанных волокон возникает однонаправленный блок и волна возбуждения, обходя препятствие формирует новую так называемую отраженную волну. Исходя из приведенной работы можно предположить, что феномен отражения возникает в случае большой электрической связи между волокнами и при уменьшении этой связи может возникнуть незатухающая циркуляция возбуждения, то есть ревербератор.

Эффект дрейфа ревербератора в однородной среде, обнаруженный в данной работе, должен наблюдаться в реальных системах. Как показано в третьей главе этот эффект связан с укорочением волны возбуждения по мере её формирования. Это укорочение наблюдается в других моделях активных сред [6]. Исходя из вида моделей, описанных сердечную ткань можно предположить, что в них также должно наблюдаться укорочение импульса и связанный с этим эффект дрейфа ревербератора в системе из двух связанных волокон.

Ревербераторы возникают на неоднородностях активной среды [8]. Типичным поведением для ревербератора в неоднородной среде является его дрейф [2]. В данной работе были достаточно детально изучены свойства ревербератора в однородной среде и естественным продолжением этой работы является систематическое исследование свойств ревербератора (в частности его дрейфа) в неоднородной системе из двух связанных волокон. Это предполагается сделать в будущем.

Авторы благодарны В.Н. Биклашеву и А.М. Перцову за полезные обсуждения и советы.

Литература.

1. Krinsky, V.I. Pharmac. Ther. В. 3 (1978) No 4 p.539.
2. Храмов, Р.Н., А.М. Руденко, А.В. Панфилов, В.И. Кринский *Studia biophysica* 102 (1984) No 1 p.69-74
3. Casten R., Cochen H., Langerstrom P. Perturbation analysis of an approximation to Hodgkin-Huxley theory. *Quart. appl. math.*, 1975, v32, p.365.
4. FitzHugh R. Mathematical models of excitation and propagation in nerve. В кн.: *Biological Engineering*, ed. by H.P. Schwab. New-York: McGraw-Hill, 1969.
5. Храмов Р.Н. Циркуляция импульса в возбудимой среде. Критический размер замкнутого контура. *Биофизика*, т23 1978 №.
6. Островский Л.А., В.Г. Яхно. Формирование импульсов в возбудимой среде. *Биофизика* т20 1975 №3 стр.489.
7. Cranefield P.F., Andrew L.Witt., В F. Hofman. Genesis of Cardiac Arrhythmias. *Circulation*, 17 (1973) No1 p.190-204.
8. Кринский В.И. Фибрилляция в возбудимых средах. Проблемы кибернетики, т20, 1968, с.59-80.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Модель и методика численного эксперимента.....	4
Глава 1. Результаты численных экспериментов.....	6
§1.1 Свойства ревербератора.....	6
§1.2 Дрейф ревербератора.....	8
Глава 2. Результаты аналитических исследований.....	12
§2.1 Качественный анализ системы.....	12
§2.2 Период ревербератора.....	14
§2.3 Размер ревербератора.....	18
Глава 3. Дрейф ревербератора в однородной среде.....	19
Обсуждение.....	21
Литература.....	22

Т-13358 28.08.89 г. Уч.-изд.л. 0,9. Усл.-печ.л. 1,5
Зак. 2045Р. Тир. 100 экз. Изд. № 303.
Отпечатано с оригинала-макета в Отделе научно-технической
информации Научного центра биологических исследований АН СССР
в Пушкине.