

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ СПИРАЛЬНЫХ И ПЛОСКИХ ПЕРИОДИЧЕСКИХ АВТОВОЛН В АКТИВНОЙ СРЕДЕ

ЕРМАКОВА Е. А., КРИНСКИЙ В. И., ПАНФИЛОВ А. В.,
ПЕРЦОВ А. М.

На ЭВМ рассчитано взаимодействие вращающейся волны и периодического внешнего источника в модели типа Фитц Хью—Нагумо.

При периодах внешнего источника, больших периода вращения спиральной волны ($T > T_s$), внешний источник не оказывает никакого влияния на спиральную волну. При $T < T_s$ наблюдаются следующие эффекты автоволновой синхронизации: 1) во всех точках среды, кроме окрестности спиральной волны, устанавливается период колебаний, задаваемый внешним источником; 2) в среде сохраняется дислокация (разрыв волны), которая медленно дрейфует под углом к волновому вектору плоских волн; 3) после выключения внешнего источника из этой дислокации восстанавливается спиральная волна с прежним периодом; 4) при попадании дислокации на границу среды дислокация исчезает (в этом случае в среде после выключения внешнего источника устанавливается состояние покоя). Построена теория дрейфа, связывающая скорость дрейфа с размером ядра и периодом вращения спиральной волны.

При изучении взаимодействия водителей ритма в сердечной ткани [1], при исследовании синхронизации клеточных часов [2], в задачах морфогенеза [3] существенно взаимодействие источников волн в распределенных активных системах. Как известно, взаимодействие источников автоволн достаточно своеобразно: более высокочастотный подавляет низкочастотный, постепенно уменьшая область его действия и захватывая всю среду [4—6]. С этого момента во всей среде волны распространяются с одинаковым периодом, т. е. можно говорить о синхронизации.

Одна из важных задач — изучение синхронизации вращающихся спиральных волн — ревербераторов [5, 6]. Эти задачи возникают в связи с исследованием механизмов возникновения и подавления сердечных аритмий [5, 6]. Ревербераторы являются наиболее высокочастотными и подавляют другие автономные источники автоволн [7]. Недавно было установлено, что частота вращения ревербераторов не является максимальной и, более того, может быть в несколько раз меньше частоты плоских волн [8—10]. При исследовании взаимодействия ревербераторов с более высокочастотным внешним источником обнаружено новое интересное явление — индуцированный дрейф ревербератора, точнее дрейф «дислокации», образовавшейся из ревербератора после поглощения последнего внешним источником [9].

Данная работа посвящена исследованию этого эффекта.

Модель. Исследовалась двумерная активная среда, задаваемая уравнениями типа Фитц Хью — Нагумо [10]:

$$\partial E / \partial t = \Delta E - f(E) - I, \quad \partial I / \partial t = (E - I) / \tau(E), \quad (1)$$

где $\Delta = \partial^2 / \partial x^2 + \partial^2 / \partial y^2$ — оператор Лапласа, $f(E)$ — N -образная функция. Первое уравнение системы описывает быстрые процессы — возникновение и распространение фронта волны возбуждения. Второе уравнение отвечает за восстановление свойств среды. При описании биологических активных сред типа сердечной ткани переменная E интерпретируется как разность электрических потенциалов между наружной и внутренней сторонами возбудимой клетки, I — медленный ионный ток через мембрану, $f(E)$ — вольт-амперная характеристика быстрого тока.

Исследование проводили для кусочно-линейной функции $f(E) = -g_1(E - a)$ при $E_1 \leq E \leq E_2$, а вне пределов этого интервала $f(E) = g_r E$ при $E < E_1$ и $f(E) = g_p(E - 1)$ при $E > E_2$, где $g_r, g_p \gg 1$; E_1 и E_2 —

границы линейных участков. Для увеличения скорости счета функция $\tau(E)$ задавалась в виде: $\tau(E) = \tau_1 \gg 1$ при $B_1 < E < B_2$ и $\tau(E) = \tau_2$ вне пределов этого интервала. Система (1) решалась в прямолинейной области с граничными условиями $\partial E / \partial n = 0$ (n — вектор нормали к границе).

Результаты расчетов выводились на печать в виде изопотенциальных карт. Использовалась явная разностная схема с постоянными шагами по пространству и времени ($\delta x = 1, 2$; $\delta t = 0, 12$). Параметры модели, использованные в расчетах: $g_r = 4$, $g_p = 15$, $E_1 = 0,018$, $\tau_2 = 0,55$, $\tau_1 = 16,66$, $B_1 = 0,01$, $B_2 = 0,95$, $g_f = 0,76 - 1$; значения a и E_2 вычислялись из условия негладкости $f(E)$.

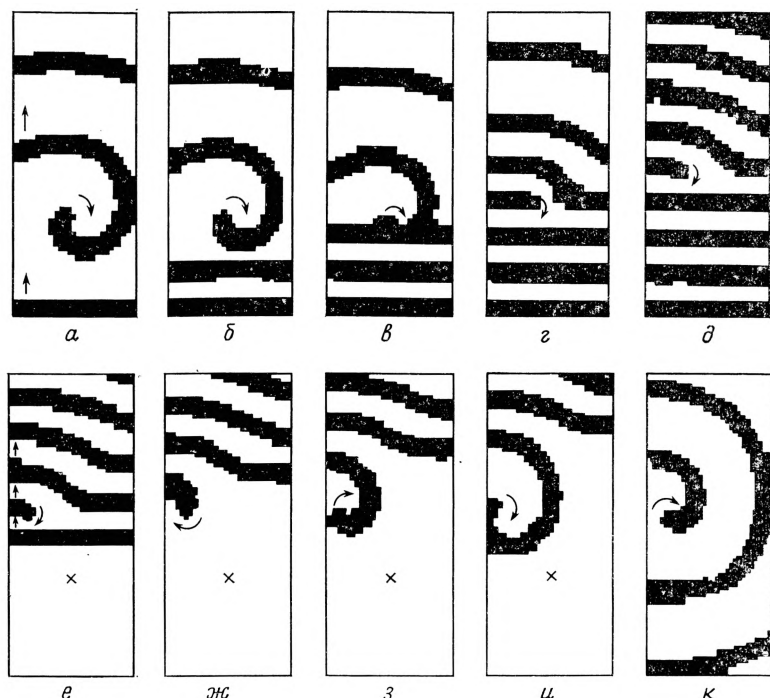


Рис. 1. Взаимодействие ревербератора с высокочастотным внешним источником плоских волн. Результаты вычислительного эксперимента при $g_f = 1,0$. Приведены изопотенциальные карты в различные моменты времени (затемнены области $E(x, y) \geq 0,5$): $at = -110$, б — 130, в — 150, г — 180, д — 230, е — 260, ж — 275, з — 280, и — 285, к — 320. Источник плоских волн расположен на нижней границе среды. Направление распространения волн и вращение ревербератора показано стрелками; а—д — проникновение плоских волн в ядро ревербератора и синхронизация колебаний среды внешним источником, г—д — возникновение и дрейф дислокации, е—к — восстановление ревербератора с прежней длиной волны из дислокации после выключения внешнего источника. Крестиком показано положение центра ревербератора до начала взаимодействия с плоскими волнами (1а)

Результаты. При частоте внешнего источника, превышающей собственную частоту вращения ревербератора, внешний источник всегда навязывает среде свой период колебаний. На рис. 1 показаны результаты расчетов, когда период внешнего источника T в 2 раза меньше периода ревербератора T_s ($T = 10$, $T_s = 21$). Видно, что область, захваченная волнами от внешнего источника, постепенно увеличивается (рис. 1, а—в), поглощая ревербератор (рис. 1, г).

Имеется принципиальное отличие от взаимодействия других источников волн [7]. В его основе лежит топологическая особенность ревербератора — наличие сингулярной области с неопределенной фазой (ядра) в центре вращения ревербератора и связанный с ней топологический запрет, не допускающий исчезновения ревербератора внутри области [9]. Это приводит к тому, что невозможна синхронизация всей среды, в которой существует ревербератор. На рис. 1, г видна сингулярная

область — «дислокация», образовавшаяся после подавления ревербератора внешним источником. С течением времени дислокация дрейфует (рис. 1, *г* и *д*). Скорость ее дрейфа оказывается всегда меньше скорости распространения плоских волн — дислокация отстает, перескакивая с волны на волну (см. ниже).

После выключения синхронизирующего воздействия дислокация оказывается на последней из распространяющихся волн, и из нее по известному механизму [11] формируется ревербератор. В среде восстанавливается исходный период возбуждения. При этом вновь возникший ревербератор оказывается смещенным по отношению к положению первоначально существовавшего ревербератора.

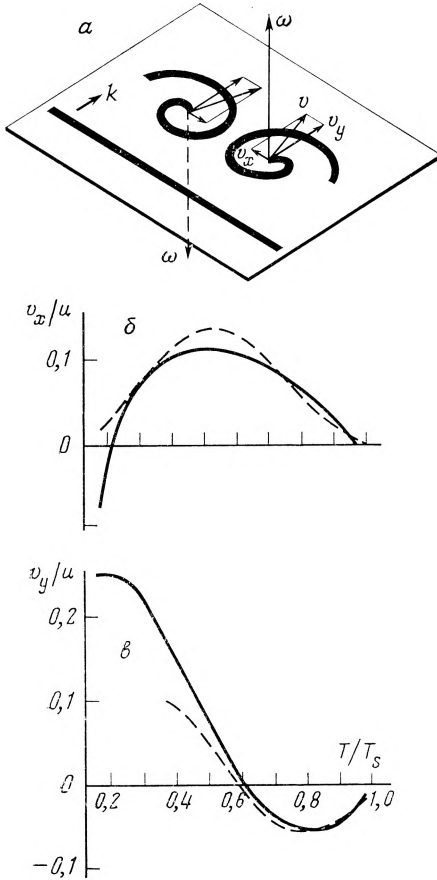


Рис. 2. Зависимость скорости дрейфа от направления вращения ревербератора и от периода внешнего источника; *а* — схема, иллюстрирующая зависимость скорости дрейфа от направления вращения ревербератора: *k* — волновой вектор плоских волн, ω — вектор угловой скорости вращения ревербератора, *v* — скорость дрейфа; *б*, *в* — зависимости продольной и поперечной проекций скорости дрейфа v_y и v_x от периода внешнего источника при $g_f = 0,76$. Период T нормирован на период ревербератора T_s , скорости v_y и v_x — на скорость плоских волн u . Сплошная линия — результаты численного эксперимента, пунктир — аналитическая оценка по формулам (3), (4) с учетом $T_{\min}$; вместо ωT_c подставлялось $\omega(T_c - T_{\min})$

Скорость дрейфа дислокации *v* имеет две проекции (рис. 2, *а*) — параллельную (v_y) и перпендикулярную (v_x) волновому вектору *k* плоских волн. Проекция v_x имеет разный знак для ревербераторов, вращающихся в противоположных направлениях. При наличии в среде пары вихрей с противоположным направлением вращения воздействие на них высокочастотного периодического внешнего источника может привести к сближению или разбеганию вихрей в зависимости от взаимного положения вихрей и источника. Величина v_x зависит от периода внешнего источника. При параметрах системы (1), когда ревербератор обладает большим покоящимся ядром, зависимость $v_x(T)$ имеет колоколообразный вид (рис. 2, *б*). Параллельная проекция v_y не зависит от направления вращения ревербератора. Ее величина и знак определяются периодом внешнего источника (рис. 2, *в*). С увеличением периода *T* скорость продольного дрейфа падает и при некотором критическом значении частоты меняет знак (дрейф навстречу внешнему источнику). Обратим внимание, что возможен строго боковой дрейф перпендикулярно вектору ($T/T_s \sim 0,6$).

Из полученных результатов следует: 1) при достаточно длительном синхронизирующем внешнем воздействии в результате дрейфа дислокации выносятся на границу среды и исчезают, в этом случае после выключения внешнего воздействия спиральная волна не восстанавливается; 2) при наличии в среде пары спиральных волн с противоположным направлением вращения высокочастотным периодическим внешним воздействием можно вызвать их аннигиляцию.

Механизм дрейфа. Траектория движения дислокации во время дрейфа представляет собой достаточно сложную кривую, напоминающую циклоиду. Причину такого движения объясняет рисунок 3. На рис. 3, *a* показана картина, наблюдавшаяся в среде вблизи дислокации через короткое время после ее возникновения (A_1 — место рождения дислока-

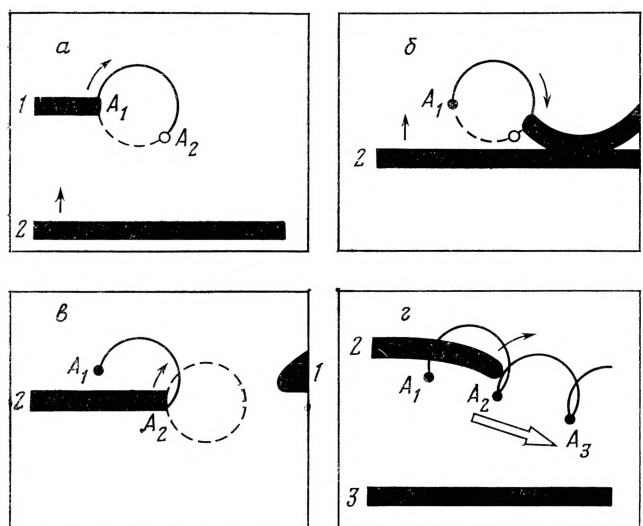


Рис. 3. Схема, иллюстрирующая механизм дрейфа дислокации. Тонкой линией показана траектория движения дислокации; A_1 , A_2 , A_3 — точки излома траектории, соответствующие точкам столкновения дислокации с плоскими волнами; *a* — дислокация 1 начинает формировать вихрь, ядро которого показано тонкой линией, стрелка указывает направление вращения, A_1 — начальное положение дислокации, плоская волна 2 от внешнего источника движется вверх; *б* — столкновение вихря, образованного дислокацией 1, с волной 2; *в* — переход дислокации на волну 2 в точке A_2 , пунктир — новое положение ядра; *г* — образование петель траектории движения дислокации, белой стрелкой показано направление дрейфа

ции). В месте возникновения дислокации начинает формироваться вихрь. Его ядро (показано тонкой линией) представляет собой окружность и расположено так, что касательная к нему в точке A_1 совпадает с направлением скорости плоских волн. Дислокация при этом движется по окружности — границе ядра. Не успев сделать полный оборот, она сталкивается в точке A_2 с распространяющейся плоской волной 2 (рис. 3, *б*). В результате такого столкновения волна 2 разрывается, и дислокация, перескочив на волну 2, оказывается уже в точке A_2 (рис. 3, *в*), после чего процесс повторяется (рис. 3, *г*). В результате образуются петли, и траектория приобретает вид циклоиды.

Нетрудно рассчитать величину и направление скорости дрейфа. Она определяется вектором A_1A_2 , который задает смещение дислокации за период T_0 между ее столкновениями с плоской волной. Положение точки A_1 стандартно — на горизонтальном диаметре окружности рис. 3, *a*, координаты точки A_2 (точки столкновения волн 1 и 2) находятся простым кинематическим расчетом. В системе координат с началом в точке A_1 и осью x , параллельной волне 2, получаем

$$x = R - R \cos \omega T_0, \quad y = R \sin \omega T_0, \quad (2)$$

здесь R — радиус ядра, ω — угловая скорость вращения ревербератора.

Интервал между столкновениями волн T_c вследствие смещения точек столкновения не совпадает с периодом T следования плоских волн. Время T_c находится из уравнения

$$u(T_c - T) = R \sin \omega T_c, \quad (3)$$

где u — скорость распространения плоских волн.

Таким образом, формулы для проекций скорости дрейфа имеют вид

$$v_x = \frac{R}{T_c} (1 - \cos \omega T_c), \quad v_y = \frac{R}{T_c} \sin \omega T_c. \quad (4)$$

Формулы (3), (4) получены для случая, когда период ревербератора T_s и период следования плоских волн T велики по сравнению с минимально возможным периодом следования плоских волн $T_{\min}$. (Оценки скорости дрейфа для случая $T, T_s \sim T_{\min}$ получены в [9].) Это приближение хорошо работает в средах с пониженной возбудимостью [8, 10].

На рис. 2, б, в сравниваются точности теоретических оценок скорости дрейфа и данных вычислительного эксперимента. Видно, что формулы (3), (4) достаточно хорошо описывают величину и направление скорости дрейфа в широком диапазоне частот. Наибольшая точность достигается при низких частотах $T/T_s \approx 0,8-1,0$; при $T/T_s < 0,4$ точность хуже в основном из-за нарушения условия $T \gg T_{\min}$, а также из-за того, что возникающие при дрейфе короткоживущие вихри по своим параметрам (период обращения, радиус ядра) начинают заметно отличаться от невозмущенной спиральной волны.

Обсуждение. Существование эффекта дрейфа в модели Фитц Хью — Нагумо, которая является базовой моделью активных сред, указывает на то, что, вероятнее всего, этот эффект носит универсальный характер и будет наблюдаться во всех активных средах с возбудимой кинетикой, а не только в химических возбудимых средах, где был впервые обнаружен [9].

Об этом свидетельствует также хорошее качественное соответствие результатов вычислительного эксперимента и данных, полученных на реакции Белоусова — Жаботинского [9]. И в том, и в другом случаях наблюдаются близкие зависимости скорости продольного дрейфа (v_y) от периода внешнего источника, одинаковые порядки максимальной скорости дрейфа ($v_y/u \sim 0,1$). Заметим, однако, что в вычислительном эксперименте были обнаружены неизвестные ранее особенности дрейфа для реакции Белоусова — Жаботинского, а именно боковой дрейф (зависящий от направления вращения ревербератора) и дрейф по направлению к источнику волн. Оба эти эффекта должны быть наиболее сильно выражены в средах, где период вращения ревербератора велик по сравнению с $T_{\min}$.

В заключение отметим, что эффект дрейфа может иметь интересные приложения. Они основаны на использовании следствий 1 и 2 (см. выше), согласно которым спиральные волны можно полностью уничтожить достаточно продолжительным периодическим воздействием так, что они более не возникают после выключения внешнего источника. Как известно, вращающиеся волны в возбудимой ткани миокарда вызывают возникновение наиболее опасных сердечных аритмий. В связи с этим уничтожение этих волн периодическим внешним воздействием может рассматриваться как один из методов борьбы с аритмиями.

Авторы выражают благодарность А. Н. Руденко за помощь в проведении некоторых расчетов и Э. Э. Шнолю за полезные замечания при обсуждении работы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беркинблит М. Б., Калинин Д. И., Ковалев С. А., Чайлахян Л. М. Биофизика, 1975, т. 20, с. 121.
2. Gerish G., Wick U. Biochem. and Biophys. Res. Comm., 1975, v. 65, p. 364.
3. Gerish G. Curr. Top. Dev. Biol., 1968, v. 3, p. 157.
4. Гельфанд И. М., Цетлин М. Л. Докл. АН СССР, 1969, т. 131, с. 1242.
5. Кринский В. И. Фибрилляция в возбудимых средах. Проблемы кибернетики. М.: Наука, 1968, с. 59—80.

6. Иваницкий Г. Р., Кринский В. И., Сельков Е. Е. Математическая биофизика клетки. М.: Наука, 1978, с. 175—185.
7. Кринский В. И., Жаботинский А. М. В кн.: Автоволновые процессы в системах с диффузией. Горький, ИПФ АН СССР, 1981, с. 6—23.
8. Перцов А. М., Панфилов А. В. Там же, с. 77—84.
9. Krinsky V. I., Agladze K. I. Physica, 1983, v. 8D, p. 50.
10. Pertsov A. M., Ermakova E. A., Panfilov A. V. Physica, 1984, v. 14D, p. 117.
11. Балаховский И. С. Биофизика, 1965, т. 10, с. 1063.

Институт биологической физики
АН СССР, Пущино (Московская область);

Институт химической физики
АН СССР, Москва

Поступила в редакцию
4.IV.1985

INTERACTION BETWEEN SPIRAL AND FLAT PERIODIC AUTOWAVES IN AN ACTIVE MEDIUM

ERMAKOVA E. A., KRINSKY V. I., PANFILOV A. V., PERTSOV A. M.

*Institute of Biological Physics, Ac. Sci. USSR, Pushchino,
(Moscow region)*

Interaction between the rotating wave and a periodic external source in the model of Fitz Hugh — Nagumo type was computed. When the periods of the external source are longer than the rotation period of the spiral wave ($T > T_s$) the external source does not affect the spiral wave. At $T < T_s$ autowave synchronization effects are observed. The oscillation period predetermined by the external source is set in all the points of the medium except the neighbourhood of the spiral wave. The dislocation (wavebreak) persists in the medium drifting slowly at the angle to the wave vector of the flat waves. After the external source is eliminated, the spiral wave with the original period restores from this dislocation. When the dislocation reaches the interface, it disappears. In this case after the switching off of the external source the resting state is established. A theory of the drift is proposed which connects the drift velocity with the nucleus size and the rotation period of spiral wave.