

За границами теории Курамото–Зельдовича: устойчиво вращающиеся вогнутые спиральные волны и их связь с феноменом эха

О. А. Морнев¹⁾, И. М. Цыганов⁺, О. В. Асланиди*[°], М. А. Цыганов

Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН, 142292 Пущино, Россия

⁺ Московский государственный университет, 119899 Москва, Россия

* Институт биофизики клетки РАН, 142292 Пущино, Россия

[°] School of Biomedical Sciences, University of Leeds, Leeds LS2 9JT, United Kingdom

Поступила в редакцию 27 ноября 2002 г.

После переработки 12 февраля 2003 г.

В численных экспериментах с системой реакционно-диффузионных уравнений Фитцхью–Нагумо, описывающей двумерные возбудимые среды, найдены и исследованы необычные решения, соответствующие вогнутой спиральной волне, стационарно вращающейся вокруг кругового препятствия в среде конечных размеров. Такая волна реализуется в области параметров солитоноподобного режима (см. текст) и возникает в ходе взаимодействия периферийных участков “затравочной” спиральной волны, имеющей выпуклый фронт, с эховолнами, приходящими от внешних границ среды. Найденные решения противоречат интуиции и являются численным контрпримером к известным теориям, запрещающим существование устойчиво движущихся волн возбуждения с вогнутыми перед ними фронтами. Тем не менее, вогнутая спиральная волна – устойчивый объект: будучи преобразована в обычную спиральную волну с выпуклым фронтом путем подавления эхо на внешних границах среды, она вновь восстанавливается при воссоздании условий эха. Наряду с однорукавной вогнутой спиральной волной получены решения, описывающие многорукавные волны этого типа; поэтому вогнутость их фронтов является грубым свойством.

PACS: 03.40.Kf, 52.35.Sb, 87.22.Jb,

Часто полагают, что распределенные автокаталитические реакционно-диффузионные системы (возбудимые среды) не способны поддерживать устойчивое движение автоволн возбуждения с передним фронтом, вогнутым в сторону распространения волны. Аргументация, поддерживающая это мнение, основывается, в частности, на теоретических работах Зельдовича [1], в которых было показано, что плоский фронт пламени, распространяющийся по пространственно-однородной горючей среде при умеренно больших числах Рейнольдса, устойчив по отношению к изгибным возмущениям. Физическое объяснение устойчивости состоит в том, что розжиг среды перед вогнутыми (выпуклыми) участками фронта осуществляется быстрее (медленнее), чем перед плоским фронтом из-за фокусировки (рассеяния) теплового потока, текущего от фронта вдоль ортогональных траекторий в сторону убывания температурного градиента. Как следствие, движение вогнутых участков фронта ускоряется,

движение выпуклых участков замедляется, и фронт приобретает плоскую форму.

Отметим, что кинетический механизм, поддерживающий распространение автоволн горения, а именно, диффузия активатора (тепла) вперед по ходу движения автоволны и запуск автокаталитических процессов перед фронтом, обеспечивающих его продвижение, является достаточно универсальным. В частности, именно этот механизм лежит в основе таких биологически важных явлений, как передача нервных импульсов в нервной системе и распространение электрохимических автоволн возбуждения в сердце [2–5]. Тот факт, что диффундирующим активатором в биологических возбудимых средах (БВС) является не тепло, а ионы щелочных металлов, не меняет существа дела; поэтому, апеллируя к качественной аргументации, совпадающей с вышеприведенной с точностью до несущественных замен терминов, приходят к мнению о невозможности существования в БВС устойчиво распространяющихся вогнутых автоволн.

¹⁾e-mail: mornev@mail.ru

Это мнение поддерживается также и теорией изгибной устойчивости автоволн [6], которая была развита Курамото для многокомпонентных возбудимых сред, содержащих активаторы и ингибиторы автокатализа и описывающихся реакционно-диффузионными уравнениями

$$\partial_t \mathbf{X} = D \Delta \mathbf{X} + \mathbf{F}(\mathbf{X}). \quad (1)$$

Здесь $\partial_t \equiv \partial/\partial t$; t – время; Δ – лапласиан, действующий на пространственные координаты; $\mathbf{X} \equiv \{X_1, \dots, X_n\}$ – вектор концентраций компонент; $\mathbf{F}(\mathbf{X}) \equiv \{F_1(\mathbf{X}), \dots, F_n(\mathbf{X})\}$ – вектор кинетических функций, определяющих скорость производства компонент в единице объема; n – число компонент; $D \equiv \text{diag}\{D_1, \dots, D_n\}$ ($D_1 > 0, \dots, D_n > 0$) – диагональная матрица коэффициентов диффузии компонент. В теории Курамото локальная нормальная скорость v_n изогнутого фронта автоволны связана с его локальной кривизной K и скоростью v_0 плоского фронта выражением

$$v_n = v_0 - \beta K, \quad (2)$$

где β – константа, выражаемая через коэффициенты диффузии активаторов и ингибиторов (для пламен выражение (2) было независимо получено Зельдовичем [1]). Если многокомпонентная среда содержит лишь одну диффундирующую компоненту – активатор, а ингибиторы не диффундируют, то, как следует из формализма Курамото, константа β в (2) положительна. Этот случай как раз соответствует БВС: известные уравнения нервной проводимости Ходжкина–Хаксли и их аналоги, описывающие возбудимую среду сердца, имеют вид уравнений (1) с матрицей $D = \text{diag}\{D_1, 0, \dots, 0\}$. Но при положительном значении β скорость v_n в (2) удовлетворяет неравенствам $v_n > v_0$ при $K < 0$ (вогнутый фронт) и $v_n < v_0$ при $K > 0$ (выпуклый фронт). Поэтому в БВС изогнутые автоволны должны с течением времени выпрямляться.

Последнее заключение не противоречит факту существования известных спиральных волн, которые при стационарном вращении в пространственно-однородных возбудимых средах обычно имеют выпуклый фронт [7–9]: современная кинематическая теория спиральных волн [10–13], объясняя их выпуклую геометрию, использует формулу (2) при $\beta > 0$ как один из ключевых постулатов. Что же касается спиральных волн с передним фронтом, устойчиво вогнутым в направлении распространения, то мнение о невозможности их существования в БВС обычно не оспаривается.

Недавно были анонсированы первые численные контрпримеры к этому мнению, указавшие на реализуемость в БВС вогнутых спиральных волн [14, 15]. Затем такие волны были зарегистрированы в экспериментах с многокомпонентной химической возбудимой средой на основе колебательной реакции Белоусова–Жаботинского [16] (в отличие от БВС, ингибиторы в названной среде подвержены диффузии). Эти результаты сразу же поднимают вопрос о физическом механизме, поддерживающем существование вогнутых спиральных волн. Ниже описаны численные эксперименты, направленные на выявление этого механизма.

Эксперименты проводились с известной реакционно-диффузионной системой уравнений 2-го порядка Фицхью–Нагумо, применяемой в биофизике при качественном моделировании явлений в БВС [2, 5]. Использовалась модификация [17] этой системы, которая, будучи адаптирована к описанию двумерной БВС и представлена в безразмерных переменных, имеет вид

$$\partial_t V = (\partial_x^2 + \partial_y^2)V - kV(V - V_{th})(V - 1) - I; \quad (3a)$$

$$\partial_t I = (\sigma V - I)/\tau(V, \Delta \varepsilon); \quad (3b)$$

$$\tau(V; \Delta \varepsilon) =$$

$$\left[0.05 + \Delta \varepsilon \left(2 - \text{th} \frac{V + 0.04}{0.01} + \text{th} \frac{V - 0.75}{0.1} \right) \right]^{-1} \quad (3c)$$

(здесь $\partial_x^2 \equiv \partial^2/\partial x^2$; $\partial_y^2 \equiv \partial^2/\partial y^2$; x и y – пространственные координаты; физический смысл остальных переменных и параметров разъяснен в [17]).

Система (3) принадлежит классу реакционно-диффузионных уравнений (1) и, характеризуясь матрицей коэффициентов диффузии $D = \text{diag}\{1, 0\}$, описывает однородную двухкомпонентную возбудимую среду с диффундирующим активатором (переменная V) и не диффундирующим ингибитором (переменная I). По соображениям, изложенным выше, традиционная интуиция отвергает возможность существования в этой среде устойчиво вращающихся вогнутых спиральных волн. Однако именно такие волны были обнаружены нами в описанных ниже численных экспериментах. Оказалось, что вогнутые спиральные волны реализуются при значениях параметров, соответствующих солитоноподобному режиму. В отличие от обычного аннигиляционного режима солитоноподобный режим в БВС характеризуется не гашением, а отражением автоволн, сталкивающихся друг с другом и/или с непроницаемыми границами среды (эхо)

Место для тонового рисунка

Рис.1. Солитоноподобный режим в двумерной возбудимой среде, описываемой системой (3). (a) – дублетная структура плоской автоволны (1 – лидер, 2 – сателлит, автоволна движется слева направо); (b) – пространственный профиль дублета вдоль оси x ; (c) и (d) – пространственно-временные диаграммы взаимодействия плоских автоволн, движущихся вдоль x , при их столкновениях друг с другом и границами среды, несущими либо условия непроницаемости (c), либо нулевые условия Дирихле (d). Карты на (a), (c), (d) и последующих рисунках отображают распределение значений активационной переменной V . Соответствие цветов значениям V указано на палитре

[15, 17–19]²⁾. Представленные ниже данные позволяют заключить, что эховолны, приходящие в среду от ее внешних границ, как раз и поддерживают формирование вогнутых спиральных волн.

Расчеты осуществлялись на среде с размерами $L_x \times L_y$, $L_x = L_y = 50$ методом Эйлера; шаги интегрирования hx , hy , ht по переменным x , y , t были равны $hx = hy = 0.5$; $ht = 0.005$ ($hx = hy = 0.125$; $ht = 0.0003$ в контроле). Использовались гранич-

ные условия двух типов, поочередно задаваемые на различных участках границы среды (детали вскоре прояснятся): условия Неймана $\partial_n V = 0$, описывающие непроницаемость соответствующего участка границы для диффузионного потока активатора ($\partial_n \equiv \partial/\partial n$ – символ производной вдоль нормали к границе), и нулевые условия Дирихле $V = 0$. Входящие в (3) параметры были установлены на значениях $k = 8$; $V_{th} = 0.12$; $\sigma = 4$; $\Delta\varepsilon = 0.62$, соответствующих солитоноподобному режиму [17].

Напомним физический механизм феномена эха в БВС при солитоноподобном режиме. Как показывают расчеты, в условиях этого режима плоская автоволна всегда является дублетом, состоящим из высокоамплитудного нелинейного импульса-лидера и низкоамплитудной “почти линейной” подпороговой волны-

²⁾Мы отказались от термина “солитонный режим”, использовавшегося нами в ранних работах, в пользу более осторожного синонима “солитоноподобный режим”. В этих названиях содержится намек на известное свойство солитонов выходить из взаимодействий в консервативных средах, не разрушаясь. Однако аналогия с солитонами здесь чисто внешняя: физика последних принципиально отличается от физики автоволн.

Место для тонового рисунка

Рис.2. Динамика формирования вогнутой спиральной волны, вращающейся вокруг кругового препятствия в условиях солитоноподобного режима (пояснения в тексте)

сателлита (рис.1а, б). При столкновениях двух дублетов, движущихся навстречу друг другу, лидеры аннигилируют, а сателлиты суммируются и, смещая локально значение переменной V до надпороговой величины, инициируют генерацию пары расходящихся эховолн-дублетов (рис.1с, d). Однако при столкновениях дублетов с границами среды генерация эховолн реализуется не всегда: неймановские условия непроницаемости поддерживают отражение от границ (рис.1с), а нулевые условия Дирихле подавляют его, не влияя на способность дублетов отражаться при взаимных столкновениях в глубине среды³⁾ (рис.1d).

Последний факт существенно использовался нами в численных экспериментах со спиральными волнами, вращавшимися вокруг кругового препятствия, заданного посередине вычислительной сетки про-

граммными средствами. Результаты экспериментов состоят в следующем.

1. Если в условиях солитоноподобного режима на границе препятствия и внешней границе среды поддерживаются неймановские условия непроницаемости, то система (3) имеет решение в виде устойчиво вращающейся вогнутой спиральной волны (рис.2). Формирование спиральной волны инициируется плоской автоволной, которая вначале движется по ограниченному участку среды, высекаемому непроницаемой перегородкой⁴⁾ (рис.2, $t = 10$). После проникновения плоской автоволны в среду перегородка уничтожается и в среде возникает затравочная дублетная спиральная волна с выпуклым передним фронтом. Эта волна захватывается круговым препятствием с радиусом $\rho = 4$, размещенным посередине среды (рис.2, $t = 30$), и начинает вращаться вокруг него по часовой стрелке. Столкновения периферических участков спирального сателлита с непроницаемыми

³⁾ По соображениям симметрии генерация эховолны при столкновении дублета с непроницаемой границей может рассматриваться как результат суммирования сателлита и его виртуального “зеркального двойника”, движущегося навстречу волне из-за этой границы. Если на границе установлены нулевые условия Дирихле, то сталкивающийся с ней дублет затухает без отражения из-за обращения в нуль переменной V .

⁴⁾ Перегородка, показанная на рис.2 при $t = 10$ тонким вертикальным отрезком, устанавливается программно. Плоская автоволна инициируется заданием следующих начальных ($t = 0$) условий: $V = 0.5$ в полосе $0 \leq y \leq 2$ между левой границей среды и перегородкой; $V = 0$ в других точках среды; $I = 0$ во всех точках среды. Здесь и далее начало координатной системы x, y совпадает с левым нижним углом среды.

Место для тонового рисунка

Рис.3. Независимость механизма, поддерживающего вогнутость спиральной волны, от условий на границе кругового препятствия

границами среды сопровождаются появлением эховолн. Последние, проникая внутрь среды и переотражаясь при столкновениях, разрушают регулярную динамическую картину (рис.2, $t = 50-400$). С течением времени этот иррегулярный режим удивительным образом реорганизуется в спиральную (не дублетную!) волну с вогнутым передним фронтом, которая вращается вокруг препятствия по часовой стрелке (рис.2, $t = 800-806$), сохраняя свои характеристики на протяжении тысяч оборотов – все время, пока длится счет.

2. *Динамический механизм, поддерживающий устойчивую вогнутость фронта спиральной волны, не связан со способностью локального препятствия, вокруг которого волна циркулирует, порождать эховолны.* Это заключение подтверждается следующим наблюдением: если на внешней границе среды удерживаются условия непроницаемости, а на границе препятствия эти условия заменяются нулевыми условиями Дирихле, подавляющими эхо, то спиральная волна сохраняет вогнутую форму (рис.3). Здесь вогнутая спиральная волна, вращающаяся по часовой стрелке ($t = 805, 806$), формируется так же, как на рис.2. В момент $t = 809$ (карта не показана) условия непроницаемости на границе препятствия

заменяются нулевыми условиями Дирихле. В результате параметры спиральной волны изменяются, но фронт волны сохраняет вогнутую форму ($t = 810-1009$). После возвращения на границу препятствия условий непроницаемости параметры спиральной волны эволюционируют к исходным значениям ($t = 1010-2509$). Если нулевые условия Дирихле устанавливаются на внешней границе с самого начала эксперимента, при $t = 0$, то показанный на рис.2 затравочный спиральный дублет вращается вокруг препятствия, не порождая эховолн и сохраняя выпуклую форму.

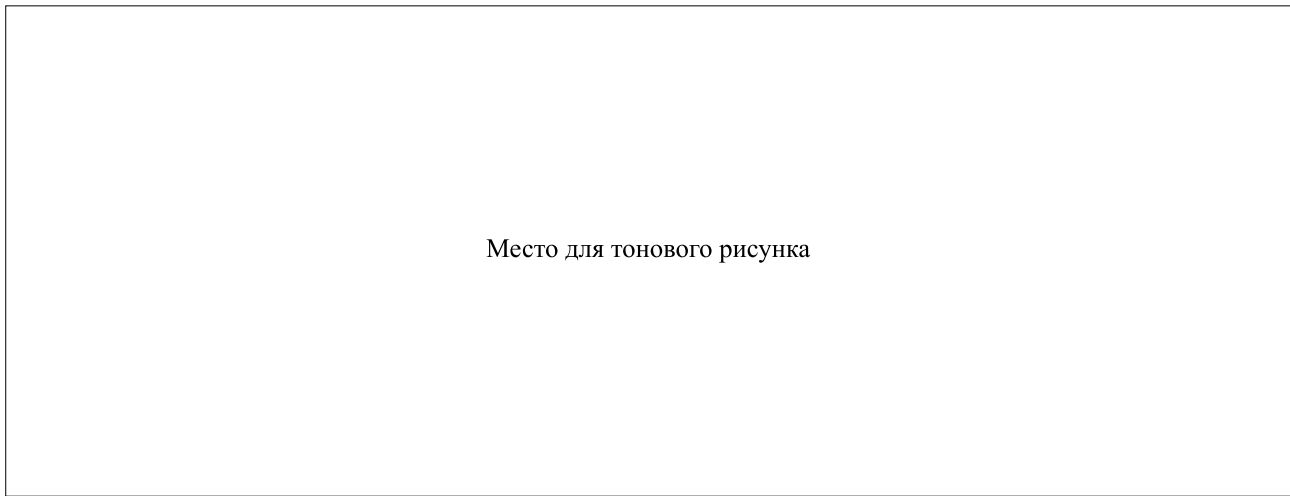
3. *Вогнутая форма фронта спиральной волны предопределяется способностью внешней границы среды поддерживать генерацию эховолн* (рис.4): замена в момент $t = 809$ условий непроницаемости на внешней границе нулевыми условиями Дирихле вызывает перестройку вогнутой спиральной волны в спиральную волну с выпуклым фронтом ($t = 820 - 1002$), причем эта перестройка обратима: после возвращения в момент $t = 1010$ на внешнюю границу условий непроницаемости вогнутость фронта волны восстанавливается ($t = 1050-2208$).

4. *Вогнутость переднего фронта спиральной волны в условиях солитоноподобного режима является*



Место для тонового рисунка

Рис.4. Связь механизма, поддерживающего вогнутость спиральной волны, с условиями на внешней границе среды. То же, что и на рис.3, но замена условий непроницаемости нулевыми условиями Дирихле осуществляется на внешней границе среды, а не на границе препятствия.



Место для тонового рисунка

Рис.5. Динамика формирования вогнутой трехрукавной спиральной волны

грубым свойством в том смысле, что оно присуще не только однорукавным, но и многорукавным спиральным волнам. В качестве иллюстрации на рис.5 представлена динамика формирования вогнутой трехрукавной спиральной волны. Радиус кругового препятствия $\rho = 5$; на границах препятствия и внешних границах препятствия поддерживаются условия непроницаемости.

Спиральная волна инициируется с помощью трех плоских автоволн по тому же сценарию, что и на рис.2. Как и в случае однорукавной волны, формирование волны с тремя вогнутыми рукавами протекает через стадию иррегулярного режима, обусловленного переотражениями эховолн, приходящих в среду от ее внешних границ.

С точки зрения интуиции, основанной на результатах Зельдовича и Курамото, положения, выделенные в п.п. 1–4 курсивом, представляются парадоксальными. Они кажутся необычными также и с позиций кинематической теории спиральных волн, согласно которой структура спиральной волны всегда детерминируется локальной ситуацией вблизи ее ядра, а не событиями на периферии ([11], глава 1, § 8). Но это означает лишь, что традиционная интуиция нуждается в реорганизации с помощью уточненной, но пока отсутствующей, теории.

P.S. Когда рукопись настоящего текста была уже в целом написана, мы получили репринты статьи [20], в которой найдены аналитические решения основного уравнения кинематической теории спиральных волн, соответствующие вогнутым спиралам. Однако статус этих решений по отношению к эффектам, рассмотренным в настоящей работе, для нас не ясен, так как кинематическая теория в ее нынешней форме не адаптирована к описанию солитоноподобного режима. Мы признательны Ю. Е. Елькину и В. Н. Бикташеву за предоставленные репринты.

Работа выполнена в рамках проектов # 99-01-00956 и # 02-01-00626 Российского фонда фундаментальных исследований.

1. Я. Б. Зельдович, *Структура и устойчивость стационарного ламинарного пламени при умеренно больших числах Рейнольдса*, Черноголовка, ИФХ, 1979, препринт; *Combustion and Flame* **40**, 225 (1981); В сб.: *Нелинейные волны / Распространение и взаимодействие*, М.: Наука, 1981.
2. A. C. Scott, *Rev. Mod. Phys.* **47**, 487 (1975).
3. В. С. Маркин, В. Ф. Пастушенко, Ю. Л. Чизмаджев, *УФН* **123**, 289 (1977).

4. В. А. Васильев, Ю. М. Романовский, В. Г. Яхно, *УФН* **128**, 625 (1979).
5. A. C. Scott, *Nonlinear Science: Emergence and Dynamics of Coherent Structures*, Oxford: Oxford University Press, 1999; *Neuroscience: A Mathematical Primer*, New York: Springer, 2002.
6. Y. Kuramoto, *Progr. Theor. Phys.* **63**, 1885 (1980); *Dynamics of Synergetic Systems (Springer Series in Synergetics, v. 6)*, Berlin: Springer, 1980, p. 134.
7. Н. Винер, А. Розенблют, *Кибернетический сборник*, вып. 3, М.: ИЛ, 1961, с. 3 (N. Wiener, A. Rosenblueth, *Arch. Inst. Cardiol. Mex.* **16**, 205 (1946)).
8. И. С. Балаховский, *Биофизика* **10**, 1063 (1965).
9. А. М. Жаботинский, А. Н. Заикин, *Колебательные процессы в биологических и химических системах*, т. 2, Пущино-на-Оке: Пущинский науч. центр, 1971, с. 279.
10. В. А. Давыдов, В. С. Зыков, А. С. Михайлов, П. К. Бражник, *Изв. вузов, сер. Радиофизика* **31**, 574 (1988).
11. А. Ю. Лоскутов, А. С. Михайлов, *Введение в синергетику*, М.: Наука, 1990.
12. В. А. Давыдов, В. С. Зыков, А. С. Михайлов, *УФН* **161**, 45 (1991).
13. A. S. Mikhailov, V. A. Davydov, and V. S. Zykov, *Physica* **D70**, 1 (1994).
14. О. А. Морнев, О. В. Асланиди, Л. М. Чайлахян, *Доклады Академии Наук* **353**, 682 (1997).
15. O. A. Mornev, O. V. Aslanidi, and I. M. Tsyganov, *Macromol. Symp.* **160**, 115 (2000).
16. V. K. Vanag and I. R. Epstein, *Science* **294**, 835 (2001).
17. О. А. Морнев, О. В. Асланиди, Р. Р. Алиев, Л. М. Чайлахян, *Доклады Академии Наук* **347**, 123 (1996).
18. О. В. Асланиди, О. А. Морнев, *Письма в ЖЭТФ* **65**, 553 (1997); *Математическое моделирование* **11**, 3 (1999).
19. O. V. Aslanidi and O. A. Mornev, *J. Biol. Phys.* **25**, 149 (1999).
20. Yu. E. Elkin, V. N. Biktashev, and A. V. Holden, *Chaos, Solitons and Fractals* **14**, 385 (2002).