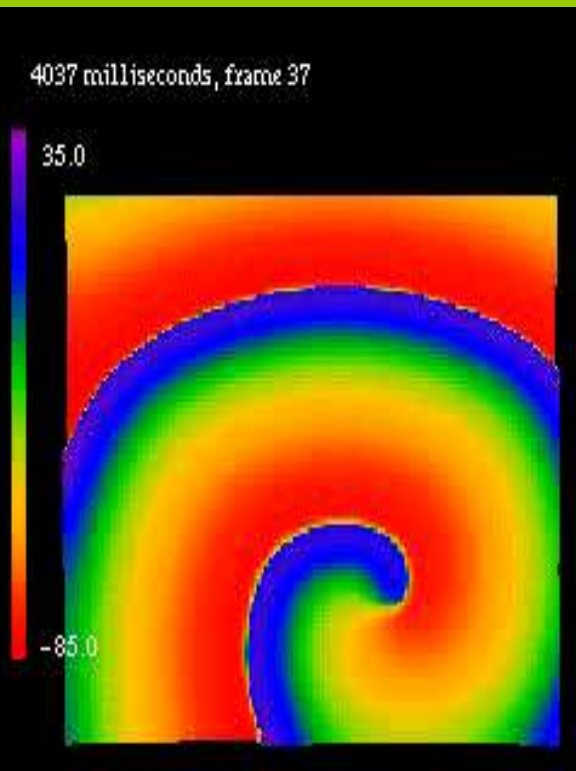


РАСПРОСТРАНЕНИЕ ФРОНТОВ, ИМПУЛЬСОВ И ВОЛН



**АВТОВОЛНОВЫЕ
ПРОЦЕССЫ И СЕРДЕЧНЫЕ
АРИТМИИ**

Пространственно-
временное
поведение в
моделях
популяционной
динамики



Классические работы

- А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский, Н.С. Пискунов “Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме” . Бюллетень МГУ, Серия А, Математика и механика, 1937, т.1;



R.A.Fisher. The wave of advance of advantageous genes. Ann Eugenics. 1937, v 191, pp 295-298

Андрей Николаевич Колмогоров



1903-1987

Человечество всегда мне представлялось в виде множества блуждающих в тумане огоньков, которые лишь смутно чувствуют сияние, рассеиваемое всеми другими, но связаны сетью ясных огненных нитей, каждый в одном, двух, трех... направлениях. И возникновение таких прорывов через туман к другому огоньку вполне разумно называть "ЧУДОМ".

Андрей Николаевич Колмогоров занимает уникальное место в современной математике, и в мировой науке в целом. По широте и разнообразию своих научных занятий он напоминает классиков естествознания прошлых веков

Ива́н Гео́ргиевич Петро́вский

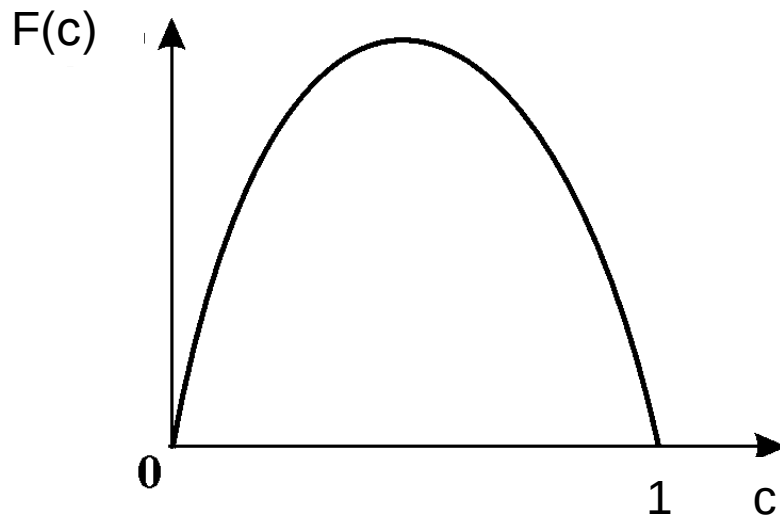
1901-1973



выдающийся советский математик и деятель отечественного образования. С 1951 по 1973 гг. — ректор Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова

Модель распространения волны – Колмогорова-Петровского-Пискунова- Фишера

Функция правой
части

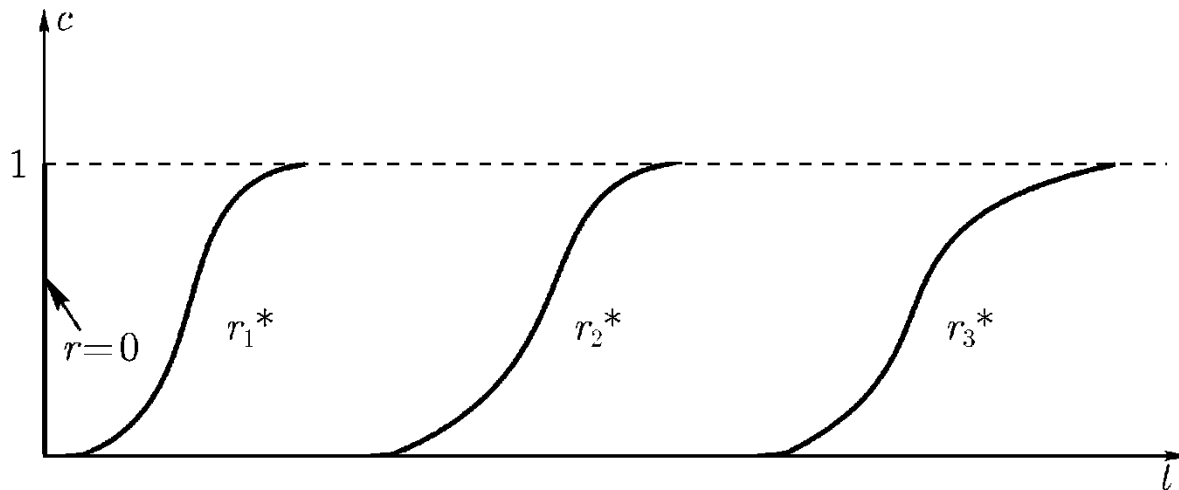


$$\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + f(C)$$

Модель распространения
доминирующего вида

Вид функции $C(t)$ в зависимости от времени
в фиксированных точках пространства r^* .

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



Продолжительность лаг-периода функции $C(t)$ зависит от координаты r^* . Как только благодаря диффузии малые, но конечные концентрации достигли точки r^* , здесь начинается бурный рост C до значений, близких к единице, в соответствии с функцией $f(C)$.

Профиль распространяющейся волны в разные моменты времени

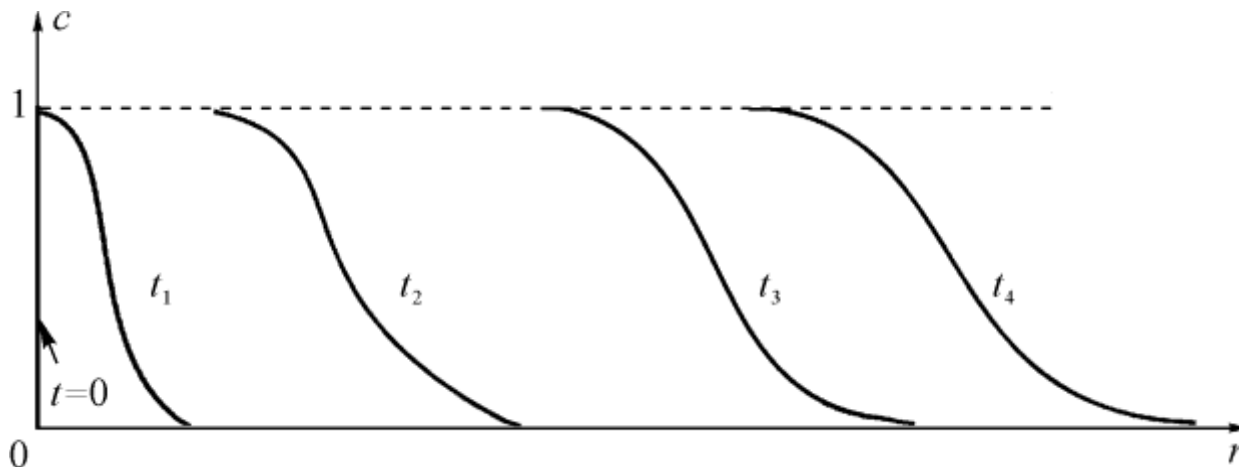
Уравнение может
иметь решение в виде
волны

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

Предельная скорость
распространения
фронта волны

$$\lambda_0 = 2\sqrt{D \cdot f'(0)}$$

Концентрации на фронте волны могут распространяться быстрее, чем в ходе диффузии



Автоволновое решение $\frac{\partial c}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + f(C)$

- Предельная форма кривой плотности дается решением уравнения:

$$D \frac{d^2 V}{dz^2} + \lambda_0 \frac{dV}{dz} + f(V) = 0,$$

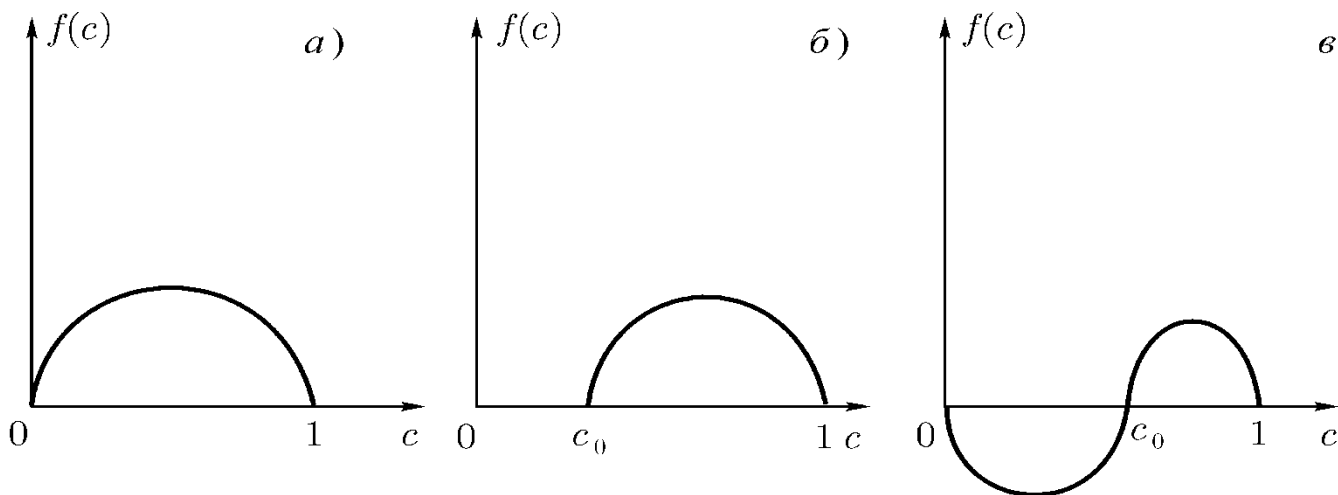
- обращающимся в нуль при $Z = +\infty$ и в единицу при $Z = -\infty$.
- Такое решение $V(Z)$ всегда существует и единственно, с точностью до преобразования, не меняющего форму кривой.
- Уравнение может быть получено, если искать решение уравнения распространения волны в форме:
- $C(t, r) \approx V(r - \lambda t)$ – автоволновая переменная

Модель распространения волны – Колмогорова-Петровского-Пискунова- Фишера

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

Функции правой
части

Модель распространения
доминирующего вида



М.Фрейдлин, 1979



Ambrosia artemisiifolia L.

XIX век – Европа

в 1910^x – Юг России

в 1940^x – взрыв инвазии

с 1980^x – нынешний период



Zygogramma suturalis F.

1978 – Ставропольский край

1984 – Северный Кавказ

1989 – Палеарктика



Д.б.н. О.В. Ковалев

(ЗИН РАН, С-Петербург)

Автор биометода
подавления амброзии
полыннолистной

Амброзия - амброзиевый листоед



Растение до 180-200 см в длину
Распространяется
только семенами
(даже восковой
спелости)



- Амброзия полынолистная (*Ambrosia artemisiifolia*) была завезена в Россию в сороковые годы 20 века во время Великой Отечественной Войны вместе с американскими продовольственными поставками зерна. «Чужой» для России вид быстро распространился по огромным территориям Европейской части СССР, в Закавказье, Казахстане, Приморском крае. Амброзия заглушает посевы культурных растений, не имеет в Европе и Азии естественных вредителей, не поедается большинством теплокровных животных, пыльца амброзии вызывает массовую аллергию у людей в летнее время.

Засоренность агроценозов в конце 1970-х

Кабачковое поле (Ставропольский край, фото О.В.Ковалёва)
Плотность семян амброзии в почве – до 24000 шт. на кв.м.



Распространение амброзиевого листоеда

- Полосатый жук – амброзиевый листоед (*Zygogramma suturalis*), является естественным вредителем амброзии в Америке.

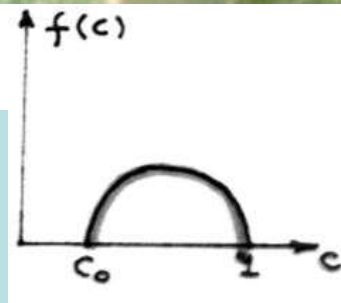
Первый выпуск в 1978 г. в
Ставропольском крае.

В 1983 г. – до 5 тыс. особей на 1 кв.м



Популяционная волна

Начиная с третьего поколения жука границы разрастающейся популяции можно было определить по зонам высокой плотности листоеда. Эти зоны представляли собой неправильной формы круги, причем положение зон высокой плотности в течение сезона оставалось фиксированным и изменялось лишь в следующем сезоне



Начиная с седьмого поколения была зарегистрирована уединенная популяционная волна, движущаяся с постоянной скоростью без изменения формы. В узкой полосе регистрировалась чрезвычайно высокая плотность насекомых – до 5 тыс. на 1 кв. м. В тылу волны амброзия оказывается полностью уничтоженной, движение напоминало распространение степного пожара. Скорость движения волны составляла 3 м/сут. Формирование волны происходило на всей территории ареала вредителя по мере достижения критической численности в местах колонизации.

Модель распространения амброзиевого листоеда

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D\Delta n + \nabla(B\nabla p) + f(n)$$

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -An,$$

Направленное
движение

$$f(n) = \frac{E_n}{n_0} (n^2 - En).$$

$$\Delta = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$$

$$\nabla = \frac{\partial}{\partial x} + \frac{\partial}{\partial y}$$

Отличие от химических систем

n - численность жуков

$f(n)$ – изменение численности жуков за счет рождения и смертности.

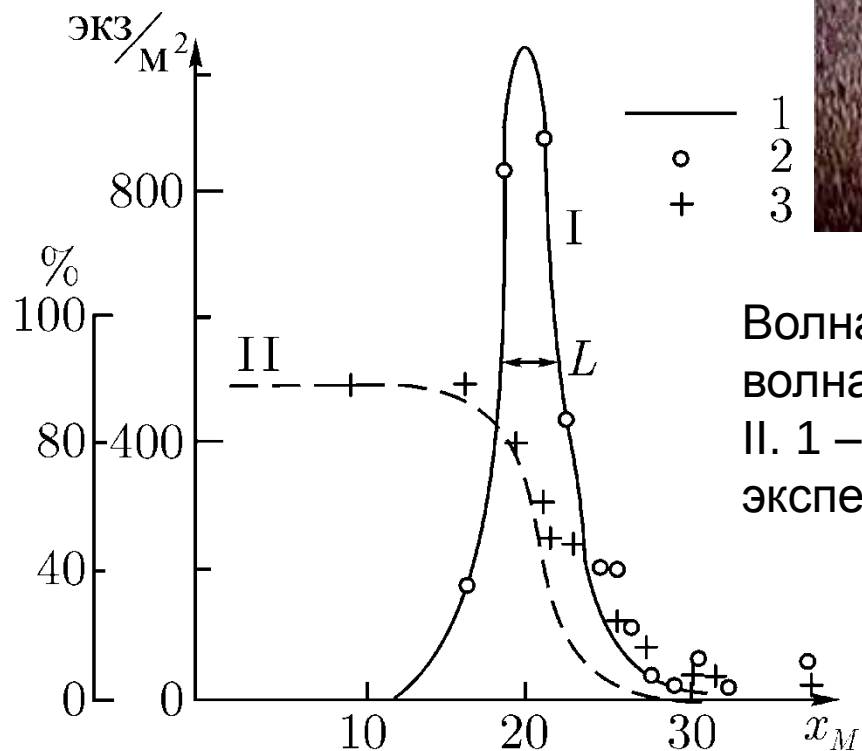
B – коэффициент эффективности поиска пищи, $p(r, t)$ – плотность амброзии.

A – количество корма, поедаемое одной особью в сутки

Ковалев О.В. и Вечерин В.В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae). *Энтомол. обозрение* **65**(1): 21-38, 1986

Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г. Физическое и математическое моделирование экосистем. 1992

Популяционная волна амброзиевого листоеда



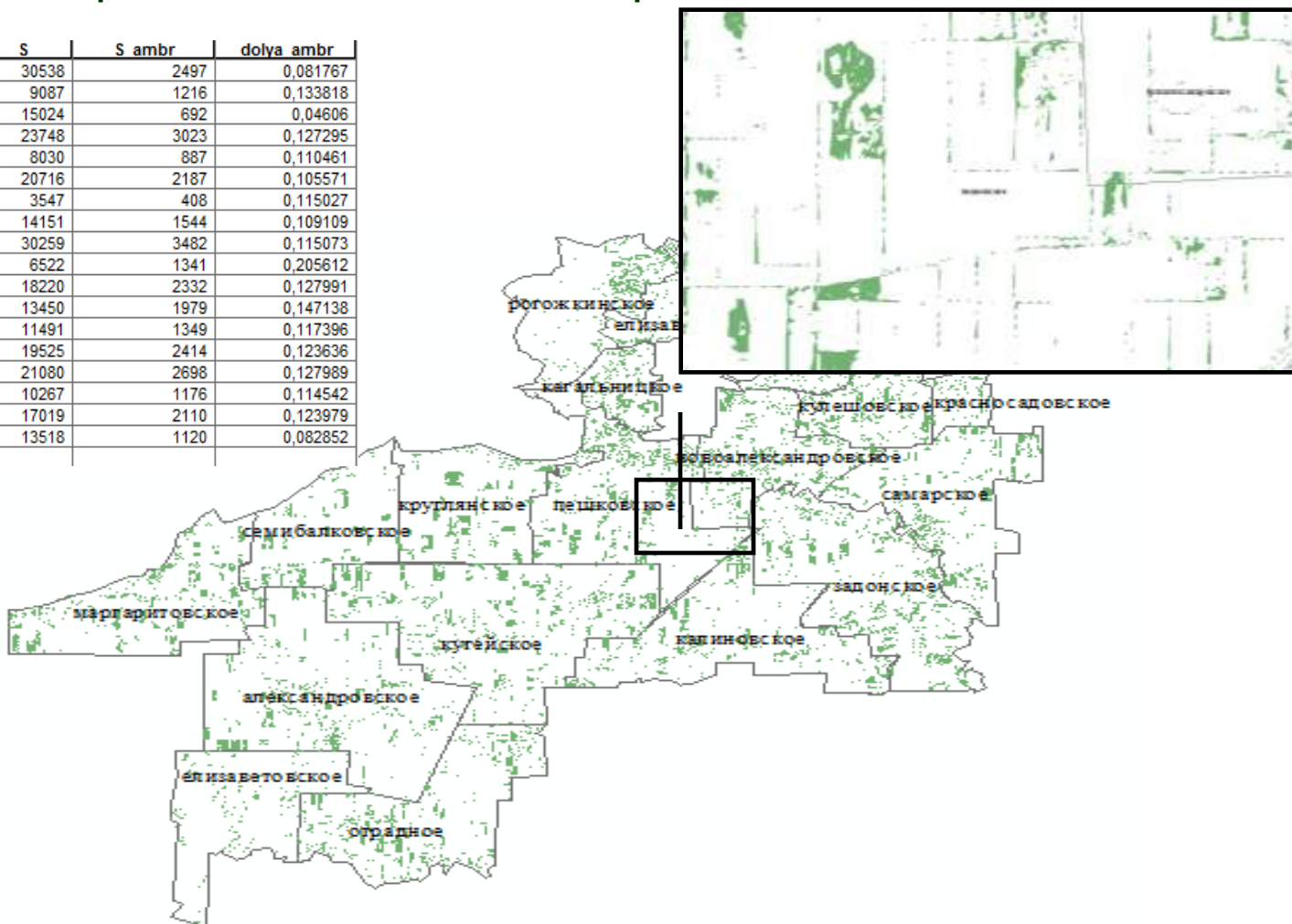
Волна амброзиевого листоеда, кривая I, и волна пораженности амброзии (%), кривая II. 1 – расчет по модели, 2,3 – данные экспериментальных наблюдений

Алексеев В.В., Крышев И.И., Сазыкина Т.Г.
Физическое и математическое моделирование экосистем, 1992

Распространение амброзии в 2010-х гг.

Оценка засоренности фитоценозов Азовского района Ростовской области

	FID	Shape *	name	S	S ambr	dolya ambr
▶	14	Polygon	александровское	30538	2497	0,081767
	2	Polygon	елизаветинское	9087	1216	0,133818
	13	Polygon	елизаветовское	15024	692	0,04606
	6	Polygon	задонское	23748	3023	0,127295
	17	Polygon	кагальницкое	8030	887	0,110461
	7	Polygon	калиновское	20716	2187	0,105571
	1	Polygon	красносадовское	3547	408	0,115027
	10	Polygon	круглянское	14151	1544	0,109109
	12	Polygon	кугейское	30259	3482	0,115073
	4	Polygon	кулешовское	6522	1341	0,205612
	11	Polygon	маргаритовское	18220	2332	0,127991
	8	Polygon	новоалександровское	13450	1979	0,147138
	0	Polygon	обильненское	11491	1349	0,117396
	15	Polygon	отрадное	19525	2414	0,123636
	9	Polygon	пешковское	21080	2698	0,127989
	3	Polygon	рогожкинское	10267	1176	0,114542
	5	Polygon	самарское	17019	2110	0,123979
	16	Polygon	семибалковское	13518	1120	0,082852



Плотность семян амброзии в почве – от 24 до 127 шт. на кв.м.

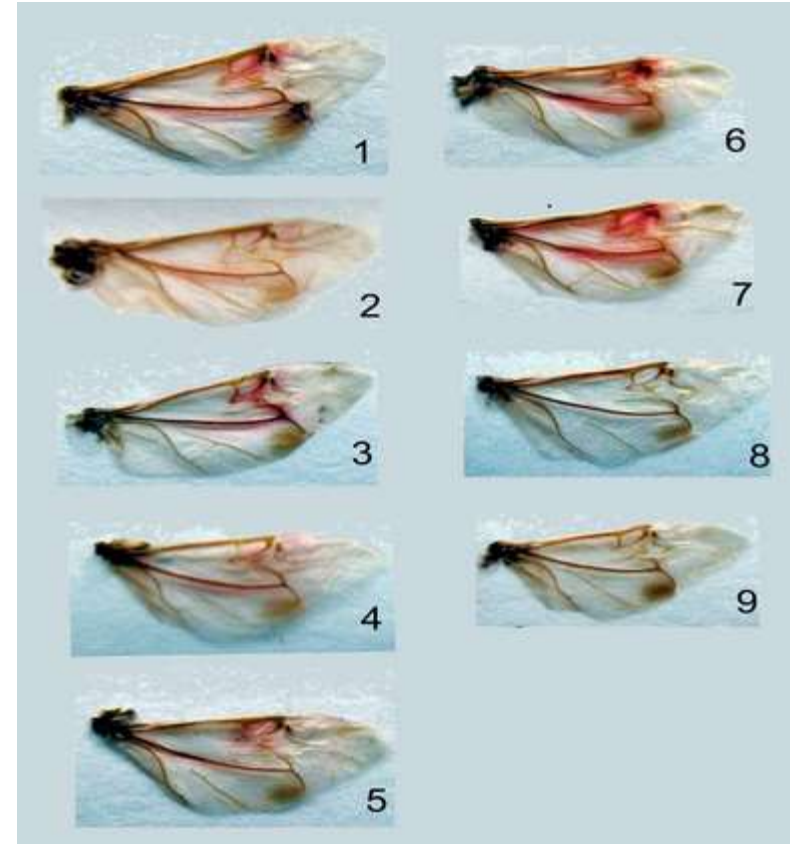
(Ковалев и др. 2013, 2014; Ковалев, Тютюнов 2014; Архипова и др. 2014)

Полет листоеда

- Быстрое (в течение 5-6 поколений) развитие способности к полёту



Летающий подвид *Zygogramma suturalis volatus* Kovalev (Ковалев 1989; Kovalev 2004)



Изменения аксиллярного аппарата, включающие развитие мышц и аксиллярных склеритов (Ковалев 1989; Бродский 1989; Kovalev 2004; Арзанов 2012)

Требования к модели



- Явное описание пространственной динамики
- Рассмотрение как случайных (диффузионных), так и направленных потоков популяционной плотности, стимулируемых неоднородностью пищевого ресурса
- Учет пространственной неоднородности путем выделения непригодных для развития растений участков
- Возможность отслеживания изменений генетической структуры популяции фитофага
- Учет эффекта Олли (Allee 1931; Stephens, Sutherland 1999) в популяции фитофага
- Универсальность, применимость к подобным системам

Объединение модели пространственного поведения хищника (Говорухин и др. 2000; Arditi et al. 2001; Тютюнов и др. 2002, 2009; Sapoukhina et al. 2003) с демо-генетическими уравнениями В.А. Костицына (Kostitzin 1936, 1937, 1938, 1938a)

Эффект Олли (Allee effect)



- Закономерность, согласно которой, объединение биологических особей в группы (агрегация), с одной стороны, усиливает конкуренцию между группами за пищевые ресурсы и жизненное пространство, но с другой стороны - увеличивает способность выживания группы особей в целом.
- При этом как перенаселённость, так недонаселённость – препятствующая агрегации, могут служить лимитирующими факторами развития.
- В англоязычных источниках эту закономерность обычно называют «Allee effect» по имени американского зоолога, Warder Allee [1885-1955], описавшего ее в 1931 году.

Пространственная демо-генетическая модель

$$\frac{\partial R}{\partial t} = R(r_R(\mathbf{x}) - c_R R - c_{RP} P) - (N_{ff} + N_{fw} + N_{ww}) \cdot \frac{aR}{1 + ahR} + \delta_R \Delta R$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = P(r_P(\mathbf{x}) - c_P R - c_{PR} P) + \delta_P \Delta P$$

$$\frac{\partial N_{ff}}{\partial t} = \frac{aR}{1 + ahR} \cdot \frac{1}{N + A} \cdot f_{ff}(N_{ff}, N_{fw}, N_{ww}) - \mu_{ff} N_{ff} - \operatorname{div}(N_{ff} \nabla S_{ff}) + \delta_{ff} \Delta N_{ff}$$

$$\frac{\partial N_{fw}}{\partial t} = \frac{aR}{1 + ahR} \cdot \frac{1}{N + A} \cdot f_{fw}(N_{ff}, N_{fw}, N_{ww}) - \mu_{fw} N_{fw} - \operatorname{div}(N_{fw} \nabla S_{fw}) + \delta_{fw} \Delta N_{fw}$$

$$\frac{\partial N_{ww}}{\partial t} = \frac{aR}{1 + ahR} \cdot \frac{1}{N + A} \cdot f_{ww}(N_{ff}, N_{fw}, N_{ww}) - \mu_{ww} N_{ww} - \operatorname{div}(N_{ww} \nabla S_{ww}) + \delta_{ww} \Delta N_{ww}$$

$$\frac{\partial S_{ff}}{\partial t} = \kappa_{ff} R - \eta_{ff} S_{ff} + \delta_{Sff} \Delta S_{ff}$$

$$\frac{\partial S_{fw}}{\partial t} = \kappa_{fw} R - \eta_{fw} S_{fw} + \delta_{Sfw} \Delta S_{fw}$$

$$\frac{\partial S_{ww}}{\partial t} = \kappa_{ww} R - \eta_{ww} S_{ww} + \delta_{Sww} \Delta S_{ww}$$

$$f_{ff}(N_{ff}, N_{fw}, N_{ww}) = e_{ffff} N_{ff}^2 + e_{fffw} N_{ff} N_{fw} + e_{ffww} N_{ff}^2 / 4$$

$$f_{fw}(N_{ff}, N_{fw}, N_{ww}) = e_{fffw} N_{ff} N_{fw} + e_{ffww} N_{ff}^2 / 2 + 2e_{ffww} N_{ff} N_{ww} + e_{fwfw} N_{fw} N_{ww}$$

$$f_{ww}(N_{ff}, N_{fw}, N_{ww}) = e_{wwww} N_{ww}^2 + e_{wwfw} N_{fw} N_{ww} + e_{ffww} N_{ff}^2 / 4$$

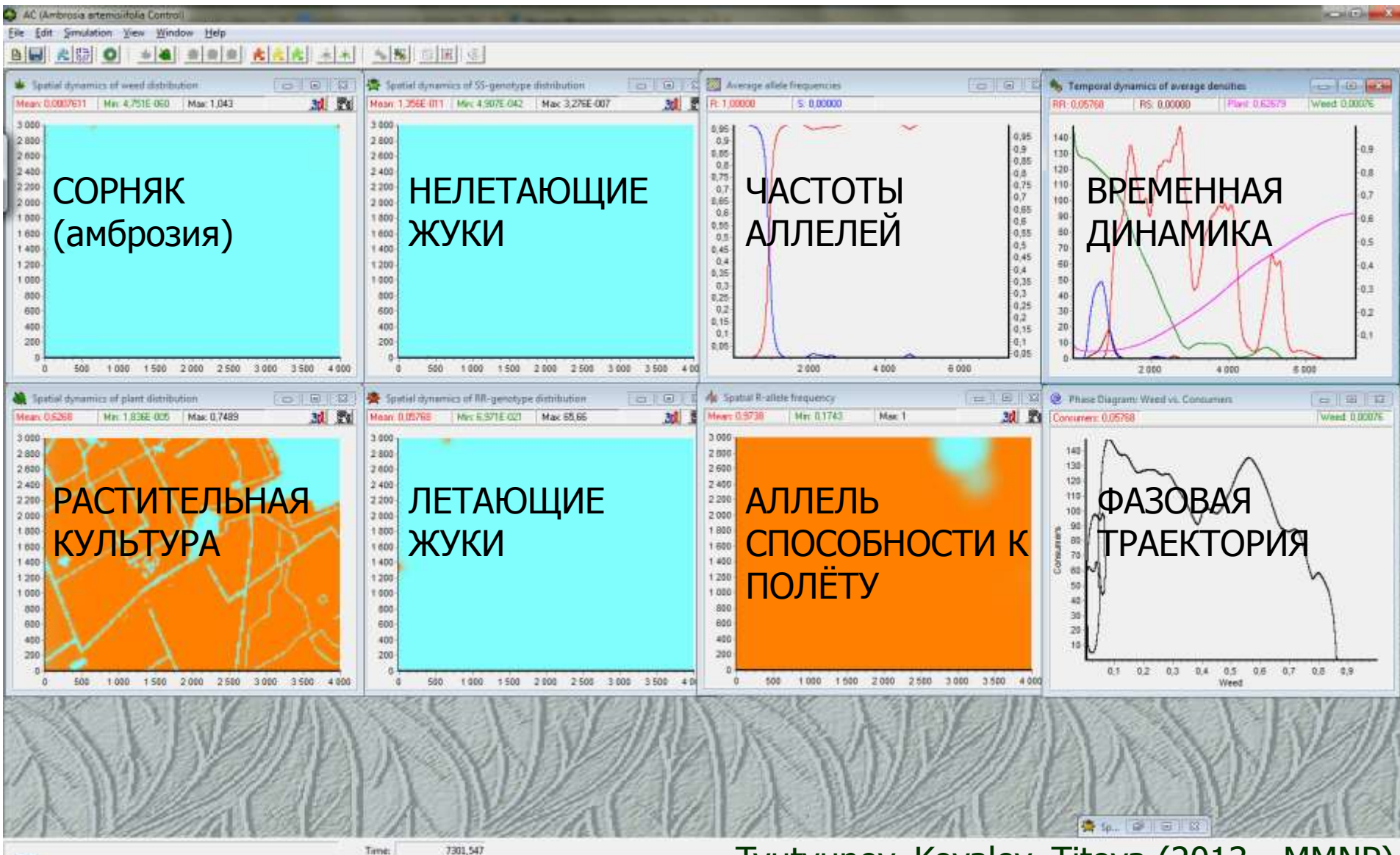
аллель способности к полёту – f
аллель неспособность к полёту – w

$$N = N_{ff} + N_{fw} + N_{ww}$$



В.А. Костицын

Вычислительный эксперимент



Волна погони и бегства

$$\begin{aligned}\frac{\partial x_1}{\partial t} &= c_1 x_1 - a_{12} x_1 x_2 + D_1 \frac{\partial^2 x_1}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial x_2}{\partial t} &= a_{21} x_1 x_2 - c_2 x_2 + D_2 \frac{\partial^2 x_2}{\partial r^2}.\end{aligned}$$

$$D_1=0$$

малая подвижность жертв

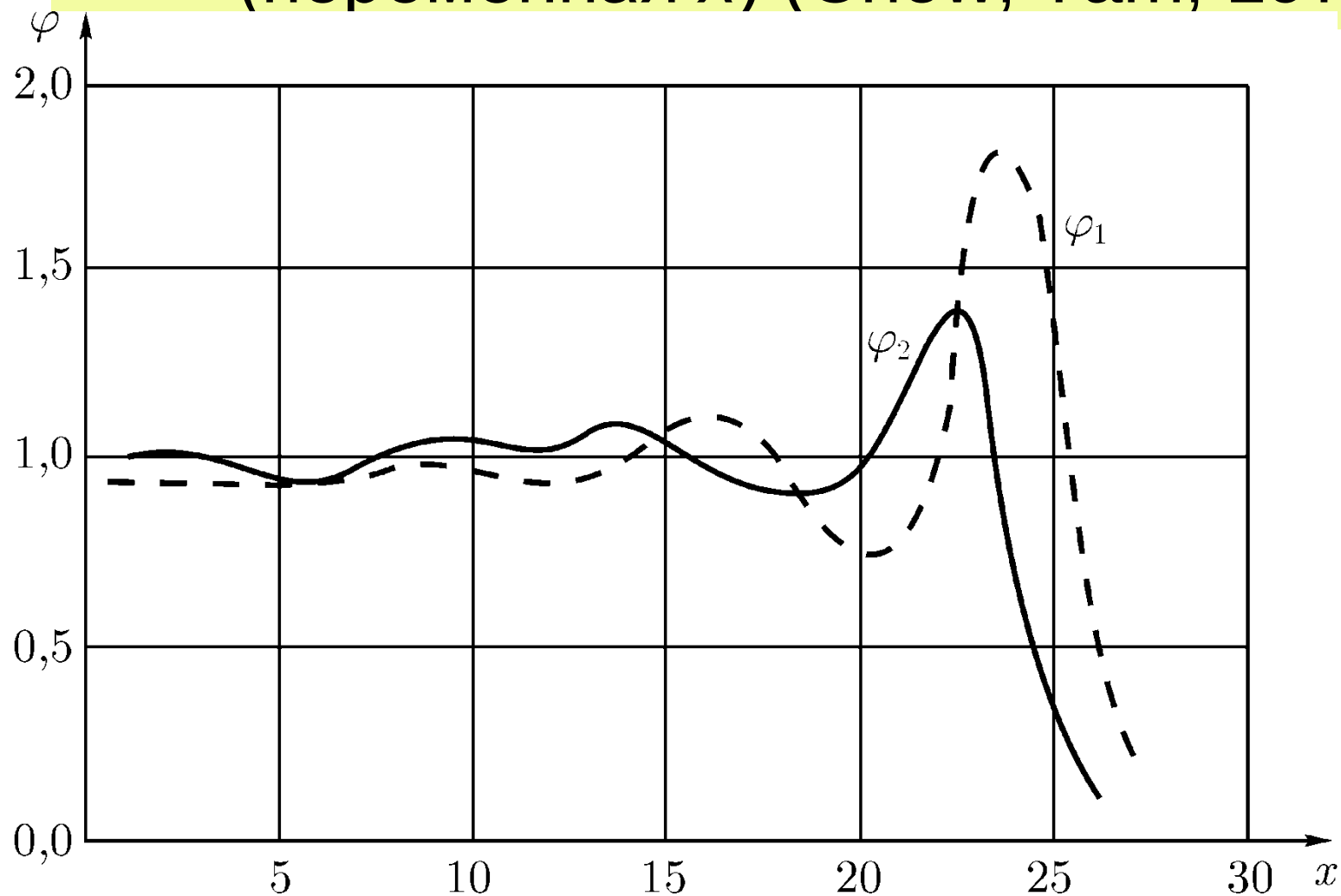
Новые переменные

$$\varphi_1 = \frac{-c_2 x_1}{a_{21}}, \quad \varphi_1 = \frac{c_1 x_2}{a_{12}},$$

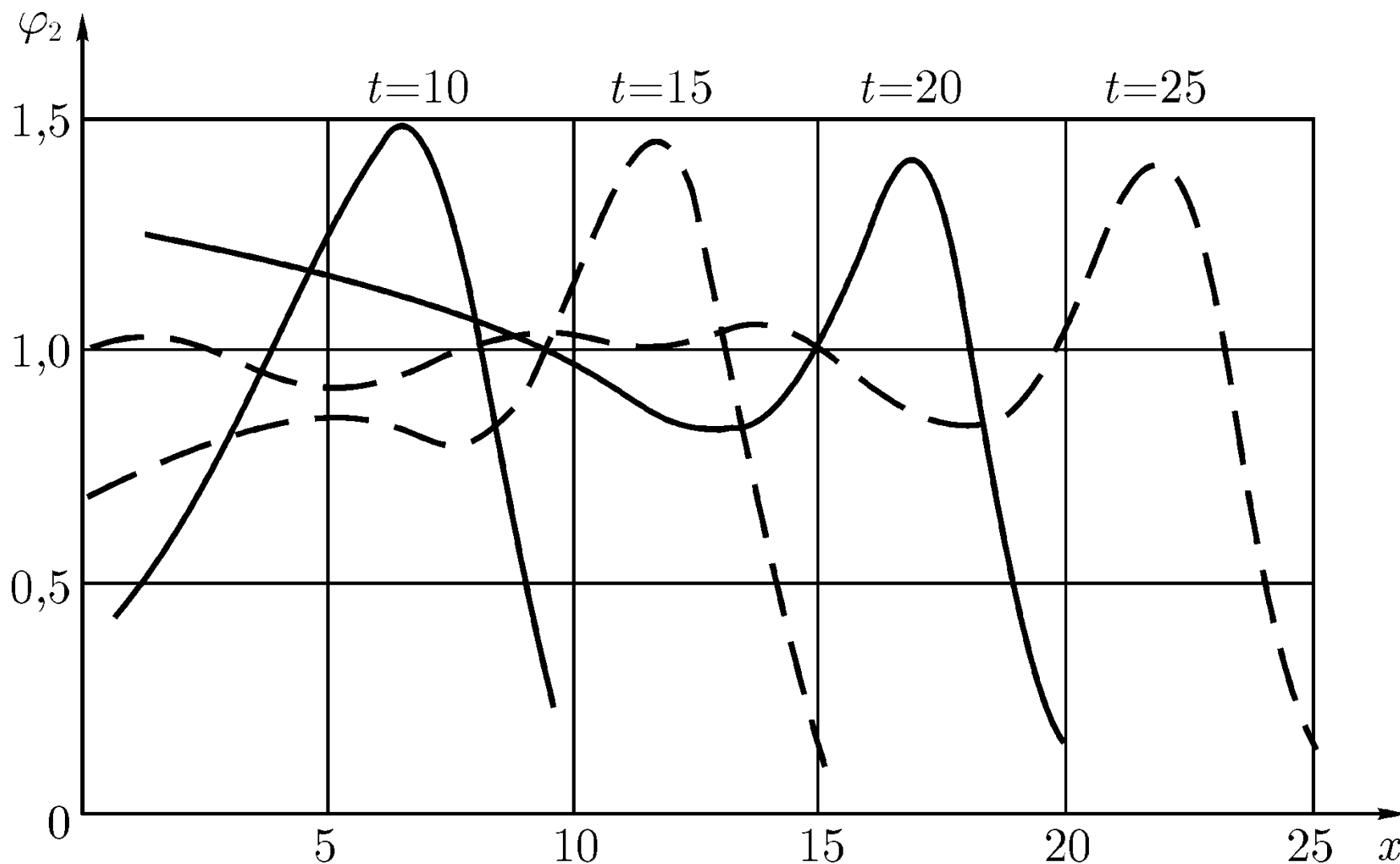
$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial t} = c_1 \varphi_1 (1 - \varphi_2),$$

$$\frac{\partial \varphi_2}{\partial t} = D_2 \frac{\partial^2 \varphi_2}{\partial r^2} + c_2 \varphi_2 (\varphi_1 - 1).$$

Распределение плотности популяции хищников и жертв в пространстве (переменная x) (Chow, Tam, 1976)



Распределение плотности популяции хищников в пространстве (x) в различные моменты времени в случае малой подвижности жертв – волна погони





Мáлхов Хорст
(Malchow Horst) –
немецкий ученый,
профессор,
университета
Оснабрюкке. Декан
факультета
сложных систем

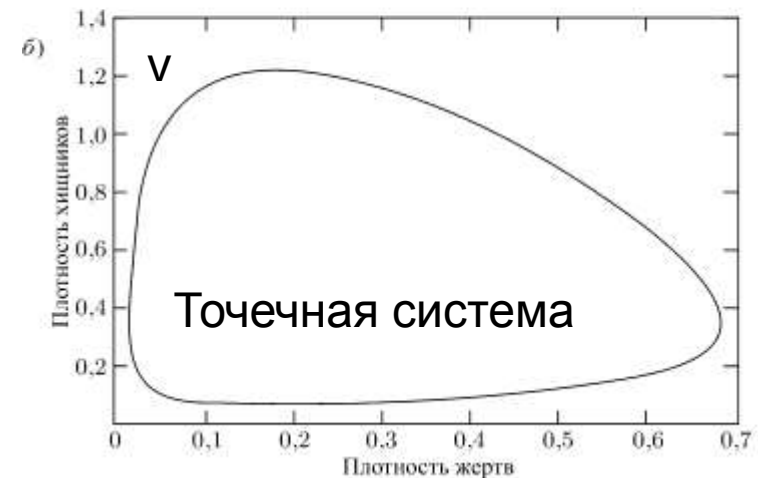
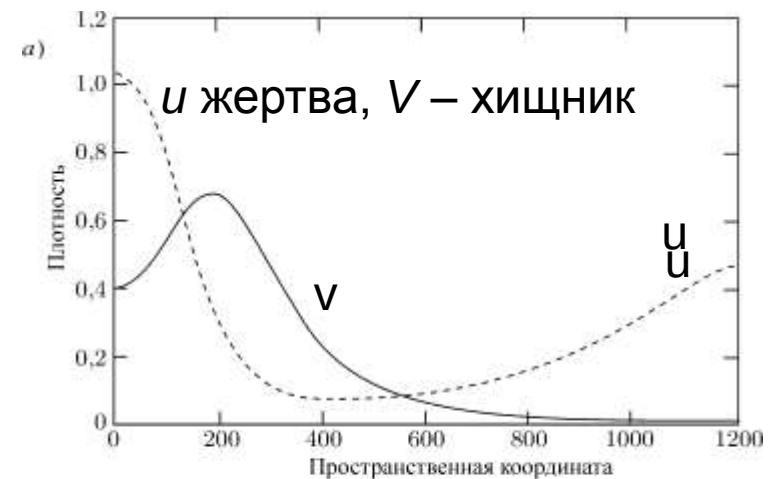
Колебания и пространственный хаос

Подвижности видов
(коэффициенты диффузии)
одинаковы (не Тьюринг)

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + u(1-u) - \frac{u}{u+H}v,$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} + k \frac{u}{u+H}v - mv,$$

Зададим малые возмущения



u

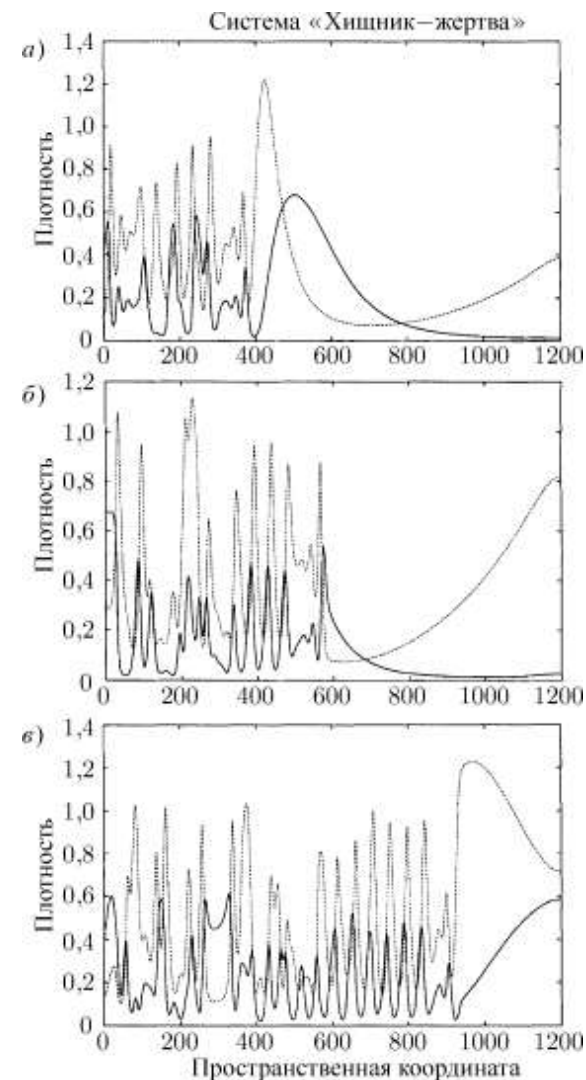
Малые возмущения динамической системы в пространстве дают динамический хаос

$$u(x, t) = u_3,$$

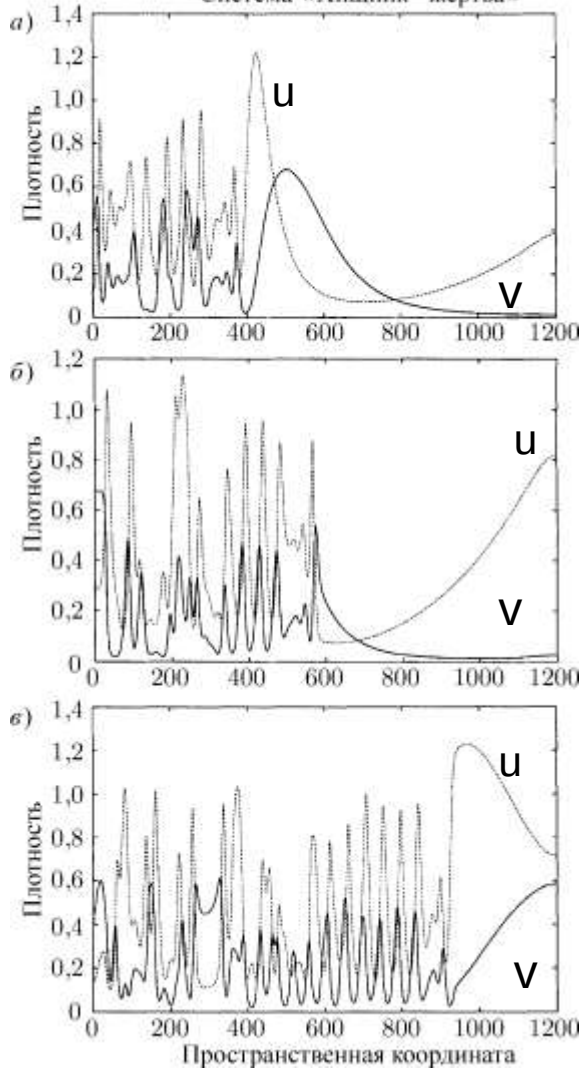
$$v(x, 0) = v_3 + [\varepsilon(x - x_0) + \delta].$$

$$\delta = 0,01, \varepsilon = 0,0004, x_0 = 0$$

$$a - t = 500, б - t = 1000, в - t = 2000$$



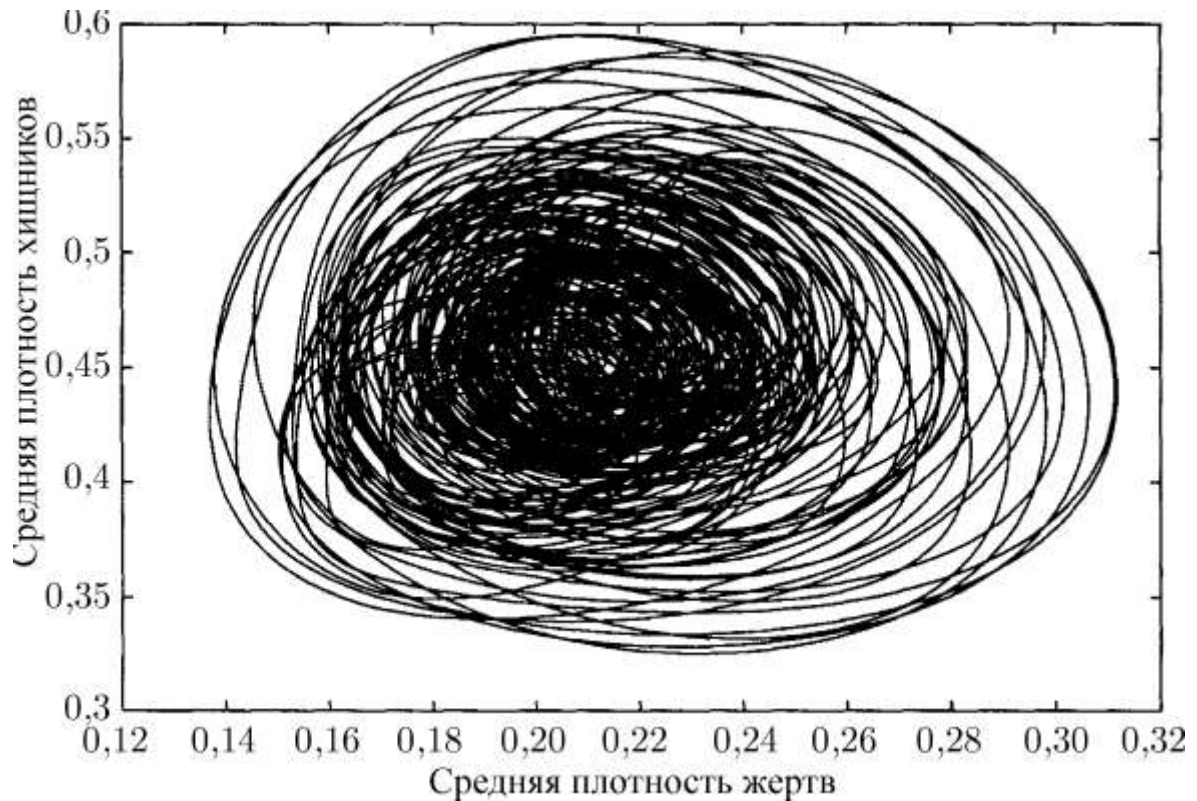
Petrovskii S.V. and Malchow H. A minimal model of pattern formation in prey-predator system. *Math. Comput. Modelling* **29**: 49-63, 1999



а – $t=500$, б – $t=1000$,
в – $t=2000$

Пространственный хаос

Фазовый портрет в точке $x=480$ после того, как хаотическое поведение охватило весь ареал



В распределенной системе процессы переноса приводят к хаотизации поведения всей системы

Пятна плотности взаимодействующих популяций

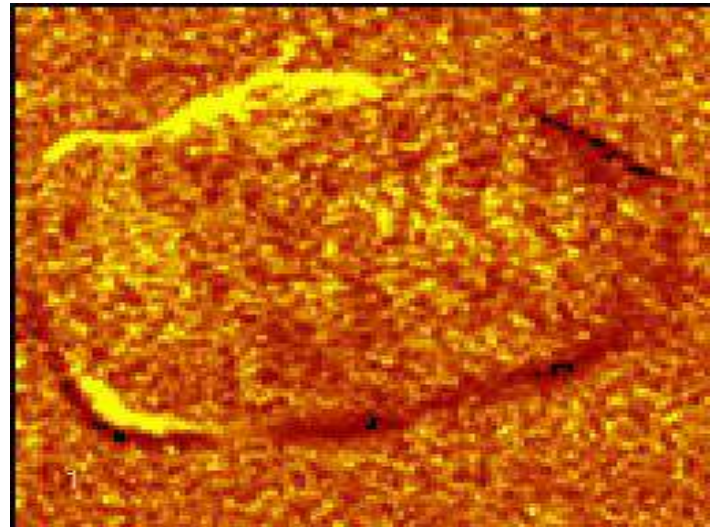


- Хищник реагирует на неоднородность распределения жертв, изменяя скорость своего движения в направлении градиента их плотности, происходит агрегация популяции хищника. Достигнув точки максимальной плотности жертв, хищник замедляет свое движение, так как его ускорение меняет направление на противоположное. Агрегация хищников приводит к локальному вымиранию жертв.
- В пятнах с низкой плотностью хищников образуются локальные убежища, где происходит рост популяции жертв, и хищник устремляется в направлении вновь образовавшихся скоплений

Распространение нервного импульса и активность сердца



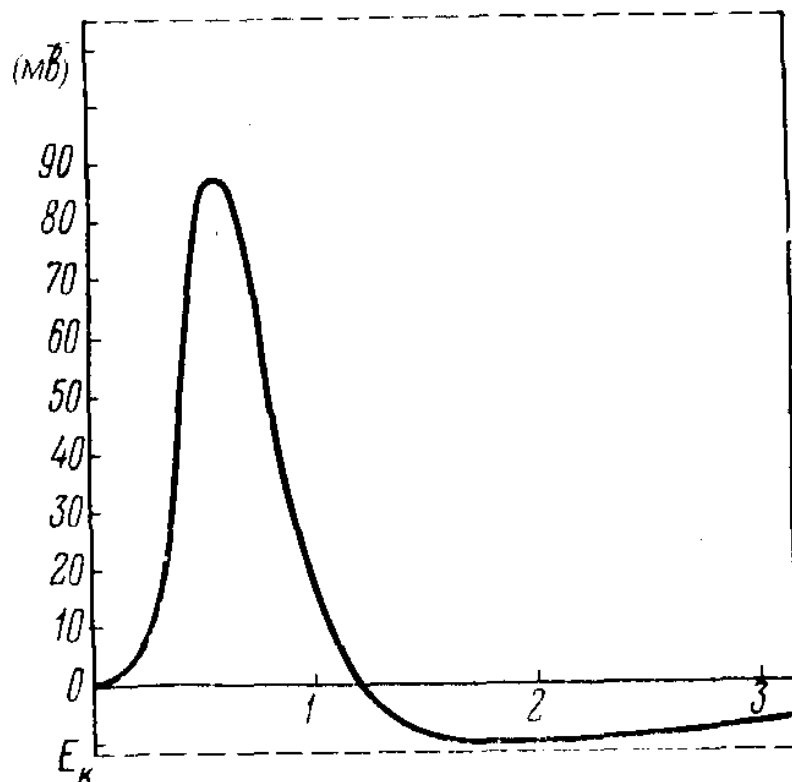
Аксон 9-дневной мыши



Потенциалы в сердце

Задача распространения нервного импульса.

В ответ на ступенчатое изменение напряжения вдоль мембраны проходит одиночный нервный импульс— потенциал действия, который длится примерно 1 мс и распространяется со скоростью от 1 до 100 м/с.



Форма нервного импульса во времени. Потенциал отсчитывается от уровня потенциала покоя. По оси x — время в мс.



A.L.Hodgkin

Модель Ходжкина-Хаксли

Hodgkin A.L., Huxley A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // *J. Physiol.* (London), 1952, v.117, p. 500-544.

$$I(t) = C \frac{dV}{dt} + I_i, \quad I_i = I_{Na} + I_K + I_L.$$

$$\frac{a}{2R} \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = C \frac{\partial V}{\partial t} + (V - E_K) \bar{g}_K n^4 + (V - E_{Na}) \bar{g}_{Na} m^3 h + (V - E_0) \bar{g}_0,$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n (1 - n) - \beta_n n,$$

Калиевый ток

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m (1 - m) - \beta_m m,$$

Натриевый ток

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h (1 - h) - \beta_h h,$$

Другие ионы



A.F.Huxley

Модель Фитцхью-Нагумо

Fitzhugh R. Impulses and physiological states in theoretical model of nerve membrane // *Biophys. J.*, 1961, v.1, p. 445-466.

Nagumo J.S., Arimoto S., Yoshizawa S. An active pulse transmission line simulating nerve axon // *Proc. IRE*, 1962, v. 50, p. 2061-2071.



Ричард ФитцХью
(FitzHugh Richard,
1922-2007)

Мембранный потенциал

Остальные переменные

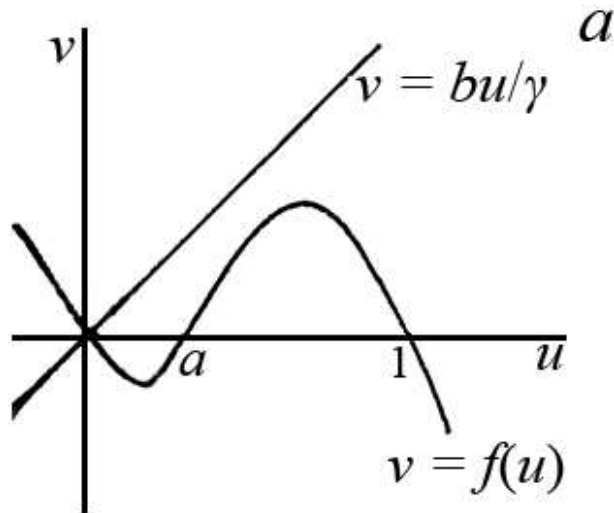
$$\frac{du}{dt} = f(u) - v + I_a, \quad \frac{dv}{dt} = bu - \gamma v,$$

$$f(u) = u(a - u)(u - 1).$$

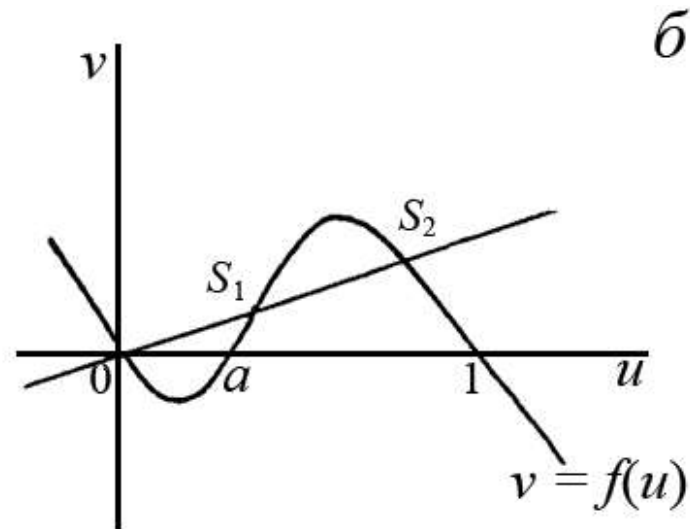
Главные ИЗОКЛИНЫ

$$\frac{du}{dt} = f(u) - v + I_a, \quad \frac{dv}{dt} = bu - \gamma v,$$

$$f(u) = u(a - u)(u - 1).$$



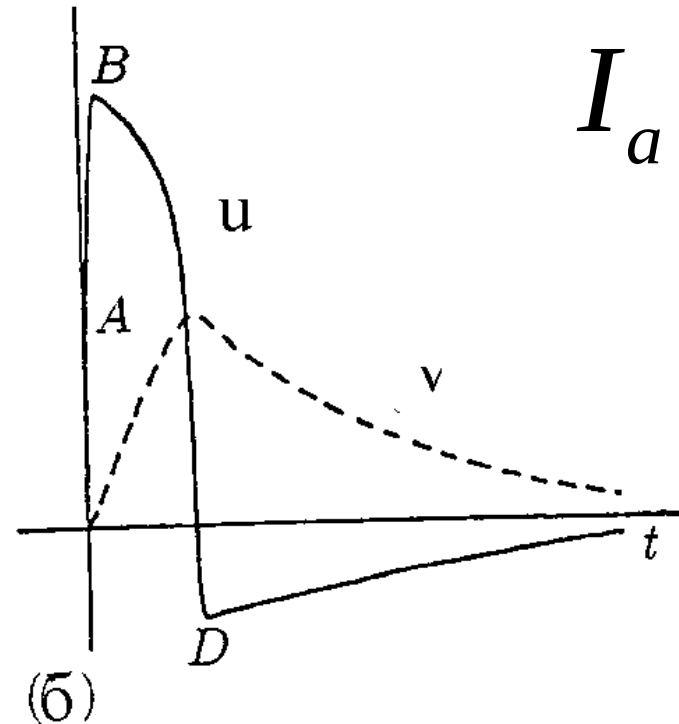
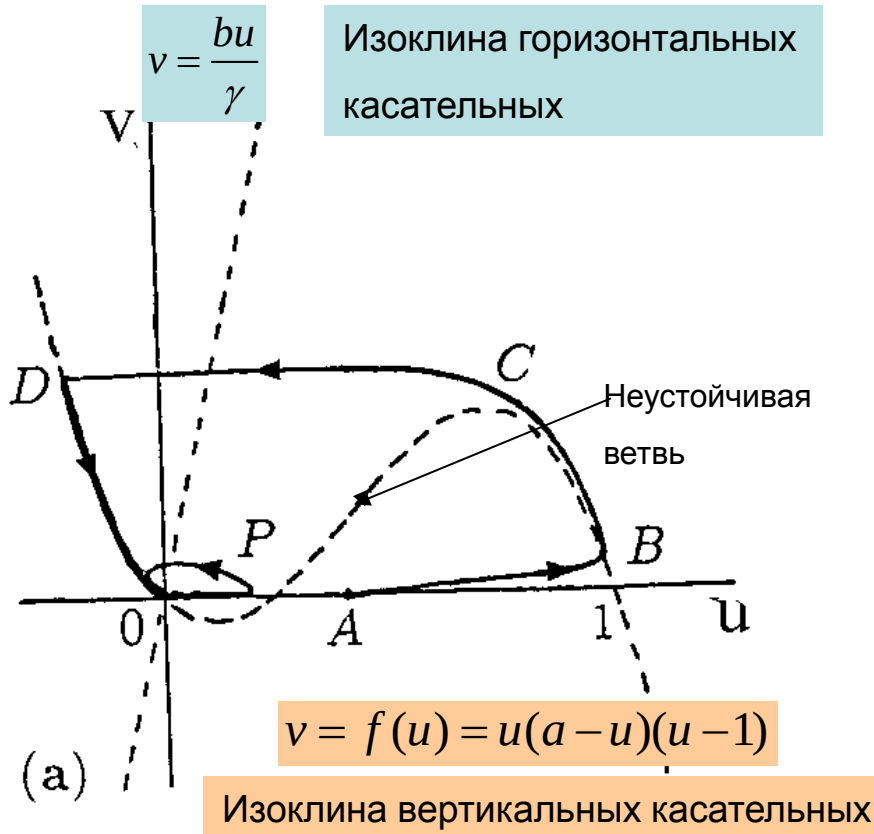
Возбудимый элемент



триггер

Расположение главных изоклин системы в случае $I_a = 0$ на фазовой плоскости u, v для разных значений отношения b/γ . a – одно устойчивое стационарное состояние $(0, 0)$, $б$ – два устойчивых стационарных состояния $(0, 0)$ и S_2 и одно неустойчивое – седло S_1

Возбудимый элемент



Кинетика

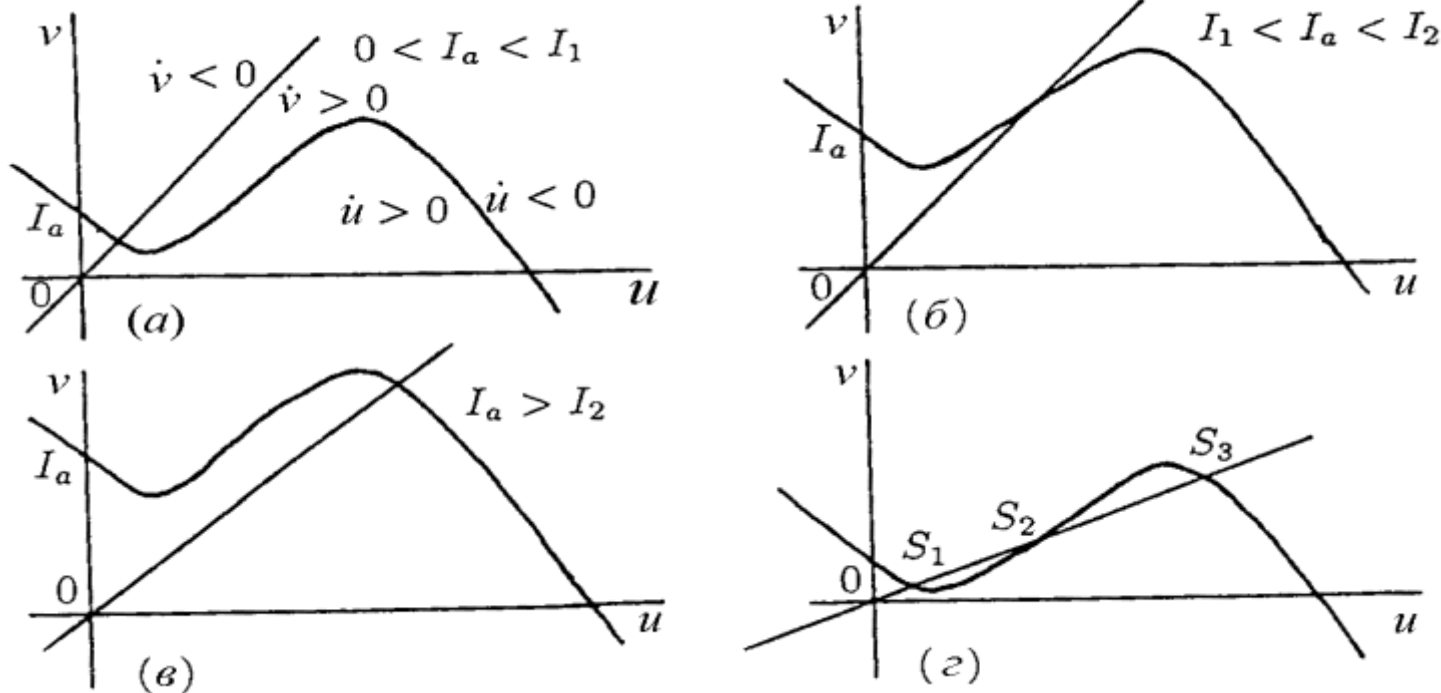
$$\frac{du}{dt} = f(u) - v, \quad \frac{dv}{dt} = bu - \gamma v, \quad I_a = 0$$

$$f(u) = u(a - u)(u - 1).$$

Надпороговое
возбуждение

Главные изоклины системы Фитцхью-Нагумо

$$I_a \neq 0$$



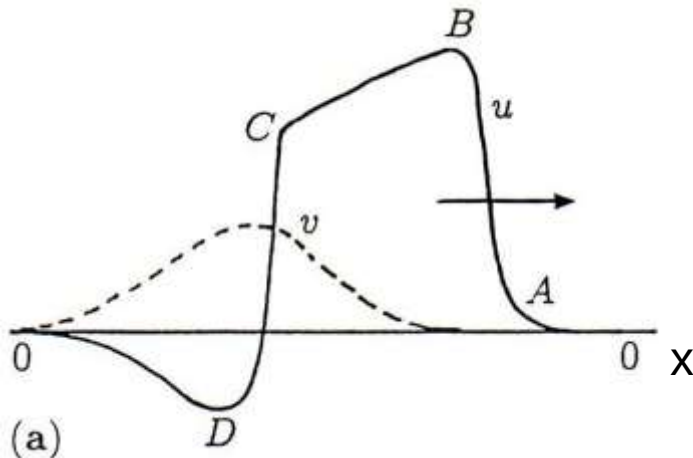
В случаях а) и в) стационарное состояние локально устойчиво, но «возбудимо» в том смысле, что при достаточно больших отклонениях изображающая точка описывает траекторию, соответствующую одиночному «импульсу». В случае б) стационарное состояние неустойчиво, возможно существование предельного цикла и автоколебаний. В случае г) состояние S_2 – неустойчиво, а S_1 и S_3 – устойчивы, между ними возможны переключения

Распределенная модель Фитцхью-Нагумо

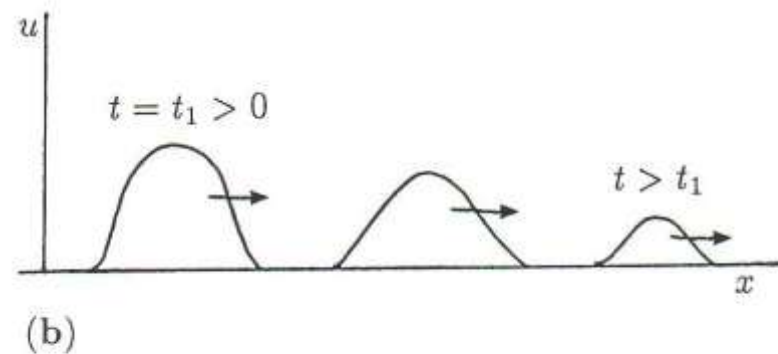
$$\frac{du}{dt} = f(u) - v + I_a + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$$

$$\frac{dv}{dt} = bu - \gamma v$$

$$f(u) = v(a - u)(u - 1).$$



Надпороговое воздействие



Подпороговое воздействие

Мюррей, часть 1



Моделирование процессов возбуждения в сердце



Сердце – объемная система со сложной пространственной организацией, в которой каждый элемент является или генератором колебаний или возбудимым элементом

УЛЕ МАРТИН
ХЕЙСТАД

ИСТОРИЯ СЕРДЦА В МИРОВОЙ КУЛЬТУРЕ

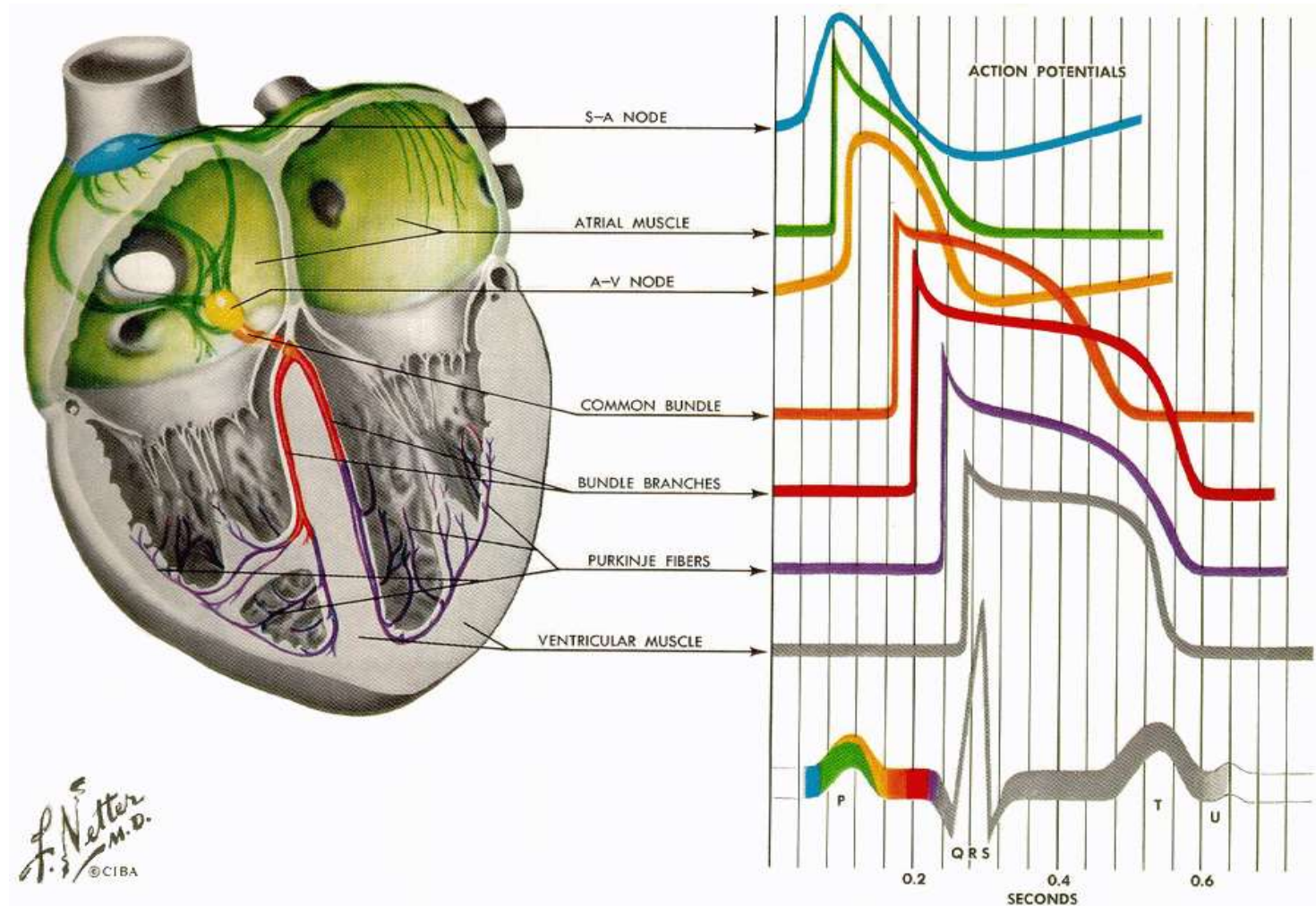


ТЕКСТ

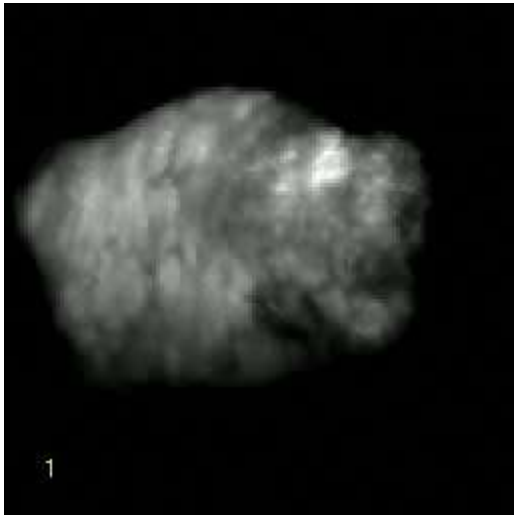
К Р А Т К И Й К У Р С

Сердце –
культурный
и научный
СИМВОЛ

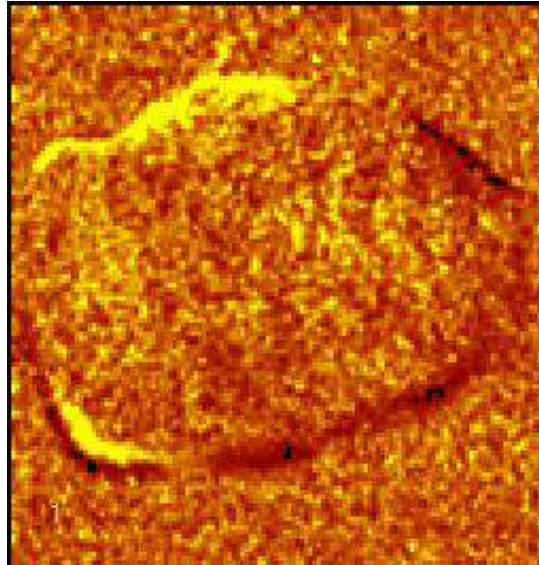
Форма Потенциала Действия в различных отделах сердца



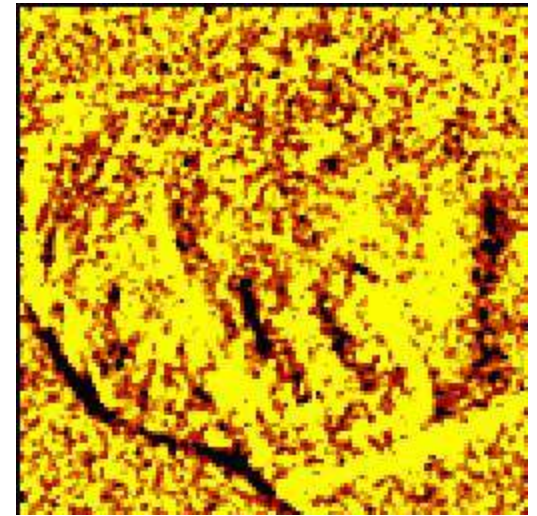
Эксперимент: оптическое картирование эпикарда



*Mechanical +
electrical activity*

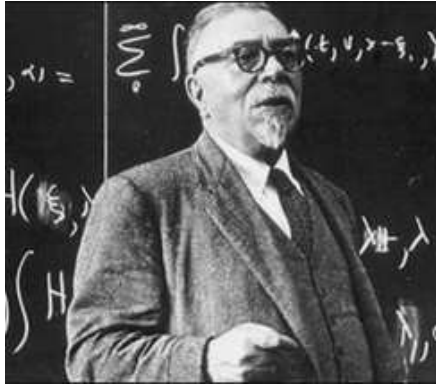


Electrical activity



Cold arrhythmia

Моделирование волн в сердечной ткани



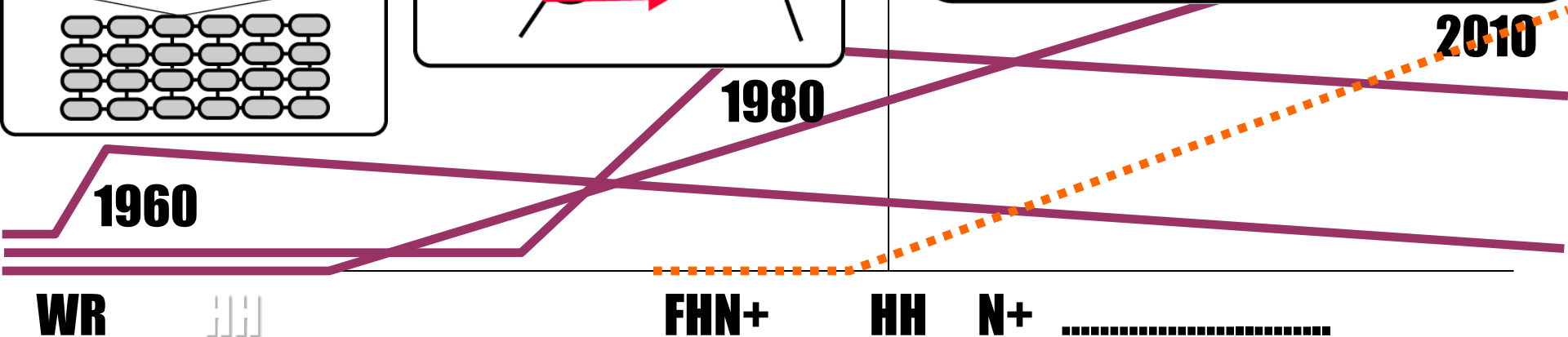
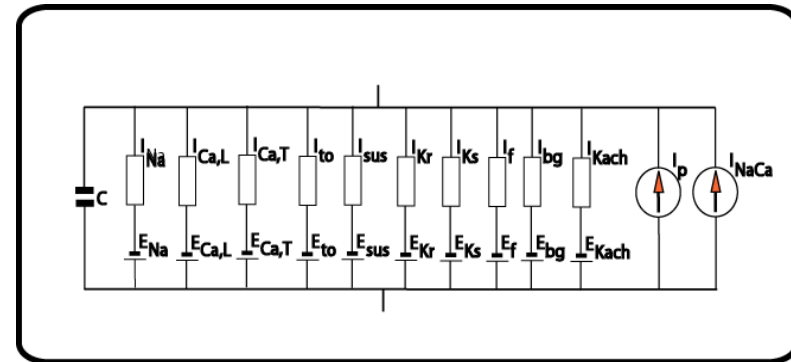
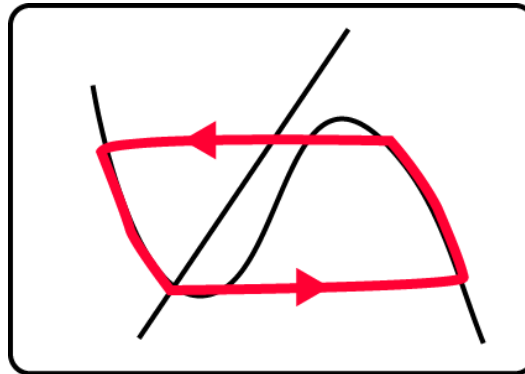
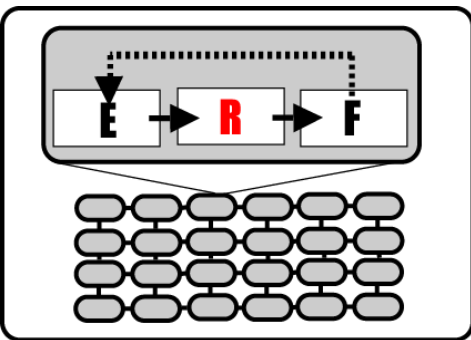
N. Wiener

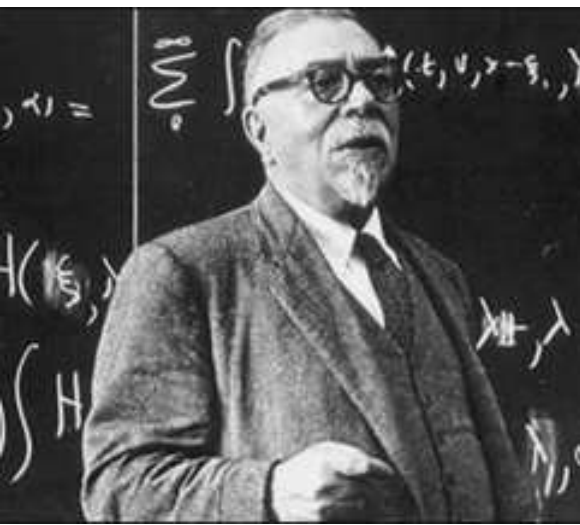


A. Hodgkin A. Huxley



D. Noble





Аксиоматические
модели
возбудимой среды
(Н.Винер, Розенблют,
Гельфанд, Цетлин)

N. Wiener

Wiener N. and Rosenblueth A. 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*, 1946, № 3-4, v.16, p. 205-265.

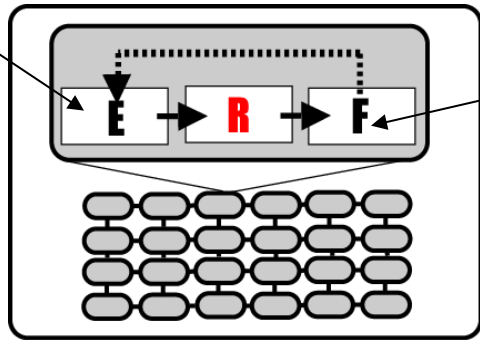


И.М.Гельфанд

Гельфанд, И., М., , В. Гурфинкель, С., , et al. (1963). "О синхронизации двигательных единиц и связанных с ней модельных представлениях." Биофизика **8**(4): 475-486.

Винер, Н. и 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 ИЛ **3**.

exited

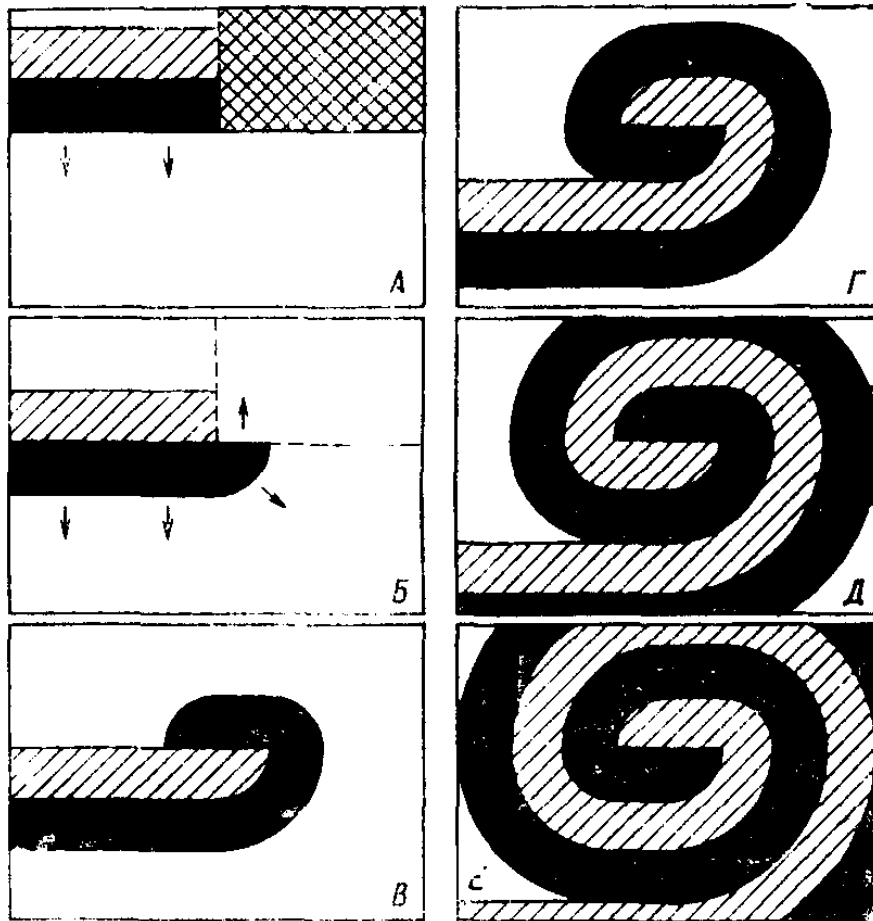


free

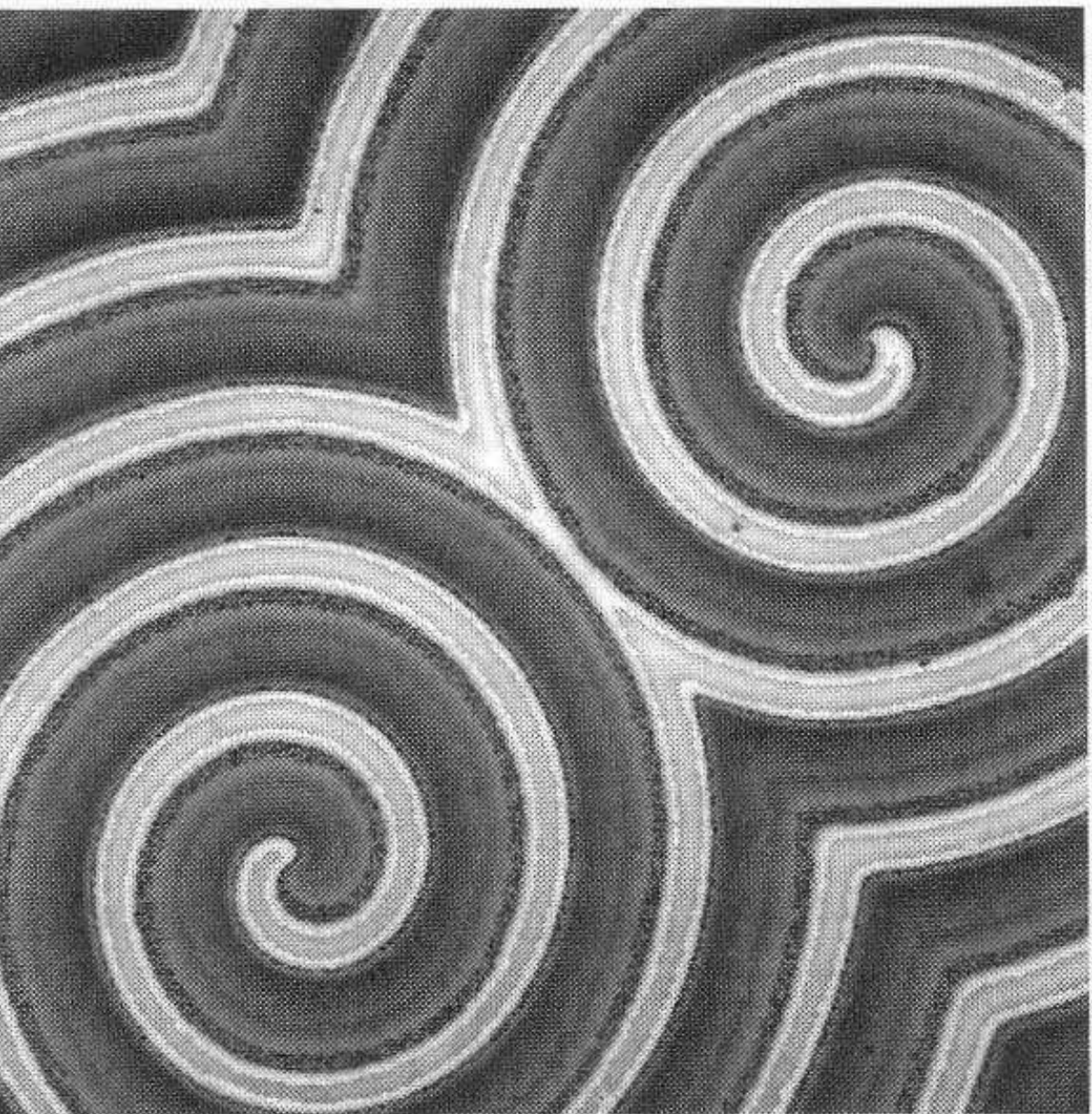
Аксиоматика возбудимых сред

- 1. Каждый элемент x множества X может находиться в одном из трех состояний: покой (free), возбуждение (exited) и рефрактерность (refracted).
- 2. Состояние возбуждения имеет некоторую длительность τ различную, вообще говоря, для разных x , затем элемент переходит на время $R(x)$ в рефракторное состояние, после чего возвращается в состояние покоя.
- 3. От каждого возбужденного элемента возбуждение распространяется с некоторой скоростью v по множеству находящихся в покое элементов.
- 4. Если элемент x не был возбужден в течение некоторого определенного времени $T(x)$, то по прошествии этого времени он самопроизвольно переходит в возбужденное состояние. Время $T(x)$ называется периодом спонтанной активности элемента x . Предельным является случай, когда $T(x) = \infty$, то есть спонтанная активность отсутствует.

Ревербераторы (спиральные волны)

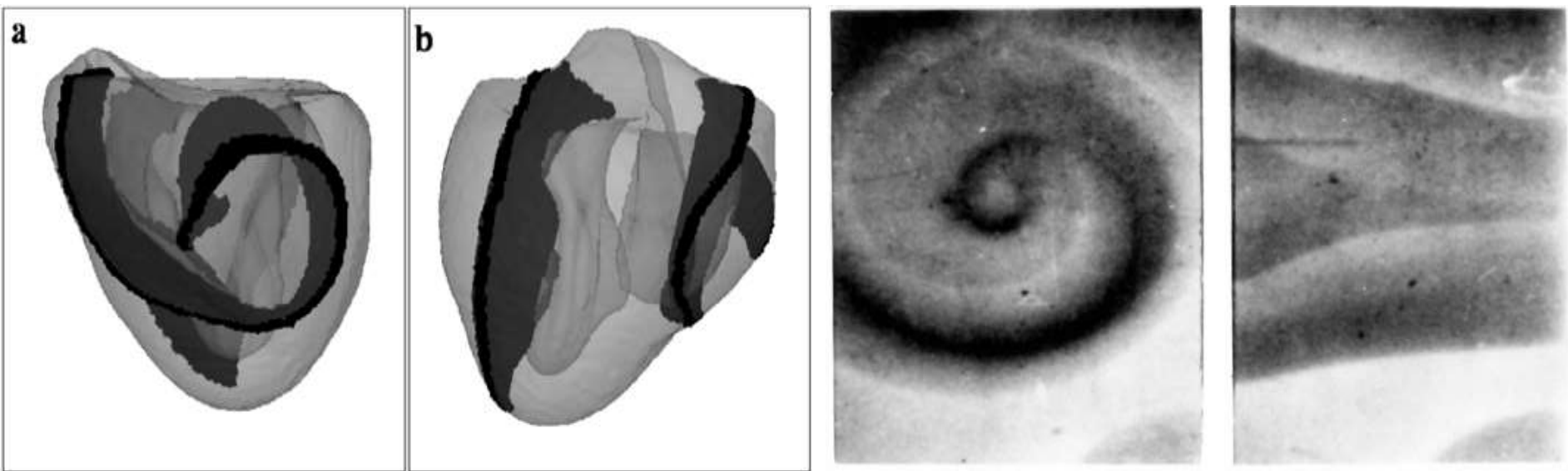


Волна возбуждения идет
сверху вниз;
черным показана
возбужденная среда,
штриховкой — рефрактерная
среда;
сеткой (на А) — невозбудимый
участок среды, который
становится возбудимым (на Б)
как раз в тот момент, когда
мимо него проходит волна
возбуждения. В—Е—
дальнейший ход волны при
возникновении
ревербератора.



Спиральные
волны в
системе
Белоусова-
Жаботинского
размер ячейки
9 кв. мм.
(Muller,
Plessner et al.
1986)

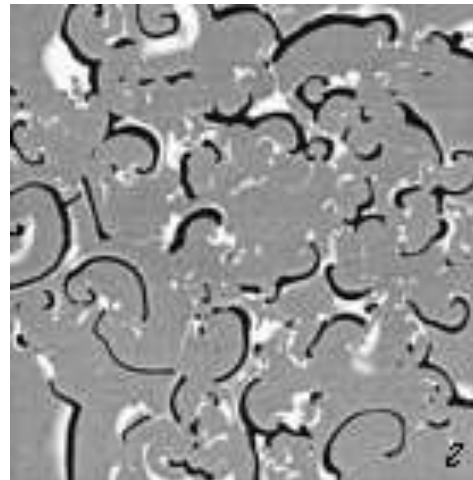
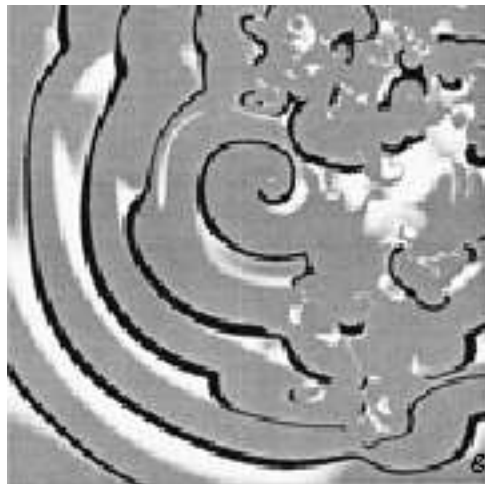
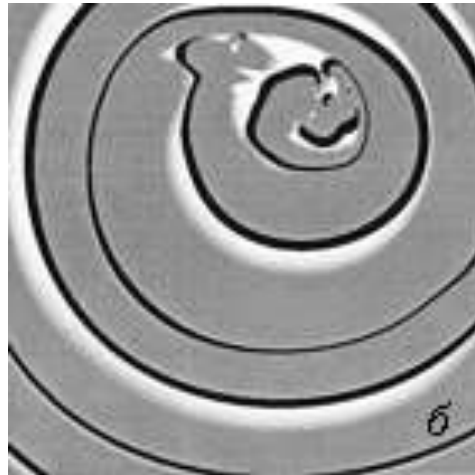
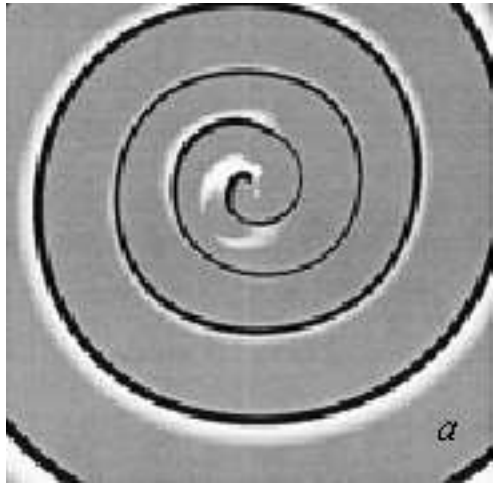
3D (объемные) вихри в сердце и в реакции Белоусова-Жаботинского (BZ)



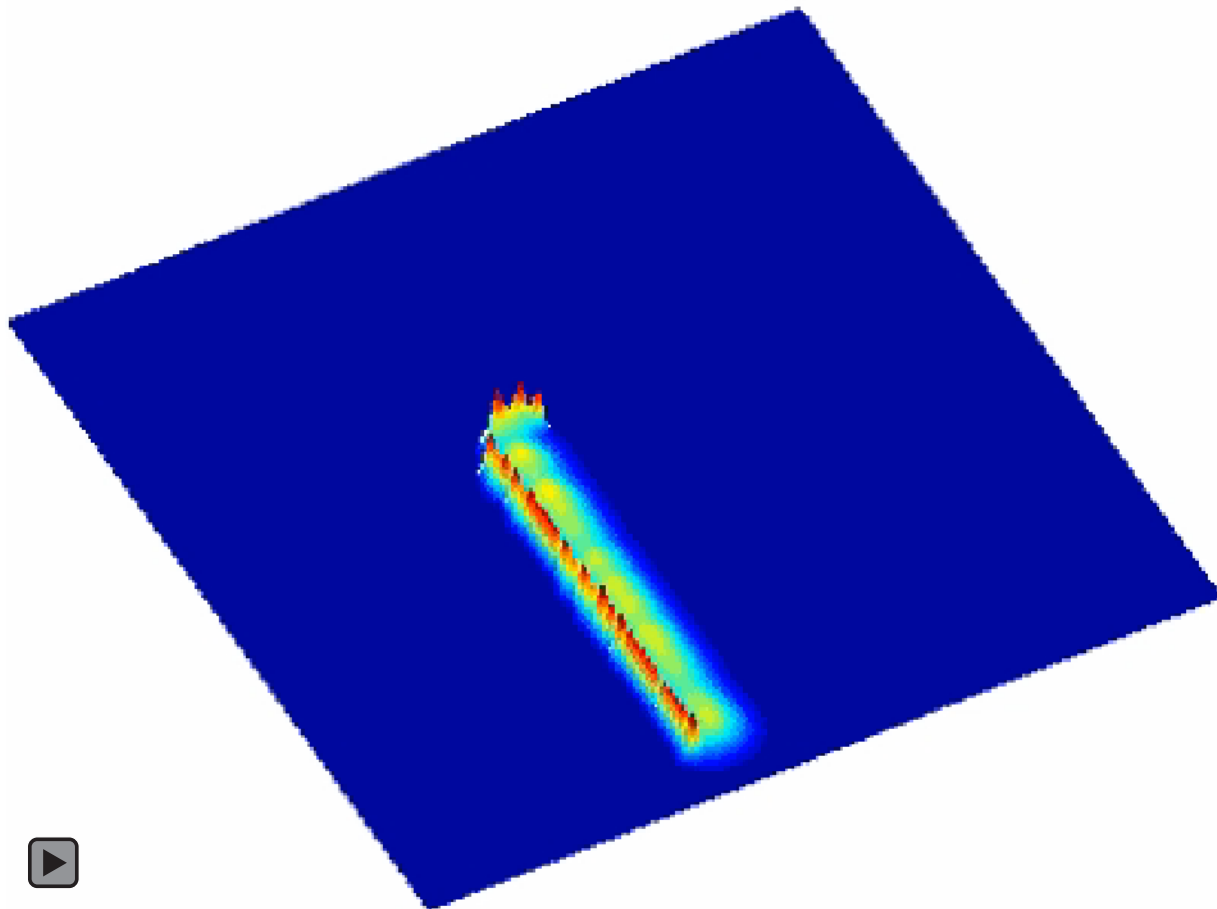
*From: Aliev RR, Panfilov AV.
Chaos, Solitons & Fractals 7(3)
293-301 (1996).*

From: Алиев РР. (1994).

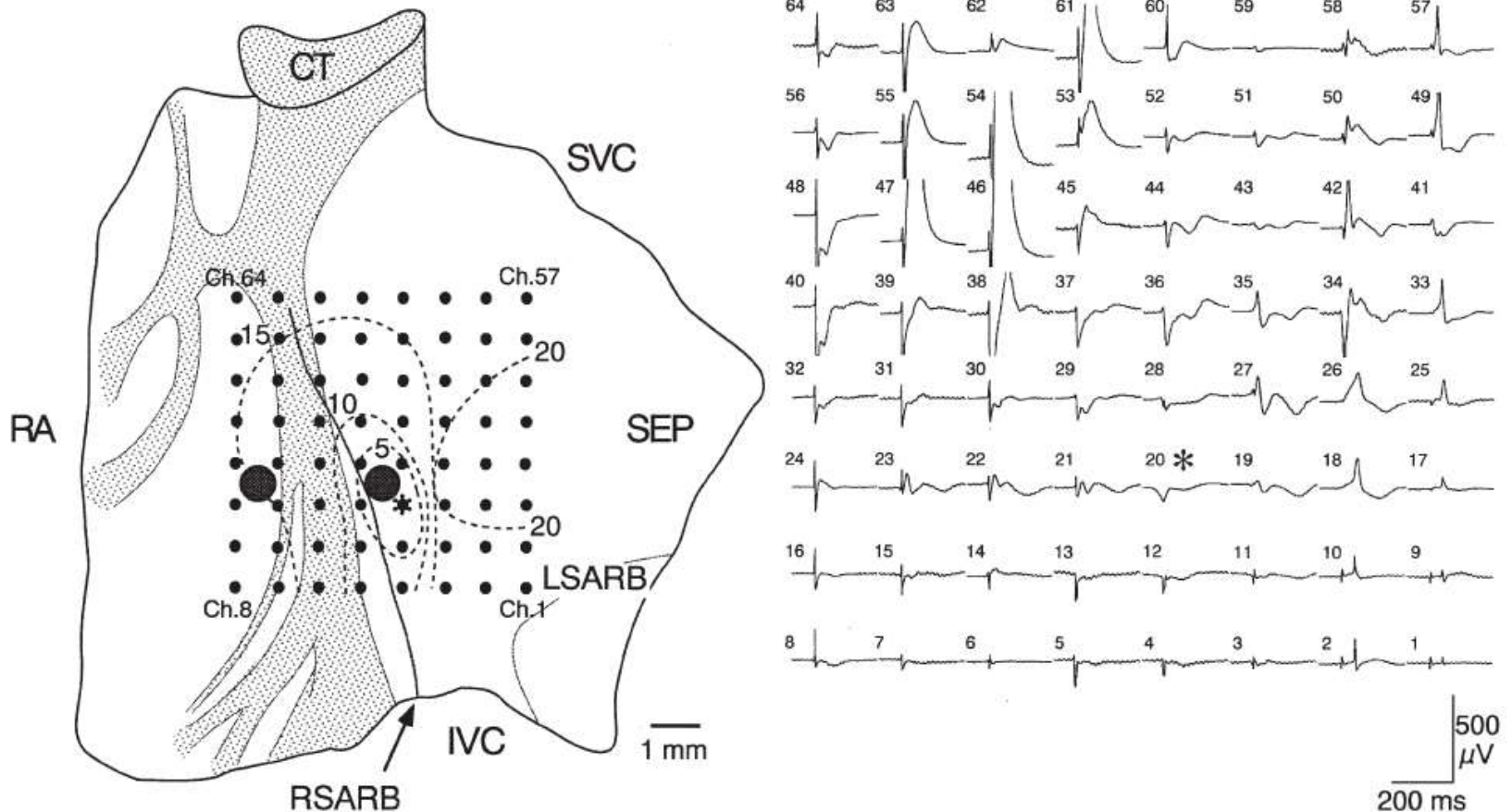
Эволюция спиральной волны



Разрыв фронта и возникновение спиральной волны



Генерация и распространение возбуждения в СУ и предсердии



Shibata et al., Experimental Physiology (2001) 86.2, 177–184.

Кардиомиоциты - клетки неправильной цилиндрической формы длиной 100 - 150 мкм и диаметром 10-20 мкм

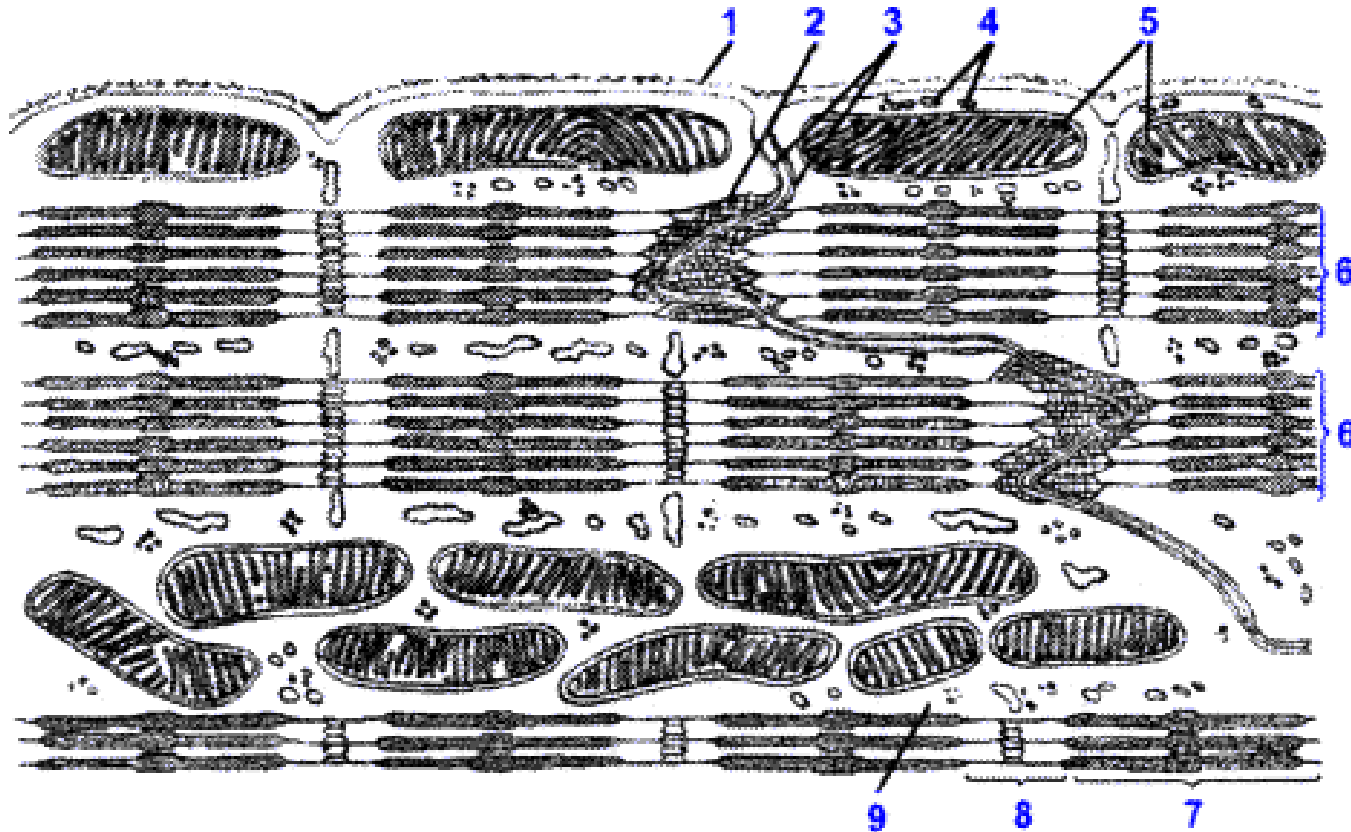
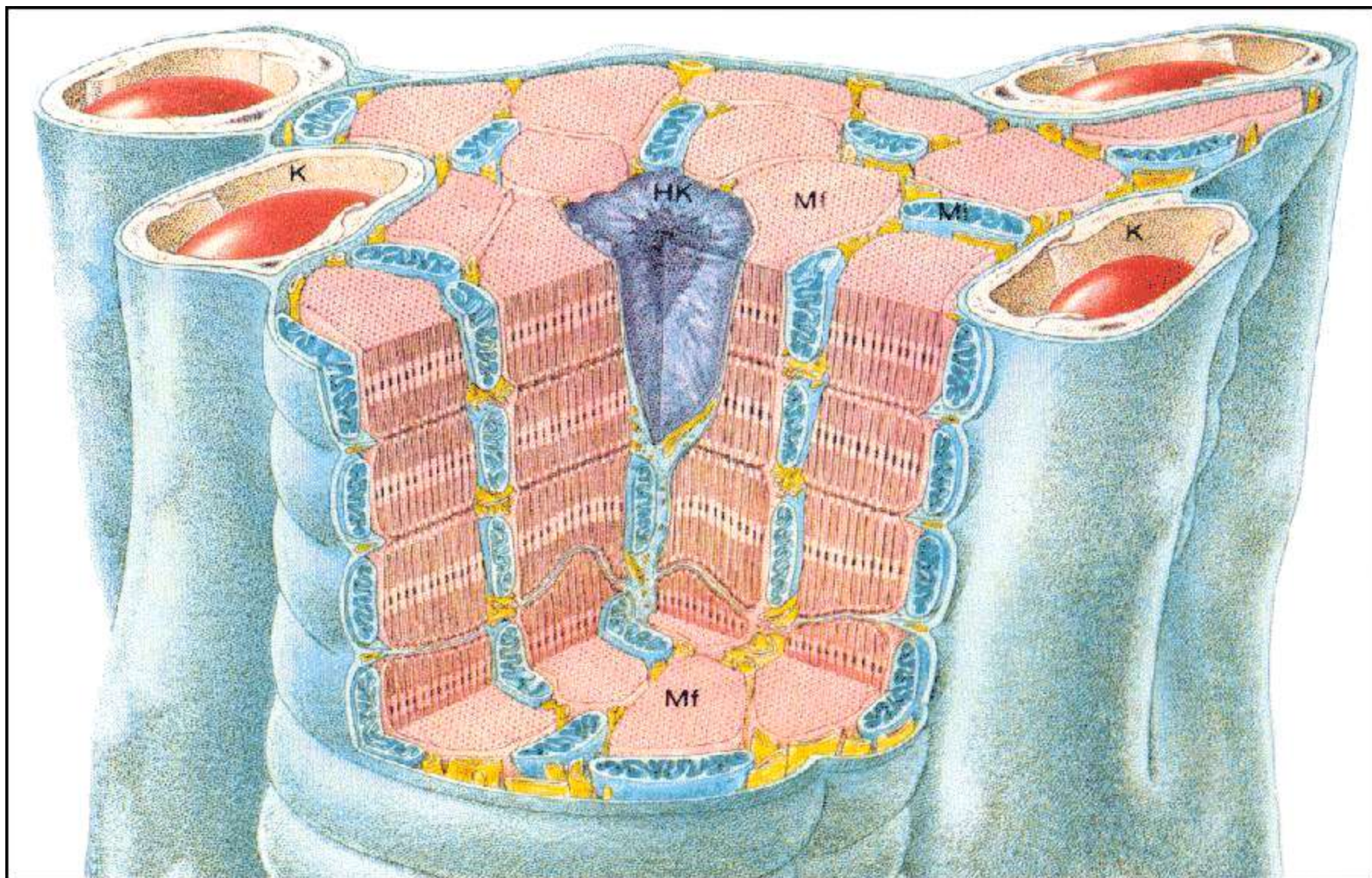


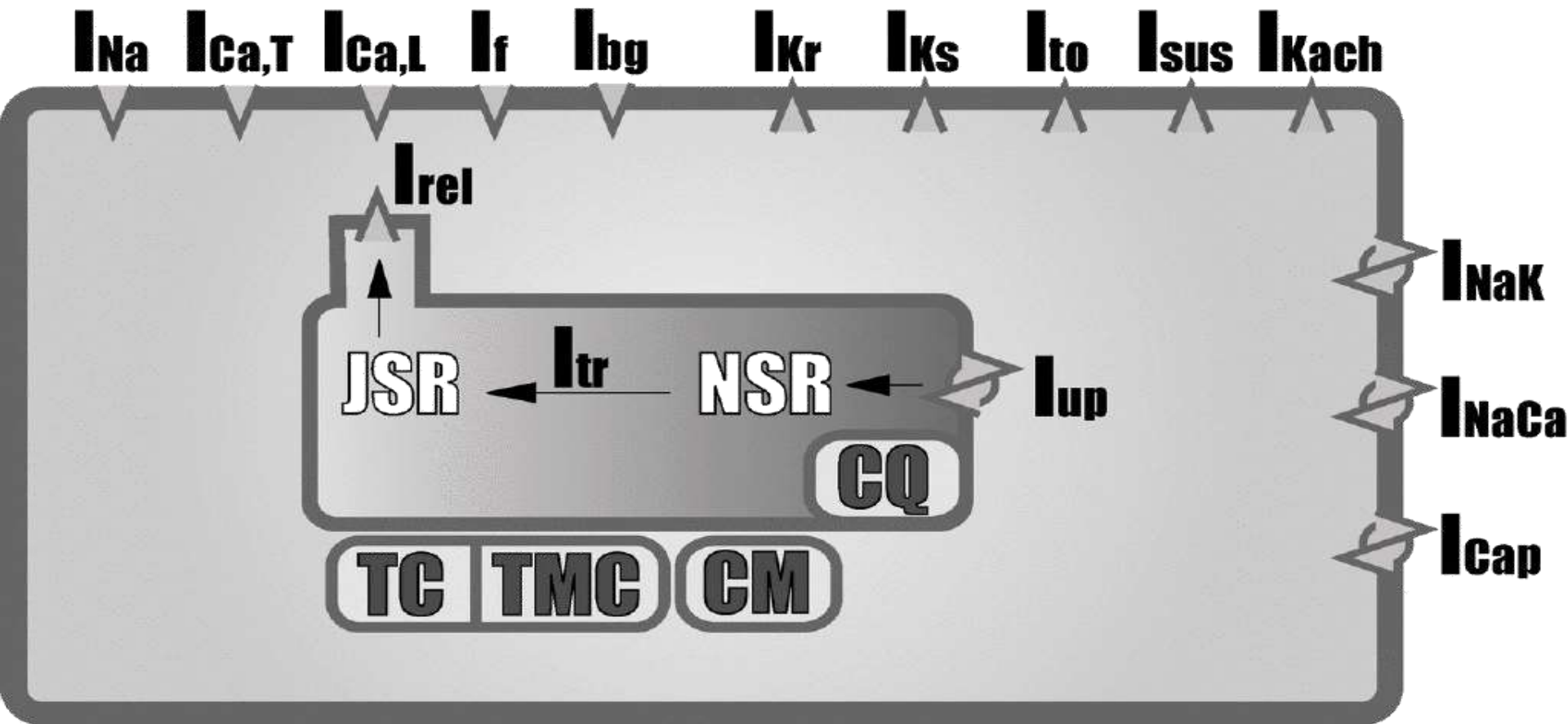
Рис. 126. Схема строения кардиомиоцита:

- 1 – базальная оболочка мышечного волокна; 2 – вставочный диск;
- 3 – окончание миофибрилл на цитолемме; 4 – эндоплазматическая сеть;
- 5 – митохондрии; 6 – миофибриллы; 7 – диск А (анизотропный диск);
- 8 – диск I (изотропный диск); 9 – саркоплазма (по Ф. Шестранду)



Кардиомиоцит окружен 8-12 капиллярами

Схема мембранных и внутриклеточных токов в кардиомиоците



Алиев Р.Р., Чайлахян Л.М. *ДАН* **402** (2005).

Эквивалентная электрическая схема мембраны клетки Синусного Узла желудочка



★ ***Ach-modified currents***

Model described in: Zhang et al. Am. J. Physiol., 279, H397-421 (2000),
Zhang et al. J. Cardiovasc. Electrophysiol., 13, 465-474 (2002).

Вычисление трансмембранного потенциала в клетке Синусного Узла млекопитающих

$$-C_m \frac{dV}{dt} = i_{Na} + i_{Ca,L} + i_{Ca,T} + i_f + i_{K,r} + i_{K,s} + i_{to} + i_{sus} + i_{K,ACh} + i_{b,Na} + i_{b,Ca} + i_{b,K} + i_{NaK} + i_{NaCa} + i_{p,Ca}$$

i_{Na} – натриевый ток,

$i_{Ca,T}$, $i_{Ca,L}$ – кальциевые токи T и L типа,

i_f – активируемый при гиперполяризации ток,

$i_{b,Na}$, $i_{b,Ca}$, $i_{b,K}$ – фоновые токи,

$i_{K,r}$, $i_{K,s}$ – быстрый и медленный калиевые токи задержанного выпрямления,

i_{to} , i_{sus} – компоненты чувствительного к 4-AP тока,

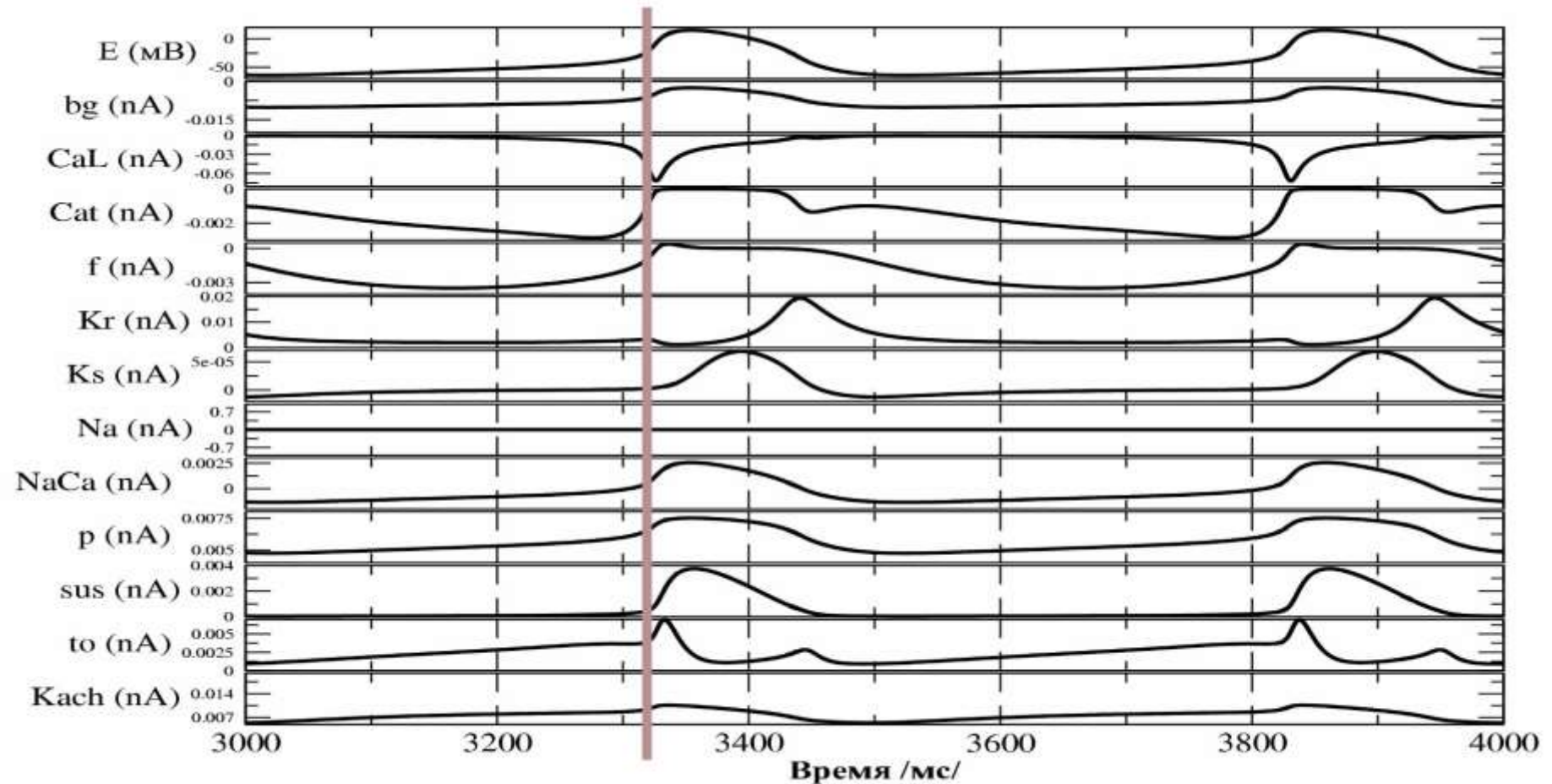
$i_{K,ACh}$ – активируемый АЦХ калиевый ток,

i_{NaK} – Na-K насос,

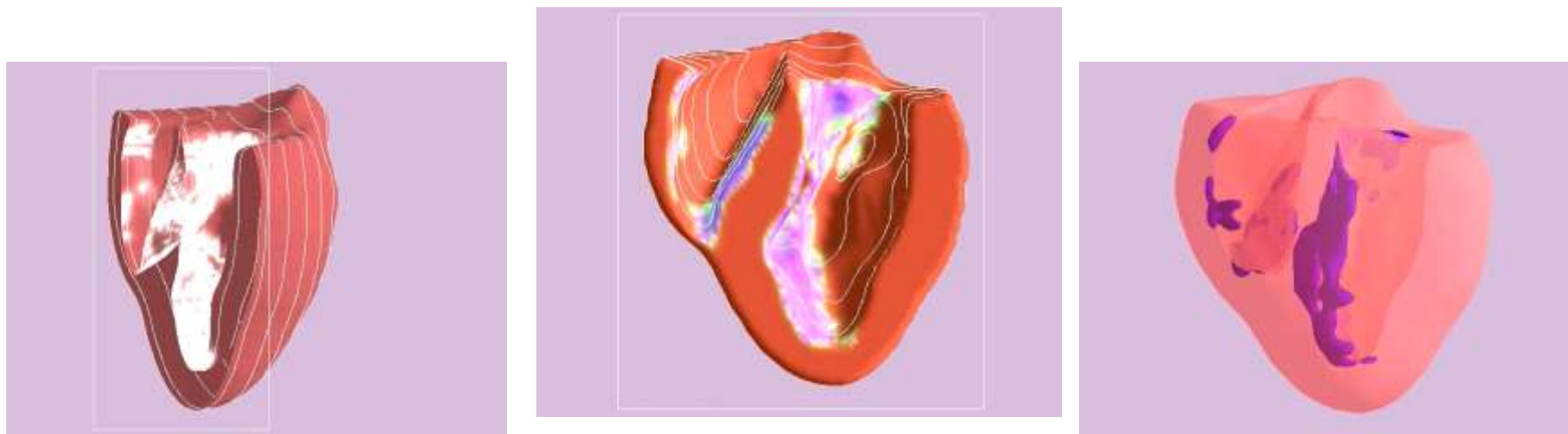
i_{NaCa} – Na-Ca обменник,

$i_{p,Ca}$ – кальциевый насос.

Потенциал и токи в клетке истинного водителя ритма



Моделирование: трансмуральное (крупноочаговое) распространение возбуждения



Интра-муральный инфаркт – захватывающий один отдел сердца,
Трансмуральный – несколько отделов