

01

Влияние пространственно-временных флуктуаций на распространение бегущих волн

© И.А. Хованов, А.А. Акопов

Саратовский государственный университет
E-mail: artem@chaos.ssu.runnet.ru

Поступило в Редакцию 14 ноября 2003 г.

Рассмотрено влияние некоррелированных гауссовских флуктуаций на процесс распространения импульсов в возбудимой среде, моделируемой системой Фитцхью–Нагумо, находящейся под внешним точечным воздействием. Показано, что в зависимости от свойств среды наблюдаются два различных сценария индуцированного шумом подавления распространяющихся импульсов. Первый сценарий можно классифицировать как индуцированную шумом декорентность (разрушение) связи между элементами среды. Второй связан со спонтанной генерацией импульсов в среде за счет действия флуктуаций. В свете выявленных сценариев обсуждаются недавние биологические эксперименты, в которых рассматривалась динамика кальциевых волн.

Известно, что активные среды могут характеризоваться непрерывным притоком энергии от внешнего источника и ее диссипацией. При этом каждый элемент среды выводится из состояния теплового равновесия и приобретает способность совершать переходы в различные состояния. В подобных средах возможно образование различных стационарных или зависящих от времени пространственных структур [1,2]. Эти процессы лежат в основе явлений самоорганизации в активных средах. В качестве примера активных сред можно привести нервные и мышечные ткани, колонии микроорганизмов, магнитные сверхпроводники с током, некоторые твердотельные системы и др. [2].

В данной работе будет рассматриваться процесс прохождения импульса через возбудимую среду. Если внешнее импульсное воздействие добавляется к одному из концов возбудимой среды, импульсы начинают распространяться вдоль нее к противоположному концу. В зависимости от свойств среды распространяющиеся импульсы либо сохраняют свою форму, либо уменьшаются и исчезают, когда возбудимость низкая [2,3].

Математическое моделирование возбудимых сред базируется на аппарате уравнений в частных производных, которые описывают поведение макровеличин среды и, следовательно, уже учитывают наличие диффузионных процессов, связанных с взаимодействием элементов среды. Поэтому шумовые эффекты заложены в математическую модель. Однако в некоторых ситуациях флуктуации не только возникают как результат взаимодействия большого количества элементов среды, но и являются ключевым свойством базового элемента. Такая картина имеет место, например, в биологических возбудимых средах, в которых базовый элемент, клетка, характеризуется наличием внутреннего источника флуктуаций, связанного с процессами в ионных каналах клетки, а также с процессами внутри клетки. Для изучения общих свойств подобных систем необходимо введение источников флуктуации в математическую модель.

В работе рассматривается влияние некоррелированных гауссовских флуктуаций на динамику стационарных бегущих волн, возбуждаемых внешним импульсным воздействием. Исследуемая система представляет собой одномерную возбудимую (активаторно-ингибиторную) среду, эволюция которой описывается уравнением Фитцхью–Нагумо [4] вида

$$v_t = Dv_{xx} - v(v - a)(v - 1) - w, \quad (1)$$

$$w_t = b(v - dw) + A_x \sin 2\pi f_0 t + \xi(x, t).$$

Здесь v , w — две переменные, являющиеся функциями пространства и времени; v — активатор; w — ингибитор; a , b и d — параметры, определяющие свойства среды; v_{xx} — вторая производная по v ; $v_t w_t$ — первые производные по времени; A_x — амплитуда внешней периодической силы, отличная от нуля в точке $x = 0$; f_0 — частота внешней силы; $\xi(x, t)$ — источник пространственно-временного белого шума интенсивности σ . Параметры $d = 1$ и $b = 0.005$ были зафиксированы, параметры a и D варьировались в ходе исследований.

В проведенных исследованиях рассматривалась распределенная система конечной длины l с граничными условиями второго рода:

$$v_x(x, t)|_{x=0;l} \equiv 0,$$

$$w_x(x, t)|_{x=0;l} \equiv 0.$$

Начальное состояние среды выбиралось случайным образом, далее система эволюционировала в состоянии равновесия (невозбужденное

состояние), а затем подавались внешние периодическое и шумовое воздействия. Уравнение (1) численно интегрировалось по неявной схеме с использованием метода прямой и обратной прогонки [5]. Внешнее периодическое воздействие возбуждало импульс в точке $x = 0$ и, таким образом, моделировало возникновение периодических импульсов в определенной точке среды [2,3].

На первом этапе исследований была рассмотрена динамика системы (1) в отсутствие флуктуаций и определены значения амплитуды и частоты внешней силы, которые вызывают импульс в единичном элементе среды для различных параметров. В результате были выбраны значения амплитуды и частоты, которые индуцируют импульсы в точке $x = 0$ при любых параметрах среды a и b , время между двумя соседними импульсами превосходило время распространения импульса вдоль всей среды.

На плоскости управляющих параметров $D-a$ (рис. 1) изображена область существования незатухающих стационарных бегущих волн (НСБВ), индуцируемых точечным воздействием. Снизу и справа рассматриваемая область ограничена непрерывной кривой (маркер „o“). За пределами этой области импульсы возбуждения затухали не достигнув конца среды. Длина пути затухающего импульса зависит от близости параметров к границе области. Исследования показали, что при наличии шума длина пробега затухающего импульса изменяется: шум может индуцировать как увеличение длины импульса, так и уменьшение длины. Вероятность уменьшения длины преобладает.

Флуктуации влияют на распространение импульсов внутри области существования НСБВ. Было обнаружено, что для значений параметров, близких к $a = 0.2$, флуктуации вызывают разрушения процесса распространения импульсов: они затухают, не доходя до границы l . Шум ведет к эффективному уменьшению коэффициента диффузии, т.е. уменьшению взаимодействия соседних элементов среды, что ведет к гашению волнового фронта. Данное явление может рассматриваться как индуцированная шумом декогерентность соседних участков среды. С увеличением интенсивности флуктуаций данный эффект усиливается. Количество импульсов, прошедших среду, стремится к нулю с ростом шумовой интенсивности (рис. 2, маркер „x“). Также с ростом флуктуаций уменьшается средняя длина пути, который проходит импульс перед затуханием. Наиболее вероятным является затухание импульса в окрестности $x = 0$, т.е. в окрестности источника возбуждения.

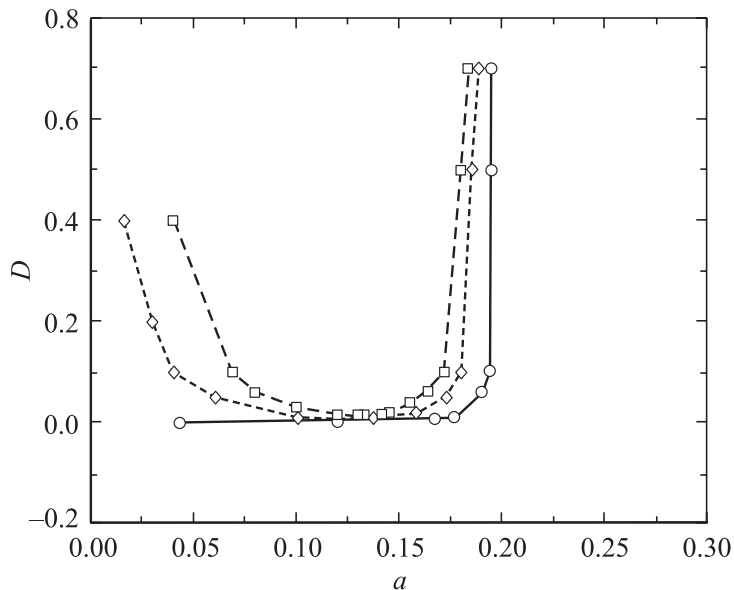


Рис. 1. Область существования незатухающих стационарных бегущих волн: линия с маркером „ \diamond “ ограничивает область, за пределами которой импульсы возбуждения затухали не достигнув конца среды. Области существования НСБВ для фиксированных интенсивностей белого шума σ : маркер „ \diamond “ для $\sigma = 5E - 7$ и маркер „ \square “ для $\sigma = 1E - 6$.

Для меньших значений параметра $a < 0.12$ флуктуации индуцируют возбуждение среды в произвольных точках, которые равномерно распределены вдоль среды. Появление случайных источников возбуждения приводит к возникновению двух волн, которые распространяются в противоположные стороны относительно источника. Волны, движущиеся в сторону регулярного источника $x = 0$, могут аннигилировать с волнами, идущими от периодического источника. До конца среды $x = l$ в этом случае доходят волны от случайного источника. Такая динамика приводит к росту среднего числа импульсов, приходящих в конец среды $x = l$ (рис. 2, маркер „+“), время прихода импульсов является случайным. Следовательно, регулярный процесс прихода импульсов в конечную точку среды $x = l$ разрушается и сменяется случайным.

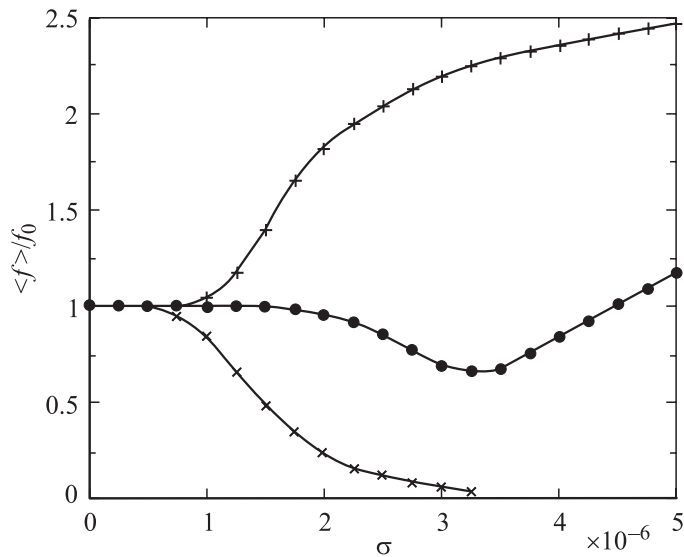


Рис. 2. Нормированная средняя частота прихода импульсов в конечную точку среды $x = l$ как функция шумовой интенсивности σ для различных значений параметров a и D : маркер „+“ для $a = 0.05$ и $D = 0.1$, маркер „•“ для $a = 0.14$ и $D = 0.05$, маркер „x“ для $a = 0.18$ и $D = 0.4$.

Если значение параметра $a \in (0.12, 0.2)$, то наблюдается комбинация эффектов подавления импульсов и возникновения случайных источников возбуждения (рис. 2, маркер „•“).

Таким образом, флуктуации разрушают периодический процесс распространения и прихода импульсов в конечную точку среды. В зависимости от значений параметров среды наблюдаются два различных эффекта: подавление распространяющихся импульсов и возникновение случайных источников возбуждения. В некоторой области параметров наблюдаются одновременно оба эффекта.

Путем варьирования параметров среды, например, увеличивая коэффициент диффузии D , при фиксированном значении параметра a , можно добиться восстановления режима периодических бегущих волн при наличии шума. На рис. 1 показаны области существования НСБВ для фиксированных интенсивностей шума: маркер „◇“ для $\sigma = 5E-7$ и

маркер „□“ для $\sigma = 1E-6$. Видно, что область существования НСБВ сужается, причем значительное уменьшение области наблюдается для меньших значений параметра a .

В недавних экспериментальных работах [6,7] было показано, что изменение химического состава клеток возбудимой среды проявляется в эффектах подавления волн возбуждения и возникновения волн в случайных точках среды. Представленные выше результаты показывают, что эти экспериментальные данные могут быть описаны в рамках базовой модели возбудимой среды без привлечения громоздких и детальных уравнений динамики клеток среды [8]; ключевым механизмом является флуктуационная динамика индивидуальной клетки, а изменение химического состава биологической среды можно связать с параметром a , ответственным за диссипацию единичного элемента среды.

Полученные результаты позволяют также сформулировать стратегию подавления распространяющихся волн в возбудимой среде. Задача подавления волнового процесса актуальна для многих приложений [1,2]. При малой возбудимости среды подавление заключается в формировании и действии специфического аддитивного внешнего воздействия. Форма и место приложения этого воздействия могут быть найдены с помощью анализа предыстории флуктуаций, разрушающих бегущую волну. В этом случае нахождение специфического управляющего воздействия базируется на методике определения контрольных сил на основе анализа динамики больших флуктуаций [9,10]. При большой возбудимости среды подавление волны возможно за счет генерации асимметричной встречной волны, направленной только в сторону распространяющегося фронта. Возможность генерации подобных волн представляет направление дальнейших исследований.

Данная работа поддержана Фондом гражданских исследований и развития (CRDF) и Министерством образования РФ (грант No. SR-006-X1).

Список литературы

- [1] Kuramoto Y. Chemical Oscillations Waves and Turbulence. Berlin: Springer, 1984. P. 163.
- [2] Cross M.G., Hohenberg P.C. // Rev. Mod. Phys. 1993. V. 35. N 3. P. 851–1112.
- [3] Horicava Y. // Phys. Rev. E. 1994. V. 50. N 2. P. 1708–1710.
- [4] Fitzhugh R. // Biophys. J. 1961. V. 1. N 5. P. 445–466.

- [5] Самарский А.А., Гулин А.В. Численные методы. М.: Наука, 1989. 430.
- [6] Marchant J., Callamaras N., Parker I. // EMBO J. 1999. V. 18. N 19. P. 5285–5299.
- [7] Llano I., Gonzalez J., Caputo C. et al. // Nat. Neurosci. 2000. V. 3. N 12. P. 1256–1265.
- [8] Falcke M. // Biophys. J. 2003. V. 84. N 1. P. 42–56.
- [9] Smelyanskiy V.N., Dykman M.I. // Phys. Rev. E. 1997. V. 55. N 3. P. 2516–2521.
- [10] Khovanov I.A., Luchinsky D.G., Mannella R. et al. // Phys. Rev. Lett. 2000. V. 85. N 10. P. 2100–2103.