

532.59

АВТОВОЛНОВЫЕ ПРОЦЕССЫ В РАСПРЕДЕЛЕННЫХ КИНЕТИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

В. А. Васильев, Ю. М. Романовский, В. Г. Яхно

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	626
а) Классификация автоволновых процессов и основные экспериментальные данные (627). б) Математическая модель активной кинетической системы (630). в) Аксиоматические модели активных сред (634).	
1. Распространение возмущений	631
а) Распространение фронта волны (631). б) Базовая модель распределенной релаксационной системы (633). в) Стационарные бегущие импульсы (634). г) Формирование импульсов (635).	
2. Автономные источники волн	638
а) Устойчивость однородного состояния (639). б) Стоячие волны (641). в) Проблема ведущих центров (642). г) Стабильные ведущие центры (645).	
3. Проблема синхронизации	648
а) Синхронные автоколебания в неоднородных системах (648). б) Десинхронизация автоколебаний. Квазистохастические волны (КСВ) (650).	
4. Неоднородные стационарные состояния. Диссипативные структуры . . .	652
а) Условия существования диссипативных структур (653). б) Квазигармонические распределения (655). в) Контрастные диссипативные структуры (657). г) Метастабильные диссипативные структуры (659). д) Некоторые замечания и выводы (660).	
Заключение	662
Цитированная литература	663

«... В сложной области нелинейных колебаний еще в большей мере, чем это уже имеет место сейчас, выкристаллизуются свои специфические общие понятия, положения и методы, которые войдут в обиход физика, сделаются привычными и наглядными, позволят ему разбираться в сложной совокупности явлений и дадут мощное эвристическое оружие для новых исследований.

Физик, интересующийся современными проблемами колебаний, должен, по моему мнению, уже теперь участвовать в продвижении по этому пути. Он должен овладеть уже существующими математическими методами и приемами, лежащими в основе этих проблем, и научиться их применять».

Л. И. Мандельштам

(Предисловие к книге А. А. Андропова, А. А. Витта и С. Э. Хайкина «Теория колебаний», 1935.)

ВВЕДЕНИЕ

Изучению активных распределенных систем уделяется большое внимание в различных областях естествознания. В распределенных системах могут рождаться, распространяться и преобразовываться сложные и разнообразные волновые процессы. Важные примеры таких активных сред имеются в новых монографиях и обзорах по нелинейной оптике, гидродинамике, физике плазмы. Теория волновых процессов была представлена на страницах «Успехов физических наук»^{1-4, 6}.

В последнее десятилетие методы теории нелинейных колебаний стали применяться для изучения совершенно новых явлений в так называемых активных кинетических системах. В химии и биологии — это среды, где протекают автокаталитические реакции, биологически активные мембраны и ткани, сообщества живых организмов. Характерными признаками активных кинетических сред являются следующие: а) существует распределенный источник энергии или веществ, богатых энергией; б) каждый элементарный объем среды находится в состоянии, далеком от термодинамического равновесия, т. е. является открытой термодинамической системой, в которой диссипирует часть энергии, поступающей из распределенного источника; в) связь между соседними элементарными объемами осуществляется за счет процессов переноса.

По аналогии с автоколебательными Рем Викторович Хохлов предложил назвать кинетические системы, в которых возможно возникновение волн или структур в результате потери устойчивости однородного состояния, автоволновыми (АВ) *).

Некоторые зарубежные ученые выделяют теорию самоорганизации и, в частности, теорию волновых процессов и структур в сложных системах разной природы в отдельную науку — «Синергетику»⁷. С другой стороны, теория АВ процессов рассматривается сейчас как раздел общей биофизики⁸.

Особое значение теория АВ процессов имеет для бурно развивающейся отрасли теоретической биологии — математического моделирования биологической кинетики на разных уровнях жизни. При этом *основной целью* такого подхода является создание простейших «базовых» математических моделей весьма сложных объектов, таких, как нервные сети, дифференцирующие клетки, механо-химические органы движения, «волны жизни» в экологических системах и ряда других. Существуют также искусственно созданные среды — физические аналоги, где АВ процессы развиваются подобно тому, как это происходит в химических и биологических системах. Основное требование, предъявляемое к «базовым» моделям — возможность качественного предсказания бифуркаций, скачков, неустойчивости в «течении жизни» во времени и пространстве. Как будет показано ниже, для большого числа случаев адекватным методом изучения АВ процессов является качественная теория квазилинейных параболических систем.

Основное содержание обзора состоит в формулировке «базовых» моделей и в обсуждении на их основе физических процессов, происходящих в активных кинетических системах. Сейчас еще далеко до создания единой, «красивой» теории АВ процессов. Однако на основе созданных моделей и анализа их решений уже получен ряд важных результатов в области биологической и химической кинетики, а также для некоторых существенно неравновесных физических объектов.

*) Это определение Р. В. Хохлов использовал в отзыве на докторскую диссертацию А. М. Жаботинского (см. ⁵).

а) Классификация автоволновых процессов и основные экспериментальные данные

Приведем список известных к настоящему времени типов АВ процессов с краткими обозначениями, которыми мы будем пользоваться в дальнейшем.

1. Распространяющиеся возмущения в виде бегущего импульса (БИ). 2. Генерация волн автономными источниками импульсной активности — режим «эхо» и стабильного ведущего центра (ВЦ). 3. Стоячие волны (СВ). 4. Синхронные автоколебания во всем пространстве (СА). 5. Квазистохастические волны (КСВ). 6. Диссипативные структуры (ДС) — стационарное неоднородное распределение переменных в пространстве.

Основные характеристики различных типов АВ процессов и главные требования, вытекающие из достаточных условий их существования, приведены в заключительной табл. III обзора.

Прежде чем переходить к математическому описанию, рассмотрим характерные примеры АВ процессов, наблюдающиеся в активных системах. Основные данные об этих процессах в различных объектах приведены в табл. I. Мы не можем гарантировать, что все приведенные здесь явления описываются квазилинейными параболическими системами. Однако они обладают общими особенностями. Все они происходят в активных (неконсервативных) системах, пространственная связь в которых осуществляется за счет процессов переноса в широком смысле этого слова. В частности, это проявляется в том, что волны в таких системах гасят друг друга при столкновении. В этом их главное отличие от волн солитонного типа ^{3,9}. Ниже дано краткое описание некоторых из этих объектов и процессов (см. табл. I).

(1) Широко известен пример АВ процесса — распространение БИ по нервному волокну. Активным устройством является мембрана волокна, которая за счет химической энергии создает неравновесное распределение ионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и т. п. (по обе стороны от нее). Физика такого процесса описывается в недавно вышедших обзорах ^{10, 32} и книгах ^{9, 33}. Строго говоря, распространение БИ по мембране описывается телеграфными уравнениями гиперболического типа. Это уравнение сводится к параболической системе, которую мы будем рассматривать ниже, при больших значениях погонных сопротивлений (например, в гигантском аксоне кальмара оно $\sim 10^{10} \text{ Ом/см}$) ³².

(4) Проводящая система сердца состоит из большого числа клеток различного типа. Активность каждой клетки обеспечивается механизмами, аналогичными тем, которые действуют в аксонах нервных клеток. Связь между клетками в межклеточной среде определяется, по-видимому, ионными токами и с помощью специальных веществ — медиаторов. Известно, что по волокнам сердечной мышцы может происходить «в норме» распространение БИ. Возникновение автономных источников волн приводит к аритмиям и фибрилляциям (режиму несинхронизованной активности мышцы), что является патологией для организма.

(7) В культуре ткани скелетной мышцы при добавлении теофелина на миофибриллах обнаружен процесс распространения волн, не связанный с изменением электрического потенциала мембраны клеток ¹⁷.

(8) На определенном этапе существования популяции амебоподобных клеток наблюдается агрегация, связанная с волновым движением этих клеток. Процесс агрегации протекает следующим образом. Одна из клеток начинает периодически выделять специальное вещество — аттрактант (ц-АМФ). Соседние клетки в ответ также выделяют свой собственный импульс ц-АМФ приблизительно через 15 с после получения сигнала. Затем клетки движутся к источнику первичного сигнала. Движение запаздывает примерно на 100 с. В течение движения каждая клетка, по-видимому, невосприимчива к дальнейшей стимуляции. Эта особенность механизма сигнализации и ответа на сигнал гарантирует распространение расходящейся волны сигнала и сходящегося движения клеток к центральному источнику ¹⁸.

(10) В сетях, состоящих из тормозных и возбуждающих нейронов, могут распространяться волны коллективной импульсной активности нейронов. Например,

Т а б л и ц а I

Экспериментально наблюдаемые типы автоволновых процессов

Объекты	Скорость фронта БИ	Длительность одиночного БИ	Характерный размер, длина волны
а) Одиночные клетки			
1. Аксон кальмара ^{9, 10}	21 м/с	1—3 мс	2—6 см
2. Распластанная эмбриональная клетка ^{12, 13}	0,2 мкм/с	60 с	10 мкм
3. Плазмодий миксомицета ¹³	30 мкм/с	130—170 с	4—5 мм
б) Клеточные популяции			
4. Проводящая система сердца ^{14, 15}	25—300 см/с	50—500 мкс	1,5—150 см
5. Мышца миокарда собаки ¹⁵	30 см/с	100 мкс	3 см
6. Дельтовидная мышца собаки ¹⁶	5 м/с	10 мс	5 см
7. Культура ткани из мейфибрилл ¹⁷	50—200 мкм/с	50—200 мс	10—20 мкм
8. Популяция амебоподобных клеток ^{18, 19}	40 мкм/с	5 мин	1 см
9. Коралловые полипы ²⁰	50 см/с	0,02 с	1 см
10. Нейронная сеть: а) быстрые волны ^{21, 22} б) медленные волны ²³	10—50 см/с 2—5 мм/мин	0,2 с 3—5 мин	2—12 см 6—25 мм
в) Химические реакции			
11. Окисление железной проволоки в азотной кислоте ^{24, 25}	2 м/с	0,075 с	15 см
12. Окисление броммалоновой кислоты броматом в присутствии катализирующих ионов церия или железа; реакции Белоусова — Жаботинского ^{5, 26, 27} : а) БИ б) ДС	10 ⁻² —10 см/с 0	1—10 с —	1 мм 1—10 мм
13. Окисление аммиака на платине ^{28, 29}	0,5 см/с		
14. Окисление окиси углерода на платине ²⁸	5 м/с		
г) Физические среды			
15. Стоячие страты ³⁰			
16. Линии из опто-электронных элементов ³¹			

в одной из структур мозга — гипокампе — регистрировалась волна разрядов пирамидальных клеток (возбуждающих нейронов)²². Скорость распространения волны 18-60 см/с. Длительность ответов и периоды следования областей повышенной импульсации порядка сотен мсек. Аналогичные данные получены на изолированной полоске коры мозга²¹.

При локальном раздражении коры мозга химическим, механическим или электрическим путем возникает волна депрессии, которая распространяется по коре от места раздражения со скоростью 30—90 мкм/с. Распространяющаяся депрессия всегда сопровождается изменением уровня постоянного потенциала коры²³.

(12) Интерес к реакциям Белоусова — Жаботинского вызван тем обстоятельством, что, с одной стороны, химические колебания в эксперименте хорошо воспроизводятся и сравнительно легко наблюдаются по изменению окраски, а с другой, — их аналогией с АВ процессами в реальных биологических объектах. В такой распределенной гомогенной системе А. М. Жаботинским и А. Н. Заикиным было обнаружено существование источников активности, возникающих только из-за неоднородного начального возмущения, которые были названы ведущими центрами (ВЦ) (рис. 1). В этой же системе впервые экспериментально наблюдались диссипативные структуры (рис. 2),

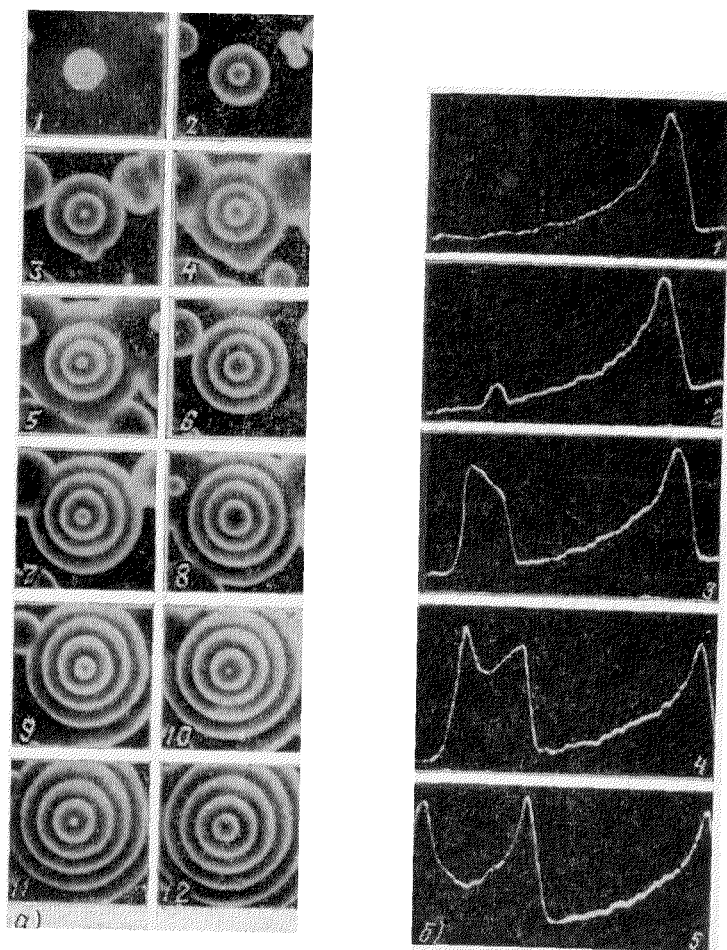


Рис. 1. Ведущие центры в автоколебательной химической реакции.
 а) Интервалы между кадрами — 30 с $T_{\text{ВЦ}} = 56$ с, $\lambda_{\text{ВЦ}} = 0,55$ см, б) осциллограммы профилей волны в последовательные моменты времени t (с): 0 (1), 0,8 (2), 5,4 (3), 9,2 (4) и 23,6 (5) ²⁷

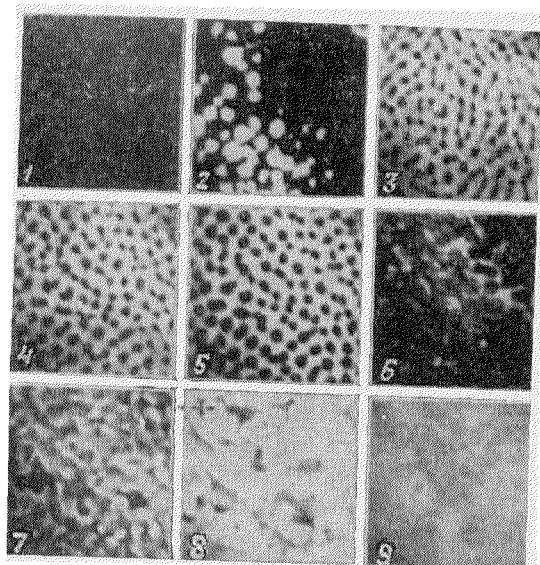


Рис. 2. Ячеистая диссипативная структура в автоколебательной химической реакции.
 Интервалы между кадрами — 2 мин ⁵.

а также двумерный АВ процесс — ревербераторы (спиральные волны) ³³. Существует также режим, когда автоколебания в системе разных точек пространства происходят несинхронно. Такой режим иногда называют «химической турбулентностью»; он показан на рис. 3 (см. также фотографии в ⁵, ³³⁻³⁵).

(13—14) В реакции окисления на платине могут действовать три механизма (газодиффузионный, миграционный, тепловой), обеспечивающие распространение волны каталитической реакции. Совместное действие разных механизмов приводит к возникновению ряда новых, интересных АВ явлений: а) режиму распространения волн с периодическим изменением ее скорости, б) пульсации координаты фронта около положения равновесия, в) самопроизвольным остановкам движения волны, г) диссипативным структурам ^{28, 29}.

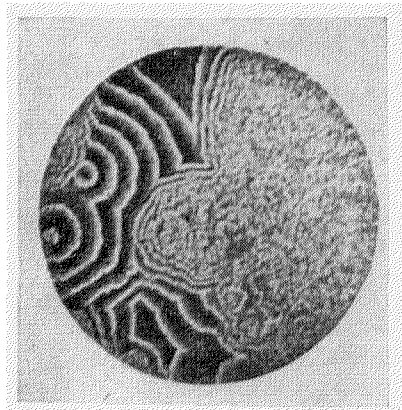


Рис. 3. Переход от регулярного распространения волн к сложным, почти случайным движениям фронтов волн («химическая турбулентность») ³⁵.

б) Математическая модель активной кинетической системы

Для того чтобы показать, что понимают под активной распределенной кинетической системой, сформулируем адекватную ей и достаточно общую математическую модель. Пусть x_i — взаимодействующие между собой компоненты. В химии — это температура, концентрация реагентов, в биологии — это число тех или иных живых объектов на единицу объема, площади или длины. Кинетические уравнения с

учетом взаимодействия x_i и их диффузии для одномерного пространства запишутся следующим образом:

$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = F_i(x_1, x_2, \dots, x_n) + \frac{\partial}{\partial r} \left(\sum_{j=1}^n D_{ij} \frac{\partial x_j}{\partial r} \right) \quad (i=1, 2, \dots, n); \quad (B.1)$$

здесь D_{ii} и D_{ij} ($i \neq j$) — коэффициенты диффузии и взаимной диффузии или теплопроводности, F_i — нелинейные функции, описывающие взаимодействие компонент. В большинстве рассматриваемых моделей коэффициенты диффузии $D_{ii} = \text{const}$, а $D_{ij} = 0$ (при $i \neq j$). Поэтому нижеследующая схема исследования общей модели проводится в этих предположениях, а там, где необходимо, делаются соответствующие уточнения. Моделирование существенно усложняется, если в системе происходят направленные потоки компонент или имеются внешние переменные источники.

Если перемешивание внутри объема, который занимает система, происходит достаточно быстро, то в любой его части процессы синхронны и система описывается так называемыми «точечными» уравнениями ³⁴

$$\frac{dx_i}{dt} = F_i(x_1, x_2, \dots, x_n). \quad (B.2)$$

Одним из основных математических признаков активности кинетической системы является наличие у нее неустойчивых особых точек. Это тесно связано с автокаталитическими свойствами рассматриваемых объектов.

В настоящем обзоре будут рассматриваться системы, свойства которых будут определяться нелинейными параболическими уравнениями (B.1). Кроме того, будем полагать, что на границах рассматриваемого

отрезка выполняется условие

$$\left. \frac{\partial x_i}{\partial r} \right|_{\substack{r=0, \\ r=L}} = 0. \quad (\text{B.3})$$

Для большого числа биологических и химических систем это условие (непроницаемость границ) представляется весьма естественным. Перед тем как переходить к изучению системы (B.1), отметим, что большая роль в исследовании и выявлении характерных режимов поведения активных биологических объектов принадлежала аксиоматическим моделям.

в) Аксиоматические модели активных сред

Исторически наряду с теорией распространения нелинейных волн, которая описывается моделями типа (B.1), получила развитие «аксиоматическая» теория возбудимых сред. Она ставила своей целью описать процессы распространения в нервных цепях, в мышечных системах и, в частности, фибрилляции сердца. Начало аксиоматической теории было положено в 1946 г. работой Н. Винера и А. Розенблюта³⁶. В 60-е годы такой подход был развит И. М. Гельфандом и М. Л. Цетлиным³⁷, в настоящее время аксиоматическая теория успешно разрабатывается у нас в стране^{38, 39}.

Существуют различные уровни описания объекта в аксиоматической теории активных сред. В простейшем варианте теории активная среда состоит из дискретных элементов — конечных автоматов, которые могут находиться только в двух состояниях: возбужденном и рефрактерном. Очевидно, что для применения аксиоматической теории не требуется детальных знаний о кинетике реальных объектов. Другим важным достоинством этого подхода является возможность рассмотрения широкого класса задач в общем виде, а также простота машинного эксперимента. Сейчас с помощью аксиоматических моделей изучается не только нервная ткань, но и химические системы³⁹, генетические сети⁴⁰. Так были предсказаны и качественно описаны наблюдавшиеся затем в опытах Жаботинского — Заикина спиральные волны — ревербераторы, играющие, по-видимому, важную роль в патологических режимах работы сердца^{5, 38, 41}.

Однако всегда встает вопрос об адекватности описаний явлений аксиоматическими моделями. Так, режим «эхо» (взаимный перезапуск соседних элементов среды) был обнаружен при изучении такой модели, но тут же возник вопрос о его реализуемости в кинетических системах¹³⁵. Поэтому работы были продолжены и в результате построены соответствующие кинетические модели типа (B. 1), анализ которых доказал существование этого режима^{33, 71, 81}. Математически вопрос о соответствии аксиоматических и динамических моделей решается рядом теорем, которые, в частности, утверждают, что любой дискретный автомат динамически представим; обратное утверждение, вообще говоря, неверно⁴². На практике необходимо из динамических свойств точечной системы и знания матрицы коэффициентов диффузии D_{ij} постулировать свойства дискретных автоматов. Попытки такого рода делаются, например, в работах^{33, 34, 43, 44}. Болгарские ученые Б. Сендов и Р. Цанев предложили модели, в которых объединяются дискретные и кинетические методы описания коллективов дифференцирующихся клеток^{45, 46}.

1. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОЗМУЩЕНИЙ

а) Распространение фронта волны

Впервые задача о распространении фронта волны в активных кинетических системах возникла в связи с изучением процессов горения, распространения эпидемий и «генов»^{47, 48}. В простейшем случае одномерного пространства и одной кинетической переменной АВ процессы описываются следующим уравнением:

$$\frac{\partial x}{\partial t} = F(x) + D \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}; \quad (1.1)$$

здесь $x(t, r)$ может иметь смысл концентрации «сгоревшего» топлива, температуры, числа живых особей с определенными свойствами, приходящимися на единицу длины и т. п. $F(x)$ описывает скорость изменения x

в соответствующей точечной системе (В.2). Обычно $F(x)$ представляется либо кривой 1, либо кривой 2 (рис. 4).

Если в системе реализуется закон роста $F_I(x)$, то любые малые начальные условия или флуктуации над нулевым уровнем могут привести к появлению «импульса» в некоторой области пространства. В случае 2 система защищена некоторым порогом γ , и автокаталитический рост может происходить там, где x превышает критический уровень γ . Так обстоит дело при возникновении нервных импульсов, «самовозгорании» и т. п.

Введением автомодельной переменной

$$\eta = r - vt \quad (1.2)$$

задача о скорости распространения фронта в (1.1) сводится к следующей:

$$DW \frac{dW}{dx} + vW + F(x) = 0, \quad (1.3)$$

где $W = dx/d\eta$. Скорость v определяется при решении этого нелинейного уравнения с краевыми условиями $W(0) = W(1) = 0$.

В случае $F = F_I$ скорость распространения волны в системе (1.1) была определена А. Н. Колмогоровым, И. Г. Петровским, Н. С. Пискуновым еще в 1937 г.⁴⁷. Оказалось, что скорость распространения АВ процесса при этом заключена в пределах $v_{\min} \leq v < \infty$, где

$$v_{\min} = 2\sqrt{DF'_I(0)}. \quad (1.4)$$

Однако асимптотически устойчив лишь фронт, движущийся с минимальной скоростью. Наличие скоростей, больших чем $v_{\min}$, обусловлено неустойчивостью исходного однородного состояния.

Если $F(x) = F_{II}(x)$, то стационарное распространение фронта волны может происходить только с единственной скоростью v_0 . Общие аналитические

методы решения краевой задачи (1.3) до сих пор не разработаны. В ряде случаев используется кусочно-линейная аппроксимация $F_{I, II}(x)$. Если $F_{II}(x)$ является антисимметричным полиномом, то $W = x^h(1-x)^L$. Пусть, например,

$$F_{II}(x) = 2\tau [x^2(1-x) - \gamma x(1-x)], \quad (1.5)$$

тогда, подставив $W = x(1-x)$ в (1.3), получим⁴⁸

$$v_0 = (1-2\gamma)\sqrt{\tau \frac{D}{2}}. \quad (1.6)$$

Представлением (1.6) пользуются при изучении распространения холодного пламени в газовых смесях⁴⁹ или зоны активности по поверхности гетерогенного катализатора^{28, 29}. В последнем случае x — поверхностная плотность активных центров. Упомянем еще, что если функция $F(x)$ имеет пять и более нулей, то в системе (1.1) могут возбуждаться несколько устойчивых волн, различающихся амплитудами⁵⁰.

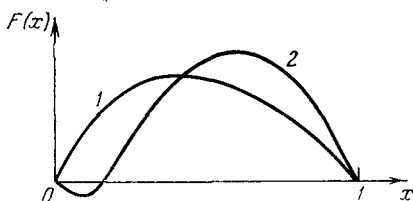


Рис. 4. Два типа зависимостей скоростей реакций от концентраций, соответствующих беспороговому (1) и пороговому (2) распространению фронта волны.

б) Базовая модель распределенной релаксационной системы

Многие явления, связанные с БИ и упомянутые во введении, описываются простыми «базовыми» моделями распространения возмущений

$$\frac{\partial x}{\partial t} = F_1(x, y) + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \quad (1.7)$$

$$\frac{\partial y}{\partial t} = F_2(x, y) + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}. \quad (1.8)$$

В моделях химических реакций x и y имеют смысл концентраций реагентов, а $F_1(x, y)$ и $F_2(x, y)$ — скоростей соответствующих реакций.

В простейшей модели нервной проводимости^{9,10,33,69} x — напряжение на мембране клетки, а y — медленно меняющаяся проводимость калиевых каналов мембраны. $F_1(x, y) = [I_{Na}(x) + I_{Ca}(x, y) + I_K(x, y)]/I_{max}$ — полный ток через мембрану (нормированный на некоторую максимальную величину этого тока I_{max}), представляющий собой сумму ионных токов. $F_2(x, y)$ — функция, определяющая изменение медленного калиевого тока. $D_y = 0$, $D_x = b/2RC$, где C — погонная емкость мембраны, b — радиус волокна, R — удельное сопротивление аксоплазмы. Заметим, что вид модели (1.7, 1.8) для некоторых конкретных систем, например, для сердечных волокон, требует еще дальнейшего уточнения. Непонятно пока, как учесть то обстоятельство, что волокно не полый кабель, а имеется система внутренних мембран. Более того, в теории нервной проводимости Ходжкина — Хаксли используются системы более высокого порядка. Результаты с их помощью получаются в основном на ЭВМ, но, как правило, они лишь уточняют решения, полученные на базовых моделях^{9,10,41}.

Модель нейронной сети, состоящая из возбуждающих и тормозных нейронов, также может быть сведена к системе (1.7), (1.8)^{51,52}. При этом x и y имеют смысл числа волокон в активном состоянии, приходящихся на единицу объема сети, в аксонных деревьях возбуждающих и тормозных нейронов соответственно.

Система (1.7), (1.8) при моделировании таких объектов имеет следующие особенности: а) характерные времена изменения переменных x и y сильно различаются; б) при $y = \text{const}$ $F_1(x)$ имеет вид N -образной кривой; для химических систем это означает, что x является автокаталитической переменной; в) для многих процессов $D_x \gg D_y$. Таким образом, (1.7), (1.8) можно записать в безразмерной и нормированной форме:

$$\varepsilon \frac{\partial x}{\partial t} = F(x, y) + \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \quad (1.9)$$

$$\frac{\partial y}{\partial t} = \varphi(x, y), \quad (1.10)$$

причем $\varepsilon \ll 1$, F и φ имеют одинаковые по порядку величин максимумы своих значений в области изменения переменных. x называют быстрой, а y медленной переменной. Нуль-изоклины системы (1.9), (1.10) показаны на рис. 5. По взаимному расположению нуль-изоклин можно судить, какие

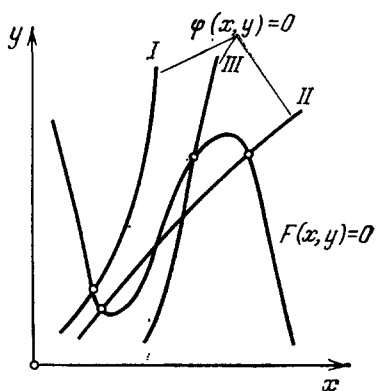


Рис. 5. Нуль-изоклины базовой модели БИ для случаев ждущего (I), триггерного (II) и автоколебательного (III) режимов.

режимы реализуются в соответствующих точечных системах: ждущий (I), триггерный (II) или автоколебательный (III). Система (1.9), (1.10) исследуется либо численными, либо приближенными аналитическими методами. Дадим краткое описание последних.

1) Метод, близкий к методу итераций. Сначала решается система точечных уравнений. Затем в правые части подставляются полученные решения. Получаются линейные диффузионные уравнения с источником, зависящим от координат и времени. Таким образом, вычисляется скорость БИ в нервном волокне^{9, 10, 53}, определяется влияние неоднородности волокна на БИ⁵⁴, взаимодействие БИ⁵⁵.

2) Метод разделения пространственно-временных движений на быстрые и медленные. С его помощью можно изучать нестационарные процессы. Быстрое движение представляет собой распространяющийся фронт возбуждения. Скорость фронта определяется из уравнения (1.9); при этом y рассматривается как фиксированный параметр. Таким образом, определяется зависимость скорости фронта $v = v(y)$ от величины медленной переменной y в области фронта. В свою очередь y находится из уравнения для медленных движений (уравнения (1.9), (1.10) при $\varepsilon = 0$). Искомое решение оказывается составленным из участков медленных движений, разделенных быстро движущимися волновыми фронтами. С помощью описанного метода рассматривается формирование стационарного БИ и исчезновение протяженного возмущения за конечное время⁵⁶, распространение БИ через среду с плавными неоднородностями, остановка спада импульса, деление остановившегося фронта^{57, 58}. Естественно, что метод не работает для задач формирования быстрого фронта и неприменим для среды с неоднородностями, имеющими размер порядка длины фронта.¹

в) Стационарные бегущие импульсы

Одним из наиболее изученных АВ процессов является стационарный БИ^{9, 10, 32}. Чтобы определить форму стационарного БИ, используя автономную переменную (1.2), переходят от (1.9), (1.10) к системе обыкновенных уравнений и в ее фазовом пространстве находят гомоклинические траектории (траектории, идущие из седла в седло). На рис. 6 показан пример численного расчета для системы Нагумо⁹:

$$\frac{d^2 x}{d\eta^2} + \varepsilon v \frac{dx}{d\eta} + y - x + \frac{1}{3} x^3 = 0, \quad v \frac{dy}{d\eta} = 0,8y - x - 0,7, \quad (1.11)$$

которая является хорошей базовой моделью для нервного импульса.

В системе (1.11) могут существовать два импульсных решения. Одно решение соответствует устойчивому БИ системы (1.9), (1.10). Фазовая траектория и форма импульса на рис. 6, б, в помечены цифрой 1. При малых величинах ε фазовые траектории, соответствующие фронту и спаду БИ, расположены в плоскостях $(x, \dot{x})$ при $y \approx \text{const}$. На рис. 6, б эта особенность в движении траектории показана с помощью штриховки. Второе решение (2 на рис. 6, б, в) соответствует неустойчивому решению в рамках системы (1.9), (1.10). При этом оба решения могут существовать лишь при значениях ε , меньших некоторого определенного критического значения ε_0 (см. рис. 6, а). Неустойчивый импульс представляет своего рода границу, которая разделяет возмущения, релаксирующие к устойчивому равновесному состоянию, и возмущения, приводящие к формированию устойчивого БИ. Известны также интегральные неравенства для возмущений, которые должны затухать^{9, 59}. Однако проблему анализа условий возбуждения БИ нельзя еще считать решенной в полной мере.

Аналитическое решение задачи (1.11) на собственное значение при $\varepsilon \ll 1$ с помощью разделения движений на быстрые и медленные проводилось в работе⁶⁰. В ней получены приближенные формулы для скоростей обоих стационарных БИ.

Система (1.7), (1.8) и, в частности, (1.11) допускает также стационарные периодические решения в виде последовательности БИ. Такой

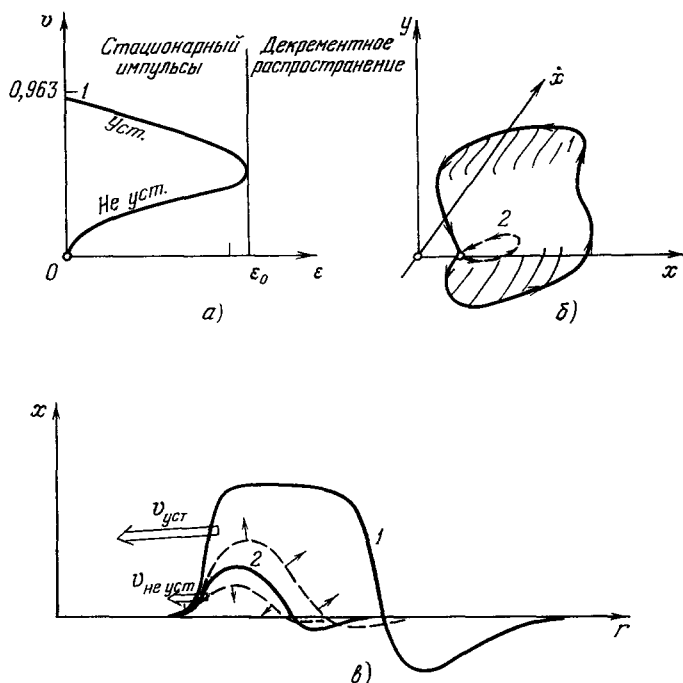


Рис. 6. Бегущий импульс в системе Нагумо (1.11) ⁹.

а) Зависимость скорости распространения стационарных БИ от степени релаксационности системы (ε); б) траектории БИ в фазовом пространстве $(x, \dot{x}, y)$; в) устойчивый (1) и неустойчивый (2) стационарные бегущие импульсы. Штриховой линией показаны примеры возмущений, релаксирующих к равносному состоянию, либо к устойчивому БИ (1).

режим реализуется при периодических внешних воздействиях. Пример расчета параметров таких последовательностей можно найти в работе ⁹.

г) Формирование импульсов

Процесс формирования устойчивого стационарного БИ достаточно просто прослеживается для систем с сильно релаксационными свойствами ⁵⁶. При этом для качественного анализа достаточно знать нуль-изоклины системы $F(x, y) = 0$ и $\varphi(x, y) = 0$ и зависимость скорости распространения фронта от величины медленной переменной в области локализации фронта $v = v(y)$. Отметим, что для любой активной среды график функции $v(y)$ пересекает ось Oy . Соответствующее значение y обозначим как $y_{кр}$.

Рассмотрим простейший нестационарный процесс — формирование БИ в системе со ждущими свойствами. Фазовая плоскость точечной системы изображена на рис. 7. На ней имеется одна устойчивая точка равновесия $(\bar{x}, \bar{y})$. Если в точечной системе начальные условия заданы так, что $x_0 > \bar{x}$, а $y_0 = \bar{y}$, то изображающая точка почти мгновенно попадает на изоклину $F(x, y) = 0$. Затем она будет медленно двигаться до точки срыва А, а далее по быстрой траектории АС и снова медленно вернется в узловую точку $(\bar{x}, \bar{y})$. Таким образом, в ответ на начальное возмущение точечная система выдает один почти прямоугольный импульс.

В распределенной системе (1.9), (1.10) события разыгрываются следующим образом. Пусть начальное условие $x(0, r)$ задано в виде плавного возмущения на участке протяженностью более диффузионной длины L_D ,

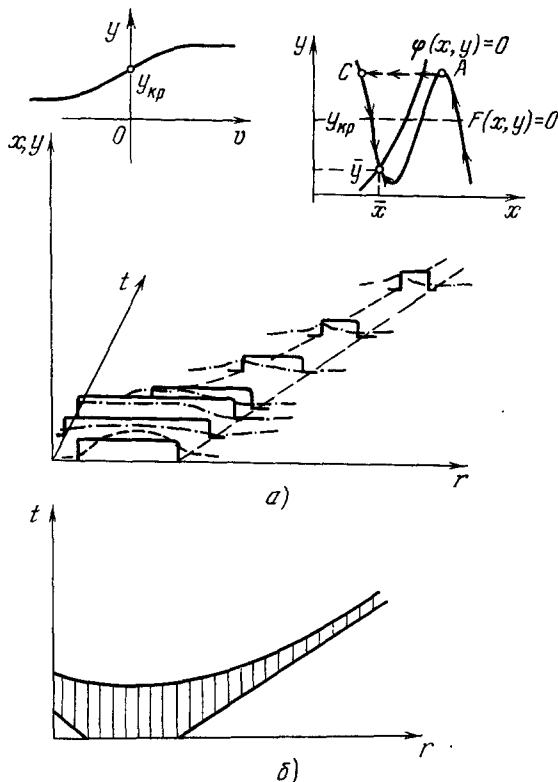


Рис. 7. Процесс формирования бегущего импульса при $\bar{y} < y_{кр}$.

В верхней части рисунка приведены вид функции $v = v(y)$ и нуль-изоклины системы. а) Пространственные распределения x (сплошная линия) и y (штрих-пунктирная линия); б) формирование импульса на плоскости (r, t) ; заштрихованная область соответствует возбужденному состоянию.

может. Начальное возмущение схлопывается за конечный промежуток времени (рис. 8). В работах ^{61, 62} рассмотрены случаи формирования БИ в среде с триггерной характеристикой. Нуль-изоклины соответствующей точечной системы показаны на рис. 9. Там же показаны зависимости скорости от медленной переменной. В зависимости от соотношения между скоростями фронта $v_{фр}$ и спада $v_{сп}$ в БИ могут происходить разные режимы распространения волн. Если $v_{сп} = v_2 > v_1 = v_{фр}$ (см. рис. 9), то, кроме обычного распространения одиночного фронта волны, в такой системе может распространяться БИ возбужденного состояния на фоне невозбужденного окружения. Стрелками на рис. 9 отмечены моменты времени, когда внешним воздействием формируется фронт (стрелка направлена по оси r) или спад (стрелка направлена против оси r) импульса возбуждения. В обратном случае ($v_2 < v_1$) описанный БИ возбужденного состояния не сможет быть стационарным. Он будет в процессе распространения увеличивать свою деятельность. Зато БИ невозбужденного состояния на фоне возбужденного окружения будет принимать стационарную форму.

а $y_0 = y$ и так $x(0, r) = x_0$. Тогда начальный профиль возмущения за время $\Delta t \sim \epsilon$ принимает почти прямоугольную форму. Край возбужденной области формируются в стационарные фронты (см. гл 1), распространяющиеся симметрично в разные стороны со скоростью $v(\bar{y})$. Поэтому достаточно проследить за эволюцией импульса в одном направлении (см. рис. 7, а). Вершина БИ формируется медленными движениями почти независимо в каждой точке пространства. Когда середина области начального возмущения выйдет на участок быстрой траектории AC , то снова возникает быстрый спад — задний фронт БИ, который движется в ту же сторону, что и передний фронт с начальной скоростью $v(y_A)$. Процесс установления БИ состоит в том, что скорости переднего и заднего фронтов выравниваются, как это показано на рис. 7.

Совершенно другое поведение будет в случае, когда узловая точка лежит выше критического значения ($\bar{y} > y_{кр}$). При этом распространение БИ происходит не

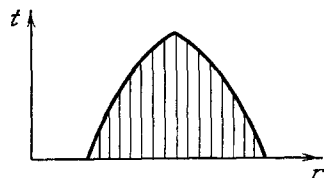


Рис. 8. Процесс формирования бегущего импульса при $\bar{y} > y_{кр}$.

Релаксация возмущения к однородному состоянию, представленная на плоскости (r, t) .

В физиологии в настоящее время известен целый ряд экспериментальных данных, указывающих на то, что зависимость $v(y)$ может быть немонотонной. Укажем, например, на работы, свидетельствующие о немонотонной зависимости скорости БИ от величины медленного тока через мембрану сердечного волокна⁶³⁻⁶⁶. В распределенных средах с такими свойствами возможно формирование нескольких стационарных БИ⁶⁷. На рис. 10 показаны примеры формирования БИ разной длительности: если начальное возмущение по длительности меньше критического, $\tau_0 < \tau_2$, то в системе возникает импульс малой длительности τ_1 , если же $\tau_0 > \tau_2$, то рождается БИ с длительностью τ_3 . Кроме того, при определенных условиях возможна остановка заднего фронта (спада) импульса⁵⁷. Немонотонной зависимостью $v(y)$, в частности, можно объяснить экспериментально наблюдаемое раздвоение и чрезмерное укорочение сердечного потенциала действия при высокочастотной стимуляции или при действии на волокно некоторых лекарственных препаратов⁶³.

Итак, на основе простой модели (1.9), (1.10) качественно объясняются многие характерные особенности рождения и распространения БИ в активных средах. Эта же модель в ряде случаев дает хорошие качественные предсказания. Так, в применении к нейронной сети, параметры которой взяты из работ²¹⁻²³, модель (1.9), (1.10) дает следующие характеристики для БИ, представляющего собой область повышенной импульсации нейронов: скорость ~ 10 см/с, протяженность БИ ~ 2 см, ширина фронта ~ 2 мм. Эти оценки хорошо согласуются с известными экспериментальными данными (см. Введение).

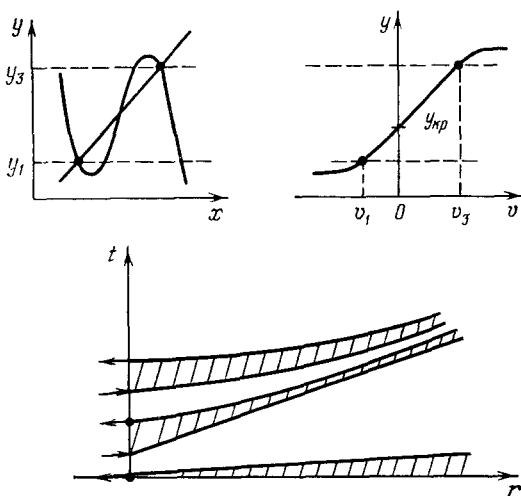


Рис. 9. Схема формирования бегущего импульса в триггерной системе.

В верхней части приведены нуль-изоклины системы и вид функций $v = v(y)$. Максимальная скорость распространения спада импульса больше максимальной скорости фронта импульса ($v_3 > v_1$).

* * *

Важно отметить разницу между рассмотренными БИ и нелинейными волнами, называемыми «солитонами». Солитон формируется в результате взаимного уравнивания действия нелинейности и дисперсии в консервативной системе. Солитон является такой уединенной волной, которая при столкновении с другими такими же волнами асимптотически сохраняет свою форму и скорость⁹. Стабильность обсуждаемого здесь БИ, являющегося также уединенной волной, определяется активными свойствами системы. В БИ также имеет место баланс, но уже между запасенной в системе энергией и ее диссипацией в БИ. Два БИ, встретившись, уничтожают друг друга. Естественно, что и методы исследования этих различных по своему механизму уединенных волн во многом отличаются. Поэтому следует осторожно относиться к единообразной трактовке подобных явлений в различных объектах на том лишь основании, что они являются уединенными волнами. В то же время наличие некоторых общих особенностей объектов предполагает и общность методов исследования их моделей. Так, например, метод разделения волновых движений на быстрые и медленные, успешно применяемый к анализу моделей (В.1), был впервые предложен Р. В. Хохловым при исследовании процессов в нелинейных радиотехнических линиях, описываемых гиперболическими системами, а не (В.1)⁷⁰.

Для описания основных особенностей распространения БИ вполне приемлемой оказалась базовая модель (1.7), (1.8), содержащая только

две переменные: быструю и медленную. Ее можно использовать для изучения распространения потенциалов действия в нервных и мышечных волокнах, областей коллективной активности в нейронных ансамблях, волн активности в автокаталитических химических реакциях и других явлениях.

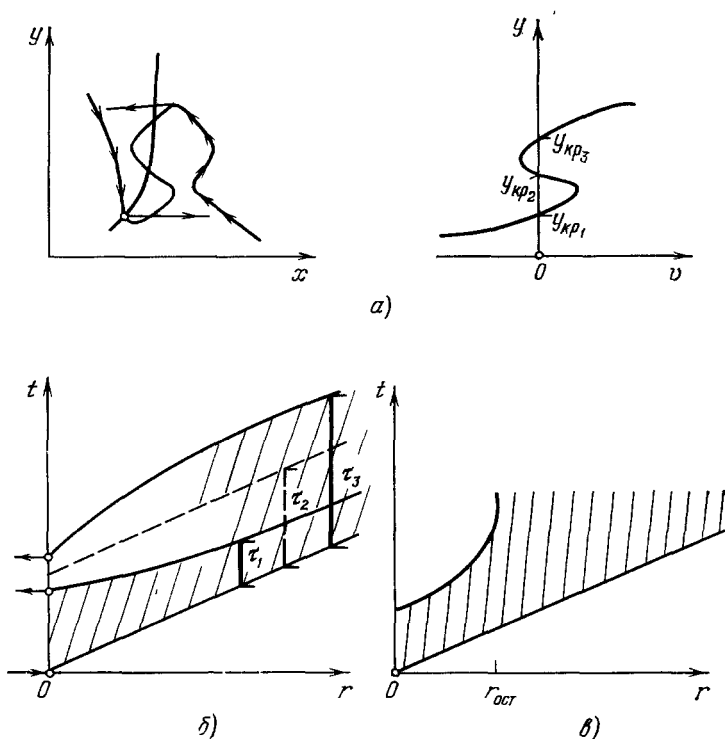


Рис. 10. Распространение бегущего импульса в случае немонотонной зависимости $v = v(y)$.

а) Вид функции $v = v(y)$ и нуль-изоклины системы; б) формирование трех БИ с разной длительностью (τ) в зависимости от начального возмущения; в) остановка спада БИ.

В настоящее время развитие теории БИ в активных средах связано со следующими задачами: изучение неоднородных сред^{10,41,68}, взаимодействие нескольких БИ¹⁰, использование моделей с большим числом переменных²⁸.

2. АВТОНОМНЫЕ ИСТОЧНИКИ ВОЛН

В предыдущем разделе рассматривался механизм распространения волн в активных средах. Следующим этапом является изучение генерации волн. Если имеется область пространства, собственная частота колебаний которой выше, чем в остальной среде, то из нее будут распространяться бегущие волны. Причем в случае нескольких таких источников среда синхронизируется самым высокочастотным из них. Этот вывод был сделан еще на базе аксиоматической теории^{4,33,36,37,41}. Используя эту теорию, В. И. Кринский и А. В. Холопов в 1967 г. предсказали возможность рождения автономного источника волн типа «эхо»¹³⁵. В дальнейшем развитии теории было показано, что такие источники надежно предсказываются и в кинетических моделях типа (В.1)^{33,71,81}. В химической активной гомогенной среде А. М. Жаботинским и А. Н. Заикиным был экспериментально

открыт новый вид источника волн — «ведущий центр» (ВЦ) (см. Введение). Первые модели ВЦ были предложены в работах ^{27, 84, 85}.

Итак, рассмотрим задачи о генерации волн на основе модели (В.1). При этом отдельно изучим почти гармонические и сильно релаксационные решения системы (В.1), (В.3).

а) Устойчивость однородного состояния

Если распределенная система находится в однородном стационарном состоянии, то значения ее переменных равны координатам особой точки соответствующей точечной системы (В.2), которые мы обозначим

$$\{\bar{x}_{1m}, \bar{x}_{2m}, \dots, \bar{x}_{nm}\} \quad (m=1, 2, \dots, M), \quad (2.1)$$

где m — номер особой точки Уравнения, записанные в системе координат с началом в m -й особой точке, будем называть приведенными. Легко видеть, что однородное состояние $x(t, r) = \bar{x}_{im}$ действительно является тривиальным решением краевой задачи для системы (В.1) с нейтральными граничными условиями II рода (В.3), а также с условиями I рода и периодическими условиями (кольцевой реактор).

Анализ автоволновых систем целесообразно начинать с исследования устойчивости стационарного однородного состояния. При этом во многих случаях можно рассматривать только малые возмущения этого состояния, т. е. изучать линеаризованные приведенные системы. Любое возмущение представляется суперпозицией волн вида

$$x'_{im} = x_i - \bar{x}_{im} = \alpha_{im} \exp \left(p_{mk}t + \frac{j\pi k}{L} \right); \quad (2.2)$$

здесь k — волновое число, определяющее длину волны $\lambda_{mk} = 2L/k$. Далее, где это не приводит к недоразумениям, мы будем опускать индекс « m », соответствующий номеру особой точки. Подставляя (2.2) в линеаризованную систему и используя условие существования ее нетривиальных решений, получим дисперсионное уравнение, связывающее комплексные частоты $p_{mk} = \delta_{mk} \pm j\omega_{mk}$, длины волн λ_{mk} (волновые числа k) и коэффициенты системы (В.1) ³⁴:

$$p_{mk}^n + q_{n-1}(k^2)p_{mk}^{n-1} + \dots + q_0(k^2) = 0. \quad (2.3)$$

Если исследуемое состояние неустойчиво, то имеется хотя бы одно значение комплексной частоты p_{mk} с $\delta_{mk} > 0$. Неустойчивости в активных кинетических системах подразделяются на два вида. В случае, когда дисперсионное уравнение (2.3) для волны с длиной $2L/k$ имеет четное число корней $p_{mk} \delta_{mk} > 0$, неустойчивость называют колебательной. Нечетному числу таких корней соответствует неустойчивость Тьюринга, приводящая к образованию стационарных ДС (см. гл. 4).

Прежде чем рассмотреть дисперсионное уравнение (2.3), укажем еще одну задачу, при решении которой оно также используется, а именно изучение дискретных аналогов АВ систем — нескольких связанных между собой диффузией реакторов. Многие общие свойства АВ систем могут быть выяснены из изучения дискретных аналогов, так как они определяются структурой фазового пространства соответствующей точечной системы и спецификой связи диффузионного типа. Анализ дискретных систем, состоящих из малого числа элементов, представляет также самостоятельный интерес ^{71-74, 84}.

Простейшей дискретной системой является два диффузионно связанных реактора:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt} x_{1i} &= F_i(x_{11}, x_{12}, \dots, x_{1n}) + d_i(x_{2i} - x_{1i}), \\ \frac{d}{dt} x_{2i} &= F_i(x_{21}, x_{22}, \dots, x_{2n}) + d_i(x_{1i} - x_{2i});\end{aligned}\quad (2.4)$$

здесь первый индекс переменной указывает номер реактора, а второй — переменной. Модель (2.4) может служить переходным этапом от точечной системы к распределенной. Например, если стационарные концентрации

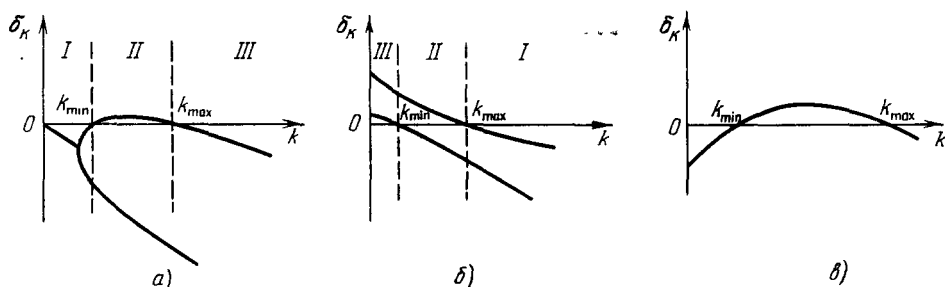


Рис. 11. Типичные зависимости действительных частей корней дисперсионного уравнения (2.3) от волнового числа k .

а, б) Системы с двумя переменными³⁴; в) система с тремя переменными (причем, в соответствующем дисперсионном уравнении (2.3) $q_0(k) > 0$)³⁵.

в первом и втором ящиках отличаются друг от друга и такое положение устойчиво при некоторых значениях коэффициентов проницаемости d_i , то в соответствующей распределенной системе следует ожидать нетривиальных стационарных состояний. Часто в (2.4) удобно использовать другие переменные:

$$\Delta_i = \frac{1}{2}(x_{2i} - x_{1i}), \quad S_i = \frac{1}{2}(x_{1i} + x_{2i}), \quad (2.5)$$

которые выделяют антисимметричные состояния. Координаты (2.5) являются нормальными. Характеристические уравнения для (2.4) получаются из (2.3), если в нем положить $k = 0$ и $\pi^2 k^2 = 2$. Наличие корней с $\delta_k > 0$ уравнения (2.3) при $k^* = 0$ указывает на неустойчивость к синфазным возмущениям, а при $\pi^2 k^2 = 2$ — к антифазным.

Информативной характеристикой систем (В.1) является вид зависимости δ_k от волнового числа k . На рис. 11, а, б показаны типичные для системы с двумя переменными зависимости δ_k от k ³⁴. Остальные типы графиков таких зависимостей получаются путем параллельного относительно координатных осей переноса графиков, представленных на рис. 11, а, б. Рассмотрение этих графиков показывает, что в системах с двумя переменными колебательная неустойчивость для волн конечной длины может существовать лишь тогда, когда соответствующая точечная система ($k = 0$) является автоколебательной. В то же время неустойчивость Тьюринга может возникать, даже, если стационарное состояние точечной системы устойчиво (такая ситуация невозможна для системы с одной переменной). Если точечная система является автоколебательной, то всегда возможны такие значения коэффициентов диффузии, при которых возникает неустойчивость Тьюринга.

Среди автоколебательных систем с тремя и более переменными существуют такие системы, в которых неустойчивость Тьюринга не возникает

ни при каких значениях коэффициентов диффузии. С другой стороны, в некоторых трехкомпонентных системах автоколебательная неустойчивость может возникать даже тогда, когда в точечной системе автоколебания отсутствуют. Соответствующий график зависимости δ_k от k показан на рис. 11, в⁷⁵.

Механизм этого явления можно проиллюстрировать на примере следующей системы⁷⁶:

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= A + x^2 y - (B + 1)x + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial y}{\partial t} &= Bx - x^2 y + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial A}{\partial t} &= W + Kx - RA + D_A \frac{\partial^2 A}{\partial r^2}. \end{aligned} \right\} \quad (2.6)$$

В (2.6) два первых уравнения при фиксированном A ($B > A^2 + 1$) описывают автоколебательную подсистему, так называемый «брюсселятор»³⁴. Третье уравнение в (2.6) описывает обратную связь, которая демпфирует колебания и даже может сделать их затухающими. Диффузия A -компоненты выравнивает ее пространственные неоднородности, возникающие в процессе колебаний и, следовательно, уменьшает действие указанной обратной связи. Поэтому для малых волновых чисел, когда влияние диффузии мало, обратная связь через переменную A может оказаться достаточно сильной, чтобы возмущения затухали. При больших волновых числах обратная связь ослабевает, инкремент колебаний может становиться положительным и амплитуда возмущений будет расти (см. рис. 11, в). При больших волновых числах, так же как и в двухкомпонентных системах, δ обязательно становится отрицательным из-за диффузии переменных x и y .

Особо хотелось бы подчеркнуть возможность возникновения неустойчивостей однородного состояния в распределенных системах с взаимной диффузией компонент в случаях точечных систем, имеющих устойчивую особую точку при любых значениях параметров. Интересно отметить, что такие колебательные неустойчивости возможны лишь в системах с тремя и более переменными, а неустойчивости Тьюринга возможны и в системах с двумя переменными. При этом величина коэффициентов взаимной диффузии может быть малой по сравнению с коэффициентами самодиффузии. Это указывает на особую роль изучения процессов переноса в исследуемых неравновесных средах.

б) Стоячие волны

Анализ квазигармонических автоколебаний в распределенной системе (В.1) и простейшей дискретной модели (2.4) имеет много общего. Дело в том, что любое решение системы (В.1) можно представить в виде ряда

$$x_i(t, r) = \overline{x}_i + \sum_{k=0} A_{ki}(t) \cos \frac{\pi k r}{L}. \quad (2.7)$$

В описании квазигармонической стоячей волны существенными являются только несколько членов ряда (2.7). После подстановки усеченного ряда (2.7) в (В.1) и осреднения по пространственной переменной получаются обыкновенные дифференциальные уравнения для амплитуд мод A_{ki} . Если проводить рассмотрение для двух мод ($k = 0$ и $k \neq 0$), то получаемые уравнения для A_{ki} будут эквивалентными уравнениям простейшей дискретной системы (2.4), записанной в нормальных координатах (2.5). Анализ этих уравнений проводится методом медленно меняющихся амплитуд: $A_{ki}(t) = a_{ki}(\varepsilon t) \cos(\omega_k t)$ ($\varepsilon \ll \min_k \{\omega_k\}$). В результате для a_{ki} получаются укороченные уравнения, анализ которых является достаточно простой задачей^{75,76}.

В двухкомпонентных системах, имеющих только нечетные нелинейности, происходит асинхронное гашение антифазных колебаний (переменные Δ в (2.4) или моды с $k \neq 0$) синфазными колебаниями (переменные S или мода с $k = 0$), т. е. устойчивы лишь синфазные колебания. Если нелинейности приведенной системы содержат также четные члены, что характерно для «химических» систем, то возможны несинфазные колебания. Однако форма таких колебаний далека от гармонической^{5, 33, 71, 76-78}. Квазигармонические СВ в двухкомпонентных системах неустойчивы^{34, 76, 78}.

В трехкомпонентных системах антифазные колебания могут гасить синхронные колебания^{75, 76}. Очевидно, что в этих случаях СВ устойчива. В наиболее «чистом» виде СВ наблюдается, когда в точечной системе не возникают автоколебания. Если же условия самовозбуждения синфазных автоколебаний выполняются, то они также устойчивы. Устойчивыми могут быть несколько СВ с разными длинами волн и частотами колебаний. Переход от одного режима к другому инициируется конечными возмущениями. Таким образом, подобные системы можно рассматривать как частотные триггеры. Частоты устойчивых несинфазных колебаний выше частоты автоколебаний точечной системы.

Описанные СВ существуют, например, в системе (2.6)⁷⁵. Другим примером⁷⁶ является одна из моделей реакции Белоусова — Жаботинского, так называемый «орегонатор»^{79, 80}

$$\left. \begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= y(1-x) - \gamma x + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial y}{\partial t} &= \beta y(1-x) - \rho yz - cy^2 + \kappa z + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial z}{\partial t} &= x - qyz - \tau z + D_z \frac{\partial^2 z}{\partial r^2}; \end{aligned} \right\} \quad (2.8)$$

здесь x , y , z — концентрации $\text{Ce}^{4+}(\text{Fe}^{3+})$, автокатализатора и ингибитора (бромид) соответственно. Эта система отличается от (2.6) тем, что в ней нельзя выделить автоколебательной подсистемы, а значит, механизм раскачки антифазных колебаний иной, нежели описанный для (2.6). Полезно отметить, что такая раскачка происходит при больших значениях D_z , а, как будет показано в гл. 4, стационарные ДС в этой модели имеют место при больших значениях D_x .

в) Проблема ведущих центров

Рассмотрим теперь задачи о генерации бегущих импульсов в релаксационных системах. В неоднородных системах источником бегущих волн могут быть области, в которых собственная частота колебаний выше, нежели в окружающем пространстве, что и обеспечивает устойчивость режима. Источник этого типа называют водителем ритма или пейсмекером. Однако основную задачу теории волн представляет исследование источников бегущих волн в однородных средах^{5, 33, 34, 95}.

Впервые эта задача изучалась на основе аксиоматических моделей^{33, 38, 41}. Были найдены источники волн, получившие название «эх». Существование таких источников обеспечивается последовательным перезапуском соседних элементов среды. С другой стороны, источники волн, возникающие при протекании химических реакций в гомогенной среде, стали называть ведущими центрами — ВЦ⁵. При этом среда может быть как автоколебательной, так и ждущей. В последнем случае особенно отчетливо видно, что именно механизм ВЦ обеспечивает периодический режим. Поскольку механизм «эх» полностью не объясняет экспериментальные факты, были изучены другие типы источников волн на моделях с тремя переменными. Далее источники волн будем иногда называть одинаково —

ВЦ. Однако следует помнить, что имеются различные механизмы, определяющие их работу.

Рассмотрим более детально механизм «эхо». Изучение аксиоматических моделей показало, что «эхо» может существовать только тогда, когда длительность импульса τ связана с временем рефракторности R , как $\tau/R > 0,5$, причем источник имеет нулевой размер^{33,38}. Аналогичные условия были получены для двух релаксационных ждущих генераторов, связанных диффузионно⁷¹. Дальнейшее развитие теории «эхо» связано с использованием модели (В.1), содержащей две переменные.

Для сильно релаксационной системы (1.9), (1.10) с помощью характеристики $v = v(y)$ установлено, что для образования источника импульсов необходима остановка фронта возбуждения. Дальнейшая эволюция остановившегося фронта возбуждения может протекать альтернативно. Если скорости медленных движений с разных сторон неподвижного фронта подобраны соответствующим образом (когда нелинейные характеристики $f = 0$, $\varphi = 0$ обладают симметрией — скорости медленных движений равны^{57,58}), будет происходить деление фронта (рис. 12, а). Если медленные движения не согласованы, то фронт уйдет в ту сторону, где изменения медленной переменной происходят быстрее (рис. 12, б). Эти процессы связаны с неустойчивостями для определенных возмущений, уводящих фронт ли-

бо в одну, либо в другую сторону, либо приводящих к делению. Условие $\tau > R/2$ в применении к уравнениям (1.9), (1.10) означает, что скорость медленных движений в области покоя больше скорости медленных движений в области возбуждения. При этом происходят следующие процессы (рис. 13). Фронт возбуждения после остановки будет распространяться в область, где система находится в состоянии покоя. Но пока фронт был неподвижен, в точке остановки r_c образовалась неоднородность в распределении медленной переменной. Из-за этого образуется новый остановившийся фронт, который через некоторое время уходит в область, где система находится в состоянии покоя. Однако в некоторый момент фронт после остановки все же уйдет в область возбужденного состояния. Такой момент наступит тем скорее, чем больше разница между скоростями медленных движений в состояниях покоя и возбуждения. После этого источник типа «эхо» прекращает свое существование^{58,61}. Противоположным является случай, когда длительность импульса возбуждения оказывается меньше времени восстановления системы в состоянии покоя ($\tau > R/2$)⁷⁰. Тогда происходит остановка импульса при $y = y_{кр}$,

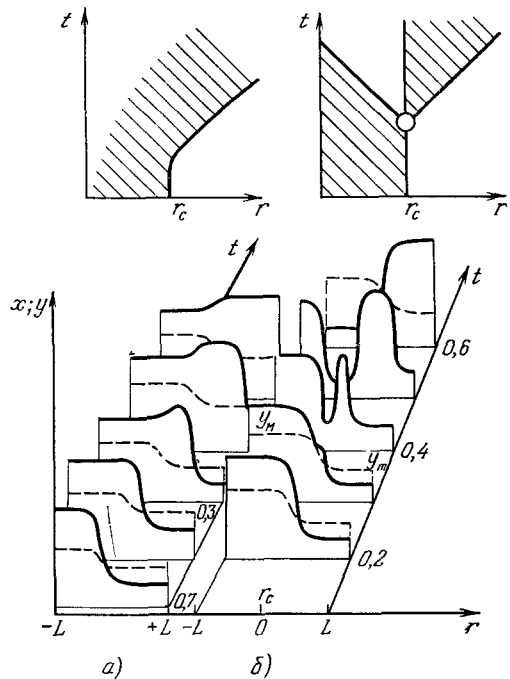


Рис. 12. Эволюция фронта возбуждения в точке его остановки.

В верхней части показаны схемы процессов в плоскости (r, t) . а) Процесс деления фронта от точки остановки; б) процесс ухода фронта от точки остановки.

и через некоторое время фронт уходит в сторону, где система находится в возбужденном состоянии. После этого возбуждение системы за счет внутренних процессов уже возникнуть не может.

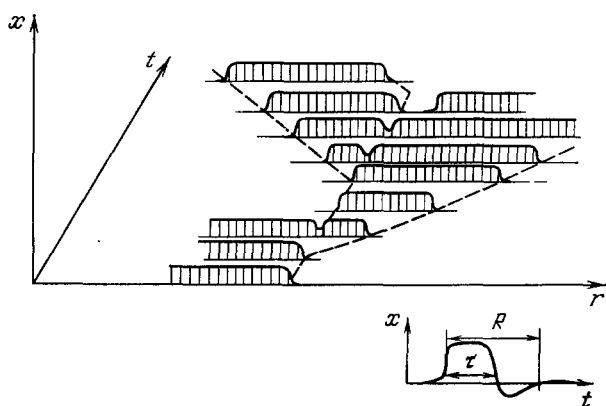


Рис. 13. Эволюция областей возбуждения в зависимости от соотношений между длительностями импульса τ и периода рефрактерности R : при $\tau > \frac{1}{2}R$ — источник волн типа «эхо».

Периодическая работа источника «эхо» возможна в автоколебательной, в ждущей и в триггерной системах. При этом, однако, необходимо определенное согласование скоростей медленных движений с разных сторон неподвижного фронта возбуждения, для чего нужен специальный

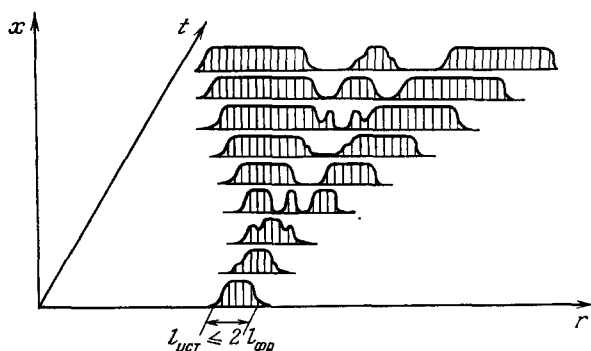


Рис. 14. Примеры работы источников бегущего импульса — периодическое деление фронтов^{57, 58}.

выбор параметров системы. Периодическое деление фронта показано на рис. 14. Малые отклонения от подобранных значений параметров приводят к разрушению источника после генерации нескольких импульсов. Таким образом, периодический режим работы одномерного источника оказывается не грубым режимом относительно вариаций параметров системы.

Разрушение ВЦ также происходит при уменьшении размеров системы до характерного размера ВЦ. ВЦ типа «эхо» имеет характерный размер порядка длины фронта возбуждения⁵⁸.

Для систем с двумя переменными известны также примеры численного расчета одномерных источников, детали работы которых пока еще трудно объяснить с помощью качественных методов⁵². Следует отметить, что при

работе такого источника также наблюдаются режимы, похожие на деление остановившегося фронта возбуждения. Другим примером является источник в среде с триггерной неоднородностью⁸³. Импульс возбуждения набегает на неоднородность с триггерными свойствами. После этого неподвижный фронт начинает генерировать импульсы. Полностью механизм работы такого источника пока еще не понят.

г) С т а б и л ь н ы е в е д у щ и е ц е н т р ы

В рассмотренных выше системах с двумя переменными стабильный периодический режим генерации импульсов может существовать только при специально подобранных значениях параметров. Устойчивые относительно изменения параметров ВЦ, типа «эхо», по-видимому, можно получить в модели с двумя переменными при немонотонной зависимости $v = v(y)$.

Другой подход к изучению стабильной автогенерации волн состоит в использовании моделей с тремя переменными. Стабилизация «эхо» посредством третьей переменной представляется возможной, но соответствующие модели еще не изучены. Зато известны трехкомпонентные системы, в которых механизм стабилизации ВЦ, отличный от «эхо», основан на различиях в характере процессов, протекающих в области формирования БИ и в области его стационарного распространения. Именно благодаря третьей переменной эти различия могут ускорять этап медленных движений в области инициации волны, приводя к образованию стабильного ВЦ.

Обсудим два типа моделей. Их точечные системы содержат автоколебательную подсистему из двух переменных, а третья переменная определяет дополнительную, запаздывающую обратную связь, существенно влияющую на параметры автоколебаний. В распределенной системе БИ формируется в основном автоколебательной подсистемой, а характер распределения третьей переменной обуславливается изменениями его формы. Итак, рассмотрим следующую модель²⁷ (аналогичная модель изучалась в⁸⁴):

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= y(1-x) - (\gamma_0 + z)x + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \\ \varepsilon \frac{\partial y}{\partial t} &= y(1-x) - \frac{(py - \kappa)x}{qy + \tau} - cy^2 + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}, \end{aligned} \quad (2.9)$$

$$\frac{\partial z}{\partial t} = W + Kx^2 - Rz + D_z \frac{\partial^2 z}{\partial r^2} \quad (2.10)$$

или

$$\frac{\partial z}{\partial t} = K\theta(x_0 - x) - Rz + D_z \frac{\partial^2 z}{\partial r^2}, \quad (2.11)$$

где $D_x \gg D_y, D_z$; $\theta(\xi) = 0$ при $\xi < 0$ и $\theta(\xi) = 1$ при $\xi > 0$.

Переменные x и y в (2.9) при фиксированном z и $\varepsilon \ll 1$ образуют релаксационную автоколебательную подсистему, фазовая плоскость которой показана на рис. 15. Подсистема является редуцированной моделью реакции Белоусова — Жаботинского (2.8). При данном расположении нуль-изоклин движение изображающей точки подсистемы вдоль верхнего участка y -нуль-изоклины практически не зависит от значений z , а по нижнему — зависит, а именно: ускоряется при больших z .

В распределенной системе проекцией на фазовую плоскость $x - y$ изображающей точки в области ВЦ является цикл, который охватывает все фазовые траектории, соответствующие бегущим волнам в областях

пространства вдали от ВЦ. Это означает, что в области ВЦ диффузия замедляет переход изображающей точки с нижней на верхнюю ветвь y -нуль-изоклины. В остальных областях пространства волны, бегущая из ВЦ, только ускоряет такой переход. Поэтому из третьего уравнения системы ((2.10) или (2.11)) следует, что в области запуска волны будет находиться

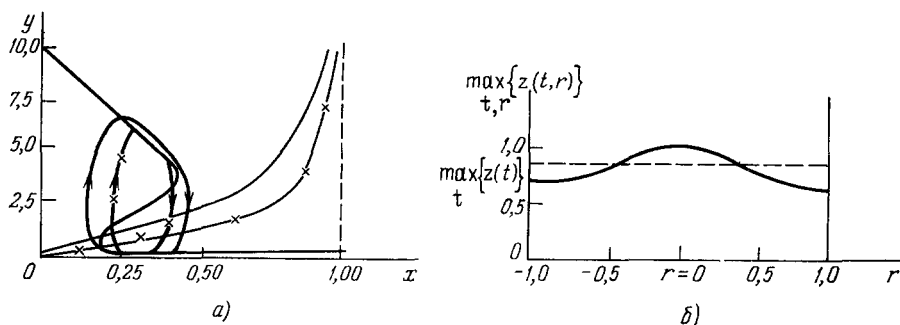


Рис. 15. Ведущий центр в системе (2.9) — (2.10).

а) Нуль-изоклины подсистемы (2.9) и проекции интегральных кривых («предельных» циклов) на фазовую плоскость подсистемы из точек пространства $r_0 = 0$ и $r = 1$; б) распределение величины $\max_t \{z(t, r)\}$ (результаты численного интегрирования на ЭВМ; $K = 1$, $\varepsilon = 1/\beta = 10^{-2}$, $p = 5$,

$\kappa = 10^{-2}$, $q = 4$, $\tau = 1$, $c = 0$, $\gamma = 0,02$, $W = 0$, $R = 0,1$, $D_x = D_z = 0$, $D_y = 0,2$).

$\max_{t,r} \{z(t, r)\}$, как и показано на графике (рис. 15), построенном по результатам численного эксперимента. Такое распределение $\max_{t,r} \{z(t, r)\}$ обеспе-

чивает резкое уменьшение времени медленных движений в области запуска и, следовательно, стабильность ВЦ.

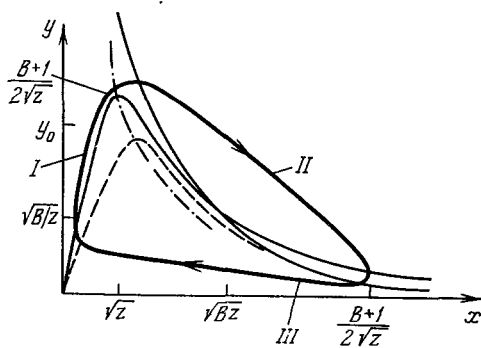


Рис. 16. Структура фазовой плоскости автоколебательной подсистемы (2.12).

на участке I она увеличивается с ростом z , на горизонтальном участке III — уменьшается. На наклонном участке II происходят быстрые движения, слабо зависящие от значения z . В полной системе (2.12), (2.13) z возрастает, когда проекция изображающей точки находится на горизонтальном участке, и уменьшается на вертикальном.

На рис. 17 показаны профили волны, бегущих из области ВЦ. Диффузия z -компоненты выравнивает ее распределение по пространству. Это приводит к тому, что: а) когда проекция изображающей точки области ВЦ находится на горизонтальном участке, то диффузия несколько уменьшает величину z -компоненты в этой области; б) когда эта проекция попадает на вертикальный участок, то диффузия уже увеличивает величину z -компоненты. Таким образом, диффузия z -компоненты ускоряет дви-

Другой механизм стабилизации ВЦ проиллюстрируем на модели ²⁷

$$\frac{\partial x}{\partial t} = zy + x^2y - (B+1)x + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2},$$

$$\frac{\partial y}{\partial t} = Bx - x^2y + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}, \quad (2.12)$$

$$\frac{\partial z}{\partial t} = W + Kx - Rz + D_z \frac{\partial^2 z}{\partial r^2}, \quad (2.13)$$

где уже $D_z \gg D_x, D_y$.

На рис. 16 показана фазовая плоскость релаксационной автоколебательной подсистемы (2.12) (z фиксировано). Скорость движения изображающей точки зависит от z : на вертикальном участ-

жения в области ВЦ по сравнению с движениями в остальных областях пространства. Эти процессы делают режим ВЦ устойчивым.

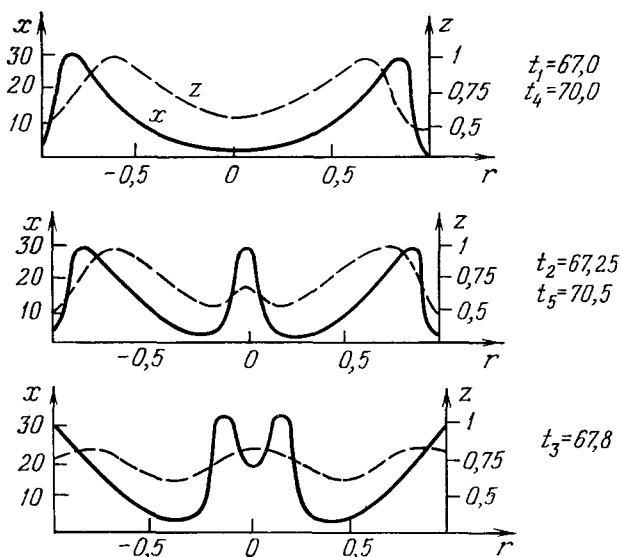


Рис. 17. Профили волн в режиме ведущего центра системы (2.12) — (2.13) в последовательные моменты времени.

Результат численного интегрирования на ЭВМ: $B = 36$; $W = 0,36$, $K = 0,05$; $R = 1$; $D_x = 2,5 \cdot 10^{-4}$; $D_y = 0$, $D_z = 2,5 \cdot 10^{-3}$ ($T_{ВЦ} = 3,3$; $T_0 = 3,6$)²⁷.

В рассмотренных системах стабильные ВЦ могут быть даже тогда, когда в точечной системе колебания не возникают. Для существования ВЦ, как правило, требуется достаточно высокая степень релаксационности точечной системы. Иначе возникает режим «перемещающихся» ВЦ, т. е. область источника волн будет от периода к периоду изменять свою координату в пространстве. При последующем уменьшении релаксационности системы можно получить СВ.

До сих пор речь шла о системах с простой диффузией (матрица диффузии диагональна). Однако взаимная диффузия компонентов может играть весьма существенную роль в АВ системах. Так, в работе⁸⁵ изучена трехкомпонентная модель, в которой автоколебательная подсистема «брюсселятор» воздействует на третью переменную только посредством взаимной диффузии, без которой процессы протекали бы как в двухкомпонентной системе. Численный эксперимент показал, что обсуждаемая модель имеет устойчивый ВЦ. Механизм образования устойчивого ВЦ точно такой же, как и рассмотренный на примере системы (2.12)—(2.13).

* * *

В настоящее время известны разнообразные источники автогенерации волн в активных средах. Общим свойством их функционирования является повышение частоты колебаний во всем пространстве по сравнению с частотой синфазного режима. На основе этого свойства можно предложить простой и надежный способ определить возможность существования автономных источников волны. В среду следует внести локальное в пространстве и во времени возмущение и наблюдать за изменением частоты колебаний в доступной для опыта точке пространства.

Сопоставим теперь экспериментальные данные с моделями автономных источников волн. На рис. 1 показаны распределения концентрации Fe^{3+} в последовательные моменты времени для режима ВЦ реакции Белоусова — Жаботинского (Fe^{3+} — медленная переменная). Время увеличения концентрации Fe^{3+} в БИ составляет примерно $1/8$ от периода колебаний. Поскольку для существования режима «эхо» необходимо, чтобы $\tau/R > 0,5$, то генерацию волн в этих экспериментах нельзя объяснить каким-либо механизмом подобного типа. В то же время базовые модели ВЦ с тремя переменными правильно описывают основные черты наблюдаемого явления.

ВЦ возникают вследствие надпороговых возмущений однородного состояния. В эксперименте ВЦ могут спонтанно создаваться в процессе синфазных колебаний. Следовательно, при протекании этих реакций возможны макроскопические флуктуации. Существование таких флуктуаций еще должно найти теоретическое объяснение.

Наконец, обратим внимание на то, что процессы взаимной диффузии могут оказывать существенно влияние на стабильность однородного состояния в неравновесных системах, а также приводить к рождению ВЦ.

3. ПРОБЛЕМЫ СИНХРОНИЗАЦИИ

а) Синхронные автоколебания в неоднородных системах

Одним из основных АВ режимов, играющих важную роль в жизнедеятельности отдельной клетки или целого организма, являются синхронные автоколебания (СА) кинетических переменных во всем рассматриваемом пространстве. В монографии ³⁴ развита теория синхронизации двухкомпонентных систем второго порядка с диффузионной связью. Остановимся на главных результатах этой теории.

Если система неоднородна за счет зависимости функций F_i от координаты, например, вследствие неодинаковой температуры, освещенности и т. п., то синхронизация не обязательна.

В радиофизике дискретным аналогом автоколебательной системы с диффузионной связью являются цепочки N автогенераторов, связанных гальванически. При этом такая цепочка описывается системой уравнений вида

$$\begin{aligned}\frac{dx_i}{dt} &= F_i(x_i, y_i) + d_x(x_{i+1} - 2x_i + x_{i-1}), \\ \frac{dy_i}{dt} &= \varphi_i(x_i, y_i) + d_y(y_{i+1} - 2y_i + y_{i-1});\end{aligned}\tag{3.1}$$

здесь x_i, y_i — динамические переменные в i -м генераторе, $d_x = D_x(N/L)^2$, $d_y = D_y(N/L)^2$, а структура уравнений для первого и N -го элементов определяется граничными условиями; L — длина системы.

В биологии дискретными аналогами могут быть представлены ткани, состоящие из отдельных клеток, а коэффициенты связи d_x и d_y определяются проницаемостью мембран и межклеточных промежутков. В отдельных клетках могут протекать автоколебательные биохимические реакции типа темновых процессов фотосинтеза ³³ или гликолиза ³³.

Уравнения (3.1) подробно исследовались для случая почти гармонических колебаний. В этих условиях применим эффективный метод поэтапного укорочения для уравнений, описывающих эволюцию амплитуд и фаз цепочки автогенераторов, развитый Р. В. Хохловым ⁸⁶. При этом

полоса синхронизации Δ_c определяется формулой

$$\Delta_c = (d_x + d_y) f(N). \quad (3.2)$$

Функция $f(N)$ зависит от числа генераторов N и характера распределения собственных частот автоколебаний. Она достигает максимума, если расстройка вводится в генератор, расположенный в центре цепочки^{34,87}.

Как правило, АВ процессы в неравновесных кинетических системах имеют релаксационный характер. Пусть, по-прежнему, x — быстрая переменная, а y — медленная, и инкремент в автоколебательной системе возрастает в κ раз. Тогда согласно⁸⁸ вместо (3.2) имеем

$$\Delta_c \sim d_y \kappa + \frac{d_x}{\kappa}. \quad (3.3)$$

Это значит, что эффективность синхронизации при связи по медленной переменной возрастает в κ раз, а по быстрой, наоборот, уменьшается. В следующем параграфе будут рассмотрены случаи, когда в релаксационных системах при $d_y = 0$ наступает десинхронизация автоколебаний в пространстве, т. е. когда $\Delta_c \rightarrow 0$ при $\kappa \rightarrow \infty$.

Вдоль цепочки генераторов, имеющих расстройку друг относительно друга, или, соответственно, вдоль распределенной неоднородной автоколебательной системы, устанавливается стационарное распределение «градиента» фаз. Это приводит к тому, что вдоль системы раз в период будет пробегать фазовая волна. Визуально подобное явление наблюдается в виде бегущей волны окраски в тонких и длинных трубках, где протекает реакция Белоусова — Жаботинского, когда в трубку вносится какая-либо неоднородность⁵. (Фазовые волны не следует путать с волнами, расходящимися от ВЦ.)

Продемонстрируем полезность моделей в виде цепочки диффузионно-связанных генераторов для интерпретации явления ВЦ. Как уже указывалось в гл. 2, устойчивые ВЦ могут существовать, по-видимому, лишь в трехкомпонентных автоколебательных системах. В радиофизике такой распределенной системе соответствует цепочка генераторов с «полутора» колебательными степенями свободы, например, генераторов с инерционной нелинейностью. В таких двух диффузионно-связанных генераторах с тремя динамическими переменными помимо синфазного возможен устойчивый антифазный режим СА⁷⁶. При этом синхронная частота такого режима выше, чем частота парциальных автоколебаний. Пусть сначала все генераторы в цепочке находятся в режиме синфазных СА. Если в одном из таких генераторов фаза автоколебаний изменится скачком на угол порядка π , то в цепочке образуется локальная «область» с автоколебаниями повышенной частоты. Такую область можно интерпретировать как ВЦ.

Если в распределенной системе заданы неоднородные начальные условия, то СА во всей системе устанавливается за конечное время. Скорость распространения синхронного режима для квазигармонического АВ процесса оценивается по формуле (при этом $\omega \gg \delta$)

$$v = 2\sqrt{\delta D}. \quad (3.4)$$

Для простоты здесь $D_x = D_y = D$.

С помощью выражения (3.4) можно сделать оценку максимального объема полного внутреннего перемешивания, внутри которого все процессы протекают синхронно. Характерный размер L^* такого объема находится из равенства

$$\frac{L^*}{v} \leq \frac{2\pi}{\omega} = T \quad \text{или} \quad L^* \leq 4\pi \frac{\sqrt{\delta D}}{\omega}. \quad (3.5)$$

Для оценок можно также пользоваться скоростями распространения БИ из табл. I.

Таблица II

Оценки размеров синхронной области

Автоколебательный процесс	$T = \frac{2\pi}{\omega}$	δ/ω	L^* , см		
			Молекулярная диффузия, $D \sim 10^{-5}$ см/с	Принудительное перемешивание, $D_{эфф} \sim 10^{-1}$ см/с	Возбуждаемая среда
Темновые реакции фотосинтеза	10 час	0,2 0,5	4,0 10,0		
Автоколебания в гликолизе	10 мин	0,2 0,5	0,45 1,13	45 11,3	
Реакции Белоусова — Жаботинского	0,1— 1 мин	0,2 0,5	0,06—0,45 0,15—0,37	5—15 12,5—37,5	
Автоколебания сердечной мышцы	1 с				1 мм
Автоколебания в нейронной сети (быстрые волны)	0,5 с				10 см
T — период автоколебаний, ω — круговая частота, δ — инкремент системы.					

С помощью величины L^* можно определить минимальное число разбиений определенной системы при построении ее дискретного аналога:

$$L^* \leq \frac{L}{N}, \quad N \leq \frac{L}{L^*}. \quad (3.6)$$

В табл. II приводятся оценки L^* для различных автоколебательных процессов. Как видно из таблицы, биохимические автоколебания являются СА в пределах отдельных живых клеток и даже целых «органов», например, для сердечной мышцы, листа зеленого растения. С другой стороны, молекулярной диффузии не всегда достаточно, чтобы синхронизовать реакцию Белоусова — Жаботинского. Действительно, в реакторах с тонким слоем реагирующего раствора (менее 1 мм) наблюдаются сложные АВ процессы, разворачивающиеся в плоскости.

б) Десинхронизация автоколебаний. Квазистохастические волны (КСВ)

При случайном возмущении разности фаз автоколебаний в двух точках пространства c и d может возникнуть сложный переходный режим — КСВ.

В работе ⁷⁷ получены конкретные условия существования сложного режима релаксационных автоколебаний в пространстве (для систем типа (1.9) — (1.10) с двумя N -образными нуль-изоклинами), и описан соответствующий машинный эксперимент. Чтобы получить аналитическую формулу, рассмотрение было проведено при следующих предположениях: считалось, что в начальный момент времени на однородное распределение переменных x и y наложено возмущение. Рассматривалось изменение переменной y в двух выделенных точках c и d . При этом полагалось, что $\Delta y = y_c - y_d \ll y_{\max} - y_{\min}$, а $l_{фр} < L_{cd} \ll vT_0$, где $l_{фр}$ — длительность фронта БИ, L_{cd} — расстояние между точками c и d , T_0 — период собственных автоколебаний. Если значения y в точках c и d с течением времени не будут сходиться, то в системе наступает рассинхронизация. Условия рассинхронизации тогда записываются следующим образом:

$$\delta^* = \frac{\Delta y(t+T)}{\Delta y_c(t)} > 1. \quad (3.7)$$

Величина инкремента δ^* выражается через характеристики медленных движений в точках c и d .

На рис. 18 приведен пример рождения КСВ в системе типа Нагумо (1.11) (см.⁷⁷), рассчитанный при моделировании ее на ЦВМ. Возмущения в случае (б) получены сдвигом начальных распределений x и y случай (б)

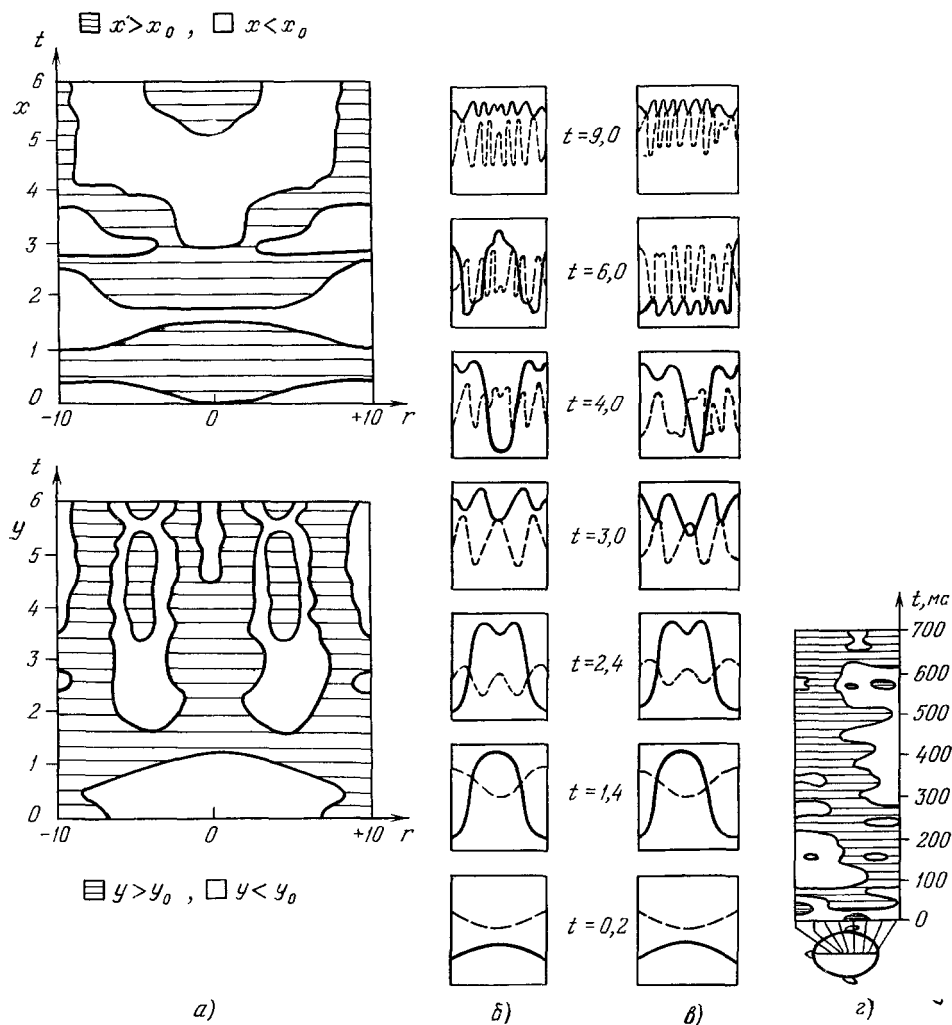


Рис. 18. Квазистохастические автоколебания в распределенных системах.

а) Реализация квазистохастического процесса, представленная на плоскости (r, t) , в системе типа Нагумо ($T_0 = 2,8$, $L = 20$, $\varepsilon = 10^{-2}$); б, в) распределения переменных x (сплошная линия) и y (штриховая линия) (начальные условия смещены относительно друг друга на $0,01 L$ ⁷⁷); г) записи потенциалов мозга, отображение на плоскость (r, t) ⁸².

на расстояние $0,01L$. Видно, что, начиная с момента $t = 6,0$ распределения x и y сильно отличаются. При этом плавное распределение медленной переменной превращается в случайную «ячеистую» структуру (ср. с фотографией на рис. 3).

Сложные пространственные режимы с помощью численных расчетов были получены и для других автоколебательных моделей химических систем^{7,27,82,89-91}. Можно предположить, что процесс образования КСВ

концентраций тесным образом связан с режимами стохастизации решений динамических систем, т. е. с решениями типа странных аттракторов ⁴.

Отметим, что рассмотренные здесь сложные режимы могут быть использованы в качестве одного из объяснений режима фибрилляции в автоколебательных областях сердечной мышцы ^{33,77}. Заманчивым кажется использовать процесс десинхронизации для объяснения сложной картины движения возбужденных участков, которая наблюдается в коре головного мозга (см. рис. 18, z , взятый из работы ⁹²).

На рис. 18, a и z видно, что особенности течения процесса на плоскости (r, t) оказались очень похожими. Следует, однако, заметить, что на основе существующих в настоящее время моделей нейронного ансамбля не удастся пока объяснить происхождение пространственной десинхронизации колебаний ⁵².

* * *

Таким образом, если точечная система обладает автоколебательными свойствами, то в пространстве всегда происходят два противоборствующих процесса. Один из них за счет диффузионной связи по медленной переменной поддерживает СА, а другой — по быстрой переменной может приводить к десинхронизации и появлению КСВ.

4. НЕОДНОРОДНЫЕ СТАЦИОНАРНЫЕ СОСТОЯНИЯ. ДИССИПАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ

В большой интересный круг проблем теории активных кинетических систем органически входят исследования спонтанных разрушений однородных состояний, разрушений симметрий систем. В гл. 3 показано, что общая модель (В.1) описывает два вида неустойчивостей однородного состояния. Колебательная неустойчивость приводит к образованию стоячих волн, а также другим более сложным динамическим режимам. Настоящий раздел посвящен изучению стационарных неоднородных состояний, возникающих вследствие неустойчивости Тьюринга. Их исследования были начаты А. Тьюрингом в 1952 г. ⁹⁶ и были продолжены Брюссельской школой И. Пригожина ^{2,97,98,112,137}, где эти структуры получили название диссипативных (ДС). Этим термином подчеркивается термодинамический аспект проблемы — ДС рождаются и существуют в термодинамически открытых системах за счет диссипативных процессов утилизации энтропии, энергии и т. п. И. Пригожин с сотрудниками впервые обратили внимание на общность таких явлений, как химические ДС и формообразование в гидродинамике, где, например, ячейки Бенара также являются ДС.

В настоящее время часто, особенно среди зарубежных авторов, под ДС понимаются многообразные явления самоорганизации в неравновесных средах, а не только химические ДС, описываемые (В.1). Авторы обзора ⁹⁹ классифицируют ДС по типам градиентов переменных (химический или электрический потенциалы, давление и т. д.), поддерживающих их существование. Имеется большое количество работ, описывающих наблюдения ДС, в образовании которых существенную роль играют сразу несколько факторов: химические реакции, гидродинамические силы, электрические поля, биологические явления (например, хемотаксис) ^{7,99-108}.

Исследования ДС играют особую роль для биологии, особенно для биологии развития, в проблеме формообразования организмов. Недаром первая, основополагающая работа А. Тьюринга называется «Химические основы морфогенеза» ⁹⁶. Проблема заключается в следующем. При развитии организма от оплодотворенной яйцеклетки до взрослой особи можно выделить несколько этапов, на которых происходит спонтанное нарушение симметрии. Первый из них — образование аксиальной оси,

т. е. нарушение цилиндрической симметрии зародыша. На более поздних этапах происходит расчленение первоначально однородного отрезка (нарушение трансляционной симметрии) и другие явления того же типа. Внешние факторы, способные привести к нарушению симметрии, как правило, столь малы, что не могут рассматриваться как причина явлений. Таким образом, способность нарушать симметрию является внутренним свойством развивающегося организма. Форма организма (будь то конечная форма или одна из форм на промежуточном этапе развития) предопределена, т. е. информация о ней уже имеется в оплодотворенной яйцеклетке. Возникающую в организме ДС в связи с этим можно назвать собственной структурой, подчеркивая то обстоятельство, что информация о ней заключена в самой системе, но не притекает в нее извне. Возникают вопросы: при каких условиях это может происходить, как протекает процесс и как он регулируется. Очевидно, что упомянутые вопросы типичны для теории автоволновых процессов. Поэтому в ответах на эти вопросы могут использоваться результаты исследований базовых моделей ДС.

В нашем обзоре рассматриваются только системы, моделируемые уравнениями вида (В.1). К ним относятся не только химические (биохимические) системы, но также экологические^{104,105,116}, системы популяционной генетики¹⁰⁶. Интересный пример ДС предложил Р. Блюменталь¹⁰⁷, рассмотревший латеральную диффузию на поверхности мембраны, при переносе компонентов через которую имеют место кооперативные эффекты. Близка к (В.1) система, описывающая стоячие страты³⁰.

Итак, основная цель этой главы состоит в том, чтобы познакомить читателя с методами решений задач, имеющимися результатами и коротко обсудить их приложения, а также направления дальнейшего развития теории.

а) У с л о в и я с у щ е с т в о в а н и я д и с с и п а т и в н ы х с т р у к т у р

Математические модели вида (В.1), помимо стационарных однородных состояний (1.1), также могут описывать пространственно неоднородные состояния — ДС. Рассмотрим условия существования таких стационарных решений. При этом будем считать выполненным следующее естественное ограничение: точечная кинетика изучаемых моделей физически реализуема, т. е. точечная система не имеет никаких неограниченно нарастающих решений.

А. Тьюрингом использовались следующие условия возникновения стабильных ДС: 1) стационарное состояние точечной системы является устойчивым фокусом (базовая модель с двумя переменными); 2) имеется интервал значений волновых чисел ($k_{\min}$, $k_{\max}$), при которых дисперсионное уравнение (2.3) имеет два действительных корня с разными знаками. Если эти условия выполняются, то зависимость δ_k от k имеет вид, представленный на рис. 11, а.

Приведенные условия не охватывают всех случаев, когда модели (В.1) имеют стационарные решения типа ДС. Более общим условием, охватывающем не только двухкомпонентные системы, является следующее^{75,76}: если свободный член дисперсионного уравнения (2.3) отрицателен при некотором значении волнового числа k ($q_0(k) < 0$), то распределенная система имеет хотя бы одно стационарное решение типа ДС. Использование этих условий существования решений, в отличие от предыдущих, предполагает, что следующим этапом изучения модели будет анализ устойчивости ДС.

Для простейших дискретных моделей, а также однокомпонентных систем приведенное утверждение доказывается строго и вместе с тем достаточно просто. Для многокомпонентных систем математически вполне строгое доказательство не получено. В отношении систем с одной переменной (нейтральные граничные условия) Н. Чафи показал, что в них не-

однородные стационарные состояния неустойчивы (см.¹⁰⁹). Независимо, аналогичное утверждение доказывается в работе¹¹⁰. Там же показано, что в однокомпонентной системе с проницаемыми торцами имеется стабильное неоднородное стационарное состояние. Метастабильные ДС в однокомпонентных системах возможны в случаях, когда коэффициенты диффузии зависят от x . Подробнее этот случай обсуждается в § 4, а пока будем рассматривать системы с $n \geq 2$.

Полезно иметь в виду, что приведенные условия существования ДС аналогичны условиям триггерности сосредоточенных системы. Более того, во многих отношениях ДС можно рассматривать как состояния распределенного триггера. Условие $q_0(k) < 0$ означает, что дисперсионное уравнение имеет нечетное число корней с положительными действительными частями, т. е. однородное состояние неустойчиво (неустойчивость Тьюринга). Эти условия являются только достаточными. Ниже будут приведены ситуации, в которых ДС существуют, когда условие $q_0(k) < 0$ еще не выполняется и ДС рождаются в жестком режиме.

Неравенство $q_0(k) < 0$ является условием самовозбуждения моды с периодом $2L/k$. Если среди диагональных коэффициентов матрицы диффузии нет нулевых членов, то спектр возбуждаемых мод конечен. При этом вблизи бифуркационных значений параметров для построения решений можно применять методы возмущений. Если коэффициент диффузии автокаталитической переменной равен нулю и условия $q_0(k) < 0$ выполнены для некоторого k , то спектр возбуждаемых мод неограничен. При этом решения так называемые контрастные ДС имеют разрывы⁷⁶.

Стационарные состояния модели (В.1) удовлетворяют системе уравнений

$$D_{ii} \frac{d^2 x_i}{dx^2} + F_i(x_1, x_2, \dots, x_n) = 0, \quad (4.1)$$

дополненных граничными условиями, например, (В.3). В такой записи отчетливо видна близость рассматриваемой задачи к задачам теории нелинейных колебаний. Специфика определяется лишь необходимостью учета граничных условий. В последующих параграфах отдельно разберем случаи квазигармонических и «контрастных» ДС. Но прежде рассмотрим пример простейшей дискретной модели, поскольку полученные результаты достаточно наглядны и в то же время дают качественно верные представления об особенностях стационарных неоднородных состояний в активных системах.

Широко известная модель «Брюсселятор», предложенная в¹¹⁵, сыграла в развитии теории ДС такую же роль, как и система Ван-дер-Поля для теории нелинейных колебаний. Ее точечная система

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= A + x^2 y - (B + 1)x, \\ \frac{dy}{dt} &= Bx - x^2 y \end{aligned} \quad (4.2)$$

имеет единственное стационарное состояние $\bar{x} = A$, $\bar{y} = B/A$. При $B > B_{\text{кол}} = 1 + A^2$ существует устойчивый предельный цикл. В системе двух таких реакторов, связанных диффузией (2.4), могут существовать другие стационарные состояния. Если использовать нормальные координаты (2.5), то задача сводится к простому уравнению⁷⁶

$$(\Delta_x^2)^2 - (\Delta_x^2) \left[2A^2 - 2dx - \frac{B - (1 + dx)}{2dx} \right] + \frac{A}{2(1 + dx)} q_0(2) = 0, \quad (4.3)$$

где $q_0(2)$ — свободный член дисперсионного уравнения модели, d_x и d_y — коэффициенты диффузионной связи. Очевидно, что, если $q_0(2) < 0$, уравнение неоднородных состояний (4.3) всегда имеет действительное решение. Это значит, что система двух

диффузионно связанных реакторов аналогична радиотехническому триггеру с двумя устойчивыми стационарными состояниями ($\pm \Delta_x^*$, где Δ_x^* — решение (4.3)). Неустойчивым является состояние с $\Delta_x = 0$. Возможны также так называемые докритические триггеры ($q_0(2) > 0$). При этом устойчивыми являются состояния $\Delta_x = 0$ и $\pm \Delta_{x2}^*$, неустойчивы состояния $\pm \Delta_{x1}^*$ ($|\Delta_{x1}^*| < |\Delta_{x2}^*|$). Диаграммы состояний дискретной модели аналогичны диаграммам для распределенной системы, показанным

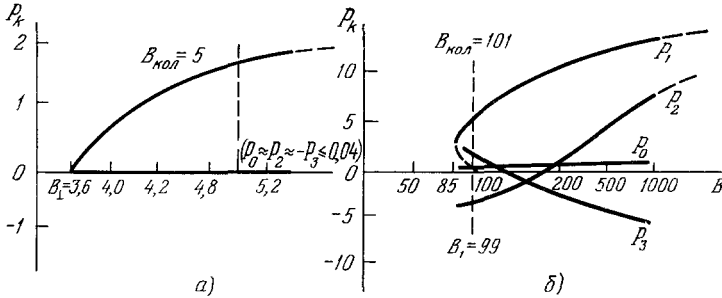


Рис. 19. Диссипативные структуры в системе «брюсселятор» (4.6).

а), б) Зависимости амплитуд гармонических составляющих от значений параметра B (штриховыми линиями показаны неустойчивые состояния). а) $A = 2$, $D_x = 0,08$, $D_y = 0,4$, $L = 1$; б) $A = 10$, $D_x = 0,75$, $D_y = 1,0$, $L = 1$.

на рис. 19. Заметим, что докритические триггеры обусловлены наличием квадратичных членов в приведенной системе. Ограниченность решений связана с кубическими членами. Это обстоятельство следует учитывать при выборе приближенных методов анализа распределенных систем.

б) Квазигармонические распределения

Простейшим подходом к решению задачи (4.1) является применение метода гармонического баланса ¹¹¹. Полезно иметь в виду, что если в этом рассмотрении ограничиться нулевой ($k = 0$) и основной модами, то уравнения для их амплитуд эквивалентны уравнениям для стационарных решений дискретной модели (2.4), записанной в переменных S и Δ (2.5) ⁷⁵. Более последовательным подходом к решению задачи служат разнообразные модификации метода малого параметра ^{75,98,112,113}, традиционного для теории нелинейных колебаний. Схема применений метода к решению краевой задачи следующая.

Следуя схеме метода Н. Н. Боголюбова, для уравнения $q_0(k, B) = 0$ (где B — параметр точечной системы) находим бифуркационное значение некоего параметра $B = B_k$. Из системы (4.1) выделяем линейный оператор $\hat{\mathcal{L}}_k(B_k)$ (порождающая система), имеющий для нулевого собственного значения нетривиальную собственную функцию периода $2L/k$, удовлетворяющую граничным условиям. Запишем ее в виде $P_k \mathbf{x}_k(r)$. Представим (4.1) следующим образом:

$$\hat{\mathcal{L}}_k^*(B_k) \mathbf{x} = (B_k - B) \mathbf{x} + \Phi(\mathbf{x}), \quad (4.4)$$

где Φ содержит только нелинейные по $\mathbf{x}$ члены. Далее полагаем, что

$$B - B_k = P_k \gamma_I + P_k^2 \gamma_{II} + \dots, \quad (4.5)$$

и разложим решение (4.1) по степеням P_k :

$$\mathbf{x}(r) = P_k \mathbf{x}_k(r) + P_k^2 \mathbf{x}_I(r) + P_k^3 \mathbf{x}_{II}(r) + \dots \quad (4.6)$$

Подставим (4.5) и (4.6) в (4.4), и собрав члены при одинаковых степенях P_k , получим последовательность линейных систем для определения $\mathbf{x}_I$, $\mathbf{x}_{II}$ и т. д. Правая часть системы для $\mathbf{x}_I$ содержит $P_k \mathbf{x}_k$, а для $\mathbf{x}_{II}$ — только $P_k \mathbf{x}_k$ и $\mathbf{x}_I$. P_k , как обычно, находится из условия отсутствия секулярных членов в (4.4). Для его выполнения правая часть (4.4) должна быть ортогональной к собственной функции периода $2L/k$, сопряженного

оператора $\mathcal{L}_k(B_k)$, т. е.

$$\int_0^L [(B_k - B)(P_k x_k + P_k^2 x_I + P_k^3 x_{II} + \dots) + \Phi(x_k + P_k^2 x_I + \dots)] x_k^* dr = 0. \quad (4.7)$$

Из уравнения (4.7) находится амплитуда стационарной ДС. Как нетрудно заметить, его левая часть совпадает с нелинейной поправкой на период колебаний, которая в силу граничных условий должна быть нулевой. Специфика краевой задачи (4.1) состоит в том, что порождающая система может быть построена для различных значений B_k . Уравнение (4.7) будет иметь действительные решения P_k для тех длин волны $2L/k$, при которых $q_0(k, B) < 0$. Поэтому в системах возможны ДС с различными периодами ^{75, 111, 114}.

Характеристики ДС в (В.1) рассмотрим на примере распределенной модели «брюсселятор»; соответствующая точечная система приводилась ранее (4.2). Для этой же модели задача с периодическими граничными условиями решалась в ¹¹³, а с условиями первого рода в ^{75, 98, 112}. Для граничных условий второго рода (В.3) в приближении, учитывающем кубичные члены по P_k^3 , стационарное распределение имеет вид ⁷⁵

$$x(r) = A + P_k \left[\cos\left(\frac{2\pi k}{L} r\right) + P_k C_0 + P_k C_2 \cos\left(\frac{2\pi k}{L} r\right) + P_k^3 C_3 \cos\left(\frac{3\pi k}{L} r\right) \right],$$

где C_0, C_2, C_3 — константы, зависящие от A, B, D_x, D_y . Аналогично записывается выражение для $y(r)$. Амплитуда P_k определяется из (4.7), которое после вычисления интегралов принимает вид

$$P_k \left[\frac{q_0(k)}{2k^2 D_y} L^2 + a_1 P_k^2 + a_2 P_k^4 \right] = 0. \quad (4.8)$$

Коэффициенты в (4.8) выражаются через параметры распределенной модели, причем a_2 всегда положителен, поэтому, если $q_0(k) < 0$, то уравнение (4.8) имеет нетривиальное решение. Выражение для a_1 может при $B < B_k$ быть как положительным, так и отрицательным. В последнем случае существуют докритические ДС. Оба типа бифуркаций показаны на рис. 19. Эти графики построены по результатам численного интегрирования системы. Хорошее совпадение этих результатов с расчетами по (4.8) имеет место в случае $a_1 > 0$ при $B = B_k$. Для бифуркаций другого типа рассмотренное приближение является значительно менее точным. Это связано с тем, что сходимость метода ухудшается при увеличении отношений P_k/A и $q_0(k)/(2k^2 D_y/L^2)$. Тем не менее метод позволяет достаточно точно установить тип бифуркаций в точке $B = B_k$.

Важной задачей в теории ДС является анализ устойчивости неоднородных состояний. Простейшим подходом является исследование устойчивости ДС к возмущениям с фиксированной формой ¹¹¹. Таким образом, удается установить, что при больших значениях $B > B_{\text{юл}}$ ДС неустойчивы к синфазным возмущениям (см. рис. 19) ⁷⁵.

Рис. 20. Гистерезисные переходы между ДС с разными формами при изменениях длины системы (4.6).

а) Зависимость амплитуд гармонических составляющих (P_k) от L ($A = 10, B = 99, D_x = 0,75, D_y = 1$); б) начальные и конечные состояния при переходе от ДС с $k = 1$ к ДС с $k = 2$.

Укажем на один класс достаточных условий неустойчивости ДС. Спроектируем стационарное решение $\{x(r), y(r)\}$ на фазовую плоскость (x, y) . Для краевой задачи такая проекция будет незамкнутой линией..

Если указанная проекция целиком располагается в инкрементной области соответствующей точечной системы, то такая ДС неустойчива. Эти условия позволяют установить следующий факт: если при бифуркациях первого типа (рис. 19, а) $B_k < B_{\text{кол}}$, то в системе невозможны устойчивые ДС с периодом $2L/k$. То, что при больших значениях B любая ДС теряет устойчивость, также является следствием этих условий.

Системы могут иметь устойчивые решения типа ДС с различными длинами волн. Возникает вопрос: как осуществляется переход между ними при медленных изменениях параметров? Зависимость P_k от длины системы L показана на рис. 20¹¹⁴. Характерной особенностью этой зависимости является наличие петли гистерезиса, скачкообразный переход между ДС с разными формами. В терминах теории колебаний гистерезис объясняется неэквивалентностью нелинейных преобразований первой гармоники во вторую и обратно, т. е. гистерезис не определяется спецификой модели, а является общим для ДС явлением.

в) Контрастные диссипативные структуры

В теории ДС случай малых коэффициентов диффузии автокаталитической переменной D_x в (4.6) требует особого рассмотрения⁷⁶. Сделаем это на примере следующей системы:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial t} &= y(1 - Vx) - \gamma x + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2}, \\ \frac{\partial y}{\partial t} &= \beta y(1 - x) \frac{(py - \kappa)x}{qy + \tau} - Cy^2 + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}; \end{aligned} \quad (4.9)$$

здесь автокаталитической является переменная y . Уравнения (4.9) получены из моделей автоколебательной реакции Белоусова — Жаботинского, предложенной в работах^{5,80} (см. (2.8)). Характеристики ДС в этой системе при коэффициентах диффузии одного порядка ничем не отличаются от рассмотренных выше. Поскольку эта система моделирует среду, в которой ДС изучались экспериментально, то интересно сопоставить экспериментальные и расчетные длины волн: при допустимых параметрах точечной модели и коэффициентах диффузии 10^{-5} см²/с модель описывает ДС с периодом 0,2—2 см, что согласуется с опытом.

Построим теперь разрывные стационарные решения системы (4.9). Для этого рассмотрим нуль-изоклины соответствующей точечной системы (рис. 21, 22). Пусть $D_y = 0$, тогда проекция *любого* стационарного решения должна располагаться на y -нуль-изоклине, которая имеет N-образный вид. Эта нуль-изоклина описывается неоднозначной функцией $y(x)$, которую можно аппроксимировать тремя однозначными функциями: $y_A(x)$, $y_{AB}(x)$ и $y_B(x)$ — для каждого из участков изоклины. Подставим поочередно y_A и y_B в первое уравнение системы (4.9) и получим три параболических уравнения для одной переменной x .

Проекция ДС находится на участках «А» и «Б» (см. рис. 21, 22). На участке «А» локальные члены уравнения диффузии x положительны, а диффузионный член отрицателен; на участке «Б» — обратная картина. Для уравнений на этих участках можно решить первую краевую задачу — $x_A|_{r=r_p} = 0$ и т. п., где r_p — координата разрыва. Полученные решения следует сшить в точках разрыва по непрерывности переменной x . Учитывая различие знаков локальных членов на «А» и «Б», легко увидеть, что при сшивании получается замкнутая система уравнений. Координаты x_0 точек «разрыва» определяются начальными условиями, т. е. достаточно произвольно. На рис. 21 показаны локализованные ДС. Параметры такой ДС не зависят от длины системы, но определяются начальными условия-

ми; при возмущениях в малых областях ДС имеет вид одного пика, в более широких — распределение имеет несколько пиков.

В принципе, при $D_y = 0$ возможны непериодические ДС с переменным периодом. Это обусловлено произволом в выборе y -координаты точки сшивания x_0 . Однако если ставить задачу о нахождении решений, имеющих смысл и при малых, но не равных нулю коэффициентах D_y , то x_0 определяется однозначно. Действительно, при $D_y \neq 0$ разрывы должны переходить в крутой фронт. В стационарном состоянии этот фронт должен быть неподвижным. Это возможно лишь, когда $x_0 = x_{кр}$ ($v(x_{кр}) = 0$; см. раздел 1). Поскольку x_0 всех фронтов-разрывов одинаковы, то возможны лишь периодические решения при $D_y \rightarrow 0$. Период таких решений всегда меньше некоторого $\lambda_{\max}$. Однако короткие волны устанавливаются только после специально

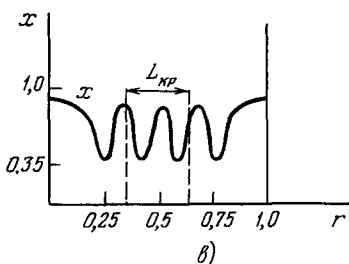
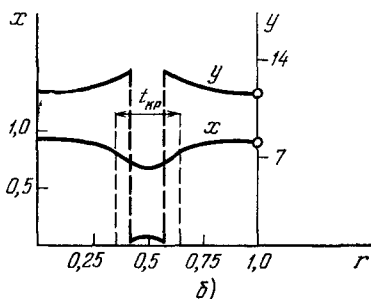
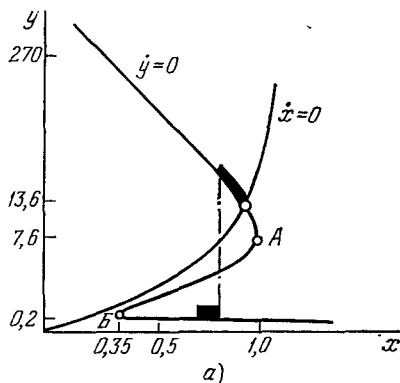


Рис. 21. Локализованные диссипативные структуры в системе (4.6) ⁷⁶.

а) Проекция ДС на фазовую плоскость точечной системы ($V = 1$, $\gamma = 0.5$, $p = \beta = 500$, $\kappa = 1$, $q = 8$, $\tau = 0.5$, $c = 1$, $D_x = 0.05$, $D_y = 0$); б, в) формы локализованных ДС (в случае в) длина области начального возмущения превышает критическую $L_{кр}$).

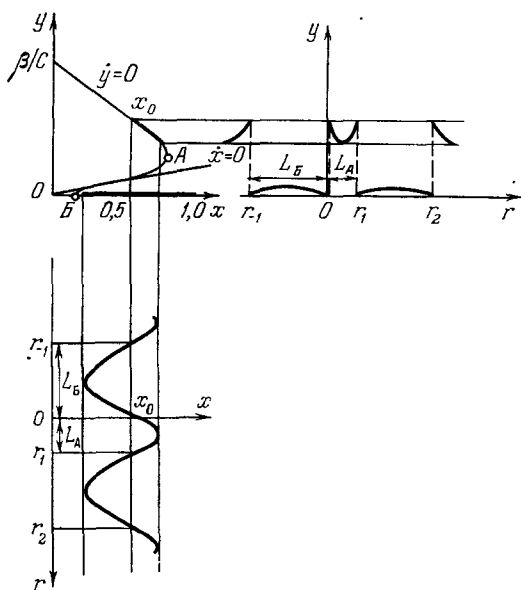


Рис. 22. Контрастная диссипативная структура в системе (4.9).

$L_A = 0.1$, $L_B = 0.26$, ($V = 0$, $\nu = c = 0.1$, $\beta = \tau = 1$, $q = 4$, $p = 5$, $\kappa = 0.01$, $D_x = 0.5$, $D_y \rightarrow 0$).

выбранных начальных условий. Широкий класс возмущений приводит к образованию длинных волн.

Процесс установления «контрастных» ДС, как правило, протекает в режиме самодостройки: в области начального возмущения образуется пик распределения, затем рядом с ним — другой и т. д. В предыдущей системе такой режим был характерен лишь для докритических структур, возникающих в жестком режиме. Режим самодостройки наблюдался также экспериментально ⁸.

В рассмотренной системе (4.9) при $D_y = 0$ возможны непрерывные решения. Они имеют меньшие по сравнению с «контрастными» амплитуды и проектируются на участок «АВ» нуль-изоклины (см. рис. 22). Однако этот вид стационарных состояний неустойчив. Действительно, их проекция располагается в инкрементной области фазовой плоскости точечной системы. Этот факт также можно объяснить тем, что они полностью описываются одним однородным уравнением, а такие ДС, как отмечалось выше¹⁰⁹, неустойчивы.

Если параметры системы зависят от пространственной переменной, то структуры, аналогичные локализованным ДС (см. рис. 21), могут наблюдаться также, когда диффундируют все компоненты системы^{2, 136}. «Отсутствие диффузии» некоторых компонент возможно в компартиментаризованных (дискретных) системах, например, в биологических объектах, имеющих клеточное строение. Более того, в подобных средах уравнение $v(x_{кр}) = 0$ имеет решением интервал значений $x_{кр}$ ¹¹⁷, т. е. при малых D_y непериодические ДС останутся стабильными. По-видимому, стабильные локализованные ДС в многокомпонентных системах также возможны при существенно нелинейных процессах переноса даже при ненулевой подвижности компонент. Для большей части «небиологических» объектов равенство $D_i = 0$ следует понимать в смысле предела и рассматривать лишь периодические «контрастные» ДС.

г) М е т а с т а б и л ь н ы е д и с с и п а т и в н ы е с т р у к т у р ы

До сих пор рассматривались простейшие базовые модели ДС, которые содержали не менее двух кинетических переменных, с постоянными коэффициентами диффузии. В случае, когда коэффициент диффузии или теплопроводности сам зависит от кинетических переменных, даже однокомпонентные системы обладают совершенно новыми свойствами.

Способность к самоорганизации теоретически предсказывается А. А. Самарским, С. П. Курдюмовым с сотрудниками в диссипативных средах, которые описываются нелинейными уравнениями теплопроводности^{118, 119}

$$\frac{\partial}{\partial t} T = \alpha T^l + \frac{\partial}{\partial r} \left(\beta T^m \frac{\partial}{\partial r} T \right), \quad (4.10)$$

где α , β , l и m — константы, T — температура.

Перечислим некоторые из предсказанных эффектов *).

1. В случае, когда $l > m + 1$ (L -режим по терминологии^{118, 119}), фронт тепловой волны не распространяется в холодную среду, а образуется сжимающаяся за конечное время область метастабильной локализации тепла. В этой области температура и количество тепла могут возрастать до бесконечности. Реально ограничение произойдет или из-за выгорания запаса топлива, или из-за тепловых потерь. Причиной локализации тепла является образование вогнутого профиля температуры на фронте тепловой волны.

2. Если начальные условия обуславливают развитие нескольких областей метастабильной локализации, то они взаимодействуют между собой. При этом выживает либо одна из областей, либо устанавливается определенная их структура.

3. Размеры или фундаментальная длина L^* метастабильной области предсказываются теорией:

$$L^* \approx \sqrt[l]{\frac{\beta T^m}{\alpha T^l}} = \sqrt[l]{\frac{\beta}{\alpha}} T^{(m-l)/2}. \quad (4.11)$$

4. В двумерных областях пространства образуются также метастабильные области, названные авторами¹²³ «тепловыми кристаллами». Форма таких кристаллов определена с помощью машинного эксперимента.

*) Случай, когда $\alpha = 0$, был ранее рассмотрен в работах Зельдовича, Компанейца и Баренблатта¹²⁰⁻¹²².

На рис. 23, а показана эволюция метастабильной области и, для сравнения, поведение начальной тепловой флуктуации в случае, когда условие $l > m + 1$ не выполняется (рис. 23, б). Важно, что в период становления метастабильной области (в режиме обострения) газодинамические эффекты не существенны. Поэтому уравнения не учитывают диффузию горючего материала и продуктов реакции.

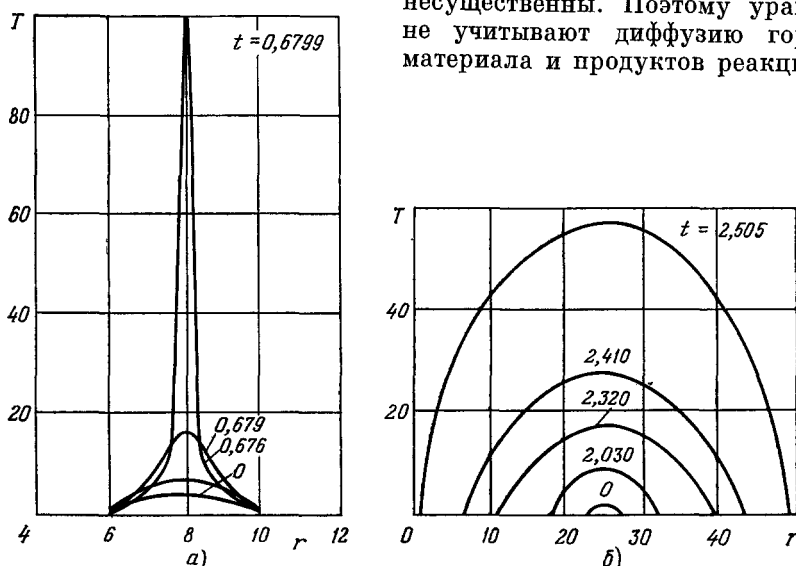


Рис. 23. Фронты области горения в системе (4,10) ^{118, 119}.

а) Метастабильная самофокусирующая область ($l > m + 1$); б) распространение фронта температуры ($l < m + 1$).

Наиболее вероятно, что прогноз описанных явлений важен при изучении процессов в лазерной плазме, в космогонии, а также в термоядерных реакторах ¹²⁴.

Если пользоваться терминологией И. Пригожина ^{97,98}, то метастабильные области горения вполне могут быть названы метастабильными диссипативными структурами.

д) Некоторые замечания и выводы

Первоочередная задача теории на начальных этапах изучения нового явления состоит в предсказании свойств объектов, в которых оно может наблюдаться, а также условий возникновения изучаемого явления. Анализ динамических моделей типа (В.1) позволил установить основные характеристики сред, в которых могут рождаться ДС, а также объяснить экспериментальные данные. Коротко остановимся на полученных результатах.

В распределенных двухкомпонентных системах без взаимной диффузии могут возникать стационарные ДС, если соответствующие точечные системы либо автоколебательные, либо триггерные, либо потенциально автоколебательные (т. е. при некоторых значениях кинетических коэффициентов имеется предельный цикл). При этом, если все D_{ii} равны между собой, то ДС возможны лишь в автоколебательных триггерных системах. В таких средах ДС конкурирует с режимом синфазных автоколебаний, и область параметров, при которых ДС устойчивы, мала по сравнению с областью автоколебаний. Поэтому особый интерес представляют потенциально автоколебательные системы. В таких системах ДС возможны

лишь в случаях, когда коэффициент диффузии не автокаталитической переменной (переменной, для которой $\partial F_i / \partial x_i < 0$) достаточно велик. Выбор сред, в которых можно наблюдать ДС, значительно расширяется, если принимать во внимание взаимную диффузию. Приведем соответствующий пример. Сосредоточенная система

$$\frac{dx}{dt} = Ax - Bx - x^2, \quad \frac{dy}{dt} = Bx - py \quad (4.12)$$

имеет одну особую точку с положительными координатами. Она является устойчивым узлом при любых положительных значениях параметров. Тем не менее в распределенной системе (В.1) для любых $D_{xy}, D_{yx} < 0$ найдется такое $A_{кр}$, что при $A > A_{кр}$ будут рождаться стационарные ДС. Здесь уместно напомнить, что равенства $D_{xy} = D_{yx} = 0$ возможны только тогда, когда $D_{xx} = D_{yy}$ ¹²⁵. В этой же монографии приводятся данные по измерениям коэффициентов взаимной диффузии в растворах сильных электролитов. Оказалось, что в некоторых случаях они сравнимы по величине с коэффициентами самодиффузии.

В отношении ДС между системами с двумя и большим числом переменных имеется единственное различие. Наличие предельного цикла в двухкомпонентной модели указывает, что при некоторых значениях D_{ii} будут существовать стационарные решения типа ДС. При этом в случае «жесткого» предельного цикла ДС могут рождаться только в жестком режиме. Уже среди трехкомпонентных моделей можно найти примеры систем с предельным циклом, в которых ни при каких значениях D_{ii} не существуют стационарные решения типа ДС. В остальном анализ моделей более сложных, чем базовые, не выявляет качественно новых свойств ДС.

Естественным дополнением динамической теории ДС должны стать исследования флуктуаций переменных вблизи критических точек, например, при критической длине системы (см. рис. 20). Пока в полной мере такая задача не решалась. Однако опыт стохастического моделирования ДС уже имеется^{7,126}. Подобные работы выявляют новые свойства активных систем и помогают углубить аналогию между переходами в неравновесных системах и фазовыми переходами в равновесных^{7,127}. С другой стороны, стохастическое моделирование должно установить границы применимости теории ДС к некоторым биологическим объектам, характеризующимся весьма низкими концентрациями¹²⁶.

Область приложений теории ДС неуклонно увеличивается. При этом развиваются и сами подходы к моделированию ДС. Так, в работах^{61, 62} для описания структуры колонии делящихся и дифференцирующихся клеток использовалось совмещение языка теории динамических систем и конечных автоматов. Если в этих моделях условия переключения режимов клетки вводятся априорно, то в представлениях, выдвинутых Чернавским и Рейтраком¹²⁸, переключения при дифференцировке клеток являются следствиями физической картины фазового пространства соответствующей точечной системы. В этой модели точечная система может иметь как одно стационарное состояние, так и три. Поэтому она позволяет проследить бифуркации седлового типа при изменениях параметров. Появление мультистационарности интерпретируется на биологическом языке как возникновение компетенции к дифференцировке. Таким образом, модель дает возможность изучать взаимное влияние двух важных процессов: морфогенеза и дифференцировки. Сопоставление модельных ДС и процессов в конкретных биологических объектах (в частности, в гидрах) было проведено в работах Белоусова, Чернавского, Дорфмана^{129, 130}. Важен тот факт, что процессы проходят на фоне увеличивающейся длины объекта. В этой связи особую важность приобретает изучение бифуркаций по длине системы. В частности, гистерезисные переходы (см. рис. 20) соответствуют тому факту, что почкообразование у гидры начинается при достижении определенной длины¹³¹. По-видимому, процессы, связанные с ДС, играют важную роль и на других уровнях организации живой материи. Например, в работах^{76, 82} обсуждается роль ДС и ВЦ в механизмах памяти.

Наконец, укажем некоторые проблемы, стоящие перед теорией ДС:

- 1) детальные исследования флуктуаций вблизи критических точек; 2) изу-

чение ДС в системах с активным переносом, а также в системах, где коэффициенты диффузии в сильной степени зависят от концентраций; 3) отыскание условий устойчивости ДС с различными формами на плоскости и в объеме (пока имеются только численные исследования¹³²); 4) исследование условий существования ДС в активных системах с конвекцией^{30,133}.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение приведем табл. III, в которой указаны основные достаточные условия существования разных типов АВ процессов. В таблице приводятся, помимо формул, ссылки на основную литературу и рисунки, поясняющие условия существования того или иного режима базовых моде-

Таблица III

Сводные характеристики изученных автоволновых процессов

Тип АВ процессов	Число переменных базовых моделей	Размерность пространства	Коэффициент диффузии	Характеристики (тип) точечной системы	Скорость	Литература
1. Синхронные автоколебания	2	1	$D_{11}, D_{22} > \kappa_1$ $ \bar{D}_{11} - \bar{D}_{22} > \kappa_2$	A	—	34, 87
2. Десинхронизация (КСВ)	2	1	$D_{11} \gg D_{22}$	A, ПА, $\partial^2 F_i / \partial x_j^2 _{x_i = \bar{x}_i} \neq 0$ Т, рис. 4	—	27, 77 89-91
3. Распространение волн: 3.1. Одиночный фронт	1	1-2	$D > \kappa_4$	Рис. 4, $\partial F / \partial x _{x=0} = k > 0$	$v = \kappa_3 \sqrt{D}$ $v \geq 2 \sqrt{kD}$	9, 49 47
3.2. Бегущие импульсы	2	1-2	$D_{22} \gg D_{11}$	x_2 -нуль-изоклина N-образна, рис. 7, 8, 9.	$v = \kappa_3 \sqrt{D_{22}}$	9, 53, 56
4. Стабильные ведущие центры: 4.1. Деление фронтов волн (эхс)	2	1	$D_{11} \gg D_{22}$	Т, А, ПА; рис. 10	$v \rightarrow \kappa_3 \sqrt{D_{22}}$	33, 58, 83
4.2. Стабилизация стартовой области волны	3	1		А, ПА; рис. 15, 16	$v \rightarrow \kappa_3 \sqrt{D_{22}}$	27, 84, 85
5. Стоячие волны	3	1	$D_{ij} = 0 (i \neq j)$ $D_{ij} \neq 0 (i = j)$	А, ПА А, ПА, НА	0	75, 76
6. Диссипативные структуры: 6.1. Метастабильные	1	1-2	$D = \alpha x^l$	$F(x) = \beta x^m, l \geq m+1$	0	118, 119, 123
6.2. Квазигармонические	2	1	$D_{11} \gg D_{22}$ $D_{ij} \neq 0 (i \neq j)$	Т, А, ПА Т, А, ПА, НА	0	34, 75, 96-115, 128
6.3. Контрастные и локализованные	2	1	$D_{22} \sim 0$	x_2 -нуль-изоклина N-образна, рис. 21, 22.	0	76

лей и введены следующие обозначения: 1) $\kappa_1, \kappa_2, \kappa_3$ — постоянные определяемые параметрами точечной системы; 2) x_2 и D_{22} — концентрация и коэффициент диффузии автокаталитической переменной; 3) точечная система типа Т — триггерная, А — автоколебательная, ПА — потенциально автоколебательная, НА — неавтоколебательная (имеет одну устойчивую особую точку, устойчивую при любых значениях параметров).

Наконец, поставим следующий вопрос: обладают ли рассмотренные базовые модели достаточной общностью, т. е. можно ли на основе одной модели описать и изучить целый круг наблюдаемых явлений? На этот вопрос следует ответить положительно. Например, базовая модель (2.8) для реакций Белоусова — Жаботинского описывает все возможные режимы. При этом переключение модели с одного режима на другой (с ВЦ на ДС, с СА на ВЦ и т. п.) происходит с помощью изменения коэффициентов в соответствующих уравнениях. Такая «гибкость» базовых моделей может служить критерием их качества и целесообразности. Более того, имеется надежда построить на их основе общую качественную теорию обсуждавшихся выше АВ явлений.

Как это прекрасно показал Р. В. Хохлов¹³⁴, современное учение о нелинейных волновых процессах неразрывно связано со всем научным творчеством основоположника физики нелинейных колебаний Леонида Исааковича Мандельштама. В частности, зарождающаяся качественная теория автоволновых явлений целиком основывается на качественной теории нелинейных сосредоточенных систем, развитой учеником Л. И. Мандельштама — А. А. Андроновым и другими замечательными советскими учеными.

* * *

В заключение авторы выражают глубокую признательность профессору Д. С. Чернавскому, по инициативе которого была начата работа над данным обзором, за неоднократные и полезные дискуссии.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
Институт прикладной физики
АН СССР, Горький

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Заславский Г. М. — УФН, 1973, т. 111, с. 395.
2. Пригожин И., Николис Ж. — УФН, 1973, т. 109, с. 517.
3. Кадомцев Б. Б., Карпман В. И. — УФН, 1971, т. 103, с. 193.
4. Рабинович М. И. — УФН, 1978, т. 125, с. 123.
5. Жаботинский А. М. Концентрационные автоколебания. — М.: Наука, 1974.
6. Ахманов А. С., Сухоруков А. П., Хохлов Р. В. — УФН, 1967, т. 93, с. 19.
7. Haken H. Synergetics. — Berlin: Springer-Verlag, 1977 г; Synergetics: A Workshop: Proc. of the Intern. Workshop on Synergetics at Schloss Elmau. Bavaria, May 2-7, 1977. — Berlin: Springer-Verlag, 1977.
8. Волькенштейн М. В. Общая биофизика. — М.: Наука, 1978.
9. Скотт А. Волны в активных и нелинейных средах в приложении к электронике. — М.: Сов. радио, 1977.
10. Пастушенко В. Ф., Маркин В. С., Чизмаджев Ю. А. Основы теории возбудимых сред. — В кн. Бионика, биокibernетика, биотехнология. Вып. 2. — М.: ВИНТИ, 1977. — (Итоги науки и техники).
11. Abercrombie M., Heauston I., Pegrum S. M. — Exp. Cell. Res., 1970, v. 59, p. 393; 1970, v. 60, p. 437.
12. Смолянинов В. В., Блюх Ж. Л. — В кн. Немышечные формы подвижности. — Пушкино: АН СССР, 1976. — С. 17.
13. Барановский А. З. П. — Ibid. — С. 47.

14. Allesie M. A., Vanke F.I.M., Schorpan F.V.G.—Calculation Res., 1973, v. 33, p. 54.
15. Гофман Б., Крейнфилд П. Электрофизиология сердца.— М.: ИЛ, 1962.
16. Козаров Д. П., Гидиков А. Г., Радичева Н. П.— Биофизика, 1974, т. 19, с. 169.
17. Coleman A., Coleman Y., Criffin Y., Weltman N., Charmi N.—Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1972, v. 69, p. 613.
18. Robertson A., Drage D.I., Cohen M. N.— Science, 1972, v. 175, p. 333.
19. Shaffer B. B.— Nature, 1975, v. 255, p. 549.
20. Harridge G. A.— Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B, 1957, v. 240, p. 495.
21. Бернс Б. Неопределенность в нервной системе — М.: Мир, 1969.
22. Шабан В. М.— Успехи физиол. наук, 1976, т. 7, с. 73.
23. Королева В. И., Кузнецова Г. Д.— В кн. Электрическая активность головного мозга.— М.: Наука, 1971.— с. 130.
24. Сомлянинов В. В.— Биофизика, 1969, т. 14, с. 336.
25. Мазур Н. Г., Маркин В. С.— В кн. Колебательные процессы в биологических и химических системах. Т. 2.— Пущино: АН СССР, 1971.— С. 309.
26. Белоусов Б. П.— В кн. Рефераты по радиационной медицине за 1958.— М.: Медицина, 1959.— С. 145.
27. Васильев В. А., Заикин А. Н.— Кинетика и катализ, 1976, т. 17, с. 903;— В кн. Математическая теория биологических процессов.— Калининград: АН СССР, 1976.— С. 30.
28. Барелко В. В.— Процессы самопроизвольного распространения гетерогенно-каталитической реакции по поверхности катализатора: Препринт.— Черноголовка: Отд-ние Ин-та хим. физики АН СССР, 1977.
29. Барелко В. В., Курочка И. И., Мержанов А. Г., Шкадинский К. Г.— Самопроизвольное распространение волны реакции по гладкой поверхности катализатора: Препринт.— Черноголовка: Отд-ние Инт-та хим. физики АН СССР, 1978.
30. Landa P. S., Miskinova N. A., Popomayov Yu. V.— In: 13th ICPIC. Contrib. Pap. Part I.—Berlin, 1977.— P. 277.
31. Дубинин Ф. Д.— В кн. Проблемы бионики. Вып. 11.— Харьков: ХПИ, 1973.— С. 95.
32. Маркин В. С., Пастушенко В. Ф., Чизмаджев Ю. А.— УФН, 1977, т. 123, с. 289.
33. Иваницкий Г. Р., Кринский В. И., Сельков Е. Е. Математическая биофизика клетки.— М.: Наука, 1978.
34. Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. Математическое моделирование в биофизике.— М.: Наука, 1975.
35. Zaikin A. N., Zhabotinski A. M.— Nature, 1970, v. 255, p. 7.
36. Винер Н., Розенблют А.— В кн. Кибернетический сб. Вып. 3.— М.: ИЛ, 1961.
37. Гельфанд И. М., Цетлин М. Л.— ДАН СССР, 1960, т. 181, с. 1242.
38. Кринский В. И.— Проблемы кибернетики, 1968, № 20, с. 59.
39. Rossler O.— Lect. Note in Biomath., 1974, v. 4, p. 339.
40. Martinez H., Carlsson G.— Bull. Math. Bioph., 1974, v. 36, p. 183.
41. Фомин С. В., Беркинблит М. Б. Математические проблемы в биологии.— М.: Наука, 1973.
42. Rosen R.— J. Theor. Biol., 1975, v. 54, p. 109.
43. Романовский Ю. М., Пентегова Л. И.— Биофизика, 1978, т. 23, с. 114.
44. Lindenmayer A.— J. Theor. Biol., 1972, v. 18, p. 280, 300.
45. Сендов Б. Х. Математические модели процессов деления и дифференциации клеток.— М.: Изд-во Моск. ун-та, 1976.
46. Tsanev R., Sendov B. L.— J. Theor. Biol., 1966, v. 12, p. 327.
47. Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С.— Булл. МГУ. Сек. А, 1937, т. 1, вып. 6.— То же: — В кн. Вопросы кибернетики. Вып. 12.— М.: АН СССР, 1975.— С. 3.
48. Зельдович Я. Б., Франк-Каменецкий Д. А.— ДАН СССР, 1938, т. 19, с. 693.
49. Франк-Каменецкий Д. А. Диффузия и теплопередача в химической кинетике.— М.: Наука, 1967.
50. Шкадинский К. Г., Барелко В. В., Курочка И. И.— ДАН СССР, 1977, т. 233, с. 639.
51. Сбитнев В. И.— Перенос спайков в статистических нейтронных ансамблях: Препринт № 176.— Л.: ЛИЯФ АН СССР, 1975.
52. Кудряшов А. В., Яхно В. Г.— В кн. Динамика биологических систем. Вып. 2.— Горький: ГГУ, 1978.— С. 45.

53. Ундровикас А. И., Пастушенко В. Ф., Маркин В. С.— ДАН СССР, 1972, т. 204, с. 229.
54. Маркин В. С., Пастушенко В. Ф.— Биофизика, 1973, т. 18, с. 346, 694.
55. Маркин В. С.— Биофизика, 1970, т. 15, с. 122, 713; 1973, т. 18, с. 324.
56. Островский Л. А., Яхно В. Г.— Биофизика, 1975, т. 20, с. 489.
57. Яхно В. Г.— Ibid., с. 669; 1978, т. 23, с. 877.
58. Жислин Г. М., Яхно В. Г., Гольцова Ю. К.— Биофизика, 1976, т. 21, с. 792.
59. Белинцев Б. Н., Дибров Б. Ф., Лившиц М. А., Волькенштейн М. В.— Биофизика, 1978, т. 23, с. 864.
60. Casten R. G., Cohen H., Lagerstrom P. A.— Quart. Appl. Math., 1975, v. 32, p. 365.
61. Заикин А. Н.— Биофизика, 1975, т. 20, с. 616, 722.
62. Заикин А. Н., Кокзов Ю. М.— Биофизика, 1977, т. 22, с. 113.
63. Саксон М. Е., Кукушкин Н. П.— Биофизика, 1978, т. 23, с. 127.
64. Изаков В. Я., Горбачев В. В.— Физиол. ж. СССР, 1978, т. 64, с. 49.
65. Лазарев Г. Г., Поротиков П. П., Кшуташили Г. П.— ДАН СССР, 1978, т. 238, с. 963.
66. Endoh M., Brodde Q. E., Reinhardt D.— Nature, 1976, v. 261, p. 716.
67. Яхно В. Г.— Биофизика, 1977, т. 22, с. 876.
68. Яхно В. Г.— Биофизика, 1978, т. 23, с. 664.
69. Берестовский Г. М.— Радиотехника и электроника, 1963, т. 8, с. 1862.
70. Хохлов Р. В.— Ibid., 1961, т. 6, с. 917, 1116.
71. Кринский В. И., Перцов А. М., Решетников А. Н., Щербунов А. М.— Цитир. в²⁵ сб., с. 314; Биофизика, 1972, т. 17, с. 271.
72. Glass L., Perez R.— J. Chem. Phys., 1974, v. 61, p. 5242.
73. Беркенблит М. Б., Калинин Д. И., Ковалев С. А., Чайлахян Л. М.— Биофизика, 1975, т. 20, с. 121.
74. Levin S. A.— J. Chem. Phys., 1970, v. 52, p. 1407.
75. Васильев В. А.— В кн. Термодинамика биологических процессов.— М.: Наука, 1976.— С. 186, 198.
76. Васильев В. А., Романовский Ю. М.— В кн. Теоретическая и экспериментальная биофизика.— Калининград: КГУ, 1975.— Вып. 5, с. 52; 1976.— Вып. 6, с. 73.
77. Яхно В. Г., Гольцова Ю. К., Жислин Г. М.— Биофизика, 1976, т. 21, с. 1067.
78. Полякова М. С., Романовский Ю. М., Сидорова Г. А.— Вестник Моск. ун-та. Сер. физ. и astron., 1968, № 6, с. 86.
79. Tyson J. J.— Lect. Notes in Biomathematics, 1976, v. 10.
80. Field R., Noyes R. M.— J. Chem. Phys., 1974, v. 60, p. 1877.
81. Щербунов А. И., Кринский В. И., Перцов А. М.— В кн. Модели структурно-функциональной организации биологических систем.— М.: Наука, 1972.— С. 95.
82. Zhabotinskii A. M., Zaikin A. N.— J. Theor. Biol., 1973, v. 40, p. 45.
83. Заикин А. Н., Морозова П. Г.— Биофизика, 1979, т. 24, с. 124.
84. Zaikin A. N., Kawszunski A. L.— J. Non-Equilib. Thermodyn., 1977, v. 2, p. 39.
85. Васильев В. А., Полякова М. С.— Вестн. Моск. ун-та. Сер. физ. и astron., 1975, т. 16, с. 99.
86. Хохлов Р. В.— ДАН СССР, 1954, т. 97, с. 411.
87. Малафеев В. М., Полякова М. С., Романовский Ю. М.— Изв. вузов. Сер. Радиофизика, 1970, т. 13, с. 936.
88. Костин И. К., Романовский Ю. М.— Ibid., 1975, т. 18, с. 34.
89. Kigomato Y., Yamada T.— Prog. Theor. Phys., 1976, v. 56, p. 679; 1976, v. 56, p. 681.
90. Rossler O.— Zs. Naturforsch., 1976, Bd. 31a, S. 259, 1168.
91. Rossler O.— Phys. Lett. Ser. A, 1976, v. 57, p. 397.
92. Шагас Ч. Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии.— М.: Мир, 1975.— С. 31.
93. Чернавская Н. М., Чернавский Д. С.— УФН, 1960, т. 72, с. 627.
94. Ashkenazi M., Other H.— J. Math. Biol., 1978, v. 5, p. 305.
95. Conway E., Hoff D., Smoller J.— SIAM, J. Appl. Math., 1975, v. 35, p. 1.
96. Turing A. M.— Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B, 1952, v. 237, p. 37.
97. Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций.— М.: Мир, 1973. §

98. Nicolis G., Prigogin I. Self-Organization in Non-Equilibrium Systems; From Dissipative Structures to Order through Fluctuations.— N.Y.: J. Wiley-Intersci. Publ., 1977.
99. Dissipative Structures.— *Forsch. exp. und Theor. Biophys.*, 1977, Bd. 21.
100. Лампрехт И.— В кн. Термодинамика биологических процессов.— М.: Наука, 1976.— С. 175.
101. Эбелинг В. Образование структур при необратимых процессах.— М.: Мир, 1979.
102. Levandowsky M.— *J. Protozool.*, 1975, v. 22, p. 296.
103. Зарубина А. М., Жарикова Г. Г., Рубин А. Б.— Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1976, № 5, с. 100.
104. Свирежев Ю. М., Логофет Д. О. Устойчивость биологических сообществ.— М.: Наука, 1978.
105. Levin S. A.— *Ann. Rev. Ecol. Systemat.*, 1976, v. 7, p. 287.
106. Свирежев Ю. М.— В кн. XI Всесоюзный съезд генетиков и селекционеров.— М.: Наука, 1972.— С. 90.
107. Blumental R.— *J. Theor. Biol.*, 1975, v. 49, p. 219.
108. Nitzan A., Ortoleva P., Ross J.— *J. Chem. Phys.*, 1974, v. 60, p. 3134.
109. Cheefer N.— *J. Diff. Equat.*, 1975, v. 18, p. 111.
110. Беленцев Б. Н., Лившиц М. А., Волькенштейн М. В.— *Биофизика*, 1978, т. 23, с. 1056; 1979, т. 24, с. 117.
111. Полякова М. С.— *Вестн. Моск. ун-та. Сер. физ. и astron.*, 1974, т. 15, с. 643.
112. Auchmuty J.F.G., Nicolis G.— *Bull. Math. Biol.*, 1975, v. 37, p. 323.
113. Бабский В. Г., Маркман Г. С.— В кн. Математические методы в биологии.— Киев: Наукова думка, 1977.— С. 168.
114. Васильев В. А., Романовский Ю. М.— В кн. Переходные процессы в биологических системах.— М.: АН СССР, 1977.— С. 26.
115. Prigogin I., Lefever R.— *J. Chem. Phys.*, 1968, v. 48, p. 795.
116. Алексеев В. В.— *УФН*, 1976, т. 120, с. 647.
117. Пастушенко В. Ф., Чизмаджев Ю. А.— *Цитир. в 25 сб.*, с. 305.
118. Змитриенко Н. В., Курдюмов С. П.— *ПМТФ*, 1977, № 1, с. 3.
119. Самарский А. А., Еленин Г. Г., Змитриенко Н. В., Курдюмов С. П.— *ДАН СССР*, 1977, т. 237, с. 1330.
120. Зельдович Я. Б., Компанец А. С.— В Сборнике, посвященном 70-летию А. Ф. Иоффе.— М.: АН СССР, 1950.— С. 61.
121. Баренблатт Г. И.— *ПММ*, 1952, т. 16, с. 67.
122. Вольперт А. И., Худяев С. И. Анализ в классах разрывных функций и уравнения математической физики.— М.: Наука, 1975.
123. Курдюмов С. П., Михайлов А. П., Плохотников К. Э. Локализация тепла в многомерных задачах нелинейной теплопроводности. Тепловой «кристалл». Препринт № 22.— М.: ИИМ АН СССР, 1977.
124. Самарский А. А., Змитриенко Н. В., Курдюмов С. П., Михайлов А. П.— *Письма ЖТФ*, 1977, т. 26, с. 620.
125. Хаазе Р. Термодинамика необратимых процессов.— М.: Мир, 1967.
126. Асташкина Е. А., Романовский Ю. М.— В кн. III Всесоюзная конференция по био- и медицинской кибернетике. Т. 3.— М.: АН СССР, 1978.— С. 30.
127. Nitzan A., Ortoleva P., Deutsch J., Ross J.— *J. Chem. Phys.*, 1974, v. 60, p. 106.
128. Chernavskii D. S., Ruzyrok W.— *J. Theor. Biol.*, 1978, v. 73, p. 585.
129. Белоусов Л. В., Чернавский Д. С.— *Онтогенез*, 1977, т. 8, с. 99.
130. Белоусов Л. В., Дорфман Я. Г.— В кн. Математическая теория биологических процессов.— Калининград: АН СССР, 1976.— С. 21.
131. Webster J. J.— *J. Embriol. and Exp. Mor.*, 1972, v. 27, p. 301.
132. Martinez H. M.— *J. Theor. Biol.*, 1972, v. 36, p. 479.
133. Ibanez J. L., Velarde M. G.— *J. de Phys.*, 1977, Nr. 12, p. 1479.
134. Хохлов Р. В.— *УФН*, 1965, т. 87, с. 17.
135. Кринский В. И., Холопов А. В.— *Биофизика*, 1967, т. 12, с. 524.
136. Herschkowitz-Kaufman M.— *Bull. Math. Biol.*, 1975, v. 37, p. 585.
137. Vabloyantz A., Hiegnaux J.— *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.*, 1974, v. 71, p. 1530.