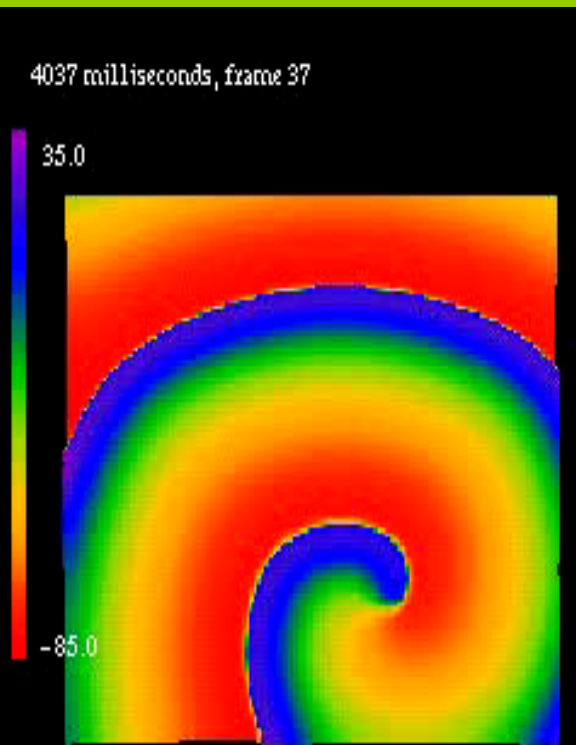


РАСПРОСТРАНЕНИЕ ФРОНТОВ, ИМПУЛЬСОВ И ВОЛН

Автоволновые модели в экологии
Модели распространения
нервного импульса



АВТОВОЛНОВЫЕ
ПРОЦЕССЫ И СЕРДЕЧНЫЕ
АРИТМИИ

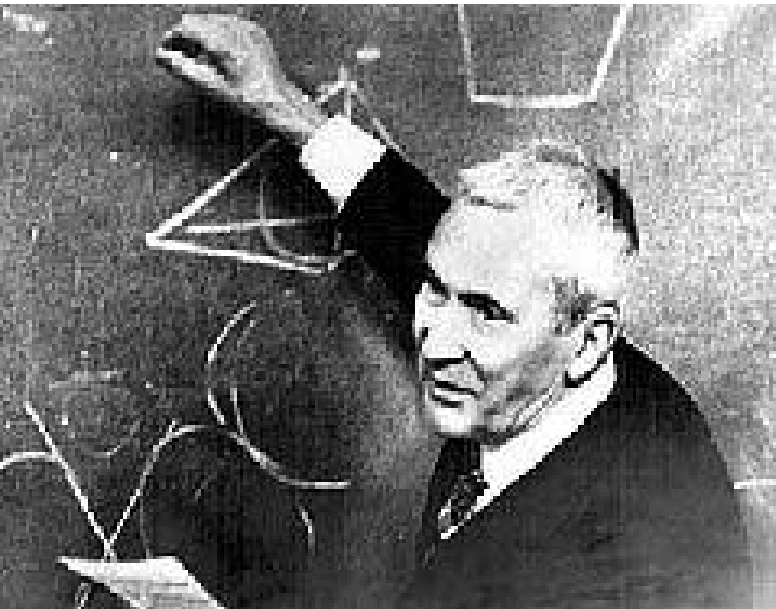
Пространственно-
временное
поведение в
моделях
популяционной
динамики



Классическая работа

- А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский, Н.С. Пискунов “Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме”
- Бюллетень МГУ, Серия А, Математика и механика, 1937, т.1;
- Вопросы кибернетики, вып.12, М.,1975, стр.3-30

Андрей Николаевич Колмогоров

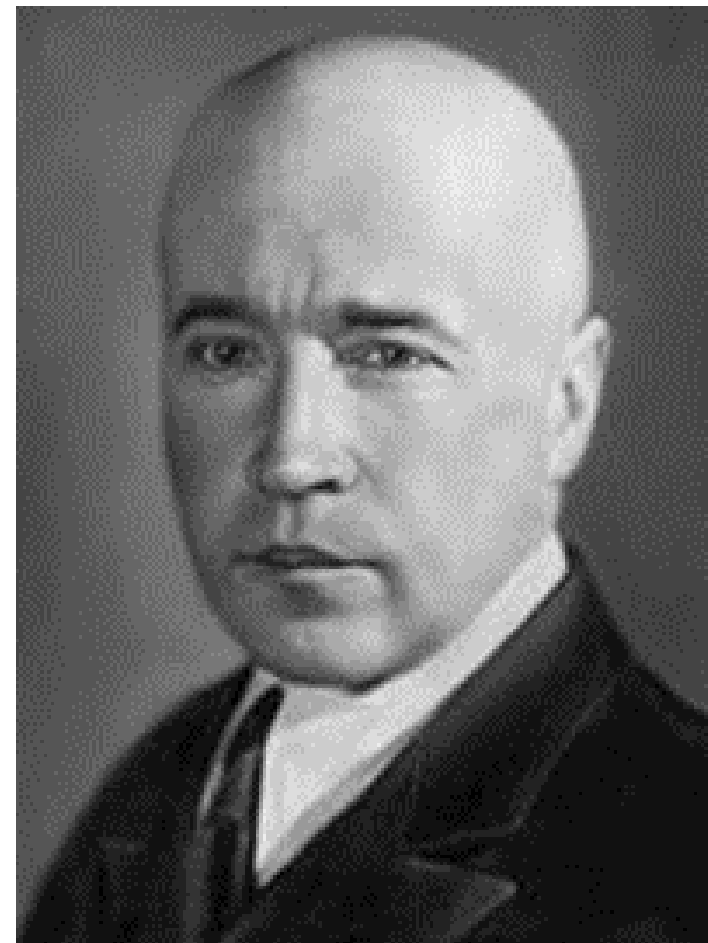


Человечество всегда мне представлялось в виде множества блуждающих в тумане огоньков, которые лишь смутно чувствуют сияние, рассеиваемое всеми другими, но связаны сетью ясных огненных нитей, каждый в одном, двух, трех... направлениях. И возникновение таких прорывов через туман к другому огоньку вполне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

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

Ива́н Гео́ргиевич Петро́вский

1901-1973



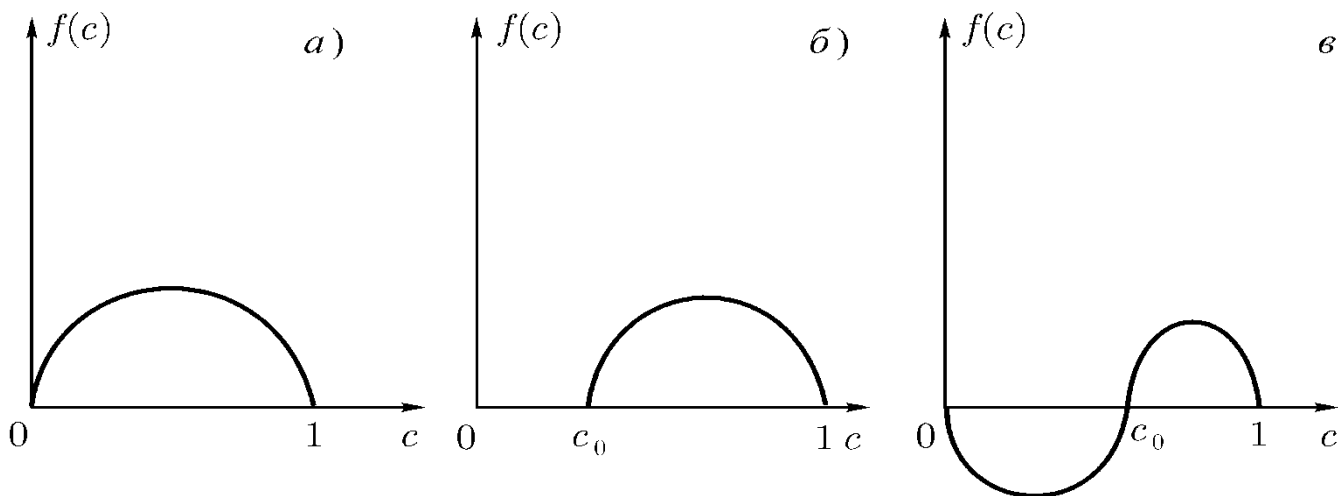
выдающийся советский математик и деятель отечественного образования. С 1951 по 1973 гг. — ректор Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова

Модель распространения волны Петровского-Колмогорова- Пискунова

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

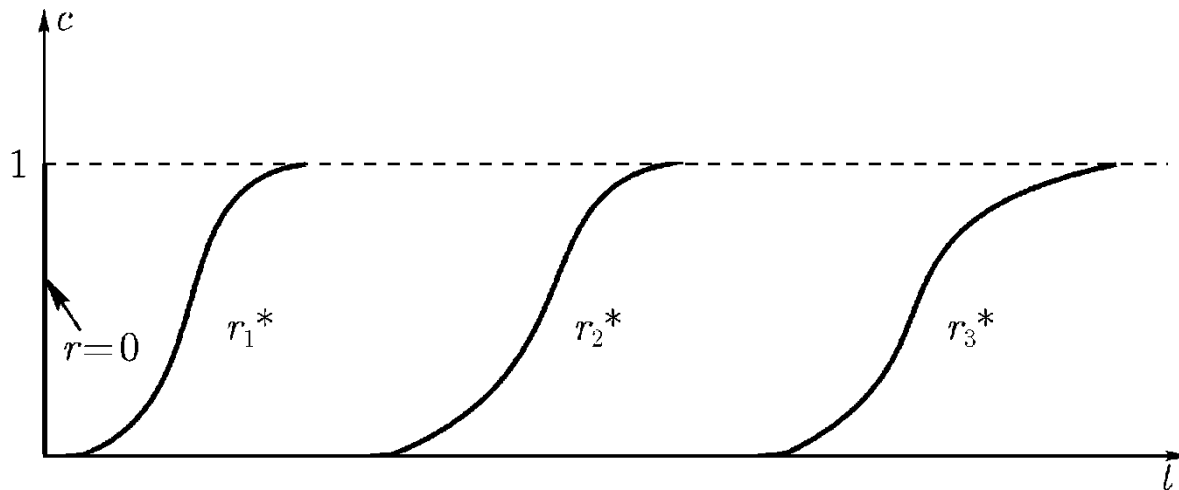
Функции правой
части

Модель распространения
доминирующего вида



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

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



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

Профиль распространяющейся волны в разные моменты времени в уравнении Петровского-Колмогорова-Пискунова

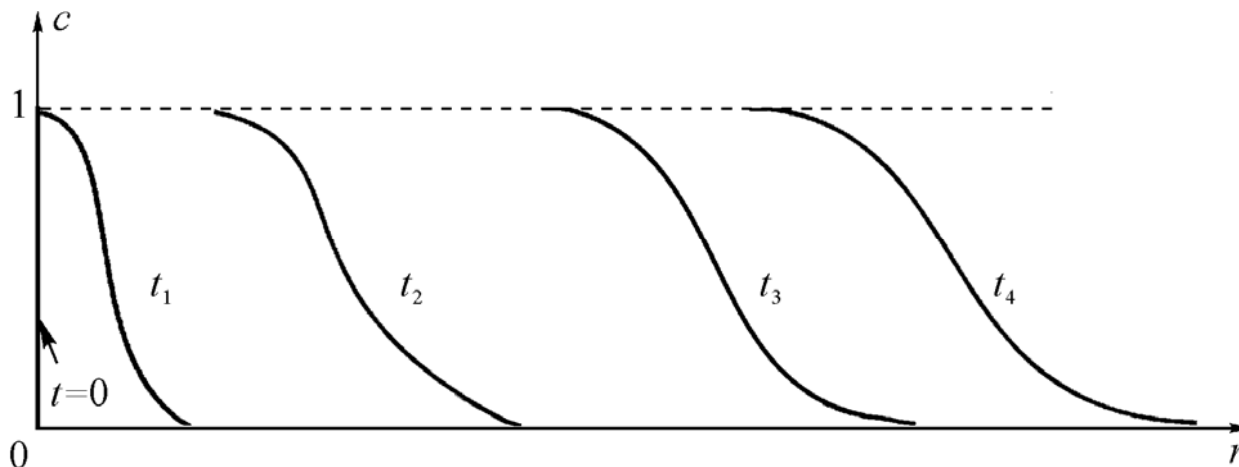
Уравнение может
иметь решение в виде
волны

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

Предельная скорость
распространения
фронта волны

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

Определенные концентрации на фронте волны
могут распространяться быстрее, чем в ходе
диффузии



Автоволновое решение

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

- Предельная форма кривой плотности дается решением уравнения:

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

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

Амброзия - амброзиевый листоед



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



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

Распространение амброзиевого листоеда

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



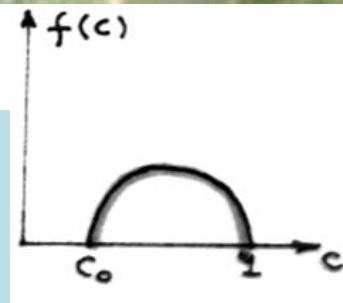
Первый выпуск в 1978 г. в
Ставропольском крае.

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



Популяционная волна

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



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

Модель распространения амброзиевого листоеда

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

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

Направленное
движение

Отличие от химических систем

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

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

n - численность жуков

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

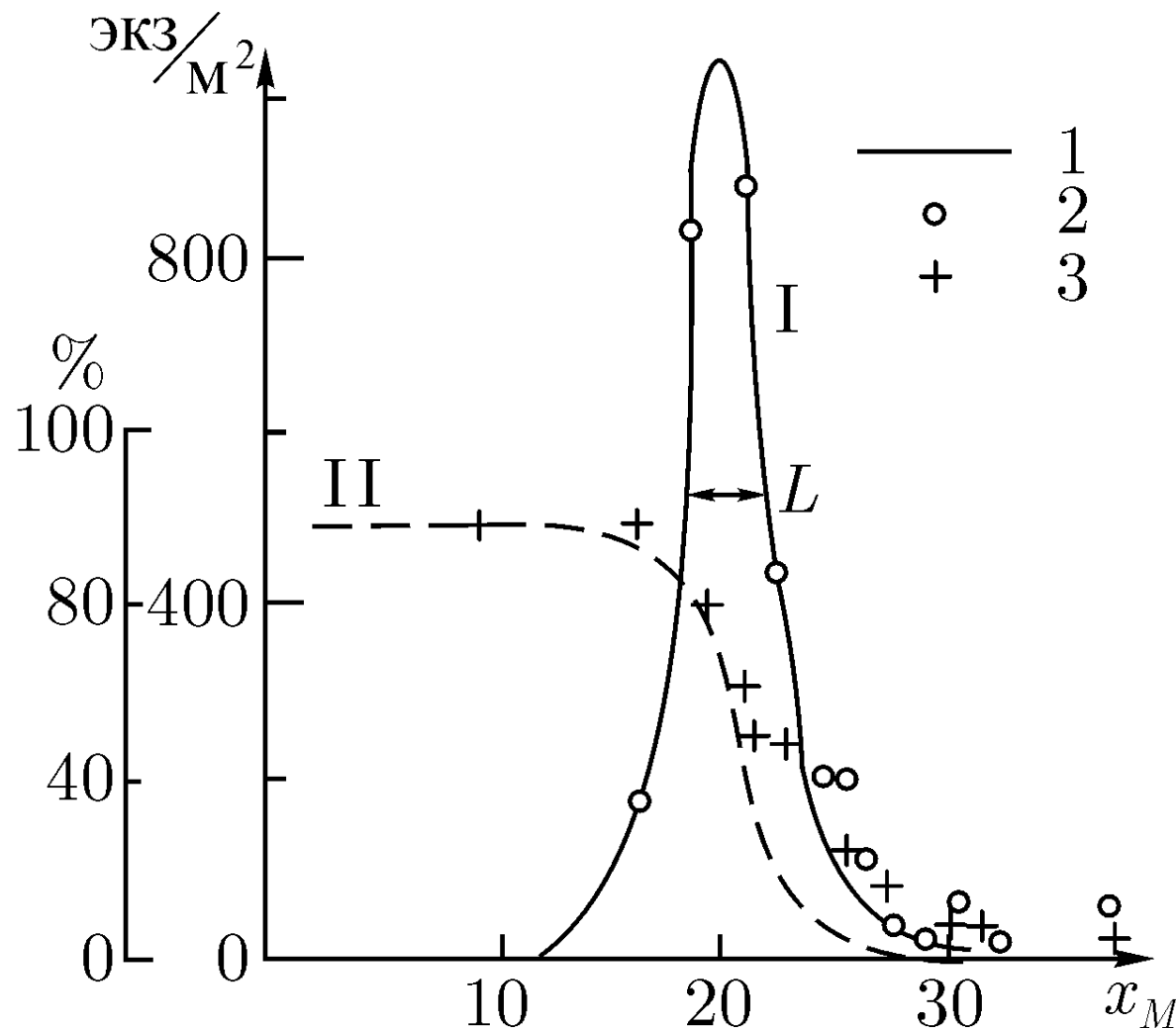
B – коэффициент эффективности поиска пищи, $p(\mathbf{r}, t)$ – плотность амброзии.

A – количество корма, поедаемое одной особью в сутки

Ковалев О.В. и Вечерин В.В. Описание нового волнового процесса в популяциях на примере интродукции и расселения амброзиевого листоеда *Zygogramma suturalis* F. (Coleoptera, Chrysomelidae).

Энтомол. обозрение **65**(1): 21-38, 1986

Популяционная волна амброзиевого листоеда



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

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

Волна погони и бегства

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

$$D_1=0$$

малая подвижность жертв

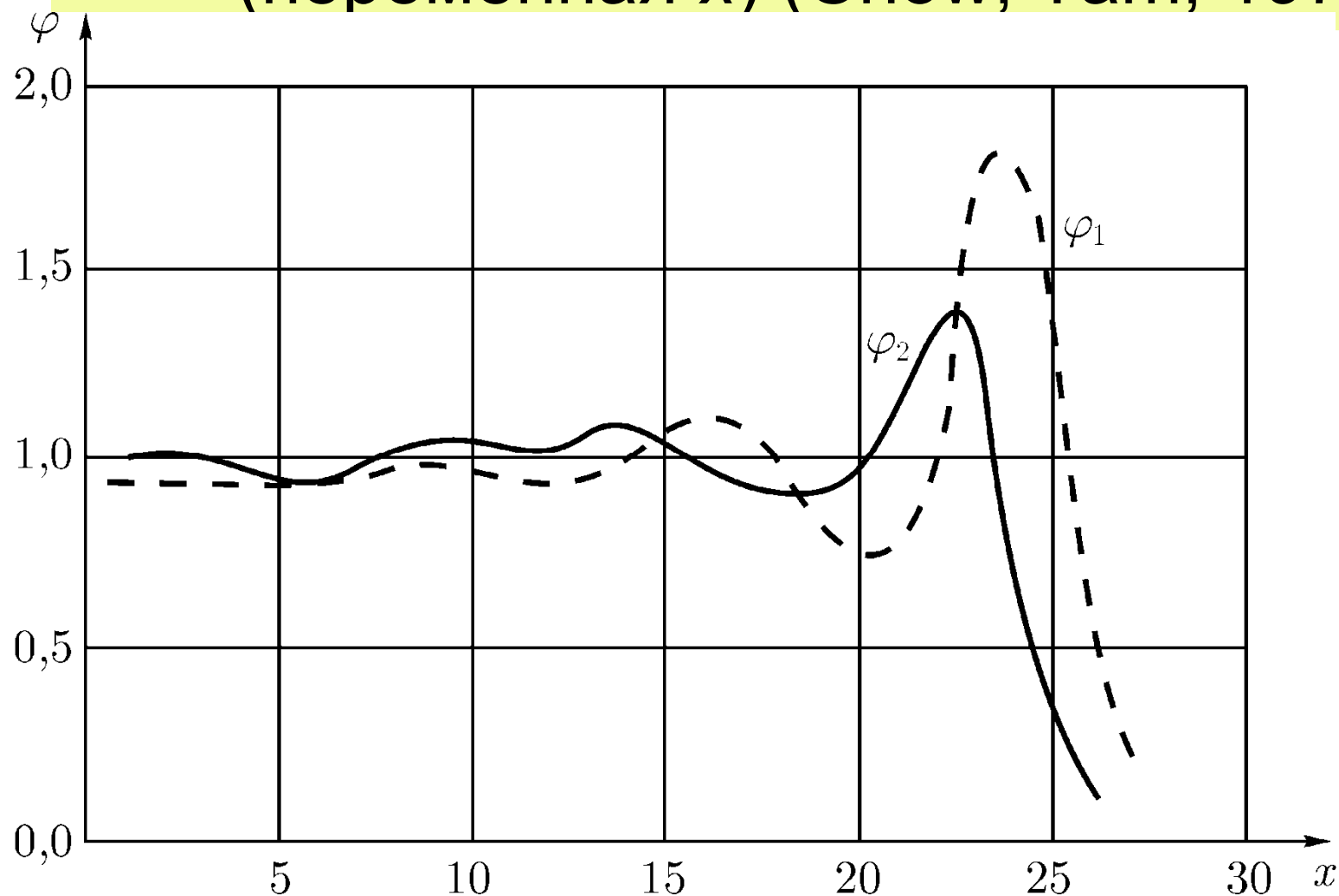
Новые переменные

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

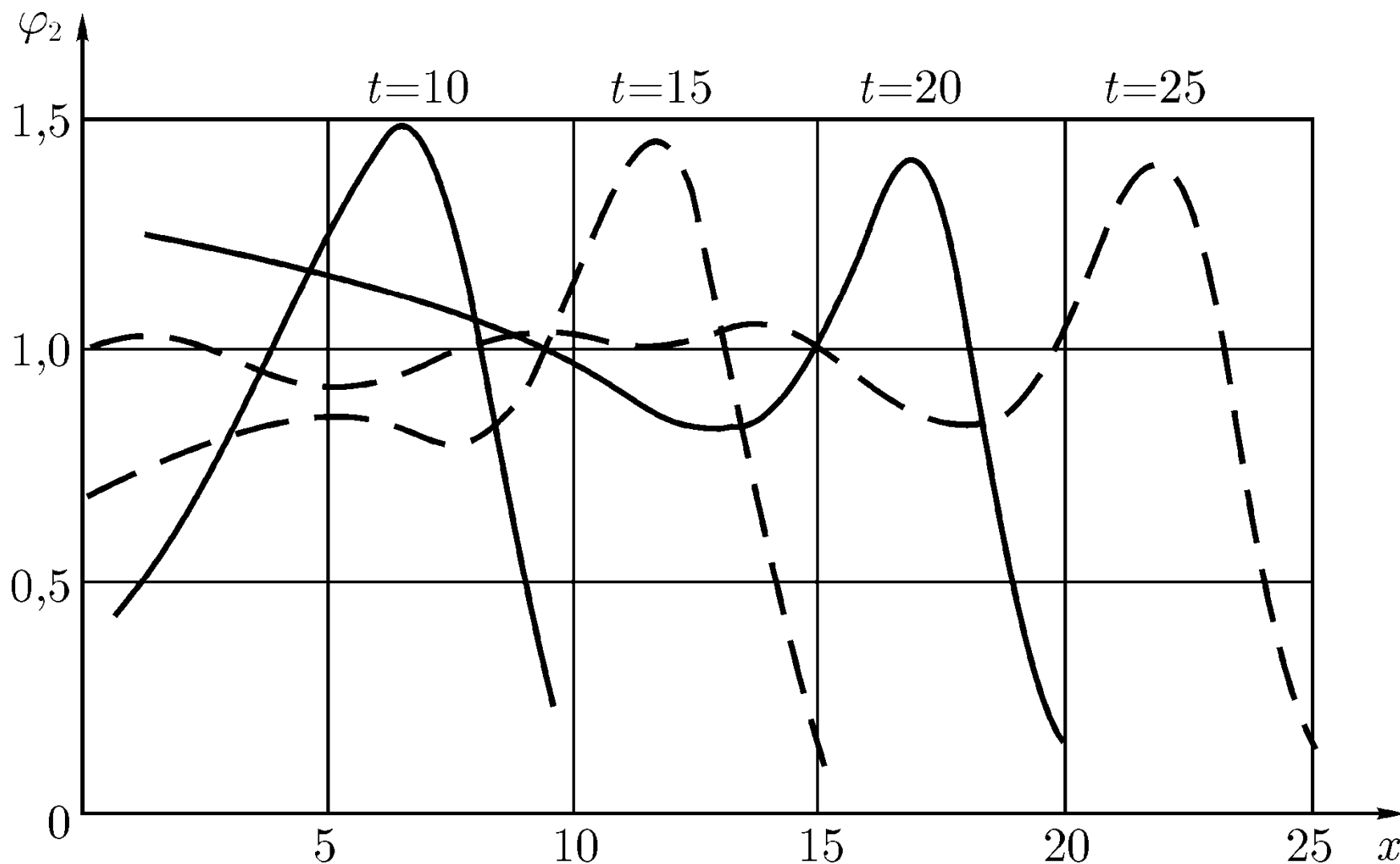
$$\frac{\partial \varphi_1}{\partial t} = c_1 \varphi_1 (1 - \varphi_2),$$

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

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



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



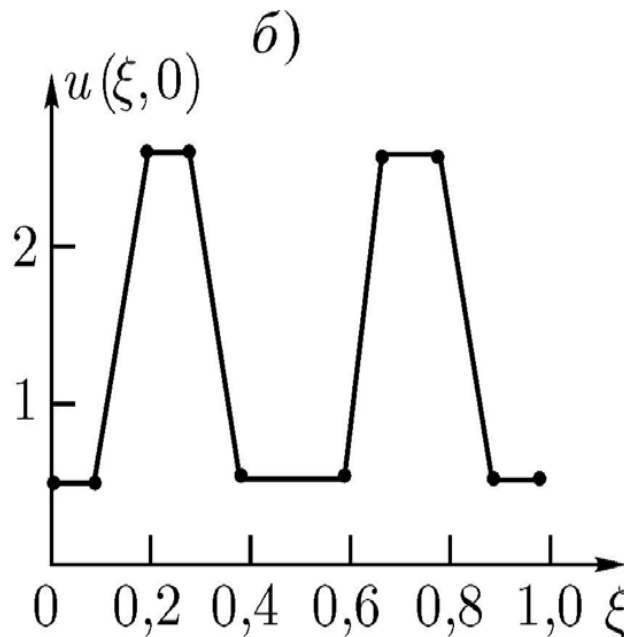
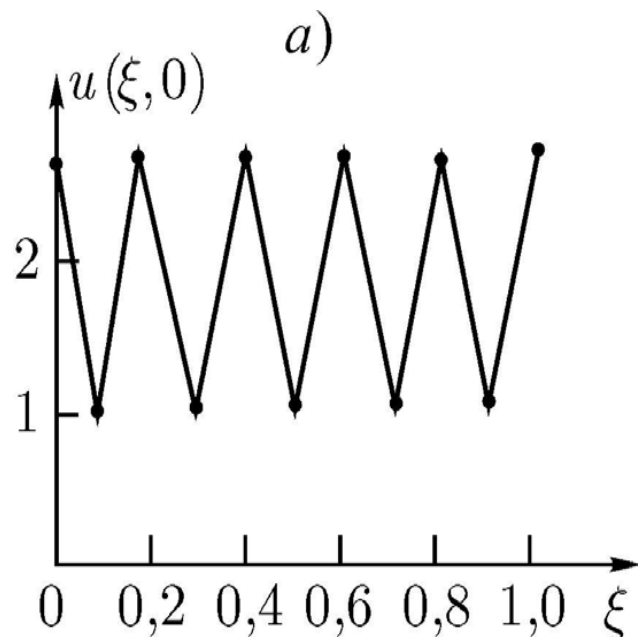
Базыкин А.Д. и Маркман Г.С. О диссипативных структурах в экологических системах. В: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике, 1980

$$\frac{dx}{dt} = ax^2 \frac{k-x}{k} - bxy + D_x \frac{\partial^2 x}{\partial r^2},$$

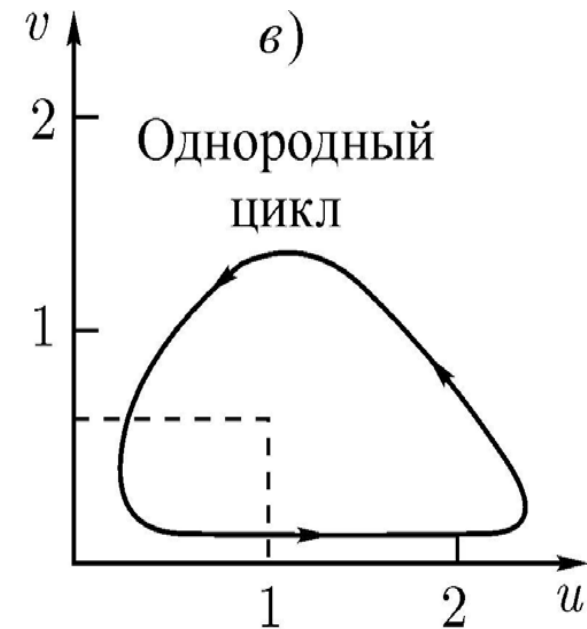
$$\frac{dy}{dt} = -cy + dxy + D_y \frac{\partial^2 y}{\partial r^2}.$$

Экологические диссипативные структуры

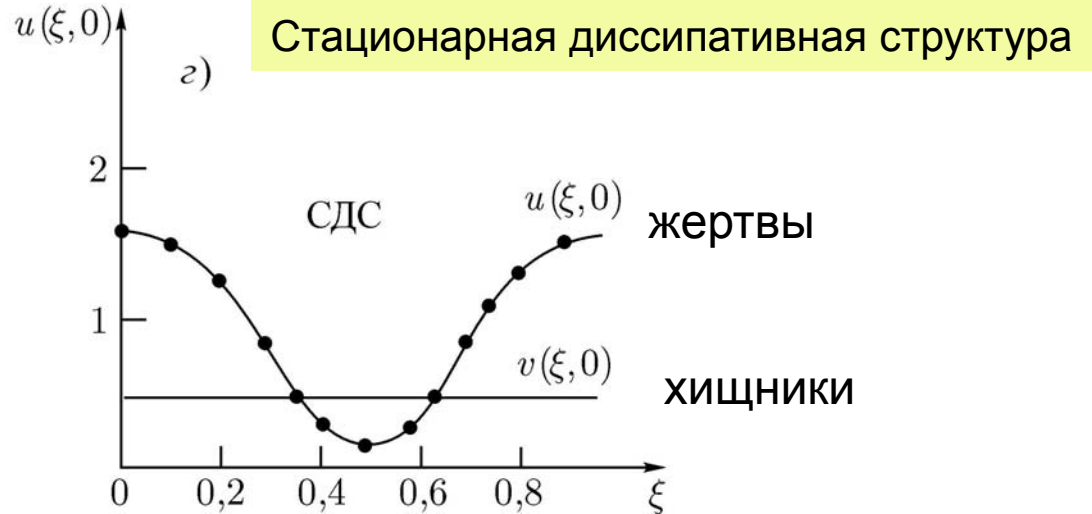
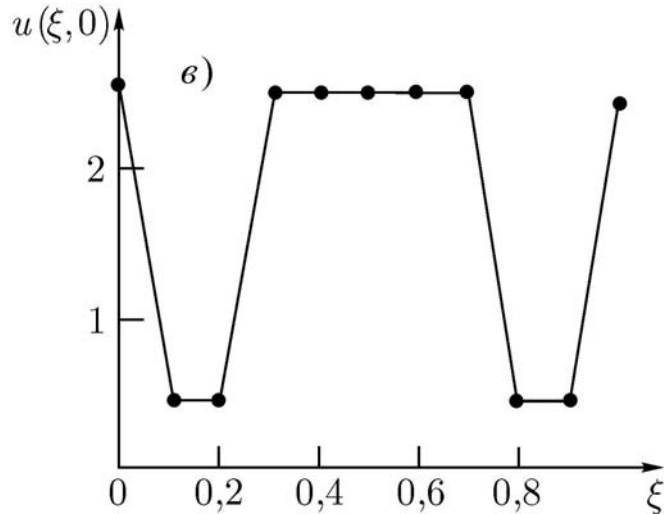
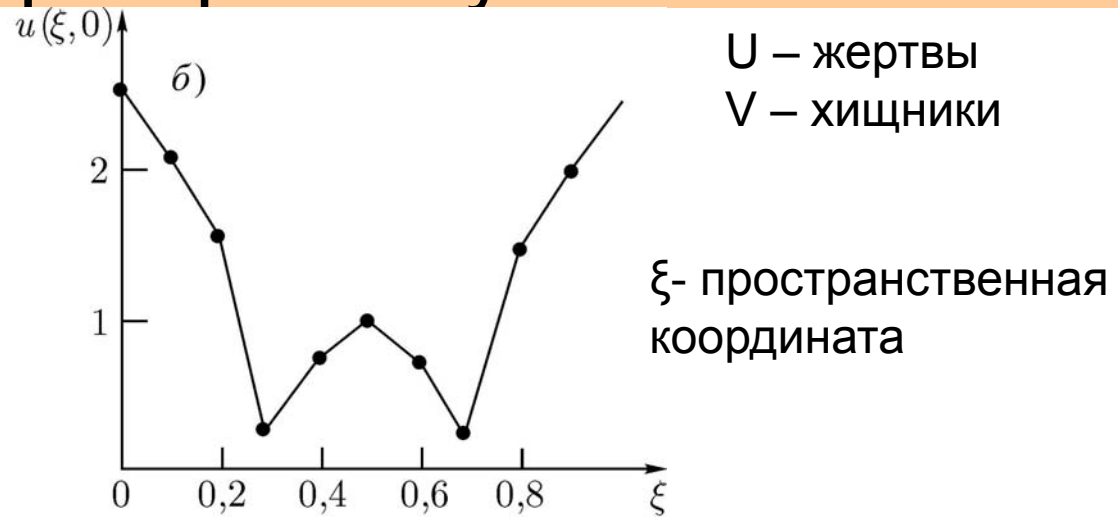
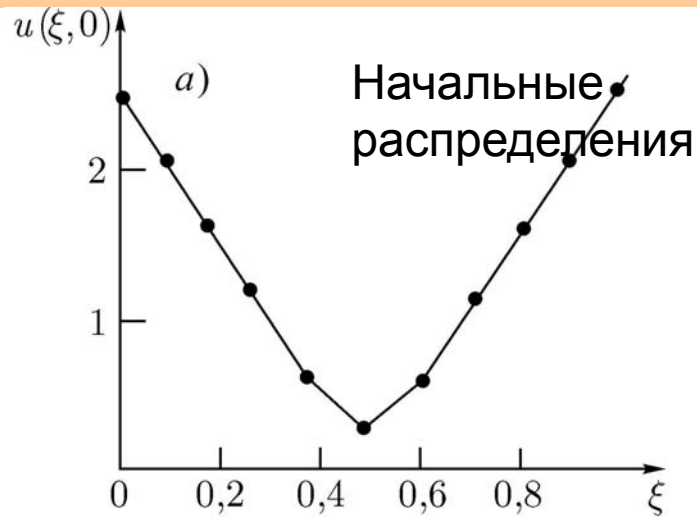
Начальные распределения



Колебания



Неоднородное распределение по пространству



Два исхода: «колебания по всему пространству» или
«жертвы живут только на краях ареала»



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

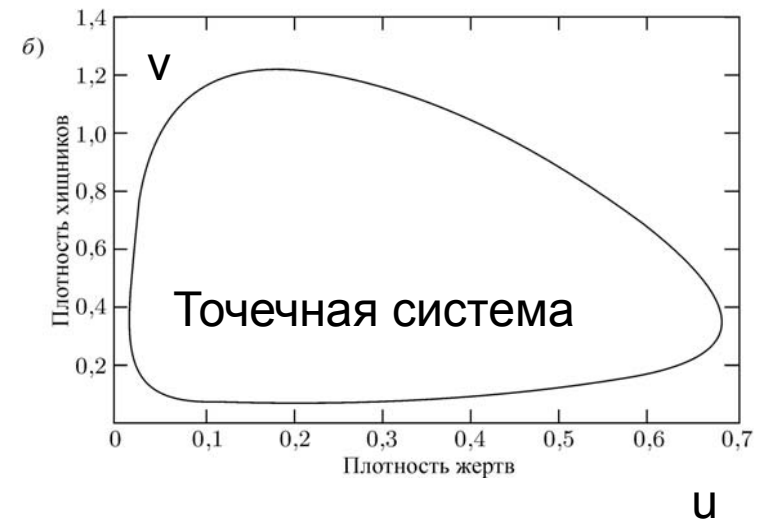
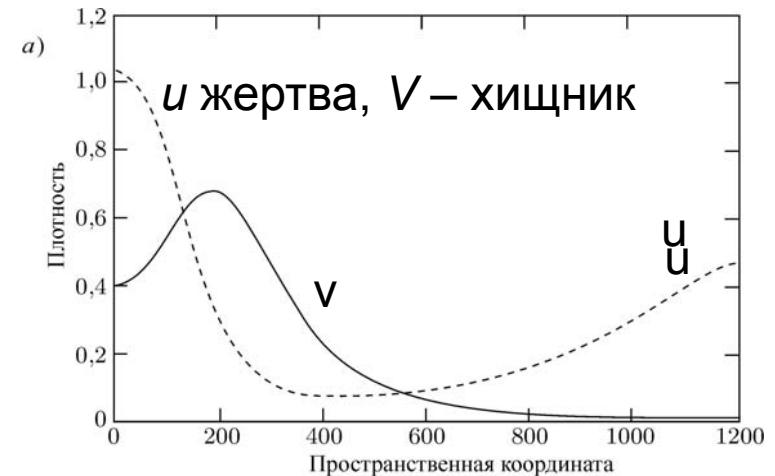
Колебания и пространственный хаос

Подвижности видов
(коэффициенты диффузии)
одинаковы (не Тьюринг)

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

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

Зададим малые возмущения



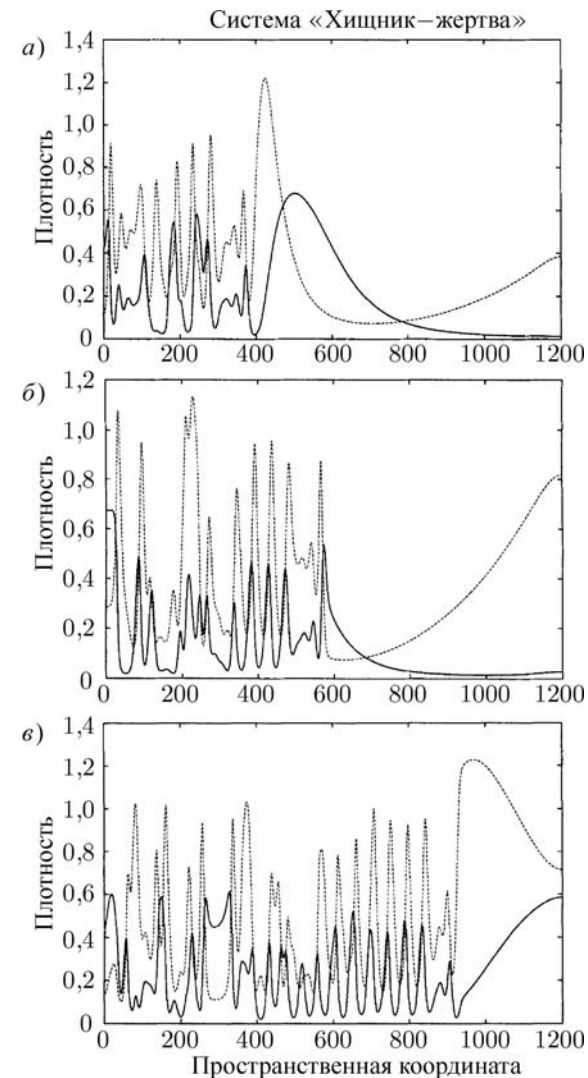
Малые возмущения динамической системы в пространстве дают динамический хаос

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

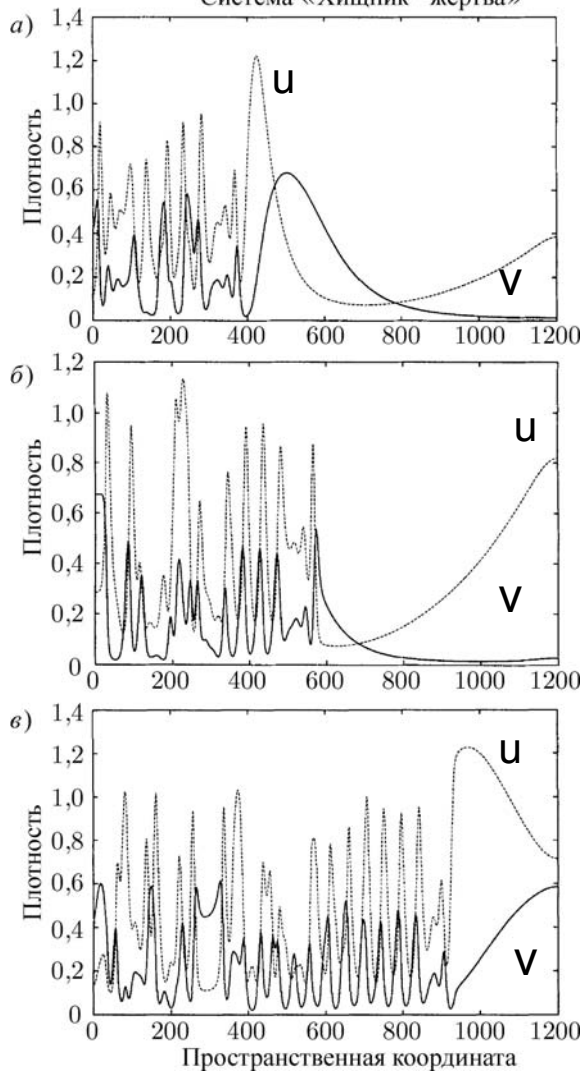
$$v(x, 0) = v_3 + [\varepsilon(x - x_0) + \delta].$$

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

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



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

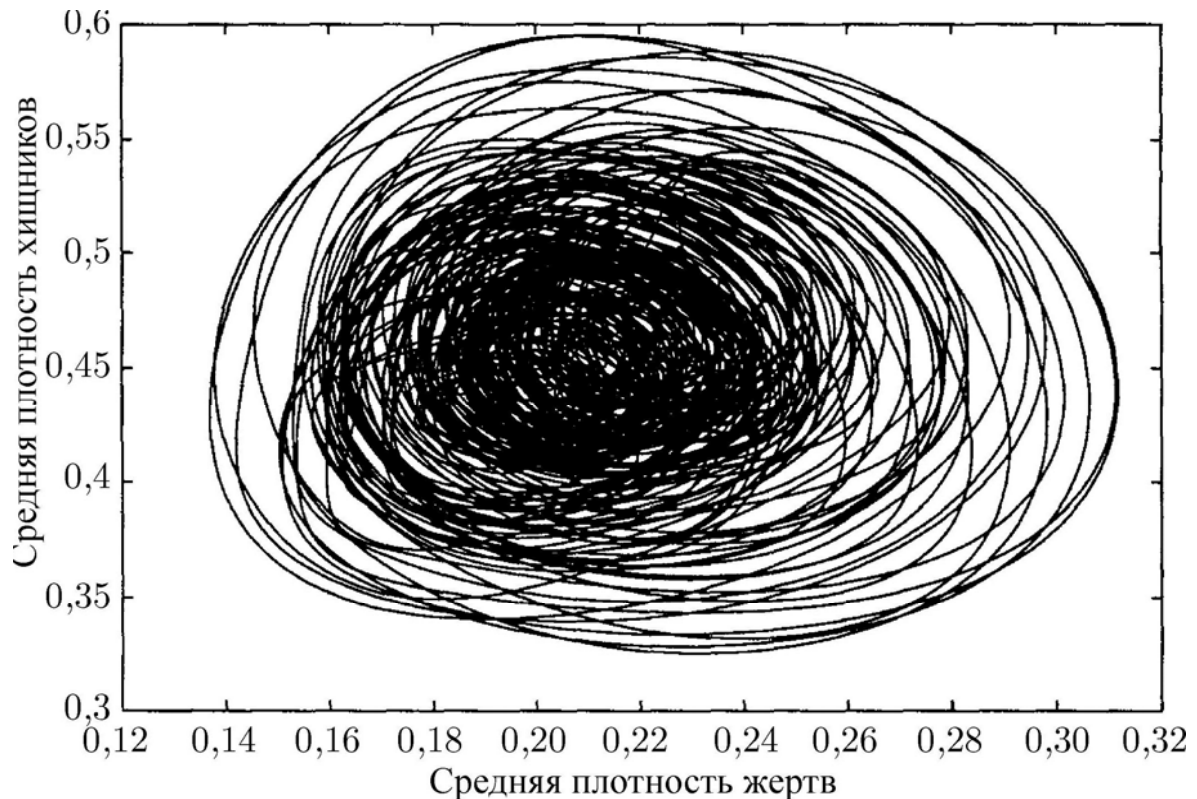


а – $t=500$, б – $t=1000$,
в – $t=2000$

В распределенной системе процессы переноса приводят к хаотизации поведения всей системы

Пространственный хаос

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



Модели типа Реакция – Адвекция - Диффузия

- Адвекция - направленное движение с воздушными или водными потоками или таксис – собственные движения по направлению положительного стимула – аттрактанта или в направлении, противоположном отрицательному стимулу.

$$\frac{\partial N}{\partial t} = F(N, P) + \delta_N \Delta N, \quad \text{жертва}$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = G(N, P) - \operatorname{div}(\mathbf{v}P) + \delta_P \Delta P, \quad \text{хищник}$$

$$\mathbf{v} = \psi \nabla P$$

Скорость адвекции

$$\operatorname{Div} \mathbf{F} = \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial x} + \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial y} + \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial z}$$

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

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

характерное время формирования пространственно неоднородных структур
сравнимо с характерным временем процессов рождения-гибели

Адвективное ускорение

аналогия с механикой: не скорость, а ускорение
перемещения тела пропорционально действующей силе.

$$\frac{\partial v}{\partial t} = k \nabla N, \quad k > 0, \quad \text{В индивидуальных моделях}$$

$\mathbf{V}$ - скорость

$$\frac{\partial v}{\partial t} = k \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2},$$

в стае хищников происходит выравнивание
величины и направления скоростей отдельных
особей. Этот эффект описывают членом
«диффузии скоростей».

$$\begin{aligned} \frac{\partial N}{\partial t} &= N(1 - N) - \frac{aNP}{1 + ahN} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial P}{\partial t} &= \frac{aNP}{1 + ahN} - mP - \frac{\partial(Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= k \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}. \end{aligned}$$

Tyutyunov Yu., Senina I., Jost C.,
Arditi R. Clustering due to
acceleration in the response to
population gradient: A simple
self-organization model. *Am. Nat.*
164: 722-735, 2004

Таксис определяет ускорение

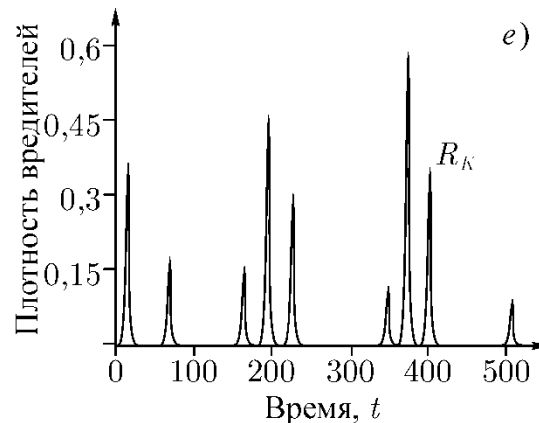
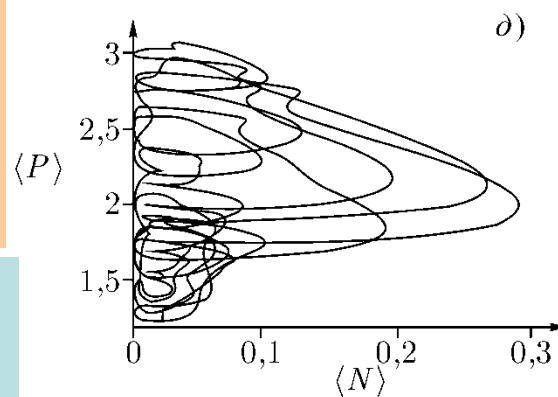
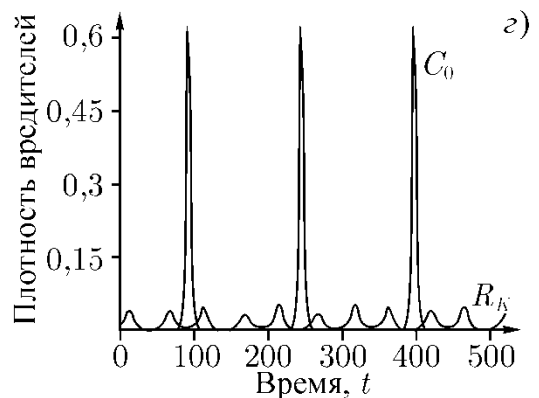
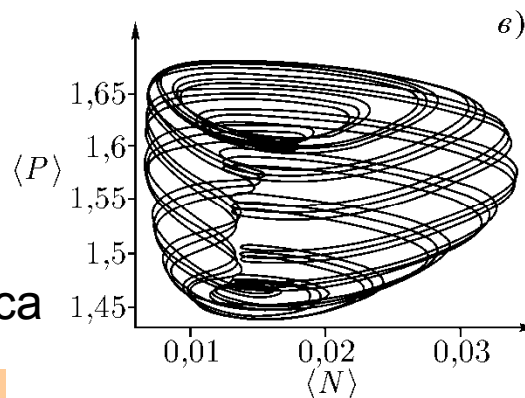
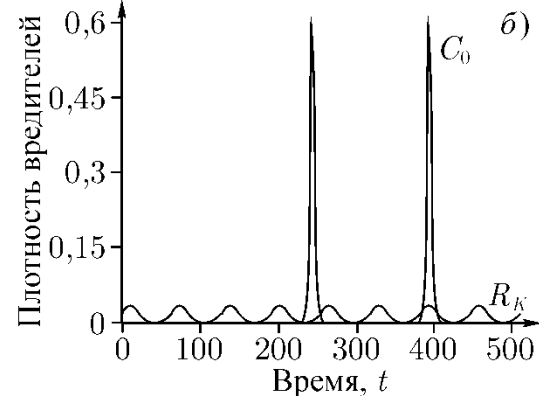
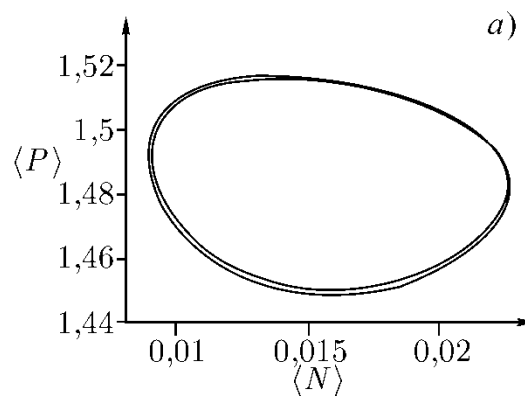
$$\frac{\partial N}{\partial t} = N(1-N) - \frac{aNP}{1+ahN} + \delta_N \frac{\partial^2 N}{\partial x^2},$$

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \frac{aNP}{1+ahN} - mP - \frac{\partial(Pv)}{\partial x} + \delta_P \frac{\partial^2 P}{\partial x^2},$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = k \frac{\partial N}{\partial x} + \delta_v \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}. \quad k - \text{коэф. таксиса}$$

Парадокс биологического Контроля – низкие численности вредителя (хищника) – пространственные скопления жертвы

Высокая пространственная активность хищника позволяет ему адаптироваться к дефициту жертв



а, б – $k = 0.5$ – неоднородный периодический режим; в, г – $k = 1$ – колебания сложной формы; д, е – $k = 1.5$ – неоднородный хаотический режим. При $k = 0$ устойчивый пространственно однородный периодический режим (Tyutyunov et al., 2004)

Биологический контроль

- Пространственная модель удовлетворяет требованиям, предъявляемым к моделям биологического контроля.
- В случае высокой прожорливости хищников и в случае отсутствия направленного таксиса (присутствуют только случайные перемещения особей – диффузия) в модели существует низкий по численности жертв, но неустойчивый стационарный режим и устойчивый однородный периодический режим C_0 с высокой амплитудой.
- Для достаточно высоких значений коэффициента таксиса k колебательный режим C_0 становится неустойчивым, и возникает устойчивая неоднородная динамическая структура Rk , в которой амплитуда колебаний средних по ареалу численностей популяций значительно меньше амплитуды пространственно однородного периодического режима C_0
- Таким образом, система хищник-жертва стабилизируется на низкой численности популяции жертвы.

Пятна плотности взаимодействующих популяций

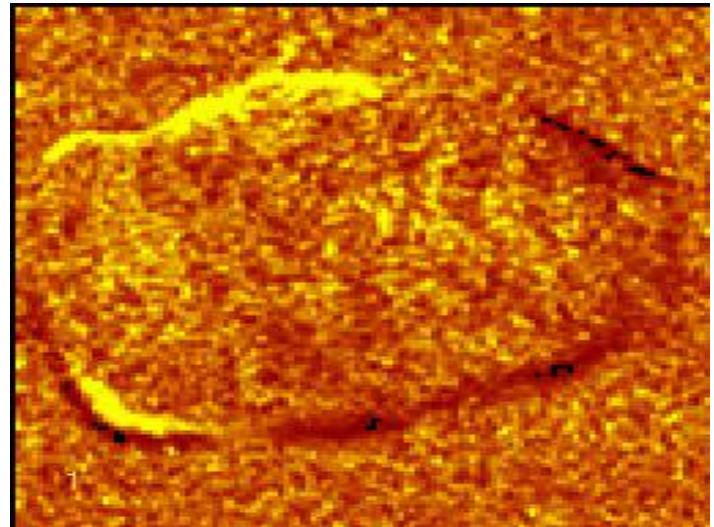


- Хищник реагирует на неоднородность распределения жертв, изменяя скорость своего движения в направлении градиента их плотности, происходит агрегация популяции хищника. Достигнув точки максимальной плотности жертв, хищник замедляет свое движение, так как его ускорение меняет направление на противоположное.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

Распространение нервного импульса и активность сердца



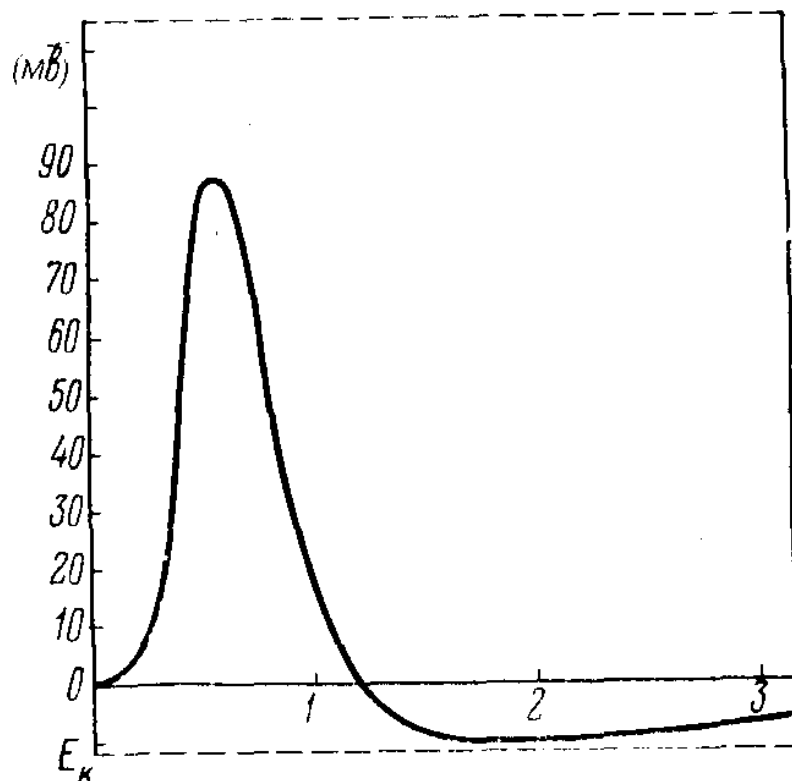
Аксон 9-дневной мыши



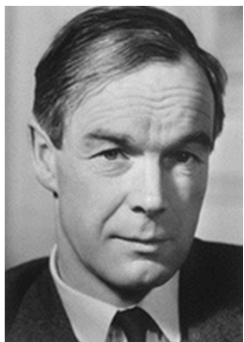
Потенциалы в сердце

Задача распространения нервного импульса

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



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



Модель Ходжкина-Хаксли

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

A.L.Hodgkin

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

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

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

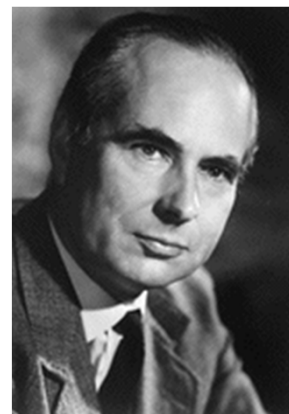
Калиевый ток

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

Натриевый ток

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

Другие ионы



A.F.Huxley

Модель Фитцхью-Нагумо

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

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



Ричард ФитцХью
(FitzHugh Richard,
1922-2007)

Мембранный потенциал

Остальные переменные

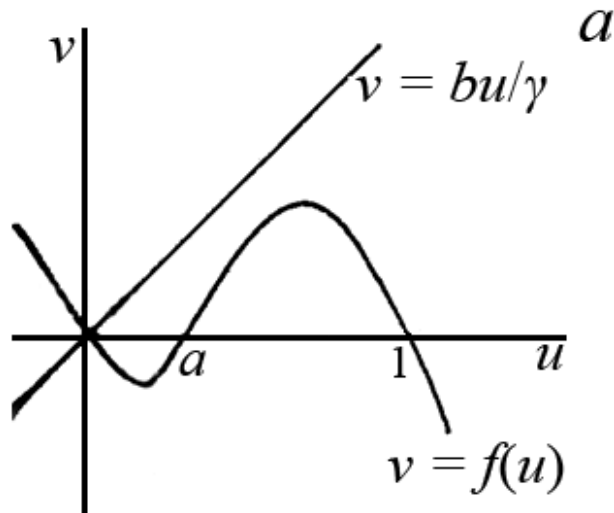
$$\frac{du}{dt} = f(u) - v + I_a, \quad \frac{dv}{dt} = bu - \gamma v,$$

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

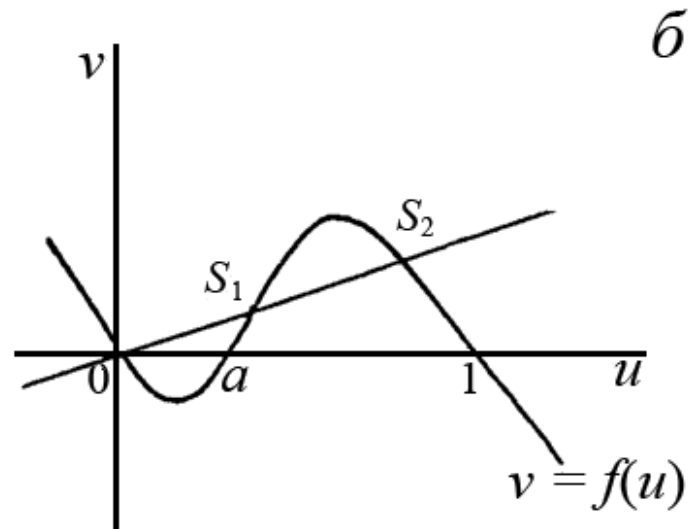
Главные ИЗОКЛИНЫ

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

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



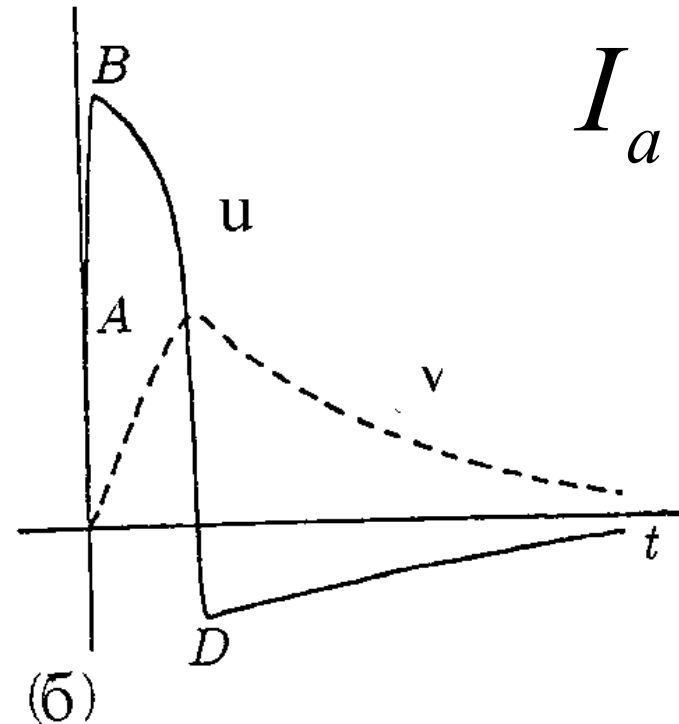
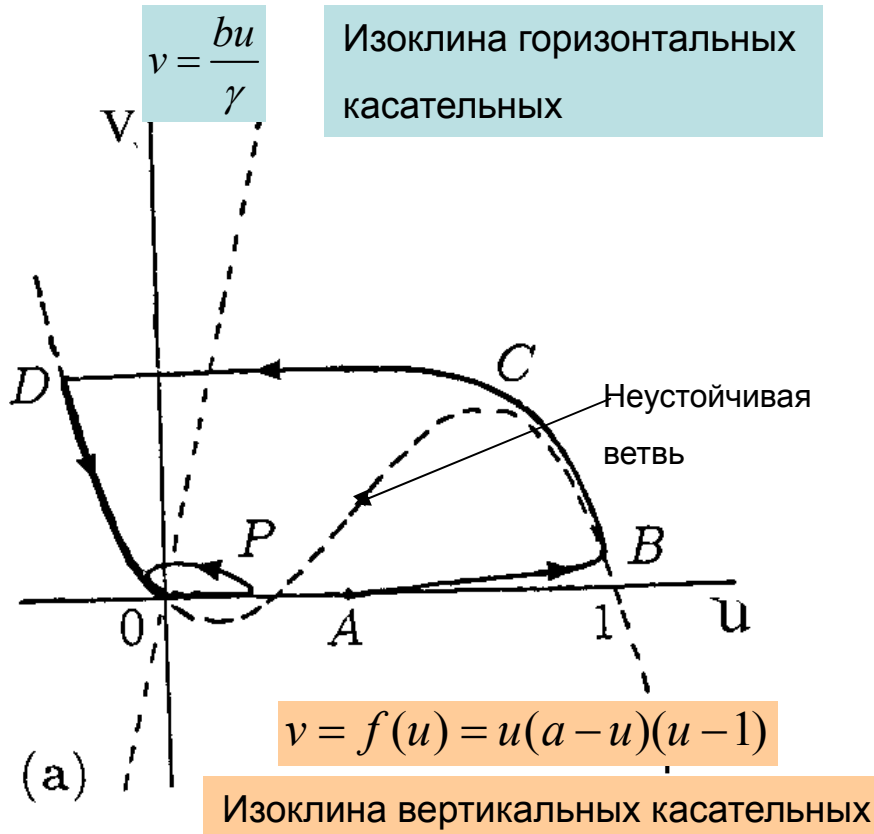
Возбудимый элемент



триггер

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

Возбудимый элемент



Кинетика

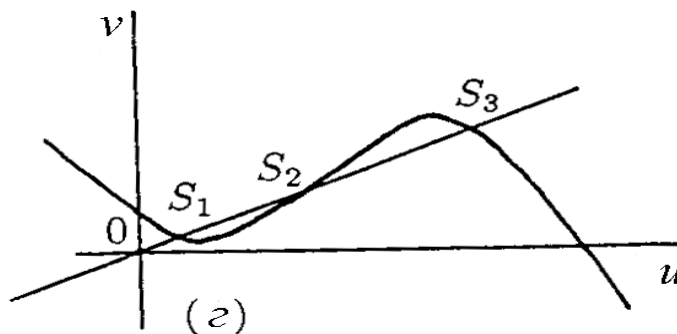
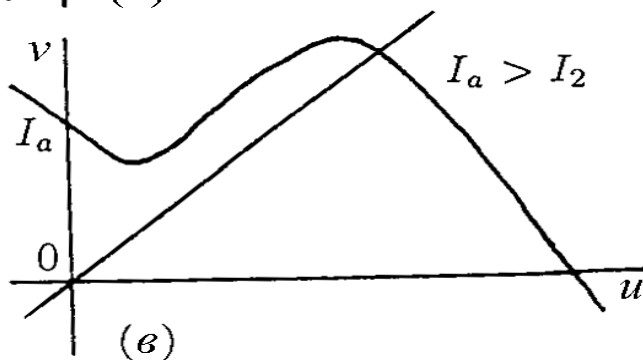
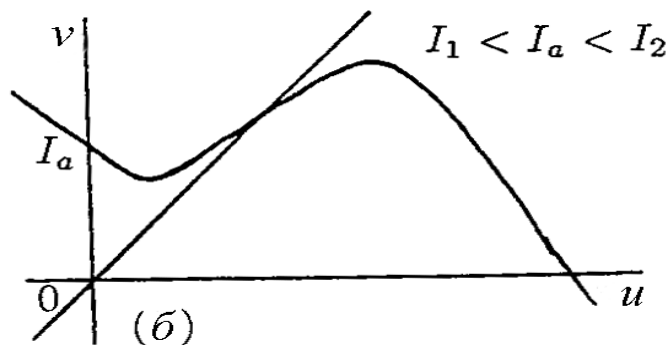
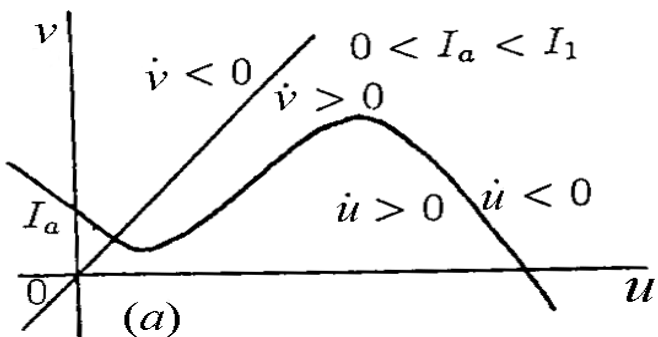
$$\frac{du}{dt} = f(u) - v, \quad \frac{dv}{dt} = bu - \gamma v, \quad I_a = 0$$

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

Надпороговое
возбуждение

Главные изоклины системы Фитцхью-Нагумо

$$I_a \neq 0$$



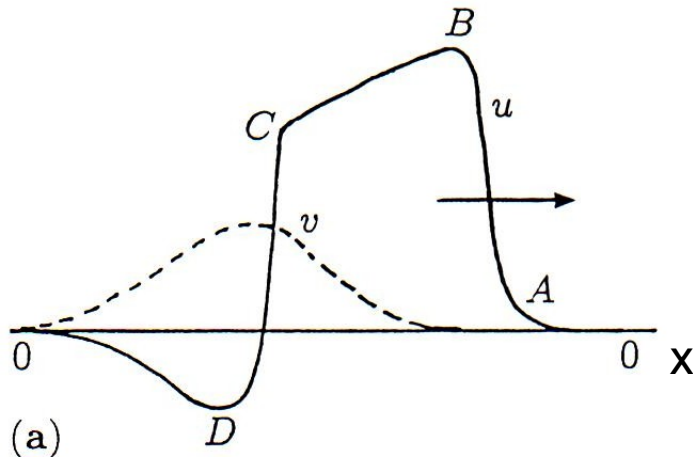
В случаях а) и в) стационарное состояние локально устойчиво, но «возбудимо» в том смысле, что при достаточно больших отклонениях изображающая точка описывает траекторию, соответствующую одиночному «импульсу». В случае б) стационарное состояние неустойчиво, возможно существование предельного цикла и автоколебаний.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

Распределенная модель Фитцхью-Нагумо

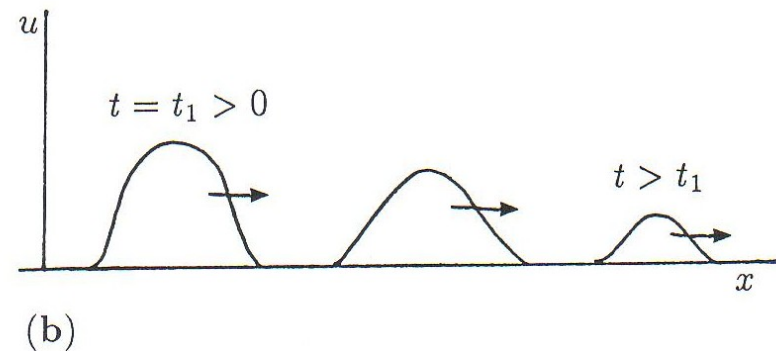
$$\frac{du}{dt} = f(u) - v + I_a + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$$

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

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



Надпороговое воздействие



Подпороговое воздействие



Моделирование процессов возбуждения в сердце



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

УЛЕ МАРТИН
ХЕЙСТАД

ИСТОРИЯ СЕРДЦА В МИРОВОЙ КУЛЬТУРЕ

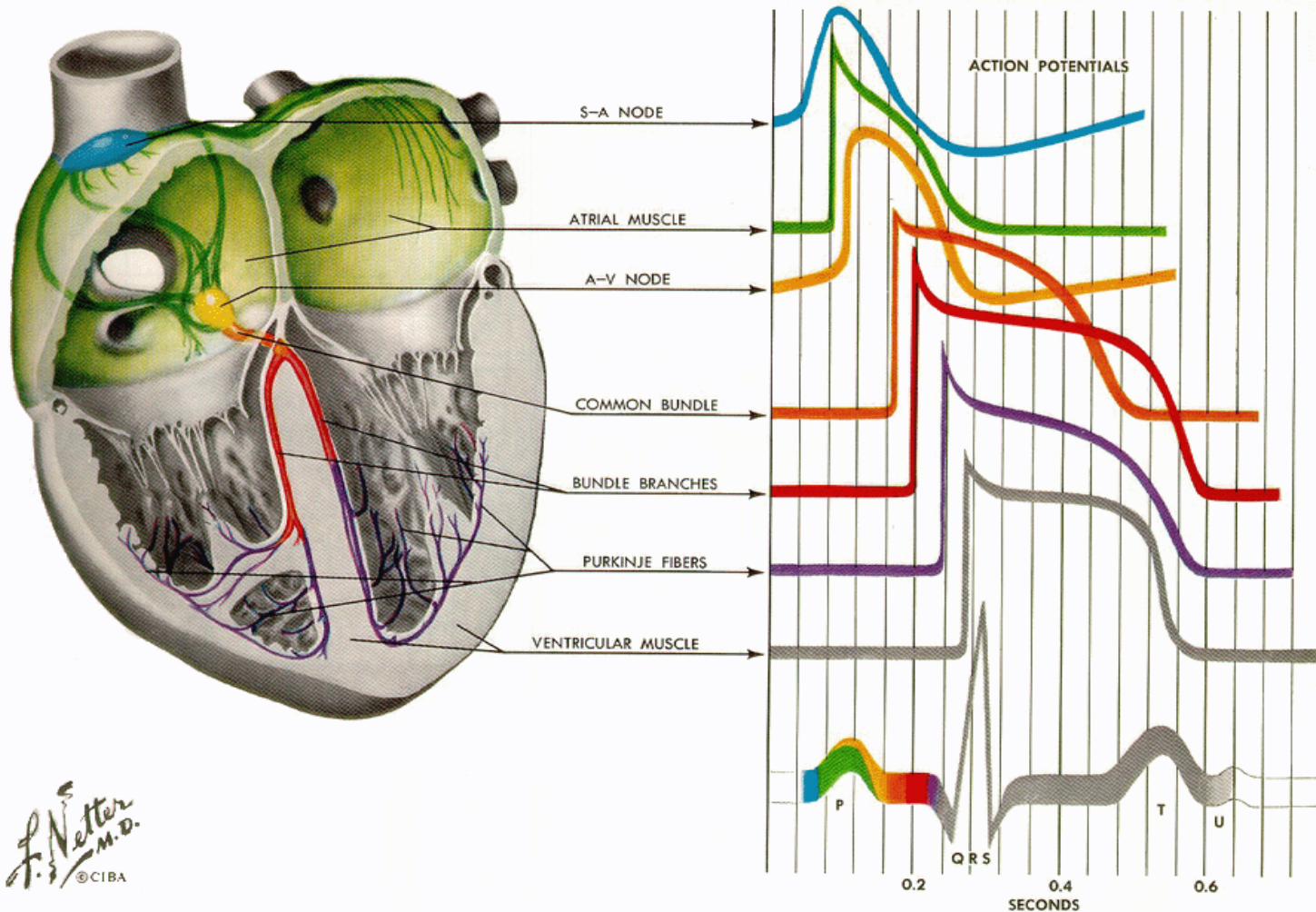


Текст

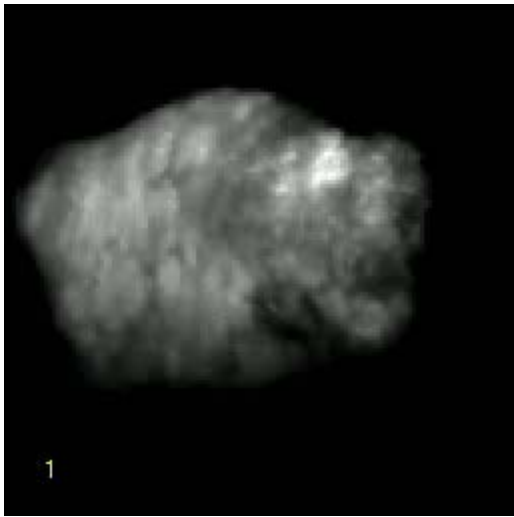
Сердце –
культурный
и научный
СИМВОЛ

К Р А Т К И Й К У Р С

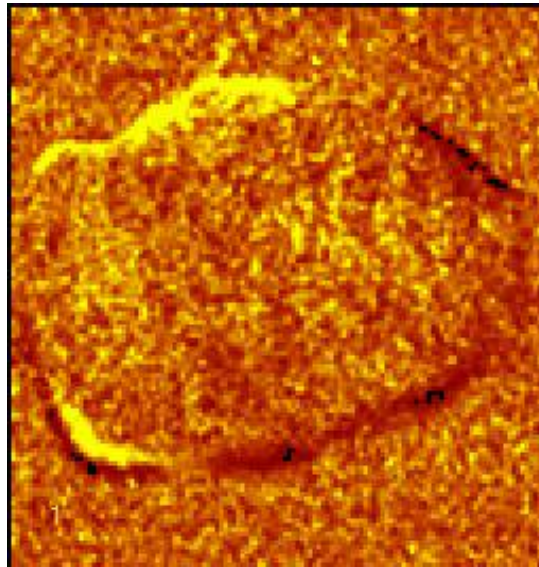
Форма Потенциала Действия в различных отделах сердца



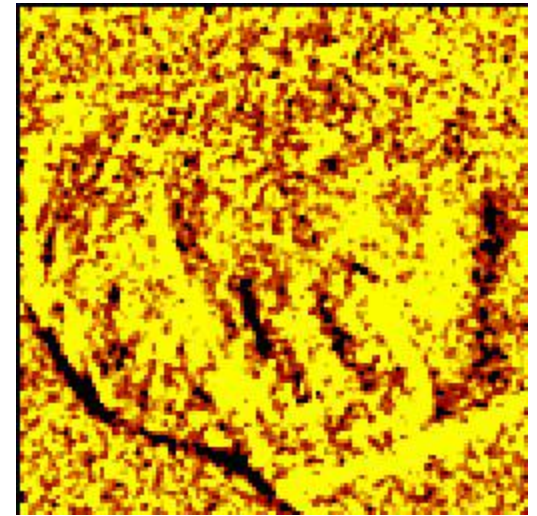
Эксперимент: оптическое картирование эпикарда



*Mechanical +
electrical activity*

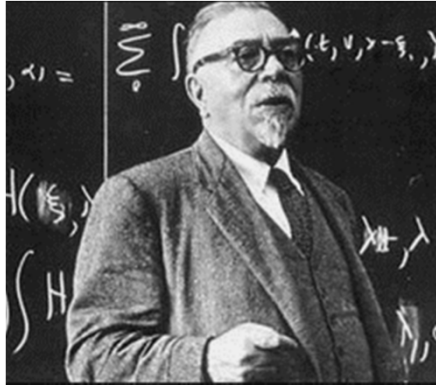


Electrical activity

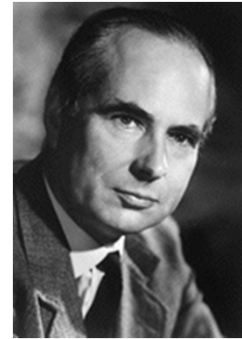
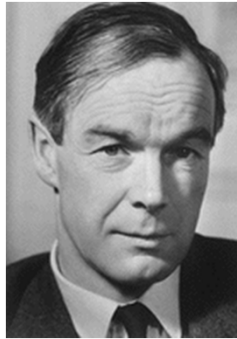


Cold arrhythmia

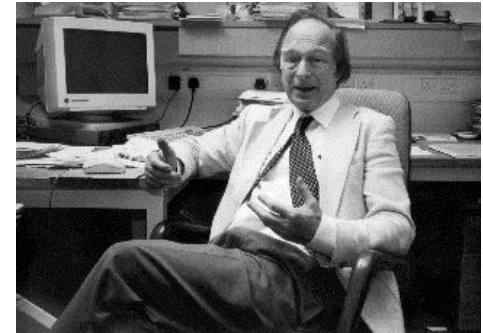
Моделирование волн в сердечной ткани



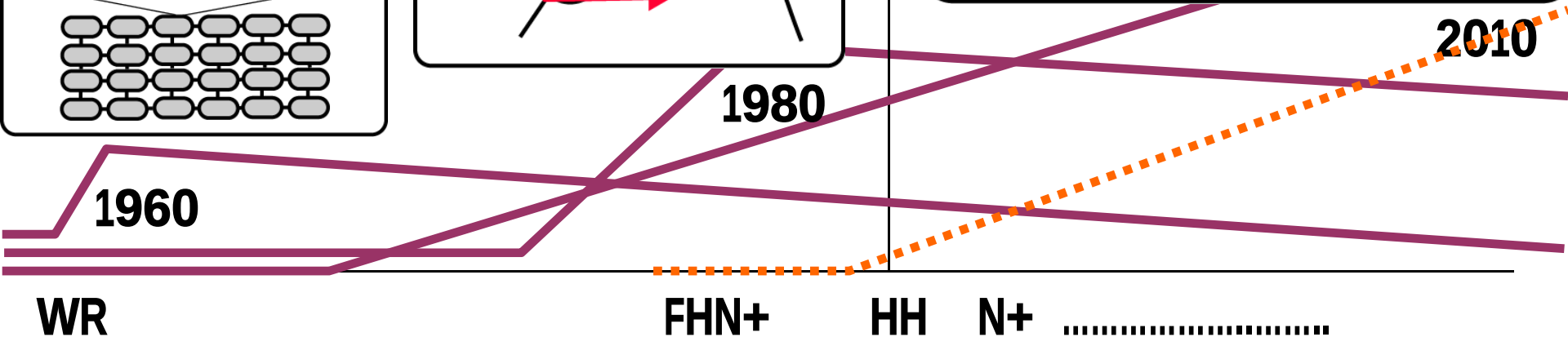
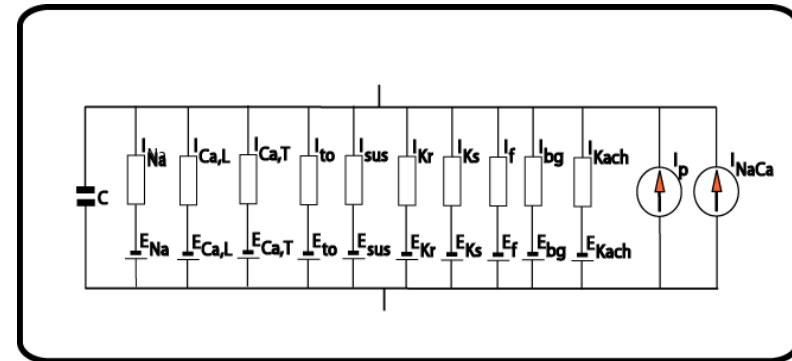
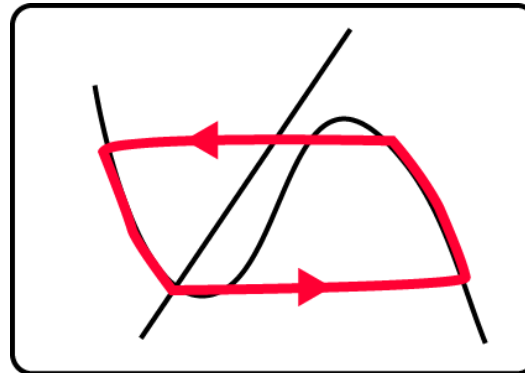
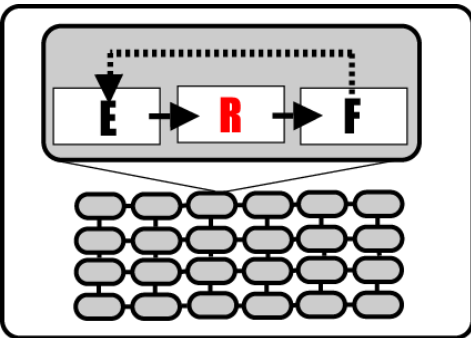
N. Wiener

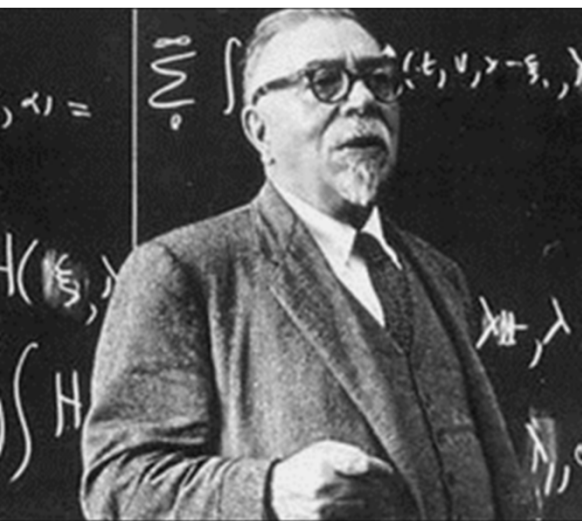


A. Hodgkin A. Huxley



D. Noble





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

N. Wiener

Wiener N. and Rosenblueth A. The mathematical formulation of the problem of conduction of impulses in a network of connected excitable elements, specifically in cardiac muscle // *Arch. Inst. Cardiologia de Mexico*, 1946, № 3-4, v.16, p. 205-265.

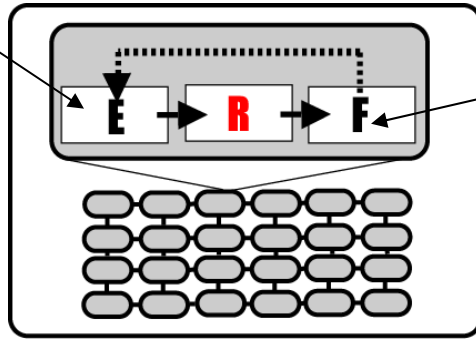


И.М.Гельфанд

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

Винер, Н. и Розенблют А. (1961). "Проведение импульсов в сердечной мышце. Математическая формулировка проблемы проведения импульсов в сети связанных возбудимых элементов, в частности в сердечной мышце." Кибернетический сборник ИЛ **3**.

exited

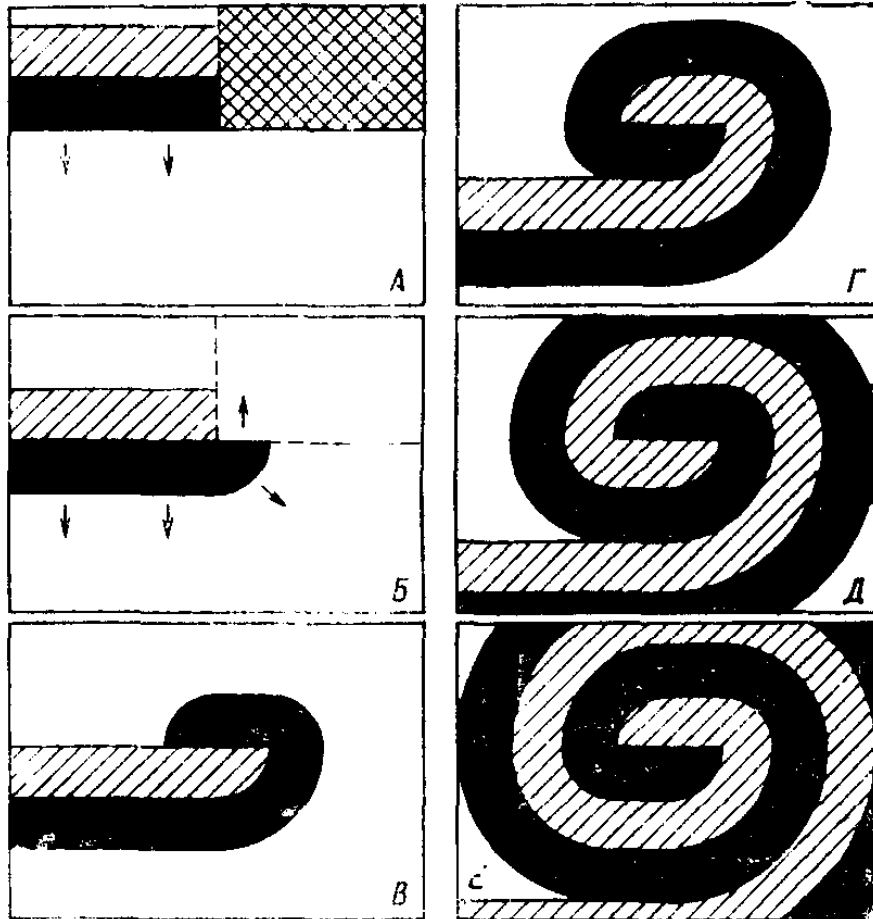


free

Аксиоматика возбудимых сред

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

Ревербераторы (спиральные волны)

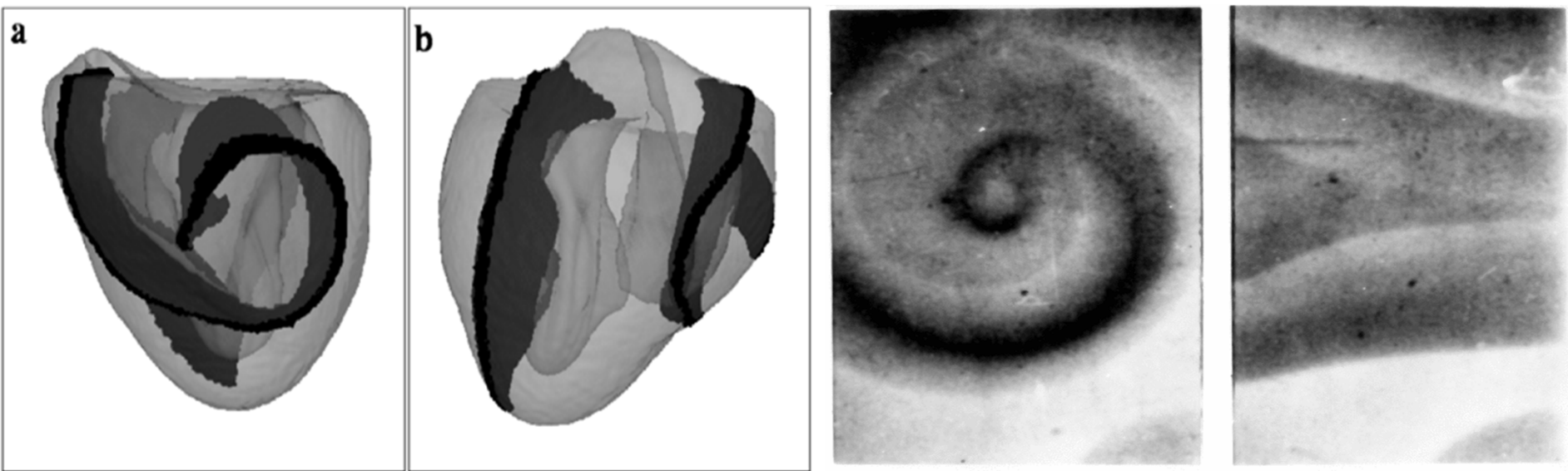


Волна возбуждения идет сверху вниз; черным показана возбужденная среда, штриховкой — рефрактерная среда; сеткой (на А) — невозбудимый участок среды, который становится возбудимым (на Б) как раз в тот момент, когда мимо него проходит волна возбуждения. В—Е— дальнейший ход волны при возникновении ревербератора.



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

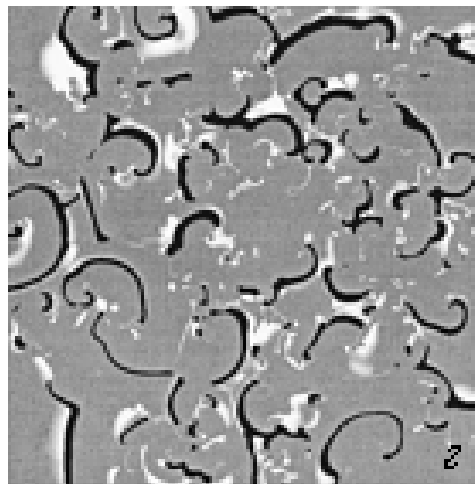
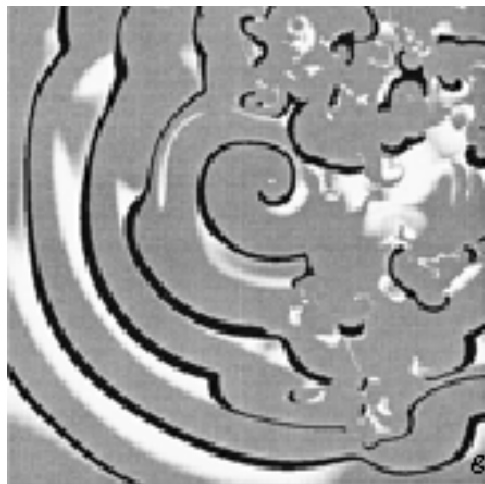
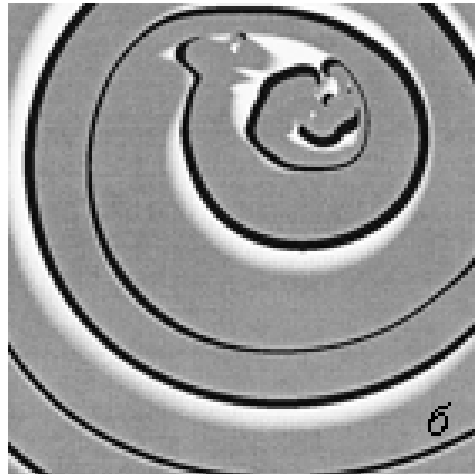
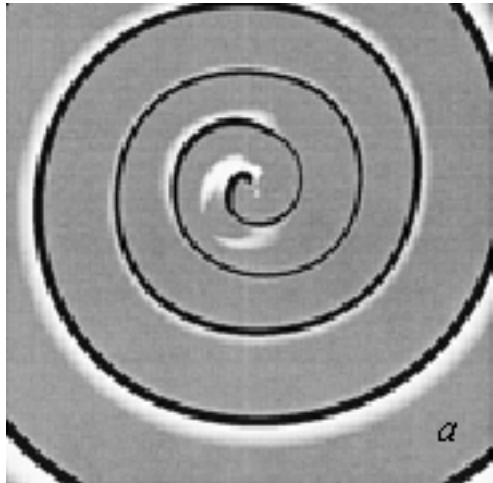
3D (объемные) вихри в сердце и в реакции Белоусова-Жаботинского (BZ)



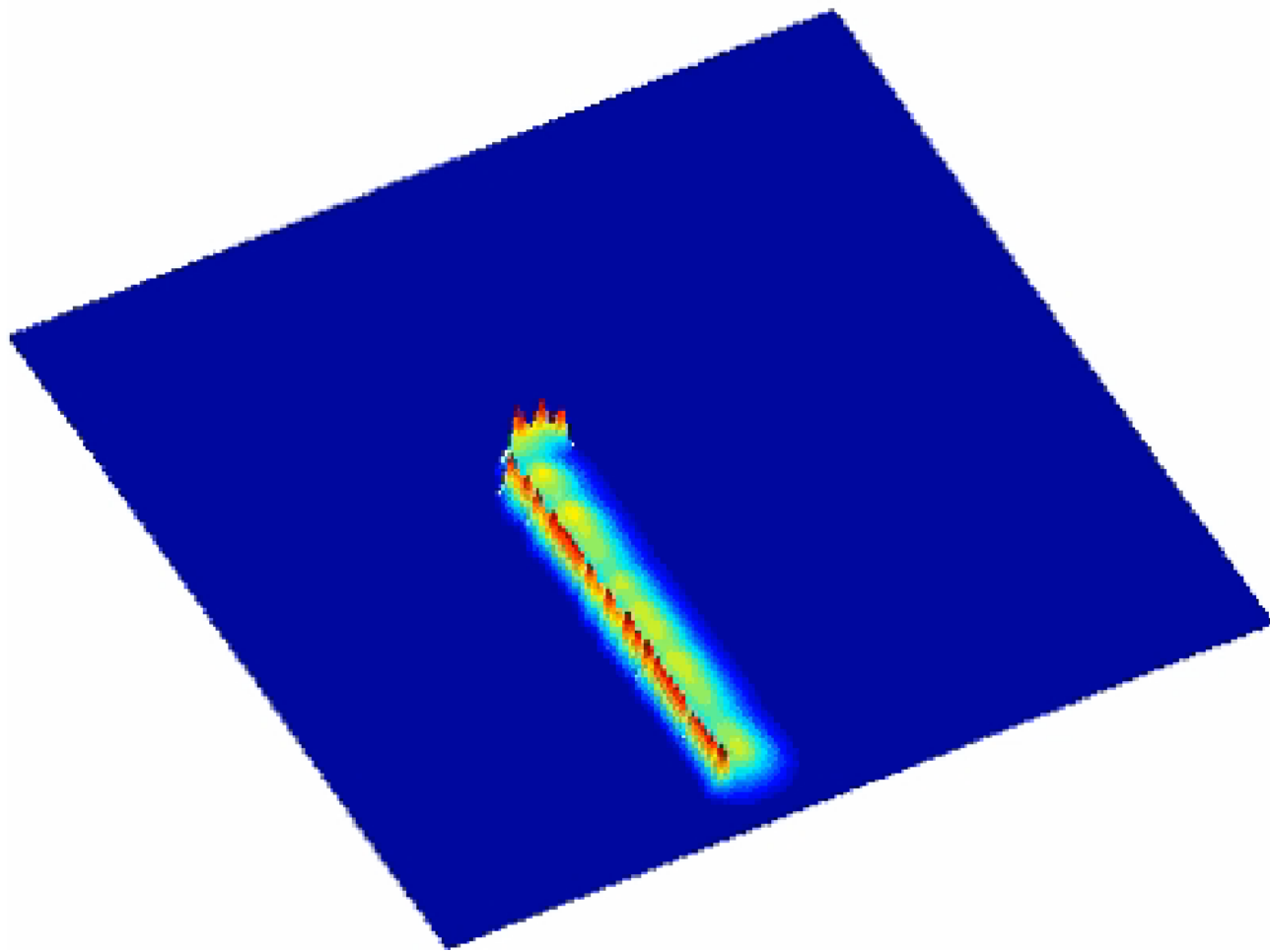
*From: Aliev RR, Panfilov AV.
Chaos, Solitons & Fractals 7(3)
293-301 (1996).*

From: Алиев РР. (1994).

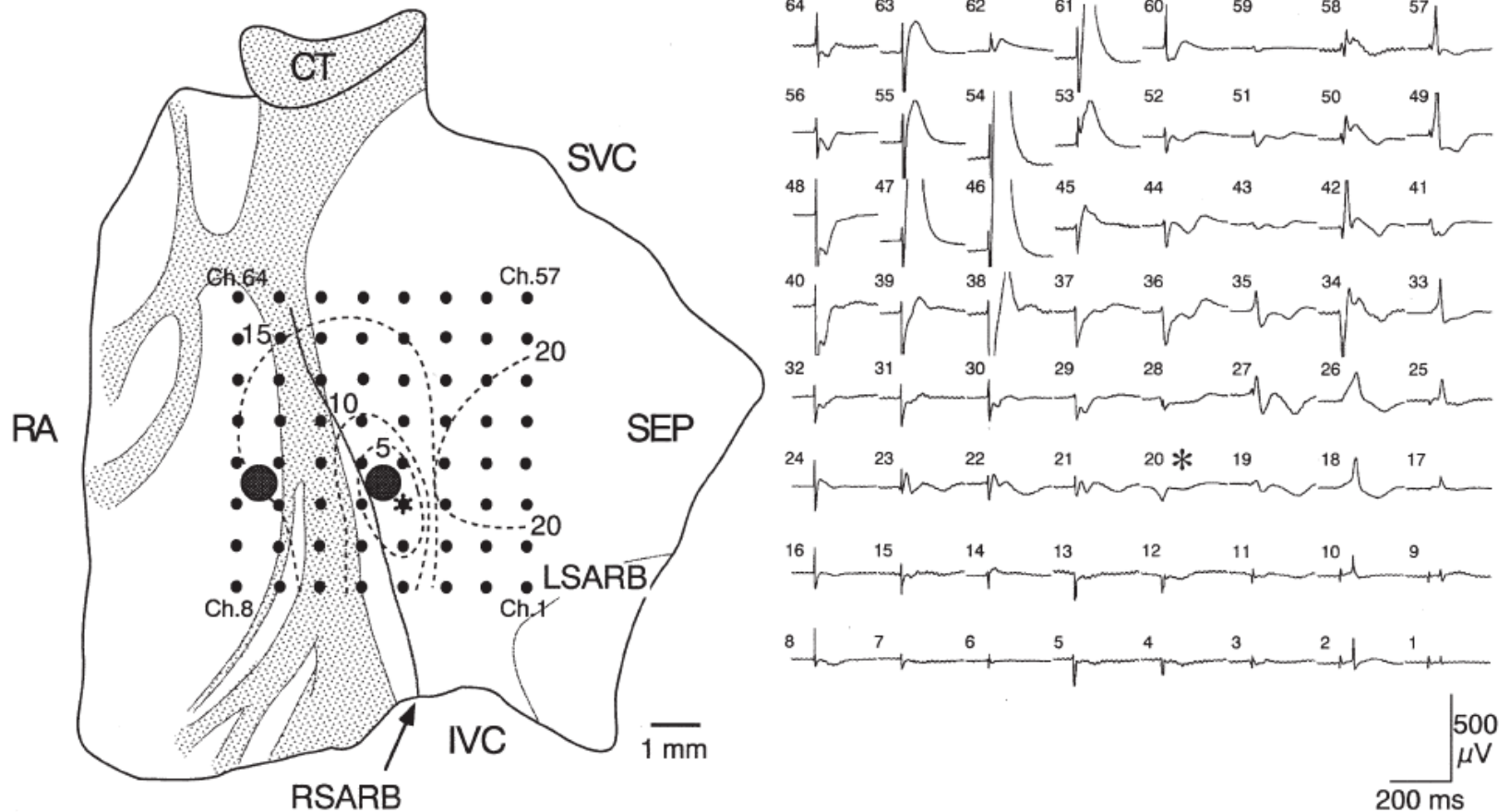
Эволюция спиральной волны



Разрыв фронта и возникновение спиральной волны



Генерация и распространение возбуждения в СУ и предсердии



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

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

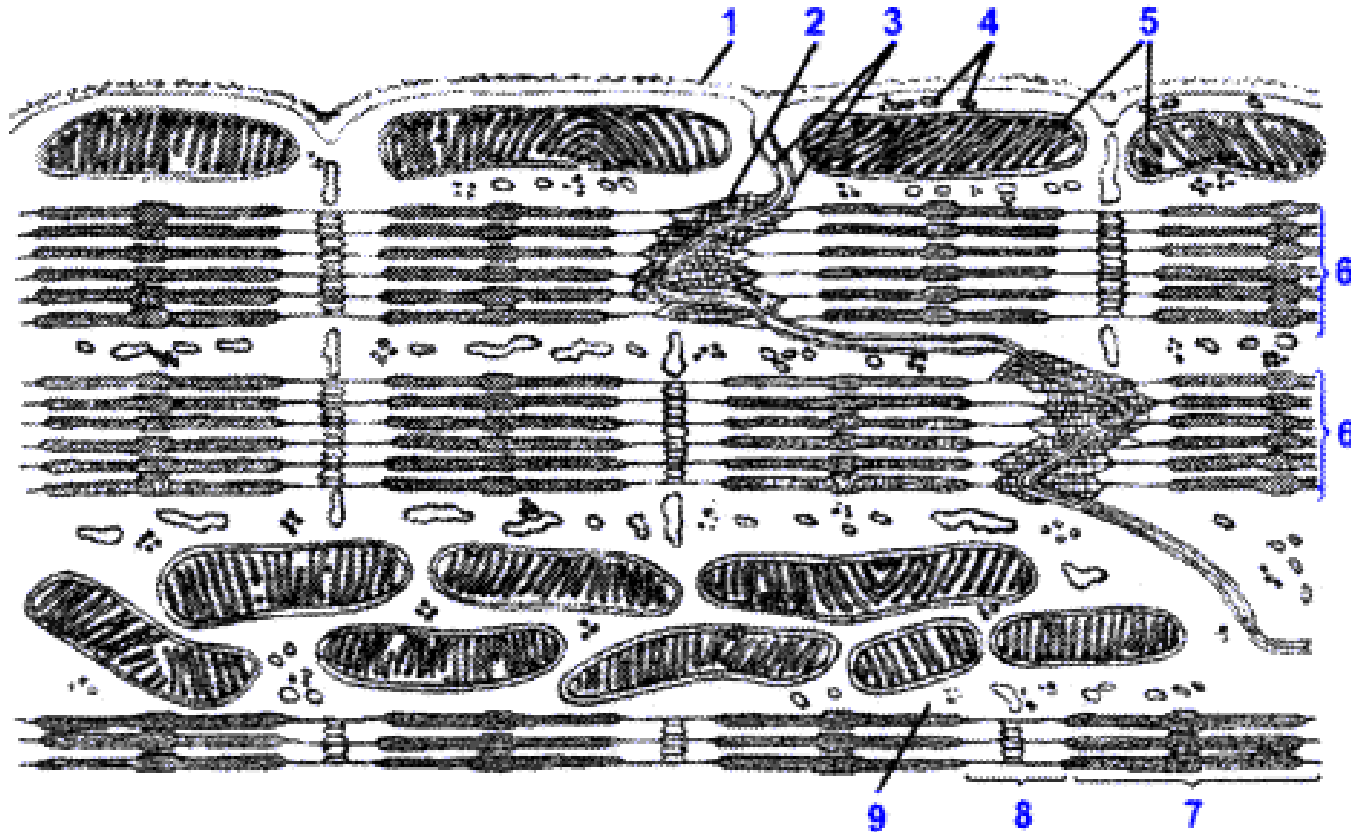
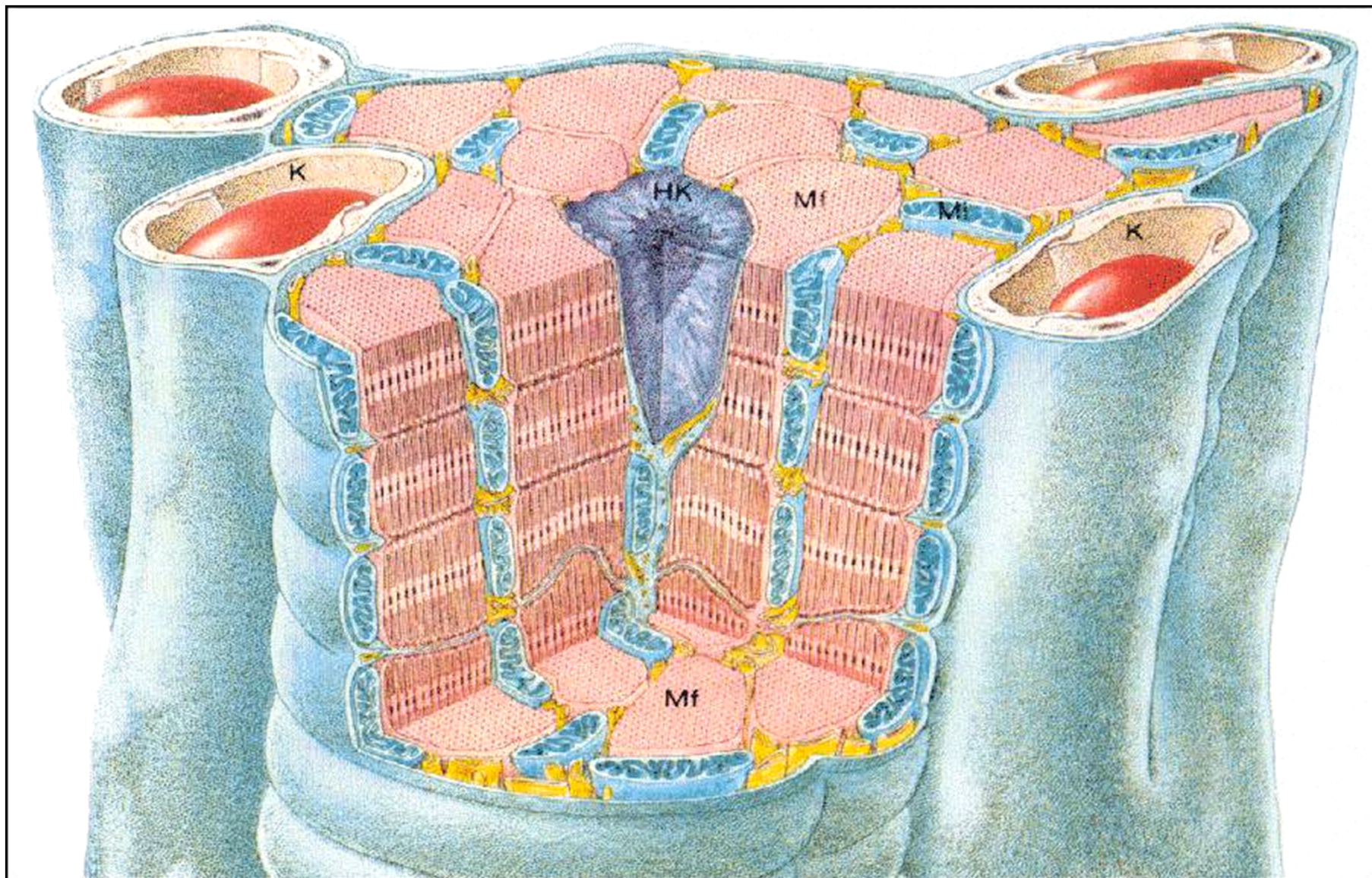


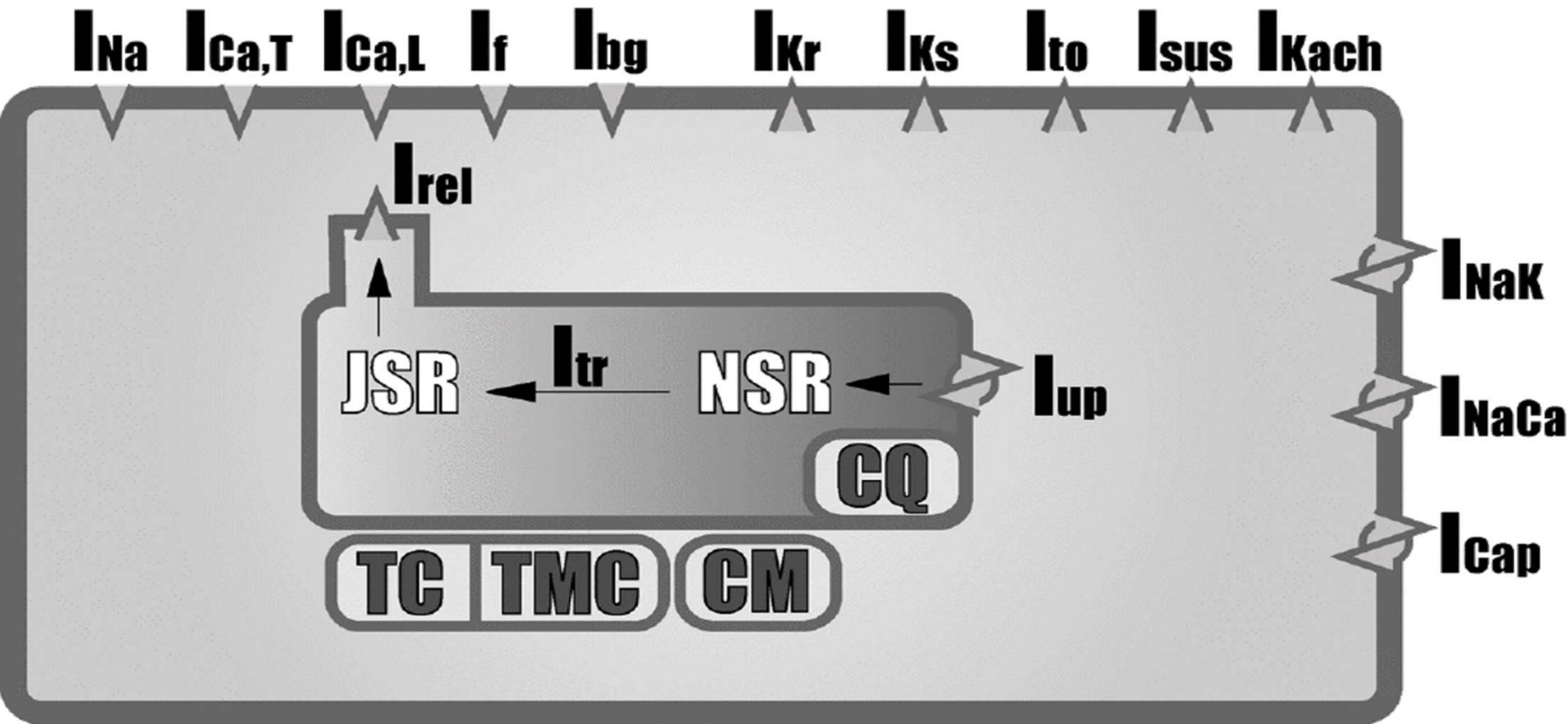
Рис. 126. Схема строения кардиомиоцита:

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



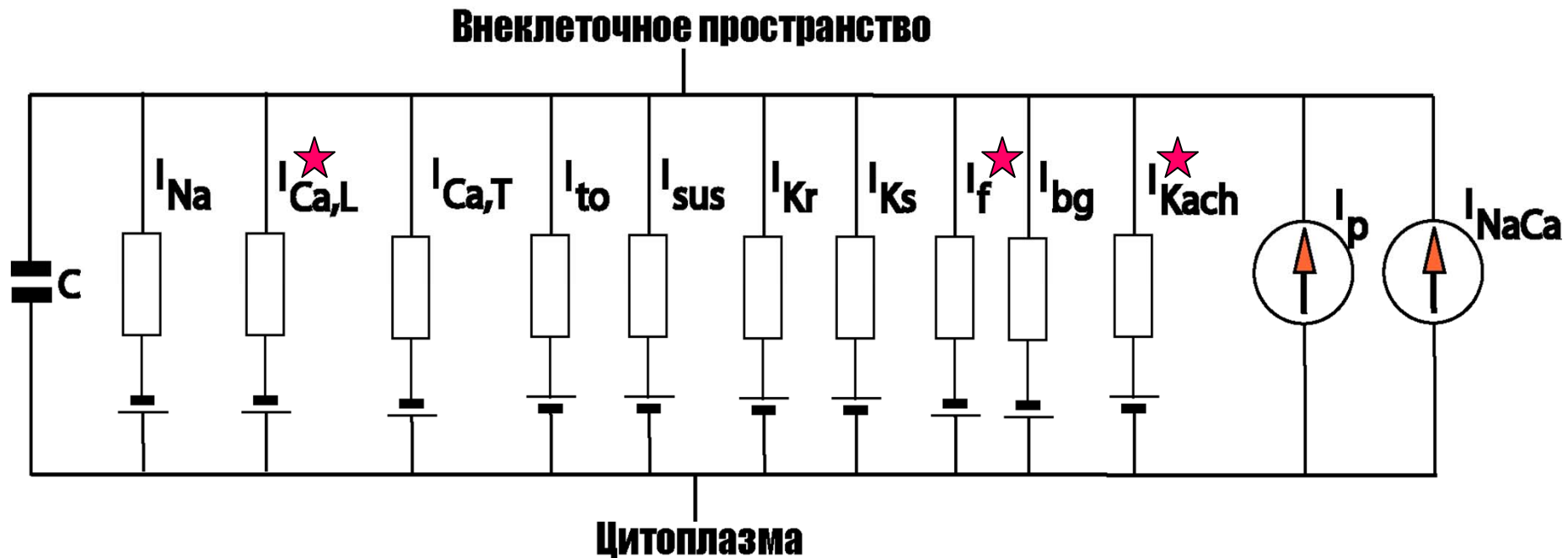
Кардиомиоцит окружен 8-12 капиллярами

Схема мембранных и внутриклеточных токов в кардиомиоците



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

Эквивалентная электрическая схема мембраны клетки Синусного Узла желудочка



★ *Ach-modified currents*

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

Вычисление трансмембранного потенциала в клетке Синусного Узла млекопитающих

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

i_{Na} – натриевый ток,

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

i_f – активируемый при гиперполяризации ток,

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

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

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

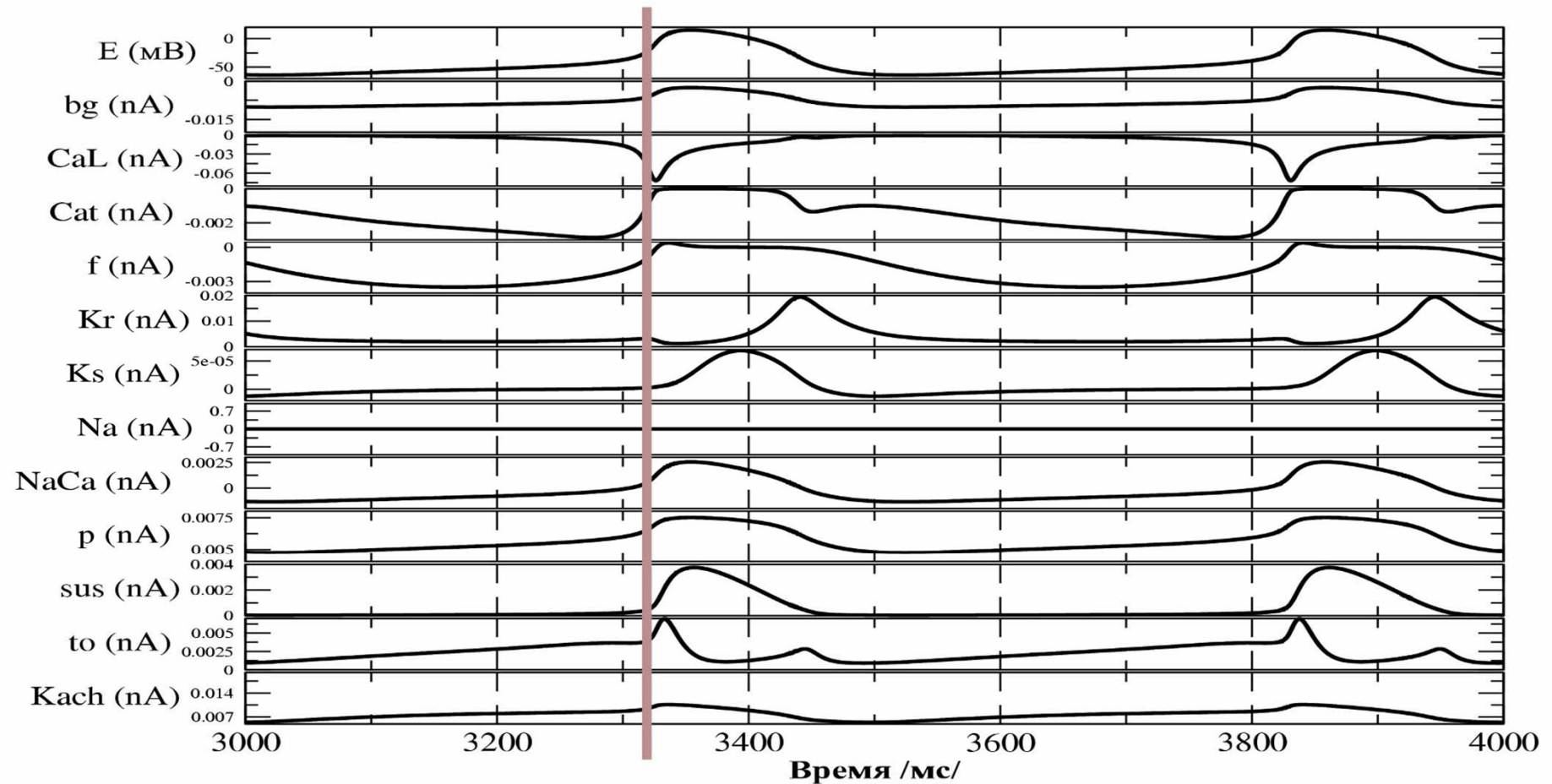
$i_{K,ACh}$ – активируемый АЦХ калиевый ток,

i_{NaK} – Na-K насос,

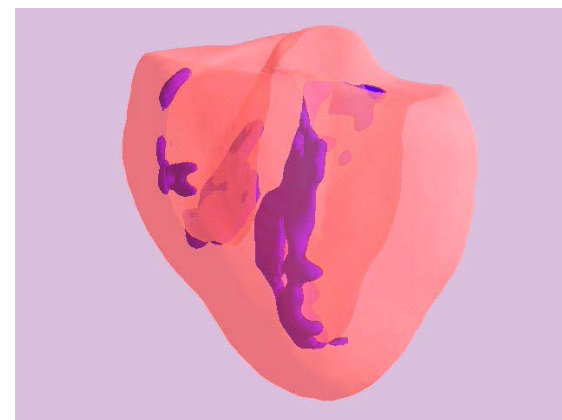
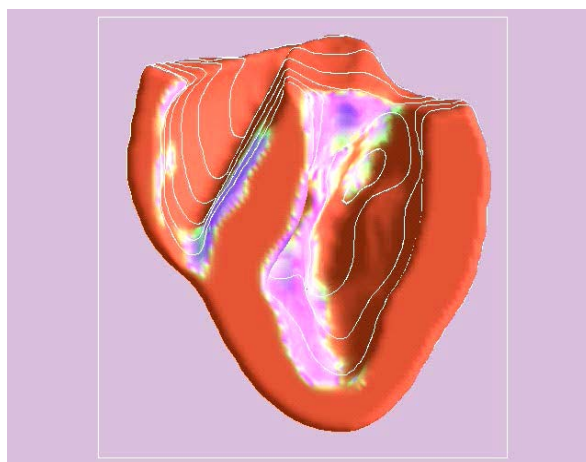
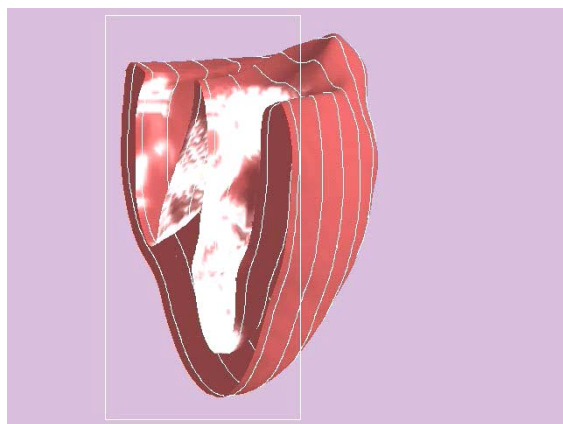
i_{NaCa} – Na-Ca обменник,

$i_{p,Ca}$ – кальциевый насос.

Потенциал и токи в клетке истинного водителя ритма



Моделирование: трансмуральное (крупноочаговое) распространение возбуждения



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