

# РАСПРЕДЕЛЕННЫЕ СИСТЕМЫ (реакция – диффузия) ч. I

*Доц. Татьяна Юрьевна Плюснина*

<http://mathbio.ru>

[plusn@yandex.ru](mailto:plusn@yandex.ru)

## Точечные системы

Изменения переменных происходит во времени

Изменения переменных одинаковы во всех точках пространства  
(изменением по пространству можно пренебречь)

независимая переменная:  
 $t$  – время

## Распределенные системы

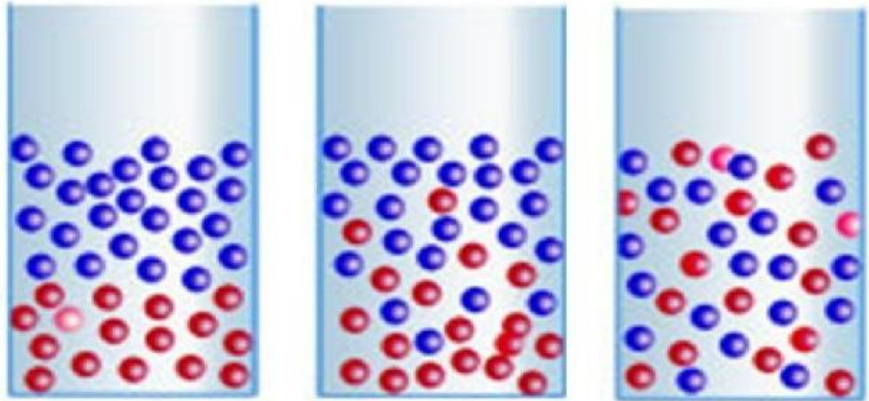
Изменения переменных происходит во времени и в пространстве

Изменения переменных различаются в разных точках пространства

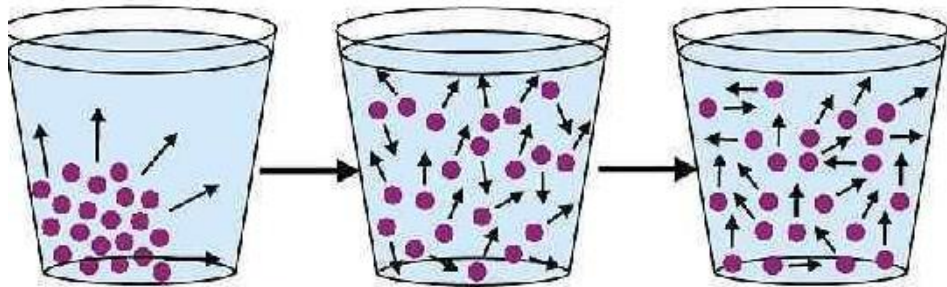
независимые переменные:  
 $t$  – время,  
 $x, y, z$  – координаты пространства

# Распределенные системы

## Диффузия

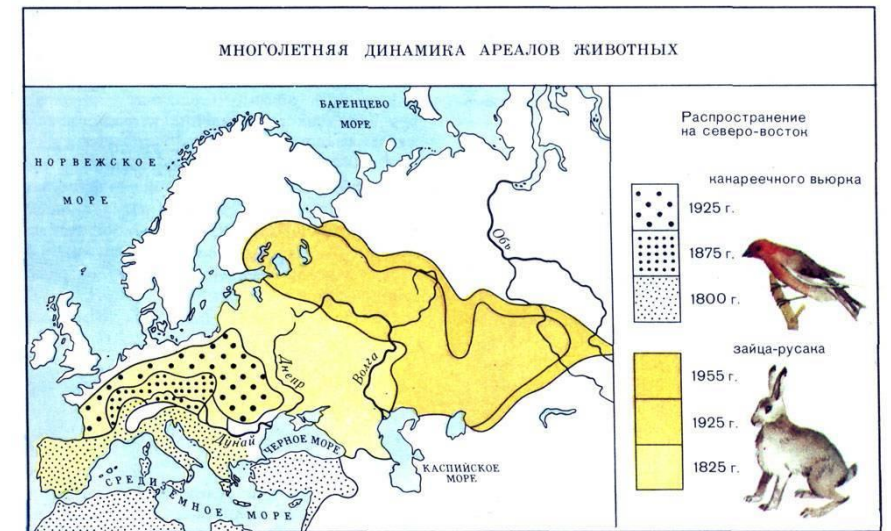
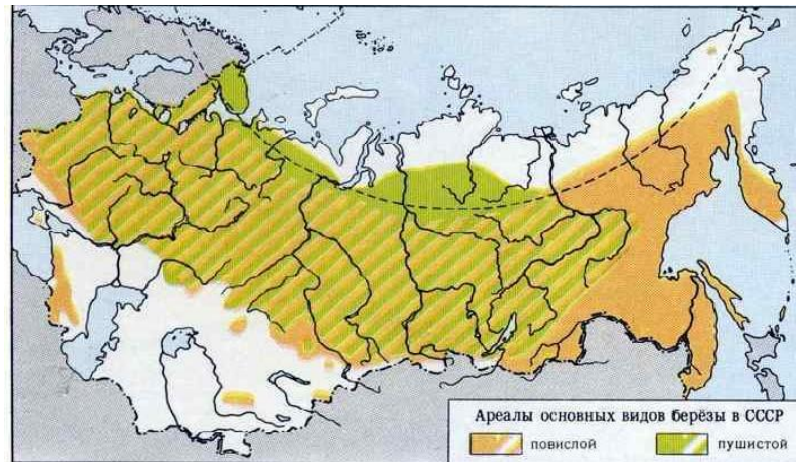


Диффузия – это взаимное проникновение соприкасающихся веществ друг в друга вследствие теплового перемещения частиц вещества.



Причиной диффузии является разность концентрации: вещество из области большей концентрацией движется в область с меньшей концентрацией, в результате чего концентрация выравнивается.

# Аналог диффузии для видов – динамика ареала проживания вида



# Уравнение диффузии. Закон Фика

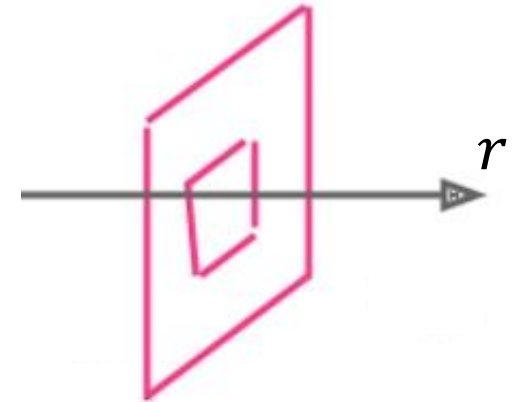
**Определение:** плотность диффузионного потока вещества (или частиц) — это количество вещества, проходящее в единицу времени через плоскую поверхность единичной площади, перпендикулярную направлению движения вещества.

Количество вещества  $M$ , прошедшее через сечение  $S$  (перпендикулярно к направлению диффузии) пропорционально градиенту концентрации  $dc/dr$ , площади сечения  $S$  и времени наблюдения  $t$ .

$$M \sim - \frac{\partial C}{\partial r} S t \quad M = -D \frac{\partial C}{\partial r} S t$$



**Fick Adolf Eugen**  
(1829-1901)

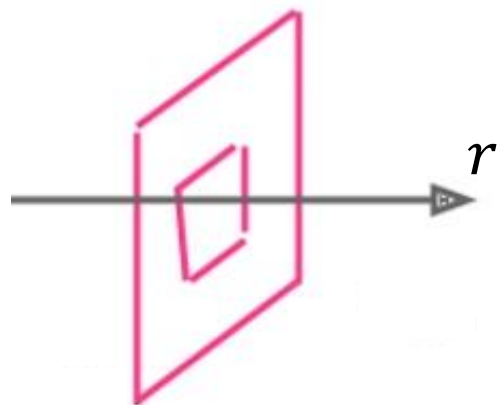


# Уравнение диффузии. Закон Фика

**1-й закон Фика:** Диффузионный поток какого-либо компонента пропорционален градиенту концентрации этого компонента, взятому с обратным знаком:



Fick Adolf Eugen  
(1829-1901)



$$I = -D \frac{\partial C}{\partial r}$$

← концентрация [моль/м<sup>3</sup>]  
← пространственная переменная [м]

↑ коэффициент диффузии [м<sup>2</sup>/с]

↗ плотность потока [моль/м<sup>2</sup>с<sup>-1</sup>]

1-й закон Фика

$$I = -D \frac{\partial C}{\partial r}$$

Уравнение  
непрерывности

$$\frac{\partial C}{\partial t} + \frac{\partial I}{\partial r} = 0$$

2-й Закон Фика

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}$$

Уравнение  
диффузии

# Уравнения реакции-диффузии

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + F(r, t) \quad F(r, t) - \text{функция источника}$$

В общем виде:

$$\frac{\partial C_i}{\partial t} = f_i(C_1, C_2, \dots, C_n) + D_i \frac{\partial^2 C_i}{\partial r^2}$$

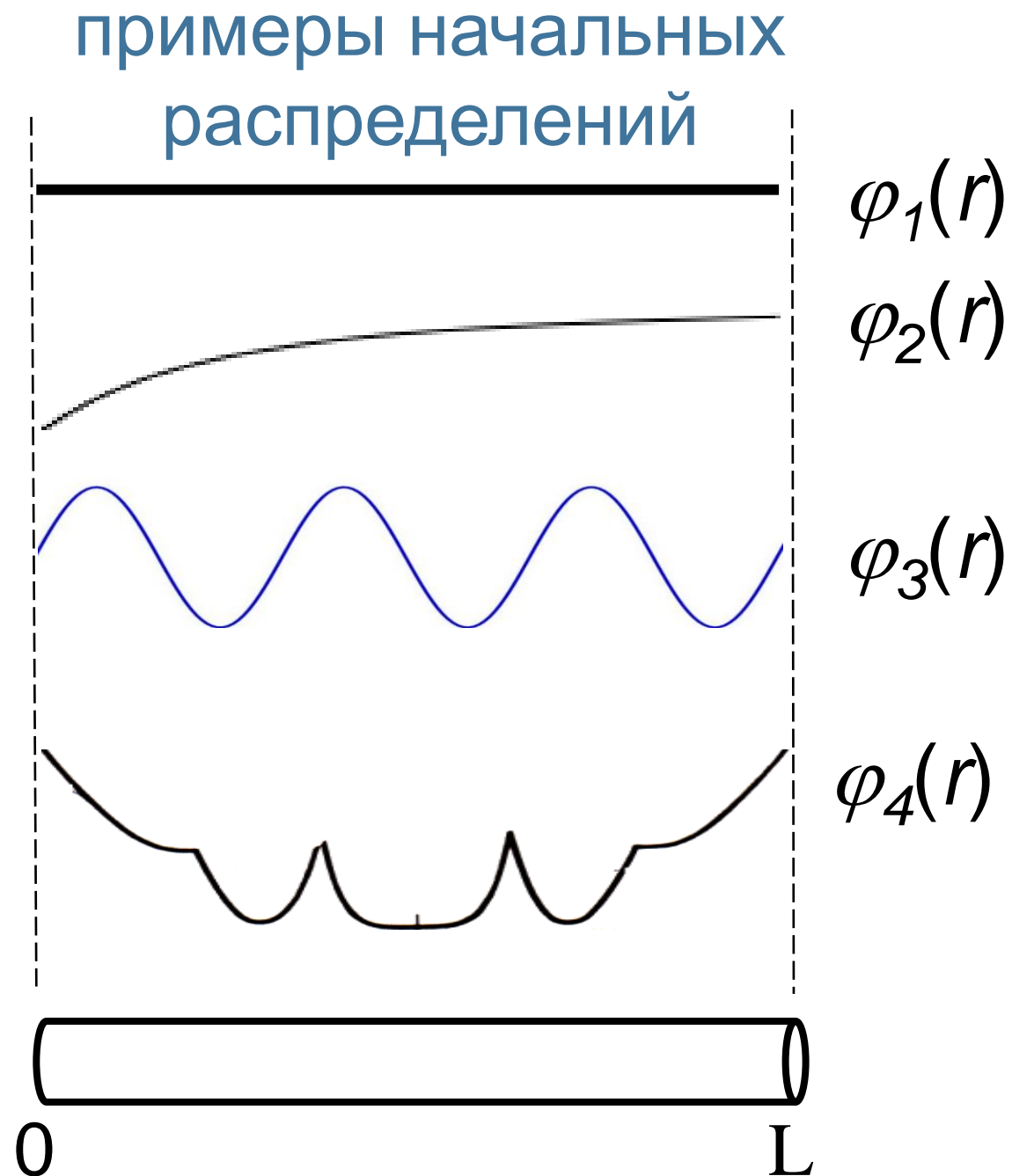
Чтобы получить однозначное решение, нужно задать начальные и граничные условия

# Начальное условие

*Одномерный случай  
(одна пространственная  
переменная  $r$ )*

Задается распределение  
переменной в пространстве в  
начальный момент времени  $t_0 = 0$

$$C(r, 0) = \varphi(r) \quad 0 < r < L \\ t = 0$$



# Граничные (краевые) условия

1 рода – заданы концентрации на концах трубки

$$C(0, t) = \mu_1(t), \quad r = 0$$

$$C(L, t) = \mu_2(t), \quad r = L$$

2 рода – заданы потоки

$$\frac{\partial C(0, t)}{\partial r} = v_1(t), \quad r = 0$$

$$\frac{\partial C(L, t)}{\partial r} = v_2(t), \quad r = L$$



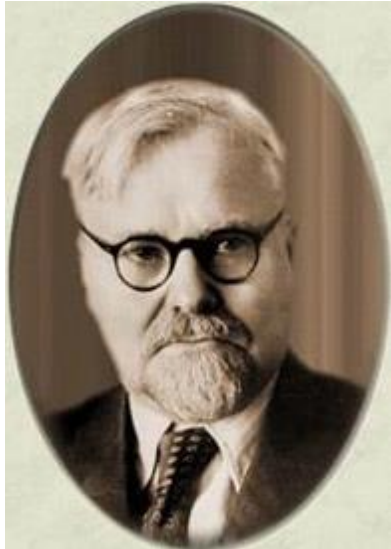
0 L

3 рода – связь потока и концентрации

$$\frac{\partial C(0, t)}{\partial r} + \lambda \cdot C(0, t) = \psi_1(t), \quad r = 0$$

$$\frac{\partial C(L, t)}{\partial r} + \beta \cdot C(L, t) = \psi_2(t), \quad r = L$$

# Этапы решения уравнения реакция-диффузия



Андрей  
Николаевич  
Тихонов  
(1906-1993)

1. Решение однородного уравнения с нулевыми граничными условиями и заданным начальным условием  $C(r, 0) = \varphi(r)$

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} \quad \begin{array}{l} C(0, t) = 0 \\ C(l, t) = 0 \end{array}$$

2. Решение неоднородного уравнения с нулевыми граничными условиями

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + F(r, t) \quad \begin{array}{l} C(0, t) = 0 \\ C(l, t) = 0 \end{array}$$

3. Решение неоднородного уравнения с заданными граничными условиями



Александр  
Андреевич  
Самарский  
(1919-2008)

# Решение однородного уравнения Метод разделения переменных

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}$$

Начальное условие:

$$C(r, 0) = \varphi(r)$$

Граничные условия:

$$C(0, t) = 0$$

$$C(l, t) = 0$$

Ищем решение в виде:

$$C(r, t) = R(r)T(t)$$

$R(r)$  – функция только пространственной переменной  $r$

$T(t)$  – функция только переменной времени  $t$

# Метод разделения переменных

Подставим  $C(r, t) = R(r)T(t)$   $\longrightarrow$   $\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}$

$$1. \frac{\partial [R(r)T(t)]}{\partial t} = D \frac{\partial^2 [R(r)T(t)]}{\partial r^2}$$

$$4. \frac{1}{DT(t)} \frac{\partial T(t)}{\partial t} = \frac{1}{R(r)} \frac{\partial^2 R(r)}{\partial r^2} = \text{const} = -\lambda$$

$$2. R(r) \frac{\partial T(t)}{\partial t} = DT(t) \frac{\partial^2 R(r)}{\partial r^2}$$

$$5. \frac{d^2 R(r)}{dr^2} + \lambda R(r) = 0 \quad \text{Уравнение для } R$$

$$3. \frac{1}{DT(t)} \frac{\partial T(t)}{\partial t} = \frac{1}{R(r)} \frac{\partial^2 R(r)}{\partial r^2}$$

$$6. \frac{dT(t)}{dt} + \lambda DT(t) = 0 \quad \text{Уравнение для } T$$

## Уравнение для T

$$\frac{dT(t)}{dt} + \lambda D T(t) = 0$$

Перепишем:

$$\frac{dT(t)}{dt} = -\lambda D T(t)$$

Решение:

$$T(t) = A e^{-\lambda D t}$$

A — постоянная интегрирования

# Уравнение для $R$

*Задача Штурма-Лиувилля о собственных значениях и собственных функциях*

$$\frac{d^2 R(r)}{dr^2} + \lambda R(r) = 0$$

Решение:

$$R(r) = B_1 e^{\sqrt{-\lambda}r} + B_2 e^{-\sqrt{-\lambda}r}$$

При  $\lambda \leq 0$  задача не имеет нетривиальных решений.

При  $\lambda > 0$  общее решение содержит мнимые показатели и поэтому может быть записано в виде

$$R(r) = B_1 \cos \sqrt{\lambda} r + B_2 \sin \sqrt{\lambda} r$$

# Уравнение для $R$

*Задача Штурма-Лиувилля о собственных значениях и собственных функциях*

$$\frac{d^2 R(r)}{dr^2} + \lambda R(r) = 0$$

Решение:  $R(r) = B_1 \cos \sqrt{\lambda} r + B_2 \sin \sqrt{\lambda} r$

Граничные условия:  $R(0) = R(l) = 0$

Подставляем решение:  $R(0) = B_1 = 0, R(l) = B_2 \sin \sqrt{\lambda} l = 0$

Получаем:  $\sin \sqrt{\lambda} l = 0 \longrightarrow \sqrt{\lambda} = \frac{\pi n}{l}$   $n$  – целое число

# Собственные значения и собственные функции

Из граничных условий:  $R(l) = B \sin \sqrt{\lambda} l = 0$        $\sqrt{\lambda} = \frac{\pi n}{l}$

Обозначим  $k_n = \sqrt{\lambda_n} = \frac{\pi n}{l}$        $k_n$  – волновое число

Таким образом, нетривиальные решения задачи возможны лишь при значениях:

$\lambda_n = \left(\frac{\pi n}{l}\right)^2$  – собственные значения

Собственные функции имеют вид:

$$R_n(r) = B_n \sin \frac{\pi n}{l} r$$

где каждое значение  $n$  соответствует своему собственному значению  $\lambda_n$

# Уравнение диффузии

Уравнение для  $R$

$$\frac{d^2 R(r)}{dr^2} + \lambda R(r) = 0$$

Решение для  $R$ :

$$R_n(r) = B_n \sin \frac{\pi n}{l} r$$

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}$$

Общее  
решение:

Уравнение для  $T$

$$\frac{dT(t)}{dt} + \lambda D T(t) = 0$$

Решение для  $T$ :

$$T_n(t) = A_n e^{-D \lambda_n t}$$

$$C_n(r, t) = R_n(r) \cdot T_n(t)$$

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 D t} \sin \frac{\pi n}{l} r$$

# Общее решение

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \sin \frac{\pi n}{l} r$$

$$k_n = \frac{\pi n}{l}$$

является «частотой колебания» переменной  $C$  в пространстве

Длина волны  $n$ -й гармоники

$$\Lambda_n = \frac{2\pi}{k_n}$$

Коэффициент затухания

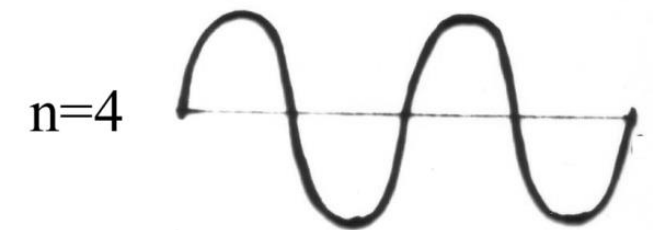
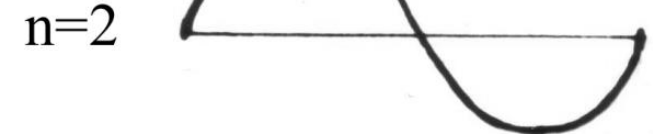
$$e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt}$$

# Линейное уравнение диффузии с нулевыми граничными условиями

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial r^2}$$

имеет решение:

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \sin \frac{\pi n}{l} r$$



Собственные функции

# Учет начальных условий

Решение:

$$C(r, t) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n e^{-\left(\frac{\pi n}{l}\right)^2 Dt} \sin \frac{\pi n}{l} r$$

Начальное условие:

$$C(r, 0) = \varphi(r)$$

Подставляем в решение  $t = 0$ :

$$C(r, 0) = \sum_{n=1}^{\infty} A_n \sin \frac{\pi n}{l} r = \varphi(r)$$

$A_n$  представляют собой коэффициенты **разложения в ряд Фурье** функции  $\varphi(r)$  по синусам в интервале  $(0, l)$ :

$$A_n = \phi_n = \frac{2}{l} \int_0^l \phi(\xi) \sin \frac{\pi n}{l} \xi d\xi$$

# Уравнение реакция-диффузия

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

**Стационарное однородное (гомогенное) состояние** – концентрация вещества в системе не меняется ни во времени, ни в пространстве

$$C^* = \text{const}$$

Стационарное однородное (гомогенное) состояние является решением уравнения:

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

$$0 = f(C^*) + D \cdot 0$$

$$f(C^*) = 0$$

**Устойчивость** стационарного однородного состояния  $C^*$  означает, что любые небольшие отклонения от этого состояния со временем уменьшаются, и система возвращается к  $C^*$

# Как возникают структуры или автоволны

Чтобы возникли сложные пространственно-временные режимы гомогенное (однородное в пространстве) состояние должно быть **неустойчивым**

# Самоорганизация

Самоорганизация – это процесс, при котором система упорядочивается и развивается без внешнего управления или контроля.

Это способность системы к саморегуляции, адаптации и улучшению своей структуры и функций

В ходе самоорганизации некоторая структура возникает из локальных взаимодействий между частями изначально неупорядоченной системы.

Процесс может быть спонтанным, когда имеется достаточное количество энергии

# Процессы самоорганизации

описываются системами **нелинейных** дифференциальных уравнений в частных производных вида:

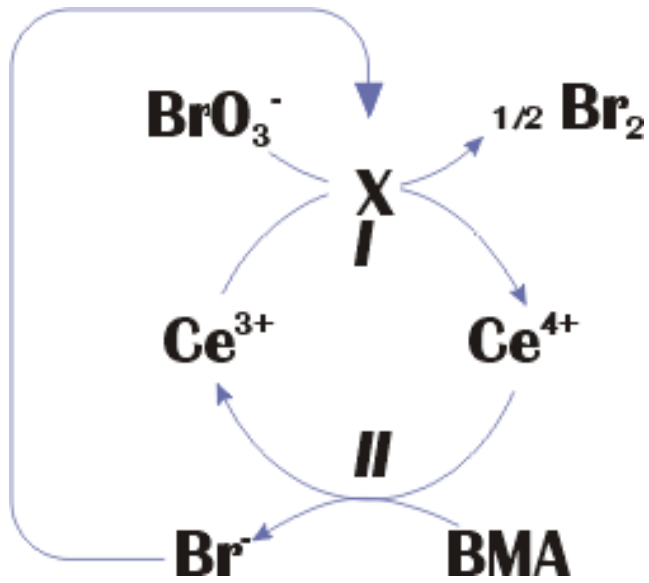
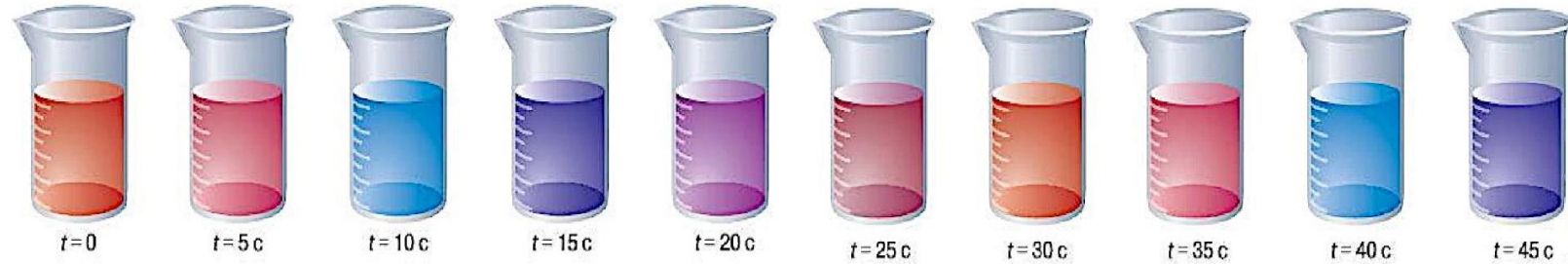
$$\frac{\partial x_i}{\partial t} = F_i(x_1, x_2, \dots, x_n) + \frac{\partial}{\partial r} \left( \sum_{j=1}^n D_{ij} \frac{\partial x_j}{\partial r} \right)$$

$i = 1, 2, \dots, n$  Здесь  $D_i$  и  $D_{ij}$  ( $i \neq j$ ) - коэффициенты диффузии и взаимной диффузии,  $F_i$  - нелинейные функции, описывающие взаимодействие компонентов.

# Самоорганизация в пространстве

Пример

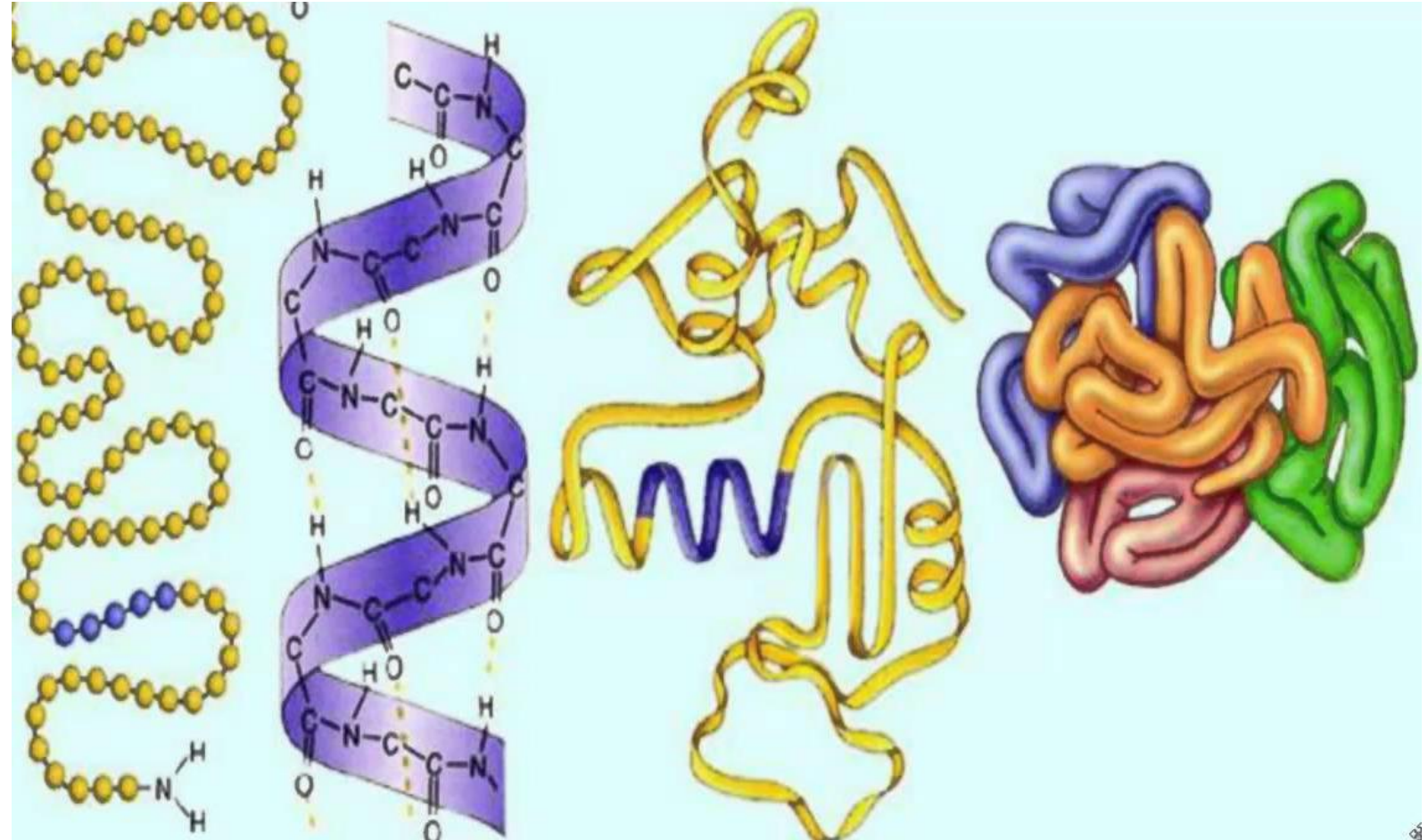
## Реакция Белоусова-Жаботинского



# Самоорганизация в пространстве

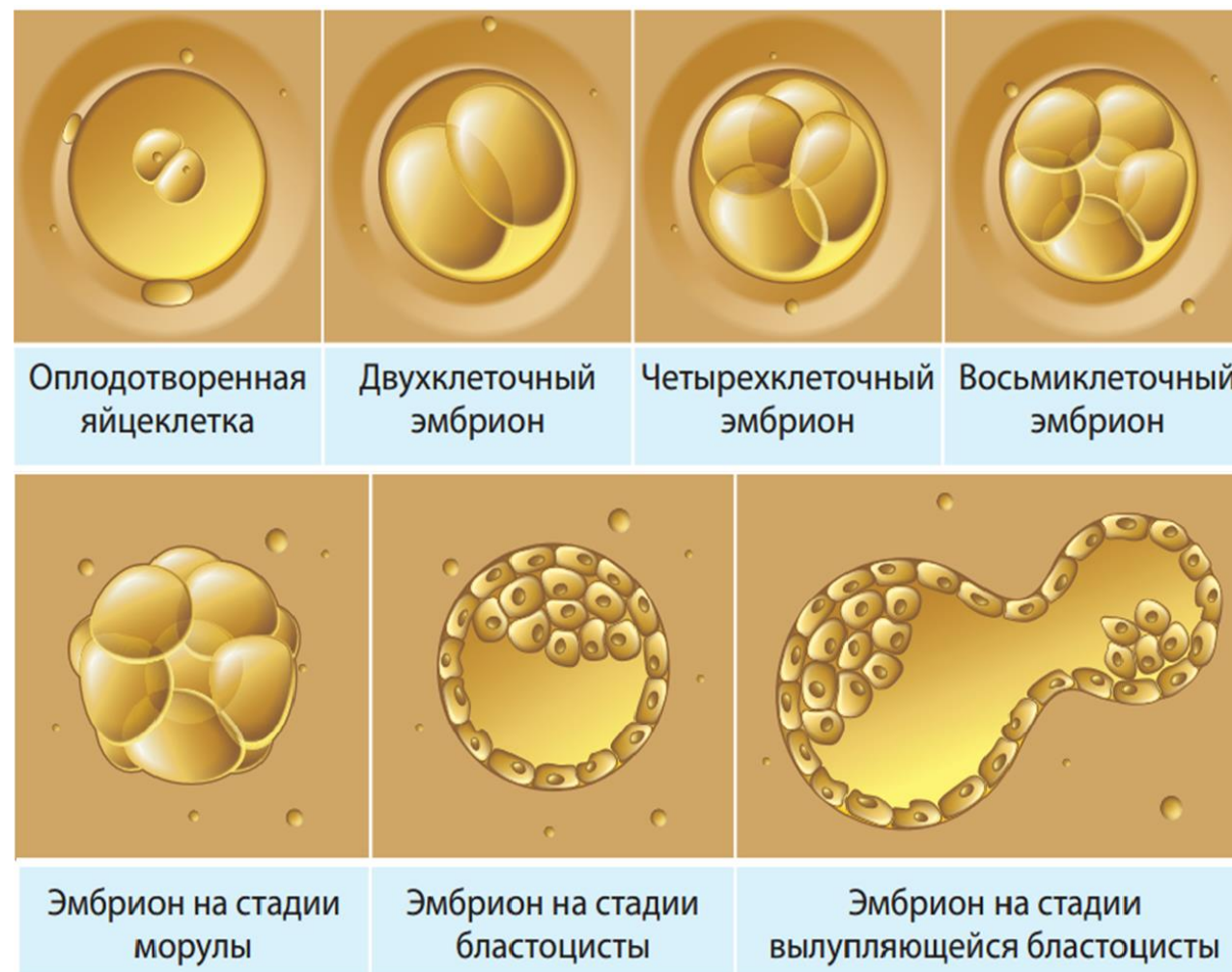
Пример

Образование  
трехмерной  
структуры  
белка



# Самоорганизация в пространстве

Нарушения симметрии при развитии эмбриона из яйцеклетки

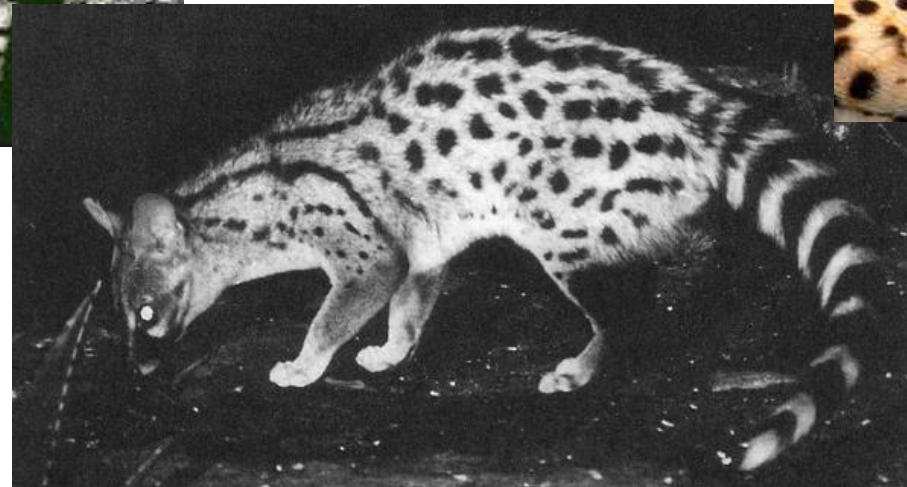




# Самоорганизация в пространстве

Пример

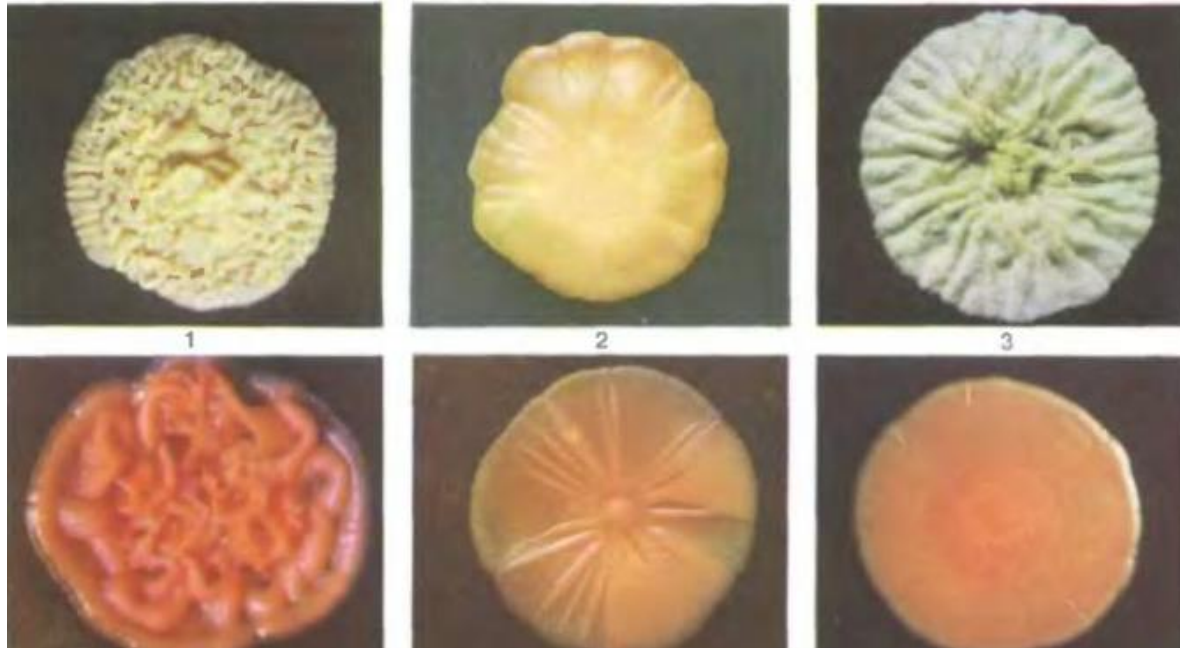
## Раскраска шкур животных



# Самоорганизация в пространстве

Пример

Колонии дрожжевых грибов



Колонии бактерий



# Самоорганизация в пространстве

Пример

Роевое поведение  
насекомых



# Самоорганизация в пространстве

Пример

## Миграция птиц



# Активные среды

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 (рассеивается в тепло) часть энергии, поступающей из распределенного источника;

в) связь между соседними элементарными объемами осуществляется за счет **процессов переноса**.

# Типы пространственно-временного поведения

**Волны**, периодические изменения свойств среды, распространяющиеся в пространстве.

**Колебательное поведение** характеризуется регулярными колебаниями свойств среды вокруг некоторого среднего значения. Колебания могут происходить как во времени, так и в пространстве.

**Автоволновые процессы** характеризуются образованием устойчивых волновых фронтов, которые распространяются через среду без затухания.

**Хаотическое поведение**, характеризующееся высокой чувствительностью к начальным условиям и непредсказуемостью на больших временных интервалах.

**Диссипативные структуры**, это структуры, возникающие в результате диссипации энергии в активной среде. Диссипативная структура образуется за счет постоянного притока энергии извне и поддержания неравновесного состояния.

# Автоволновые процессы Распространение волн возбуждения

Распространение нервного импульса

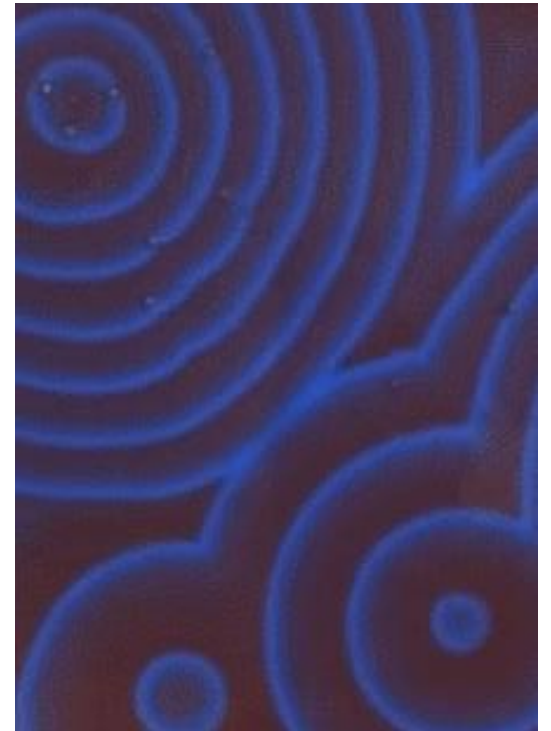
Возбудимая ткань сердца

Сокращение стенок сосудов (артерий)

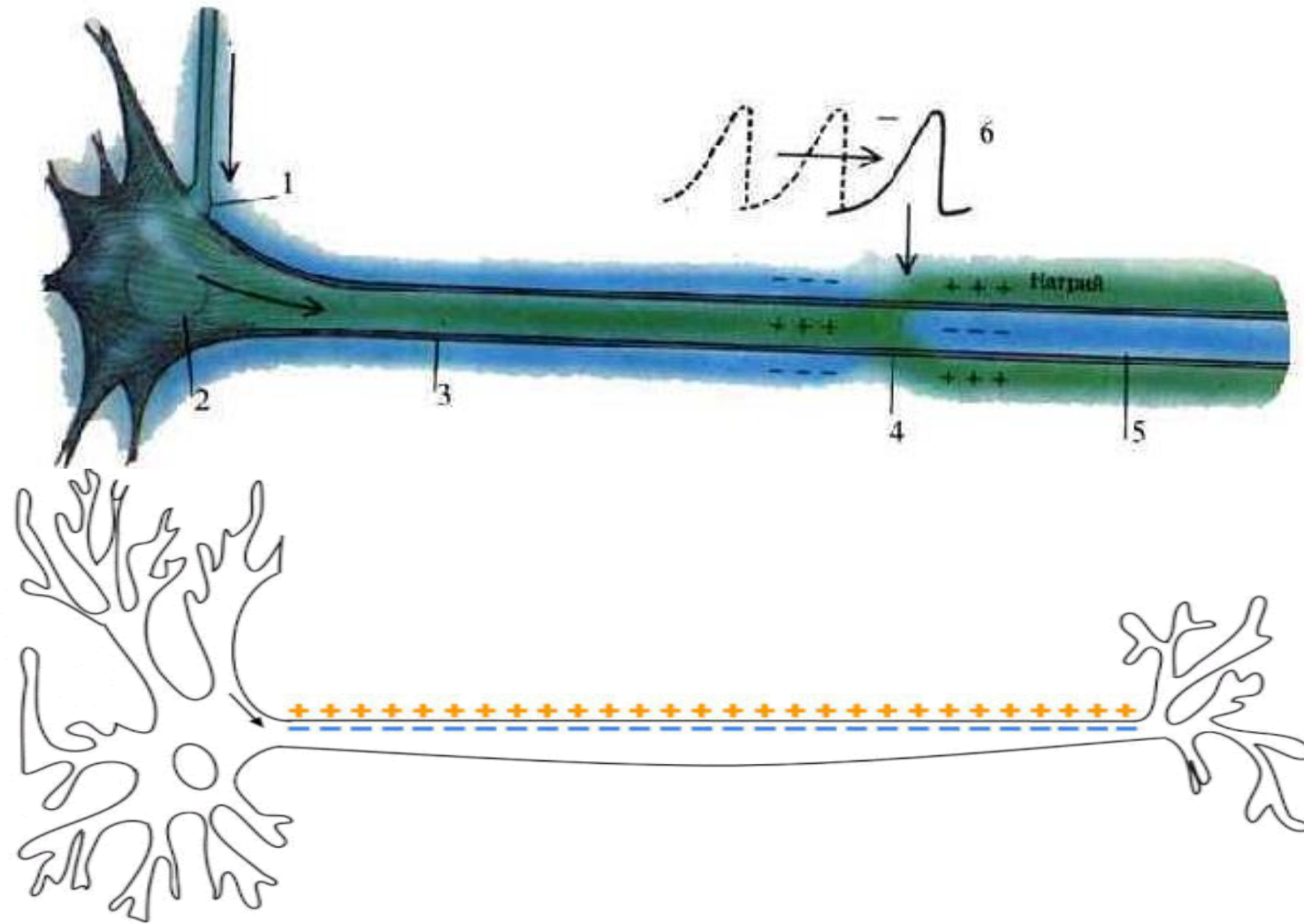
Электрическая активность коры

ГОЛОВНОГО МОЗГА

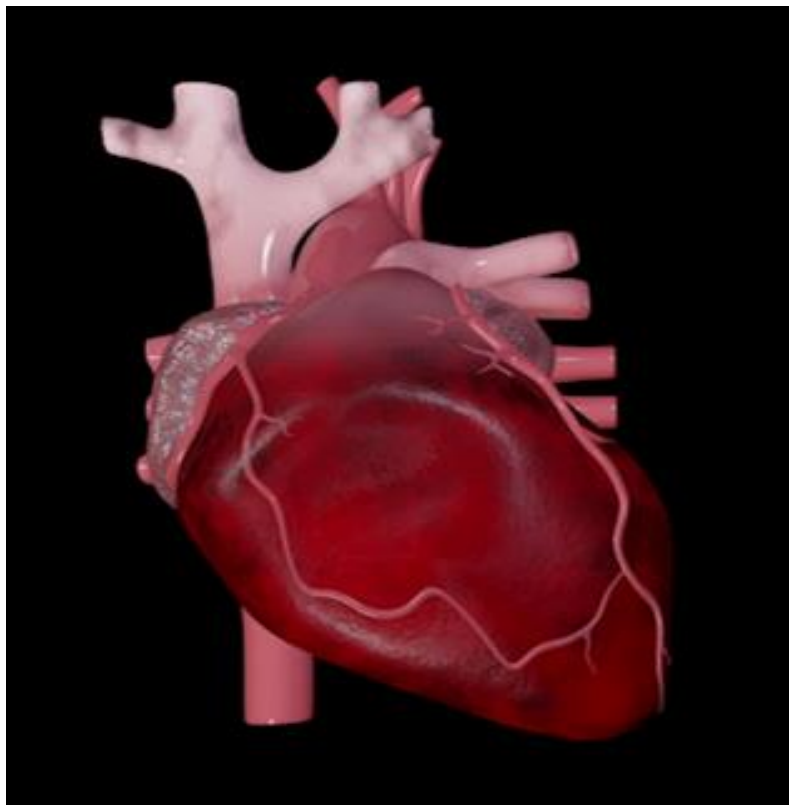
...



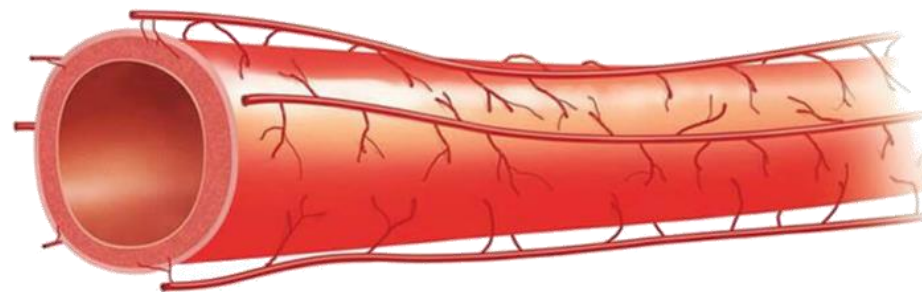
# Распространение нервного импульса



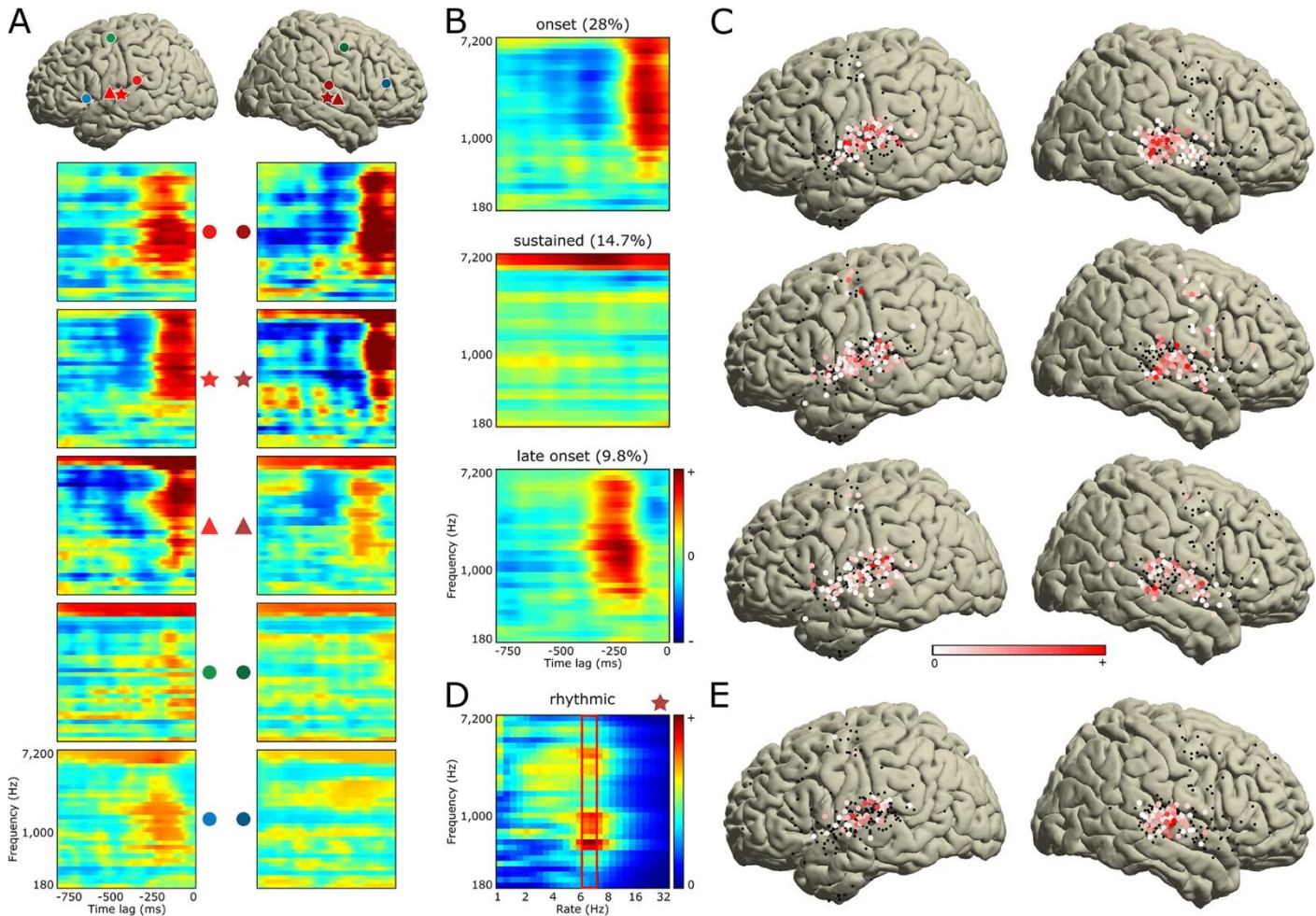
# Возбудимая ткань сердца



Сокращение стенок  
кровеносных сосудов

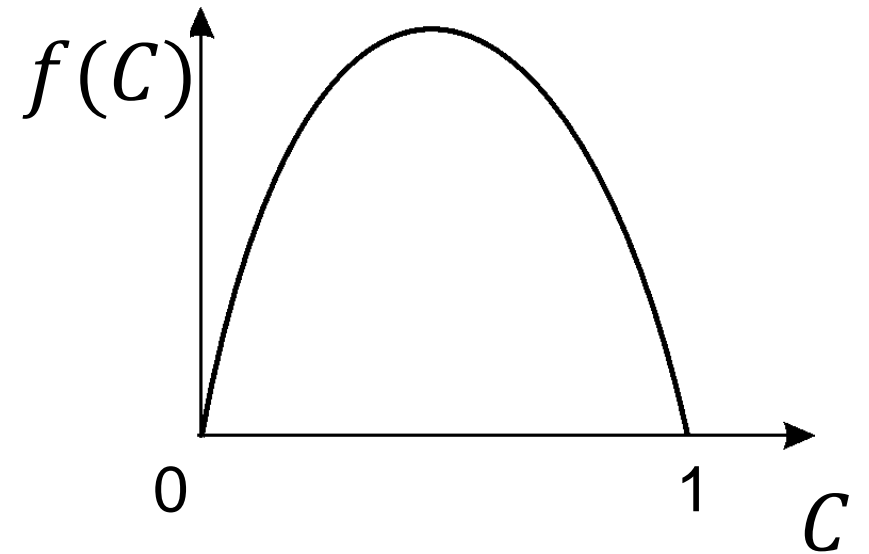


# Электрическая активность коры ГОЛОВНОГО МОЗГА



# Модель распространения волны Фишера-Колмогорова-Петровского-Пискунова

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



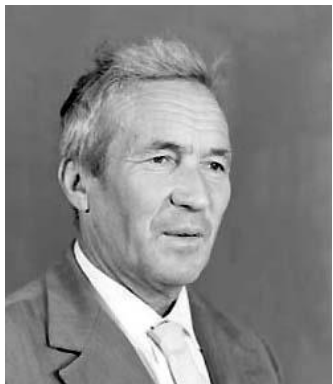
Модель распространения  
доминирующего вида

# Классические работы

А.Н. Колмогоров, И.Г. Петровский, Н.С. Пискунов

“Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме”.

Бюллетень МГУ, Серия А,  
Математика и механика, 1937, т.1;



Андрей  
Николаевич  
Колмогоров  
(1903-1987)



Пискунов  
Николай  
Семенович  
(1908-1977)



Иван  
Георгиевич  
Петровский  
(1901-1973)

R.A. Fisher  
The wave of advance of  
advantageous genes.

Ann Eugenics. 1937, v 191,  
pp 295-298

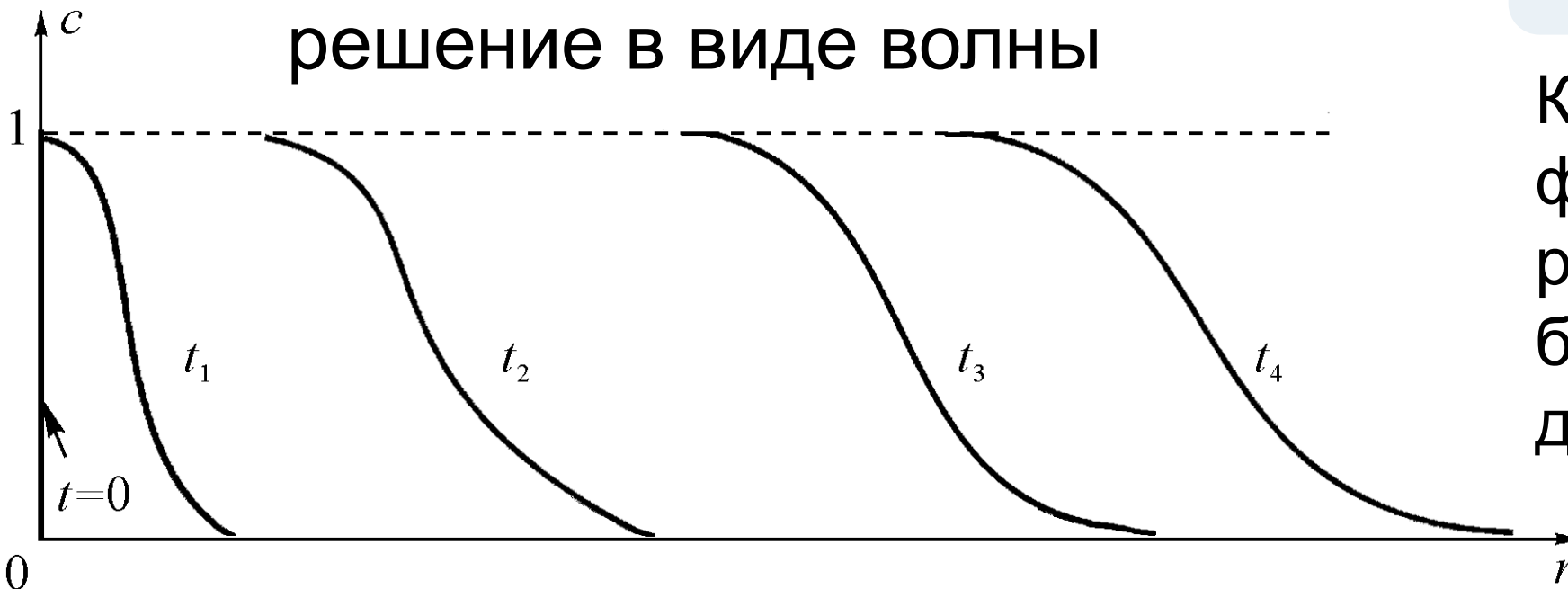


Ronald Aylmer  
Fisher  
(1890-1962)

# Профиль распространяющейся волны

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

Уравнение может иметь решение в виде волны



Предельная скорость распространения фронта волны

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

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

# Автоволновое решение

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

Переход в подвижную систему координат

$$C(t, x) \approx V(x - \lambda t) \text{ — автоволновая переменная}$$

Предельная форма кривой плотности дается решением уравнения:

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

$$V(z)_{z=+\infty} = 0$$

$$V(z)_{z=-\infty} = 1$$

Такое решение  $V(z)$  всегда существует и единственно

# Модель распространения амброзиевого листоеда



*Ambrosia artemisiifolia* L.  
XIX век – Европа  
в 1910<sup>x</sup> – Юг России  
в 1940<sup>x</sup> – взрыв инвазии  
с 1980<sup>x</sup> – нынешний период



*Zygogramma suturalis* F.  
1978 – Ставропольский край  
1984 – Северный Кавказ  
1989 – Палеарктика



Д.б.н. О.В. Ковалев  
(ЗИН РАН, С-Петербург)  
Автор биометода  
подавления амброзии  
полыннолистной

# Модель распространения амброзиевого листоеда

Одна пространственная переменная  $x$

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D \frac{\partial^2 n}{\partial x^2} + \frac{\partial}{\partial x} \left( B \frac{\partial p}{\partial x} \right) + f(n)$$
$$\frac{\partial p}{\partial t} = -An$$

Направленное движение

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

$n(x, t)$  – численность жуков

$p(x, t)$  – плотность амброзии

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

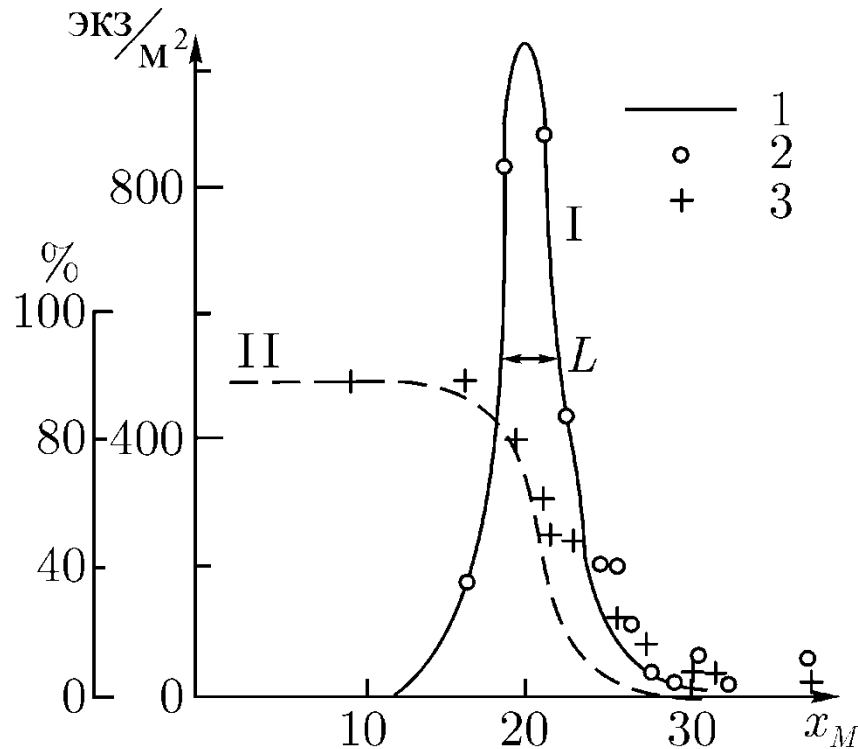
$B$  – коэффициент эффективности поиска пищи жуками

$A$  – 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). *Энтомологическое обозрение* **65**(1): 21-38, 1986

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

# Популяционная волна амброзиевого листоеда



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



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

# Модель распространения амброзиевого листоеда

Две пространственных переменных:  $x$  и  $y$

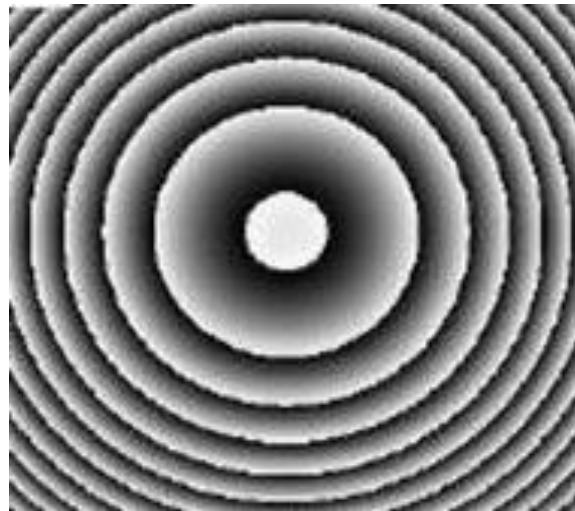
$$\begin{aligned}\frac{\partial n}{\partial t} &= D\Delta n + \nabla(B\nabla p) + f(n) \\ \frac{\partial p}{\partial t} &= -An,\end{aligned}$$

Направленное движение

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

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

Разрастание популяции жуков в виде кругов



Модель



В природе

# Волна погони и бегства в модели хищник-жертва

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

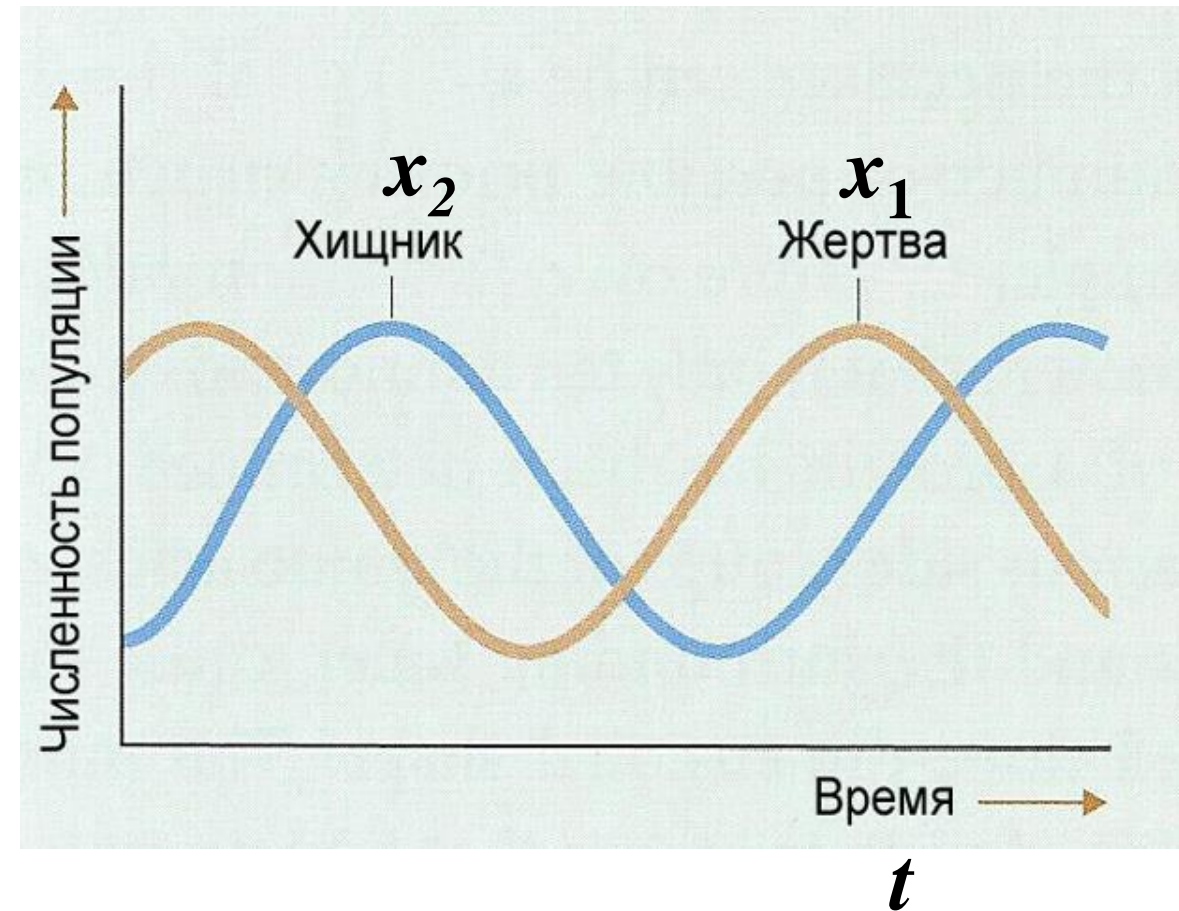
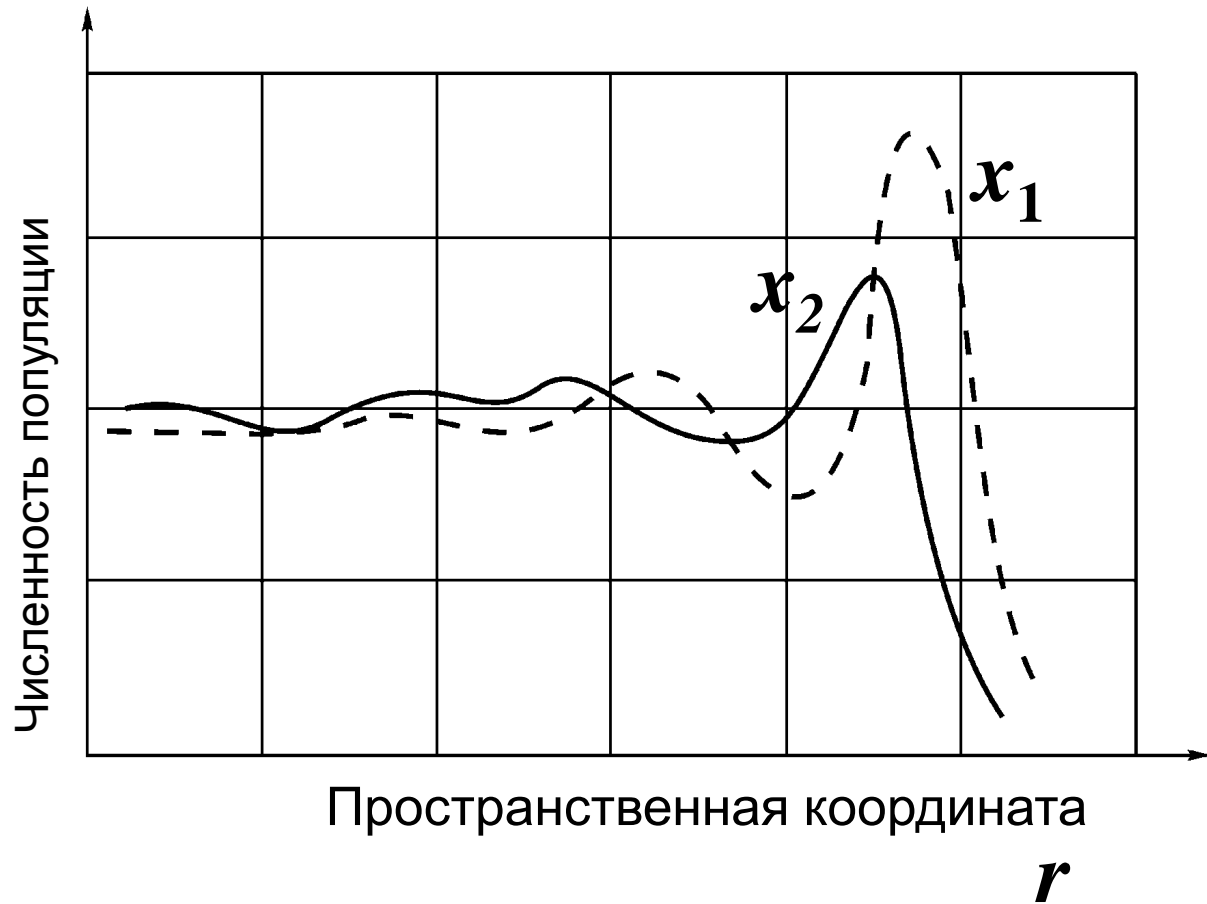
Модель Вольтерры

Диффузия

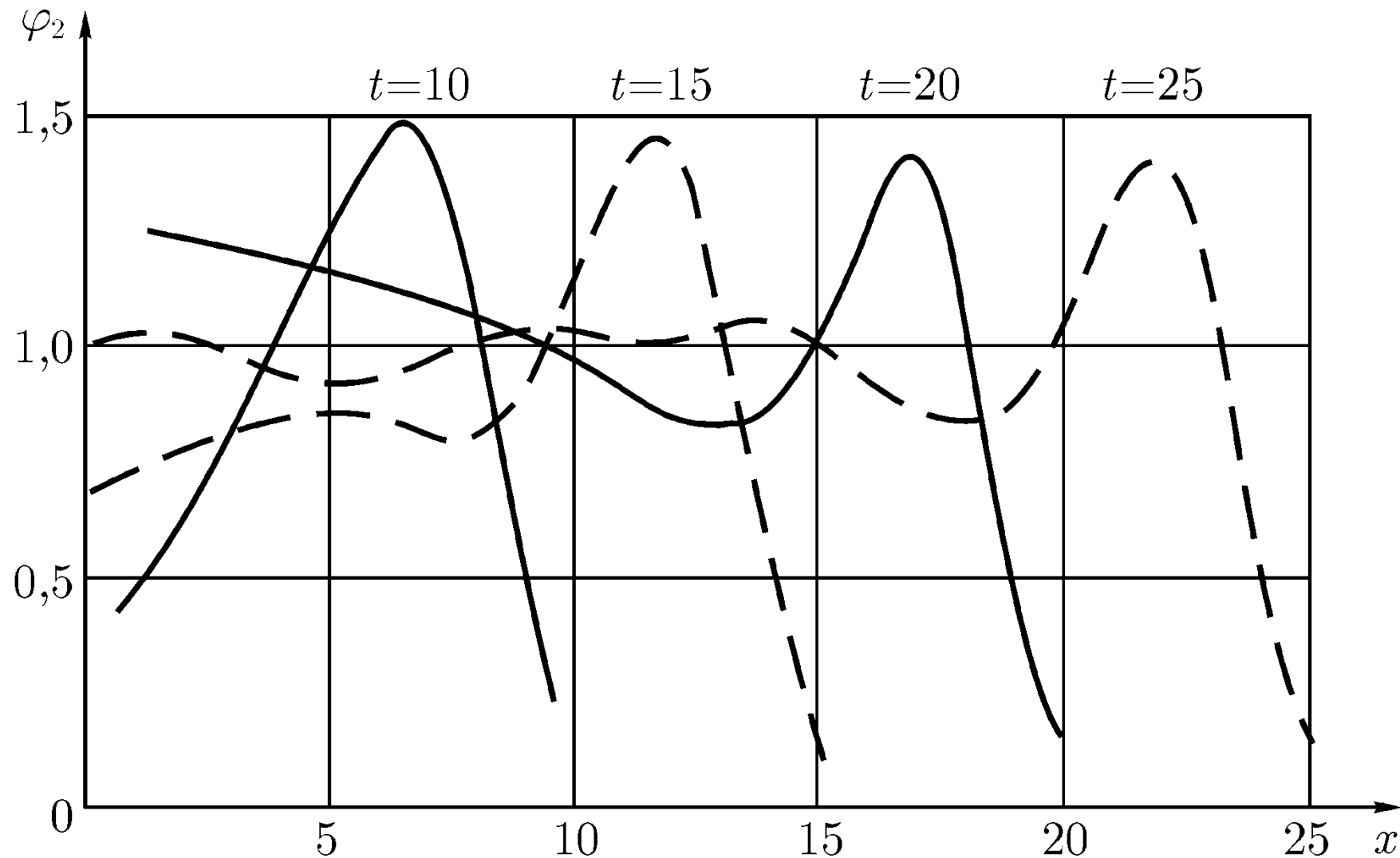
$D_1=0$   
малая  
подвижность  
жертв

# Распределение плотности популяции хищников и жертв в пространстве и во времени

(Chow, Tam, 1976)

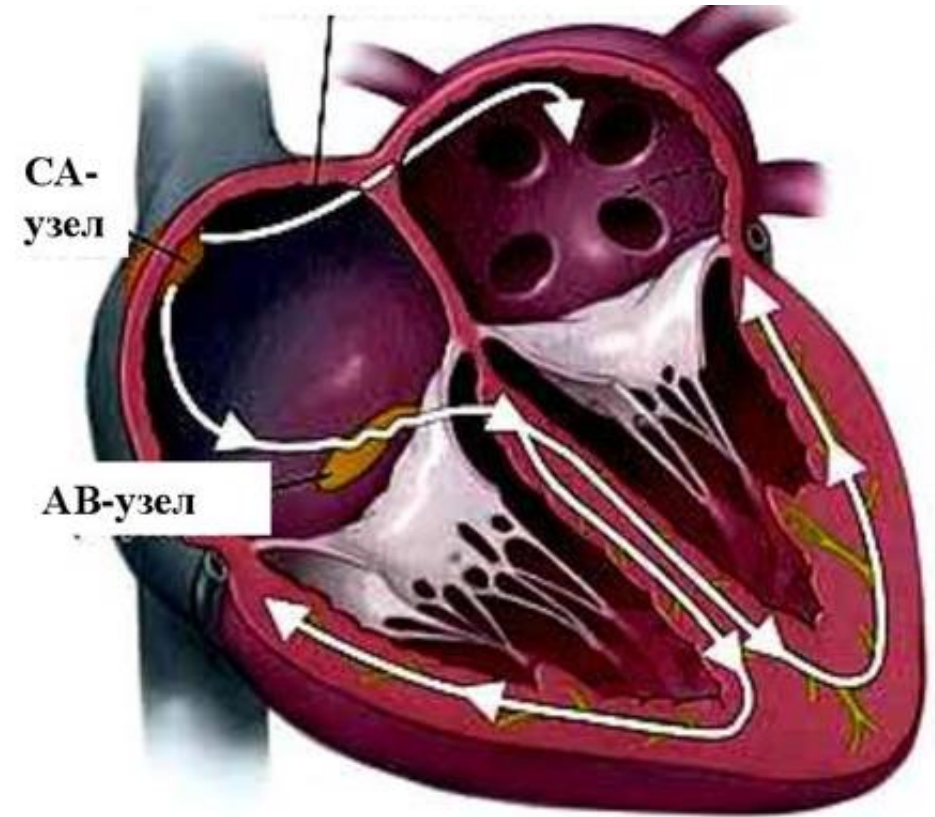


Распределение плотности популяции хищников в пространстве ( $x$ ) в различные моменты времени в случае малой подвижности жертв – волна погони



# Моделирование процессов возбуждения в сердце

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



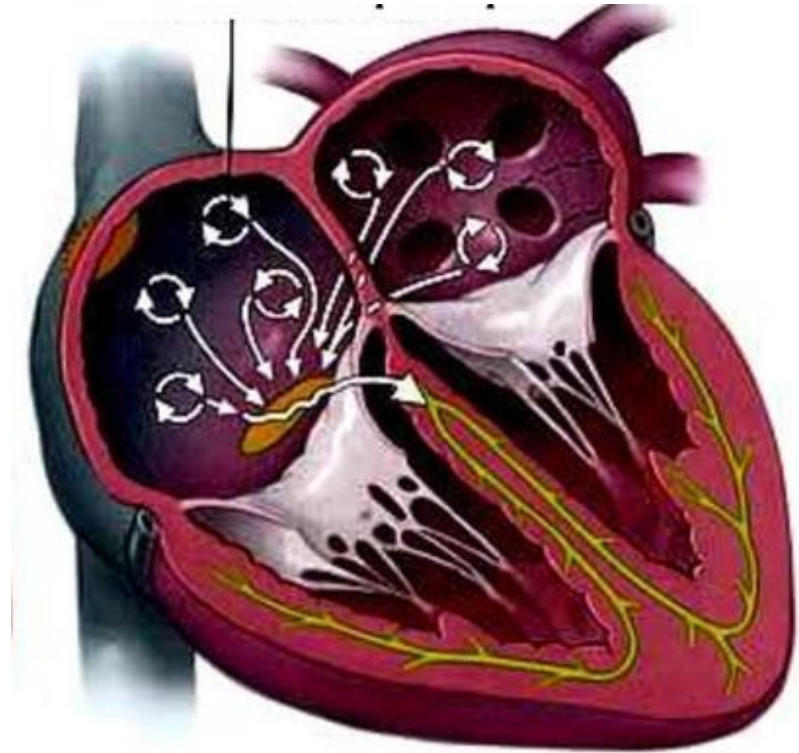
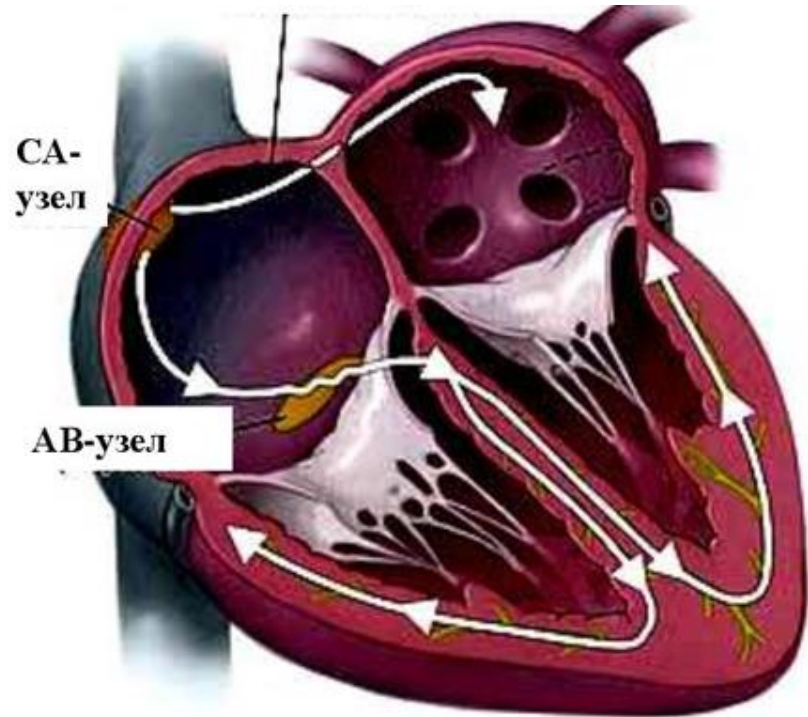
Нормальный синусовый ритм



# Фибрилляция предсердий

Нормальные пути проведения

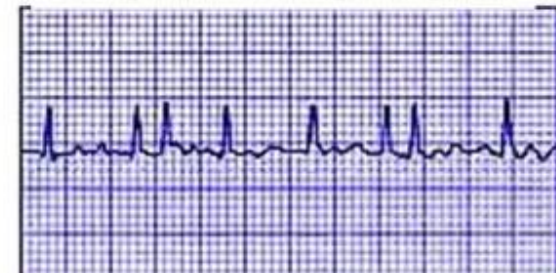
Множественные re-entry



Нормальный синусовый ритм



Фибрилляция предсердий



# Модель ФитцХью-Нагумо

Распространение мембранного потенциала в  
возбудимых тканях

$$\frac{du}{dt} = f(u) - v + I_a + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial r^2}$$

$$\frac{dv}{dt} = bu - \gamma v + D_2 \frac{\partial^2 v}{\partial r^2}$$

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



FitzHugh  
Richard  
(1922-2007)

**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.

# Модель ФитцХью-Нагумо

Распространение мембранного потенциала в  
возбудимых тканях

$$\frac{du}{dt} = f(u) - v + I_a + D_1 \frac{\partial^2 u}{\partial r^2}$$
$$\frac{dv}{dt} = bu - \gamma v + D_1 \frac{\partial^2 v}{\partial r^2}$$

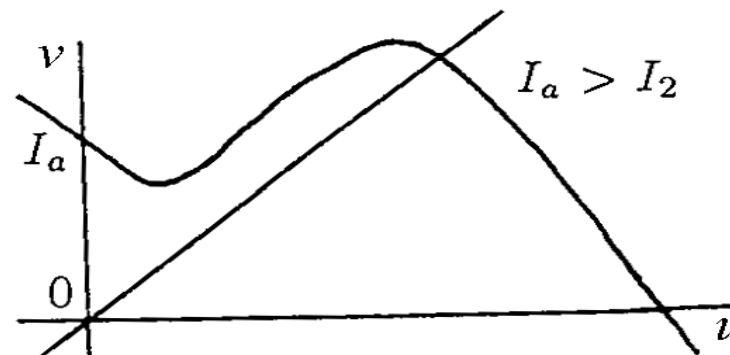
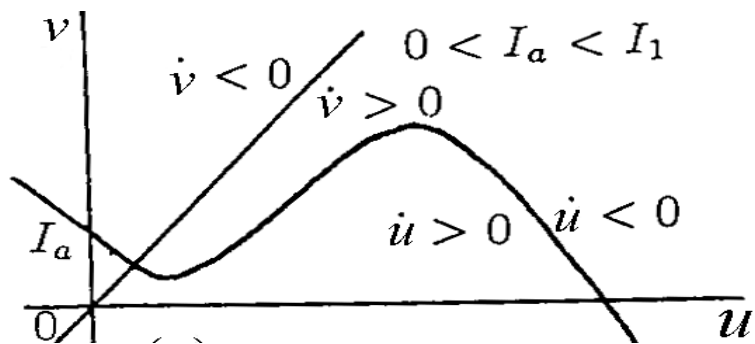
$$f(u) = u(a - u)(u - 1)$$

$u$  — переменная, которая характеризует мембранный потенциал клетки;

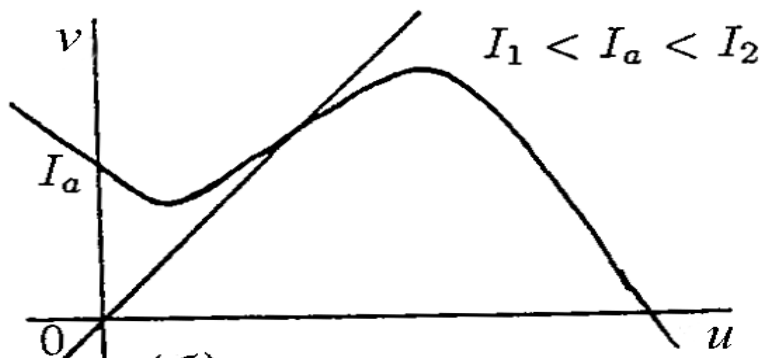
$v$  — переменная «восстановления», которая характеризует эффекты деактивации натриевого канала и активации калиевого канала;

# Главные изоклины модели Фитцхью-Нагумо

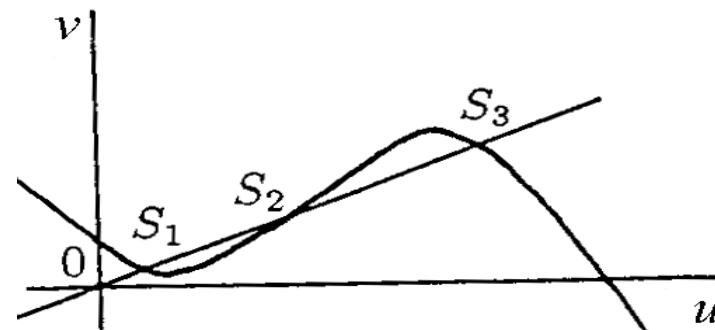
Стационарное состояние локально устойчиво



Колебательный режим

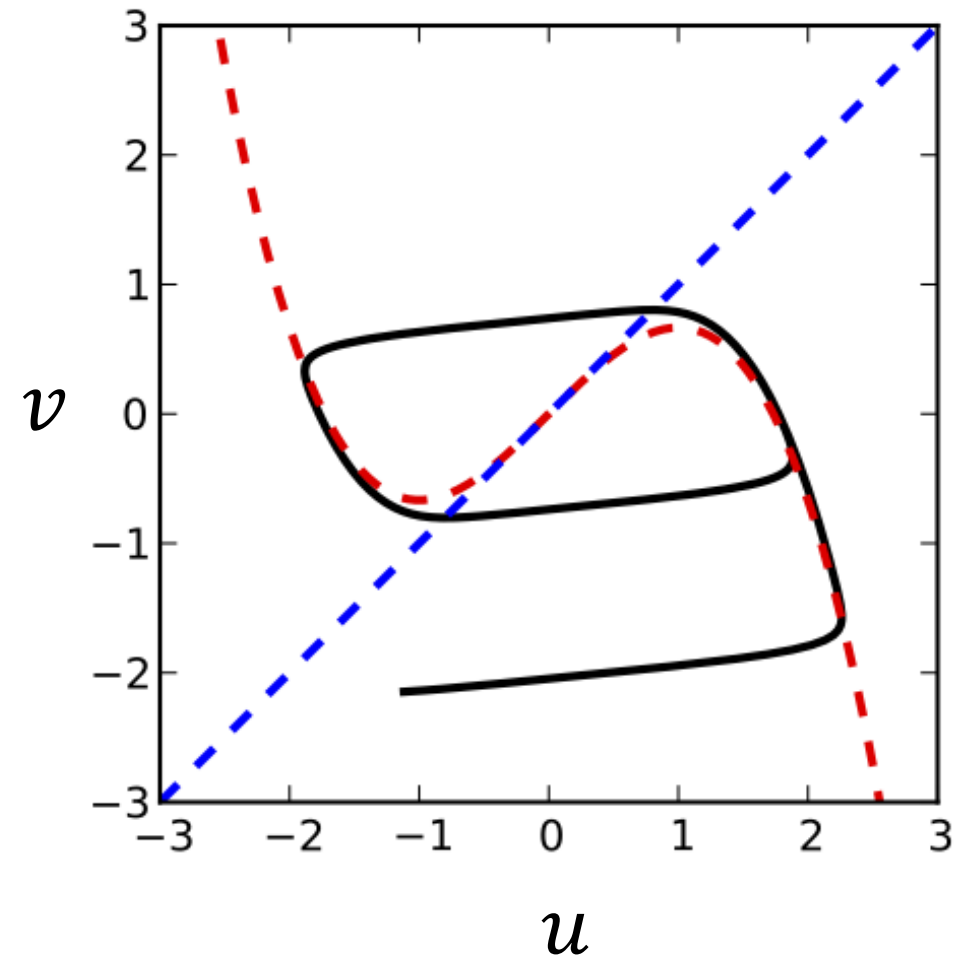
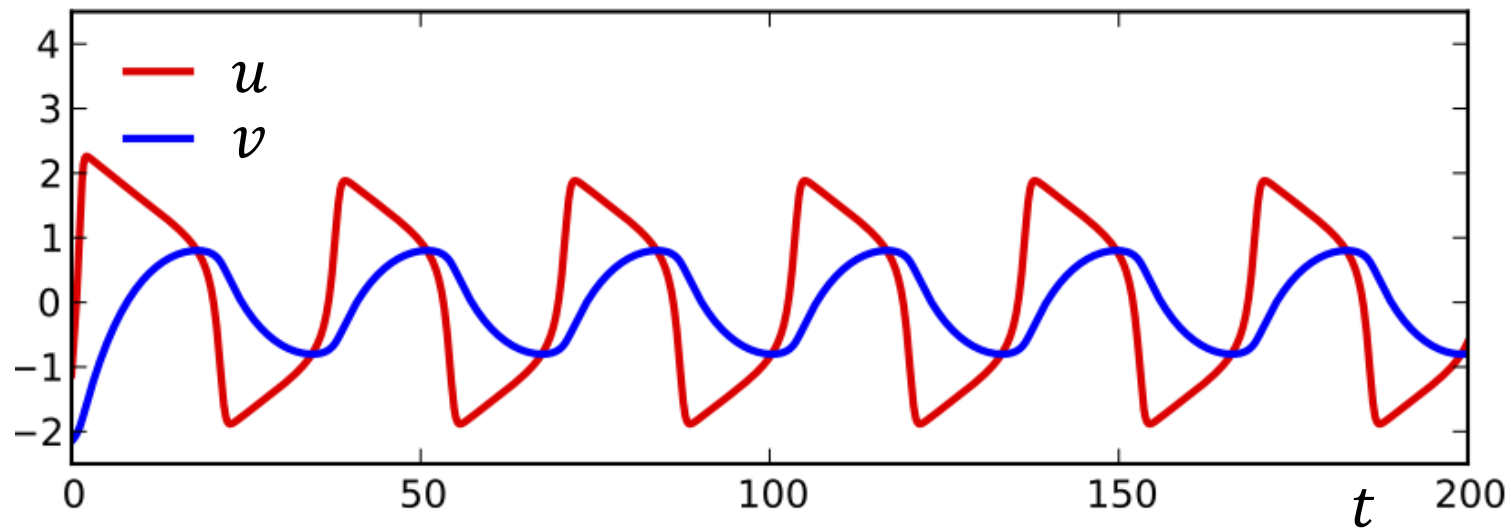


Триггер



# Колебательные режимы в модели Фитцхью-Нагумо

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



# Распределенная модель ФитцХью-Нагумо

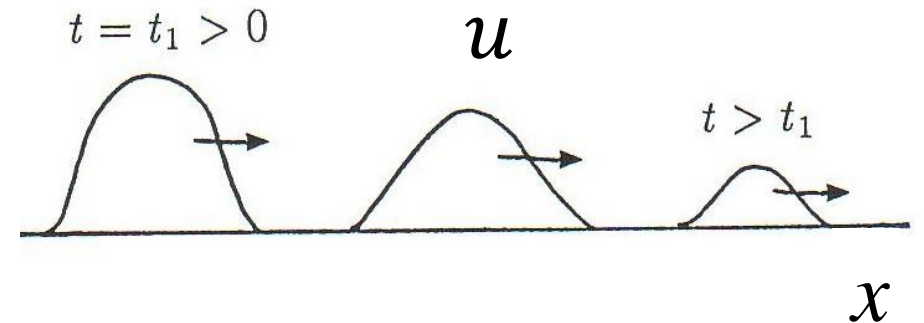
Одна пространственная координата

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

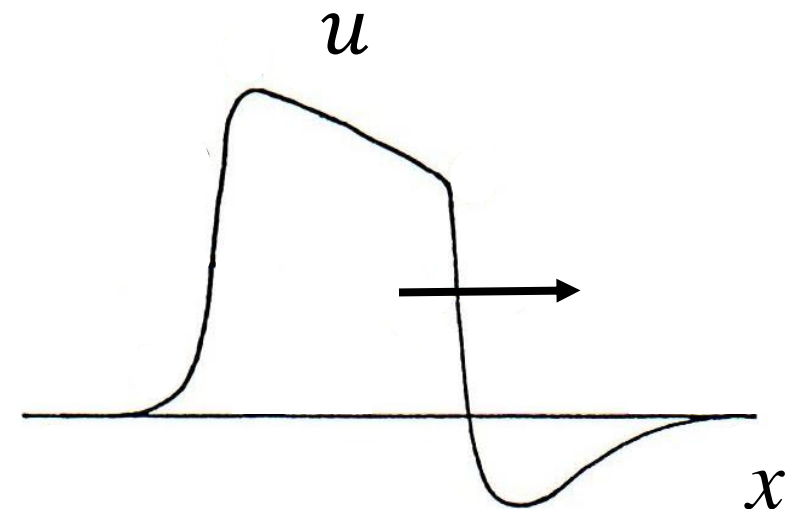
$$\frac{dv}{dt} = bu - \gamma v$$

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

Подпороговое воздействие



Надпороговое воздействие



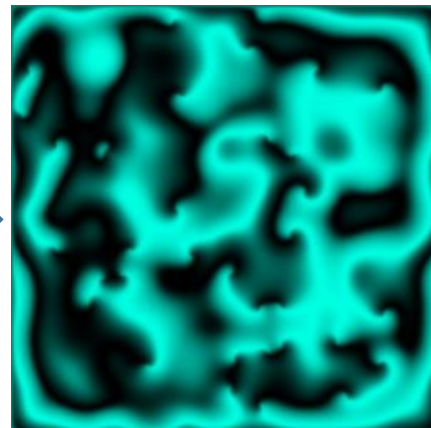
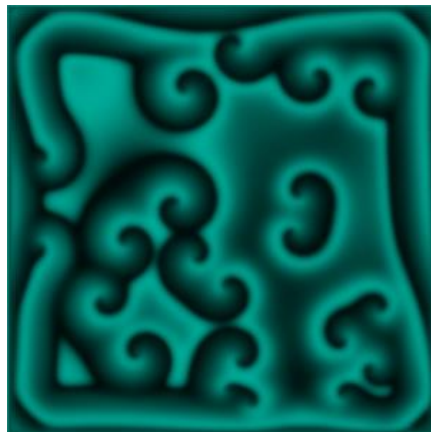
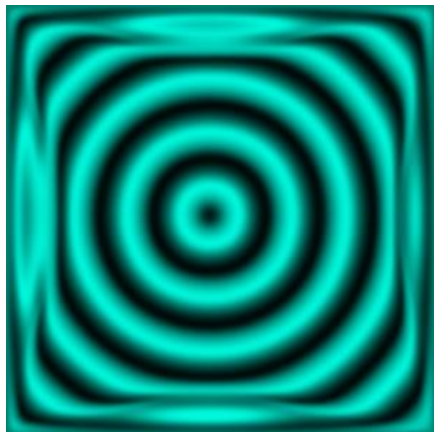
# Распределенная модель ФитцХью-Нагумо

## Паттерны на плоскости

*Две пространственных координаты*



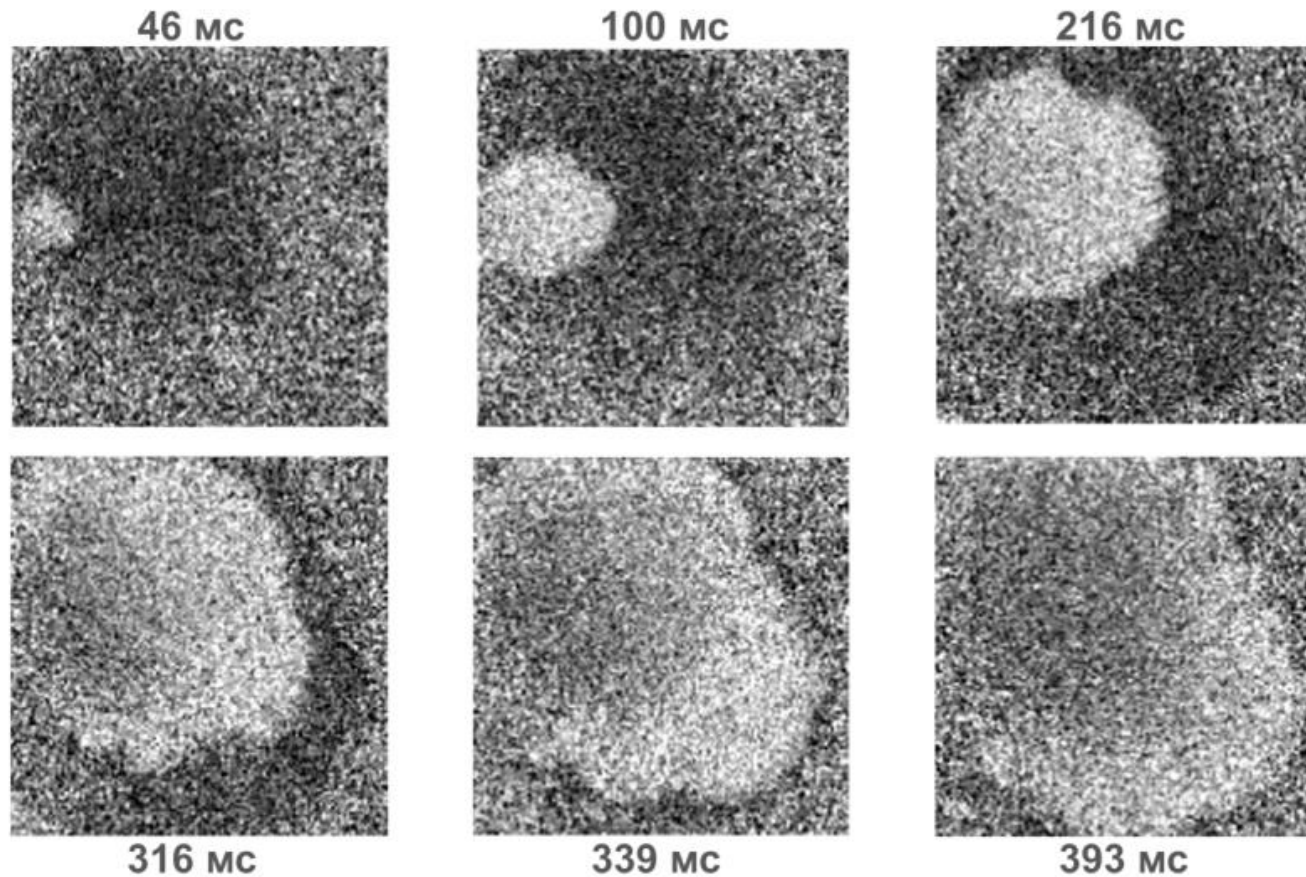
Закручивание  
спирали



Возникновение  
хаотического  
режима

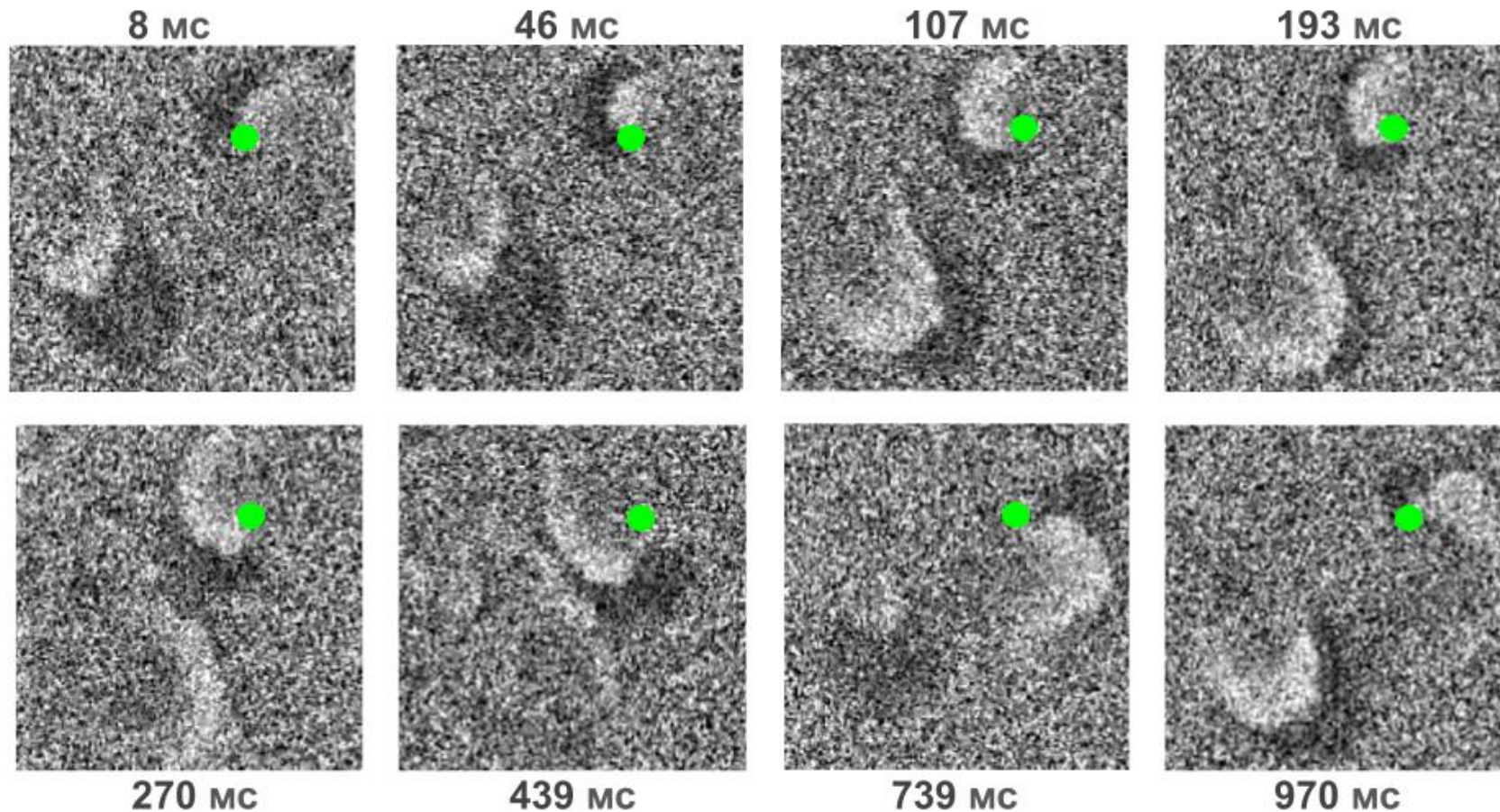
# Влияние осмоляльности на образование динамических режимов в монослое кардиомиоцитов

Фронт распространения кальциевой волны при нормальной осмоляльности в растворе 1Т.



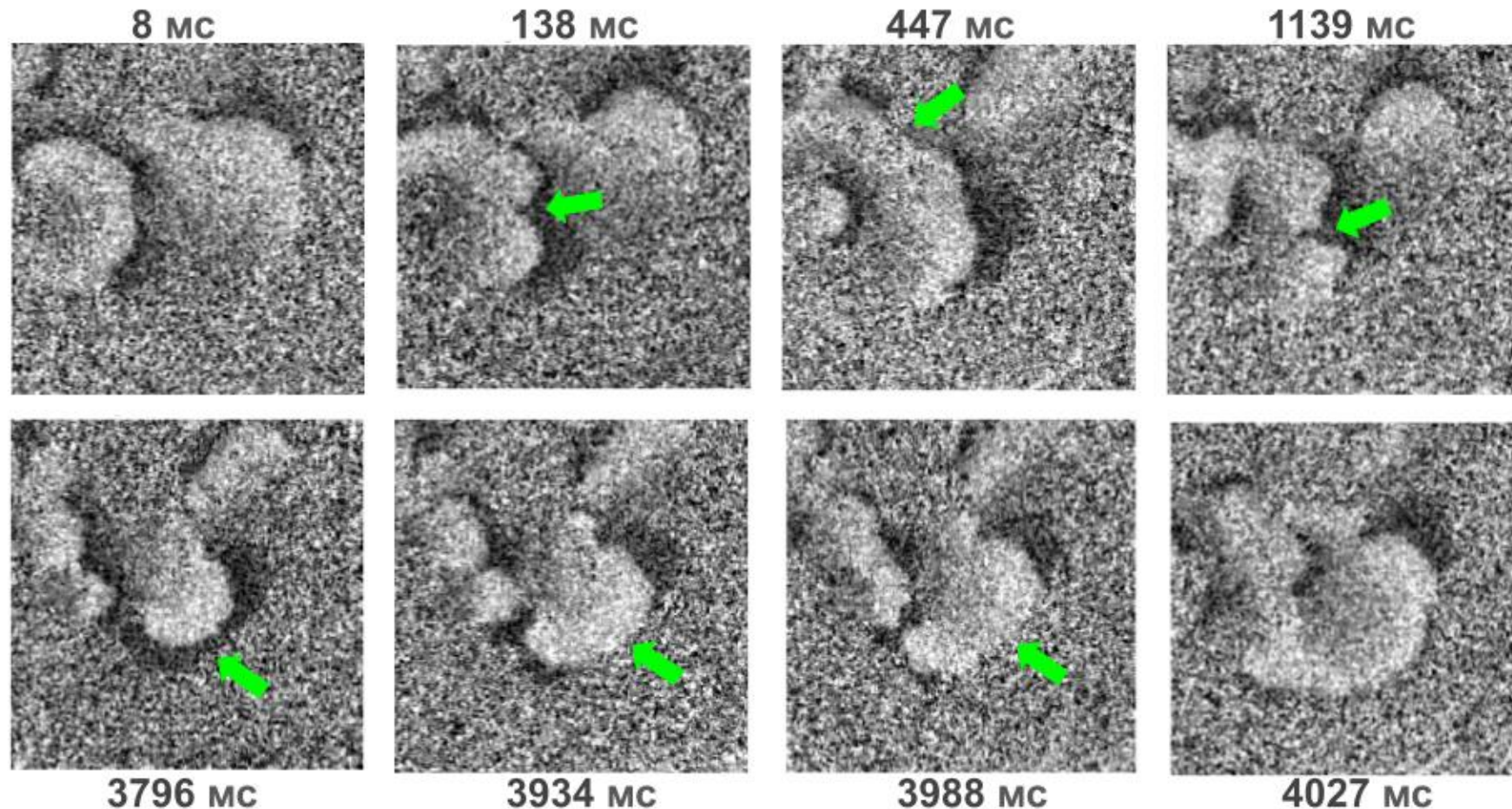
# Влияние осмоляльности на образование динамических режимов в монослое кардиомиоцитов

Риентри, обнаруженные на 755 секунде после начала эксперимента и спустя 280 секунд с момента смены раствора на 0.75Т.



# Влияние осмоляльности на образование динамических режимов в монослое кардиомиоцитов

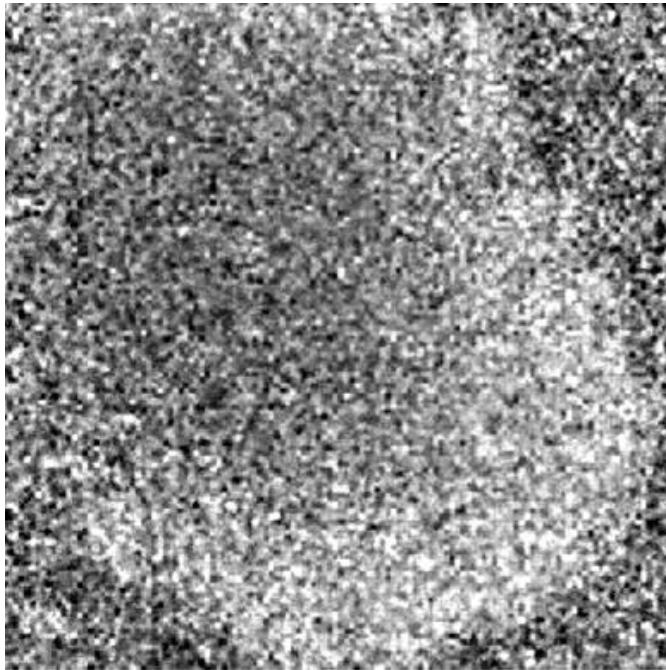
Множественные вейвлеты с разрывом, обнаруженные на 7603 секунде после начала эксперимента и спустя 3583 секунд с момента смены раствора на 0.5Т.



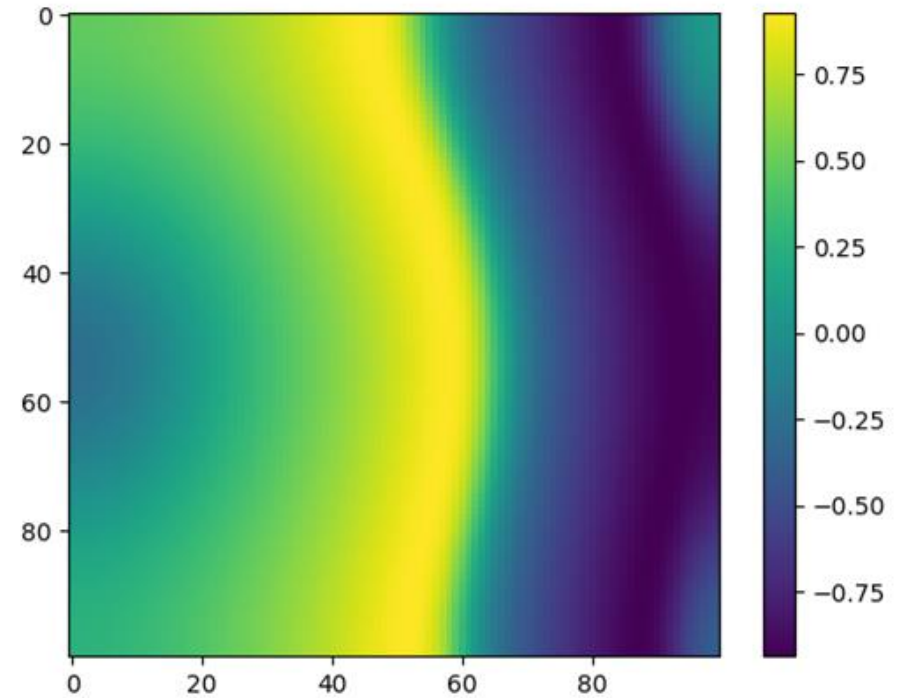
# Моделирование эффекта отека монослоя кардиомиоцитов с помощью модели Фитцхью-Нагумо

Здоровое состояние

*Распространение фронта волны*



Эксперимент

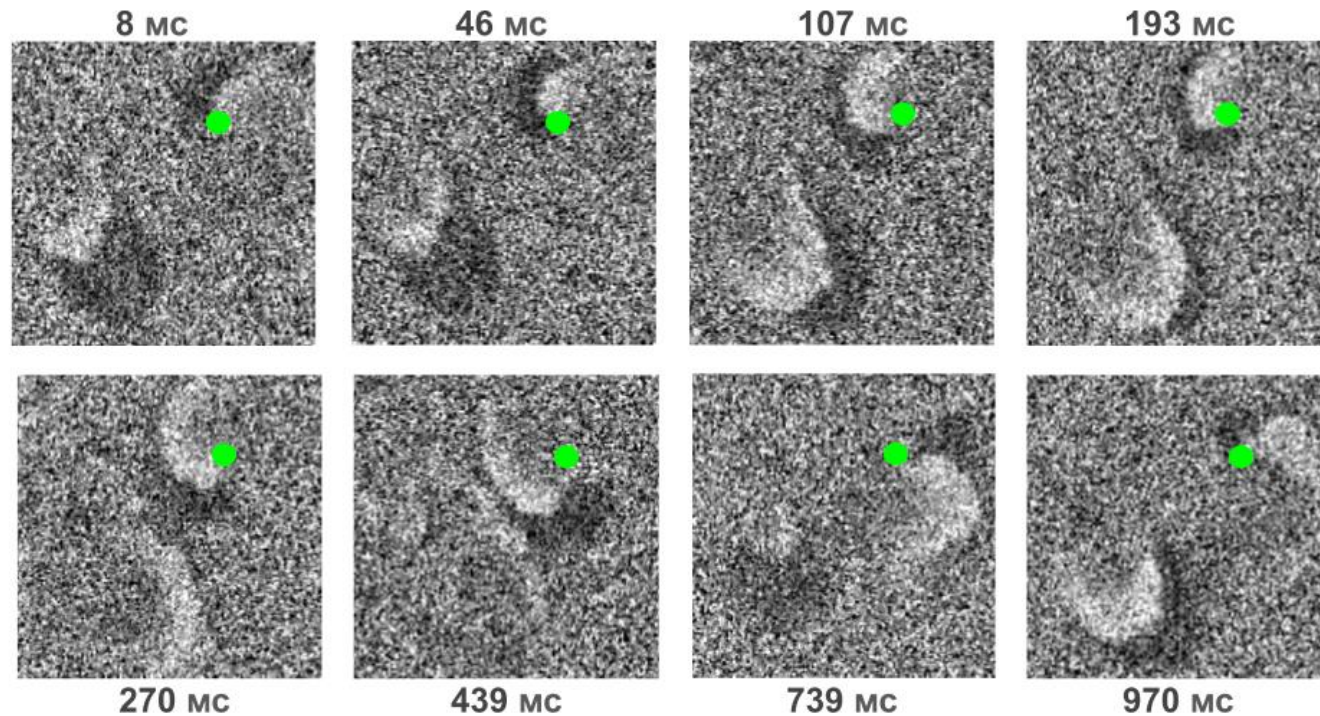


Модель

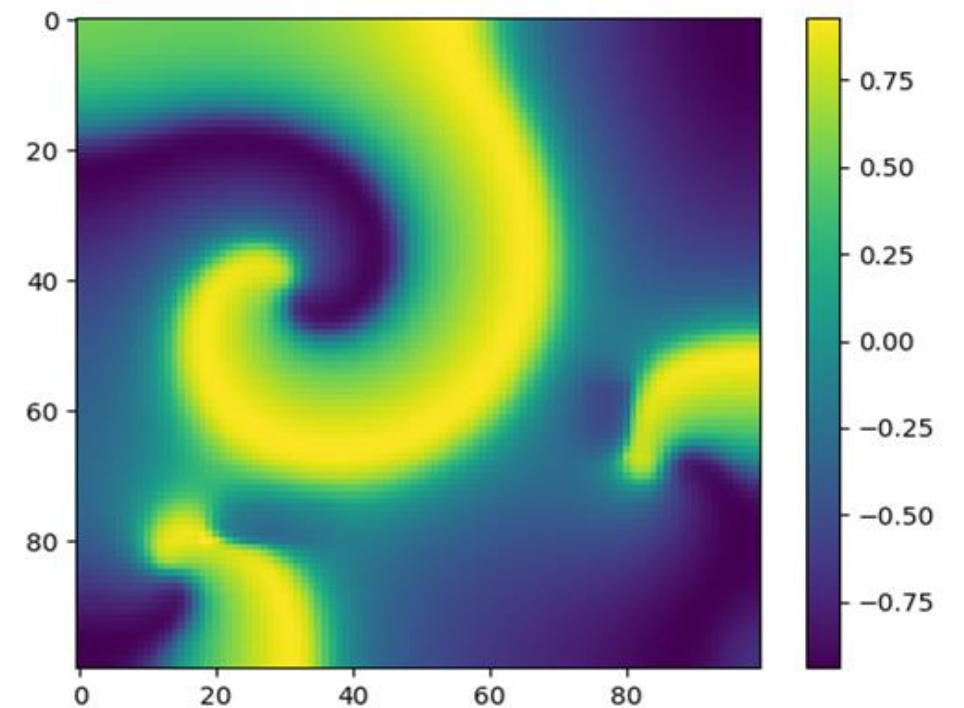
# Моделирование эффекта отека монослоя кардиомиоцитов с помощью модели Фитцхью-Нагумо

## Возникновение патологических режимов

### *Образование спиральной волны*



Эксперимент

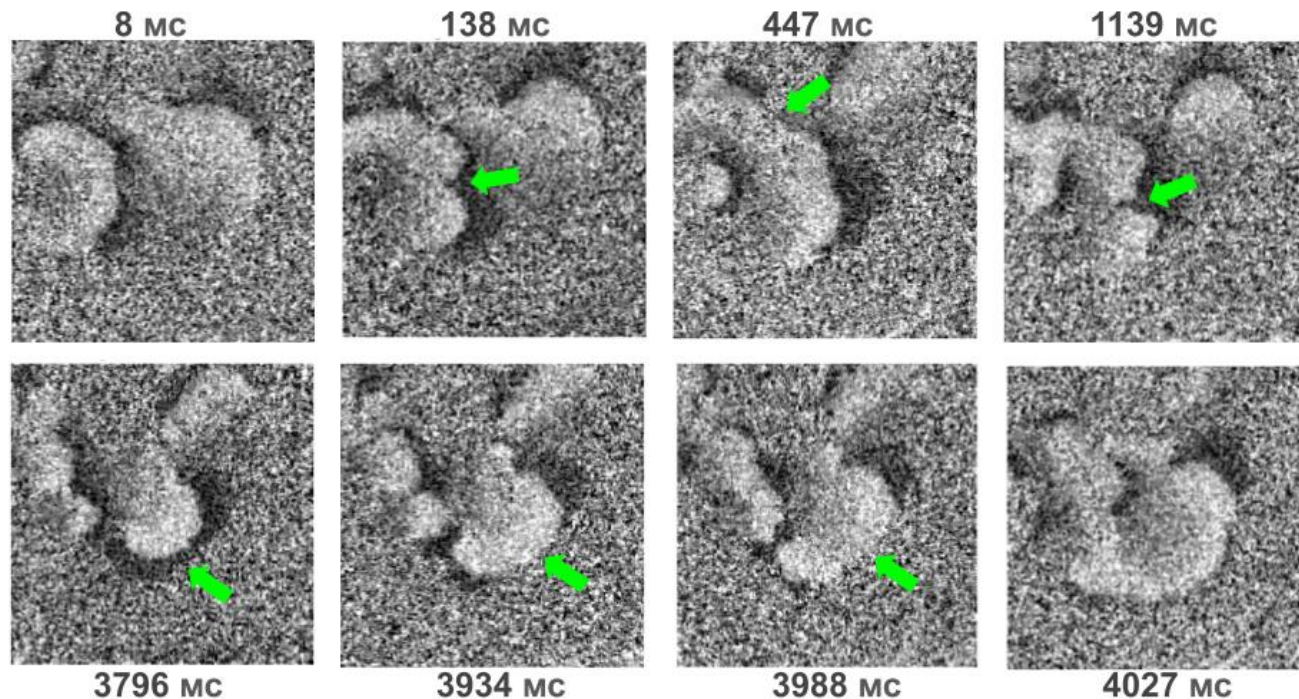


Модель

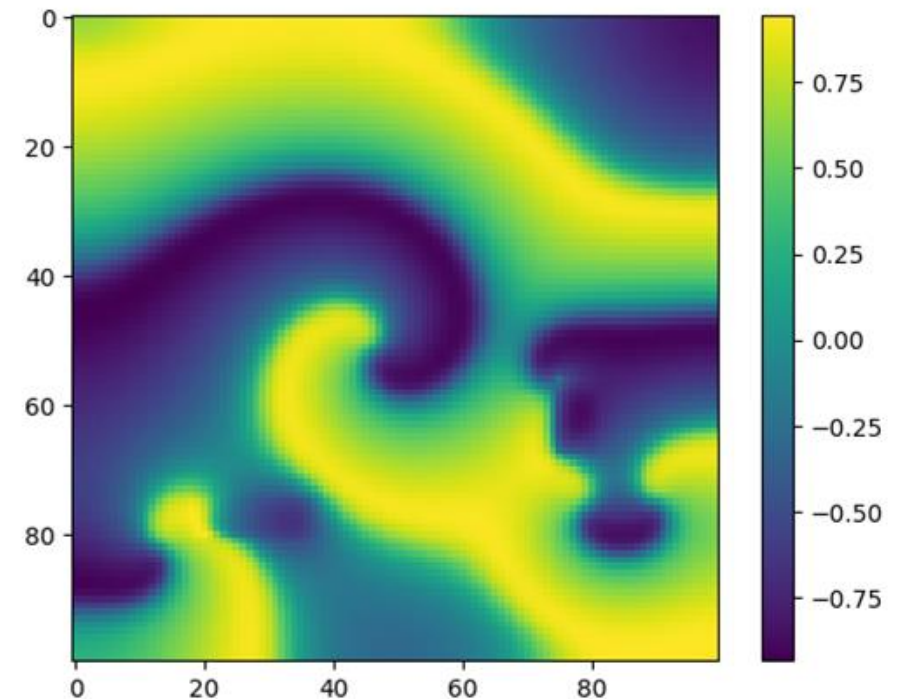
# Моделирование эффекта отека монослоя кардиомиоцитов с помощью модели Фитцхью-Нагумо

## Возникновение патологических режимов

### *Образование множественных волн*



Эксперимент



Модель