

Российская академия наук  
Институт прикладной физики

# НЕЛИНЕЙНЫЕ ВОЛНЫ' 2012

Нижний Новгород  
ИПФ РАН  
2013

УДК 534.222.2  
ББК 22.312я4  
Н49

Издано по решению редакционно-издательского совета  
Института прикладной физики РАН

Ответственные редакторы:  
академик РАН *А. Г. Литвак*,  
доктор физико-математических наук *В. И. Некоркин*

Рецензенты:  
член-корр. РАН *Д. И. Трубецков*  
доктор физико-математических наук *С. Н. Гурбатов*

Н49 **Нелинейные волны' 2012** / Рос. акад. наук, Ин-т приклад. физики ; отв. ред. А. Г. Литвак, В. И. Некоркин. — Нижний Новгород : ИПФ РАН, 2013. — 464 с.

ISBN 978-5-8048-0080-3

В сборник включены статьи, написанные по материалам лекций, прочитанных на XVI школе по нелинейным волнам (Нижний Новгород, март 2012 г.). В работах обсуждаются разнообразные аспекты нелинейной науки — процессы в геофизике, в астрофизике и космологии, в квантовых системах и конденсированных средах.

Книга рассчитана на специалистов, занимающихся изучением нелинейных явлений, а также на аспирантов и студентов соответствующих специальностей.

УДК 534.222.2  
ББК 22.312я4

ISBN 978-5-8048-0080-3

© Институт прикладной физики РАН, 2013

## СОДЕРЖАНИЕ

*Предисловие* ..... 5

### Нелинейные процессы в геофизике

*Семенов В. А.* Нелинейный отклик атмосферной циркуляции на таяние арктических льдов — возможная причина холодных зим XXI века ..... 9

*Зилитинкевич С. С., Клиорин Н. И., Рогачевский И., Эльперин Т., Эзау И. Н.* Энергетика турбулентности и теория турбулентного замыкания для устойчиво стратифицированных геофизических течений ..... 23

*Иудин Д. И.* Фрактальные аспекты броуновского движения ..... 67

### Современные проблемы теории нелинейных колебаний и волн

*Руденко О. В.* О сильно нелинейных волнах и волнах с сильно выраженной слабой нелинейностью ..... 83

*Кузнецов Е. А.* Коллапс и колмогоровские спектры ..... 98

*Дудченко О. А., Гурия Г. Т.* Автоволновые явления в транспортных системах перистальтического типа ..... 119

*Масленников О. В., Некоркин В. И.* Дискретные модели в нейродинамике: от нейрона к сети ..... 136

*Кузнецов С. П.* Физические системы с гиперболическими хаотическими аттракторами ..... 156

*Арансон И. С.* Активные коллоиды ..... 172

### Нелинейные явления в астрофизике и космологии

*Сажин М. В., Сажина О. С.* Космические струны и их поиски во Вселенной ..... 209

*Беспалов П. А.* Эффективное насыщение поглощения при волновых процессах в плазменных магнитосферных и космических мазерах ..... 214

32. Salmon, R. Hamiltonian Fluid Mechanics / R. Salmon // Ann. Rev. Fluid Mech. — 1988. — V. 20. — P. 225.
33. Lamb, H. Hydrodynamics / H. Lamb. — Cambridge : Cambridge University Press, 1932.
34. Majda, A. Vorticity and the mathematical theory of incompressible fluid flow / A. Majda // Commun. Pure Appl. Math. — 1986. — V. 39. — P. S187—S220; Majda, A. J. Vorticity and Incompressible Flow / A. J. Majda, A. L. Bertozzi. — Cambridge : Cambridge University Press, 2002.
35. Constantin, P. Geometric constraints on potentially singular solutions for the 3-D Euler equations / P. Constantin, C. Fefferman, A. Majda // Comm. P. D. E. — 1996. — V. 21. — P. 559—571.
36. Beale, J. T. Remarks on the breakdown of smooth solutions for the 3-D Euler equations / J. T. Beale, T. Kato, A. J. Majda // Comm. Math. Phys. — 1984. — V. 94. — P. 61.
37. Zeldovich, Ya. B. Gravitational instability: an approximate theory for large density perturbations / Ya. B. Zeldovich // Astron. Astrophys. — 1970. — V. 5. — P. 84—89; Shandarin, S. F. Cosmology and elementary particles / S. F. Shandarin, Ya. B. Zeldovich // Rev. Mod. Phys. — 1989. — V. 61. — P. 185.
38. Pumir, A. Collapsing solutions to the 3D Euler equations / A. Pumir, E. Siggia // Phys. Fluids A. — 1990. — V. 2. — P. 220—241.
39. Kerr, R. M. Evidence for a singularity of the 3-dimensional, incompressible Euler equations / R. M. Kerr // Phys. Fluids A. — 1993. — V. 5. — P. 1725.
40. Crow, S. C. Stability theory for a pair of trailing vortices / S. C. Crow // AIAA J. — 1970. — V. 8. — P. 2172—2179.
41. Pelz, R. B. Locally self-similar, finite-time collapse in a high-symmetry vortex filament model / R. B. Pelz // Phys. Rev. E. — 1997. — V. 55. — P. 1617.
42. Boratav, O. N. Direct numerical simulation of transition to turbulence from high-symmetry initial condition / O. N. Boratav, R. B. Pelz // Phys. Fluids. — 1994. — V. 6. — P. 2757.
43. Grauer, R. Adaptive mesh refinement for singular solutions of the incompressible Euler equations / R. Grauer, C. Mariani, K. Gernaschewski // Phys. Rev. Lett. — 1998. — V. 80. — P. 4177.
44. Brachet, M. E. Numerical evidence of smooth self-similar dynamics and possibility of subsequent collapse for three-dimensional ideal flows / M. E. Brachet, M. Meneguzzi, A. Vincent, H. Politano, P. L. Sulem // Phys. Fluids A. — 1992. — V. 4. — P. 2845.
45. Grauer, R. Numerical computation of three-dimensional incompressible ideal fluids with swirl / R. Grauer, T. C. Sideris // Phys. Rev. Lett. — 1991. — V. 67. — P. 3511—3514.
46. Hou, T. Y. Dynamic depletion of vortex stretching and non-blowup of the 3D incompressible Euler equations / T. Y. Hou, R. Li // J. Nonlinear Sci. — 2006. — V. 16. — P. 639—664.
47. Hou, T. Y. Blowup or no blowup? The interplay between theory and numerics / T. Y. Hou, R. Li // Physica D. — 2008. — V. 237. — P. 1937—1944.
48. Желиговский, В. А. Численное моделирование коллапса в идеальной несжимаемой гидродинамике / В. А. Желиговский, Е. А. Кузнецов, О. Н. Подвигина // Письма в ЖЭТФ. — 2001. — Т. 74. — С. 402.
49. Kuznetsov, E. A. Numerical evidence of breaking of vortex lines in an ideal fluid / E. A. Kuznetsov, O. N. Podvigina, V. A. Zheligovsky // Tubes, Sheets and Singularities in Fluid Dynamics / eds. K. Bajer, H. K. Moffatt. — Kluwer Academic Publishers, 2003. — P. 305—316. — (Fluid mechanics and its applications ; v. 71). — physics/0110046.

## АВТОВОЛНОВЫЕ ЯВЛЕНИЯ В ТРАНСПОРТНЫХ СИСТЕМАХ ПЕРИСТАЛЬТИЧЕСКОГО ТИПА

О. А. Дудченко, Г. Т. Гурия

### Введение

Изучение механизмов пространственно-временной самоорганизации в биологических системах является одной из главных задач современной биологической физики. Успехи, достигнутые в ее решении за последние пятьдесят лет, в значительной степени связаны с применением математических моделей, методов и подходов нелинейной динамики. В этой связи достаточно вспомнить классические работы Н. Винера и А. Розенблота [1], А. Тьюринга [2], А. Ходжкина и Э. Хаксли [3], А. Гирера и Г. Майнхарта [4].

Перистальтика — волнообразное сокращение стенок полых трубчатых органов, обеспечивающее транспорт во многих биологических системах<sup>1</sup> — один из наиболее ярких, но мало изученных примеров пространственно-временной самоорганизации в биологии. В настоящей статье предпринята попытка восполнить пробелы в понимании механизмов, управляющих перистальтическим транспортом, подойдя к вопросу с позиций теории автоволновых процессов.

В пользу справедливости гипотезы об автоволновой природе перистальтического прокачивания<sup>2</sup> свидетельствуют многочисленные эксперименты по «запуску» перистальтики в изолированных биологических препаратах [6, 7, 22—29]. Анализ этих экспериментов позволяет сделать следующие качественные выводы:

- 1) координация перистальтических сокращений осуществляется главным образом автономно, без участия центральной нервной системы;
- 2) скорость перистальтических волн остается практически постоянной на расстояниях, много больше характерной длины волны;
- 3) результаты измерений скорости в одном и том же препарате демонстрируют хорошую повторяемость и слабо зависят от способа инициации перистальтических сокращений;

<sup>1</sup>К перистальтическим системам относятся органы желудочно-кишечного тракта [5—8], лимфатическая и репродуктивная система [9, 10]. Многие животные используют перистальтические механизмы для локомоции [11]. Имеются определенные указания на присутствие эффектов перистальтической подкачки в сердечно-сосудистой системе высших животных [12, 13].

<sup>2</sup>Термин «перистальтическое прокачивание» используется в настоящей работе как сужение более общего термина «перистальтика» для обозначения пропульсивных режимов, т. е. режимов, связанных с направленным массопереносом. Математическому моделированию «перемешивающих» перистальтических сокращений посвящены работы [14—21].

4) физические и химические воздействия (например, промывка фармакологическими препаратами) приводят к (зависящему от дозы) изменению скорости перистальтических волн в системе.

На последнем факте основан один из методов экспериментального исследования побочного действия лекарственных препаратов на органы перистальтического прокачивания [29].

Несмотря на значительный практический интерес к экспериментальным исследованиям такого рода, до последнего времени было не ясно, какие именно параметры транспортной системы определяют значение скорости перистальтической волны, а также каков вид зависимости скорости перистальтических волн от этих параметров. Для ответа на эти вопросы в работе предложена феноменологическая модель перистальтического прокачивания, в рамках которой перистальтическая волна трактуется как автоволна.

### 1. Автоволновая модель перистальтического прокачивания

Ключевую роль в управлении перистальтическими сокращениями, по-видимому, играет электрическое возбуждение в клетках так называемой энтеральной нервной системы (ЭНС). ЭНС представляет собой автономную систему клеточной коммуникации достаточно сложной архитектуры. Детальному исследованию этой архитектуры посвящено в настоящее время большое количество исследований (см., например, [30, 31]). Однако уже сейчас могут быть выделены следующие принципиально важные свойства этой клеточной сети:

1) электрические и химические синапсы в ЭНС обеспечивают «горизонтальный» перенос электрического сигнала между клетками сети;

2) сопряжение между электрическими процессами и механической реакцией мышечной клетки не является односторонним: специальные механорецепторные клетки ЭНС могут приводить к изменению электрической активности при изменении ее напряженно-деформированного состояния.

Перечисленные выше «базовые» свойства легли в основу предлагаемой в работе математической модели. Согласно положениям модели «включение» активных компонентов стенки — ее сократительного аппарата — происходит в ответ на локальное электрическое возбуждение в ЭНС. Возникающее в результате активное мышечное усилие вносит вклад в напряженно-деформированное состояние стенки сосуда наряду с «пассивной» линейной упругостью.

Клеточные структуры ЭНС представлены в рамках модели цепочкой диффузионно-связанных возбудимых элементов. При этом каждый из возбудимых элементов полагается охваченным петлей механоэлектрической обратной связи.

Распространение перистальтической волны рассматривается в одномерном приближении. Основные уравнения модели имеют вид

$$(1 + \varepsilon) \frac{\partial \varepsilon}{\partial t} = \frac{R_0^2}{16\mu} \frac{\partial}{\partial z} \left( (1 + \varepsilon)^4 \frac{\partial p}{\partial z} \right), \quad (1)$$

$$p + \tau_s \frac{\partial p}{\partial t} = E \left( \varepsilon + \tau_c \frac{\partial \varepsilon}{\partial t} \right) + p_a(u), \quad (2)$$

$$\frac{\partial u}{\partial t} = I(\varepsilon) + f(u) - v + D \frac{\partial^2 u}{\partial z^2}, \quad (3)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \kappa(u - \delta v). \quad (4)$$

Уравнение (1) описывает связь между распределением давления  $p = p(z, t)$  и деформацией стенки  $\varepsilon = \varepsilon(z, t)$  в области применимости допущений теории смазки к течению в просвете сосуда [32]. На рис. 1 профиль сосуда описывается функцией  $R = R(z, t)$ , распределение давления внутри сосуда задается функцией  $p_i = p_i(z, t)$ . Связь между  $\{p_i, R\}$  и переменными  $\{p, \varepsilon\}$  модели задается следующими соотношениями:  $\varepsilon = (R - R_0) / R_0$ ,  $p = p_i - p_e(1 + h_0 / R_0)$ . На рис. 1  $R_0$ ,  $h_0$  — радиус и толщина сосуда в ненапряженном состоянии (при отсутствии стимуляции),  $p_e$  — внешнее давление ( $p_e = \text{const}$ ).

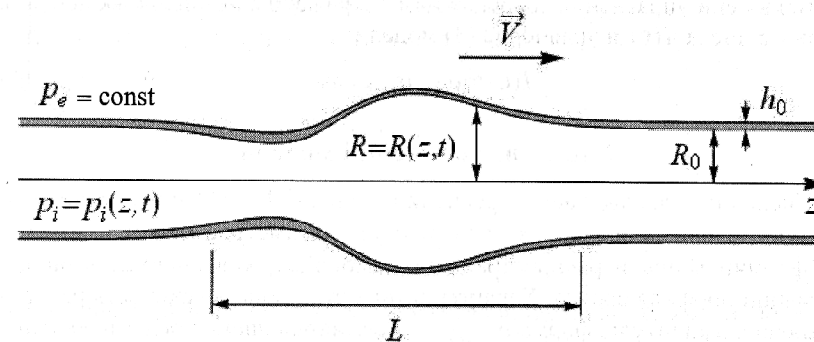


Рис. 1. Схематическое изображение перистальтирующего сосуда

Уравнение (2), отражающее реологические свойства стенки сосуда, следует из стандартной эмпирической модели активной мышечной ткани [33]. Для перехода от напряжений и деформаций стенки к внутрисосудистому давлению  $p$  и деформации профиля  $\varepsilon$  используется допущение о малой толщине стенки сосуда, уравнение Лапласа, а также предположе-

ние о несжимаемости материала стенки [34—36]. Параметры  $\tau_s$ ,  $\tau_c$  в уравнении (2) определяют характерные времена релаксации напряжений и деформаций материала стенки. Параметр  $E$  является мерой жесткости стенки сосуда ( $E = Yh_0 / R_0$ , где через  $Y$  обозначен модуль Юнга материала стенки).

Слагаемое  $p_a(u)$ , отражающее влияние сократительного аппарата стенки на напряженно-деформированное состояние сосуда, полагается (в первом приближении) линейно зависящим от феноменологической переменной  $u$ , отражающей уровень электрического возбуждения стенки:

$$p_a(u) = \Upsilon u, \quad \Upsilon = \text{const.} \quad (5)$$

Уравнения (3)—(4), описывающие процесс передачи электрического сигнала вдоль сосуда, представляют собой модификацию известных уравнений Фитц-Хью — Нагумо [37, 38].

Кубический член  $f(u) = -\beta u(u - u_{thr})(u - 1)$ ,  $\beta > 0$ ,  $0 < u_{thr} < 1$ , определяет автокаталитический характер наработки  $u$ . Уравнение на  $v$  линейно, причем для параметров  $\kappa$  и  $\delta$  справедливы соотношения  $\kappa > 0$ ,  $0 < \delta < 4/(\beta(1 - u_{thr})^2)$ .

Диффузионный член в уравнении (3) для электрического «активатора» сократительной реакции  $u$  отражает процессы «горизонтальной» синаптической передачи возбуждения по сети электрически активных клеток стенки перистальтирующего сосуда. Наличие механочувствительных элементов в цепи управления сокращениями отражено с помощью включения токового члена  $I(\varepsilon)$  в уравнение (3) модели:

$$I(\varepsilon) = \alpha \varepsilon, \quad \alpha = \text{const.} \quad (6)$$

## 2. Анализ уравнений модели

Численное исследование уравнений модели (1)—(6) показывает, что при определенных значениях управляющих параметров может иметь место формирование и распространение самоподдерживающихся волн деформации профиля сосуда. Характеристики этих волн — скорость распространения, амплитуда, форма и т. д. — в установившемся режиме являются постоянными и не зависящими от особенностей постановки начальных условий задачи.

Проведя обезразмеривание уравнений (1)—(6), нетрудно показать, что анализ условий существования решений в описанной выше системе предполагает численное картирование 8-мерного пространства управляющих параметров. Иными словами, численное решение такого рода задачи является достаточно сложной и громоздкой процедурой.

В то же время, как показывает практика [39—42], нередко качественное представление о характере решения и области его существования можно получить аналитически, проанализировав кусочно-линейную аппроксимацию задачи.

### 2.1. Кусочно-линейное приближение

Заменим кубический полином в уравнении (3) на функцию  $\tilde{f}(u) = -\beta(u - H(u - u_{thr}))$ , где  $H(u)$  — функция Хевисайда, и линеаризуем уравнение (1), ограничившись рассмотрением волн малой амплитуды.

Соотношение (1) после перехода к автомодельной переменной имеет вид

$$-16\mu V(1 + \varepsilon)\varepsilon' = R_0^2 \left( (1 + \varepsilon)^4 p' \right)'$$

Проинтегрировав его с учетом граничных условий  $\{p', \varepsilon\} \rightarrow \{0, 0\}$  при  $\xi \rightarrow \pm\infty$  (см. (12)), после преобразований получим

$$-16\mu V \varepsilon = R_0^2 p' (1 + \varepsilon)^4 / (1 + \varepsilon / 2).$$

Из разложения правой части полученного соотношения по степеням  $\varepsilon$  в окрестности  $\varepsilon = 0$  видно, что гидродинамическое уравнение (1) допускает линеаризацию при рассмотрении волновых решений с  $|\varepsilon| \ll 2/7$ :

$$R_0^2 p' (1 + \varepsilon)^4 / (1 + \varepsilon / 2) = R_0^2 p' (1 + 7\varepsilon / 2 + O(\varepsilon^2)).$$

Осуществляя переход к автомодельной переменной  $\xi = z - Vt$  ( $V > 0$ ) и обезразмеривая полученные уравнения, получим:

$$-\tilde{V} \tilde{\varepsilon}' = \tilde{p}'', \quad (7)$$

$$\tilde{p} - \tilde{V} \tilde{\tau}_s \tilde{p}' = \tilde{E} (\tilde{\varepsilon} - \tilde{V} \tilde{\tau}_c \tilde{\varepsilon}') + \tilde{u}, \quad (8)$$

$$-\tilde{V} \tilde{u}' = \tilde{\varepsilon} - \tilde{u} + H(\tilde{u} - \tilde{u}_{thr}) + \tilde{D} \tilde{u}'' - \tilde{v}, \quad (9)$$

$$-\tilde{V} \tilde{v}' = \tilde{\kappa} (\tilde{u} - \tilde{\delta} \tilde{v}). \quad (10)$$

(С помощью штриха обозначено дифференцирование по переменной  $\xi$ ). Безразмерные величины, введенные в (7)—(10), определяются соотношениями

$$\xi = \xi / \left( \frac{R_0}{4\beta} \sqrt{\frac{\alpha\Upsilon}{\mu}} \right), \quad \tilde{p} = \frac{p}{\Upsilon}, \quad \tilde{\varepsilon} = \frac{\alpha\varepsilon}{\beta}, \quad \tilde{u} = u, \quad \tilde{v} = \beta v, \quad \tilde{V} = V / \left( \frac{R_0}{4} \sqrt{\frac{\alpha\Upsilon}{\mu}} \right), \quad (11)$$

$$\tilde{\tau}_s = \beta \tau_s, \quad \tilde{\tau}_c = \beta \tau_c, \quad \tilde{E} = \frac{\beta E}{\alpha\Upsilon}, \quad \tilde{u}_{thr} = u_{thr}, \quad \tilde{D} = \frac{16\mu\beta D}{\alpha\Upsilon R_0^2}, \quad \tilde{\kappa} = \frac{\kappa}{\beta}, \quad \tilde{\delta} = \beta\delta.$$

В качестве «базовой» рассмотрим задачу о распространении одиночной самоподдерживающейся перистальтической волны по исходно ненапряженному недеформированному сосуду ( $\bar{\epsilon} = \bar{p} = \bar{u} = \bar{v} \equiv 0$ ). Полагая длину перистальтической волны малой по сравнению с длиной транспортного сосуда, сформулируем граничные условия для такой задачи в виде

$$\{\bar{p}', \bar{p}, \bar{\epsilon}, \bar{u}, \bar{u}', \bar{v}\} \rightarrow \{0, 0, 0, 0, 0, 0\} \text{ при } \xi \rightarrow \pm\infty. \quad (12)$$

Условия (12) по принятой в теории активных сред классификации соответствуют промежуточно-асимптотическому решению типа «бегущий импульс» [43]. Нетрудно видеть, что порядок системы (7)–(10) меньше, чем количество граничных условий, определяемых соотношением (12), т. е. мы имеем задачу на собственные значения [44].

Процедура поиска решений кусочно-линейных задач на собственные значения такого типа неоднократно описывалась в литературе (см., например, [39, 42]). Применение этой процедуры к задаче (7)–(10), (12) сводит вопрос о существовании перистальтических автоволн к вопросу о существовании решений системы двух трансцендентных уравнений: на скорость волны и длину сокращающегося участка. Эти же уравнения определяют (в неявном виде) зависимость скорости перистальтической волны от параметров задачи  $\{\bar{\tau}_s, \bar{\tau}_c, \bar{E}, \bar{u}_{thr}, \bar{D}, \bar{\kappa}, \bar{\delta}\}$ .

Отметим, что задача (7)–(10), (12) при перечисленных выше параметрах имеет два решения. На рис. 2 приведено решение с большим стационарным значением скорости ( $\bar{v} = 0,9$ ). Можно показать, что второе решение — с меньшим значением скорости — является неустойчивым.

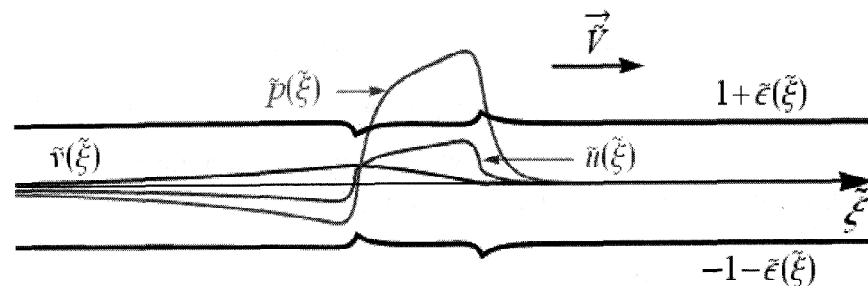


Рис. 2. Типичное решение кусочно-линейной задачи при  $\bar{\tau}_s = 0$ ,  $\bar{\tau}_c = 0$ ,  $\bar{E} = 0,8$ ,  $\bar{u}_{thr} = 0,3$ ,  $\bar{D} = 0$ ,  $\bar{\kappa} = 0,05$ ,  $\bar{\delta} = 0,01$

## 2.2. Асимптотический анализ:

### явные уравнения для скорости перистальтической волны

Асимптотическое исследование описанной выше кусочно-линейной задачи позволило получить ряд явных формул для установившихся значений скорости перистальтической волны (см. таблицу). Формулы получены в так называемом сильнорелаксационном приближении [43, 45]: характерные времена изменения восстанавливающей переменной  $v$  полагаются большими по сравнению с характерными временами изменения других переменных задачи<sup>3</sup>.

### Асимптотические формулы для скорости распространения самоподдерживающихся перистальтических волн

| №              | Предел <sup>4</sup>  | Безразмерная скорость перистальтической волны   | Область существования решения   |
|----------------|--|---|---|
| 1              | $I(\epsilon) \rightarrow 0$ ,<br>$D \neq 0$  | $\bar{V}_s = \gamma\sqrt{\bar{D}}$ ,<br>$\gamma = (1 - 2\bar{u}_{thr}) / \sqrt{\bar{u}_{thr} - \bar{u}_{thr}^2}$  | $\bar{u}_{thr} < 1/2$   |
| 2 <sup>a</sup> | $D \rightarrow 0$ ,<br>$I(\epsilon) \neq 0$ ,<br>$\tau_s, \tau_c \ll \tau_u$                 | $\bar{V}_{HE} = \sqrt{1 - \bar{E} + \gamma\sqrt{\bar{E}}}$  | $\bar{E} < (1 - \bar{u}_{thr}) / \bar{u}_{thr}$   |
| 2 <sup>b</sup> | $D \rightarrow 0$ ,<br>$I(\epsilon) \neq 0$ ,<br>$\tau_u \ll \tau_s, \tau_c$                 | $\bar{V}_{HE} = \sqrt{\frac{\bar{E}}{\bar{\tau}_s}} \times$<br>$\times \sqrt{1 - \frac{2\bar{\tau}_c}{\bar{\tau}_s} \pm \sqrt{\left(1 - \frac{2\bar{\tau}_c}{\bar{\tau}_s}\right)^2 + \frac{1}{(\bar{E}\bar{u}_{thr})^2} - 1}}$<br>$\bar{\tau}_c = \bar{\tau}_c \bar{E} / \bar{E}, \bar{E} = \bar{E} + 1$ | $\{\bar{E}\bar{u}_{thr} < 1\} \cup$<br>$\cup \left\{2\bar{\tau}_c / \bar{\tau}_s < 1 - \sqrt{1 - 1 / (\bar{E}\bar{u}_{thr})^2}\right\}$ |
| 3              | $E \rightarrow 0$ ,<br>$I(\epsilon) \neq 0$ ,<br>$D \neq 0$ ,<br>$\tau_s, \tau_c \ll \tau_u$ | $\bar{V}_s = \bar{V}_s / 2 + \sqrt{\bar{V}_{HE}^2 + \bar{V}_s^2 / 4}$   | $\forall^5$   |

<sup>3</sup> Формально принимается  $\kappa \equiv 0$ .

<sup>4</sup> Предельные соотношения сформулированы в терминах системы (1)–(6).

<sup>5</sup> Формула для  $\bar{V}_s$  формально применима при  $\bar{u}_{thr} > 1/2$  ( $\bar{V}_s = \gamma\sqrt{\bar{D}}$  в этом случае следует положить отрицательным).

Анализ рассмотренных в работе предельных случаев позволяет сделать вывод, что в основе самоорганизации перистальтических движений лежат, как минимум, два принципиально различных механизма пространственной координации сокращений, которые для образности мы далее будем называть «синаптический» и «гидроупругий».

В системах с доминирующим синаптическим механизмом определяющее значение для пространственной координации сокращений имеет синаптическая передача сигнала по сети клеток ЭНС. Влиянием напряженно-деформированного состояния стенки сосуда на электрический сигнал при этом можно пренебречь (асимптотический предел 1:  $I(\epsilon) \rightarrow 0$ ,  $D \neq 0$ ).

В системах с доминирующим гидроупругим механизмом (асимптотические пределы 2<sup>а</sup> и 2<sup>б</sup>:  $D \rightarrow 0$ ) пространственное сопряжение обеспечивает гидродинамическое уравнение (1) (или уравнение (7) в линеаризованной задаче). Ключевую роль в координации сокращений по гидроупругому механизму играет механорецепция ( $I(\epsilon) \neq 0$ )<sup>6</sup>.

Перечисленные механизмы могут рассматриваться как независимые, т. е. каждый из них, в принципе, способен обеспечить самоподдерживающееся распространение перистальтических волн даже в отсутствие функциональной координации сокращений по второму механизму. Избыточное, на первый взгляд смешанное, синапто-гидроупругое управление (характерное, по всей видимости, для большинства биологических транспортных систем) может быть понято в контексте теории эволюции [47, 48].

Представление о том, как эти механизмы дополняют друг друга в случае смешанной синапто-гидроупругой координации, дает рассмотренный в работе асимптотический предел 3. Формула для скорости  $V_{\Sigma}$  в этом случае может быть выражена через  $V_S$  и  $V_{HE}$  — значения скорости перистальтических волн, которые установились бы в рассматриваемой системе при функционировании только синаптического и только гидроупругого механизма соответственно. Отметим также, что вид формулы для  $\tilde{V}_{\Sigma}$  не меняется при переходе к размерным значениям скорости  $V_{\Sigma}$ ,  $V_S$  и  $V_{HE}$ .

Анализ формулы для  $V_{\Sigma}$  позволяет предположить, что определяющим для величины скорости распространения в системе с избыточным управлением является механизм, обеспечивающий наиболее высокую скорость волны: при  $V_S \gg V_{HE}$  получим  $V_{\Sigma} \approx V_S$ , и наоборот — при  $V_{HE} \gg V_S$  получим  $V_{\Sigma} \approx V_{HE}$ . Численные исследования подтверждают справедливость этого предположения в широком диапазоне значений параметров системы, в том числе вне рассмотренного асимптотического предела.

<sup>6</sup> См. подробное обсуждение предельных случаев 1 и 2 в работе [46].

### 3. Обсуждение результатов

Основной целью настоящей работы было выяснение характера зависимости скорости перистальтической волны от параметров, определяющих функциональное состояние транспортной системы. Рассматривались следующие ключевые параметры: вязкость прокачиваемой жидкости, геометрические размеры сосуда, механические свойства сосудистой ткани, а также параметры, характеризующие электрические свойства управляющих нервных структур (интенсивность электромеханического и механоэлектрического сопряжения, способность к «горизонтальной» синаптической передаче, возбудимость). Было выделено 7 безразмерных комбинаций параметров, определяющих значение скорости.

В рамках предложенной в работе модели перистальтические волны интерпретировались как самоподдерживающиеся волны (автоволны типа бегущего импульса) локальной деформации профиля сосуда, сохраняющие свои характеристики постоянными за счет локального высвобождения энергии сократительным аппаратом стенки сосуда. Поиск значения скорости сводился к решению задачи на собственные значения.

Представленная в работе модель тесно связана с другими автоволновыми моделями транспорта в живых каналах. К ним относятся, например, модели медленных электрических волн в желудочно-кишечном тракте (см., например, работы [14—21]), автоволновые модели миокарда [1, 49—53], модели течения крови в микрососудах с нелинейной реологией [54—57], модели распространения кольцевой перетяжки по поверхности оплодотворенной яйцеклетки [58], а также модели самоорганизации амебодной подвижности протоплазмы [59—61].

#### 3.1. Некоторые ограничения модели

Модель может рассматриваться как объединение трех отдельных моделей-компонентов: течения жидкости, динамики стенки и электрических процессов в управляющих нервных структурах. Каждая из компонент использовалась ранее для описания соответствующих аспектов перистальтического прокачивания (см., например, работы [20, 32, 34, 36]). Попытка интегрировать эти компоненты в единое замкнутое описание предпринимается, насколько нам известно, впервые.

Границы применимости, преимущества и недостатки моделей-компонентов неоднократно обсуждались ранее. Так, вопрос о пригодности допущений теории смазки для описания перистальтических течений подробно рассматривается в работах [32, 34, 36]. Использование эмпирических моделей для описания динамического поведения мышечной ткани обсуждается в общих руководствах [62, 63], применение уравнений типа Фитц-Хью — Нагумо для моделирования возбудимых биологических сред — в книгах [43, 51]. Использование безынерционного приближения

в задачах описания перистальтического прокачивания обсуждается в работах [34, 36].

Допущение о малой толщине стенки сосуда принимается в работе в качестве первого приближения, учитывающего только самые грубые обстоятельства и факты, влияющие на перистальтический перенос. Из тех же соображений пренебрегли зависимостью активного напряжения  $p_a$  от деформации и скорости деформации [36], а также не анализировали зависимость процессов мышечной релаксации от особенностей механического состояния стенки сосуда [24].

Настоящая работа ограничена рассмотрением одиночных перистальтических волн в сосудах, наполненных однофазными ньютоновскими жидкостями. К системам, наиболее близко соответствующим проанализированному нами случаю, относятся, по-видимому, мочеточник и пищевод. Предложенная в работе модель с легкостью может быть использована для описания и анализа периодических последовательностей перистальтических волн — типичного явления в таких органах, как кишечник, фаллопиевы трубы и некоторые другие [6, 7, 22, 64].

Определенный интерес представляет анализ перистальтического прокачивания материалов с более сложными реологическими свойствами, чем рассмотренные в настоящей работе [65, 66]. Все большее значение приобретает также изучение особенностей перистальтического прокачивания недеформируемых объектов, в частности, в связи с внедрением так называемых умных таблеток [67]. Охват более широкого спектра реологических свойств прокачиваемого материала и учет зависимости мышечной релаксации от механических процессов в стенке сосуда представляются нам наиболее перспективными направлениями развития модели.

Допущение о малости деформаций профиля, позволяющее линеаризовать «гидродинамическое» уравнение (1), сделано для перехода к аналитически разрешимой версии модели. Специально проведенное численное исследование нелинейной системы (1)—(6) показало, что линеаризация не меняет качественных особенностей решения.

Кусочно-линейная аппроксимация реакционного члена  $f(u)$  в уравнении (3) модели также использована для перехода к аналитически разрешимой версии модели. Опыт использования такого рода аппроксимации для анализа самых разных нелинейных задач свидетельствует о широкой применимости полученных с ее помощью аналитических результатов [39, 40, 42].

Необходимо, однако, отметить, что использование разрывной аппроксимации для  $f(u)$  приводит в явно разрешимых асимптотических пределах (см. таблицу) к решениям с разрывными  $\varepsilon'(\xi)$  и  $\varepsilon(\xi)$ . Строго говоря, это означает, что при приближении к области параметров, соответствующей аналитически разрешимым предельным случаям, мы выходим (локально, в окрестности точки сраживания решений) за рамки применимо-

сти допущений модели (в частности, теории смазки и тонкостенного приближения).

Сравнение значений скорости, полученных с использованием разрывной аппроксимации, со значениями, реализующимися в численных экспериментах при использовании кубической функции  $f(u)$ , показывает, что явные асимптотические формулы, приведенные в таблице, дают, тем не менее, хорошую оценку для скорости перистальтической волны в широком диапазоне значений параметров нелинейной задачи. Другими словами, величина скорости перистальтической автоволны (в отличие от ее профиля) представляется малочувствительной к использованным разрывно-аппроксимационным упрощениям.

### 3.2. Потенциальные практические приложения

Полученные в работе явные соотношения для скорости перистальтической волны (см. таблицу), по-видимому, могут быть использованы в клинической практике для оценки влияния фармакологических препаратов на работу перистальтирующих органов [29].

Знание перечисленных выше явных зависимостей также открывает дорогу к использованию значения скорости перистальтической волны в качестве диагностического критерия. В частности, представляется возможным использовать результаты изменения скорости для оценки механического состояния транспортной системы (по аналогии с тем, как используются сведения о скорости пульсовой волны для оценки тонуса кровеносных сосудов [68]). Явные формулы для скорости в этом смысле могут рассматриваться как перистальтические эквиваленты известной формулы Моэнса — Кортевега для скорости распространения пульсовой волны [69]. Вопрос о диагностическом потенциале скорости перистальтической волны тем более актуален, что неинвазивные методы ее измерения уже внедрены в медицинскую практику [70].

Представляется интересным провести параллель между пульсовыми и перистальтическими волнами еще и в следующей плоскости. Анализ нелинейных эволюционных уравнений для описания распространения возмущений давления в потоке крови показывает, что пульсовым волнам в асимптотическом пределе соответствуют солитонные решения [71—75]. Таким образом, пульсовые и перистальтические волны могут рассматриваться как стационарные волны в некотором смысле противоположной с точки зрения нелинейной науки природы. В первых нелинейность конкурирует в основном с дисперсией, во вторых — с диссипацией в транспортной системе<sup>7</sup>.

<sup>7</sup>Любопытно, что Джон Скотт Рассел, известный прежде всего как человек, впервые описавший уединенную волну трансляции [76], впоследствии получившую название «солитон», еще раньше описал явление, которое на поверку может оказаться феноменом рождения

Представляется, что выделение двух независимых механизмов координации сокращений, полученное в результате асимптотического анализа уравнений модели, имеет фундаментальное значение для развития представлений об управлении двигательной активностью в перистальтирующих органах. Отметим также, что продемонстрированная в работе возможность поддерживать пространственный массоперенос исключительно благодаря механическому сопряжению открывает новые возможности для развития методов электрической стимуляции перистальтической активности.

Применение точечной электростимуляции для лечения острых случаев непроходимости перистальтирующих органов известно достаточно давно [22]. Точечная стимуляция, однако, не всегда дает удовлетворительные результаты [78, 79]. В частности, она не может обеспечить массоперенос в протяженных системах с нарушенным синаптическим сопряжением между участками сосудистого русла (такого рода нарушения являются типичными, например, при диабете [31]). В этой связи в настоящее время активно развиваются методы стимуляции перистальтической активности на основе множественных электродов, соединенных в единую функциональную систему под управлением микропроцессора [78, 79].

Нетрудно видеть в свете изложенных в настоящей работе результатов, что от центрального управления в таких системах можно отказаться. Для этого достаточно сделать электроды разряжающимися в ответ на растяжение окружающей их мышечной ткани. Представляется, что автономность отдельных электродов существенно облегчила бы процесс их имплантации. Еще одним преимуществом такого рода автоматических систем было бы функционирование «по требованию», в ответ на появление в окрестности электродов достаточно больших количеств материала, подлежащего трансляции.

---

волны второго, «автоволнового», типа. Вот что пишет Рассел об открытии этого явления [77] (перевод): «Насколько мне известно, открытие было сделано случайно на малом канале Глазго — Ардроссан. Горячая лошадь, впряженная в лодку Уильяма Хаустона, эсквайра, одного из владельцев предприятия, испугалась и понесла, волоча лодку за собой. При этом мистер Хаустон, к своему удивлению, увидел, что пенящаяся кормовая волна, которая обычно опустошала берега, исчезла, и судно шло по воде сравнительно плавно, с очень сильно уменьшенным сопротивлением. М-р Хаустон сумел распознать коммерческое значение этого факта для компании и посвятил себя внедрению на этом канале судов, двигающихся с этой более высокой скоростью».

Можно предположить, что сущность явления, описанного в процитированном выше фрагменте, состояла в закритическом формировании присоединенного гидродинамического течения (присоединенной волны), выталкивающей лодку из воды и, тем самым, уменьшающего испытываемое ею сопротивление (эффект глиссирования). Поддержанис течения при этом обеспечивалось «активным элементом» — лошадью, развившей мощность, необходимую для компенсации вязких потерь в системе.

## Заключение

Теоретический анализ механизмов координации сокращений в органах перистальтического прокачивания позволяет сделать вывод, что в основе самоорганизации перистальтических движений лежат, как минимум, два независимых механизма: синаптический и гидроупругий.

Использование математического аппарата, развитого в теории активных сред, позволило — по-видимому, впервые — вывести ряд явных соотношений, дающих представление о характере зависимости значения скорости перистальтических волн от таких параметров, как вязкость прокачиваемой жидкости, модуль Юнга транспортного сосуда, степень активации его сократительного аппарата и т. д.

Полученные в работе явные соотношения для скорости, по-видимому, могут быть использованы в клинической практике: в диагностических целях и для оценки влияния фармакологических препаратов на работу перистальтирующих органов. Кроме того, результаты работы могут найти применение при конструировании искусственных сосудов и имплантируемых систем поддержания моторной функции.

Авторы выражают глубокую признательность А. И. Воробьеву за стимулирующие указания, а также Ю. М. Романовскому и В. А. Васильеву за плодотворное обсуждение различных аспектов задачи.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке компании Шлюмберже (программа "Faculty for the Future") и МНТЦ (грант № 3744).

## Литература

1. Wiener, N. The mathematical formulation of the problem of conduction of impulses in a network of connected excitable elements, specifically in cardiac muscle / N. Wiener, A. Rosenblueth // Arch. Inst. Cardiol. Mex. — 1946. — V. 16, № 3. — P. 205—265.
2. Turing, A. M. The chemical basis of morphogenesis / A. M. Turing // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B : Biological sciences. — 1952. — V. 237, № 641. — P. 37—72.
3. Hodgkin, A. L. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve / A. L. Hodgkin, A. F. Huxley // J. Physiol. — 1952. — V. 117, № 4. — P. 500—544.
4. Gierer, A. A theory of biological pattern formation / A. Gierer, H. Meinhardt // Kybernetik. — 1972. — V. 12, № 1. — P. 30—39.
5. Павлов, И. П. Лекции о работе главных пищеварительных желез / И. П. Павлов. — СПб. : И. Н. Кушнерев и К<sup>о</sup>, 1897. — 223 с.
6. Bayliss, W. M. The movements and innervation of the small intestine / W. M. Bayliss, E. H. Starling // J. Physiol. (Lond.). — 1899. — V. 24, № 2. — P. 99—143.
7. Bayliss, W. M. The movements and the innervation of the large intestine / W. M. Bayliss, E. H. Starling // J. Physiol. (Lond.). — 1900. — V. 26, № 1/2. — P. 107—118.
8. Ingelfinger, F. J. Esophageal motility / F. J. Ingelfinger // Physiol. Rev. — 1958. — V. 38, № 4. — P. 533—584.

9. *Smith, R. O.* Lymphatic contractility; a possible intrinsic mechanism of lymphatic vessels for the transport of lymph / R. O. Smith // *J. Exp. Med.* — 1949. — V. 90, № 5. — P. 497—509.

10. *Орлов, П. С.* Лимфатические сосуды. Структура и механизмы сократительной активности / П. С. Орлов, А. В. Борисов, Р. П. Борисова. — Л.: Наука, 1983. — 254 с.

11. *Dobrolyubov, A. I.* The mechanism of locomotion of some terrestrial animals by traveling waves of deformation // *J. Theor. Biology.* — 1986. — V. 119, № 4. — P. 457—466.

12. *Яновский, М. В.* О периферическом артериальном сердце / М. В. Яновский // *Курс диагностики внутренних болезней.* — Петроград, 1922. — С. 213—250.

13. *Nilsson, H.* Vasomotion: mechanisms and physiological importance / H. Nilsson, C. Aalkjaer // *Mol. Interv.* — 2003. — V. 3, № 2. — P. 79—89.

14. *Nelsen, T. S.* Simulation of the electrical and mechanical gradient of the small intestine / T. S. Nelsen, J. C. Becker // *Am. J. Physiol.* — 1968. — V. 214, № 4. — P. 749—757.

15. *Sarna, S. K.* Electrical stimulation of gastric electrical control activity / S. K. Sarna, E. E. Daniel // *Am. J. Physiol.* — 1973. — V. 225, № 1. — P. 125—131.

16. *Robertson-Dunn, B.* A mathematical model of the slow-wave electrical activity of the human small intestine / B. Robertson-Dunn, D. A. Linkens // *Med. Biol. Eng.* — 1974. — V. 12, № 6. — P. 750—758.

17. *Linkens, D. A.* Multioscillator simulator for gastrointestinal electrical activity modelling / D. A. Linkens, M. Khelifa, G. Nicklin // *Med. Biol. Eng. Comput.* — 1983. — V. 21, № 5. — P. 591—598.

18. *Дрендель, С. Д.* Режим синхронизации клеток гладкомышечных тканей / С. Д. Дрендель, Н. П. Хорс, В. А. Васильев // *Динамика клеточных популяций.* — Горький: Изд-во Горьк. ун-та, 1984. — С. 108—117.

19. *Васильев, В. А.* Автоволновые явления в тканях гладкомышечных органов желудочно-кишечного тракта / В. А. Васильев, С. Д. Дрендель, О. Л. Нотова // *Коллективная динамика возбуждений и структурообразование в биологических тканях.* — Горький: ИПФ АН СССР, 1988. — С. 137—145.

20. *Aliev, R. R.* A simple nonlinear model of electrical activity in the intestine / R. R. Aliev, W. Richards, J. P. Wikswo // *J. Theor. Biol.* — 2000. — V. 204, № 1. — P. 21—28.

21. *Lin, A. S.-H.* Modelling slow wave activity in the small intestine / A. S.-H. Lin, M. L. Buist, N. P. Smith, A. J. Pullan // *J. Theor. Biol.* — 2006. — V. 242, № 2. — P. 356—362.

22. *Богач, П. Г.* Механизмы нервной регуляции моторной функции тонкого кишечника / П. Г. Богач. — Киев: Изд-во Киев. гос. ун-та, 1961. — 121 с.

23. *McHale, N. G.* The effect of transmural pressure on pumping activity in isolated bovine lymphatic vessels / N. G. McHale, I. C. Roddie // *The Journal of Physiology.* — 1976. — V. 261, № 2. — P. 255—269.

24. *Bertuzzi, A.* An analysis of the peristaltic reflex / A. Bertuzzi, R. Mancinelli, M. Pescatori, S. Salinari // *Biol. Cybernetics.* — 1979. — V. 35, № 4. — P. 205—212.

25. *Bercik, P.* Origins of motility patterns in isolated arterially perfused rat intestine / P. Bercik, D. Armstrong, R. Fraser, P. Dutoit, C. Emde, M. P. Primi, A. L. Blum, P. Kucera // *Gastroenterology.* — 1994. — V. 106, № 3. — P. 649—657.

26. *Santicioli, P.* Myogenic and neurogenic factors in the control of pyeloureteral motility and ureteral peristalsis / P. Santicioli, C. A. Maggi // *Pharmacol. Rev.* — 1998. — V. 50, № 4. — P. 683—722.

27. *Brookes, S. J. H.* Initiation of peristalsis by circumferential stretch of flat sheets of guinea-pig ileum / S. J. H. Brookes, B. N. Chen, M. Costa, C. M. S. Humphreys // *J. Physiol. (Lond.)* — 1999. — V. 516 (Pt. 2). — P. 525—538.

28. *Lammers, W. J.* Two-dimensional high-resolution motility mapping in the isolated feline duodenum: methodology and initial results / W. J. Lammers, S. Dhanasekaran, J. R. Slack, B. Stephen // *Neurogastroenterol. Motil.* — 2001. — V. 13, № 4. — P. 309—323.

29. *Hoffman, J. M.* Gastrointestinal Motility Monitor (GIMM) / J. M. Hoffman, E. M. Brooks, G. M. Mawe // *Journal of Visualized Experiments.* — 2010. — № 46. — doi:10.3791/2435.

30. *Costa, M.* Anatomy and physiology of the enteric nervous system / M. Costa, S. J. Brookes, G. W. Hennig // *Gut.* — 2000. — V. 47, Suppl. 4. — P. iv15—19; discussion iv26.

31. *Hanani, M.* Intercellular coupling of interstitial cells of Cajal in the digestive tract / M. Hanani, G. Farrugia, T. Komuro // *Int. Rev. Cytol.* — 2005. — V. 242. — P. 249—282.

32. *Регирер, С. А.* О движении жидкости в трубе с деформируемой стенкой / С. А. Регирер // *Изв. АН СССР. Механика жидкости и газа.* — 1968. — № 4. — С. 202—208.

33. *Усик, П. И.* Модель сосудистого тонуса / П. И. Усик, С. А. Регирер, И. М. Руткевич // *Механика полимеров.* — 1975. — Т. 4. — С. 585—589.

34. *Fung, Y.-C.* Peristaltic pumping: A bioengineering model / Y.-C. Fung // *Urodynamics of the Ureter and Renal Pelvis.* — New York: Academic Press, 1971. — P. 177—198.

35. *Bertuzzi, A.* A mathematical model of intestinal motor activity / A. Bertuzzi, R. Mancinelli, G. Ronzoni, S. Salinari // *J. Biomech.* — 1978. — V. 11, № 1/2. — P. 41—47.

36. *Carew, E. O.* An active membrane model for peristaltic pumping. Part I: Periodic activation waves in an infinite tube / E. O. Carew, T. J. Pedley // *J. Biomech. Eng.* — 1997. — V. 119, № 1. — P. 66—76.

37. *Fitzhugh, R.* Impulses and Physiological States in Theoretical Models of Nerve Membrane / R. Fitzhugh // *Biophys. J.* — 1961. — V. 1, № 6. — P. 445—466.

38. *Nagumo, J.* An active pulse transmission line simulating nerve axon / J. Nagumo, S. Arimoto, S. Yoshizawa // *Proc. IRE.* — 1962. — V. 50. — P. 2061—2070.

39. *Rinzel, J.* Traveling wave solutions of a nerve conduction equation / J. Rinzel, J. B. Keller // *Biophys. J.* — 1973. — V. 13, № 12. — P. 1313—1337.

40. *Livshits, M. A.* Positional differentiation as pattern formation in reaction-diffusion systems with permeable boundaries. Bifurcation analysis / M. A. Livshits, G. Th. Guria, B. N. Belintsev and M. V. Volkenstein // *J. Math. Biology.* — 1981. — V. 11, № 3. — P. 295—310.

41. *Koga, S.* A variety of stable persistent waves in intrinsically bistable reaction-diffusion systems. From one-dimensional periodic waves to one-armed and two-armed rotating spiral waves / S. Koga // *Physica D: Nonlinear Phenomena.* — 1995. — V. 84, № 1/2. — P. 148—161.

42. *Zemskov, E. P.* Analytically solvable models of reaction-diffusion systems / E. P. Zemskov, K. Kassner // *Eur. J. Phys.* — 2004. — V. 25, № 3. — P. 361—367.

43. *Васильев, В. А.* Автоволновые процессы / В. А. Васильев, Ю. М. Романовский, В. Г. Яхно. — М.: Наука, 1987. — 240 с.

44. *Баренблатт, Г. И.* Автомоделные явления: анализ размерностей и скейлинг. — Долгопрудный: Интеллект, 2009. — 216 с.

45. *Островский, Л. А.* Формирование импульсов в возбудимой среде / Л. А. Островский, В. Г. Яхно // *Биофизика.* — 1975. — Т. 20, № 3. — С. 489—493.

46. *Dudchenko, O. A.* Self-sustained peristaltic waves: Explicit asymptotic solutions / O. A. Dudchenko, G. Th. Guria // *PRE.* — 2012. — V. 85. — P. 020902(R) 1—5.

47. *Huizinga, J. D.* The many facets of intestinal peristalsis / J. D. Huizinga, C. M. McKay, E. J. White // *Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver Physiol.* — 2006. — V. 290, № 6. — P. G1347—1349; author reply G1348—1349.

48. *Huizinga, J. D.* Gut peristalsis is governed by a multitude of cooperating mechanisms / J. D. Huizinga, W. J. Lammers // *Am. J. Physiol. Gastrointest. Liver Physiol.* — 2009. — V. 296, № 1. — P. G1—8.

49. *Noble, D.* A modification of the Hodgkin—Huxley equations applicable to Purkinje fibre action and pacemaker potentials / D. Noble // *J. Physiol.* — 1962. — V. 160, № 2. — P. 317—352.

50. *Кринский, В. И.* Распространение возбуждения в неоднородной среде (режимы, аналогичные фибрилляции сердца) / В. И. Кринский // *Биофизика.* — 1966. — Т. 11. — С. 676—683.

51. *Романовский, Ю. М.* Математическое моделирование в биофизике / Ю. М. Романовский, Н. В. Степанова, Д. С. Чернавский. — М., 1975. — 304 с.

52. *Kohl, P.* Mechanoelectric feedback in cardiac cells / P. Kohl, F. Sachs // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences.* — 2001. — V. 359, № 1783. — P. 1173—1185.

53. Nash, M. P. Electromechanical model of excitable tissue to study reentrant cardiac arrhythmias / M. P. Nash, A. V. Panfilov // *Prog. Biophys. Mol. Biol.* — 2004. — V. 85, № 2/3. — P. 501—522.
54. Клочков, Б. Н. Автоволновые процессы в кровеносных сосудах мышечного типа / Б. Н. Клочков // Автоволновые процессы в системах с диффузией. — Горький : ИПФ АН СССР, 1981. — С. 233—242.
55. Клочков, Б. Н. Нестационарные течения жидкости в трубках из вязкоупругого активного материала / Б. Н. Клочков, А. М. Рейман, Ю. А. Степанянц // *Изв. АН СССР. Механика жидкости и газа.* — 1985. — № 3. — С. 94—102.
56. Клочков, Б. Н. О моджах течения жидкости в микрососудах // Коллективная динамика возмущений и структурообразование в биологических тканях. — Горький : ИПФ АН СССР, 1988. — С. 156—164.
57. Клочков, Б. Н. Волновые процессы в активных средах, насыщенных жидкостью : дис. ... д. ф.-м. н. / Борис Николаевич Клочков. — Н. Новгород, 2008.
58. Lane, D. C. Analysis of wave phenomena in a morphogenetic mechanochemical model and an application to post-fertilization waves on eggs / D. C. Lane, J. D. Murray, V. S. Manoranjan // *Mathematical Medicine and Biology.* — 1987. — V. 4, № 4. — P. 309—331.
59. Романовский, Ю. М. Математическая теория подвижности протоплазмы / Ю. М. Романовский, Е. Б. Черняева, В. Г. Колинько, Н. П. Хорс // Автоволновые процессы в системах с диффузией. — Горький : ИПФ АН СССР, 1981. — С. 202—219.
60. Романовский, Ю. М. Физические основы клеточного движения. Механизмы самоорганизации амёбодной подвижности / Ю. М. Романовский, В. А. Теплов // *Успехи физических наук.* — 1995. — Т. 165, № 5. — С. 555—578.
61. Teplov, V. A. Auto-oscillatory processes and feedback mechanisms in *Physarum plasmodium* motility / V. A. Teplov, Y. M. Romanovsky, D. A. Pavlov, W. Alt // *Dynamics of cell and tissue motion.* — Birkhäuser, 1997. — P. 83—92.
62. Волькенштейн, М. В. Общая биофизика / М. В. Волькенштейн. — М. : Наука, 1978. — 592 с.
63. Регирер, С. А. Лекции по биологической механике (Т. 1). — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 144 с.
64. Blake, J. R. A model of ovum transport / J. R. Blake, P. G. Vann, H. Winet // *Journal of Theoretical Biology.* — 1983. — V. 102, № 1. — P. 145—166.
65. Srivastava, L. M. Peristaltic transport of a non-Newtonian fluid: applications to the vas deferens and small intestine / L. M. Srivastava, V. P. Srivastava // *Ann. Biomed. Eng.* — 1985. — V. 13, № 2. — P. 137—153.
66. Pandey, S. K. Peristaltic transport of multilayered power-law fluids with distinct viscosities : A mathematical model for intestinal flows / S. K. Pandey, M. K. Chaube, D. Tripathi // *Journal of Theoretical Biology.* — 2011. — V. 278, № 1. — P. 11—19.
67. Dario, P. Robot Pills: Scientific American [Online] / P. Dario, A. Menciassi. — Mode of access: URL: <http://www.scientificamerican.com/article.cfm?id=robot-pills>.
68. Mancia, G. Guidelines for the Management of Arterial Hypertension / G. Mancia et al. // *Journal of Hypertension.* — 2007. — V. 25, № 6. — P. 1105—1187.
69. Moens, A. I. Die Pulscurve / A. I. Moens // *EJ. Brill. Verlag.* — 1878. — P. 87—95.
70. Schwizer, W. Non-invasive investigation of gastrointestinal functions with magnetic resonance imaging: towards an "ideal" investigation of gastrointestinal function / W. Schwizer // *Gut.* — 2003. — V. 52, № 90004. — P. 34iv—39.
71. Yomosa, S. Solitary Waves in Large Blood Vessels / S. Yomosa // *Journal of the Physics Society Japan.* — 1987. — V. 56, № 2. — P. 506—520.
72. Paquerot, J.-F. Dynamics of nonlinear blood pressure waves in large arteries / J.-F. Paquerot, M. Remoissenet // *Physics Letters A.* — 1994. — V. 194, № 1/2. — P. 77—82.
73. Волобуев, А. Н. Течение жидкости в трубках с эластичными стенками / А. Н. Волобуев // *Успехи физических наук.* — 1995. — Т. 165, № 2. — С. 177—186.

74. Волобуев, А. Н. Солитонная природа пульсовой волны / А. Н. Волобуев, В. А. Неганов, В. Ю. Болочагин // *Вестник новых медицинских технологий.* — 2000. — № 2. — С. 42—45.

75. Кудряшов, Н. А. Нелинейные волны при течении жидкости в вязкоэластичной трубке / Н. А. Кудряшов, И. Л. Чернявский // *Изв. РАН. Механика жидкости и газа.* — 2006. — № 1. — С. 54—67.

76. Russell, J. S. Report on waves: made to the meetings of the British Association in 1842-43 / J. S. Russell. — London : R.&J. E. Taylor, 1845. — 136 p.

77. Russell, J. S. Experimental researches into the laws of certain hydrodynamical phenomena that accompany the motion of floating bodies, and have not previously been reduced into conformity with the known laws of the resistance of fluids / J. S. Russell // *Transactions of the Royal Society of Edinburgh.* — 1839. — V. 14. — P. 47—109.

78. Rashev, P. Z. Microprocessor-controlled colonic peristalsis: dynamic parametric modeling in dogs / P. Z. Rashev, M. Amaris, K. L. Bowes, M. P. Mintchev // *Dig. Dis. Sci.* — 2002. — V. 47, № 5. — P. 1034—1048.

79. Sevcencu, C. A review of electrical stimulation to treat motility dysfunctions in the digestive tract: effects and stimulation patterns / C. Sevcencu // *Neuromodulation.* — 2007. — V. 10, № 2. — P. 85—99.