Доклады Академии наук СССР
1971. Том 198, № 5

БИОФИЗИКА

Член-корреспондент АН СССР В. Г. ЛЕВИЧ, Н. Г. МАЗУР, В. С. МАРКИН

БЛОКИРОВАНИЕ ИМПУЛЬСА НЕОДНОРОДНОСТЬЮ В ЭЛЕКТРОХИМИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ НЕРВА

В последнее время появились работы ([1]), посвященные аналитическому изучению проведения нервного импульса по неоднородному волокну в модели с включенными источниками тока ([2]). Аналогичную задачу интересно рассмотреть и для различных физических моделей нервного волокна и, в частности, для модели Лилли — Бонхеффера ([3–5]), учитывая конкретные физико-химические характеристики. Модель Лилли представляет собой железную проволоку, находящуюся в трубке с крепкой азотной кислотой. В этой модели было изучено проведение импульса по гладкому ([6]) и миелинизированному ([7]) волокну. Ниже исследуется движение импульса активации в неоднородной модели Лилли и результаты сравниваются с экспериментальными данными ([8]).

1. Скачкообразная неоднородность

Состояние системы описывается потенциалом $\varphi(x, t)$, долей свободной от пассивирующей пленки окисла поверхности $\alpha(x, t)$ и концентрацией $c(x, t)$ одного из продуктов реакции — азотистой кислоты. В данной задаче можно пренебречь изменением последней величины и положить $c(x, t) = c_0 = \text{const}$, поскольку изменение $c(x, t)$ сказывается лишь в идущей далеко позади хвостовой зоне (в процессе репассивации).

Изменение потенциала и доли активной поверхности определяется уравнениями

$$\frac{\partial^2\varphi}{\partial x^2} + R(j_{\text{ж}} + j_{\text{пл}} + j_{\text{к}}) = 0, \tag{1}$$

$$\frac{\partial\alpha}{\partial t} + \frac{1}{Q} j_{\text{пл}} = 0, \tag{2}$$

где $R = R_1 = \rho\sigma_1 / S_1$ при $x < 0$ и $R = R_2 = \rho\sigma_2 / S$ при $x > 0$. Буквами $\sigma_{1,2}$ и $S_{1,2}$ обозначены, соответственно, периметр сечения проволоки и площадь сечения электролита в трубке. Иными словами, предполагается, что неоднородность локализована в точке $x = 0$.

Выражения для эквивалентных токов процессов активного растворения железа, разрушения и образования пассивирующей пленки и восстановления азотной кислоты до азотистой имеют вид (в линейной аппроксимации)

$$j_{\text{ж}} = A(\varphi_1 - \varphi)\alpha;$$

$$j_{\text{пл}} = A \cdot \begin{cases} (\varphi_* - \varphi)(1 - \alpha) & \text{при } \varphi > \varphi_*, \\ (\varphi_* - \varphi)\alpha & \text{при } \varphi < \varphi_*; \end{cases} \tag{3}$$

$$j_{\text{к}} = \begin{cases} 0 & \text{при } \varphi = 0, \\ -Jc_0 & \text{при } \varphi > 0. \end{cases}$$

Пороговый потенциал φ_* характеризуется тем, что при $\varphi > \varphi_*$ происходит разрушение пленки, а при $\varphi < \varphi_*$ — ее образование.

Цель задачи — выяснение условий, при которых импульс активации блокируется неоднородностью. На этот вопрос можно ответить, исследуя стационарные состояния системы.

Из условия $\partial\alpha/\partial t = 0$, с учетом (2) и (3), легко получается общий вид стационарного решения: либо $\alpha = 0$ и $\varphi < \varphi_*$, либо $\alpha = 1$ и $\varphi > \varphi_*$. Будем для определенности рассматривать импульс, приходящий слева. В соответствии с условием $c(x, t) = c_0$ (отсутствие репассивации) он представляет собой просто волну активации. Ясно, что из такого импульса могут развиваться при $t \to \infty$ стационарные состояния двух типов: либо $\alpha \equiv 1$, что соответствует проходу импульса, либо

$$\alpha = \begin{cases} 1 & \text{при } x < l, \\ 0 & \text{при } x > l, \end{cases} \tag{4}$$

что отвечает блокированию (остановка фронта импульса в точке $x = l$).

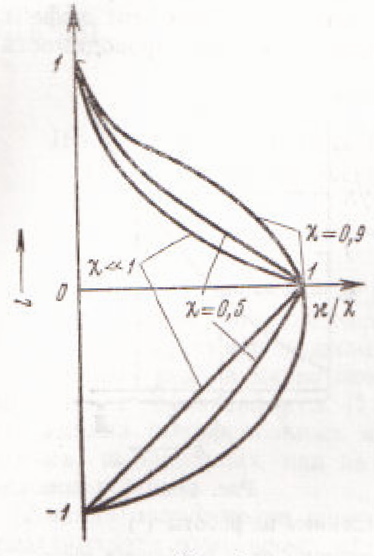

Рис. 1

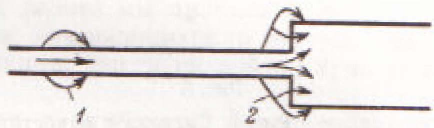

Рис. 2

Рис. 1. Зависимость $l(\varkappa)$ для некоторых значений параметра χ. Для удобства при $l > 0$ и $l < 0$ выбраны разные (характерные для каждой области) единицы измерения длины

Рис. 2. Локальные токи в импульсе активации. *1* — фронт импульса далеко от стыка, *2* — фронт импульса в районе стыка

Метод решения задачи состоит в следующем. Если подставить α в виде (4) в уравнение (1), то получится линейное уравнение с кусочно-постоянными коэффициентами. Кроме условия ограниченности φ и непрерывности вместе с первой производной, выделяющего определенное решение этого уравнения при любом l, имеется еще условие $\varphi(l) = \varphi_*$. Это «лишнее» условие определяет l в зависимости от параметров задачи. Соответствующие формулы довольно громоздки, поэтому указанную зависимость удобно выразить графически. На рис. 1 показан график l как функции геометрического параметра $\varkappa = \sigma_1 S_1/\sigma_2 S_2$ при нескольких значениях параметра рефрактерности $\chi = 2A\varphi_* Jc_0/[A(\varphi_1 - \varphi_*) - Jc_0]^2$, который в реальных условиях гораздо меньше единицы. Для наглядности можно считать, что трубка с кислотой много толще проволоки, так что $S_1/S_2 \approx 1$. Тогда $\varkappa$ будет просто отношением диаметра проволоки левее неоднородности к ее диаметру правее неоднородности.

Из рис. 1 видно, что при $\varkappa > \chi$ точки $l(\varkappa)$ не существует, т. е. импульс минует неоднородность. Наоборот, при $\varkappa < \chi$, т. е. когда правая часть проволоки в достаточное число раз толще левой, существуют два значения $l(\varkappa): l_- < 0$ и $l_+ > 0$. Можно показать, что импульс останавливается в l_-, не доходя до стыка тонкой и толстой проволок. Это связано с тем, что стационарное состояние с $l = l_-$ устойчиво, а с $l = l_+$ — неустойчиво.

Физически блокирование импульса объясняется тем, что по мере его приближения к неоднородности подпороговая зона наползает на более толстую проволоку и потребление тока в ней растет, так как он вынужден распределяться по большей площади. В то же время зона активации, находящаяся на тонкой проволоке, генерирует неизменный активирующий ток (рис. 2). При достаточной разнице в диаметрах активирующего тока может не хватать и импульс остановится.

2. Неоднородность с электрохимически инертным промежутком

В реальных условиях параметр χ имеет порядок величины 10^{-4}. Поэтому блокирование будет наблюдаться, если одна из половин проволоки в десятки тысяч раз толще другой, т. е. в реальных условиях этот эффект обнаружить практически нельзя. Однако односторонняя проводимость

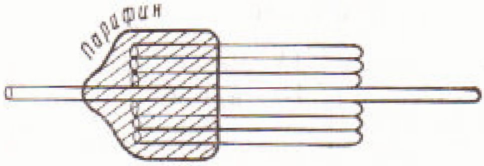

Рис. 3

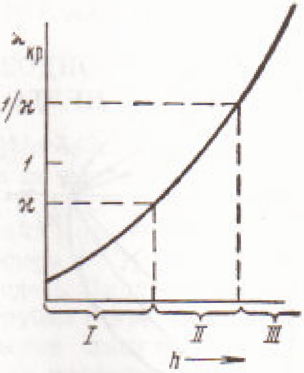

Рис. 4

Рис. 3. Система с односторонним проведением из работы ([8])

Рис. 4. Зависимость критического отношения толщин от h и области двух- и односторонней проводимости и отсутствия проводимости

наблюдается в несколько модифицированной системе, а именно, если место стыка покрыть изолятором. На рис. 3 изображена модель синапса из работы ([8]), представляющая собой длинную проволоку, к которой прикреплен пучок из нескольких коротких проволок. Один конец пучка залит парафином. Для теоретического расчета такой модели применимы рассуждения предыдущего пункта с той лишь разницей, что в промежутке $(0, h)$ следует положить $j_{ж} + j_{пл} + j_{к} = 0$. Этот промежуток соответствует части проволоки, залитой парафином. В результате расчета получаются кривые $l(\varkappa)$, аналогичные кривым рис. 1. Однако теперь максимальное значение $\varkappa$ при котором еще возможно блокирование, зависит от h:

$$\varkappa_{кр} = \chi(1 + h\sqrt{R_1 A})^2. \tag{5}$$

Из этой формулы видно, что блокирующее действие неоднородности быстро усиливается с удлинением инертного промежутка. Так как для обычно применяемых проволок характерная длина $(R_1 A)^{-1/2}$ есть величина порядка 0,1 см, то при наличии инертного участка длиной в несколько сантиметров получаются значения $\varkappa_{кр}$, ненамного меньшие единицы. Поэтому в системе, показанной на рис. 3, наблюдается блокирование импульса, идущего слева, уже при небольшом количестве проволок в пучке.

С помощью графика зависимости (5), приведенного на рис. 4, легко построить области значений h, отвечающие двухсторонней (область I) и односторонней (область II) проводимости, а также отсутствию проводимости (область III). Для этого достаточно учесть, что для импульса, приходящего справа, величина $\varkappa$ заменяется на $1/\varkappa$.

Институт электрохимии Академии наук СССР
Москва

Поступило
4 II 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

[1] В. С. Маркин, В. Ф. Пастушенко, Биофизика, 14, 316, 517 (1969). [2] В. С. Маркин, Ю. А. Чизмаджев, Биофизика, 12, 900 (1967). [3] R. S. Lillie, Biol. Rev. Cambr. Phil. Soc., 11, 181 (1936). [4] К. Бонхеффер, Тр. IV совещ. по электрохимии, Изд. АН СССР, 1959, стр. 579. [5] Г. И. Баренблатт, В. М. Ентов, Р. Л. Салганик, ПММ, 29, 977 (1965). [6] В. Г. Левич, Н. Г. Мазур, В. С. Маркин, ДАН, 198, № 4 (1971). [7] В. Г. Левич, Н. Г. Мазур, В. С. Маркин, ДАН, 195, 206 (1970). [8] K. Yamagiwa, Japan. Med. J., 2, 38 (1949).