

УДК 577.37

БИОФИЗИКА

В. Ф. ПАСТУШЕНКО, Ю. А. ЧИЗМАДЖЕВ

СТАЦИОНАРНЫЕ СОСТОЯНИЯ ВОЗБУДИМОЙ СРЕДЫ КОНЕЧНЫХ РАЗМЕРОВ

(Представлено академиком А. Н. Фрумкиным 5 IV 1973)

Исследование однородных режимов возбуждения неограниченных нейронных сетей позволило установить, при каких условиях в таких системах существуют нетривиальные решения, соответствующие определенному уровню активности ^(1, 2). Представляет интерес выяснить, как влияют на «критерий возбудимости» конечные размеры среды. Такая постановка задачи интересна не только для нейронных сетей, но и как некоторый подход к решению вопроса о критической массе при фибрилляции сердечной мышцы, поскольку формально свойства нейрона и синцитиальных клеток как возбудимых элементов близки.

П о с т а н о в к а з а д а ч и. Рассмотрим одномерную возбудимую среду, занимающую на оси x область от 0 до $2l$. Плотность связей между клетками, расстояние между которыми равно ξ , зададим функцией $K(\xi)$:

$$K(\xi) = N\beta e^{-\beta\xi}, \quad (1)$$

где $2N$ — полное число связей одной клетки в бесконечной среде, β^{-1} — характерная длина связи.

В результате клетки среды в стационарном режиме получают ток I , равный:

$$I(x) = NQ \int_0^{2l} a(x') e^{-\beta|x-x'|} \beta dx'. \quad (2)$$

Здесь Q — полный заряд, протекающий через контакт за один акт срабатывания; $a(x)$ — высота «столика» распределения клеток по возрасту* в точке x . Чтобы уравнение относительно этой величины имело более простой вид, упростим свойства отдельного нейрона, а именно: будем считать, что время активности клетки и время ее рефрактерности совпадают и равны T . Порог возбуждения φ будем считать постоянным при $\tau > T$. Кроме того, введем кусочно-постоянную память клетки таким образом, что электрическое воздействие «запоминается» жестко на время θ , после чего мгновенно «забывается». Если за время, равное памяти, клетка успевает получить заряд больше порогового, то она возбуждается в возрасте $T + \varphi / I$.

В такой записи емкость мембраны клетки полагается равной единице.

Таким образом, получим, что в стационарном режиме «столик» распределения клеток по возрастам имеет высоту

$$a(x) = \left[T + \frac{\varphi}{I(x)} \right]^{-1} \eta(I\theta - \varphi_*), \quad (3)$$

где

$$\eta(u) = \begin{cases} 0, & u < 0 \\ 1, & u > 0. \end{cases}$$

Нашей задачей является совместное решение уравнений (2) и (3). В част-

* Возраст — время, прошедшее с момента последнего возбуждения.

ности, интересно выяснить условия, при которых нет иных решений, кроме тривиальных $a = 0, I = 0$.

Решение. Подставляя (3) в (2), имеем интегральное уравнение для

$$j(z) = TI(z/\beta) / \varphi, \quad z = \beta x;$$

$$j(z) = \kappa \int_0^{2\lambda} e^{-|z-z'|} \eta [j(z') - j_*] \left[1 + \frac{1}{j(z')} \right]^{-1} dz', \quad (4)$$

где $2\kappa = 2NQ / \varphi$, — аналог фактора безопасности, $\lambda = \beta l$, $j_* = T / \theta$.

Дважды дифференцируя (4) по z , получим дифференциальное уравнение

$$\frac{d^2 j}{dz^2} = j - \frac{2\kappa j}{j+1} \eta (j - j_*) \equiv f(j). \quad (5)$$

Дополнительные условия к нему можно также получить из (4). Они имеют вид

$$\left. \frac{dj}{dz} \right|_{z=0} = j(0), \quad (6)$$

$$\left. \frac{dj}{dz} \right|_{z=\lambda} = 0. \quad (7)$$

Последнее условие является следствием симметрии задачи относительно точки $z = \lambda$.

Как известно, уравнения второго порядка вида (5) решаются в квадратурах. Мы не будем, однако, приводить здесь такое решение, поскольку получаемые при этом формулы не очень наглядны. Вместо этого получим

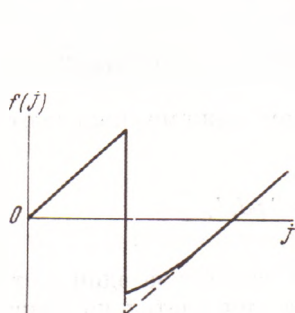


Рис. 1

Рис. 1. Правая часть уравнения (5) (сплошная линия) и ее аппроксимация (штриховая линия)

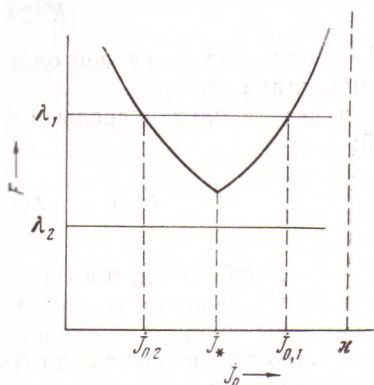


Рис. 2

Рис. 2. Графическая иллюстрация отыскания тока на краю среды. Решения получаются из пересечений кривой $F(j_0)$ и горизонтальной прямой с ординатой λ . При $\lambda > F(j_*)$ имеется два решения, λ_1 ; при $\lambda < F(j_*)$ — ни одного, λ_2

приближенное решение, основанное на аппроксимации правой части (5) более удобной кусочно-линейной функцией, как показано на рис. 1 пунктиром. Точность такой аппроксимации тем выше, чем большие значения принимает параметр j_* .

Итак, рассмотрим уравнение

$$\frac{d^2 j}{dz^2} = j - 2\kappa \eta (j - j_*). \quad (8)$$

Интегрируя его, с учетом условия (6) получим

$$\frac{dj}{dz} = \sqrt{j^2 - 4\kappa [(j - j_*) \eta (j_* - j_0) \eta (j - j_*) + (j - j_0) \eta (j_0 - j_*)]}. \quad (9)$$

Комбинируя (7) и (9), находим связь между значениями $j(\lambda) \equiv j_\lambda$ и $j(0) \equiv j_0$:

$$j_\lambda = 2\kappa - 2\sqrt{\kappa^2 - \kappa[j_*\eta(j_* - j_0) + j_0\eta(j_0 - j_*)]}. \quad (10)$$

Интегрируя (9) в пределах от 0 до λ_* с учетом (10) получим уравнение для неизвестного параметра j_0

$$\lambda = F(j_0) \equiv \begin{cases} \ln \frac{j_*}{j_0} - \frac{1}{2} \ln \left(1 - \frac{j_*}{\kappa}\right), & j_0 < j_* \\ -\frac{1}{2} \ln \left(1 - \frac{j_0}{\kappa}\right), & j_0 > j_* \end{cases} \quad (11)$$

На рис. 2 показана правая часть (11) в зависимости от j_0 . Как следует из этого рисунка, решения существуют только при достаточно больших значениях $\lambda > \kappa_*$, причем решений два.

Аналогичная ситуация имеет место обычно в задачах о тепловом взрыве (3), хотя и с некоторым отличием: так, в тепловом взрыве решения исчезают в максимуме F , а не в минимуме, как в данном случае. Соответственно в тепловом взрыве критический размер является максимальным, а

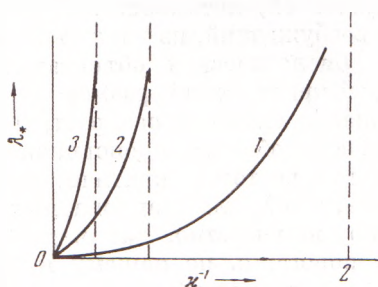


Рис. 3

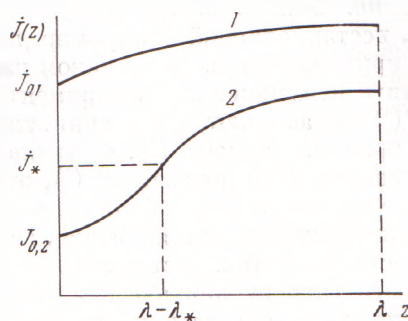


Рис. 4

Рис. 3. Зависимость критического размера среды от параметра κ^{-1} , пропорционально порогу. Значения j_* на кривых возрастают вместе с номером кривой, начиная с $j_* = 0$. Пунктиром показаны вертикальные асимптоты

Рис. 4. Изменение тока вдоль среды. 1 — устойчивое решение, 2 — неустойчивое решение

не минимальным, как здесь. Можно думать, что левая ветвь кривой на рис. 2 соответствует неустойчивому решению. Критическое значение λ_* , как следует из (11), определяется соотношением

$$\lambda_* = -\frac{1}{2} \ln \left(1 - \frac{j_*}{\kappa}\right). \quad (12)$$

При малых значениях параметра $j_* \ll 1$ формула (12) неприменима. В этом предельном случае существует другое выражение для λ_* :

$$\lambda_* = \frac{1}{\sqrt{2\kappa - 1}} \left(\frac{\pi}{2} - \arcsin \sqrt{1 - \frac{1}{2\kappa}} \right). \quad (13)$$

Зависимость $\lambda_*(\kappa)$ изображена на рис. 3 по (12) и (13) при различных значениях параметра j_* . Как видно из этого рисунка, минимально допустимое κ , при котором $\lambda_* \rightarrow \infty$, увеличивается по мере роста j_* . При этом характерно, что с увеличением порога нейрона ϕ критический размер сети увеличивается.

Что касается зависимости решения от координаты, то из уравнения (9) нетрудно получить соответствующие выражения

$$j = \kappa(2 - e^{-z}) + (j_0 - \kappa)e^z, \quad j_0 > j_*, \text{ а при } j_0 < j_*,$$

$$j = \begin{cases} j_* e^z, & z < \lambda - \lambda_*, \\ 2\kappa - \kappa e^{-z+\lambda-\lambda_*} + (j_* - \kappa)e^{z-\lambda+\lambda_*}, & z > \lambda - \lambda_*. \end{cases} \quad (14)$$

Два решения, описываемые (14), показаны на рис. 4. Кривая 7 соответствует такому режиму, когда вся среда возбуждена, причем уровень возбуждения понижается к ее краям. При уменьшении размера среды λ понижается в средней плоскости и активность на границе j_0 , пока j_0 не обратится в j_* . Кривая 2 соответствует другому режиму возбуждения среды. Здесь активна только средняя часть среды, а в окрестности границ клетки не возбуждены. При изменении λ средняя часть кривой 2, где $j > j_*$, остается неизменной. Меняются только ее краевые ветви, где $j < j_*$. По мере уменьшения λ области $(\lambda - \lambda_*)$ сжимаются и при $\lambda = \lambda_*$, когда $j_0 = j_*$, решения (1) и (2) сливаются. При $\lambda < \lambda_*$ стационарных решений в системе нет. Естественным образом возникает вопрос о характере электрической активности среды при $\lambda < \lambda_*$. Строго говоря, из приведенного выше анализа вытекает только то, что при $\lambda < \lambda_*$ в системе нет стационарных режимов возбуждения. Однако вполне допустима возможность существования при $\lambda < \lambda_*$ нестационарной (например, периодической) активности. Существует ли критический размер в таком классе возбуждений, из нашего анализа выяснить невозможно. Эксперименты на биологических объектах и на ЭВМ ⁽⁴⁾ показывают, что в синцитии такой критический размер существует, причем, согласно ⁽⁵⁾, он пропорционален скорости распространения возбуждения. Как показано в ⁽⁶⁾, эта скорость обратно пропорциональна корню квадратному из порога ϕ , в силу чего с ростом ϕ критический размер должен уменьшаться. Выше отмечалось, что λ_* для стационарных возбуждений, напротив, растет с ϕ . До сих пор не известно, как в действительности зависит критическая масса от порога, и, по нашему мнению, решение этого вопроса приблизило бы нас к пониманию механизма протекания фибрилляции сердечной мышцы.

Институт электрохимии
Академии наук СССР
Москва

Поступило
22 III 1973

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. И. Розоноэр, Автоматика и телемеханика, №№ 5—7 (1969). ² В. Л. Дунин-Барковский, Биофизика, 16, 700 (1971). ³ Д. А. Франк-Каменецкий, Диффузия и теплопередача в химической кинетике, «Наука», 1968. ⁴ G. K. Moe, W. C. Rheinboldt, T. A. Abildskov, Am. Heart J., 67, 200 (1964). ⁵ В. И. Кринский, Проблемы кибернетики, 20, 71 (1968). ⁶ В. С. Маркин, Ю. А. Чизмаджев, Биофизика, 12, 900 (1967).