

2. Гладкий В.С., Гавлиевский С.Л. Численные методы анализа процессов маршрутизации на сетях ЭВМ // Программирование. 1986. № 3. С. 78-87.

3. Гавлиевский С.Л. О некоторых методах маршрутизации на сетях связи // Техника средств связи. Сер. ВТСС. 1985. С. 55-60.

4. Кемени Д., Снелл Д. Конечные цепи Маркова. М.: Наука, 1970. 272 с.

5. Гладкий В.С. Об одном децентрализованном методе маршрутизации на ячеистых сетях связи // Девятая Всесоюзная школа - семинар по вычислительным сетям: Тезисы докладов. Ч. 3. М., 1984. С.25-30.

УДК 577.352.4+611-018.83-019.577.25

А.Н. Волобуев, А.У. Бахито, Е.Л. Овчинникова,
Л.А. Труфанов

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ИМПУЛЬСОВ В БИОЛОГИЧЕСКИХ УПРАВЛЯЮЩИХ СИСТЕМАХ

(г. Куйбышев)

Передача электрических импульсов (потенциалов действия) в информационно-управляющих нейросистемах можно рассматривать как движение уединенных волн-солитонов по нервным волокнам. До настоящего времени математическое моделирование таких волн осуществляется с помощью модели Ходжкина-Хаксли /5/. Основной недостаток этой модели заключается в том, что в ее основе лежит линейное дифференциальное "телеграфное" уравнение /1/, из которого, строго говоря, нельзя получить решение в виде устойчивой уединенной волны. Кроме того, в этой модели совершенно не учитывается индуктивность мембраны нервных волокон, которая в соответствии с данными Коула и Бейкера /3/ довольно значительна.

Возникающая ЭДС самоиндукции препятствует изменению ионных токов через белковые каналы нейромембраны. Будем считать /5/, что плотность прохождения i -го тока через мембрану нервного волокна, создаваемого соответствующим видом ионов, будет

$$i_i = g_i (\varphi - \varphi_i),$$

(1)

где g_i - проводимость единицы площади мембраны для i -го сорта ионов, φ_i - равновесный нернстовский потенциал, отсчитываемый (как и другие) от потенциала вне волокна.

Общая плотность проходящего через мембрану тока складывается из емкостного тока смещения и ионных токов:

$$j_m = C_m \frac{\partial \varphi}{\partial t} + \sum g_i (\varphi - \varphi_i) \quad (2)$$

где C_m - емкость единицы площади мембраны.

Изменение каждого из ионных токов через мембрану в процессе распространения потенциала действия препятствует ЭДС самоиндукции

$$-L_i \frac{\partial I_i}{\partial t} = -L_i S_i \frac{\partial j_i}{\partial t} = \varphi - \varphi_0 \quad (3)$$

где L_i - индуктивность единичного i -го канала, I_i - ток, проходящий через этот канал, S_i - площадь участка мембраны, приходящегося на один канал, φ_0 - потенциал покоя.

Используя выражения (1) и (3), можно получить для проводимости мембраны соотношение

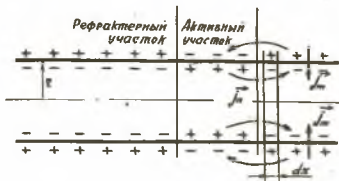
$$g_i = - \frac{\varphi - \varphi_0}{L_i S_i \frac{\partial \varphi}{\partial t}} - (\varphi - \varphi_i) \frac{\partial g_i / \partial \varphi}{\partial \varphi / \partial t} \quad (4)$$

Подставляя выражение (4) в формулу (2) и учитывая, что $C_i = C_m S_i$ - емкость участка мембраны, приходящегося на один канал, обозначая $\omega_i^2 = 1 / (L_i C_i)$, получим

$$\frac{j_m}{C_m} \frac{\partial \varphi}{\partial t} = \left(\frac{\partial \varphi}{\partial t} \right)^2 - (\varphi - \varphi_0) \sum (\varphi - \varphi_i) \omega_i^2 - \frac{1}{C_m} \sum (\varphi - \varphi_i) \frac{\partial g_i}{\partial t} \quad (5)$$

Для нахождения зависимости плотности мембранного тока j_m от потенциала φ рассмотрим участок нервного волокна длиной dx и радиусом r (рис. 1). Согласно закону Ома, плотность продольного тока $j_a = r_a E = -r_a \frac{\partial \varphi}{\partial x}$, где r_a - удельная электропроводность аксоплазмы, E - напряженность электрического поля в нервном волокне. Тогда изменение продольного тока

$$dj_a = -r_a \frac{\partial^2 \varphi}{\partial x^2} dx \quad (6)$$



Р и с. I. Зависимость продольного тока от тока, проходящего через мембрану

В соответствии с законом Ома продольный ток $I_a = (\gamma - \gamma_0) I_a S / \ell$, где ℓ - длина участка волокна, S - его площадь поперечного сечения. По закону электромагнитной индукции

$$-L \frac{\partial I_a}{\partial t} = \gamma - \gamma_0 = -\gamma_0 S \frac{L}{\ell} \frac{\partial \gamma}{\partial t} = -\gamma_0 S L_1 \frac{\partial \gamma}{\partial t}, \quad (7)$$

где $L_1 = L / \ell$ - индуктивность единицы длины волокна. Тогда, исходя из формул (6) и (7), имеем

$$d j_a = \frac{\gamma - \gamma_0}{S L_1 \partial \gamma / \partial t} \frac{\partial^2 \gamma}{\partial x^2} dx. \quad (8)$$

Уменьшение продольного тока определяется током через мембрану (см. рис. I). С учетом противоположного направления мембранного тока по отношению к циркуляции продольного тока имеем

$$-d j_a = -2\pi z j_m / S dx. \quad (9)$$

Приравнивая выражения (8) и (9), получим

$$j_m = \frac{\gamma - \gamma_0}{2\pi z L_1 \partial \gamma / \partial t} \frac{\partial^2 \gamma}{\partial x^2}. \quad (10)$$

Подставляя значение плотности тока через мембрану (10) в уравнение (5), найдем

$$v^2(y-y_0) \frac{\partial^2 y}{\partial x^2} = \left(\frac{\partial y}{\partial t}\right)^2 - (y-y_0) \sum (y-y_i) \omega_i^2 - \sum \frac{(y-y_i)^2}{C_m} \frac{\partial j_i}{\partial t}. \quad (II)$$

При выводе уравнения (II) принято, что емкость единицы длины волокна $C_1 = 2\pi r C_m$, коэффициент в левой части уравнения $v^2 = 1/(L_1 C_1)$ и имеет размерность квадрата скорости.

При приближении y к y_0 существенную роль в уравнении (II) начинает играть последний член. Из уравнения (I) следует, что

$j_i = j_i / (y - y_i)$, а скорость изменения проводимости

$$\frac{\partial j_i}{\partial t} = \frac{j_i}{y - y_i} \frac{\partial j_i}{\partial t} - \frac{j_i}{(y - y_i)^2} \frac{\partial y}{\partial t}.$$

Вблизи равновесного потенциала покоя y_0 скорость изменения мембранных токов равна нулю, т.е.

$$\frac{\partial j_i}{\partial t} = - \frac{j_i}{(y - y_i)^2} \frac{\partial y}{\partial t}. \quad (I2)$$

Подставляя выражение (I2) в формулу (II), получаем

$$v^2(y-y_0) \frac{\partial^2 y}{\partial x^2} = \frac{\partial y}{\partial t} \left(\frac{\partial y}{\partial t} + \frac{1}{C_m} \sum j_i \right) - (y-y_0) \sum (y-y_i) \omega_i^2. \quad (I3)$$

Неравенство $\sum j_i$ нулю при $y = y_0$ характеризует начало гиперполяризации. В начале гиперполяризации суммарный ток зависит не от наличия разности потенциалов, а только от концентрационных градиентов ионов на мембране; в этот момент времени $y = y_0$ и

$$\frac{\partial y}{\partial t} = -1/C_m \sum j_i.$$

Для того чтобы проанализировать возможные решения уравнения (I3), рассмотрим упрощенное уравнение. Так как потенциал покоя близок к нернстовскому для ионов калия, то примем $y_0 = y_i$ и $i = I$. Кроме того, предположим, что процесс гиперполяризации отсутствует, т.е. при $y = y_0$ значение $\sum j_i = 0$. В этом случае получим уравнение (I3) в виде

$$v^2(y-y_0) \frac{\partial^2 y}{\partial x^2} = \left(\frac{\partial y}{\partial t}\right)^2 - (y-y_0)^2 \omega_i^2. \quad (I4)$$

Решением уравнения (I4), полученным, как и решение "телеграфного" уравнения, методом разделения переменных Фурье, является затухающая волна

$$y = y_0 + y_{max} \exp(-\alpha vt) \sin(\beta x + \theta),$$

где α - величина, обратная постоянной длине нервного волокна, $\beta = \sqrt{\kappa^2 - \alpha^2}$, $\kappa = \omega_1/v$ - волновое число, θ - начальная фаза, U_{max} - начальное значение амплитуды потенциала.

Однако в нервном волокне в основном реализуется другой класс решений - незатухающие солитонные решения вида

$$U = U_0 + U_{max} \exp\left(-\frac{(\kappa(x-x_0) - \omega_1(t-t_0))^2}{2}\right), \quad (15)$$

где x_0 и t_0 - постоянные величины, характеризующие начало координатных осей x и t .

Можно отметить, что решением уравнения (14) является и обратная уединенная волна

$$U = U_0 + U_{max} \exp\left(-\frac{(\kappa(x-x_0) + \omega_1(t-t_0))^2}{2}\right),$$

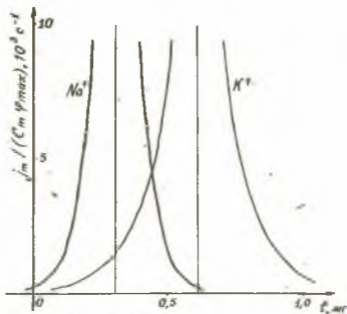
возникающая, например, при искусственной деполаризации центра длинного аксона.

Из решения (15) следует, что $v = \omega_1/\kappa$ является скоростью распространения нервного импульса, ω_1 - циклическая частота следования импульсов, определяемая рефрактерным периодом. Исходя из уравнения (4) при отсутствии гиперполяризации, т.е. без учета второго слагаемого в правой части, и решения (15), для одного типа ионов в любой точке при $x = x_0$ временная зависимость мембранной плотности тока имеет вид

$$j_1 = C_m U_{max} \frac{\exp(-(\omega_1(t-t_0))^2/2)}{t-t_0}, \quad (16)$$

где t_0 - время достижения максимального значения плотности тока этого типа ионов. Знак модуля связан с тем, что в уравнении (14) время квадратично, а в формуле (16), являющейся следствием решения этого уравнения - в первой степени.

На рис. 2 показан график плотности ионного тока, рассчитанной по формуле (16) при $\omega_1 = 4000 \text{ с}^{-1}$. Стремление плотности ионного тока к бесконечности вызвано пренебрежением вязким сопротивлением движению иона в канале. Подобный эффект всегда имеет место при расчетах, например, при расчетах вынужденных колебаний.



Р и с. 2. График плотности ионного тока

Рассчитаем величину индуктивности нервного волокна. Если скорость нервного импульса для аксона кальмара $v = 20$ м/с, а емкость единицы длины волокна $C_f = 0,157$ мкф/см [2], то из формулы $v^2 = 1/(L_f C_f)$ находим индуктивность единицы длины волокна $L_f = 0,039$ Гн/см, что соответствует для аксона диаметром $d = 1$ мм [3] индуктивности, приходящейся на единицу площади мембраны, $L_m = L_f / (\pi d) \approx 0,12$ Гн/см². Это значение практически равно полученному Коулом и Бейкером [3] $L_m \approx 0,1$ Гн/см².

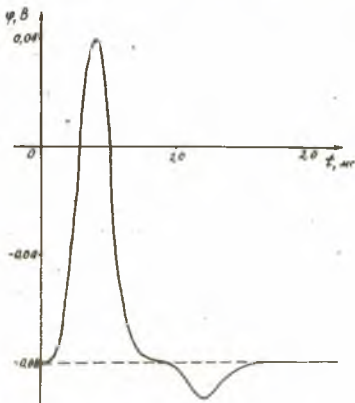
Вычислим также длину удлинённой волны λ электрического импульса. Из определения волнового числа $k = 2\pi/\lambda = \omega/v$ имеем $\lambda = 2\pi v/\omega$. Длина волны определяется минимальным значением частоты ω_c . Используя $\omega = 4000$ с⁻¹, имеем $\lambda \approx 3,14$ см, что соответствует данным [4].

Используя волновое уравнение

$$v^2 \frac{\partial^2 \psi}{\partial x^2} - \frac{\partial^2 \psi}{\partial t^2} = 0 \quad (17)$$

уравнение (13) запишем в виде

$$(y-y_0) \frac{\partial^2 y}{\partial t^2} = \left(\frac{\partial y}{\partial t} \right) \left(\frac{\partial y}{\partial t} + \frac{1}{C_m} \sum j_i \right) - (y-y_0) \sum (y-y_0) \omega_i^2. \quad (18)$$



Р и с. 3. График процесса гиперполяризации

На рис. 3 показано решение этого уравнения при следующих условиях: $\varphi_0 = -0,08$ В, $\sum \omega_i^2 = 5,7 \cdot 10^7$ см⁻², $\sum y_i \omega_i^2 / \sum \omega_i^2 = -0,08$ В, $\sum j_i / C_m = 2,8$ В/с. На графике виден процесс гиперполяризации с последующим стремлением потенциала к равновесному.

Предложенный механизм распространения потенциалов действия

в информационных биосистемах позволяет, с одной стороны, прогнозировать терапевтические эффекты различных воздействий, а с другой — достоверно моделировать процессы переноса электрических импульсов в механизмах биоуправления.

Библиографический список

1. Владимирев В.В., Рощупкин Д.И., Потапенко А.Я., Деев А.И. Биофизика. М.: Медицина. 1983. 272 с.
2. Волькенштейн М.В. Биофизика. М.: Наука, 1981. 576 с.
3. Медицинская биофизика. /Под ред. В.О.Самойлова. Л.: Воениздат. 1986. 480 с.
4. Стивенс Ч. Моэг. М.: Мир, 1984. С. 31-57.
5. *Hodgkin A., Huxley A. // J. Physiol, 1952, 117, p. 500-544.*

УДК 378:371.315.7

А.Д.Кочелев, Л.В.Туманова

ВОПРОСЫ МЕТОДИЧЕСКОЙ И СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ АВТОМАТИЗИРОВАННЫХ УЧЕБНЫХ КУРСОВ

(г. Москва)

Одним из важнейших принципов, лежащих в основе создания автоматизированных курсов (АУК), является обеспечение максимальной активности и свободы обучаемого в процессе ведения диалога. Опыт применения автоматизированных обучающих систем (АОС) показывает, что обучение в диалоге, при котором свобода обучаемого сведена к минимуму (обучаемый не имеет возможности по своей инициативе вернуться к пройденному материалу, запросить у ЭВМ помощь (подсказку, наводящие соображения), консультацию, задать ЭВМ встречный вопрос и т.д.), малоэффективно.

Важным частным средством повышения активности обучаемого является реализация в учебном курсе сочетания свободного (управляемого обучаемым) и программно-управляемого обучения, что дает возможность обучаемому, с одной стороны, выбрать собственную стратегию изучения