

$$\times \int_{R^2} \int \frac{\cos \left(\sqrt{(x_1 - x_1')^2 + (x_2 - x_2')^2} + x_3^2 \sqrt{b\omega^2 + a} \right)}{\sqrt{(x_1 - x_1')^2 + (x_2 - x_2')^2} + x_3^2} \times$$

$$\times \left[\int_0^\infty \frac{\rho J_0 \left(\rho \sqrt{(x_1')^2 + (x_2')^2} \right) d\rho}{2\pi \sqrt{\rho^2 - (b\omega^2 + a)} - c(i\omega + a)} \right] dx_1' dx_2'. \quad (13)$$

Фундаментальное решение уравнения (6) получается в результате применения к (13) обратного преобразования Фурье и использования равенства (7):

$$E_\Phi(\vec{x}, t) = e^{-\frac{\sigma c}{2\epsilon\epsilon_0} F_\omega^{-1} \{ \tilde{\epsilon}, (\vec{x}, \omega) \}}. \quad (14)$$

Конструкция решения позволяет исследовать влияние неоднородностей рассматриваемых мембран, которые отражены в решении интегралом по соответствующей поверхности, учитывающей геометрию мембраны. В дальнейшем это может привести к установлению связи между морфологической структурой и функциональными свойствами различных образований из нервных элементов. В частности, этот метод предполагается использовать при рассмотрении нейронных сетей и определять возможность синтеза нейронных сетей с заданными свойствами.

Анализ полученного решения и сравнение его с физиологическими данными позволят оценить значение пассивных свойств нервной ткани для наблюдаемых в ней электрических процессов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Амосов И. М. Моделирование мышления и психики. Киев, «Наукова думка», 1965. 304 с.
2. Физиология высшей нервной деятельности, ч. 1-я. М., «Наука», 1970. 632 с.
3. Зозуля Ю. И., Марченко С. Ф., Червов В. Г. Модель информационных процессов в нервной ткани.— В кн.: Модели структурно-функциональной организации биосистем. М., 1972, с. 157—162.
4. Либерман Е. А., Чайлахян Л. Н. Две основные концепции о природе биопотенциалов нервных и мышечных волокон.— В сб.: Тр. МОИП. Физико-химические основы биопотенциалов. Т. 9. М., «Наука», 1964, с. 55—73.
5. Владимиров В. С. Уравнения математической физики. М., «Наука», 1971, 512 с.
6. Мэтьюз Дж., Уоркер Р. Математические методы физики. М., Атомиздат, 1972. 399 с.

УДК 62.506.2

О. А. КОЛЕСНИКОВ, С. Ф. МАРЧЕНКО, инженеры

К МОДЕЛИРОВАНИЮ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ПОЛЯ В НЕРВНОЙ ТКАНИ. СООБЩЕНИЕ II

В работе [1] рассмотрены некоторые вопросы моделирования нервной ткани (НТ) и поставлена задача моделирования электрического поля в НТ на основании уравнений Максвелла.

В такой постановке задача решается в два этапа: ищется фундаментальное решение линейного дифференциального оператора

$$T = \left\{ \Delta - \mu\mu_0\varepsilon\varepsilon_0 \frac{\partial^2}{\partial t^2} - \mu\mu_0\sigma [S(\vec{x})] \right\}, \quad (1)$$

отражающего пассивные свойства изучаемой среды (НТ), и описываются специфические свойства НТ, которые моделируются введением в рассмотрение источников сторонних токов.

В предлагаемой работе сделана попытка построить такой вид моделей источников сторонних токов, который был бы удобен для исследования на данном уровне разрешения. Выбрана интегральная форма представления необходимых зависимостей, которая позволяет более наглядно рассматривать динамические свойства объекта, а также аппроксимировать сложные зависимости более простыми при использовании полученной модели для решения конкретных задач.

До сих пор наиболее точное описание экспериментальных данных электрохимических процессов в мембранах нервных волокон получается при использовании известной модели Ходжкина — Хаксли, построенной по результатам опытов на аксонах кальмара [2—5]:

$$I_m = C \frac{dV}{dt} + \bar{g}_{Na} m^3 h (V - V_{Na}) + \bar{g}_K n^4 (V - V_K) + g_l (V - V_l); \quad (2a)$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m (1 - m) - \beta_m m;$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h (1 - h) - \beta_h h; \quad (2b)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n (1 - n) - \beta_n n,$$

где V — мембранная разность потенциалов;
 V_{Na} , V_K , V_l — равновесные разности потенциалов для ионов, участвующих в образовании мембранного тока;
 \bar{g}_{Na} , \bar{g}_K , g_l — соответствующие максимальные ионные проводимости;

m — переменная натриевой активации;

h — переменная натриевой инактивации;

n — переменная калиевой активации;

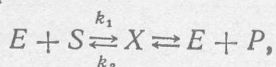
α_m , α_h , α_n ; β_m , β_h , β_n — константы скоростей изменения активации и инактивации, определенным образом зависящие от мембранного потенциала;

I_m — плотность тока, вызываемого изменением напряженности электрического поля в данной точке мембраны.

Рассмотрим эту модель на основании изложенного в [1] методологического приема. Модель (2a)—(2б) описывает процесс изменения во времени проводимости мембраны по отношению к ионам Na^+ , K^+ и является моделью электрохимических про-

цессов на ионном уровне. Однако динамика ионных потоков в свою очередь описывается системой линейных дифференциальных уравнений для так называемых переменных активации m , n и инактивации h . Согласно интерпретации Ходжкина, эти переменные являются вероятностями того, что некоторые гипотетические заряженные частицы находятся вблизи данного участка мембраны. Обосновать эту гипотезу с точки зрения статистической физики очень трудно, так как при изучении полиэлектролитов, в которых, помимо интересующих нас веществ, присутствуют еще сотни других веществ и ферментов, пришлось бы учитывать кинетику реакций, катализируемых многочисленными ферментами.

В простейшем случае механизм ферментативного катализа представляется схемой



где E — активный центр фермента;

S — субстрат;

X — промежуточное соединение или комплекс фермент-субстрат;

P — продукт;

k_1, k_2 — константы скоростей химических реакций.

Кинетические уравнения, описывающие этот процесс, сложны и в общем случае не решаются, однако при объяснении происхождения биопотенциалов этот механизм исключить невозможно. Подобный подход описан в работе [6]. Нельзя также забывать о ярко выраженных сорбционных свойствах клеточных структур. В связи с этим интересно отметить, что уравнения (2б) подобны уравнению кинетики сорбции [7]

$$\frac{\partial a}{\partial t} = \gamma^- (u - y), \quad (3)$$

где $a(x, t)$ — количество сорбированного вещества в данном объеме сорбента;

$u(x, t)$ — концентрация вещества, находящегося в порах сорбента;

y — концентрация вещества, находящегося в равновесии с его сорбированным количеством;

γ — кинетический коэффициент.

Характеристика сорбента задается уравнением $a = f(y)$ или изотермой сорбции. Если положить $\gamma = 1$, $u = \alpha_N$,

$$f(y) = \frac{y}{\alpha_N + \beta_N},$$

то, рассматривая $a(x, t)$ как одну из переменных m, h, n в уравнениях (2б), из (3) получаем соотношение

$$\frac{dN}{dt} = \alpha_N - (\alpha_N + \beta_N) N, \quad (4)$$

где через N обозначена одна из переменных m , h , n . Выражение (4) в точности совпадает с (26),

Не анализируя полученные результаты, отметим, что эмпирические зависимости, найденные Ходжкиным и Хаксли, допускают аналогию с уравнениями химической кинетики. Поэтому, рассматривая их лишь как формальные зависимости, мы не противоречим фазовой и мембранной теориям.

Таким образом, модель (2а) — (2б) построена на основании некоторых усредненных характеристик процесса движения более мелких, чем ионы, частиц. Ее можно вывести из модели с более высоким уровнем разрешения. Однако ввиду отсутствия данных о более тонких процессах этот вывод получен не формально, а проверен в эксперименте путем выявления закономерностей изменения коэффициентов в дифференциальных уравнениях, взятых за основу. Из модели (2а) формально выводится уравнение для описания распространяющегося потенциала действия в гигантском аксоне кальмара. По используемой в [1] терминологии здесь имеется триада представлений с гипотетической моделью на одном из уровней.

Рассматривая ионные процессы как источники токов сторонних сил для модели электрического поля в нервной ткани, заключаем, что модель Ходжкина — Хаксли можно использовать для получения основных характеристик динамики ионных токов, зависящих от напряженности электрического поля в мембране. А так как уровень разрешения модели [1] не требует дифференциальных характеристик ионных процессов, можно воспользоваться их интегральной формой. Удобный прием разделения общего мембранного тока на основные ионные составляющие, используемый Ходжкиным при описании источника тока, регулируемого изменением напряженности поля в мембране, применяется нами для моделирования других источников, что кажется естественным ввиду их общей природы.

Исходя из этих соображений, каждую компоненту стороннего тока можно представить в виде трех основных составляющих j_{Na} , j_K , j_{Cl} , отражающих прохождение через мембрану потоков ионов Na^+ , K^+ , Cl^- . Подобное разделение, обусловленное свойствами реально наблюдаемых процессов, облегчает моделирование и, возможно, позволит в дальнейшем учитывать влияние различных фармакологических веществ на биоэлектрическую активность нервной ткани. Кроме того, всегда имеется возможность дополнить любой источник другими ионными составляющими.

Введем следующую индексацию: r — индекс источника тока; i — индекс иона. Пусть r и i принимают значения

$$i = \begin{cases} 1 & \text{для } Na^+, \\ 2 & \text{для } K^+, \\ 3 & \text{для } Cl^-; \end{cases}$$

$$r = \begin{cases} 1 & \text{для импульсного источника,} \\ 2 & \text{для синаптического источника,} \\ 3 & \text{для пейсмекерного источника,} \\ 4 & \text{для рецепторного источника.} \end{cases}$$

Тогда выражение для $\vec{j}_{cr}(\vec{x}, t)$ [8] можно записать в виде

$$\vec{j}_{cr}(\vec{x}, t) = \vec{n}_S(\vec{x}) \delta^* [S(\vec{x})] \sum_{r=1}^4 \sum_{i=1}^3 j_{ri}(\vec{x}, t), \quad (5)$$

где $j_{ri}(\vec{x}, t)$ — i -я компонента r -го источника тока. Изменение j_{ri} во времени рассматривается как динамический процесс с нелинейными характеристиками. Это позволяет избежать противоречивых гипотез о механизмах электрохимических процессов и непосредственно использовать результаты экспериментов.

Изученные ранее для импульсного источника процессы активации и инактивации [2—4] и предположение о наличии подобных явлений у пейсмекерного источника [9] отражены в предлагаемой модели в виде быстрой и медленной составляющих процессов изменения плотности соответствующих токов. Статические характеристики этих источников учитывают регенеративные свойства определенных участков мембран. Выделение быстрых и медленных процессов в работе синаптического и рецепторного источников, наряду с удобством аппроксимации функций влияния более простыми зависимостями, дает возможность учитывать также адаптивные свойства этих источников. В связи с этим выражение для j_{ri} можно записать в виде

$$j_{ri} = \int_{-\infty}^t K_{ri}(E_{n_S}^+, t-t') \Phi_{ri}[Q_r(t'), (E_{n_S}^- - E_i)] \times \\ \times \int_{-\infty}^{t'} G_{ri}(E_{n_S}^+, t'-t'') \Psi_{ri}[Q_r(t''), (E_{n_S}^- - E_i)] dt'' dt', \quad (6)$$

где K_{ri} — динамические характеристики быстрых процессов;
 Φ_{ri} — функции, характеризующие статику быстрых процессов;
 G_{ri} — динамические характеристики медленных процессов;
 Ψ_{ri} — статические характеристики медленных процессов;
 Q_r — внешние воздействия;
 E_i — напряженность электрического поля в мембране, при которой диффузионный поток ионов i -го типа уравновешивается противоположно направленным потоком, обусловленным действием поля.

Не нарушая общности, можно представить (6) в зависимости от $V(\vec{x}, t)$ — разности потенциалов между внутренней и внешней сторонами мембраны — ввиду того, что именно эта величина регистрируется в электрофизических экспериментах. Связь между

разностью потенциалов и нормальной составляющей напряженности в предположении однородности поля в мембране имеет вид

$$V(\vec{x}, t) = h(\vec{x}) E_{nS}(\vec{x}, t),$$

где $h(\vec{x})$ — толщина мембраны клетки.

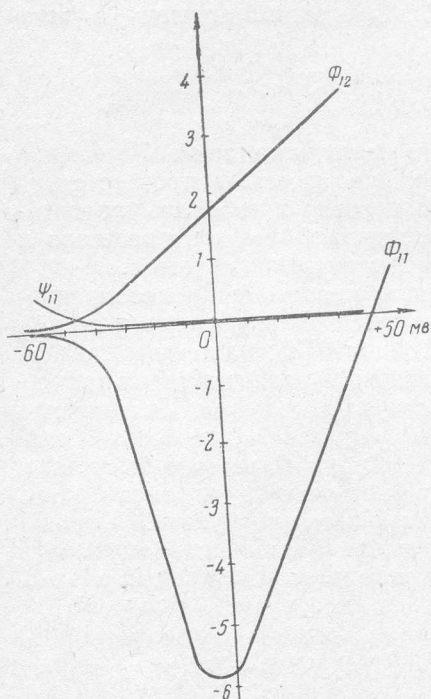


Рис. 1.

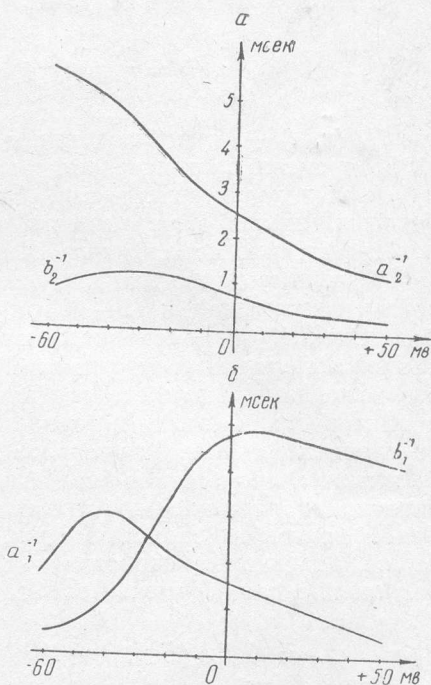


Рис. 2.

В качестве примера для основных составляющих импульсного источника построена модель

$$j_{11}(\vec{x}, t) = \int_{-\infty}^t K_{11}(V, t-t') \Phi_{11}(\vec{x}, V - V_1) \times \\ \times \int_{-\infty}^{t'} G_{11}(V, t'-t'') \Psi_{11}(\vec{x}, V - V_1) dt'' dt'; \quad (7)$$

$$j_{12}(\vec{x}, t) = \int_{-\infty}^t K_{12}(V, t-t') \Phi_{12}(\vec{x}, V - V_2) dt', \quad (8)$$

где $K_{11}(V, t-t'') = a_1(V) e^{-a_1(V)(t-t'')}$ — динамическая характеристика процесса активации натриевой компоненты; $G_{11}(V, t'-$

$-t'' = b_1(V) e^{-b_1(V)(t'-t'')} -$ динамическая характеристика процесса инактивации для Na^+ ;

$$K_{12}(V, t-t') = \frac{a_2(V) b_2(V)}{a_2(V) - b_2(V)} (e^{-a_2(V)(t-t')} - e^{-b_2(V)(t-t')})$$

— характеристика динамики калиевой активации.

Зависимость постоянных времени рассматриваемых процессов от величины мембранного потенциала иллюстрируется рис. 1. Статические характеристики процессов активации и инактивации для Na^+ и активации для K^+ представлены на рис. 2. Вольт-амперная характеристика, рассчитанная по модели (7) — (8), показана на рис. 3. Кривая, отражающая изменение плотности натриевого тока, имеет характерный участок с отрицательным наклоном, что и наблюдается в экспериментах. График калиевого тока представляется плавной, монотонно растущей кривой, что также согласуется с опытами.

Параметры модели рассчитаны на ЭВМ «Наири-С» путем аппроксимации решений уравнений (2а) — (2б) выбранными интегральными зависимостями (7) — (8). Численные значения величин, входящих в соотношения (2а) — (2б), получены из экспериментов на гигантских аксонах кальмаров [2—4].

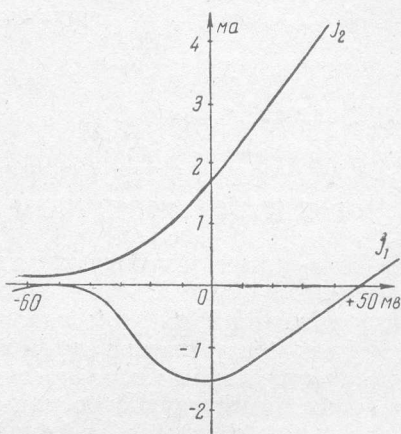


Рис. 3.

ВЫВОДЫ

Интегральная форма представления источников активности нервной ткани сохраняет характеристики электрических явлений, необходимые для описания процессов возникновения и распространения возбуждения на уровне нервной ткани. Вне рассмотрения специфических механизмов работы каждого источника их можно сравнивать между собой. Такая единая форма описания позволяет совместно изучать активные и пассивные свойства НТ с использованием фундаментального решения дифференциального оператора (1) [1].

ЛИТЕРАТУРА

1. Колесников О. А., Марченко С. Ф. К моделированию электрического поля в нервной ткани. Сообщение I (см. ст. в настоящем сборнике).
2. Ходжкин А. Нервный импульс. М., «Мир», 1965, 125 с.
3. Hodgkin A. L., Huxley A. F. Currents, Carried by Sodium and Potassium Ions Through the Membrane of the Giant Axon of Loligo. — «J. Physiol.», 1952, vol. 116, p. 449—473.

4. Hodgkin A. L., Huxley A. F. The components of membrane conductance in the Giant Axon of *Ioligo*. — «J. Physiol». 1952, vol. 116, p. 473—496.
5. Ходоров Б. И. Проблема возбудимости. Л., «Медицина», 1969. 304 с.
6. Фишман С. Н., Ходоров Б. И., Волькенштейн М. В. Молекулярные механизмы изменения ионной проницаемости. — «Биофизика», 1972, т. 17, вып. 4, с. 611—617; вып. 5, с. 794—800.
7. Тихонов А. Н., Самарский А. А. Уравнения математической физики. М., «Наука», 1972. 735 с.
8. Зозуля Ю. И., Марченко С. Ф., Червов В. Г. Модель информационных процессов в нервной ткани. — В кн.: Модели структурно-функциональной организации биосистем. М., 1972, с. 157—162.
9. Соколов Е. Н. Механизмы памяти. Изд-во Моск. ун-та, 1969. 176 с.

УДК 62.506.2.

В. А. БАХТИГОЗИН, инж.

ОБРАБОТКА ЗРИТЕЛЬНЫХ СИГНАЛОВ В БИОЛОГИЧЕСКИХ И ТЕХНИЧЕСКИХ СИСТЕМАХ

Во многих областях науки и техники все чаще информация об исследуемом объекте извлекается посредством анализа его изображения. При этом анализ должен осуществляться автоматически, без участия человека. Это позволит повысить скорость обработки данных и точность полученных результатов. В связи с необходимостью построения сложных технических систем, оптимальным образом реализующих автоматический анализ изображений, требуется подробно изучить методы переработки зрительной информации в биологических системах, с помощью которых подобные задачи решаются очень точно.

Постановка задачи

Чтобы определить принципы построения многослойной системы зрительного анализатора животных, исследуем некоторые особенности ее элементов, накладывающие существенные ограничения на работу всей системы.

1. Зрительные изображения являются полезными сигналами и поступают на вход зрительного анализатора на фоне шумов. Поэтому обработку зрительных сигналов в биологических оптико-сенсорных системах следует рассматривать как оптимальную фильтрацию, при которой выделяются полезные сигналы и подавляются шумы. Функцию оптимального фильтра в зрительном анализаторе выполняют многослойные нейронные сети, которые в связи с возложенной на них задачей должны сочетать в себе интегральные и дифференциальные свойства.

2. Фильтрующие возможности многослойных нейронных сетей в значительной мере ограничены относительно малым количеством слоев тормозных клеток. Информация от слоя к слою передается в основном клетками с возбуждающими связями.