

ПЛЕНАРНЫЕ ДОКЛАДЫ

УДК 530.1

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИХ ИМПУЛЬСОВ В НЕРВНЫХ ВОЛОКНАХ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Белашов В.Ю.

(Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань)

STUDY OF PROPAGATION OF ELECTRIC IMPULSES IN NERVE FIBERS OF LIVING ORGANISMS

Belashov V.Yu.

(Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan)

Аннотация

На основе модели обобщенного уравнения КдВБ рассматривается распространение уединенных электрических импульсов в нервных волокнах живых организмов. Показано, что нелинейная зависимость проницаемости мембраны от амплитуды импульса приводит к увеличению крутизны фронта импульса, диффузионным процессам, которые выравнивают концентрацию на обеих сторонах мембраны и делают фронт более пологим, а дисперсия вызывает расплывание импульса из-за различий в скоростях распространения гармоник, составляющих импульс. Обнаружено, что если эти конкурирующие процессы уравнивают друг друга, то импульс распространяется в волокне в виде солитона с постоянной скоростью, не меняя своей формы. Отмечен случай, когда отдельный электрический импульс может преобразовываться в последовательность импульсов и восприниматься живым организмом, как другой сигнал, отличный от сигнала на входе системы.

Abstract

The propagation of solitary electric impulses in nerve fiber of living organisms is considered on the basis of the model of the generalized KdVB equation. It is shown that the nonlinear dependence of the membrane permeability on pulse amplitude leads to increasing of a steepness of the pulse front, the diffusion processes, which level the concentration on both sides of the membrane, make the front flatter, and dispersion causes the pulse to blur due to the difference in the propagation velocities of the harmonics composing the pulse. It is found that

if these competing processes balance each other, then the pulse propagates through the fiber with the constant velocity without changing its shape looking like a soliton. The case when a single electric impulse can transform to a sequence of solitary pulses is noted, and that can be perceived by a living organism as another signal different from that at the input of system.

Основные идеи о том, как образуется и как распространяется импульс электрического напряжения по нервным волокнам, были высказаны в начале XX века, однако детальное изучение структуры нервных волокон и распространения по ним электрических импульсов началось только с 1936 г. К середине XX века экспериментально были собраны основные факты, необходимые для построения обоснованной теории прохождения импульса по нервному волокну. Так было установлено, что скорость распространения нервного импульса $v \sim \sqrt[4]{d}$, где d – толщина центральной части нервного волокна, т.е. весьма мала, например, для передачи по нервному волокну сигнала опасности (у млекопитающих $d \leq 20$ мкм, у лягушки – до 50 мкм, у кальмаров и каракатиц $d \sim 1$ мм). Эволюция, однако, «изобрела» еще и другой, более совершенный нежели простое увеличение толщины способ повышения скорости нервного импульса: у высших животных и у человека многие нервные волокна заключены в изолирующую оболочку, что дало существенный рост скорости распространения. Так в толстом нервом волокне каракатицы $v = 25$ м/с, а волокнах млекопитающих, которые в 50 раз тоньше, $v \sim 100$ м/с. В 1952 г. английские физиологи А. Ходжкин и А. Хаксли построили теорию, за которую им в 1963 г. была присуждена Нобелевская премия [1]. Теория Ходжкина-Хаксли подтверждена экспериментами и базируется на представлении о том, что нервные импульсы суть последовательности одинаковых по форме уединенных электрических импульсов (u , V), форма и скорость v которых не зависят от величины раздражения. Раздражение оказывается «квантованным», т.е. реакция на него, в зависимости от его интенсивности, есть серия («залп») совершенно одинаковых импульсов. Причем если величина раздражения ниже некоторой пороговой, то импульс не формируется. Эти факты роняют теорию Ходжкина-Хаксли с солитонной теорией, в которой имеет место явление распада возмущения большой амплитуды (например, на поверхности жидкости, в плазме и т.д.) на последовательность нелинейных уединенных волн – солитонов [2].

В настоящей работе, с использованием высказанной в [3] идеи, строится модель нервного волокна, включая его структуру и процессы солевого обмена, и на ее основе проводится компьютерное (численное)

моделирование процесса распространения нервного импульса. Отметим предварительно следующее обстоятельство. Импульс в нервном волокне распространяется совсем не так, как в импульс напряжения в электрическом проводнике – проводимость волокна на два десятка порядков ниже. Модель, использующаяся в численном эксперименте, выглядит, как это показано на рис. 1.

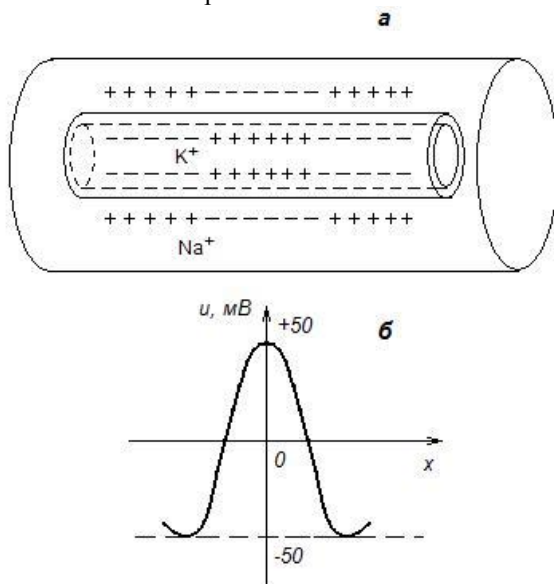


Рис. 1 – Модель распространения электрического импульса в нервном волокне: (а) модель волокна, (б) форма импульса

Волокно состоит из сердцевины, заключенной в оболочку (мембрану) и погруженной в наружную плазму (рис. 1а). Внутренняя и наружная плазмы сильно отличаются по составу: снаружи она содержит избыток ионов Na^+ и Cl^- , образовавшихся при диссоциации NaCl ; внутри больше ионов K^+ и отрицательно заряженных ионов органических молекул. Мембрана проницаема для ионов Na^+ , Cl^- и K^+ , но не пропускает большие органические молекулы. В спокойном состоянии все процессы перехода уравновешены так, что внутренняя часть волокна содержит избыток отрицательных ионов, и между внутренней и внешней плазмами напряжение $u \approx 50$ мВ. При раздражении нерва достаточно большим внешним импульсом мембрана начинает пропускать внутрь ионы Na^+ , и в месте раздражения напряжение быстро меняется на

противоположное. В процесс вовлекаются соседние участки мембраны, и по волокну начинает распространяться импульс напряжения u (рис. 1б). Импульс может образовываться и распространяться только потому, что в модели присутствует нелинейный элемент, который подавляет малые отклонения от нормального состояния и, наоборот, усиливает большие. В отсутствие нелинейных эффектов передний фронт импульса начал бы расплываться в результате дисперсионных процессов и диффузии ионов через мембрану. Предлагаемая модель учитывает все три процесса и может быть описана обобщенным уравнением КдВБ [4]:

$$\partial_t u + \alpha u \partial_x u + \beta \partial_x^3 u + \gamma \partial_x^5 u = \sigma \partial_x^2 u, \quad (1)$$

отвечающим закону дисперсии $\omega = c_0 k [1 - (i\nu k + \beta k^2 - \gamma k^4) / c_0]$ [4], где коэффициент α определяется интенсивностью внешнего раздражения, β и σ , описывающие процессы дисперсии и диффузии, – процессами солевого обмена.

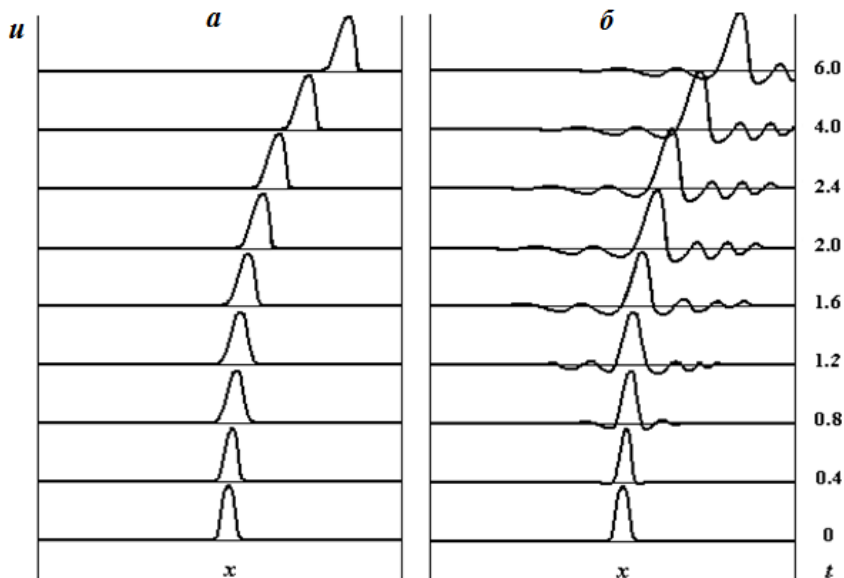


Рис. 2 – Эволюция импульса (2) при его распространении в волокне:

(а) $\gamma=0$, (б) $\gamma = 1 \cdot 10^{-4}$; $\alpha = 1$, $\beta = 2.3 \cdot 10^{-3}$, $\nu = 0.01$

Моделирование распространения нервного импульса типа показанного на рис. 1б и использованного, как начальное условие задачи Коши (1), (2), при помощи явной разностной схемы с порядком

аппроксимации $O(\tau^2, h^4)$ [4] позволило установить следующие особенности процесса (см. рис. 2).

$$u(x, 0) = u_0[\operatorname{sch}^2(x) - 1/2], \quad (2)$$

Нелинейная зависимость проницаемости мембраны от величины импульса приводит к укрупнению переднего фронта импульса при распространении, диффузионные процессы, выравнивая концентрацию по обе стороны мембраны, делают фронт импульса все более пологим, дисперсия также вызывает распыливание импульса вследствие разности скоростей распространения составляющих импульс гармоник. При этом, как можно видеть из рис. 2, высшая дисперсионная поправка [член, пропорциональный пятой производной в уравнении (1)] выделяет высокочастотные гармоники, и в структуре импульса в процессе его распространения появляются волнообразные хвосты. Если эти конкурирующие процессы уравнивают друг друга, то импульс распространяется по волокну с постоянной скоростью $v = \text{const}$, не изменяя своей формы, т.е. представляет собой уединенную волну – солитон. В случае, когда значение коэффициента γ достаточно велико, хвостовые осцилляции могут приобретать достаточно большие амплитуды, и уединенный электрический импульс может трансформироваться в последовательность уединенных импульсов. Это может быть воспринято живым организмом как сигнал, отличный от того, который имел место на входе системы.

Заметим, что после прохождения импульса в нервном волокне быстро восстанавливается прежнее равновесное состояние.

Список литературы

1. Hodgkin A.L., Huxley A.F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // J. Physiol. 1952. V. 117. Iss. 4. P. 500-544.
2. Karpman V.I. Non-linear waves in dispersive media. Pergamon, Oxford, 1975. 175 p.
3. Кручинина О.Н. Исследование распространения электрических импульсов в нервных волокнах живых организмов // Тр. IV Межд. молод. конф. «Гинчуринские чтения». Казань: КГЭУ, 2009. Т. 1. С. 266-268.
4. Belashov V.Yu., Vladimirov S.V. Solitary Waves in Dispersive Complex Media. Theory, Simulation, Applications. Springer Verlag GmbH & Co KG Berlin-Heidelberg-New York-Tokyo, 2005. 303 p.