

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ИМПУЛЬСА ВОЗБУЖДЕНИЯ В ЭЛЕКТРОХИМИЧЕСКОЙ ДИФФУЗИОННОЙ МОДЕЛИ НЕРВА

Г. И. Баренблатт, В. М. Ентов, Р. Л. Салганик

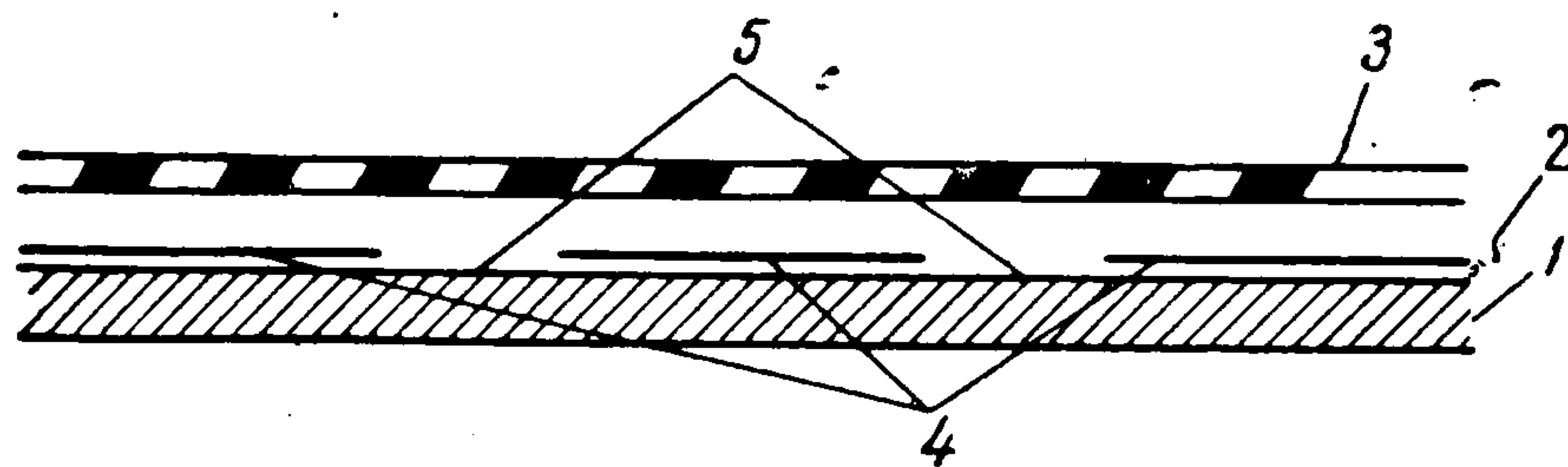
(Москва)

Задача о распространении импульса возбуждения по нерву представляет значительный интерес и привлекает внимание многих исследователей. Ее исследование затруднено в значительной мере неясностью и неопределенностью физико-химических процессов, сопровождающих и обуславливающих это явление.

Подробное изложение современного состояния вопроса можно найти в недавно вышедшей книге А. Ходжкина [1].

Оствальдом и вслед за ним Бонхеффером [2,3] в качестве некоторой модели процесса распространения импульса по нерву была предложена одна простая электрохимическая система.

В предлагаемой работе проводится математическое исследование процесса распространения импульса в указанной электрохимической системе. В основу математической схемы явления положены представления Бонхеффера и его школы об электрохимических процессах, обеспечивающих распространение импульса.

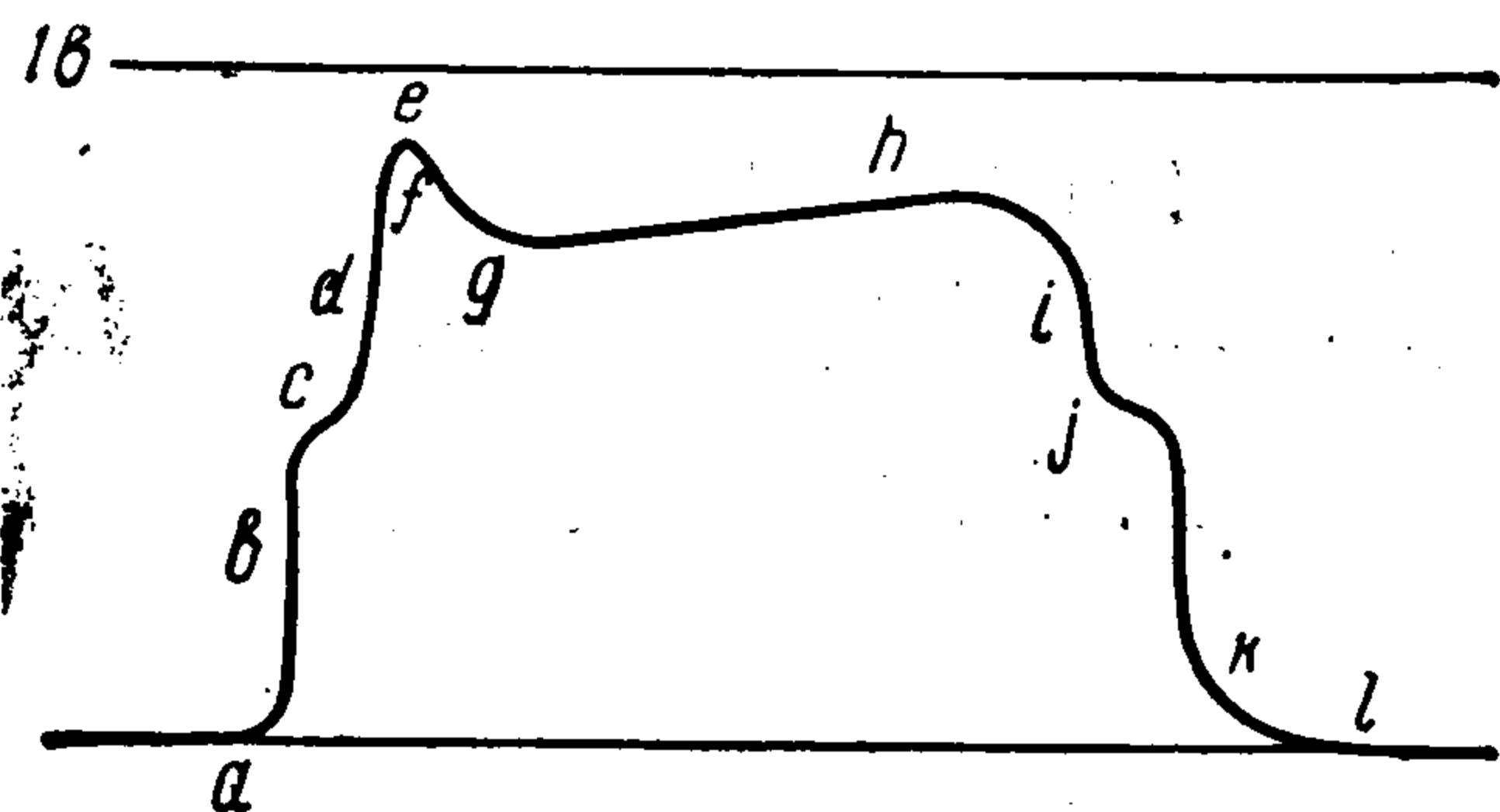


Фиг. 1

Рассматриваемая система представляет собой (фиг. 1) железную структуру (1), помещенную в капилляр (3), заполненный концентрированной азотной кислотой (2). При взаимодействии азотной кислоты с железом происходят два процесса: растворение железа, сопровождающееся уходом его ионов в раствор, и окисление железа, приводящее к образованию на поверхности струны плотной пленки окисла (4). При достаточно высокой концентрации азотной кислоты второй процесс преобладает, и, так как окисная пленка препятствует растворению, устанавливается равновесное состояние, в котором растворение и окисление практически прекращаются, вся поверхность железа покрывается пленкой окисла, и разность потенциалов между железом и раствором принимает равновесное значение. Такое состояние железа называется пассивным, а процесс перехода в это состояние — пассивацией. Если теперь искусственно уменьшить разность потенциалов до некоторой пороговой величины, то окисная пленка разрушится и железо перейдет в активное состояние, характеризующееся бурным растворением. Одновременно происходит образование азотистой кислоты, оказывающей существенное влияние на ход процесса.

Представим себе, что в равновесном состоянии, когда железо повсюду покрыто окисной пленкой, эта пленка на некотором участке искусственно разрушается. Так как пленка обладает большим электрическим сопротивлением, то к тому месту, где она разрушена, из раствора притекает ток. При этом разность потенциалов железа и раствора вблизи места разрушения снижается. Если размер разрушенного участка достаточно велик, то снижение разности потенциалов будет настолько сильным, что

ее пороговое значение будет превзойдено на некотором участке поверхности струны, еще покрытом окисной пленкой. Это вызовет разрушение окисной пленки на новых участках поверхности струны, примыкающих к первоначально разрушенному месту, так что по поверхности струны в обе стороны пойдет фронт разрушения окисной пленки.



Фиг. 2

Однако активное состояние поверхности не продолжается до полного растворения струны: в средней части благодаря возрастанию концентрации азотистой кислоты снова начинает образовываться окисная пленка, которая в конце концов полностью пассивирует поверхность, так что за фронтами активации начинают распространяться в обе стороны фронты пассивации. Таким образом, формируются два импульса активации поверхности струны (участки 5

на фиг. 1), которые распространяются в противоположные стороны.

Прохождение импульса регистрируется по изменению разности потенциала φ между раствором и железом. Типичный вид зависимости φ от времени t представлен на фиг. 2, заимствованной из работы [4].

Как видно из опытов [2,3], спустя короткое время после начала процесса импульс становится стационарным и распространяется с постоянной скоростью без искажения. Ниже рассматривается теория такого стационарно распространяющегося импульса, как диффузионного процесса, сопровождающегося выделением и поглощением энергии.

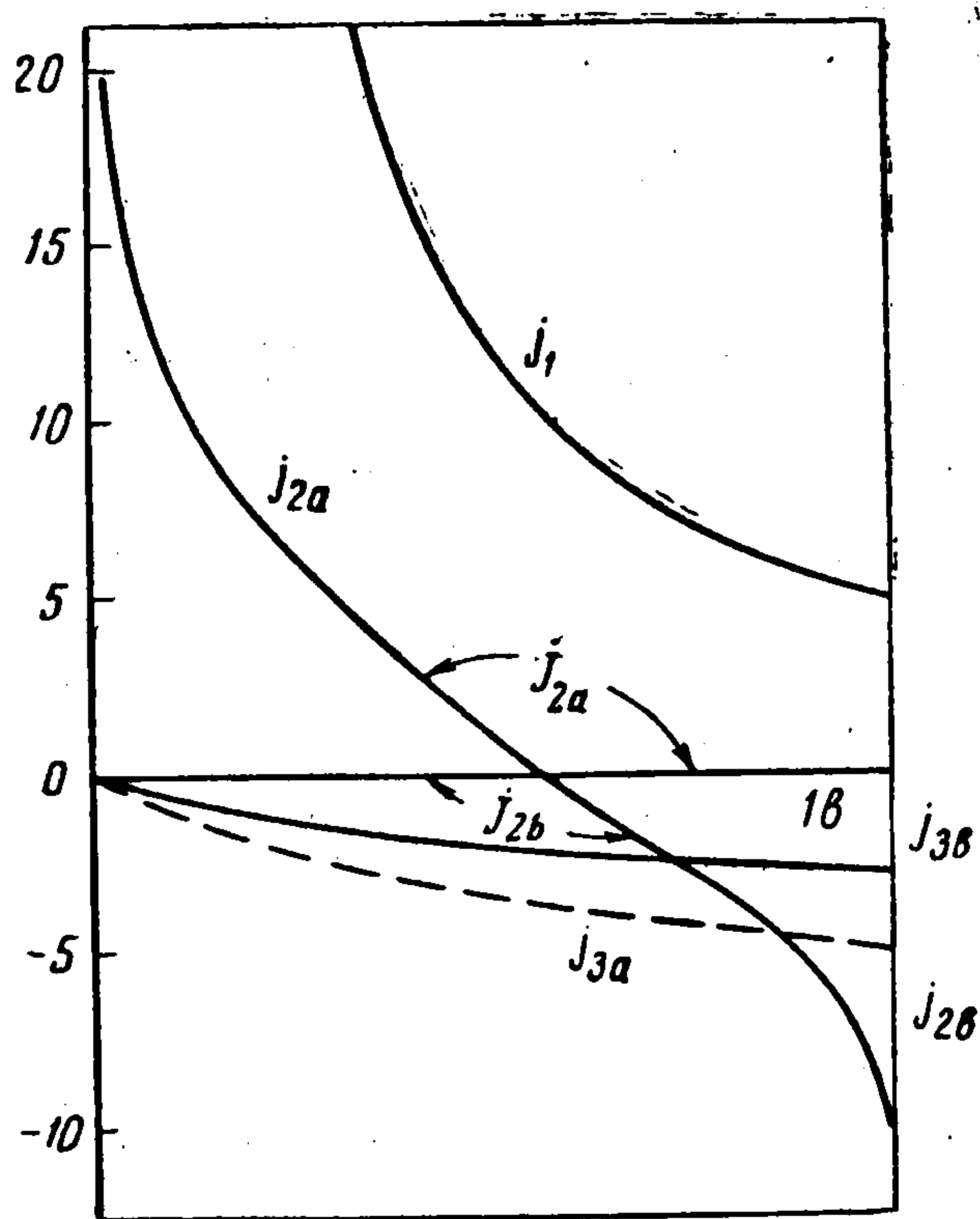
§ 1. Постановка задачи и основные уравнения. 1°. Согласно представлениям Бонхеффера и его школы, на границе между железом и раствором происходят следующие процессы:

- 1) растворение железа на активной поверхности;
- 2a) образование окисной пленки, переводящее активную поверхность в пассивную;
- 2b) распад окисной пленки, переводящий пассивную поверхность в активную;
- 3a) образование азотистой кислоты на активной поверхности;
- 3b) образование азотистой кислоты на пассивной поверхности.

Каждый из этих процессов характеризуется своей плотностью электрического тока j (положительной или отрицательной), пропорциональной количеству переносимого вещества, которая зависит от местного значения разности потенциалов φ между раствором и железом. На фиг. 3, имеющейся в работе [4] в несколько другом виде, изображены эти зависимости, причем разность потенциалов отсчитывается от равновесного значения, соответствующего полной пассивации (единица по оси токов соответствует 0.65 а/см^2 , токи j_{3a} и j_{3b} показаны не в масштабе). Далее, процессе образования азотистой кислоты является автокаталитическим, т. е. скорость этого процесса зависит не только от разности потенциалов φ , но и от пристеночной концентрации азотистой кислоты c . При достаточно малых концентрациях эту зависимость можно считать линейной. Поэтому изображенная на фиг. 3 плотность тока соответствует единичной концентрации; значение истинной плотности тока получается из кривых j_{3a} , j_{3b} (фиг. 2) умножением на местную величину пристеночной концентрации азотистой кислоты.

При смене процессов активации и пассивации возможны промежуточные состояния, когда поверхность струны частично покрыта окисной пленкой. Имеются указания на то, что пленка в данном месте струны возникает или разрушается сразу на всю толщину [3]. Принимая это в качестве гипотезы, можно полностью охарактеризовать состояние поверхности в данной точке струны степенью активации — относительной долей α площади, занятой активными участками (предполагается, что физически бесконечно малый элемент поверхности содержит достаточно много активных и пассивных участков — светлые и заштрихованные участки на фиг. 4).

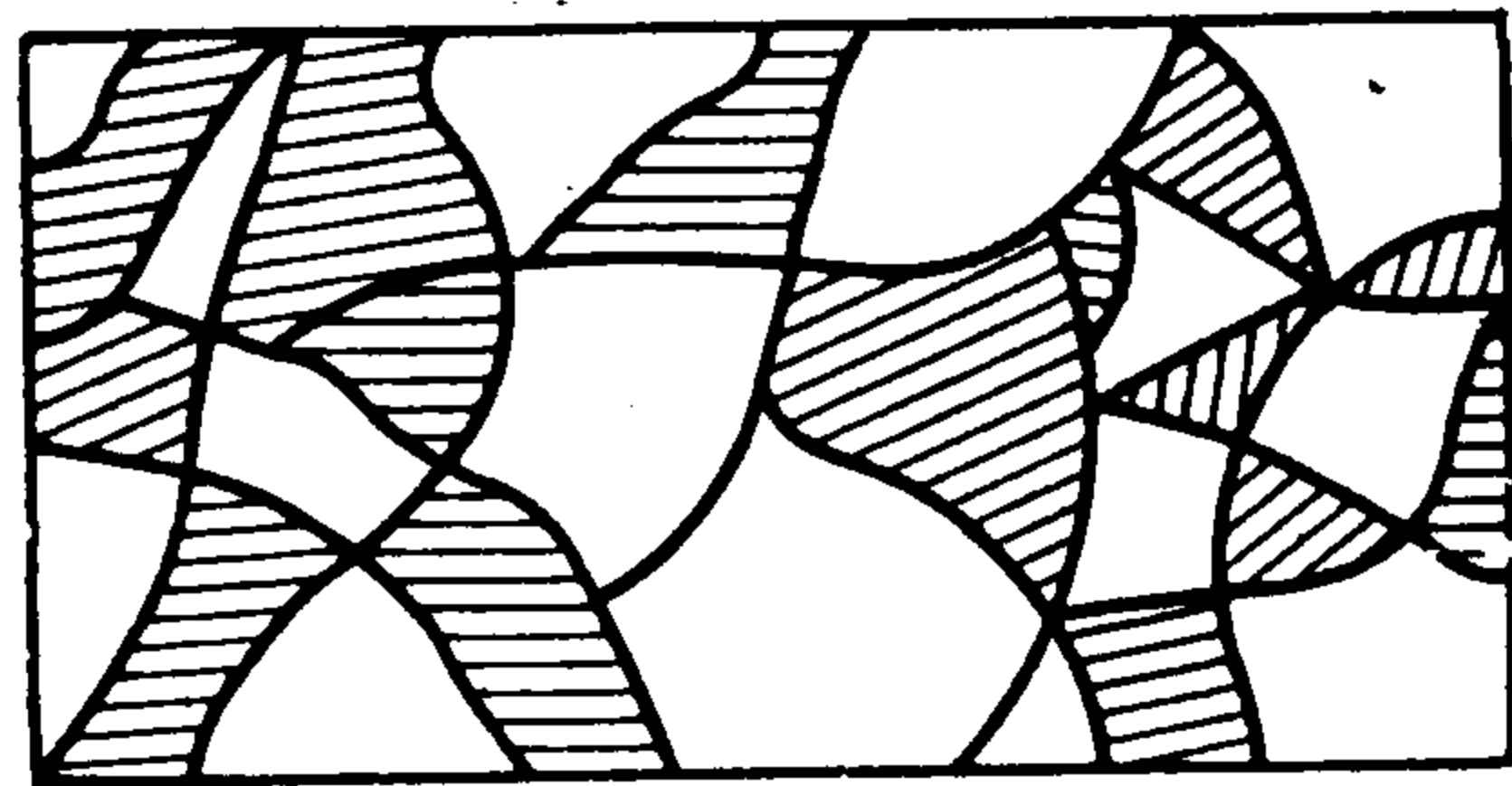
Скорости переноса вещества на поверхности в ходе той или иной реакции пропорциональны соответствующим плотностям тока. Поэтому за



Фиг. 3

единицу времени часть поверхности, равная $K\alpha j_{2a}$, превратится из активной в пассивную, а часть, равная $K(1-\alpha)|j_{2b}|$, — из пассивной в активную. Скорость увеличения доли активной поверхности составляет, таким образом [4],

$$\frac{\partial \alpha}{\partial t} = -K[\alpha j_{2a} + (1-\alpha)j_{2b}] \quad (1.1)$$



Фиг. 4

Далее, ток к поверхности струны может притекать только из раствора, поэтому, считая электропроводность раствора σ постоянной, имеем выражение для суммарной плотности тока в виде

$$-\sigma \left(\frac{\partial \varphi}{\partial r} \right)_{r=r_0} = \alpha(j_1 + j_{2a}) + (1-\alpha)j_{2b} + [\alpha j_{3a} + (1-\alpha)j_{3b}]c \quad (1.2)$$

Здесь r — расстояние от оси капилляра, которая принимается за ось z цилиндрической системы координат; r_0 — радиус струны.

Образующаяся в ходе реакции азотистая кислота диффундирует в раствор. Скорость образования кислоты пропорциональна полной плотности тока $j_3 = [\alpha j_{3a} + (1-\alpha)j_{3b}]c$, так что выражение для потока азотистой кислоты на поверхности струны имеет вид

$$D \left(\frac{\partial c}{\partial r} \right)_{r=r_0} = \beta c [\alpha j_{3a} + (1-\alpha)j_{3b}]_{r=r_0} \quad (1.3)$$

где D — коэффициент диффузии, β — коэффициент пропорциональности.

Для получения полной системы соотношений остается выписать уравнения, описывающие распределение потенциала φ и концентрации азотистой кислоты C в растворе, а также граничные условия на стенке капилляра. Распределение потенциала φ удовлетворяет уравнению Лапласа, которое в силу осевой симметрии задачи имеет вид

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial \varphi}{\partial r} + \frac{\partial^2 \varphi}{\partial z^2} = 0 \quad (1.4)$$

Для распределения концентрации $C(r, z, t)$ имеем уравнение диффузии

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial C}{\partial r} + \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} \right) + q(C) \quad (1.5)$$

где $q(C)$ — скорость поглощения азотистой кислоты в объеме раствора в ходе некоторых вспомогательных реакций. Роль этих реакций заключается в поддержании заданного значения концентрации c_0 в отсутствие импульса, так что

$$q(c_0) = 0, \quad q(C) < 0 \quad \text{при } C > c_0, \quad q(C) > 0 \quad \text{при } C < c_0$$

Фактически эти реакции осуществляются путем добавления в раствор определенного количества мочевины.

Считая стенку капилляра непроницаемой и электроизолирующей, получаем граничные условия на этой стенке в виде

$$\frac{\partial \varphi}{\partial r} = 0, \quad \frac{\partial C}{\partial r} = 0 \quad \text{при } r = R \quad (1.6)$$

где R — радиус капилляра.

Таким образом, для определения потенциала φ и концентрации азотистой кислоты C имеем два уравнения (1.4) и (1.5), граничные условия на стенке капилляра (1.6), а также соотношения (1.1) — (1.3), которые после исключения α дают два дифференциальных условия, связывающие значения φ и $C = c$ на поверхности струны. Следует отметить, что именно эти граничные значения φ и c и представляют основной интерес в рассматриваемой задаче.

2°. В дальнейшем будет рассматриваться решение построенной системы, отвечающее режиму равномерного стационарного распространения одиночного импульса возбуждения. Для импульса, распространяющегося влево с постоянной скоростью w , это означает, что величины φ , α и C зависят от комбинации $\zeta = z + wt$, а не от z и t в отдельности

$$\varphi = \varphi(\zeta, r), \quad C = C(\zeta, r), \quad c = c(\zeta), \quad \alpha = \alpha(\zeta) \quad (1.7)$$

Перед импульсом возбуждения и за ним поверхность пассивна, поэтому $\alpha(\pm \infty) = 0$. Поскольку импульс возбуждения распространяется по невозмущенному пассивному состоянию, справедливы соотношения

$$\varphi(-\infty, r) = 0, \quad C(-\infty, r) = c_0 \quad (1.8)$$

Сформулированная таким образом математическая задача переопределена и при произвольном w не имеет, вообще говоря, нетривиального решения. Требование существования нетривиального решения дает усло-

вие для определения скорости распространения импульса возбуждения w , которая, таким образом, находится в процессе решения задачи. Как известно, аналогичное положение имеет место в теории распространения гена А. Н. Колмогорова, И. Г. Петровского и Н. С. Пискунова [5] и теории нормального распространения пламени Я. Б. Зельдовича [6]. Между этими задачами и рассматриваемой здесь, как будет показано, имеется глубокая внутренняя связь.

3°. Для полного решения задачи необходимо было бы найти области изменения параметров, в которых существует решение рассматриваемого вида. Эта задача (в теории распространения пламени ей соответствует известная задача о пределах) очень сложна и не рассматривается в настоящей работе.

§ 2. **Равномерно-распространяющийся импульс.** Для импульса, равномерно распространяющегося влево со скоростью w , основные уравнения (1.1) — (1.6), (1.8) принимают, в силу (1.7), вид

$$w \frac{d\alpha}{d\zeta} = -K [\alpha j_{2a} + (1 - \alpha) j_{2b}] \quad (2.1)$$

$$-\sigma \left(\frac{\partial \varphi}{\partial r} \right)_{r=r_0} = \alpha (j_1 + j_{2a}) + (1 - \alpha) j_{2b} + [\alpha j_{3a} + (1 - \alpha) j_{3b}] c \quad (2.2)$$

$$D \left(\frac{\partial C}{\partial r} \right)_{r=r_0} = \beta c [\alpha j_{3a} + (1 - \alpha) j_{3b}] \quad (2.3)$$

$$\frac{\partial^2 \varphi}{\partial \zeta^2} + \frac{\partial^2 \varphi}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial \varphi}{\partial r} = 0 \quad (2.4)$$

$$w \frac{\partial C}{\partial \zeta} = D \left(\frac{\partial^2 C}{\partial \zeta^2} + \frac{\partial^2 C}{\partial r^2} + \frac{1}{r} \frac{\partial C}{\partial r} \right) \quad (2.5)$$

$$\frac{\partial \varphi}{\partial r} = 0, \quad \frac{\partial C}{\partial r} = 0 \quad \text{при } r = R \quad (2.6)$$

$$\varphi(-\infty, r) = 0, \quad C(-\infty, r) = c_0, \quad \alpha(\pm\infty) = 0 \quad (2.7)$$

Предположим, что толщина зазора δ между струной и стенкой капилляра достаточно мала, так что можно пренебречь изменением потенциала по толщине зазора. Малость изменения потенциала по толщине зазора позволяет заменить его значение на границе струны средним значением потенциала по площади зазора, для которого сохраним обозначение φ .

Из этого предположения и (2.2) получаем

$$-\sigma \delta \frac{d^2 \varphi}{d\zeta^2} = \alpha (j_1 + j_{2a}) + (1 - \alpha) j_{2b} + [\alpha j_{3a} + (1 - \alpha) j_{3b}] c \quad (2.8)$$

Таким образом, решение задачи о равномерно распространяющемся импульсе приводится к решению уравнений (2.1), (2.8), (2.5) при граничных условиях (2.3), (2.7), втором условии (2.6) (напомним, что $C(r_0, \zeta) = c(\zeta)$).

Ниже будет рассмотрен вопрос о существовании решения типа равномерно распространяющегося импульса, удовлетворяющего всем перечисленным условиям, и дано качественное исследование характерных особенностей распределения потенциала.

§ 3. Распространение фронта активации и условия существования импульса. 1°. *Качественное исследование системы. Конечность скорости распространения фронта активации.* Покажем прежде всего, что скорость распространения фронта активации конечна, так что $\alpha \equiv 0$ для всех точек струны левее некоторой точки, которой припишем значение $\zeta = 0$ и в которой потенциал φ достигает значения φ_k . В самом деле, при $\zeta \rightarrow -\infty$, в силу граничного условия (2.7), имеем $\varphi \rightarrow 0$, $\alpha \rightarrow 0$. Следовательно, при достаточно больших по модулю отрицательных ζ должно быть $d\alpha / d\zeta \geq 0$. В то же время при таких ζ потенциал $\varphi < \varphi_k$, так что $j_{2b} = 0$, $j_{2a} > 0$. Поэтому при таких ζ уравнение (2.1) может удовлетвориться, только если $\alpha \equiv 0$. Степень активации α начинает изменяться правее точки, в которой φ достигает значения φ_k , т. е. при $\zeta > 0$.

2°. *Второе граничное условие для потенциала.* При $\zeta \rightarrow +\infty$ степень активации поверхности α должна, согласно граничному условию, уменьшаться до нуля. Из уравнения (2.1) находим, что при этом должна обращаться в нуль плотность тока j_{2b} , т. е. должно быть $\varphi \leq \varphi_k$. Можно показать, далее, что при естественном требовании ограниченности φ должно стремиться к нулю, когда $\zeta \rightarrow +\infty$. В самом деле, в силу уравнения (2.8), φ не может при $\zeta \rightarrow +\infty$ оставаться все время больше некоторой фиксированной сколь угодно малой величины, так как из этого следовало бы, что φ неограниченно. Далее, среди интегральных кривых уравнения (2.8), в котором c зависит от ζ , проходящих через область достаточно малых φ , найдется кривая, идущая к $\varphi = 0$ (см. [7], гл. XIII, § 4, теорема 4.1). Наконец, кривые, выходящие из этой области, в силу уравнения (2.8) и того, что $\alpha \rightarrow 0$, в эту область обратно уже не вернуться. Таким образом, из единственного допущения об ограниченности φ получается второе граничное условие, которому должно удовлетворять распределение потенциала

$$\varphi(+\infty) = 0 \quad (3.1)$$

3°. *Основное уравнение для потенциала в случае медленно меняющейся концентрации азотистой кислоты.* Исключая α из соотношений (2.1), (2.8), получаем уравнение

$$\sigma\delta(A + A_1)\varphi'' - \frac{wB}{K}\varphi' - \frac{w\sigma\delta E}{K}\varphi''\varphi' = X - \frac{w\sigma\delta}{KJ}\varphi''' + \frac{w}{K}S\frac{dc}{d\zeta} \quad (3.2)$$

Здесь

$$A = \frac{j_{2a} - j_{2b}}{J} > 0, \quad B = -\frac{J_b J - J J_b}{J^2} > 0, \quad E = \frac{J}{J^2} < 0$$

$$X = j_{2b} - A J_b, \quad J = j_1 + j_{2a} - j_{2b} + (j_{3a} - j_{3b})c, \quad J_b = j_{2b} + j_{3b}c \quad (3.3)$$

$$S = -\frac{j_{3b}J - (j_{3a} - j_{3b})J_b}{J^2}, \quad A_1 = -\frac{w}{K}(j_{3a} - j_{3b})\frac{dc}{d\zeta}$$

где точки означают дифференцирование по φ при постоянном c .

При малых $\kappa = \beta / D$, как видно из (2.3), скорость изменения концентрации азотистой кислоты мала. Тогда в уравнении (3.2) можно пренебречь членами с $dc / d\zeta$, и оно принимает вид

$$\sigma\delta A\varphi'' - \frac{wB}{K}\varphi' - \frac{w\sigma\delta E}{K}\varphi''\varphi' = X - \frac{w\sigma\delta}{KJ}\varphi''' \quad (3.4)$$

Подчеркнем, что это уравнение при $\kappa \neq 0$ не является автономным: его коэффициенты зависят от ζ через посредство медленно меняющейся функции $c(\zeta)$. Несмотря на то, что уравнение (3.4) с соответствующими граничными условиями не исчерпывает собой системы основных соотношений (к нему надо еще добавить уравнение и граничные условия для концентрации), оно играет основную роль во всем дальнейшем исследовании. Это связано с тем, что при медленном изменении концентрации детали этого изменения несущественны.

4°. *Необходимость учета производства азотистой кислоты.* Тем не менее, полностью пренебречь изменением концентрации азотистой кислоты (т. е. принять $\kappa = \beta / D = 0$) нельзя, — если концентрация не изменяется, решения типа импульса нет. Покажем это.

В случае $\kappa = 0$ при $\zeta < 0$ задача сводится к решению уравнения

$$-\sigma\delta \frac{d^2\varphi}{d\zeta^2} = j_{3b}c, \quad c = c_0 \equiv \text{const} \quad (3.5)$$

(получающегося из (2.8) при $\alpha \equiv 0$ с учетом того, что $j_{2b} = 0$ при $\varphi < \varphi_k$) с граничными условиями

$$\varphi(-\infty) = 0, \quad \varphi(0) = \varphi_k \quad (3.6)$$

Решение этой краевой задачи всегда существует и единственно, что доказывается непосредственным интегрированием.

При $\zeta > 0$ имеем уравнение (3.4), которое в данном случае является точным и его коэффициенты не зависят от ζ , с граничными условиями

$$\varphi(+0) = \varphi(-0) = \varphi_k, \quad \varphi'(+0) = \varphi'(-0), \quad \varphi''(+0) = \varphi''(-0) \quad (3.7)$$

которые получаются из требования непрерывности φ и α при $\zeta = 0$. Здесь $\varphi'(-0)$, $\varphi''(-0)$ — известные величины, которые определяются из решения задачи (3.5), (3.6) и не зависят от величины w .

Задача (3.4), (3.1), (3.7) переопределена, так как для уравнения третьего порядка ставятся четыре условия. В принципе эта переопределенность дает возможность найти скорость распространения импульса.

Покажем, что интервал возможных скоростей распространения импульса ограничен. Предположим обратное. Так как в ходе импульса возбуждения потенциал φ обязательно проходит через максимум, то на графике $\varphi(\zeta)$ найдется самая левая точка перегиба $\zeta^* > 0$. По определению, потенциал φ , равный φ_k при $\zeta = 0$, до $\zeta = \zeta^*$ возрастает; при этом его первая производная возрастает, а вторая — убывает до нуля. Отсюда и из того, что значение $\varphi'(0)$ не зависит от w , получается противоречие с уравнением (3.4), записанным в точке перегиба.

Поскольку интервал возможных скоростей распространения импульса ограничен, можно указать такое соотношение между параметрами, что коэффициент при третьей производной в уравнении (3.4) будет мал для всех скоростей из этого интервала.

Покажем, что в предположении, что такое соотношение имеет место, задача (3.4), (3.1), (3.7) не имеет решения (т. е. импульса не существует), если отключен механизм производства азотистой кислоты.

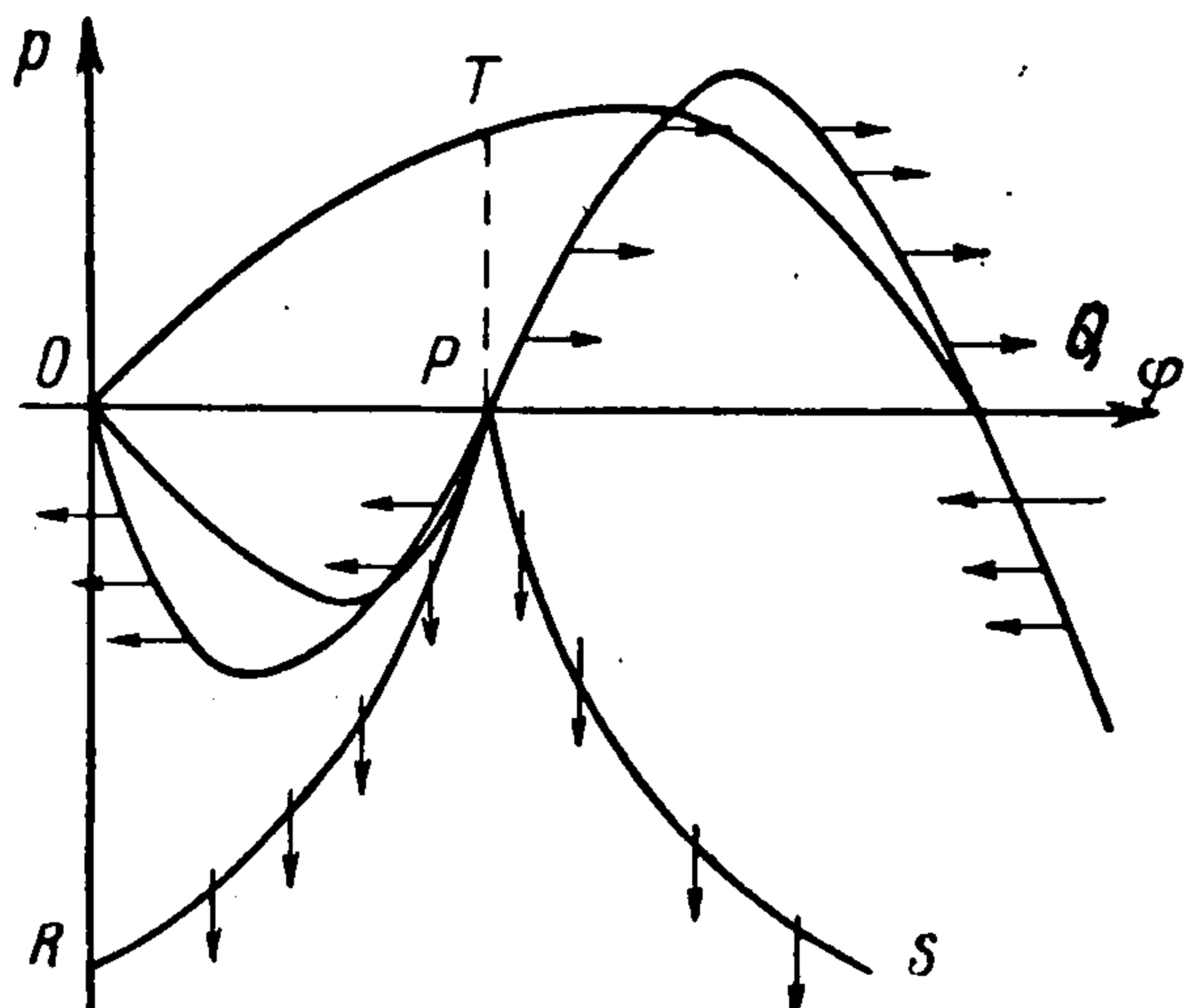
В силу того что, по предположению, коэффициент при третьей производной в (3.4) мал и это уравнение близко в некотором смысле к уравнению второго порядка, удобно рассмотреть поведение интегральных кривых на плоскости переменных φp ($p = d\varphi / d\xi$, $\xi = \zeta / \sqrt{\sigma\delta}$). В новых переменных уравнение (3.3) принимает вид

$$p \frac{dp}{d\varphi} (A - \omega E p) = X + \omega B p - \lambda p \frac{d}{d\varphi} \left(p \frac{dp}{d\varphi} \right) \quad (\omega = w / K \sqrt{\sigma\delta}, \lambda = \omega / J) \quad (3.8)$$

Рассмотрим сначала укороченное уравнение (3.8) без второго слагаемого в правой части, т. е. уравнение первого порядка.

Фазовая диаграмма для этого уравнения представлена на фиг. 5.

Точке $\xi = 0$ на фазовой диаграмме соответствует точка T , положение которой не зависит от ω . (Кривая OT соответствует решению задачи] (3.5), (3.6).) Искомое решение должно представлять собой кривую, по которой можно перейти из точки T в точку O , двигаясь вдоль поля направлений. Из фиг. 5 видно, что в случае [укороченного урав-



Фиг. 5

нения этого сделать нельзя. Положение не изменится, если учесть отброшенный малый член с третьей производной, т. е. перейти к полному уравнению (3.8).

Действительно, искомая траектория изображающей точки обязательно должна пересечь ось φ правее точки P на конечном расстоянии от нее. Это следует из того, что траектория выходит из точки T , имея положительный наклон, и, как можно доказать, нигде, кроме оси φ , не имеет вертикальной касательной (последнее верно для любой траектории, соответствующей полному уравнению). Легко видеть также, что изображающая точка после пересечения оси φ обязательно должна удалиться от нее на конечное расстояние (в противном случае в уравнении (3.8) можно пренебречь членом со второй производной и тогда получится противоречие с поведением кривых для укороченного уравнения).

Далее, над изоклиной нуля укороченного уравнения — линией

$$p = -\frac{1}{\omega B} X \quad (3.9)$$

траектории полного уравнения не могут иметь максимума, а под ней — минимума. Действительно, например, в точке максимума $p' = 0$, $p'' \leq 0$, и из уравнения (3.8), записанного в такой точке над линией (3.9), получаем противоречие.

Таким образом, если искомая интегральная кривая пересекает отрезок PQ (в том числе — и в точке Q), то она непременно пересечет также и линию PS на конечном расстоянии от точки P , так как, по доказанному, приблизиться к точке P на сколь угодно малое расстояние она не может.

Однако при подходе к точке пересечения с изоклиной бесконечности укороченного уравнения PS наклон траектории возрастает, пока не начинает играть существенную роль член со второй производной, не позволяющий траектории, как уже упоминалось, принять вертикальный наклон.

Если коэффициент при второй производной в уравнении (3.8) достаточно мал, то на линии PS траектория будет иметь большой положительный наклон. Далее, к линии PR траектория может подойти только ниже точки пересечения с PS , так как иначе между PR и PS был бы минимум, чего не может быть. Наконец, можно указать полосу, окружающую линию PR , толщина которой стремится к нулю вместе с коэффициентом при второй производной в (3.8), такую, что в ней траектория обязательно примет большой отрицательный наклон. Действительно, как и ранее, траектория не может пройти конечного расстояния внутри упомянутой полосы. Следовательно, траектория проходит внутри полосы отрезок порядка ее толщины.

Внутри полосы уравнение (3.8) упрощается и принимает вид

$$\frac{\omega}{2J} \frac{d^2(p^2)}{d\varphi^2} = \frac{X + \omega B p}{p} + \dots \quad (3.10)$$

причем правую часть внутри полосы можно считать постоянной. Учитывая малость коэффициента при второй производной, приходим к требуемому результату.

Таким образом, траектория, пересекающая линии PS и PR , должна иметь большой положительный наклон вблизи PS и большой отрицательный наклон вблизи PR , что невозможно, поскольку под линией (3.8) траектория не может иметь минимума.

Покажем теперь, что интегральная кривая, соответствующая импульсу, не может пересечь ось φ правее точки Q . Действительно, если при пересечении оси φ левее точки Q был возможен выход изображающей точки из узкой полосы, окружающей ось φ по полю направлений укороченного уравнения, то теперь это невозможно, так как это поле направлено навстречу движению изображающей точки и препятствует ее выходу из узкой полосы, окружающей ось φ , где существенна вторая производная. Однако из проведенных выше рассуждений следует, что искомая интегральная кривая не может все время оставаться в полоске.

Тем самым показано, что при $\kappa = 0$ импульс возбуждения невозможен.

§ 4. Построение и качественное исследование импульса возбуждения.

1°. *Общие соображения.* Данное выше доказательство не только подтверждает несуществование импульса возбуждения при отсутствии возвращающего механизма изменения концентрации азотистой кислоты, но и указывает, в чем именно проявляется действие этого возвращающего механизма.

Пусть теперь $\kappa \neq 0$, но, как и прежде, мало. Тогда концентрация s становится переменной, уравнение (3.4) перестает быть автономным и фазовая диаграмма фиг. 5 уже не остается неподвижной, а медленно изменяется.

В частности, седло Q перемещается влево до слияния¹ с неподвижной особой точкой P — именно благодаря этому обстоятельству становится возможным возврат изображающей точки в начало координат.

Вследствие медленности изменения концентрации все высказанные ранее соображения о траекториях изображающей точки на плоскости φp остаются в силе всюду, за исключением малых окрестностей особых точек P и Q , где движение изображающей точки замедляется и скорость перемещения седла Q , вызванного изменением концентрации s , сравнима со скоростью движения изображающей точки. Поэтому новая возможность для изображающей точки вернуться в начало координат O , появившаяся вследствие изменения концентрации азотистой кислоты, состоит в том, чтобы попасть в малую окрестность движущегося седла Q и вместе с этой окрестностью приблизиться к особой точке P .

Помимо малого параметра ω , определяющего скорость изменения концентрации азотистой кислоты, имеется еще один малый параметр λ — коэффициент при старшей производной в уравнении (3.8). Уравнение (3.8) в малой окрестности произвольной регулярной точки φ_1, p_1 плоскости φp можно записать в виде

$$\lambda_1 z' + \left(\frac{A_1}{p_1} - \omega E_1 \right) z = \omega B_1 + \frac{X_1}{p_1}, \quad z = p \frac{dp}{d\varphi} \quad (4.1)$$

где индексом единица обозначены значения соответствующих коэффициентов при $\varphi = \varphi_1, p = p_1$.

Решение этого уравнения имеет вид

$$z = \frac{X_1 + p_1 B_1 \omega}{A_1 - p_1 E_1 \omega} + C \exp \left[- \frac{(A_1 - \omega p_1 E_1)}{\omega p_1} J_1 (\varphi - \varphi_1) \right] \quad (4.2)$$

где C — постоянная. Первый член соответствует решению укороченного уравнения с $\lambda = 0$, а второй представляет собой поправку, которая может экспоненциально возрастать или затухать в зависимости от знака коэффициента

$$(A_1 - \omega p_1 E_1) / \omega p_1 \quad (4.3)$$

и направления изменения φ .

2°. *Построение импульса возбуждения.* Как и прежде, траектория изображающей точки на участке OT находится из решения задачи (3.5), (3.6); этот участок не зависит от значения параметра ω . В силу предположения о медленности изменения концентрации величину s на этом участке можно считать постоянной и равной s_0 . Чтобы выделить траекторию, соответствующую импульсу, проследим возможное движение изображающей точки после прохождения точки T при различных значениях параметра ω , решая задачу с учетом изменения концентрации. В квадранте TPQ величина (4.3) положительна, и, так как φ в этом квадранте возрастает, то поправка к интегральной кривой укороченного уравнения стремится к нулю, и дальнейшее движение происходит по траектории укороченного

¹ Если интенсивность поглощения q и диффузия достаточно малы, то концентрация s , возрастая, превзойдет значение, соответствующее слиянию седла Q с особой точкой P .

уравнения, соответствующего $\lambda = 0$. После пересечения оси φ изображающая точка продолжает двигаться по траектории укороченного уравнения, так как, хотя коэффициент (4.3) меняет знак, одновременно меняется направление изменения φ . Таким образом, можно вначале вести построение импульса, пользуясь укороченным уравнением.

Так как скорость изменения концентрации, и, следовательно, скорость перемещения седла Q малы, найдется интервал значений ω , для которых траектории, выходящие из T , пересекают ось φ левее седла Q . Каждому такому значению ω соответствует вполне определенное распределение концентрации $c(\zeta, \omega)$. При вычислении этого распределения можно заменить функции j_3 финитными функциями, обращающимися в нуль при $|\varphi| > M$, где M — достаточно большое число. Ясно, что это исказит лишь те траектории, которые не могут соответствовать импульсу возбуждения.

Пусть $\zeta_*(\omega)$ — значение ζ , соответствующее первому пересечению траектории при данном ω с осью φ . Построим решение краевой задачи для укороченного уравнения (3.4) при условиях

$$\varphi(\infty) = \varphi_k, \quad \varphi'(\zeta_*) = 0 \quad (4.4)$$

причем для вычисления коэффициентов уравнения (3.4) используем соответствующее распределение $c(\zeta, \omega)$. При $\kappa \rightarrow 0$ решение поставленной краевой задачи должно стремиться к функции $\varphi = \varphi_0(\zeta)$, где φ_0 — координата седла Q . Поэтому по непрерывности при малых κ , не равных нулю, это решение должно быть близким к $\varphi_0(\zeta)$, так что укороченное уравнение и соответствующие граничные условия можно записать в виде

$$A\psi'' - B\omega\psi' - X_1\psi = O(\varphi_0', \varphi_0'') + o(\psi, \psi', \psi'') \quad (\psi = \varphi - \varphi_0) \quad (4.5)$$

$$\psi(\infty) = 0, \quad \psi'(\zeta_*) = -\varphi_0'(\zeta_*) \quad (4.6)$$

В силу предположения о финитности функций j_3 , производные φ_0' , φ_0'' равномерно стремятся к нулю при $\kappa \rightarrow 0$, так что первый член правой части (4.5) (возмущающий член) может быть сделан сколь угодно малым. Характеристическое уравнение, соответствующее уравнению (4.5), имеет действительные корни разных знаков, причем с изменением ζ ни один из этих корней не обращается в нуль. Поэтому для уравнения (4.5) с отброшенным возмущающим членом существует решение ψ_0 , которое стремится к нулю при $\zeta \rightarrow \infty$ (это утверждение представляет собой обобщение теоремы, доказанной для случая постоянных коэффициентов в [7], гл. XIII).

Поэтому решение линеаризованного уравнения (4.5), удовлетворяющее условиям (4.6), можно выразить через соответствующую функцию Грина, которая, как нетрудно видеть, экспоненциально убывает на бесконечности.

В силу экспоненциального убывания функции Грина величина ψ равномерно стремится к нулю при уменьшении возмущения, т. е. при замедлении возрастания концентрации.

Наличие нелинейных по ψ членов в правой части уравнения (4.5) не вносит в этом случае каких-либо существенных изменений.

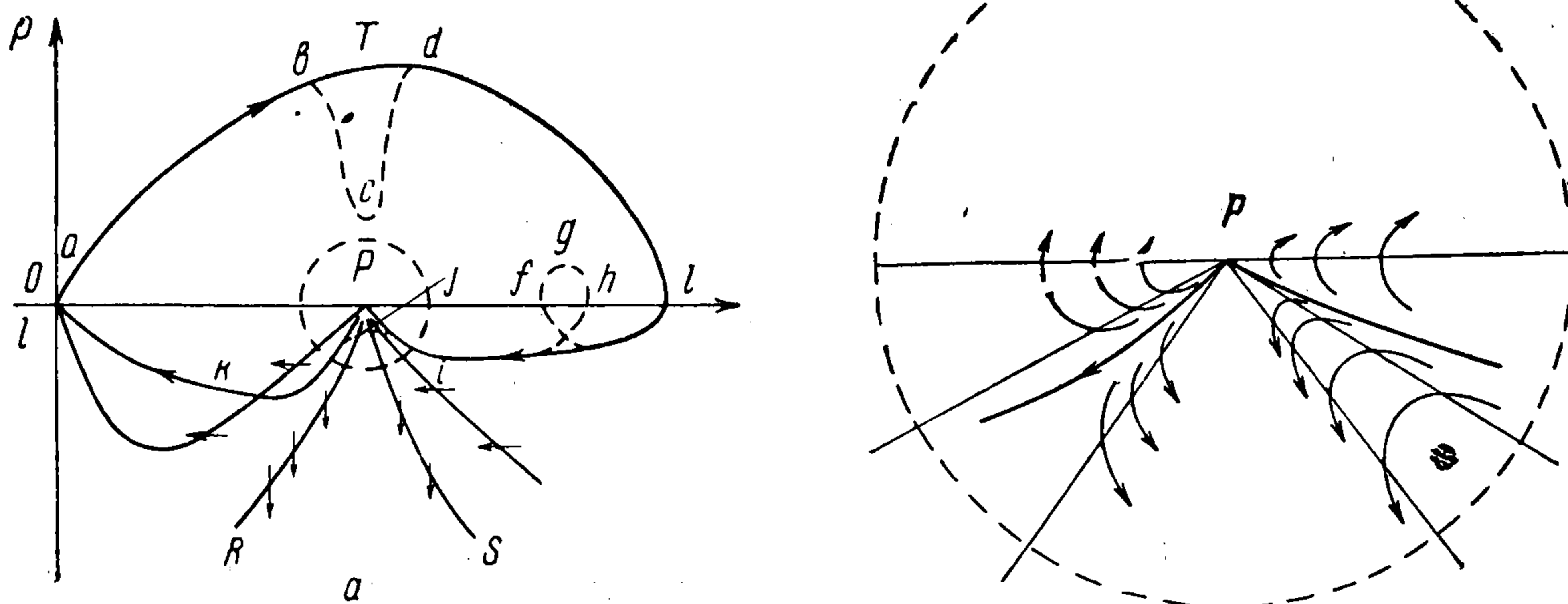
При $\zeta = \zeta_*$ решение краевой задачи (4.4) принимает значение

$$\varphi^* = \varphi_0(\zeta_*) + \psi(\zeta_*)$$

Таким образом, каждому значению параметра ω из некоторого интервала можно сопоставить две точки на оси φ : точку $\varphi_*(\omega)$, соответствующую первому пересечению траектории, выходящей из точки T с осью φ , и точку $\varphi^*(\omega)$, определяемую решением краевой задачи.

При достаточно малых κ и малых ζ_* точка φ_* лежит левее седла Q ($\varphi_* < \varphi_0$), а величина $\psi(\zeta_*)$ мала настолько, что $\varphi_* < \varphi^*$.

По мере увеличения ζ_* величина φ_* не убывает, а седло Q перемещается налево к точке P . Поэтому найдется такое значение ζ , при котором и седло Q и точка φ^* , находящиеся на малом расстоянии ψ друг от друга, окажутся левее точки φ_* . В силу непрерывности при некотором промежуточном значении ζ_* точки φ_* и φ^* совпадут; соответствующее значение параметра ω , равное ω^* , определяет траекторию укороченного уравнения, ведущую из точки T в точку P .



Фиг. 6 а, б

С другой стороны, из точки P при любом значении параметра ω выходит веер кривых, одна из которых обязательно входит в точку O . Стало быть, скорость распространения импульса определяется тем значением параметра ω , которое соответствует попаданию на кривую, приходящую в точку P . Как уже было указано, такое значение существует.

Проведенное рассуждение, завершающее построение импульса возбуждения (см. фазовую диаграмму фиг. 6, а), было основано на рассмотрении укороченного уравнения. Это оправдано, пока решение полного уравнения с экспоненциальной скоростью сближается с решением укороченного уравнения. Нетрудно убедиться, что это имеет место на всем протяжении построенной траектории, за исключением непосредственной окрестности точки P , где показатель экспоненты, определяющий скорость сближения, обращается в нуль.

В этой окрестности траектории укороченного уравнения, находящиеся над кривой, соответствующей импульсу, плавно поворачивая, пересекают ось φ (фиг. 6б), а под ней эти траектории испытывают крутой поворот, пересекают изоклины нуля и бесконечности укороченного уравнения и уходят вниз.

При этом, чем ближе кривая к точке P , тем больше кривизна поворота, в пределе обращаясь в бесконечность.

Отсюда ясно, что как бы мало ни было λ , нельзя пренебречь членом со второй производной в уравнении (3.8) для кривых второго типа, проходящих достаточно близко от точки P , и в том числе для кривой, проходящей через точку P и соответствующей импульсу. Поэтому учет члена со второй производной приведет к тому, что импульсу будет соответствовать траектория, близкая к построенной кривой, отвечающей укороченному уравнению всюду, за исключением малой окрестности точки P , где вместо угловой точки будет плавное скругление.

Этот момент — существен, так как использование укороченного уравнения без этой поправки приводит к бесконечной длительности входа в точку P , которая представляет собой положение неустойчивого равновесия, и выхода из нее. Движение же по скругленной траектории происходит за конечное время.

Рассуждения, относящиеся к завершающей стадии распространения импульса (окрестность точки O), проведены выше без учета изменения концентрации c . Однако, так как скорость движения по построенной траектории ограничена снизу, при достаточно малом κ это движение будет происходить гораздо быстрее, чем успевает изменяться концентрация, т. е. по-прежнему будет осуществляться медленная деформация кривых в фазовой плоскости. Так будет продолжаться, пока изображающая точка не подойдет к точке O , где ее скорость становится сколь угодно малой. Здесь уже следует учитывать изменение концентрации, причем можно убедиться, что существует кривая, входящая в точку O и начинающаяся в точке P .

§ 5. Качественное сопоставление с данными наблюдений. Заключение.

1°. Обратимся теперь к более детальному рассмотрению изображенной на фиг. 2 типичной кривой изменения потенциала во времени в данном сечении при прохождении импульса возбуждения. На этой кривой сразу же выделяются три основных участка.

(1) Участок $abcde$ быстрого подъема потенциала до значения, превосходящего φ_k .

(2) Участок $efghij$ медленного падения потенциала до значения φ_k .

(3) Заключительный участок jkl , на котором потенциал быстро убывает до своего исходного значения, равного нулю.

Такое распадение процесса на три этапа сразу же вытекает из рассмотренной теоретической схемы уже в самом простом случае бесконечно медленного изменения концентрации ($\kappa \rightarrow 0$). В этом предельном случае фазовая траектория импульса возбуждения принимает форму, изображаемую на фиг. 5 линией $OTQPO$.

Физический смысл распада процесса на три этапа вполне соответствует основной схеме Бонхеффера: вначале происходит активация — переход из устойчивого пассивного состояния (точка O на фазовой диаграмме) в устойчивое активное состояние (точка P). Затем в результате медленного изменения параметра — концентрации — происходит снижение потенциала активного равновесного состояния (участок QP) до тех пор, пока равновесие в активном состоянии не станет неустойчивым (момент слияния точек Q и P), после чего происходит быстрый возврат в исходное пассивное состояние (участок PO).

В рассматриваемом предельном случае скорость распространения импульса определяется исключительно первым этапом (на фазовой диаграмме — попаданием траектории из точки O в седло Q). Этот этап математически вполне аналогичен нормальному распространению пламени [5].

2°. Рассмотренный предельный случай $\kappa \rightarrow 0$ дает слишком грубое описание импульса.

Наблюдаемая амплитуда импульса меньше той, которая соответствует возрастанию потенциала до максимума при неизменной концентрации, как это получается при $\kappa \rightarrow 0$. Это обстоятельство связано с конечностью κ , о чем можно судить по тому, что продолжительность промежуточного этапа, хоть и велика сравнительно с длительностью начального, но превышает ее всего на порядок.

При κ же малом, но конечном, т. е. при не бесконечно малой скорости изменения концентрации, как вытекает из построения, проведенного в § 4, траектория, соответствующая импульсу, пересекает ось φ левее места начального расположения седла Q , что и означает уменьшение амплитуды импульса (см. фиг. 6, a , где пунктирной линией изображена фазовая диаграмма наблюдаемого импульса, а сплошной — построенного).

С конечностью κ связано также наблюдаемое резкое замедление падения потенциала вблизи $\varphi = \varphi_k$ на завершающей стадии (точка j на фиг. 2), чему соответствует подход кривой построенного импульса на фиг. 6, a , к оси φ , т. е. уменьшение $p = d\varphi / d\xi$ вблизи точки P .

Далее имеются небольшие колебания потенциала на промежуточном этапе, которым на фиг. 6, a , соответствует петля fgh . Она не объяснима в рамках представлений, связанных с укороченным уравнением, поскольку кривая построенного импульса могла бы перейти из нижней полуплоскости в верхнюю только на участке PQ , а это невозможно, так как поле укороченного уравнения направлено здесь сверху вниз. Обращение к полному уравнению (3.8) устраняет противоречие, хотя для окончательного решения вопроса необходим более детальный анализ. Можно показать только, что в согласии с наблюдаемой картиной, поправка, обусловленная членом со старшей производной, мала.

В самом деле, согласно работе [8], импульс возбуждения распространяется по струне радиусом $r_0 = 0,62$ мм в капилляре радиусом $0,98$ мм со скоростью $\omega = 42,4$ см/сек при электропроводности раствора $\sigma = 0,52$ 1/ом см. Длительность начального участка составляет примерно 35 мсек, длительность всего импульса — примерно на порядок больше.

Изменение потенциала на протяжении начального участка составляет примерно 1 в. Величина φ_k порядка 0.5 в, а начальная концентрация азотистой кислоты такова, что ток $c_0 j_{3b}(\varphi_k)$ равен 10 ма/см^2 ; при прохождении импульса этот ток за счет увеличения концентрации азотистой кислоты возрастает в несколько сот раз, приближаясь к току j_{1a} , имеющему порядок величины 10 а/см^2 . Ток j_{3a} в несколько раз больше тока j_{3b} . Длительность начальной фазы импульса τ , на которой происходит полная активация поверхности, позволяет определить порядок величины K :

$$\tau \sim \frac{1}{K j_{2a}}$$

Если Z и Φ — характерные масштаб длины и изменение потенциала соответственно, то в безразмерных переменных

$$\eta = \zeta / Z, \quad \Theta = \varphi / \Phi \quad (5.1)$$

основное уравнение (3.4) примет вид

$$A\Theta'' - \omega BZ\Theta' - \frac{\omega E\Phi}{Z}\Theta'\Theta'' = \frac{XZ^2}{\Phi} - \frac{\omega}{JZ}\Theta''' \quad (5.2)$$

причем масштабы Z и Φ выбираются так, чтобы на рассматриваемом участке производные были порядка единицы.

Выбирая в качестве характерного масштаба длины $Z = \omega\tau$, что соответствует рассмотрению начального и конечного участков импульса, имеем порядки величин безразмерных параметров в уравнении (5.2)

$$\begin{aligned} A \sim 10^{-1} - 10^0, \quad \omega BZ \sim 10^1 - 10^2, \quad \omega E\Phi / Z \sim 10^{-1} - 10^0 \\ XZ^2 / \Phi \sim 10^2 - 10^3, \quad \omega / JZ \sim 10^{-1} - 10^0 \end{aligned} \quad (5.3)$$

Приведенные оценки показывают, что «инерционный» эффект, отражаемый членом со старшей производной в уравнении (5.2), может проявляться лишь локально, так как коэффициент при старшей производной мал.

На промежуточном участке величина Z на порядок больше, так что член XZ^2 / Φ может быть сравним с остальными, только если величина X мала. Таким образом, на большей части промежуточного участка потенциал должен быть близок к значению $\varphi = \varphi_0$, при котором $X = 0$. Это вполне согласуется со сказанным ранее, что изображающая точка приходит в окрестность точки P на фазовой диаграмме, следуя за перемещающимся следом.

Остается еще участок резкого замедления роста потенциала на начальном этапе (точка c на фиг. 2). Этот участок не объясняется рассмотренной теоретической схемой и, по-видимому, не имеет к ней отношения.

Анализ условий проведения опытов, с которыми проводится сопоставление, дает основание считать, что этот участок связан с не успевшим исчезнуть влиянием внешнего тока, прикладывавшегося для возбуждения импульса. Этот ток составлял несколько ма/см^2 , что сравнимо с собственным током импульса на начальном этапе.

3° Ввиду сложности системы проведенное выше рассмотрение по необходимости было качественным и ограничивалось исследованием равномерного распространения импульса. Вместе с тем полное исследование процессов распространения самоподдерживающихся импульсов должно включать в себя целый комплекс задач, большая часть которых имеет непосредственную аналогию с задачами теории горения.

В первую очередь подлежит исследованию вопрос о единственности равномерно распространяющегося импульса. Как видно из § 4, в доказательстве ничего не говорится о возможном числе решений. Трудность здесь заключается в том, что, в отличие от теории горения, решение не монотонно зависит от неизвестной скорости распространения импульса.

Большой интерес представляет также исследование устойчивости стационарного импульса по отношению к малым возмущениям и более широкий вопрос о развитии произвольного начального распределения активных и пассивных участков. Ясно, что из некоторых начальных распределений должен развиваться равномерно распространяющийся импульс, а из некоторых — состояния однородной пассивации поверхности. Важно отметить, что, в отличие от задач горения, этим, вообще говоря, не исчерпываются возможные ситуации. Вполне вероятно возникновение при подходящем начальном распределении группы следующих друг за другом импульсов. Важной отличительной особенностью рассматриваемой системы является возможность появления периодических состояний. Простейшим случаем периодического состояния является чередование активного и пассивного состояний, возникающее при пропускании через систему подходящего внешнего тока.

Все сказанное относится не только к рассмотренной электрохимической модели нерва, но, в еще большей степени, и к самому нерву. Использование вычислительных методов позволит количественно сопоставить теоретические результаты с экспериментально наблюдаемыми и подойти к решению обратной задачи — определению параметров системы по наблюдениям за изменением потенциала при распространении импульса.

Поступила 21 VII 1965

ЛИТЕРАТУРА

1. Х о д ж к и н А. Нервный импульс. Изд-во «Мир», 1965.
2. B o n h o e f f e r K. F. Modelle der Nervenregung. Naturwissenschaften, 1953, В. 40, No 11, S. 301—311.
3. Б о н х е ф ф е р К. Об активации пассивного железа. Тр. IV Всесоюзн. совещания по электрохимии. Изд-во АН СССР, 1959.
4. B o n h o e f f e r K. F., V e t t e r K. J. Zur Aktivierung und Repassivierung von passivem Eisen in Salpetersäure. Z. Phys. Chem., 1950, В. 106, 1/3, Sept., S. 127—159.
5. К о л м о г о р о в А. Н., П е т р о в с к и й И. Г., П и с к у н о в Н. С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме. Бюл. МГУ. Математика и механика, 1937, вып. 6.
6. З е л ь д о в и ч Я. Б. К теории распространения пламени. Ж. физ. химии, 1948, т. 22, № 1.
7. К о д д и н г т о н Э., Л е в и н с о н Н. Теория обыкновенных дифференциальных уравнений. Изд. иностр. лит., 1958.
8. B o n h o e f f e r K. F., R e n n e b e r g W. Über Aktivitätswellen auf passiven Eisendrähten. Z. Phys., 1941, В. 118, 7, S. 389—400.