АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ФИЗИКИ

Серия «Теоретическая и прикладная биофизика»

В. В. Смолянинов

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ТКАНЕЙ

ИЗДАТЕЛЬСТВО * НАУКА * МОСКВА 1980

УДК 577.3

Смолянинов В. В. **Математические модели биологических тканей.** М.: Наука, 1980. 368 с.

В монографии наряду с общетеоретическими задачами — классификацией математических моделей биологических тканей по свойствам пространственной организации связей клеток и природе межклеточных взаимодействий, выяснением влияния локальной организации ткани на ее глобальные характеристики в рамках разных аксиоматик — решаются и прикладные проблемы, возникшие в последние годы в электрофизиологии таких сложных тканей, как сердечная мышца, гладкая мышца, печень и др. Основу монографии составляют оригинальные исследования автора.
Книга рассчитана на биофизиков, а также студентов и аспирантов биофизической специальности.
Табл. 1, ил. 105, список лит. 194 назв.

Редакционная коллегия серии
«Теоретическая и прикладная биофизика»:
академик *Г. М. Франк* (главный редактор),
кандидат физико-математических наук *А. А. Замятнин*
(зам. главного редактора)
доктор химических наук *Л. А. Блюменфельд*,
доктор биологических наук *Б. Н. Вепринцев*,
доктор биологических наук *Ю. А. Владимиров*,
доктор физико-математических наук *С. В. Фомин*,
доктор биологических наук *С. Э. Шноль*

Ответственный редактор книги:
член-корреспондент АН СССР *Г. Р. Иваницкий*

С $\frac{21005-019}{055(02)-80}$ 761—79

© Издательство «Наука», 1980 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Биологические ткани представляют интерес для биофизических исследований как распределенные системы. Свойства всякой системы, т. е. конструкции, построенной из элементов, определяются не только свойствами элементов, но и организацией их связей и взаимодействий. Поэтому общая теория систем представляет собой аспект изучения роли «локальных» свойств элементов и организации связей в определении «глобальных» свойств системы. Теория распределенных систем важна для биологических приложений в широком плане, поскольку распределенные биологические системы имеют два основных уровня организации — молекулярный и тканевой. Свойства элементов этих уровней принципиально различны, тем не менее на каждом из уровней могут решаться одинаковые задачи [1]. Это обстоятельство, по-видимому, послужит основой разработки в будущем теории распределенных систем, учитывающей особенности взаимодействий элементов разной природы. В настоящей книге не ставятся столь общие задачи, но в ней естественным образом возникают некоторые простые пересечения задач разных уровней.

Эта книга посвящена теории распределенных систем взаимодействующих элементов на тканевом уровне. Математические модели биологических тканей рассматриваются с точки зрения способов организации взмодействия клеток. Во всех случаях на первый план выносятся задачи математического описания самой ткани, а не процессов, которые могут реализоваться в разных тканях. Образ возбуждения используется главным образом как функциональный тест свойств активных взаимодействий клеток, поэтому изложение теории возбуждения не является полным и дается только в общетканевом сравнительном аспекте.

Довольно полное и содержательное математическое описание разных внутриклеточных и тканевых процессов на основе качественной теории динамических систем имеется в ряде недавно вышедших монографий: А. М. Жаботинский [53], Ю. М. Романов-

---

Один из примеров одинаковых задач — это задача построения движений. У простейших и одиночных клеток эта задача целиком решается на молекулярном уровне, тогда как у многоклеточных организмов — главным образом на тканевом, но при участии молекулярных механизмов сокращения, возбуждения и др.

ский и др. [84], Г. Р. Иваницкий и др. [57]. Проблемы реализации логических функций и других преобразований в нейронных структурах тоже хорошо освещены в отечественной литературе последних лет: Н. В. Позин [81], С. В. Фомин, М. Б. Беркинблит [111], В. Л. Дунин-Барковский [49]. Поэтому в этой книге мы ограничились рассмотрением простых тканевых процессов, уделяя больше внимания другим вопросам математической гистологии, которые мало отражены в современной литературе — структурным и электрическим моделям тканей. Кроме общих формальных проблем разобщения аксиоматических систем разных тканевых моделей, здесь в общем виде решаются и прикладные задачи гистологии и электрофизиологии.

В книге принята трехступенчатая рубрикация: главы, разделы и подразделы. Для упрощения ссылок разделы нумеруются сквозным образом по всей книге, а подразделы в пределах каждого раздела. Формулы нумеруются по порядку их следования в пределах каждого подраздела одиночными номерами в круглых скобках; двойные номера, например (4.2), используются при ссылках на формулы другого подраздела данного раздела, тогда на первом месте стоит номер подраздела; тройные номера вида (11.4.2) используются при ссылках на формулы из другого раздела, тогда на первом месте стоит номер раздела и т. д. Двойные номера без скобок используются при ссылках на подразделы, в которых первый номер соответствует номеру раздела.

Для выделения структурных и тканевых моделей используется специальный шрифт: R — стандартное обозначение действительного пространства, $[\mathsf{R}]$ — множество точек целочисленной решетки, T — общий символ ткани, D — дерево, N — сеть и т. д. Вектора и матрицы выделяются обычным образом, с помощью полужирного шрифта. Часто без пояснений используются следующие простые стандартные функции: $\delta(x)$ — дельта функция Дирака, $\varepsilon(x)$ — функция единичного скачка, $1(x)$ — единичная функция, $\pi(x; l) \equiv \varepsilon(x) - \varepsilon(x-l)$ — функция прямоугольного импульса длины l, часто $\pi(x; 1) \equiv \pi(x)$.

Автор выражает глубокую благодарность своим учителям — И. М. Гельфанду и безвременно ушедшим от нас М. Л. Цетлину и С. В. Фомину, а также своим коллегам и друзьям Ю. И. Аршавскому, М. Б. Беркинблиту, С. А. Ковалеву и Л. М. Чайлахяну, без помощи и поддержки которых эта работа была бы невозможна. Автор искренне признателен Ж. Л. Блиох за сотрудничество, которое способствовало разработке новых тканевых моделей (кинетических схем), и за помощь в работе над рукописью.

ВВЕДЕНИЕ

За последние годы биологические ткани стали занимать особое место в биофизических исследованиях [84, 11], с одной стороны, ввиду актуальности некоторых приложений (модель фибрилляции сердечной мышцы, волновые процессы в нервных тканях и пр.), с другой стороны, благодаря большой теоретической значимости (теория нейронных сетей, теория электрических синцитиев, модели морфогенеза и др.). Теоретический интерес к тканевым моделям вызван тем, что они охватывают широкий спектр распределенных однородных систем разной степени сложности организации.

Большое число однотипных клеточных элементов, наделенных каким-либо «функциональным» свойством, и однородный способ организации межклеточных связей — таковы общие свойства любых тканевых моделей, которые согласуются с обычным биологическим определением ткани как сообщества однотипных клеток, коллективно решающих общую задачу («выполняющих одинаковую функцию» [122]). Если пытаться построить более общее формальное определение ткани с учетом биологических «оригиналов» и математических «изображений», то получается следующее: *ткань — однородное связное множество пространственно распределенных и функционально взаимодействующих клеток-элементов.* В такой общности, конечно, теряется биологическая тканевая специфичность, что, во-первых, естественно для формального подхода и, во-вторых, свидетельствует о некоторой общности, по крайней мере, теоретических проблем для однородных систем биологической и небиологической природы. Биологическая специфика однородной системы или среды как ткани возникает в определениях свойств элементов-клеток и свойств межклеточных взаимодействий либо в постановках тканевых задач.

В этой работе рассматриваются разные модели биологических тканей с целью сравнения исходных локальных («клеточных») аксиоматик и результирующих глобальных («тканевых») свойств этих моделей. Одна из первых постановок такой задачи была связана с описанием электрических свойств миокардиальной ткани и исходно формулировалась примерно следующим образом: синцитий миокарда можно представлять как сеть, построенную из клеток типа отрезков волокна, свойства которых хорошо известны из кабельной теории волокна; требуется по-

строить «кабельную теорию» сетевых моделей и выяснить как зависят электрические характеристики ткани от размерности сети, степени связности клеток и прочих свойств клеточных связей [3, 16]. Для любой тканевой модели эту частную постановку нетрудно превратить в общую теоретическую задачу «от клетки к ткани», в которой исходно задаются свойства клеток, правила синтеза ткани или свойства пространственной организации связей клеток, функциональные свойства клеточных связей; а требуется определить — описать функциональные свойства ткани как коллективное поведение взаимодействующих клеток в ответ на тестирующее воздействие или в каком-либо функциональном акте. Эта задача является основной в нашем изложении. Чтобы сделать различия в определениях разных тканевых конструкций более наглядными, мы всюду старались следовать одинаковой схеме построения теории: начинать с определений «клетка», «связи», «взаимодействия» и затем функциональные свойства ткани изучать как следствия принятых определений. Такая методологическая схема обычна для математических теорий и естественно ей следовать в описаниях математических моделей биологических тканей. В остальном стиль изложения является скорее биофизическим, чем формально математическим. Каждая наука имеет свой стиль и биофизику, по-видимому, следует понимать как способ выражения биологических проблем на физическом и математических языках. Модифицируя название одной из первых биофизических книг [121], можно образно сказать, что *биофизика — это биология с точки зрения физики.* Этому критерию удовлетворяет данная работа: здесь биологические ткани рассматриваются как специализированные физические среды.

Основу настоящей книги составляет наша ранняя работа [93], посвященная сравнению аксиоматик возбудимых тканей. Первоначальным стимулом развития этого направления сравнительного изучения тканевых моделей послужило сопоставление электрических схем нейронной («синаптической») и синцитиальных сред с целью выяснения причин различия формализмов описания распространения волн возбуждения в этих разных моделях [92]. Два указанных типа тканей порождаются двумя формами передачи межклеточных взаимодействий — через электрические и химические синапсы [21].

Электрическим синапсом называется электропроводящий контакт клеток. Ткани, в которых электрические синапсы являются единственной формой взаимодействия клеток, называются электрическими синцитиями. Термин «синцитий» означает здесь непрерывную связь клеток по электрическому току. Первоначально этот термин вошел в гистологию благодаря гипотезе цитоплазматической непрерывности биологических тка-

ней, которая противопоставлялась гипотезе морфологической индивидуальности клеток, т. е. «клеточной теории» биологических тканей [120, 123, 125]. Электрическая связь клеток характерна для более примитивных по своей организации тканей — эпителиев, печеночной паренхимы, сердечной мышцы, гладкой мышцы и пр. Обычно электрическая связь между клетками таких тканей является настолько хорошей, что в электрических моделях наличием контактных мембран можно пренебрегать и представлять ткани как истинные цитоплазменные синцитии. Даже в тех случаях, когда связь между клетками не является достаточно хорошей, формальные приемы позволяют строить модели, эквивалентные истинным синцитиям [20]. Таким образом, современные модельные представления как бы возвращают нас, но уже на новом уровне, к первичным идеям синцитиальной организации биологических тканей.

Для невозбудимых тканей существенна не электрическая связь клеток, а диффузионная — обеспечивающая обменный транспорт разных молекулярных продуктов, В этих случаях межклеточные контакты обладают диффузионной проводимостью для макромолекул, что обеспечивает одновременно и хорошую электрическую проводимость по ионам. Так как хорошая диффузионная и электрические проводимости обеспечиваются порами в контактных мембранах, такую связь клеток можно интерпретировать и как истинно синцитиальную. В наиболее явном виде межклеточный контакт подобен «решету» в растительных тканях, что необходимо для создания гидродинамического транспорта «питательных соков». Все эти случаи представляют разные возможные варианты синцитиальности реальных тканей, но в теории синцитиальных тканей можно в первую очередь ограничиться рассмотрением электрических моделей, как наиболее универсальных. Это ограничение принимается в дальнейшем изложении и «синцитиальной тканью» (СТ) или просто «синцитием» называется, как правило, ткань с электрической связью клеток.

Химическим синапсом называется такая форма межклеточного контакта, в которой связь между электрическими процессами возбуждения пресинаптической области и возбуждения (или торможения) постсинаптической области осуществляется через химический посредник («медиатор»). Благодаря этим особенностям (см. [61] или ниже раздел 8), передача воздействий через химический синапс направлена («асимметрична»), взаимодействующие клетки остаются электрически изолированными. Поскольку, во-первых, принцип передачи посредством химических синапсов присущ исключительно нервным клеткам, во-вторых, пространственная распределенность полисинапти-

ческих воздействий тоже обусловлена особенностями организации нервных клеток — существованием разветвленных аксонов, постольку тканевая модель, обладающая этими свойствами, называется здесь «нейронной тканью» (НТ). Однако это название нельзя признать удачным, так как оно не характеризует принцип организации межклеточных взаимодействий, а происходит от названия конкретной биологической ткани, в которой наряду с химическими синапсами существуют электрические [125].

Нейронная ткань, определенная в соответствии с выделенными выше свойствами, является модельным «антиподом» по отношению к синцитиальным тканям, что позволяет характеризовать свойства организации НТ как «антисинцитиальные».

Кроме двух основных моделей биологических тканей НТ и СТ, здесь рассматривается еще абстрактная тканевая модель, которая является удобным математическим объектом для изучения кинематики волн возбуждения. Предельная формальная простота этой модели — основное ее достоинство и первоначальный интерес к ней [33, 39, 68, 40] был вызван возможностью ее определения «не через элементы, а непосредственно» [39], т. е. через определение общих свойств распространения возбуждения. Особенно важную роль эта модель непрерывной возбудимой среды сыграла в исследованиях кинематических режимов автоволновых процессов [59], использующих механизм спиральной волны И. С. Балаховского [8]. Впервые мы обратили внимание на возможность и необходимость локального определения кинематических свойств передачи возбуждения в непрерывной среде благодаря исследованиям возможности остановки волны на склоне рефрактерности в 2-мерной модели [90]. Затем нами специально была предпринята попытка исходного определения непрерывной возбудимой среды «через элементы» [93]. Локально определяемая непрерывная возбудимая среда называется здесь «точечной тканью» (ТТ), так как основу общего кинематического формализма составляют аксиомы передачи возбуждения «от точки к точке». Такой подход позволяет проблему кинематики волн возбуждения ставить как тканевую проблему, т. е. связывать с локальной («клеточной») организацией среды («ткани»).

Наконец, в качестве тканевой модели здесь рассматриваются еще кинетические схемы (КС). Эти схемы, которые в основном считаются однородными, можно исходно вводить и определять с разной логикой, например, даже не указывая на связь с кинетическим формализмом сложных процессов. Однако «функциональная структура» процессов представляет самостоятельный интерес для биологических приложений, поэтому первичное определение КС как схемы процесса полезно само по себе и, кроме

того, позволяет единым формализмом связать разные структурно-функциональные задачи. Абстрактный способ определения КС возможен на основе конечного или бесконечного автомата, доопределенного переходными функциями состояний. В общем случае функционирование КС можно представлять как движение некоторой популяции элементов (например, молекул, мембранных каналов, клеток, организмов и пр.) по множеству состояний. При пространственном упорядочении множества состояний аксиоматика определения КС становится сходной с той, которая здесь используется для определения НТ. В таком сопоставлении собственные функции состояний КС аналогичны импульсным переходным функциям нейронов, если концентрацию популяции отождествлять с мембранным потенциалом нейронов. Весьма интересным и плодотворным является аспект сравнений КС с СТ, тогда аналогом потенциала СТ служит среднее время жизни популяции в состоянии для КС. Таким образом, используемый здесь общий формализм КС интересен не только в связи с приложениями к сложным процессам, но и для целей сравнения моделей биологических тканей, использующих разные аксиоматики.

Первая глава охватывает математические проблемы структурного моделирования биологических тканей. Она содержит элементы теории однородных бесконечных графов и тканевых мозаик, здесь вводятся основные варианты моделей структур, которые затем используются в сравнениях НТ, СТ и КС. Остальные проблемы этой главы имеют автономное значение и связаны с описанием свойств клеточных упаковок и изучением свойств «операции» деления клеток при генезе ткани. В остальных главах последовательно излагаются функциональные теории моделей ТТ, НТ, СТ и КС. Теория СТ занимает две главы, как по причине большей развитости этой теории, так и ввиду различий математического аппарата описания синцитиев-сред — дифференциальные уравнения в частных производных и синцитиев-сетей — многомерная матричная алгебра.

Прежде чем переходить к рассмотрению собственно математических вопросов, полезно ввести основные образы биологических тканей, которые в явном или неявном виде используются в дальнейших модельных построениях. Приводимые ниже краткие «портреты» некоторых конкретных тканевых объектов подобраны так, чтобы выделить основные схемы тканевых конструкций.

Волокна. Классическими объектами одиночных 1-мерных тканевых образований служили и служат следующие волокна: 1) гигантский аксон кальмара — диаметром до 1 мм и длиной несколько сантиметров [113]; 2) цилиндрические клетки стебля водоросли *Nitella* — диаметром несколько мм и длиной до 10 см [171]; 3) мышечные волокна скелетной мускулатуры — диаметром от десятков до сотен микрометров, длиной до десятков сантиметров

[59]; 4) волокна Пуркинье, которые образуют специализированные быстропроводящие пути в миокарде и отличаются от волокон стенки миокарда значительно большим диаметром и существованием длинных неветвящихся участков [193]. Структурно-функциональные особенности организации волокон Пуркинье — клеточная организация и непрерывное проведение возбуждения — были отправным моментом доказательства электрической синцитиальности миокарда [19].

Другой пример 1-мерной дискретной организации (при наличии истинной синцитиальности) дают миэлинизированные аксоны: возбудимые участки аксона («перехваты Ранвье») разделены участками, на которых аксон покрыт оболочкой миэлина, являющейся хорошим электроизолятором. Эти аксоны тоже относятся к основным объектам самых разносторонних исследований возбудимости [113, 114, 141]. Миэлинизированные аксоны можно рассматривать как пример «геометрического» способа решения задачи увеличения скорости проведения возбуждения [91].

Разветвленными волокнами с разной степенью сложности организации («древовидными синцитиями») являются дендриты нервных клеток. Многие функционально однотипные нейроны имеют сходные структуры дендритов, что используется для структурной классификации нейронов. Например, это справедливо для выходных нейронов коры больших полушарий, коры мозжечка и спинного мозга (рис. 1). В некоторых случаях функциональный тип клеток определяется более широко и тогда структура дендритов, а также способ распределения аксонных разветвлений, могут служить критериями выделения подтипов клеток [87]. Например, по критерию распределения дендритов между разными слоями выделяются подтипы клеток Гольджи коры мозжечка (рис. 2).

Для нервных клеток характерно также большое разнообразие способов ветвления аксонов, на основе которых формируются «поля» межнейронных взаимодействий. На рис. 2 показан пример густого ветвления аксона клетки Гольджи (ГК 1) в ограниченной области зернистого слоя. Представляет интерес не только характер ветвления одиночного аксона, но и совместное пространственное распределение аксонов однотипных клеток. Наиболее четким примером существования системы аксонов, как особого типа подткани, служит система параллельных волокон молекулярного слоя коры мозжечка, образованная аксонами зернистых клеток (подробности см. в работе [87]). Аксон одиночной зернистой клетки, поднимаясь в молекулярный слой ветвится подобно Т-образной антенне и его ветви, которые называются «параллельными волокнами», расходятся параллельно оси лепестка мозжечка. Параллельные волокна плотно заполняют молекулярный слой, формируя в нем своеобразную возбудимую среду с градиентом скоростей распространения возбуждения по высоте слоя (диаметр параллельных волокон монотонно убывает по высоте слоя). Сходную, поперечно ориентированную, систему волокон образуют еще аксоны корзинчатых и звездчатых клеток коры мозжечка. Аналоги подобных систем аксонов можно найти также в других отделах центральной нервной системы. Заметим, что параллельная организация мышечных волокон скелетной мускулатуры или аксонов в нервных ство-

лах гораздо менее интригующа, чем 2- или 3-мерная «параллельная среда» аксонов коры мозга.

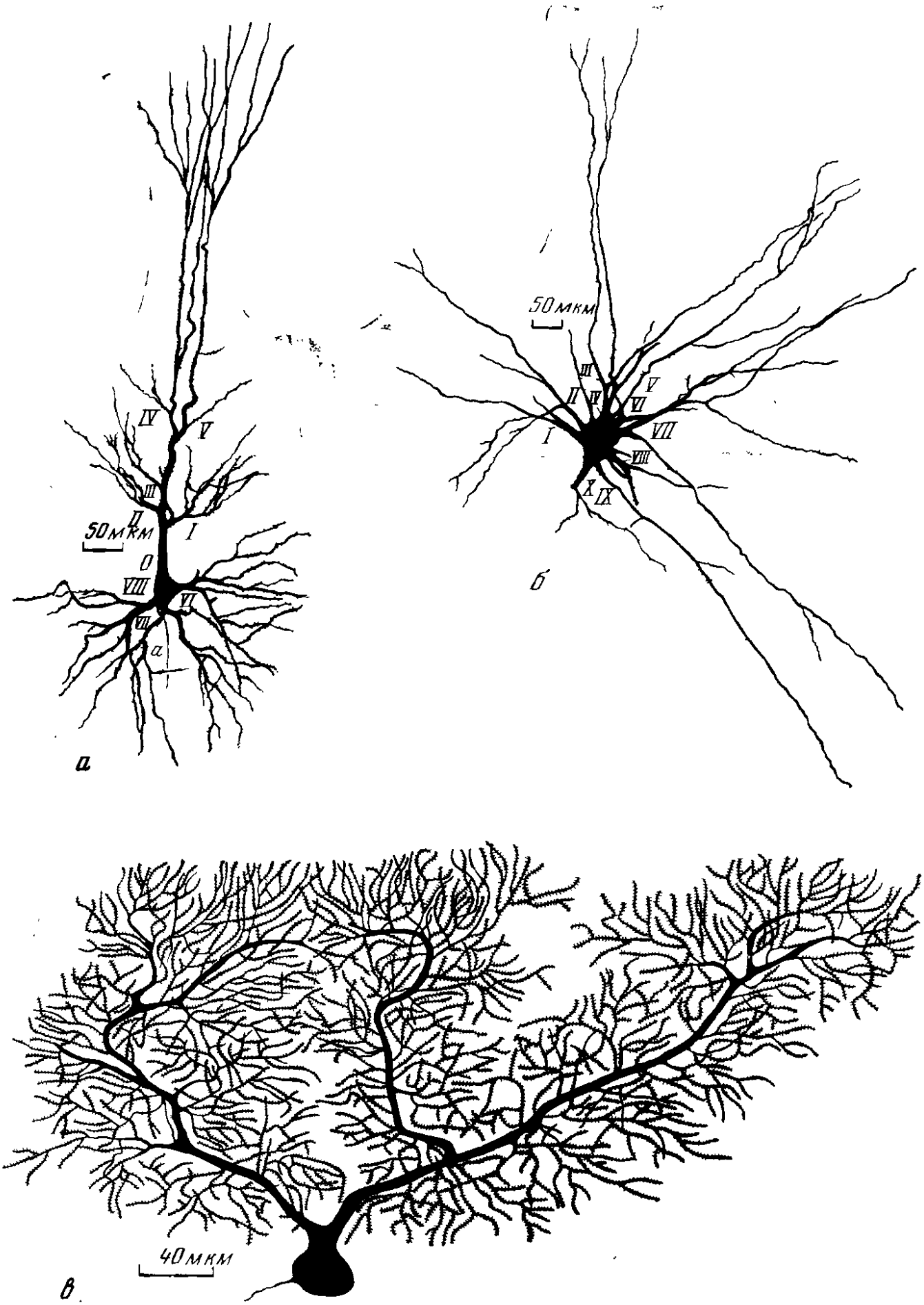
Эпителиальная ткань. Однослойные эпителиальные ткани имеются во всех органах животных и растений [122, 167]. Для этих тканей характерна плотная 2-мерная упаковка клеток призматической формы. Количество соседей c произвольно выбранной клетки в слое («степень связности клетки») может широко варьировать от 3 до примерно 10, но при этом среднее значение $c = 6$ [165]; поэтому правильной плоской моделью эпителия может служить слой правильных гексагональных призм. Законы случайной организации эпителиальных мозаик подробно рассматриваются ниже в разделе 3.

Для эпителиальных тканей, даже многослойных [186], характерна электрическая связь клеток, 2-мерными электрическими синцитиями являются эпителии желудка [182], кишечника [185] и др. [172].

Соединительные ткани. Хрящ, жировая ткань и некоторые другие ткани «внутренней среды» организма [122] построены по принципу плотного 3-мерного заполнения пространства клетками, имеющими форму простых многогранников. Количественные исследования таких тканей с пространственной реконструкцией отдельных клеток были выполнены Льюисом [164]. Число граней клеток, равное в данном случае степени c связности, тоже здесь сильно варьирует (см. раздел 3), но средняя величина связности $c = 14$, т. е. правильной моделью средней картины может служить пространственная мозаика 14-гранников. Количественные характеристики и модели 3-мерных клеточных упаковок таких тканей специально рассматриваются ниже в разделе 3.

Гладкая мышца. Клетки гладкой мышцы представляют собой длинные и тонкие веретена ($l = 100—200$ мкм, $d = 5$ мкм). В ткани клетки ориентированы параллельно, плотно прилегают друг к другу (средние расстояния между мембранами соседних клеток в боковых областях 0,1—0,2 мкм), но контактируют главным образом в концевых участках (рис. 3, *а*). Эти контакты являются электропроводящими («нексусы»), поэтому вся гладкая мышца представляет собой электрический синцитий [129]. Структурная анизотропия мышцы обусловливает также анизотропию ее электрических свойств и свойств распространения возбуждения в ней [174, 175].

Идеализированную 2-мерную модель гладкой мышцы можно представлять как правильную плоскую упаковку веретен, в которой каждое веретено на каждом конце контактирует с двумя другими. В этой модели степень связности клеток $c = 4$. Структурную схему этой модели, которая служит аналогом электрической схемы ткани (см. раздел 17), удобно изображать в виде сетевого графа. С целью сохранения пространственных отношений, необходимо в сеть кроме длинных ребер, представляющих клетки, ввести еще короткие поперечные ребра, т. е. сетевой схемой плоской модели может служить 2-мерная сеть, степень связности вершин которой равна 4. Аналогичным образом строится 3-мерная модель гладкой мышцы: каждая клетка в концевой области контактирует с шестью другими, в этой модели $c = 12$. Возможный вариант 3-мерной сетевой модели здесь таков: области контактов заменяются плоскими сетями степени 6, образованных из коротких ребер;


IV
V
III
II
I
50 мкм
0
VIII
VI
VII
a
а
50 мкм
III
II
IV
V
VI
I
VII
VIII
X
IX
б
40 мкм
в

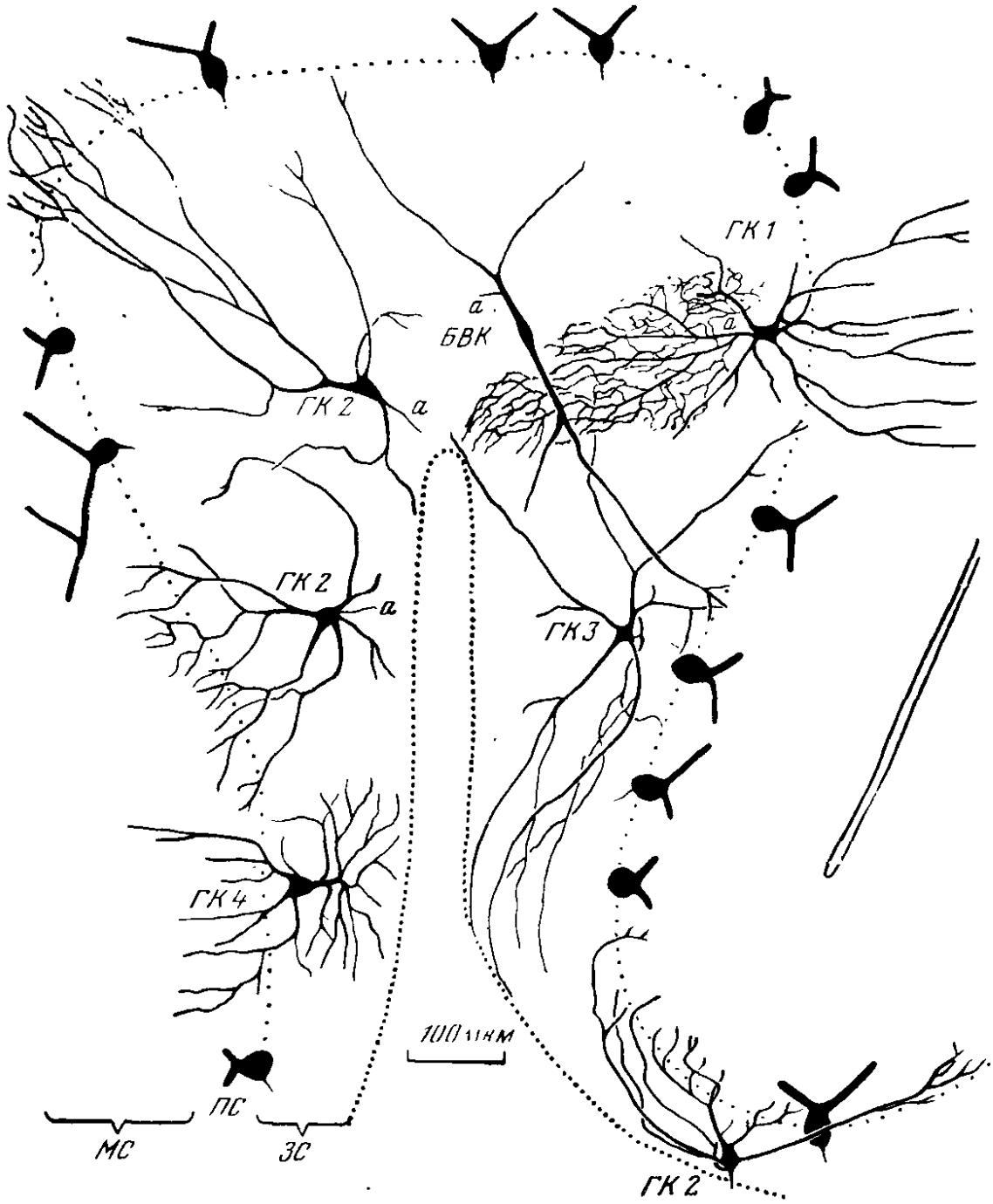


Рис. 1. Примеры ветвления дендритов нервных клеток (мозг кошки)

а — пирамидная клетка коры больших полушарий; *б* — мотонейрон спинного мозга; *в* — клетка Пуркине коры мозжечка

Рис. 2. Подтипы клеток Гольджи (ГК) коры мозжечка кошки по распределению дендритов

ГК1 — тела под слоем тел клеток Пуркине (*ПС*), основная масса дендритов в молекулярном слое (*МС*), в зернистом слое (*ЗС*) — 3—4 ветви;

ГК2 — тело и большая часть дендритов в *ЗС*, дистальные ветвления дендритов распределяются в *ПС*;

ГК3 — тело и дендриты полностью расположены в *ЗС*;

ГК4 — тело под *ПС* и примерно равной мощности дендриты располагаются в *МС* и *ЗС*;

БВК — большая веретенообразная клетка; *а* — аксон; точками отмечены нижняя и верхняя границы *ЗС*

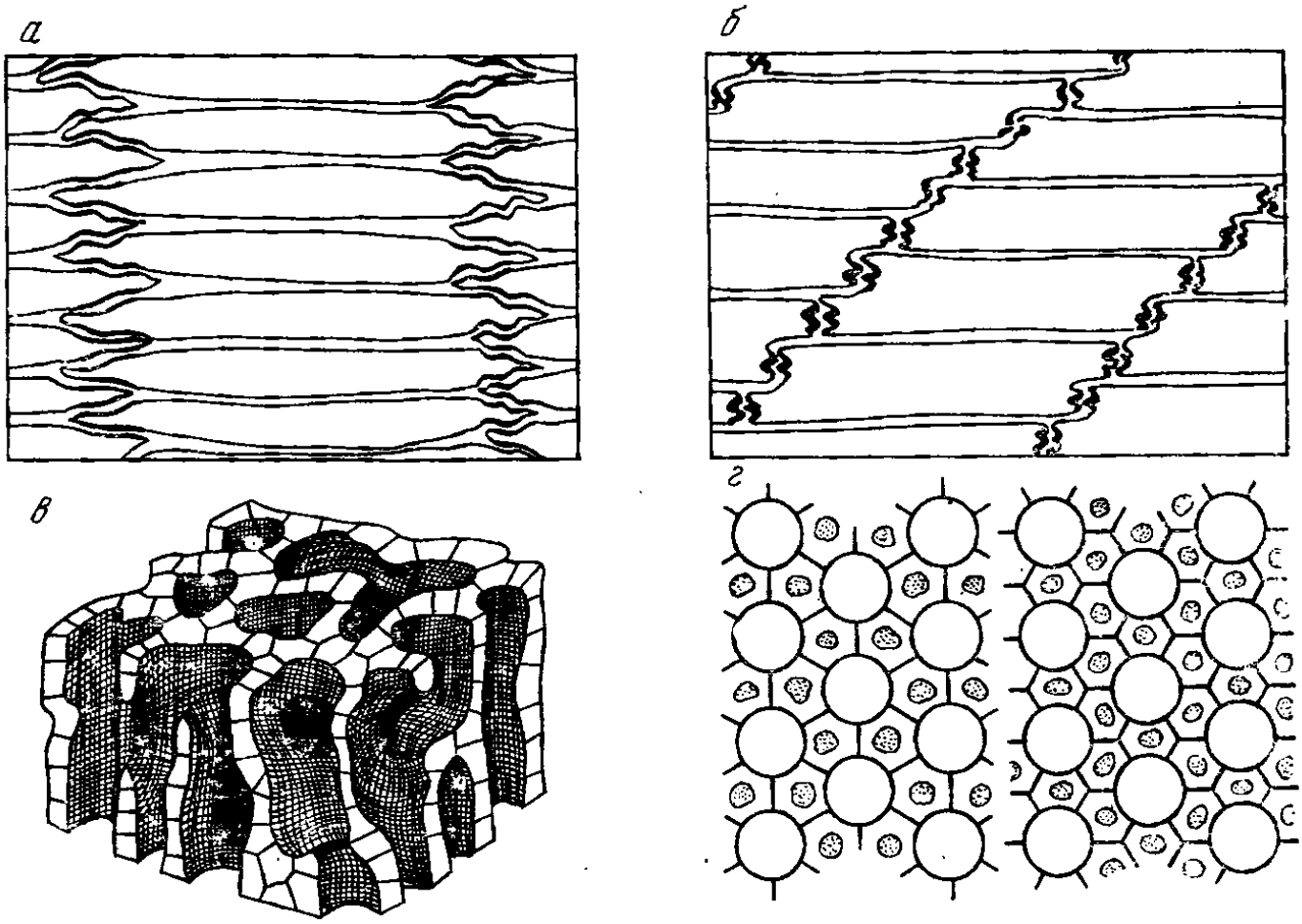


Рис. 3. Схемы тканевой упаковки клеток гладкой мышцы (*а*), сердечной мышцы (*б*), паренхимы печени (*в*) и два слоя правильной модели Элиаса пространственной организации печени (*г*)

эти сети соединяются друг с другом параллельными рядами длинных ребер, т. е. общая степень связности вершин 3-мерной сети равна 8.

Сердечная мышца. Структурная иерархия сердечной мышцы складывается из трех уровней: клетки → мелкие пучки → крупные пучки («трабукелы»). Одиночные клетки имеют цилиндрическую форму ($l \simeq 100$ мкм, $d = 10-15$ мкм) и контактируют друг с другом в торцевых участках (рис. 3,*б*). Эти контакты тоже являются нексусами, а сердечная мышца — электрическим синцитием. Клетки группируются в мелкие первичные пучки, разделенные коллагеновыми прослойками и содержащие в поперечном сечении примерно до 10 клеток; первичные пучки ветвятся через короткие интервалы (несколько клеточных длин) и сами группируются в большие вторичные пучки, разделенные эндокардом [193].

Количественные исследования всей структуры сети сердечной мышцы отсутствуют. Модели этой сети обычно строятся на основе локальных данных: одиночная клетка контактирует в торце с двумя-тремя другими [193]. Этому условию удовлетворяет несколько моделей сетей. Во-первых, поскольку средний периметр p клеточных контуров сети не известен, в качестве крайнего случая полезно изучить вариант $p = \infty$, т. е. открытую сеть типа одно-

родного бесконечного дерева, в которой степень связности вершин s равна 3 или 4. Такой была исходная мотивировка использования «открытого синцития» в качестве модели сердечной мышцы [148]. Двумерными моделями могут служить либо плоская сеть $s = 3$ с гексагональными ячейками [19], либо сеть $s = 4$ с квадратными ячейками [188]. При необходимости учета 3-мерной организации сердечной мышцы можно использовать 3-мерные правильные сети степени $s = 3$ или 4 [96]. В перечисленных сетевых графах все ребра имеют одинаковую длину и изображают клетки миокарда. Подобные модели, конечно, являются приближенными, поскольку не отражают трабекуллярную структуру реальной мышцы.

Печень. Современные представления о пространственной организации паренхимы печени основаны на реконструкциях Г. Элиаса [146], согласно которым эта ткань представляет собой непрерывную систему однослойных пластинок («стенок»), пронизанных многочисленными каналами — 3-мерный лабиринт с 2-мерными стенками (рис. 3, *в*). Степень связности клеток варьирует как случайным образом, так и в зависимости от положения клеток в стенках и в местах стыковок разных стенок. Обобщая экспериментальные данные, Элиас предложил идеализированную структурную модель печени (рис. 3, *г*), в которой используются только два типа клеток связности $c = 8$ и 9 и в которой каналы представляются параллельными цилиндрическими полостями.

Печеночная ткань является электрическим синцитием [119].

Нервная ткань. Кратко описать нервную ткань невозможно потому, что принципы структурной организации этой ткани сложны и не известны. Поэтому здесь мы ограничимся описанием наиболее простой нервной структуры — коры мозжечка, основываясь на собственных количественных исследованиях [87]. В сравнении с другими отделами центральной нервной системы структуру коры мозжечка часто называют «кристаллической» — ввиду однородной двумерной организации при малом числе типов клеток (около 6, не считая подтипов) и примерно равномерном их распределении в коре. С формальной точки зрения такое сравнение означает возможность описания структуры коры на основе понятия структурной ячейки, когда вся кора представляется как 2-мерная мозаика, элементами которой служат выделяемые структурные ячейки.

Общую задачу выделения структурной ячейки можно разделить по меньшей мере на две: 1) определение количественного состава по типам клеток; 2) определение пространственной организации ячейки. Основная трудность выделения общей структурной ячейки вызвана многопериодической организацией разных клеточных структур, т. е. в рамках первой задачи это означает, что клетки разных типов распределены с разной плотностью. Поэтому существует проблема выбора базисных клеток ячейки. Если эту проблему решать только по признаку количественного состава клеток, то возможно следующее простое решение: в качестве базисных выбираются клетки с наибольшим пространственным периодом, т. е. имеющие наименьшую плотность. Ниже приведены относительные количества зернистых клеток (ЗК), корзинчатых (КК), звездчатых (ЗвК) и клеток Гольджи (ГК), при-

ходящихся на одну клетку Пуркинье (ПК):

Клетки	ЗК	КК	ЗвК	ГК
Мышь	140	2	2	0,26
Кошка	660	10	20	0,29
Человек	1600	20	50	—

Разделение КК и ЗвК произведено на основе предположения, что первые составляют примерно $^1/_3$ клеток молекулярного слоя (см. [87]). Как следует из приведенных данных, наиболее подходящими для базиса ячейки, в соответствии с «принципом целых отношений», являются ГК, тогда не возникают дробные части клеток на ячейку. Этот подход реализован в работе Палковича и др. [178], где за базис двумерной организации коры принята гексагональная решетка ГК. Наши результаты подсчета ГК в коре мозжечка кошки совпали с данными работы [178], тем не менее выбор ГК за базисные клетки нам не кажется правильным. Подсчет ГК производится глобально без выделения подтипов, тогда как для этих клеток характерно существование качественно различных форм (рис. 2). Это разнообразие структурных форм ГК, а значит, и их функций, создает естественное препятствие для использования их в качестве базиса однотипных ячеек.

Выделение структурной ячейки коры можно рассматривать не как задачу определения универсального («общего») периода, а как задачу определения основного периода ее структурной организации. В этом плане наиболее подходящим базисом является решетка ПК. Тогда количественный состав ячейки определяется числами приведенными выше, за исключением ГК, которым можно отвести роль «апериодических» клеток (типа дислокаций в реальном кристалле; или распределение ГК среди решетки ПК можно сравнить с распределением устьичных клеток среди эпидермальных клеток, см. раздел 3).

Структурную основу организации всей коры мозжечка составляют ЗК: тела вместе с короткими дендритами равномерно и довольно плотно заполняют один слой — зернистый, а их аксоны в виде системы параллельных волокон плотно заполняют другой слой — молекулярный. Наиболее удивительное свойство этих клеток — следующее: ЗК занимают примерно половину объема зернистого слоя и могли бы в принципе располагаться так, чтобы не образовывать сома-соматические контакты, однако этого не делают. Вопрос «почему?» пока остается без ответа, но мы продолжаем полагать (см. [87]), что в этом свойстве ЗК заложен основной структурный и функциональный принцип организации коры мозжечка. Таким образом, ЗК формируют равномерный структурный фон, на котором создается геометрия других клеток, а также функциональный фон взаимодействия, через который «фильтруется» первичная афферентация мшистых волокон. Хотя нексусы в соматических контактах ЗК не обнаруживаются [87], это, конечно, не означает отсутствие электрического взаимодействия этих клеток. Вероятно зернистый слой представляет собой электрических квазисинцитий. В этой связи интересно существование второго синцитиального фильтра — в виде дендритов ПК, для которых характерна большая густота ветвления (в одной плоскости) шипиковых ветвей (рис. 1, *в*). Этот второй фильтр обслуживает вторая афферентная система коры — лианообразные волокна.

глава 1

СТРУКТУРНЫЕ МОДЕЛИ

Современные проблемы гистологической науки, даже в частном ее аспекте, связанном с познанием структурных закономерностей биологических тканей, не могут решаться без математических методов и понятий, несмотря на то, что многие гистологи успешно их избегают. Точное описание тканевых структур должно основываться на подсчетах и измерениях клеток и клеточных образований, тогда как выявление и понимание структурных закономерностей требует привлечения общих геометрических и топологических представлений. Количественные методы исследования биологических тканей получили широкое распространение за последние годы [25, 87, 169, 151, 184], однако описательный количественный этап этих исследований еще далек от завершения, поэтому и математические аспекты гистологии в настоящее время находятся только в начальной стадии своего развития.

Содержание настоящей главы составляют математические задачи, которые возникают как в связи с изучением структурной организации разных конкретных биологических тканей, так и при попытках формального описания идеализированных моделей тканевых структур. Здесь центральной проблемой наших рассмотрений является проблема организации «связности» клеток в ткани. Сначала изучаются разные однородные графы с определенными ограничениями на связность вершин (раздел 1), затем рассматриваются теоретические варианты связности полиэдральных клеток при плотной их пространственной упаковке (раздел 2), а также тополого-метрические свойства реальных тканевых мозаик (раздел 3), наконец в конце главы (раздел 4) предпринимается попытка описания «инвариантных схем деления клеток» в процессе гистогенеза, т. е. схем, которые обеспечивают сохранение определенной топологии связности клеток в ткани.

1. ОДНОРОДНЫЕ ДЕРЕВЬЯ И СЕТИ

В этом разделе излагаются вопросы теории однородных бесконечных графов. Эти графы служат далее идеализированными моделями тканей в разных приложениях. Здесь дается описание деревьев и сетей с помощью порядковых функций [65], которые являются дискретными аналогами фронта фундаментальной волны

возбуждения, а также вводится матричный аппарат, который затем используется и модифицируется в последующих главах.

Основные классы однородных графов — это деревья и сети. В таком сопоставлении термин «сеть» используется в смысле «недерево», т. е. граф с циклами. Для обратного противопоставления однородные деревья именуются «открытыми сетями», поскольку «открытость» графа или отсутствие замкнутых контуров («циклов») есть основной топологический признак деревьев.

1. Деревья

Пусть D_k^n — правильное k-томическое дерево с основанием (рис. 4, *а*), верхний индекс n — порядок дерева. Концевой вершине основания присваивается порядок 0, а ребру основания и второй смежной вершине — порядок 1. От вершины первого порядка в дистальном направлении отходит k ребер 2-го порядка, которые оканчиваются в вершинах 2-го порядка и т. д., т. е. порядок ребер совпадает с порядком смежных более дистальных вершин дерева. В общем случае порядок дерева определяется максимальным порядком его ветвей или концевых вершин.

Введем следующие порядковые функции: $\alpha^0(x)$ — число вершин, $\alpha^1(x)$ — число ребер порядка x, где $x = 1, \ldots, n$ для дерева порядка n. В случае правильного однородного дерева D_k^n функции α^0, α^1 идентичны и являются показательными функциями порядкового номера:

$$\alpha^0(x) = \alpha^1(x) \equiv \alpha(x) = k^{x-1}. \tag{1}$$

Для дальнейших теоретических приложений интересны бесконечные однородные деревья D_k^∞. Опишем процедуру предельного перехода от полубесконечной цепи, или 1 — томического дерева D_1^∞ к дереву k-томическому D_k^∞. Будем рассматривать D_1^∞ как ствол будущего дерева D_k^∞; дерево D_1^∞ в роли ствола обозначим через P^0. На первом шаге построений присоединим к каждой внутренней вершине ствола P^0 по $k-1$ ветвей, каждая из которых является деревом D_1^∞. Множество этих бесконечных по длине и числу первичных ветвей обозначим V_{k-1}^1, а операцию присоединения ветвей V_{k-1}^1 их концевыми вершинами ко внутренним вершинам ствола условно обозначим как операцию сложения. Ввиду необычности такого «сложения» введем необычный символ операции $\oplus$. Результирующая структура первого шага построений $\mathsf{P}_k^1 = \mathsf{P}^0 \oplus V_{k-1}^1$ называется «пихтой» 1-го порядка. Эту структуру можно представлять в виде вертикального полубесконечного ствола, от каждой вершины которого, кроме основания, радиальными горизонтальными лучами расходятся ветви 1-го порядка беско-

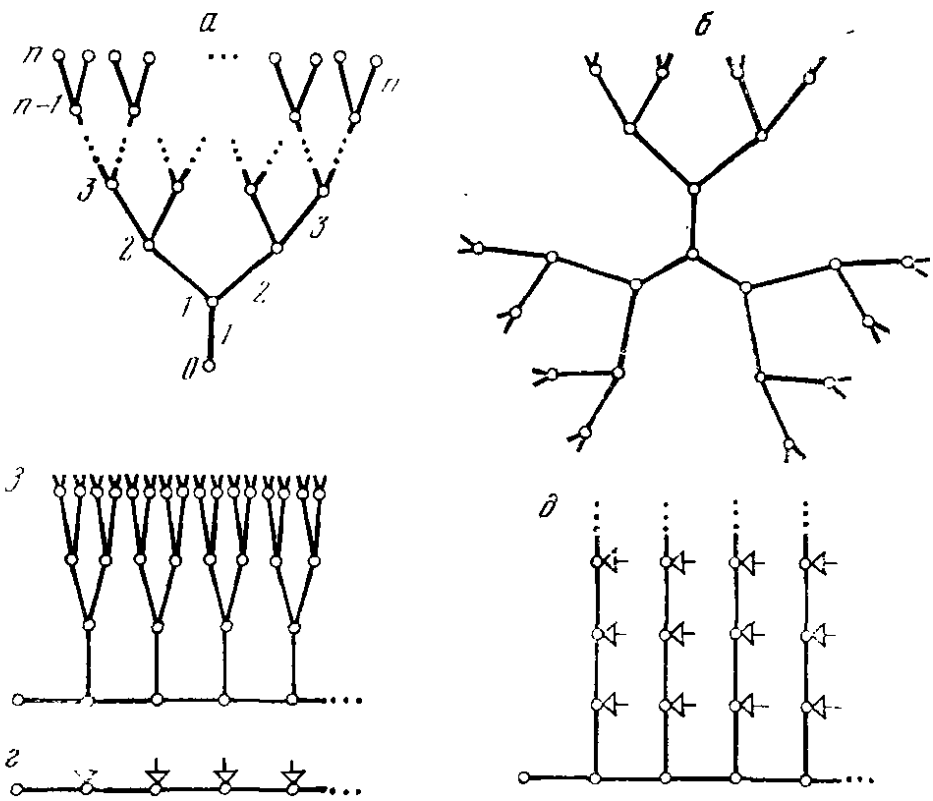


Рис. 4. Разные представления дихотомического дерева

а — корневое дерево с номерами порядков вершин (слева) и ребер (справа); *б* — открытая сеть; *в* — цепная модель; *г, д* — первый и второй этапы построения правильного дерева с помощью присоединения полубесконечных цепей к свободным внутренним вершинам (указаны стрелками)

нечной длины. Вершины ветвей, не инцидентные стволу, назовем свободными. На 2-м шаге построений в каждую свободную вершину ветвей первого порядка включаются основания $k-1$ цепей D_1^∞ — это ветви 2-го порядка, полное множество которых обозначим через V_{k-1}^2. Результирующая структура $\mathsf{P}_k^2 = \mathsf{P}_k^1 \oplus V_{k-1}^2$ — «пихта» 2-го порядка. Дальнейшие шаги построений реализуются аналогичным образом, поэтому на n-м шаге получаем «пихту» n-го порядка:

$$\mathsf{P}_k^n = \mathsf{P}_k^{n-1} \oplus V_{k-1}^n = \mathsf{P}^0 \oplus V_{k-1}^1 \oplus V_{k-1}^2 \oplus \cdots \oplus V_{k-1}^n,$$

которая в пределе $n \to \infty$ сходится к дереву D_k^∞:

$$\lim_{n\to\infty} \mathsf{P}_k^n = \mathsf{P}_k^\infty = \mathsf{D}_k^\infty. \qquad (2)$$

С помощью порядковых функций можно дать аналитическое описание процедуры (2). Очевидно, $\alpha_0(x) = 1$. Далее будем порядок оснований ветвей V_{k-1}^1 определять соответственно порядку вершин ствола, а отсчет порядков вершин в множестве V_{k-1}^2 производить в соответствии с местом присоединения вторичных ветвей к первичным и т. д. При соблюдении этих условий нетрудно доказать следующее свойство порядковых функций множеств V_{k-1}^n : $\alpha_n(x;\ V_{k-1}^n) = (k-1)^n(x-n)^n$. Тогда порядковая функция «пихты» равна сумме порядковых функций ее ветвей: $\alpha_n(x;\ \mathsf{P}_k^n) = 1 + \alpha_1(x;\ V_{k-1}^1) + \ldots + \alpha_n(x;\ V_{k-1}^n)$. Таким образом, введенная символическая операция сложения $\oplus$ в данном случае

эквивалентна операции сложения порядковых функций. Учитывая это обстоятельство и (1), мы можем эквивалентность структур P_k^∞ и D_k^∞ представить следующим равенством:

$$k^{x-1} = 1 + \sum_{i=1}^{\infty} (k-1)^i (x-n)^i. \tag{3}$$

Обратное преобразование произвольно заданного дерева D_k^∞ к стволовой форме P_k^∞ тоже полезно рассмотреть. Здесь наиболее важен первый шаг преобразований: выделим в дереве D_k^∞ произвольную бесконечную цепь, инцидентную основанию, и примем ее за ствол P^0; затем примем отходящие от внутренних вершин ствола структуры, связанные со стволом одиночным ребром, за обобщенные ветви 1-го порядка. Легко видеть, что обобщенные ветви ствола в данном случае (рис. 1, *в*) являются деревьями D_k^∞. Поэтому это преобразование символически выражается так:

$$\mathsf{D}_k^\infty = \mathsf{P}^0 \oplus (k-1)\,\mathsf{D}_k^\infty, \tag{4}$$

где множитель $k-1$ перед символом D_k^∞ означает, что к каждой внутренней вершине ствола присоединяется по $k-1$ деревьев D_k^∞. Следующий шаг преобразования сводится к выделению «стволов» в деревьях правой части (4) и т. д. Структурное разложение (4) называется цепным представлением дерева D_k^∞, оно позволяет в расчетах электрических свойств такой структуры рассматривать ее как одномерную (см. раздел 20).

В процедуре построения пихтовой последовательности P_k^n можно варьировать правила заполнения свободных вершин ветвей и таким способом получать разные полуправильные и анизотропные деревья D^∞. Рассмотрим вариант, когда максимальное число присоединяемых ветвей на каждом шаге $k-1=1$. Если на каждом шаге заполняются все свободные вершины ветвей, то в пределе получим частный вариант предыдущего — дихотомическое дерево D_2^∞ с порядковой функцией $\alpha(x) = 2^{x-1}$. Поступим теперь несколько иначе: после полного заполнения ветвями ствола вершины ветвей 1-го порядка будем заполнять через одну, затем полностью заполним все вершины ветвей второго порядка, а свободные вершины ветвей 3-го порядка опять заполним через одну вдоль каждой ветви и т. д. В пределе получим бесконечное анизотропное «дерево Фибоначчи» Φ_i^∞, где $i = 1, 2$ — длина реберной цепи основания. Описанной процедуре построения соответствует дерево Φ_1^∞, однако если процедуру построений начать с пропусков вершин нечетного порядка на стволе, то получим Φ_2^∞. Кроме длин оснований, деревья Φ_1^∞ и Φ_2^∞ эквивалентны: к первому узлу ветвления в каждом из дендритов Φ_i^∞, кроме основания, сходятся два дерева, одно из которых Φ_1^∞, а другое — Φ_2^∞. Цепные разложения этих деревьев имеют следующий вид:

$$\Phi_1^\infty = \mathsf{P}_1^0 \oplus \Phi_2^\infty, \qquad \Phi_2^\infty = \mathsf{P}_2^0 \oplus \Phi_1^\infty, \tag{5}$$

где P_i^0 — цепи с длиной реберных звеньев $i = 1, 2$.

Особого названия деревья Φ_i^∞ заслуживают потому, что их порядковые функции воспроизводят последовательность чисел Фибоначчи [35]:

$$\alpha(x;\ \Phi_2^\infty) = (a_+^x - a_-^x)/(a_+ - a_-), \tag{6}$$

где $a_\pm = (1 \pm \sqrt{5})/2$.

В деревьях Φ_i^∞ внутренние вершины имеют два значения степени связности $s = 2$ и $s = 3$. Последние соответствуют узлам ветвления, между которыми располагаются реберные звенья тоже двух типов — длины 1 и 2. Модель деревьев Φ_i^∞ нетрудно обобщить, устраивая другие периодические распределения вершин разной степени связности и реберных звеньев разной длины.

Другой способ организации анизотропии дерева при постоянной степени связности вершин связан с «раскраской» ребер. Необходимость в рассмотрении такой анизотропии возникает, когда реальные прообразы ребер графа (например, отростки клеток) отличаются по метрическим, электрическим или другим характеристикам. В этом случае, как это обычно делается в теории графов [79, 112], ребрам, обладающим формально разными свойствами, условно приписывается разный «цвет», а цвета нумеруются натуральным образом. В общем случае получается граф с «помеченными ребрами». Если в дереве D_{s-1}^∞, где s — степень связности внутренних вершин, к каждой внутренней вершине сходятся ребра разных цветов, а пучки ребер всех вершин одинаковы, то про такое дерево можно говорить, что оно однородно и имеет максимальную степень анизотропии, равную степени связности вершин. В цепном представлении такого дерева реберную цепь ствола можно выбрать так, чтобы цвета ребер образовывали строго периодическую последовательность, тогда цвета оснований обобщенных ветвей тоже распределяются вдоль ствола периодически. Поэтому изучение анизотропного дерева D_{s-1}^∞ можно свести к изучению периодических цепей. Частный случай такой многоцветной анизотропии D_{s-1}^∞ — цепи ствола и ветвей имеют одинаковый цвет. Достаточное условие последнего представления дерева D_{s-1}^∞ — степень анизотропии равна $s - 1$.

Пусть имеется s изотропных дерева D_{s-1}^n, концевые вершины оснований которых совместим в одну, тогда эта вершина превращается в «центр» симметричной древовидной структуры H_s^n (рис. 4, *б*). Такая структура называется *открытой сетью* порядка n, в ней все реберные пути от центра до дистальных концевых вершин имеют одинаковую длину n. Модель открытой сети H_s^n используется ниже в анализе свойств окрестностей вершин «замкнутых» сетей.

2. Однородные сети

Ниже сетью называется связный граф, каждая вершина которого принадлежит по крайней мере одному замкнутому контуру. Мы будем рассматривать однородные сети разных размерностей.

Для пространственных описаний таких сетей необходимо вводить систему координат, эквивалентом которой служит некоторый способ нумерации вершин. Чтобы не иметь дело с проблемой наилучшей нумерации вершин заданного «абстрактного» графа, следует поступать обратным способом — задавать исходно пространственную геометрию вершин и затем определять топологию связей, удовлетворяющую определенным тканевым критериям. Например, за клетки-вершины одномерной дискретной модели удобно принимать целочисленные точки прямой, для двумерной дискретной модели целочисленные точки плоскости и т. д., т. е. во всех таких случаях исходным образом множества вершин служит целочисленная решетка точек некоторого действительного пространства, которое, согласно современным традициям, обозначается через $\mathbb{R}^n$, где n — размерность пространства. Целочисленную решетку точек этого пространства будем обозначать $[\mathbb{R}^n]$, так как квадратные скобки часто используются для обозначения целой части чисел. Примем еще общее обозначение X^n для множества точек-вершин, на котором определяется ткань T. В случае необходимости указания множества, на котором определяется ткань, пишется $\mathsf{T} = \mathsf{T}(X^n)$.

Итак, пусть задано множество $X^n = [\mathbb{R}^n]$ — неограниченная во всех измерениях решетка «целых» точек, т. е. $X^n = \{x;\ x = (x^1, \ldots, x^n)\}$, где координаты x^k точки x принимают произвольные целочисленные значения. Отметим сразу формальные отличия «точки» x — просто упорядоченного набора координат — от «вектора» $\mathbf{x} = (x^1, \ldots, x^n)'$ — специального упорядоченного набора тех же координат, расположенных в виде «столбца» для удобства произведения векторно-матричных операций; штрих в развернутой записи вектора выше означает операцию транспонирования:

$$\mathbf{x} \equiv \begin{pmatrix} x^1 \\ \vdots \\ x^n \end{pmatrix} \equiv (x^1, \ldots, x^n)', \quad \mathbf{x}' \equiv \begin{pmatrix} x^1 \\ \vdots \\ x^n \end{pmatrix}' \equiv (x^1, \ldots, x^n).$$

Для матриц операция транспонирования означает замену столбцов строками и наоборот, для векторов — возможность строчной записи векторов-столбцов и т. д. [10, 132]. Оба способа описания точек — «координатное» и «векторное» — используются в дальнейшем.

Вектор $\mathbf{e}_k$, k-я компонента которого равна 1, а остальные — нулю, называется базисным, поскольку всякий вектор представим в виде линейной комбинации таких векторов: $\mathbf{x} = x^1\mathbf{e}_1 + \ldots + x^n\mathbf{e}_n$.

Пусть x_0 — некоторая фиксированная вершина множества X^n, а x — произвольная вершина того же множества, отличная от $x_0 = (x_0^1, \ldots, x_0^n)$. Расстояние в решетке X^n определяется функцией

$$\rho(x, x_0) = \max(|x - x_0|) = \max(|x^1 - x_0^1|, \ldots, |x^n - x_0^n|). \quad (1)$$

Обозначим $S_r(x_0) = \{x;\ \rho(x;\ x_0) = r\}$ — множество вершин, удаленных от заданной x_0 на расстояние r, где r есть целое число, т. е. $S_r(x_0)$ есть аналог сферы радиуса r с центром в точке x_0. Вершины множества $S_1(x_0)$ называются соседними для x_0. В векторной форме соседние вершины $x \in S_1(x_0)$ описываются условием: $\mathbf{x} - \mathbf{x}_0 = \alpha_1 \mathbf{e}_1 + \ldots + \alpha_n \mathbf{e}_n$, где коэффициенты α_k не все одновременно равны нулю и могут принимать одно из трех значений $\{-1, 0, +1\}$. Мощность множества соседних вершин

$$|S_1| = 3^n - 1. \quad (2)$$

Среди всех соседей $S_1(x_0)$ следует выделить основных: $Q(x_0) = \{x;\ \mathbf{x} - \mathbf{x}_0 = \pm \mathbf{e}_i,\ i = 1, 2, \ldots, n\}$. Мощность последнего множества — линейная функция размерности решетки:

$$|Q| = 2n. \quad (3)$$

Легко видеть, что как общее понятие соседства, так и понятие основного соседства являются взаимными: $x \in S_1(x_0) \Rightarrow x_0 \in S_1(x)$; $x \in Q(x_0) \Rightarrow x_0 \in Q(x)$. Поэтому можно говорить о графах, в которых ребра соединяют только соседние вершины, либо только основные соседние вершины. Первые называются *простыми* графами, вторые — *простейшими*. Аналогично ребра, соединяющие соседние вершины, тоже называются простыми, но далее ребра делятся на основные — соединяющие основных соседей, и диагональные — все прочие.

Полное локальное описание всякого графа, заданного на некотором множестве вершин X, означает указание всех пар связанных вершин, что эквивалентно перечислению всех ребер графа. Такие описания графов удобно проводить с помощью матриц (см. подраздел 1.4). Другие однозначные способы описания графов — это указание глобальных ограничений или структурных законов. Например, требования простоты и однородности с указанием величин основных характеристик, являются вполне сильными. В общем описании простых сетей важнейшими являются характеристики размерности n, степени связности вершин s и периметр p элементарных контуров. При $n = 1$ существует единственная простая однородная «сеть» N_2^1, имеющая степень $s = 2$ и не имеющая контуров, т. е. такая бесконечная цепь является одновременно и деревом. Такое разнообразие названий одной и той же структуры обусловлено тем, что принципиально различные при $n > 1$ структуры сходятся к одному структурному образу при $n = 1$.

Структурную классификацию моделей однородных сетей при $n \geqslant 2$ удобно проводить по величинам связности вершин, указы-

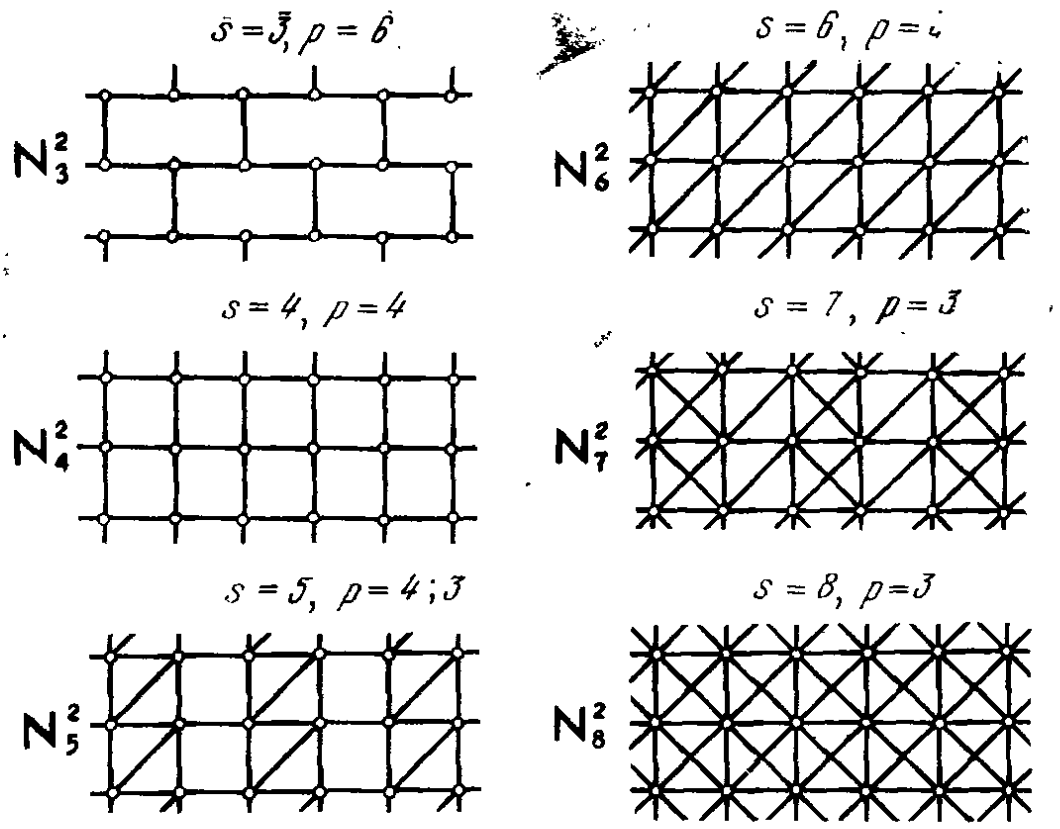


Рис. 5. Графы простых 2-сетей, однородных по степени связности вершин $s = 3, 4, 5, 6, 7, 8$

Указаны символы сетей N_s^2 и величины периметров p элементарных контуров

вая представителей для всех значений s, где границы $\min s$ и $\max s$ определяются следующим образом. Для всех n-мерных сетей («n-сетей») при $n \geqslant 2$ минимальная степень связности одинакова: $\min s = 3$. Однако величина верхней границы $\max s$ зависит от выбора класса сетей. Например, в случае простейших однородных 2-сетей, согласно условию (3), $\max s = 4$, т. е. к этому классу относятся сети степеней $s = 3, 4$; а для класса простых 2-сетей $\max s = 8$ (примеры таких сетей приведены на рис. 5). Другой возможный критерий выделений класса 2-сетей — это требование того, чтобы сеть была плоской. Для плоских однородных по s сетей $\max s = 6$. Значения величин связности вершин s и периметра p контуров в плоских сетях связаны посредством теоремы Эйлера, но эта связь не жесткая (см. подраздел 2.7).

В 2-сетях при фиксации одного из параметров s или p возможно большое разнообразие структурной организации сети по другому параметру. С ростом размерности сети свобода такого разнообразия только увеличивается. В общем случае неоднородных сетей глобальное их описание можно строить на основе множеств $S = \{s\}$ и $P = \{p\}$, которые представляют полные наборы значений параметров s и p. Далее рассматривается главным образом частный случай, когда множества S и P содержат по одному элементу. Такие сети N_s^n называются строго однородными. Существуют толь-

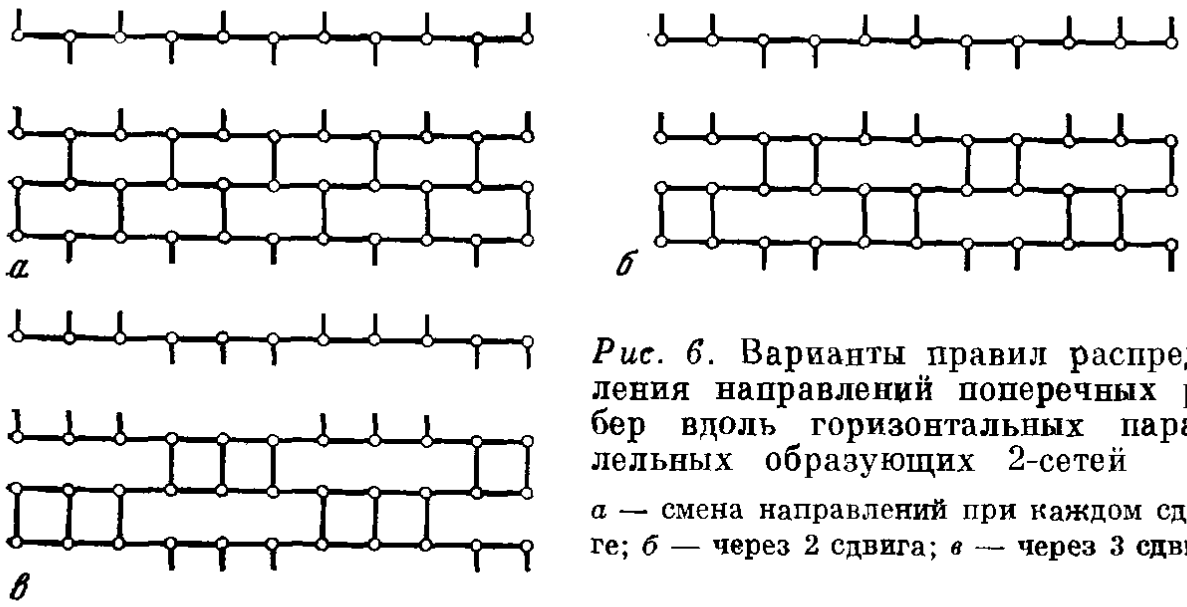


Рис. 6. Варианты правил распределения направлений поперечных ребер вдоль горизонтальных параллельных образующих 2-сетей

а — смена направлений при каждом сдвиге; *б* — через 2 сдвига; *в* — через 3 сдвига

ко три строго однородные 2-сети (рис. 5)— это N_3^2, N_4^2, N_6^2. Прежде чем переходить к рассмотрению строго однородных сетей бо́льших размерностей, выделим один специальный способ изображения сетей.

Каждая сеть при неизменной своей топологии допускает разные геометрические варианты пространственного изображения. Например, сеть N_3^2 можно изобразить так, чтобы контуры имели вид геометрически правильных гексагонов или же имели форму прямоугольников. Вариант с прямоугольными контурами (рис. 5), который часто называют схемой «кирпичной кладки», важен тем, что его основу составляют продольные прямолинейные образующие. Все 2-сети на рис. 5 изображены с выделением параллельных образующих, которые следует рассматривать как базисные несущие, на которых производится дальнейший монтаж сети, т. е. синтез сети можно представлять как соединение вершин соседних образующих поперечными основными и(или) диагональными ребрами. Отличия в структурах разных сетей тогда формулируются в виде различий в правилах распределения поперечных ребер. Удобный вариант таких правил — указание последовательных изменений ориентации поперечных ребер, инцидентных некоторой образующей, при последовательных сдвигах вдоль этой образующей.

Рассмотрим начальную образующую, проходящую через вершину (0.0), сети N_3^2, в которой поперечное ребро из вершины (0,0) направлено как e_2. Тогда из вершины (1, 0) ребро направлено как $(-e_2)$, из вершины (2,0) — опять как e_2 и т. д., т. е. здесь при сдвиге вдоль образующей на один шаг происходит смена направления поперечного ребра на противоположное направление, а $\lambda = 2$ — минимальный период переориентации поперечных ребер. При других правилах смены ориентации поперечных ребер получаются другие сети. Например, если поперечное основное реб-

ро сначала k раз подряд ориентировано в одном направлении, а затем столько же раз — в другом, то при степени $s = 3$ в 2-сети блоки из $k - 1$ контуров $p = 4$ перемежаются контурами с $p = 6 + 2k$ (рис. 6).

Граф на X^n в виде совокупности параллельных образующих, например ориентированных вдоль x^1, обозначим N_2^n, т. е. как «сеть» связности $s = 2$, поскольку здесь каждая вершина инцидентна двум ребрам, но при $n \geqslant 2$ такая «сеть» несвязна в целом и представляет собой пучок одномерных сетей N_2^1. Изображение n-сети с выделением подобных параллельных пучков образующих называется *параллельной композицией сети*. В параллельной композиции n-сети при $s = 3$ рассмотрим начальную образующую, полагая, что из начальной вершины $x = 0$ поперечное ребро ориентировано как $\mathbf{e}_2$. Тогда в произвольной вершине $x^1 = k$ этой образующей ребро имеет ориентацию $(-1)^k\,\mathbf{e}_i$, где $i = 2 + [k/2]$). В данном случае мощность множества разных ориентаций поперечного ребра на 2 меньше числа основных соседей каждой вершины. Мощность этого множества определяет величину периода в поперечных ориентациях, т. е. в силу (3) $\lambda = 2n - 2$. Повторение ориентации поперечного ребра означает существование замкнутого контура, содержащего кроме пары поперечных ребер, пару участков образующих длины λ, поэтому

$$p = 2\lambda + 2. \tag{4}$$

Отсюда имеем следующее описание n-сетей связности

$$s = 3: \quad p = 4(n - 1) + 2. \tag{5}$$

В 3-сети данной минимальной степени связности $s = 3$ (рис. 7, *а*) контуры имеют периметр $p = 10$.

Чтобы получить аналогичное описание n-сетей связности $s = 4$, следует одиночное поперечное ребро предыдущего случая заменить комплексом («связкой») из двух ребер, который меняет ориентацию как целое. В сети N_4^2 роль поперечной связки выполняют оба основных ребра с противоположной ориентацией и здесь $\lambda = 1$. Другие варианты 2-сетей требуют «участия» диагональных ребер и увеличения периода (см. рис. 5 *б—г*). В 3-сетях возможны разные формы 2-связок только из основных ребер (рис. 5, *б—г*), тогда $\lambda = 2$. При формировании 2-связок только из основных ребер имеем $\lambda = n - 1$ и поэтому в n-сетях степени

$$s = 4: \quad p = 2(n - 1) + 2 = 2n. \tag{6}$$

Дальнейшее распространение метода параллельных композиций на описание строго однородных n-сетей степеней $s \geqslant 5$ связано с проблемой выбора подходящих r-связок поперечных ребер, где $r = s - 2$. Необходимое и достаточное условие построения

строго однородной сети — это возможность разбиения множества $2n - 2$ основных поперечных направлений для r-связок из простых ребер на непересекающиеся подмножества r направлений. Тогда период переориентации r-связки $\lambda = (2n - 2)/r = 2(n - 1)/(s - 2)$. На основе этого соотношения и (4) получаем следующую связь топологических параметров строго однородных сетей:

$$4(n - 1) = (s - 2)(p - 2). \tag{7}$$

Эта формула включает предыдущие формулы (5) и (6) как частные случаи, в которых фиксировалась величина степени связности вершин («изостепенные сети»). Дуальные семейства образуют «изопериметрические сети». Например, семейство

$$p = 4, \quad s = 2n \tag{8}$$

является дуальным к соотношению (6) и представляет кубические сети. Эти сети, в силу условия (3), можно также характеризовать как простейшие сети максимальной степени связности, т. е. «насыщенными» по связям основных соседей.

Формула (7) позволяет в определениях строго однородных сетей указывать только пару параметров из трех: n, s, p. Далее такие сети обозначаются символом N_s^n.

Рассмотрим изостепенную последовательность сетей N_s^2, N_s^3, N_s^4, ..., N_s^n, ... В каждой из этих сетей выделим произвольную вершину и изучим структуру этой сети в окрестности выделенной вершины. С этой целью введем дополнительную нумерацию вершин и ребер на основе следующей процедуры «окраски», которую удобно описывать как временной процесс. В начальный момент времени $t = 0$ вся «краска» сосредоточена в выделенной вершине и за интервал $t = 1$ синхронно достигает всех соседних вершин, связанных с выделенной — начальной. Затем в такте $t = 2$ окрашиваются новые вершины, связанные с предыдущими, и т. д. Вершины, окрашиваемые таким способом в такте t, называются вершинами t-го порядка. Обозначим множество таких вершин Φ_t. Ребра, соединяющие вершины множества Φ_t с вершинами множества Φ_{t+}, называются ребрами t-го порядка. В простых сетях $\Phi_t \subset S_t$, т. е. множество вершин порядка t является подмножеством вершин, удаленных от данной на расстояние t. Область сети, которая инцидентна вершинам, окрашенным к моменту t, т. е. удаленным на расстояния, меньшие t, назовем t-окрестностью выделенной вершины. Из формулы (7) следует, что при $t \leqslant (p - 2)/2$, где $p \geqslant 4$, t — окрестность сети N_s^n является «открытой», т. е., если выделить из сети N_s^n ее часть по множеству вершин Φ_h, где $h = (p - 2)/2$, то эта часть является деревом — «начальным деревом сети» (рис. 8), которое в целом эквивалентно открытой сети H_s^h. Согласно соотношению (7), при фиксированной

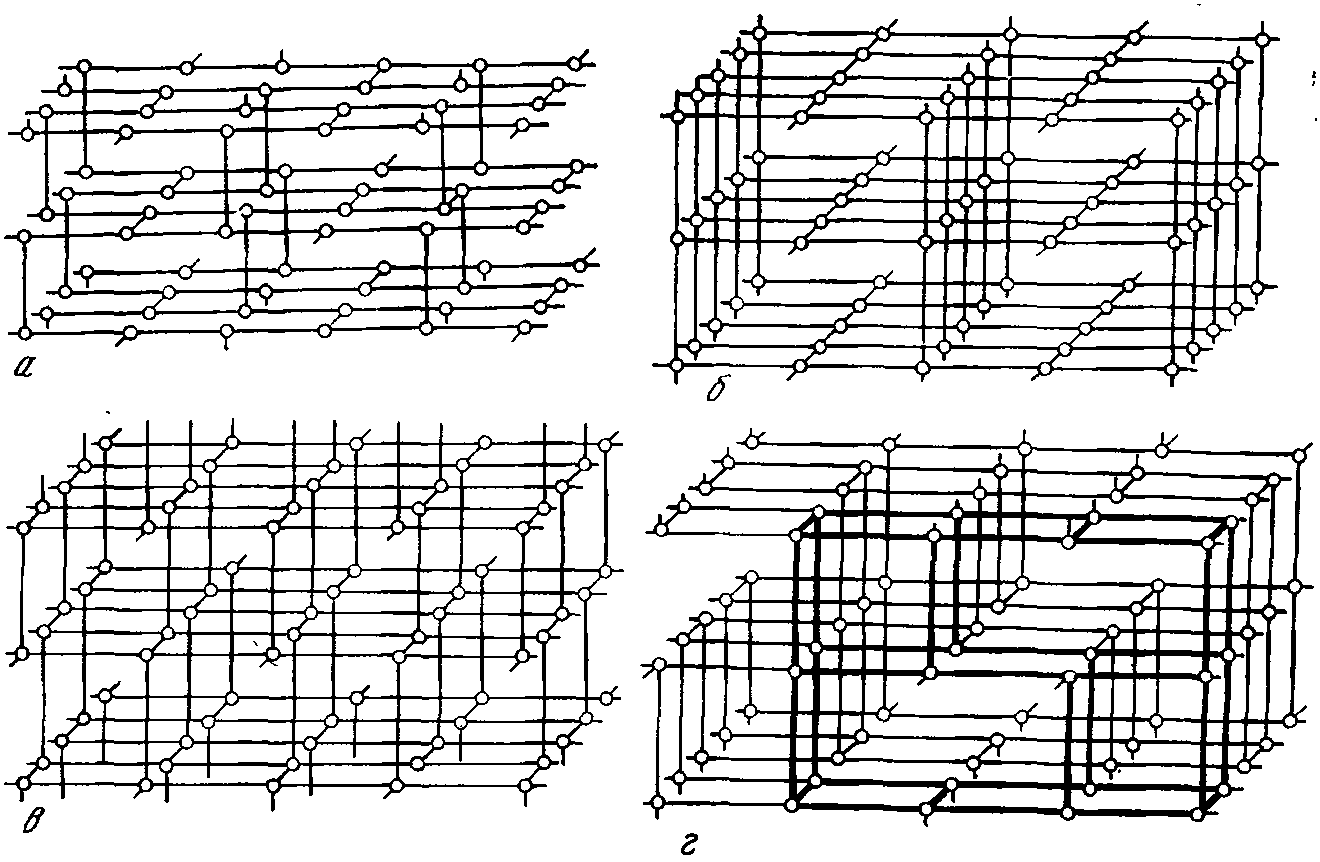


Рис. 7. Трехмерные сети степеней связности вершин $s = 3$ (*а*) и $s = 4$ (*б*, *в*, *г*)

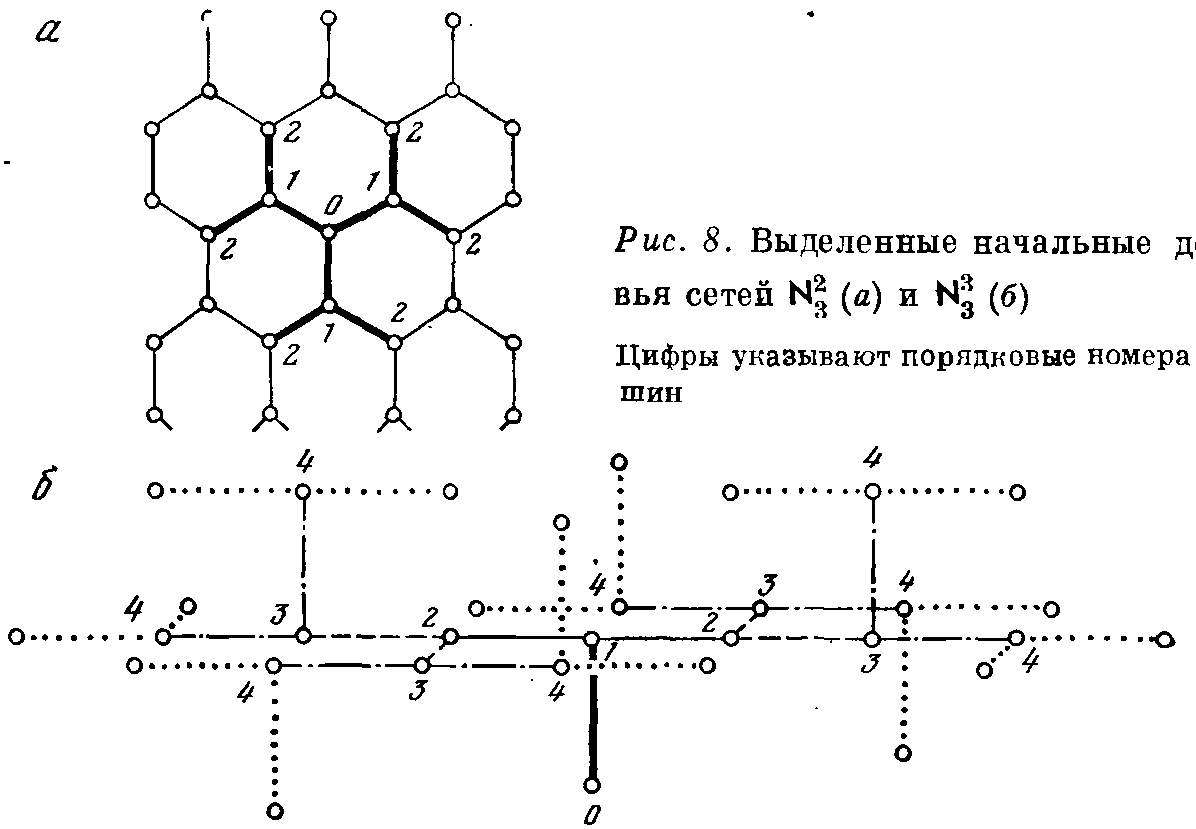


Рис. 8. Выделенные начальные деревья сетей N_3^2 (*а*) и N_3^3 (*б*)

Цифры указывают порядковые номера вершин

степени связности s и неограниченном увеличении размерности n порядок максимальной открытой области начального дерева сети N_s^n неограниченно возрастает. Поэтому предел последовательности N_s^n при $n \to \infty$ есть сеть N_s^∞, эквивалентная открытой сет H_s^∞.

Таким образом, неограниченную открытую сеть H_s^∞ можно рассматривать как модель замкнутой бесконечномерной сети N_s^∞.

3. Порядковые функции сетей

Возможность выделения начальных деревьев в окрестностях вершин сетей N_s^n ведет к идее метода сравнения разных замкнутых и открытых сетей на основе «порядковых последовательностей» [96]. Этот метод позволяет упростить физические интерпретации зависимости функциональных свойств сетей от их размерности (см. главу 5), но сначала полезно рассмотреть только структурные аспекты. Пусть $\alpha^0(k)$ и $\alpha^1(k)$ — величины количества вершин и ребер порядка k, которое можно принять за общие члены порядковых последовательностей числа вершин и ребер, связанных с определенной структурой, например с сетью N_s^n. При необходимости указания связи последовательности с определяющей структурой будем писать $\alpha^i(k;\ \mathsf{N}_s^n)$.

Однородные открытые сети H_s^∞ характеризуются следующими двумя условиями: 1) функции $\alpha^0(k)$ и $\alpha^1(k)$ являются одинаковыми, 2) порядковые последовательности описываются показательной функцией (1.1), т. е.

$$\beta^0(k) = \beta^1(k) = (s-1)^{k-1}, \tag{1}$$

где $\beta^i(k) = s^{-1}\alpha^i(k)$ — нормированные на степень связности сети величины. В замкнутых сетях ни одно из них не имеет места и для них характерно неравенство:

$$\alpha^0(k) \leqslant \alpha^1(k), \tag{2}$$

причем равенство выполняется только для начальных членов последовательностей, число которых, согласно свойствам, описанным выше, древовидным окрестностям вершин, увеличивается с ростом размерности сети.

Наиболее просто порядковые функции вершин и ребер определяются для семейства кубических сетей:

$$\mathsf{N}_4^2:\quad \alpha^0 = 4k, \qquad \alpha^1 = 8k - 4; \tag{3}$$

$$\mathsf{N}_6^3:\quad \alpha^0 = 4k^2 + 2, \qquad \alpha^1 = 12k^2 - 12k + 6; \tag{4}$$

и т. д. В общем случае величина $\alpha^0(k;\ \mathsf{N}_{2n}^n)$ определяется как

число целых решений уравнения

$$|x^1| + \ldots + |x^n| = k. \tag{5}$$

Используя введенную выше метрику сетей (2.1), мы можем функцию $\alpha^0(k)$ для простых сетей максимальной степени связности, по аналогии с (5), связать с числом целых решений уравнения

$$\max(|x^1|, \ldots, |x^n|) = k. \tag{6}$$

Возможен способ описания сетей и вообще графов [79] на основе «собственной» метрики, например в кубических сетях «расстояние» можно вводить на основе уравнения (5). Подобная «унификация» в каждой модели сети N_s^n означает выбор множества вершин одинакового порядка в качестве эквидистантного множества, элементы которого находятся на расстоянии $\rho(x)$. Тогда в общем случае функция $\alpha^0(k; N_s^n)$ определяется как число целых решений уравнения $\rho(x) = k$. Эти соображения позволяют даже без указания конкретного вида функции $\rho(x)$ определить общие свойства функций $\alpha^0(k; N_s^n)$ для разных однородных сетей. Множество вершин одинакового порядка Φ_k — это точечная дискретная модель поверхности многогранника, который задается на множестве точек решетки $[R^n]$ и является выпуклым в случае простых сетей. Из конструктивной формы определения числа вершин одного порядка

$$\alpha^0(k; N_s^n) = |\Phi_k(N_s^n)|, \tag{7}$$

имеем равенство этого числа площади поверхности n-мерного многогранника, которая в любом случае пропорциональна k^{n-1}.

Простая линейность $\alpha^0 = sk$ характерна для 2-сетей строго однородных, когда $s = 3, 4, 6, 8$. Общее описание $\alpha^0(k)$ для строго однородных 3-сетей, кроме (4), пока построить не удалось. Чтобы дать некоторое представление о свойствах этих последовательностей, ниже приводятся эмпирические данные для сетей N_3^3 и N_4^3. Полное описание свойств множеств Φ_k требует выделения подмножеств вершин с разным числом j сходящихся к ним ребер того же порядка, т. е. общее число вершин

$$|\Phi_k| = \alpha^0(k) = \alpha_1^0(k) + \ldots + \alpha_r^0(k), \tag{8}$$

где $j = 1, \ldots, r$, т. е. $r = \max j$. В дереве всегда $r = 1$, но в замкнутых сетях, именно благодаря существованию циклов, величина r больше 1, но никогда не больше s. С другой стороны, выходящие из данной вершины ребра являются дополнительными к входящим j «штукам», поэтому $(s-1)$-томичность правильных деревьев есть следствие условия $j = 1$. Особым случаем в замкнутых сетях является равенство $r = s$. Вершины, обладающие этим свойством, можно назвать «тупиковыми», так как они не порождают ребер следующего порядка.

Пример сети с тупиковыми вершинами дает N_3^3. Закономерности появления в N_3^3 разных типов вершин демонстрирует следующая таблица, начинающаяся с $k = 5$, поскольку с этого порядка начинается замыкание древовидной окрестности начальной вершины:

k	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
α_1^0	24	39	51	54	78	90	96	129	141	150	192
α_2^0	9	9	18	30	30	48	63	63	90	108	108
α_3^0	2	0	0	2	0	0	2	0	0	2	0
α^0	35	48	69	86	108	138	161	192	231	260	300

В сети N_4^3 замыкание ребер начинается с порядка $k = 3$:

k	3	4	5	6	7
α_1^0	15	28	31	48	54
α_2^0	9	12	27	36	54
α_3^0	1	4	9	12	22
α^0	25	44	67	96	120

Здесь и в других 3-сетях с $s > 3$ тупиковые вершины, по-видимому, отсутствуют. Проведенные предварительные сравнения позволяют выдвинуть гипотезу: $\max j = n$ — максимальное число входящих ребер равно размерности сети.

Выделение вершин разной порядковой связности j упрощает и подсчет числа ребер:

$$\alpha^1(k) = \sum_j j\alpha_j^0(k). \tag{9}$$

Эта формула справедлива для простейших сетей, построенных из основных ребер (см. выше), когда каждое ребро соединяет вершины разных порядков. В непростейших сетях существуют ребра, соединяющие вершины одного множества Φ_k. Поскольку такие множества являются аналогами как бы сфер, ребра, инцидентные смежным множествам Φ_{k-1}, Φ_k, можно называть «радиальными», а инцидентные одному множеству Φ_k — нерадиальными или тангенциальными. Таким образом, формула (9) в общем случае определяет число радиальных ребер, т. е. здесь $\alpha^1(k) = \alpha_{\parallel}^1(k)$. Последнее обозначение и $\alpha_{\perp}^1(k)$ для числа нерадиальных ребер имеют следующий геометрический смысл: при выполнении указанной выше операции отождествления вершин одного порядка, все радиальные ребра образуют продольные пучки полубесконечной цепи, а все нерадиальные ребра — поперечные петли (разметка продольных и поперечных элементов цепей с помощью индексов $\parallel$ и $\perp$ используется и в дальнейшем).

Пример. Для иллюстрации свойств введенных понятий рассмотрим порядковые последовательности для строго однородных 2-сетей:

	k	1	2	3	4	5	6	7
N_3^2	β_1^0	1	2	2	3	3	4	4
	β_2^0	0	0	1	1	2	2	3
	β^0	1	2	3	4	5	6	7
	β^1	1	2	4	5	7	8	10
N_4^2	β_1^0	1	1	1	1	1	1	1
	β_2^0	0	1	2	3	4	5	6
	β^0	1	2	3	4	5	6	7
	β^1	1	3	5	7	9	11	13

Эти последовательности сети N_4^2 легко выражаются через номер k: $\beta_1^0 \equiv 1$, $\beta_2^0 = k - 1$, $\beta^0 = k$, $\beta^1 = \beta_1^0 + 2\beta_2^0 = 2k - 1$. Интересные свойства сетей N_4^2 и N_6^2 — совпадение нормированных последовательностей вершин и радиальных ребер, т. е. в таком описании сеть N_6^2 отличается от N_4^2 только наличием нерадиальных ребер: $\beta_\perp^1(k;\ \mathsf{N}_6^2) = k$. Сеть N_3^2 отличается от N_4^2 тем, что здесь обе последовательности β_1^0 и β_2^0 являются линейно возрастающими, кроме того шаг прироста здесь равен 2, а не 1. Последнее обстоятельство не позволяет обычным образом выражать общий член последовательности через номер k. Эти затруднения позволяет избежать функция «целой части». Для принятой выше нумерации порядков вершин и ребер, которая более удобна в сравнениях функций α^0 и α^1, на роль непрерывного и общего нумератора вершин и ребер подходит «перевернутая функция целой части»: $]x[\ = -[-x]$, где под x следует понимать непрерывное расстояние от начальной вершины вдоль цепи радиальных ребер, тогда

$$]x[\ = k. \tag{10}$$

Если шаг роста последовательности равен λ, то общее аналитическое описание такой последовательности можно построить с помощью функции $]x/\lambda[$. Порядковые последовательности сети N_3^2 описываются так:

$$\beta_1^0 = \left]\frac{x+1}{2}\right[,\ \beta_2^0 = \left]\frac{x-2}{2}\right[,\ \beta^0 = \left]x\right[,\ \beta^1 = \left]x\right[+ \left]\frac{x-2}{2}\right[.$$

Последний пример и приведенные выше данные для сетей N_3^3, N_4^3 показывают, что периодики последовательностей разных порядковых множеств вершин и ребер могут быть сложными по своей аналитической форме из-за увеличенного шага $\lambda > 1$ и различий в величине этого шага у разных последовательностей. Поэтому, хотя для 2-сетей мы исходно знаем, что все порядковые последовательности являются линейными, поиск какой-либо из функций $\alpha(k)$ не сводится к определению двух параметров a, b

в линейном выражении $ak + b$. В общем случае линейные функции $\alpha(k)$, по-видимому, необходимо выражать через непрерывную переменную x типа (10), что означает возможность многопараметрической природы линейных функций вида $\alpha(k) \equiv \alpha(x) = \Sigma a_i](x - b_i)/\lambda_i[$. При переходе к n-сетям эти линейные функции заменяются полиномами.

4. Матрица связей

Полное и универсальное описание любого графа G дает матрица Г, которая обычно называется матрицей смежности вершин [65, 79, 112]. Не нарушая общности, всякий граф можно мыслить как схему возможных переходов на заданном множестве вершин X, тогда Г эквивалентна матрице переходов. В тканевой интерпретации матрицу Г следует называть матрицей связей, т. е. под элементами γ_{ij} матрицы $\Gamma \equiv (\gamma_{ij})$ следует понимать вес связей вершин: при отсутствии связи вершины j с вершиной i имеем $\gamma_{ij} \equiv 0$, а при наличии связи в общем случае $\gamma_{ij} \neq 0$. В разных моделях биологических тканей имеют место отличные друг от друга варианты определения весов связей клеток по величинам, знакам и физическому содержанию (см. следующие главы). Здесь мы ограничимся крайне упрощенной ситуацией, которая удобна и для решения структурных проблем теории графов: одиночное ребро, идущее из вершины j в вершину i, считается связью единичного веса $\gamma_{ij} = 1$. Если вершины соединяются несколькими ребрами, то вес связи равен числу таких ребер.

В предыдущем подразделе ребро графа рассматривалось как симметричное свойство связи пары вершин. Однако во многих задачах существен факт асимметрии или направленности связи. Граф с заданными направлениями всех ребер обычно называется ориентированным. На графических схемах направленность ребра указывается стрелкой, а в матричных описаниях направленность связи учитывается условием $\gamma_{ij} = 1$, $\gamma_{ij} = 0$. Поэтому неориентированное ребро можно понимать как совокупность двух противоположно направленных ребер, соединяющих одну и ту же (i, j) — пару вершин, тогда $\gamma_{ij} = \gamma_{ji} = 1$. Таким образом, матрица Г ориентированного графа является несимметричной, а для неориентированного графа — симметричной.

Будем сначала рассматривать графы G, определенные на конечном множестве вершин X, $|X| = m$ — это число вершин графа нызвается его *порядком*. Очевидно порядок квадратной матрицы Г равен порядку ассоциированного с ней графа G. При необходимости указания структурного прообраза матрицы Г будем писать Г (G).

Смена направлений всех ребер ориентированного графа G дает переориентированный граф, который обозначим G′, поскольку

это преобразование эквивалентно операции транспонирования матрицы Г, т. е. преобразованию $\mathbf{G} \to \mathbf{G}' \sim \Gamma \to \Gamma'$ или $\Gamma(\mathbf{G}') = \Gamma'(\mathbf{G})$.

Для краткости описания структуры матрицы $\Gamma(\mathbf{G})$ удобно ввести набор специальных единичных матриц, все из которых являются квадратными и одного порядка с Г:

E_{ij} — только $\gamma_{ij} = 1$, а все остальные элементы равны 0;

E_i — все элементы i-й наддиагонали при $i > 0$ (поддиагонали при $i < 0$) равны 1, а остальные равны 0;

$\tilde{E}$ — все элементы матрицы равны 1.

Перечислим основные свойства этих матриц [132]:

$$E_{ij}E_{kl} = \delta_{ik}E_{il},$$

где δ_{jk} — символ Кроннекера, $\delta_{jk} = 1$ при $j = k$, $\delta_{jk} = 0$ при $j \neq k$; E_0 - diag (1,1, . . .,1) — единичная матрица в обычном смысле («1 - матрица»); «матрицы-параллели» E_i представляют собой 0-матрицы при $|i| \geqslant m$, что необходимо учитывать при умножениях этих матриц:

$$E_iE_j = E_{i+j}, \quad (E_i)^k = E_j,$$

где $j = ki$; полная единичная матрица $\hat{E}$ связана с предыдущими так:

$$\hat{E} = \sum_{i=1}^{m}\sum_{j=1}^{m} E_{ij} = \sum_{k=-m+1}^{m-1} E_k = E_0 + \sum_{k=1}^{m-1}(E_{-k} + E_k).$$

В описаниях графов на основе матриц связей $\Gamma(\mathbf{G})$ множество перенумерованных вершин X выступает как универсальный носитель разных графов одного и того же порядка. Унифицированное использование множества X позволяет алгебраизировать и операции разбиения некоторого графа $\mathbf{G}(X)$ на подграфы $\mathbf{G}_1(X)$ и $\mathbf{G}_2(X)$, например такие как

$$\mathbf{G} \to \mathbf{G}_1 + \mathbf{G}_2, \tag{1}$$

и операции синтеза нового графа $\mathbf{G}$ из заданных компонент:

$$\mathbf{G}_1 + \mathbf{G}_2 \to \mathbf{G}. \tag{2}$$

Операции разобщения (1) и соединения (2) имеет смысл определять так, чтобы носители всех участвующих структур были одинаковы, например эквивалентными одному и тому же носителю X. Носители X_1 и X_2 называются эквивалентными, если между их вершинами установлено взаимнооднозначное соответствие. Носители графов всегда можно делать эквивалентными, вводя в носители меньшей мощности необходимое число изолированных вершин. Поэтому ниже в описаниях операций синтеза полагается эквивалентность всех носителей.

Определение. Граф G называется суммой графов G_1 и G_2, если он получается совмещением носителей последних, т. е. вершин слагаемых графов с одинаковыми координатами, тогда пишется $\mathsf{G} = \mathsf{G}_1 + \mathsf{G}_2$.

Фундаментальное свойство матрицы связей

$$\Gamma(\mathsf{G}) = \Gamma(\mathsf{G}_1 + \mathsf{G}_2) = \Gamma(\mathsf{G}_1) + \Gamma(\mathsf{G})_2 \tag{3}$$

позволяет по аналогии с возможностью представления всякой матрицы Γ связного графа G в виде некоторой суммы «базисных» матриц $\mathbf{E}_{ij}$ ввести соответствующие базисные графы G_{ij}, такие, что $\Gamma(\mathsf{G}_{ij}) = \mathbf{E}_{ij}$, т. е. позволяет всякий граф представлять как сумму односвязных базисных графов. Таким образом, операция соединения графов допускает такое представление, что она становится эквивалентной операции сложения, причем эта операция является «сложением» и в графическом и в матричном представлениях. Естественно ввести далее такую операцию разъединения графов (1), которая определяется как операция, обратная соединению, т. е. сложению. Такую операцию можно называть «вычитанием», поскольку алгебраически она выражается в виде разности соответствующих матриц связей, но при этом следует учитывать, что такая операция всегда эквивалентна разъединению, т. е. из графа может вычитаться только его подграф. Например, полный граф без петель есть граф $\hat{\mathsf{G}} - \mathsf{G}_0$, где G_0 — граф петель, а $\hat{\mathsf{G}}$ — полный граф с петлями, связи которого представляет полная единичная матрица $\hat{\mathbf{E}}$, $\Gamma(\hat{\mathsf{G}}) = \hat{\mathbf{E}}$, а $\Gamma(\mathsf{G}_0) = \mathbf{E}_0$. Отсюда $\Gamma(\hat{\mathsf{G}} - \mathsf{G}_0) = \Gamma(\hat{\mathsf{G}}) - \Gamma(\mathsf{G}_0) = \hat{\mathbf{E}} - \mathbf{E}_0$. Нулем всех аддитивных операций с графами служит «пустой граф», т. е. множество X в виде множества изолированных вершин, $\Gamma(X) = \theta$.

Натуральный способ нумерации вершин $X = \{x \in (1;\ m)\}$ следует рассматривать как одномерное представление графа, связанного с таким носителем. Естественными одномерными структурами являются цепи — ориентированные $\vec{\mathsf{N}}_1^1$, $\overleftarrow{\mathsf{N}}_1^1$ и неориентированные N_2^1 модели 1-сетей:

$$\Gamma(\vec{\mathsf{N}}_1^1) = \mathbf{E}_{-1},\quad \Gamma(\overleftarrow{\mathsf{N}}_1^1) = \mathbf{E}_1,\quad \Gamma(\mathsf{N}_2^1) = \mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1. \tag{4}$$

Поскольку все вершины любой n-решетки $[\mathsf{R}^n]$ можно перенумеровать натурально, всякий граф на $X^n \in [\mathsf{R}^n]$ допускает одномерное представление. Практическая необходимость в натуральной нумерации элементов-вершин $x = (x^1, x^2, \ldots, x^n) \in \mathrm{X}^n$ возникает при построении матричного описания графа G^n, определенного на таком n-носителе. Пусть для ясности вершины k-го измерения нумеруются $x^k \in I(1;\ m_k)$, тогда матрица $\Gamma(\mathsf{G}^n)$ имеет порядок $m = m_1 m_2 \ldots m_n$. Общую форму записи элементов этой матрицы можно оставить прежней γ_{ij}, если теперь под индексами понимать

координатные n-наборы:

$$i = (i^1, i^2, \ldots, i^n), \; j = (j^1, j^2, \ldots, j^n), \tag{5}$$

где первый индекс i нумерует строки, а второй j — столбцы в матрице $\mathbf{\Gamma}(\mathbf{G}^n)$. Итак, несмотря на существование естественной n-мерной нумерации вершин в X^n, их еще необходимо перенумеровать натурально, так как в матрице $\mathbf{\Gamma}(\mathbf{G}^n)$ естественный порядок, например строк сверху вниз, соответствует натуральной нумерации вершин.

Для матричных описаний простых сетей наиболее удобной формой 1-мерного упорядочения вершин из X^n является *лексикографический принцип*: все наборы $x = (x^1, x^2, \ldots, x^n)$, где $x^k \in I(1; m_k)$, сначала располагаются по возрастанию x^n при минимальных значениях прочих координат, затем по возрастанию x^{n-1} при $x^n = m_n$, затем по возрастанию x^{n-2} при $x^{n-1} = m_{n-1}$, $x^n = m_n$ и т. д.

Благодаря этому принципу матрица $\mathbf{\Gamma}(\mathbf{G}^n)$ приобретает множественную *блочную* организацию, в которой блоки разных порядков представляют разные измерения решетки. Основы такого «расслоения» матричных блоков заложены уже в структуре матрицы базисного графа $\mathbf{G}^n_{ij}$:

$$\mathbf{\Gamma}(\mathbf{G}^n_{ij}) = \mathbf{E}_{ij} \equiv \mathbf{E}_{i^1 i^2 \ldots i^n,\, j^1 j^2 \ldots j^n} = \mathbf{E}_{i^1 j^1} \times \mathbf{E}_{i^2 j^2} \times \ldots \times \mathbf{E}_{i^n j^n}. \tag{6}$$

Здесь знак $\times$ обозначет прямое или декартово произведение матриц [10]. В n-кратном прямом произведении (6) k-я матрица-сомножитель имеет порядок m_k.

Связи простых сетей характеризуются условием (см. подраздел 2); все индексы в (6) могут принимать значения только из множества $Z_1 = \{-1, 0, 1\}$. Матрицу связей $\mathbf{\Gamma}$, ассоциированную с простым графом, естественно тоже для единства терминологии называть простой.

Определение. Простой называется такая матрица, которая представима в виде суммы матриц вида (6) с произвольными коэффициентами, но при условии, что все индексы матриц прямых произведений принадлежат множеству $Z_1 = \{-1, 0, 1\}$.

Свойства блочной организации матриц $\mathbf{\Gamma}(\mathbf{G}^n)$ при $n \geqslant 2$ продемонстрируем на более общем примере параллельных образующих разной ориентации, которые затем можно использовать в качестве базисных структур.

Пусть сначала $n = 2$, т. е. X^2 — прямоугольный фрагмент 2-решетки размером $m_1 \times m_2$. На X^2 возможны только четыре простых варианта ориентации параллельных образующих из неориентированных ребер (рис. 9), что соответствует четырем способам простого заполнения блоков матрицы связей. Эти пучки условно обозначим Π^2_k, где нижний индекс — номер пучка $k = 1$,

2, 3, 4, который можно так же писать, как двуиндексовый $k \sim (i, j) = (0, 1), (1, -1), (1, 0), (1, 1)$, тогда матрице связей можно придать общий вид:

$$\Gamma(\Pi^2_{ij}) = \mathbf{E}_i \times \mathbf{E}_j + \mathbf{E}_{-i} \times \mathbf{E}_{-j},$$

или

$$\begin{aligned}
\Gamma(\Pi^2_1) &= \mathbf{E}_0 \times \mathbf{E}_1 + \mathbf{E}_0 \times \mathbf{E}_{-1},\\
\Gamma(\Pi^2_2) &= \mathbf{E}_1 \times \mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_{-1} \times \mathbf{E}_1,\\
\Gamma(\Pi^2_3) &= \mathbf{E}_1 \times \mathbf{E}_0 + \mathbf{E}_{-1} \times \mathbf{E}_0,\\
\Gamma(\Pi^2_4) &= \mathbf{E}_1 \times \mathbf{E}_1 + \mathbf{E}_{-1} \times \mathbf{E}_{-1}.
\end{aligned} \tag{7}$$

На основе этих структур мы можем получить три модели однородных 2-сетей: $\mathsf{N}^2_4 = \Pi^2_1 + \Pi^2_2 = \Pi^2_1 + \Pi^2_3$, $\mathsf{N}^2_6 = \Pi^2_1 + \Pi^2_2 + \Pi^2_3$, $\mathsf{N}^2_8 = \Pi^2_1 + \Pi^2_2 + \Pi^2_3 + \Pi^2_4$; сумма $\Pi^2_2 + \Pi^2_4$ эквивалентна паре не связанных друг с другом сетей N^2_4. Матрицы связей этих сетей находятся суммированием соотношений (7). Здесь следует выделить простейшее представление сети $\mathsf{N}^2_4 = \Pi^2_1 + \Pi^2_3$, для которого

$$\begin{aligned}
\Gamma(\mathsf{N}^2_4) &= \mathbf{E}_0 \times (\mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1) + (\mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1) \times \mathbf{E}_0 =\\
&= \mathbf{E}_0 \times \Gamma(\mathsf{N}^1_2) + \Gamma(\mathsf{N}^1_2) \times \mathbf{E}_0,
\end{aligned}$$

или, согласно общему определению прямой суммы $\oplus$ матриц, $A \oplus B = \mathbf{E}_0 \times \mathbf{A} + \mathbf{B} \times \mathbf{E}_0$, последнее выражение кратко записывается так:

$$\Gamma(\mathsf{N}^2_4) = \Gamma(\mathsf{N}^1_2) \oplus \Gamma(\mathsf{N}^1_2).$$

Имея в виду это соотношение для матриц связей, можно далее «формально» говорить, что 2-сеть N^2_4 представима в виде прямой суммы 1-сетей N^1_2, т. е. $\mathsf{N}^2_4 = \mathsf{N}^1_2 \oplus \mathsf{N}^1_2$. С помощью (6) нетрудно построить общую модель таких «прямых» отношений. Пусть G_1 и G_2 два произвольных 1-мерных графа порядков m_1 и m_2, а граф G^2 строится так: горизонтальные ряды вершин носителя x^2 оккупируют одинаковые графы G_1, а вертикальные ряды — графы G_2. Тогда $\mathsf{G}^2 = \mathsf{G}_1 \oplus \mathsf{G}_2$.

Переходя к случаю $n = 3$, мы можем построить аналогичные «базисные» 3-мерные параллельные пучки Π^3_k, число разных ориентаций которых равно 13 (порядковая нумерация этих простых направлений $k = 1, \ldots, 13$ дана на рис. 9б). Количество разнообразных вариантов связных 3-сетей и этих базисных пучков велико. Ограничимся выделением основных моделей 3-сетей. Сумма пучков основных направлений $k = 1, 3, 9$ представляет кубическую сеть N^3_6, которую в соответствии с предыдущими описаниями,

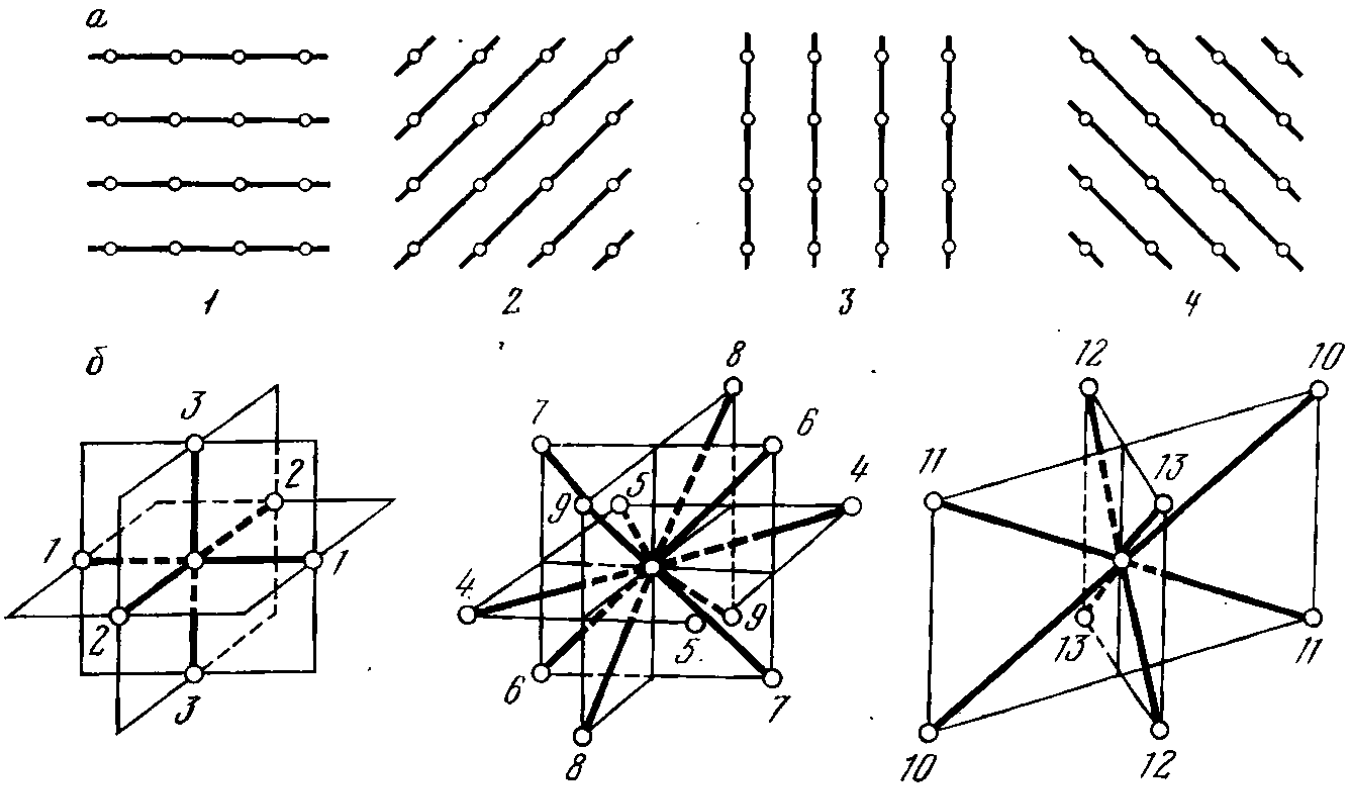


Рис. 9. Основные направления пучков параллельных ребер в 2-сетях (*а*) и 3-сетях (*б*)

Цифры указывают номера направлений

можно определять структурной формулой:

$$\mathbf{N}_6^3 = \mathbf{N}_2^1 \oplus \mathbf{N}_2^1 \oplus \mathbf{N}_2^1. \tag{8}$$

Следует также выделить пары диагональных пучков «гранецентрированных» направлений разных координатных плоскостей — это пары (рис. 9, *б*) $k = 2$ и 4, $k = 6$ и 12, $k = 8$ и 10. Сумма всех этих гранецентрированных пучков дает пару не связных между собой сетей $\mathbf{N}_{12}^3$. Преобразуя сумму соответствующих матриц, получим

$$\Gamma(\mathbf{N}_{12}^3) = \mathbf{E}_0 \times \mathbf{I} \times \mathbf{I} + \mathbf{I} \times \mathbf{E}_0 \times \mathbf{I} + \mathbf{I} \times \mathbf{I} \times \mathbf{E}_0, \tag{9}$$

где $\mathbf{I} = \mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1 = \Gamma(\mathbf{N}_2^1)$. Другой класс диагональных направлений представляют «объемоцентрированные» пучки $k = 5$, 7, 11, 13 (рис. 9, *б*), сумма которых дает четыре не связных между собой сети $\mathbf{N}_8^3$. Матрица связей суммы этих пучков имеет вид прямого произведения матриц связей пучков:

$$\Gamma(\mathbf{N}_8^3) = \mathbf{I} \times \mathbf{I} \times \mathbf{I} = \mathbf{I}^{[3]}, \tag{10}$$

где верхний индекс в прямых скобках означает степень прямого произведения. Поэтому последнюю сеть можно условно изображать как $\mathbf{N}_8^3 = (\mathbf{N}_2^1)^{[3]}$.

Аналоги 3-сетей $\mathbf{N}_6^3$, $\mathbf{N}_8^3$, $\mathbf{N}_{12}^3$ существуют и в общем случае $n \geqslant 3$. Крайние варианты дают кубическая сеть

$$\mathbf{N}_{2n}^n = \mathbf{N}_2^1 \oplus \ldots \oplus \mathbf{N}_2^1 = \bigoplus_n \mathbf{N}_2^1, \tag{11}$$

и объемоцентрическая сеть

$$\mathsf{N}_{2^n}^{n} = \mathsf{N}_2^1 \times \ldots \times \mathsf{N}_2^1 = (\mathsf{N}_2^1)^{[n]}. \tag{12}$$

Промежуточные гранецентрические сети с ростом n делятся на классы, ввиду появления граней разных размерностей, но здесь мы не будем входить в эти, вообще говоря интересные, детали.

Общее свойство прямого суммирования произвольных сетей N_i^p и N_j^q можно выразить в виде следующего правила суммирования индексов:

$$\mathsf{N}_i^p \oplus \mathsf{N}_j^q = \mathsf{N}_{i+j}^{p+q}, \tag{13}$$

которое следует из свойств матрицы связей.

5. Биграфы

Пусть X_1 и X_2 два множества вершин одинаковой мощности $|X_1| = |X_2| = m$ (мощности этих множеств всегда можно считать одинаковыми, дополняя меньшее необходимым количеством изолированных вершин). Произвольный граф B, построенный на паре множеств X_1, X_2, называется биграфом, если всякое ребро ориентировано из X_1 в X_2. Мощность множеств X_1 и X_2 называется порядком биграфа B. Вершины X_1 называются «входными», а X_2 — «выходными». Биграф, или двудольный граф B можно рассматривать как структурную схему некоторого «аналитического» отображения входного множества X_1 в выходное множество. $\mathsf{B} : X_1 \to X_2$. Аналитически элементарный двудольный граф B, как и обычный («однодольный»), описывается матрицей связей $\Gamma(\mathsf{B})$, элементы которой γ_{ij} определяют веса связей пар вершин (i, j), где $j \in X_1$, $i \in X_2$. Одиночное ребро по-прежнему соответствует единичному весу. Порядок матрицы Γ совпадает с порядком биграфа B.

Введем основные операции соединения двудольных графов. Пусть B_m — множество двудольных графов порядка m. Будем рассматривать только графы этого множества.

Соединение биграфов B_1 и B_2 называется последовательным (или «цепным»), когда выходной носитель B_1 совмещается с входным B_2, и тогда результирующий биграф B отображает вход B_1 на выход B_2. Символически такую операцию будем записывать как умножение исходных биграфов:

$$\mathsf{B} = \mathsf{B}_1\mathsf{B}_2, \tag{1}$$

поскольку эта символика совпадает с матричной, $\Gamma(\mathsf{B}) = \Gamma(\mathsf{B}_1, \mathsf{B}_2) = \Gamma(\mathsf{B}_1)\Gamma(\mathsf{B}_2)$. Соединение биграфов B_1 и B_2 называется параллельным, когда совмещаются одноименные носители этих графов (входные множества с входными, выходные с выходными).

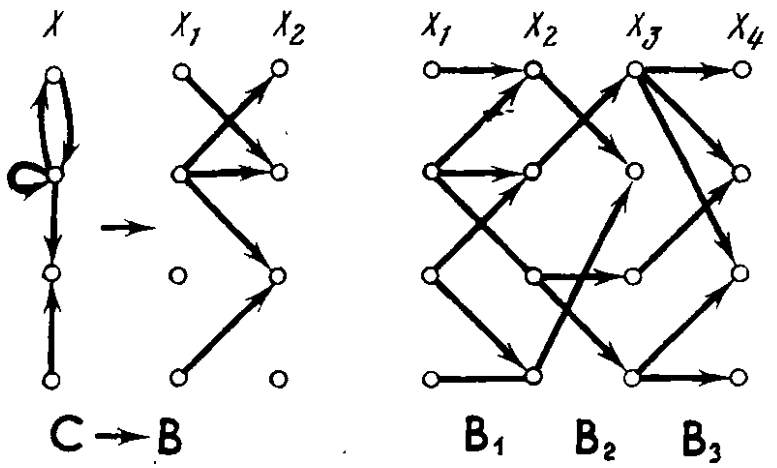


Рис. 10. Пример представления графа G в виде эквивалентного биграфа B при расслоении множества вершин $X \to X_1, X_2$ и пример цепного биграфа $B = B_1\ B_2\ B_3$ $X_1, \ldots, X_4$ — множества вершин цепей

Тогда результирующий биграф B можно представлять как сумму исходных,

$$B = B_1 + B_2, \tag{2}$$

поскольку $\Gamma(B) = \Gamma(B_1 + B_2) = \Gamma(B_1) + \Gamma(B_2)$.

Таким образом, цепь, составленная из k одинаковых графов-звеньев B, структурно характеризуется символом $(B)^k$ и описывается матрицей Γ^k, где $\Gamma = \Gamma(B)$. Операция умножения упрощает описание цепных структур, а переведение многих разных схем в цепное представление позволяет распространить этот аппарат на многие нецепные структуры. Операция сложения позволяет канонизировать синтез цепных элементов посредством выбора подходящей системы базисных элементов.

Двудольные графы кроме конкретных приложений [79] интересны благодаря тому, что всякий однодольный граф G представим как двудольный B и наоборот. Операция $G \to B$ сопровождается «раздвоением» носителя, $X \to (X_1, X_2)$, а множество ребер остается прежним (рис. 10, *а*). Матричное описание инвариантно относительно такого преобразования графа:

$$\Gamma(B) = \Gamma(G). \tag{3}$$

Поэтому все описанные выше свойства матриц $\Gamma(G)$ переносятся на $\Gamma(B)$. В частности, граф B является простым, если порожден простым графом G. Граф B, представляющий собой элементарное звено цепи, т. е. неразложимый на промежуточные цепные звенья, называется элементарным. Ясно, что переход $G \to B$ всегда дает элементарный двудольный граф. Участок цепи, состоящий из нескольких звеньев $B_1, \ldots, B_k$ — общий пример составного («неэлементарного») биграфа B. В последнем случае обратный переход $B \to G$ можно рассматривать как специальное суженное описание цепи, свернутой в кольцо (рис. 10, *б*); в этом случае

$$\Gamma(G) = \Gamma(B_1) \ldots \Gamma(B_k). \tag{4}$$

Отметим разные способы замыкания концов цепи при образовании кольца. Соединение концов можно осуществлять через дополнительное звено $\tilde{\mathsf{B}}$, которое задает перестановку вершин выходного множества и тогда

$$\Gamma(\mathsf{G}) = \Gamma(\mathsf{B}_1)\ldots\Gamma(\mathsf{B}_k)\Gamma(\tilde{\mathsf{B}}), \tag{5}$$

где в общем случае $\Gamma(\tilde{\mathsf{B}})$ — произвольная перестановочная матрица. Обычное «цилиндрическое» или прямое соединение (4) соответствует тождественной перестановке и $\Gamma(\tilde{\mathsf{B}}) = \mathbf{E}_0$. Смена нумерации в обратном порядке осуществляется звеном, матрица связей которого $\Gamma(\tilde{\mathsf{B}}) = \mathbf{J}$ является «мнимой» матричной единицей, в отличие от «действительной» матричной единицы $\mathbf{E} = \mathbf{E}_0$. В матрице $\mathbf{J}$ элементы, равные 1, располагаются вдоль неглавной диагонали. При таком соединении концов цепи получается кольцо, перекрученное как кольцо Мебиуса.

6. Пути в сетях

Связность любой пары точек в графе G предполагает существование по меньшей мере одного пути, идущего от одной из вершин к другой. Кроме вопроса существования путей, представляют интерес вопросы об их длинах, числе и пр. Наиболее простое и в то же время конструктивное решение этих проблем дает матрица связей $\Gamma(\mathsf{G})$. Сама по себе матрица Γ описывает множество путей длины 1. Чтобы увидеть это, достаточно развернуть данный граф G в биграф B, который описывает множество одношаговых маршрутов из вершин входного множества X_+ в множество выходных вершин X_-, но в графе G эти множества совпадают.

Таким образом, биграф B графа G можно рассматривать как граф связей смежных вершин в G или как граф путей длины 1 в графе G.

Назовем k-звенную цепь B^k «цепной разверткой» длины k графа G, если $\Gamma(\mathsf{B}) = \Gamma(\mathsf{G})$. Цепь B^k представляет собой сеть путей длины k в графе G, а матрица $\Gamma(\mathsf{B}^k) = (\Gamma(\mathsf{B}))^k = (\Gamma(\mathsf{G}))^k$, т. е. k-я степень исходной матрицы связей графа G служит нумератором числа путей длины k в этом графе. Обозначим через $p_k(x; x_0)$ число путей длины k из x_0 в x, где $x, x_0 \in X$ и X — множество вершин графа G. Вектор-функция $\mathbf{p}_k(x_0)$ описывает распределение числа путей фиксированной длины k из данной вершины x_0. Факт исхода множества путей из вершины x_0 определяется условием:

$$\mathbf{p}_k(x_0) = \mathbf{e}_{x_0}, \tag{1}$$

где у вектора $\mathbf{e}_{x_0}$ имеется единственная не нулевая x_0-компонента, равная 1. Вектор $\mathbf{e}_{x_0}$ в данном случае выступает в роли дискретного векторного аналога дельта-функции Дирака. Действительно, на основе модели цепной развертки графа G имеем слеудющее фундаментальное уравнение для описания распределения числа путей:

$$\mathbf{p}_k(x_0) = \Gamma^{(k)}\mathbf{e}_{x_0}, \tag{2}$$

где $\Gamma = \Gamma(G)$. В этом уравнении матрица Γ^k является дискретным и «структурным» аналогом функции Грина (см. главу 3 и далее).

Уравнение (2) может служить «фундаментом» решения многих конкретных задач и конструктивного определения разных свойств графов.

Например, проблема связности графа решается следующим образом. В графе G вершина x_0 связна с вершиной x, если существует такое число l, что при $k \geqslant l$ x-компонента вектора $p_k(x_0)$, который вычисляется по (2) с матрицей $\Gamma(G)$, является положительной, минимальная величина $k = l$, удовлетворяющая этому условию, называется длиной пути из x_0 в x. Аналогично можно определить свойства циклов графа G, связных с данной вершиной x_0 по поведению величины $p_k(x_0; x_0)$ как функции k, и т. д.

Многие комбинаторные задачи сводятся к описанию свойств решений уравнения (2) для частных видов матрицы Г. На рис. 11, *а* показано решение уравнения (2) для случая одномерной сети $G = N_2^1$, т. е. для матрицы

$$\Gamma(N_2^1) = E_{-1} + E_1. \tag{3}$$

В цепной развертке B^k этой сети выделена «конусная» (фундаментальная) сеть путей, порождаемая начальной вершиной x_0. Решение уравнений (2) определяет «веса» вершин фундаментальной конусной сети, которые имеют смысл числа способов или путей достижения вершин сети. Конусная сеть в примере (3) является 2-мерной типа [1] ${}_2N^2$, для которой

$$\Gamma({}_2N^2) = E_1 \oplus E_1 . \tag{4}$$

Эта сеть отдельно изображена в правой части рис. 11, *а* с указанием весов вершин. В сети ${}_2N^2$ распределение путей длины k описывается k-й строкой треугольника Паскаля, поэтому здесь общее число путей длины k, очевидно, равно 2^k. Итак, число фундаментальных путей длины k в сети N_2^1 равно сумме весов вершин сети ${}_2N^2$, которая берется вдоль диагональных направлений 1-го порядка (на рис. 11а эти направления суммирования показаны пунктирными прямыми).

Интересный пример такой же конусной фундаментальной сети ${}_2N^2$, но другого способа суммирования весов вершин этой сети для определения числа путей определенной длины исходного графа G, дает граф G последовательности Фибоначчи (рис. 11, б), т. е. матрица

$$\Gamma(G) = E_1 + E_2. \tag{5}$$

Этот пример, с одной стороны, позволяет определить семейство последовательностей типа Фибоначчи с помощью матриц вида $\Gamma = E_i + E_j$, а с другой, поставить вопрос о классификации последовательностей с помощью разных *производящих матриц* Г и уравнения (2).

Важный аспект этих обобщений — это использование стохастических матриц Г. Тогда элементы матрицы Г, представляющие веса ребер исходящих из вершин, интерпретируются как вероятности переходов, а величины $p_k(x; x_0)$ — как вероятности «попадания» в вершину x из x_0 за k шагов. Пусть,

[1] Определение сетей типа ${}_rN_s^n$ дано в подразделе 24.3.

например, вместо (3),

$$\Gamma(N_2^1) = \alpha E_{-1} + \beta E_1. \qquad (6)$$

Если здесь α и β — произвольные целые положительные числа, то получаем обобщение модели (3) на случай мультиграфов, т. е. 1-мерная сеть (6) имеет β ребер в положительном направлении и α ребер — в отрицательном. Задача определения числа путей в таких случаях тоже решается с помощью (2).

Если же в формуле (6) положительные числа α, β удовлетворяют условию: $\alpha + \beta = 1$, то сеть N_2^1 представляет модель случайных блужданий (см. раздел 24), которую можно изучать тоже на основе уравнения (2). Связь вероятностных задач с задачей о числе путей возникает естественно потому, что величина $p_k(x; x_0)$ как вероятность определяется как доля путей в точку x в множестве путей длины k. Если пользоваться такой нормировкой решений уравнения (2) или исходно определять Γ в стохастической форме (6) с $\alpha = \beta = 1/2$, то известную совокупность проблем, связанных с задачей «о баллотировке» и 1-мерных случайных блужданий (см. [109]), можно представлять как анализ свойств фундаментального решения уравнения (2) для задачи о числе путей в 1-мерной сети N_2^1.

Вопрос о числе путей позволяет еще раз вернуться к сравнению деревьев и сетей. Одно из определяющих свойств дерева — любая пара вершин связана единственным путем. Если «склеивать» вершины дерева, исходный

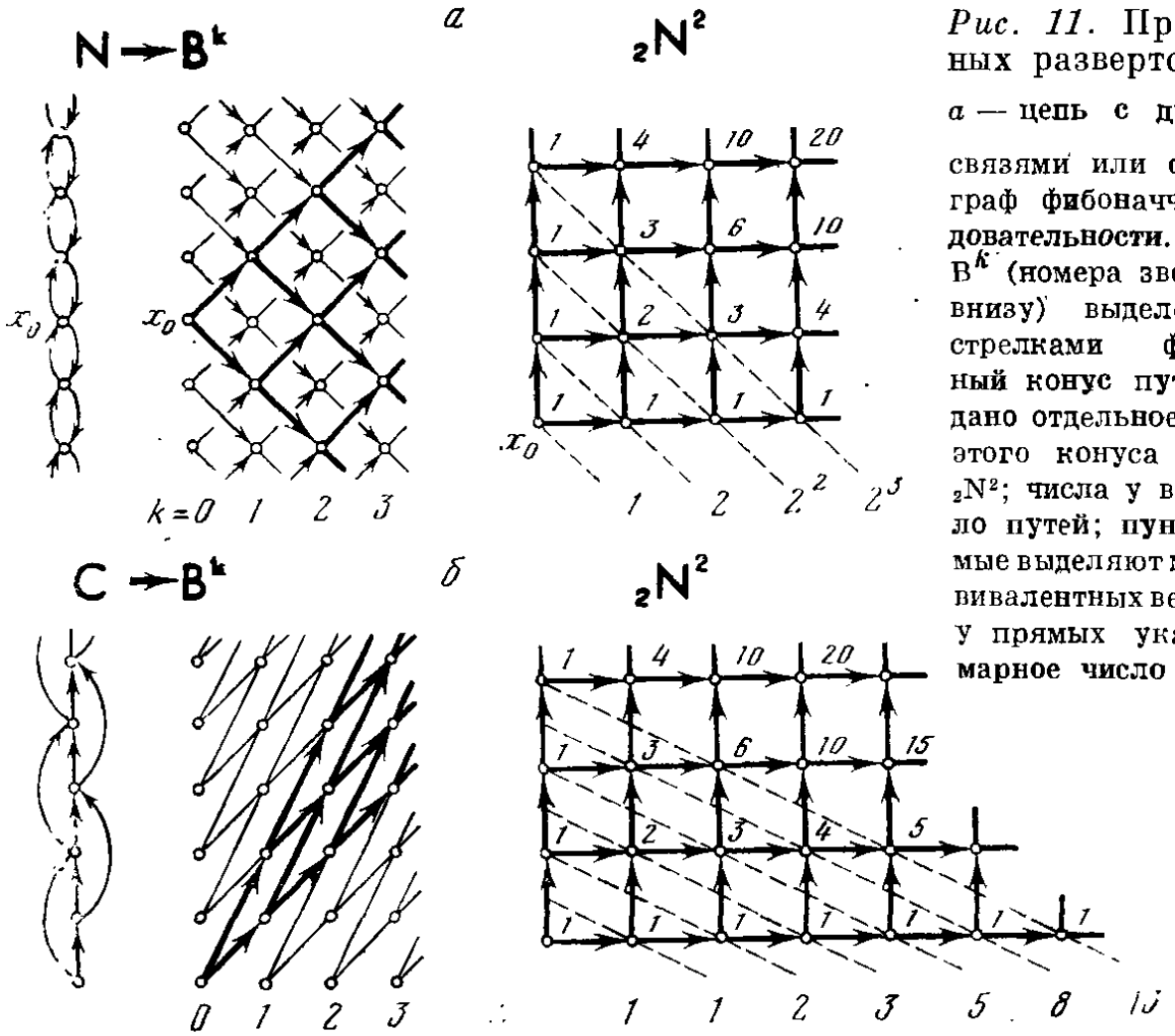


Рис. 11. Примеры цепных разверток графов

а — цепь с двусторонними связями или сеть N_2^1; *б* — граф фибоначчиевой последовательности. В биграфе B^k (номера звеньев k даны внизу) выделен жирными стрелками фундаментальный конус путей и справа дано отдельное изображение этого конуса в виде сети $_2N^2$; числа у вершин — число путей; пунктирные прямые выделяют множества эквивалентных вершин, а числа у прямых указывают суммарное число путей

вес которых очевидно равен 1, то с образованием замкнутых контуров мы увеличиваем веса склеенных вершин. Методом склеивания вершин всякое дерево можно превратить в сеть, в которой каждая вершина принадлежит по меньшей мере одному контуру, а также наоборот — расклеить сеть в дерево. Рассмотрим следующую процедуру преобразования правильного дерева в правильную сеть. Перенумеруем в дихотомическом дереве D_2^∞ вершины парой чисел (i, j): если (i, j) — номер некоторой вершины, то дистальная пара вершин имеет номера $(i+1, j)$ и $(i, j+1)$, при этом вершина

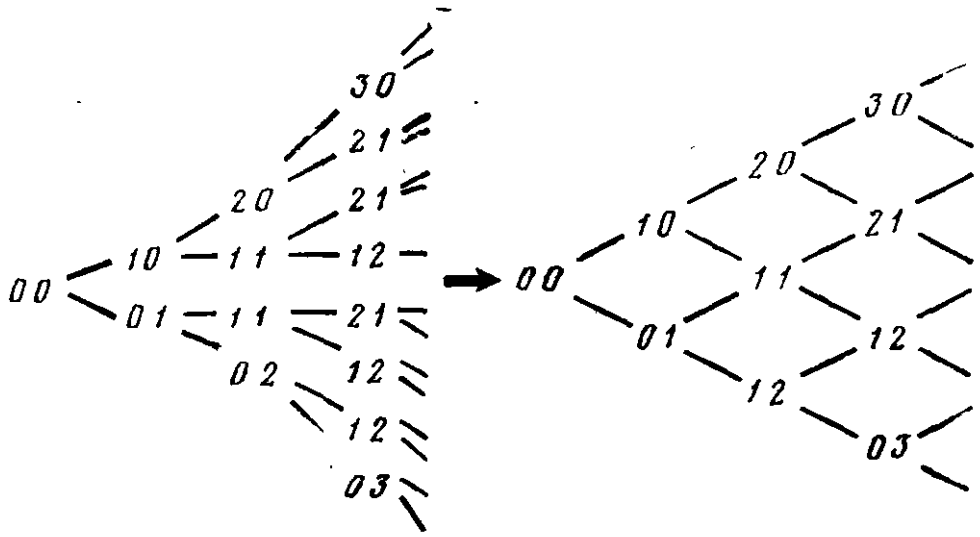


Рис. 12. Схема способа преобразования дихотомического дерева в сеть N_4^2

основания имеет номер (0, 0). Это правило однозначно определяет нумерацию вершин дерева D_2^∞. В k-томическом дереве нумератором вершин служит набор $(i_1, \ldots, i_k)$.

Общая процедура преобразования дерево → сеть сводится к «склейке» вершин с одинаковыми номерами.

Пример перехода $D_2^\infty \to N_4^2$ показан на рис. 12. Меняя способы нумерации вершин деревьев, можно на основе одинаковых деревьев получать разные модели сетей. Например, минимальная однородная сеть с контурами максимального периода получается при склейке только дистальных вершин открытой сети H_s^m: здесь склеиваются одновременно три наиболее удаленных от центра вершины; получается строго однородная сеть $s = 3$, $p = 2m$. Обобщение на случай произвольных s здесь очевидно.

2. КЛЕТОЧНЫЕ АГРЕГАТЫ И МОЗАИКИ

Каждая биологическая ткань, несмотря на многие случайные вариации в формах и связях клеток, имеет характерный для нее «план» строения, что позволяет выделять некоторую правильную в среднем модель ткани (см. Введение и раздел 3). Поэтому математический анализ правильных тканевых мозаик составляет

необходимый этап гистологических исследований, связанный с выяснением принципов организации ткани. Часто идея принципа организации ткани возникает априорно, например, на основе знания функциональных свойств ткани или на основе данных о локальных отношениях клеток ткани, и помогает решить задачу реконструкции ткани экспериментально или теоретически. Модель ткани должна в первую очередь верно воспроизводить реальный прообраз по топологическим характеристикам — иметь не только одинаковую размерность, но и одинаковую среднюю связность клеток. Хотя такие необходимые условия топологической эквивалентности являются очевидными, они далеко не всегда выполняются.

В частном случае простых тканей проблема построения правильной средней модели сводится к топологической проблеме упаковки клеток. Собственно проблема здесь возникает тогда, когда известны одни характеристики тканевой мозаики и необходимо определить другие. Так, например, изучая 2-мерные эпителиальные мозаики, Льюис нашел, что средней клеткой мозаики является гексагон, и, пытаясь связать этот факт с правилом Томпсона (см. раздел 3), экспериментально переоткрыл теорему Эйлера [163]. Перейдя впоследствии к исследованиям 3-мерных клеточных упаковок, Льюис показал, что средними клетками здесь служат 14-гранники, плотная пространственная упаковка которых может служить средней правильной моделью ткани [164]. Для темы настоящего раздела существен не столько сам этот результат, сколько попытка Льюиса выразить необходимые и достаточные условия существования таких клеток через свойства связности вершин и ребер клеток в тканевой мозаике.

В этом разделе рассматриваются методы алгебраического описания регулярных пространственных упаковок клеток полиэдрального типа. Сами в общем случае n-мерные клетки определяются с помощью характеристик состава всех «подклеточных» элементов — вершин, ребер, граней и т. д. Затем вводятся операции агрегации клеток и выводятся правила определения состава клеточных агрегатов. Далее для однородных агрегатов устанавливаются соотношения между характеристиками связности клеток и их характеристиками состава.

Приложения этого алгебраического формализма к тканевым моделям рассматриваются в следующем разделе.

1. Графы, гистографы и мозаики

Клеточные отношения в тканях можно изображать с помощью графов «межклеточных инцидентностей», выбирая за «образ» клетки — вершины графа. Данный способ представления ткани — в виде схем связей клеток — универсален в том смысле, что не

зависит от формы клеток и способа образования межклеточных контактов (сома—соматического типа или с помощью отростков).

Возможен другой вариант использования графа в качестве структурной схемы ткани. Естественным прототипом этого варианта служит, например, сердечная мышца, имеющая длинные клетки цилиндрической формы, контактирующие в торцевых участках (см. рис. 3, *б*). При построении графа такой ткани аналогом клетки удобно считать ребро, а вершины графа рассматривать как образы контактных зон клеток. В такой модельной интерпретации графа ребра выступают как 1-мерные клетки (1-клетки), а сам граф — как связный агрегат из 1-клеток.

Ввводя в рассмотрение клетки произвольной размерности n (n-клетки) и строя из таких клеток произвольные связные агрегаты, мы получим структуры обобщенного типа — «гистографы». Поэтому в обратном переводе графом здесь называется гистограф, построенный из 1-клеток. Чтобы выделить разные типы гистографов, определим сначала n-клетки на основе геометрических понятий.

1-клетку можно исходно определить как замкнутый, конечный, односвязный интервал в R^1, концевые точки которого называются вершинами. В общем случае 1-клетки e^1, как элементарные структуры произвольного пространства R^n, следует рассматривать как непрерывные конечные отрезки линий, которые могут свободно перемещаться в R^n, деформироваться без разрывов, а также соединяться друг с другом.

Последовательным или цепным соединением двух клеток e^1 называется такое, при котором одна вершина одной клетки e^1 совмещается с одной вершиной другой клетки e^1. Результирующая структура представляет собой двухзвенную цепь $\mathsf{C}^2(\mathsf{e}^1)$, а способ соединения звеньев — образование 0-контакта. Увеличивая последовательно общее число участвующих клеток e^1, а также затем степень совмещаемых вершин, можно постепенно определить гистографы возрастающей сложности: цепи произвольной длины $\mathsf{C}^m(\mathsf{e}^1)$, деревья $\mathsf{D}(\mathsf{e}^1)$, произвольные агрегаты $\mathsf{A}(\mathsf{e}^1)$ с циклами.

Модель 2-клетки строится на основе одиночного цикла $\mathsf{O}^m(\mathsf{e}^1)$, который получается из цепи $\mathsf{C}^m(\mathsf{e}^1)$ совмещением граничных вершин. Если цикл $\mathsf{O}^m(\mathsf{e}^1)$ целиком принадлежит плоскости R^2, то внутренняя область этой плоскости, ограниченная контуром $\mathsf{O}^m(\mathsf{e}^1)$, называется 2-клеткой совместно с контуром, который играет роль клеточной границы. В общем случае клетки e^2 как элементарные структуры произвольного пространства R^n, где $n \geqslant 2$, следует рассматривать как конечные полигональные вырезки плоскости, которые могут перемещаться в R^n как целое, деформироваться без разрывов, а также соединяться друг с другом.

Для 2-клеток можно определить два способа соединения: 1) посредством 0-контактов, когда совмещаются только граничные

вершины; 2) посредством 1-контактов, когда совмещение осуществляется по всей граничной 1-клетке.

Условимся в дальнейшем называть агрегацию n-клеток *нормальной*, если она осуществляется только на основе (n — 1)-контактов.

Примеры некоторых нормальных гистографов из 2-клеток приведены на рис. 13 — это цепь C (e^2), дерево D (e^2) и простой компактный агрегат A (e^2). Внутренняя область в последнем агре-

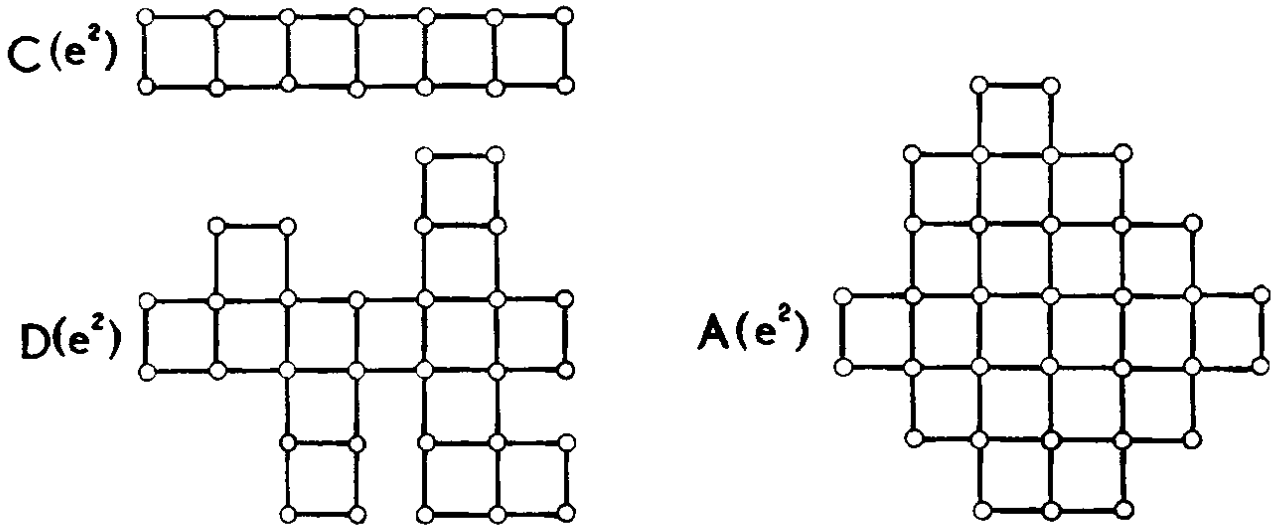


Рис. 13. Примеры гистографов, построенных из 2-клеток вида e^2 (4, 4, 1)
C (e^2) — простая цепь; D (e^2) — дерево; A (e^2) — односвязный агрегат

гате A (e^2) является односвязной областью в R^2, что позволяет называть такой агрегат тоже односвязным или простым. Чтобы использовать этот критерий для строгого определения простого агрегата, необходимо ввести операцию удаления («стирания») внутренних межклеточных границ. Очевидно в общем случае удаляемыми могут быть только нормальные контакты. Поэтому только нормальные агрегаты могут быть простыми.

Определение 1. Агрегат A (e^2) называется простым, если он без пересечений вкладывается в R^2, а удаление всех внутренних границ эквивалентно преобразованию: A (e^2) $\rightarrow$ e^2.

Таким образом, одиночная 2-клетка является минимальным простым 2-агрегатом, а в качестве максимальной модели можно принять бесконечную 2-мозаику — результат плотного заполнения 2-клетками всей плоскости R^2.

Процедуры следующего шага построения моделей 3-клеток тоже элементарны и сходны с предыдущими по набору основных операций: сначала из 2-клеток строится развертка поверхности 3-клетки, из которой затем склеивается замкнутая «коробочка», которая совместно с внутренним 3-мерным содержимым, т. е. частью R^3, принимается за 3-клетку e^3. Для целей упрощения операций сборки различных тканевых конструкций и большей «топо-

логичности» естественно считать элементы не жесткими — произвольно деформируемыми, но сохраняющими свои основные топологические признаки — число вершин, ребер и граней. Поэтому нормальное соединение двух клеток $\mathbf{e}^3$, т. е. с образованием 2-контакта, возможно только в случае, если они имеют топологически эквивалентные грани.

Процесс выделения клеток следующих размерностей $\mathbf{e}^n$ можно продолжать неограниченно, и он в общем-то однообразен. Подробные описания более важны именно для начальных шагов вплоть до трех измерений, чтобы полнее понять в и д и м ы е тенденции, которые затем переносятся в большие размерности «по аналогии». К сожалению, «там», за рубежом трехмерности, мы ничего, кроме этих аналогий, видеть не можем.

В пространствах R^m, где $m \geqslant n$, клетки $\mathbf{e}^n$ позволяют строить произвольные клеточные агрегаты, реализуя любую форму k-контакта, от $k = 0$ до $k = n - 1$. Из всего разнообразия агрегаций мы выделим опять цепи $\mathsf{C}(\mathbf{e}^n)$, деревья $\mathsf{D}(\mathbf{e}^n)$ и простые агрегаты $\mathsf{A}(\mathbf{e}^n)$. При нормальных контактах клеток для этих агрегаций характерны следующие отношения: $\mathsf{C} \subset \mathsf{D} \subset \mathsf{A}$. На простые агрегаты $\mathsf{A}(\mathbf{e}^n)$ можно распространить определение 1 с заменой $\mathbf{e}^2$ на $\mathbf{e}^n$ и R^2 на R^n. Первое условие этого определения в общем случае требует возможности укладки $\mathsf{A}^n = \mathsf{A}(\mathbf{e}^n)$ в пространстве R^n без пересечений. Это означает, что клетки $\mathbf{e}^n$ рассматриваются как аналоги материальных тел, которые могут только контактировать друг с другом, но не могут иметь общих внутренних точек. Всякий простой 2-агрегат $\mathsf{A}(\mathbf{e}^2)$ имеет планарный граф клеточных границ и, наоборот, всякий планарный граф можно принять за граф клеточных границ некоторого простого 2-агрегата. Поэтому проблему укладки $\mathsf{A}(\mathbf{e}^2)$ в R^2 и проблему существования планарного графа можно считать эквивалентными. Для n-гистографов, образованных из n-клеток, существует аналогичная проблема их укладки в R^n и, по-видимому, эта проблема отсутствует для $\mathsf{A}(\mathbf{e}^n)$ в R^{n+1}.

В общем случае произвольной размерности n одиночные клетки $\mathbf{e}^n$ и мозаики M^n, построенные из клеток $\mathbf{e}^n$, плотно заполняющих все пространство R^n, являются примерами простых агрегатов с минимальным и максимальным составом n-клеток. Поэтому, если простой конечный агрегат определять как односвязный фрагмент мозаики, то обратные переходы $\mathbf{e}^n \to \mathsf{A}^n \to \mathsf{M}^n$ можно представлять как рост колонии способом присоединения новых клеток к внешней границе агрегата.

2. Состав клеточных агрегатов

Рассмотрим алгебраический метод определения n-клеток и n-агрегатов. Обозначим через $\alpha_0, \alpha_1, \alpha_2, \ldots, \alpha_n$ число вершин, ребер, граней, . . ., n-клеток в агрегате $\mathsf{A}^n = \mathsf{A}(\mathbf{e}^n)$. Согласно преды-

дущим описаниям (см. подраэдел 1), вершины, ребра, грани и т. д. можно рассматривать как клетки размерностей 0, 1, 2 и т. д., которые служат строительными элементами для n-клеток, из которых строится A^n. Далее, если структурная соподчиненность элементов в A^n не существенна, мы будем подструктуры клеточного типа размерности $r < n$ называть кратко «r-клеткой», или, для подчеркивания того, что эти подструктуры составляют часть n-клетки,— «r-подклеткой».

Итак, α_r — число r-клеток в агрегате $\mathsf{A}(\mathsf{e}^n)$. Определим алгебраическую связь этих характеристик состава n-агрегата для возрастающих значений n. Отправным здесь является соотношение:

$$\alpha_0 - \alpha_1 = 1, \tag{1}$$

которому удовлетворяют характеристики состава цепей $\mathsf{C}(\mathsf{e}^1)$ и деревьев $\mathsf{D}(\mathsf{e}^1)$, построенных из 1-клеток. Нетрудно убедиться в том, что, если в этих структурах 1-клетки заменить на 2-клетки, то

$$\alpha_0 - \alpha_1 + \alpha_2 = 1. \tag{2}$$

Более того, в общем случае $\mathsf{C}(\mathsf{e}^n)$ и $\mathsf{D}(\mathsf{e}^n)$ имеем:

$$\alpha_0 - \alpha_1 + \ldots + (-1)^n \alpha_n = 1. \tag{3}$$

Мы не будем останавливаться на доказательстве этого общего соотношения, поскольку формула (3) хорошо известна как обобщенная формула Эйлера или формула Эйлера—Пуанкаре [41, 69]. Кроме того, данное в следующем пункте алгебраическое описание операций синтеза агрегатов может служить основой для доказательства того, что формуле (3) удовлетворяют не только структуры $\mathsf{C}(\mathsf{e}^n)$ и $\mathsf{D}(\mathsf{e}^n)$, но и произвольные п р о с т ы е агрегаты $\mathsf{A}(\mathsf{e}^n)$. С учетом этих обстоятельств и для упрощения логики дальнейших рассмотрений, мы сразу поступим более радикальным образом и примем чисто алгебраические определения простых n-агрегатов и n-клеток.

Определение 1. Многоклеточный конечный агрегат $\mathsf{A}^n \equiv \mathsf{A}(\mathsf{e}^n)$ называется простым, если его структурный состав удовлетворяет уравнению (3).

Определение 2. n-мерная структура называется n-клеткой, если состав ее удовлетворяет уравнению (3) при условии $\alpha_n = 1$.

Мы не будем останавливаться на модификациях формулы (3) для структур другого рода — n-торов и пр. Отметим только существование двух типов границ одиночных клеток в пространствах разной четности. Полагая в (3) $\alpha_n = 1$ и перенося этот член в правую часть, для ч е т н ы х n получим уравнение

$$\alpha_0 - \alpha_1 + \ldots + (-1)^{n-1} \alpha_{n-1} = 0, \tag{4}$$

а для нечетных n — уравнение

$$\alpha_0 - \alpha_1 + \ldots + (-1)^{n-1}\alpha_{n-1} = 2. \quad (5)$$

Согласно обычной 3-мерной терминологии, граница (4) эквивалентна $(n-1)$-тору, а граница (5) — $(n-1)$-сфере, хотя с другой стороны все эти случаи можно объединенно называть «сферами».

3. Алгебра операций соединения

Пусть A — конечное множество простых агрегатов размерности n или меньше, $A = \{(\mathsf{A}^n)_1, \ldots, (\mathsf{A}^n)_m\}$. Каждый из этих агрегатов определяется набором характеристик состава $(\alpha_0)_k, \ldots, (\alpha_n)_k$, удовлетворяющих уравнению (2.3), $k = 1, \ldots, m$. Если какой-либо из агрегатов $(\mathsf{A}^n)_k$ имеет размерность меньшую n, то соответствующие характеристики состава равны нулю, что не существенно для дальнейших аддитивных операций.

Будем весь ансамбль агрегатов $(\mathsf{A}^n)_k$ рассматривать как новый составной агрегат A^n при условии, что компоненты $(\mathsf{A}^n)_k$ не образуют связей друг с другом, т. е. A — множество несвязных n-компонент. Характеристики состава агрегата A^n определяются простым суммированием соответствующих характеристик компонент:

$$\alpha_i = (\alpha_i)_1 + \ldots + (\alpha_i)_m, \quad (1)$$

где $i = 0, 1, \ldots, n$. Поэтому сам агрегат A^n описывается уравнением

$$\alpha_0 - \alpha_1 + \ldots + (-1)^n\alpha_n = m, \quad (2)$$

которое получается суммированием m правых и левых частей уравнений вида (2.3) для отдельных компонент $(\mathsf{A}^n)_k$. Соотношения (1) и (2) характеризуют конструкцию A^n, как ассоциацию несвязных компонент, и позволяют определять ее структурной формулой с использованием обычной операции сложения:

$$\mathsf{A}^n = (\mathsf{A}^n)_1 + \ldots + (\mathsf{A}^n)_m. \quad (3)$$

Отметим, что эта операция «топологического структурного сложения» принципиально отличается от операции «сложения графов» (см. раздел 1), именно отсутствием в «сумме» каких-либо структурных связей между «слагаемыми».

Таким образом, формулу (2.3) легко распространить на описание состава любого числа несвязных друг с другом компонент, при этом величина m в правой части такой обобщенной формулы выражает число компонент. Частный случай (3), когда $m = 1$, представляет описание одного связного агрегата и эквивалентен (2.3).

При осуществлении соединения происходит уменьшение в общей сумме несвязных компонент тех характеристик состава, по

которым компоненты соединяются. Поэтому сам факт соединения можно представлять операцией «вычитания». Пусть требуется соединить два комплекса $\mathbf{A}_1$ и $\mathbf{A}_2$, которые, вообще говоря, имеют разные размерности, n_1 и n_2 соответственно. Соединение производится по комплексу $\mathbf{A}_0$, размерность которого $n_0 \leqslant \min(n_1, n_2)$ и который является подкомплексом соединяемых комплексов, $\mathbf{A}_0 \subset \mathbf{A}_1$, $\mathbf{A}_0 \subset \mathbf{A}_2$. Структурную формулу для результирующего агрегата $\mathbf{A}$, т. е. операции агрегирования («склеивания») комплексов $\mathbf{A}_1$, $\mathbf{A}_2$ по подкомплексу $\mathbf{A}_0$, можно представить в таком виде:

$$\mathbf{A} = (\mathbf{A}_1 + \mathbf{A}_2) - \mathbf{A}_0. \tag{4}$$

Для определения характеристик состава агрегата $\mathbf{A}$ необходимо, согласно «программе» (4), сначала сложить уравнения состава комплексов $\mathbf{A}_1$ и $\mathbf{A}_2$, а затем из суммы вычесть уравнение состава комплекса $\mathbf{A}_0$. В подобных случаях удобно не писать всякий раз уравнения состава, а пользоваться векторными величинами.

Введем обыкновенные векторы состава

$$\boldsymbol{\alpha} = (\alpha_0, \alpha_1, \ldots, \alpha_n)' \tag{5}$$

и расширенные векторы состава

$$\mathbf{a} = (\alpha_0, \alpha_1, \ldots, \alpha_n; m)'. \tag{6}$$

Последние в качестве последнего $(n+2)$-го элемента вектора содержат величину m правой части уравнения состава (2). Теперь, если векторы $\mathbf{a}_1, \ldots, \mathbf{a}_m$ представляют комплексы правой части формулы (3), то комплекс левой части этой формулы описывается вектором

$$\mathbf{a} = \mathbf{a}_1 + \ldots + \mathbf{a}_m. \tag{7}$$

Аналогичная векторная запись может быть использована для операции агрегации (4), где нижний индекс в векторе соответствует номеру комплекса:

$$\mathbf{a} = \mathbf{a}_1 + \mathbf{a}_2 - \mathbf{a}_0. \tag{8}$$

В уравнениях (7) и (8) последние элементы m_i в векторах $\mathbf{a}_i$ правых частей формулы (8) могут в общем случае иметь разные значения.

Пример. Произведем агрегацию двух 3-клеток: тетраэдра $\mathbf{e}^3$ (4, 6, 4, 1) и октаэдра $\mathbf{e}^3$ (6, 12, 8, 1) — по какой-либо трехсторонней грани этих клеток, т. е. по подклетке $\mathbf{e}^2$ (3,3,1). В данном случае расширенные векторы тетраэдра $\mathbf{a}_1 = (4,6,4,1;1)$, октаэдра $\mathbf{a}_2 = (6,12,8,1;1)$ и грани $\mathbf{a}_0 = (3,3,1,0;1)$, согласно (8), дают агрегат $\mathbf{A}$, расширенный вектор которого $\mathbf{a} = (4+6-3, 6+12-3, 4+8-1, 1+1-0; 1+1-1) = (7, 15, 11, 2; 1)$.

Соединения можно производить не только между разными не связанными между собой комплексами, но и в пределах одного и того же комплекса.

К таким соединениям относятся соединения цепей в кольцо («тор») и другие формы отождествления разных подмножеств элементов комплексов. Такие внутренние соединения, как и соединения «внешние» типа (7), описываются операцией вычитания. Если теперь комплекс A_1 преобразуется в комплекс A внутренним соединением по подкомплексу A_0, то пишем

$$\mathsf{A} = \mathsf{A}_1 - \mathsf{A}_0 \Leftrightarrow \mathbf{a} = \mathbf{a}_1 - \mathbf{a}_0.$$

4. Иерархия подклеток и характеристик связности

В каждом n-агрегате A^n существует определенная иерархия «подклеточных» элементов, т. е. клеток меньших размерностей. Диссоциируем сначала агрегат на отдельные n-клетки, $\mathsf{A}^n \to \mathbf{e}^n$, число которых α_n. Положим для простоты все $\mathbf{e}^n$ одинаковыми и, изменяя обозначения для них характеристик состава, будем их описывать вектором состава $\mathbf{c}_n = \mathbf{c}(\mathbf{e}^n) = (c_0^n, \ldots, c_n^n)'$, c_i^n — число i-подклеток клетки $\mathbf{e}^n$: c_0^n — число вершин, c_1^n — число ребер и т. д., а $c_n^n = 1$.

Произведем дальнейшую диссоциацию $\mathbf{e}^n \to \mathbf{e}^{n-1}$ и для описания состава $\mathbf{e}^{n-1}$ введем вектор состава $\mathbf{c}_{n-1} = \mathbf{c}(\mathbf{e}^{n-1}) = (c_0^{n-1}, \ldots, c_{n-1}^{n-1}; 0)'$, дополняя его последней нулевой компонентой для сохранения порядка $n+1$. Продолжая процесс последовательных диссоциаций до «атомов»-вершин, мы получим полное описание всего набора клеточных элементов агрегата A^n с помощью набора векторов $\mathbf{c}_0, \mathbf{c}_1, \ldots, \mathbf{c}_n$, порядок каждого из которых равен $n+1$; $\mathbf{c}_0 = \mathbf{e}_0$, $\mathbf{c}_1 = 2\mathbf{e}_0 + \mathbf{e}_1$, $\mathbf{c}_2 = c_0^1\mathbf{e}_0 + c_1^1\mathbf{e}_1 + \mathbf{e}_2$ и т. д., здесь $\mathbf{e}_i$ — единичные векторы порядка $n+1$, i-я компонента вектора $\mathbf{e}_i$ равна 1, а остальные — нулю. Состав самого агрегата A^n, согласно предыдущим обозначениям описывается вектором состава $\alpha = (\alpha_0, \ldots, \alpha_n)'$. В векторных обозначениях уравнение состава простого агрегата типа (2.3) представляется следующей линейной формой:

$$\mathbf{e}'\mathbf{E}_{\pm}\alpha = 1, \tag{1}$$

где $\mathbf{e} = \mathbf{e}_0 + \mathbf{e}_1 + \ldots + \mathbf{e}_n$, $\mathbf{E}_{\pm} = \operatorname{diag}(1, -1, 1, \ldots, (-1)^n)$. Для всех клеточных векторов состава можно написать аналогичные уравнения:

$$\mathbf{e}'\mathbf{E}_{\pm}\mathbf{c}_k = 1, \quad k = 0, 1, \ldots, n. \tag{2}$$

Изучим далее локальную организацию связей клеток в агрегате A^n. Начнем с произвольной вершины и определим степени связности этой вершины с инцидентными ей подклетками разной размерности. Пусть s_1^0 — число ребер (1-клеток), сходящихся к вершине (0-клетке), s_2^0 — число примыкающих граней (2-клеток) и т. д. Тогда состав инцидентных вершине подклеточных элемен-

тов описывается набором из n характеристик связности вершины, всю совокупность которых будем представлять вектором $\mathbf{s}_0 = (s_1^0, \ldots, s_n^0, 0)'$. Сходное описание можно принять для состава подклеточных элементов, инцидентных ребру: $\mathbf{s}_1 = (s_2^1, \ldots, s_n^1, 0, 0)'$. Продолжая такое рассмотрение характеристик связностей всех k-подклеток, $k = 0, 1, \ldots, n-1$, мы получим полную совокупность наборов характеристик связностей $\mathbf{s}_k = (s_{k+1}^k, \ldots, s_n^k, 0, \ldots 0)'$, сохраняя полный порядок векторов всегда одним и тем же.

В общем описании произвольного агрегата $\mathbf{A}^n$ необходимо различать характеристики $\mathbf{s}_k$, относящиеся к внутренним клеточным элементам агрегата и к внешним («граничным»). Однако в дальнейших приложениях эти различия совместно не используются (далее рассматриваются два крайних случая, когда все подклеточные элементы являются либо только внешними — это случай одиночных клеток $\alpha_n = 1$, либо только внутренними — это случай мозаик $\alpha_n = \infty$), поэтому мы на них останавливаться не будем. Отношения между характеристиками связностей можно определить обобщенно, используя дополнительные построения.

Начнем опять с произвольной вершины агрегата $\mathbf{A}^n$, которую окружим n-шаром достаточно малого радиуса так, чтобы $(n-1)$-поверхность шара пересекала все инцидентные вершине клеточные элементы. На этой поверхности ребра, сходящиеся к вершине, будут представлены как множество новых вершин, число которых s_1^0; прежние грани будут выглядеть новыми ребрами, число которых s_2^0 и т. д. Таким способом данной пространственной фигуре можно поставить в соответствие некоторую «сопряженную» клетку, размерность которой зависит от выбора типа сопряжения. В 1-м типе сопряжения привершинный комплекс подклеток рассматривается как $(n-1)$-клетка. Такой способ сопряжения более естествен для граничных вершин, но его можно распространить и на внутренние вершины. Ниже в этом и следующем подразделах используется первый тип сопряжения. 2-й тип сопряжения — вершине сопоставляется n-клетка, т. е. сам шар вместе с его поверхностной мозаикой, используется в подразделе 6.

Итак, по 1-му типу сопряжения привершинная фигура эквивалентна $(n-1)$-клетке, которую в отличие от собственных подклеток $\mathbf{e}^{n-1}$ агрегата $\mathbf{A}^n$ обозначим $\mathbf{e}_*^{n-1}$. Все эти дополнительные рассмотрения необходимы собственно для того, чтобы показать, что вектор характеристик связности вершины $\mathbf{s}_0$ можно отождествлять с вектором состава клетки $\mathbf{e}_*^{n-1}$, который удовлетворяет уравнению $\mathbf{e}'\mathbf{E}_{\pm}\mathbf{s}_0 = 1$.

Сходная модель множества элементов, инцидентных ребру, получается в том случае, если вокруг внутренней точки ребра агрегата $\mathbf{A}^n$ строить $(n-1)$-шар. Тогда прежние 2-грани будут

представляться на поверхности этого шара как вершины, 3-грани — как ребра и т. д. Используя опять 1-й тип сопряжения, поставим в соответствие «приреберной» фигуре клетку $\mathbf{e}_*^{n-2}$, состав которой описывается вектором $\mathbf{s}_1$, а этот вектор, в свою очередь, удовлетворяет уравнению $\mathbf{e}'\mathbf{E}_{\pm}\mathbf{s}_1 = 1$. Далее ясно, что для определения клетки $\mathbf{e}_*^{n-k}$ с составом $\mathbf{s}_k$, необходимо вокруг внутренней точки k-клетки агрегата $\mathbf{A}^n$ строить $(n-k)$-шар. На основе этих соответствий для векторов характеристик связностей можно написать систему уравнений:

$$\mathbf{e}'\mathbf{E}_{\pm}\mathbf{s}_k = 1, \quad k = 0, 1, \ldots, n-1; \tag{3}$$

которая аналогична (2).

Чтобы покончить с выяснением внутренних отношений между характеристиками n-агрегата, обсудим еще разные способы пересчета разных клеточных элементов в агрегате. Рассмотрим связь k-подклеток, например, с вершинами. Следуя принятому выше соглашению об однотипности связей всех вершин в агрегате, мы имеем возможность рассуждать следующим образом. С одной стороны, с каждой вершиной агрегата, которых всего α_0, связано по s_k^0 k-клеток, а с другой стороны, каждая k-клетка имеет c_0^k вершин и таких k-клеток в агрегате α_k. Ясно, что при полной однородности этих связей произведения $s_k^0\alpha_0$ и $c_0^k\alpha_k$ должны совпадать. Аналогичные рассуждения для других пар элементов агрегата приводят к следующей системе равенств:

$$s_k^i\alpha_i = c_i^k\alpha_k. \tag{4}$$

Если агрегат неоднороден по составу клеток или в силу наличия границ, то подобные пересчеты клеточных связей и элементов значительно усложняются. В отличие от «глобальных» уравнений (1) — (3), только в уравнениях вида (4) учитывается локальная организация связей клеток, поэтому только в совокупности уравнения (1) — (4) дают полное описание структурной организации связного клеточного комплекса и позволяют выяснять разные вопросы реализуемости структурных отношений клеток чисто алгебраически.

Для лучшей обозримости запишем уравнения (4) в развернутом виде:

$$\begin{array}{llll}
s_1^0\alpha_0 = c_0^1\alpha_1, & & & \\
s_2^0\alpha_0 = c_0^2\alpha_2, & s_2^1\alpha_1 = c_1^2\alpha_2, & & \\
\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots & & & \\
s_{n-1}^0\alpha_0 = c_0^{n-1}\alpha_{n-1}, & s_{n-1}^1\alpha_1 = c_1^{n-1}\alpha_{n-1}, \ldots, & s_{n-1}^{n-2}\alpha_{n-2} = c_{n-2}^{n-1}\alpha_{n-1}, & \\
s_n^0\alpha_0 = c_0^n\alpha_n, & s_n^1\alpha_1 = c_1^n\alpha_n, \ldots, & s_n^{n-2}\alpha_{n-2} = c_{n-2}^n\alpha_n, & \\
 & & s_n^{n-1}\alpha_{n-1} = c_{n-1}^n\alpha_n. &
\end{array} \tag{5}$$

В данной треугольной композиции уравнений сохраняются естественные последовательности изменений индексов всех участвующих величин. Системе уравнений (5) нетрудно придать компактную матричную форму, которая сама по себе интересна, но неважна для дальнейших рассмотрений, поэтому, чтобы не вводить дополнительные символы, мы ограничимся обыкновенной формой записи (5).

5. Правильные клетки

В этом подразделе рассматривается важный частный случай, когда n-агрегат содержит только одну n-клетку, т. е. $\alpha_n = 1$. Тогда уравнения предыдущего пункта описывают правильные клетки.

Определение 1. n-клетка называется правильной, если все ее подклетки каждой фиксированной размерности $k < n$ являются одинаковыми по характеристикам состава и связности.

Переход к агрегату, содержащему одну клетку, эквивалентен принятию условия:

$$\mathbf{a} = \mathbf{c}_n. \tag{1}$$

Поэтому теперь уравнение (4.1) входит в систему уравнений (4.2). Однако далее удобно выделять характеристики состава n-клетки, что проще всего сделать, обозначая их так же как характеристики агрегата, т. е. читая равенство (1) в обратном порядке. При этом уравнение состава n-клетки тоже следует выделить из системы (4.2) в виде прежнего уравнения (4.1).

Условие (1) превращает уравнения последней строки системы (4.5) в следующие соотношения, структурно очевидные для одиночной клетки

$$\mathbf{e}^n\colon\ s_n^0 = s_n^1 = \ldots = s_n^{n-1} = 1, \tag{2}$$

т. е. всякая k-подклетка в данном случае инцидентна одной n-клетке. Благодаря такому вырождению, последнюю строку уравнений в (4.5) можно далее отбрасывать при рассмотрении одиночных n-клеток.

Используя условия (2), можно уравнениям (4.3) придать вид, симметричный уравнениям (4.2). Симметрия систем (4.2) и (4.3) становится явной в развернутой записи:

$$\left.\begin{aligned}
&c_0^1 = 2,\\
&c_0^2 - c_1^2 = 0,\\
&c_0^3 - c_1^3 + c_2^3 = 2,\\
&\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\\
&c_0^{n-1} - c_1^{n-1} + \ldots + (-1)^{n-2} c_{n-2}^{n-1} = \delta_{n-1};
\end{aligned}\right\} \tag{3}$$

$$\alpha_0 - \alpha_1 + \ldots + (-1)^{n-2}\alpha_{n-2} + (-1)^{n-1}\alpha_{n-1} = \delta_n; \tag{4}$$

$$\left.\begin{array}{l} s_1^0 - s_2^0 + \ldots + (-1)^{n-2}s_{n-1}^0 = \delta_{n-1}, \\ \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\ s_{n-3}^{n-4} - s_{n-2}^{n-4} + s_{n-1}^{n-4} = 2, \\ s_{n-2}^{n-3} - s_{n-1}^{n-3} = 0, \\ s_{n-1}^{n-2} = 2; \end{array}\right\} \tag{5}$$

где $\delta_k = 1 - (-1)^k$.

При рассмотрении клетки определенной фиксированной размерности n основными переменными или «неизвестными» являются характеристики состава $\alpha_0, \alpha_1, \ldots, \alpha_{n-1}$, поскольку последняя характеристика $\alpha_n = 1$. Если все прочие характеристики, т. е. характеристики состава подклеток и характеристики связности положить условно известными, то неизвестные $\alpha_0, \ldots, \alpha_{n-1}$ определяются на основе уравнения (4), к которому добавляются еще любые $n - 1$ уравнений системы (4.5). Например, в качестве последних удобно брать уравнения первого столбца в (4.5), тогда общая система уравнений имеет вид:

$$\left.\begin{array}{l} \alpha_0 - \alpha_1 + \alpha_2 - \ldots + (-1)^{n-1}\alpha_{n-1} = \delta_n \\ s_1^0\alpha_0 - c_0^1\alpha_1 = 0 \\ s_2^0\alpha_0 - c_0^2\alpha_2 = 0 \\ \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\ s_{n-1}^0\alpha_0 - c_0^{n-1}\alpha_{n-1} = 0 \end{array}\right\} \tag{6}$$

Формально эта система решается просто:

$$\alpha_k = \varkappa_k\alpha_0, \quad (1 - \varkappa_1 + \ldots + (-1)^{n-1}\varkappa_{n-1})\,\alpha_0 = \delta_n, \tag{7}$$

где $\varkappa_k = s_k^0/c_0^k$, $k = 1, \ldots, n - 1$. При нечетных n система (6) является неоднородной, ибо тогда $\delta_n = 2$, и имеет единственное решение. При четных n система (6) является однородной со всеми вытекающими отсюда последствиями. В последнем случае можно использовать следующие «проективные» переменные:

$$\beta_k = 2\alpha_k/\alpha_{n-1}, \tag{8}$$

для $k = 0, 1, \ldots, n - 2$, относительно которых система опять приобретает такой же неоднородный вид, как в случае нечетноразмерной $(n - 1)$-клетки. Характеристики состава и связностей, входящие в уравнения (6) как коэффициенты, относятся к клеткам предшествующих размерностей. Поэтому, если систему (6) решать последовательно для возрастающих значений $n = 2, 3, 4, \ldots$, то на каждом шаге множества коэффициентов будут известными.

Рассмотрим несколько шагов такого алгебраического определения характеристик клеток $\mathbf{e}^n$, начиная со случая

$n = 2$. Из первого уравнения (6) сразу имеем единственное проективное решение

$$\beta_0 = 2, \tag{9}$$

а из (7): $(1 - \varkappa_1)\,\alpha_0 = 0$, т. е. $\varkappa_1 = 1$, или $s_1^0 = c_0^1 = 2$ и

$$c_0^2 = c_1^2 = p, \tag{10}$$

— правильные 2-клетки могут иметь произвольное одинаковое число вершин и ребер.

$n = 3$. Учитывая равенство (10) и аналогичные соотношения $s_1^0 = s_2^0 = s$ — степень связности вершины в сферической 2-мозаике правильной 3-клетки, систему (6) запишем так:

$$\left.\begin{aligned} \alpha_0 - \alpha_1 + \alpha_2 &= 2 \\ s\alpha_0 - 2\alpha_1 \qquad &= 0 \\ s\alpha_0 \qquad - p\alpha_2 &= 0 \end{aligned}\right\} \tag{11}$$

Решение этой системы $\boldsymbol{\alpha} = (\alpha_0,\ \alpha_1,\ \alpha_2)'$ выделим специальными обозначениями функций:

$$\alpha_i = \pi_i\,(s,\ p), \tag{12}$$

где $\pi_0 = 4p/\alpha$, $\pi_1 = 2ps/\alpha$, $\pi_2 = 4s/\alpha$ и $\alpha = \alpha\,(s,\ p) = 2s - sp + 2p = 4 - (s - 2)(p - 2)$. Таким образом, правильные клетки $\mathbf{e}^3$ представляют собой двупараметрическое семейство структур, $\mathbf{e}^3 = \mathbf{e}^3_{s,p}$, состав этих клеток описывается положительными целыми значениями функций (12) для целых значений аргументов s (по горизонтали), p (по вертикали):

$\pi_0\,(s,p)$

	2	2	2	2	2
3	4	6	12		∞
4	8	∞	—		—
5	20	—	—		—
6	∞	—	—		—

$\pi_1\,(s,p)$

	2	3	4	5	6
3	6	12	30		∞
4	12	∞	—		—
5	30	—	—		—
6	∞	—	—		—

$\pi_2\,(s,p)$

	2	3	4	5	6
2	4	8	20		∞
2	6	∞	—		—
2	12	—	—		—
2	∞	—	—		—

Здесь знаки «минус» поставлены на местах отрицательных значений функций $\pi_i\,(s,\ p)$.

Случаи: $s = 2$, p — любое и s — любое, $p = 2$, соответствуют примитивным правильным 3-клеткам. Особый интерес представляют решения (12) для $s,\ p \geqslant 3$, которые выделены рамкой и соответствуют пяти правильным телам Платона. Введем краткие

обозначения этих клеток — по первым буквам словесных названий: $\mathbf{e}^3_{3,3}$ = Т (тетраэдр), $\mathbf{e}^3_{3,4}$ = Г (гексаэдр или «куб»), $\mathbf{e}^3_{4,3}$ = О (октаэдр), $\mathbf{e}^3_{3,5}$ = Д (додекаэдр), $\mathbf{e}^3_{5,3}$ = И (икосаэдр). Клетки пар Г, О и Д, И являются взаимносопряженными, так как переходят друг в друга при замене собственных 2-подклеток на сопряженные 2-подклетки и наоборот. В аналитической форме это преобразование эквивалентно перестановке значений параметров s и p. Поэтому непримитивные правильные 3-клетки удобно изображать вершинами на осях координат параметров s, p, при этом

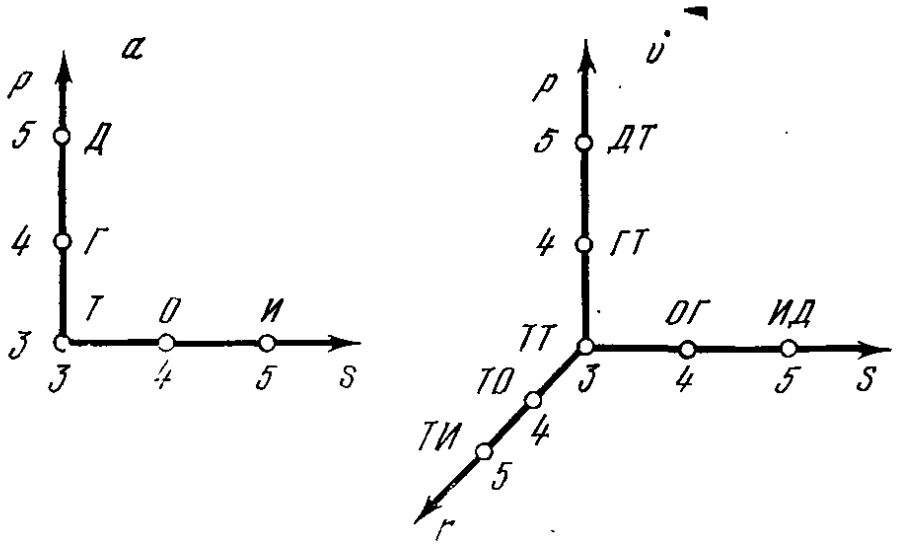


Рис. 14. Параметрические диаграммы правильных 3-клеток (*а*) и правильных 4-клеток (*б*)

оси s и p смещаются так, чтобы точка $s = 3$, $p = 3$ служила центром такой двухлучевой схемы (рис. 14, *а*).

$n = 4$. Изучая систему (4.5) для этого случая, получаем следующие соотношения для характеристик состава и связности 3-подклеток:

$$\frac{s_2^0}{s_1^0} = \frac{r}{2}, \qquad \frac{c_1^3}{c_2^3} = \frac{p}{2}, \qquad \frac{s_2^0}{s_3^0} = \frac{c_1^3}{c_0^3} = \frac{q}{2}, \tag{13}$$

где новый параметр q введен по аналогии с параметрами r и p. Соотношения (13) позволяют для характеристик состава c_0^3, c_1^3, c_2^3 и характеристик связности s_1^0, s_2^0, s_3^0 написать две «платоновы» системы вида (11) и получить два двухпараметрических семейства решений вида (12). Поэтому самое 4-клетку следует представлять парой 3-подклеток: $\mathbf{e}^4 = (\mathbf{e}^3;\ \mathbf{e}^3_*) = (\mathbf{e}^3_{q,p};\ \mathbf{e}^3_{r,q})$, или кратко 4-клетки можно определять с помощью двубуквенных слов, $\mathbf{e}^4$ = АБ, где буквы А, Б берутся из множества {Т, Г, О, Д, И} и А — символ собственной 3-подклетки, а Б — сопряженной. Например, 4-симплекс обозначается символом ТТ, 4-куб — символом ГТ, 4-крест — символом ТО и т. д.

Чтобы построить множество правильных 4-клеток, необходимо далее решать систему (6), которую при этом удобно переписать,

используя соотношения (4, 5), в следующей канонической форме:

$$\left.\begin{aligned} \alpha_0 - \alpha_1 + \alpha_2 - \alpha_3 &= 0 \\ s_1^0\alpha_0 - 2\alpha_1 &= 0 \\ s_3^0\alpha_0 - c_0^3\alpha_3 &= 0 \\ 2\alpha_2 - c_2^3\alpha_3 &= 0 \end{aligned}\right\} \qquad (14)$$

Системы (14) и (6) для $n = 4$ эквивалентны, но в последней записи коэффициентами являются только характеристики 3-подклеток:

$$s_1^0 = \pi_0\,(r,\ q),\ s_3^0 = \pi_2\,(r,\ q),\ c_0^3 = \pi_0\,(q,\ p),\ c_2^3 = \pi_2\,(q,\ p). \qquad (15)$$

Используя относительные характеристики состава (8), решение однородной системы (14) можно представить в таком виде:

$$\beta_0 = 2\pi_0\,(q,\ p)/\pi_2\,(r,\ q),\ \beta_1 = \pi_0\,(r,\ q)\ \pi_0\,(q,\ p)/\pi_2\,(r,\ q),$$
$$\beta_2 = \pi_2\,(q,\ p). \qquad (16)$$

Подставляя в эти выражения известные значения функций π_i для непримитивных 3-подклеток, получаем всего 11 моделей 4-клеток, перечисление которых дано ниже:

Θ^4	r	q	p	β_0	β_1	β_2	α_0	α_1	α_2	α_3	φ
ТТ	3	3	3	2	4	4	5	10	10	5	5/8
ТО	4	3	3	1	3	4	8	24	32	16	1
ГТ	3	3	4	4	8	6	16	32	24	8	1
ОГ	3	4	3	2	8	8	24	96	96	24	2
ТИ	5	3	3	0,4	2,4	4	120	720	1200	600	15
ДТ	3	3	5	10	20	12	600	1200	720	120	15
ИД	3	5	3	2	20	20					
ГО	4	3	4	2	6	6					
ДИ	5	3	5	2	12	12					
ДО	4	3	5	5	15	12					
ГИ	5	3	4	0,8	4,8	6					

В обычной процедуре построения правильных 4-клеток [41, 43, 62, 83], которую впервые ввел Стрингхем [105], используются метрические критерии равенства привершинных многогранных углов. Метод Стрингхема позволяет получить полное геометрическое описание правильных 4-тел и определить значения абсолютных характеристик состава, α_0, α_1, α_2, α_3, которые приведены выше. Использованный нами алгебраический метод позволяет вычислить только относительные характеристики состава (16) и дает в этом смысле не полное описание 4-клеток. Желательно, конечно, построить полное описание этих клеток, оставаясь в рамках алгебраического метода, поскольку он является «вычислительным»,

но необходимые для этого критерии пока не известны. Используя формулы (16), мы можем определить абсолютные характеристики состава 4-клеток с точностью до некоторого общего множителя φ, который, вообще говоря, является функцией параметров r, q, p:

$$\left.\begin{aligned} \alpha_0 &= 2\pi_0(q, p)\,\varphi(r, q, p) \\ \alpha_1 &= \pi_0(q, p)\,\pi_0(r, q)\,\varphi(r, q, p) \\ \alpha_2 &= \pi_2(q, p)\,\pi_2(r, q)\,\varphi(r, q, p) \\ \alpha_3 &= 2\pi_2(r, q)\,\varphi(r, q, p). \end{aligned}\right\} \qquad (17)$$

Мы не будем здесь останавливаться на анализе свойств функции φ и ограничимся приведением ее значений для известных моделей правильных 4-клеток (см. выше).

Действуя чисто алгебраически, можно еще произвести разбиение множества 11 моделей на два подмножества, одно из которых Π_4 относится к 4-клеткам, т. е. содержит 4-мерные конструкции с конечным составом 3-подклеток, а другое M_3 — к 3-мозаикам (см. ниже подраздел 7). Множество правильных 3-клеток $\Pi_3 = \{Т, Г, О, Д, И\}$, являясь двупараметрическим, $\Pi_3 = \Pi_3(s, p)$, инвариантно относительно перестановки $s \leftrightarrow p$. Эта перестановка параметров индуцирует следующие преобразования в множестве π_3: Т $\leftrightarrow$ Т, Г $\leftrightarrow$ О, Д $\leftrightarrow$ И, т. е. «точка» Т неподвижна, а пары точек Г, О и Д, И принадлежат двум разным «орбитам порядка 2» (рис. 14, *а*). Аналогичные преобразования можно производить с 3-подклетками 4-клетки. Потребуем, чтобы трехпараметрическое множество $\Pi_4 = \Pi_4(r, q, p)$ было инвариантно относительно любых перестановок в множестве параметров $\{r, q, p\}$. Это множество перестановок образует симметрическую («диэдрическую») группу D_3 [62]. Непосредственной проверкой можно убедиться, что инвариантными относительно группы преобразований D_3 являются только следующие семь моделей $\Pi_4 = \{$ТТ; ТО, ГТ, ОГ; ИТ, ДТ, ИД$\}$. Эти модели удобно изобразить точками на трехлучевой схеме осей r, q, p (рис. 14, *б*), из которой видно, что ТТ — неподвижная точка этих преобразований, а тройки точек ТО, ТГ, ОГ и ТИ, ДТ, ИД принадлежат двум разным орбитам порядка 3.

Элементы множества остальных моделей $M_3 = \{$ГО, ДИ, ДО, ГИ$\}$ являются точками плоскости $\{q = 3, p, r\}$ и инвариантны только относительно перестановки $p \leftrightarrow r$.

6. Фундаментальные клеточные последовательности

Наша уверенность в том, что в каждом пространстве любой размерности $n > 3$ существуют по меньшей мере три правильные n-клетки — симплекс, куб, крест — основана на знании трех

схем построения клеток следующей размерности n по клеткам предыдущей размерности $n-1$. Геометрическое описание этих схем последовательных преобразований клеток дано, например, в [41, 43, 83]. Мы ограничимся здесь алгебраическим описанием этих преобразований, представляя их как линейные операции преобразования клеток с целью дальнейшего перенесения такого формализма на бесконечные мозаики.

Рассмотрим сначала операцию СИМПЛЕКС. В геометрическом виде одиночный шаг этой операции определяется следующим образом. Пусть в $\mathbf{R}^n$ дана, вообще говоря, произвольная клетка $\mathbf{e}^{n-1}$. Вне $\mathbf{e}^{n-1}$ берется одиночная новая вершина (0-клетка), которая затем соединяется ребрами со всеми вершинами клетки $\mathbf{e}^{n-1}$. Принимая элементарные контуры новой конструкции за 2-клетки и прослеживая отношения комплексов больших размерностей, нетрудно описать состав новой клетки $\mathbf{e}^n$:

$$\left.\begin{aligned} c_0^n &= c_0^{n-1} + 1, \\ c_1^n &= c_0^{n-1} + c_1^{n-1}, \\ c_2^n &= c_1^{n-1} + c_2^{n-1}, \\ &\cdots\cdots\cdots \\ c_{n-1}^n &= c_{n-2}^{n-1} + c_{n-1}^{n-1}, \\ c_n^n &= c_{n-1}^{n-1}. \end{aligned}\right\} \tag{1}$$

Если единицу в 1-м уравнении заменить величиной $c_{n-1}^{n-1} = 1$ и учесть, что векторы состава $\mathbf{c}_k$ для всех $k = 0, 1, \ldots, n$ имеют одинаковый порядок $n+1$ (см. подраздел 4), то системе уравнений (1) можно придать следующий вид:

$$\mathbf{c}_n = \mathbf{A}_n \mathbf{c}_{n-1}, \tag{2}$$

где преобразующая квадратная матрица

$$\mathbf{A}_n = \mathbf{S}_n \equiv \mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_0 + \mathbf{E}_{0,n-1}. \tag{3}$$

Теперь, если каждая предшествующая клетка размерности $k \leqslant n-1$ строится аналогичным образом, то мы получаем «фундаментальное» уравнение:

$$\mathbf{c}_n = \mathbf{S}_n \mathbf{S}_{n-1} \ldots \mathbf{S}_1 \mathbf{e}_0, \tag{4}$$

которое описывает построение n-симплекса, начиная с одиночной 0-клетки, поскольку $\mathbf{c}_0 = \mathbf{e}_0$. Следует обратить внимание на то, что единичные матрицы $\mathbf{E}_{-1}$ и $\mathbf{E}_0$ имеют постоянную структуру в каждой из матриц $\mathbf{S}_k$, тогда как единичный элемент матрицы $\mathbf{E}_{0,k-1}$ смещается в каждом следующем шаге преобразований. Кроме того, в соответствии с принятой нумерацией характеристик сос-

тава $\mathbf{c}_n = (c_0^n, c_1^n, \ldots, c_n^n)'$, элементы матрицы $\mathbf{A}_n = (a_{ij})$ тоже следует нумеровать величинами j, $i = 0, 1, \ldots, n$.

Поскольку структура n-симплексов хорошо известна [41, 83], можно, опуская промежуточные вычисления, сразу написать общее решение для фундаментальной последовательности (4):

$$c_i^n = \binom{n+1}{i+1} \tag{5}$$

— это число сочетаний из $n+1$ по $i+1$. Используя затем (5) и уравнения (4.5), находим характеристики связности n-симплекса:

$$s_j^i = \binom{n-1}{j-i}. \tag{6}$$

Замечание 1. Уравнение вида (2) можно определять по-другому, а именно, используя векторы состава переменного порядка, который определяется по числу нефиктивных компонент. Тогда матрица $\mathbf{A}_n$ будет не квадратной, а иметь n строк и $n-1$ столбцов. В некоторых отношениях такая символика более наглядна. Например, в фундаментальном уравнении (4) последовательность матричных произведений тогда приобретает вид «матричного ксноуса», что отвечает переходу на каждом шаге в пространство большей размерности. Здесь мы ограничимся принятым выше формализмом, работая сразу в n-пространстве достаточно большой размерности.

Замечание 2. Из способа построения n-симплекса следует, что его реберная схема представляет собой полный граф порядка $n+1$. Важно как раз обратное: естественная размерность полного графа на единицу меньше числа его вершин. При использовании такого многомерного «симплициального» изображения полного графа его вершины располагаются в пространстве так, что ребра связывают только геометрически соседние вершины, т. е. это представление дает оценку сверху размерности пространства, в котором всякий граф порядка $n+1$ является простым (определение простого графа см. в подразделе 1.2).

Перейдем к описанию операции КРЕСТ, которая по общей схеме построений похожа на предыдущую операцию СИМПЛЕКС, только теперь на каждом шаге вместо одиночной берется пара дополнительных вершин. Эти вершины всякий раз располагаются по разные стороны клетки $\mathbf{e}^{n-1}$ в направлении n-го измерения. Не выписывая систему соответствующих уравнений в развернутом виде, как систему (1), напишем сразу преобразующую матрицу этой операции КРЕСТ:

$$\mathbf{A}_n = \mathbf{K}_n = 2\mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_0 + 2\mathbf{E}_{0,n-1} - \mathbf{E}_{n-1,n-1} - \mathbf{E}_{n,n-1}, \tag{7}$$

которая определяется таким несколько громоздким образом для всех $n \geqslant 2$, а для $n = 1$ следует полагать $\mathbf{K}_1 = \mathbf{S}_1$. Решая фундаментальное уравнение для n-креста:

$$\mathbf{c}_n = \mathbf{K}_n \ldots \mathbf{K}_1 \mathbf{e}_0, \tag{8}$$

находим характеристики состава c_i^n, а затем по уравнениям (4.5) вычисляем характеристики связности s_j^i:

$$c_i^n = 2^{i+1}\binom{n}{i+1}, \quad s_j^i = 2^{j+1}\frac{n-i}{j+1}\binom{n-i-1}{j-i-1}. \tag{9}$$

Наконец, рассмотрим операцию КУБ. Обычное пространственное определение n-куба основывается на приеме «движения» $(n-1)$-куба $\mathbf{e}^{n-1}$ в новое измерение. В результате получается два образа клетки $\mathbf{e}^{n-1}$ — исходный и смещенный, а также область пространства $\mathbf{R}^n$, «заметаемая» клеткой $\mathbf{e}^{n-1}$ при движении от одного образа к другому. Объединенная модель двух сдвинутых образов $\mathbf{e}^{n-1}$ и заметаемого пространства принимается за новую клетку $\mathbf{e}^n$. В данном двигательном акте происходит удвоение числа вершин и других подклеток, а также увеличение числа k-подклеток на число $(k-1)$-подклеток. Преобразующая матрица операции КУБ имеет более простую структуру по сравнению с предыдущими операциями:

$$\mathbf{A}_n = \mathbf{Q}_n = \mathbf{E}_{-1} + 2\mathbf{E}_0. \tag{10}$$

Здесь для всех предварительных преобразований структура преобразующей матрицы неизменна, $\mathbf{Q}_n = \mathbf{Q}_{n-1} = \ldots = \mathbf{Q}_1 = \mathbf{Q}$, поэтому фундаментальное уравнение состава n-куба выражается через n-ю степень матрицы $\mathbf{Q}$:

$$\mathbf{c}_n = \mathbf{Q}^n\mathbf{e}_0. \tag{11}$$

Характеристики состава и связностей n-куба описываются формулами:

$$c_i^n = 2^{n-i}\binom{n}{i}, \quad s_j^i = \binom{n-i}{j-i}. \tag{12}$$

Много разных других полуправильных клеток можно получить, чередуя на разных шагах применение одной из трех описанных операций или выбирая за «начальные» какие-либо клетки, не содержащиеся в последовательностях (4), (8), (11). Например, применение к 2-симплексу (треугольнику) $\mathbf{S}_2\mathbf{c}_1$ операции КРЕСТ дает гексаэдр $\mathbf{K}_3\mathbf{S}_2\mathbf{c}_1$ с треугольными гранями; применение к произвольной 2-клетке операции СИМПЛЕКС дает последовательность пирамид, а операции КУБ — последовательность призм. Пусть $\mathbf{e}^2$ — произвольная 2-клетка $\mathbf{c}_2 = (c_0^2, c_1^2, 1)'$, тогда состав призматической клетки $\mathbf{c}_3 = \mathbf{Q}\mathbf{c}_2$ в явном виде определяется так:

$$c_0^3 = 2c_0^2 = 2p, \quad c_1^3 = 2c_1^2 + c_0^2 = 3p, \quad c_2^3 = c_1^2 + 2 = p + 2, \tag{13}$$

где $p = c_0^2 = c_1^2$ — периметр 2-клетки основания. Общую формулу состава для n-призм тоже нетрудно получить.

Описанный путь «размножения» моделей клеток довольно прост и очевиден. Возможны также другие конструктивные пути построения новых операций на основе «внутренних» модификаций описанных трех операций. Отметим абстрактный путь поиска новых клеточных преобразований, который возможен на основе изучения общих свойств преобразующих матриц A_n. Исходно элементы матрицы A_n можно считать произвольными, но удовлетворяющими определенным топологическим условиям. Чтобы сформулировать основные ограничения, воспользуемся структурной моделью преобразования (2) в виде биграфа. Для операций СИМПЛЕКС, КРЕСТ и КУБ соответствующие биграфы приведены на рис. 15. В такой интерпретации произвольное преобразование A_n представляется произвольным биграфом B_n, т. е. $\Gamma(B_n) = A_n$. Если x — вектор «входных переменных» биграфа, то на его выходе получается вектор $y = A_n x$. Эти векторы можно назвать «топологическими», если они удовлетворяют уравнению состава (4.1). Отсюда условие «топологичности» матрицы A_n задается парой линейных форм:

$$e'E_{\pm}x = 1, \quad e'E_{\pm}A_n x = 1. \tag{14}$$

Более специальные ограничения на структуру биграфа и, следовательно, матрицы A_n можно получить с помощью системы уравнений (4.5).

7. Правильные мозаики

Другой крайний случай однородных агрегатов A^n (см. подраздел 4) относится к ситуации, когда число составляющих A^n клеток неограниченно велико. Переход к таким бесконечным агрегатам — «мозаикам» — формально совершается на основе условия $\alpha_n \to \infty$. Мы будем рассматривать n-мозаики M^n, клетки которых плотно заполняют все пространство R^n. Мозаика M_c^n называется правильной, если составляющие ее клетки являются правильными, где c — степень связности клетки; очевидно, $c = c_{n-1}^n$.

Алгебраический формализм описания n-агрегатов можно распространить и на n-мозаики, если ввести относительные характеристики состава

$$\gamma_k = \lim_{\alpha_n \to \infty} (\alpha_k/\alpha_n), \tag{1}$$

где $k = 0, 1, \ldots, n$. Считая пределы (1) существующими для всех k, мы можем основное уравнение состава (4.1) переписать в таком виде:

$$e'E_{\pm}\gamma = 0, \tag{2}$$

где вектор $\gamma = (\gamma_0, \gamma_1, \ldots, \gamma_n)'$, в котором $\gamma_n \equiv 1$. При необходимости указывать характеристики состава мозаики мы будем писать $M_c^n(\gamma)$. Вид уравнений состава клеток и подклеток (4.2), а также уравнений характеристик связностей (4.3) не изменяется, но теперь для последних целесообразней использовать 2-й тип

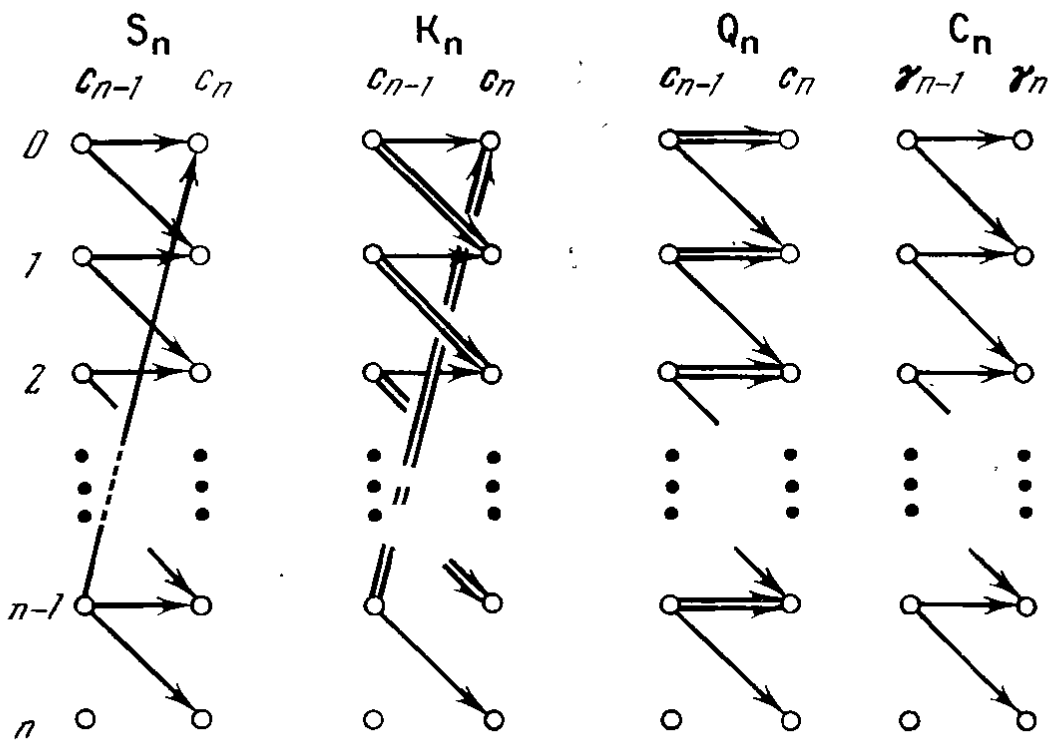


Рис. 15. Биграфы операций

S_n — симплекс; K_n — крест; Q_n — куб; C_n — цепь; двойные ребра — веса 2, одинарные — веса 1

сопряжения, т. е. характеристики $s_{k+1}^k, \ldots, s_n^k$ принимать за характеристики состава $(n-k)$-клетки e_*^{n-k}. Несколько меняется вид системы (4.5):

$$\begin{aligned} &s_1^0\gamma_0 = c_0^1\gamma_1, \\ &s_2^0\gamma_0 = c_0^2\gamma_2, \quad s_2^1\gamma_1 = c_1^2\gamma_2, \\ &\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\ &s_n^0\gamma_0 = c_0^n, \quad s_n^1\gamma_1 = c_1^n, \ldots, s_n^{n-1}\gamma_{n-1} = c_{n-1}^n. \end{aligned} \tag{3}$$

Описание n-мозаик на основе этих уравнений имеет свои преимущества и свои трудности. Использование относительных характеристик состава (1) неизбежно в случае мозаик, но при этом возникают трудности в интерпретации решений для мозаик нечетных размерностей.

Пусть $n = 2$. Тогда коэффициенты в уравнениях первых двух строк (3): $s_1^0 = s_2^0 = s$, $s_2^1 = 2$, $c_0^2 = c_1^2 = p$, $c_0^1 = 2$, т. е. эта система имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} &s\gamma_0 = 2\gamma_1, \\ &s\gamma_0 = p, \quad 2\gamma_1 = p. \end{aligned}$$

Подставляя отсюда значения $\gamma_0 = p/s$, $\gamma_1 = p/2$ в уравнение состава (2), имеющее вид: $\gamma_0 - \gamma_1 + 1 = 0$, получим формулу для

характеристик s, p:

$$(s-2)(p-2)=4. \tag{4}$$

Эта формула представляет частный случай общего уравнения для топологических характеристик строго однородных сетей (см. подраздел 1.3). Поскольку уравнение (4) имеет только три положительных целочисленных решения: $s=3$, $p=6$; $s=4$, $p=4$; $s=6$, $p=3$; существует только три варианта правильных 2-мозаик: $\mathsf{M}_6^2(2, 3, 1)$, $\mathsf{M}_4^2(1, 2, 1)$, $\mathsf{M}_3^2(1/2, 3/2, 1)$.

В последнем варианте характеристики состава мозаики получаются дробными. С такой ситуацией мы уже встречались в описаниях моделей 4-клеток. При желании иметь целые относительные характеристики состава следует изменить способ нормировки, например в определении (1) вместо пересчета всех характеристик состава на «одну клетку» использовать пересчет на «одну вершину», т. е. в знаменателе величину α_n заменить на α_0. При таком сопряженном описании получаем, например, $\mathsf{M}_3^2=\mathsf{M}_3^2(1, 3, 2)$.

Для 3-мозаик система (3), с учетом обозначений: $c_0^2=c_1^2=p$, $s_2^1=s_3^1=r$ (r — число граней, сходящихся к ребру), $c_0^1=s_3^2=2$ имеет следующий вид:

$$\begin{aligned} &s_1^0\gamma_0=2\gamma_1,\\ &s_2^0\gamma_0=p\gamma_2, \quad r\gamma_1=p\gamma_2,\\ &s_3^0\gamma_0=c_0^3, \quad r\gamma_1=c_1^3, \quad 2\gamma_2=c_2^3, \end{aligned} \tag{5}$$

к которому добавляются еще три уравнения состава: $\gamma_0-\gamma_1+\gamma_2=1$; $c_0^3-c_1^3+c_2^3=2$; $s_1^0-s_2^0+s_3^0=2$. Сравнивая это описание с приведенным выше для 4-клеток (см. подраздел 5), можно видеть, что они совпадают, если произвести замену $\beta_i=2\gamma_i$. Поэтому среди 11 вариантов 4-клеток содержатся также модели с бесконечным числом клеток, т. е. удовлетворяющие условию $\alpha_3=\infty$. Покажем это на основе независимого рассмотрения примеров известных 3-мозаик.

Кубическая 3-мозаика строится из клеток $\mathsf{e}^3(8, 12, 6, 1)$, при этом характеристики связностей легко определить из непосредственного рассмотрения упаковки этих клеток: $s_1^0=6$, $s_2^0=12$, $s_3^0=8$, $r=4$. Поэтому из последней строки уравнений (5) получаем $\gamma_0=1$, $\gamma_1=\gamma_2=3$, т. е. здесь $\mathsf{M}_6^3(1, 3, 3, 1)$. Сравнивая с 4-клетками в табл. на с. 59, видим, что M_6^3 соответствует 4-клетке 5-й строки.

Таким образом, хотя решения уравнений (5), совместные с уравнениями состава, содержат все модели правильных 3-мозаик, они содержат также модели 4-клеток с конечными составами подклеток. Поэтому существует еще проблема разделения этих раз-

ных по абсолютному составу решений, которой мы здесь заниматься не будем.

Общий формализм последовательных преобразований клеток (см. подраздел 6) тоже можно перенести на мозаики. Наиболее просто для этих целей приспособить операцию КУБ, превращая ее в операцию цепной развертки, или в операцию ЦЕПЬ. В операции КУБ преобразуемая структура сдвигается однократно, а в операции ЦЕПЬ такой же сдвиг осуществляется многократно в одном и том же направлении.

Пример 1. Однократный сдвиг вершины (0-клетки) дает одиночную 1-клетку, а многократный — цепь 1-клеток C^1; многократный сдвиг цепи C^1 в новом измерении дает фрагмент мозаики M_4^2; применение операции ЦЕПЬ к M_4^2 в третье измерение дает мозаику M_6^3 и т. д.

Пусть имеется произвольный $(n-1)$-агрегат с составом $\alpha_{n-1} = (\alpha_0^{n-1}, \ldots, \alpha_{n-1}^{n-1}; 0)'$. Цепная k-кратная развертка этого агрегата в n-е измерение приводит к структуре с характеристиками состава:

$$\alpha_i^n = (1+k)\,\alpha_i^{n-1} + k\alpha_{i-1}^{n-1}.$$

В векторной форме данное преобразование записывается так:

$$\alpha_n = \mathbf{A}_n \alpha_{n-1}, \tag{6}$$

с преобразующей $(n \times n)$-матрицей

$$\mathbf{A}_n = (1+k)\,\mathbf{E}_0 + k\mathbf{E}_{-1}. \tag{7}$$

Предположим теперь, что в операциях цепных сдвигов сразу используется бесконечный во всех своих измерениях $(n-1)$-комплекс или $(n-1)$-мозаика с известными относительными характеристиками состава $\gamma_{n-1} = (\gamma_0^{n-1}, \ldots, \gamma_{n-1}^{n-1}; 0)'$. Построение из этой мозаики k-звенной цепи в направлении n-го измерения эквивалентно преобразованию $\mathbf{A}_n\gamma_{n-1}$ с матрицей (7). Вектор $\mathbf{A}_n\gamma_{n-1}$ определяет «полуотносительный» клеточный состав фрагмента n-мозаики, которая конечна только в направлении нового n-измерения. Чтобы получить связь векторов относительных характеристик состава новой n-мозаики и исходной $(n-1)$-мозаики, необходимо совершить предельный переход $k \to \infty$, тогда получаем: (рис. 16)

$$\gamma_n = (\mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_0)\,\gamma_{n-1}. \tag{8}$$

Если все предшествующие мозаики, определяемые векторами $\gamma_{n-1}, \gamma_{n-2}, \ldots, \gamma_0 = e_0$, строятся по одному и тому же закону (8), то формула

$$\gamma_n = (\mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_0)^n e_0 \tag{9}$$

является фундаментальным уравнением кубических мозаик. Из формулы (9) следует, что для последовательности $n = 1, 2, 3, \ldots$, бесконечных кубических мозаик векторы $\gamma_1, \gamma_2, \gamma_3, \ldots$ представляют строки треугольника Паскаля.

По аналогии с цепным представлением сетей (см. подраздел 1.3), для описания цепных разверток мозаик можно использовать структурные формулы с участием символов мозаик. Например, ряд кубических мозаик описывается с помощью операции прямой суммы:

$$M_{2n}^{n} = M_{2n-2}^{n-1} \oplus M_2^1 = M_2^1 \oplus \ldots \oplus M_2^1, \tag{10}$$

где последняя многократная сумма имеет n слагаемых. Обосновать такие формулы нетрудно, если мозаике поставить в соответствие граф смежности клеток. Поэтому здесь тоже в общем случае выполняется правило суммирования верхних и нижних индексов: $M_i^n \oplus M_j^m = M_{i+j}^{n+m}$. Согласно формуле (10), однократная цепная развертка изображается в виде прямой суммы с одномерной мозаикой M_2^1. Тогда если M_j^i — произвольная однородная мозаика, то мозаика $M_{j+2}^{i+1} = M_j^i \oplus M_2^1$ представляет обобщенный вариант призматической.

Пример 2. На основе правильных 2-мозаик M_6^2 и M_3^2 строим призматические 3-мозаики $M_8^3 = M_6^2 \oplus M_2^1$, $M_5^3 = M_3^2 \oplus M_2^1$. Характеристики состава находятся подстановкой в (6), (7) вектора состава γ_2 мозаик M_6^2 и M_3^2 : M_8^3 (2, 5, 4, 1), M_5^3 (1/2, 2, 5/2, 1). Далее, для полного описания этих мозаик по формулам (6.13) сначала находятся характеристики состава собственных клеток, а затем уравнения (5) позволяют найти характеристики связности, некоторые из которых получаются дробными, что служит свидетельством полуправильности призматических клеток:

	γ_0	γ_1	γ_2	c_0^3	c_1^3	c_2^3	p	q	r	s_1^0	s_2^0	s_3^0
M_5^3	1/2	2	5/2	6	9	5	18/5	3	9/2	8	18	12
M_8^3	2	5	4	12	18	8	9/2	3	18/5	5	9	6
M_8^3	1/2	7/2	4	6	12	8	3	4	24/7	14	24	12
M_{14}^3	2	8	7	12	24	14	24/7	4	3	8	12	6

Здесь кроме характеристик призматических мозаик приведены также характеристики их сопряженных моделей.

3. СЛУЧАЙНЫЕ МОЗАИКИ

Обширные и разносторонние исследования топологических и метрических свойств случайной организации биологических тканевых мозаик были проведены Ф. Т. Льюисом главным образом в 30- и 40-х годах [161—169]. Установленные Ф. Т. Льюисом эмпирические закономерности для 2-мерных и 3-мерных упаковок тканевых клеток представляют общий теоретический интерес и заслуживают специального математического исследования. Ф. Т. Льюис настойчиво искал количественные критерии отличия биологических тканевых мозаик от мозаик физической природы и для целей математического описания разных мозаик ввел специальные функции, во-первых, функцию распределения $f(c)$ клеток по величинам их связности c, во-вторых, $\langle a(c)\rangle$ — математическое ожидание размера клеток данной связности. Основные результаты Ф. Т. Льюиса кратко описаны ниже.

Наши собственные исследования по проблеме случайных упаковок начались с попыток понять природу свойств функций $f(c)$ и $\langle a(c)\rangle$ в связи с теми различиями, которые обнаружил Ф. Т. Льюис в сравнениях тканевых мозаик и упаковки зерен в фотоэмульсии (см. ниже). При этом для более полного описания мозаик необходимо ввести еще функцию распределения клеток по размерам $u(a)$ или лучше функцию $w(a, c)$, представляющую совместное распределение клеток по размерам и связностям. Информация о функциях $u(a)$, $w(a, c)$ практически отсутствует в работах Льюиса, поэтому мы вынуждены привести некоторые результаты собственных исследований. Далее показывается возможность воспроизведения свойств биологических мозаик в модельных математических экспериментах и возможность построения аналитического описания. Затем обсуждаются трудности изучения 3-мозаик. В конце на основе понятия области Дирихле рассматриваются представления неплотных пространственных распределений клеток в виде плотных упаковок и показывается существование такой физической модели, которая порождает мозаику, подобную биологической тканевой мозаике.

1. Гистологические законы Ф. Т. Льюиса

В этом разделе, как и в следующих трех, рассматриваются 2-мерные тканевые модели. Истинно плотные 2-мерные упаковки клеток характерны для покровных эпителиальных тканей органов животных и растений. В этом случае клетки как 3-мерные замкнутые тела имеют призматическую форму и контактируют друг с другом боковыми поверхностями. В плоском «тангенциальном» изображении такой ткани клетки выглядят плоскими замкнутыми фигурами, не обязательно выпуклыми.

В математических исследованиях свойств плоских графов [79, 112] используется преобразование к канонической форме: все вершины исходного графа, степень связности которых $s > 3$, заменяются на клетки, образованные контуром смежности ребер данной вершины. Поэтому в канонической форме графа все вершины имеют степень связности $s = 3$. Для реальных биологических тканевых мозаик необходимость в таких преобразованиях отсутствует, поскольку для них граф клеточных границ является в указанном смысле каноническим. На это замечательное свойство биологических 2-мозаик впервые обратил внимание Д'Арси Томпсон [189]. Поэтому, для краткости дальнейших ссылок выделим это свойство.

Правило Томпсона. Степень связности вершин графа клеточных границ 2-мозаики равна трем.

Из строго однородных 2-мозаик правилу Томпсона удовлетворяет M_6^2, в этом случае все клетки являются гексагонами. Нетрудно построить разные полуправильные мозаики, удовлетворяющие этому правилу (см. рис. 6). Биологические 2-мозаики, удовлетворяя правилу Томпсона, имеют случайную организацию по степеням связности клеток, т. е. величина c принимает значения из некоторого множества $C = \{c\}$. Мозаики, удовлетворяющие правилу Томпсона, далее кратко обозначаются символом T_C^2. Общее описание мозаики T_C^2 можно получить перечислением долей $f(c)$ клеток всех связностей $c = 2, 3, 4, 5, 6, \ldots$, т. е. в описаниях достаточно больших фрагментов мозаик величины $f(c)$ имеют смысл «вероятностей». Поэтому можно говорить, что топологическая структура мозаики определяется с помощью функции распределения вероятностей $f(c)$.

В качестве основной метрической характеристики клетки можно принять величину ее площади a. В реальных тканевых мозаиках для каждой величины связности c площади клеток варьируют в широком диапазоне и для описания этих вариаций вводится функция $a(c)$, характеризующая распределение площадей клеток связности c. Для обозначения средних значений этой и других величин ниже используются главным образом угловые скобки: $\langle a(c)\rangle$ — средняя площадь клеток.

Основные биологические 2-ткани, исследованные Ф. Т. Льюисом,— это эпидермис огурца и амнион человека [164]. В качестве физической модели 2-мозаики Ф. Т. Льюис выбрал мозаику зерен фотоэмульсии для сравнения с биологическими мозаиками. Различия в свойствах биологических мозаик и фотоэмульсии проявляются как в распределениях $f(c)$, так и в распределениях средних площадей $\langle a(c)\rangle$. Это интересно для сравнений «живых» и «неживых» мозаик. Графики значений функции $f(c)$ и $\langle a(c)\rangle$ для исследованных Льюисом 2-мозаик приведены на рис. 16. Перечис-

лим выявленные Ф. Т. Льюисом общие свойства организации биологических 2-мозаик, которые можно рассматривать как гистологические законы, поскольку они служат основными критериями в сравнениях разных мозаик.

Закон 1. Распределение $f(c)$ имеет примерно симметричную «колоколообразную» форму с максимумом при $c = 6$:

$$\max_{c \in C} f(c) = f(6), \tag{1}$$

т. е. гексагоны являются наиболее многочисленными клетками

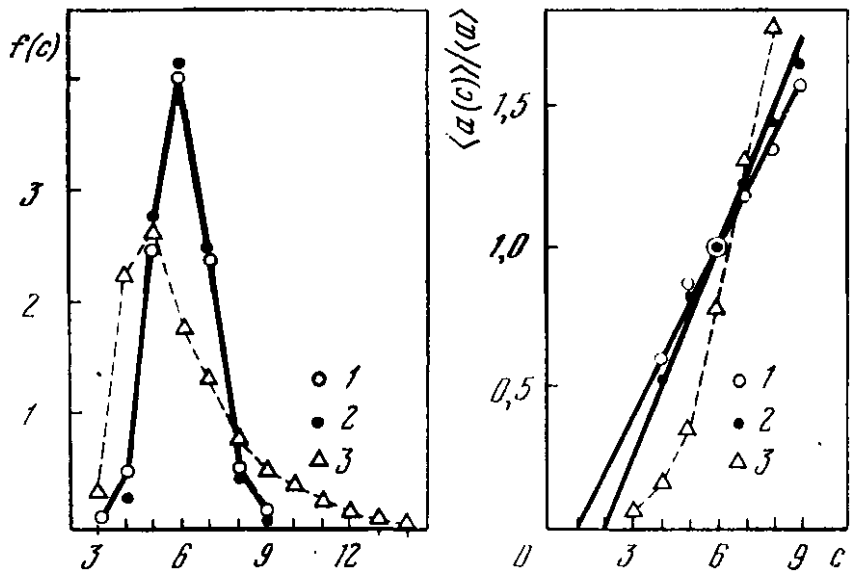


Рис. 16. Распределение связностей клеток $f(c)$ и относительных средних площадей $\langle a(c)\rangle/\langle a\rangle$ в тканевых мозаиках (по данным Льюиса [164])

1 — эпидермис огурца;
2 — амнион человека;
3 — зерна фотоэмульсии

мозаики, а остальные клетки распределяются примерно симметрично по отношению к гексагонам:

$$\sum_{c<6} f(c) \simeq \sum_{c>6} f(c). \tag{2}$$

Остальные гистологические законы Ф. Т. Льюиса являются законами «средних». Правило Томпсона накладывает интересное ограничение на свойства функции $f(c)$, которое Льюис открыл, вычисляя среднюю связность клеток $\langle c\rangle$ в мозаиках T_C^2.

Закон 2. Средняя клетка мозаики T_C^2 есть гексагон, т. е.

$$\langle c\rangle \equiv \sum_{c \in C} c f(c) = 6. \tag{3}$$

Два других закона относятся к свойствам площадей клеток.

Закон 3. Средние площади клеток разных связностей $\langle a(c)\rangle$ являются линейными функциями степени связности:

$$\langle a(c)\rangle = (c - r)\, a_0, \tag{4}$$

где r, a_0 — константы и r — целая величина.

Закон 4. Средняя площадь $\langle a \rangle$ в с е х клеток мозаики равна средней площади гексагонов $\langle a\ (6) \rangle$:

$$\langle a \rangle = \langle a\ (6) \rangle. \tag{5}$$

Математическое обоснование закона 2 дал Грастейн [150]. Мы приведем простое доказательство свойства (3), используя алгебраическое описание мозаик предыдущего раздела. Рассмотрим сначала произвольную сферическую мозаику M^2. Пусть $\alpha_2\ (c)$ — число 2-клеток в мозаике M^2, тогда общее число клеток

$$\alpha_2 = \sum_{c \in C} \alpha_2\ (c). \tag{6}$$

Если мозаика M^2 является правильной, то числа вершин α_0, ребер α_1 и граней α_2 связаны соотношениями:

$$s\alpha_0 = 2\alpha_1 = c\alpha_2 \tag{7}$$

и удовлетворяют уравнению Эйлера:

$$\alpha_0 - \alpha_1 + \alpha_2 = 2. \tag{8}$$

Положим теперь, что мозаика M^2 однородна по степени s связности вершин, но имеет произвольное распределение степеней связности c клеток или периметров граней, $c = p$ для 2-клеток. В этом случае соотношения (7) переписываются следующим образом:

$$s\alpha_0 = 2\alpha_1 = \sum_{c \in C} c\alpha_2\ (c). \tag{9}$$

Переход к бесконечной мозаике M^2, когда $\alpha_2 \to \infty$, связан с введением относительных характеристик состава (см. подраздел 2.7). Тогда вместо условия (6) получаем

$$\sum_{c \in C} \gamma_2\ (c) = 1,$$

т. е. величины $\gamma_2\ (c)$ можно отождествлять с вероятностями $f\ (c)$ (см. выше), а вместо соотношений (7) имеем $s\gamma_0 = 2\gamma_1 = \Sigma c\gamma_2\ (c)$, где сумма величин $c\gamma_2(c)$ по всем значениям c представляет среднюю величину $\langle c \rangle$. Уравнение Эйлера (8) при таком предельном переходе тоже модифицируется в следующее: $\gamma_0 - \gamma_1 + 1 = 0$. Подставляя величины $\gamma_0 = \langle c \rangle / s$ и $\gamma_1 = \langle c \rangle / 2$ в модифицированное уравнение Эйлера, получаем

$$\langle c \rangle = 2s/(s - 2).$$

При $s = 3$ отсюда следует 2-й закон Льюиса: $\langle c \rangle = 6$. Таким образом, закон 2 является топологическим следствием правила Томпсона.

Законы 3 и 4 не являются столь же простыми с математической точки зрения. Эмпирическим обоснованием закона 3 служит воз-

можность линейной аппроксимации совокупности значений $\langle a\ (c)\rangle$ для биологических мозаик (см. рис. 16, *б*). Ф. Т. Льюис не только обратил внимание на существование линейной зависимости $\langle a\ (c)\rangle$ от c, но нашел каноническую форму этой зависимости (4), в которой величина сдвига линейной зависимости r — целое число: для эпидермиса огурца $r = 2$, для амниона человека $r = 1$. Закон 4 можно рассматривать как следствие равновесного или сбалансированного распределения (2) клеток меньшей и большей связностей по отношению к средним клеткам мозаики — гексагонам. Уникальность мозаики зерен фотоэмульсии состоит в том, что она не удовлетворяет законам 1, 3, 4: распределение $f\ (c)$ явно асимметрично с максимумом при $c = 5$ (рис. 16, *а*): средние величины площадей клеток $\langle a\ (c)\rangle$ нелинейно зависят от связности клеток (рис. 16, *б*); средняя величина площади всех клеток $\langle a\rangle$ не равна средней площади гексагонов $\langle a\ (6)\rangle$, т. е. мозаика является несбалансированной.

Таким образом, кроме 2-го неспецифического (топологического) закона, справедливость которого не может зависеть от природы мозаики, по всем остальным свойствам биологические мозаики отличаются от выбранной Ф. Т. Льюисом физической модели — упаковки зерен фотоэмульсии. В этом факте можно, конечно, попытаться увидеть отличия «живого от неживого» и искать регуляторные механизмы, обеспечивающие такие «особые» свойства биологических мозаик. Однако до выяснения этих проблем необходимо провести более широкий анализ тополого-метрических свойств мозаик с помощью математических или других физических моделей, а также используя более полную информацию о биологических мозаиках.

2. Полирядные и неполирядные мозаики

Важнейшими для дальнейших модельных рассмотрений являются мозаики, которые здесь называются полирядными. По внешним признакам размещения клеток и их форме биологические мозаики можно делить на следующие три класса: 1) полирядные, 2) изотропные, 3) анизотропные. На рис. 17 даны формы представления правильной мозаики M_6^2, относящиеся к этим классам, т. е. для правильной мозаики «классы» — это всего лишь способы графического изображения мозаики. Однако для биологической ткани с такими внешними признаками связаны определенные внутренние законы гистогенеза, которые следует считать основными критериями класса мозаики. Формально, полирядной следует назвать такую мозаику, которая представима в виде композиции параллельных клеточных рядов. Более существенный признак полирядности — «псевдодвумерный» принцип формирования: за исключением небольшого числа делений, ведущих к образованию рядов,

генез мозаики идет за счет делений клеток поперек рядов, т. е. каждый ряд формируется одномерно, независимо от соседних рядов. В истинно 2-мерных изотропных мозаиках выбор ориентации плоскости деления клетки не ограничен преимущественно одним направлением и здесь в общем случае возможен выбор произвольного направления (см. раздел 4). В такой схеме определения *анизотропной* называется мозаика, которая формируется изотропным двумерным способом, но затем претерпевает растяжение («рост») в одном направлении.

Для полного описания организации мозаик наряду с функцией $f(c)$ необходимо использовать информацию о вариабельности

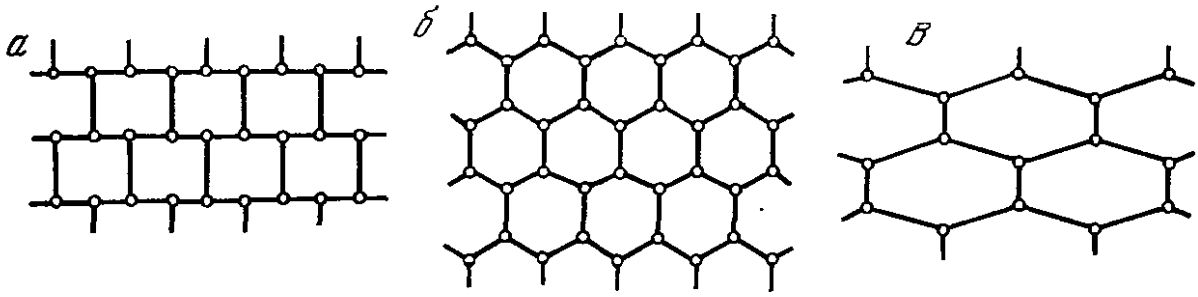


Рис. 17. Геометрические варианты упаковки клеток в гексагональной мозаике

а — полирядная упаковка; *б* — изотропная; *в* — анизотропная

метрических характеристик клеток, т. е. вводить функцию распределения клеток по площадям $u(a)$, которая имеет смысл вероятности клетке иметь площадь a. Существует точка зрения, что информация о размерах клеток не имеет отношения к «топологической» проблеме организации мозаики. Эта традиционная точка зрения, с одной стороны, естественна, поскольку, например, в топологически правильной мозаике M_6^2 можно в довольно широких пределах измерять и форму, и относительные размеры клеток. Однако важность метрической информации определяется принципом построения мозаики. При сознательном построении мозаики и полной свободе выбора «строительного материала» возможны реализации разных метрических вариантов при заданной топологии, но, если мозаика строится вероятностным образом, то распределения по размерам и по связностям становятся взаимосвязанными. Исследование вероятностных механизмов формирования реальных мозаик следует проводить на основе функции $w(a, c)$, или на основе двух редуцированных форм этой функции — распределения вероятностей связностей:

$$f(c) = \int_0^\infty w(a, c)\,\mathrm{d}a, \qquad (1)$$

и общего распределения вероятностей размеров клеток:

$$u(a) = \sum_{c \in C} w(a, c). \qquad (2)$$

Другой существенный критерий отличия полирядных мозаик от других — размерность метрической характеристики, по которой, по-видимому, осуществляется регуляция формирования мозаики. В изотропных мозаиках, которые исследовал Ф. Т. Льюис, площадь клетки представляется естественной ее метрической характеристикой. В полирядных мозаиках такой естественной характеристикой скорее является длина l клетки вдоль ряда. Конечно, при постоянной ширине h рядов длина $l = a/h$ выражает и свойство площади, но это не существенно.

Вероятностное описание полирядных мозаик строится на основе функции $w(l, c)$, тогда переход к частным сечениям этого двумерного распределения определяется аналогично формулам (1) и (2):

$$f(c) = \int_0^\infty w(l, c)\,\mathrm{d}l, \quad u(l) = \sum_{c \in C} w(l, c). \qquad (3)$$

Средняя длина всех клеток полирядной мозаики

$$\langle l \rangle = \int_0^\infty l u(l)\,\mathrm{d}l, \qquad (4)$$

а средние длины клеток разных степеней связности определяются так:

$$l_c \equiv \langle l(c) \rangle = \int_0^\infty l w(l, c)\,dl \Big/ \int_0^\infty w(l, c)\,\mathrm{d}l, \qquad (5)$$

т. е. знаменатель здесь равен функции $f(c)$.

Чтобы получить представление о взаимосвязи тканевых характеристик, мы провели исследования реальных мозаик разных классов — полирядных мозаик: кожица лука (КЛ), кожица листа ириса (КИ); анизотропных мозаик: эпидермис листа ириса (ЭИ); изотропных мозаик: эпидермисы листьев сектрезии (ЭС), бегонии (ЭБ), гороха (ЭГ). Фрагменты некоторых из этих мозаик приведены на рис. 18. Во всех исследованных случаях законы Льюиса полностью выполняются. В описаниях этих мозаик используются метрические характеристики разной размерности.

Определение. Мозаика T_C^n называется «льюисовской» и обозначается символом L_r^m, если она удовлетворяет аналогу закона 3 по m-мерной метрической характеристике клеток, где r — величина сдвига линейной зависимости типа (4), которая далее кратко называется «родом» мозаики.

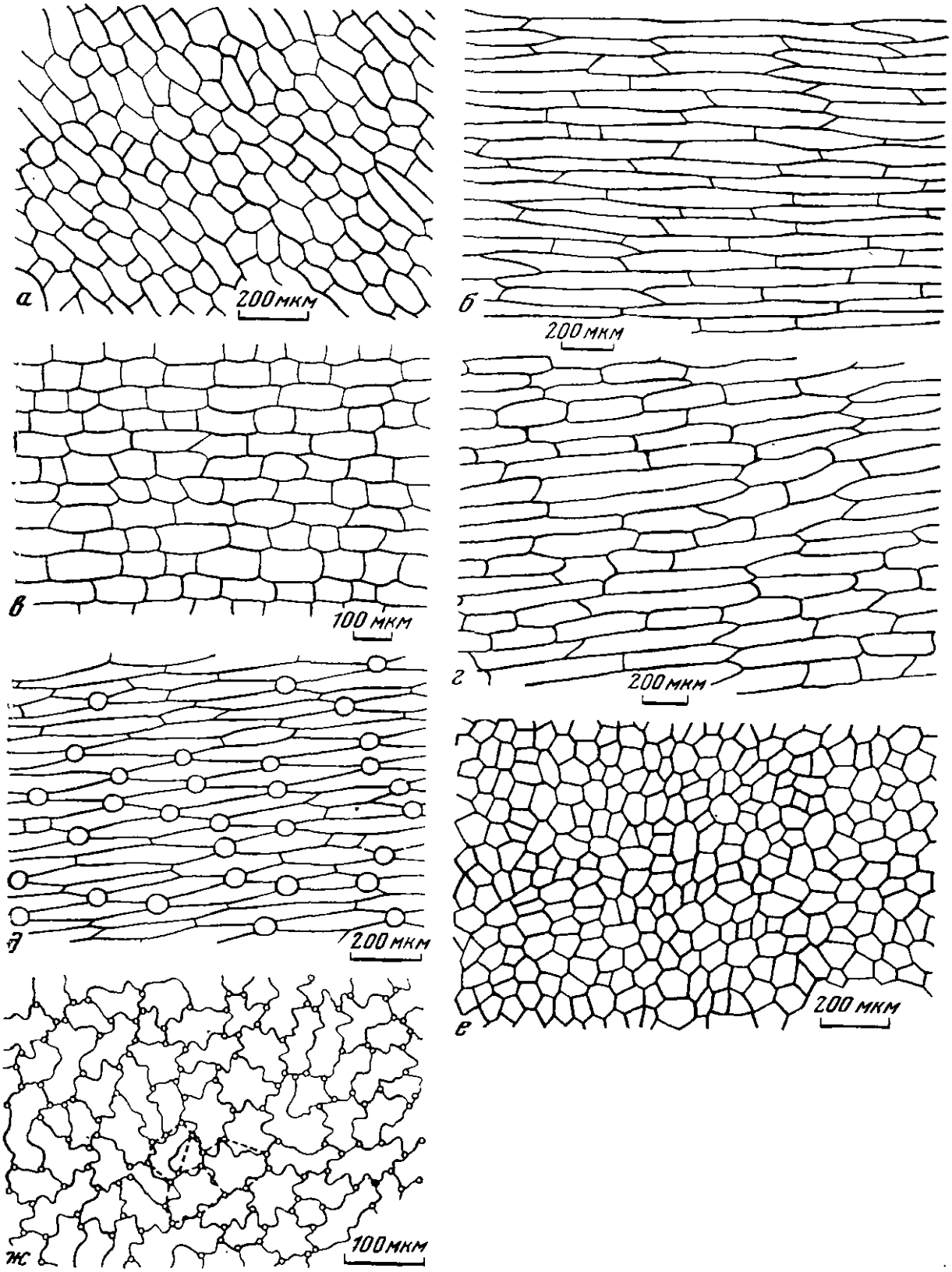


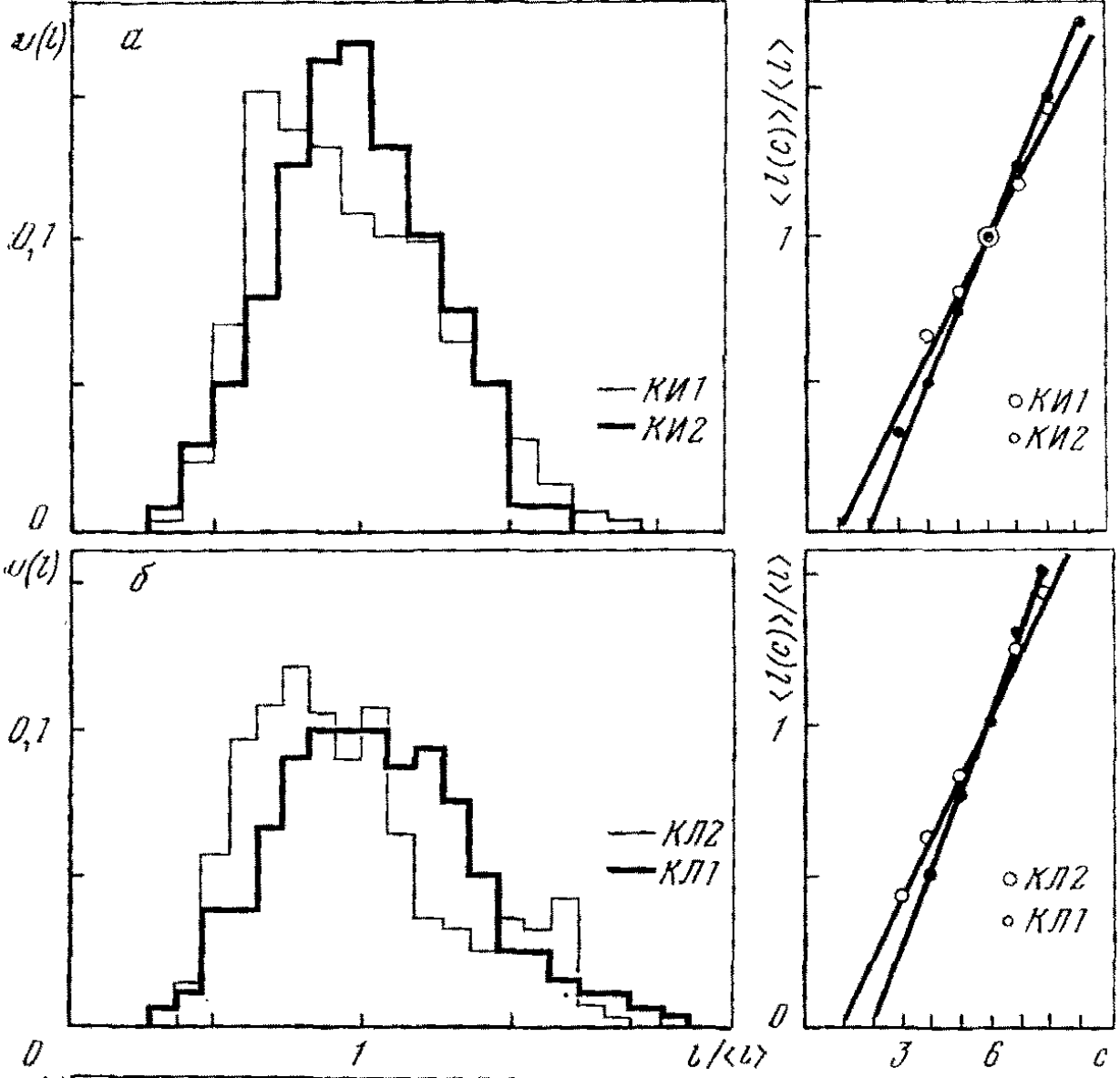
Рис. 18. Фрагменты тканевых мозаик

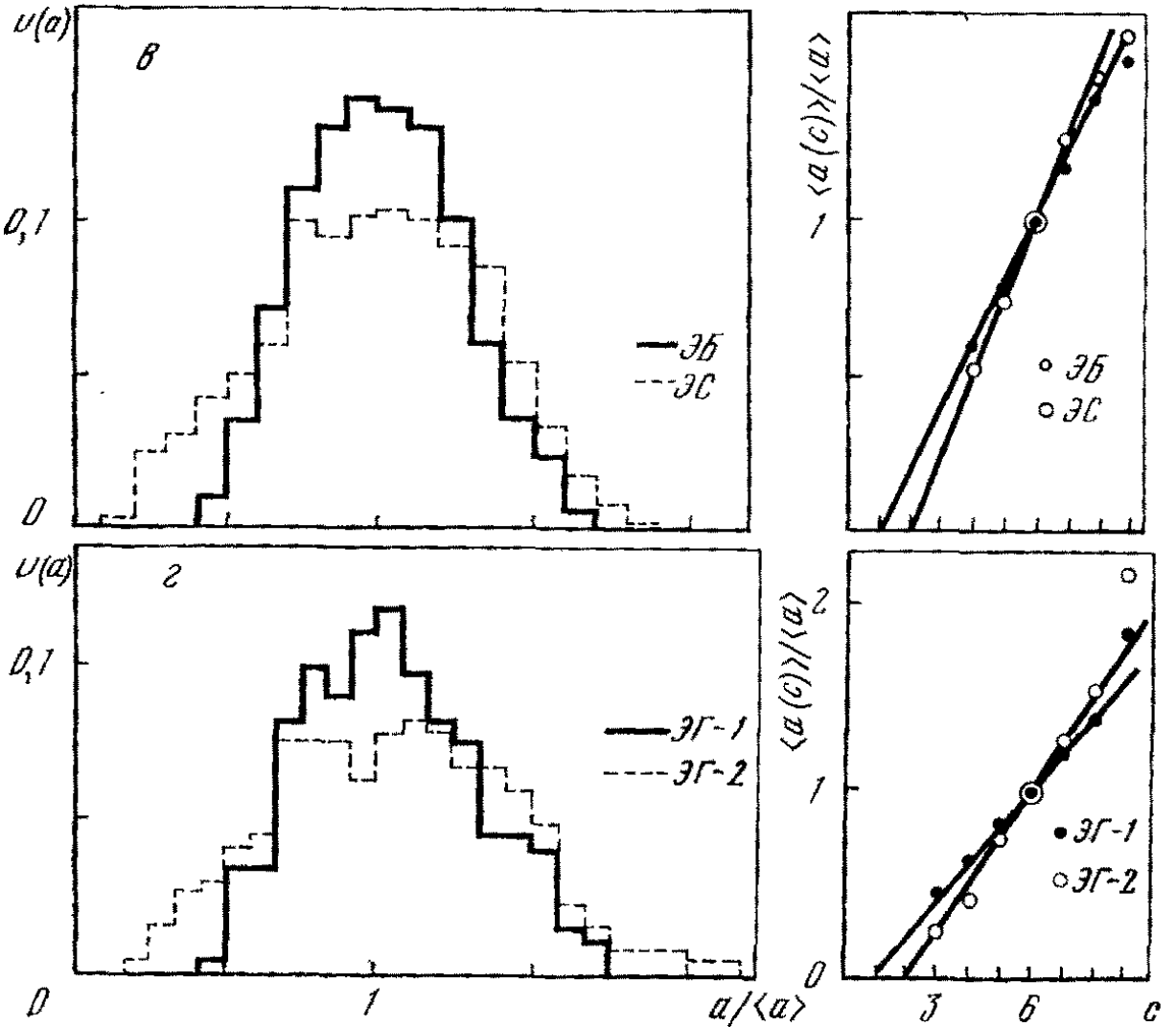
Кожица лука: *а* — КЛ-1, *б* — КЛ = 2; кожица листа ириса: *в* — КИ-1, *г* — КИ-2; эпидермис листа: *д* — ириса (ЭИ); *е* — бегонии (ЭБ); *ж* — гороха (ЭГ)

→

Рис. 19. Гистограммы распределения размеров $u(l)$, $u(a)$ и графики средних размеров $\langle l(c)\rangle/\langle l\rangle$, $\langle a(c)\rangle/\langle a\rangle$ для тканевых мозаик

Кожица: *а* — ириса, *б* — лука; эпидермис: *в* — сектрезии и бегонии; *г* — гороха


а
$\nu(l)$
0,1
0
КИ1
КИ2
$\langle l(c)\rangle/\langle l\rangle$
1
б
КЛ2
КЛ1
$l/\langle l\rangle$
3
6
c


в
$\nu(a)$
0,1
0
ЭБ
ЭС
$\langle a(c)\rangle/\langle a\rangle$
1
г
ЭГ-1
ЭГ-2
$a/\langle a\rangle$
2
3
6
c

Кожица внутренней поверхности листьев ириса интересна тем, что она двуслойна, при этом слои отличаются по геометрии упаковки: один из слоев (КИ-1) имеет короткие клетки, $\langle l \rangle = 94$ мкм, а другой слой (КИ-2) — длинные, $\langle l \rangle = 556$ мкм, при одинаковой ширине клеток (рис. 18). По распределениям $f(c)$ эти мозаики практически не отличаются:

c	3	4	5	6	7	8	9	
$f(c)$	0	0,02	0,25	0,49	0,2	0,04	0	(КИ-1)
$f(c)$	0,008	0,034	0,254	0,458	0,186	0,052	0,008	(КИ-2)

Более значительно эти мозаики отличаются по формам распределений $u(l)$: КИ-1 имеет асимметричное распределение типа «нисходящих ступеней», а КИ-2 — более симметричное треугольное распределение (рис. 19, *а*). При этом разные слои имеют разный род мозаик: КИ-1 $\sim L_1^1$, КИ-2 $\sim L_2^1$, что следует из графиков $\langle l(c) \rangle$ (см. рис. 19, *а*).

Сходные тенденции обнаруживаются при сравнениях кожиц растущего лука (КЛ-1): $\langle l \rangle = 130$ мкм, $\langle h \rangle = 54$ мкм (диаметр луковицы ≈ 10 мм); и зрелого лука (КЛ-2): $\langle l \rangle = 475$ мкм, $\langle h \rangle = 85$ мкм (диаметр луковицы ≈ 80 мм). Здесь симметричное распределение $u(l)$ наблюдается у КЛ-1 с более короткими клетками, а асимметричное — у КЛ-2. При этом, как и в случае КИ, симметричному распределению соответствует L_2^1, асимметричному — L_1^1 (ср. рис. 19, *а* и *б*).

Анизотропная мозаика ЭИ имеет сходные метрические распределения, как по длинам клеток (вдоль длинной оси), так и по площадям, $u(l) \simeq u(a)$ — это симметричные треугольной формы, при этом ЭИ $\sim L_2^1 \sim L_2^2$.

Зависимость рода мозаики не только от степени симметричности распределения $u(a)$ следует из сравнений изотропных мозаик ЭС и ЭБ (рис. 19, *в*). В данном случае обе гистограммы $u(a)$ примерно одинаковой формы, но отличаются шириной основания: более узкому распределению ЭБ соответствует L_1^2, а более широкому для ЭС — L_2^2.

Экспериментальное изменение рода мозаики можно осуществить на основе мозаики ЭГ. Естественные границы клеток в мозаике ЭГ являются извилистыми (рис. 18, *а*). Поэтому сначала мы можем изучить эту мозаику в натуральном виде (ЭГ-1), а затем построить ту же мозаику, но со спрямленными границами клеток (способ спрямления показан на рис. 18, *а* пунктирными прямыми), и получить другой вариант (ЭГ-2). Исходный вариант имеет более узкое распределение $u(a)$ и ЭГ-1 $\sim L_1^2$, а искусственный вариант — более широкое распределение $u(a)$ и ЭГ-2 $\sim L_2^2$.

3. Экспериментальные модели

Изучение реальных полирядных мозаик оказалось плодотворным, так как благодаря ему возникла идея построения экспериментальных моделей таких мозаик, которые рассматриваются в этом пункте.

Пусть U — некоторая «урна» клеток разных длин l, которая характеризуется вероятностью $u(l)$ «вынуть» из нее клетку длины l. Все клетки имеют прямоугольную форму единичной высоты. Плоскость (x, y) разбита на полосы единичной ширины, ориентированные параллельно оси x, ординаты $y = 0, 1, 2, \ldots$ — продольные границы полос, нумерация полос производится по ординате нижней границы. Сначала заполняется 0 — полоса: первая клетка прикладывается одним краем к точке $x = 0$, остальные прикладываются к свободным торцам. Затем аналогичным способом заполняется, например, 1 — полоса, только необходимо позаботиться о выборе начальной точки. Если спектр длин — непрерывный, то начальная точка каждого следующего ряда выбирается случайным образом. В случае дискретного спектра длин клеток, выбор начальной точки должен обеспечивать в дальнейшем заполнении ряда выполнение правила Томпсона (см. подраздел 3.1), т. е. необходимо, чтобы поперечные границы клеток соседних рядов не попадали в одинаковые точки общих продольных границ. Для этого, не нарушая общности, примем, что дискретные значения l кратны 2, т. е. $\{l\} = \{2, 4, 6, \ldots, 2k, \ldots\}$. Тогда U описывается дискретным распределением вероятностей

$$U = \{u_1, u_2, \ldots, u_k \ldots\}, \tag{1}$$

где $u_k = \text{prob}\ (l = 2k)$. При соблюдении указанных выше начальных условий заполнения 0-полосы целочисленные точки продольных границ полосы разбиваются на два подмножества: 1) собственные вершины полосы, в которые могут попадать поперечные границы клеток данного ряда; 2) несобственные вершины, в которые попадают поперечные границы клеток смежного ряда. Для 0-полосы и всех полос с четными номерами собственными вершинами являются точки продольных границ с четными абсциссами, а для нечетных полос — аналогичные точки с нечетными абсциссами представляют их собственные вершины.

Описанная конструктивная версия модели полирядной мозаики удобна для практических реализаций. Например, в случае ограниченных наборов длин клеток «урну» можно заменить клетчатой бумагой и таблицей случайных чисел, т. е. каким-то образом исходно задается конкретный вид распределения (1) и далее поперечные границы в горизонтальных полосах последовательно изображаются с использованием таблицы случайных чисел. Простейший вариант модели — это двуэлементное множество с равными веро-

ясностями: $U_1 = \{u_1 = u_2 = 0{,}5\}$. Фрагмент реализации такой модели показан на рис. 20, *а*. Конкретные реализации (достаточно большой протяженности, содержащие несколько сот клеток) затем используются для подсчета числа клеток разной степени связности и получения гистограммы $f(c)$.

В общем случае диапазон связностей клеток каждой длины l в случайной полирядной мозаике определяется, во-первых, величиной l, во-вторых, видом заданной функции (1). Клетка произвольной длины $l = 2k$ имеет на каждой продольной стороне по k несобственных вершин. Если ни в одну из этих вершин не попадает поперечная граница клеток смежных рядов, тогда клетка имеет минимальную из возможных связностей, $\min c = 4$. В случае заполнения всех несобственных вершин имеем $\max c = 4 + 2k$. Итак, если $\varkappa$ — число заполненных несобственных вершин клетки, то

$$c = 4 + \varkappa. \tag{2}$$

Вид функции (1) определяет вероятности разных вариантов заполнения $\varkappa$, но имеются еще чисто конструктивные особенности «взаимодействия» клеток разных длин. Например, в модели U_1 клетка минимальной длины реализует все свои состояния по величинам $\varkappa = 0, 1, 2$. Отметим, что в случаях $\varkappa = 0$ или 1 имеет место ситуация, когда обе или только одна сторона клетки «покрывается» более длинными клетками в смежных рядах. Очевидно, клетка максимальной длины в U_1 не может быть покрыта ни по одной из сторон, поэтому для нее возможны только значения $\varkappa = 2, 3, 4$. Отсюда сразу следует, что в модели U_1 клетки $c = 4, 5$ имеют одинаковую длину 2, аналогично клетки $c = 7, 8$ имеют длину 4, тогда как $c = 6$ могут быть длины 2 и 4. В данной модели доли клеток $c = 6$ обоих длин равны и значит средняя длина

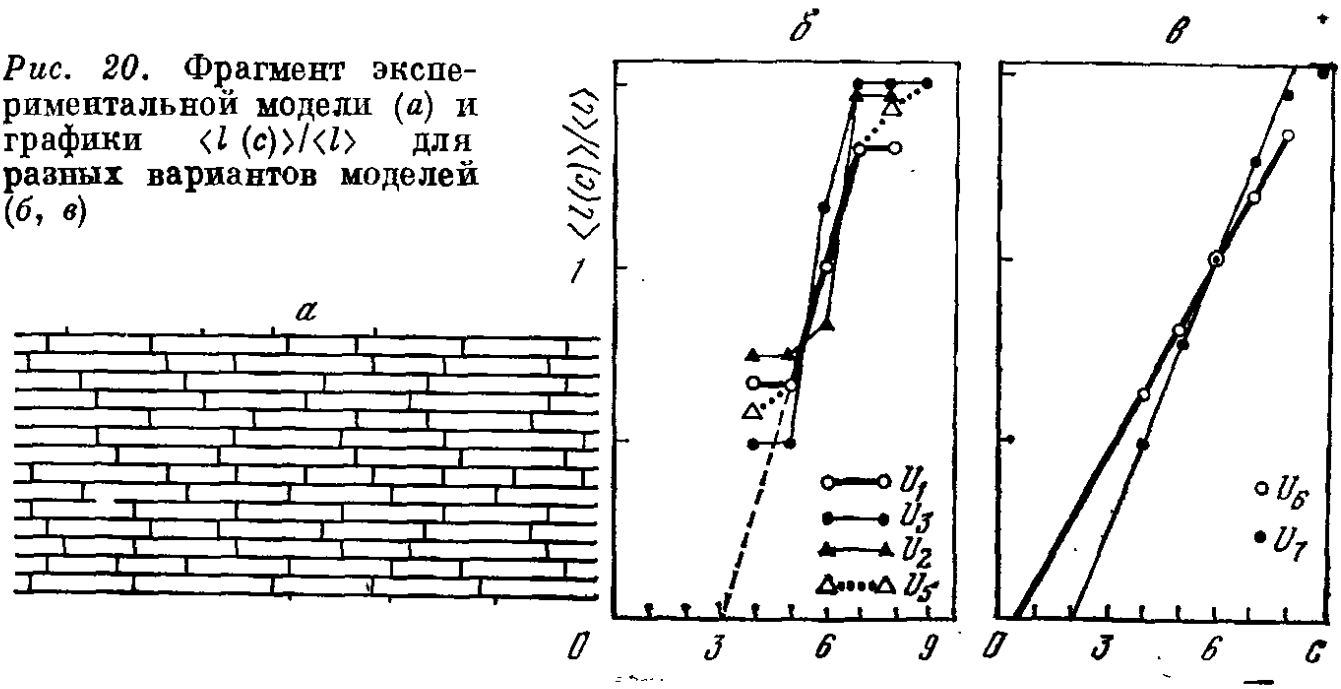


Рис. 20. Фрагмент экспериментальной модели (*а*) и графики $\langle l(c)\rangle/\langle l\rangle$ для разных вариантов моделей (*б*, *в*)

$\langle l_6 \rangle = 3$. Таким образом, здесь распределение средних длин клеток не является линейным, т. е. U_1 — простейшая модель мозаики нельюисовского типа. Однако условие баланса в этой модели выполняется и $\langle l \rangle = \langle l\ (6) \rangle$.

Чтобы нарушить условие баланса, можно, не меняя набор длин клеток, изменить их вероятности, например, вместо U_1 взять $U_2 = \{u_1 = 2/3,\ u_2 = 1/3\}$. При этом распределение по связностям $f\ (c)$ меняется слабо. Априори, конечно, не очевидно, что баланс мозаики сохранится при любом отношении длин в двуэлементной модели при равновероятном их появлении. Для сравнения с U_1 полезно рассмотреть следующие варианты: $U_3 = \{u_2 = u_3 = 0{,}5\}$, $U_4 = \{u_1 = u_3 = 0{,}5\}$. Для U_3 эксперимент дает: $w\ (4{,}6) = w\ (6{,}6) = 0{,}29$, а для U_4 имеем: $w\ (2{,}6) = 0{,}14$, $w\ (6{,}6) = 0{,}28$, т. е. при двукратном в U_1 и меньшем в U_3 отношениях длин клеток баланс мозаики практически сохраняется, а уже при трехкратном различии в U_4 — нет.

Ниже для моделей U_i приведены распределения по связностям $f_i\ (c)$, где i — индекс номера модели:

c	4	5	6	7	8	9
$f_1\ (c)$	0,072	0,224	0,428	0,216	0,06	0
$f_2\ (c)$	0,08	0,24	0,42	0,15	0,11	0
$f_3\ (c)$	0,03	0,18	0,58	0,17	0,04	0
$f_4\ (c)$	0,11	0,25	0,37	0,17	0,07	0,03
$f_5\ (c)$	0,08	0,28	0,35	0,20	0,07	0,02

В последней строке приведены данные для модели U_5 с равновероятным распределением трех длин клеток, для которой баланс имеет место. Модель $U_5 = \{u_1 = u_2 = u_3 = 1/3\}$ интересна также тем, что она является минимальной (трехэлементной), в которой наблюдается значительная дисперсия по длинам для каждого варианта связности (кроме $c = 9$). Поэтому здесь распределение средних длин, хотя и остается нелинейным, но несколько выравнивается по сравнению с двуэлементными моделями (рис. 20, *б*).

Простой способ воспроизвести льюисовскую мозаику — это использовать распределения $u\ (l)$, сходные с полученными для биологических тканей. Например, интересными распределениями являются симметричные «треугольные» разной ширины. С целью проверки влияния ширины распределения на род мозаики были выбраны следующие два варианта:

$$U_6 = \{u_2 = 0{,}2;\ \ u_3 = 0{,}6;\ \ u_4 = 0{,}2\},$$

$$U_7 = \{u_1 = 0{,}1;\ u_2 = 0{,}2;\ u_3 = 0{,}4;\ u_4 = 0{,}2;\ u_5 = 0{,}1\}.$$

В обоих случаях полученные распределения средних длин близки к линейным (рис. 20, *в*). Здесь более «узкое» распределение U_6

дает мозаику нулевого рода L_0^1, а более «широкое» U_7 — 2-го рода L_2^1. Таким образом, получающаяся в этих моделях тенденция увеличения рода мозаики при расширении симметричного распределения вероятностей длин клеток согласуется с данными для биологических тканей, которые обнаруживаются при сравнении мозаик бегонии и сектрезии (рис. 19, *в*), а также при использовании операции спрямления границ клеток эпидермиса листа гороха (рис. 19, *г*).

4. Аналитические модели

Продолжим рассмотрение полирядных мозаик с целью построения некоторой теории таких мозаик. Аналитическое описание полирядных мозаик значительно упрощается, если перейти к локальному заданию свойств поперечных клеточных границ. Вместо исходного задания распределения вероятностей длин клеток $u(l)$, как это делалось в экспериментальных моделях (см. подраздел 3), можно исходно задавать вероятности образования поперечных границ клеток вдоль каждого ряда.

Рассмотрим один бесконечный ряд клеток, который назовем «основным», вместе с двумя соседними («смежными»). До построения мозаики каждый ряд задается пустой полосой единичной высоты (см. подраздел 3) и для построения клеточного ряда необходимо по какому-либо правилу восстановить поперечные границы клеток. Полагая сначала спектр длин клеток дискретным, воспользуемся графической схемой экспериментальной модели: собственные вершины основного ряда имеют целые четные координаты $x = 2k$, а несобственные вершины этого ряда, т. е. собственные вершины двух смежных полос, целые нечетные координаты $x = 2k + 1$, где $k = 0, \pm 1, \pm 2, \ldots$. Будем говорить, что вершины ряда (собственные или несобственные) находятся в состоянии 1, если они инцидентны поперечным границам, и в состоянии 0 — в противном случае. Положим далее, что реализация мозаики разыгрывается на основе правила: априори вершинам приписывается вероятность p быть в состоянии 1 и вероятность $q = 1 - p$ быть в состоянии 0. При таком способе разбиения полос на клетки определяем вероятность клетке иметь длину $l = 2k$ как вероятность сложного события 00...01, имеющего $k - 1$ нулей, т. е.

$$u(l) = P(l = 2k) = q^{k-1} p \tag{1}$$

— это так называемое геометрическое распределение вероятности.

Клетка длины $l = 2k$ на каждой из сторон имеет по k несобственных вершин. Поэтому вероятность иметь на i-й стороне клетки, $i = 1, 2$, по n_i прилегающих поперечных границ определяется

по схеме испытаний Бернулли:

$$y(n_i) = \binom{k}{n_i} p^{n_i} q^{k-n_i}. \tag{2}$$

Нас интересуют клетки одинаковой степени связности $c = 4 + n_1 + n_2$. Чтобы вычислить совместное распределение вероятностей $v(l, c)$, необходимо произведения $u(l)\, y(n_1)\, y(n_2)$ просуммировать на множестве $N = \{n_1, n_2 \mid n_1 + n_2 = r\}$, где $r = c - 4$ — «координационное число» клетки. В данном случае, полагая $n_1 = j$ и $n_2 = r - j$, в общем виде имеем:

$$w(l, c) = u(l) \sum_{j=0}^{r} y(j)\, y(r-j). \tag{3}$$

Подставляя в правую четь уравнения (3) функции (1), (2) и пользуясь известной формулой

$$\sum_{j=0}^{r} \binom{n}{j}\binom{m}{r-j} = \binom{n+m}{r},$$

окончательно находим:

$$w(l, c) = \binom{l}{c-4}\left(\frac{p}{q}\right)^{c-3} q^{3l/2}. \tag{4}$$

Для дальнейшего определения функции распределения клеток по связностям $f(c)$ нужно функции (4) просуммировать по всем значениям l при фиксированном значении c. Поскольку верхняя грань на длину клеток здесь отсутствует, верхний предел такого суммирования равен ∞. Нижний предел суммирования описывается более сложно. Очевидно $l \equiv 2k \geqslant r$, но это неравенство не охватывает все ситуации. Точное описание нижней границы суммирования таково:

$$\min k = \left[\frac{r+1}{2}\right],$$

т. е. $\min k = r/2$ для четных r и $\min k = (r+1)/2$ для нечетных r. Итак, определение функции $f(c)$ связано с вычислением следующего ряда:

$$f(c) = \sum_{\min k}^{\infty} w(2k, r+4) = \left(\frac{p}{q}\right)^{r+1} \varphi(z; 2k, r), \tag{5}$$

где $q^{3/2} = z$ и

$$\varphi(z; 2k, r) = \sum_{\left[\frac{r+1}{2}\right]}^{\infty} \binom{2k}{r} z^{2k}$$

— это производящая функция r-сочетаний из разных $2k$-наборов. Конечные представления функции $\varphi(z;\ 2k,\ r)$ для четных и нечетных r можно совместить следующим образом:

$$\varphi(z;\ r) = \left(\frac{1}{(1-z)^{r+1}} - \frac{1-(-1)^r}{2}\right) z^r.$$

На основе производящей функции $\varphi(z;\ r)$ легко построить удобную формулу для вычисления математического ожидания длин клеток каждой связности:

$$l_c = \sum_l lw(l, r) \Big/ \sum_l w(l, r) = \frac{z}{\varphi}\frac{\partial\varphi}{\partial z}.$$

Производя соответствующие вычисления, находим

$$l_c = (a_r r + z)/b_r(1 - z). \tag{6}$$

Здесь для четных r коэффициенты $a_r = b_r = 1$, а для нечетных r они описываются более сложным образом, $a_r = 1 - (1 - z)^{r+2}$, $b_r = 1 - (1 - z)^{r+1}$. Данную мозаику можно назвать «квазильюисовской», так как для четных r функция (6) линейна по r, а для нечетных — нелинейна, но асимптотически сходится к линейной с ростом r. Кроме того, мозаика является несбалансированной, поскольку

$$\langle l\rangle = 2/(1 - q), \tag{7}$$

т. е. поскольку $l_6 \neq \langle l\rangle$.

Перейдем к моделям, в которых множество длин клеток $\{l\}$ является непрерывным. Это значит, что распределение длин клеток вдоль ряда задается непрерывной функцией («плотности») вероятности $u(l)$. Чтобы характеризовать разные варианты соседства клеток смежных рядов, необходимо построить всю совокупность функций $u_k(l)$, $k = 1, 2, 3, \ldots$, определяющих вероятность иметь длину l колонке из k продольных клеток («k-меру»). Тогда вероятность сложного события: клетка основного ряда имеет длину l, а к продольным ее границам примыкает ν_1 и ν_2 поперечных границ смежных рядов,— описывается произведением трех функций $u(l)$, $u_{\nu_1}(l)$ и $u_{\nu_2}(l)$, т. е. образование ν_i поперечных границ на продольной границе длины l основной клетки эквивалентно тому, что ν_i-мер смежного ряда имеет длину l. Функция совместного распределения вероятностей по длинам и связностям $w(l,\ r)$ строится, как и выше, по формуле (3) суммированием указанных произведений на множестве значений ν_1, ν_2, удовлетворяющих условию:

$$\nu_1 + \nu_2 = r. \tag{8}$$

Это множество мы обозначили выше как N. Введем еще «точку»

$\nu = (\nu_1, \nu_2)$, про которую будем говорить, что она принадлежит N, $\nu \in N$, если ее координаты удовлетворяют условию (8). Используя эти общие обозначения, которые еще пригодятся в дальнейшем, пишем

$$w(l, r) = u(l) \sum_{\nu \in N} y(l, \nu_1)\, y(l, \nu_2), \tag{9}$$

где $y(l, k) = u_k(l)$. Используя условие (8) и обозначения $\nu_1 = j$, $\nu_2 = r - j$, мы можем выражение (9) переписать аналогично формуле (3), т. е. как суммирование по переменной j, но такую запись можно рассматривать как дискретную операцию свертки, для краткого обозначения которой введем знак $\ast$:

$$\sum_{\nu \in N} y(l, \nu_1)\, y(l, \nu_2) = \sum_{j=0}^{r} y(l, j)\, y(l, r - j) \equiv y \ast y.$$

Такой символизм оправдан тем, что сами функции $w(l, k)$ представляют собой свертки, но непрерывные, функции $u(l)$:

$$u_k(l) = \int_0^\infty u(\xi)\, u_{k-1}(l - \xi)\, d\xi = u * u_{k-1},$$

т. е. $u_k(l) = y(l, k)$ — k-кратная свертка функции $u(l)$ по переменной l,

$$y(l, k) = u(l) * \ldots * u(l) \equiv \underset{k}{*}\, u(l).$$

Теперь с помощью двух типов операций свертки функция $w(l, r)$ определяется следующим образом:

$$w(l, r) = u(l) (\underset{j}{*}\, u(l)) \ast (\underset{r-j}{*}\, u(l)). \tag{10}$$

В качестве примера рассмотрим самый простой, с вычислительной точки зрения, случай экспоненциального распределения длин клеток вдоль ряда, $u(l) = \frac{1}{\lambda} \exp\left(-\frac{l}{\lambda}\right)$, где для краткости положим масштабный параметр $\lambda = 1$, т. е.

$$w(l) = e^{-l}, \quad u_k(l) = \underset{k}{*}\, u = \frac{l^{k-1}}{(k-1)!} e^{-l}.$$

Интересующее нас распределение (10) получается таким:

$$w(l, r) = u(l)\, u_{r+1}(2l) = \frac{(2l)^r}{r!} e^{-3l},$$

а вычисление распределения по связностям сводится к вычислению интеграла Лапласа:

$$f(r) = \frac{2^r}{r!} \int_0^\infty x^r e^{-3x}\, dx = \frac{1}{3} \left(\frac{3}{2}\right)^{-r},$$

т. е. здесь функция связности не имеет максимума, характерного для биологических мозаик (см. подраздел 1) и, согласно полученной формуле, с увеличением степени связности клетки $c = r + 4$ доля клеток убывает монотонно по показательному закону. Тем не менее эта модель мозаики чрезвычайно интересна, поскольку является льюисовской мозаикой. Действительно, вычисляя среднюю длину клеток каждой связности,

$$l_c = \int_0^\infty x^{r+1} e^{-3x} dx \Big/ \int_0^\infty x^r e^{-3x} dx = (r+1)/3 = (c-3)/3,$$

имеем линейный закон зависимости l_c от c. Кроме того, несмотря на асимметрию функции $f(c)$ относительно $c = 6$, мозаика в целом является сбалансированной, ибо здесь $l_6 = \langle l \rangle = 1$. В случае не единичной масштабной величины λ, средние величины l_6 и $\langle l \rangle$ равны λ.

5. Трехмерные тканевые мозаики

Исследования реальных трехмерных тканевых мозаик связаны с техническими трудностями пространственных реконструкций клеток по совокупностям двумерных сечений, поэтому статистический материал здесь более ограничен. Основные результаты по свойствам плотных трехмерных упаковок клеток тоже принадлежат Ф. Т. Льюису [173, 175, 177]. Им проделана огромная работа по реконструкции трех видов тканей: сердцевины бузины (100 клеток), жировой ткани человека (100 клеток), хрящевой ткани лягушки (50 клеток). Первая проблема, которая решалась Ф. Т. Льюисом с помощью этих реконструкций,— это определение числа c граней клеток. Во всех трех тканях функции распределения связностей клеток оказались сходными (рис. 21, *а*). Это обстоятельство позволяет сформулировать 3-мерные аналоги гистологических законов 1 и 2 (см. подраздел 1).

Закон 1. В биологических 3-мозаиках T_C^3 распределение $f(c)$ имеет примерно симметричную «колоколообразную» форму и

$$\max_{c \in C} f(c) = 14. \tag{1}$$

Закон 2. Средняя клетка мозаики T_C^3 есть 14-гранник,

$$\langle c \rangle = 14. \tag{2}$$

Полуправильная клетка e^3, соответствующая такому 14-граннику, представляет собой известный «усеченный октаэдр» Кельвина [189], который имеет 6 граней $p = 4$ и 8 граней $p = 6$ (рис. 22). Ввиду существования других вариантов 14-гранников (см. подраздел 2.7), мы будем этот вариант называть «клеткой Кельвина»,

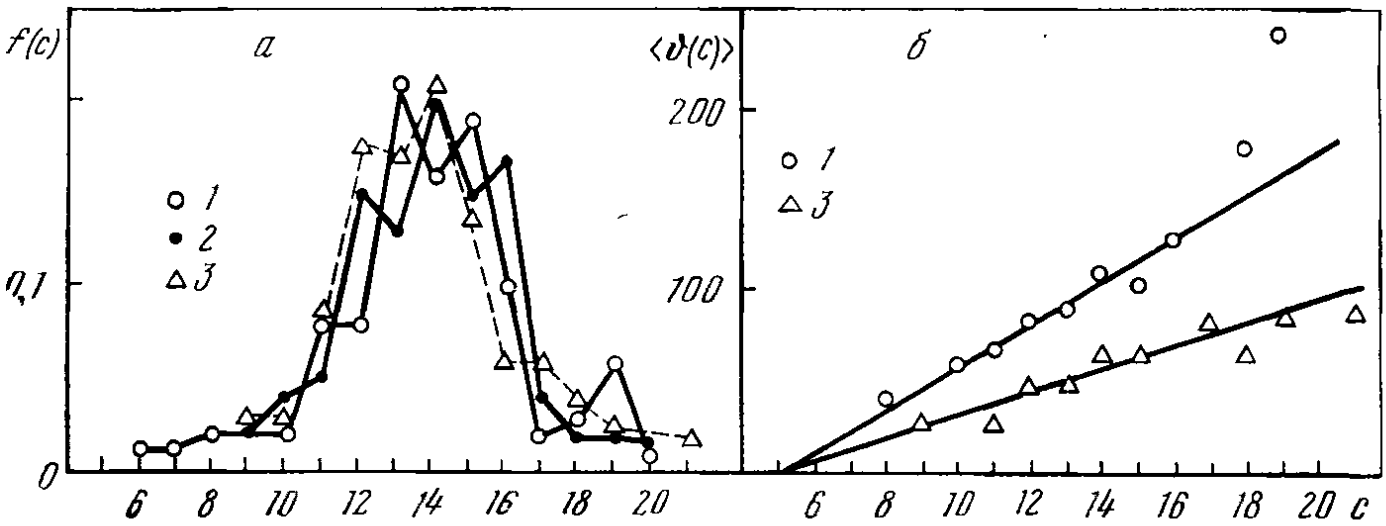


Рис. 21. Распределение связностей (*а*) и средних объемов (*б*) в трехмерных тканях

1 — сердцевина бузины; *2* — жировая ткань человека; *3* — хрящевая ткань лягушки (по данным Льюиса [164])

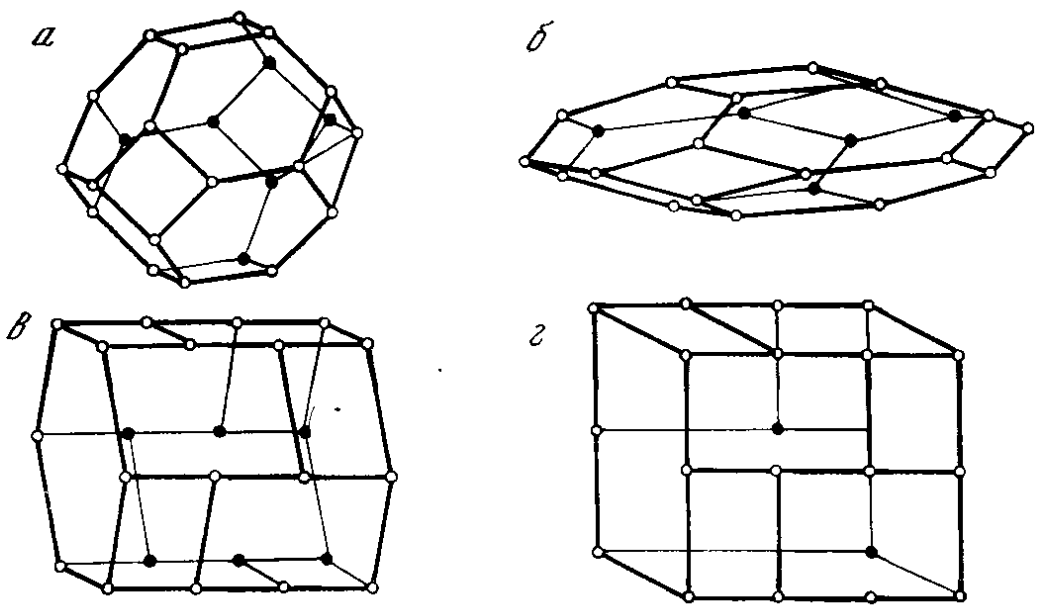


Рис. 22. Пространственные модели 14-гранной клетки Кельвина (*а* — *г*)

или кратко «*К*-клеткой», а самое мозаику — «*К*-мозаикой». На рис. 22 приведены четыре пространственные модели *К*-клетки: 1) ортогональная (изотропная) модель; 2) удлиненная (анизотропная); 3) призматическая; 4) прямоугольная модель. Первые три варианта моделей *К*-клеток встречаются в биологических тканях, например хрящевые и жировые клетки более соответствуют первой модели [173], клетки древесины часто имеют форму второй модели [177], а клетки сердцевины бузины ближе к третьей форме [175]. По аналогии с 2-тканями с этими формами клеток связаны разные классы 3-тканей: 1) изотропные, 2) анизотропные, 3) полирядные.

В изотропных тканевых 3-мозаиках основной метрической характеристикой клетки служит ее объем v. В этом случае льюисовской мозаикой L_r^3 следует называть такую, в которой средние объемы клеток разных степеней связности являются линейными функциями связности c. Экспериментальные данные Ф. Т. Льюиса (см. рис. 21) демонстрируют существование тенденции линейного распределения средних объемов $\langle v(c)\rangle$, а имеющиеся отклонения для $c \geqslant 18$ объясняются малым числом исследованных клеток больших связностей. Поэтому 3-мерные аналоги тех законов 3 и 4, которые сформулированы в подразделе 1, можно пока сформулировать предварительно в следующем виде.

Закон 3. Средние объемы клеток разных связностей $\langle v(c)\rangle$ являются линейными функциями степени связности:

$$\langle v(c)\rangle = (c - r)\, v_0. \tag{3}$$

Закон 4. Средний объем $\langle v\rangle$ всех клеток в T_C^3 равен среднему объему 14-гранника $\langle v(14)\rangle$:

$$\langle v\rangle = \langle v(14)\rangle. \tag{4}$$

В действительности для окончательного доказательства справедливости последних законов необходимы дополнительные экспериментальные исследования. Ниже проверка возможности выполнения этих законов производится с помощью полирядных экспериментальных моделей.

Согласно закону 2, усредненную модель ткани T_C^3 можно представлять как однородную K-мозаику M_{14}^3, построенную из клеток e^3 (24, 36, 14, 1). Если такую K-мозаику рассматривать как «правильную», в том смысле, что пользоваться характеристиками, введенными в разделе 2 для правильных мозаик, то величину p следует определять как среднюю величину периметра граней K-клетки: $p = (6\cdot 4 + 8\cdot 6)/14 = 36/7$. Полное множество характеристик K-мозаики представлено ниже:

	γ_0	γ_1	γ_2	c_0^3	c_1^3	c_2^3	p	q	r	s_1^0	s_2^0	s_3^0
M_{14}^3	6	12	7	24	36	14	36/7	3	3	4	6	4
M_4^3	1/6	7/6	2	4	6	4	3	3	36/7	14	36	24

Во второй строке здесь даны характеристики сопряженной мозаики. Как видно из таблицы, все характеристики K-мозаики кроме p являются целыми (ср. с мозаикой M_{14}^3, описанной в конце подраздела 2.7). Основные характерные свойства K-мозаики: 1) число граней, сходящихся к ребру $s_2^1 \equiv r = 3$; 2) привершинные углы клеток являются 3-гранными, что эквивалентно условию $q = 3$.

Первое из этих условий является необходимым и достаточным, чтобы плоскостные сечения 3-мозаики удовлетворяли правилу Томпсона (см. подраздел 1). Ф. Т. Льюис полагал, что выполнение обоих условий обеспечивает среднюю модель T_C^3 в виде K-мозаики.

Правило Льюиса. В биологической мозаике T_C^3, за редким исключением, выполняются следующие условия:

$$q = r = 3. \tag{5}$$

Из этих условий однозначно следует, что реберный граф мозаики T_C^3 имеет степень связности вершин

$$s = 4. \tag{6}$$

С помощью простого построения можно убедиться, что при условиях (5) в однородных 3-мозаиках единственно возможным является случай $c = 14$. Рассмотрим сначала сходное построение для 2-мерных полирядных мозаик. Пусть вдоль рядов, которые имеют вид полос постоянной ширины и бесконечной длины в плоскости R^2, клетки имеют постоянную длину. Будем строить разные варианты M_C^2, сдвигая произвольно ряды друг относительно друга («модель скользящих рядов»). Если потребовать, чтобы степень вершин $s = 3$ (правило Томпсона), то единственная возможная модель здесь соответствует $c = 6$. В пространстве R^3 клеточные ряды следует представлять в виде 6-гранных брусов, тогда для граней брусов $r = 3$. Если затем такие ряды превратить в колонки клеток одинаковой длины, то, сдвигая колонки скольжением относительно друг друга, можно получить несколько моделей мозаик, например M_8^3. Условиям (5), (6) удовлетворяет только K-мозаика M_{14}^3 с K-клетками призматической формы.

Замечание. Описанная модель скользящих рядов дает простой алгоритм определения максимальной степени связности клеток в однородной n-мозаике. Обозначим это число через max c (n). Из самой процедуры построения новой максимальной n-мозаики по известной максимальной (n — 1)-мозаике при учете, что в таком одношаговом переходе $c(n) = c_{n-1}^n$, $c(n-1) = c_{n-2}^{n-1}$, следует: $\max c(n) = 2 + 2 \max c(n-1) = 2^{n+1} - 2$, т. е. начальные члены этой последовательности получаются такими:

n	1	2	3	4	5
max $c(n)$	2	6	14	30	62

Итак, кажется вполне правдоподобным следующее утверждение.

Теорема 1. Если однородная мозаика M_c^3 удовлетворяет условиям (5), то $c = 14$.

Один из, казалось бы, надежных путей доказательства этой теоремы — это использование алгебраического формализма опи-

сания мозаик, данного в разделе 2. Используя уравнения Эйлера, систему уравнений для относительных характеристик мозаики и условия (5), (6), мы можем в самом общем случае выразить характеристики состава собственных клеток мозаики M_c^3 через один параметр — периметр граней p:

$$c_0^3 = 4p/(6-p), \quad c_1^3 = 6p/(6-p), \quad c_2^3 = 12/(6-p). \qquad (7)$$

При этом сопряженные 3-клетки или характеристики s_1^0, s_2^0, s_3^0 определяются однозначно и представляют тетраэдр. Просматривая все целые решения (7), нетрудно убедиться, что при $p = 3, 4, 5$ получаются известные правильные 4-клетки, но существует большое число решений M_c^3 для дробных значений p из интервала $5 < p < 6$, все из которых, кроме $p = 36/7$ и $c = 14$, соответствуют величинам $c > 14$ и $p > 36/7$. Теперь доказательство единственности мозаики M_{14}^3 сводится к доказательству невозможности пространственной реализации всех других мозаик M_c^3, где $c > 14$, из однопараметрического множества (7). Однако в рамках данного формализма это доказать не удается, поскольку все эти модели удовлетворяют всем уравнениям. Получается парадоксальная ситуация — одна и та же формальная схема дает однозначное решение вопроса для 2-мозаик (см. подраздел 1) и не дает однозначного решения для 3-мозаик.

Перейдем к рассмотрению экспериментальных моделей случайных 3-мозаик, которые удобно реализовать в полирядной форме. Как и в описанной выше модели скользящих рядов, будем представлять T_c^3 в виде плотной упаковки 6-гранных брусов бесконечной длины и с одинаковой формой поперечных сечений, но теперь мы будем полагать, что длина клеток вдоль рядов является случайной величиной с заданным распределением $u(l)$. В общем случае число σ граней брусов-рядов можно выбирать произвольно из следующего множества значений: $\sigma = 2, 3, 4, 6$. Случаю $\sigma = 2$ соответствуют 2-мозаики, рассмотренные выше в подразделе 3. Величина σ определяет нижнюю грань степеней связности клеток в строго полирядных мозаиках, $\min c = 2 + \sigma$.

Для практических реализаций ряд клеток совместно с смежными рядами удобно изображать, проектируя внешнюю σ-гранную поверхность «внутрь» клетки, т. е. графически ряд изображается в виде основной полосы, разделенной на σ подполос. Сначала, в соответствии с заданным распределением $u(l)$, заполняется основной ряд — получается разбиение ряда на основные клетки (рис. 23, *а*); затем аналогичным образом заполняются все подполосы (рис. 23, *б*). Определение степени связности клеток основного ряда производится подсчетом числа $\varkappa$ поперечных границ подполос, попавших в данную основную клетку, т. е.

$$c = 2 + \sigma + \varkappa. \qquad (8)$$

Мы не будем останавливаться на сравнительном анализе изученных вариантов полирядных 3-мозаик и ограничимся приведением двух примеров:

$$U_1 = \{u(1) = 0{,}4, \quad u(2) = 0{,}3, \quad u(3) = 0{,}2, \quad u(4) = 0{,}1\}$$

$$U_2 = \{u(1) = 0{,}1, \quad u(2) = 0{,}2, \quad u(3) = 0{,}4, \quad u(4) = 0{,}2, \quad u(5) = 0{,}1\}.$$

Полученные для этих моделей распределения $f(c)$ и $\langle l(c)\rangle$ приведены на рис. 24. Кроме того, для первой модели $\langle c\rangle = 14.28$,

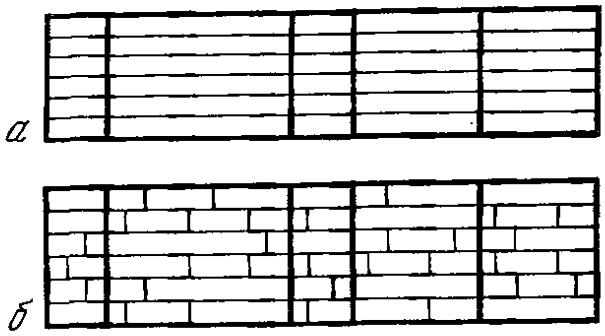


Рис. 23. Схема построения полирядной объемной модели случайной мозаики

а — 1-й этап заполнения основного ряда
б — 2-й этап заполнения смежных рядов

$\langle l\rangle = l_{14} = 2$, а для второй модели $\langle c\rangle = 14.02$, $\langle l\rangle = l_{14} = 3$. Таким образом, вторая модель вполне удовлетворительно воспроизводит льюисовскую 3-мозаику рода 6.

В аналитическом описании полирядных 3-мозаик возникают принципиальные вычислительные трудности определения явного вида совместного распределения $w(l, c)$. Если исходное распреде-

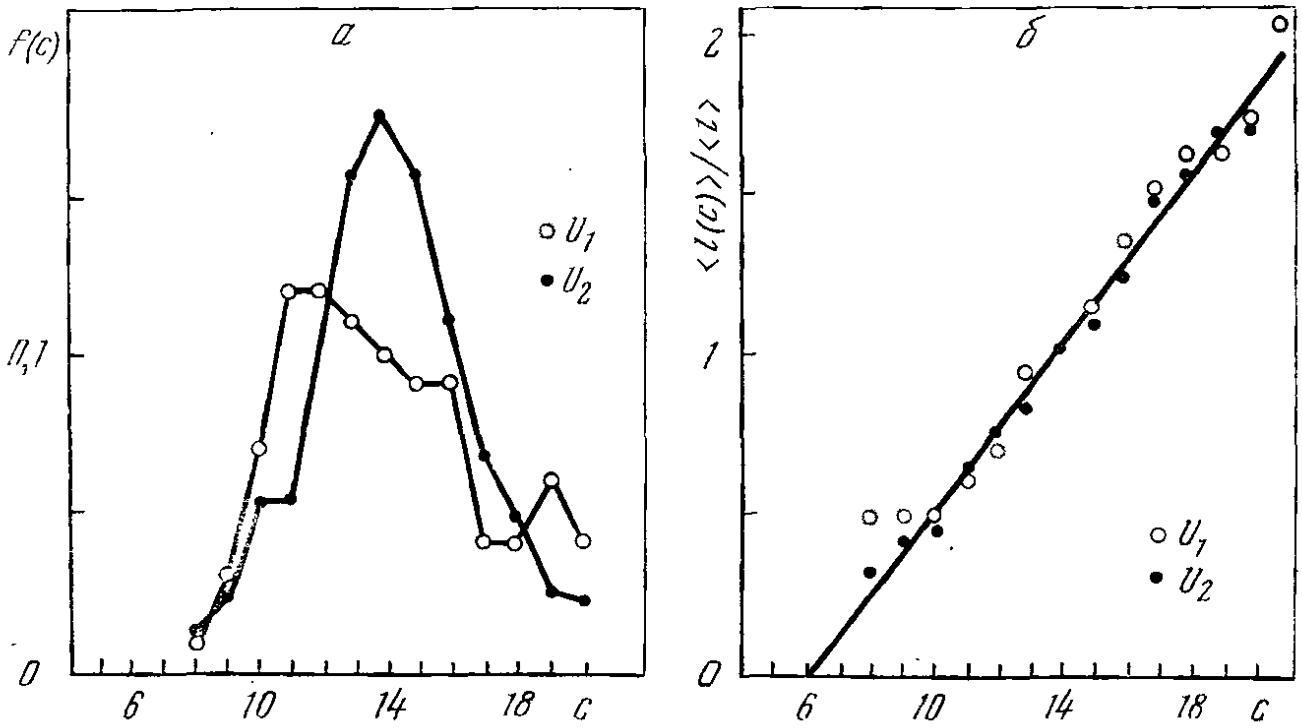


Рис. 24. Распределение связностей (*а*) и средних длин (*б*) для двух 3-мерных моделей

ление $u(l)$ является дискретным то, используя обозначения подраздела 4, имеем

$$w(l, c) = u(l) \Sigma y(\nu_1) \ldots y(\nu_\sigma), \tag{9}$$

где суммирование производится по всем значениям ν_i, удовлетворяющим уравнению: $\nu_1 + \ldots + \nu_\sigma = \varkappa$. Суммы, аналогичные (9), имеют место и в формулах для $w(l, c)$ в случае непрерывных распределений $u(l)$. Только для рассмотренных в подразделе 4 случаев $\sigma = 2$ сумма (9) представляет дискретный аналог свертки. Случай $\sigma > 2$ можно назвать «многомерной дискретной сверткой», так как тогда целочисленные точки ν_i образуют $(\sigma - 1)$-мерный тетраэдр.

6. Неплотные размещения клеток

В биологических тканях даже со сложной по типам и формам клеток организацией клетки в целом распределяются довольно плотно, так как объемы межклеточного пространства сравнительно малы. Поэтому вопрос о неплотных размещениях обычно возникает не в связи с размещением клеток в бесклеточной среде (хотя такие ситуации тоже существуют [189]), а для размещений клеток одного типа среди клеток других типов. Например, это относится к устьичным клеткам в эпидермисе листьев растений, к размещениям нервных клеток одного типа среди глиальных и нервных клеток других типов. Однако формально, интересуясь клетками одного типа, мы будем представлять их распределенными в пустом пространстве.

Изучение неплотных пространственных размещений клеток можно свести к изучению свойств плотной упаковки областей Дирихле этих клеток, т. е. к изучению «D-мозаик». Этот простой способ, с одной стороны, позволяет унифицировать сравнения плотных и неплотных размещений тканевых клеток, с другой стороны, расширяет экспериментальные и теоретические возможности построения математических моделей.

Определение 1. Пусть в пространстве R^n задано некоторое дискретное множество точек $X^n = \{x_k;\ k = 1, 2, \ldots\}$. Областью Дирихле некоторой точки x_k называется непрерывное множество точек пространства R^n:

$$D(x_k) = \{x \mid x \in \mathsf{R}^n,\ \rho(x, x_k) < \rho(x, x_i),\ \forall i \neq k\}, \tag{1}$$

где $\rho(x, x_k)$ — расстояние между точками x и x_k.

Если множество X^n конечно, то для внутренних точек этого множества области $D(x_k)$ имеют вид ограниченных многогранников [1], а для граничных точек x_k эти области неограниченны. Это

[1] Такие многогранники иногда называют также «многогранниками Вороного» [44, 82]. В физике твердого тела области Дирихле атомов кристаллической решетки называют «ячейками Вигнера—Зейтца» [61].

свойство областей $D(x_k)$ можно принять за определение внутренних и внешних точек множества X^n. В частном случае $X^n = \{x_1\}$ область $D(x_1)$ совпадает со всем пространством R^n, если же $X^n = \{x_1, x_2\}$, то $D(x_1)$ и $D(x_2)$ — полупространства R^n_{12} и R^n_{21} пространства R^n, разделенные гиперплоскостью, которая ортогональна отрезку прямой, соединяющего точки x_1 и x_2, и которая проходит через середину этого отрезка. Такой способ построения областей Дирихле для пары точек можно использовать и в общем случае произвольного множества X^n. Тогда $D(x_k)$ представляет пересечение всех полупространств R^n_{ki}, построенных для всех пар точек (x_k, x_i), где точка x_k фиксирована, а x_i — произвольная точка из X^n.

Если мозаика Дирихле строится посредством плоскостей, которые проводятся ортогонально через середины ребер, соединяющих пары точек-вершин множества X^n, то сначала необходимо построить эти ребра, при этом достаточно каждую вершину соединить только с «ближайшими» к ней вершинами. В результате получается так называемое симплициальное разбиение множества X^n, которое представляет собой мозаику $\mathsf{D}^*(X^n)$, собственными клетками которой являются n-симплексы Делоне. Процедура построения симплексов Делоне описана в [82]. Итак, мозаику Дирихле $\mathsf{D}(X^n)$ можно строить на основе мозаики Делоне $\mathsf{D}^*(X^n)$ с помощью процедуры проведения ортогональных плоскостей через середины ребер $\mathsf{D}^*(X^n)$, т. е. эта процедура определяет отображение

$$\varphi : \mathsf{D}^*(X^n) \to \mathsf{D}(X^n). \tag{2}$$

Возможен прямой метод реализации мозаики Дирихле без использования понятия мозаики Делоне. Этот метод аналогичен методу «растущих шаров», которым пользовался Кельвин для получения модели 14-гранника (K-клетки, см. предыдущий подраздел). Будем представлять пространство R^n как непрерывную возбудимую среду типа точечной ткани T^n (см. главу 2). Свойства распространения волны возбуждения в T^n задаются диаграммой скоростей передачи возбуждения $V(x)$, определенной для всех направлений луча, исходящих из x, и для всех точек $x \in \mathsf{T}^n$. Пусть в ткани T^n выделено дискретное множество точек X^n, которое назовем D-центрами. Положим, что до момента $t = 0$ в T^n отсутствует возбуждение, а в момент $t = 0$ все D-центры возбуждаются однократно и одновременно. Тогда область в T^n, заметаемая волной инициированной D-центром x_k, есть область $D(x_k)$, определяемая согласно определению (1). Обычной мозаике Дирихле отвечает случай, когда диаграмма $V(x)$ является n-сферой. В этом случае расстояние $\rho(x, x_k)$ в (1) определяется в обычной евклидовой метрике. На основе модели возбудимой ткани T^n легко обоб-

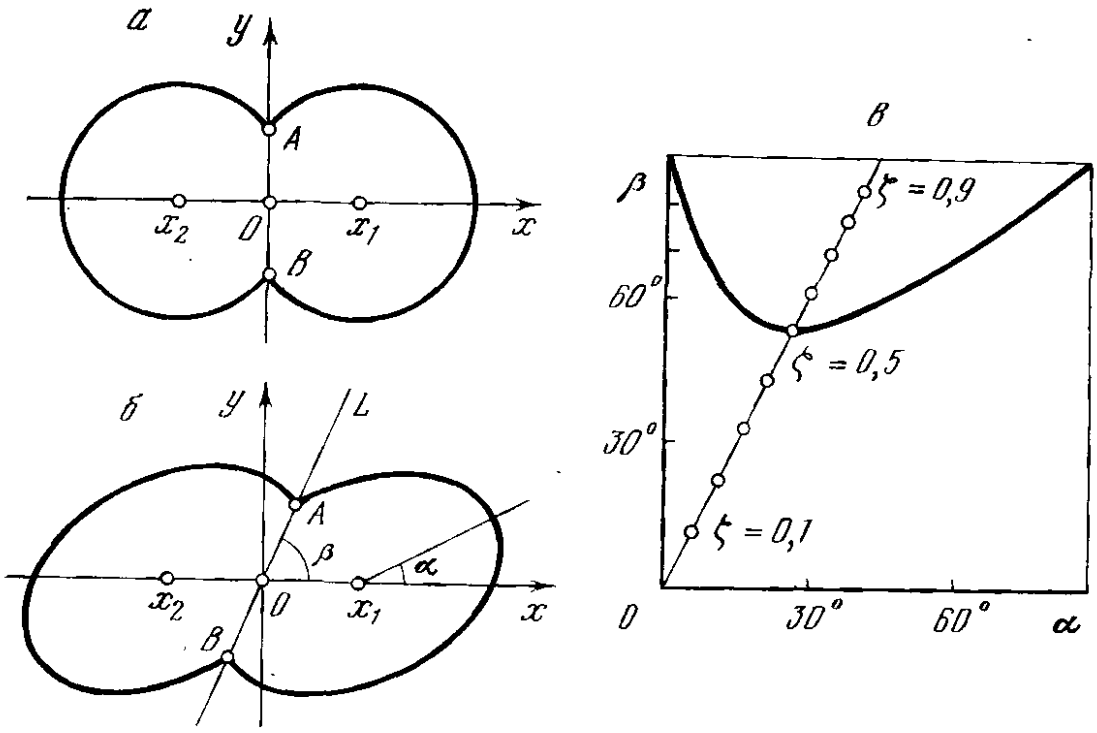


Рис. 25. Фронты встречи L волн возбуждения в изотропной (*а*) и эллиптически анизотропной (*б*) возбудимых тканях и график (*в*) функции $\beta(\alpha)$ для случая эллиптической анизотропии $\zeta = 0{,}5$

Прямая минимумов параметризирована по величинам ζ

щить определение мозаики Дирихле, выбирая диаграммы $V(x)$ в виде произвольных выпуклых n-фигур — эллипсоидов, многогранников и т. п. Случай произвольной гладкой диаграммы $V(x)$ соответствует в (1) введению обобщенной метрики.

Проиллюстрируем свойства изменения геометрии D-мозаики на простом примере. Рассмотрим 2-мерную точечную ткань T^2. Пусть сначала $V(x)$ — окружность с полюсом в центре окружности, т. е. T^2 — обычная однородная изотропная среда. Пусть в T^2 введена прямоугольная система координат (x, y) и имеется два D-центра x_1, x_2, которые расположены на оси x симметрично относительно начала координат (рис. 25, *а*). Обозначим F_i фронт волны, инициированной в точке x_i, а через t_0 — момент встречи фронтов F_1 и F_2 в начале координат. В интервале $0 < t < t_0$ фронты F_i представляют собой окружности $(x - x_i)^2 + y^2 = (vt)^2$, где v — скорость волны. При $t > t_0$ происходит разрыв фронтов F_1, F_2, с образованием пары общих точек A, B (рис. 25, *а*). При дальнейшем распространении возбуждения точки A и B заметают некоторую линию L — «фронт встречи» волн возбуждения. В данном случае линия L есть прямая, совпадающая с координатной осью y. При произвольном расположении пары D-центров x_1, x_2 линия L, как фронт встречи волн возбуждения, представляет границу областей $D(x_1)$, $D(x_2)$ и обладает следующими свойствами: 1°) L проходит через середину отрезка $\overline{(x_1, x_2)}$; 2°) $L \perp \overline{(x_1, x_2)}$. Свой-

ство (1°) есть следствие центральной симметрии диаграммы $V(x)$, а свойство (2°) является следствием изотропности распространения возбуждения в T^2. Эти свойства соответствуют обычной геометрической процедуре построения мозаики Дирихле (2).

Пусть теперь диаграмма $V(x)$ в T^2 представляет собой эллипс, большая ось которого образует угол α с осью x (рис. 25, *б*). Тогда, в силу центральной симметрии эллипса свойство (1°) сохраняется, но теперь линия L образует некоторый угол β с отрезком $(\overline{x_1, x_2})$, который в общем случае не равен $\pi/2$ и является функцией угла α:

$$\operatorname{tg}\beta = (\operatorname{tg}\alpha + \zeta^2 \operatorname{ctg}\alpha)/(1 - \zeta^2),$$

где $\zeta = a/b$ и a, b — длины полуосей единичного эллипса $(x/a)^2 + (y/b)^2 = 1$. Пример графика функции $\beta(\alpha)$ дан на рис. 25, *в*.

В соответствии с рассмотренными примерами среды T^2 можно говорить, что в первой модели реализуется изотропная D-мозаика при произвольном и неограниченном множестве D-центров X^2, а во втором — анизотропная D-мозаика. Множество анизотропий среды неисчерпаемо и рассмотренная эллиптическая анизотропия является простейшей для аналитических описаний.

Волновой метод построения D-мозаики, по-видимому, наиболее удобен для реализаций с помощью ЭВМ и особенно с помощью оптоэлектронных сред Ф. Д. Дубинина [48]. Дальнейшая автоматизация этих процедур необходима для более широкого исследования свойств организации биологических тканей и может найти применение в других морфологических исследованиях. Практическая графическая реализация даже изотропной D-мозаики при большом числе D-центров сама по себе достаточно трудоемка, поэтому в описываемых ниже исследованиях свойств неплотных размещений клеток мы ограничились только этим вариантом, хотя построение анизотропных моделей тоже представляет интерес.

Чтобы ввести некоторые необходимые обозначения, опишем кратко процедуру графического построения 2-мерной D-мозаики. Сначала строится D^*-мозаика, которая для плоскости R^2 эквивалентна «триангуляции» множества X^2, т. е. на множестве вершин X^2 строится плоский граф $G^*(X^2)$, все ребра которого — отрезки прямых, а контуры — треугольники. При этом каждая вершина x_k соединяется ребрами только с ближайшими вершинами (мы не будем здесь обсуждать проблему однозначного выбора смежных вершин; на практике этот вопрос обычно решается просто). Затем границы областей $D(x_k)$ строятся с помощью прямых, которые, как описано выше, проводятся перпендикулярно к ребрам графа $G^*(X^2)$ и через средние точки этих ребер. В результате получается новый граф $G(X_1^2)$ с новым множеством вершин X_1^2, который является графом клеточных границ D-мозаики. Вер-

шины графа $G(X_1^2)$ являются центрами описанных окружностей для треугольных клеток мозаики Делоне.

Замечание 1. Переход от мозаики Делоне к мозаике Дирихле можно рассматривать как частный случай «сопряжения» мозаик, но это сопряжение является особым в силу отсутствия обратного преобразования. Формально преобразование (2) отличается, например, от известного дуального преобразования планарных графов принципом построения новых вершин. Если для заданной D^*-мозаики строить ее дуальный аналог, то новые вершины X_1^2 выбираются внутри треугольных областей $G^*(X^2)$; это могут быть центры тяжести треугольников или центры вписанных окружностей и т. д. При абстрактных построениях дуальных графов новые вершины X_1^2 выбираются внутри 2-клеток исходного графа произвольно, так как изоморфность графов определяется по топологическим критериям [112].

Замечание 2. Если определен способ построения новых вершин X_1^2 по заданному множеству старых вершин $X^2 = X_0^2$, т. е. определено преобразование φ: $X_0^2 \to X_1^2$, то этот процесс можно продолжить и, строя на множестве X_1^2 мозаику Делоне, затем с помощью той же φ-процедуры получить новое множество $X_2^2 = \varphi(X_1^2)$. Представляется интересным проследить цепи преобразований $X_0^2 \to X_1^2 \to \ldots \to X_k^2$ для разных случаев: 1) когда φ — преобразование Дирихле (2); 2) когда φ соответствует выбору новых вершин в виде центров тяжести или других «замечательных» точек исходных областей. Здесь интересны как асимптотические свойства таких последовательностей, так и формы φ-преобразований, определяющие конечные цепи, например $X_0^2 \to X_1^2 \to X_0^2$.

После того как мозаика Дирихле D построена, вспомогательную мозаику Делоне D* можно «стереть» и далее изучать D как тканевую мозаику, определяя основные функции вероятностей $f(c)$, $u(a)$, $w(a, c)$, а также средние характеристики $\langle a \rangle$ и $\langle a(c) \rangle$ На рис. 26, *а* дано совместное изображение обеих мозаик D и D*, для которых D-центрами служат центры устьичных клеток эпидермиса листа ириса (ср. с рис. 18, *д*). Для устьичных клеток распределение $f(c)$ получается отличным от аналогичного распределения связностей плотно упакованных тканевых клеток, здесь $\max f(c) = f(5)$, т. е. не выполняется 1-й закон Льюиса (см. подраздел 1). Однако эта мозаика является вполне сбалансированной, так как $\langle a \rangle / a_6 = 0{,}93$ и, кроме того, распределение средних площадей по связностям $\langle a(c) \rangle$ является почти линейным (рис. 27), т. е. удовлетворительно соответствует льюисовской мозаике L_1^2.

Изучение распределений устьичных клеток (и ряда других специализированных клеток) особенно интересно в связи с теорией «блокирующего эффекта», на основе которой в физиологии растений объясняется возникновение этих клеток среди однородной мо-

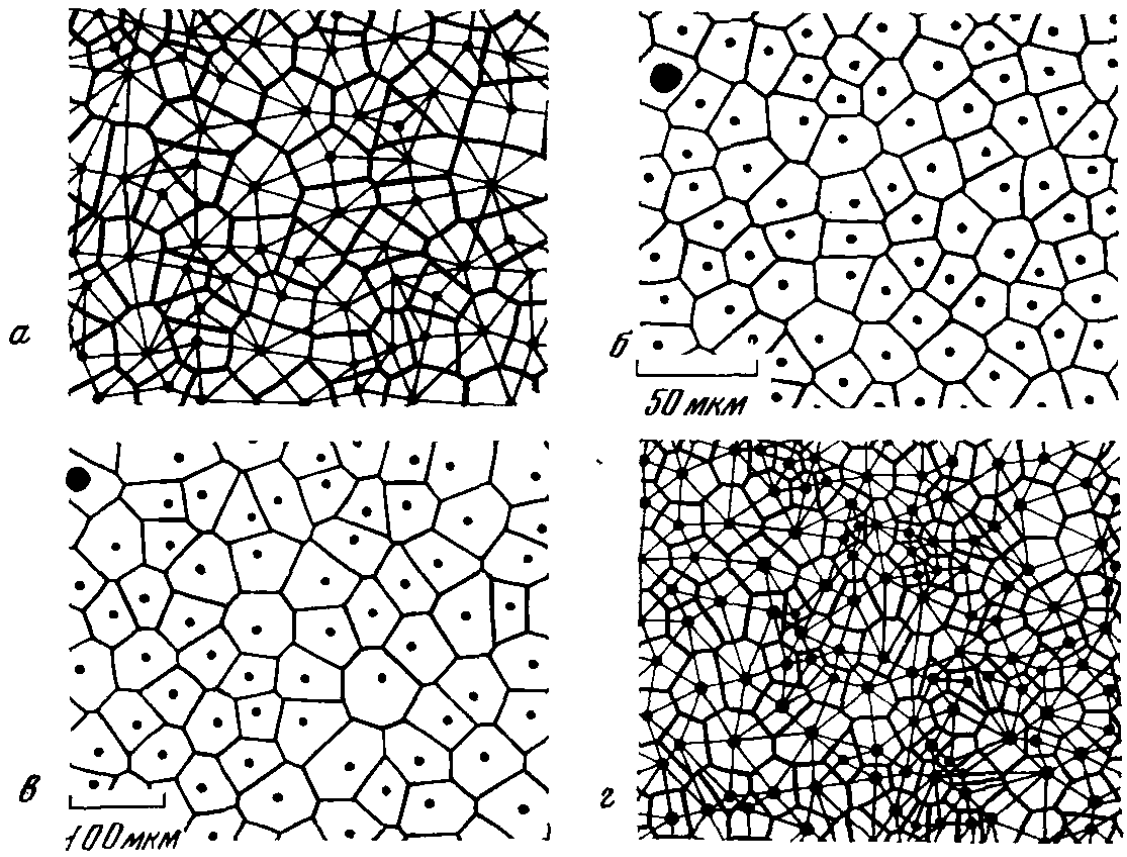


Рис. 26. Дирихле-мозаика для устичных клеток листа ириса (*а*), решетки ПК мыши (*б*) и человека (*в*), осевших фибробластов (*г*)

заики эпидермальных клеток листа [67]. Полагается, что устьичные клетки являются источниками («инициалями») тормозного влияния, которое распространяется на некоторое конечное множество окружающих их эпидермальных клеток. Это множество ближайших эпидермальных клеток называется полем торможения инициали. Тормозное влияние устьичных клеток блокирует переход («дифференцировку») эпидермальных клеток в устьичные. При росте листа происходит деление эпидермальных клеток и устьичные клетки вместе с их полями торможения раздвигаются, что ведет к появлению клеток, не подверженных блокирующему действию, тогда они дифференцируются в устьичные. Таким образом, теория блокирующего эффекта дает описание генеза эпидермальной поверхности листьев растений в виде модели возбудимой среды. Мы думаем, что D-мозаики дают адекватный способ количественного изучения такой модели, поскольку построение D-мозаики можно рассматривать как способ определения полей торможения. Следует отметить возможную частичную неадекватность изотропной D-мозаики для исследованного нами случая, так как эпидермис листа ириса является существенно анизотропным (см. рис. 18, *д*). Поэтому для точного определения конфигураций полей торможения устьичных клеток здесь необходимо

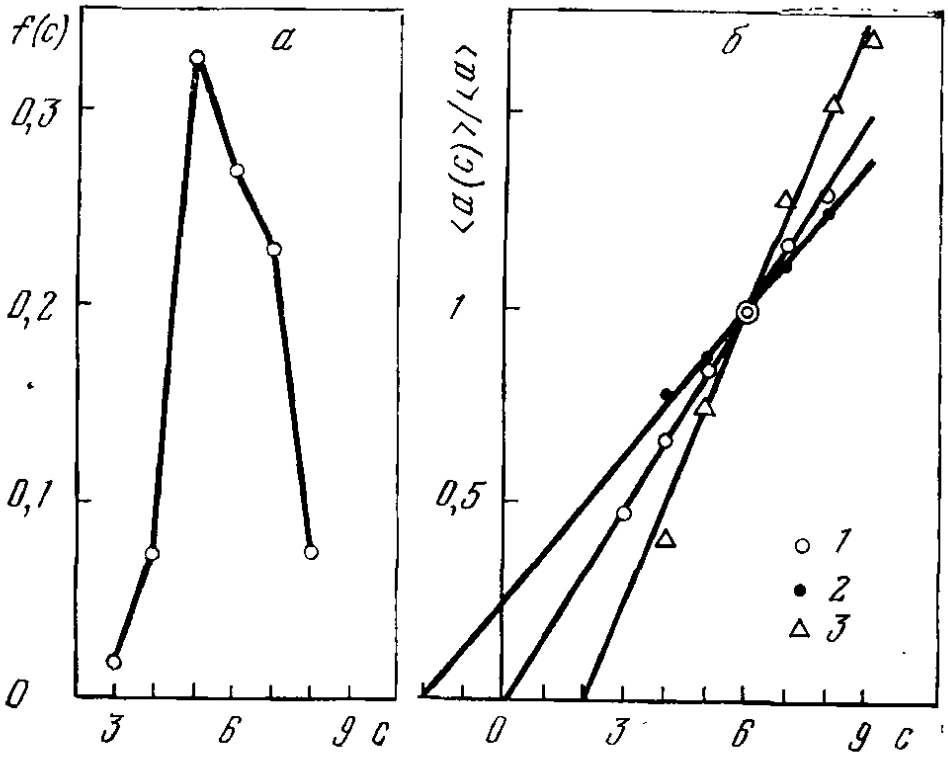


Рис. 27. Распределение связностей (*а*) и средних площадей (*б*) для *D*-мозаик

1 — устьичные клетки;
2 — клетки Пуркине;
3 — осевшие фибробласты

строить анизотропную *D*-мозаику со степенью анизотропии эпидермальных клеток.

В качестве другого объекта исследования свойств неплотных размещений клеток мы выбрали решетку тел клеток Пуркине («решетка ПК)» коры мозжечка человека, кошки и мыши. Сравнительное описание свойств решетки ПК дано в нашей работе [87]. В работах [87, 178] доминирует идея, что кора мозжечка в принципе строится как правильная структура, поэтому предпринимались попытки поиска дополнительных критериев сходства реальной решетки ПК с правильной гексагональной решеткой. Однако, согласно 2-му закону Льюиса (см. подраздел 1), для 2-мерных плотных упаковок тканевых клеток всегда характерна гексагональная организация в среднем. Поэтому и в случае решетки ПК более правильно не искать косвенные подтверждения этого закона, а полнее изучить вероятностные законы двумерного распределения ПК.

Для подобного анализа свойств решетки ПК по серийным срезам мозжечков мыши, кошки и человека [87] были сначала зарисованы все тела ПК в областях тангенциальных сечений, содержащих большое число m клеток. Затем на таких увеличенных зарисовках овальный контур тела ПК заменялся центральной точкой и по этим точкам графически строилась соответствующая *D*-мозаика (рис. 26, *б*, *в*). В случае мозжечка человека для таких построений были использованы две области с $m = 96$ и 115, для мозжечка кошки тоже две области с $m = 88$ и 123, а для мыши — одна область с $m = 171$. Полученные на основе этого материала значения функции $f(c)$ таковы:

c	4	5	6	7	8	9
ПК человека	0,035	0,31	0,41	0,195	0,04	0,01
ПК кошки	0,03	0,3	0,43	0,18	0,045	0,015
ПК мыши	0,04	0,25	0,45	0,22	0,04	0

Как видно, во всех трех случаях функции $f(c)$ практически одинаковы, несмотря на то, что у кошки ПК расположены в 2 раза, а у мыши в 8 раз плотнее в среднем, чем у человека [87]. Практически сходными являются также распределения $u(a)$. Во всех трех случаях мозаики сбалансированы: $\langle a\rangle/a_6 = 1 \pm 0{,}05$. Наконец, средние площади $\langle a(c)\rangle$ являются линейными функциями c (рис. 27), причем относительные значения этой функции $\langle a(c)\rangle/\langle a\rangle$ тоже практически совпадают:

c	4	5	6	7	8	9
ПК человека	0,72	0,87	1,00	1,12	1,27	1,43
ПК кошки	0,77	0,9	0,99	1,14	1,3	1,4
ПК мыши	0,786	0,88	1,01	1,12	1,26	—

Таким образом, законы Льюиса, установленные для плотно упакованных тканевых клеток, выполняются и для D-мозаики решетки ПК. Основное отличие решетки ПК от других описанных выше тканей состоит в том, что род льюисовской мозаики здесь отрицательный и равен примерно —2 (рис. 27), т. е. решетка ПК относится к мозаике типа L^2_{-2}.

Совпадение всех функциональных критериев для трех видов коры мозжечка можно рассматривать как доказательство инвариантности топологической структуры решетки ПК в филогенезе коры мозжечка. Выполнение законов Льюиса особенно интересно, поскольку способы формирования слоя тел ПК и мозаики тканевых клеток, например, эпителия принципиально различны. Слой ПК формируется путем миграции предшественников ПК из зародышевой пластинки, тогда как мозаика эпителия формируется путем деления этих клеток с сохранением связей всех поколений. В соответствии с современными данными по эмбриогенезу коры мозжечка, миграцию предшественников ПК можно образно представить как «оседание» клеток из одного слоя на поверхность второго. Эта картина формирования слоя тел ПК подсказала простую проверочную модель, в которой заведомо отсутствует какая-либо «программа» размещения клеток и которая в принципе в вероятностной форме может существовать для тканевых клеток (см. следующий раздел). Ниже описывается эта «физическая» модель, реализованная с помощью суспензии тканевых клеток.

При культивировании тканевых клеток (фибробластов) регулярно используется процедура пересева клеток, например с целью

помещения их в экспериментальную камеру для дальнейшего наблюдения поведения клеток. При пересеве клетки сначала переводятся в суспензионную форму, затем после заполнения камеры клетки оседают на стеклянное дно камеры и прикрепляются. В суспензии и некоторое время после посадки клетки сохраняют сферическую форму. В наших исследованиях адгезии сферических клеток и начальных деформаций этих клеток [27, 28] постоянно производится оценка средней плотности осевших клеток для разных полей. Мы воспользовались этим обстоятельством и произвели фотографирование полей осевших фибробластов. Затем для увеличенной проекции наиболее «однородного» поля, содержащего 242 клетки, построили D-мозаику (рис. 26, *г*). Полученные результаты превзошли исходные ожидания, так как оказалось, что мозаика Дирихле осевших фибробластов удовлетворяет всем законам Льюиса и подобна тканевой мозаике эпителиальных клеток. Ниже приводятся полученные значения для функций $f(c)$ и $\langle a(c)\rangle/\langle a\rangle$:

c	4	5	6	7	8	9
$f(c)$	0,06	0,285	0,39	0,21	0,06	0,005
$\langle a(c)\rangle/\langle a\rangle$	0,4	0,75	1,02	1,286	1,53	1,7

Из последней строки следует, что D-мозаика осевших фибробластов является льюисовской мозаикой рода 2, т. е. мозаикой L_2^2.

Возможности дальнейшего более широкого изучения свойств случайных мозаик Дирихле связаны с проблемой построения «генераторов» многомерных (в общем случае) распределений случайных точек. Простота описания полирядных мозаик и простота экспериментальной реализации таких моделей обусловлены простотой создания генераторов одномерных распределений точек для любых функций распределения вероятностей. По существу здесь достаточно задать функцию распределения длин клеток $u(l)$ и, основываясь только на знании этой функции, последовательно заполнить весь бесконечный ряд. В многомерных полирядных мозаиках ряды играют роль «рельс», по которым осуществляется заполнение клетками всего пространства. Если ряды по размерам поперечных сечений одинаковы, что естественно для модельных построений, то задание $u(l)$ эквивалентно заданию распределений площадей клеток $u(a)$ для 2-мерных мозаик или объемов $u(v)$ для 3-мозаик. Аналоги подобных «рельс», позволяющие непосредственно реализовать изотропные и анизотропные 2- или 3-мозаики по заданным функциям $u(a)$ или $u(v)$ не известны. Легко указать другие косвенные пути получения случайных пространственных распределений точек, например путем случайных смещений точек правильной решетки, но тогда возникает задача определения функций $u(a)$ или $u(v)$.

4. МОДЕЛИ ГИСТОГЕНЕЗА

Существуют два крайних варианта формирования биологических тканей: 1) клетки из некоторой зародышевой зоны, где происходят деления клеток, мигрируют в некоторую другую область организма или органа, где осуществляется агрегация имигрантов, или межклеточные связи устанавливаются посредством дополнительных отростков; 2) ткань формируется без относительных перемещений клеток, только посредством деления клеток с сохранением ранее образованных межклеточных контактов. Первый вариант характерен для формирования многих отделов ЦНС и тканей внутренних органов животных [106, 108]. Второй вариант тоже распространен и характерен для более простых тканевых образований — начальных стадий формирования зародышей, генеза покровных тканей и является основным в растительных тканях [58, 151].

В настоящем разделе рассматриваются модели гистогенеза второго типа, т. е. удовлетворяющие «принципу сохранения соседства клеток». Первая модель этого типа была построена Жане с целью описания формирования сферической колонии вольвокс [157—159]. Экспериментальные исследования этой колонии, выполненные автором совместно с В. М. Маресиным [102, 103], позволили уточнить описания реальной схемы деления клеток и построить новую, более адекватную модель. Перечислим другие аспекты изучения свойств деления тканевых клеток, в которых основное внимание уделяется пространственной организации ткани[1]. Д'Арси Томпсон обратил внимание на вариабельность клеточных мозаик на начальных стадиях дробления клеток зародышей и сформулировал критерии перечисления топологических типов зародышевых форм [189]. Ф. Т. Льюис, изучая многоклеточные тканевые мозаики (см. предыдущий раздел), пытался построить модели схем деления клеток, которые сохраняют топологию мозаики [166, 168, 169]. В. Б. Иванов описал правила деления клеток в растущем корне, но эти результаты являются в основном экспериментальными [58]. З. Гейнович описал доменную организацию ориентаций плоскостей поперечного деления клеток в камбии дерева и построил волновую модель миграции этих доменов в годовых кольцах дерева [151, 152].

Мы ограничимся здесь рассмотрением самых простых моделей (другие нам не известны) генеза связных тканей посредством деления клеток с сохранением соседства. Яркий пример такого развития дает колония вольвокс, клетки которой образуют истинный

[1] Мы не останавливаемся здесь на большом числе модельных работ, в которых рост ткани или органа понимается только как увеличение числа клеток (см., например, [84]), а также работ, в которых рассматривается только генез формы органа [107].

цитоплазматический синцитий в виде 2-мерной сети на сфере. Так как эта сеть формируется только делением клеток и, по-видимому, неполным делением (мостики, соединяющие клетки взрослой колонии, можно интерпретировать как результат неполного деления), то естествен вопрос: как должны делиться клетки, т. е. в каждом цикле деления распределять направления плоскостей деления, чтобы формировалась замкнутая сеть? Этот вопрос, конечно, порождает серию других: как должны отличаться правила деления в случаях генеза колонии на сфере и на плоскости? В какой мере величина и знак кривизны поверхности влияют на правила деления в общем случае? Можно ли здесь решать обратные задачи — по известной финальной картине структуры ткани и при известном способе ее получения, в данном случае — делением, указать путь или пути формирования? и т. д. Прежде чем рассматривать теоретические аспекты этих вопросов, мы кратко опишем колонию вольвокс — законы ее организации служат критериями выбора модели.

1. Колония вольвокс

Эта колония состоит из большого числа ($N = 256—1024$) клеток, среди которых только несколько клеток, от 1 до 7, представляют собой гонидии, обеспечивающие бесполое воспроизведение. Все клетки колонии располагаются на поверхности сферы, внутренняя полость которой у взрослых колоний заполнена прозрачным гелем.

Для взрослых колоний характерно следующее свойство: число клеток N выражается как целая степень числа 2. В изученной популяции [102] наблюдался спектр значений

$$N = 2^8,\ 2^9,\ 2^{10}, \tag{1}$$

что служит свидетельством синхронности делений клеток в каждом цикле, т. е. взрослые колонии отличаются только числом циклов делений, которые реализуют зародышевые формы в своем развитии. Спектр общего числа клеток (1) объясняется фазовыми сдвигами начала делений разных гонидий одной материнской колонии, тогда как остановка делений у всех происходит одновременно. При длительности всего цикла между двумя синхронными делениями клеток примерно 12 ч, длительность одного акта «синхронного» деления составляет 10—15 мин.

Клеточная сеть взрослой колонии довольно однородна — распределение степеней связности клеток $f(c)$ описывается количественно так (рис. 28, *а*):

$$f(5) = 0{,}155;\quad f(6) = 0{,}7,\quad f(7) = 0{,}145. \tag{2}$$

В работе [102] высказано предположение, что слегка увеличенная

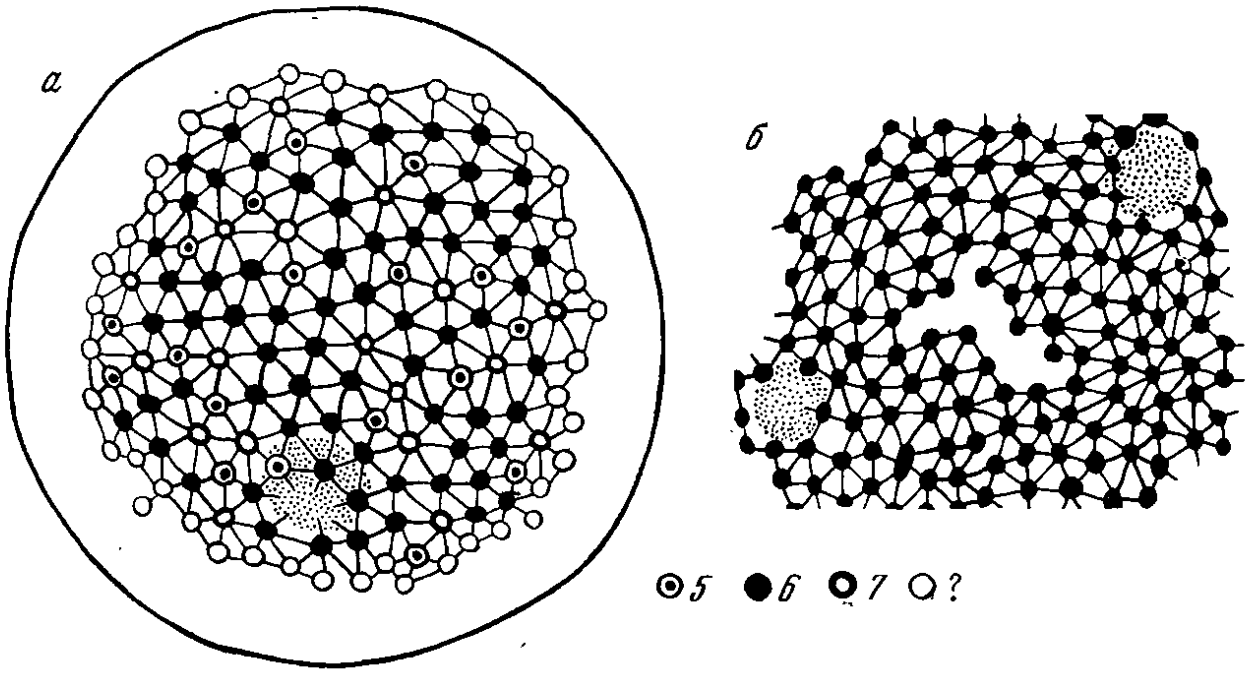


Рис. 28. Два фрагмента сети взрослой колонии вольвокс ($N = 1024$) при виде сбоку (*а*) и в области фиалопора (*б*)

На рис. 28 *а*, выделены раскраской клетки степеней *5*, *6*, *7*

доля $f(5)$ объясняется сферической формой клеточной мозаики, но такой эффект преобладания $f(5)$ над $f(7)$ наблюдается и в плоских мозаиках (см. рис. 16).

Интересная особенность организации сети колонии — наличие в ней «отверстия», которое называется фиалопором. Это отверстие существует из-за необходимости молодым колониям после окончания делений осуществлять акт выворачивания, когда внутренняя поверхность становится внешней и наоборот. Граничные клетки фиалопора хорошо видны у взрослых колоний (рис. 28, *б*) и их можно наблюдать в процессе развития у зародышевых форм [102]. Подсчеты числа $N_ф$ граничных клеток у взрослых колоний $n = 8, 9, 10$, где n — номер стадии деления, а также у зародыша — $n = 3, 4, \ldots, 7$, согласуются (проверка этого согласования производилась для доказательства отсутствия разрывов связей граничных клеток при выворачивании колонии):

$$\begin{array}{rcccccccc} n = & 3 & 4 & 5 & 6 & 7 & 8 & 9 & 10 \\ N_ф = & 6 & 6 & 8 & 10 & 12 & 14 & 16 & 18 \end{array} \qquad (3)$$

Согласно этим данным, у зародыша, начиная со стадии $n = 4$, каждый акт общего удвоения числа клеток сопровождается увеличением числа граничных клеток на 2 клетки.

Гонидиальную клетку перед началом деления, благодаря ее увеличенному размеру, можно представлять как сферу (диаметром 30 мкм, при обычном размере вегетативных клеток 8 мкм и общем диаметре всей колонии 300 мкм), которая в одной точке A при-

креплена к внутренней поверхности материнской колонии. Пусть B — центр гонидия и L — прямая, проходящая через A и B, представляющая «ось» гонидия и будущего зародыша. 1-я плоскость деления проходит через ось L, поэтому она называется меридиональной. Две плоскости второго деления параллельны друг другу и оси L, через которую, однако, они не проходят и образуют с плоскостью 1-го деления угол примерно 60° (рис. 29, *1*). Образующийся при этом 4-клеточный агрегат называется «палинтомическим крестом»: кроме контактов клеток по периметру, имеется «диагональный» контакт между парой противолежащих клеток.

Согласно Жане [159] и А. А. Захваткину [54], плоскости третьего деления проходят с одинаковым для всех клеток наклоном к оси зародыша (рис. 29, *2*) и результирующая 8-клеточная стадия тогда должна иметь результирующую форму, у которой все 8 клеток — граничные.

Однако, согласно нашим наблюдениям, плоскости 3-го деления распределяются не одинаковым образом у всех четырех клеток: у пары противолежащих контактирующих клеток они квазиэкваториальны, а у двух других — квазимеридиональны (рис. 29, *3*). Поэтому реальный зародыш в этой стадии имеет только 6 граничных клеток, что согласуется со свойством (3) следующей стадии 4: на основе 8-клеточного «комплекса Жане» с 8 граничными клетками реализовать последовательность (3) невозможно.

Число граничных клеток в 8-клеточной стадии — принципиальный момент для акта «осферивания» колонии. Это свойство используется в описываемой ниже модели.

2. Модели роста колоний

Перечислим основные условия, которым должны удовлетворять модели роста колоний:

1) каждая новая стадия деления сохраняет старые связи клеток;
2) деления клеток осуществляются синхронно;
3) все деления клеток равномерны.

Зародыш на n-й стадии дробления представляет собой агрегат A_n примерно одинаковых клеток, который характеризуется определенным числом клеток $N = 2^n$ и определенным распределением связанностей клеток. Один шаг синхронного деления есть переход к агрегации A_{n+1}, содержащей $2N = 2^{n+1}$ клеток и получающейся путем раздвоения N клеток A_n. Такой переход можно рассматривать как некоторое преобразование («преобразование деления») $D_nA_n \to A_{n+1}$. Преобразование деления при переходе от стадии A_n к стадии A_{n+1} задается распределением плоскостей деления в агрегации A_n. Описание этого преобразования D_n, позволяющего по данной агрегации A_n перейти к агрегации A_{n+1}, назовем правилом деления n-й стадии.

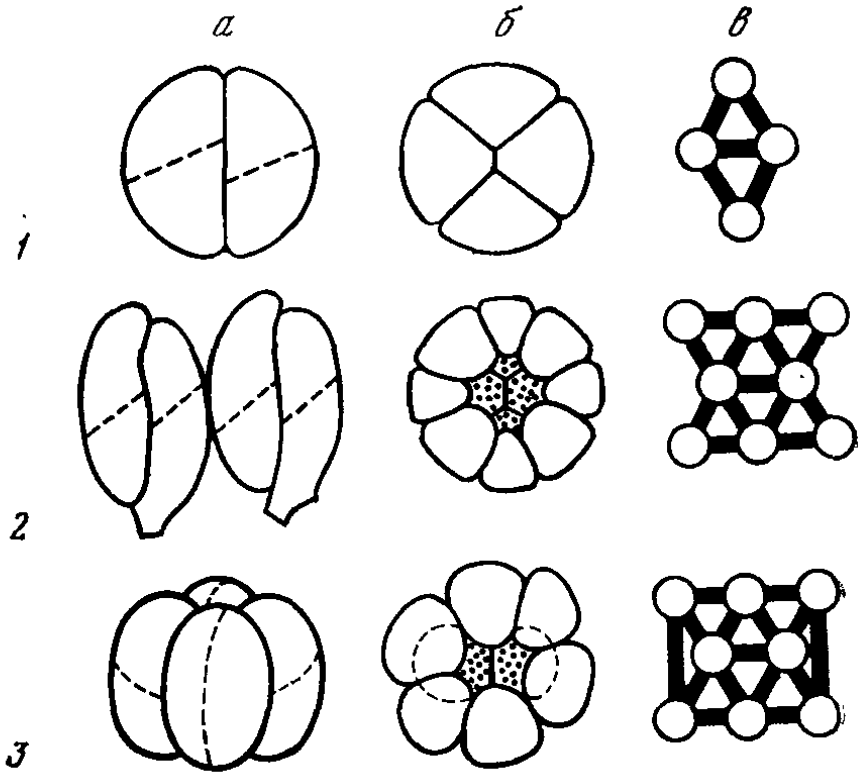


Рис. 29. Схемы ранних стадий дробления зародыша

По вертикали: *а* — схемы направлений плоскостей (пунктирные линии); *б* — результат деления, *в* — граф результата; по горизонтали: *1* — переход стадий 1 → 2; *2* — переход 2 → 3 по Жанз; *3* — реальный переход 2 → 3 у вольвокса

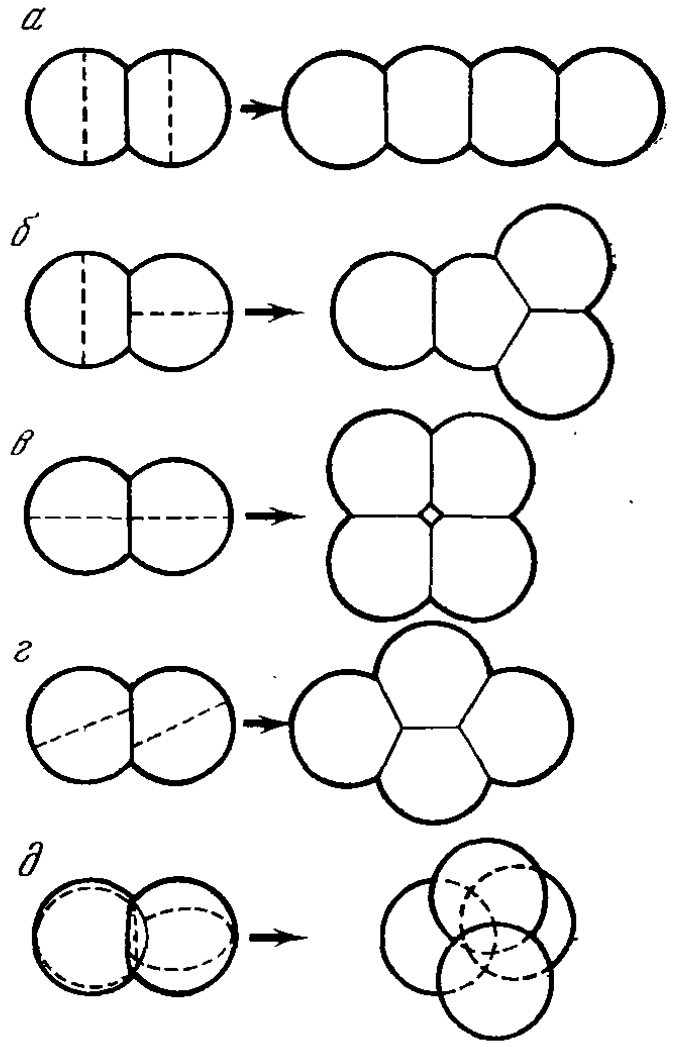


Рис. 30. Основные преобразования 2-клеточной формы в 4-клеточную

а — цепное; *б* — смешанное: *в* — прямое; *г* — косое деление; *д* — тетраэдное

Рассмотрим возможные преобразования деления начальных стадий клеточных агрегаций. Очевидно, плоскость первого деления может иметь произвольную ориентацию; условие равномерного дробления требует только, чтобы она проходила через геометрический центр клетки; это условие сохраняется и для клеток последующих стадий.

У двуклеточной агрегации появляются два различных участка ее поверхности: зона контакта с другой клеткой и свободная поверхность; плоскости деления могут либо пересекать зону контакта с другой клеткой, либо не пересекать ее. Естественно предполагать, что если плоскость деления проходит через зону контакта между клетками, то эта зона соответственно распределяется между дочерними клетками. Число возможных преобразований деления при переходе от двуклеточной стадии к четырехклеточной равно 5 (рис. 30). Введем следующие обозначения этих отдельных преобразований.

D_1^1 — обе плоскости деления не пересекают зону контакта («цепное деление»); $D_1^1A_1$ — цепочка из четырех клеток; D_1^2 — одна плоскость пересекает зону контакта, другая — нет («смешанное деление»); четырехклеточная стадия имеет форму треугольной ячейки с «хвостом»; D_1^3 — плоскости деления проходят через зону контакта и совпадают с плоскостью, проходящей через центры клеток («прямое деление»); образуется элементарная квадратная ячейка; D_1^4 — обе плоскости деления проходят через зону контакта и взаимно перпендикулярны («тетраэдное деление»); центры четырех клеток образуют вершины тетраэдра; D_1^5 — плоскости деления параллельны и делят зону контакта на три участка («косое деление»); новая стадия $D_1^5A_1$ совпадает с четырехклеточным зародышем колонии.

Описанные схемы деления определены только для пар смежных клеток, но их можно применять и в многоклеточных агрегациях, разбивая последние на неперекрывающиеся пары или «димеры».

Рассмотрим тривиальные способы применения этих преобразований деления для пар. Если развитие клеточной ткани всегда начинается от одной клетки, то последовательное применение на каждом шаге одного из преобразований делений приведет к следующим результатам (рис. 31): 1) при цепном делении растет одномерная ткань (цепочки клеток); 2) прямое деление дает рост квадратной ткани; 3) косое деление приводит к росту треугольной ткани.

Тетраэдное деление мы не будем рассматривать, поскольку его использование приводит к образованию трехмерных тканей. Смешанное деление, если используется только оно одно, приводит к росту неоднородной ткани, однако, как будет показано ниже,

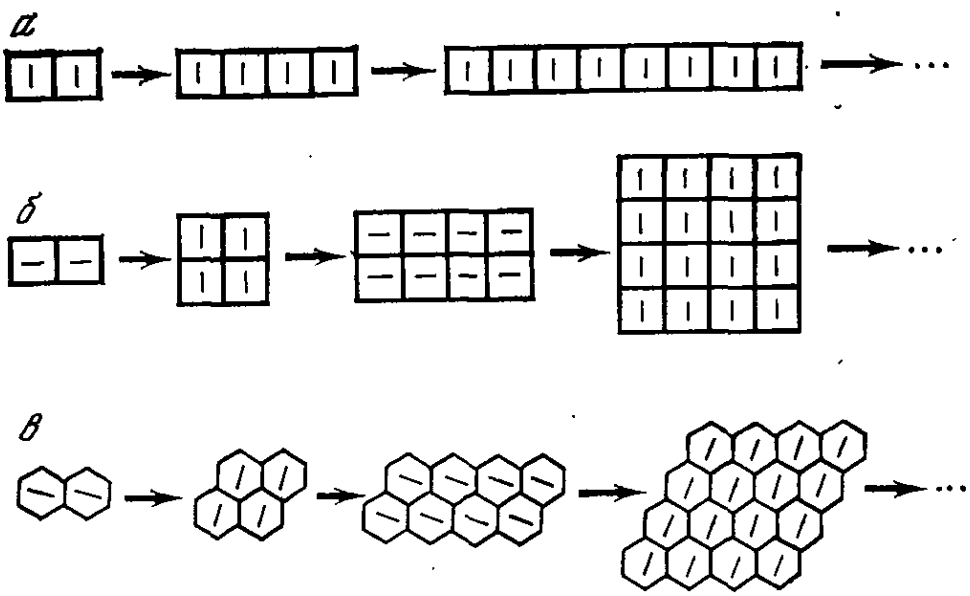


Рис. 31. Тривиальные схемы деления
а — рост цепи; *б* — квадратной мозаики; *в* — гексагональной мозаики

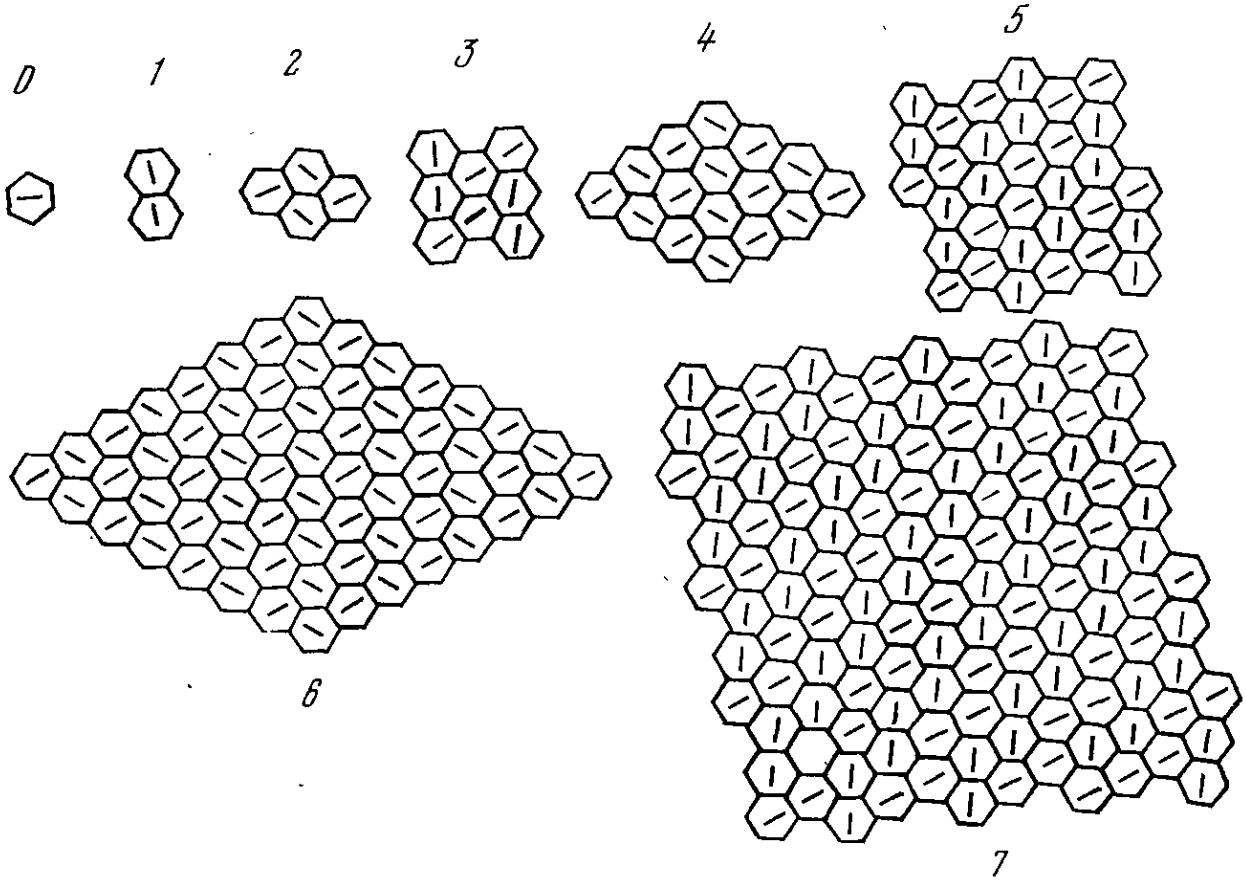


Рис. 32. Компактный рост однородной гексагональной колонии
Черточки внутри гексагонов — направление плоскостей деления для перехода в следующую стадию ($n = 1—8$)

комбинируя его с косым делением, можно получить рост треугольной ткани.

Сначала рассмотрим плоскую модель развития колонии, агрегации которой проходят через комплекс Жанэ J_3 (рис. 32), поэтому будем обозначать другие стадии через J_n.

Итак, $A_0 \equiv J_0$; $A_1 \equiv J_1$; среди четырехклеточных стадий для этой колонии естественно выбрать палинтомический крест: $A_2^5 = J_2$ (рис. 29). Если для деления J_2 можно выбрать косое деление как один из способов роста ткани, то получающаяся восьмиклеточная стадия не компактна и сильно отличается от комплекса Жанэ. Поэтому для перехода к восьмиклеточной стадии следует воспользоваться смешанным делением. Если при этом квартет клеток не разбивать на димеры, а рассматривать как единый комплекс, то D_2 можно охарактеризовать последовательной сменой направлений («вращением») плоскостей деления при обходе квартета по периметру (рис. 32), поэтому данный способ деления можно назвать «роторным делением». Таким образом, роторное деление преобразует палинтомический квартет в комплекс Жанэ.

Далее, комплекс Жанэ J_3 однозначно (с точностью до зеркальной симметрии) разбивается на димеры, и D_3 — косое деление клеток в димерах. Такое преобразование переводит каждый димер в палинтомический квартет, поэтому J_4 однозначно разбивается на четыре соответствующих квартета (рис. 32). Затем D_4 — роторное деление клеток в квартетах J_4, в результате чего получается агрегация J_5, сложенная из четырех комплексов Жанэ, и т. д.

Таким образом, в данной плоской модели роста колонии четные стадии $J_2, J_4, J_6, \ldots$ допускают разбиение на палинтомические квартеты, а нечетные стадии J_3, J_5, $J_7, \ldots$ — на комплексы Жанэ, поэтому алгоритм построения плоской модели можно сформуровать в виде правил деления основных комплексов (димеров и квартетов).

Преобразования нечетных стадий — суть косые деления клеток димеров, а четных стадий при $n \geqslant 2$ — роторное деление клеток квартетов.

Заметим, что каждая нечетная стадия допускает разбиение на димеры двумя различными способами; в случае J_3 это приводит к двум конфигурациям J_4, которые являются зеркальными изомерами. Чтобы избежать нарушения однородности ткани на последующих нечетных стадиях, которые могут возникнуть на «сшивках» между потоками каждой из клеток J_2, следует в каждой конфигурации более высокого порядка выбирать пары одинаковым способом.

Плоская модель строилась с целью понять, как с помощью различных преобразований делений сформировать однородную ткань так, чтобы при построении сферической модели не заботиться о сохранении локальной однородности.

Ранние стадии дробления (в нашем случае $n \leqslant 2$) являются «плоскими», поэтому встает вопрос: каким образом зародыш «осферивается»? Поскольку клеточные перемещения со сменой соседства запрещены, то понятно, что этот процесс осуществлялся при некотором особом распределении плоскостей деления. Именно

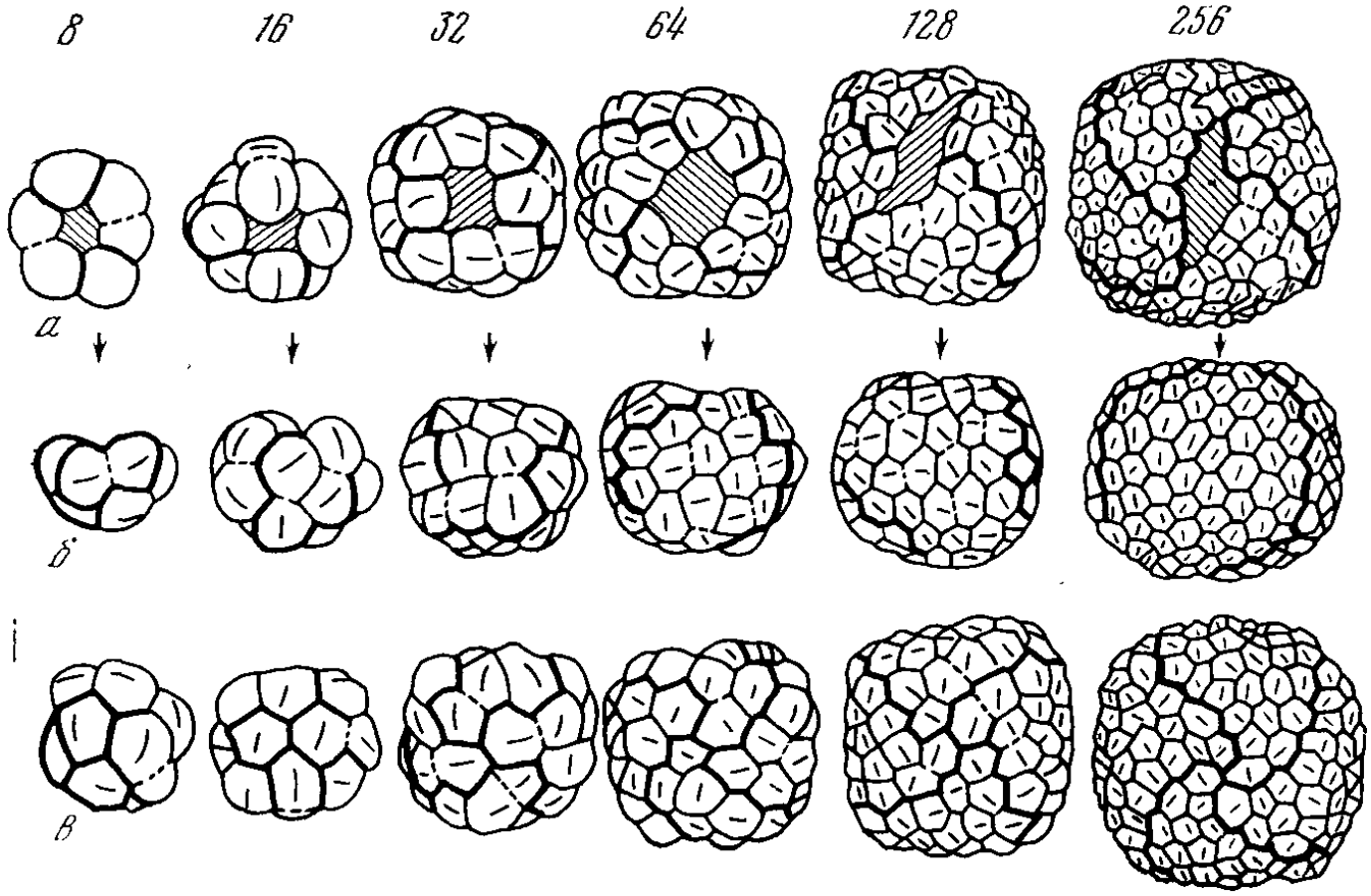


Рис. 33. Объемные модели стадий $n = 3, 4, \ldots 8$

Пунктирные границы — предыдущие деления, черта на поверхности клетки — новые деления; горизонтальные ряды: *а* — вид с фиалопора; *б* — сбоку, стрелкой указан фиалопор; *в* — с переднего полюса

это особое распределение плоскостей деления, позволяющее зародышу осфериться, описано нами в подразделе 1 для перехода от четырехклеточной к восьмиклеточной стадии. Обозначим это преобразование через D_2^*.

Характерным признаком этого перехода является наличие экваториальной плоскости деления. Заметим, что при тетраэдном делении также происходит осферивание зародыша, но на более ранней стадии.

Следовательно, восьмиклеточная стадия реальной колонии вольвокса является уже сферической. При построении сферической модели ее клеточные агрегации будем обозначать через V_n.

Поскольку алгоритм плоской модели дает способ сохранения локальной однородности, поступим следующим образом: V_3 допускает однозначное разбиение на четыре димера; применяя к последним косое деление, получим V_4, допускающую однозначное разбиение на четыре палинтомических квартета. Применяя к этим квартетам роторное деление, получим V_5 и т. д. (рис. 33). На этом рисунке приведены фотографии объемных моделей из пластилина, построенных по приведенному алгоритму.

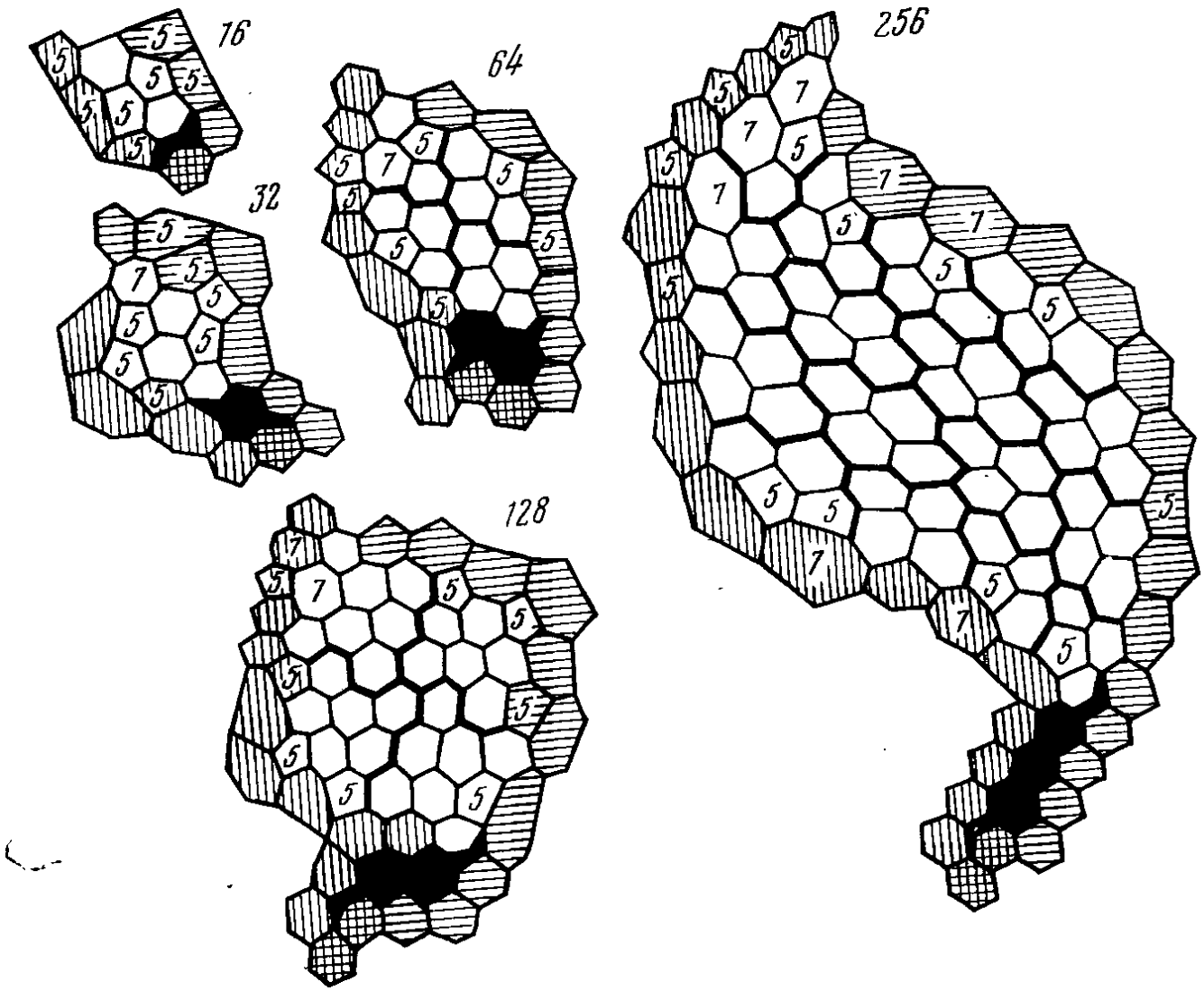


Рис. 34. Развертка сферической модели на плоскость для стадий $N = 16$, 32, . . . 256

1/4 зародыша (лепесток) представлена белыми клетками; разной штриховкой выделены граничащие с ним клетки соседних лепестков, фиалопор выделен черным цветом. В многоклеточных лепестках жирными линиями обозначены более мелкие комплексы

Как видно, за исключением преобразования D_2^*, $V_2 \to V_3$, все остальные деления описываются алгоритмом плоской модели.

Все сферические агрегации каждой стадии, при $n > 2$, состоят из четырех «лепестков» (выделены на моделях рис. 33), клетки которых являются потомками соответствующих четырех клеток палинтомического креста V_2. Все внутренние клетки каждого лепестка имеют одинаковую степень связности $c = 6$, а клетки степеней связности 5 и 7, необходимость которых следует из теоремы Эйлера, находятся на сшивках лепестков (рис. 34). Следовательно, именно переход D_2^*, осферивая зародыш, приводит к возникновению этих неоднородностей.

Данная сферическая модель дает минимальные количества N_5 и N_7 внутренних клеток степеней 5 и 7. Число таких клеток для

каждой стадии дробления нетрудно подсчитать по разверткам лепестков (рис. 34):

N	16	32	64	128	256
N_5	12	14	14	16	26
N_7	0	2	2	4	14

Даже, если реальная колония вольвокс имеет генетическую программу развития, подобную описанной выше, число «дислокаций», т. е. в данном случае число клеток степени связности, отличной от $c = 6$, может быть большим, чем в нашей модели (рис. 34) из-за ошибок в реализации этой программы, или при вероятностной природе этой программы. Кроме того, не исключено, что данная модель не является единственной. Следует еще выяснить, каким является множество схем деления клеток, которое охватывает все случаи развития сферических колоний и в какой мере граничное условие фиалопора (1.3) сужает это множество.

3. Инвариантные деления мозаик

В описанной выше схеме роста плоских колоний имеет место чередование правил деления для четных и нечетных стадий. Рассматривая только внутренние области этих колоний, мы видим, что, несмотря на различия в способах распределений плоскостей деления клеток, в обоих случаях гексагональная мозаика опять преобразуется в гексагональную.

Определение. Преобразование деления мозаики $\mathbf{M}_c^n$, когда каждая клетка делится на две, называется инвариантным делением и обозначается $D = I$, если результирующая мозаика изоморфна исходной:

$$I(\mathbf{M}_c^n) = \mathbf{M}_c^n. \tag{1}$$

Мы ограничимся рассмотрением только 2-мозаик, из которых основной интерес представляет гексагональная $\mathbf{M}_6^2$, поскольку тетрагональная мозаика $\mathbf{M}_4^2$ имеет единственное инвариантное деление тривиального типа (см. рис. 31, *б*). Для $\mathbf{M}_6^2$, кроме тривиального деления, которое обозначим через I_0 (см. рис. 31, *в*), мы знаем еще (см. подраздел 2): I_1 — палинтомические деления димеров, I_2 — роторное деление квартетов. В связи с этим возникает проблема № 1: описать полное множество J_6 инвариантных делений мозаики $\mathbf{M}_6^2$.

Первый этап решения этой проблемы — определение локальных свойств операторов $I \in J_6$, т. е. перечисление вариантов сужений I на одну клетку совместно с соседями. Деление одиночной клетки в 2-мозаике формально означает проведение внутри клетки нового ребра — «ребра деления» (РД). Условию равномерного деле-

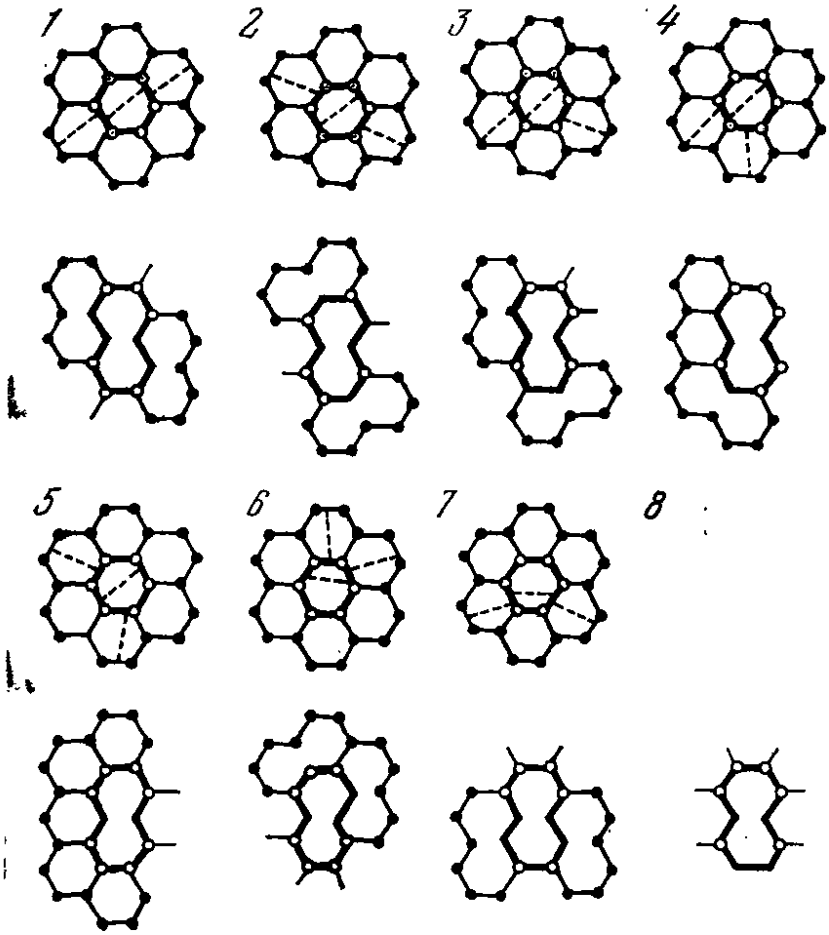


Рис. 35. Классификационная схема типов димеров (*1—8*)

Верхний ряд — варианты ориентаций плоскостей деления; нижний ряд — соответствующие димерные типы

ния удовлетворяют три варианта ориентации одиночного РД, в которых РД как отрезок прямой проходит через центр клетки, а концы его принадлежат противоположным сторонам гексагона. Чтобы всякий раз выполнялось правило Томпсона (см. раздел 3), необходимо еще различать подварианты: стороны гексагонов делятся условно пополам и РД смежных клеток попадают в разные половины общей стороны. Далее полагается, что эти дополнительные детали построения D всегда реализуются. Рассмотрим одну клетку в M_6^2 вместе с ее соседями. Полное число m локальных вариантов D зависит от числа i тех РД соседних клеток, которые инцидентны сторонам выделенной клетки. Мы не будем описывать все случаи $i = 0, 1, \ldots, 6$. Очевидно, при $i = 0$ обе дочерние клетки будут связности $c = 5$. Поэтому для реализации преобразования

$$I : M_6^2 \to M_6^8 \qquad (2)$$

необходимо, чтобы $i = 2$ и чтобы внешние РД упирались в разные дочерние клетки, если I — равномерное деление. Тогда общее число локальных вариантов равномерного деления $m = 5$. Эти варианты 1, 2, 3, 4, 5 показаны на рис. 35. Кроме того, здесь показаны еще два варианта 6 и 7 неравномерного деления, которые локально удовлетворяют (2). Следующий этап решения проблемы № 1 — это выяснение возможностей распространения локальных вариантов на всю мозаику M_6^2.

Для этой цели воспользуемся той же канонической формой представления результирующей мозаики M_6^2, какая использовалась в описаниях роста колоний (подраздел 2): сначала $M_6^2 \to \to IM_6^2$ реализуется введением новых РД без деформации старых границ, затем осуществляется такая деформация границ, чтобы каждая дочерняя клетка превратилась в правильный гексагон; затем в новой гексагональной мозаике IM_6^2, составленной из пар дочерних клеток — «димеров», сотрем новые РД, превращая димеры в образцы областей, в которые преобразуются исходные материнские клетки. Эта геометрическая вспомогательная процедура позволяет описывать преобразование (2) как плотную укладку димеров. Согласно обозначениям раздела 2, материнские клетки-гексагоны суть e^2 (6, 6, 1), а димеры без ребра (и вершин), разделяющего дочерние клетки, являются клетками e^2 (8, 8, 1). Поскольку димеры как клетки сохраняют степень связности 6 материнских клеток, постольку число типов димеров формально равно числу сочетаний из 8 по 6, т. е равно 8. Один из этих типов — 8-й (рис. 35) — чисто комбинаторный и не может реализоваться в мозаике димеров. Остальные 7 типов димеров можно поставить в соответствие описанным семи локальным вариантам деления (рис. 35), из которых первые 5 отвечают равномерному делению. Интересуясь далее только равномерными делениями, мы можем теперь исходную проблему переформулировать в следующую эквивалентную проблему № 2: описать полное множество димерных мозаик, $\mathcal{M}_6$, элементами которых могут быть только димеры типов 1, 2, 3, 4, 5 (рис. 35). Обозначим кратко через M $(i, \ldots, j)$ интересующую нас мозаику, содержащую димеры типов $i, \ldots, j$.

Отметим сначала описанные схемы деления: тривиальному делению I_0 соответствует мозаика M (1), палинтомическому делению димеров I_1 — мозаика M (4), а роторному делению квартетов I_2 — мозаика M (2). Кроме этих, возможен еще один «монодимерный» вариант мозаики M (3) (рис. 36). Монодимерные мозаики можно считать основными, так как на их основе можно строить другие «полидимерные» варианты, например, сшивая разные монодимерные мозаики по одинаковым границам (рис. 37). Представленные на данном рисунке мозаики исчерпывают множество однородных димерных мозаик, характерным признаком которых служит ориентация димеров только в двух из трех возможных направлениях. Нетрудно построить однородные димерные мозаики с использованием трех направлений ориентации димеров, но такие мозаики не воспроизводятся при равномерном делении клеток. Комплексы димеров с ориентацией в трех направлениях могут возникать при равномерном делении только «локально», т. е. в виде отдельных локальных неоднородностей мозаики («фокусов»). Подобные фокусы «естественно» возникают в мозаиках, в которых используют-

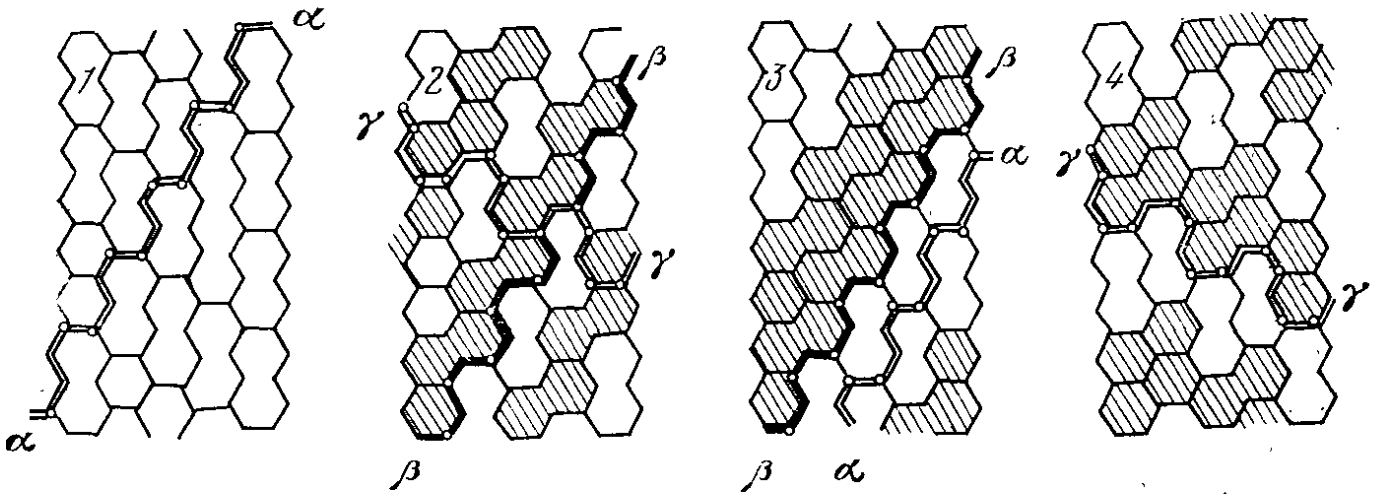


Рис. 36. Монодимерные мозаики из димеров типа 1, 2, 3, 4
Выделены одинаковые межклеточные границы α, β, γ

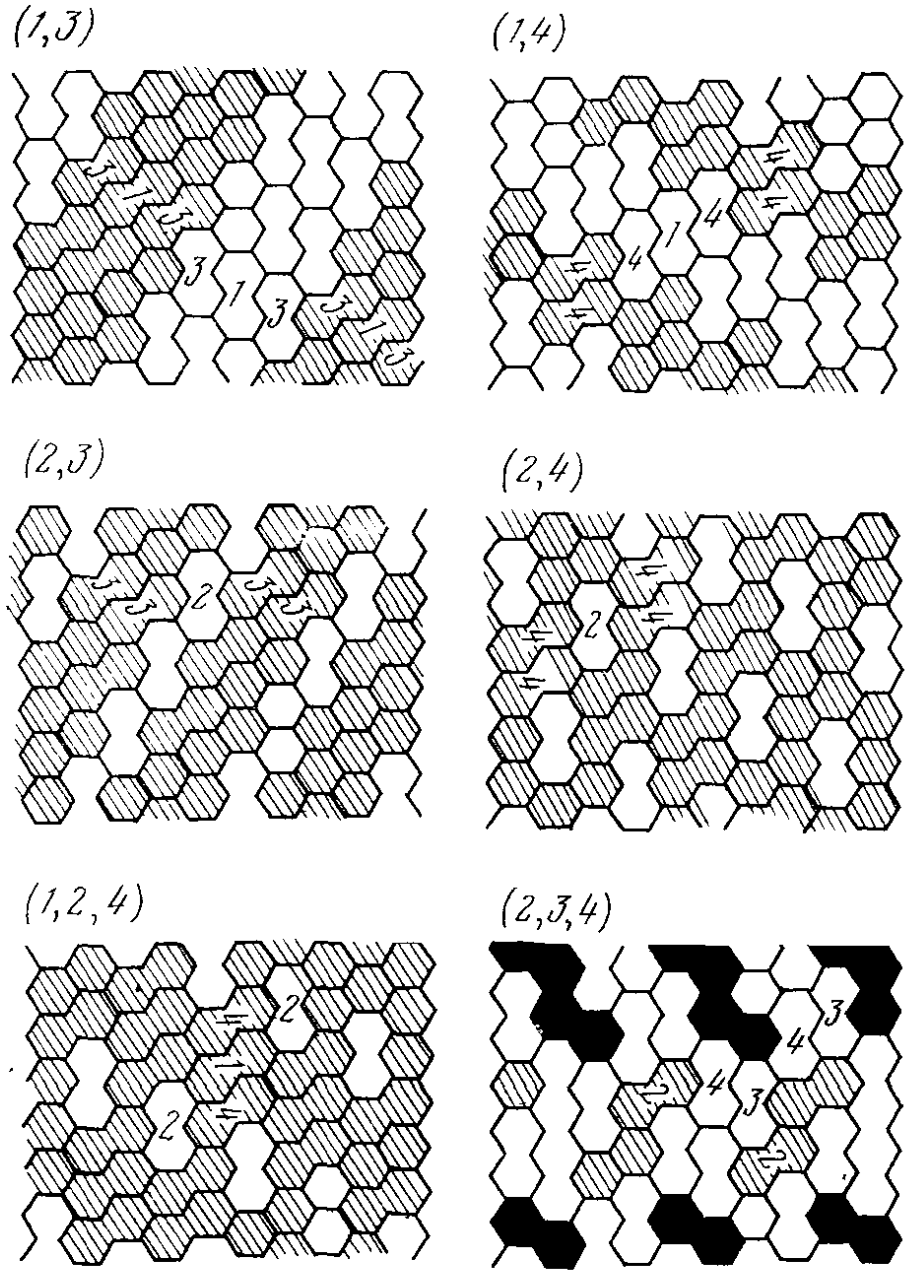


Рис. 37. Варианты полидимерных мозаик

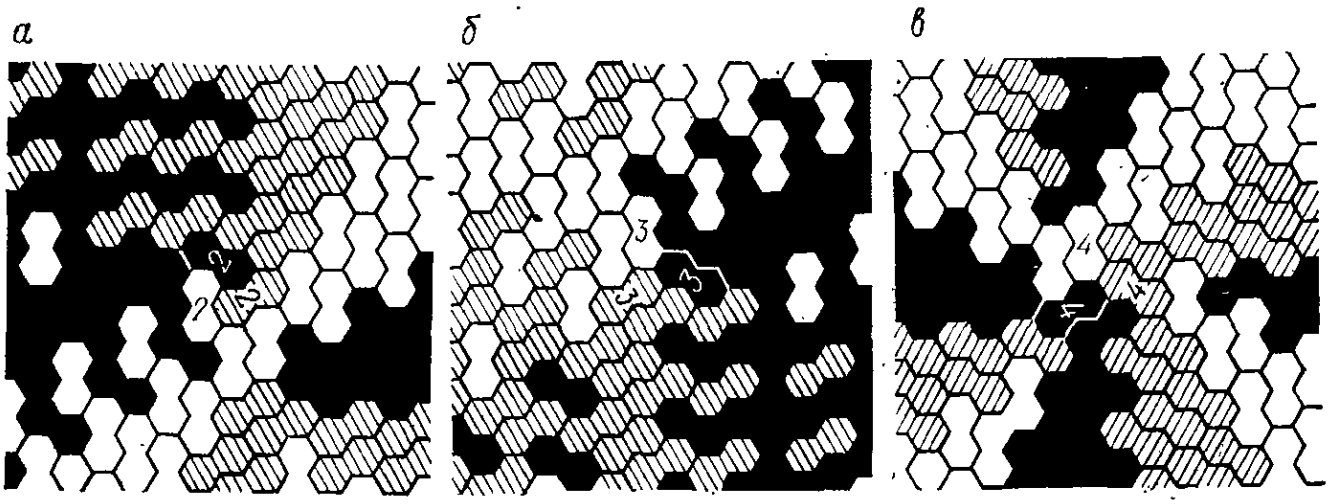


Рис. 38. Варианты димерных фокусов (*а—в*)

ся димеры типа 5. Однако фокусы можно получить и в мозаиках, не содержащих димеры 5-го типа (рис. 38). Для полного решения проблемы № 2 необходимо разобраться еще с этими «фокусами», которые интересны и в абстрактном плане описания мозаик, но на этом мы здесь останавливаться не будем.

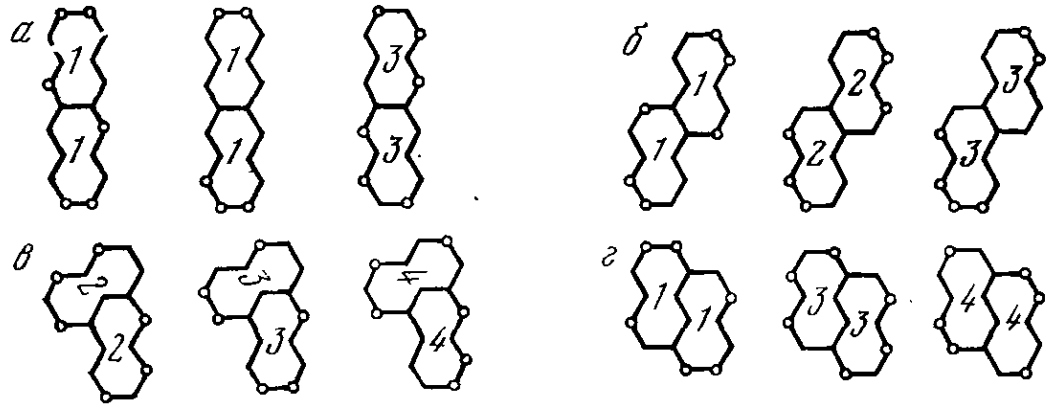


Рис. 39. Конфигурационные (*а— г*) и координационные типы квартетов

Зная множество «одношаговых» преобразований мозаик (1) или (2), мы можем далее строить «многошаговые» преобразования, например, с целью описания роста «фундаментальных колоний»— геометрии областей потомков одиночных клеток исходной мозаики (процесс последовательного роста фигур потомков одиночной клетки подобен распространению фундаментальной волны возбуждения в ткани, выбор схемы деления аналогичен выбору топологии функциональной связности клеток; см. главу 2). Описанные выше модели роста плоских колоний (рис. 31 и 32) можно представлять не только как изолированные клеточные комплексы, порожденные одиночной изолированной клеткой, но и как внутренние об-

ласти ткани, т. е. как примеры фундаментальных колоний тканевых клеток.

Реконструкцию фундаментальных колоний тоже удобно производить на основе описанных выше типов димеров. Тогда двукратное преобразование мозаики I (I (М)) сводится к задаче упаковки квартетов, которые синтезируются из данного множества димеров. Квартеты имеют два классификационных признака — конфигурационный, связанный с формой расположения клеток, а также — координационный, связанный с положением на периметре квартета основных вершин, т. е. вершин мозаики квартетов (рис. 39). Далее трехкратное преобразование мозаики I (I (I (М))) сводится к задаче упаковки октетов, которые синтезируются из данного множества квартетов и т. д.

4. Инвариантность случайных мозаик

Совершенно другой подход к решению вопроса об инвариантных делениях возможен в случае случайных мозаик, для которых эту задачу можно решать даже «не видя» клеток. Действительно, в качестве определяющей функции мозаики, например полирядной (см. раздел 3), можно взять функцию распределения длин клеток $u(l)$. Тогда инвариантным следует называть такое деление, которое не меняет формы распределения $u(l)$. Чтобы компенсировать эффект измельчения мозаики в среднем за один акт деления клеток, можно между делениями ввести процесс роста длины клеток. Пусть в начале цикла распределение длин описывается функцией $u_0(l)$, а в конце — непосредственно перед актом деления — функцией $u(l)$. Если между актами деления длина клеток увеличивается вдвое, то, очевидно, $u(l) = {}^1/_2\, u_0(l/2)$.

Пусть $\varphi(x;\ l)$ — вероятность образования плоскости поперечного деления на расстоянии x от левого края в материнской клетке длины l. Поскольку при делении каждой клетки длины l возникает пара клеток длины x и $l - x$, полное описание преобразования длин клеток дает функция $\psi(x,\ l) = [\varphi(x,\ l) + \varphi(l - x,\ l)]/2$. Тогда новое распределение длин клеток после одного акта деления

$$u_1(x) = \frac{1}{2}\int\limits_x^\infty \psi(x, l)\, u_0\left(\frac{l}{2}\right) \mathrm{d}l \equiv \mathrm{D}u_0, \tag{1}$$

где D — краткое обозначение интегрального оператора. В случае однородной последовательности делений структура оператора для всех стадий неизменна, тогда после k-го деления имеем $u_k = \mathrm{D}u_{k-1} = D^k u_0$. Инвариантные деления строятся как решения уравнения

$u = Du$, т. е. как решения однородного интегрального уравнения:

$$u(x) = \frac{1}{2}\int_x^\infty \psi(x, l)\, u\left(\frac{l}{2}\right) \mathrm{d}l. \tag{2}$$

Это уравнение можно использовать двумя способами: 1) для заданных распределений $u(l)$, полученных, например, на основе экспериментальных данных (см. раздел 3), определяется возможная форма ядра $\psi(x, l)$ инвариантного деления; 2) для выбранной схемы деления $\psi(x, l)$ ищутся инвариантные формы распределения длин $u(l)$.

Простейшая из интересных схем деления — все способы деления клеток равновероятны: $\psi(x, l) = l^{-1}\pi(x; l)$, тогда уравнение (2) приобретает вид:

$$2u(x) = \int_{x/2}^\infty l^{-1} u(l)\, \mathrm{d}l.$$

Последнее интегральное уравнение можно заменить дифференциальным уравнением 1-го порядка:

$$2x\frac{\mathrm{d}u(x)}{\mathrm{d}x} + u\left(\frac{x}{2}\right) = 0,$$

которое наглядно демонстрирует специфику этих задач.

глава 2

ТОЧЕЧНАЯ ТКАНЬ

Начиная с этой главы мы переходим к рассмотрению взаимосвязи структурных и функциональных свойств, которые имеют место в разных моделях биологических тканей. При этом задачу описания функциональных свойств ткани мы сузим до определения главным образом «фундаментальных решений», не рассматривая ритмические и более сложные режимы активности ткани. В этой главе на первый план выдвигается понятие «функциональной синцитиальности» ткани в том феноменологическом аспекте, который был характерен для ранних исследований возбудимых тканей, когда механизмы распространения возбуждения не были известными [70, 120, 134, 135]. Основными объектами этих исследований служили миокард, гладкая мышца, нервные сети беспозвоночных и др., а целью было доказательство функциональной непрерывности этих тканей.

Формальная модельная реализация основного постулата функциональной синцитиальности — *возбуждение любой части ткани распространяется на всю ткань*, впервые была осуществлена Н. Винером и А. Розенблютом [33] для теоретических исследований условий, приводящих к циркуляции волны возбуждения вокруг неактивных областей ткани. Эта модель Винера—Розенблюта послужила основой для многих последующих теоретических исследований аномальных режимов возбуждения в сердце [8, 57, 68, 111, 115]. И. М. Гельфанд и М. Л. Цетлин [39] рассмотрели континуальную модель активной ткани, усовершенствовав исходные постулаты модели Винера—Розенблюта и введя дополнительное свойство — спонтанную активность возбудимых точек среды, с целью получения эффектов «динамической памяти». Исследования общих свойств распространения одиночной волны возбуждения провели И. М. Гельфанд и С. В. Фомин [40], они показали, что при гладкой строго выпуклой зависимости мгновенной задержки от направления распространение фронта волны возбуждения описывается уравнением Гамильтона—Якоби — известным уравнением механики и оптики. Основная тема этой главы — развитие проблем работы [40].

Дискретный аналог формальной возбудимой среды рассматривал И. С. Балаховский, чтобы показать возможность реализации на однородной среде логических функций [7]. Позже подобные дискретные среды стали использоваться в вычислительной технике.

Часто этот класс моделей возбудимых тканей называют «непрерывными средами», а дискретные модификации — «типа непрерывных сред», поскольку они удовлетворяют следующему основному принципу: функционально связными по передаче возбуждения являются только геометрически соседние точки. Поэтому в общем случае дискретные модели имеют структуру простых сетей N_s^n, а непрерывные модели определяются на непрерывных многообразиях типа действительного пространства R^n с использованием естественных «топологических связей» точек-клеток этого пространства, т. е. без введения каких-либо дополнительных связей, как это делается в непрерывных моделях нейронных тканей с распределенными связями (см. главу 3). Для выделения моделей тканей с локальными взаимодействиями точек-клеток мы используем название «точечная ткань», поскольку передача возбуждения здесь осуществляется по принципу «от точки к точке». Итак, *точечная ткань* (ТТ) — это множество локально взаимодействующих точек-клеток. Как модель непрерывной возбудимой среды ТТ является кинематической моделью и удобна для изучения глобальных свойств распространения волн возбуждения без учета динамических эффектов, присущих реальным тканям.

Настоящая глава имеет следующую структуру: сначала рассматриваются дискретные формальные модели, затем вводится кинематический формализм непрерывной возбудимой среды, который служит основой для дальнейшего сравнения разных волновых принципов — максимума, Гюйгенса, Ферма — и для описания эффектов преломления или деформации волн возбуждения в простых неоднородных средах.

5. ВОЛНЫ В СЕТЯХ

Дискретные модели ткани естественно определять на сетевых графах. Задание некоторого графа G в этом случае означает задание возможных функциональных связей в множестве клеток-вершин X. Дальнейший переход от данной структурной схемы $G(X)$ к некоторой модели ткани $T(X)$ связан с выбором формы функционального оснащения структурных элементов графа. При формальном подходе, который используется в этом разделе, вершинам приписываются некоторые свойства клеток, а ребрам — свойства передачи некоторых воздействий, влияющих на свойства вершин-клеток.

В общем случае свойства каждой вершины $x \in X$ можно описывать некоторым множеством состояний $Z = \{z_1, \ldots, z_m\}$ с указанием:

1) графа переходов $P(Z)$ в этом множестве состояний;

2) свойств переходов в **P** для разных «воздействий», действующих на данную клетку x через внутренние или внешние связи;

3) связи состояний ребер-связей, выходящих из x, с состоянием клетки x.

Физическое и математическое содержание этих общих формальных отношений может широко варьировать. Некоторые дополнительные примеры подобных вариаций дают следующие главы, посвященные разным моделям тканевых отношений. В настоящем разделе мы ограничимся упрощенной формальной схемой процесса миграции одиночного акта смены состояний клеток.

1. Клетки-автоматы

Рассмотрим какую-либо одну возбудимую клетку и определим ее поведение как поведение конечного автомата. Мы не будем останавливаться на общем определении понятия конечного автомата (см., например, [116]), поскольку для дальнейшего достаточной является описываемая ниже конкретная модель.

Обычная феноменология процесса возбуждения основывается на понятиях стимула и порога с выделением следующих состояний: z_0 — покоя, z_+ — возбуждения, z_- — рефрактерности. Состояние покоя z_0 является устойчивым при отсутствии внешних, по отношению к данной клетке, стимулов, которые обозначим через j_+ и которые называются «входными». Чтобы совершился переход $z_0 \to z_+$, необходимо еще выполнение условия $j_+ \geqslant \varkappa$, т. е. стимул должен превышать некоторый пороговый уровень $\varkappa$, который в пределах этого пункта полагается равным единице, $\varkappa = 1$. Возбуждение или переход $z_0 \to z_+$ при $j_+ \geqslant 1$ происходит мгновенно, но затем в состоянии z_+ клетка находится конечное время θ_+, по истечении которого автоматически происходит следующая смена состояний: $z_+ \to z_-$. Если θ_- — время «жизни» клетки в рефрактерном состоянии z_-, которое является состоянием «невозбудимости» клетки, то полный цикл одиночного возбуждения: $z_0 \to z_+ \to z_- \to z_0$ длится время $\theta_+ + \theta_-$. Этот цикл клетки всегда проходит по автономной программе и внешней стимуляцией можно регулировать только момент запуска цикла возбуждения. В пределе, когда клетка находится под постоянным действием надпорогового стимула, в конце цикла вместо перехода $z_- \to z_0$ сразу осуществляется переход $z_+ \to z_+$, т. е. новое возбуждение. Возбужденное состояние z_+ отличается от прочих главным образом тем, что в нем клетка является сама источником стимулирующего воздействия, которое называется выходным и обозначается j_-. Этой упрощенной описательной схеме можно дать графовое воплощение **P** (Z), где $Z = \{z_0, z_+, z_-\}$ (рис. 40, *а*).

При дискретном представлении времени $t = 0, 1, 2, \ldots$ удобно считать целыми длительности θ_+ и θ_-, чтобы в графе **P** (Z) со-

стояния z_+ и z_- заменить цепочками состояний $z_+ = (z_1, \ldots, z_i)$, $z_- = (z_{i+1}, \ldots, z_m)$, где $i = \theta_+$, $m = 1 + \theta_+ + \theta_-$. Эта модификация графа состояний $\mathrm{P}(Z)$ показана на рис. *40, б*. Состояние клетки в произвольный момент t теперь можно характеризовать вектором $\mathbf{z} = \mathbf{z}(t)$ порядка $m + 1$. Если в данный момент t клетка находится в состоянии k, то $\mathbf{z}(t) = \mathbf{e}_k$, т. е. в этот момент только k-я компонента вектора $\mathbf{z}$ равна 1, а остальные — нулю.

Смена состояний за один такт описывается линейным уравнением:

$$\mathbf{z}(t+1) = \mathbf{P}\mathbf{z}(t), \tag{1}$$

с матрицей перехода

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} q & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & q \\ p & 0 & 0 & 0 & \ldots & 0 & p \\ 0 & 1 & 0 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & \ldots & 0 & 0 \\ \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot & \cdot \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \ldots & 1 & 0 \end{pmatrix}, \tag{2}$$

которая, вообще говоря, является функцией времени, $\mathbf{P} = \mathbf{P}(t)$, что заложено в свойствах переменных элементов p и q. Эти элементы выражаются через эпсилон-функцию, аргументом которой является разность стимула и порога: $p = \varepsilon(j_+ - 1)$, $q = 1 - \varepsilon(j_+ - 1)$, т. е. если $j_+ \geqslant 1$, то $p = 1, q = 0$, а если $j_+ < 1$, то $p = 0$, $q = 1$.

Для описания межклеточных взаимодействий необходимо определить еще поведение во времени выходного стимула клетки $j_-(t)$. Эту функцию можно выразить в виде скалярного произведения вектора состояния $\mathbf{z}(t)$ с вектором $\mathbf{a}_+ = (0, 1, 1, \ldots, 1, 0, \ldots, 0)' = \mathbf{e}_1 + \ldots + \mathbf{e}_{\theta+}$, который является «индикатором» состояний возбуждения:

$$j_-(t) = \mathbf{a}_+' \cdot \mathbf{z}(t). \tag{3}$$

Более полное описание межклеточных взаимодействий в рамках данного формализма требует привлечения матрицы связей клеток, т. е. определения структурной модели ткани.

Замечание. На основе описанной автоматной схемы возбуждения клетки легко указать стохастические модификации модели возбуждения. В такой модификации вектор $\mathbf{z}$ в уравнении (1) представляет распределение вероятностей находиться клетке в каждом из состояний множества Z, а элементы матрицы $\mathbf{P}$ представляют вероятности переходов между состояниями. Теперь p — вероятность перейти в возбужденное состояние при действии стимула j_+, $p = \alpha\varepsilon(j_+ - 1)$, где число $\alpha < 1$; при этом $q = 1 - p$. Наиболее общей является модель, в которой все переходы между состояниями случайны,

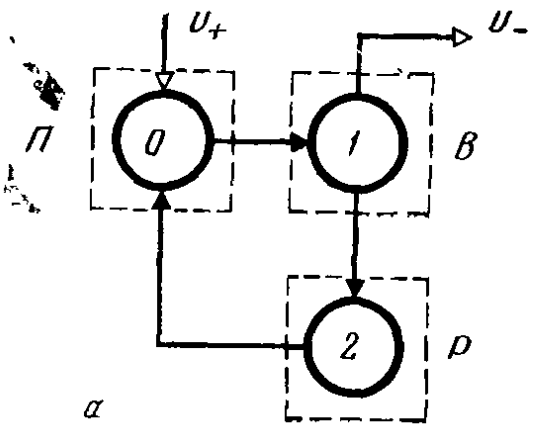
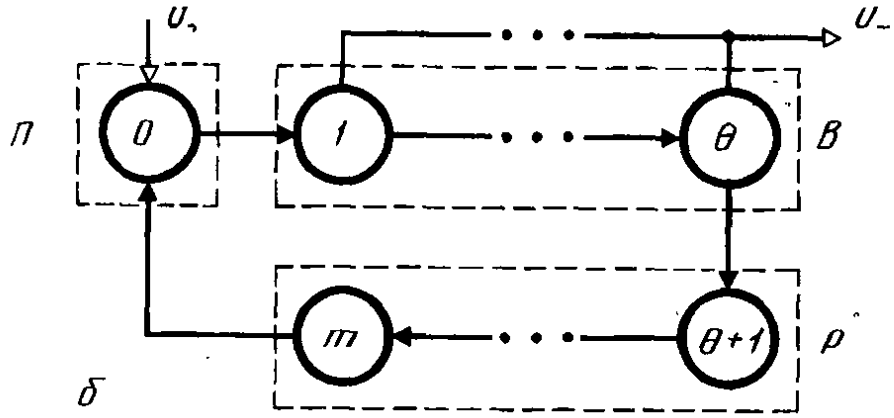
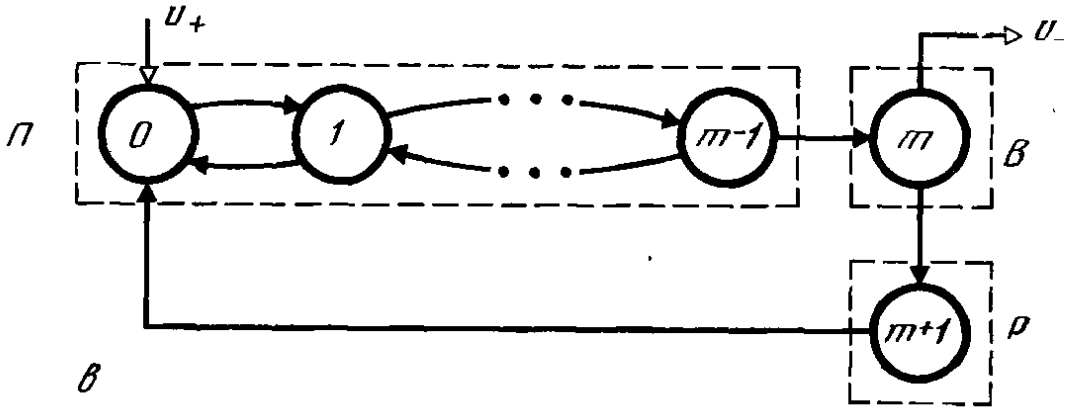


Рис. 40. Графы состояний возбудимой клетки-автомата

П — покой; *В* — возбуждение; *Р* — рефрактерность;

а — общая схема; *б* — разбиение состояний возбуждения $\{1, \ldots, \theta\}$ и рефрактерности $\{\theta+1, \ldots m\}$ на тактовые подсостояния; *в* — разбиение состояния покоя $\{1, \ldots, \theta_0\}$ на тактовые подсостояния





тогда и длительности состояний возбуждения и рефрактерности θ_+ и θ_- представляют собой случайные величины. Вполне содержательной является модель с детерминированными длительностями θ_+, θ_-, когда вероятностным образом определяется только переход $z_0 \to z_+$.

2. Индикаторное уравнение миграции возбуждения

Пусть структура ткани $\mathbf{T}(X)$ на множестве вершин-клеток X задана матрицей связей $\mathbf{\Gamma}$, порядок которой равен $|X|$. Выделим подмножества X_0, X_+, X_-, отвечающие разным состояниям вершин, $X = X_0 \cup X_+ \cup X_-$, $X_0 \cap X_+ \cap X_- = 0$, и введем векторы-индикаторы этих множеств: $\mathbf{u}_0$, $\mathbf{u}_+$, $\mathbf{u}_-$ соответственно. Порядок каждого из этих векторов равен $|X|$; отличны от нуля и равны 1 те элементы, например, вектора $\mathbf{u}_0$, которые соответствуют вершинам $x \in X_0$ и т. д. В общем случае, как сами множества X_0, X_+,

X_-, так и их индикаторы являются функциями времени t, которое считается дискретным. Вершина x является в возбужденном состоянии источником возбуждения для всех тех вершин, в которые от нее идут связи. Индикатор множества точек, испытывающих возбуждающее воздействие, очевидно равен $\mathbf{\Gamma u}_+(t)$. Из этого вектора следует вычесть векторы множеств уже возбужденных точек и находящихся в рефрактерности, тогда в векторе $\mathbf{u}(t) = \mathbf{\Gamma u}_+(t) - m\mathbf{u}_-(t)$ положительные компоненты соответствуют точкам $x \in X_0$, а числовой коэффициент m равен максимальной компоненте вектора $\mathbf{\Gamma e}$, где $\mathbf{e}$ — вектор-индикатор множества X. Чтобы остальные компоненты этого вектора были несущественны, следует ввести нелинейную операцию «отсечения», используя эпсилон-функцию от векторного аргумента, определяемую как следующий вектор: $\varepsilon(\mathbf{u}) = (\varepsilon(u_0), \ldots, \varepsilon(u_m))'$, где $\mathbf{u} = (u_0, u_1, \ldots, u_m)'$. Вектор $\varepsilon(\mathbf{u})$ имеет единичные компоненты, соответствующие положительным компонентам вектора $\mathbf{u}$, остальные компоненты вектора $\varepsilon(\mathbf{u})$ равны нулю. Поэтому вектор $\varepsilon(\mathbf{u})$ является индикатором точек, возбуждающихся в следующем такте. С другой стороны, последний индикатор равен разности $\mathbf{u}_+(t+1) - \mathbf{u}_+(t)$. Приравнивая эти разные выражения одного и того же вектора, получим следующее нелинейное рекуррентное уравнение миграции возбуждения:

$$\mathbf{u}_+(t+1) = \mathbf{u}_+(t) + \varepsilon(\mathbf{\Gamma u}_+(t) - m\mathbf{u}_+(t) - m\mathbf{u}_-(t)). \qquad (1)$$

В этом уравнении полагается, что порог возбуждения покоящихся точек меньше воздействия одиночной возбужденной точки, т. е. $\varkappa < 1$. Запись уравнения (1) можно существенно упростить, если ввести пороговый вектор $\mathbf{h}(t)$, компоненты которого равны $\varkappa$ для $x \in X_0$, а для остальных точек X компоненты этого вектора не меньше $m\varkappa$. Тогда вместо (1) имеем следующее уравнение:

$$\mathbf{u}_+(t+1) = \mathbf{u}_+(t) + \varepsilon(\mathbf{\Gamma u}_+(t) - \mathbf{h}(t)). \qquad (2)$$

Для простых сетей, которые моделируют дискретные ТТ, возбуждающими для покоящихся точек являются только те точки множества X_+, которые образуют «передний фронт» возбуждения. Поэтому целесообразно ввести вектор-индикатор $\chi(t) = \mathbf{u}_+(t) - \mathbf{u}_+(t-1)$ для точек, возбуждающихся в момент t. Тогда на основе (2) эволюцию фронта возбуждения можно описывать уравнением:

$$\chi(t+1) = \varepsilon(\Gamma\chi(t) - \mathbf{h}(t)). \qquad (3)$$

Определение 1. График функции $\chi(t)$, построенный на множестве $X \times [R^1]$, где множество $[R^1]$ представляет дискретные моменты времени, называется **траекторией** волны возбуждения.

Обозначим через $\Phi(x, t)$ множество точек, индикатором которого служит вектор $\chi(t)$. Тогда траектория распространения воз-

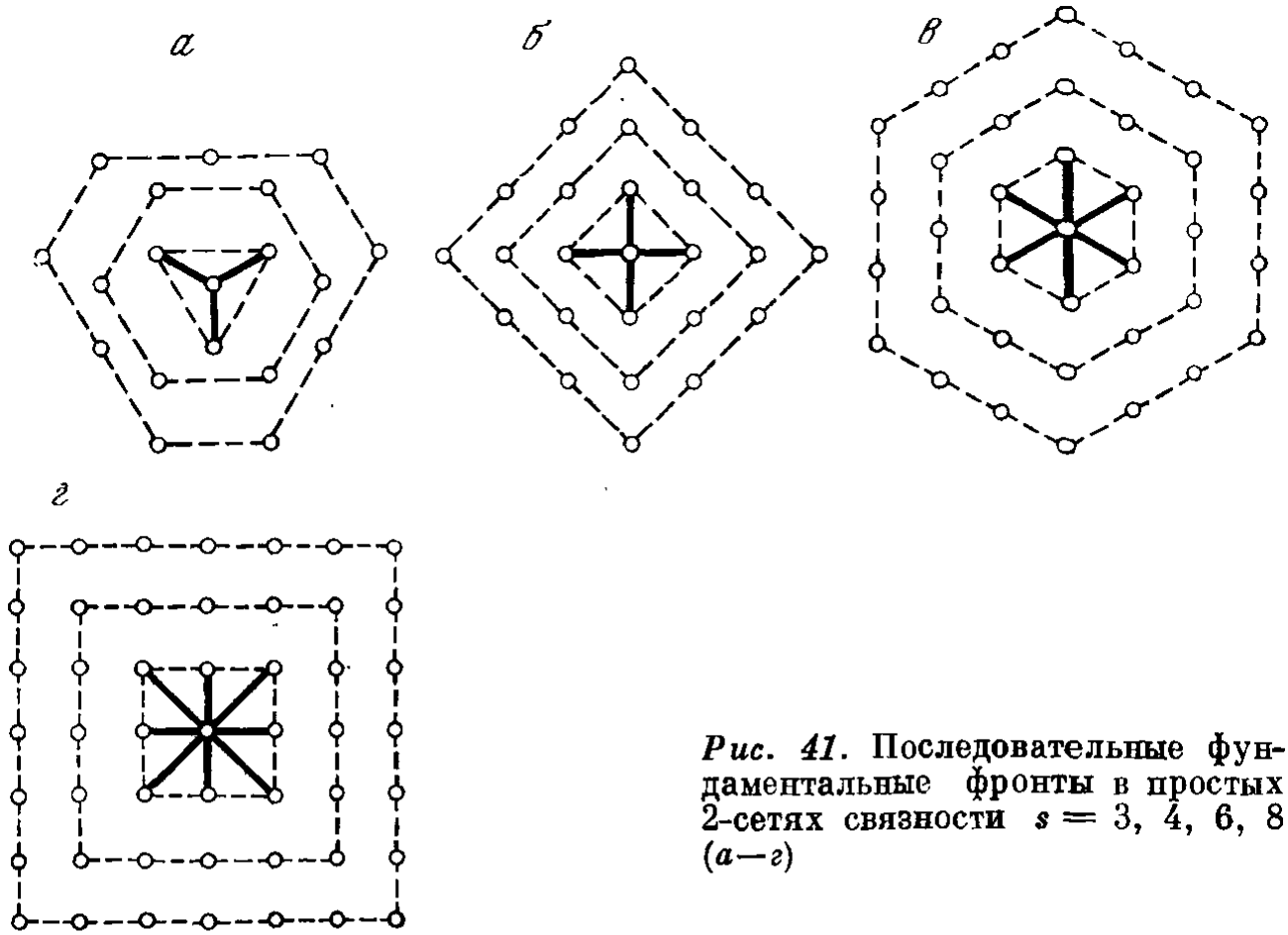


Рис. 41. Последовательные фундаментальные фронты в простых 2-сетях связности $s = 3, 4, 6, 8$ (*а—г*)

буждения представляется объединением множеств $\Phi(x, t)$ для всех моментов времени t существования возбуждения в $\mathsf{T}(X)$.

Пусть до момента $t = 0$ в $\mathsf{T}(X)$ отсутствует возбуждение, а в начальный момент внешним воздействием возбуждаются точки множества $X_+(0)$. Последовательно применяя уравнение (2), нетрудно описать последующую миграцию возбуждения для произвольных начальных множеств $X_+(0)$. Особенно важным является следующий частный случай начального возбуждения.

Определение 2. Волна возбуждения $\mathbf{u}_+(t) = \varphi(t)$ для $t \geqslant 0$ называется **фундаментальной**, если $X_+(0) = \{x_0\}$ — одиночная точка $x_0 \in X$ и $\mathbf{u}_+(t) \equiv 0$ для $t < 0$.

Фундаментальная волна $\varphi(t)$ в данном случае является кинематическим аналогом функции Грина (см. следующие главы), поскольку она представляет «ответ» среды на локальное «возмущение», которое для ТТ есть акт возбуждения одиночной точки. С другой стороны, с понятием фундаментальной волны связано понятие «порядкового множества» вершин графа ткани (см. раздел 1). Если порог покоя $\varkappa \leqslant 1$, то в каждом такте фронт фундаментальной волны «оккупирует» в графе ткани $\mathsf{T}(X)$ вершины одного порядка по отношению к начально возбужденной вершине x_0, т. е. фундаментальное множество $\Phi(x, t)$ есть множество вершин порядка t. Например, в сетях N_s^2 для $s = 3, 4, 6, 8$ вершины последовательных фундаментальных фронтов $\Phi(x, t)$ располагаются по пунктирным контурам, которые изображены

на рис. 41. Используя уравнение (3), можно «автоматизировать» подсчеты вершин одного порядка в произвольных сетях.

Задача. Определить аналогичную фундаментальную процедуру для построения порядковой функции ребер сети.

Используя образ фронта волны возбуждения в дискретной модели ТТ, можно обобщить понятие порядкового множества для произвольного начального множества $X_+(0)$. В этом обобщении можно варьировать также величину порога покоящихся точек. Пусть в начальный момент возбуждается множество $X_+(0)$, тогда обыкновенным множеством порядка t для множества $X_+(0)$ называется множество $\Phi(x, t)$ в случае $\varkappa \leqslant 1$. Свойства распространения возбуждения в простых сетях при $\varkappa > 1$ рассматриваются в следующем подразделе.

3. Пороговая топология простых сетей

В дискретных моделях ТТ, в отличие от континуальных (см. раздел 6), воспроизводятся в простейшей форме эффекты суммации воздействий. Именно этим обстоятельством воспользовался И. С. Балаховский для реализации логических функций на однородных средах [7]. Чтобы выявить свойства этих эффектов суммации, полезно изучить возможности распространения взобуждения в простых сетях при разных величинах порога покоя $\varkappa$.

Примем для дальнейшего следующие определения. Траектория $\chi(t)$ называется конечной, если существует такой конечный момент времени t_0, что $\chi(t) = 0$ при $t > t_0$ и если $\chi(t) \neq 0$ при $t \leqslant t_0$. Будем в этом случае говорить, что траектория имеет длительность t_0, если она инициирована в момент $t = 0$ и $t_0 > 0$. Распространение возбуждения называется вырождающимся при конечной траектории и невырождающимся — в противном случае.

Если $\varkappa \leqslant 1$, то для возбуждения любой покоящейся точки в $\mathsf{T}(X)$ достаточно, чтобы возбудилась только одна из ее соседних точек. Если при этом граф ТТ не содержит поглощающих вершин, т. е. таких, из которых нет выходящих ребер, то фундаментальное распространение из любой вершины $\mathsf{T}(X)$ существует и является невырождающимся при неограниченном множестве X (для простоты здесь и далее полагается, что связи вершин двусторонние, т. е. ребра не ориентированные). Если же $\varkappa > 1$, то возникает необходимость изменения определения фундаментального распространения. Действительно, пусть порог $\varkappa = 2$, т. е. произвольная покоящаяся точка x возбуждается в момент $t + 1$, если в предыдущий момент t возбуждены по меньшей мере две ее соседние по связям точки. Очевидно, в этом случае возбуждение одиночной точки ткани не достаточно для создания распространяющейся

волны возбуждения. Поэтому в общем случае $\varkappa > 1$ фундаментальным следует называть такое распространение, которое инициируется начальным возбуждением некоторого минимального множества точек $\Phi(x, 0)$, где $|\Phi(x, 0)| > 1$.

В сети N_3^2 можно так выбрать две точки, чтобы в следующем такте при $\varkappa = 2$ они возбудили еще одну точку. Однако здесь никакое большее начальное множество $\Phi(x, 0)$ не способно создать траекторию длительностью более одного такта (рис. 42, *а*).

В сети N_4^2 и при $\varkappa = 2$ начальное возбуждение пары диагональных точек тоже приводит к распространению только на один шаг, но возбуждение k диагональных точек, принадлежащих одной прямой, вызывает вырождающееся распространение длительностью $t = k - 1$ (рис. 42, *б*). Отметим, что увеличить длительность траектории в N_3^2 и N_4^2 невозможно и за счет увеличения длительности θ возбуждения каждой точки. Напротив, сеть N_6^2 в этом отношении существенно отличается от предыдущих.

При $\theta = 1$ картина распространения в N_6^2 сходна с описанной для N_4^2. Однако, если $\theta = 2$, то от *пары* соседних точек возбуждение распространяется 2 такта, а при начальном возбуждении трех точек одного треугольника (рис. 42, *б*) последующая волна возбуждения не вырождается. Таким образом, в сети N_6^2, совмещая эффекты пространственной и временной суммации воздействий, можно создать невырождающееся распространение возбуждения при $\varkappa = 2$. Очевидно, сеть N_6^2 теряет это свойство при $\varkappa = 3$.

Сеть N_8^2, рассмотренная И. С. Балаховским при $\varkappa = 2$ и $\theta = 1$, замечательна тем, что в ней можно создать невырождающееся распространение без использования временнóй суммации начальным возбуждением двух соседних точек [8]. При данных начальных условиях диагональная пара точек этим свойством не обладает, а простая пара соседних точек — обладает. В последнем случае и при $\varkappa = 2$ фронт имеет устойчивую форму: состоит из двух фронтов, содержащих по 4 точки (рис. 42, *г*). Этот случай интересен как пример возможности создания в однородной изотропной среде *неизотропной* картины распространения возбуждения.

Физическая природа этих свойств сетей проста. Рассмотренные сети однородны и изотропны относительно связности одиночных точек-вершин сети. Поэтому при пороге $\varkappa = 1$ эти сети функционируют как однородные и изотропные. Однако при $\varkappa = 2$ функционально значимыми для передачи возбуждения становятся пары точек, которые условно назовем «димерами», а относительно связности димеров эти сети не являются изотропными. Например, в сети N_4^2 связность простого димера (по порогу $\varkappa = 2$) равна 0,

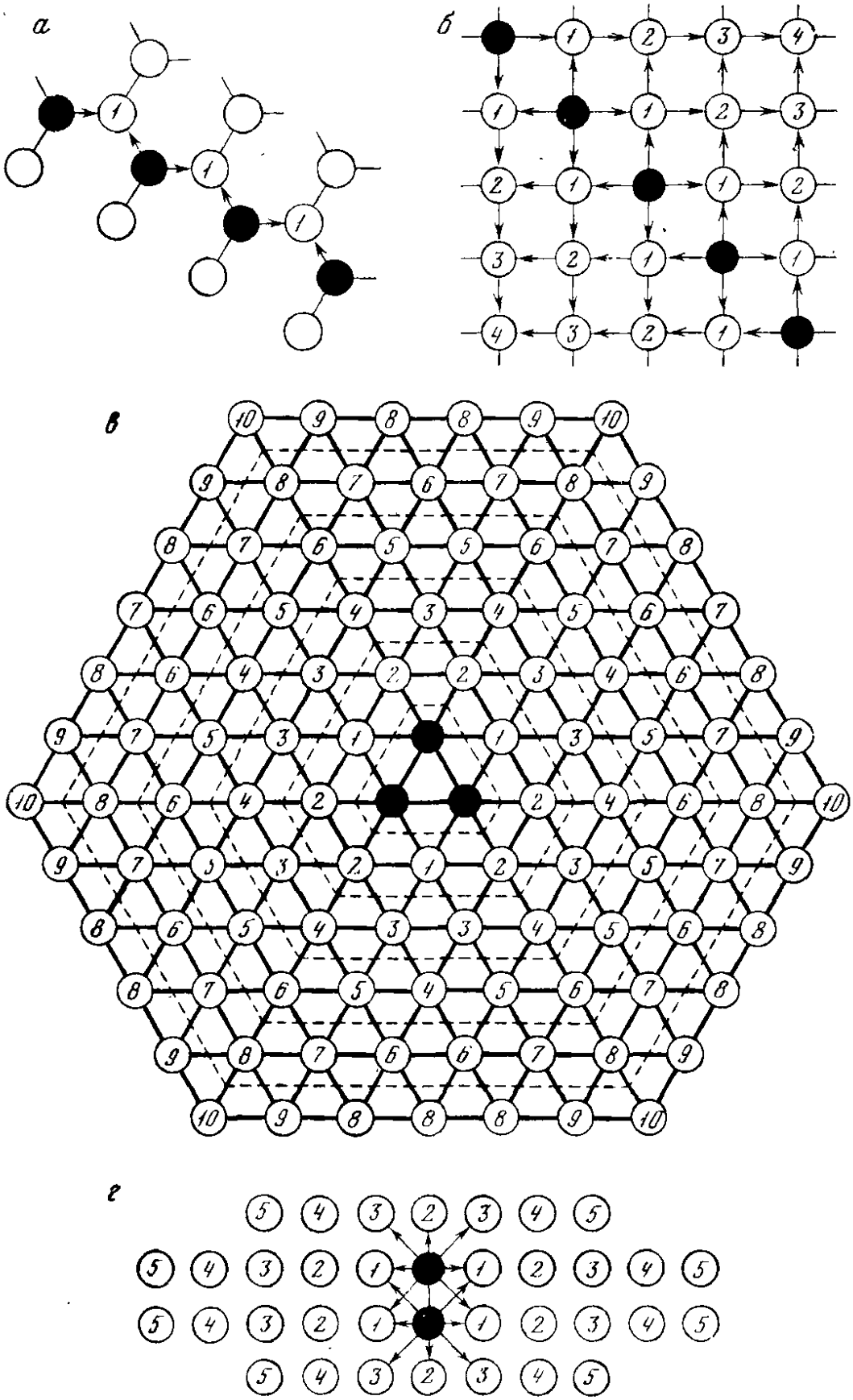


Рис. 42. **Формы распространения возбуждения при пороге $\varkappa = 2$**

Вырождение возбуждения: *а* — *в* N_3^2, *б* — в N_4^2; невырождающаяся волна: *в* — в N_6^2 при $\theta = 2$; *г* — в N_8^2, $\theta = 1$

а связность диагонального димера равна 2. Поэтому в этой сети, согласно данному выше описанию, способен распространяться только прямой фронт диагональной ориентации, а прямой фронт, инцидентный точкам образующей сети,— не распространяется. В сети N_8^2 связность подобных димеров больше, но тоже анизотропна: здесь связность *диагонального димера* равна 2, а связность *прямого димера* равна 4. В простых сетях N_s^n больших размерностей $n \geqslant 3$ связность димеров при пороге $\varkappa = 2$ может быть еще больше, поэтому здесь возможно невырождающееся распространение при порогах $\varkappa > 2$ и определенных свойствах $\Phi(x, 0)$. По аналогии с введенными функциональными димерами можно ввести более общее понятие «$\varkappa$-мера». Конструктивно $\varkappa$-мер определяется так: для произвольной точки $x \in \mathsf{T}$ выделяется множество $K(x; \varkappa)$, содержащее $\varkappa$ точек, от которых к x сходится $\varkappa$ связей. Такое множество $K(x, \varkappa)$ и называется («функциональным») $\varkappa$-мером.

Определение. Распространение возбуждения, инициированное начальным возбуждением одного $\varkappa$-мера, называется фундаментальным $\varkappa$-распространением.

Обозначим через $\Phi_\varkappa(x, t)$ фронт волны возбуждения при пороге $\varkappa$. Для понимания функциональной организации дискретных ТТ представляют интерес следующие вопросы: 1) необходимые и достаточные условия невырожденного $\varkappa$-распространения в случае, когда $\Phi_\varkappa(x, 0)$ — $\varkappa$-мер; 2) топология траектории $\Phi_\varkappa(x, t)$ при тех же начальных условиях.

Частичный ответ на первый вопрос можно сформулировать следующим образом:

в ткани T возможно $\varkappa$-распространение, если эта ткань представима в виде связного множества $\varkappa$-меров, т. е. как некоторая ткань $\mathsf{T}_\varkappa$, элементами которой являются $\varkappa$-меры. Если модель $\mathsf{T}_\varkappa$ — $\varkappa$-представление ткани T, построена, то тем самым определена возможная траектория $\varkappa$-распространения. Тогда вопрос о топологии траектории $\varkappa$-распространения сводится к вопросу о топологии представления $\mathsf{T}_\varkappa$.

Чтобы конкретизировать эти общие предложения, необходимо сначала определить типы $\varkappa$-меров в разных вариантах дискретных ТТ. Пусть число $s(\varkappa)$ — степень связности $\varkappa$-мера, т. е. $s(\varkappa)$ равно числу точек, к которым от данного $\varkappa$-мера сходится по $\varkappa$ связей. Обычная степень связности вершин графа (или точек в дискретной модели ТТ) — это $s = s(1)$. Поскольку дискретные модели ТТ структурно эквивалентны простым сетям, то естественно произвести классификацию этих сетей по типам $\varkappa$-меров одинаковой связности. Это понятие «типа» не учитывает различия в пространственных конфигурациях $\varkappa$-меров. Кроме того, можно опустить выделение $\varkappa$-меров, для которых $s(\varkappa) = 0$, поскольку для таких

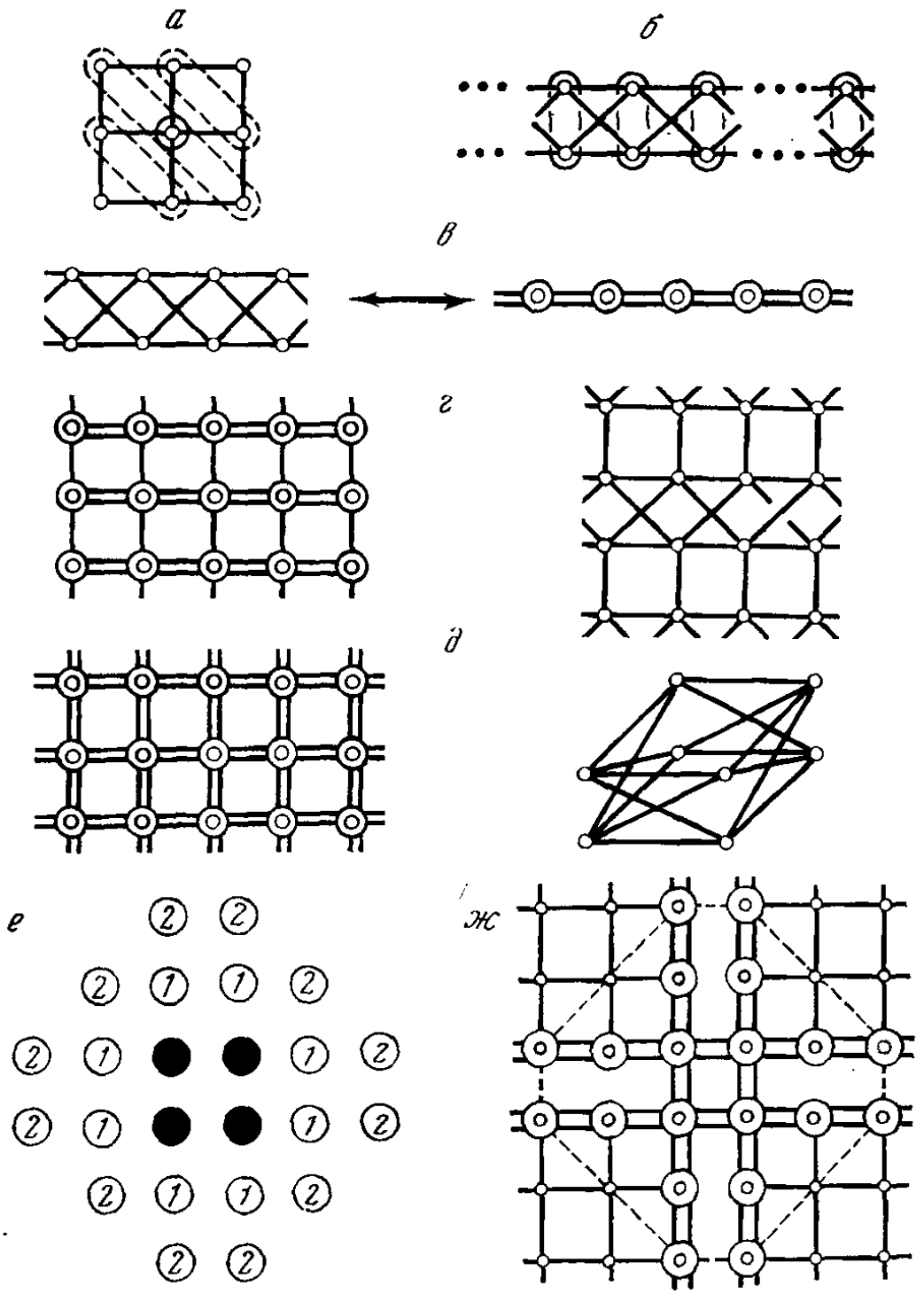


Рис. 43. Схемы преобразования димерных представлений (*а—д*) и димерная схема двумерного распространения возбуждения (*е—ж*)

$\varkappa$-меров модель $T_\varkappa$ пуста. Наконец, следует отметить простые свойства $s(\varkappa)$: $s(s(1)) = 1$, если при $\varkappa = \varkappa_0$ имеем $s(x_0) = 1$, то для всех $\varkappa \in [\varkappa_0, s(1)]$ верно $s(\varkappa) = 1$. Поэтому единственный тип $s(\varkappa) = 1$ можно указывать только для наименьшего $\varkappa$.

Рассмотрим поставленные вопросы для случая $\varkappa = 2$. Существенно, что представление $T_\varkappa$ необходимо строить относительно заданного начального множества $\Phi(x, 0)$, которое является базисом $\varkappa$-представления T. Если в N_4^2 базис состоит из одного димера типа $s(2) = 2$, то представление $T_\varkappa$ является пустым, если базис содержит два «зацепленных» димера этого типа, то $T_\varkappa$ содержит два димера этого же типа 2, связанных только с базисом

(рис. 43, *а*) и т. д., т. е. если базис содержит цепь из k зацепленных димеров типа 2, то $T_\varkappa$ состоит из $k-1$ пар параллельных рядов в виде таких же цепочек, длина которых линейно убывает с удалением от базиса. Такую «слабую» топологию $T_\varkappa$ можно назвать псевдоодномерной, поскольку распространение здесь возможно в одном измерении сети, которое для конечного базиса является конечным.

Принципиально другая картина имеет место в сети N_8^2 для димера типа 4. Относительно базиса, содержащего один такой димер, $T_\varkappa$ — бесконечная последовательная цепь таких же димеров типа 4 (рис. 43, *б*). В данном случае $T_\varkappa$ на множестве димеров типа 4 имеет истинную одномерную организацию. Другими словами, двумерная однородная сеть N_4^2 в базисе одного димера типа 4 редуцируется в однородную одномерную сеть ${}^\varkappa N_2^1$, построенную из димеров, т. е. здесь в символе сети $\varkappa = 2$. Покажем теперь, что димерное представление сети N_8^2 имеет псевдодвумерную топологию.

На рис. 43, *в* изображен простейший аналог рассмотренной димерной цепи ${}^2N_2^1$, мономерные вершины которой имеют связность 4, а димерные — связность 2. Будем считать эту димерную цепь за одномерный структурный комплекс (совокупность ребер, соединяющих димерные вершины, будем называть диребром) и на его основе построим двумерную сеть ${}^2N_2^1 \oplus N_2^1$, которая в мономерном представлении является однородной сетью степени 5 (рис. 43, *г*), т. е. ${}^2N_2^1 \oplus N_2^1 = {}^1N_5^2$. Очевидно, 2-представление этой двумерной сети, независимо от выбора базиса в виде произвольной совокупности димеров типа 4, всегда распадается на димерные цепи, т. е. одномерно. С другой стороны, сеть ${}^2N_2^1 \oplus {}^2N_2^1 = {}^2N_4^2$ (рис. 43, *д*) является двумерной в 2-представлении, но в мономерном представлении она имеет степень связности 8 и скорее ее следует рассматривать как элементарный слой трехмерной сети, в противном случае нарушается принцип связности простых сетей.

Определение. Ткань имеет слабую топологию в $\varkappa$-представлении, если в любом базисе она распадается на структуры меньшей размерности, в противном случае топология $\varkappa$-представления называется сильной.

Двумерная сеть N_8^2 имеет в 2-представлении более «слабую» топологию связности, но более «сильную», чем сеть N_5^2. Последнее проявляется в том, что в сети N_8^2 можно организовать двумерное 2-распространение, например, при начальных условиях, изображенных на рис. 43, *е*, но оно обязательно включает димеры типа 2 (рис. 43, *ж*), тогда как в сети N_5^2 это невозможно. Поэтому, 2-представление сети N_8^2 следует считать псевдодвумерным.

Используя индукцию, можно убедиться, что n-мерные простые сети в 2-представлении являются не более как псевдо n-мерными.

6. ВОЛНОВЫЕ ПРИНЦИПЫ

В этом разделе определяется и изучается непрерывная возбудимая среда — континуальная модель точечной ткани (ТТ). Теперь возбудимыми считаются все точки некоторого непрерывного пространства $X^n \in R^n$. В континуальной модели ТТ невозможно

учесть локальные эффекты суммации воздействий возбужденных точек, поэтому здесь обычная пороговая схема описания условий возбуждения точек не применима. Эта трудность обходится с помощью формального кинетического определения взаимодействий клеток-точек в виде акта «передачи возбуждения», который характеризуется скоростью передачи или мгновенной задержкой. Эта аксиоматика является кинематической моделью общей феноменологии свойств распространения возбуждения и позволяет сразу перейти к изучению кинематики волн возбуждения. Кинематический формализм волн возбуждения в ТТ естественным образом пересекается с классическим физическим волновым формализмом. Рассмотрение применимости классических волновых принципов к волнам возбуждения в ТТ позволяет взглянуть на эти принципы с новой стороны.

1. Определение ткани и операций синтеза

«Индивидуально» каждая точка-клетка континуальной модели ТТ не отличается по свойствам своего поведения от клеток дискретной модели (см. раздел 5), т. е. может находиться в одном из трех состояний — покоя, возбуждения, рефрактерности, смена которых происходит в соответствии с описанной «автоматной схемой». Специального уточнения здесь требует вопрос определения функциональной связности геометрически соседних точек-клеток.

В континуальной модели свойства геометрического соседства точек определяются топологией геометрического носителя ткани X^n, который полагается непрерывным в обычном математическом смысле и эквивалентным действительному пространству R^n. В непрерывном множестве X^n невозможно указать геометрических соседей каждой выделенной точки $x \in X^n$, но, с другой стороны, нам необходимо описать, с какими геометрическими соседями точка x может быть функциональна связна, а с какими — нет.

Обозначим условно через $A(x)$ множество точек, которые являются геометрическими соседями точки x в X^n. Это множество в общем случае делится на два подмножества: $A_f(x)$ и $A(x) \setminus A_f(x)$. В подмножество $A_f(x)$ входят те «соседи» выделенной точки x, с которыми точка x имеет функциональную связь. Существование функциональной связи в данном случае следует понимать как возможность передачи возбуждения от возбужденной точки x к покоящимся точкам множества $A_f(x)$. В модели ТТ межклеточные взаимодействия осуществляются только по передаче возбуждения. Отсутствие эффекта дальнодействия в ТТ проявляется в том, что здесь геометрически несоседние точки не могут быть функционально связными (это условие нарушается в моделях нейронной и синцитиальной тканей, см. главы 3 и 5). Поэтому разнообразие моделей ТТ обеспечивается, во-первых, способами

выбора множества $A_f(x)$, во-вторых, изменением «веса межклеточных взаимодействий» в заданном множестве $A_f(x)$. Описать разные варианты организации множества $A_f(x)$ можно с помощью характеристической функции $\varphi(x; \nu)$, определяющей направления взаимодействия точки x, где $\nu = (\nu_1, \ldots, \nu_n)'$ — единичный вектор луча, исходящего из точки x, т. е. компоненты вектора ν — направляющие косинусы.

Таким образом, описание множества $A_f(x)$ сводится к описанию множества направлений ν_f, в которых точка x образует функциональные связи:

$$\varphi(x; \nu) = 1, \quad \forall \nu \in \nu_f; \qquad \varphi(x; \nu) = 0, \quad \forall \nu \notin \nu_f.$$

В частном случае, когда $\varphi(x; \nu) = 1$ для всех ν, точка x функционально связна со всеми своими геометрическими соседями и передача возбуждения из x может осуществляться во всех направлениях ткани.

Характеристикой веса межклеточных взаимодействий в ТТ служит скорость передачи возбуждения $\mathbf{v}(x; \nu)$ или обратная величина скорости — мгновенная задержка $\vartheta(x; \nu)$. Поскольку вектор-функция скорости передачи $\mathbf{v}(x; \nu)$ прямо связана с характеристической функцией связности точек: $\varphi(x; \nu) = \mathbf{v}(x; \nu)/|\mathbf{v}(x; \nu)|$, определение ТТ на основе функции скорости $\mathbf{v}(x; \nu)$ называется п р я м ы м, а на основе функции задержки — и н в е р с н ы м.

Определение. Точечной тканью $\mathrm{T}(X^n)$ называется непрерывное множество точек X^n совместно с заданной функциональной связностью точек по передаче возбуждения, которая описывается вектор—функцией скорости передачи возбуждения $\mathbf{v}(x; \nu)$.

В графическом воплощении функции $\mathbf{v}(x; \nu)$ ее удобно представлять как диаграмму (годограф), которая строится как множество $V = \{\mathbf{v}(x; \nu)\}$, т. е. как множество точек концов векторов скорости передачи, отложенных от точки x («полюса») во всех направлениях ν. Скорость передачи равна нулю в направлениях отсутствия передачи и может принимать произвольные положительные значения в остальных направлениях.

Множество V далее называется *диаграммой точки* (ДТ).

ДТ является основной определяющей функцией ТТ. В однородных ТТ множества V всех внутренних точек $x \in X^n$ идентичны («конгруентны»). В общем случае множество V может быть произвольным: состоять из одной точки («однонаправленная ткань»), любого конечного, счетного и несчетного множества точек. В случае, когда V является непрерывным множеством для всех направлений многообразия X или в пределах некоторого сектора направлений, оно может быть линейчатым, кусочно линейчатым, кусочно гладким, гладким, а также — выпуклым или невыпуклым. В двумерных тканях непрерывное множество V представляется некоторой линией,

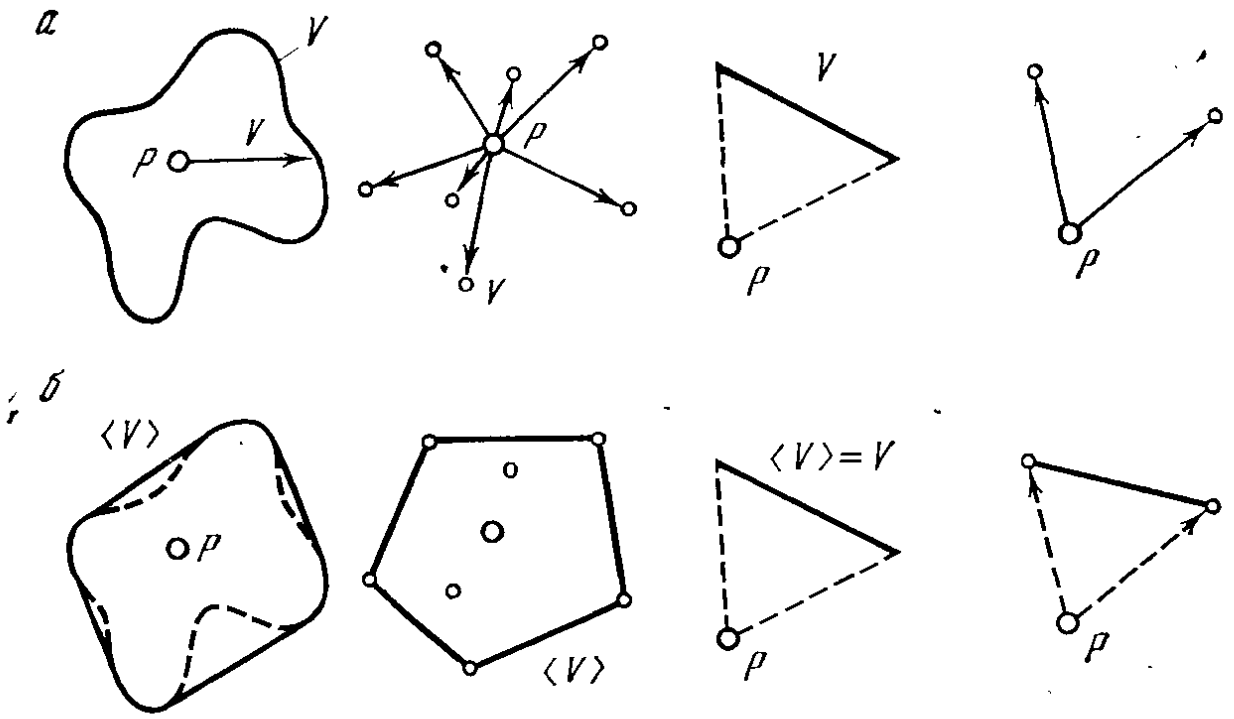


Рис. 44. Примеры форм диаграмм точек V (*а*) и их оболочек $\langle V \rangle$ (*б*)

которая может быть как замкнутой, так и незамкнутой, но всегда эта линия описывается однозначной функцией направления. На рис. 44, *а* приведены примеры разных возможных форм множества V. При неизменности формы границы множества V разные ТТ могут отличаться еще положением полюса (рис. 44, *а*). Поэтому множество V совместно с полюсом и определяет ДТ ткани.

Необходимым для дальнейшего является понятие выпуклой оболочки, или просто оболочки множества V, которую обозначим через $\langle V \rangle$. Оболочка определяется обычным образом, если V — замкнутая фигура. Тогда $\langle V \rangle$ — пересечение множества выпуклых фигур, содержащих V. В других случаях $\langle V \rangle$ принадлежит пересечению множества выпуклых фигур, содержащих V и полюс, но та часть этого пересечения, которая соединяет точки V с полюсом, не относится к $\langle V \rangle$. Например, если V задано двумя векторами $\mathbf{v}_1$, $\mathbf{v}_2$, то оболочкой $V = \{\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2\}$ является отрезок прямой, соединяющей концы векторов $\mathbf{v}_1$, $\mathbf{v}_2$. Этот случай и другие примеры оболочек приведены на рис. 44, *б*. Множество V совпадает со своей оболочкой, $V = \langle V \rangle$, только когда V — непрерывное выпуклое множество.

Простейшей является ткань, определенная на одномерном многообразии X^1 — прямой. Такая ткань $\mathsf{T}(x^1)$ — модель «волокна».

Однонаправленная n-мерная ткань $\mathsf{T}^1(x^n)$ в каждой точке $x \in X^n$ определяется одним вектором $\mathbf{v}$ скорости передачи возбуждения. В простейшем случае векторы $\mathbf{v}$ разных точек параллельны, т. е. задают векторное поле параллельных направлений. Такой n-мерный пучок параллельных векторов называется тканью типа I_1^n.

Аналогично определяется векторное поле криволинейных направлений, не пересекающихся ни в одной точке, такую произвольную ткань I_1^n можно рассматривать как результат применения к ткани прямолинейных направлений соответствующего топологического преобразования.

Двунаправленная n-мерная ткань I_2^n определяется двумя векторами $\mathbf{v}_1$, $\mathbf{v}_2$ скорости передачи возбуждения, которые имеют разные, но не противоположные направления. Эта ткань гомеоморфна бивекторному полю и для нее $V = \{\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2\}$. Ткань l_m^n, в которой передача возбуждения возможна только в m различных направлениях, называется k-направленной.

Другие частные типы ТТ — фигура ДТ является кусочно-линейной, либо является невыпуклой, либо не строго выпуклой, либо строго выпуклой. ТТ называется изотропной, если V представляет собой n-сферу с полюсом в центре этой сферы. Все прочие модели ТТ являются анизотропными.

Для построения разных моделей ТТ удобно ввести операцию сложения тканей. Пусть ткани T_1 и T_2 определены на одинаковых носителях X^n, а $\mathbf{v}_1(x; \mathbf{v})$ и $\mathbf{v}_2(x; \mathbf{v})$ — ДТ этих ТТ. Тогда суммой тканей $\mathsf{T}_1 + \mathsf{T}_2$ называется ткань $\mathsf{T} = \mathsf{T}_1 + \mathsf{T}_2$, которая получается совмещением точек тканей T_1, T_2 с одинаковыми координатами, при этом функциональные связи совмещаемых точек объединяются. Последнее означает, что ДТ суммарной ткани $\mathbf{v}(x, \mathbf{v})$ в каждом направлении $\mathbf{v}$ характеризуется максимальной величиной скорости из двух значений $\mathbf{v}_1$ или $\mathbf{v}_2$ для этого направления:

$$\mathbf{v}(x; \mathbf{v}) = \max_{\mathbf{v}} (\mathbf{v}_1(x; \mathbf{v}); \mathbf{v}_2(x; \mathbf{v})). \tag{1}$$

Например, суммируя две однонаправленные ткани $\mathsf{I}_1^n(\mathbf{v}_1)$ и $\mathsf{I}_1^n(\mathbf{v}_2)$, где направления передачи возбуждения в слагаемых тканях $\mathbf{v}_1$ и $\mathbf{v}_2$ — не параллельны и не противоположны, получим двунаправленную ткань I_2^n.

Если суммируются ткани T_1^n и T_2^m разных размерностей $n > m$, то необходимо в T_1^n, указывать подпространство $X^m \subset X^n$, в которое вкладывается ткань T_2^m.

Пусть, например, суммируется изотропная ткань T^n с волокном T^1 и v — скорость возбуждения в T^n, а v_0 — в T^1. Если в сумме $\mathsf{T}^n + \mathsf{T}^1$ волокно располагается вдоль оси $0x_1$ ткани T^n, то во всех точках x, не принадлежащих оси $0x_1$, ткань $\mathsf{T}^n + \mathsf{T}^1$ остается локально изотропной, а на оси $0x_1$ становится локально анизотропной при $v_0 > v$. Если здесь $v_0 \leqslant v$, то согласно (1), $\mathsf{T}^n + \mathsf{T}^1 = \mathsf{T}^n$.

2. Фундаментальные волны

Принятый выше кинематический способ определения ТТ эквивалентен предположению, что порог покоя точек ТТ всегда меньше возбуждающего действия одиночной возбужденной точки. Поэтому в ТТ всегда возможно распространение возбуждения, инициированное начальным возбуждением одиночной точки ткани. Волна такого возбуждения, по аналогии с предыдущим, называется фундаментальной. Рассмотрим свойства фундаментальных волн в разных однородных моделях ТТ. Будем при этом полагать, что в начальный момент $t = 0$ возбуждается точка $x = 0$ и фронт волны в произвольный момент $t \geqslant 0$ описывается множеством $\Phi(x, t)$.

В однонаправленных ТТ I_1^n фундаментальный фронт $\Phi(x, t)$ всегда состоит из единственной точки.

В двунаправленной ТТ I_2^n множество $\Phi(x, t)$ — отрезок прямой, соединяющей концы векторов $t\mathbf{v}_1$ и $t\mathbf{v}_2$ (рис. 45, *а*), т. е. здесь

$$\Phi(x, t): \quad x(t) = t(\gamma \mathbf{v}_1 + (1 - \gamma)\mathbf{v}_2. \tag{1}$$

и $0 < \gamma < 1$. Очевидно, множество (1) есть оболочка векторов $t\mathbf{v}_1$ и $t\mathbf{v}_2$, поэтому в данном случае вместо (1) можно написать: $\Phi(x, t) = t\langle \mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2\rangle$, где $\langle \mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2\rangle = \gamma\mathbf{v}_1 + (1 - \gamma)\mathbf{v}_2$. Рассматривая произвольные k — направленные ТТ I_k^n, нетрудно убедиться, что тогда

$$\Phi(x, t) = t\langle \mathbf{v}_1, \ldots, \mathbf{v}_k\rangle. \tag{2}$$

Теорема 1. Фронт $\Phi(x, t)$ фундаментальной волны в однородной ТТ центрально подобен оболочке ДТ: $\Phi(x, t) = t\langle \mathbf{v}(\nu)\rangle$.

В формулировке этой теоремы $\mathbf{v}(\nu) = \mathbf{v}(0; \nu)$ — это ДТ начальной точки $x = 0$. В однородных ТТ вместо $\mathbf{v}(x; \nu)$ можно писать $\mathbf{v}(\nu)$, т. е. не указывать точку x, относительно которой определяется ДТ, поскольку для всех точек ткани ДТ идентичны. Мы не будем останавливаться на доказательстве этой теоремы, поскольку оно элементарно.

Следствие. ТТ, оболочки ДТ которых совпадают, не различимы (эквивалентны) по фундаментальному распространению возбуждения.

Таким образом, исходно ТТ можно определять с помощью довольно разнообразных по своей форме ДТ, но тестируя ткань с помощью одиночных точечных возбуждений, невозможно определить величину скорости передачи возбуждения в тех направлениях, для которых они меньше величин, соответствующих оболочке. Истинную функциональную организацию ТТ можно установить только с помощью специальных «оперативных методов»: вырезая из ТТ бесконечно узкие полоски разной ориентации. В условиях интактной ткани о свойствах ее функциональной организации можно говорить только с точностью до формы оболочки.

3. Принцип максимума

В описаниях свойств распространения прямых и гладких фронтов естественным образом появляется операция взятия максимума, поэтому геометрическую формулировку этих свойств естественно было назвать «принципом максимума».

Если в ткани I_1 в начальный момент $t = 0$ возбуждаются все точки некоторого отрезка L (0) прямой линии (рис. 46, *а*), которая не параллельна образующим ткани, то в последующие моменты

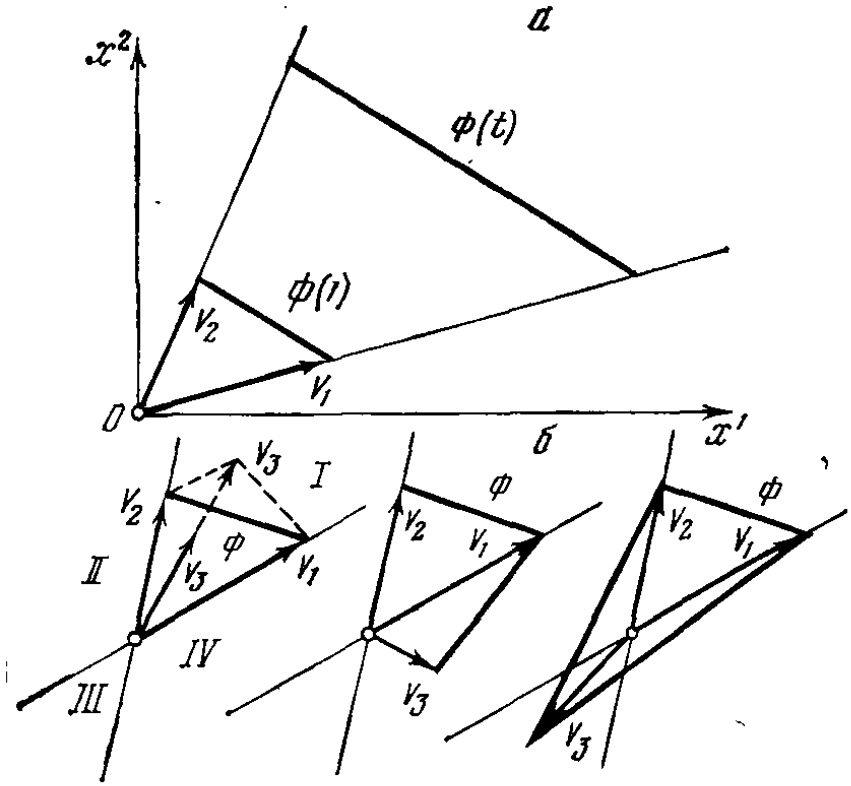
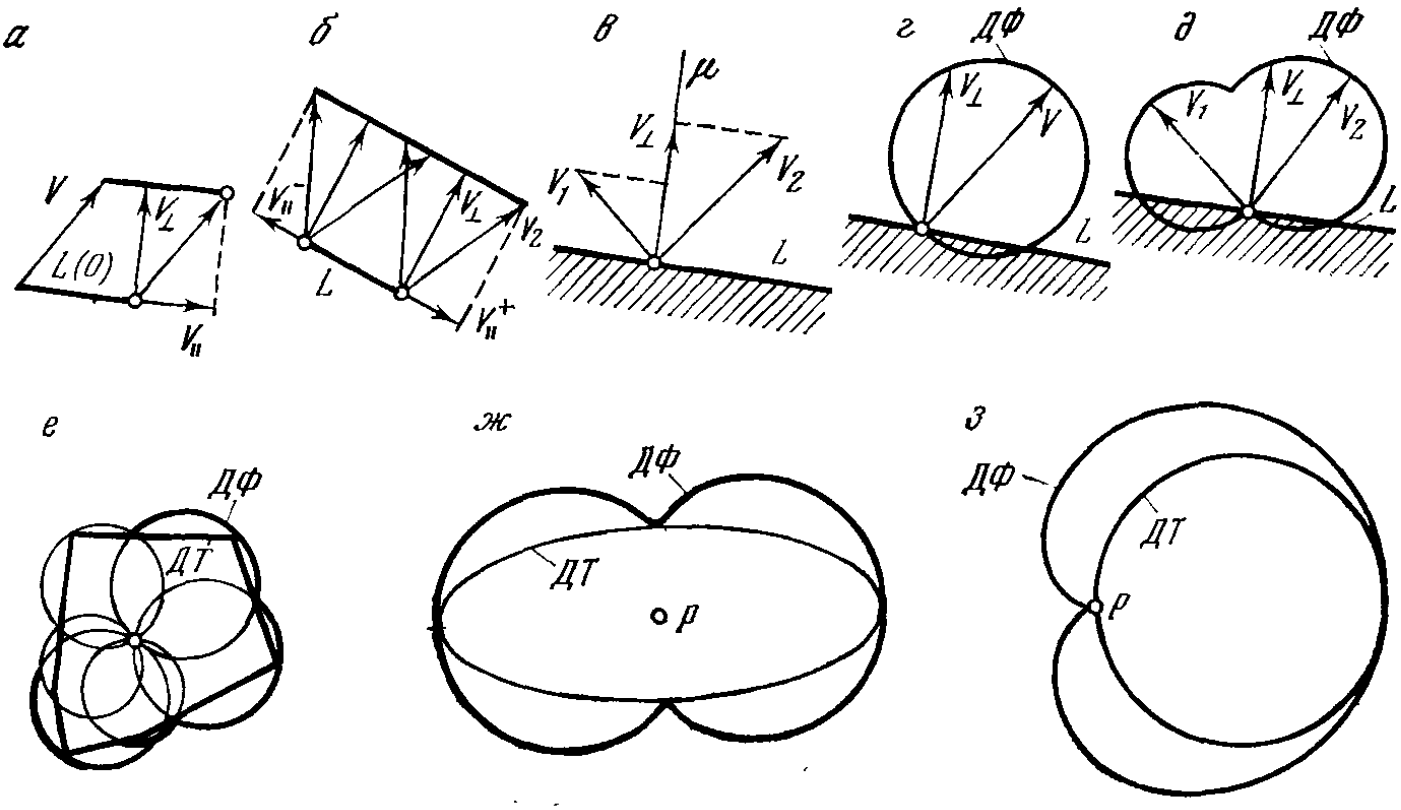


Рис. 45. Форма фундаментального фронта Ф (*t*) в простых моделях ТТ

а — типа II_2;
б — типа II_3

Рис. 46. Движение фронта отрезка

а — в ткани II_1;
б — в ткани II_2;
в — определение скорости v_1 фронта L в ткани II_2;
г—з — примеры диаграммы фронта (ДФ) для разных диаграмм точек (ДТ)



времени фронт возбуждения будет распространяться по типу параллельного переноса. Геометрические образы $L(t)$ при $t > 0$ конгруентны начальному фронту $L(0)$. Движение фронта $L(t)$ — параллельный перенос в плоскости — можно при этом представить как суперпозицию двух элементарных движений: нормального, со скоростью $v_\perp = v \cos \alpha$, и тангенциального, со скоростью $v_\parallel = v \sin \alpha$. Если $L(0)$ — бесконечная прямая, то тангенциальное движение будет «скрытым» и распространение фронта $L(t)$ можно характеризовать только нормальной компонентной скорости.

При начальном возбуждении отрезка прямой линии в ткани $\mathbf{l}_2$ последующий фронт тоже будет прямолинейным (рис. 46, *б*), но теперь кроме нормального и тангенциального движения будет происходить еще растяжение фронта. Если $L(0)$ — бесконечная прямая, то распространение $L(t)$ можно характеризовать только нормальной компонентой скорости $v_\perp$, здесь и тангенциальное движение, и растяжение будут скрытыми. Рассматривая различные ориентации бесконечного фронта $L(t)$ относительно ДТ $V = \mathbf{v}(\boldsymbol{\nu})$ (рис. 46, *б*), можно убедиться, что скорость фронта $\mathbf{v}_\perp$ равна максимальной величине из двух проекций векторов $\mathbf{v}_1$, $\mathbf{v}_2$ на направление нормали к фронту $L(t)$. Пусть $\boldsymbol{\mu}$ — единичный вектор нормали к L, тогда скалярные произведения $\boldsymbol{\mu}\mathbf{v}_1$, $\boldsymbol{\mu}\mathbf{v}_2$ суть проекции векторов $\mathbf{v}_1$, $\mathbf{v}_2$ на направление $\boldsymbol{\mu}$, т. е.

$$v_\perp = \max(\boldsymbol{\mu}\cdot\mathbf{v}_1, \ \boldsymbol{\mu}\cdot\mathbf{v}_2). \tag{1}$$

Этот результат распространяется и на ткани с произвольной формой ДТ, когда скорость передачи возбуждения в ткани является произвольной функцией направления: $\mathbf{v} = \mathbf{v}(\boldsymbol{\nu})$.

Теорема 2. В однородной ТТ плоский и бесконечный фронт $L(t)$ распространяется со скоростью

$$v_\perp = \max_{\boldsymbol{\nu}} (\boldsymbol{\mu}\cdot\mathbf{v}(\boldsymbol{\nu})). \tag{2}$$

Определение ТТ на основе свойств фундаментального распространения возбуждения — это один из способов глобального описания возбудимой ткани. Другой способ может быть основан на свойствах распространения прямого бесконечного фронта в зависимости от его ориентации. В последнем случае ТТ определяется функцией $v_\perp = v_\perp(\mu)$. Назовем эту функцию *диаграммой фронта* (ДФ) и будем обозначать эту диаграмму через $\bar{V}$. Выражение (2) устанавливает связь ДФ с ДТ в общем случае. Выясним геометрический смысл этой связи.

Для однонаправленной ткани, полагая в (1) $\mathbf{v}_2 = 0$, имеем $v_\perp = \boldsymbol{\mu}\cdot\mathbf{v}_1$ и по геометрическому смыслу скалярного произведения (рис. 46, *г*) $\bar{V}$ — окружность, построенная на векторе $\mathbf{v}_1$ как на диаметре. Чтобы построить ДФ двунаправленной ткани $\mathbf{l}_2(\nu_1, \nu_2)$, нужно на каждом из векторов v_1, v_2, как на диаметрах, построить окружности, тогда ДФ является границей объединения двух кру-

гов (рис. 46, *д*). Отсюда виден способ построения ДФ при произвольных ДТ.

Лемма 1. ДФ является границей объединения множества кругов $K_{\mathbf{v}}$, диаметрами которых являются векторы ДТ $\mathbf{v} = \mathbf{v}(\mathbf{v})$.

Уже на примере двунаправленной ткани I_2 видно, что если здесь ДТ $V = \{\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2\}$ заменить на ДТ, представляющее собой оболочку V, то ДФ при этом не изменится.

Лемма 2. Ткани, не различимые по оболочке ДТ, имеют одинаковые ДФ. Основываясь на этой лемме, можно в дальнейшем, сравнивая свойства фигур V и $\bar{V}$, понимать под V ее оболочку $\langle V \rangle$. В этом смысле фигура V, т. е. $\langle V \rangle$ является всегда выпуклой. Фигура $\bar{V}$, напротив, является выпуклой только в двух частных случаях: в тканях I_1 и изотропных тканях (в последнем случае ДФ совпадает с ДТ), — в остальных случаях $\bar{V}$ — не выпуклая фигура (рис. 46, *е*). Кроме того, в отличие от оболочки ДТ, которая может быть как замкнутой, так и незамкнутой, фигурой, фигура ДР всегда является замкнутой. При этом ДТ всегда находится внутри ДФ и в общем случае, что нетрудно показать, фигуры ДТ и ДФ имеют минимум две общие точки.

Рассмотрим произвольный гладкий фронт $\Phi(x, t)$, который для моментов $t \geqslant 0$ описывается уравнением

$$\Phi(x, t) = 0. \tag{3}$$

Строго говоря, начальный гладкий фронт $\Phi(x, 0)$ остается гладким в последующие моменты времени только в тканях типа I_1 и со строго выпуклыми ДТ. Поэтому подобные условия, обеспечивающие сохранение гладкости фронта, будем считать выполненными.

Малую окрестность любой точки $\Phi(x, 0)$ можно считать плоской и, кроме того, распространение такого участка за бесконечно малое время dt можно представлять как распространение части плоского фронта, нормаль которого совпадает с нормалью μ в этой точке $\Phi(x, 0)$. Таким образом, в локальной и мгновенной форме свойства распространения прямого фронта, определяемые теоремой 2, можно перенести на произвольный гладкий фронт.

Принцип максимума. Поле мгновенных скоростей фронта Φ совпадает с полем максимальных проекций ДТ на направления нормалей этого фронта.

Если фронт описывается уравнением (3), то поле его нормалей, очевидно, определяется так: $\mu = \nabla\Phi / |\nabla\Phi|$, где $\nabla\Phi \equiv \operatorname{grad}\Phi$. Тогда поле мгновенных скоростей фронта $\Phi(x, t)$, согласно принципу максимума, есть векторное поле

$$\mathbf{v}_\Phi = \mu \cdot \max_{\mathbf{v}} (\mu \cdot \mathbf{v}(\mathbf{v})) = \frac{\nabla\Phi}{(\nabla\Phi)^2} \max (\nabla\Phi \cdot \mathbf{v}(\mathbf{v})). \tag{4}$$

В однонаправленной ткани, заданной непрерывным и гладким векторным полем $\mathbf{v} = \mathbf{v}(x)$, распространение фронта Φ описывается

следующим дифференциальным уравнением:

$$\frac{\partial \Phi}{\partial t} + \mathbf{v} \cdot \nabla \Phi = 0. \tag{5}$$

Принцип максимума устанавливает, что и в тканях с произвольными строго выпуклыми ДТ фронт за малые интервалы времени распространяется как в однонаправленной ткани, роль эквивалентных образующих здесь играют направления нормалей. Поэтому распространение такого фронта можно описывать уравнением (5), с заменой $\mathbf{v}$ на (4), т. е. уравнением

$$\frac{\partial \Phi}{\partial t} + \max_{\mathbf{v}} (\nabla \Phi \cdot \mathbf{v}(\mathbf{v})) = 0. \tag{6}$$

Это уравнение аналогично уравнению Гамильтона—Якоби, которое получили ранее для возбудимой среды И. М. Гельфанд и С. В. Фомин [40]. Основное отличие состоит в появлении операции максимума.

4. Принцип Гюйгенса

Принцип максимума применим только для гладких начальных условий и даже в однородной ткани его использование связано с решением дифференциального уравнения, т. е. позволяет восстанавливать картину распространения только последовательными малыми «шагами». Однако для ТТ возможна формулировка другого более удобного принципа, который снимает ряд затруднений, присущих принципу максимума.

В соответствии с кинематическим способом определения ТТ, в каждый момент t существования возбужденной области $\Omega(t)$ «источниками» распространения возбуждения являются только те точки $\Omega(t)$, которые граничат с покоящимися точками, т. е. только точки фронта $\Phi(t)$ области $\Omega(t)$.

Пусть $\Omega(0)$ — область возбужденных точек ТТ в начальный момент времени $t = 0$ и $\Phi(0)$ — фронт этой области. Если $\Omega(0)$ — одиночная точка, то $\Phi(0) = \Omega(0)$, и в последующие моменты времени, очевидно, $\Phi(t)$ — фронт фундаментального распространения. Если $\Omega(0)$ состоит из двух различных точек (рис. 47, *а*), то в последующие моменты времени фронт $\Phi(t)$ является границей объединения двух фундаментальных распространений: до момента t_0 слияния двух областей возбуждения фронт ограничивает две не связные области $\Omega_1(t)$ и $\Omega_2(t)$, а затем ограничивает одну связную область. Но как для моментов $t < t_0$, так и для моментов $t > t_0$ справедливо утверждение, что $\Phi(t)$ является границей области $\Omega(t) = \Omega_1(t) \cup \Omega_2(t)$, где $\Omega_k(t)$ — область возбуждения фундаментального распространения из точки x_k, $k = 1, 2$. Аналогичные построения можно производить и в случае произвольного числа

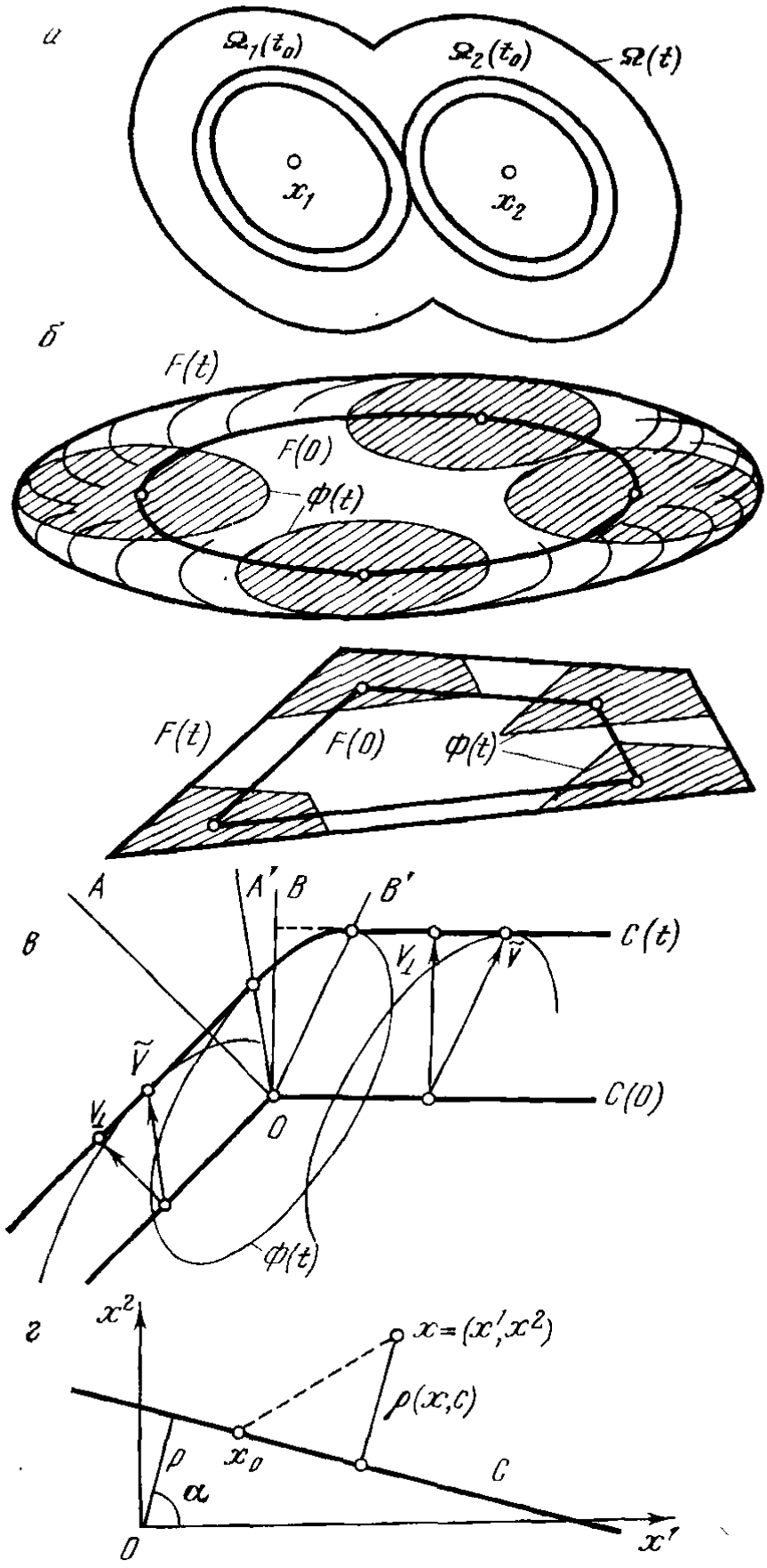


Рис. 47. Представление фронта в виде объединения фундаментальных волн

а — двухточечный источник; *б* — источник $F(0)$ — фундаментальный фронт; *в* — сравнение принципов Гюйгенса и максимума; *г* — расстояние $\rho(x; C)$ от точки x до прямой C

начально возбуждаемых точек, а также в случае, когда $\Omega(0)$ — непрерывное множество. Возможность рассмотрения точек $x \in \Phi(0)$ как независимых источников фундаментальных распространений возбуждения $\Phi(t; x)$ означает, что для ТТ справедлив следующий принцип.

Принцип Гюйгенса. Новый фронт Ф (t) является границей объединения фундаментальных распространений от точек старого фронта Ф (0).

Данная формулировка принципа Гюйгенса сходна с известной элементарной формулировкой этого принципа, характеризующего распространение волн возмущения в пассивных физических средах; каждая точка фронта волны является источником вторичных волн и новый фронт — огибающая вторичных волн. Распространение возмущения в физических средах описывается, как известно, волновым дифференциальным уравнением, поэтому вопрос о справедливости принципа Гюйгенса для этих процессов обычно решается на основе свойств решений волнового уравнения (см., например, [66, 77]). В данном математическом аспекте вопрос о справедливости принципа Гюйгенса сводится к вопросу о размерности области зависимости решений дифференциального уравнения (решений задачи Коши). Говорят, что задача Коши подчиняется принципу Гюйгенса, если в n-мерном пространстве область зависимости каждой точки имеет размерность $m < n$. На основе этого критерия для волнового уравнения установлено, что оно удовлетворяет принципу Гюйгенса только для сред размерности $n = 3, 5, 7, \ldots$. Многочисленные поиски других уравнений, отличных от волнового, но удовлетворяющих принципу Гюйгенса, долго были безуспешными и негативное заключение: других таких уравнений не существует — известно как гипотеза Адамара. Однако в последние годы [56] эта проблема решена положительно, т. е. найдены специальные модели пространства, обладающие метрикой, отличной от обычной, в которых волновое уравнение имеет другой вид, но принцип Гюйгенса выполняется. Обсуждение этих моделей требует привлечения ряда дополнительных понятий римановой геометрии и конформных преобразований.

Для ТТ принцип Гюйгенса является следствием определения свойств передачи возбуждения в этих «средах», и справедливость этого принципа не зависит от размерности ткани. Таким образом, принцип Гюйгенса является фундаментальным принципом ТТ, поэтому на его основе может быть построена вся теория этих тканей.

Поскольку принцип Гюйгенса сводит анализ свойств распространения возбуждения к анализу свойств объединений фундаментальных распространений, то он позволяет, во-первых, усилить следствие теоремы 1.

Теорема 3. Ткани, эквивалентные по фундаментальному распространению, эквивалентны по произвольному распространению возбуждения.

Эта теорема устанавливает невозможность различить ткани, оболочки ДТ которых совпадают, никакой системой начальных возбуждений, ни в каких экспериментах со стимуляцией, без нарушения целостности ткани.

Далее, поскольку фронт фундаментального распространения Ф (t) в любой момент t можно принять за начальный фронт Ф (0), вернее в качестве начального фронта всегда можно взять множество точек, совпадающее с фундаментальным фронтом для некоторого момента времени, то, основываясь на справедливости принципа Гюйгенса, теорема 1 теперь может быть сформулирована в более общей форме.

Теорема 4. Если начальный фронт Ф (0) подобен фундаментальному фронту, то объединение фундаментальных распространений от точек начального фронта, т. е. фронт Ф (t) центрально подобен фронту Ф (0). Эту теорему иллюстрирует рис. 47, *б*.

Граница Ф (t) объединения фундаментальных распространений от фронта Ф (0) подобна этому фронту Ф (0) и в частном случае, когда Ф (0) — бесконечный плоский фронт, Ф (0) $= L$ (0).

На примере плоского фронта легко видны различия в способах установления соответствия Ф (0) $\rightarrow$ Ф (t) по принципу максимума и принципу Гюйгенса. Принцип максимума устанавливает соответствие точек Ф (0) и Ф (t) в направлениях нормалей, тогда как принцип Гюйгенса — вдоль характеристических направлений в направлении точек касания, если фундаментальный фронт является строго выпуклым и точка касания единственна. Единственность точки касания существенна при использовании классического метода огибающих для описания распространения возбуждения на основе принципа Гюйгенса. Однако подобная однозначность соответствия в преобразовании Ф (0) $\rightarrow$ Ф (t), вообще говоря, не обязательна для принципа Гюйгенса. Кроме того, для принципа Гюйгенса не обязательно и условие гладкости начального фронта, что необходимо при использовании принципа максимума.

Рассмотрим участок непрерывного кусочно гладкого фронта C (0), включающий точку излома (рис. 47, *в*). Пусть для простоты рассматриваемые гладкие участки C (0) — отрезки прямых. Принцип максимума не воспроизводит фронт C (t) в секторе АОВ, образованном нормалями к C (0) в точке излома, а вне этого сектора фронт C (t) представляется тоже отрезками прямых. Однако при использовании принципа Гюйгенса подобной неопределенности для точек излома не возникает. Фронт фундаментального распространения из точки излома объединяется с фронтами фундаментальных распространений из других точек C (0). Собственно фундаментальный фронт из точки излома находится внутри сектора $A'OB'$ (рис. 47, *в*), который в данном случае шире сектора нормалей AOB. Последнее означает, что принцип максимума не только не воспроизводит фронт внутри сектора AOB, но и не точно воспроизводит фронт вблизи границ точек излома, в данном примере — внутри секторов BOB' и AOA'.

Исходя из справедливости принципа Гюйгенса, для ТТ с гладкими ДТ и для случая гладких начальных условий Ф (0) фронт

в последующие моменты времени $\Phi(t)$ можно строить на основе классического метода огибающих. Однако здесь возможен и общий метод, включающий произвольные начальные условия (в виде произвольного множества возбужденных точек), а также ткани с произвольными ДТ. Этот общий метод связан с построением специальных функций и сводится к следующему.

Пусть $\Phi(t;\ x_0)$ — фундаментальный фронт в момент $t > 0$ из точки x_0, принадлежащей начальному фронту: $x_0 \in \Phi(0)$. Обозначим через $\rho(x_1, x_2)$ расстояние между двумя точками ТТ. Для тканей, определенных на плоскости R^2, имеем

$$\rho(x_1, x_2) \equiv \sqrt{(x_1^1 - x_2^1)^2 + (x_1^1 - x_2^2)^2}.$$

Пусть C некоторая кривая в R^2. Введем функцию расстояния $\rho(x, C)$ от некоторой точки x до кривой C:

$$\rho(x, C) \equiv \min_{x_0 \in C} \rho(x, x_0). \tag{1}$$

Заметим, что, если функция $\rho(x, C)$ построена, то уравнение

$$\rho(x, C) = 0 \tag{2}$$

есть уравнение линии C. Например, если C — прямая линия (рис. 47, *г*), то

$$\rho(x, C) = |x^1 \cos\alpha + x^2 \sin\alpha - p|, \tag{3}$$

а если C — окружность радиуса a с центром в точке x_0, то

$$\rho(x, C) = \left|\sqrt{(x^1 - x_0^1)^2 + (x^2 - x_0^2)^2} - a\right|. \tag{4}$$

Пусть x — покоящаяся точка ткани в направлении распространения возбуждения от фронта $\Phi(0)$ и пусть x_0 — произвольная точка $\Phi(0)$. Будем рассматривать точку x в момент времени t, раньше которого возбуждение не достигает этой точки. Тогда $\rho(x, \Phi) = \rho(x, \Phi(t, x_0))$ — расстояние от данной точки x до фундаментального фронта, источником которого является точка x_0. Варьируя точку x_0 по фронту $\Phi(0)$, можно найти минимум величины $\rho(x, \Phi)$, т. е. определить расстояние от x до границы объединения фронтов фундаментальных распространений $\Phi(t, x_0)$. Если это расстояние найдено, то, по аналогии с (2), уравнение

$$\min_{x_0} \rho(x, \Phi(t;\ x_0)) = 0, \quad x_0 \in \Phi(0) \tag{5}$$

есть уравнение границы объединения фронтов фундаментального распространения от точек $\Phi(0)$, т. е., согласно принципу Гюйгенса, (5) — уравнение фронта $\Phi(t)$.

Ограничения на использование уравнения (5) накладывают трудности построения функции $\rho(x, \Phi)$. За исключением некоторых

простых частных случаев типа (3), (4), а также случаев, когда ДТ (вернее — оболочка ДТ) состоит из отрезков прямых или дуг окружности, построение функций $\rho(x, \Phi)$ превращается в специальную задачу.

5. Принцип Ферма

Простота прямого описания ТТ обусловлена естественной связью фронтов фундаментального распространения $\Phi(t)$ с оболочкой ДТ: $\Phi(1) = \langle \mathrm{v}(\mathrm{v}) \rangle$ — оболочка ДТ совпадает с фронтом фундаментального распространения за единицу времени, т. е. оболочка ДТ как функция направления определяет для каждого направления то расстояние, которое проходит возбуждение за единицу времени (при первоначальной инициации его в отдельной точке). Для описания распространения возбуждения в ТТ на основе принципа Ферма необходимо производить оценку времени распространения возбуждения и для этих целей более удобно использовать инверсное определение ТТ. Ниже дается краткое описание «инверсной теории» ТТ.

При инверсном определении ТТ передача возбуждения по связям точек характеризуется мгновенными задержками $\vartheta(\mathrm{v})$, равными обратной величине скорости передачи возбуждения: $\vartheta(\mathrm{v}) \equiv \equiv 1/v(\mathrm{v})$. Сама ткань теперь определяется заданием диаграмм задержек передачи, которые являются инверсными образами ДТ, поэтому называются «инверсными диаграммами точки» (ИДТ). Фигуру ИДТ обозначим через Θ. Пусть $S(r)$ — окружность радиуса r. Очевидно фигуры Θ и V связаны друг с другом преобразованием инверсии относительно $S(1)$. Отсюда следует, что фигуры Θ и V подобны только в изотропной ткани: если $V = S(r)$, то $\Theta = -S(1/r)$. В остальных случаях, если V — замкнутая выпуклая фигура, то Θ — замкнутая, но невыпуклая фигура.

Аналогом фундаментального фронта теперь является фундаментальная изохрона Ψ, которая представляет собой инверсный образ оболочки ДТ. Например, в тканях типа I_k^2, оболочка ДТ которых выпуклый k-угольник (рис. 48, *а*), фундаментальная изохрона Ψ есть фигура, образованная из k дуг окружностей, она является границей объединения кругов, диаметры которых, проходящие через полюс ДТ, перпендикулярны сторонам многоугольника оболочки ДТ. Подобную фигуру, образованную тоже из k дуг окружностей, представляет собой ДФ (диаграмма фронта). Инверсным образом ДФ является диаграмма изохронности (ДИ). В данном примере ДИ будет «k-угольником», образованным отрезками прямых (рис. 48, *а*). Таким образом, общими свойствами обладают, с одной стороны, оболочка ДТ и ДИ, а с другой стороны, фундаментальная изохрома и ДФ, т. е. здесь существует перекрестная связь основных фигур.

Связь этих фигур можно определить, конечно, более корректно, если исходить из точных формулировок свойств преобразований, связывающих фигуры, но мы на этом останавливаться не будем. Здесь нам хотелось только показать, что характерным свойством ИДТ, а также фундаментальных изохрон является их невыпуклость. Поэтому, если в описании свойств распространения возбуждения в ТТ основываться на выпуклости какой-либо диаграммы для формулировки задачи «в терминах теории нормированных

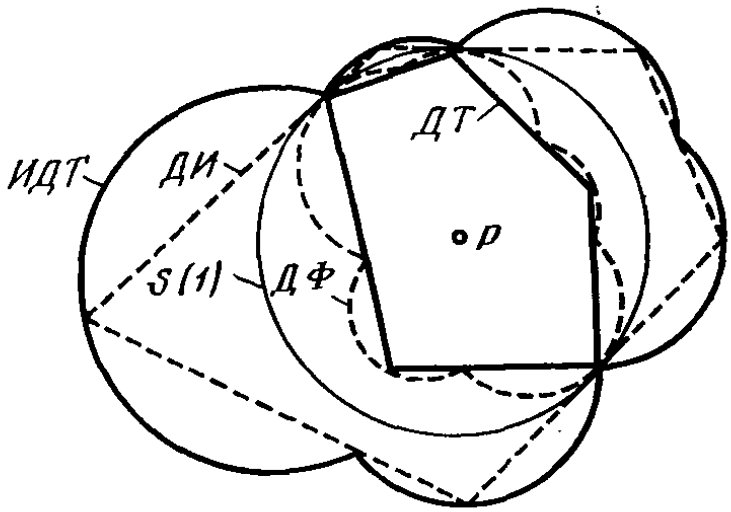


Рис. 48. Сравнение прямых диаграмм с инверсными для случая кусочно-линейной диаграммы точки (ДТ)

Р — полюс;
ДФ — диаграмма фронта;
ИДТ — инверсная диаграмма точки;
ДИ — диаграмма изохронности

пространств» [40], то при инверсном описании норму следует вводить через ДИ, а не через ИДТ. Дальнейшее развитие этого подхода ведет к уравнению, аналогичному уравнению Гамильтона — Якоби, т. е. эквивалентно инверсному развитию принципа максимума. Однако в рамках инверсной теории более интересно обсудить принцип Ферма.

Инверсное определение ТТ естественно использовать для описания распространения возбуждения на основе принципа минимизации время прихода возбуждения из этой точки ткани в другую. Известным принципом такого типа является принцип Ферма, широко используемый для описания свойств распространения света (в геометрической оптике). Из принципа Ферма, в обычной его формулировке, исходили И. М. Гельфанд и С. В. Фомин [40] в описании свойств распространения возбуждения.

Однако принцип Ферма в обычной его формулировке предполагает возможность независимого сравнения времен распространения возбуждения по различным однопараметрическим многообразиям — путям, соединяющим две рассматриваемые точки. Посмотрим, что означает возможность такого сравнения, если возбуждение из каждой точки ткани может распространяться только фундаментальным фронтом.

Пусть имеются две различные точки x_1 и x_2. Если только точка x_1 возбуждается в момент $t = 0$, то она, начиная с этого момента, является источником фундаментального распространения $\Phi(t; x_1)$, фронт которого через некоторое время может достигнуть

точки x_2. Если ткань типа I_1, то возбуждение придет в точку x_2 только тогда, когда обе точки x_1, x_2 инциденты образующей ткани, т. е. в этом случае путь, соединяющий две точки, по которому возбуждение может достигнуть x_2,— единствен. В неоднонаправленных тканях фундаментальный фронт, распространяющийся из x_1, будет заметать некоторую область. Тогда, если x_2 находится в пределах этой области, точку x_1 можно соединить с x_2 многими различными путями. Очевидно, что если каждый из таких путей выделяется «фиктивно», мы только следим за движением возбуждения по этому пути, оставляя «путь» принадлежащим ткани, то время движения возбуждения по любому такому пути всегда будет одним и тем же, равным времени распространения фронта. Таким образом, чтобы сравнивать свойства различных путей, нужно их выделять («вырезать») из ткани. Но «вырезанные пути» могут обладать уже другими свойствами. В ткани I_2 возбуждение из некоторой точки x_1 придет в точку x_2, если последняя находится в секторе фундаментального фронта. Но если вырезать пути, соединяющие точку x_1 с x_2, содержащие участки, не параллельные направлениям передачи возбуждения, то возбуждение по таким путям распространяться не будет, например, вдоль прямой, соединяющей эти точки (рис. 48, *в*). Напротив, если пути состоят только из участков, инцидентных с направлениями передачи возбуждения, то время распространения по всем этим путям будет одним и тем же. Запрещенные пути распространения возбуждения отсутствуют в тканях с непрерывным ДТ. Однако для тканей с линейчатыми ДТ, а также для тканей с вогнутыми ДТ, оболочки которых имеют линейные участки, однозначный выбор минимизирующего пути не всегда возможен. Подобный однозначный выбор возможен только в тканях со строго выпуклыми ДТ.

Если, учитывая отмеченные обстоятельства, все же пытаться описывать распространение возбуждения в ТТ на основе некоторого принципа, минимизирующего время прихода возбуждения, то формулировка принципа, охватывающего разные типы тканей, должна основываться на свойствах фундаментальных распространений. Такой подход ведет к некоторой модифицированной формулировке принципа Ферма, которая определяет не наибыстрейший путь распространения возбуждения (связывающий две точки), а для каждой покоящейся точки определяет ту точку (или же точки) некоторого фронта F (0), из которой (из которых) возбуждение доходит скорее, чем от остальных.

Модифицированный принцип Ферма. В покоящуюся точку x ткани возбуждение от начального фронта F (0) приходит из той его точки x_0, из которой фундаментальный фронт $\Phi(t, x_0)$ достигает x за наименьшее время.

Основываясь на этом принципе, можно вывести уравнение для фронта возбуждения в произвольный момент времени $t > 0$. Пусть

$\vartheta(\nu)$ — ИДТ однородной ТТ. Если ν — направление прямой, проходящей через точки x, x_0, то фронт $\Phi(t; x_0)$ из произвольной точки $x_0 \in F(0)$ достигает x за время

$$t(x, x_0) = \vartheta(\nu)\,\rho(x_0, x).$$

Поэтому время прихода возбуждения в точку x от фронта $F(0)$ есть $t(x, F(0)) = \min\limits_{x_0} \vartheta(\nu)\,\rho(x, x_0)$, $x_0 \in F(0)$. Приравнивая правую часть этого выражения фиксированной величине t, получим уравнение фронта $F(t)$ как геометрическое место точек, удовлетворяющих соотношению:

$$t - \min_{x_0} \vartheta(\nu)\,\rho(x, x_0) = 0, \quad x_0 \in F(0). \tag{1}$$

Это уравнение (1) фронта $F(t)$ является инверсным аналогом уравнения (4.5). В связи с этим сформулированный модифицированный принцип Ферма можно рассматривать как инверсный аналог принципа Гюйгенса. Сходные сопоставления возможны между принципом Гюйгенса и классическим принципом Ферма для случая, когда между фронтами $F(0)$ и $F(t)$ возможно установление взаимнооднозначного соответствия (существование взаимооднозначного соответствия многообразий $F(0)$ и $F(t)$ и подразумевает классическая формулировка принципа Ферма).

7. ДЕФОРМАЦИИ ВОЛН

Кинематические отличия волн возбуждения в ТТ от, например, световых волн, в геометрическом представлении последних, сформулированы выше в обобщенной форме, но для случая однородных ТТ. Чтобы показать характер этих отличий в более явной форме и заодно приблизиться к описанию свойств неоднородных моделей T^n, рассмотрим две задачи по деформации волн возбуждения: 1) преломление фронта волны на границе двух ТТ с разными ДТ; 2) деформация фронта волны на склоне рефрактерности [90].

Для этой цели можно выбрать модели ТТ с произвольными ДТ, но, интересуясь сущностью основных эффектов, лучше ограничиться изотропными моделями со сферическими ДТ.

1. Преломление фронта

Рассмотрим сначала эффект навязывания волны в T^2 быстро движущимся источником. Подобный эффект известен в физике обычных сред как «волна Маха», которая возникает в случае, когда источник возмущения движется через среду со скоростью, большей скорости распространения возмущения в среде. Определим модель

такого явления в ТТ, к ней сводится ряд свойств неоднородных ТТ.

Пусть T^2 — изотропного типа, т. е. ДТ — окружность радиуса v с центром в полюсе. Образуем сумму с полубесконечным волокном T^1, скорость распространения по которому равна v_0. Будем считать, что волокно в сумме $T^2 + T^1$ расположено вдоль положительной оси x. В случае $v_0 < v$, очевидно, $T^2 + T^1 = T^2$. Положим далее: $v_0 > v$. Тогда диаграмма точки (0, 0) — «окружность

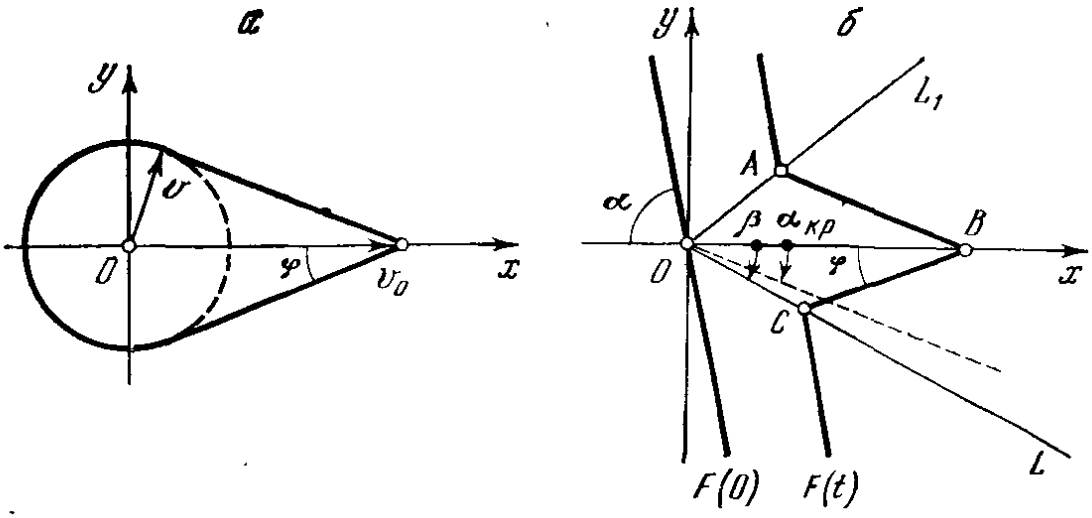


Рис. 49. Диаграмма V точки начала координат суммарной ткани $T^2 + T^1$ (*а*) и деформация фронта в такой среде (*б*)

с клювом» (рис. 49, *а*), половинный угол φ которого, образованный прямыми, касательными к окружности, определяется так:

$$\sin \varphi = v/v_0. \tag{1}$$

Форму этой оболочки имеет фронт фундаментального распространения из начала координат.

Рассмотрим возможные деформации прямого фронта $F = F(t)$ в этой системе ТТ. Пусть фронт F распространяется в положительном направлении оси x на левой полуплоскости $T^2 + T^1$ и в момент $t = 0$ точка (0, 0) принадлежит F: $(0,0) \in F(0)$. Картина деформаций $F(t)$ при $t > 0$ зависит от угла α наклона $F(0)$ к оси x, $\alpha = \min \angle (F(0), 0x)$. Скорость $F(t)$ в направлении нормали при $t < 0$: $v_\perp = v$, а проекция этой скорости на направление оси x: $v_x = v/\sin \alpha$. Угол α, при котором $v_x = v_0$, является критическим, $\alpha = \alpha_{кр}$, согласно формуле (1), имеем

$$\alpha_{кр} = \varphi. \tag{2}$$

Если $\alpha \in [0, \alpha_{кр}]$, то $v_x > v_0$ и форма F при $t > 0$ не меняется. В этом случае присутствие более быстрого пути проведения возбуждения T^1 не проявляется. Если же $\alpha_{кр} < \alpha < \pi/2$, то F деформируется в ломаную с тремя точками излома A, B, C (рис. 49, *б*),

которые скользят по трем прямым: $A \in L_1$, $B \in 0x$, $C \in L$. Особый интерес здесь представляет траектория движения точки излома C по прямой L (или точки A по прямой L_1). Из обычных тригонометрических соотношений следует, что

$$\beta = \min \angle (L, 0x) = (\alpha - \varphi)/2. \tag{3}$$

Пусть теперь 1-й квадрант $\mathrm{T}^2 : x, y > 0$ заполняет ткань T_0^2, а остальную плоскость — ткань T^2, обе изотропные, и v_0, v — скорости распространения возбуждения в этих тканях.

Случай $v_0 < v$. Внешняя среда T^2 по границам положительных осей x и y играет роль более быстрого источника. Поэтому при $t > 0$ фронт F в T^2 имеет два прямолинейных участка F_0 и F_1 (рис. 50, *а*), общая граничная точка которых движется вдоль прямой $L : y = kx$, где $k = (\sin \alpha_0 - \cos \alpha)/(\sin \alpha_1 - \cos \alpha_0)$. Угол α_0 преломления F на границе $0x$ определяется соотношением

$$\frac{\sin \alpha_0}{v_0} = \frac{\sin \alpha}{v}, \tag{4}$$

которое представляет собой известный закон Снелла преломления световых волн. Аналогичным образом определяется преломление на границе $0y$, для которого роль угла α играет угол $\frac{\pi}{2} - \alpha$.

Случай $v_0 > v$. Рассмотрим только границу $0x$ (поскольку на границе $0y$ картина качественно аналогична). Теперь среда T_0^2 играет роль более быстрого источника по отношению к внешней среде T^2, если $\alpha > \alpha_{\text{кр}}$ (рис. 50, *б*). Поэтому преломления в T_0^2 не происходит, напротив возникает излом F в среде T_0^2. Свойства этого внешнего излома описываются соотношениями (1—3). Участок фронта F_0 (рис. 50, *б*), имеющий компоненту скорости обратного движения во внешней среде T^2, можно условно назвать «отраженной волной». При $\alpha \leqslant \alpha_{\text{кр}}$ отраженная волна не возникает, так как тогда внешняя среда становится источником более быстрого возмущения для T_0^2 и в последней возникает преломленный фронт, угол которого определяется законом (4).

ТТ — две бесконечных полосы конечной ширины, параллельные оси $x : \mathrm{T}_0^2 \in \{0 \leqslant x < \infty,\ 0 \leqslant y \leqslant h\}$, $\mathrm{T}_1^2 \in \{0 \leqslant x \leqslant \infty,\ h \leqslant y \leqslant h + h_1\}$, которые локально изотропны по распространению возбуждения со скоростями v_0 и v_1 соответственно $v_0 < v_1$.

Начальные условия: $F(0) = \{(x, y) \mid x = 0,\ 0 \leqslant y \leqslant h + h_1\}$. При $t > 0$ в нижней полосе сразу возникает отраженная волна F_0 (рис. 51, *а*), которая за время τ «вытесняет» вертикальный отрезок начального фронта F. При $t > \tau$ в полосе T_0^2 картина распространения стационарна: фронт $F(t) = F_0(t)$ имеет неизменную форму. Время τ достижения стационарного состояния распростра-

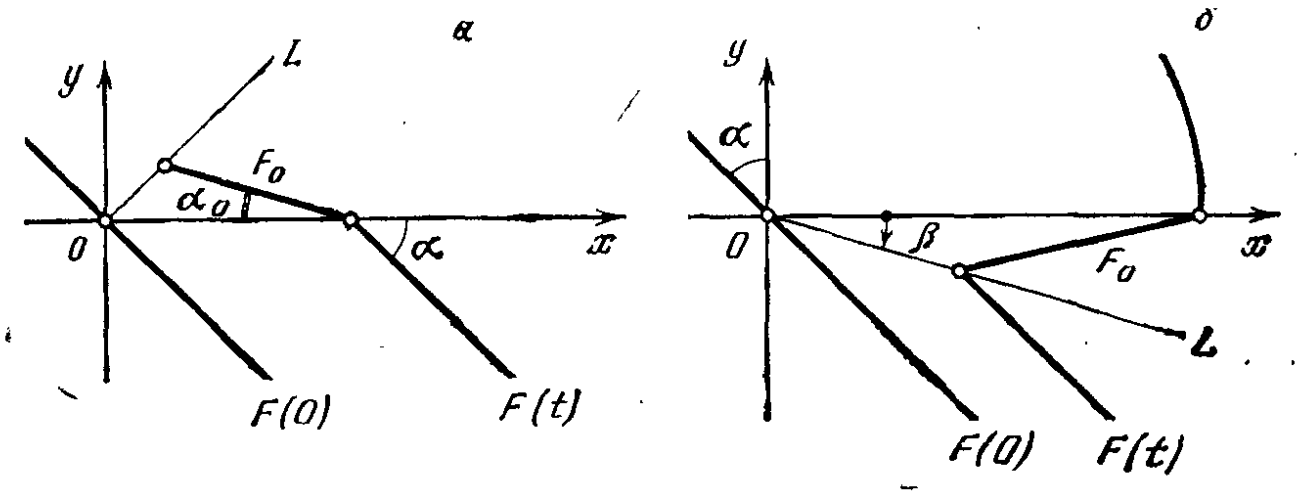


Рис. 50. Преломление фронта F при движении
а — из быстрой среды в медленную; *б* — из медленной в быструю

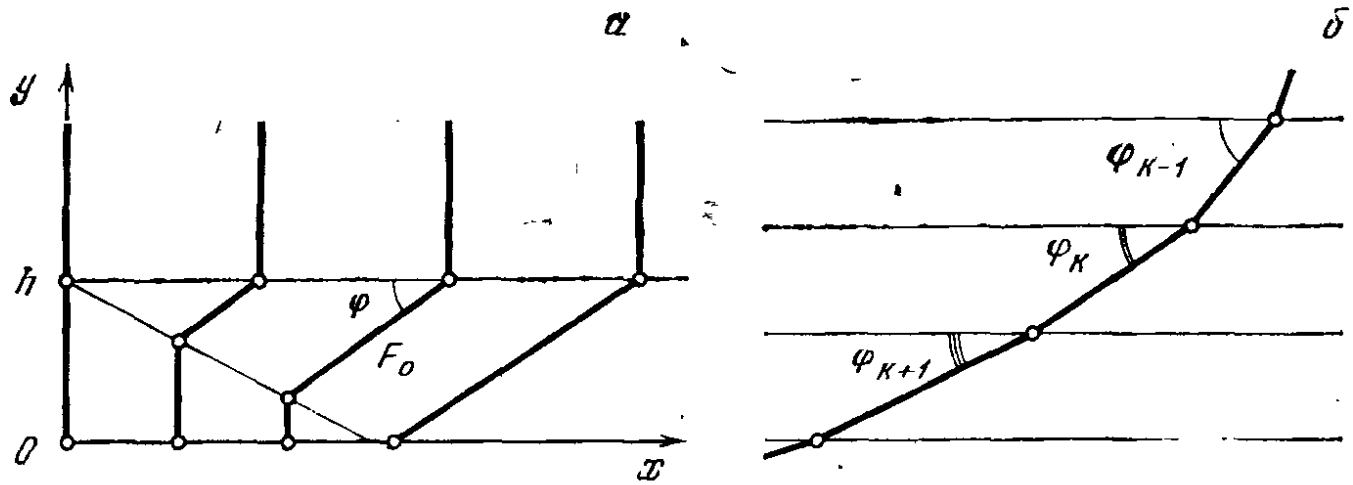


Рис. 51. Переходный процесс в одиночном слое (*а*) и фронт в многослойной ткани (*б*)

нения есть длительность переходного процесса. В данном случае длительность переходного процесса

$$\tau = hv_0 \sin\varphi = hv_0^2/v_1. \qquad (5)$$

При других начальных условиях переходной процесс может быть более сложным. Например, если $F(0) = (0, 0)$, то имеет место фундаментальное распространение из начала координат и тогда τ складывается из трех времен: 1) времени τ_0 достижения круговой волны верхней границы, $\tau_0 = hv_0$; 2) времени τ_1 — до появления отраженной волны, когда угол наклона касательной к начальной волне в точке пересечения с верхней границей станет больше $\alpha_{кр}$; 3) времени τ_2 движения отраженной волны от верхней границы к нижней — это случай (5). В рассмотренной модели стационарная картина распространения в полосе T_0^2 навязывается благодаря контакту с тканью, имеющей большую скорость распространения, и переходной процесс существует пока навязываемая картина не вытесняет следы начальных возбуждений.

Для бесконечной полосы можно говорить также о другом типе переходного процесса, не связанном с эффектом навязывания. Так, в изолированной бесконечной полосе ТТ для любых ДТ с замкнутой оболочкой прямой фронт F, перпендикулярный границам, $F = F_\perp$ является стационарным. Если оболочка ДТ гладкая, то фронт Φ фундаментального распространения в такой полосе асимптотически стремится к форме $F_\perp$ в силу уменьшения кривизны $\Phi(t)$. В таком случае $\tau = \infty$, а при других начальных условиях существует дополнительный переходной процесс, который заканчивается переходом в фундаментальное распространение для точки с максимальной абсциссой в направлении распространения волны. Две стационарные формы фронта возможны в ТТ с кусочно-линейными оболочками ДТ: фронт $F_\perp$ и «параллельная вырезка» из $\Phi(t)$, поскольку локальная кривизна в этом случае не меняется.

Модель из двух полос ТТ с разными скоростями распространения легко обобщить на произвольную совокупность параллельных полос T_k^2, $k = 0, 1, 2, \ldots$ со скоростями v_k соответственно. Тогда, если $v_0 > v_1 > \ldots > v_k$, то после окончания переходных процессов в отдельных полосах фронт F имеет вид ломаной (рис. 51, *б*), наклоны соседних участков которого, согласно предыдущему, определяются так:

$$\sin \varphi_k = (v_k/v_{k-1}) \sin \varphi_{k-1}.$$

Используя это соотношение как рекуррентное, получаем

$$\sin \varphi_k = (v_k/v_0) \sin \varphi_0, \tag{6}$$

т. е. наклон F k-й полосе таков, как будто промежуточные полосы отсутствуют. Таким образом, в слоистой ткани стационарное распространение в каждой полосе определяется полосой с максимальной скоростью распространения возбуждения.

Пусть полосы имеют малую ширину $h = \Delta y$ и ТТ в направлении y описывается убывающей функцией распределения скорости $v = v(y)$. Тогда в пределах каждой k-й полосы наклон фронта F есть $\Delta y/\Delta x = \operatorname{tg} \varphi_k = \sin \varphi_k/\sqrt{1 - \sin^2 \varphi_k}$. В пределе $\Delta y \to 0$, используя формулу (6), получим простое дифференциальное уравнение, описывающее фронт F при стационарном распространении. Поскольку этот фронт F движется в направлении, параллельном оси x с постоянной скоростью v_0, его удобно описывать обратной функцией $x = x(y)$. Тогда дифференциальное уравнение стационарного фронта F: $dx/dy = \sqrt{v_0^2 - v^2}/v$, т. е.

$$x + x_0 = \int_0^h \sqrt{v_0^2 - v^2}\, \frac{dy}{v}.$$

Здесь $v = v(y)$ — заданная монотонно убывающая функция, $0 \leqslant y \leqslant h$, а $x_0 = v_0 t$. Например, F имеет форму параболы $x = y^2$, если $v = v_0/\sqrt{1 + 4y^2}$.

Сходная форма описания волны возбуждения возможна в тканях большей размерности при однородной ее организации по крайней мере в одном из направлений, т. е. в этих случаях общее описание фронта волны при произвольных начальных условиях можно разделить на два этапа — описание переходного процесса и последующего стационарного распространения. В совершенно общем случае неоднородной ТТ такое разделение невозможно ввиду отсутствия стационарного режима. В этих случаях необходимо пользоваться более общими формами описания.

2. Условия остановки волны возбуждения

Перейдем к рассмотрению влияния на распространение возбуждения рефрактерного состояния точек ТТ, которое характеризуется повышением порога. Повторное возбуждение точек ткани возможно только по окончании рефрактерного состояния. В этом подразделе и следующем длительности возбужденного состояния и рефрактерного обозначаются так: $\theta_+ = \theta$, $\theta_- = R$. Рассмотрим сначала влияние рефрактерности на судьбу повторных возбуждений в условиях одномерной модели ТТ T^1, определенной для $x \geqslant 0$.

Пусть в первый раз волокно T^1 возбуждается в момент $t = 0$ в точке $x = 0$. Этот начальный импульс будет двигаться с постоянной скоростью v_0, и его передний фронт в координатах (x, t) есть прямая $t = x/v_0$. Весь импульс в этих координатах заполнит полосу, ширина которой по ординате равна θ, вторая полоса образуется задним фронтом рефрактерности (рис. 52, *а*), уравнение этого заднего фронта: $t = \frac{x}{v_0} + R(x)$. Выясним влияние формы распределения рефрактерности $R(x)$ на скорость импульса, который возникает вслед за начальным — точка $x = 0$ возбуждается повторно через время T.

Пусть рефрактерность всюду постоянна и в точке x_1 она меняется скачком от значения R_0 до значения $R_1 > R_0$. Если $R_0 \leqslant T < R_1$, то до точки x_1 повторный импульс будет двигаться как начальный — со скоростью v_0, а в точке x_1 он остановится. При этом, если $R_1 > T + \theta$, то повторное возбуждение не произойдет, если же $R_1 \leqslant T + \theta$, то остановка будет длиться конечное время $\tau = R_1 - T$ (рис. 52, *б*). Удобно принять, что повторное возбуждение происходит сразу после окончания рефрактерности, $T = R_0$, тогда задержка в точке x_1 будет равна величине скачка рефрактерности (рис. 52, *в*):

$$\tau = \tau(x_1) = R_1 - R_0 = R(x_1 + 0) - R(x_1 - 0) \equiv \equiv \Delta R(x_1). \qquad (1)$$

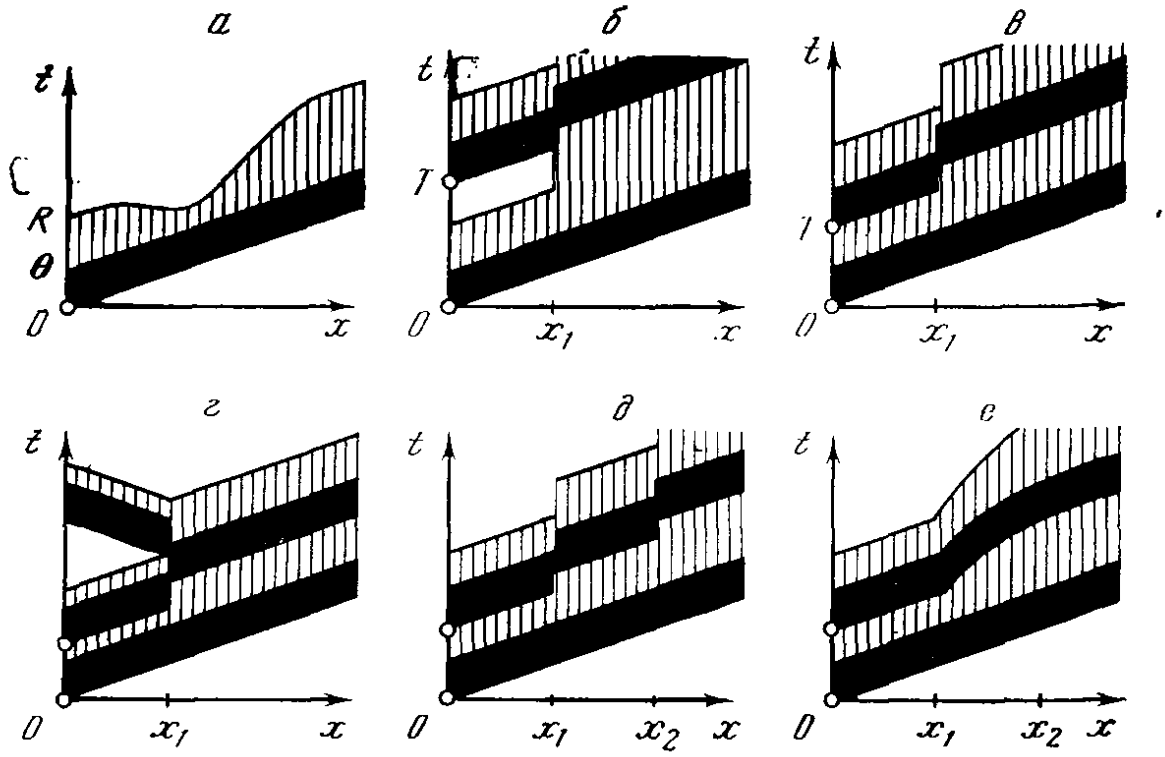


Рис. 52. Примеры (*а—е*) свойств заднего фронта рефрактерности

Замечание. На скачке рефрактерности, при условии $R_0 < 2\theta$ возможно такое явление, как «отраженный» импульс (рис. 52, *г*).

Пусть далее имеется два скачка рефрактерности в точках x_1 и x_2, причем $\Delta R\ (x_1)$ и $\Delta R\ (x_2) < \theta$. Теперь повторное возбуждение достигает точки x_2 в момент $t = T + \frac{x_2}{v_0} + \tau_1 + \tau_2$, имея две остановки $\tau_1 = \Delta R\ (x_1)$ и $\tau_2 = \Delta R\ (x_2)$ (рис. 52, *д*). Будем на интервале (x_1, x_2) безгранично увеличивать число скачков, соблюдая монотонность и финитность $R\ (x)$ и требуя, чтобы суммарная задержка на этом интервале оставалась постоянной. В пределе переход между уровнями $R\ (x_1)$ и $R\ (x_2)$ будет представляться некоторой непрерывной функцией $R\ (x)$, и естественно рассматривать в этом случае $\tau = \tau\ (x)$ как плотность задержки в точке x:

$$\tau\ (x) = \mathrm{d}R/\mathrm{d}x \tag{2}$$

и время прихода импульса в точку x_2 (рис. 52, *е*) определять так:

$$t = t\,(x_2) = T + \frac{x_2}{v_0} + \int\limits_{x_1}^{x_2} \tau\,(x)\,\mathrm{d}x = T +$$

$$+ \frac{x_2}{v_0} + R\,(x_2) - R\,(x_1).$$

Если в некоторой точке x_1 имеет место отрицательный скачок $R\ (x)$, то дальше импульс будет распространяться по покоящемуся волокну. В случае произвольного распределения $R\ (x)$ пов-

торный импульс будет двигаться со скоростью v_0 над участками монотонного спада $R(x)$, а монотонно возрастающие участки $R(x)$ изменяют скорость распространения импульса только при попадании импульса на задний фронт рефрактерности. Поэтому в точках излома $R(x)$, т. е. когда производная dR/dx терпит скачок, мгновенная задержка определяется так: $\tau(x) = \max(R'(x+0),\ R'(x-0))$.

Начальная точка луча T^1 ритмически возбуждается с периодом $T = R_0$. Распределение рефрактерности имеет единственный скачок ΔR в точке x_1 : $R(x) = R_0 + \Delta R\varepsilon(x - x_1)$. В данной модели волокна скачок рефрактерности ведет себя как одиночный элемент с линейным законом накапливания задержек: в месте скачка задержка k-го импульса $\tau_k = k \cdot \Delta R$, где $k = 0, 1, 2, \ldots, n-1$; существует такой номер $k = n$, что задержка для n-го импульса превзойдет его длительность, $\tau_n > \theta$.

Таким образом, сущность реализации цикла длины n на скачке рефрактерности состоит в накапливании задержек и в выполнении для конечного n условия:

$$\frac{\theta}{n} < \Delta R < \frac{\theta}{n-1}. \tag{3}$$

Из отношений (3) номер выпадающего спайка определяется как целая часть отношения $\theta/\Delta R$, т. е.

$$n = 1 + [\theta/\Delta R]. \tag{4}$$

Если, начиная от точки x_1, рефрактерность растет непрерывно и монотонно, то таких условий выпадения, как в случае скачка, не существует и все последующие импульсы способны распространяться без «преград». Однако, попадая на склон рефрактерности, каждый следующий импульс движется все медленнее и медленнее. Для k-го импульса мгновенная задержка $\tau_k = kR'$. Чтобы получить выпадение некоторого n-го импульса, необходимо вводить дополнительные предположения, например, по аналогии с дискретными скачками, ввести понятие критической скорости v^*: условие $v < v^*$ эквивалентно условию $v \equiv 0$ (рис. 53). Теперь, вместо соотношений (3) и (4), имеем:

$$\frac{1}{nv^*} < R' < \frac{1}{(n-1)v^*}, \quad n = 1 + [1/v^*R'], \tag{5}$$

где $R' \equiv dR/dx$. Скорость k-го импульса в любой точке x, $v_k = v_k(x)$, не может превосходить скорости начального импульса, и эта скорость связана с мгновенной задержкой в этой точке так: $(1/v_k) = (1/v_0) + kR'$. Отсюда:

$$v_k = v_0/(1 + kv_0R'). \tag{6}$$

В выражениях (5) и (6) производная R' совпадает с истинной про-

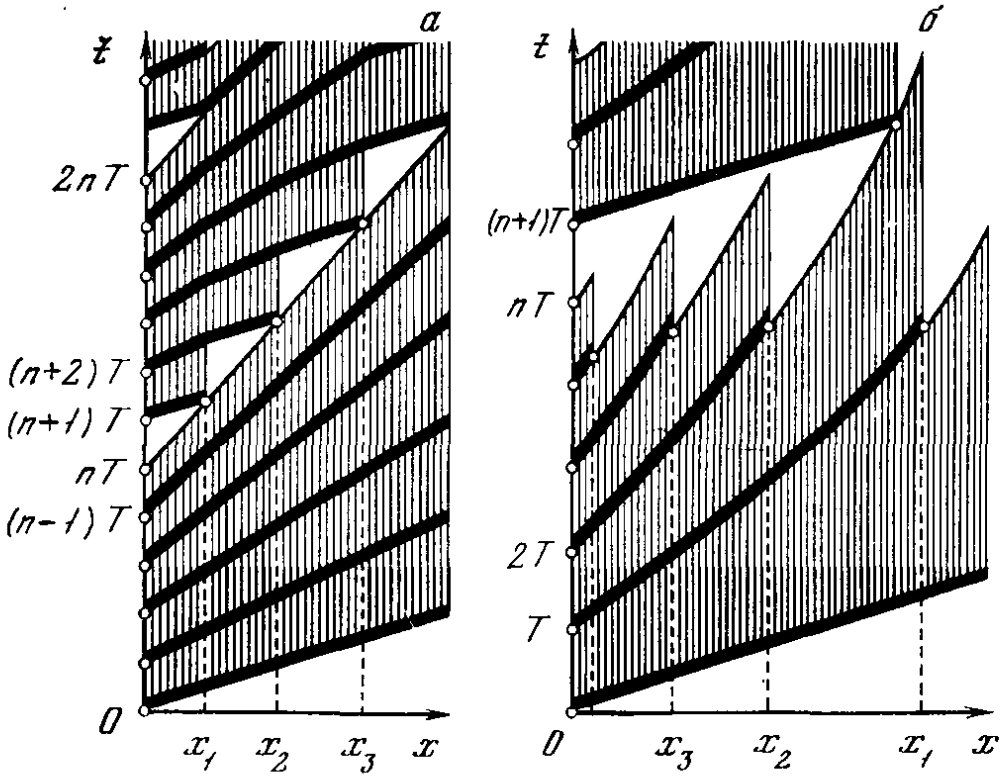


Рис. 53. Реализация условий остановки волны при критической скорости в одномерной ткани в случаях линейного (*а*) и вогнутого (*б*) распределения рефракторности

изводной функции $R(x)$ только на тех участках монотонного роста этой функции, которая оказывает влияние на скорость распространения импульса.

3. Деформации фронта на склоне рефрактерности

Закон распространения возбуждения по рефрактерному волокну (2.2) можно перенести на многомерные ТТ, понимая под τ мгновенную задержку в данном направлении $\mathbf{v}$, $\tau \equiv \tau_{\mathbf{v}}$, а под производной в правой части (3.2) — производную по этому направлению $\mathbf{v}$:

$$\tau_{\mathbf{v}} = \frac{dR}{d\mathbf{v}} \equiv (\operatorname{grad} R \cdot \mathbf{v}). \tag{1}$$

Для двумерной ТТ $R \equiv R(x, y)$ — двумерное поле рефрактерности, единичный вектор направления $\mathbf{v} = (\cos\alpha, \cos\beta)$, а скобки в правой части (1) означают скалярное произведение векторов $\operatorname{grad} R \equiv \left(\frac{\partial R}{\partial x}, \frac{\partial R}{\partial y}\right)$ и $\mathbf{v}$.

В двумерной среде мы имеем дело с фронтом возбуждения и, естественно, с возможностью воздействия рефрактерности только на часть фронта. Поэтому, помимо условий, приводящих к выпадению всего фронта, здесь возникают условия, вызывающие

частичную деформацию фронта и его разрывы. Одно из интересных следствий разрыва фронта — это спираль Балаховского [8].

Критические локальные воздействия рефрактерности могут быть двух типов: 1) распространение через данную замкнутую область невозможно; 2) распространение невозможно в данном направлении или секторе или спектре направлений. Первый случай эквивалентен скачку рефрактерности и приводит к разрыву фронта. Второй возникает тогда, когда градиент рефрактерности в некотором направлении становится выше критического. Тогда на участках фронта, перпендикулярных запрещенному направлению, могут возникнуть «разрывы», которые тут же начнут заполняться, и при подходящих временных соотношениях это приведет только к некоторой деформации фронта. Картина этих изменений зависит как от распределения $R(x, y)$, так и от геометрии фронта. При построении распространяющегося фронта часто удобно пользоваться тем соображением, что следующий фронт «стелется» по рефрактерности предыдущего, но общий и универсальный метод дает, конечно, принцип Гюйгенса. Чтобы им пользоваться, нужно задать диаграмму скоростей в каждой точке среды, т. е. скорость v в направлении ν. В рефрактерной среде диаграмма скоростей меняется от точки к точке в соответствии с заданным полем $R(x, y)$: для начального фронта диаграмма скоростей — окружность радиуса v_0 (рис. 54, *а*). Последующее возникновение запрещенных направлений означает, что в данный момент в данной точке среды диаграмма скоростей в пределах некоторого угла стягивается в точку.

Рассмотрим примеры. Пусть $R(x, y)$ — плоскость, параллельная оси y : $R(x, y) = R_0 + ax$.

1. Начиная с момента $t = 0$ ритмически, $T = R_0$, возбуждаются все точки оси y, т. е. фронт есть прямая, параллельная линии уровня $R(x, y)$. Распределение рефрактерности после k-й волны будет $kR(x, y)$. На первый взгляд, кажется, что этот случай эквивалентен одномерному случаю, рассмотренному выше в подразделе, и что, поскольку для n-го фронта наклон рефрактерности выше критического, этот фронт выпадает и притом целиком. Но в действительности, как показано ниже, ни n-й, ни последующие фронты не выпадают.

2. С момента $t = 0$ в ритме $T = R_0$ возбуждается точка (0,0). Начальный фронт имеет форму окружности (рис. 54, *а*). Следующий фронт, в соответствии с диаграммой скоростей (рис. 54, *б*) состоит из полуокружности и полуэллипса: большая полуось эллипса и радиус окружности диаграммы скоростей равны v_0, и малая ось эллипса, параллельная оси x, равна $v_1 = v_0/(1 + av_0)$. При последующих возбуждениях точки (0,0) диаграмма скоростей будет меняться только за счет уменьшения малой оси эллипса, $v_k = v_0/(1 + kav_0)$. При $k = n$ скорость вдоль оси x будет меньше критической скорости v^*, вернее, это условие будет выполняться внутри некоторого угла $2\varphi^*$ (рис. 54, *в*). Все направления внутри угла $2\varphi^*$ являются запрещенны-

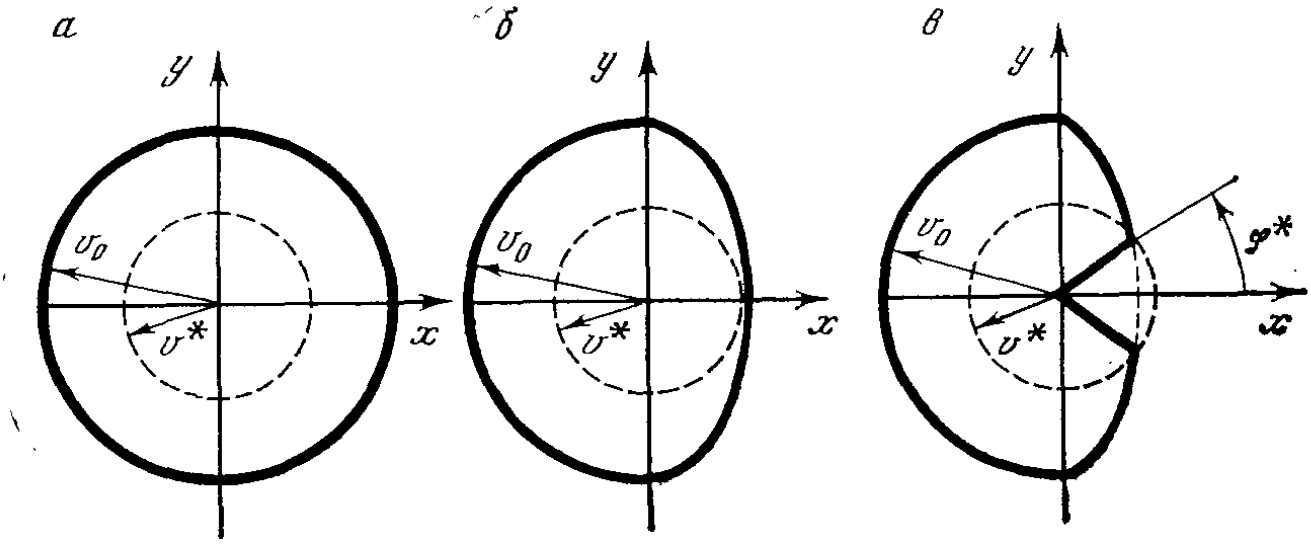


Рис. 54. Влияние эффекта критической скорости на форму диаграммы точки при последовательных ее деформациях (*а*—*в*)

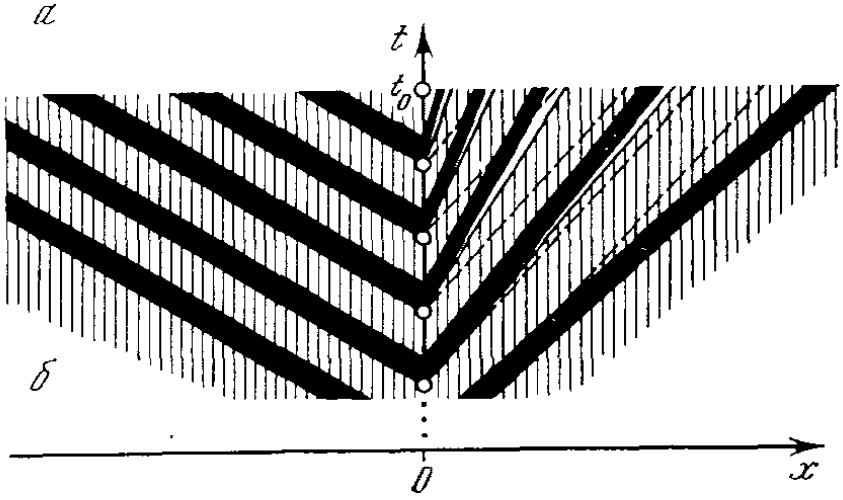


Рис. 55. Деформации фронтов возбуждения на линейном склоне рефрактерности при закритических условиях в 2-мерной ткани

а — в координатах (x, y); *б* — в координатах (x, t)

ми направлениями распространения возбуждения. Таким образом, для n-го фронта диаграмма скоростей имеет прежний вид, но с вырезанным сектором $2\varphi^*$ (рис. 54, *в*). Фронт вне этого сектора строится обычным образом. Вдоль границы сектора, по лучам $y = \pm \operatorname{tg} \varphi^* \cdot x$ возбуждение будет распространяться со скоростью v^*. Точки фронта на этих лучах можно рассматривать как

движущиеся источники, инициирующие возбуждение внутрь сектора, и фронт внутри сектора строится как огибающая «элементарных волн», испускаемых этими источниками. В данном случае результирующий фронт — огибающая есть отрезок прямой, соединяющий «источники» на лучах критического угла (рис. 55, *а*). Для каждого следующего возбуждения происходит увеличение критического угла и, следовательно, увеличение прямолинейного участка фронта внутри угла. С другой стороны, увеличение критического угла приводит к снижению скорости v_x фронта в направлении оси x (рис. 55, *б*), ибо $v_x = v^* \cos \varphi^*$. Для последующих фронтов $\varphi^* \to \frac{\pi}{2}$ значит $v_x \to 0$.

Итак, существование критической скорости в двумерной среде не исключает возможности распространения возбуждения со сколь угодно малой скоростью, меньшей критической. Это новое качество двумерной среды по сравнению с одномерной проявляется в силу того, что критическое состояние распространения определяется по величине скорости и будет иметь место в точечных моделях сред, в которых отсутствует пространственная суммация. В средах с пространственной суммацией существенным фактором, определяющим скорость и возможность распространения, является размер возбужденной области — «глубина фронта». С уменьшением скорости уменьшается глубина фронта, падает его эффективность. Однако в ТТ реализовать этот феномен невозможно в виду принципа локальных взаимодействий точек-клеток этой модели ткани.

Глава 3

НЕЙРОННАЯ ТКАНЬ

Одна из функций аксонов нервных клеток — передача возбуждения на далекие расстояния — это аксоны, связывающие разные отделы ЦНС, иннервирующие двигательные, секреторные и другие системы организма. В связи с обеспечением быстродействия все аксоны «дальней связи» являются миэлинизированными. Функция «передачи», естественно, присуща всем аксонам нервных клеток, как аксонам выходных, так и ассоциативных клеток, организующих внутренние связи отделов ЦНС. Характерным свойством всех аксонных связей является распределение воздействия одного нейрона на многие другие клетки, т. е. в ЦНС не существует «поточечных соответствий»: аксоны образуют не одиночные, а множественные контакты, распределяя или «размножая» их как на множествах разных клеток, так и на телах или дендритах одной клетки.

Таким образом, основной структурной и функциональной особенностью организации нейронных систем является пространственная распределенность воздействий отдельных элементов — клеток. Поэтому, формально переход от модели точечной ткани (см. главу 2) к модели *нейронной ткани* (НТ) можно совершить на множестве тех же возбудимых элементов («точек»), расширяя пространственную связность этих элементов, т. е. постулируя возможность функциональной связи каждой точки ткани с любой другой. Подобное расширение областей функционального влияния элементов-точек превращает их в источники нелокальных «полей» воздействий, что ведет к усложнению математического аппарата описания свойств ткани. Возможности разнообразной организации связей здесь становятся более богатыми и исследования зависимости свойств распространения возбуждения от пространственной организации связей приобретают в НТ дополнительные аспекты. Последние обусловлены возможностью описания взаимодействий через поля потенциала, возможностью учета реактивных свойств нейронов, обусловленных мембранной емкостью, наконец, возможностью учета формы импульса воздействия (кроме того, дополнительные аспекты исследования НТ связаны с учетом таких свойств, как эффекты временнóй суммации, конечная скорость проведения по связям, пространственная распределенность самого нейрона и др.).

Другая основная особенность организации нейронных систем — это реализация взаимодействий нейронов через специализированные синаптические окончания аксонов.

Понятие синапса и синаптической передачи впервые ввел в нейрофизиологию Шеррингтон [181], который определил основные функциональные свойства синаптического взаимодействия нейронов — однонаправленность, задержку, суммацию. Однако систематическое изучение синаптических образований и синаптических процессов стало возможным только начиная с 50-х годов, в морфологии — благодаря развитию электронной микроскопии, в физиологии — благодаря развитию микроэлектронной техники. За последние 25 лет морфология и физиология синапсов развились в самостоятельные обширные области [125, 126].

Развитие математических моделей и теоретических представлений о свойствах множеств связанных нейронов началось с известной работы Мак Каллока и Питса [71], в которой впервые была сделана формализация понятия нейрона и определены логические отношения между нейронами. Математическая модель Мак Каллока и Питса впоследствии переросла в так называемую теорию «нейронных сетей», связанных с задачами логики и надежности [6, 49, 72, 81, 111].

Первая попытка написать уравнение активности детерминированной нейронной сети была предпринята Ландалем и Рунге [160]. Это уравнение несколько модифицировал Уэй [192]. Кроме вывода этих уравнений, теория активности детерминированных нейронных сетей в те годы не имела дальнейшего развития, возможно, в связи с тем, что бóльший интерес вызвали стохастические модели нейронных сетей, впервые предложенные Шимбелом и Рапопортом [183]. На основе стохастических моделей решались задачи о свойствах начального развития общей активности сети [118, 127], задачи существования устойчивых уровней активности в сети и колебательных режимов [49, 183, 104].

Исследования множеств нейронов как пространственно упорядоченных структур-тканей крайне ограниченны. Первой работой этого направления является работа Бёрля [130], в которой предпринималась попытка построить однородную вероятностную модель мозга с волновым принципом функционирования. Однако уравнения Бёрля, описывающие распространение волны активности в нейронной среде, не являются верными. С анализа этой — тем не менее интересной и полезной работы — и начались наши исследования моделей нейронных тканей. Первое, что здесь показалось заслуживающим внимания — это возможность моделировать специальным распределением связей нейронов то поле потенциала, которое в одиночном непрерывном волокне возникает «само собой», т. е. при отсутствии подобных «локальных» и одновременно «распределенных» связей нейронов. Следующим шагом понимания своеобразия нейронных тканей было осознание возможности моделирования любых потенциальных полей, с любой наперед заданной геометрией поля. Именно это место является

главным для понимания того, что нейронная ткань как модель среды обладает самыми общими свойствами в своих потенциальных возможностях. Обычно физические теории сред и ансамблей частиц, молекул и их агрегатов опираются на локальный дифференциальный формализм и тем самым свойства таких систем «закладываются» формально в свойства решений соответствующих дифференциальных уравнений (плюс граничные и начальные условия). Напротив, свойства нейронной ткани предопределяются законом распределения нейронных связей, и этот закон здесь играет роль функции Грина. Таким образом, постулируя исходно взаимодействие нейронов через химические синапсы, мы далее получаем следующую цепь свойств ткани: 1) клетки локально электрически независимы — как сумматоры приходящих к ним воздействий; 2) синтез новых моделей тканей возможен на основе простого суммирования связей; 3) аддитивные операции с тканями поэтому эквивалентны аддитивным операциям с функциями Грина; 4) прямое аддитивное определение ткани — через функцию Грина, т. е. на основе интегральных соотношений. Используя далее все эти особенности нейронных тканей, можно искать обобщенные уравнения и решения задачи распространения активности для разнообразных случаев организации связей нейронов [92]. В частности, решается и задача Берля описания волны в среде с экспоненциальным законом распределения связей.

8. ОТ НЕЙРОНА К ТКАНИ

Аксиоматическое определение НТ допускает разные вариации в способах задания свойств всех трех основных элементов — «нейронов», «аксонов» и «синапсов». Поэтому возможны разные модели НТ, обусловленные разными постановками решаемых на их основе задач. Эти модели можно разделить на два класса — формальные и электрические, т. е. в первом случае нейрон уподобляется некоторому формальному пороговому автомату, а во втором — учитывается электрическая феноменология возбуждения реальных нервных клеток. Поскольку электрические модели являются более общими и более интересными, мы сразу начнем с рассмотрения простых вариантов этих моделей.

1. Электрическая модель нейрона

Будем рассматривать примитивную модель нейрона в виде сферической клетки без отростков. Конкретная форма клетки не существенна, если выполняется условие эквипотенциальности цитоплазмы (все такие клетки можно условно называть «сферическими»). Представим себе обычную экспериментальную ситуацию:

в клетку введен микроэлектрод (рис. 56, *а*), через который пропускается ток j. Как известно, в покое между наружней средой и цитоплазмой существует разность потенциалов — это мембранный потенциал «покоя», обусловленный стационарным градиентом ионов (см. [124]). Обозначим через u разность потенциала между наружней и внутренней средой клетки, измеряемой относительно

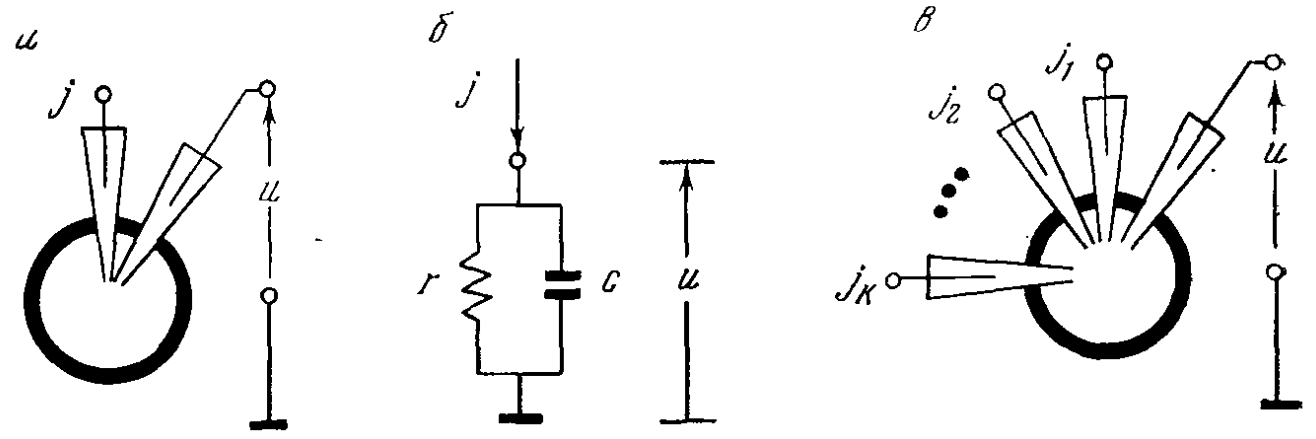


Рис. 56. Экспериментальные (*а*, *в*) и электрическая (*б*) схемы измерений электрических параметров сферической клетки с одним (*а*) и многими (*в*) микроэлектродными источниками

уровня потенциала покоя. Поскольку эквивалентная электрическая схема сфрической клетки — включенные параллельно сопротивление r и емкость c (рис. 56, *б*), связь потенциала u с пропускаемым через клетку током j описывается в общем случае дифференциальным уравнением 1-го порядка:

$$c\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t}+\frac{u}{r}=j. \qquad (1)$$

Сопротивление r есть «входное сопротивление» клетки и определяется в данном случае, в силу принятого условия эквипотенциальности цитоплазмы, только суммарным сопротивлением мембраны: если R_m — удельное сопротивление мембраны, измеряемое в единицах ом·см², а S — площадь мембраны, то $r = R_m/S$. Аналогично определяется емкость $c = C_mS$, где C_m — удельная емкость мембраны, измеряемая в единицах мкФ/см². Произведение $rc = R_mC_m$ имеет размерность времени (см·мкФ = мс) и называется постоянной времени мембраны.

Условие нормировки. Величина постоянной времени мембраны τ_m является масштабной единицей времени, а входное сопротивление клетки r — единицей сопротивления.

Тогда уравнение можно переписать с единичными коэффициентами:

$$\frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t}+u=j, \qquad (2)$$

т. е. теперь $t \sim t/\tau_m$ — безразмерная величина, а $j \sim rj$ — имеет размерность потенциала.

Фундаментальным решением линейного дифференциального уравнения называется решение, отвечающее воздействию в форме дельта-функции. Для простейшего дифференциального уравнения (2) случаю $j = \delta(t)$ соответствует решение

$$u(t) \equiv \varphi(t) = e^{-t}\varepsilon(t). \tag{3}$$

Фундаментальное решение $\varphi(t)$ в физике также называется «импульсной переходной функцией». Последнее название связано с тем, что изменение потенциала в ответ на воздействие, представляющее «включение» постоянного воздействия $j = \varepsilon(t)$, называется «переходным процессом» $u(t) = h(t)$. Для уравнения (2)

$$h(t) = (1 - e^{-t})\,\varepsilon(t). \tag{4}$$

Специальное выделение фундаментального решения упрощает определение произвольных частных решений, т. е. поведения линейной системы для произвольных воздействий. В общем случае произвольного линейного дифференциального уравнения относительно функции u и произвольной функции воздействия j решение является сверткой фундаментального решения φ и функции j:

$$u(t) = \varphi(t) * j(t) \equiv \int_{-\infty}^{t} \varphi(t-\tau)\, j(\tau)\, d\tau. \tag{5}$$

Таким образом, в теоретических описаниях электрических свойств нейронов можно ограничиться указанием вида импульсной переходной функции $\varphi(t)$.

Выбор функции $\varphi(t)$ в виде функции (3) эквивалентен использованию сферической модели нейрона.

Возможны два варианта «электрического вырождения» рассматриваемой модели нейрона: 1) $C_m \to 0$, $R_m = \text{const}$; 2) $R_m \to \infty$, $C_m = \text{const}$. В первом случае нейрон не обладает «реактивными» свойствами, т. е. форма любых воздействий не искажается, что формально соответствует

$$\varphi(t) = \delta(t). \tag{6}$$

Напротив, во втором случае нейрон превращается в идеальную интегрирующую «ячейку», для которой

$$\varphi(t) = \varepsilon(t). \tag{7}$$

Существование у нервных клеток дендритных отростков приводит к значительному изменению электрических свойств тела клетки. Во-первых, отростки оказывают шунтирующее действие, поэтому входное сопротивление тела может быть значительно меньшим, чем без отростков. Это шунтирующее действие отростков

снижает эффективность синаптических влияний — для соматических синапсов. Электротонический вклад в потенциал тела от синапсов, расположенных на дендритах, уменьшается с увеличением расстояния от тела, хотя локальная эффективность синапсов при этом увеличивается [4]. Формально эти свойства изменения эффективности разных синапсов на теле и дендритах можно учесть путем соответствующего изменения коэффициентов веса синапсов в уравнениях активности НТ. Во-вторых, благодаря отросткам изменяется импульсная переходная функция $\varphi(t)$ нейрона. Формальный учет геометрии нейрона, связанной с наличием отростков, всегда можно произвести соответствующим выбором вида функции $\varphi(t)$. Два указанных формальных способа учета существования у нейронов дендритных ветвей являются, конечно, приближенными и справедливы для электрически пассивных дендритов. Для возбудимых дендритов формы их учета становятся более сложными, так как в этом случае нервную клетку следует рассматривать как распределенную возбудимую синцитиальную ткань [3—5]. Полное рассмотрение нервной ткани в этом случае требует привлечения теории синцитиальных тканей, что пока преждевременно.

2. Синаптическая передача

Естественными источниками изменения потенциала нейрона являются «химические синапсы», которые представляют собой специальную форму «контактных окончаний» аксонов [59]. Кроме химических, существуют так называемые «электрические синапсы», посредством которых осуществляется прямая (иногда с эффектами «выпрямления») электрическая связь клеток или отростков [125]. Электрические синапсы в отличие от химических мало пригодны для процесса суммирования постсинаптических потенциалов, но более подходят для быстрой передачи воздействий [125]. Эффекты электрической связи клеток специально рассматриваются в моделях синцитиальных тканей (главы 4, 5), а в моделях нейронных тканей целесообразно ограничиться определением взаимодействия только через химические синапсы, чтобы специально изучить физическую специфику такого способа взаимодействия клеток-нейронов, для которых химические синапсы, как способ функциональной связи, наиболее характерны.

Морфологически химический синапс представляет собой «колбовидное» утолщение аксона, одна из мембранных поверхностей которого — «пресинаптическая мембрана» плотно прилегает к «постсинаптической мембране» нейрона. Расстояние между этими мембранами обычно составляет 100—200 Å — это так называемая синаптическая щель (рис. 57). Существенный признак организации синаптического окончания — это заполняющие его

микроскопические пузырьки — диаметром 300—500 Å, заполненные «медиатором» — специальным химическим веществом, например, ацетилхолином [59]. Согласно современным физиологическим представлениям, эти пузырьки являются элементарными носителями порций медиатора или «квантами» синаптической передачи воздействий, которая осуществляется по следующей схеме. Пузырьки включаются в пресинаптическую мембрану и выделяют медиатор в щель, под воздействием которого постсинаптическая мембрана локально увеличивает свою проводимость, что вызывает изменение потенциала нейрона (или мышечного волокна в случае

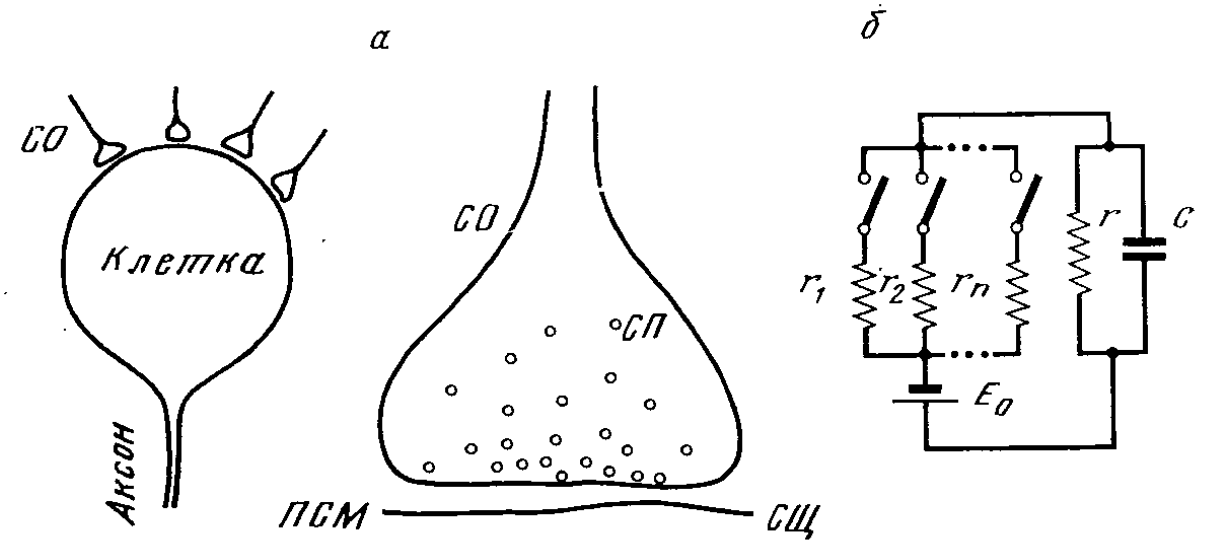


Рис. 57. Морфологическая (*а*) и электрическая (*б*) схемы выделения квантов медиаторов из синаптического окончания (*СО*):

СП — синаптические пузырьки; *СЩ* — синаптическая щель; *ПСМ* — постсинаптическая мембрана

нервно-мышечного синапса). В покое, когда пресинаптический аксон не возбуждается, наблюдается спонтанное выделение квантов медиатора в щель от одиночных пузырьков, что можно зарегистрировать в постсинаптической клетке в виде «миниатюрных потенциалов» (МП), имеющих малую амплитуду — 0,5 мв [26]. Спонтанное выделение квантов происходит случайным образом. Нервный импульс, приходящий к синаптическому окончанию, синхронизует выделение отдельных квантов, т. е. увеличивает вероятность слипания пузырьков с пресинаптической мембраной, что приводит к значительному увеличению порции медиатора, одновременно выбрасываемого в щель и, следовательно, к увеличению амплитуды импульса «постсинаптического потенциала» (ПСП). При этом квантовое содержание каждого ПСП является случайным. В специальных экспериментальных условиях можно значительно понизить квантовое содержание ПСП и таким способом изучить случайный закон формирования ПСП, т. е. исследовать свойства распределения амплитуды ПСП для длинной се-

рии ритмических раздражений пресинаптического аксона (с достаточно малой частотой, чтобы избежать эффектов истощения синаптического окончания).

Предположение о линейной суммации амплитуд МП, составляющих ПСП при большом числе m одновременно выделяющихся квантов, эквивалентно представлению действия одиночного кванта в виде включения источника тока. Тогда суммарное действие m квантов аналогично одновременному включению m источников тока, что рассматривалось в предыдущем пункте (рис. 56, *в*). В действительности электрическая схема действия квантов медиатора на потенциал нейрона — иная: медиатор увеличивает проводимость постсинаптической мембраны, а источником служит электродвижущая сила концентрационного градиента ионов, создаваемого мембраной постсинаптического нейрона, т. е. эту схему следует изображать так, как на рис. 57, *б*. Согласно этой электрической схеме, действие одиночного кванта медиатора эквивалентно включению дополнительной проводимости r_0^{-1}, поэтому одновременное действие k квантов создает потенциал $u_k = Er/(r + r_0/k)$.

Суммация воздействий нескольких синаптических окончаний, расположенных на теле одного нейрона, описывается такой же электрической схемой (рис. 57, *б*), где отдельные проводимости $1/r_0$ представляют общий вклад в изменение проводимости клетки одиночного синапса. Например, у мотонейронов амплитуда одиночного ПСП довольно мала — 0,5—1,0 мВ по сравнению с величиной порога 10—15 мВ [173].

Интересно, что возбуждение мембраны нейрона и других клеток описывается аналогичной электрической схемой с той лишь разницей, что шунтирующие проводимости r_0^{-1} — это проводимости ионных каналов, величина проводимости которых управляется не концентрацией медиатора, а мембранным потенциалом (см. раздел 15). Таким образом, электрическая схема с переменной проводимостью является универсальной для описания взаимодействий биологических клеток, приводящих к изменению их потенциала. Более того, эта схема является единственно возможной для биологических тканей. Однако в модельных рассмотрениях нейронных тканей можно ограничиться представлением активности синаптических окончаний в форме источников тока, что упрощает описание суммации таких воздействий. Кроме того, реальные эффекты линейной суммации подпороговых воздействий малы и ими можно пренебрегать в исследованиях свойств распространения возбуждения в нейронных тканях благодаря взаимодействию нейронов через химические синапсы. Напротив, в синцитиальных тканях учет параметрической природы возбуждения является необходимым, хотя использование токовых моделей возбуждения здесь тоже возможно.

3. Электрическая организация ткани

Специфика взаимодействия клеток через химические синапсы наиболее четко проявляется в простейшей модели НТ — когда клетки не имеют аксонов и взаимодействуют через участки «сомосоматических» контактов (рис. 58, *а*). Если в такой «гипотетической» колонке каждая клетка образует только один химический синапс, например с правой соседней, то передача воздействий здесь возможна только в одном (положительном) направлении. Двусторонняя передача возможна при специальной организации синаптических контактов (рис. 58, *б*). Понятно, что по этой схеме связи клеток через химические синапсы можно строить однослойные тканевые комплексы и вообще произвольные ткани с плотной упаковкой клеток. В таких моделях НТ функционально связными являются только геометрически соседние клетки.

Согласно электрической модели (см. подраздел 1), каждая клетка в рассматриваемых колонках представляется *rc*-элементом и вся колонка — это последовательный ряд таких элементов, накоротко соединенных одним полюсом, что имитирует наружную проводящую среду, а во вторые полюсы этих элементов включаются источники тока, представляющие синаптические воздействия (рис. 58, *в*). Химические синапсы кроме свойства направленной передачи воздействий — от пресинаптического участка к постсинаптическому — обладают еще одним замечательным свойством: благодаря участию в синаптической передаче химического посредника («медиатора») пре- и постсинаптические области остаются электрически изолированными. Источники тока, по определению, обладают бесконечным внутренним сопротивлением, поэтому осуществление электрической связи клеток через источники тока не изменяет их локальных пассивных электрических свойств.

Для полного функционального замыкания этой схемы необходимо еще определить связь «выходного» тока $i_-(x, t)$ клетки x с ее потенциалом $u(x, t)$.

Условие возбуждения. В покое, когда потенциал $u(x, t)$ не достигает порогового уровня h, выходной ток клетки равен нулю: $i_-(x, t) = 0$. В момент t_0 достижения порога: $u(x, t_0) = h$ — происходит генерация импульса тока $i_-(x, t)$ заданной формы и некоторой длительности θ, который с задержкой θ_0 и без искажения формы воспроизводится синапсами данной клетки.

Если обозначить через $i_+(x, x_0; t)$ «входной» ток клетки x, создаваемый синапсом от клетки x_0, для рассматриваемых колонок клеток (рис. 58, *а*, *б*). $x_0 = x - 1$ или $x + 1$, то при возбуждении клетки x_0 в момент t_0, согласно условию возбуждения, имеем

$$i_+(x_1 x_0;\ t) = i_-(x, t - t_0 - \theta_0). \qquad (1)$$

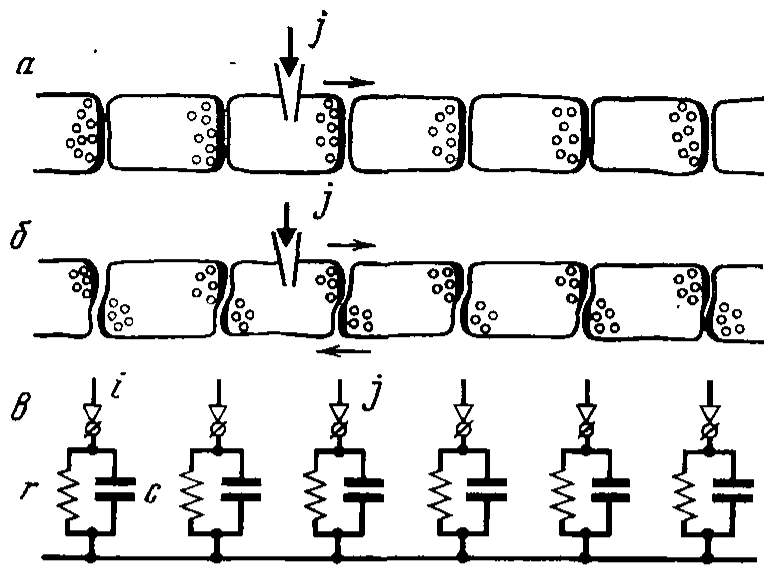


Рис. 58. Схемы моделей нейронных тканей

а — колонка клеток с односторонним синаптическим взаимодействием,
j — ток стимулирующего электрода, стрелка указывает направление передачи;
б — колонка клеток с двусторонним взаимодействием; *в* — эквивалентная электрическая схема НТ с эквипотенциальными клетками,
i — суммарный ток синаптических воздействий

В дальнейшем описание активности НТ производится на основе главным образом этого условия возбуждения, но для описания электрической геометрии НТ (см. раздел 9) его приходится редуцировать.

Описанное выше эквивалентное электрическое представление нейронов сохраняется в случае, когда они связываются посредством ветвящихся аксонов, образующих синаптические окончания. Цепи нейронов с аксонными связями, эквивалентные рассмотренным колонкам клеток степени связности 1 и 2, приведены на рис. 59, *а*, *б*. Преимущество аксонных связей в том, что каждая клетка может образовывать произвольные протяженные связи, а также за счет образования разного числа синаптических окончаний на одном нейроне оказывать воздействия разного веса (рис. 59, *в*). Токи, создаваемые отдельными активными синапсами, расположенными на одном нейроне, суммируются.

Пусть имеется конечное множество нейронов, которые нумеруются натуральным образом $x = 1, 2, \ldots, N$ и которые произвольным образом связаны ветвящимися аксонами. В обобщенном абстрактном представлении: нейроны — вершины связного графа ткани Т, а аксоны — направленные ребра этого графа, что отражает направленность синаптических воздействий. Как сосредоточенные электрические элементы вершины характеризуются величиной входного сопротивления r_x и импульсной переходной функцией $\varphi_x(t)$, а каждое ребро характеризуется скалярной величиной γ_{mn}, которая определяет вес связи вершины $x = n$ с вершиной $x = m$: если $\gamma_{mn} = 0$, то нейрон n не образует синапса на нейроне m; если $\gamma_{mn} > 0$, то синаптическое воздействие нейрона n на нейрон m является возбуждающим, если же $\gamma_{mn} < 0$, то — тормозным.

Уравнения связи функциональных переменных дискретной ткани Т удобно представлять в векторной форме. Введем следую-

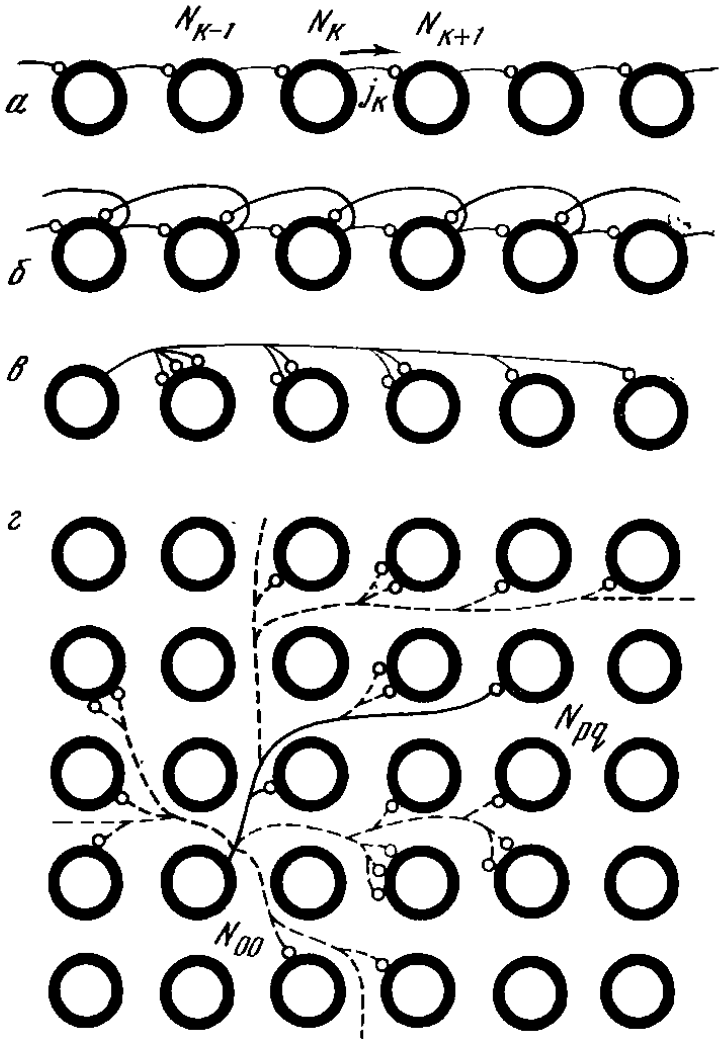


Рис. 59. Аксо-соматические связи упорядоченных множеств нейронов

а — цепочка нейронов степени связности $s = 1$,
б — цепочка нейронов $s = 2$;
в — цепочка с полисинаптическими связями, $s = 5$, изображены связи только одного нейрона;
г — двумерная НТ, выделена связь нейрона N_{00} с нейроном N_{pq}

щие векторы:

$$\mathbf{u} = (u_1, \ldots, u_N)', \quad \mathbf{i}_\pm = (i_1^\pm, \ldots, i_N^\pm)', \quad \mathbf{j} = (j_1, \ldots, j_N)', \quad (2)$$

где $u_x = u(x, t)$ — потенциал нейрона x, $i_x^- = i_-(x, t)$ — его выходной ток, $j_x = j(x, t)$ — ток «внешней афферентации», $i_x^+ = i_+(x, t)$ — суммарный входной ток от других нейронов, т. е. суммарный ток «ассоциативных воздействий». Используя введенный выше формализм описания электрических свойств одиночного нейрона для рассматриваемой здесь модели Т, имеем:

$$\mathbf{u} = \mathbf{R} \cdot \mathbf{\Phi} * (\mathbf{i}_+ + \mathbf{j}), \quad (3)$$

где $\mathbf{R}$ и $\mathbf{\Phi}$ — диагональные матрицы,

$$\mathbf{R} = \mathrm{diag}\,(r_1, \ldots, r_N), \quad \mathbf{\Phi} = \mathrm{diag}\,(\varphi_1, \varphi_2, \ldots, \varphi_N). \quad (4)$$

Совокупность весов связей γ_{pq} естественно рассматривать как матрицу $\mathbf{\Gamma} = (\gamma_{pq})$, порядок которой, как и матриц (4), равен N — числу нейронов ткани Т. Теперь связь амплитуд входных и выходных токов определяется так:

$$\mathbf{i}_+ = \mathbf{\Gamma} \mathbf{i}_-. \quad (5)$$

Чтобы смоделировать синаптическую задержку в передаче воздействий (1), можно ввести дополнительную «импульсную переход

ную функцию»

$$\varphi_0 = \delta(t - \theta_0), \tag{6}$$

тогда полная «пространственно-временная» связь токов — такова:

$$\mathbf{i}_+ = \Gamma\Phi_0 * \mathbf{i}_-, \tag{7}$$

где $\Phi_0 = \varphi_0 E$ и E — единичная матрица.

Таким образом, из формул (3) и (7) имеем следующее уравнение дискретной детерминированной НТ:

$$\mathbf{u} = \mathbf{R}\Phi * (\mathbf{j} + \Gamma\Phi_0 * \mathbf{i}_-). \tag{8}$$

В дальнейшем рассматриваются главным образом однородные ткани, для которых $\mathbf{R} = rE$, $\Phi = \varphi E$, тогда, используя условие нормировки (см. подраздел 1), величина сопротивления r полагается равной 1, а все временные параметры определяются в единицах постоянной времени мембраны нейронов, т. е. для однородной дискретной НТ, вместо уравнения (8), имеем:

$$\mathbf{u} = \varphi * \mathbf{j} + \Gamma\varphi(t - \theta_0) * \mathbf{i}_-, \tag{9}$$

где для сферических нейронов функция $\varphi(t)$ вида (1.3).

4. Континуальная модель ткани

Пусть описанными выше свойствами нейронов обладают все точки некоторого, например, евклидового пространства R^n. Хотя теперь нейроны — элементы НТ — являются точками непрерывного многообразия, они по-прежнему, как приемники электрических воздействий, являются изолированными друг от друга элементами ткани. Теперь НТ определяется следующими функциями:

1) импульсом плотности тока $j(x, t)$, генерируемым точкой x при возбуждении;

2) импульсной переходной функцией $\varphi(x, t)$;

3) функцией плотности веса связи $\gamma(x_0, x)$ точки x_0 с произвольной точкой $x \in \mathsf{T}$;

4) функцией распределения порогов $h(x, t)$.

В дальнейшем мы будем рассматривать главным образом континуальные модели НТ и ограничимся случаем постоянного порога, $h(x, t) = \text{const}$. Для однородной ткани $i(x, t) = i(t)$, $\varphi(x, t) = \varphi(t)$, $\gamma(x_0, x) = \gamma(x - x_0)$, в этом случае функцию связей можно определять исходно для точки $x_0 = 0$, т. е. НТ задавать функцией $\gamma(x)$, а функцию $\varphi(t)$ — определять относительно момента $t = 0$. Функция $i(t)$ тоже определяется исходно относительно момента $t = 0$.

Если в момент $t = 0$ синхронно активируются все нейроны некоторой области Ω континуальной модели ткани, то поле потен-

циала этой ткани описывается уравнением:

$$u(x, t) = \varphi(t) \underset{t}{*} j + \gamma(x) \underset{x}{*} \varphi(t - \theta_0) \underset{t}{*} i, \tag{1}$$

где $j = j(x, t)$ — плотность тока внешнего афферентного воздействия, а

$$\gamma \underset{x}{*} i = \int_{-\infty}^{\infty} \gamma(x - \xi)\, i(\xi; t)\, d\xi = \int_{\Omega} \gamma(x - \xi)\, i(\xi; t)\, d\xi,$$

т. е символ t или x под знаком свертки указывает переменную, по которой производится свертка функций. Уравнение (1) является, очевидно, непрерывным аналогом уравнения (3.9).

Используя свойство «точечности» синаптических воздействий, можно на непрерывном точечном многообразии нейронов $\{x\} \in \mathsf{R}^n$ строить ткани T^n не только с непрерывными функциями распределения связей $\gamma(x)$, но и с разрывными. При этом разрывы функции $\gamma(x)$ могут быть разного рода и разной размерности. Введем на простых примерах модели НТ с «дельта-связями».

На непрерывном одномерном многообразии $X = \mathsf{R}^1$ функция

$$\gamma(x) = \sum_{\xi} \gamma_\xi \delta(x - \xi), \tag{2}$$

где ξ — целочисленные координаты, задает дискретную модель T^1, т. е. непрерывное множество X можно сузить до множества целочисленных точек и функцию $\gamma(x)$ вида (2) заменить однородной матрицей связей. Понятно, что используя аналогичные точечные «дельта-связи», можно строить многомерные дискретные ткани на непрерывных многообразиях $X = \mathsf{R}^n$.

Принципиально другую непрерывную модель НТ мы получим в случае, когда каждый нейрон, например T^2, образует связи только в одном направлении. Пусть это направление параллельно оси x^1, тогда

$$\gamma(x) = \gamma(x^1)\delta(x^2), \tag{3}$$

где $\gamma(x^1)$ — обычная непрерывная функция плотности весов связей. НТ с функцией связей (3) представляет собой двумерную «плотную упаковку» параллельных волокон — здесь континуальная функциональная связность T^2 имеет место только в одном измерении. Простейший пример континуальной «двумерно связной» ткани T^2 дает функции

$$\gamma(x) = \gamma_1(x^1)\delta(x^2) + \gamma_2(x^2)\delta(x^1), \tag{4}$$

т. е. здесь каждый нейрон образует непрерывно распределенные связи только в двух направлениях, которые в данном случае параллельны осям координат. Дискретную модель НТ с подобной направленной организацией связей нетрудно обобщить.

5. Операции аддитивного синтеза

Независимость воздействий, поступающих от разных нейронов, и линейная суммация воздействий позволяют рассматривать множество нейронных тканей как линейное пространство. Пусть имеется две ткани T_1 и T_2, области определения которых бесконечны или одинаковы, если конечны. Назовем суммой тканей T_1 и T_2 такую ткань T, каждая точка которой обладает суммой связей соответствующих (совмещаемых) точек слагаемых тканей: $T = T_1 + T_2$. Такое простое суммирование тканей ведет к изменению функции весов связей:

$$\begin{array}{ccccc} T_1 & + & T_2 & \to & T \\ \downarrow & & \downarrow & & \downarrow \\ \gamma_1 & + & \gamma_2 & \to & \gamma \end{array} \qquad (1)$$

Возможности изменения знака и веса воздействия позволяют определить суммирование НТ как алгебраическую операцию с умножением слагаемых на скаляры:

$$T = \alpha T_1 + \beta T_2 \to \gamma = \alpha\gamma_1 + \beta\gamma_2. \qquad (2)$$

В виде простого суммирования удобно представлять добавление новых нейронов в ткань. Кроме того, ткань с заданной функцией связей можно аппроксимировать суммой тканей, имеющих более простой закон распределения связей. Так, всякую непрерывную функцию $\gamma(x)$ можно аппроксимировать последовательностью «взвешенных» прямоугольных функций:

$$\gamma(x) = \sum_k \gamma(k\Delta x)\cdot\pi(x - k\Delta x;\ \Delta x). \qquad (3)$$

Поэтому, если свойства ткани с прямоугольным (кусочно-равномерным) распределением $\gamma(x) = \pi(x, l)$ известны, то свойства более общей ткани можно исследовать на основе интегральных сумм (3).

В составлении интегральных сумм (3) появляется операция сдвига распределения связей нейронов, т. е. операция вида

$$\gamma(x) \to \gamma(x - l). \qquad (4)$$

Другой простейшей операцией является сжатие (растяжение) распределения связей:

$$\gamma(x) \to \gamma(x/\lambda). \qquad (5)$$

Простое суммирование НТ предполагает неизменность реактивных и одинаковость активных свойств ткани. Более общей операцией аддитивного синтеза является «электрическое» суммирование, когда соответствующие нейроны, являющиеся электрическими элементами-двухполюсниками (см. подраздел 1), соединяются

параллельно. В этом случае суммируются не только функции связи, но и токи возбуждения; кроме того, изменяется реактивное поведение нейронов. Характер изменения зависит от электрической схемы нейрона. При выборе «нормированных» сферических нейронов (1.3) реактивные свойства НТ не меняются при электрическом суммировании.

Многомерные ткани T^n, $n > 1$, можно образовывать из нейронов, которые распределяют свои связи в подпространстве меньшей размерности $m < n$. В этом случае T^n есть композиция из подтканей размерности m. Например, двумерная ткань T^2, каждый нейрон которой образует связи только в двух направлениях — двумерная двунаправленная ткань, синтезируется из одномерных тканей T^1 («волокон»).

Пусть $\mathsf{T}^1(\alpha_1)$ и $\mathsf{T}^1(\alpha_2)$ — два различных волокна, заданных функциями связи $\gamma_1(x)$ и $\gamma_2(x)$. Образуем сначала из волокон T_i^1 однонаправленную двумерную ткань T_1^2; через каждую точку плоскости $\mathsf{R}^2 = (x_1, x_2)$ проходит единственное волокно T_i^1, определенное на прямой, которое параллельно направлению $\mu = (\cos\alpha_i, \sin\alpha_i)$. Такая двумерная однонаправленная ткань T_1^2 представляет собой композицию прямых волокон, «уложенных» плотно и параллельно друг другу (без пересечений) в плоскости R^2. Обозначим такую ткань, составленную из прямых волокон, через I_i. Очевидно произвольная ткань T_k^2 равна сумме тканей I_i:

$$\mathsf{T}_k^2 = \mathsf{I}_1 + \ldots + \mathsf{I}_k, \tag{6}$$

где образующие тканей I_i не параллельны. Функция связей произвольной заданной точки $x_0 \in \mathsf{T}_k^2$ с остальными точками имеет вид:

$$\gamma(x_0, x) = \Sigma\gamma_i(\mathbf{r}\cdot\mu)\delta(\mathbf{r}\cdot\nu), \tag{7}$$

где γ_i — заданные функции связей образующих волокон, ν — вектор направления ортогонального μ, т. е. единичный вектор нормали к волокну и вектор $\mathbf{r}$ из точки x_0 в $\mathbf{x}$. Отсюда для прямоугольной 2-ткани, образующие которой параллельны осям координат, имеем функцию $\gamma(x)$ вида (4.4).

Эти представления нетрудно распространить на n-мерные ткани, синтезированные из прямых волокон T^1, плоских тканей T^2 и т. д. Кроме того, элементами синтеза могут служить волокна, определенные на кривых линиях, двумерные ткани, заданные на произвольных поверхностях, и т. д.

9. ЭФФЕКТЫ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СУММАЦИИ

В этом разделе мы изучим свойства стационарного поля потенциала в разных моделях НТ и для разных распределений источников. Определяющей функцией T^n служит функция весов связей $\gamma(x)$, где $x \in \mathsf{R}^n$; «конструктивные» свойства этой функции описаны в разделе 8. Рассматриваемый здесь аспект свойств НТ можно назвать «теорией пассивных электрических свойств» этих тканей, по аналогии со сходными проблемами для синцитиальных тканей (см. главы 4, 5).

О пассивных электрических свойствах НТ следует говорить условно, поскольку основными являются активные взаимодействия нейронов, включающие связную цепь определенных событий — возбуждение, передачу возбуждения по аксонам, освобождение медиатора. Пассивные подпороговые или внепороговые, т. е. без возбуждения, взаимодействия нейронов в принципе возможны на основе химических диффузионных трансаксонных взаимодействий, влияющих на частоту спонтанных освобождений синаптических пузырьков. Регулируя таким образом интенсивность «синаптического шума», можно управлять фоновым уровнем внутриклеточного потенциала, что и следует рассматривать как материальную основу пассивных взаимодействий нейронов. Однако независимо от степени достоверности подобного «механизма» взаимодействия нейронов анализ стационарных аддитивных свойств поля потенциала ткани T^n представляет самостоятельный интерес, как в связи с задачами активных взаимодействий, которые рассматриваются в следующем разделе, так и для моделей частотных взаимодействий нейронов. В последнем случае активность нейронов характеризуется частотой возбуждения, а свойства нейрона определяются как свойства некоторого «частотного преобразователя» [49], переход к такому описанию активности можно построить также на основе свойств временнóй суммации клеточного потенциала.

1. Пассивная модель НТ

Чтобы ограничиться изучением только эффектов пространственной суммации, следовало бы принять, что все нейроны $x \in \mathsf{T}^n$ являются невозбудимыми, например их порог возбуждения неограниченно велик. Тогда возникает проблема определения передачи воздействий от нейронов к синапсам и от синапсов к постсинаптическим мембранам. Учитывая аспект дальнейших приложений, эту проблему можно решить так. Пусть $X = X^n$ — носитель ткани $\mathsf{T}^n = \mathsf{T}(X^n)$, а подмножество Ω множества X, $\Omega \subset X$, является «носителем афферентных воздействий», т. е. нейроны $x \in \Omega$ и только эти нейроны способны испытывать внешнее «афферентное

воздействие» $j(x, t) \neq 0$. Для дальнейшего описания поля потенциала $u(x)$, индуцированного в T^n афферентным источником $j(x, t)$, положим, что все нейроны $x \in \Omega$ обладают особым свойством — синаптические окончания аксонов этих нейронов, как источники тока (см. подраздел 8.3), повторяют внешнее воздействие с соответствующими весами.

Это определение пассивной модели T^n представляет редуцированный вариант общего определения. Действительно, здесь некоторая избранная популяция нейронов, а именно в пределах области Ω, наделяется способностью воспроизводить афферентное воздействие, что следует рассматривать как способность «имитировать» однократное их возбуждение с заданной пространственно-временной функцией «тока действий» $i(x, t)$, которую удобно здесь отождествлять с функцией внешнего воздействия $j(x, t)$. При этом все прочие нейроны $x \notin \Omega$ рассматриваются только как «приемники—стоки» этих воздействий.

Учитывая введенные упрощения в описание поля потенциала, получим следующий редуцированный вариант общего уравнения (8.4.1):

$$u(x, t) = \gamma(x) \underset{x}{*} \varphi(t) \underset{t}{*} j(x, t), \tag{1}$$

или $u(x, t) = \int\limits_{\Omega} \int\limits_{0}^{t} \gamma(x - \xi) \varphi(t - \tau) j(\xi, \tau) \, d\xi \, d\tau$, где Ω — носитель функции j по координате, а интервал $[0, \infty)$ — по времени.

Для дискретной модели T^n носитель X^n — решетка целочисленных точек, поэтому функции $u(x, t)$ и $j(x, t)$ удобно рассматривать как векторы $\mathbf{u}, \mathbf{j} \in X^n$, т. е. как векторные функции $\mathbf{u}(t)$, $\mathbf{j}(t)$. Тогда функции $\gamma(x)$ и $\varphi(t)$ заменяются соответствующими матрицами $\mathbf{\Gamma}$ и $\mathbf{\Phi}$ (см. раздел 8), а свертка по координате в выражении (1) вырождается в матрично-векторное умножение, т. е. вместо интегрального уравнения (1) получим следующее векторное уравнение:

$$\mathbf{u}(t) = \mathbf{\Gamma\Phi}(t) * \mathbf{j}(t). \tag{2}$$

Итак, в формально-математической постановке проблема пассивных электрических свойств НТ сводится к анализу либо интегрального выражения (1) для континуальных моделей, либо матрично-интегрального эквивалента (2) для дискретных моделей.

Чтобы ограничиться исследованием только пространственных эффектов суммации воздействий, можно пользоваться специальной формой временнóго поведения воздействий, например вида $j(x) = \varepsilon(t)$, и затем рассматривать только предельное («установившееся») поле потенциала $u(x) = u(x, \infty)$. Другой, более удобный способ — это сразу использовать «реактивно вырожденную» ткань T^n, в которой исходно мембранная емкость полагается

равной нулю, тогда, согласно (8.1.6), импульсная переходная функция нейронов является дельта-функцией, $\varphi(t) = \delta(t)$, а функцию воздействия следует определять как $j(x, t) = j(x)1(t)$.

В каждом из этих вариантов стационарное поле потенциала $u(x)$ континуальной модели T^n описывается, согласно (1), суженным интегральным выражением:

$$u(x) = \gamma(x) * j(x) = \int_{\Omega} \gamma(x - \xi)\, j(\xi)\, d\xi, \tag{3}$$

а для дискретной модели T^n, в силу (2), обыкновенным векторным уравнением:

$$\mathbf{u} = \mathbf{\Gamma j}. \tag{4}$$

Прежде чем переходить к анализу свойств поля НТ на основе данных уравнений, введем соответствующую терминологию. Локальное одиночное единичное воздействие в континуальной модели T^n, когда область Ω содержит одну точку, $\Omega = \{x_0\}$, задается дельта-функцией,

$$j(x, t) = \delta(x - x_0)\delta(t - t_0), \tag{5}$$

где $\delta(x) = \delta(x_1) \ldots \delta(x_n)$. Это воздействие определяет локальное («точечное») воздействие в пространстве и времени, т. е. в мире $\{x\} \times \{t\}$, и потенциал, созданный этим стимулом, согласно уравнению (1),

$$u(x, t) = \gamma(x - x_0)\varphi(t - t_0) \equiv g(x - x_0, t - t_0), \tag{6}$$

называется фундаментальным полем. Другие распространенные названия такого поля [34, 77] — это «функция Грина» или «функция влияния».

Если произвольная функция $g(x, y)$ двух независимых переменных представима в виде произведения двух функций $g_1(x)$, $g_2(y)$, каждая из которых является функцией одной из переменных, $g(x, y) = g_1(x) \cdot g_2(y)$, то такая функция называется *прямым произведением* функций независимых переменных [34].

Пользуясь этой терминологией, выделим основное свойство (6) пространственно-временнóй организации нейронных взаимодействий: *функция Грина однородной нейронной ткани равна прямому произведению пространственной функции связей нейронов* $\gamma(x)$ *и временной функции импульсной реакции нейронов* $\varphi(t)$, т. е. $g(x, t) = \gamma(x)\varphi(t)$.

Подобная представимость функции Грина НТ является следствием электрической независимости нейронов. Поэтому такие локальные пассивные характеристики НТ, как входное сопротивление в каждой точке и временное («реактивное») поведение потенциала — не зависят от организации связей нейронов и от размер-

ности ткани T^n. Благодаря этим свойствам нейронная ткань принципиально отличается от синцитиальной.

Кроме того, в свойствах формирования поля ткани нейронная отличается от синцитиальной возможностью произвольного выбора фундаментального поля, благодаря возможности произвольного формирования распределения связей $\gamma(x)$. Свободу выбора вида функции $\gamma(x)$ можно использовать для разных целей математического моделирования сложных «функций мозга». Однако, оставаясь в рамках рассмотрения НТ как специализированной физической среды, мы ограничимся более простыми задачами. Среди таких задач, например, интересным является аспект выяснения различий в свойствах организации пространственных и временных взаимодействий нейронов. Если разобщенность пространственно-временных отношений в НТ вида (6) моделировать с помощью пространственных распределений, то следует рассмотреть ткани с функциями связи следующего вида:

$$\gamma(x) = \gamma(x_1) \ldots \gamma(x_n). \tag{7}$$

Отметим, что в отличие от прямых сумм связей типа (8.4.4), когда аксоны распределяются только в определенных направлениях, структурный алгоритм реализации прямых произведений связей (7) не является простым.

Другой интересный тип тканей, по-видимому, имеющий аналог в реальной нервной системе, описывается в общем случае функцией

$$\gamma(x) = \gamma(|x|), \tag{8}$$

где $|x|$ — расстояние от нейрона. Основываясь на морфологических данных Шолла [184], Бёрль [130] вводит экспоненциальный закон распределения связей нейронов:

$$\gamma(x) = \exp(-|x|), \tag{9}$$

где для модели T^n с обычной эвклидовой метрикой

$$|x| = \sqrt{(x_1)^2 + \ldots + (x_n)^2}. \tag{10}$$

Возможны также разные варианты неэвклидовых метрик, например,

$$|x| = |x_1| + \ldots + |x_n|, \tag{11}$$

$$|x| = \max(x_1, \ldots, x_n). \tag{12}$$

Учет различий в метриках (10)—(12) для теории НТ столь же существен, как учет различий в формах диаграмм точек для теории точечных тканей (раздел 6).

2. Иерархия функций влияния

В общем случае однородной ткани размерность m поля $u^m(x)$ определяется двумя факторами — размерностью n ткани T^n и размерностью k источника $j^k(x)$. Прием редукции размерности поля для случаев распределенных источников широко используется в математической физике, посредством использования специальных систем координат, в которых игнорируемые затем координаты представляют эквипотенциальные направления поля. При дифференциальном описании физической среды или биологической ткани (см. главу 4) этот метод позволяет исходно упростить подлежащие решению дифференциальные уравнения. Другой возможный и прямой метод — по фундаментальному решению $g^n(x)$ для T^n и заданного распределенного источника $j^k(x) = j(x; \Omega^k)$; где Ω^k — некоторое k-мерное многообразие в пространстве определения ткани T^n, вычисляется соответствующее поле

$$u^{n-k}(x) = g^n(x) \ast j^k(x). \tag{1}$$

Для интегрально определяемых НТ, т. е. посредством функций влияния или функций весов связей нейронов, интегральный метод (1) является единственным в задачах определения поля для произвольных источников.

Пусть некоторая модель T^n задана функцией $\gamma^n(x)$, тогда, выделяя последовательность источников возрастающей размерности $j^k(x)$, $k = 0, 1, \ldots, n$, получим на основе формулы (1) последовательность полей убывающей размерности $m = n - k$. Каждое поле такой последовательности можно затем использовать для определения соответствующим образом редуцированной ткани $\mathsf{T}^m \subset \mathsf{T}^n$, т. е. для определения функции влияния этой ткани T^m. Простейшие распределенные фундаментальные источники $j(x; \Omega^k) = j^k(x)$ соответствуют случаю, когда Ω^k — k-мерная плоскость, проходящая через начало координат параллельно осям координат, например,

$$j^k(x) = \delta(x_1) \ldots \delta(x_m) 1(x_{m+1}) \ldots 1(x_n), \quad k = n - m. \tag{2}$$

Таким образом, каждая исходно заданная функция влияния $g^n(x) = \gamma^n(x)$ порождает конечный спектр функций

$$g^m(x) = g(x_1, \ldots, x_m) = g^n(x) \ast j^k(x),$$

где воздействие описывается выражением (2). Естественное ограничение длины этой последовательности — появление расходимости интеграла свертки на очередном шаге $k + 1$. Такое «перенасыщение» поля накладывает ограничение на функционально значимые размерности источников. Поскольку гипериточники — размерности $k = n - 1$ — возникают естественным образом в тканях, например, в виде волн возбуждения, эффекты насыщения

ткани по полю при $k < n + 1$ способствуют вырождению таких форм активности. Поэтому требование существования «волновой активности» в T^n накладывает ограничения на выбор функций связей $\gamma(x)$.

Наиболее простыми и «устойчивыми» к воздействию вида (2) являются функции связей, обладающие структурой прямого произведения (1.7). Тогда естественное насыщение поля — эквипотенциальность поля на многообразиях, параллельных источнику, не меняет закона распределения потенциала в других измерениях:

$$\gamma^{n-k}(x) \equiv \gamma^n(x) \ast j^k(x) = \gamma_1(x_1) \ldots \gamma_{n-k}(x_{n-k}) c_{n-k+1} \ldots c_n,$$

где константа $c_i = \gamma_i(x_i) \ast 1(x_i)$. Таким свойством обладает экспоненциальное распределение (1.9) при неэвклидовой метрике (1.11): $\exp(-|x|) = \exp(-|x_1| - \ldots - |x_n|) = \exp(-|x_1|) \ldots \exp(-|x_n|)$. Поэтому здесь при редукции размерности поля источником (2) оно в оставшихся неэквипотенциальных направлениях не меняет своего экспоненциального вида:

$$g^m(x) = g(x_1, \ldots, x_m) = \exp(-|x_1| - \ldots - |x_n| \ast j^k(x) = 2^k \exp(-|x_1| - \ldots - |x_m|). \quad (3)$$

Напротив, при других структурах функций связей геометрия поля изменяется при подобных его редукциях. Например, та же экспоненциальная функция (1.9) при эвклидовой метрике (1.10) дает следующую последовательность редуцированных функций влияния:

$$g^n(x) = \exp(-\sqrt{x_1^2 + \ldots + x_n^2}), \quad (4)$$

$$g^{n-1}(x) = (x_1^2 + \ldots + x_{n-1}^2)^{1/2} K_1(\sqrt{x_1^2 + \ldots + x_{n-1}^2}), \quad (5)$$

$$g^{n-2}(x) = (x_1^2 + \ldots + x_{n-2}^2)^{3/2} K_{3/2}(\sqrt{x_1^2 + \ldots + x_{n-2}^2})$$

и т. д., здесь $K_\nu(x)$ — функции Бесселя. Поля (3) и порождаемые функцией распределения (4) устойчивы к насыщению — становятся эквипотенциальными во всех направлениях только при максимальном источнике $k = n$. Пример вырождающегося поля при $m = k + 1 < n$ дает функция

$$\gamma(x) = g^n(x) = (\sqrt{1 + x_1^2 + \ldots + x_n^2})^{-k}, \quad (6)$$

$$g^{n-1}(x) = (\sqrt{1 + x_1^2 + \ldots + x_{n-1}^2})^{-k+1} \quad (7)$$

и т. д. Особыми предельно простыми свойствами обладают невырождающиеся поля тканей с дискретными наборами направлений распределения связей типа $\mathsf{T}^n = \mathsf{I}_1 + \ldots + \mathsf{I}_k$ (см. подраздел 8.5). Так, в случае однонаправленной ткани $\mathsf{T}^n = \mathsf{I}_1$, когда $\gamma(x) =$

$= \gamma(x_1)\delta(x_2) \ldots \delta(x_n)$, для общего случая (2) имеем

$$g^m(x) = \gamma(x) * j^k(x) = \gamma(x_1)\delta(x_2) \ldots \delta(x_m)1(x_{m+1}) \ldots \ldots 1(x_n), \quad (8)$$

т. е. здесь при всех $k < n$ фундаментальные поля по существу — одномерны.

3. Анизотропия ткани

Изотропной средой называется такая, в которой все направления равноправны по тестируемому свойству. Однако степень регистрируемой анизотропии зависит от выбора теста. В нейронной ткани благодаря возможности произвольно конструировать связи клеток этот аспект можно связать с проблемой выбора метрик, а затем провести сравнения локального и глобального описаний.

Изотропные фундаментальные поля в T^n, очевидно, должны обладать сферической симметрией, что имеет место для функций вида (1.8) и метрики (1.10). В этом случае уравнение

$$|x| = \text{const} \quad (1)$$

одновременно представляет n-мерную сферу S^n и эквипотенциальную поверхность. Это уравнение можно рассматривать как уравнение «сферы» и при определениях левой части по формулам (1.11) или (1.12). В обычном эквлидовом описании уравнение (1) для формул (1.11) и (1.12) определяет n-крест и n-куб. Однако можно договориться использовать эти фигуры как эталоны длин для разных направлений и тем самым превратить их в аналоги сферы S^n. Таким способом многие исходно анизотропные ткани превращаются как бы в изотропные. Аналитическая реализация этой идеологии наиболее просто осуществляется при линейных деформациях, например, $x_k \to x_k/\lambda_k$. Тогда сферы (1) превращаются в эллипсоиды. Поэтому если исходно связи в T^n описываются функцией (1.8) с

$$|x| = \sqrt{(x_1/\lambda_1)^2 + \ldots + (x_n/\lambda_n)^2}, \quad (2)$$

то рассмотрение эллипсоидов (1), (2) в качестве сфер сводится конструктивно к использованию преобразования:

$$x_k/\lambda_k \to x_k. \quad (3)$$

Более общие процедуры «локального осферивания» тканевой метрики связаны с использованием специальных полярных координат.

Таким образом, общий вариант таких локальных преобразований определяется следующим образом: по фундаментальному полю ткани T^n определяются геометрические образы эквипотенциаль-

ных поверхностей как решения уравнения

$$\gamma(x) = \text{const}. \tag{4}$$

Затем на основе этих образов строится метрика, т. е. так определяется норма $|x|$, что условие (4) эквивалентно условию (1). Несмотря на внешнюю простоту этой идеи, даже для известных и простых норм (1.11), (1.12) аналитическое воплощение встречает существенные трудности. Однако, в общем случае существуют более принципиальные проблемы, когда

1°) эквипотенциали фундаментального поля (4) невыпуклы;

2°) геометрия эквипотенциалей (4) зависит от величины константы в правой части. Последнее означает, что геометрия поверхностей уровня меняется по мере удаления от нейрона-донора; например, вблизи описывается, скажем (1.10), а вдали переходит в (1.11) и т. д.

Принципиально другой — глобальный метод описания анизотропии ткани связан с изучением свойств поля гипериcточника $j^{n-1}(x)$ в зависимости от его ориентации в T^n. Такой подход более обычен для физики сред и материалов, например анизотропия кристаллов исследуется по свойствам прохождения световой или упругой волны в разных направлениях [61, 77]. Построение «диаграммы фронта» гочечной ткани, описанное в главе 2, представляет кинематический вариант реализации этого метода. Для описания изменчивости стационарного поля в разных направлениях T^n тоже можно строить диаграмму фронта, например, по характеристической длине.

Основное преимущество использования гипериcточника для тестирования анизотропии ткани состоит в том, что его поле одномерно, но, вообще говоря, неэквипотенциально только в направлении нормали к источнику. Более конкретно рассмотрим модель двумерной ткани T^2. Носитель гипериcточника $j^1(x)$ — прямая L, произвольно ориентированная в T^2. В координатах $\eta = (\eta_1, \eta_2)$, связанных с L, имеем

$$j_L(x) = j^1(\eta) = \delta(\eta_1)1(\eta_2).$$

Переход из одной системы координат в другую — линейный:

$$x_1 = \eta_1 \cos\alpha - \eta_2 \sin\alpha, \quad x_2 = \eta_1 \sin\alpha + \eta_2 \cos\alpha,$$

где $\alpha = \angle(\eta_1, x_1)$. Обозначим через $g_L(x)$ — фундаментальное поле линейного источника: $g_L(x) = g(x; \Omega)$, где $\Omega = \Omega^1 = \mathrm{L}$, т. е.

$$g_L(x) = g^2(x) * j_L(x) = \int_L \gamma(x - \xi)\, d\xi_L. \tag{5}$$

Здесь $d\xi_L$ — условное обозначение того, что дифференциал $d\xi$ точки $\xi = (\xi_1, \xi_2)$ берется вдоль линии L. В новой системе коорди-

нат (η_1, η_2) поле (5) представляется простым несобственным интегралом:

$$g_L(\eta_1) = \int_{-\infty}^{\infty} \gamma(\eta_1 \cos\alpha - \eta_2 \sin\alpha; \quad \eta_1 \sin\alpha + \eta_2 \cos\alpha)\, d\eta_2. \quad (6)$$

Чтобы получить единообразное сравнение свойств локальной и глобальной анизотропий, ограничимся изучением поля в T^2 вдоль прямой N, проходящей через начало координат и образующей угол α с осью x_1. Сужение описания поля T^2 на множество точек $x \in N$ можно рассматривать как «выделение» в заданном направлении одномерной модели T^1. Следует иметь в виду, что «физическое» выделение такого «волокна» T^1 из T^2 здесь не правомочно, в отличие от синцитиальных тканей, где проведение сечений-разрезов допустимо по поверхностям, которые ортогональны к эквипотенциальным; такое рассечение синцитиев даже очень удобно (см. главу 4).

Используем введенное сужение на N для сравнения двух полей: во-первых, фундаментального поля точечного источника $j(x) = \delta(x)$, т. е. поля $g^2(x) = \gamma(x) = \gamma(\rho; \alpha)$, где переход к переменным (ρ, α) эквивалентен использованию полярных координат:

$$x_1 = \rho \cos\alpha, \quad x_2 = \rho \sin\alpha; \quad (7)$$

во-вторых, поля $g_L(x)$ источника $j_L(x)$, тогда всегда $N \perp L$ и $\eta_1 = \rho$.

Пусть локально имеет место простая эллиптическая анизотропия:

$$\gamma(|x|) = \gamma\left(\sqrt{\left(\frac{x_1}{\lambda_1}\right)^2 + \left(\frac{x_2}{\lambda_2}\right)^2}\right) = \gamma(\rho/\lambda_0), \quad (8)$$

где

$$\lambda_0 = \lambda_0(\alpha) = \left[\left(\frac{\cos\alpha}{\lambda_1}\right)^2 + \left(\frac{\sin\alpha}{\lambda_2}\right)^2\right]^{-1/2}. \quad (9)$$

Простое преобразование переменных под интегралом (6) с учетом структуры функции связей (8) дает

$$g_L(\rho, \alpha) = \frac{2}{a} \int_{\rho/\lambda_L}^{\infty} \gamma(r) \frac{r\, dr}{\sqrt{r^2 - (\rho/\lambda_L)^2}} = \frac{2}{a} g^1\left(\frac{\rho}{\lambda_L}\right), \quad (10)$$

где амплитудный коэффициент a и характеристическая длина λ_L поля фронта имеют следующий вид:

$$a^2 = \left(\frac{\sin\alpha}{\lambda_1}\right)^2 + \left(\frac{\cos\alpha}{\lambda_2}\right)^2, \quad \lambda_L = [(\lambda_1 \cos\alpha)^2 + (\lambda_2 \sin\alpha)^2]^{1/2}. \quad (11)$$

Итак, различия в описаниях анизотропии T^2 локальным (8) и глобальным (10) способами проявляются в различиях характеристи-

ческих длин λ_0 и λ_L, кроме того, функция g_L имеет дополнительный модулирующий множитель $a(\alpha)$. Величины λ_0 и λ_L совпадают только в точках $\alpha = k\pi/2$, $k = 0, 1, 2, \ldots$. Для ткани T^2 с экспоненциальной функцией связей (1.9) функция g^1 в формуле (10) определяется формулой (2.5) при $n = 2$; аналогично, для ткани T^2 типа (2.6) g^1 имеет вид (2.7) и т. д.

Функции связей типа прямых произведений (1.7) интересны также тем, что эквипотенциали фундаментального поля $g(x) = \gamma(x)$ не являются обычными сферами. Например, для «изотропной» модели T^2:

$$\gamma(x) = (1 + x_1^2)^{-1}(1 + x_2^2)^{-1} = (1 + \rho^2 + \rho^4 \cos^2\alpha \sin^2\alpha)^{-1}. \tag{12}$$

Здесь описание анизотропии с введением обобщенной характеристической длины получается сложным. Однако поле фронта значительно проще в этом отношении:

$$g_L(\rho, \alpha) = \frac{\pi}{\lambda_L}\left(1 + \left(\frac{\rho}{\lambda_L}\right)^2\right)^{-1}, \tag{13}$$

где

$$\lambda_L = \sqrt{1 + 2\cos\alpha\sin\alpha} = \sqrt{2}\cos\left(\alpha + \frac{\pi}{4}\right).$$

4. Проблема собственных многообразий

Для изотропной ткани T^n при сферической симметрии связей (1.9) по (1.10) из соображений сохранения симметрии ясно, что общее поле $u(x, \Omega)$ является сферически симметричным, если таковой симметрией обладает носитель Ω источника при равномерной плотности последнего. Аналогичное утверждение справедливо для эллиптически анизотропных связей (3.2) при выборе носителя Ω подобной эллипсоидной конфигурации, поскольку совместное применение преобразований (3.3) к связям $\gamma(x)$ и к Ω возвращает эту ситуацию к предыдущей сферической.

Рассмотрим общий случай такого сравнения. Исходно задается некоторое множество Ω, для которого строится поле

$$u(x, \Omega) = \int_\Omega \gamma(x - \xi)\, d\xi_\Omega, \tag{1}$$

затем, как решение уравнения

$$u(x, \Omega) = \text{const}, \tag{2}$$

находится множество $\widetilde{\Omega} = \{x\}$, на котором уравнение (2) превращается в тождество. Будем рассматривать всю эту процедуру построения $\widetilde{\Omega}$ по исходному Ω как преобразование

$$\varphi : \Omega \to \widetilde{\Omega}. \tag{3}$$

Из общего случая необходимо выделить фундаментальное преобразование

$$\varphi_0 : \Omega \to \Omega_0, \tag{4}$$

отвечающее множеству $\Omega = \{x_0\}$, содержащему единственную точку, т. е. Ω_0 — решение уравнения (2), когда $u(x, \Omega) = \gamma(x)$.

Будем считать множества Ω_1 и Ω_2 эквивалентными и писать $\Omega_1 \sim \Omega_2$, если они подобны.

Определение. Множество Ω называется собственным множеством преобразования φ: $\Omega \to \widetilde{\Omega}$, если $\widetilde{\Omega} \sim \Omega$.

Из отмеченных в начале пункта свойств изотропной ткани T^n следует, что для них собственными являются сферические области $\Omega = \mathrm{S}^n$. Используя далее совместные преобразования функций связей $\gamma(x) \to \gamma(f(x))$ и области-носителя $\Omega \to f(\Omega)$, можно расширить значительно множество собственных многообразий. Поэтому кажется правдоподобной следующая теорема.

Теорема. Если в преобразовании (3) выполняется отношение $\Omega \sim \Omega_0$, то оно влечет $\widetilde{\Omega} \sim \Omega$, т. е. фундаментальное множество является собственным множеством этого преобразования.

Полная формулировка этой теоремы должна включать еще указания необходимых и достаточных условий ее справедливости, что пока не удалось получить. Например, здесь не ясно, как учесть свойства фундаментальных множеств, выделенные в предыдущем пункте как (1^0) и (2^0).

5. Послойные преобразования

Нейронные множества удобны не только для формирования логических функций [71, 111], но и для реализации более общих математических преобразований. Разные аспекты преобразования фронта возбуждения в слое нейронов описаны в книге Н. В. Позина [81]. Ниже выводятся общие уравнения послойных преобразований поля потенциала ткани и в качестве примеров рассматриваются реализации операций многократного дифференцирования и интегрирования.

Пусть T_k^1 — семейство 1-мерных НТ с функциями связей $\gamma_k(x)$, где $k = 1, 2, 3, \ldots$ Будем представлять эти одномерные слои расположенными в порядке возрастания номера и связанными в этом направлении односторонними связями единичного веса (рис. 60): каждый нейрон слоя T_k^1, кроме внутренних или ассоциативных связей слоя, заданных функцией $\gamma_k(x)$, образует одиночную транзитивную δ-связь с нейроном той же продольной координаты в слое T_{k+1}^1. Тогда поле каждого слоя проектируется на следующий слой без искажений и играет роль «афферентного воздействия». В этом простейшем случае, если афферентное воздействие 1-го слоя описывается функцией $j_0(x)$, то поле k-го слоя

$$u_k(x) = \gamma_k(x) \ast \ldots \ast \gamma_1(x) \ast j_0(x). \tag{1}$$

Эту последовательность «послойных» преобразований для дельта-воздействия $j_0(x) = \delta(x)$ естественно назвать фундаментальной, тогда $u_1(x) = \gamma_1(x)$ и

$$u_k \equiv \gamma_k \ast u_{k-1} = \gamma_k \ast \ldots \ast \gamma_1. \tag{2}$$

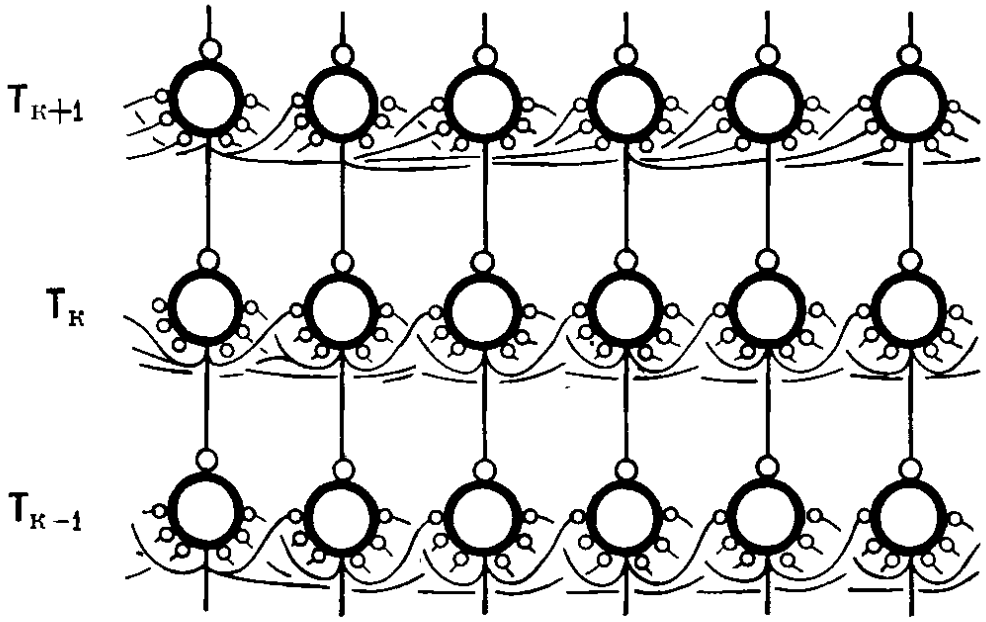


Рис. 60. Соседние слои нейронов T_{k-1}, T_k, T_{k+1} с произвольными ассоциативными и моносинаптическими транзитивными связями

Если слои T_k^1 являются дискретными одномерными НТ одинаковой мощности, то ассоциативные связи нейронов слоев описываются матрицами Γ_k, а транзитивные связи слоя k со слоем $k+1$ — матрицами A_k. Для заданного вектора афферентных воздействий $\mathbf{j}_0$ на первый слой вектор $\mathbf{u}_k$ поля потенциала k-го слоя можно определить последовательностью: $\mathbf{u}_1 = \Gamma_1\mathbf{j}_0$, $\mathbf{j}_1 = A_1\mathbf{u}_1$, $\mathbf{u}_2 = \Gamma_2\mathbf{j}_1 = \Gamma_2A_1\mathbf{u}_1 = \Gamma_2A_1\Gamma_1\mathbf{j}_0$ и т. д., т. е.

$$\mathbf{u}_k = \Gamma_kA_{k-1}\mathbf{u}_{k-1} = \Gamma_kA_{k-1}\Gamma_{k-1}\ldots A_1\Gamma_1\mathbf{j}_0. \tag{3}$$

В случае, когда отображения $T_k^1 \to T_{k+1}^1$ являются «отображениями на», матрицы A_k являются матрицами перестановок. Частный вариант тождественных транзитивных преобразований, когда $A_k = E$ — единичные матрицы и

$$\mathbf{u}_k = \Gamma_k\Gamma_{k-1}\ldots\Gamma_1\mathbf{j}_0 \tag{4}$$

соответствует чисто «ассоциативным» послойным преобразованиям. Континуальным аналогом этого частного варианта является случай многократных сверток (1). Промежуточной моделью произвольных «моноточечных» транзитивных отображений слоев служат произвольные матрицы перестановок A_k. Однако, вообще говоря, подобные ограничения на вид транзитивных отображений не обязательны. Организацию связей между слоями, конечно, можно представлять так, что нейроны из T_k^1 образуют распределенные окончания на нейронах следующего слоя T_{k+1}^1. С помощью чисто транзитивных преобразований, когда $\Gamma_k = E$, а A_k пред-

ставляют распределенные связи $\mathsf{T}_k^1 \to \mathsf{T}_{k+1}^1$, можно воспроизводить поля

$$\mathbf{u}_k = \mathbf{A}_{k-1} \ldots \mathbf{A}_1 \mathbf{j}_0, \tag{5}$$

которые эквивалентны ассоциативным преобразованиям (4). Последнее возможно, если транзитивные связи воспроизводят ассоциативные. Таким образом, в случае континуальной организации слоев T_k^1 чисто транзитивные преобразования с распределенными связями тоже описываются многократными свертками, как и чисто ассоциативные преобразования (1).

Смешанный вариант распределенных «ассоциативно-транзитивных» связей некоторой совокупности континуальных слоев следует рассматривать как частный и специальный случай двумерной модели НТ, имеющей континуальную организацию в одном измерении (вдоль слоя) и дискретную организацию в другом измерении (между слоями).

Таким образом, анализ свойств послойных преобразований сводится в случае дискретных НТ к анализу свойств матричных произведений (4), а для континуальных НТ — свойств многократных сверток (1). Ниже описаны некоторые примеры однородных фундаментальных преобразований.

Примеры. Для дискретных тканевых моделей наибольший интерес представляет случай связи с ближайшими соседями, т. е. $\Gamma = \mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1$. Пусть слои T_k^1 $k = 1, 2, \ldots$ содержат по $N = 2m + 1$ нейронов, которые нумеруются $x = 0, \pm 1, \pm 2, \ldots, \pm m$. Тогда

$$\mathbf{u}_k = (\mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1)^k \mathbf{e}_0, \tag{6}$$

где векторы $\mathbf{u}_k$, $\mathbf{e}_0$ и матрицы $\mathbf{E}_{-1}$, $\mathbf{E}_1$ имеют порядок N, $\mathbf{e}_q$ — единичный вектор, у которого компонента $x = q$ равна 1, а остальные — нулю. Учитывая следующие свойства входящих в уравнение (6) единичных матриц:

$$\mathbf{E}_q \mathbf{E}_p = \mathbf{E}_{p+q}, \quad \mathbf{E}_q \mathbf{e}_p = \mathbf{e}_{p+q}, \tag{7}$$

имеем:

$$\mathbf{u}_k = \sum_{i=0}^{k} \binom{k}{i} \mathbf{E}_{-1}^{k-i} \mathbf{E}_1^i \mathbf{e}_0 = \sum_{i=0}^{k} \binom{k}{i} \mathbf{e}_{2i-k}, \tag{8}$$

т. е. послойное распределение отличных от нуля величин u_k воспроизводит «треугольник Паскаля» при $k < m$.

В дискретной модели НТ с $\Gamma = \mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1$ обе связи каждого нейрона имеют положительный и единичный вес, т. е. являются «возбуждающими». При введении тормозных связей — с отрицательным весом — характер послойных преобразований принципиально меняется — распределение u_k приобретает колебательную форму переменного знака. Это обусловлено тем, что взаимодействие возбуждающих и тормозных воздействий моделирует операцию дифференцирования. Например, связи $\Gamma = -\frac{1}{2}\mathbf{E}_{-1} + \frac{1}{2}\mathbf{E}_1$

моделирует оператор дискретного дифференцирования с шагом 2, а послойные распределения

$$\mathbf{u}_k = 2^{-k}(-\mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1)^k \mathbf{e}_0 = 2^{-k} \sum (-1)^i \binom{k}{i} \mathbf{e}_{2i-k} \tag{9}$$

суть производные k-го порядка от этого оператора, примененные к вектору $\mathbf{e}_0$, который является дискретным аналогом дельта-функции.

Обычному оператору дискретного дифференцирования с единичным шагом соответствует модель НТ с матрицей

$$\mathbf{\Gamma} = \mathbf{E}_0 - \mathbf{E}_1. \tag{10}$$

Действительно, произвольное распределение начального воздействия

$$\mathbf{j}_0 = (\ldots j_{-1}, j_0, j_1, \ldots)' = \sum_{x=-m}^{m} j_x \mathbf{e}_x$$

можно представлять как функцию, заданную на дискретном множестве

$$X = \{x = \ldots, -1, 0, 1, 2, \ldots\}. \tag{11}$$

Тогда распределение потенциала в первом слое $\mathbf{u}_1$ представляется разностью воздействий соседних точек: $\mathbf{u}_1 = (\mathbf{E}_0 - \mathbf{E}_1)\mathbf{j}_0 \to u_x = j_x - j_{x+1}$, т. е. функция распределения потенциала на множестве X, задаваемая здесь в форме вектора $\mathbf{u}_1$, есть первая дискретная производная функции распределения воздействия. Аналогичным образом, матрицу

$$\mathbf{D}_k \equiv (\mathbf{E}_0 - \mathbf{E}_1)^k \tag{12}$$

можно интерпретировать как оператор k-кратного дискретного дифференцирования. Модельная реализация этого оператора, вообще говоря, не единственная. Согласно предыдущему, его можно рассматривать как оператор, формирующийся в последовательном ряду слоев НТ, каждый из которых определяется матрицей связей нейронов (10). Однако, оператор (10) можно, конечно, представлять просто как матрицу связей *одиночного «слоя»* НТ, т. е. как некоторую ткань с

$$\mathbf{F} = \mathbf{D}_k = \sum_{i=0}^{k} (-1)^i \binom{k}{i} \mathbf{E}_i, \tag{13}$$

в которой каждый нейрон $x \in X$ образует чередующиеся возбуждающие и тормозные связи. Схемы этих НТ для $k = 1, 2, 3$ приведены на рис. 61. Случай $k = 1$ — простейшая реализация феномена «латерального торможения», характерного для организации ЦНС [142].

Поскольку, например, в ряду послойных преобразований

$$\mathbf{D}_{k+1} = \mathbf{D}_1\mathbf{D}_k, \quad \mathbf{D}_k = \mathbf{D}_1^{-1}\mathbf{D}_{k+1} = \mathbf{D}_{-1}\mathbf{D}_{k+1},$$

матрицу $\mathbf{D}_{-1}$ естественно интерпретировать как оператор однократного интегрирования, а $\mathbf{D}_{-k}$, соответственно как оператор k-кратного интегрирова-

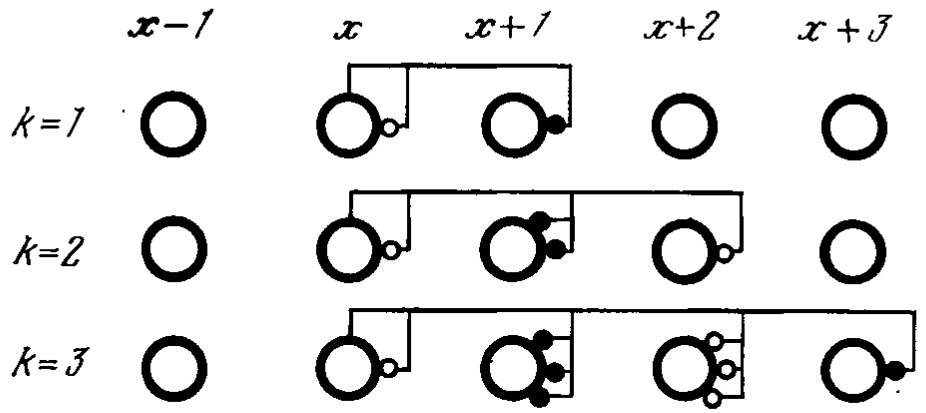


Рис. 61. Варианты распределения знакопеременных связей нейронов (светлые — возбуждающие, темные — тормозные), моделирующие дискретные дифференциальные операторы

ния. Матрица $\mathbf{D}_{-1}$ формально описывается бесконечной суммой матриц $\mathbf{E}_i$:

$$\mathbf{D}_{-1} \equiv (\mathbf{E}_0 - \mathbf{E}_1)^{-1} = \mathbf{E}_0 + \mathbf{E}_1 + \mathbf{E}_1^2 + \ldots = \sum_{i=0}^{\infty} \mathbf{E}_i. \tag{14}$$

Поэтому для характеристики свойств этих операторов целесообразнее перейти к моделям бесконечных НТ. В этом случае вместо векторно-матричного описания более удобным является — «функциональное», сходное с описанием континуальных моделей, т. е. векторы $\mathbf{u}_k$, $\mathbf{j}_0$ заменяются функциями $u_k(x)$, $j_0(x)$, а матрицы — соответствующими операторами.

При функциональном описании бесконечных дискретных моделей НТ необходимо также заменить единичные векторы $\mathbf{e}_k$ соответствующей единичной функцией, определенной на дискретном множестве (11). Чтобы подчеркнуть аналогичность этой функции «дельта-функции», обозначим ее через $\Delta(x)$: $\Delta(x) = 1$ при $x = 0$ и $\Delta(x) \equiv 0$ при $x \neq 0$. Кроме того, в этом случае единичные матрицы $\mathbf{E}_p$ следует заменить операторами сдвига E_p, которые обладают свойствами, аналогичными соотношениям (7):

$$\mathrm{E}_p \mathrm{E}_q = \mathrm{E}_{p+q}, \qquad \mathrm{E}_p [\Delta(x)] = \Delta(x - p). \tag{15}$$

Функцию связей нейронов $\gamma(x)$ можно определять здесь обычным образом — как поле, создаваемое одиночным единичным воздействием, или как весовую функцию суперпозиции распределенного воздействия $j_0(x)$:

$$u(x) = \sum_{\xi=-\infty}^{\infty} \gamma(x - \xi)\, j_0(\xi) \equiv \gamma(x) \ast j_0(x), \tag{16}$$

т. е. здесь и функция воздействия $j_0(x)$, и функция связей $\gamma(x)$ представляются заданными в «базисе» дельта-функций $\Delta(x)$, а определяющим для $u(x)$ является соотношение:

$$j_0(x) = \Delta(x - p) \Rightarrow u(x) = \gamma(x - p).$$

С другой стороны, по аналогии с матричными операторами (7), (8), функцию связей НТ можно представлять как оператор, являющийся линейной

функцией операторов сдвига: $\gamma(x) \sim \Gamma = \sum_{-\infty}^{\infty} \gamma(p) \mathrm{E}_p$, т. е.

$$u(x) = \Gamma j_0 = \sum \gamma(p) \mathrm{E}_p j_0(x) = \sum_{p=-\infty}^{\infty} \gamma(p) j_0(x-p). \tag{17}$$

Последнее представление связей элементов НТ полезно как для понимания «операционного» смысла конкретных моделей НТ, так и с обратной целью — для моделирования конкретных операторов с помощью НТ.

Действие оператора дифференцирования $\mathrm{D}_k = (\mathrm{E}_0 - \mathrm{E}_1)^k$ на $\Delta(x)$ воспроизводит в дискретной форме семейство производных «дельта-функции»:

$$\Delta_k(x) \equiv \mathrm{D}_k \Delta(x) = \sum (-1)^i \binom{k}{i} \mathrm{E}_i \Delta(x) = (-1)^x \binom{k}{x} \tag{18}$$

— это также образы функции влияния НТ для знако-переменных связей $\Gamma = \mathrm{D}_k$ (рис. 61). Напротив, в модели НТ, имитирующей однократное интегрирование воздействия, каждый нейрон образует моносинаптические

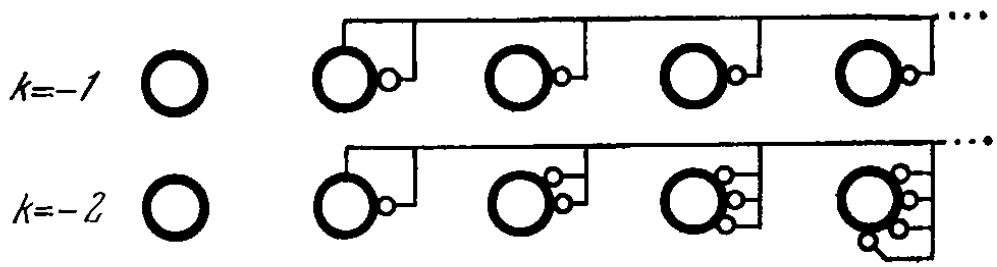


Рис. 62. Модели интегральных дискретных операторов

только возбуждающие окончания (единичного веса) на всех нейронах в положительном направлении (рис. 62). Это следует из формулы

$$\mathrm{D}_{-1} = (\mathrm{E}_0 - \mathrm{E}_1)^{-1} = \sum_{i=0}^{\infty} \mathrm{E}_i,$$

которая подобна формуле (14). Поэтому в данном случае

$$\gamma(x) = \sum_{i=-\infty}^{x} \Delta(i) \equiv \Delta_{-1}(x) = \varepsilon(x),$$

так как и эта функция аналогична непрерывной функции $\varepsilon(x)$. Двукратное интегрирование осуществляет модель НТ, в которой

$$\Gamma = D_{-2} = (\mathrm{E}_0 - \mathrm{E}_1)^{-2} = (\mathrm{E}_0 - 2\mathrm{E}_1 + \mathrm{E}_2)^{-1} = \sum_0^{\infty} (1+i) \mathrm{E}_i,$$

т. е. веса связей возрастают с удалением от нейрона по линейному закону (рис. 62), и т. д. Общий случай D_{-k} описывается «биномиальным рядом с отрицательным показателем» [120], который удобно записать в таком общем виде:

$$\mathrm{D}_{-k} \equiv (\mathrm{E}_0 - \mathrm{E}_1)^{-k} = 1 + \frac{1}{(k-1)!} \sum_{i=1}^{\infty} (i+1)(i+2)\ldots(i+k-1) \mathrm{E}_i \tag{19}$$

и значит функция влияния таких моделей НТ для произвольных k

$$u(x) = \Delta_{-k}(x) \equiv \frac{\varepsilon(x)}{(k-1)!}(x+1)(x+2)\ldots(x+k-1). \qquad (20)$$

Выше рассматривались операторы дифференцирования D_k и интегрирования D_{-k} для целых значений k, что естественно в описаниях последовательности послойных преобразований. Однако в представлениях НТ с функциями связей $\gamma(x)$, имеющих структуру таких операторов, значение величины k может быть также нецелым. Соответствующие веса связей нейронов можно определять в таком общем случае на основе биномиальных рядов, а модели НТ можно рассматривать как реализации операторов дробного (дискретного) дифференцирования или интегрирования.

В НТ можно воспроизводить ту же топологию связей, которая характерна для сетевых синцитиальных тканей (глава 5). Для выявления общих свойств разных тканевых моделей мы здесь кратко опишем дискретные нейронные слои, обладающие связями одномерной сети N_2^1, которые затем в других физических модификациях рассматриваются в описаниях синцитиальных тканей (раздел 19) и кинетических схем (раздел 23).

Вид послойных преобразований (8), (9) выше определялся по формуле бинома Ньютона. Аналогичным образом можно вычислять степени матрицы связей и в случае, когда

$$\Gamma = -\gamma_{-1}E_{-1} + \gamma_0 E_0 - \gamma_1 E_1. \qquad (21)$$

Однако для целей последующего предельного перехода к моделям бесконечных слоев более удобным является метод приведения матрицы (21) к канонической форме. Как известно (см. [10, 36]), эта матрица имеет вещественные и различные собственные значения

$$\lambda_p = \gamma_0 - 2\sqrt{\gamma_{-1}\gamma_1}\cos\frac{\pi p}{N+1}, \qquad (22)$$

где индекс $p = 1, 2, \ldots, N$, т. е. справедливо следующее представление

$$\Gamma = S\Lambda S^{-1}, \qquad (23)$$

в котором Λ — диагональная матрица собственных значений $\Lambda = \mathrm{diag}(\lambda_1, \ldots, \lambda_n)$, а матрица S представима в виде произведения диагональной матрицы $K = \mathrm{diag}(\varkappa_1, \ldots, \varkappa_m)$, где $\varkappa_p = \varkappa^p = (\gamma_{-1}/\gamma_1)^{p/2}$, и ортогональной матрицы $(T = T')^{-1}$ с элементами

$$t_{qr} = \sqrt{\frac{2}{N}}\sin\frac{\pi qr}{N+1}.$$

Удобство данного представления матрицы Γ в том, что

$$\Gamma^k = S\Lambda^k S^{-1} = (KT)\Lambda^k(KT)^{-1}. \qquad (24)$$

Пусть единичное воздействие в 1-м слое находится в точке $x = p$, т. е. $\mathbf{j}_0 = \mathbf{e}_p$, тогда потенциал $u_k(x, p)$ в x-точке k-го слоя есть x-й элемент вектора

$$\mathbf{u}_k = \mathbf{\Gamma}^k \mathbf{e}_p. \tag{25}$$

Вычисляя этот потенциал по формуле (24), получим

$$u_k(x, p) = \varkappa^{x-p} \sum_{q=1}^{N} \lambda_q^k t_{xq} t_{qp}. \tag{26}$$

Пронумеровав нейроны слоев так, чтобы $x = 0, \pm 1, \pm 2, \ldots, \pm m$ и, перейдя затем к пределу $m \to \infty$, получим следующее интегральное представление потенциала бесконечного слоя T_k^1 для случая $p = 0$

$$u_k(x) = \varkappa^x \int_0^1 (\gamma_0 - 2\sqrt{\gamma_{-1}\gamma_1} \cos \pi\xi)^k \cos \pi x\xi \, d\xi. \tag{27}$$

Общему случаю в (25), когда $p \neq 0$, соответствует $u_k(x, p) = u_k(x - p)$.

Таким образом, это выражение — фундаментальная последовательность послойных преобразований для бесконечных слоев T_k^1 и простейшей матрицы связей общего вида (21).

Справедливость формулы (8) при условии $m > k$ не зависит от величины m, т. е. формально она справедлива и для случая $m = \infty$, что позволяет рассматривать ее как формулу, определяющую значение интеграла (28) для частного случая оператора (21). Аналогичным образом можно получить многие другие интересные интегральные формулы. Например, если связи описываются матрицей

$$\mathbf{\Gamma} = (-\gamma_{-1}\mathbf{E}_{-1} + \gamma_0\mathbf{E}_0 - \gamma_1\mathbf{E}_1)^{-1}, \tag{29}$$

то фундаментальные поля потенциала слоев

$$u_k(x) = \varkappa^x \int_0^1 \frac{\cos \pi x\xi \, d\xi}{(\gamma_0 - 2\sqrt{\gamma_{-1}\gamma_1} \cos \pi\xi)^k}. \tag{30}$$

10. ДИНАМИКА НЕЙРОННЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

Возбуждение элементов-клеток нейронной ткани эквивалентно включению («активации») источников тока, т. е. включению источников силовых воздействий, благодаря которым в ткани формируется некоторое поле потенциала и таким образом создаются условия для возбуждения других элементов-нейронов. Поэтому общую пространственно-временную эволюцию возбуждения в НТ более естественно называть «динамикой», поскольку «движение» воз-

буждения здесь представляется как результат «силовых» воздействий, что формально согласуется с обычной физической терминологией в описаниях движений и взаимодействий материальных тел. Кроме того, такой термин необходим, чтобы подчеркнуть отличие «динамической аксиоматики» функционирования НТ от «кинематической аксиоматики» точечных тканей (см. главу 2). Эти отличия являются принципиальными для формализма описания эволюции активности НТ в общем случае, но в частных случаях при отсутствии последействия, что является основным признаком марковских процессов, здесь можно достичь такой же простоты, как и для точечных тканей.

1. Рекуррентная схема

Ограниченное последействие клеток в дискретном временном описании охватывается рекуррентным формализмом. Преимущество использования рекуррентной схемы в описании активности клеток — отсутствие ограничений на способы распределений активных и неактивных клеток. Однако, вводя определенное упорядочение начальных множеств активных клеток, можно моделировать разные процессы, например перемещение компактной активной области.

Наиболее простое описание возможно при следующем выборе импульсной переходной функции и импульса воздействия клеток:

$$\varphi(t) = \delta(t - \theta_0), \quad j(t) = \pi(t;\ \theta). \tag{1}$$

В этом случае нейроны можно рассматривать как формальные элементы-автоматы и активность дискретной модели НТ описывать так же, как в дискретной модели точечной ткани, модифицируя уравнение (5.2.3). Это уравнение нетрудно обобщить на случай произвольных связей клеток, т. е. для произвольных матриц $\mathbf{\Gamma}$, а также для произвольных (целых) длительностей возбуждения θ и рефрактерности τ. Мы не будем останавливаться на дискретной модели НТ, необходимое уравнение для которой легко написать на основе приводимого ниже уравнения (2). Сохраняя временную дискретность смены состояний нейронов и полагая в (1) $\theta_0 = 1$, мы рассмотрим континуальную модель НТ, для которой матрица связей заменяется функцией плотности связей $\gamma(x)$, а вектор χ заменяется функцией распределения состояний $\chi(x, t)$. Тогда обобщенный аналог уравнения (5.2.3) приобретает следующий вид:

$$\begin{aligned} \chi(x, t) &= \varepsilon\Big(\varepsilon(u(x, t-1) - h) - \sum_{k=1}^{\tau} \chi(x, t-k)\Big), \\ u(x, t) &= \sum_{k=1}^{\theta} \gamma(x) * \chi(x, t-k). \end{aligned} \tag{2}$$

Для задачи распространения волн возбуждения представляет интерес случай компактного начального распределения активности. Тогда, при условии $\theta = 1$ и при монотонном распределении связей клеток, задача описания последовательных перемещений активной области решается следующим образом. Исходно (одномерный вариант) определяется размер (длина l) области, которую может возбудить активная область заданного размера (длины l_0). Знание функции $l = l(l_0, h)$, где h — порог, позволяет построить ряд $l_0, l_1, l_2, \ldots$ последовательно возбуждаемых областей. Последовательность $\{l_k\}$ строится с помощью лестничной диаграммы на линиях $l = l_0$, $l = l(l_0; h)$ и по характеру пересечения этих линий можно сразу сделать заключение о возможностях устойчивых и неустойчивых стационарных распространений.

Если в начальный момент $t = 0$ распределение активных нейронов задается функцией $\chi_0(x) = \chi(x, 0)$, то индикатором множества нейронов, возбуждающихся в следующем такте $t = 1$, служит, согласно уравнению (2), следующая функция:

$$\chi(x) = \varepsilon(u(x) - h), \quad \text{где} \quad u(x) = \int_{-\infty}^{\infty} \gamma(x - \xi)\chi_0(\xi)\,d\xi. \qquad (3)$$

Положим, что одномерная модель НТ T^1 определена на луче $x \geqslant 0$, а в начальный момент возбуждены нейроны начального сегмента луча длины l_0, т. е. в интервале: $0 \leqslant x \leqslant l_0$. Тогда функция-индикатор начальной области есть $\chi_0(x) = \pi(x; l_0)$. Решая уравнение (3), найдем длину l области, нейроны которой возбуждаются в такте $t = 1$.

Пусть, например, $\gamma(x) = \pi(x - a; b)$, что соответствует равномерному распределению связей нейронов. Тогда поле потенциала начальной возбужденной области описывается так: $u(x) = \min(l_0; x - a) - \max(0; x - b)$. Длина l новой возбужденной области находится в общем виде как решение уравнения

$$u(l_0 + l) = h. \qquad (4)$$

В данном примере это уравнение имеет следующий вид: $\min(0; l - a) - \max(l_0; l - b) = h$, которое при $a = 0$ преобразуется в выражение:

$$l = (1 - \varkappa)\,\varepsilon(l_0 - \varkappa). \qquad (5)$$

В записи соотношения (5) использована нормировка на параметр b, т. е. здесь $l \sim l/b$, $l_0 \sim l_0/b$, $\varkappa = h/b$.

Общая схема анализа свойств распространения на основе функции $l = \mathrm{f}(l_0)$ строится следующим образом. Совместно рассматриваются график функции $l = \mathrm{f}(l_0)$ и прямая L: $l = l_0$. Если функция f не имеет точек пересечения с прямой L, то распространение возбуждения невозможно. Если же имеются, на-

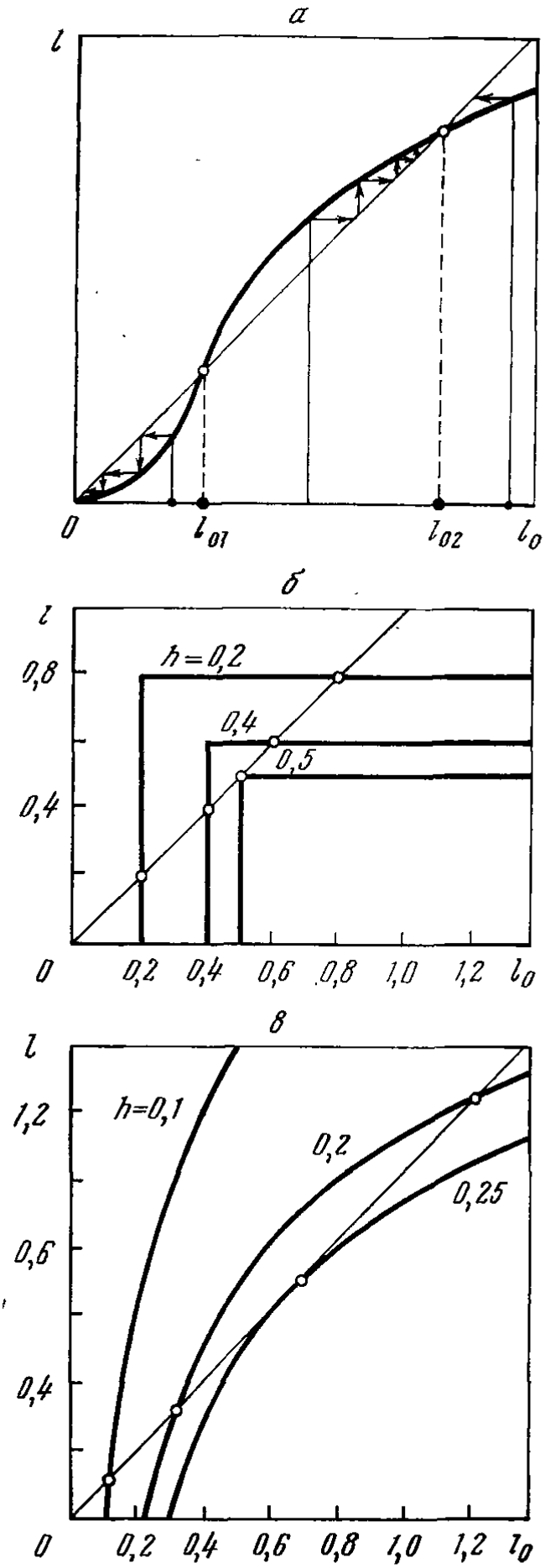


Рис. 63. Диаграммы решений для рекуррентного метода

а — общая схема; *б* — равномерный закон распределения связей; *в* — экспоненциальный

пример, две точки пересечения l_{01} и l_{02} (рис. 63, *а*), то, строя лестничные диаграммы для разных величин l_0: $l_0 < l_{01}$, $l_{01} < l_0 < l_{02}$, $l_0 > l_{02}$, можно видеть, что одна из точек пересечения l_{01} соответствует неустойчивому стационарному распространению, а вторая точка l_{02} — устойчивому. Поскольку при произвольных отклонениях l_0 от этих точек, последовательные значения $l = l_1, l_2, \ldots$ либо сходятся к нулю, когда $l_0 < l_{01}$, либо сходятся к l_{02}, когда $l_0 > l_{01}$. При произвольном числе точек пересечения функции $l = \mathrm{f}(l_0)$ с прямой L общий критерий устойчивости точки l_{0k} — это $\mathrm{d}f/\mathrm{d}l_0 < 1$, где производная берется в точке l_{0k}.

Пример (5) интересен тем, что здесь функция $l = \mathrm{f}(l_0)$ имеет простейший «прямоугольный» вид (рис. 63, *б*). В данной модели НТ возбуждение не распространяется при $\varkappa < 0{,}5$.

Аналогичный анализ свойств распространения возбуждения можно провести для разных моделей НТ, т. е. для разных функций связей $\gamma(x)$. В качестве второго примера выберем для T^1 функцию связей

$$\gamma(x) = \mathrm{e}^{-|x|}. \qquad (6)$$

Поле потенциала начальной области $\chi_0(x) = \pi(x; l_0)$ описывается так: $u(x) = \exp(l_0 - 1)\exp(-x)$, где $x \geqslant l_0$. Решая уравнение (4), находим функцию: $l = \ln[h/(1 + \exp(-l_0)]$. Графическая диаграмма для случая (6) приведена на рис. 63, *в*.

Описанная сальтаторная схема распространения возбуждения проста для реализаций и полезна в двух отношениях: во-первых, позволяет оценить размеры критической области возбуждения, обеспечивающей невырождающееся распространение, если таковое возможно, и оценить возможные режимы стационарного распространения; во-вторых, позволяет грубо, без учета реактивных свойств нейронов, описать переходной процесс начального движения возбуждения. При необходимости учета реактивных свойств нейронов, например роли емкости мембраны, соответствующее описание должно быть непрерывным во времени. Ниже рассматриваются возможности такого описания.

2. Метод траектории

Универсальное описание волновой активности НТ достигается на основе понятия траектории движения возбуждения. В рассмотренной выше рекуррентной схеме это понятие используется неявным образом и не имеет самостоятельного или первичного значения. Напротив, образ траектории движения возбуждения в виде неизвестного многообразия, т. е. некоторым образом геометрически и топологически организованного множества точек НТ, можно положить в основу формализма описания эволюции активности НТ, т. е. здесь уравнения активности ткани представляются как функциональные уравнения относительно неизвестной функции, представляющей траекторию, и задача описания активности ставится как задача определения этой неизвестной функции-траектории, удовлетворяющей некоторым начальным или другим условиям.

Рассмотрим сначала цепочку односвязных нейронов (см. рис. 59, *а*). При возбуждении нейрона N_k его синапс воздействует на N_{k+1}, и это воздействие сводится к генерации импульса тока $j_k(t)$, изменяющего потенциал u_{k+1} нейрона N_{k+1}. Если пассивные электрические свойства нейронов определяются импульсной переходной функцией $\varphi(t)$, то $u(t)$ представляет собой свертку $\varphi(t)$ и $j(t)$: $u_{k+1}(t) = \varphi_{k+1}(t) * j_k(t)$. Таким образом, если известен момент возбуждения t_k нейрона N_k, то момент t_{k+1} возбуждения N_{k+1} находится из условия, что в этот момент потенциал u_{k+1} достигает порогового значения h, т. е. из уравнения:

$$u_{k+1}(t_{k+1} - t_k) = \int_{t_k}^{t_{k+1}} \varphi_{k+1}(t_{k+1} - \tau)\, j(\tau - t_k)\, d\tau = h.$$

Это уравнение определяет последовательность моментов возбуждения нейронов цепи, т. е. пространственно-временную траекторию распространения возбуждения по данной модели среды — номер нейрона можно рассматривать как целочисленную коорди-

нату возбудимой точки оси x. Траектория распространения задается в этом случае дискретным набором точек $\{\ldots, t_{k-1}, t_k, t_{k+1}, \ldots\}$ плоскости (x, t).

В цепи нейронов с протяженными связями нейрон N_k, при распространении возбуждения, начинает испытывать воздействие с момента t_{k-s}, если s — максимальная степень связности нейронов цепи. Суммарный потенциал в N_k формируется в результате последовательных токовых воздействий j_{k-r} $(t - t_{k-r})$, где $r = 1, 2, \ldots, s$. Уравнение распространения в этом случае таково:

$$\sum_{r=1} \Gamma(k, k-r)\, \varphi_k(t_k) * j(t_k - t_{k-r}) = h.$$

По аналогии с рассмотренными дискретными моделями можно получить уравнение распространения возбуждения в континуальной модели НТ. Пусть пространственно-временное поведение переднего фронта возбужденной области НТ описывается уравнением $S(x, t) = 0$, которое, будем предполагать, разрешимо относительно времени:

$$t = \vartheta(x) \tag{1}$$

Определение. Множество точек мирового пространства $M \equiv \{x, t\}$, удовлетворяющее уравнению (1) эволюции фронта возбуждения, называется траекторией распространения возбуждения.

При известных функциях $g(x, t)$, $j(t)$, $\vartheta(x)$ пространственно-временное поле потенциала $u(x, t)$, индуцированное током действия $j(t)$, вычисляется интегрированием по пространственно-временной области возбуждения $\Omega = \Omega(x, t)$, форма границ которой определяется формой траектории (1). В развернутом виде эта вычислительная процедура записывается так:

$$u(x, t) = \iint_{\Omega} g(x - \xi, t - \tau)\, j(\tau - \vartheta(\xi))\, d\xi\, d\tau. \tag{2}$$

Наиболее простой здесь является ситуация, когда функция $g(x, t)$ монодефинитна в полуплоскости $\{-\infty < x < \infty;\ 0 \leqslant t < \infty\}$. Если при этом носителем тока действия $j(t)$ служит временной интервал $(0, \theta)$, то границы возбужденной области Ω задаются, во-первых, траекторией (1) — это передний край возбужденной области, во-вторых, задняя граница этой области есть кривая, которая получается из траектории (1) параллельным сдвигом во времени, т. е. описывается уравнением: $t = \theta + \vartheta(x)$. Способ аналитического задания области Ω зависит еще от того, к какому повторному интегралу желательно привести интеграл (2). Если сначала интегрировать по времени τ, то (рис. 64)

$$\Omega = \{-\infty < \xi \leqslant \chi(t);\quad \vartheta(\xi) \leqslant \tau \leqslant \min(t, \vartheta(\xi) + \theta)\};$$

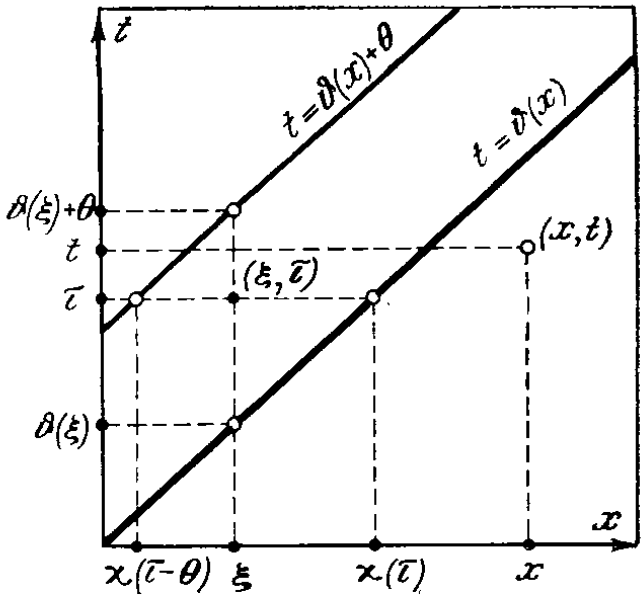


Рис. 64. Схема определения пространственно-временных границ области интегрирования в интегральном уравнении распространения возбуждения

если же интегрирование в (2) сначала проводить по ξ, то

$$\Omega = \{\chi(\tau - \theta) \leqslant \xi \leqslant \chi(\tau);\ -\infty < \tau \leqslant t\}.$$

По условию проведения возбуждения потенциал на переднем крае фронта (1) должен равняться порогу, поэтому соотношение $u(x, t) \equiv u(x, \vartheta(x)) = h$, которое в развернутом виде записывается так:

$$\iint\limits_{\Omega} g(x - \xi, t - \tau)\, j(\tau - \vartheta(\xi))\, d\xi\, d\tau = h, \tag{3}$$

представляет собой нелинейное интегральное уравнение искомой траектории распространения (1).

В частном случае, когда представляет интерес задача начального распространения возбуждения (см. ниже подраздел 10.4), начальное условие можно задать указанием начальной траектории $t = \vartheta_0(x)$ для значений времени $t \leqslant 0$. В этой задаче сначала по формуле (2) вычисляется начальное поле $u_0(x, t)$, индуцированное заданным участком траектории $\vartheta(x) = \vartheta_0(x)$, а затем ищется продолжение траектории $\vartheta(x)$ для времени $t > 0$ как решение уравнения

$$\iint\limits_{\Omega_0} g(x - \xi, t - \tau)\, j(\tau - \vartheta_0(\xi))\, d\xi\, d\tau + \\ + \iint\limits_{\Omega} g(x - \xi, t - \tau)\, j(\tau - \vartheta(\xi))\, d\xi\, d\tau = h, \tag{4}$$

где Ω_0 — область возбуждения, отвечающая начальной траектории $\vartheta_0(x)$, а Ω — область последующего возбуждения.

По аналогии с описанием поля пассивной ткани (раздел 9) можно ввести здесь понятие фундаментального распространения возбуждения для дельтаобразных источников $j(t) = \delta(t)$. Траек-

тория такого распространения описывается более простым уравнением

$$\int_{-\infty}^{t} g(x-\chi(\tau), t-\tau)\,d\tau = h, \tag{5}$$

где, согласно условию (9.1.6), $g(x, t) = \gamma(x)\varphi(t)$. Однако в общем случае, в силу нелинейных свойств уравнения (3), знание фундаментальной траектории (5) мало полезно, так как не позволяет упростить решение уравнения (3) для других форм импульсов $j(t)$.

3. Принцип самопроизвольного распространения

При отсутствии дополнительных внешних воздействий распространение возбуждения в ткани можно назвать самопроизвольным. В силу принятого выше условия возбуждения (подраздел 8.3) переход каждого нейрона из состояния покоя в состояние возбуждения происходит по принципу «всё или ничего», в зависимости от того, достиг или не достиг потенциал нейрона порогового уровня. Если бы порядок активации нейронов можно было бы задавать произвольным образом, независимо от уровня управляющей переменной — потенциала, то можно было бы говорить о возможности несамопроизвольного распространения возбуждения в ткани. В общем случае режим несамопроизвольного распространения возбуждения следует рассматривать как априорную возможность реализации произвольной заданной траектории (2.1). В выражение (2.2) действительно можно формально подставить произвольную функцию (2.1) и вычислить поле потенциала, инициированное возбуждением, как будто оно в самом деле распространяется по заданной нами траектории. Последний способ вычисления поля (2.2) условно назовем *распространением по* (заданной) *траектории*.

Принципиально другой формальный прием сводится к следующей процедуре. Полагаем, что нейроны невозбудимы, с помощью внешних «афферентных» источников формируем в ткани некоторое заданное поле $u(x, t)$ и, решая уравнение $u(x, t) = h$, находим траекторию такого распространения возбуждения, которое способно создать заданное поле (здесь полагается, что афферентные источники во временных сечениях моделируют активность нейронов). Такой способ вычисления траектории назовем *распространением по* (заданному) *полю*.

Пусть выполнены следующие вычисления: по заданной траектории ϑ_0 вычислено поле $u_0(x, t)$ распространения возбуждения по этой траектории, согласно формуле (2.2), а затем для вычисленного поля $u_0(x, t)$ найдена траектория ϑ_1 распространения по этому полю. Понятно, что в общем случае произвольного выбора исходной траектории ϑ_0 новая траектория ϑ_1 не будет совпадать

с исходной. Обозначим описанный цикл вычислений как функциональное преобразование траекторий:

$$\vartheta_0 \to u_0 \to \vartheta_1. \qquad (1)$$

Совпадение образа и прообраза в данном функциональном преобразовании возможно только в частном случае, который соответствует самопроизвольному распространению возбуждения.

Таким образом, траектория самопроизвольного распространения возбуждения является неподвижным многообразием функционального преобразования (1), т. е. удовлетворяет условию: $\vartheta \to u \to \vartheta$. Сформулируем это глобальное свойство траектории самопроизвольного распространения возбуждения в НТ несколько иначе, выделяя свойства поля потенциала.

Принцип самопроизвольного распространения. Траектория ϑ самопроизвольного распространения индуцирует такое поле потенциала $u(x, t)$, сечение которого по уровню порога, $u(x, t) = h$, совпадает с траекторией ϑ.

Возможное многообразие траекторий, порождаемое различными начальными условиями, легко обозреть, основываясь на общих соображениях. Так из наличия пространственно-временно́й суммации и порога следует возможность нераспространяющегося возбуждения — местного ответа — когда начально возбуждаемая область Ω_0 так мала, что создаваемое ею поле потенциала ни в какой точке $x \notin \Omega_0$ не достигает порога. С увеличением Ω можно сначала иметь вырождающееся проведение — мера вновь возбуждающихся областей меньше меры тех, которые возвращаются в состояние покоя. Дальнейшее увеличение Ω может дать невырождающееся проведение — возбужденная область не уменьшается со временем. Среди траекторий невырождающегося проведения может не быть устойчивой, и проведение по такой ткани будет происходить с ускорением, а при наличии одной устойчивой траектории все остальные невырождающиеся траектории будут к ней асимптотически сходиться. Кроме того, ткань может быть «многоуровневой» и иметь несколько устойчивых траекторий (см. раздел 11), возможность попадания на каждую из которых определяется начальными условиями.

Построение траектории самопроизвольного проведения, при заданных начальных условиях в виде начальной траектории, или продолжение траектории за некоторую точку (x_0, t_0), при построенной траектории до этой точки, можно производить, решая уравнение (2.3). Однако зачастую решение этого уравнения весьма затруднительно и общий метод, который здесь возможен, аналогичен известному методу последовательных приближений, используемому при решении интегральных уравнений.

Сформулированный принцип самопроизвольного распространения отражает глобальные свойства траектории. Однако локаль-

ная формулировка принципа в данном случае невозможна. Предположим, что известен закон или траектория распространения возбуждения $t = \vartheta_0(x)$ до точки (x_0, t_0) и необходимо построить ее продолжение (для $x > x_0$, $t > t_0$). Используя уравнение (2.4), можно определить поле $u_0(x, t)$, индуцированное траекторией ϑ_0. Ясно, что решение ϑ_1 уравнения $u_0(x, t) = h$ для $x > x_0$, $t > t_0$ будет совпадать с искомым продолжением на конечном интервале, может быть даже бесконечно малым (поскольку проведение по $u_0(x, t)$ является вырождающимся). Беря часть ϑ_1 в качестве продолжения, можно построить поле $u_1(x, t)$, индуцированное ϑ_1 и для следующего продолжения использовать решение уравнения $u_0(x, t) + u_1(x, t) = h$. Процедура подобных последовательных вычислений может продолжаться неограниченно и в пределе ведет к искомому самопроизвольному продолжению начальной траектории ϑ_0.

Таким образом, если предыстория распространения возбуждения у НТ известна, то возможно квазилокальное построение продолжения, но на следующем шаге определения продолжения необходимо опять учитывать всю предысторию совместно с определенным продолжением. Этот квазилокальный метод решения нестационарных задач распространения возбуждения в НТ реализуется по схеме проторения траектории:

$$\begin{array}{l}
\vartheta_0 \to u_0 \to \vartheta_1 \\
\qquad\qquad\quad \downarrow \\
\qquad u_0 + u_1 \to \vartheta_2 \\
\qquad\qquad\qquad \downarrow \\
\qquad u_0 + u_1 + u_2 \to \vartheta_3 \\
\qquad\qquad\qquad\qquad \downarrow \\
\qquad \cdots\cdots\cdots\cdots
\end{array}$$

Ниже приводятся примеры вычисления по этой схеме.

4. Задача начального распространения

Рассмотрим для 1-мерной модели НТ, заданной функциями

$$\gamma(x) = \varepsilon(x)e^{-x}, \quad \varphi(t) = \varepsilon(t)e^{-t}, \tag{1}$$

задачу начального распространения возбуждения. Начальные условия задаются следующим образом: при $t < 0$ ткань находится в покое, а в момент $t = 0$ с помощью внешних стимулов синхронно возбуждаются все нейроны области $\Omega_0 = \{x \mid -l \leqslant x < 0\}$, т. е. начальная траектория ϑ_0 задается отрезком оси x.

В качестве первого примера рассмотрим случай, когда ток действия возбужденных нейронов описывается функцией $j(t) = \varepsilon(t)$. Используя общую формулу (2.2), вычислим поле потенциала начальной траектории ϑ_0:

$$u_0(x, t) = e^{-x}(1 - e^{-l})(1 - e^{-t}). \tag{2}$$

Момент времени t_0, когда возбуждается точка $x = 0$ (рис. 65, *а*), находится из условия $u_0(0, t) = h$, т. е., согласно уравнению (2),

$$t_0 = -\ln(1 - \varkappa), \tag{3}$$

где $\varkappa = h/(1 - e^{-l})$. Если через ϑ обозначить траекторию последующего распространения возбуждения, то уравнение (2.4) в общем виде записывается так:

$$u_0(x, t) + \int_0^x (x - \xi) \int_{\vartheta(\xi)}^{\vartheta(x)} \varphi(\vartheta(x) - \tau)\, d\tau\, d\xi = h.$$

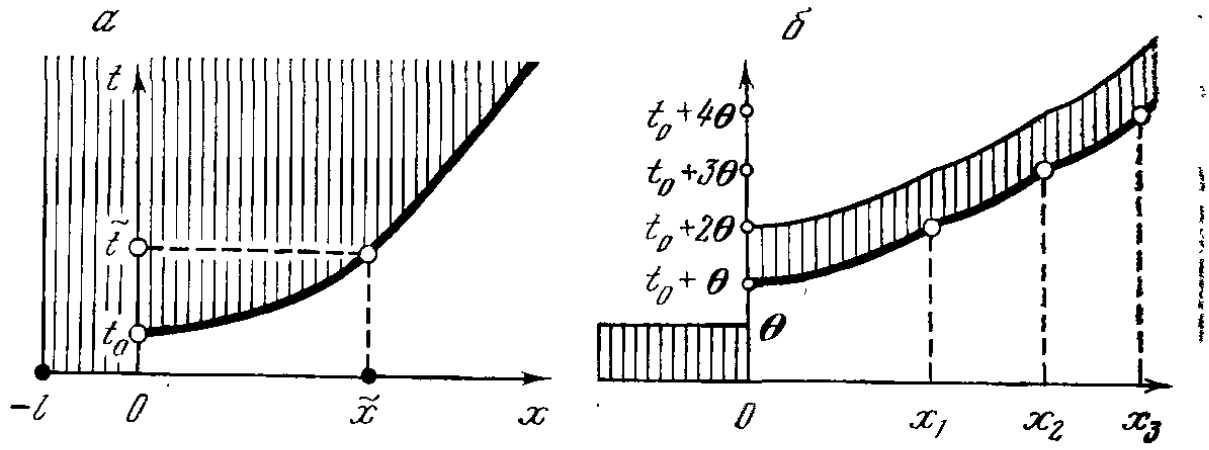


Рис. 65. Построение траектории для заданных начальных условий при отсутствии задержки в ответе (*а*) и при существовании такой задержки (*б*)

Подставляя сюда функции из формул (1), получаем явный вид этого уравнения:

$$u_0 + 1 - e^{-x} - e^{-x-\vartheta} \int_0^x e^{\xi+\vartheta(\xi)}\, d\xi = h.$$

Дифференцируя последнее уравнение по x, после простых преобразований находим дифференциальное уравнение траектории:

$$\frac{d\vartheta}{dx} = h e^{x+l} [(1 - h) e^{x+l} - 1]^{-1}. \tag{4}$$

Очевидно, производная $d\vartheta/dx$ есть обратная величина скорости распространения $v(x)$. Возбуждение начнет распространяться без вырождения, если $v(0) > 0$. Из последнего неравенства получаем следующее необходимое и достаточное условие распространения: $h < 1 - e^{-l}$, т. е. размер начально возбуждаемой области Ω_0 должен удовлетворять условию $l > \ln(1 - h)$, где $0 < h < 1$. При меньших величинах l реализуется вырождающееся распространение. Траектория невырождающегося распространения описывается следующим выражением:

$$t - t_0 = \frac{h}{1 - h} x + \ln \frac{(1 - h) e^{l} - e^{-x}}{(1 - h) e^{l} - 1}. \tag{5}$$

В качестве второго примера рассмотрим случай, когда активация нейронов осуществляется с конечной задержкой: $j(t) = \varepsilon(t - \theta_0)$. При выполнении условий начальной стимуляции предыдущего примера все нейроны отрезка $-l \leqslant x < 0$ возбуждаются тоже с задержкой θ_0, поэтому начальная траектория определяется по-прежнему, а начальная зона возбуждения Ω_0 — условиями: $t \geqslant \theta_0$, $x \in [-l, 0)$. Начальное поле потенциала теперь описывается так:

$$u_0(x, t) = e^{-x}(1 - e^{-t})(1 - e^{-t+\theta_0})\varepsilon(t - \theta_0), \tag{6}$$

и это поле достигает порога в точке $x = 0$ в момент $t_0 + \theta_0$, где t_0 определяется формулой (3). Значит точка $x = 0$ активируется в момент $t_0 + 2\theta_0$ (рис. 65, *б*). Поэтому в течение интервала $t_0 + \theta_0 \leqslant t \leqslant t_0 + 2\theta_0$ траектория распространения ϑ_1 определяется только полем (6): $\vartheta_1(x) = \theta_0 - \ln(1 - \varkappa e^x)$. Граничные точки этой траектории — таковы: $(x_0, t_0 + \theta_0)$, $(x_1, t_0 + 2\theta_0)$, где $x_0 = 0$ и $\vartheta_1(0) = t_0 + \theta_0$, $\vartheta_1(x_1) = t_0 + 2\theta_0$. Траектория ϑ_1 индуцирует поле

$$u_1(x, t) = \int\limits_{x_0}^{x_1} \gamma(x - \xi) \int\limits_{\vartheta_1(\xi)+\theta_0}^{t} \varphi(t - \tau)\, d\tau\, d\xi =$$
$$= e^{-x}(a_1 + b_1 e^{-t})\, \varepsilon(t - t_0 - 2\theta_0),$$

где $a_1 = e^{x_1} - e^{x_0}$, $b_1 = \varkappa^{-1} e^{2\theta_0} \ln[(1 - \varkappa e^{x_1})/(1 - \varkappa e^{x_0}]$. Суммарному полю $u_0 + u_1$, которое определяет новый участок траектории ϑ_2, соединяющей точки $(x_1, t_0 + 2\theta_0)$, $(x_2, t_0 + 3\theta_0)$, можно придать форму $e^{-x}(A - Bl^{-t})$. Эта форма поля сохраняется и при последующих вычислениях. Таким образом, в данном случае вычисления по методу проторения можно свести к рекуррентной схеме.

11. ФУНКЦИЯ РАСПРОСТРАНЕНИЯ

Интегральный метод описания распространения возбуждения, основанный на решении уравнения (10.2.3), наиболее просто реализуется для стационарной волны возбуждения, поскольку геометрический образ траектории здесь заранее известен. В общем случае многомерной ткани T^n фронт стационарной волны возбуждения заметает в пространстве — времени гиперплоскость. В силу этого задача стационарного многомерного распространения является по существу одномерной и однопараметрической — неизвестной исходно характеристикой траектории является величина скорости v фронта в направлении его нормали. Поэтому основные вопросы стационарного распространения возбуждения можно решать с помощью 1-мерных моделей T^1. Унификация данного ниже описания свойств стационарного распространения возбуждения достигается благодаря использованию в качестве основного функционала бегущей волны — «функции распростра-

нения» $f(v)$, которая равна величине поля потенциала на переднем фронте возбуждения. Этот формализм удобен для НТ благодаря возможности связать алгебру синтеза ткани с алгеброй синтеза функции распространения [92], т. е. благодаря возможности построения некоторой «операционной» схемы описания стационарной волны возбуждения.

1. Основное уравнение

Пусть T^1 — некоторая однородная модель НТ, в которой возбуждение распространяется по траектории $t \equiv \vartheta(x) = x/v$, где v — скорость распространения. Тогда поле потенциала в T^1, согласно формуле (10.2.2), описывается так:

$$u(x, t) = \int_{-\infty}^{t} \varphi(t-\tau) \int_{v(\tau-\theta)}^{v\tau} \gamma(x-\xi)\, j(\tau-\xi/v)\, d\xi\, d\tau. \qquad (1)$$

Поскольку линии уровня этого поля являются прямыми, которые параллельны траектории ϑ, достаточно изучить зависимость поля $u(x, t)$ от скорости v в любой точке $(x, t) \in \vartheta$. Выберем в качестве тестовой точку $x = 0$, $t = 0$. Тогда уравнение (10.2.3) с учетом записи (1) приобретает следующий вид:

$$\int_{-\infty}^{0} \varphi(\tau) \int_{v(\tau-\theta)}^{v\tau} \gamma(\xi)\, j(\tau-\xi/v)\, d\xi\, d\tau = h. \qquad (2)$$

Левая часть этого равенства есть потенциал $u(0, 0)$, который является функцией скорости v и других параметров функций γ, φ, j. Обозначим нормированную зависимость потенциала $u(0, 0)$ от скорости v через $f(v)$, а нормированную величину порога — через $\varkappa$. В дальнейшем нормировка обычно выбирается такой, что при любых величинах параметров $\max f(v) \leqslant 1$. Уравнение (2) кратко записывается так:

$$f(v) = \varkappa. \qquad (3)$$

Введенный функционал далее называется *функцией* (стационарного) *распространения*.

Функция фундаментального распространения, согласно формуле (10.2.5) определяется следующим образом:

$$f(v) = \int_{-\infty}^{0} \gamma(v\tau)\, \varphi(\tau)\, d\tau, \qquad (4)$$

или, если ткань обладает простейшей реактивностью типа задержки ответа нейронов, $\varphi(t) = \delta(t - \theta_0)$, то

$$f(v) = \gamma(v\theta_0). \qquad (5)$$

Уравнение (3) можно принять за основное для описания свойств стационарного распространения возбуждения в разных моделях НТ. В большинстве случаев это уравнение удобно решать графически: скорость v в координатах (f, v) определяется точкой пересечения графика $f(v)$ с горизонтальной прямой $f = \varkappa$. При отсутствии подобных точек пересечения, т. е. при отсутствии решений уравнения (3), распространение возбуждения в ткани при данной величине порога не возможно. В случае «многогорбой» формы функции $f(v)$ число решений может быть бо́льшим, тогда точкам пересечения, которые находятся на участках убывания (возрастания) функции $f(v)$, соответствуют режимы устойчивого (неустойчивого) стационарного распространения. Немонотонный характер функции $f(v)$ и, значит, возможность существования в ткани нескольких режимов устойчивого и неустойчивого распространения может быть как результатом немонотонного распределения связей, так и результатом множественного возбуждения нейронов, когда $j(t)$ представляется серией импульсов. Для формального анализа свойств функции $f(v)$ природа ее свойств не столь существенна и ниже мы будем в первую очередь выделять разные варианты распределения связей.

Равномерное распределение связей. Рассмотрим в качестве примера следующую простейшую модель T^1:

$$\gamma(x) = \pi(x - a;\ b - a),\ \varphi(t) = \delta(t - \theta_0),\ j(t) = \varepsilon(t). \tag{6}$$

Используя формулу (1), найдем сначала профиль поля потенциала в момент $t = 0$:

$$u(x) = \int\limits_{\max(a,\, x+\theta_0 v)}^{b} \gamma(\xi)\, d\xi = \max(0, b - \max(a, x + \theta_0 v)). \tag{7}$$

Потенциал действия $u(x)$ имеет в данном случае вид полутрапеции: передний фронт линейно нарастает от нуля при $x < b - v$ до максимальной величины $b - a$, затем при $x < b - a - v$ продолжается бесконечное плато. Из выражения (7) получаем функцию распространения $f(v) = u(0) = \max(0, \min(b - a, b - \theta_0 v))$. Полагая здесь задержку единичной $\theta_0 = 1$, имеем

$$f(v) = \max(0, \min(b - a, b - v)). \tag{8}$$

Зависимость формы этой функции от параметра a при фиксированном значении b показана на рис. 66, *а*. Функция $f(v)$ перестает зависеть от параметра a, когда $a \leqslant 0$, тогда, согласно формуле (8), $f(v) = \max(0, b - v)$. Таким образом, в данной модели ткани T^1 возможно устойчивое стационарное распространение возбуждения. Диапазон возможных скоростей распространений конечен и равен интервалу $(\max(0, a); b)$. Величина a, представляющая положение задней границы связей нейронов, определяет только нижнюю грань возможных скоростей распространения возбуждения.

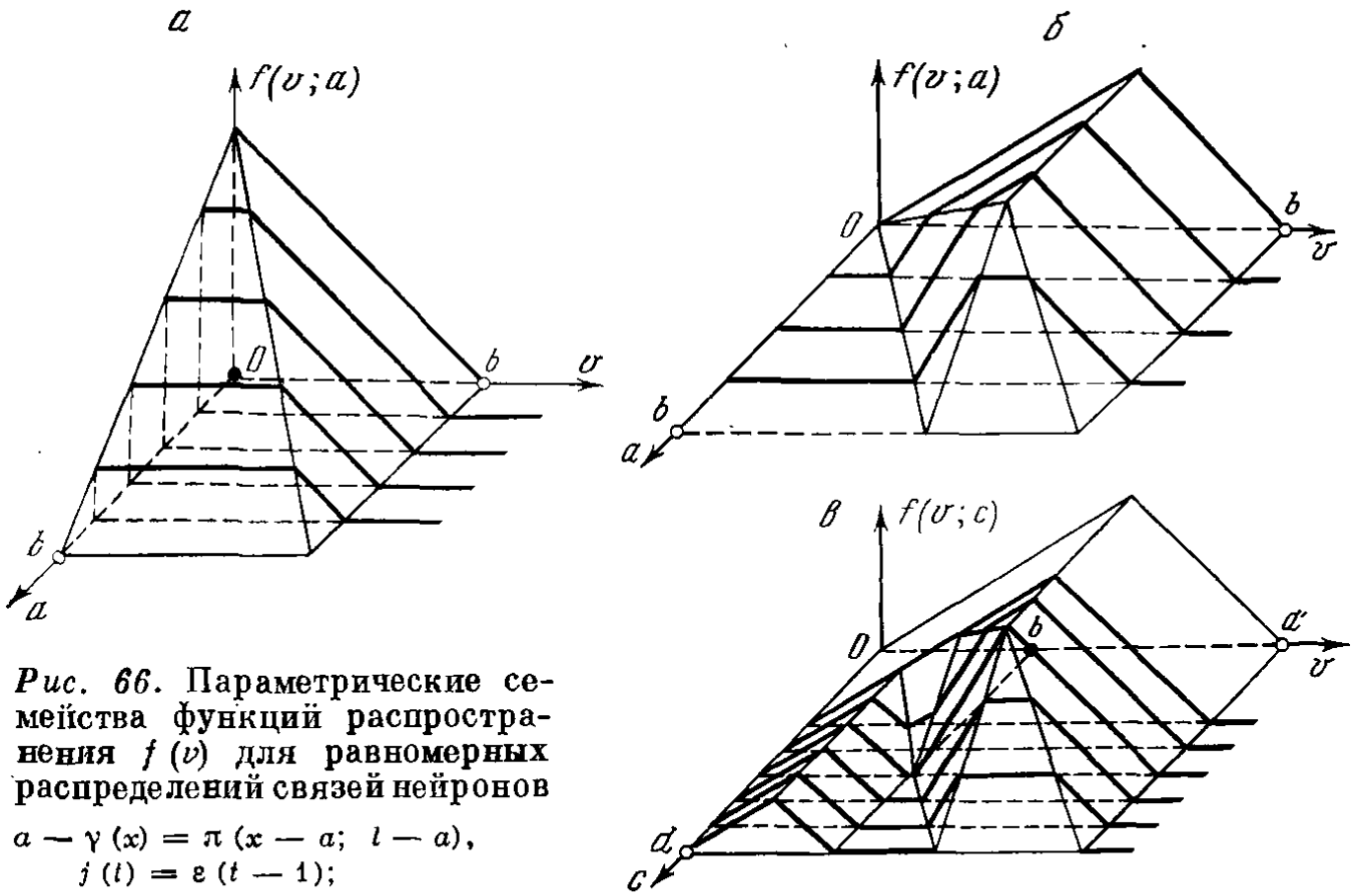


Рис. 66. Параметрические семейства функций распространения $f(v)$ для равномерных распределений связей нейронов

а — $\gamma(x) = \pi(x - a;\ l - a)$, $j(t) = \varepsilon(t - 1)$;
б — $\gamma(x) = \pi(x - a;\ b - a)$, $j(t) = \pi(t - 1;\ \theta)$;
в — $\gamma(x) = \pi(x - a;\ b - a) + \pi(x - c;\ d - c)$; $j(t) = \pi(t - 1,\ \theta)$

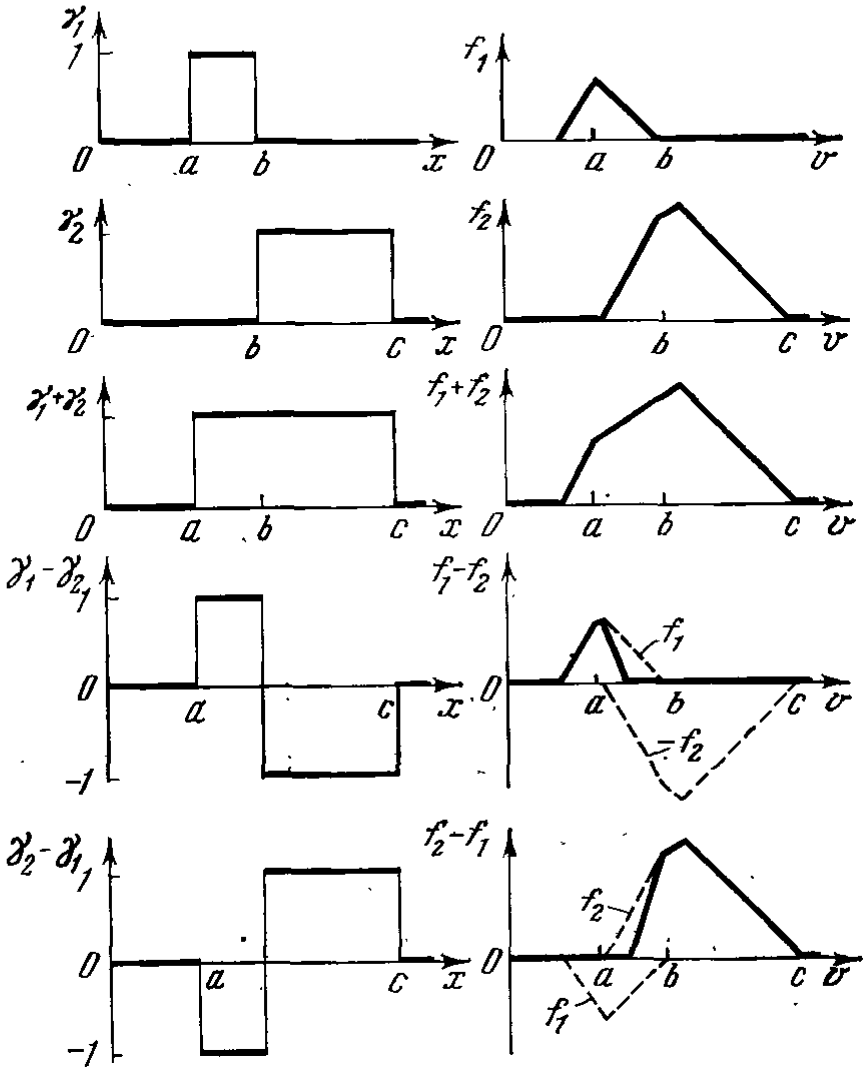


Рис. 67. Примеры изменения вида функции распространения при сложении и вычитании тканей с кусочно-равномерным распределением связей

2. Правила преобразования

Прямая связь операций преобразования НТ с операциями преобразования функции Грина (см. подраздел 8.5) упрощает исследование свойств распространения возбуждения в зависимости от организации ткани. Поскольку интегральный оператор (1.1) является линейным, функция f суммарной ткани равна сумме функций f_1, f_2 слагаемых тканей. Примеры на рис. 67 соответствуют случаю, когда области определения функций γ_1, γ_2 не перекрываются, но являются смежными. Введя еще операцию умножения на скаляр, аддитивные свойства функции $f(v)$ в общем случае можно изобразить схемой:

$$\begin{array}{ccccc} \alpha\gamma_1 & + & \beta\gamma_2 & \to & \gamma \\ \downarrow & & \downarrow & & \downarrow \\ \alpha f_1 & + & \beta f_2 & \to & f \end{array}$$

Аналогичным образом можно определить *операцию вычитания* тканей, понимая под отрицательным весом воздействия реализацию тормозных влияний. Поскольку порог $\varkappa$ является неотрицательной величиной, то получающиеся отрицательные значения f можно отбрасывать, а схему вычитаний записывать так:

$$\begin{array}{ccccc} \alpha\gamma_1 & - & \beta\gamma_2 & \to & \gamma \\ \downarrow & & \downarrow & & \downarrow \\ \alpha f_1 & - & \beta f_2 & \to & \max(0, f) \end{array}$$

Поскольку порог неотрицателен, то, вообще говоря, в операции сужения результирующей функции f до ее положительных значений нет необходимости. Таким образом, справедливо следующее правило алгебраического сложения:

$$\alpha\gamma_1(x) \pm \beta\gamma_2(x) \to \alpha f_1(v) \pm \beta f_2(v). \tag{1}$$

Сжатие (растяжение) распределения связей, а также сдвиг распределения связей ведет к аналогичному изменению распределения потенциала, и правила преобразования $f(v)$ таковы:

$$\gamma(x/\lambda) \to f(v/\lambda); \tag{2}$$

$$\gamma(x - l) \to f(v - l/\theta_0). \tag{3}$$

Последнее правило справедливо при реактивности активации типа задержки. Правило вида (1) справедливо при аддитивных преобразованиях импульса $j(t)$:

$$\alpha j_1(t) \pm \beta j_2(t) \to \alpha f_1(v) \pm \beta f_2(v). \tag{4}$$

Важное преобразование — сдвиг или задержка импульса $j(t)$, тогда:

$$j(t - \theta) \to f((1 + \theta)v). \tag{5}$$

Поэтому, определив функцию распространения $f_0(v)$ для прямоугольного импульса бесконечной длительности, $j_0(t) \equiv \varepsilon(t - \theta_0)$, легко построить соответствующую функцию $f(v)$ для импульса конечной длительности θ, $j_1(t) = \varepsilon(t - \theta_0) - \varepsilon(t - \theta_0 - \theta) \equiv \pi(t - \theta_0;\ \theta)$,

$$f_1(v) = f_0(v) - f_0((1 + \theta)v), \tag{6}$$

а также для импульсов вида (рис. 68)

$$j(t) = j_n(t) \equiv \sum_{k=0}^{n} (-1)^k \binom{n}{k} \varepsilon(t - \theta_0 - k\theta). \tag{7}$$

Этот метод распространяется в интегральной форме на импульсы j и функции γ произвольного вида. Прежде чем вывести общие соотношения, рассмотрим некоторые частные случаи.

Прямоугольный импульс. Пусть $j(t)$ — прямоугольный импульс конечной длительности θ, $j(t) = j_1(t)$ из формулы (7), тогда распределение потенциала $u(x) = \max[0,\ \min(b - a,\ b - v)] - \max[0,\ \min(b - a,\ b - (1 + \theta)v]$ тоже имеет конечную протяженность. Отсюда для $f(v) \equiv u(0)$ получаем:

$$f(v) = \max[0, \min(b - a, b - v)] - \max[0, \min(b - a, b - (1 + \theta)v)], \tag{8}$$

что совпадает с преобразованием выражения (1.8) по правилу (6). Теперь у функции распространения имеется задний склон, т. е. возникает возможность неустойчивого стационарного распространения возбуждения по волокну (наряду с устойчивым, определяемым передним склоном). Многообразие $f(v;\ a)$, при изменении a от 0 до b, показано на рис. 66, *б*.

Таким образом, конечная длительность $j(t)$ обеспечивает возможность неустойчивого стационарного распространения возбуждения. Этот вывод, как будет видно из дальнейшего, справедлив и в общем случае.

Степенной закон распределения связей. Влияние на проведение скорости спада плотности связей с расстоянием от точки удобно изучать с помощью степенных распределений для разных значений степени:

$$\gamma(x) = \frac{1}{a^k + |x|^k}.$$

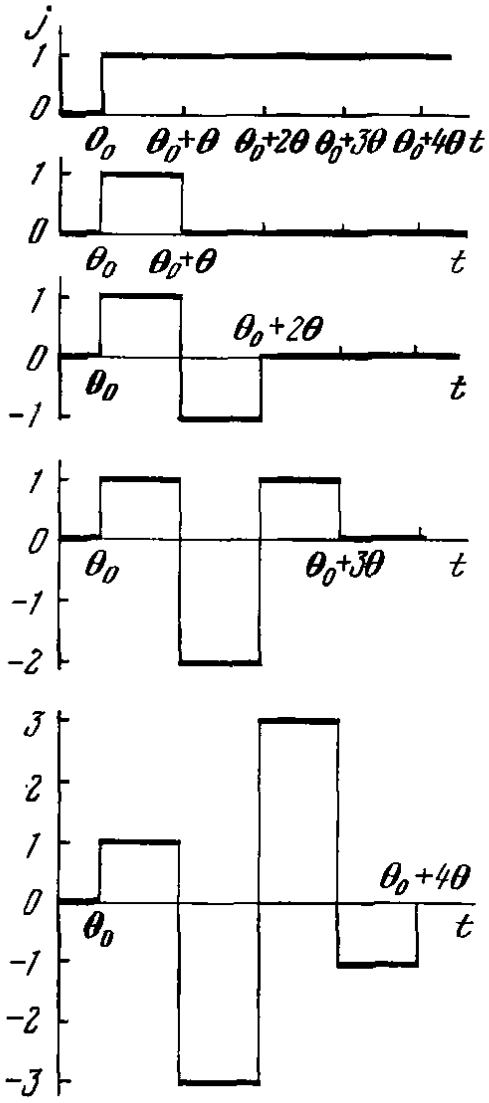
Здесь мы ограничимся сравнением только двух случаев: $k = 1$ и 2.

При гиперболическом законе спада весов связей, $k = 1$, и прямоугольном импульсе тока $j_1(t)$, получаем

$$u(x) = \begin{cases} \ln \dfrac{|x + l_0 + l/2| + a + l/2}{|x + l_0 + l/2| + a - l/2}, & x \notin \Omega; \\ \ln\left[(1 + l/2a)^2 \dfrac{x + l_0 + l/2}{a}\right], \end{cases}$$

где $l_0 \equiv \theta_0 v = v$, $l \equiv \theta v$. Отсюда

$$f(v) = \ln(1 + \theta)/(1 + a/v)).$$



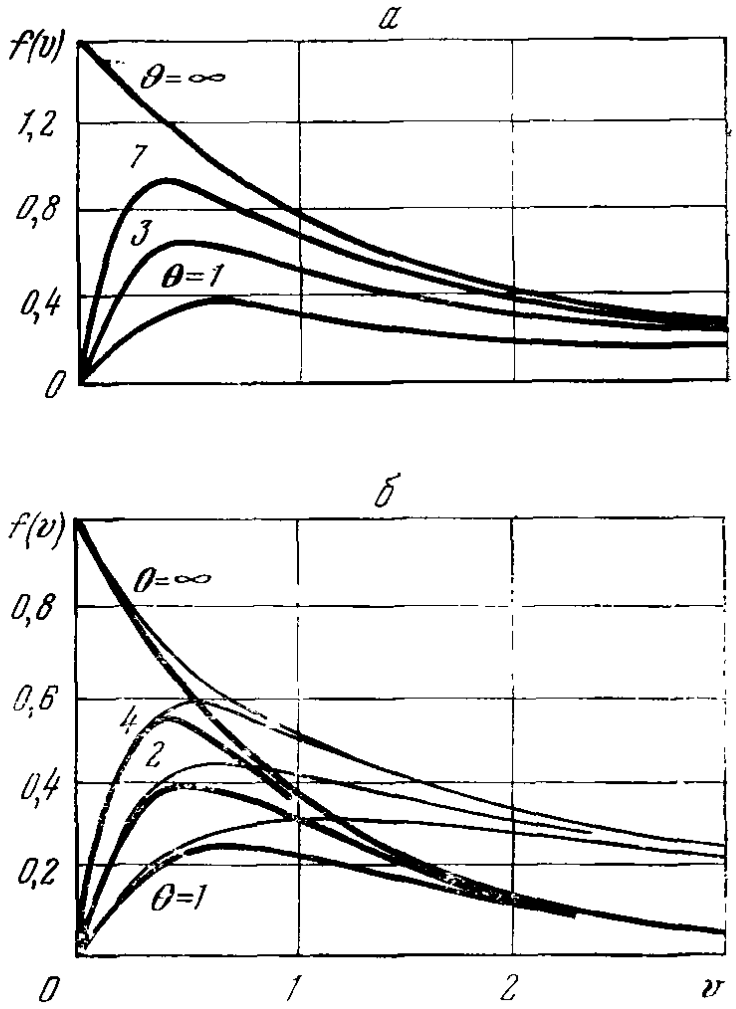


Рис. 68. Специальное семейство прямоугольных импульсов

Рис. 69. Семейства функций распространения $f(v)$ по длительности возбуждения θ для степенного (*а*) и экспоненциального (*б*) законов распределения связей нейронов

Функция $f(v)$ является монотонно возрастающей, она от значения $f(0) = 0$ асимптотически стремится к уровню $f(\infty) = \ln(1 + \theta)$, и скорость возрастания функции увеличивается с уменьшением a. Значит, в такой среде возможно только неустойчивое распространение.

При квадратичном законе спада весов связей, $k = 2$, получаем

$$u(x) = \operatorname{arctg}[(x + l_0 + l)/a] - \operatorname{arctg}[(x + l_0)/a],$$

$$f(v) = \operatorname{arctg}(1 + \theta)v - \operatorname{arctg} v.$$

В этом случае функция $f(v)$ получается одногорбой с максимумом при $v = 1/\sqrt{1 + \theta}$. Графики $f(v)$ для значений $\theta = 1, 3, 7, \infty$ приведены на рис. 69, *а*. Таким образом, уже вторая степень спада плотности связей обеспечивает возможность устойчивого стационарного распространения возбуждения по ткани.

Экспоненциальный закон распределения связей. Экспоненциальная функция Грина характерна для безъемкостного волокна, поэтому для сравнения

интересно рассмотреть экспоненциальное распределение весов связей в НТ. Рассмотрим сначала ситуацию, когда точки ткани не обладают, как и выше, емкостной реактивностью и

$$\gamma(x) = e^{-|x|}.$$

Когда $j(t) = j_0(t)$, тогда $u(x) = \begin{cases} e^{-x}, & x \geqslant 0; \\ 2 - e^{x}, & x \leqslant 0; \end{cases}$

а для импульса тока $j_1(t)$ $u(x) = \begin{cases} 2[1 - e^{-l/2}\operatorname{ch}(x + l_0 + l/2)], & x \in \Omega^*; \\ 2e^{-|x+l_0+l/2|}\operatorname{sh}(l/2), & x \notin \Omega^*. \end{cases}$

Отсюда функция распространения:

$$f(v) = e^{-v}(1 - e^{-\theta v}), \tag{9}$$

имеет в этом случае максимум при $v = (1/\theta)\ln(1 + \theta)$ и $f(0) = f(\infty) = 0$. Графики этой функции для значений $\theta = 1, 2\ 4, \infty$ приведены на рис. 69, *б* (жирные линии). Для импульсов тока $j_n(t)$ функция $f(v)$ определяется так:

$$f(v) = e^{-v}(1 - e^{-\theta v})^n. \tag{10}$$

Отметим, что в этом выражении второй множитель правой части является не убывающей функцией v, т. е. возможность устойчивого распространения в такой ткани, как и в предыдущих моделях, обеспечивается только задержкой в ответе.

Пусть теперь точки ткани обладают емкостной реактивностью, т. е. функция Грина ткани

$$g(x, t) = e^{-|x|}e^{-t}\varepsilon(t).$$

Теперь, за единицу времени выбираем постоянную времени точек.

При $\theta_0 = 0$, $\theta = \infty$, $u(x) = \frac{1}{1+v}e^{-x} + \left[1 - \frac{1}{1-v}(e^{x} - ve^{x/v})\right]\varepsilon(-x)$,

а при $\theta_0 \neq 0$, $\theta < \infty$, в общем случае импульса вида (7)

$$f(v) = \frac{1}{1+v}e^{-\theta_0 v}(1 - e^{-\theta v})^n. \tag{11}$$

Если здесь положить $\theta_0 = 0$, то функция $f(v)$ все равно остается одногорбой и $f(0) = f(\infty) = 0$, т. е. емкостная реактивность сама по себе тоже обеспечивает возможность устойчивого стационарного распространения возбуждения по ткани. Для удобства сравнения влияния на проведения чисто емкостной реактивности с реактивностью типа задержки графики функции (11) при $\theta_0 = 0$ и $n = 1$ изображены в тех же координатах, что и функция (9) (рис. 69, *б*).

После того как построены функции для некоторых простых моделей НТ, можно строить более сложные модели, пользуясь правилами (1) и (2).

Иллюстрация правила (2) на примере функции (8) приведена на рис. 67. На этом примере виден характер влияния тормозных связей: впереди расположенная область торможения сужает диапазон устойчивого распространения и ослабляет зависимость

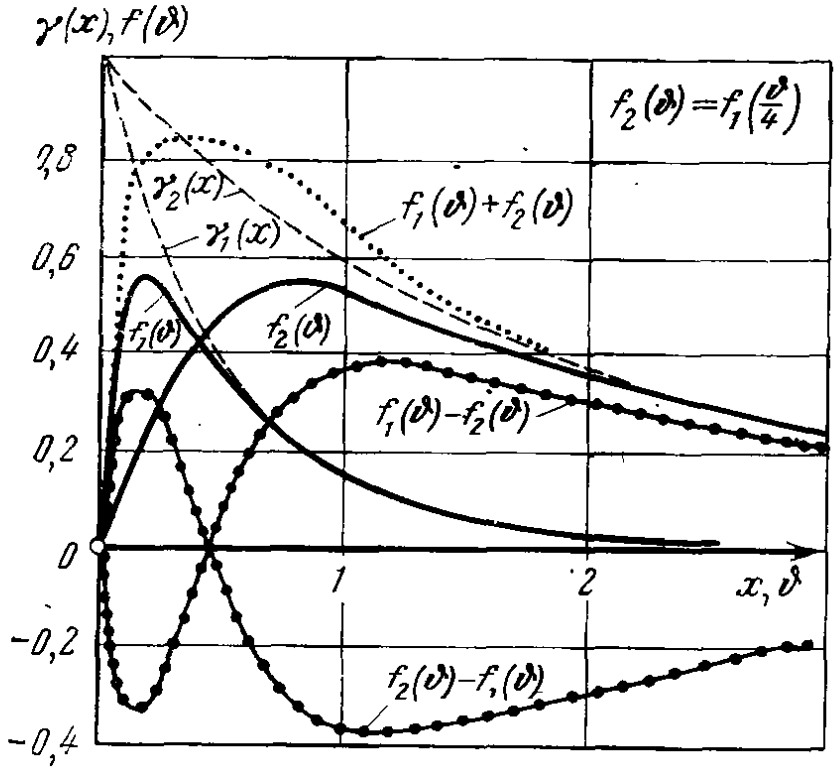


Рис. 70. Преобразование функций распространения при сложении и вычитании тканей для двух моделей с экспоненциальными распределениями связей $\gamma_1(x) = \exp(-x)$, $\gamma_2(x) = \exp(-x/4)$

скорости от порога; сзади расположенная область торможения аналогичным образом влияет на диапазон неустойчивого распространения. В данном случае возбуждающие и тормозные связи пространственно разделены, если подобное разделение отсутствует, например, возбуждающие и тормозные связи распределяются по экспоненциальному закону, но с разными скоростями спада веса, то $f(v) = f_0(v) - f_0(v/\lambda)$, где $f_0(v)$ из формул (9) — (11). Здесь, как и в первом случае, в зависимости от того $\lambda < 1$ или $\lambda > 1$, тормозные связи сужают диапазон устойчивого или неустойчивого распространения (рис. 70).

Из финитности функции $f(v)$ при финитном распределении связей следует возможность получения немонотонных функций распространения при неоднородном распределении связей. Если точки непрерывно распределяют свои связи в пределах нескольких зон, удаленных друг от друга, то результирующая функция $f(v) = f_1(v) + f_2(v) \ldots$ может быть неодногорбой, т. е. в такой ткани будет существовать несколько диапазонов устойчивого и неустойчивого проведения. Для фиксированного порога ткань характеризуется спектром скоростей проведения $(v_1, v_2 \ldots, v_k)$ и возможность реализации одной из этих скоростей определяется начальными условиями — размером начально возбужденной области ткани.

Рассмотрим ткань с двумя зонами распределения связей:

$$\gamma(x) = \varepsilon(x - a) - \varepsilon(x - b) + \varepsilon(x - c) - \varepsilon(x - d),$$

где $a \leqslant b \leqslant c \leqslant d$. Пусть для простоты $a = 0$, а величина c меняется между фиксированными значениями b и d. Получающееся при этом многообразие $f = f(v; c)$ изображено на рис. 66, *в*.

В общем случае $\gamma(x) = \pi(x - a_1; b_1) + \ldots + \pi(x - a_n, b_n)$ условие полного разделения «горбов» функции $f(v)$ таково:

$$a_k > (1 + \theta)(a_{k-1} + b_{k-1}), \tag{12}$$

а условие слияния максимумов $f(v)$: $a_k \leqslant (1 + \theta)a_{k-1}$.

Несколько режимов распространения может существовать в суммарной НТ, в составляющих которой связи распределяются по одному закону, но с разными характеристиками убывания веса, тогда

$$f(v) = f_1(v/\lambda_1) \pm f_2(v/\lambda_2). \tag{13}$$

Примеры для двух слагаемых с экспоненциальным распределением приведены на рис. 70.

3. Общие свойства функции распространения

Переход к НТ заданных произвольными гладкими функциями связей $\gamma(x)$ можно совершить, основываясь на правиле (2.1), представляя $\gamma(x)$ как предел суммы функций связи $\gamma(k\Delta x)\pi(x - k\Delta x, \Delta x)$. Если в формуле (1.5) величина b мала, $b = \Delta x$, то $f_0(v) \approx \Delta x \varepsilon(a - v)$. Поэтому в общем случае

$$f(v) \equiv f_0(v) = \int_\Omega \gamma(\xi)\,\varepsilon(\xi - v)\,d\xi,$$

где Ω — область определения $\gamma(x)$. Пусть $\Omega \equiv [A, B]$ — односвязный интервал, тогда

$$f_0(v) = \Gamma(B) - \Gamma(\max(v, A)).$$

Здесь $\Gamma(x)$ — первообразная функция функции $\gamma(x)$.

В случае прямоугольного импульса конечной длительности вместо выражения (2.6) при $A = 0$ имеем

$$f(v) = \Gamma((1 + \theta)v) - \Gamma(v). \tag{1}$$

Если $\gamma(x)$ является непрерывной монотонной функцией, определенной в интервале $[0, \infty)$, то возможность устойчивого распространения связана со скоростью спада веса связей с расстоянием. С другой стороны, эта возможность связана с существованием у функции $f(v)$ убывающего участка, т. е. с возможностью выполнения условия $f'(v) \leqslant 0$. Выражение (1) позволяет получить требование на свойства $\gamma(x)$:

$$(1 + \theta)\gamma((1 + \theta)v) \leqslant \gamma(x). \tag{2}$$

Здесь равенство представляет величину, соответствующую максимуму $f(v)$. Пусть, например, $\gamma(x) = 1/(1 + x^k)$, где $k > 0$. Тогда, согласно формуле (2), $(1/v)^k \leqslant (1 + \theta)^{k-1} - 1)\cdot(1 + \theta)/\theta$. Отсюда при $k = 1$ имеем требование $1/v \leqslant 0$, что означает невоз-

можность устойчивого распространения. Однако, если k превосходит 1 даже на малую величину: $k = 1 + \Delta k$, то существует такое конечное значение скорости $\bar{v}$, что при $v > \bar{v}$ устойчивое распространение возможно: $\bar{v} \approx (\theta / \Delta k)/(1 + \theta)\ln(1 + \theta)$.

Переход к НТ с произвольными непрерывными импульсами $j(t)$ можно совершить, основываясь на выражении (1), которое при произвольной задержке τ и длительности $\theta = d\tau$ принимает вид: $d\Gamma(\tau v) = \gamma(\tau v) v d\tau$. Поэтому в общем случае

$$f(v) = v \int\limits_{\Omega(j)} \gamma(v\tau)\, j(\tau)\, d\tau, \tag{3}$$

где $\Omega(j)$ — область определения $j(t)$.

На основе последнего выражения можно оценить влияние на распространение динамической реактивности ткани — конечной скорости нарастания генерируемого тока при возбуждении, т. е. формы переднего фронта импульса тока. Пусть в интервале $[0, \theta_0]$ нарастание тока описывается степенной функцией: $j(t) \sim (t/\theta_0)^k$, а затем в интервале $[\theta_0, \theta]$ имеем прямоугольный импульс $j_1(t)$ из выражения (2.7). Тогда $f(v) = f_1(v) + \tilde{f}(v)$, где f_1 — функции типа (2.8), (2.9), (1), а $\tilde{f}$ — «вклад» переднего фронта. Для НТ с экспоненциальным законом распределения связей при $\theta_0 = 1$ и *линейном* нарастании тока: $\tilde{f}(v) = (1 - (1 + v)e^{-v})/v$, а при *квадратичном* нарастании: $\tilde{f}(v) = (2 - (v + 1)^2 e^{-v} - e^{-v})/v^2$, и т. д.

Функция распространения $f(v)$ для многомерной ткани T^n тоже строится на основе выражения (1.1), в котором функция связей $\gamma(x)$ — n-мерная стационарная функция влияния $\gamma(x) = g^n(x)$, где $x \in R^n$, заменяется 1-мерной функцией влияния $g^1(x)$ (см. подраздел 9.2). Рассмотрим некоторые модели 2-мерных тканей.

Пусть $T^2 = I_\alpha$ — однонаправленная ткань из прямых волокон, образующих с осью x_1 угол α. Будем считать закон распределения связей точек вдоль составляющих волокон известным, например, для волокна, проходящего через начало координат $\gamma = \gamma(x)$, где x — расстояние некоторой точки этого волокна от начала координат. Кроме того, будем считать известными свойства стационарного распространения по отдельным волокнам, т. е. вид функции $f(v)$ для них. Легко видеть, что для рассматриваемой простейшей модели имеем $\gamma(x_1) = \gamma(x_1/\cos\alpha)$ и, согласно формуле (2.2) $\tilde{f}(v) = f(v/\cos\alpha)$. Поэтому, если v_0 скорость распространения по отдельным волокнам, то скорость фронта $v = v_0 \cos\alpha$.

Однако свойства ткани $T^2 = I_{\alpha 1} + I_{\alpha 2}$, при $\alpha_1 - \alpha_2 \neq 0, \pi, \ldots$, уже не столь тривиальны. В этом случае $\gamma(x_1) = \gamma_1(x_1/\cos\alpha_1) + \gamma_2(x_1/\cos\alpha_2)$ и соответственно

$$f(v) = f_1(v/\cos\alpha_1) + f_2(v/\cos\alpha_2). \tag{4}$$

В каждом из направлений фронт распространяется как по сумме двух волокон с разными законами распределения.

Даже если функции f_1 и f_2 исходных волокон одногорбны, их сумма может быть как одногорбой, так и двугорбой и область двугорбости $\bar{f}(v)$ может зависеть от углов α_1 и α_2, т. е. от ориентации ткани относительно фронта. Таким образом, в такой модели НТ фронт в зависимости от ориентации может иметь один или два режима распространения.

Модель T^2 с простой эллиптической анизотропией описывается функцией связей $\gamma(x)$ вида (9.3.8), а одномерная функция влияния $\gamma_L(x)$ для фронта возбуждения определяется формулой (9.3.10). Поэтому, если $f(v)$ — функция распространения для функции связей $\gamma(x) = g^1(x)$, то функция распространения фронта $f_L(v)$, согласно (9.3.10), определяется так:

$$f_L(v) = \frac{2}{a} f\left(\frac{v}{\lambda_L}\right), \tag{5}$$

где параметры a и λ_L описываются формулами (9.3.11). Таким образом, чтобы описать распространение фронта возбуждения в анизотропной ткани, например, с экспоненциальной функцией связей (9.1.9), необходимо, учитывая (9.2.5), построить функцию распространения $f(v)$ для модели T^1 с функцией $\gamma(x) = xK_1(x)$, а затем изучать свойства анизотропного распространения на основе формулы (5).

Изучение стационарного распространения в 2-мерной ткани (9.3.12) сводится к 1-мерной модели с квадратичным законом спада весов связей, которая описана выше в подразделе 11.2. Используя результат этого примера и выражение (9.3.13), для данного случая получаем $f_L(v) = \frac{\pi}{\lambda_L}\left[\operatorname{arctg}(1+\theta)\frac{v}{\lambda_L} - \operatorname{arctg}\frac{v}{\lambda_L}\right]$.

Описание 3-мерных моделей НТ строится точно также, если известна соответствующая 1-мерная функция влияния фронта $g^1(x)$. Например, для изотропной модели T^3 с экспоненциальной функцией связей (9.1.9) необходимо определить функцию $f(v)$ для функции связей, которая, согласно (9.2.6), имеет вид $\gamma(x) = x^3K_{3/2}(x) = \frac{\pi}{2}(1+x)x^{3/2}e^{-x}$. Затем описание анизотропной модели осуществляется с помощью функции $f_L(v)$ типа (5).

Замечание. В заключение отметим «релятивистский» аспект обобщения использованных выше формул. Общее выражение для поля потенциала ткани (10.2.2) и другие выводились на основе предположения мгновенной передачи воздействий от тел нейронов ко всем их синаптическим окончаниям. При большой протяженности связей такое предположение приводит к модели ткани, функциональные свойства которой могут оказаться неадекватными со свойствами реальных нервных образований. Ассоциативные и промежуточные клетки ЦНС часто обладают тонкими и протяженными аксонами и раз-

ница времени прихода возбуждения к разным терминалям может превосходить постоянную времени или задержку активации элементов, с которыми связан данный нейрон, т. е. в этом случае нельзя считать, что нейрон оказывает синхронное воздействие на все точки области своих влияний, и следует учитывать конечную скорость проведения воздействия от нейрона к синаптическому окончанию или вводить задержки, пропорциональные удаленности окончания от нейрона.

Простейшая дискретная одномерная модель ткани такова: каждый нейрон обладает аксоном конечной длины l, идущим в одном направлении, например вправо, который образует на своем пути одиночные контакты со всеми нейронами (рис. 62). Континуальный аналог этой модели: каждая точка x_0 оси x образует «скользящую» связь единичного веса с точками интервала $(x_0, x_0 + l)$.

При мгновенной передаче воздействий по аксонам поле токовых воздействий есть $\gamma(x - \xi) \cdot j(t - \vartheta(\xi))$. Если же возбуждение передается с постоянной конечной скоростью v_0, то это поле принимает вид $\gamma(x - \xi) \cdot j(t - \vartheta(\xi) - (x - \xi)/v_0)$.

Для задач стационарного распространения учет конечной скорости взаимодействия нейронов ведет к следующему преобразованию функций распространения:

$$j(v) \to j(v/(1 - v/v_0)).$$

Другая сложность взаимодействий в реальных нервных тканях часто связана со следующей особенностью организации связей: функционально однородные группы клеток связываются пучками аксонов, содержащие волокна разного диаметра, например система параллельных и поперечных волокон в коре мозжечка [87]. Синхронное воздействие, возникшее в начале такого пучка, будет по мере распространения расплываться по пучку («диспергировать»). Известный эффект синхронизации импульсов возбуждения в близко расположенных аксонах (за счет затекания местных токов) должен уменьшать степень дисперсии, но специальное использование диспергирующих путей для создания продолжительных воздействий в ткани кажется физиологически осмысленным явлением. Решение этой задачи представляет теоретический и прикладной интерес, но мы на нем здесь останавливаться не будем.

глава 4

СИНЦИТИИ-СРЕДЫ

В этой и следующей главах рассматриваются модели тканей, которые принято называть электрическими синцитиями, поскольку в таких тканях электрическая связь клеток обеспечивает электрическую непрерывность всей ткани. Здесь эти модели кратко называются *синцитиальными тканями* (СТ). Как отмечалось во Введении, электрическая проводимость межклеточных контактов реальных тканей (эпителий, сердечная мышца и пр.) настолько высока, что существованием контактных мембран в моделях этих тканей можно пренебрегать, т. е. считать их истинными синцитиями. Тогда, отвлекаясь от деталей структурной организации, всякую модель СТ можно представлять как электропроводящую плазму («цитоплазму»), погруженную в электролит и отделенную по всей границе («плазматической») мембраной. Собственно синцитиальной тканью Т называется комплекс «плазма и мембрана», но электрические свойства Т существенно зависят от электропроводности внешнего электролита.

В случае электрической изотропности плазма и электролит характеризуются удельными сопротивлениями R_i и R_e соответственно; пассивные электрические свойства мембраны характеризуются удельным сопротивлением R_m и удельной емкостью C_m. Эти первичные электрические параметры СТ имеют следующие размерности: $[R_i] = [R_e] =$ ом·см, $[R_m] =$ ом·см^2, $[C_m] =$ мкф/см^2. Определение величин первичных электрических параметров биологических тканей — одна из основных задач электрофизиологии [15, 17, 19, 119, 155, 182, 185, 186]. Однако прямое экспериментальное определение этих параметров для большинства объектов невозможно. Поэтому *задача теории синцитиальных тканей — получить зависимости между экспериментально измеряемыми характеристиками и первичными параметрами для тканей с разной пространственной геометрией.* Для волокна полное решение этой задачи впервые было получено Ходжкиным и Раштоном [155]. Эта работа Ходжкина и Раштона определила методику изучения мембранных характеристик волокон и использовалась впоследствии многими исследователями для сравнения мембран разных возбудимых волокон — немиэлинизированных аксонов и мышечных волокон. Эта методика основана на анализе свойств фундаментального решения и в обобщенном виде применима к объектам бо́льшей размерности.

Наиболее распространенная схема электрофизиологического эксперимента, использующего современную микроэлектродную технику, такова: внутрь ткани вводится два (стеклянных) микроэлектрода, один из которых служит источником тока, а вторым измеряется потенциал цитоплазмы. Измерительный электрод помещают на разных расстояниях от токового и в результате некоторой совокупности таких измерений примерно оценивается распределение потенциала в плазме ткани. Физическая задача, решаемая в таком эксперименте, есть задача определения внутреннего поля потенциала ткани, создаваемого одиночным точечным источником. Эквивалентная математическая задача есть задача определения функции Грина ткани. Метод функций Грина является одним из фундаментальнейших методов решения многих физических проблем поля и сплошных сред (см., например, [34, 77]). Для теории СТ метод функций Грина является не только удобным методом описания электрических свойств ткани, но и необходимым для анализа результатов микроэлектродных измерений.

В первых трех разделах этой главы излагается теория пассивных электрических свойств СТ типа сред — волокна, плоской клетки и обобщенных n-мерных моделей. Затем в двух последних разделах рассматриваются модели возбуждения и задачи, связанные с описанием распространения возбуждения в таких моделях СТ.

Для теории пассивных электрических свойств СТ задачу построения функции Грина мы рассматриваем как основную, поскольку она дает полное и универсальное описание ткани — на основе этой функции методом суперпозиции можно построить решения для любых других распределенных источников. В силу этих фундаментальных свойств функции Грина, модель ткани T формально можно определять заданием функции Грина и считать эквивалентными те модели, которые имеют одинаковые функции Грина. Однако в отличие от нейронных тканей (см. главу 3), такой «прямой» способ определения модели СТ — непосредственно через функцию Грина, возможен только в тех случаях, когда известно фундаментальное решение соответствующей граничной задачи для соответствующего дифференциального (в случае моделей этой главы), или разностного (см. главу 5) уравнения, т. е. в общем случае, пользуясь эквивалентной электрической схемой ткани T, мы можем исходно определить только локальный оператор ткани $D(\mathsf{T})$, а затем строить функцию Грина как фундаментальное решение уравнения $D(\mathsf{T})u = j$, где u — мембранный потенциал, j — ток источника. Фундаментальное решение этого уравнения $u(x, t) = g(x, t)$ описывает пассивное поле потенциала ткани T, инициированное одиночным точечным дельта—импульсом тока: $j = \delta(x)\delta(t)$. Это поле и представляет функцию Грина ткани $g(x, t; \mathsf{T})$.

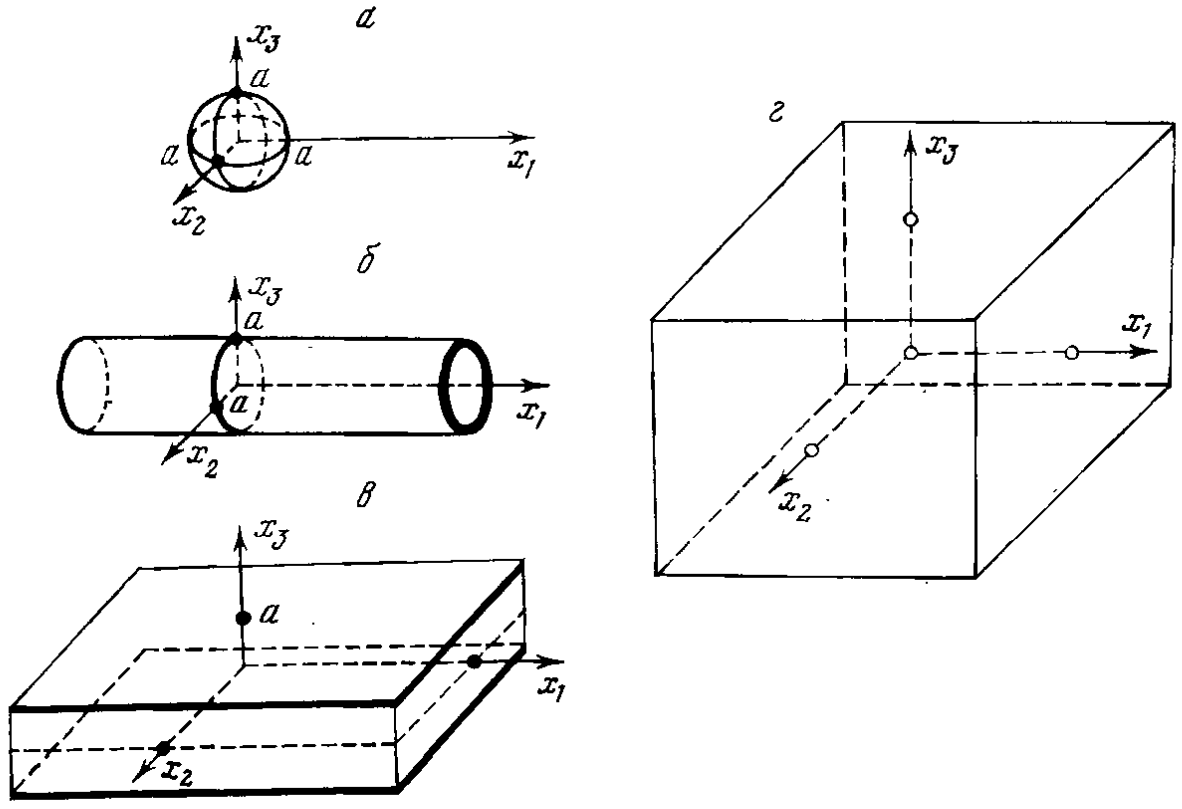


Рис. 71. Пространственные схемы сферической клетки (*а*), волокна (*б*), плоской клетки (*в*) и фрагмента «цитоплазмы» (*г*)

Для синцитиев-сред задача построения функции Грина связана с решением дифференциального уравнения в частных производных, которое содержит производные 2-го порядка по пространственным координатам и 1-го порядка — по времени. Методы решения таких задач хорошо известны [34, 38, 77] и мы ограничимся выделением только тех вопросов, которые имеют прямое отношение к анализу электрических свойств моделей СТ. Для реального 3-мерного пространства полный набор синцитиев-сред разной размерности $n = 0, 1, 2, 3$ дают следующие модели: сферическая клетка, цилиндрическое волокно, плоская клетка, неограниченная цитоплазма (рис. 71). Описание электрической модели сферической клетки дано в разделе 8. Ниже последовательно рассматриваются объекты следующих размерностей, которые кратко обозначаются символом C^n.

12. ВОЛОКНО

Теория пассивных электрических свойств волокон — 1-мерных моделей синцитиев-сред — хорошо развита и имеет многочисленные приложения [4, 5, 145, 117, 155, 187]. В этом разделе рассматриваются основы этой теории. Специальный интерес к моделям конических волокон вызван возможностью их использования в качестве моделей многомерных сетей [96].

Оценки необходимости учета 3-мерной организации плазмы для толстых цилиндрических волокон получили Эйзенберг и Джонсон [145]. Во всех рассматриваемых ниже моделях волокон C^1 поперечные сечения полагаются эквипотенциальными, что служит условием электрической одномерности этих моделей.

1. Основные уравнения

Пусть удельное сопротивление внешнего электролита $R_e = 0$. Тогда эквивалентная электрическая схема участка волокна малой длины dx имеет вид, представленный на рис. 72, *в*, где удельные проводимости мембраны $y_\perp$ и плазмы $y_\parallel$, а также удельная емкость мембраны c, определяются на единицу длины волокна (с теми свойствами, которые имеются в рассматриваемом сечении). Интересуясь в первую очередь стационарными решениями, мы будем пока условно полагать емкость мембраны равной нулю. В общем случае профиль волокна C^1 может иметь произвольную форму и произвольно меняться вдоль волокна. Вторичные электрические параметры волокна проводимости $y_\perp$ и $y_\parallel$ выражаются через первичные R_i, R_m и геометрические характеристики площадь $a_\perp$ и периметр $p_\perp$ поперечного сечения следующим образом:

$$y_\parallel = a_\perp/R_i, \qquad y_\perp = p_\perp/R_m. \tag{1}$$

Эти параметры входят как коэффициенты в дифференциальные уравнения для продольного тока i и мембранного потенциала [1] u волокна:

$$\frac{di}{dx} + y_\perp u = j, \qquad i + y_\parallel \frac{du}{dx} = 0, \tag{2}$$

которые выводятся на основе эквивалентной электрической схемы (рис. 72, *в*). Исключая из системы уравнений (2) продольный ток i, получим одно дифференциальное уравнение 2-го порядка для мембранного потенциала:

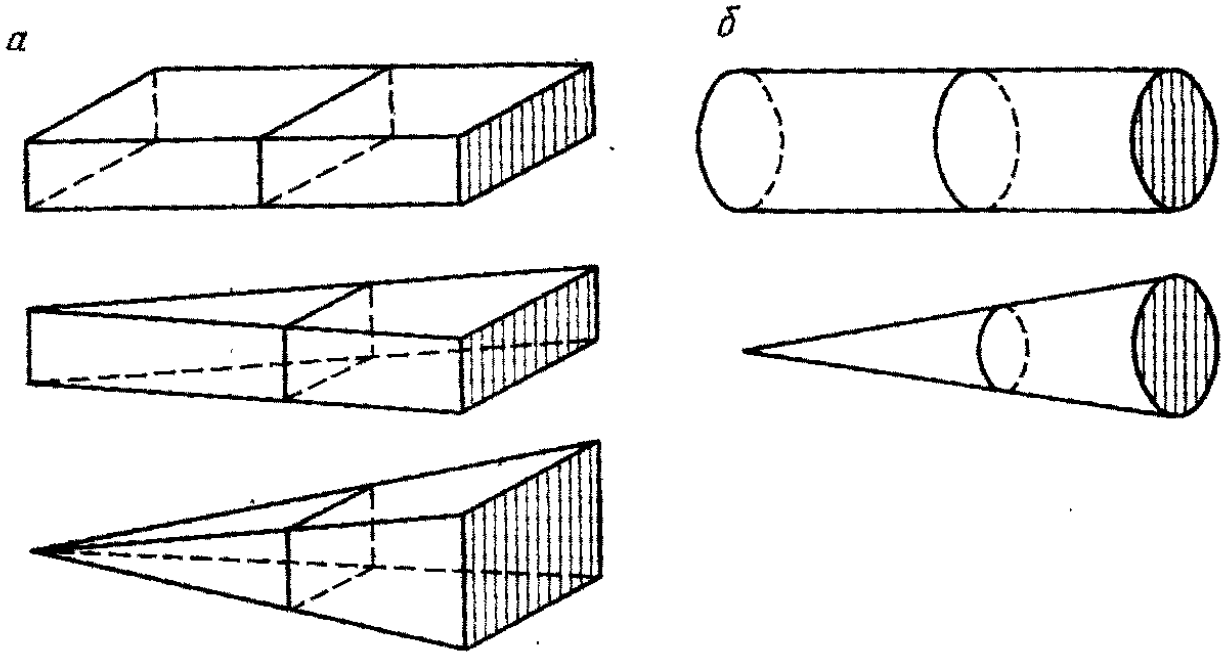
$$y_\parallel \frac{d^2u}{dx^2} + \frac{dy_\parallel}{dx}\frac{du}{dx} - y_\perp u = -j. \tag{3}$$

Отсюда для волокна, однородного по удельному сопротивлению плазмы, когда $y_\parallel = \text{const}$, например для цилиндрического волокна постоянного диаметра, получаем более простую форму:

$$y_\parallel \frac{d^2u}{dx^2} - y_\perp u = -j. \tag{4}$$

Уравнения (3), (4) удобно преобразовать к каноническому виду, вводя третичные параметры «электрической геометрии» волокна —

[1] Во всех дальнейших описаниях мембранный потенциал u определяется относительно «потенциала покоя», природа которого здесь не рассматривается [59, 113, 114].



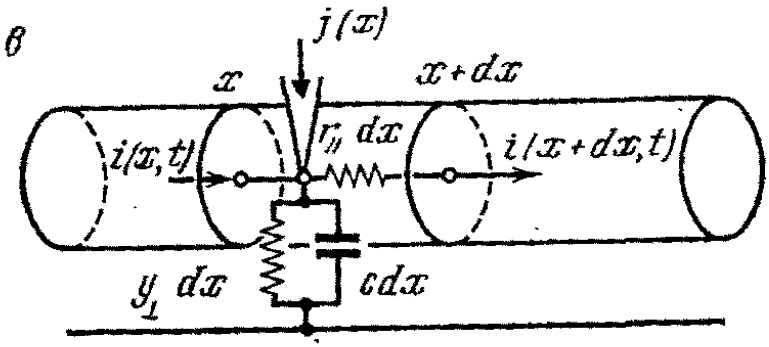


Рис. 72. Волокна с разными формами поперечных сечений

а — прямоугольное;
б — круговое;
в — схема расчета цилиндрического волокна

характеристические величины длины λ и проводимости σ:

$$\lambda = \sqrt{y_{\parallel}/y_{\perp}} = \sqrt{a_{\perp}R_m/p_{\perp}R_i},$$
$$\sigma = \sqrt{y_{\parallel}y_{\perp}} = \sqrt{a_{\perp}p_{\perp}/R_mR_i}; \qquad (5)$$

тогда вместо (3) имеем:

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}x}\left(\sigma\lambda\frac{du}{dx}\right) - \frac{\sigma}{\lambda}u = -j. \qquad (6)$$

Наконец, если характеристическую длину λ использовать для «локальной» нормировки расстояний в общем случае, т. е. дифференциалы новых расстояний χ определять так: $\mathrm{d}\chi = \mathrm{d}x/\lambda$, то получаем уравнение

$$u'' + \frac{\sigma'}{\sigma}u' - u = -\frac{\lambda}{\sigma}j. \qquad (7)$$

где штрих означает дифференцирование по χ.

Учет влияния наружного электролита при конечном его удельном сопротивлении наиболее просто производится в частном случае, когда слой электролита имеет малую толщину. Такая «квазинормальная» модель волокна описывается четырьмя переменными: продольными токами i_1, i_2 и потенциалами u_1, u_2 внутри и снаружи волокна. Если j_1 и j_2 — соответствующие

плотности токов внутренних и внешних источников, то полная система уравнений 1-го порядка имеет следующий вид:

$$\frac{di_1}{dx} + y_\perp u = j_1, \qquad \frac{di_2}{dx} - y_\perp u = j_2,$$
$$i_1 + y_1 \frac{du_1}{dx} = 0, \qquad i_2 + y_2 \frac{du_2}{dx} = 0,$$

где $u = u_1 - u_2$ — мембранный потенциал. В частном случае постоянных величин y_1, y_2 отсюда выводим систему

$$y_1 \frac{d^2u_1}{dx^2} - y_\perp u = -j_1, \quad y_2 \frac{d^2u_2}{dx_2} + y_\perp u = -j_2, \tag{8}$$

которая преобразуется в одно уравнение для мембранного потенциала:

$$y_\parallel \frac{d^2u}{dx^2} - y_\perp u = r_1 y_\parallel j_1 - r_2 y_\parallel j_2. \tag{9}$$

Последнее уравнение аналогично уравнению (4), но здесь $y_\parallel = (r_1 + r_2)^{-1}$ и $r_1 = y_1^{-1}$, $r_2 = y_2^{-1}$, т. е. уравнение (9) переходит в (4) при $r_2 = 0$. Случай $r_2 = 0$ для уравнения (9) дает нормальную модель волокна, а случай $r_1 = 0$ — инверсную модель.

2. Волокно постоянного профиля

Сравним две модели C^1 с прямоугольным и круговым профилями поперечного сечения (рис. 72, *а*, *б*). Волокно с прямоугольным сечением — высоты $2a$ и ширины $2b$ — представляет наибольший интерес в частном варианте, когда боковые поверхности являются электроизоляторами, поскольку в такую 1-мерную модель вырождается плоская клетка для бесконечного прямого фронта источников (см. раздел 13). Согласно формулам (1.1) и (1.5), геометрические и электрические характеристики прямоугольного волокна с изолированными стенками определяются так:

$$p_\perp = 4b, \; a_\perp = 4ab, \; \lambda = \sqrt{aR_m/R_i},$$
$$\sigma = 4b\sqrt{a/R_m R_i}, \tag{1}$$

т. е. здесь в величине периметра учитывается только часть, отвечающая проводящей мембране. Аналогично, для модели цилиндрического волокна радиуса a имеем:

$$p_\perp = 2\pi a, \; a_\perp = \pi a^2, \; \lambda = \sqrt{aR_m/2R_i}, \; \sigma = \pi\sqrt{2a^3/R_m R_i}. \tag{2}$$

В силу постоянства профиля поперечного сечения, эти модели описываются одним и тем же простейшим дифференциальным уравнением (1.4) и потому имеют одинаковые фундаментальные решения.

Пусть волокна являются бесконечными, а источник тока — точечный: $j = j_0\,\delta(x)$. Поле потенциала для этого случая предста-

вимо в виде

$$u(x) = u_0 e^{-|x/\lambda|} = j_0 r_{вх} e^{-|x/\lambda|}, \tag{3}$$

где $u_0 = u(0)$ и $r_{вх} \equiv u_0/j_0$ — входное сопротивление волокна, учитывая, что, согласно второму уравнению в (1.2), продольный ток $i(x) = -y_{\parallel}\, du/dx = \sigma u_0 \exp(-|x/\lambda|)$, а ток источника j_0 растекается симметрично в обе стороны, находим

$$r_{вх} = \rho/2, \tag{4}$$

где $\rho \equiv \sigma^{-1}$ — характеристическое сопротивление волокна C^1. Таким образом, для единичного дельта-источника $j_0 = 1$ имеем следующее фундаментальное решение или стационарную функцию Грина:

$$g(x) = \frac{\rho}{2} e^{-|x/\lambda|}. \tag{5}$$

С целью упрощения записи формул, в дальнейшем используется нормировка на характеристические величины λ и ρ, что эквивалентно измерению длин в единицах λ, а сопротивлений в единицах ρ. В такой нормированной форме основные соотношения для бесконечных волокон (1) и (2) имеют следующий вид:

$$g(x) = \frac{1}{2}\exp(-|x|),$$
$$i(x) = \frac{1}{2}\operatorname{sign}(x)\exp(-|x|), \quad r_{вх} = \frac{1}{2}. \tag{6}$$

С помощью функции Грина $g(x)$ поле потенциала $u(x)$, создаваемое произвольным распределенным источником тока $j(x)$, определяется так:

$$u(x) = g(x) * j(x) = \int_{-\infty}^{\infty} g(x-\xi)\, j(\xi)\, d\xi. \tag{7}$$

Пример. Пусть источник тока имеет постоянную единичную плотность тока в интервале $-l/2 < x < l/2$, т.е. $j(x) = \pi(x + \frac{l}{2}; l)$. Тогда, согласно общей формуле (7), получаем

$$u(x) = \int_{-l/2}^{l/2} e^{-|x-\xi|}\, d\xi = \begin{cases} 1 - e^{-l/2}\operatorname{ch} x, & \text{при } |x| < l/2; \\ (1 - e^{-l})\, e^{-|x|+l/2}, & \text{при } |x| > l/2, \end{cases} \tag{8}$$

Рассмотрим теперь другую граничную задачу для уравнения (1.4). Положим, что имеется отрезок волокна C^1 конечной длины l, т. е. координата x определяется на интервале $[0; l]$. Граничные условия на торцах отрезка волокна заданы величинами проводимостей нагрузки y^- и y^+: $y^- \equiv i(0)/u(0)$, $y^+ = i(l)/u(l)$. Используя общее решение уравнения (1.4), для случая, когда точечный

источник находится в произвольной внутренней точке x_0, или $j = j_0\delta(x - x_0)$, находим поле потенциала

$$u^{\pm}(x) = u_0(\mathrm{ch}(x - x_0) - y_0^{\pm}\,\mathrm{sh}\,|x - x_0|), \tag{9}$$

где индексы ($\pm$) относятся к распределениям вправо и влево от точки x_0 соответственно; $y_0^{\pm}$ — входные проводимости правой и левой частей отрезка:

$$y^{\pm} = (y^{\pm} + \mathrm{th}\,l^{\pm})/(1 + y^{\pm}\,\mathrm{th}\,l^{\pm}); \tag{10}$$

здесь $l^- = x_0$, $l^+ = l - x_0$. Напряжение u_0 связано с величиной тока источника j_0, очевидно, так: $u_0 = j_0/(y_0^+ + y_0^-)$. Если проводимость нагрузки $y < 1$, то ее удобно представлять как гиперболический тангенс некоторой величины ψ, $y \equiv \mathrm{th}\,\psi$, тогда выражение для входной проводимости (10) тоже представляется в виде гиперболического тангенса:

$$y_0 = (\mathrm{th}\,\psi + \mathrm{th}\,l)/(1 + \mathrm{th}\,\psi\,\mathrm{th}\,l) = \mathrm{th}\,(l + \psi).$$

Аналогично, если $y > 1$, то, полагая $y \equiv \mathrm{cth}\,\psi$, получим $y_0 = \mathrm{cth}\,(l + \psi)$. Для четырех вариантов нагрузок функция Грина отрезка волокна преобразуется к следующим компактным формам:

1) $y^+ < 1$, $y^- < 1$,

$$g(x, x_0) = \begin{cases} \mathrm{ch}\,(x_0 + \psi^-)\,\mathrm{ch}\,(x - l - \psi^+)/\mathrm{sh}\,\varphi, \\ \mathrm{ch}\,(\psi^+ + l - x_0)\,\mathrm{ch}\,(x + \psi^-)/\mathrm{sh}\,\varphi, \end{cases}$$

2) $y^+ < 1$, $y^- > 1$,

$$g(x, x_0) = \begin{cases} \mathrm{sh}\,(\psi^- + x_0)\,\mathrm{ch}\,(x - l - \psi^+)/\mathrm{ch}\,\varphi, \\ \mathrm{ch}\,(\psi^+ + l - x_0)\,\mathrm{sh}\,(x + \psi^-)/\mathrm{ch}\,\varphi, \end{cases}$$

3) $y^+ > 1$, $y^- < 1$,

$$g(x, x_0) = \begin{cases} \mathrm{ch}\,(\psi^- + x_0)\,\mathrm{sh}\,(\psi^+ + l - x)/\mathrm{ch}\,\varphi, \\ \mathrm{sh}\,(\psi^+ + l - x_0)\,\mathrm{ch}\,(\psi^- + x)/\mathrm{ch}\,\varphi, \end{cases}$$

4) $y^+ > 1$, $y^- > 1$,

$$g(x, x_0) = \begin{cases} \mathrm{sh}\,(\psi^- + x_0)\mathrm{sh}\,(\psi^+ + l - x)/\mathrm{ch}\,\varphi, \\ \mathrm{sh}\,(\psi^+ + l - x_0)\,\mathrm{sh}\,(\psi^- + x)/\mathrm{ch}\,\varphi. \end{cases}$$

Здесь в каждом варианте первая строчка за фигурной скобкой соответствует правой ветви функции Грина, а вторая — левой, кроме того, $\varphi = l + \psi^+ + \psi^-$.

В следующей главе отрезок волокна широко используется как основной элемент синтеза сетевых моделей СТ.

3. Конические волокна

Основной признак конических волокон — монотонное расширение фигуры поперечного сечения. Разные модели C^1 конических волокон могут отличаться 1) по форме профиля поперечного сечения, 2) по закону расширения, 3) по форме поперечных эквипотенциальных поверхностей.

Рассмотрим сначала плоский конус с прямоугольным сечением (рис. 73 *а*, *в*), боковые поверхности которого высоты $2a$ и электроизолированы. Если эквипотенциальными являются плоские поперечные сечения П (рис. 73, *а*), то для сечения, находящегося на расстоянии x от вершины, имеем следующие характеристики:

$$p_\perp = 4kx, \quad a_\perp = 4kax, \quad \lambda = \sqrt{aR_m/R_i},$$
$$\sigma = 4kx\sqrt{a/R_mR_i}, \tag{1}$$

где $k = \operatorname{tg}\alpha$. Переход к случаю, когда эквипотенциальными являются цилиндрические поверхности S (рис. 73, *а*), формально сводится к замене в формулах (1) величины k на величину $\varkappa = \alpha\sqrt{1+k^2}$, где угол α определяется в радианах. Согласно формулам (1), построение фундаментального решения уравнения (1.7) эквивалентно решению следующего неоднородного уравнения Бесселя:

$$u'' + \frac{1}{x}u' - u = \delta(x - x_0). \tag{2}$$

Обозначим через u^+ и u^- правую и левую ветви фундаментального решения, т. е. для $x > x_0$ и $x < x_0$ соответственно:

$$u^+ = u_0^+ \mathrm{K}_0(x), \quad u^- = u_0^- \mathrm{I}_0(x),$$

где $u_0^+ = u_0/\mathrm{K}_0(x_0)$, $u_0^- = u_0/\mathrm{I}_0(x_0)$. Входная проводимость $y_{\text{вх}}$, равная сумме входных проводимостей правой $y_{\text{вх}}^+$ и левой $y_{\text{вх}}^-$ частей волокна, где $y_{\text{вх}}^\pm = |i^\pm|/u_0$ и значения $i^\pm = -\sigma\, \mathrm{d}u^\pm/\mathrm{d}x$ берутся в точке $x = x_0$, в этом случае представляется следующим выражением:

$$y_{\text{вх}} = \sigma\left(\frac{\mathrm{K}_1(x_0)}{\mathrm{K}_0(x_0)} + \frac{\mathrm{I}_1(x_0)}{\mathrm{I}_0(x_0)}\right). \tag{3}$$

Отсюда, используя известную формулу для функций Бесселя [85] $\mathrm{I}_\nu\mathrm{K}_{\nu+1} + \mathrm{I}_{\nu+1}\mathrm{K}_\nu = x^{-1}$, получаем

$$r_{\text{вх}} = r_0\mathrm{I}_0(x_0)\mathrm{K}_0(x_0), \tag{4}$$

где $r_0 = R_i/4ka$. Здесь удобно сопротивления нормировать на величину r_0, тогда фундаментальное решение имеет такой вид:

$$g(x) = \begin{cases} \mathrm{I}_0(x_0)\,\mathrm{K}_0(x), & x > x_0 \\ \mathrm{K}_0(x_0)\,\mathrm{I}_0(x), & x < x_0 \end{cases}. \tag{5}$$

Пусть теперь C^1 — конус кругового сечения с линейными образующими (рис. 73, *а*, *б*). Для случая, когда эквипотенциальными являются плоские сечения П (рис. 73, *а*), имеем характеристики:

$$p_\perp = 2\pi kx,\ a_\perp = \pi k^2 x^2,\ \lambda = \sqrt{kx\tilde{R}_m/2R_i},\ \sigma = \pi\sqrt{2(kx)^3}/\tilde{R}_m R_i, \tag{6}$$

где благодаря эффекту расширения волокна имеем $\tilde{R}_m = R_m/\sqrt{1+k^2}$. Случай сферических S эквипотенциальных поверх-

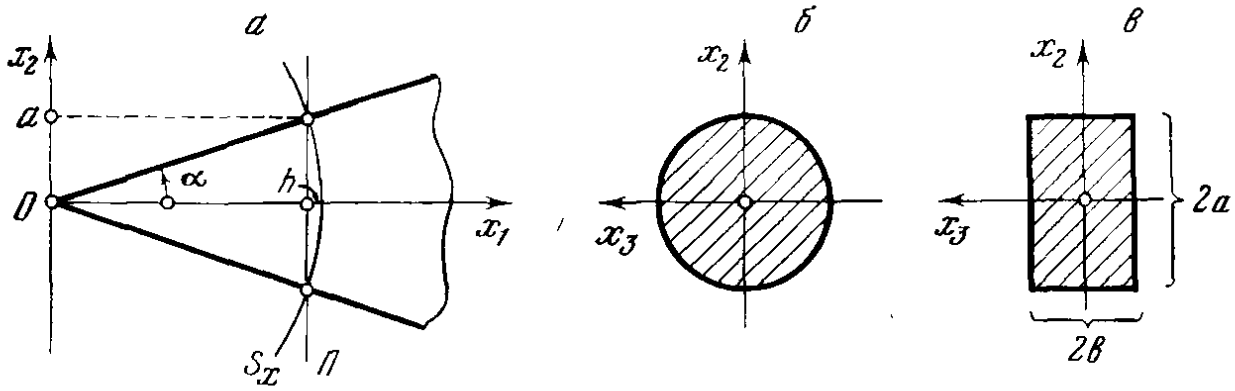


Рис. 73. Схема конического волокна C^1 в продольном (*а*) и поперечном сечениях для случаев круговой (*б*) и прямоугольной (*в*) форм поперечных сечений

ностей (рис. 73, *а*) описывается формулами (6) с заменой величины k на величину $\varkappa$, где $\varkappa^2 = 2k^2\sqrt{1+k^2}/(1+\sqrt{1+k^2})$. Введем новую переменную $\chi = 2\sqrt{x/\lambda_0}$, тогда $\lambda = \lambda_0\chi/2$, $\sigma = \sigma_0(\chi/2)^3$ и по этой переменной уравнение (1.7) является уравнением Бесселя, поскольку здесь $\sigma'/\sigma = 3/\chi$. По аналогии с плоским конусом, для круглого конуса, принимая $\sigma_0/8$ и $\lambda_0/4$ за масштабные единицы, получаем

$$r_{\text{вх}} = \frac{1}{\sqrt{x_0}}\,\mathrm{I}_0(\sqrt{x_0})\,\mathrm{K}_0(\sqrt{x_0}), \tag{7}$$

а также функции Грина

$$g(x) = \begin{cases} \dfrac{\mathrm{I}_1(\sqrt{x_0})}{\sqrt{x_0}}\,\dfrac{\mathrm{K}_1(\sqrt{x})}{\sqrt{x}}, & x > x_0 \\[2ex] \dfrac{\mathrm{K}_1(\sqrt{x_0})}{\sqrt{x_0}}\,\dfrac{\mathrm{I}_1(\sqrt{x})}{\sqrt{x}}, & x < x_0 \end{cases} \tag{8}$$

Принципиальные различия в свойствах плоского и круглого конусов проявляются в свойствах асимптотического поведения их электрических характеристик при малых x_0 или при неограниченном увеличении удельного сопротивления мембраны R_m.

Определение. Предельная модель $\text{СТ}\,\bar{\text{Т}} = \lim\limits_{R_m \to \infty} \text{Т}$ называется электрически вырожденной тканью.

Анализ свойств электрически вырожденных тканей $\bar{\text{Т}}$ используется ниже как один из методов сравнения разных моделей СТ. Здесь мы сравним асимптотические свойства входного сопротивления $r_{\text{вх}}$ при больших R_m для описанных 1-мерных моделей СТ.

Для волокна постоянного профиля, согласно соотношениям (1.4), (1.1), (1.2), имеем

$$r_{\text{вх}} \sim \sqrt{R_m}, \tag{9}$$

т. е. здесь $r_{\text{вх}} \to \infty$ при $R_m \to \infty$.

В случае плоского конуса для выявления подобной зависимости необходимо, во-первых, восстановить в формуле (4) параметр нормировки λ, т. е. учесть, что аргументы бесселевых функций в полной записи имеют вид $x_0/\lambda \sim x_0/\sqrt{R_m}$; во-вторых, учесть вид бесселевых функций при малых значениях аргументов: $\mathrm{I}_0(x_0) \simeq 1$, $\mathrm{K}_0(x_0) \simeq -\ln x_0$. В итоге при больших величинах R_m для входного сопротивления плоского конуса имеем

$$r_{\text{вх}} \simeq r_0 \ln(\lambda/x_0) \sim \ln \sqrt{R_m}, \tag{10}$$

значит здесь тоже $r_{\text{вх}} \to \infty$ при $R_m \to \infty$, но это возрастание $r_{\text{вх}}$ происходит более медленно, чем в случае (9).

Аналогичное рассмотрение свойств входного сопротивления круглого конуса (7) с учетом приближенных формул для малых x_0: $\mathrm{K}_1(x_0) \simeq 1/x_0$, $\mathrm{I}_1(x_0) \simeq x_0/2$ дает следующее выражение для больших R_m:

$$r_{\text{вх}} \simeq \lambda_0/\sigma_0 x_0 = R_i/\pi k^2 x_0, \tag{11}$$

т. е. предельная величина $r_{\text{вх}}$ здесь имеет конечное значение при $R_m \to \infty$.

Фундаментальные поля вырожденных моделей волокон $\bar{\text{С}}^1$ сравниваются ниже в разделе 14.

4. Переходные процессы

Полное описание электрической модели волокна С^1 с учетом емкости мембраны (см. рис. 72, *в*) связано с решением дифференциальных уравнений, которые отличаются от уравнений (1.2) переходом к частным производным:

$$\frac{\partial i}{\partial x} + y_\perp u + c\frac{\partial u}{\partial t} = j, \qquad i + y_\parallel \frac{\partial u}{\partial x} = 0, \tag{1}$$

где $c = p_\perp C_m$. С появлением временнóго аспекта описания поля волокна возникает и новая характеристическая величина $\tau =$

$= R_m C_m$ — постоянная времени мембраны. Для волокна постоянного профиля уравнения (1) преобразуются к следующему одному уравнению с постоянными коэффициентами:

$$\lambda^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - \tau \frac{\partial u}{\partial t} - u = -\rho\lambda j. \tag{2}$$

Производя здесь, как и выше, очевидные масштабные преобразования:

$$x/\lambda \mapsto x,\ t/\tau \mapsto t,\ \rho\lambda j \mapsto j, \tag{3}$$

получим нормированную форму уравнения (2):

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x^2} - \frac{\partial u}{\partial t} - u = -j. \tag{4}$$

Фундаментальное решение этого уравнения, отвечающее точечному импульсному воздействию $j = \delta(x)\delta(t)$, представляет импульсный переходный процесс или функцию Грина

$$g(x, t) = \frac{1}{2\sqrt{\pi t}} e^{-t-x^2/4t}. \tag{5}$$

Экспериментально регистрируемый переходный процесс на включение постоянного микроэлектродного источника тока соответствует воздействию $j = \delta(x)\varepsilon(t)$ и теоретически определяется как свертка функции Грина с функцией воздействия:

$$h(x, t) = g(x, t) * j = g(x, t) * \varepsilon(t) = \int_0^t g(x, \theta)\, d\theta.$$

Для волокна (5) отсюда получаем

$$h(x, t) = \frac{1}{2}[(1 - \operatorname{erf}\varphi_-) e^{-x} - (1 - \operatorname{erf}\varphi_+) e^{x}], \tag{6}$$

где $\varphi_\pm = \frac{x}{2t} \pm \sqrt{t}$ и функция

$$\operatorname{erf} t = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^t e^{-\theta^2} d\theta.$$

Частный случай решения (6) — переходный процесс в точке действия источника,

$$h(0, t) = \operatorname{erf}\sqrt{t}. \tag{7}$$

Общий метод построения пространственно-временных решений произвольных моделей волокна может быть основан на использовании интегрального преобразования Лапласа [46]. Применяя это преобразование по временной переменной к уравнениям (1), мы получаем операторную форму этих уравнений. Затем, решая диф-

ференциальные операторные уравнения, находим операторные изображения решений, оригиналы которых строятся на основе известных методов обращения [46] или определяются с помощью соответствующих таблиц [46, 47] Однако процедуру построения операторного изображения решения можно существенно упростить, если известно стационарное решение задачи. Поскольку в электрической схеме мембраны (см. рис. 72, *в*) емкость c включена параллельно проводимости $y_\perp$, эту мембранную цепь можно представлять как операторную проводимость $y_\perp(1+\tau p)$, где τ — постоянная времени мембраны, а p — операторная переменная. В силу чисто масштабной роли параметра τ, его в записях общих формул можно опускать, как делалось выше.

Таким образом, если известно стационарное решение $u(x)$, то переход к операторной форме этого решения $U(x, p)$ реализуется заменой

$$R_m \to R_m/(1+p), \tag{8}$$

а последующий переход в пространство оригиналов $U(x, p) \Rightarrow \Rightarrow u(x, t)$ совершается на основе таблиц или аналитическими методами. Отметим, что формальная замена (8) с целью получения операторной формы решения справедлива для любых моделей СТ, а не только для рассматриваемых в этом разделе моделей волокон.

Если нас интересуют временные решения для электрически вырожденной модели СТ, то можно формально поступать следующим образом. Сначала в нормальной модели осуществляются замены (8), а затем производится замена

$$R_m/(1+\tau p) \to 1/C_m p. \tag{9}$$

Рассмотренные выше вырожденные модели $\bar{\mathrm{T}}$ соответствуют значениям параметров $R_m = \infty$, $C_m = 0$. Чтобы отличать этот случай полного «вырождения» мембраны от частичного, когда сохраняется только емкостная проводимость, мы будем случай $R_m = \infty$, $C_m \neq 0$ называть *квазивырожденной* моделью СТ.

Пример 1. Чтобы построить пространственно-временную функцию Грина волокна $g(x, t)$ воспользуемся стационарным решением (2.5). Согласно (8) и (2.2) имеем следующие операторные формы характеристических величин цилиндрического волокна:

$$\lambda = 1/\sqrt{1+p}, \quad \sigma = \sqrt{1+p}. \tag{10}$$

Поэтому операторное изображение функции Грина — таково:

$$G(x, p) = \frac{1}{2\sqrt{1+p}}\, e^{-\sqrt{1+p}\,|x|}.$$

Согласно таблицам [47], оригинал этого изображения имеет вид (5). Исполь-

зуя далее (9), для квазивырожденной модели получим:

$$\tilde{G}(x, p) = \frac{1}{2\sqrt{p}} e^{-\sqrt{p}|x|} \Leftrightarrow \tilde{g}(x, t) = \frac{1}{2\sqrt{\pi t}} e^{-x^2/4t}. \quad (11)$$

Формальные преобразования (8), (9) чрезвычайно просты только на первом этапе получения операторных изображений. Благодаря существованию богатых таблиц обращения [47] операторный метод стал стандартным методом решения многих прикладных задач электро- и радиотехники. Подобные «готовые» решения существуют также для многих тканевых объектов, но не для всех. Например, проблема обращения существует уже для таких простых объектов, как отрезок цилиндрического волокна с произвольной нагрузкой и, конечно, для СТ, построенных из отрезков волокна (см. главу 5). Для этих случаев приходится разрабатывать приближенные методы описания переходных процессов [89]. Здесь мы ограничимся приведением примера построения точного решения для частной модели отрезка волокна.

Пример 2. Рассмотрим отрезок цилиндрического волокна C^1 длины l, на входном торце которого действует источник тока j, а плазма выходного торца находится в прямом контакте с идеально проводящим внешним электролитом, т. е. проводимость нагрузки $y_н = \infty$. Такой отрезок волокна в дальнейшем называется «открытым» и обозначается символом f_0 (см. раздел 15). Согласно общему стационарному решению (2.10) для открытого отрезка волокна имеем $r_{вх} = \rho \operatorname{th}(l/\lambda)$. Ограничиваясь рассмотрением локального переходного процесса на входе f_0, можно изображение этого процесса строить на основе следующей общей формулы:

$$G(p) = R_{вх}(p)/R_{вх}(0), \quad (12)$$

где $R_{вх}(p)$ — операторная форма входного сопротивления, полученная из $r_{вх}$ согласно формуле (8). Тогда, с точностью до постоянных масштабных коэффициентов, имеем

$$G(p) = \frac{1}{\sqrt{1+p}} \operatorname{th} \sqrt{1+p}\, l. \quad (13)$$

Оригинал этого изображения (13) можно построить на основе разложения гиперболического тангенса в ряд экспонент

$$\operatorname{th} l = 1 + 2\sum_{k=1}^{\infty} (-1)^k e^{-2kl}.$$

Отсюда получаем представление импульсной переходной функции в виде следующего ряда:

$$g(t) = \frac{1}{\sqrt{\pi t}} e^{-t} \left[1 + 2\sum_{k=1}^{\infty} (-1)^k e^{-t-k^2l^2/t}\right]. \quad (14)$$

Вычисляя далее свертку $g(t) * \varepsilon(t)$ находим формулу переходного процесса

$$h(t) = \operatorname{erf}\sqrt{t} + 2\sum_{k=1}^{\infty}(-1)^k \int_0^t e^{-\theta - k^2 l^2/\theta} \frac{d\theta}{\sqrt{\pi\theta}}. \tag{15}$$

Из сравнения вычисления последней свертки с переходом от формулы (5) к (6) легко видеть, что интегралы в сумме (15) имеют вид функции (6) после замены x на kl.

13. ПЛОСКАЯ КЛЕТКА

Впервые плоскую клетку в качестве модели биологической ткани использовали Вудбари и Крилл для интерпретации микроэлектродных измерений спада потенциала в сердечной мышце [194]. Позже для этой же цели Ф. Ф. Букаускас и др. [32] использовали анизотропную модель плоской клетки. Электрические свойства плоской клетки произвольных конечных размеров описали В. В. Максимов и А. В. Минор [75]. Шиба [182] использовал модель плоской клетки для анализа свойств синцития плоского эпителия.

В этом разделе описываются электрические свойства изотропных и анизотропных моделей бесконечной однородной плоской клетки C^2 для точечных и распределенных источников. Во всех случаях рассматривается тонкая плоская клетка, т. э. клетка, эквипотенциальная по толщине цитоплазмы, что является необходимым условием ее двумерной электрической организации. Некоторые более общие формы решений для толстых плоских клеток можно найти в работах [75, 145].

1. Простая изотропная модель

Геометрия плоской клетки C^2 характеризуется толщиной $2a$, которая полагается всюду одинаковой. Ограничиваясь рассмотрением стационарных решений, будем полагать мембранную емкость $C_m = 0$. Тогда для вывода дифференциальных уравнений первичные электрические параметры R_i, R_m преобразуются во вторичные $y_\parallel$, $y_\perp$, которые определяются как характеристики единицы площади клетки:

$$y_\parallel = 2a/R_i, \qquad y_\perp = 1/R_m. \tag{1}$$

При постоянстве этих параметров электрическая геометрия C^2 описывается следующей системой дифференциальных уравнений

в частных производных первого порядка:

$$\frac{\partial i_1}{\partial x_1} + \frac{\partial i_2}{\partial x_2} + y_\perp u = j, \quad i_1 + y_\parallel \frac{\partial u}{\partial x_1} = 0,$$

$$i_2 + y_\parallel \frac{\partial u}{\partial x_2} = 0, \tag{2}$$

которую можно преобразовать к одному уравнению для мембранного потенциала:

$$y_\parallel \frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + y_\parallel \frac{\partial^2 u}{\partial x_2^2} - y_\perp u = -j. \tag{3}$$

Вводя здесь по аналогии с волокном (12.1.5) третичные параметры $\lambda \equiv \sqrt{y_\parallel / y_\perp} = \sqrt{2aR_m/R_i}$, $\sigma \equiv \sqrt{y_\parallel y_\perp} = \sqrt{2a/R_m R_i}$ и принимая эти параметры за масштабные характеристики: $x_k/\lambda \mapsto x_k$, $i_k/\sigma \mapsto i_k$, $\lambda j/\sigma \mapsto j$, получим канонические формы уравнений (2) и (3),

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial x_2^2} - u = -j. \tag{4}$$

Фундаментальным решением этого уравнения для точечного источника $j = \delta(x) = \delta(x_1)\delta(x_2)$ служит модифицированная функция Бесселя — Макдональда

$$g(x) = \frac{1}{2\pi} \mathrm{K}_0(|x|), \tag{5}$$

где $x = (x_1, x_2)$ и $|x| = \sqrt{x_1^2 + x_2^2}$. Функция (5) имеет в нуле особенность логарифмического типа: для $|x| \ll 1$ имеем $K_0(|x|) = -\ln|x|$. Поэтому о входном сопротивлении C^2 имеет смысл говорить только для электрода конечных размеров.

Пусть электрод обладает следующим свойством: в круговой области $|x| \leqslant l$ потенциал постоянен, $u(x) = u_0 = 1$. Тогда вне этой области имеем поле потенциала

$$u(x) = \mathrm{K}_0(|x|)/\mathrm{K}_0(l), \tag{6}$$

т. е. при $|x| \geqslant l$. Обозначим через j_0 общий ток электрода. В этом случае, согласно обычному определению входного сопротивления, имеем $r_{\text{вх}} = u_0/j_0$. Чтобы найти общий входной ток клетки, вычислим продольные компоненты тока i_1, i_2, используя уравнения (2), а затем проинтегрируем этот ток по кругу $|x| = l$. В результате получим входное сопротивление плоской клетки с вырезанной круглой областью радиуса l

$$r_{\text{вх}}(l) = \frac{1}{2\pi l} \frac{\mathrm{K}_0(l)}{\mathrm{K}_1(l)} \tag{7}$$

при условии, что ток втекает в торец клетки с постоянной плотностью по всем радиальным направлениям. Выражение (7) эквивалентно первому слагаемому в формуле (12.3.3), поскольку расширяющаяся часть плоского конического волокна эквивалентна сектору плоской клетки для рассмотренного круглого электрода.

При малых l, т. е. при $l \ll \lambda$ с учетом соотношений $K_0(l) = -\ln l$ и $K_1(l) = 1/l$, формула (7) приобретает такой вид:

$$r_{\text{вх}}(l) = -\frac{1}{2\pi}\ln l. \tag{8}$$

Таким образом, входное сопротивление плоской клетки при электрическом вырождении, когда $R_m \mapsto \infty$, неограниченно возрастает по логарифмическому закону для электрода любых конечных размеров.

2. Фронт источников

Пусть в плоскости плоской клетки C^2 выделена некоторая линия L, вдоль которой с постоянной единичной плотностью распределены источники тока. Такой фронт источников $j(x)$ можно определить как дельта-функцию, заданную на линии L: $j(x) = \delta_L$. Поле потенциала $u(x; L)$ такого источника строится обычным образом:

$$u(x; L) = g(x) * j(x) = g(x) * \delta_L = \int_L g(x - \xi)\, d\xi_L, \tag{1}$$

где функция Грина $g(x)$ имеет вид (1.5), а дифференциал $d\xi_L$ вычисляется вдоль линии L [34, 38].

Рассмотрим случай $L = S^2_{l_0}$ — окружность радиуса l_0 с центром в начале координат Введем полярные координаты, выражая точки x и ξ в интегральной формуле (1) следующим образом:

$$(x_1, x_2) \Rightarrow (l\cos\varphi,\ l\sin\varphi),\quad (\xi_1, \xi_2) \Rightarrow (l_0\cos\psi,\ l_0\sin\psi).$$

Производя такую замену переменных под интегралом (1) и учитывая, что здесь $d\xi_L = l_0 d\psi$, получим

$$u(x; L) = l_0 \int_{-\pi}^{\pi} K_0\left(\sqrt{l^2 - 2ll_0\cos\psi + l_0^2}\right) d\psi. \tag{2}$$

Явный вид этого поля находится на основе формулы интегрального представления произведения бесселевых функций:

$$2\pi K_0(x)\, I_0(y) = \int_{-\pi}^{\pi} K_0\left(\sqrt{x^2 - 2xy\cos\psi + y^2}\right) d\psi.$$

Получающееся при этом решение $u(x; L)$ аналогично фундаментальному решению для плоского конического волокна (12.3.5), что следовало ожидать, учитывая подобие физических условий. Действительно, если в плоской клетке C^2 с фронтом источников на окружности $S^2_{l_0}$ «вырезать» радиальными плоскостями, перпендикулярными плоскости клетки, сектор произвольного угла α (рис. 74, *а*), то получим модель плоского конического волокна C^1_α вместе с фундаментальным решением. Для полного соответствия этих моделей необходимо еще позаботиться о совпадении мощностей источников.

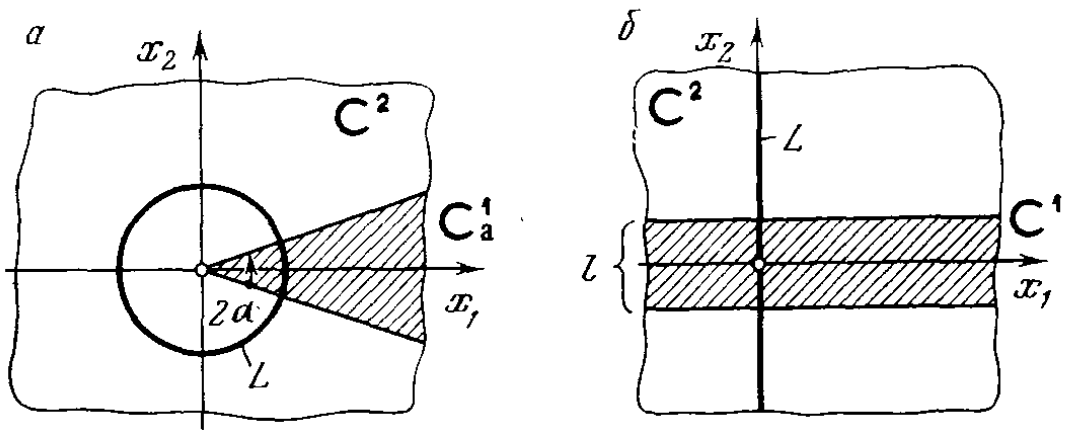


Рис. 74. Схемы выделения одномерных структур из плоской клетки для кольцевого (*а*) и линейного (*б*) распределений источника

Другой простой случай: $L = S^2_\infty$ — прямая линия. Пусть эта линия ориентирована вдоль оси x_2 (рис 74, *б*), тогда $d\xi_L = dx_2$ и

$$u(x; L) = \int_{-\infty}^{\infty} K_0(\sqrt{x_1^2 + x_2^2})\, dx_2 = e^{-|x_1|}. \qquad (3)$$

Это поле в направлении оси x_1 эквивалентно фундаментальному полю волокна C^1 постоянного профиля. К выводу (3) можно прийти из чисто физических соображений. При прямолинейном фронте источников $L = S^2_\infty$ из плоской клетки C^2 можно вырезать, не влияя на геометрию поля, полосу произвольной ширины с помощью пары плоскостей, перпендикулярных оси x_2, т. е. фронту источников L.

В общем случае произвольной линии L фронта источников, который делит клетку на две несвязные части, выделение эквивалентных одномерных моделей C^1 производится по линиям тока.

3. Простая анизотропная модель

Пусть *нормальная* модель плоской клетки C^2, т. е. погруженная в идеально проводящий внешний электролит, обладает анизотропной цитоплазмой. В этом случае проводимость цитоплазмы опи-

сывается тензором проводимости $Y_{\parallel}$ — матрицей 2-го порядка. Выбирая оси координат x_1, x_2 так, чтобы они совпадали с главными осями тензора проводимости, мы можем дифференциальное уравнение для поля потенциала записать в таком виде:

$$\lambda_1^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + \lambda_2^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x_2^2} - u = -j/y_{\perp}. \tag{1}$$

Выполняя затем очевидные преобразования

$$x_1/\lambda_1 \mapsto x_1, \qquad x_2/\lambda_2 \mapsto x_2, \tag{2}$$

мы можем сразу «освободиться» от анизотропии и пользоваться фундаментальным решением (1.5) или, наоборот, используя (1.5) и обратные преобразования (2), написать фундаментальное решение уравнения (1) для воздействия $j/y_{\perp} = \delta(x)$:

$$g(x) = \frac{1}{2\pi} K_0\left(\sqrt{(x_1/\lambda_1)^2 + (x_2/\lambda_2)^2}\right). \tag{3}$$

Отсюда также очевидно, что аналогом кругового контура $L = S_{l_0}^2$ в (2.2), для которого C^2 преобразуется в коническое волокно, здесь служит эллипс:

$$(x_1/\lambda_1)^2 + (x_2/\lambda_2)^2 = l_0^2. \tag{4}$$

Поэтому, если при «тестировании» электрических свойств такой модели C^2 используется электрод с поперечным эллиптическим сечением (4), то величина входного сопротивления определяется по формуле (1.7). Кроме того, благодаря анизотропии C^2 свойства выделяемых одномерных моделей зависят от их ориентации. Рассмотрим простейший вариант одномерного описания C^2 — когда $L = S_{\infty}^2$ — прямолинейный фронт. Пусть $\{l, s\}$ — система координат, связанных с L, где l — расстояние от L, а s — вдоль L.

Перейдем в новую систему координат $u(x_1, x_2) \mapsto u(l, s)$, полагая, что L образует угол α с осью x_1 В новой системе координат уравнение (1) принимает вид

$$\lambda^2 u'' - u = -j, \qquad (' \equiv \mathrm{d}/\mathrm{d}l), \tag{5}$$

т. е. спад потенциала от фронта L происходит по экспоненциальному закону $u(l) = \exp(-l/\lambda)$, но характеристическая длина этого спада зависит от ориентации L:

$$\lambda^2 = \lambda^2(\alpha) = \lambda_1^2 \sin^2\alpha + \lambda_2^2 \cos^2\alpha. \tag{6}$$

Изображая $\lambda(\alpha)$ в полярных координатах, мы, очевидно, получим годограф в виде эллипса. Пусть, например, $\lambda_1 > \lambda_2$. Отношение $\lambda_1/\lambda_2 = \zeta$ будем в дальнейшем называть «электрической» анизотропией ткани C^2.

4. Сложная анизотропия

Влияние внешнего электролита при конечной величине его сопротивления наиболее просто учесть, если слой электролита является тонким, как и сама клетка C^2. Такую модель C^2 тоже будем называть квазинормальной, как и аналогичную модель волокна (12.2.8). Рассмотрим сразу общий случай, когда внешний тонкий слой электролита и цитоплазма являются анизотропными проводниками. Производя здесь только замены $j_1/y_\perp \mapsto j_1$, $j_2/y_\perp \mapsto j_2$, по аналогии с уравнениями (12.2.8) и (3.1) получаем для квазинормальной анизотропной клетки C^2 следующие уравнения:

$$\left.\begin{aligned} \lambda_{11}^2 \frac{\partial^2 u_1}{\partial x_1^2} + \lambda_{12}^2 \frac{\partial^2 u_1}{\partial x_2^2} - u_1 + u_2 = j_1 \\ \lambda_{21}^2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x_1^2} + \lambda_{22}^2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x_2^2} - u_2 + u_1 = j_2 \end{aligned}\right\} \tag{1}$$

Чтобы уменьшить число существенных параметров, произведем дополнительные замены: $x_1/\lambda_{11} \to x_1$, $x_2/\lambda_{22} \to x_2$, тогда

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 u_1}{\partial x_1^2} + \zeta_1^2 \frac{\partial^2 u_1}{\partial x_2^2} - u = j_1 \\ \zeta_2^2 \frac{\partial^2 u_2}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 u_2}{\partial x_2^2} - u = j_2, \end{aligned} \tag{2}$$

где $u = u_1 - u_2$ — мембранный потенциал, $\zeta_1 \equiv \lambda_{12}/\lambda_{22}$, $\zeta_2 \equiv \lambda_{21}/\lambda_{22}$. Отличие свойств этой модели от случая простой анизотропии (3.1) наиболее просто демонстрируется на примере распределения источников вдоль прямого фронта $L = S_\infty^2$ произвольной ориентации. Выполняя здесь, как и в предыдущем подразделе, преобразование координат $u(l, s) \to u(l, s)$, из (2) получим систему

$$\begin{aligned} (\sin^2\alpha + \zeta_1^2 \cos^2\alpha)\, u_1'' - u = j_1, \\ (\zeta_2^2 \sin^2\alpha + \cos^2\alpha) u_2'' + u = j_2, \end{aligned} \tag{3}$$

из которой далее имеем для мембранного потенциала уравнение вида (3.5). Однако теперь

$$\lambda^{-2} = \sin^2\alpha + \zeta_1^2 \cos^2\alpha)^{-1} + (\zeta_2^2 \sin^2\alpha + \cos^2\alpha)^{-1}. \tag{4}$$

Кроме того, правую часть уравнения (3.5) в данном случае следует понимать как модель комплексного источника

$$j = \frac{(\zeta_2^2 \sin^2\alpha + \cos^2\alpha)\, j_1 - (\sin^2\alpha + \zeta_1^2 \cos^2\alpha)\, j_2}{1 + \zeta_1^2 \cos^2\alpha + \zeta_2^2 \sin^2\alpha}, \tag{5}$$

представляющего, как и в рассмотренных вариантах 1-мерной квазинормальной модели C^1, разные комбинации внутренних и внешних источников. Все случаи произвольных соотношений между ζ_1 и ζ_2 представляют промежуточ-

ные ситуации следующих двух крайних случаев

$$(\mathrm{I}):\ \zeta_1 = \zeta_2^{-1} = \zeta,$$
$$(\mathrm{II}):\ \zeta_1 = \zeta_2 = \zeta. \qquad (6)$$

После преобразований выражения (4) для 1-го случая получаем

$$\lambda_{\mathrm{I}}^2 = (\sin^2\alpha + \zeta^2\cos^2\alpha)/(1+\zeta^2),$$

т. е. по характеру зависимости λ от ориентации этот случай аналогичен простой («эллиптической») анизотропии (3.6). Напротив, случай II дает сложную анизотропию неэллиптического типа

$$\lambda_{\mathrm{II}}^2 = (\zeta^2 + (\zeta^2-1)^2\cdot$$
$$\cdot(1-\cos 4\alpha))/(1+\zeta^2). \qquad (7)$$

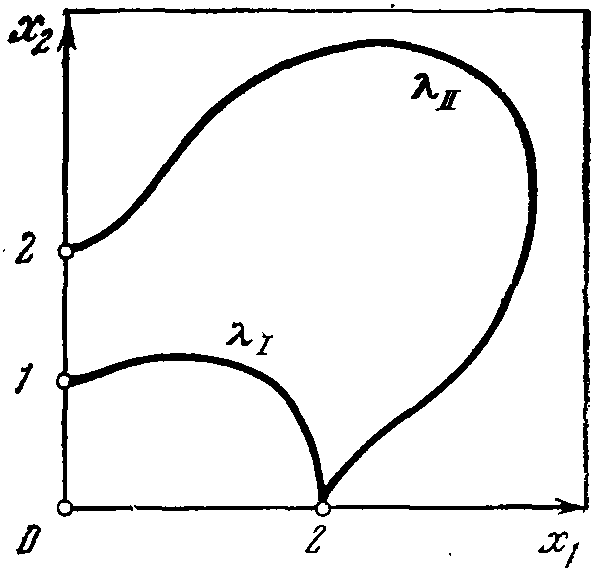


Рис. 75. Годографы характеристической длины $\lambda(\alpha)$ для случаев простой (λ_I) и непростой (λ_{II}) анизотропий

Годографы $\lambda(\alpha)$ для двух случаев (6) изображены на рис. 75.

14. МНОГОМЕРНЫЕ МОДЕЛИ

Рассмотренные выше модели сферической клетки C^0, волокна C^1 и плоской клетки C^2 является примерами тканевых объектов электрической размерности $k = 0, 1, 2$, которые по своей пространственной организации являются объектами 3-мерного пространства R^3. Собственно проводящие среды, содержащиеся в этих моделях — плазма и электролит — являются вообще говоря 3-мерными проводниками, но дополнительные условия эквипотенциальности этих сред по некоторым направлениям позволяют редуцировать их электрическую размерность. Электрическая размерность СТ в общем случае определяется размерностью ее электрической схемы. Сравнивая электрические схемы рассмотренных объектов, нетрудно построить обобщенный образ клетки C_n^k — k-мерного объекта произвольного n-мерного пространства R^n, где $k = 0, 1, \ldots, n-1$.

В этом разделе сначала описываются свойства неограниченной цитоплазмы, как последней модели $\bar{C}^3$ в цепи уже рассмотренных объектов C^0, C^1, C^2 реального физического пространства Затем дается краткое изложение теории многомерных моделей C^n.

1. 3-мерная цитоплазма

Пусть все пространство R^3 заполнено цитоплазмой. В общем случае анизотропной цитоплазмы выберем оси координат в направлениях главных осей тензора проводимости Y. Тогда этот тен-

зор имеет диагональную форму, $Y = \mathrm{diag}\,(y_1, y_2, y_3)$, а плотности токов i_1, i_2, i_3 и потенциал u удовлетворяют следующей системе дифференциальных уравнений:

$$\frac{\partial i_1}{\partial x_1} + \frac{\partial i_2}{\partial x_2} + \frac{\partial i_3}{\partial x_3} = j, \quad i_k + y_k \frac{\partial u}{\partial x_k} = 0, \tag{1}$$

где $k = 1, 2, 3$ и $j = j(x) = j(x_1, x_2, x_3)$ — плотность тока распределенного источника. Соответствующее уравнение 2-го порядка для поля потенциала является уравнением Лапласа — Пуассона:

$$y_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + y_2 \frac{\partial^2 u}{\partial x_2^2} + y_3 \frac{\partial^2 u}{\partial x_3^2} = -j. \tag{2}$$

Кроме большей размерности данной модели, основное отличие от предыдущих случаев (12.1.2), (13.1.2) состоит в том, что здесь отсутствует мембрана. Действительно, если строить модель «объемной» клетки C^3 по аналогии с предыдущими моделями C^1 и C^2, то вместо уравнений (1), (2) получим уравнения, содержащие дополнительный член $y_\perp u$, представляющий мембранный ток, т. е., например, вместо уравнения (2) получим следующее уравнение для

$$C^3: \; y_1 \frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + y_2 \frac{\partial^2 u}{\partial x_2^2} + y_3 \frac{\partial^2 u}{\partial x_3^2} - y_\perp u = -j. \tag{3}$$

Поскольку условие электрического вырождения ткани $R_m \to \infty$ эквивалентно условию $y_\perp \to 0$, можно считать, что уравнения (1), (2) описывают вырожденную клетку $\bar{C}^3$. Пространственное воплощение модели (3) обсуждается в следующем подразделе, здесь мы продолжим рассмотрение цитоплазмы $\bar{C}^3$.

Не нарушая общности, произведем очевидные преобразования координат и приведем уравнение (2) к изотропной форме:

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial x_2^2} + \frac{\partial^2 u}{\partial x_3^2} = -j. \tag{4}$$

Фундаментальное решение этого уравнения для точечного источника $j = \delta(x_1)\delta(x_2)\delta(x_3)$ представляет собой ньютоновский потенциал [34, 77]:

$$\bar{g}(x) = \frac{1}{4\pi} \frac{1}{|x|}. \tag{5}$$

Если в $\bar{C}^3$ введен эквипотенциальный сферический электрод радиуса a и u_0 — величина потенциала поверхности электрода, а j_0 — общий входной ток, то, решая уравнение (4) для этих граничных условий, найдем величину входного сопротивления $r_{\text{вх}} \equiv u_0/j_0$, а также поле:

$$r_{\text{вх}} = \frac{1}{4\pi a}, \qquad u(x) = u_0 \frac{a}{|x|}. \tag{6}$$

На основе функции Грина (5) вырожденной 3-мерной клетки можно построить соответствующие аналоги для вырожденных 2- и 1-мерных моделей $\overline{C}^2$ и $\overline{C}^1$, используя распределенные 1- и 2-мерные источники j^1, j^2. Обозначим функцию Грина k-мерного поля вырожденной модели через $\bar{g}^k(x)$, где $k = 1, 2, 3$ и $\bar{g}^3(x)$ соответствует форме (5). Тогда формально функции Грина 2- и 1-мерного поля можно определить так:

$$\bar{g}^2 = \bar{g}^3 * j^1, \qquad \bar{g}^1 = \bar{g}^3 * j^2, \tag{7}$$

где источники можно выбрать, например, следующим образом:

$$j^1 = \delta(x_1)\delta(x_2)1(x_3), \qquad j^2 = \delta(x_1)1(x_2)1(x_3).$$

Метод редукции размерности поля ткани посредством увеличения размерности источника рассматривался выше для нейронных тканей (раздел 9). Этот метод использовался и для выделения невырожденных 1-мерных моделей из плоской клетки (раздел 13). Покажем, что формальный метод (7) в случае ньютоновского потенциала является некорректным способом определения полей $\bar{g}^2(x)$ и $\bar{g}^1(x)$ бесконечных моделей $\overline{C}^2$ и $\overline{C}^1$. Дело в том, что физический смысл фундаментальные поля $\bar{g}^2$ и $\bar{g}^1$ имеют только для конечных моделей $\overline{C}^2$, $\overline{C}^1$.

Пусть $\overline{C}^2(l_0, l_1)$ — конечная дисковая модель вырожденной плоской клетки: цитоплазма занимает область $\{|x_3| < a,\ l_0 < \sqrt{x_1^2 + x_2^2} < l_1\}$; по границам $|x_3| = a$ цитоплазма изолирована от внешнего электролита, а по границе $\sqrt{x_1^2 + x_2^2} = l_1$ — контактирует с электролитом; внутренняя область $\sqrt{x_1^2 + x_2^2} \leqslant l_0$ занята эквипотенциальным электродом с потенциалом u_0 и током j_0. Расчеты модели $\overline{C}^2(l_0, l_1)$ элементарны и решение, удовлетворяющее граничным условиям $u(l_0) = u_0$, $u(l_1) = 0$, имеет следующий вид:

$$r_{\text{вх}} = \frac{1}{2\pi}\ln(l_1/l_0), \qquad u(x) = u_0 \ln(x/l_1)/\ln(l_0/l_1). \tag{8}$$

Сравним свойства двух предельных переходов: I) $l_0 \to 0, 0 < l_1 = \text{const} < \infty$; II) $0 < l_0 = \text{const} < \infty$, $l_1 \to \infty$. В обоих случаях имеем неограниченный рост $r_{\text{вх}}$. Поэтому при использовании токового электрода $j_0 = \text{const}$ оба перехода дают неограниченный рост граничного потенциала u_0. При использовании потенциального электрода $u_0 = \text{const}$ оба перехода дают изопотенциальные поля: $u(x) \to 0$ при $l_0 \to 0$ и $u(x) \to u_0\varepsilon(|x| - l_0)$ при $l_1 \to \infty$. Итак, физический смысл логарифмического потенциала имеет функция Грина только конечной вырожденной клет-

ки $\overline{C}^2$ (0, l), имеющей форму диска радиуса l, тогда

$$\bar{g}^2(x) = \frac{1}{2\pi} \ln \frac{l}{|x|}, \tag{9}$$

где $|x| \leqslant l$.

Пусть $\overline{C}^1(l)$ — вырожденная модель открытого отрезка цилиндрического волокна f_0, т. е. $\overline{C}^1(l) = \overline{f}_0$ Учитывая граничные условия для потенциала: $u(0) = u_0$, $u(l) = 0$, имеем

$$r_{вх} = l/\pi a^2, \qquad u(x_1) = u_0(1 - x_1/l). \tag{10}$$

Отсюда видно, что при $l \to \infty$ неограниченно растет $r_{вх}$ и $u(x_1) \to \to u_0 \varepsilon(x_1)$, т. е. эти пределы сходны с рассмотренными для модели (8). Определение функции Грина здесь тоже имеет смысл только для клетки конечных размеров, $0 \leqslant x_1 \leqslant l$, тогда

$$g^1(x_1) = l - x_1. \tag{11}$$

Чтобы логически замкнуть множество вырожденных моделей простейших объектов, рассмотрим еще конечную открытую модель конического волокна $\overline{C}^1_\alpha(l_0, l_1)$. Описание этой модели можно построить на основе общих решений (6) для $\overline{C}^3$ со сферическим электродом. В силу сферической симметрии поля $u(x)$ мы можем из клетки $\overline{C}^3$ с помощью конической поверхности изолятора выделить конус с произвольным углом $\alpha \leqslant 4\pi$. Будем считать этот конус круговым в поперечном сечении, а центры сечений принадлежащими оси x_1. Пусть торцы модели $\overline{C}^1_\alpha(l_0, l_1)$ выделяются сферами радиусов l_0 и l_1. Решение, удовлетворяющее граничным условиям $u(l_0) = u_0$, $u(l_1) = 0$, имеет следующий вид:

$$r_{вх} = \frac{1}{\alpha}\left(\frac{1}{l_0} - \frac{1}{l_1}\right), \qquad u(x_1) = u_0\left(1 - \frac{l_1}{l}\,\frac{x_1 - l}{x_1}\right), \tag{12}$$

где $l = l_1 - l_0$. Вырожденная коническая модель $\overline{C}^1_\alpha(l_0, l_1)$ принципиально отличается от предыдущих моделей $\overline{C}^1(l)$ и $\overline{C}^2(l_0, l_1)$ тем, что здесь величина $r_{вх}$ остается конечной при $l_1 \to \infty$. Поэтому и поле потенциала модели $\overline{C}^1_\alpha(l_0, \infty)$ не вырождается в эквипотенциальное:

$$\lim_{l_1 \to \infty} u(x_1) = 1/\alpha x_1.$$

Прямой анализ вырожденных моделей приводит естественно к тем же выводам, которые выше получены на основе сравнения свойств невырожденных моделей (см. раздел 12). Вырожденные модели более просты по своим свойствам, поэтому и полученные выводы здесь более наглядны.

2. Клетки n-мерного пространства

Переход в пространство R^n требует исходного определения первичных и вторичных электрических параметров тканевых объектов. Физический способ определения каких-либо величин требует указания способа их измерения. В R^3 величина R_i — это сопротивление кубика среды с ребром 1 см, при этом измерительные электроды представляют собой квадратные пластины «идеального проводника», образующие противоположные грани кубика. Этот образ легко перенести в R^n, тогда «кубик» среды есть n-куб, а электроды-грани — $(n-1)$-кубы. Мембрана в R^n является гиперповерхностью и обладает удельным сопротивлением R_m только в направлении нормали. Поскольку в модельном представлении мембрана имеет нулевую толщину, то как электрический элемент мембрана характеризуется скачком в величине сопротивления при переходе через эту границу. Размерности удельных сопротивлений плазмы R_i и мембраны R_m определяются следующим образом в

$$\mathsf{R}^n\colon\ [R_i] = \text{ом}\cdot\text{см}^{n-2},\quad [R_l] = \text{ом}\cdot\text{см}^{n-1}. \tag{1}$$

Вторичные электрические параметры клеток содержат геометрические характеристики, вид которых зависит от геометрии клетки. В соответствии с основными геометрическими образами 3-мерных моделей (см. рис. 71) мы следующим образом определим клетки

$$\mathsf{C}_n^k\colon\ -\infty < x_1,\ \ldots,\ x_k < \infty,\ x_{k+1}^2 + \ldots + x_n^2 \leqslant a^2. \tag{2}$$

Для целей обсуждения размерности вторичных электрических параметров удобно вместо величин удельных проводимостей плазмы $y_1^k, \ldots, y_n^k$ и мембраны $y_\perp^k$ рассматривать обратные величины — удельные сопротивления $r_1^k, \ldots, r_n^k, r_\perp^k$. Здесь верхний индекс указывает размерность клетки C_n^k, для которой определяются эти параметры (при отсутствии особой необходимости этот индекс в дальнейшем не пишется). Для сферической клетки C_n^0 величина $r_\perp^0$ определяется прежней формулой, $r_\perp^0 = R_m/S$, но только теперь S — площадь n-мерной сферы, $S = |S_a^n| = 2\pi^{n/2}a^{n-1}/\Gamma(n/2)$. Электрические параметры r_1^k, $r_\perp^k$ волокна C_n^1 тоже описываются прежними формулами (12.1.1), только с учетом того, что $a_\perp$ — площадь $(n-1)$-сферы, а $p_\perp$ — площадь $(n-2)$-сферы и т. д.

Размерность «первичного» пространства R^n определяет размерность первичных электрических параметров, тогда как размерность вторичных параметров определяется размерностью клетки

$$\mathsf{C}_n^k\colon\ [r_\parallel^k] = \text{ом}\cdot\text{см}^{k-2},\ [r_\perp^k] = \text{ом}\cdot\text{см}^k. \tag{3}$$

Именно эти параметры и являются основными в дифференциальных уравнениях поля клетки C_n^k.

Нормальная модель (электролит — идеальный проводник) n-мерной клетки первичного m-мерного пространства, $n < m$, описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\sum_{k=1}^{n} \frac{\partial i_k}{\partial x_k} + y_\perp u = -j, \qquad i_k + y_k \frac{\partial u}{\partial x_k} = 0. \tag{4}$$

Если $n = m$, то получается модель цитоплазмы, заполняющей все пространство R^m, — это естественная вырожденная модель клетки $C_m^m = \bar{C}^m$. С другой стороны, в каждом случае $n < m$, превращая мембрану в идеальный изолятор, получаем редуцированные вырожденные модели $\bar{C}^n$, которые описываются уравнениями (4) при дополнительном условии $y_\perp = 0$. Увеличивая размерность первичного пространства, можно естественные вырожденные модели превращать в редуцированные. Поэтому, например, нашу 3-мерную цитоплазму можно мыслить как вырожденную 3-мерную клетку $\bar{C}^3$, вложенную в 4-мерное пространство (или пространство большей размерности). Подобные расширения первичного пространства не влияют на размерность вторичных электрических параметров (3), но в связях этих параметров с первичными соответственно изменяются размерности геометрических параметров. Здесь следует обратить внимание на то, что в естественной вырожденной модели C_m^m вторичные удельные сопротивления цитоплазмы не зависят от геометрических параметров, $r_\parallel^m = R_i$, тогда как в редуцированном представлении они становятся функциями геометрических параметров клетки C_m^n.

Функцию Грина нормальной невырожденной однородной клетки C^n можно определять как решение уравнения

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + \ldots + \frac{\partial^2 u}{\partial x_n^2} - u = -\delta(x), \tag{5}$$

которое следует из системы (4) при использовании обычных нормировок и для $j = \delta(x)$. В силу точечности источника, однородности и изотропности (нормированной) модели, решение уравнения (5) должно обладать сферической симметрией, т е. в сферических координатах, с центром в точке источника, потенциал u зависит только от расстояния от источника $l = |x|$. Поэтому в сферических координатах уравнение (5) становится обыкновенным дифференциальным уравнением Бесселя:

$$\frac{d^2 u}{dl^2} + \frac{n-1}{l}\frac{du}{dl} - u = -\delta(l). \tag{6}$$

Решая это уравнение, получаем следующую общую формулу для функции Грина нормальной клетки C^n:

$$g^n(x) = (2\pi)^{\nu-1} |x|^{\nu} K_{\nu}(|x|), \tag{7}$$

где $\nu = 1 - n/2$. При нечетных размерностях n функции Бесселя выражаются через элементарные функции:

$$g^1(x) = e^{-|x|}, \quad g^3(x) = |x|^{-1}e^{-|x|}, \ \ldots,$$ а для четных n имеем

$$g^2(x) = K_0(|x|), \quad g^4(x) = |x|^{-1}K_1(|x|), \ \ldots.$$

Для вырожденных клеток размерности $n > 2$ имеем

$$\bar{g}^n(x) = (n-2)^{-1}|S^n|^{-1}|x|^{-n+2}, \tag{8}$$

где $|S^n|$ — площадь единичной n-мерной сферы. Описание форм определения линейного и логарифмического потенциалов в случаях $n = 1, 2$ дано в предыдущем подразделе.

Учет емкости мембраны ведет к появлению в уравнении поля n-клетки (5) дополнительного члена — производной потенциала по времени:

$$\frac{\partial^2 u}{\partial x_1^2} + \ldots + \frac{\partial^2 u}{\partial x_n^2} - \frac{\partial u}{\partial t} - u = -j. \tag{9}$$

Решение этого уравнения удобно строить на основе интегрального преобразования Фурье (см. [34, 38]). Фундаментальное решение уравнения (9) имеет следующий вид:

$$g(x, t) = \frac{\varepsilon(t)}{(2\sqrt{\pi t})^n} e^{-t-|x|^2/4t}. \tag{10}$$

На более общих моделях n-клеток, в которых учитываются внешние поля клетки, мы здесь останавливаться не будем.

15. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СХЕМЫ ВОЗБУЖДЕНИЯ

Содержание предыдущих разделов этой главы относится к теории пассивных электрических свойств синцитиальной ткани. В этих случаях все компоненты ткани — цитоплазма и мембрана — рассматриваются как пассивные электрические проводники. К этой теории в другой ее форме мы вернемся в следующей главе, а в этом и следующем разделах рассмотрим элементы теории возбудимых СТ, поскольку эта теория наиболее проста и наиболее продвинута для синцитиев типа сред, особенно для волокон. Исторически задачи проведения возбуждения по волокну были первыми, поэтому сравнения разных теорий и моделей естественно фокусируются на этих задачах. Прежде чем рассматривать свой-

ства распространения возбуждения в СТ (см. раздел 16), необходимо определить свойства внутренних электрогенных источников ткани.

Для СТ электрическая точность описания возбуждения имеет более принципиальное значение, чем для других моделей тканей, например, для НТ (см. главу 3). Пассивная электрическая связность соседних и далеких областей СТ обусловливает электрическое взаимодействие генераторов уже в процессе развития возбуждения [3].

Согласно современным представлениям, носителем «возбудимости» в биологических тканях является наружная мембрана тканевых клеток или волокон, благодаря наличию потенциалзависимых каналов ионной проводимости и насосов, поддерживающих определенный мембранный потенциал покоя. Современные исследования проницаемости мембраны вышли на уровень изучения кинетики и молекулярной организации одиночных каналов проводимости [29, 50, 52], но в биофизических исследованиях законов распространения возбуждения естественно ограничиваться только общей феноменологией процесса возбуждения, не игнорируя при этом его принципиально важных особенностей.

С точки зрения новейших данных о свойствах одиночных мембранных каналов, даже такие «киты», по полноте описания, математических моделей возбуждения, как модель Ходжкина — Хаксли для гигантского аксона кальмара [153], модель Нобла для миокарда [176] и модель Доджа — Франкенхаузера для перехвата Ранвье [141], являются всего лишь феноменологическими абстракциями и дальнейшие экспериментальные и теоретические исследования могут привести не столько к уточнению вида математических уравнений этих моделей, сколько к изменению способа их физического определения, т.е. к изменению кинетической схемы описания процесса возбуждения [50]. Однако, по-видимому, принципиальная электрическая схема возбудимой мембраны, предложенная Ходжкиным, Хаксли и Кацем [154], останется неизменной. Согласно этой схеме, активная компонента мембраны представляется источником ЭДС с последовательно включенной переменной проводимостью. Эту электрическую схему мембраны следует принимать за основу математических моделей возбуждения для СТ, поскольку она едина для всех изученных объектов, и тогда «математическое моделирование» сводится к определению функциональной зависимости переменной проводимости мембраны от потенциала мембраны и времени. Собственно такой теоретический подход реализуется в модели Ходжкина — Хаксли и некоторых других модификациях этой модели, где экспериментальные данные по кинетике изменения проводимости мембраны для

разных ионов аппроксимируются «точно», с помощью решений подходящих дифференциальных уравнений. Для изучения механизмов возбуждения и описания поведения мембраны в разных экспериментальных условиях порой требуется еще большая точность аппроксимаций [114], но в исследованиях динамики распространения возбуждения такая точность является, с одной стороны, обременительной, так как оборачивается большим расходом машинного времени при использовании ЭВМ даже при решении простых задач распространения, с другой стороны, является избыточной, поскольку часто и гораздо более грубые модели дают тот же результат. Поэтому в последние годы интерес к простым моделям возбуждения значительно возрос, несмотря на совершенствование машинных экспериментов с моделью Ходжкина — Хаксли и Нобла [12, 59, 111]. Этот тезис подтверждает факт широкого использования формальной модели возбудимой среды типа точечной ткани (см. главу 2).

В настоящем разделе кратко описывается эволюция представлений об электрической схеме возбуждения, проводится сравнение основных вариантов схем электрогенных моделей и обсуждается следующий вопрос: каким минимальным требованиям должна удовлетворять модель возбуждения, чтобы быть простой, но универсальной?

1. Токовая модель Рашевского

Математические модели появились задолго до установления правильной электрической схемы возбуждения. В развитии представлений о механизмах возбуждения исходно конкурировали два подхода — один происходил от «факторной концепции» Гурвега [156], другой — от гипотезы «заряженного конденсатора» Бернштейна [131]. Пионер математической теории распространения возбуждения Н. Рашевский был идеологом факторной концепции [179].

Согласно факторной концепции, возбуждением нервного волокна заведует «нечто», что условно и обобщенно называется «фактором возбуждения» (ФВ). Полагается, что ФВ распределен вдоль волокна и можно говорить о величине ФВ в каждой точке волокна. В покое величина ФВ минимальна и является подпороговой, а под действием внешнего электрического стимула величина ФВ монотонно растет, причем характер роста и скорость определяются величиной стимула и законом его нарастания. Когда ФВ достигает порога, происходит возбуждение волокна. Проверка адекватности факторной теории производилась по соответствию экспериментальной зависимости латентности возбуждения от силы и формы стимула. В ранних

«однофакторных» теориях Гурвега и Блеера (см. [179]) поведение ФВ определялось с помощью экспоненциального переходного процесса при действии стимула постоянной силы, который аналогичен переходному процессу для мембранного потенциала сферической клетки (см. раздел 5). В более поздних двуфакторных теориях, в которых наряду с «возбуждающим» вводится «тормозящий» фактор, поведение факторов описывается с помощью линейных дифференциальных уравнений 1-го порядка с постоянными коэффициентами (в итоговой книге Рашевского [179] имеется обзор всех факторных теорий), что эквивалентно описанию суммарного для двух факторов переходного процесса линейной суперпозицией экспонент.

Если, пользуясь современными представлениями, под ФВ или суммой факторов в двуфакторной теории понимать мембранный потенциал, то факторные теории следует рассматривать как один из способов описания пассивных реактивных свойств ткани, но не возбуждения. С другой стороны, поскольку поведение факторов определяется локально, без введения «взаимодействия» факторов вдоль волокна, например, в той форме как для мембранного потенциала волокна, постольку факторные теории не годятся для описания пассивных реактивных свойств волокон. Независимость пространственных и временных свойств характерна для рассмотренных в главе 3 моделей нейронной ткани. Поэтому в данной потенциальной интерпретации факторные теории следует рассматривать как теории пассивных электрических свойств тканевых объектов типа НТ, при этом однофакторные теории соответствуют модели НТ со сферическими клетками.

Обратим внимание на некоторую парадоксальность феноменологии факторных теорий возбуждения. Несмотря на то, что собственно процесс возбуждения они не моделируют, в теории Рашевского [179] используется упрощенная «кабельная» модель волокна, в которой отсутствует мембранная емкость и для которой на основе факторной теории локального развития возбуждения строится теория распространения возбуждения. По существу, в теории Рашевского факторы иммитируют подпороговое реактивное поведение потенциала, а электрическая модель собственно источника возбуждения вводится неявно. Из анализа вывода уравнений распространения можно заключить, что фактически имеет место следующая

Модель возбуждения Рашевского: возбуждение некоторого участка волокна, после того как потенциал достигает порогового значения, эквивалентно включению источника продольного тока постоянной силы.

Такого типа источник можно представлять только как источник плазматической природы, а не мембранной. Модель

продольного токового источника Рашевского любопытна сама по себе, независимо от связи с физиологическими объектами. С точки зрения современных представлений даже естествен вопрос: каким образом могла возникнуть идея такого источника возбуждения? Ответ можно получить из «физических» интерпретаций факторных теорий. Прямыми аналогами нервного возбуждения в те времена служили пространственные реакции горения и другие сходные химические реакции. В этом аспекте интересна не зависящая от факторных теорий попытка Бонхоффера построить формулу для скорости распространения нервного импульса на основе формулы Малляра — Ле Шателье для скорости распространения пламени [133]. Попытки проведения подобных аналогий предпринимались и после появления модели Ходжкина — Хаксли, что является свидетельством «реактивности» нашего сознания и трудности понимания принципиальных физических различий между процессом горения и нервного возбуждения.

Первый переход к электрической модели возбуждения в духе гипотезы Бернштейна был сделан Раштоном [180], благодаря этому в электрической модели волокна появилась емкость. Однако упрощения, сделанные Раштоном в ходе построения решения, в действительности вернули его неявным образом к формализму факторной теории Рашевского. Поэтому, формула для скорости v распространения возбуждения, полученная Раштоном:

$$v = k_0\lambda/\tau, \tag{1}$$

где $k_0 = (1 - \varkappa)/\varkappa$ — так называемый «фактор безопасности», λ — характеристическая длина, τ — постоянная времени волокна, $\varkappa$ — нормированный порог, по формуле совпала с аналогичной формулой Рашевского. Формула (1), называемая обычно формулой Рашевского — Раштона, была до недавнего времени самой популярной, не только в виду крайней простоты, но и из-за того, что согласуется *качественно* с экспериментальными данными: скорость v распространения возбуждения по волокнам (аксонам) пропорциональна корню квадратному из диаметра волокна d; последнее следует из того, что в (1) характеристическая длина $\lambda \sim \sqrt{d}$, а остальные параметры не зависят от d.

2. Парадокс модели Оффнера — Вайнберга — Янга

Вполне «реалистическая» модель волокна с изменяющейся при возбуждении проводимостью мембраны впервые была рассмотрена Оффнером, Вайнбергом и Янгом [177]. Свойство изменения (увеличения) проводимости мембраны при возбуждении незадолго было открыто Колом и Куртисом, измерявших импе-

данс мембраны гигантского аксона кальмара и водоросли Nitella в покое и при прохождении возбуждения [138, 139]. Эти эксперименты Кола и Куртиса выявили параметрическую природу процесса возбуждения и тем самым подтвердили мембранную гипотезу Бернштейна [131]. Та часть этой гипотезы, которая собственно относится к возбуждению, в краткой форме может быть сформулирована в настоящее время следующим образом.

Гипотеза Бернштейна. Возбуждение — результат увеличения проводимости мембраны.

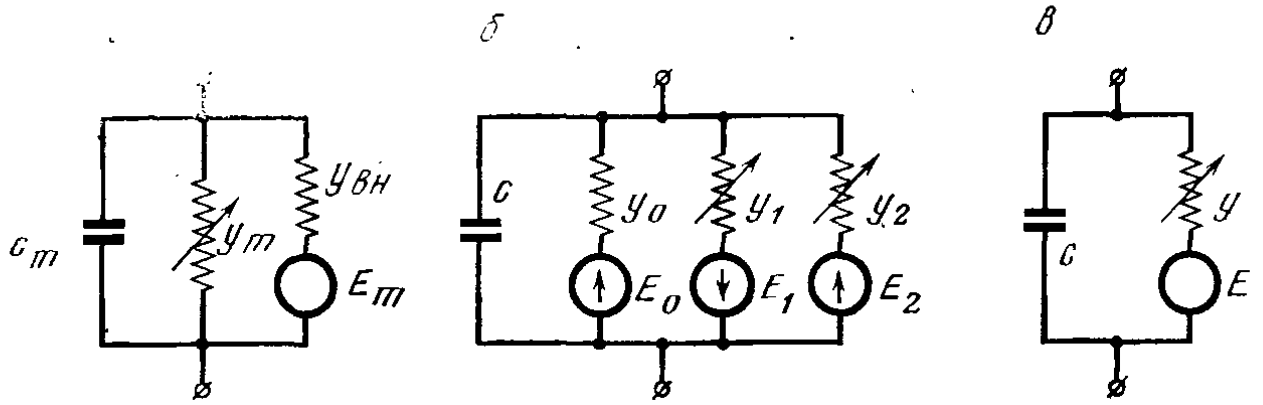


Рис. 76. Преобразование моделей Оффнера—Вайнберга—Янга (*а*) и Ходжкина—Хаксли (*б*) к обобщенной эквивалентной схеме (*в*)

При этом Бернштейн исходил из представления, что в покое мембрана нервного волокна поляризована и подобна заряженному конденсатору, а при возбуждении мембрана-конденсатор шунтируется проводимостью, благодаря чему возникает мембранный ток и мембрана деполяризуется.

Окончательное подтверждение гипотеза Бернштейна получила в модели Ходжкина — Хаксли (см. ниже подраздел 4), но первоначальная попытка формализации этой гипотезы, предпринятая Оффнером, Вайнбергом и Янгом, содержит конструктивную ошибку.

Электрическая модель Оффнера — Вайнберга — Янга содержит следующие электрические компоненты мембраны (рис. 76): емкость c_m, переменную проводимость $y_m = y_m(u, t)$, источник ЭДС E_m с постоянной внутренней проводимостью $y_{вн}$. Для упрощения вычислений временное поведение переменной проводимости y_m было выбрано в форме прямоугольного импульса. Ошибка модели состоит в параллельном способе соединения переменной проводимости y_m и источника ЭДС, но следует идее Бернштейна о шунтировании заряженного конденсатора. Чтобы выявить свойства этой электрической схемы, преобразуем её в более простую, вводя обобщенную проводимость $y = y_m + y_{вн}$ и новую эквивалентную ЭДС $E = E_m \cdot y_{вн}/(y_m + y_{вн})$ (см. рис. 76). Эти обобщенные элементы явля-

ются функциями мембранного потенциала u : $y = y_i = (1 + m_i)y_{вн}$, $E = E_i = E_m/(1 + m_i)$, где $i = 0$ при $u < h$ и $i = 1$ при $u \geqslant h$, а $m_i = y_m^i/y_{вн}$, т. е. индекс 0 относится к состоянию покоя, а 1 — к состоянию возбуждения. Величину эффективной проводимости мембраны y_1 при возбуждении и разность эффективных величин ЭДС пассивной и активной частей волокна можно записать так:

$$y_1 = my_0, \quad \Delta E = E_1 - E_0 = \bar{E}_m(1 - m)/m, \tag{1}$$

где $m = (1 + m_1)/(1 + m_0)$, $\bar{E}_m = E_m/(1 + m_0)$.

Рассматривая формулы (1), легко видеть следующее: если проводимость мембраны увеличивается при возбуждении, то $m > 1$, но тогда величина ΔE получается отрицательной. Таким образом, если порог h — положительная величина по отношению к потенциалу покоя, что характерно для реальных физиологических объектов, то данная схема не обеспечивает возможности проведения возбуждения.

3. Классификация схем возбуждения

Чтобы «научиться на ошибке» Оффнера, Ванберга и Янга, сравним свойства возможных электрических схем возбудимых элементов (ВЭ). Полезно сразу ограничить множество возможных вариантов ВЭ, вводя постулаты, которым исходно должны удовлетворять рассматриваемые модели: (1°) проводимость ВЭ при возбуждении увеличивается; (2°) потенциал — управляющая переменная состояний ВЭ. Выделенным условиям удовлетворяют возбудимые мембраны, поэтому ножество моделей ВЭ естественно сузить до этого «класса» систем.

Положим, что ВЭ обладает только двумя состояниями: 0 — покоя, 1 — возбуждения, а переходы $0 \rightleftarrows 1$ происходят скачком. Это «упрощение» соответствует поведению одиночного канала мембраны, мы только реальное вероятностное поведение заменим детерминированным, т. е. положим, что все каналы меняют состояния «закрыт» (0) $\leftrightarrow$ «открыт» (1) синхронно, тогда переменная проводимость мембраны работает как простой ключевой пороговый элемент: $y(u) = y_0\varepsilon(u - h)$. Естественно приблизить к реальной экспериментальной практике и теоретическую процедуру тестирования свойств ВЭ: полагая внутреннюю часть схемы ВЭ недоступной — как бы «черный ящик», изучим связь «внешних» характеристик — тока i и потенциала u внешнего источника. Постулат (2°) устанавливает исходную возможность определения связи переменных i, u методом фиксации потенциала u, т. е. описывать свойства ВЭ функцией $i = i(u)$, считая u независимой переменной. Функция $i = i(u)$ в быту называется «вольт — амперной характеристикой».

В общем случае можно построить только четыре варианта моделей ВЭ, которые отличаются типом и положением источника относительно «ключа», представляющего смены состояний канала (рис. 77):

$$i = y_0 u + y_1 (u - E_0)\, \varepsilon (u - h) \qquad \text{ВЭ1}$$

$$i = y_0 u + (y_1 u - I_0)\, \varepsilon (u - h) \qquad \text{ВЭ2}$$

$$i = y_0 u - I_0 + y_1 u \cdot \varepsilon (u - h) \qquad \text{ВЭ3}$$

$$i = y_0 (u - E_0) + y_1 u \cdot \varepsilon (u - h) \qquad \text{ВЭ4}$$

Пусть при возбуждении проводимость ВЭ изменяется в m раз, т. е. $y_1 = (m - 1)\, y_0$. Преобразуем все уравнения ВЭ1 — ВЭ4 к одинаковой обобщенной форме с эквивалентным источником ЭДС E:

$$i = (u - E)\, y. \qquad (1)$$

Тогда все варианты имеют одинаковую обобщенную проводимость $y = (1 + (m - 1)\, \varepsilon)\, y_0$, но различаются по значениям эффективной ЭДС:

$$E = \left\{ \frac{(m-1)\,\varepsilon}{1 + (m-1)\,\varepsilon} E_0,\ \frac{\varepsilon}{1 + (m-1)\,\varepsilon} \frac{I_0}{y_0},\ \frac{1}{1 + (m-1)\,\varepsilon} \frac{I_0}{y_0},\ \frac{E_0}{1 + (m-1)\,\varepsilon} \right\}.$$

Элементы этого множества значений E упорядочены в соответствии с номерами ВЭ. Все четыре варианта формально эквивалентны и легко видеть необходимые замены для преобразования одного варианта в другой, но это не означает ф и з и ч е с к о й эквивалентности этих вариантов. Действительно, например, переход ВЭ2 → → ВЭ1 требует замены I_0 на $y_1 E_0$, но, осуществляя такую замену, мы независимый источник I_0 делаем зависимым от проводимости y_1 в состоянии возбуждения, т. е. от величины m. Для вариантов ВЭ1 и ВЭ2 именно величины E_0 и I_0 соответственно следует считать заданными константами, тогда различия в вариантах проявляются в разных зависимостях эффективной ЭДС E от величины m. Для ВЭ1 характерно увеличение E с ростом m, а для ВЭ2 — уменьшение.

Основой для сравнения разных моделей ВЭ может служить вид функции $i = i\,(u)$. В случае ВЭ1 можно различать два основных вида этой функции, которые соответствуют двум отношениям порога h и потенциала равновесия E_0:

$$1)\ h < E_0, \qquad 2)\ h > E_0. \qquad (2)$$

На рис. 78, *а* ветви функции $i\,(u)$ выделены утолщенными участками прямых покоя $L_0 : i = y_0 u$ и двух прямых активного состояния L_1 и L_2, которые соответствуют условиям (2). Отвечающие этим

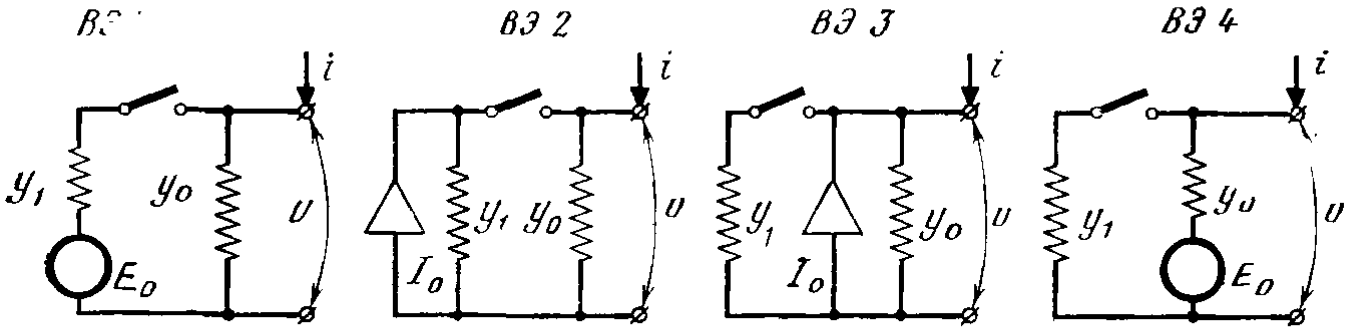


Рис. 77. Основные четыре варианта возбудимых элементов (ВЭ) с источниками ЭДС E_0 и тока I_0

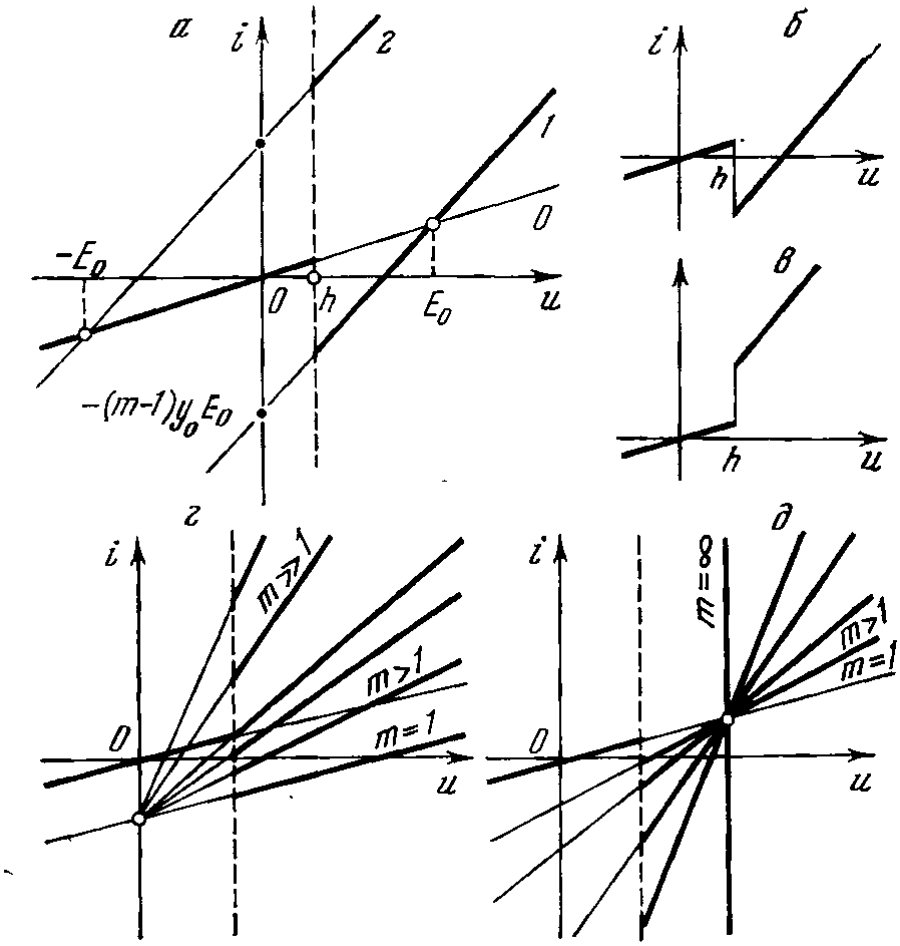


Рис. 78. Вольт-амперные характеристики активных элементов

а — построение характеристик ВЭ1 по набору (*i*, *u*)-прямых для пассивного (0) и двух активных (1, 2) состояний;

б, *в* — типичные формы вольт-амперных характеристик N и Z-элементов;

г, *д* — семейство по *m* вольт-амперных характеристик для ВЭ2 и N-характеристик для ВЭ1

основным типам формы функции $i(u)$ отдельно показаны на рис. 78, *б*, *в*. В дальнейшем для краткости первый вариант в (2) функции $i(u)$ назовем N-характеристикой, а второй — Z-характеристикой.

В модели ВЭ2 наблюдается та же зависимость типа характеристики от отношений (2), только теперь роль потенциала равновесия E_0 играет величина $I_0/y_1 = I_0(m-1)y_0$. Поэтому величина потенциала равновесия в токовом варианте ВЭ2, а значит и тип характеристики, зависят от величины m. Уменьшение величины потенциала равновесия с ростом m — основной критерий отличия токовой модели ВЭ2 от «потенциальной» ВЭ1, в которой $E_0 = \text{const}$, что видно из сравнения семейств функций $i(u; m)$ для разных m модели ВЭ2 (рис. 78 *г*) и модели ВЭ1 при, например, случае $h < E_0$ (рис. 78, *д*).

Для моделей ВЭ3 и ВЭ4 характерно пересечение прямых покоя L_0 и активного состояния L_1 на оси тока i, поэтому при $m > 1$ здесь возможен только один тип функции $i(u)$ — Z-характеристики.

Таким образом, свойства возбудимых элементов при любом способе их электрической организации можно определять типом характеристики, т. е. различать N- и Z-элементы. Для модели ВЭ1, которая наиболее соответствует возбудимой мембране, тип элемента при фиксированной величине порога $h > 0$ определяется величиной ЭДС источника E_0, т. е. величиной потенциала равновесия:

$$N\text{-элемент: } h < E_0; \quad Z\text{-элемент: } h > E_0. \tag{3}$$

Основные различия в свойствах N- и Z-элементов для распространения возбуждения связаны с знаком тока, который генерирует эти элементы при возбуждении: N-элемент генерирует положительный ток i, а Z-элемент — отрицательный. Поэтому, если составить последовательную цепь из N-элементов, то возбуждение одного из элементов N-цепи сопровождается генерацией тока, который меняет потенциал на соседних элементах в положительном направлении, что может привести к возбуждению соседних элементов и к распространению возбуждения по цепи. В аналогичной цепи из Z-элементов возбуждение одного из элементов сопровождается отрицательным сдвигом потенциала на соседних элементах, поэтому самопроизвольное распространение возбуждения в Z-цепи невозможно.

В общем случае произвольных моделей ВЭ и моделей тканевых объектов порог может оказаться как положительным, так и отрицательным по отношению к потенциалу покоя (выше мы ограничились рассмотрением первого варианта знака порога), поэтому условия возможности распространения возбуждения в ткани должны формулироваться инвариантным образом.

Принцип знакового соответствия. Взаимодействие активных элементов ткани организуется так, что знаки входных и выходных воздействий элементов совпадают.

Прямое взаимодействие N-элементов удовлетворяет этому принципу, а аналогичное взаимодействие Z-элементов — не удовлетворяет.

Здесь термин «прямое взаимодействие» означает отсутствие перекреста связей в последовательных соединениях элементов. Если сравнивать с мембраной клетки, то она имеет внутреннюю поверхность и наружную, которые соответствуют разным полюсам ВЭ. В дискретных искусственных реализациях модели нервного волокна соседние ВЭ можно соединять так, что внутренний полюс одного соединяется с внешним полюсом другого. Используя такие перекрестные связи, можно организовать распространение возбуждения в Z-цепи. Такой вариант модели нерва реализовал,

например, У. Грей с помощью газоразрядных ламп [42], а также Кате с помощью четырехслойных полупроводниковых диодов [140]. Однако в реальных непрерывных по плазме волокнах и других видах СТ возможны только прямые связи мембранных ВЭ, поэтому здесь возможен единственный способ организовать распространение возбуждения — с помощью N-элементов.

Модель Оффнера — Вайнберга — Янга реализует гипотезу Бернштейна в виде варианта ВЭ4, т. е. эта модель обладает свойствами Z-элемента и, значит, не удовлетворяет принципу знакового соответствия.

Если N- и Z-элементы имеют общую нагрузку, то такую функциональную пару ВЭ можно рассматривать как один совмещенный NZ-элемент. В общем случае потенциал совмещенного ВЭ описывается так:

$$u = (y_0^{-1} j + \mu_N E_N + \mu_Z E_Z)/(1 + \mu_N + \mu_Z), \tag{4}$$

где y_0 — проводимость нагрузки, j — ток внешнего источника, $\mu_N = m_N - 1$, $\mu_2 = m_2 - 1$. В покое $\mu_N = \mu_Z = 0$ и потенциал $u = j/y_0$ определяется только внешними «силами». Мы не будем останавливаться на сравнениях разных вариантов совмещения N- и Z-компонент и ограничимся наиболее интересным случаем: при одинаковых порогах активации N-компонент обладает меньшей реактивностью, а Z-компонент — большей. Характер реактивного поведения компонент определяется с помощью переходных функций изменения их проводимостей в условиях «фиксации потенциала».

Замечание 1. Переходные функции пассивной мембраны определяются как изменение потенциала $u(t)$ в ответ на ступенчатое изменение тока $j = j_0 \cdot \varepsilon(t)$. Такая форма определения переходного процесса (см. раздел 8) обусловлена тем, что емкостной ток пропорционален скорости изменения потенциала du/dt. Обратная форма переходного процесса — с помощью функции изменения тока $i(t)$ в ответ на ступенчатое изменение потенциала $u = u_0\varepsilon(t)$ — используется для описания индуктивной реактивности, так как потенциал на индуктивности пропорционален скорости изменения тока di/dt. Поведение переменных проводимостей мембраны при активации больше походит на индуктивную реактивность и процедура определения переходных функций ионных токов в ответ на ступенчатое (надпороговое) изменение мембранного потенциала обычно называется «методом фиксации потенциала».

Пусть $\alpha_1(t)$ и $\alpha_2(t)$ — переходные функции N- и Z-компонент соответственно, которые можно представлять как переходные функции относительного изменения проводимости этих компонент: $\mu_N = \mu_1\alpha_1(t)$, $\mu_Z = \mu_2\alpha_2(t)$, где μ_1, μ_2 — максимальные относительные проводимости. Простейшая модель реактивного поведения компонент представляется функциями:

$$\alpha_k(t) = \varepsilon(t - \theta_k^+), \tag{5}$$

при условии $u = u_0\varepsilon(t)$ и $u_0 > h$, где $k = 1, 2$. Другой более привычный тип переходного процесса дают функции:

$$\alpha_k(t) = 1 - \exp(-t/\tau_k). \tag{6}$$

Меньшая реактивность N-компонента в этих моделях определяется условиями: $\theta_1^+ < \theta_2^+$ — для функций (5), $\tau_1 < \tau_2$ — для функций (6). Используя выражение (4) и заданные переходные функции проводимостей компонент, мы можем описать развитие потенциала действия $u(t)$ для произвольного надпорогового стимула $j(t)$ как решения нелинейного интегро—дифференциального уравнения. В частном случае активации одного из компонент это уравнение имеет следующий вид:

$$u = j + (u - E)\frac{d}{dt}(\alpha * u), \tag{7}$$

где $j = j(t)$ — заданная функция «стимула», а $u = u(t)$ — искомая функция «ответа», E — константа; в записи (7) использована нормировка на y_0 и $\max \mu$.

Пусть функция $\alpha_1(t)$ является монотонно возрастающей, то N-компонент ведет себя как «тригер» с устойчивым активным состоянием, тогда дополнительная «искусственная» задержка активации Z-компонента ведет к формированию «продленного ответа» [114] с амплитудой плато $u = \mu_1 E_1/(1 + \mu_1)$, если к этому моменту $j \equiv 0$. В этом случае «инактивация» N-компонента может произойти только при условии, что активация Z-компонента снижает потенциал до подпороговой величины, т. е., согласно выражению (4), характеристики N- и Z-компонент в момент инактивации совмещенного ВЭ должны удовлетворять условию

$$\mu_2(a + \varkappa) > \mu_1(1 - \varkappa) - \varkappa, \tag{8}$$

где $a = -E_2/E_1$, $\varkappa = h/E_1$.

Совместное использование менее реактивного N-компонента и более реактивного Z-компонента — это один из способов решения задачи генерации импульса конечной длительности. Другой возможный способ решения данной задачи — использование одиночного N-элемента, проводимость которого обладает собственной инактивацией, т. е. тогда переходная функция этого элемента $\alpha_1(t)$ должна быть финитной — отличной от нуля на конечном интервале времени. Интересно, что оба эти способа постактивационной реполяризации мембраны используются одновременно в реальной картине возбуждения.

4. Кинетика возбуждения мембраны

Мембрана нервных и мышечных волокон организована как совмещенный NZ-элемент. Величины ЭДС натриевой E_1 и калиевой E_2 «батарей», а также величина порога h, измеряемые относитель-

но величины потенциала покоя, имеют следующие значения: $E_1 = 140$ мВ, $E_2 = -12$ мВ, $h = 25$ мВ [113]. Уже из этих цифр следует, что натриевый источник является N-элементом, а калиевый — Z-элементом.

Полная эквивалентная электрическая схема мембраны, например гигантского аксона кальмара, кроме пассивных электрических элементов — мембранной емкости c_0, проводимости «утечки» y_0 (которая является главным образом каналом для анионов) и соответствующей равновесной ЭДС E_0, содержит «активные» переменные проводимости y_1 — для ионов натрия, и y_2 — для ионов калия, последовательно с которыми включены соответствующие равновесные ЭДС E_1 и E_2 (рис. 76).

Существенной особенностью кинетики активации мембраны нвляется не только разная направленность токов натрия и калия, но и различное временно́е поведение переменных проводимостей y_1 и y_2, как в акте одиночного возбуждения — при генерации «потенциала действия», так и в условиях фиксации потенциала.

Переходный процесс изменения калиевой проводимости $y_2(t)$ можно описывать с помощью функций (3.6), поскольку этот процесс является монотонным, но для него характерны следующие свойства: 1) S-образная форма начального изменения проводимости; 2) нелинейная зависимость максимальной проводимости от величины скачка потенциала. Чтобы удовлетворить этим свойствам, в модели Ходжкина — Хаксли кинетика калиевой проводимости представляется как 4-я степень переходной функции $\alpha_2(t)$ вида (3.6), т. е.

$$y_2(t) \sim (\alpha_2(t))^4. \tag{1}$$

Кинетика активации натриевой проводимости в первом приближении подобна калиевой, но имеет постоянную времени на порядок меньшую, т. е. если и здесь за «базисный» переходной процесс использовать функцию $\alpha_1(t)$ вида (3.6), то $\tau_2/\tau_1 \simeq 10$. Кроме того, для натриевой проводимости характерно последующее «самопроизвольное» уменьшение проводимости $y_1(t)$. Последнее означает, что натриевая проводимость обладает собственным процессом инактивации. В модели Ходжкина — Хаксли переходный процесс натриевой проводимости определяется следующим образом:

$$y_1(t) \sim (\alpha_1(t))^3 \beta(t), \tag{2}$$

где $\beta(t) = 1 - \alpha_0(t)$, а функции $\alpha_0(t)$ и $\alpha_1(t)$ описываются по формуле (3.6.) Поэтому в правой части (2) первый сомножитель является монотонно возрастающим с конечным пределом 1 и описывает кинетику активации, а второй сомножитель является монотонно убывающим до нуля при $t \to \infty$ и описывает кинетику инактивации натриевой проводимости.

Использование функций $\alpha_k(t)$ вида (3.6), где $k = 0, 1, 2$, в качестве базисных функций переходных процессов (1) и (2) означает, что за основу описания этих процессов берется поведение линейной системы 1-го порядка, которое в общем случае определяется линейным дифференциальным уравнением 1-го порядка:

$$\tau_k \frac{d\alpha_k}{dt} + \alpha_k = u(t)\,\varepsilon(u - h). \tag{3}$$

Нелинейные преобразования (1) и (2) решений этого уравнения можно интерпретировать как увеличение порядка определяющего уравнения. Действительно, из соотношения (1) имеем: $\alpha_2 \sim \sim d^3y_2/dt^3$, поэтому, с учетом уравнения (3), можно считать, что данное описание калиевой проводимости эквивалентно описанию на основе решений дифференциального линейного уравнения 4-го порядка. Эта интерпретация распространяется и на форму описания натриевой проводимости (2). Таким образом, модель Ходжкина — Хаксли описывает кинетику возбуждения мембраны как поведение линейной системы 4-го порядка с потенциалзависимыми коэффициентами. Если стремиться пользоваться гладкими решениями, то для многих практически важных ситуаций модель Ходжкина — Хаксли можно редуцировать до системы 2-го порядка [57].

Физические интерпретации реальной кинетики возбуждения в настоящее время следует строить с учетом современных представлений о свойствах одиночных каналов. Л. Н. Ермишкин изучил модель ионной проводимости мембраны, в которой смена состояний каналов определяется в виде «многоступенчатой химической реакции» [50]. Если выделять только два состояния каждого канала: 0 — непроводящее и 1 — проводящее, то кинетика смен состояний определяется так:

$$0 \underset{k_{10}}{\overset{k_{01}}{\rightleftharpoons}} 1, \tag{4}$$

где k_{01} и k_{10} — константы скоростей «реакции» переходов, которые являются функциями только мембранного потенциала u. Переходные процессы в этой простейшей модели описываются функциями вида (3.6), если под $\alpha_k(t)$ понимать долю каналов вида k, перешедших в состояние 1. Основную идею модели Ермишкина можно кратко выразить следующим образом: канал имеет много различных состояний, из которых проводящим служит, например, только одно; в покое все каналы сосредоточены в одном из непроводящих состояний; возбуждение есть процесс потенциалзависимой миграции каналов из начального состояния в конечное состояние через некоторое множество промежуточных состояний; каналам без инактивации отвечает случай, когда проводящим служит конечное состояние, а каналам с инактивацией отвечает случай, когда проводящим является промежуточное состояние.

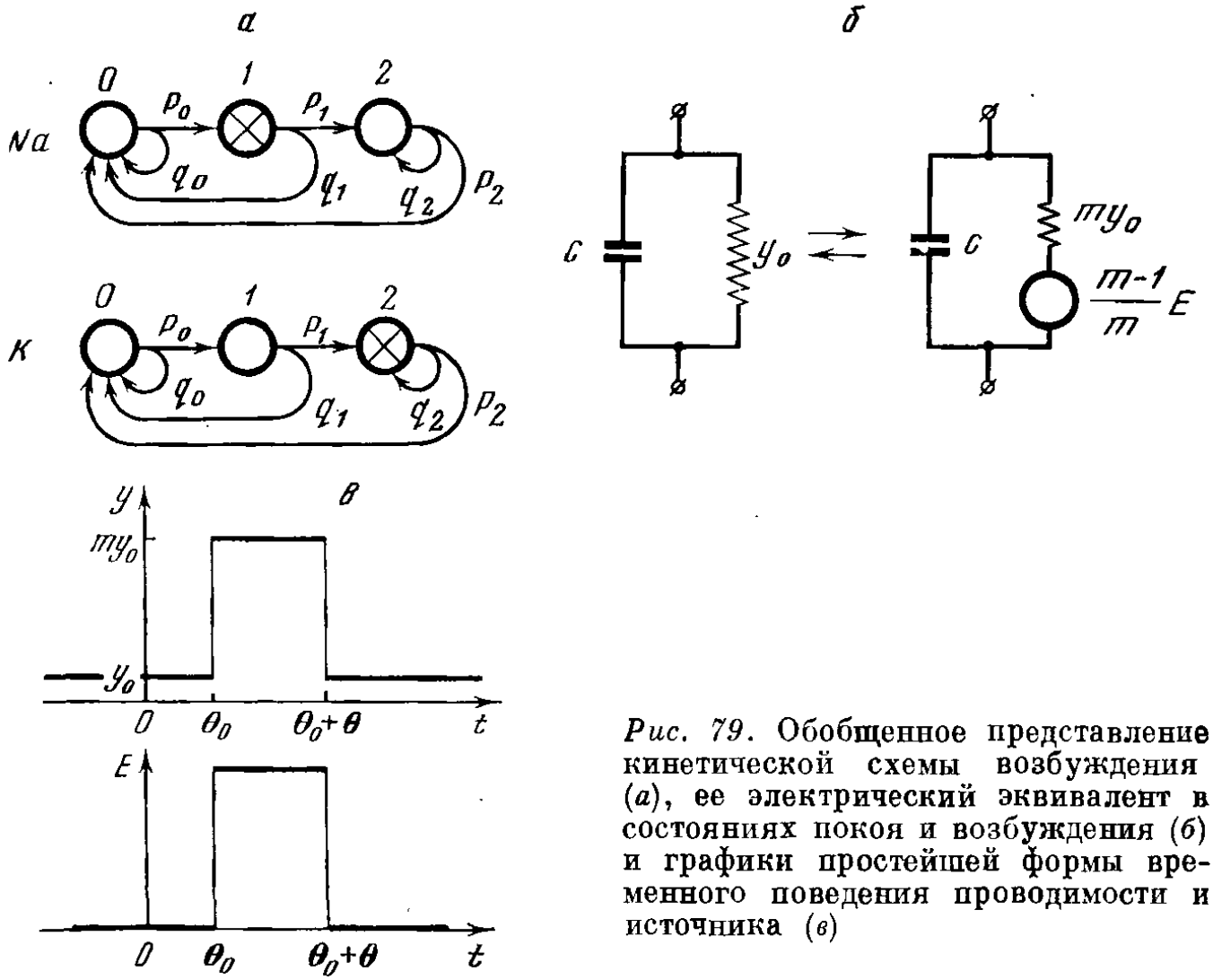


Рис. 79. Обобщенное представление кинетической схемы возбуждения (*а*), ее электрический эквивалент в состояниях покоя и возбуждения (*б*) и графики простейшей формы временного поведения проводимости и источника (*в*)

Кинетический формализм модели Ермишкина нетрудно согласовать с обычным феноменологическим формализмом модели Ходжкина — Хаксли, но при этом язык кинетических схем представляется физически более содержательным. Например, хорошее описание свойств калиевой проводимости дает цепная схема с 4 состояниями [50], которая формально эквивалентна описанию (1).

Модель Ермишкина можно усовершенствовать и унифицировать, если дифференциальный формализм химической кинетики заменить интегральным (см. главу 6). В последнем случае локальная кинетика состояний задается с помощью собственных функций состояний $\varphi_x(t)$, где x — номер состояния. Линейным дифференциальным моделям Ермишкина соответствует случай выбора функций $\varphi(t)$ экспоненциального типа. При таком ограничении выбора вида функций $\varphi_x(t)$ поиск подходящей кинетической модели сводится к сравнениям разных вариантов связей состояний. Интегральный метод позволяет реализовать другой крайний случай (а также использовать комбинированные варианты): исходно выбрать наиболее простую схему и различия в кинетическом поведении моделировать подбором функций $\varphi_x(t)$. Например, кинетику натриевой и калиевой проводимостей можно моделировать

на основе одной и той же схемы связей состояний (рис. 79, *а*), но с различным выбором проводящих состояний и собственных функций состояний в каждом из этих случаев.

5. Простейшая модель возбудимой мембраны

Во всех случаях, когда возбуждение рассматривается как целостный электрический процесс можно не разделять разные ионные токи и, например, кинетику калиевой проводимости включать в процесс натриевой инактивации. Более того, сильная степень увеличения натриевой проводимости позволяет даже не учитывать свойства заднего фронта возбуждения, например, в задачах проведения возбуждения (см. раздел 16).

В обобщенном описании возбуждения электрическую схему мембраны удобно сводить к одной переменной проводимости y, согласно формуле (3.1). В этом варианте одновременно с увеличением обобщенной проводимости y осуществляется включение обобщенной ЭДС, поэтому совместное изменение проводимости мембраны и эффективности источника описывается одним переменным параметром $m = m\,(t;\,u)$. Для покоящейся мембраны $m \equiv 1$ и тогда можно положить $y = 1$, а ЭДС $E = 0$; при возбуждении поведение этих характеристик описывается так:

$$y = m, \qquad E = (m - 1)/m, \tag{1}$$

т. е. при больших $m \gg 1$ имеем $E \simeq 1$. В формуле (1) проводимость нормируется на величину в покое, а потенциал — на величину потенциала равновесия активирующего иона. Для каждой модели возбуждения — Ходжкина — Хаксли, Нобла и др. — можно строить функцию обобщенной проводимости $m\,(t;\,u)$, принимая ее за основную определяющую функцию процесса.

Из всех возможных приближенных описаний кинетики возбуждения выделим самое простое: переходные функции проводимостей имеют вид прямоугольных скачков (3.5). Тогда задержка активации натриевой проводимости θ_1^+ определяет «начальную задержку» развития возбуждения, которая далее обозначается через $\theta_0 = \theta_1^+$, а задержка активации калиевой системы θ_2^+ определяет общую длительность импульса возбуждения $\theta = \theta_2^+ - \theta_1^+$. В данной прямоугольной форме описания инактивации натриевой проводимости можно представить с помощью переходной функции $\alpha_1\,(t)$ следующего вида:

$$\alpha_1\,(t) = \pi\,(t - \theta_0;\,\theta). \tag{2}$$

Очевидно, в таком представлении натриевой проводимости и физическая, и математическая необходимость введения калиевой системы отсутствуют. Основное достоинство такой модели — в ней

используются только самые необходимые характеристики возбуждения: 1) степень увеличения проводимости мембраны m; 2) начальная задержка развития возбуждения θ_0; 3) длительность возбуждения θ. Для дальнейших ссылок эту форму описания мембраны удобно выделить.

Модель параметрического возбуждения. Пусть в момент $t = 0$ потенциал покоящейся мембраны достигает порога: $u(t) \geqslant \varkappa$ при $t \geqslant 0$, где $\varkappa$ — нормированный порог; тогда согласно формуле (2), в интервале $[0, \theta_0)$ проводимость мембраны неизменна, а в момент $t = \theta_0$ скачком увеличивается в m раз и одновременно включается источник ЭДС (1); в момент $t = \theta_0 + \theta$ мембрана возвращается в состояние покоя.

Отметим связь этой модели с кинетической схемой натриевой проводимости (рис. 79, *а*). Переходная функция (2) промежуточного проводящего состояния реализуется при следующем выборе собственных функций состояний: $\varphi_0(t) = \pi(t; \theta_0)$, $\varphi_1(t) = \pi(t; \theta)$, $\varphi_2(t) = \pi(t; \tau)$, тогда τ — длительность рефрактерного состояния. В таком функциональном оснащении данная кинетическая схема становится подобной «автоматной модели» ВЭ, которая определена в разделе 5.

16. ПРОВЕДЕНИЕ ВОЗБУЖДЕНИЯ

Интересуясь главным образом свойствами стационарного распространения возбуждения в однородных синцитиальных средах, мы можем в качестве основного объекта сравнения разных моделей возбуждения выбрать непрерывное волокно. Кроме начального общего сравнения уравнений распространения для токовых и потенциальных мембранных источников дальнейшее сравнение моделей проводится на основе «функций распространения», которые выше использовались для описания проведения возбуждения в нейронной ткани (см. раздел 11).

1. Токовые и потенциальные модели возбуждения

Если исходить не из известных параметрических моделей возбудимой мембраны (см. раздел 15), а из «общих соображений», то можно различать потенциальные (параметрические) модели с переменной проводимостью мембраны и модели токовые — с постоянной проводимостью. Так как условие постоянства проводимости мембраны при возбуждении эквивалентно условию, что источники активности являются источниками тока $j(x, t)$, подключение которых к ткани не меняет ее пассивных электрических свойств. Поэтому распространение возбуждения в СТ при постоянной проводимости мембраны можно описывать на основе того же интегрального

уравнения нейронной ткани. (см. раздел 10), с соответствующей заменой функции Грина, которая теперь не представляется в виде произведения пространственной и временной функций. Например, для бесконечного волокна следует пользоваться функцией Грина:

$$g(x, t) = g_1(x, t) \equiv \frac{1}{2\sqrt{\pi t}} e^{-t-x^2/4t}. \qquad (1)$$

Понятие траектории распространения при этом сохраняет прежний смысл и в целом методы решения задачи распространения остаются теми же, что и для рассмотренной нейронной ткани (см. раздел 10).

Таким образом, если бы реальные синцитиальные ткани возбуждались не параметрически, т. е. не благодаря увеличению проводимости возбужденной мембраны, а с помощью процессов, меняющих только мембранный ток, то теория распространения для СТ свелась бы к исследованию влияния на свойства распространения вида функции Грина пассивной ткани на основе уравнений распространения, полученных выше для НТ. Параметричность реального процесса возбуждения существенно видоизменяет задачу.

Учет изменения проводимости мембраны при возбуждении ведет к модификации уравнения распространения. Во-первых, меняет свой вид функция Грина: однородная в покое СТ становится неоднородной при наличии возбужденной области, так как проводимость мембраны $y = y(x, t)$; поэтому функция Грина в каждой точке возбужденной области по-разному зависит от мгновенного распределения проводимости. Во-вторых, теперь плотность генерируемого тока является функцией распределения проводимости. Поэтому поле потенциала СТ описывается интегральным уравнением

$$u(x, t) = \iint_{\Omega} g(x, \xi; t, \tau; y)\, j(\xi, \tau; y)\, d\xi\, d\tau,$$

в котором подинтегральные функции зависят от u в силу зависимости от потенциала проводимости y. Траектория распространения теперь не входит явным образом в уравнение поля потенциала СТ и может быть определена только впоследствии из дополнительного уравнения $u(x, t) = h$. Начальные условия определяются заданием начального распределения стимулирующего тока.

Решение задачи распространения возбуждения в СТ существенно упрощается в предельном случае увеличения проводимости мембраны при возбуждении, когда $m = \infty$. Этот случай эквивалентен подключению к ткани источника ЭДС с нулевым внутренним сопротивлением. Функция Грина для волокна с таким источником

имеет следующий вид:

$$g(x, t) = g_2(x, t) \equiv \frac{x}{2t\sqrt{\pi t}} \exp(-t - x^2/4t). \qquad (2)$$

Для задач стационарного проведения возбуждения на основе выражений (1) и (2) можно определить «функции Грина стационарного движения», которые в системе координат, связанной с подвижным точечным источником, описывают стационарные поля этих источников. Очевидно, профили таких стационарных полей зависят от скорости v движения источника и направления. Пусть переход в подвижную систему совершен и $x = 0$ — положение источника в новой системе координат. Преобразуя соответствующим образом общее дифференциальное уравнение волокна (см. раздел 12), найдем характеристические величины длины и проводимости λ_+, σ_+ для правой части волокна $x > 0$, а также величины λ_-, σ_- для левой части волокна $x < 0$, где

$$\lambda_\pm = \lambda_0/\alpha_\pm, \quad \sigma_\pm = \sigma_0\alpha_\pm. \qquad (3)$$

Здесь λ_0, σ_0 — соответствующие величины в случае неподвижного источника $v = 0$,

$$\alpha_\pm = \sqrt{\nu^2 + 1} \pm \nu, \quad \nu \equiv v\tau_0/2\lambda_0, \qquad (4)$$

величина ν — нормированная скорость движения, выраженная в долях «характеристической скорости» λ_0/τ_0 с множителем 1/2.

Для токового источника вместо формулы (1) получаем

$$g_1(x; \nu) = (\sigma_+ + \sigma_-)^{-1} \exp\left(-\frac{|x|}{\lambda_\pm}\right), \qquad (5)$$

где λ_+ для $x > 0$ и λ_- для $x < 0$. С помощью такого стационарного фундаментального решения можно обычным способом определять поле потенциала $u(x)$ распределенного источника $j(x)$, который как целое перемещается с постоянной скоростью ν, тогда $u(x) = j(x) * g_1(x; \nu)$.

Аналогично для источника ЭДС вместо формулы (2) имеем

$$g_2(x; \nu) = \exp(-|x|/\lambda_\pm). \qquad (6)$$

В данном случае поле распределенного источника строится проще: внутри области источника $u(x) \equiv 1$, а справа и слева от этой области поле описывается ветвями функции (6). Функции Грина (1), (2) представляют фундаментальные поля волокна для источников, которые являются точечными в пространстве — времени $\{x\} \times \{t\}$, а поля (5), (6) можно рассматривать в этом расширенном пространстве, как порождаемые одномерными источниками, распределенными на стационарных траекториях движения. Описания более общих случаев движения возбуждения можно строить аналогичным образом.

2. Модель с токовыми мембранными источниками

Пусть возбуждение мембраны моделируется генерацией импульсов плотности тока $j(t)$, т. е. без изменения проводимости мембраны (см. подраздел 1), и пусть $t = \vartheta(x)$ — траектория движения переднего края возбужденной области Ω^*. Тогда, как и в теории НТ (раздел 10), поле потенциала, индуцированное движением этой области описывается следующим интегралом:

$$u(x, t) = \iint\limits_{\Omega^*} g(x - \xi, t - \tau)\, j(\tau - \vartheta(\xi))\, d\xi\, d\tau. \quad (1)$$

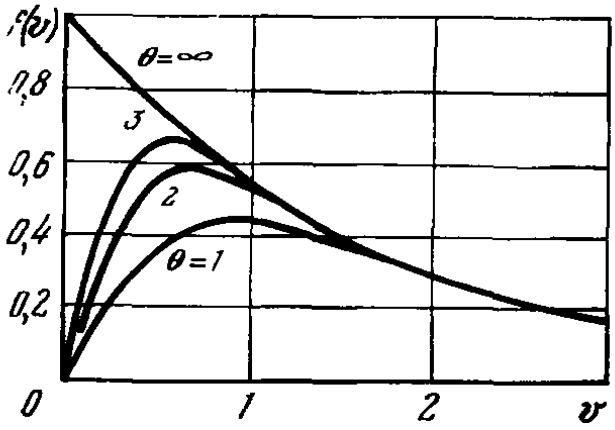


Рис. 80. Функция распространения $f(v)$ для токовой мембранной модели возбуждения при разных величинах $\theta = 1, 2, 3, \infty$ длительности возбуждения

Вычисляя этот интеграл для стационарной траектории $t = x/v$ и бесконечного импульса $j(t) = \varepsilon(t - \theta_0)$, получим [92]:

$$u(x) = (\alpha_-/\sqrt{\nu^2 + 1}) \cdot \exp[-\alpha_+(x + l_0)], \quad (2)$$

где $l_0 = \theta_0 v$. Этот результат легко обобщается на импульсы вида $j_n(t)$, которые представляют собой «дискретные производные» функции $\varepsilon(t)$ и изображены на рис. 68. Строя для этого общего случая функцию распространения (см. раздел 11), получаем

$$f(\nu) = \frac{\alpha_-}{\sqrt{\nu^2 + 1}} e^{-\alpha_+ l_0} (1 - e^{-\alpha_+ l})^n. \quad (3)$$

Графики этой функции для нулевой задержки $\theta_0 = 0$ и $n = 1$, т. е. для простого прямоугольного импульса $j_1(t) = \pi(t; \theta)$, даны на рис. 80.

3. Модифицированная модель Рашевского

В исходной модели Рашевского не учитывалась емкость мембраны волокна. Если исправить этот недочет исходной модели, то основным признаком этой модели является представление возбуждения продольным источником тока (см. подраздел 15.1). При постоянстве продольного тока i_0, вытекающего из активной области Ω^* потенциал на переднем крае этой области определяется так: $u(0) = i_0/\sigma_+$. Отсюда для модифицированной модели Рашевского получаем следующую функцию распространения:

$$f(\nu) = \sqrt{\nu^2 + 1} - \nu. \quad (1)$$

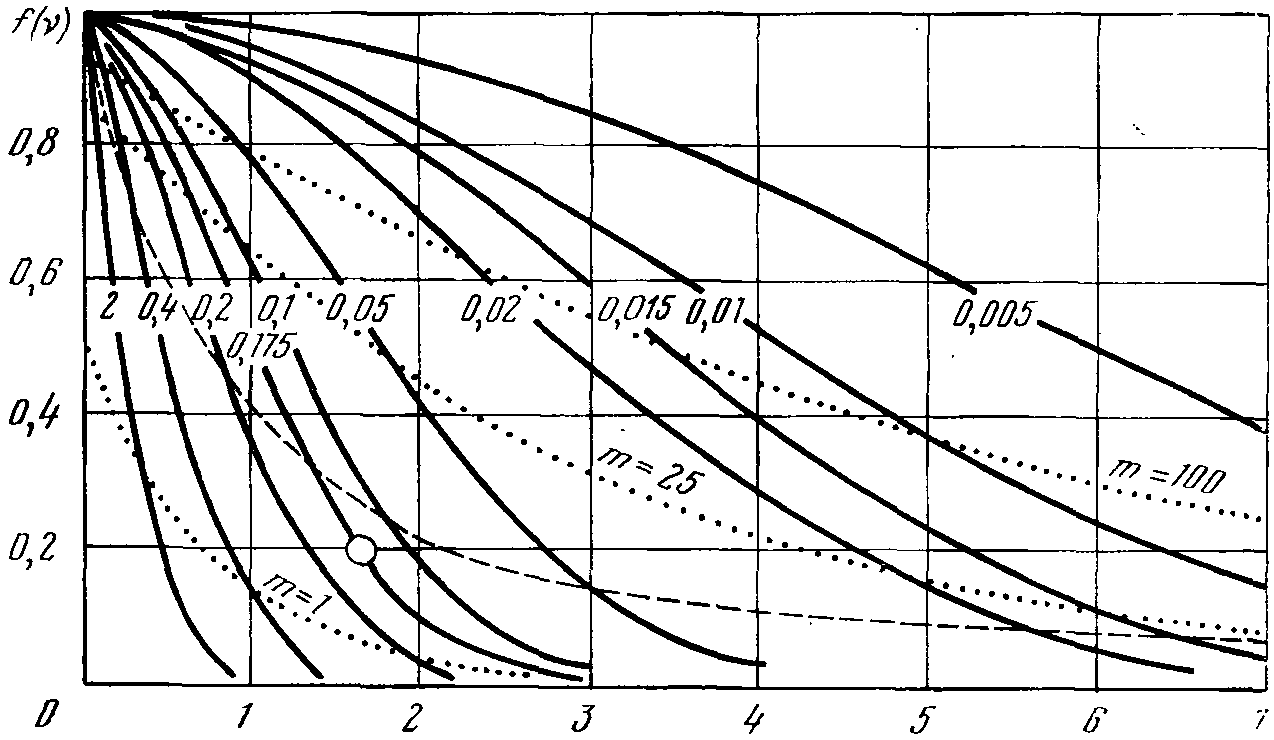


Рис. 81. Зависимость формы функции распространения $f(\nu)$ предельной модели с источником ЭДС от величины $\theta_0 = 0{,}005$; ... 2 задержки активации

Для сравнения изображены аналогичные функции для модели Рашевского с учетом емкости мембраны (пунктирная кривая) и модели Оффнера—Вайнберга—Янга для трех значений $m = 1, 25, 100$ (точечные кривые). Выделенная точка (кружок) соответствует данным проведения по гигантскому аксону кальмара [91]

Для аксона кальмара эта функция дает довольно близкую оценку скорости распространения нервного импульса (рис. 81).

4. Экспериментальные свойства скорости проведения возбуждения

Прежде чем переходить к рассмотрению параметрических моделей возбуждения покажем, что необходимость их использования также следует из свойств скорости распространения возбуждения [91]. Дополнительные аргументы необходимости использования именно таких моделей, по-видимому, могут оказаться полезными, поскольку порой интерпретации реальной схемы возбуждения не являются адекватными с физической точки зрения [64, 73].

Рассмотрим в общем виде свойства функции распространения, как функции основных параметров возбуждения: m, $\bar{\theta}_0 = \theta_0/\tau$, $\bar{\theta} = \theta/\tau$ (см. раздел 15.1). Разрешим уравнение $f(\nu; \bar{\theta}_0, \bar{\theta}, m) = \varkappa$ относительно скорости ν:

$$\nu = F(\varkappa, \bar{\theta}_0, \bar{\theta}, m) \qquad (1)$$

Обсудим свойства это общего выражения, используя известные экспериментальные данные, которые представлены в сводной таблице (относительно исходных источников данных см. [91]). Из

Основные характеристики возбудимых объектов

	λ мм	τ мс	γ	θ мс	θ_0 мс	ϰ	m	τ/θ_0	q
Аксоны:									
кальмара	6,2	1,0	1,71	1,0	0,173	0,2	100	5,8	9,35
рака	2,63	1,63	2,74	0,5	0,21	0,1		6,5	15,0
омара	1,61	2,3	6,4	2,0		0,1			
краба	2,0	6,8	8,15	0,6	0,1			68	
каракатицы	5,7	14,0	11,0	1,0	0,143			98	
Мышечные волокна:									
краба	0,9	4,6	0,77	4,0	3,0	0,5		15,3	10,6
аддуктор лягушки	1,0	10	6,3	1,5	0,45	0,24		22,2	30,1
Волокно Пуркинье	1,9	19,5	10,5	400	0,164	0,2	100	11,9	19,2
Водоросль *Nitella*	4,0	250	1,25	1000	500	0,3	200	0,5	0,6

этих данных следует, что скорость ν больше в тех случаях, в которых постоянная времени мембраны τ имеет большую величину. На первый взгляд существование зависимости ν от τ и тем более такой ее характер могут показаться странными. Однако этот факт закономерен и чрезвычайно важен для понимания свойств проведения возбуждения в нервных и других волокнах, или в произвольных объектах СТ.

Зависимость ν от τ в общем случае имеет двойную природу. В правую часть (1) постоянная времени мембраны τ входит как нормирующая величина, и длительности спайка θ, и задержки θ_0 : $\bar{\theta} \equiv \theta/\tau$, $\bar{\theta}_0 \equiv \theta_0/\tau$. При этом величины $\bar{\theta}$ и $\bar{\theta}_0$ оказывают противоположное действие на величину скорости ν: увеличение $\bar{\theta}$ повышает эффективность возбужденной области и способствует увеличению ν, а с увеличением $\bar{\theta}_0$ проведение может только замедляться. Поэтому характер зависимости ν от τ определяется степенью доминирования параметров θ и (или) θ_0 в функции F. Среди крайних случаев возможны следующие три:

1) F не зависит от θ и θ_0, тогда и ν не зависит от τ;

2) F зависит только от θ, тогда с ростом τ должно происходить уменьшение ν;

3) F зависит только от θ_0, тогда ν должно увеличиваться с ростом τ.

Таким образом, на основании экспериментальных данных по зависимости ν от τ можно заключить, что влияние размера воз-

бужденной области, если и имеется, то очень слабое и приведенная скорость распространения определяется, главным образом, скоростью деполяризации. Механизм ослабления роли θ, так же как и доминирования θ_0, обусловлен сильным увеличением проводимости мембраны при возбуждении. Близость условий проведения по реальным объектам к случаю 3 означает поэтому, что хорошее описание распространения по таким объектам должна давать модель $m = \infty$.

Малая чувствительность свойств распространения к форме переднего фронта проводимости связана, в первую очередь, с тем, что собственные времена увеличения проводимости обычно меньше постоянной времени τ мембраны. Так, у гигантского аксона кальмара натриевая проводимость достигает максимума за 0,175 мс, тогда как $\tau = 1$ мс. Поэтому для гигантского аксона кальмара можно в первом приближении принять, что проводимость изменяется мгновенно, но с задержкой $\theta_0 = 0{,}175$ мс. Подобные временные различия характерны и для других нервных, а также мышечных волокон (см. таблицу), только у водоросли Nitella длительность переднего фронта нарастания проводимости превосходит τ. В тех случаях когда прямые измерения кинетики увеличения проводимости мембраны при возбуждении отсутствуют, оценку величины θ_0 можно получить на основе данных о максимальной скорости деполяризации V и амплитуде потенциала действия U, тогда величина θ_0 определяется как минимальное время достижения максимума потенциала действия, т. е. $\theta_0 \simeq U/V$. Например, для гигантского аксона кальмара $V = 750$ в/с, $U = 120$ мВ, т. е. этот второй способ определения эквивалентной задержки возбуждения дает $\theta_0 = 0{,}18$ мс. Как видно оба способа дают практически одинаковые величины θ_0. Для других объектов в таблице величина θ_0 оценивалась вторым способом.

5. Простейшая параметрическая модель возбуждения

Рассмотрим предельный случай увеличения проводимости мембраны: $m = \infty$, т. е. возбуждение здесь моделируется включением мембранного источника ЭДС E с задержкой θ_0 и нулевым внутренним сопротивлением (см. 15.5). Очевидно в этом случае длительность возбуждения не влияет на скорость распространения возбуждения и единственным существенным параметром возбуждения является задержка активации θ_0. Используя фундаментальное решение (1.6), для траектории переднего фронта возбуждения $t = x/v$ находим поле потенциала $u(x)$ в момент $t = 0$: $u(x) = E \exp(-(x + l_0)/\lambda_+)$, где $x \geqslant -l_0$. Тогда функция распространения $f(\nu) = u(0)$, т. е.

$$f(\nu) = e^{-l_0/\lambda_+}, \tag{1}$$

где $l_0/\lambda_+ = 2\theta_0\nu(\sqrt{\nu^2+1}+\nu)$. Уравнение $f(\nu) = \varkappa$ в данном случае разрешимо относительно скорости ν и дает следующую формулу:

$$\nu = q/2\sqrt{1+q}, \tag{2}$$

где введено обозначение $q = \tau/\theta_0 \ln(1/\varkappa)$. Отсюда развернутая формула для абсолютной величины скорости возбуждения получается такой:

$$v = \frac{\lambda}{\theta_0}\ln\frac{1}{\varkappa}\left(1+\frac{\tau}{\theta_0}\ln\frac{1}{\varkappa}\right)^{-1/2}. \tag{3}$$

Последние выражения принципиально отличаются от известной формулы Рашевского — Раштона (15.1.1): $v = \lambda(1-\varkappa)/\tau\varkappa$ — по характеру зависимости v от τ и по наличию зависимости v от θ_0. Если формулу Рашевского — Раштона выразить в относительной или нормированной форме, то получим:

$$\nu = (1-\varkappa)/2\varkappa, \tag{4}$$

т. е. исходный формализм Рашевского — Раштона эквивалентен модели волокна с функцией распространения

$$f(\nu) = (1+2\nu)^{-1}. \tag{5}$$

Согласно (4), скорость ν не зависит от постоянной времени мембраны τ и поэтому находится в противоречии с экспериментальными данными (см. предыдущий подраздел и таблицу). Очевидно последним свойством обладает и модифицированная модель Рашевского, что следует из формулы (3.1).

Для нервных и мышечных объектов имеем $q \gg 1$ (см. таблицу 1), что позволяет вместо (2) писать $\nu = \sqrt{q/2}$, т. е. ожидаемая зависимость — это пропорциональность ν, корню квадратному из τ при прочих равных условиях. В этом случае абсолютная скорость v обратно пропорциональна $\sqrt{\tau}$:

$$v = \lambda\sqrt{\frac{\ln(1/\varkappa)}{\tau\theta_0}}. \tag{6}$$

Данное приближение (6) интересно тем, что в этом случае скорость возбуждения v не зависит от сопротивления мембраны. Действительно, выражая в (6) характеристические величины λ и τ через удельные электрические константы мембраны и плазмы (см. раздел 12), получим

$$v = \frac{1}{2}\sqrt{\frac{d}{R_iC_m}\frac{\ln(1/\varkappa)}{\theta_0}}. \tag{7}$$

Графики функции (1) для разных значений θ_0 приведены на рис. 81. На этом же рисунке выделена точка, отвечающая значениям ν и $\varkappa$ для гигантского аксона кальмара (по данным [113]).

Кривая (1), отвечающая значению $\theta_0 = 0{,}175$ проходит через выделенную точку, т. е. выбор величины эквивалентной задержки активации по времени достижения максимума натриевой проводимости является правильным и точным.

Функцию распространения $f(\nu)$ для модели возбуждения, которая описывается некоторой произвольной функцией $m(x)$ распределения проводимости в пределах возбужденной области, строится на основе решений дифференциального уравнения

$$u'' + 2\nu u' - m(x)\,u = m(x) - 1, \qquad (' \equiv \mathrm{d}/\mathrm{d}x). \tag{8}$$

Это уравнение можно не решать заново в случае, когда $m(x) = \mathrm{const}$ в пределах области возбуждения. Тогда удобно ввести новое понятие «стационарно движущегося отрезка волокна». Область волокна с повышенной в m раз проводимостью мембраны стационарно перемещается по волокну, поэтому эту область можно рассматривать как *подвижный элемент-отрезок* и определить его соответствующей матрицей проводимости. Пользуясь известной матрицей проводимости неподвижного отрезка (см. раздел 17), легко построить матрицу проводимости подвижного отрезка

$$\mathbf{Y} = \begin{pmatrix} y_1 & y_2 \\ y_3 & y_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a^* \operatorname{cth} a^* l - \nu & -a^* \mathrm{e}^{-\nu l}/\operatorname{sh} a l \\ a^* \mathrm{e}^{-\nu l}/\operatorname{sh} a^* \nu & -a \operatorname{cth} a l - \nu \end{pmatrix}, \tag{9}$$

где $a = \sqrt{\nu^2 + 1}$, $a^* = \sqrt{\nu^2 + m}$, $l = 2\theta\nu$.

Если в пределах отрезка l распределены *единичные* источники ЭДС, то данная матрица проводимости связывает токи торцов отрезка с напряжениями следующим образом:

$$\begin{pmatrix} i_1 \\ i_2 \end{pmatrix} = \mathbf{Y} \begin{pmatrix} u_1 - 1 \\ u_2 - 1 \end{pmatrix}. \tag{10}$$

Связь отрезка с неактивной частью волокна определяется нагрузками y^+, y^-, которые тоже вычисляются в подвижной системе координат

$$y^{\pm} = \alpha_{\pm}, \qquad i_1 = y^+ u_1, \qquad i_2 = -y^- u_2. \tag{11}$$

Решая уравнения (10) и (11) совместно, находим величины напряжений:

$$\begin{aligned} u_1 &= [\det \mathbf{Y} + (y_1 + y_2)\, y^-]/(\det \mathbf{Y} + y_1 y^- - y_4 y^+ + y^- y^+), \\ u_2 &= [\det \mathbf{Y} - (y_3 + y_4)\, y^+]/(\det \mathbf{Y} + y_1 y^- - y_4 y^+ + y^- y^+). \end{aligned} \tag{12}$$

В данном общем случае функцию распространения $f(\nu)$ как функцию параметров θ_0, θ, m можно разложить на множители, которые зависят от разных параметров:

$$f(\nu) \equiv f(\nu, \theta_0, \theta, m) = \frac{m-1}{m}\, \varphi(\nu; \theta_0)\, \psi(\nu; \theta, m), \tag{13}$$

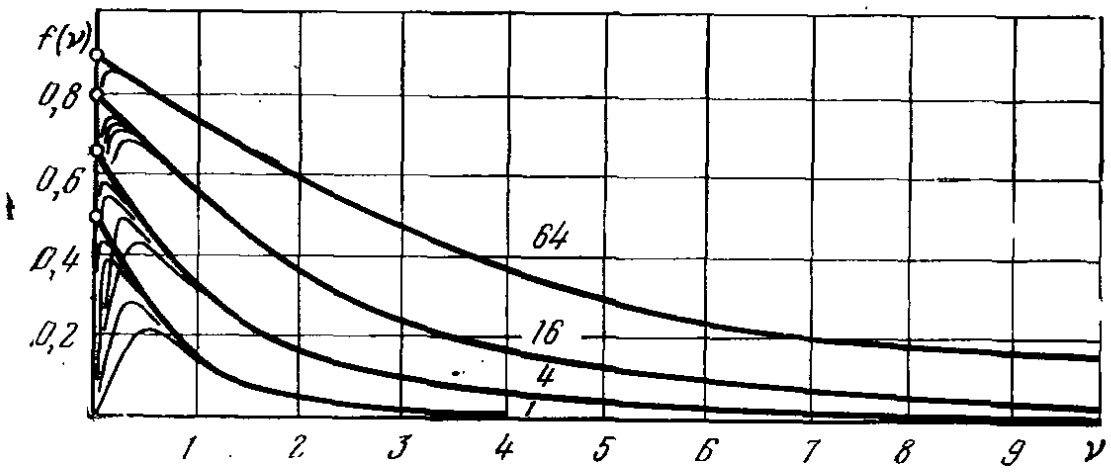


Рис. 82. Семейство функций распространения $f(\nu)$ при конечных изменениях проводимости мембраны $m = 1, 4, 16, 64$ и разных длительностях возбуждения $\theta = \infty$ (толстые линии), $\theta = 1, 2, 4, 8$ (тонкие линии снизу вверх)

где φ есть функция (1), а $\psi = u_1'$. Подставляя далее в (12) элементы матрицы (9) и значения нагрузок (11), получим

$$\psi(\nu; \theta, m) = \frac{m - \alpha_{-}\nu + \alpha_{-}a^{*}(\operatorname{ch} a^{*}l - e^{-\nu l})/\operatorname{sh} a^{*}l}{(a^{*})^{2} + 2a^{*}a \operatorname{cth} a^{*}l + a^{2}}. \tag{14}$$

Ввиду сложной формы этой зависимости дальнейший анализ свойств распространения возбуждения удобнее проводить графически. Семейство графиков функции (14) представлено на рис. 82. Эта функция немонотонна — имеет максимум — при конечных θ и m. С ростом длительности возбуждения θ максимум функции ψ сдвигается к началу координат и в пределе $\theta \to \infty$ функция ψ монотонна.

6. Модифицированная модель Оффнера—Вайнберга—Янга

Если устранить конструктивную ошибку исходной модели Оффнера—Вайнберга—Янга (см. раздел 15.2) и выделить случай, который авторы этой модели анализировали [177], полагая, что размеры возбужденной области достаточно велики, чтобы ограничиться рассмотрением полубесконечной области возбуждения, то модифицированной моделью Оффнера—Вайнберга—Янга можно назвать [91] следующий частный вариант параметрической модели предыдущего подраздела: $\theta_0 = 0$, $\theta = \infty$. Согласно формулам (5.13) и (5.14), функция распространения

$$f(\nu) = \frac{m-1}{m}\psi(\nu; \infty, m) = \frac{\sqrt{\nu^2 + m} - \nu}{\sqrt{\nu^2 + m} + \sqrt{\nu^2 + 1}}. \tag{1}$$

Графики этой функции $f(\nu)$ для трех значений $m = 1, 25, 100$ приведены на рис. 81. Уравнение $f(\nu) = \varkappa$ разрешимо в данном случае относительно скорости, а получающейся при этом формуле можно придать вид формулы Рашевского—Раштона (15.1.1),

но теперь коэффициент пропорциональности k является функцией, и $\varkappa$, и m:

$$v = k(\varkappa, m)\,\lambda/\tau, \tag{2}$$

где $k(\varkappa, m) = p/\sqrt{1+p}$ и $p = (k_0^2 m - 1)/(k_0 + 1)$, а величина k_0 эквивалентна коэффициенту в формуле (15.1.1).

Попутно отметим, что частный вариант формулы (2) можно интерпретировать при $m = 1$ как формулу для модифицированной модели Раштона (см. раздел 15.1). Полагая $k(\varkappa, 1) = k_1$, получаем связь исходной модели с модифицированной: $k_0 = k_1 + 1$.

7. Распространение возбуждения в произвольных синцитиях-средах

Рассматриваемые до сих пор в этом разделе преобразования функции распространения $f(\nu)$ связаны с разными вариантами выбора модели возбуждения для одного и того же объекта — цилиндрического волокна. Стационарное распространение возбуждения в многомерной ткани эквивалентно одномерному. Для СТ это означает, что из однородной ткани T^n с помощью плоскостей — «изоляторов», которые ортогональны эквипотенциальным поверхностям, т. е. плоскому фронту волны, можно выделить 1-мерную подткань T^1. Подобные переходы к новым моделям волокна T^1 позволяют описывать многомерное распространение на основе тех же уравнений $f(\nu) = \varkappa$, которые выше использовались для цилиндрического волокна, но с заменой переменных ν и $\varkappa$. Для нормальных тканей основное отличие модели T^1, от цилиндрического волокна определяется изменением величины характеристической длины.

Пусть $\mathsf{T}^n = \mathsf{C}^2$ — плоская клетка, тогда одномерная модель T^1 — «прямоугольное волокно» (см. раздел 12.2). Характеристические длины λ_0 и λ_1 цилиндрического волокна диаметра $2a$ и плоской клетки толщины $2a$, согласно соотношениям (12.2.1) и (12.2.2), отличаются числовым множителем $\sqrt{2}$, $\lambda_1 = \sqrt{2}\lambda_0$. Это означает, что волна возбуждения в плоской клетке распространяется в $\sqrt{2}$ раза быстрее, чем в цилиндрическом волокне.

В общем случае за норму сравнения можно брать любой однородный объект T_0, не обязательно цилиндрическое волокно. Если при этом интересоваться только ролью геометрии ткани T в определении скорости v, по сравнению со скоростью v_0 в эталонной ткани T_0, то для синцитиев—сред это эквивалентно сравнению характеристических длин λ и λ_0 этих тканей:

$$v/v_0 = \lambda/\lambda_0. \tag{1}$$

Отсюда следует, что для нормальной анизотропной ткани T^n годограф скорости фронта $v(\mathbf{v})$, где $\mathbf{v}$ — единичный вектор норма-

ли к фронту, подобен годографу характеристической длины $\lambda(\nu)$:

$$v(\nu) \sim \lambda(\nu) = \sqrt{(\lambda_1 \cos \alpha_1)^2 + \ldots + (\lambda_n \cos \alpha_n)^2}.$$

Аналогичным образом описывается стационарное распространение в тканях с более сложной организацией анизотропии, пример которой описан в разделе 14.3.

8. Рекуррентная схема

Нестационарные свойства возбуждения в синцитиальных тканях можно по аналогии с нейронными тканями (см. раздел 10.1) описывать на основе рекуррентного метода. Общая логика применения этого метода, например, для волокна остается прежней: задается размер возбужденной области l_0 и определяется размер l пассивной области с надпороговым потенциалом. Если $u(l_0)$ — граничный потенциал возбужденной области, то длина новой области, которая возбуждается через время θ_0 находится как решение уравнения

$$u(l_0)e^{-l} = \varkappa, \text{ или } u(l_0;\ m) = \varkappa e^{l}. \tag{1}$$

Пусть возбуждение волокна описывается простейшей параметрической моделью: в пределах возбужденной области проводимость увеличена в m раз и действует источник ЭДС $E = 1$. Тогда по аналогии с вычислением граничных потенциалов подвижной области возбуждения (5.12), для данного статического варианта $v = 0$, но при произвольных граничных нагрузках y_-, y_+ (см. также раздел 13.3), имеем следующий граничный потенциал справа:

$$u(l_0;\ m) = u_+ = \frac{\sqrt{m} + y_- \operatorname{th}(\sqrt{m}\, l/2)}{\sqrt{m} + (y_- + y_+) \operatorname{cth} \sqrt{m}\, l + y_- y_+ \sqrt{m}}. \tag{2}$$

Если интересоваться начальным развитием возбуждения в однородном волокне, то тогда в выражении (2) нагрузки $y_- = y_+ = 1$ и уравнение (1) можно записать в таком виде:

$$1 + \frac{1}{\sqrt{m}} \operatorname{cth} \frac{\sqrt{m}\, l_0}{2} = \varkappa^{-1} e^{-l}. \tag{3}$$

При графическом решении этого уравнения параметры m и $\varkappa$ удобно разделять, используя в качестве опорных для построения лестничных диаграмм следующие две функции:

$$f_0(x) = -\ln\left(1 + \frac{1}{\sqrt{m}} \operatorname{cth} \frac{\sqrt{m}\, x}{2}\right), \quad f_1(x) = x + \ln \varkappa. \tag{4}$$

Семейства этих функций для значений $m = 1, 4, 16, 64$ и $\varkappa^{-1} = 2, 4, 6, 8, 10$ приведены на рис. 83. Если длительность возбуждения не превосходит длительности такта $\theta \leqslant \theta_0$, то уравнение (3) решается графически обычным образом (см. рис. 63, *а*). Если же $\theta > \theta_0$, но отношение $\theta/\theta_0 = r$ — целое, то метод построения диаграммы меняется. На 1-м шаге величина $l = l_1$ определяется обычным образом; на 2-м шаге роль l_0 играет сумма $l_0 + l_1$; на 3-м

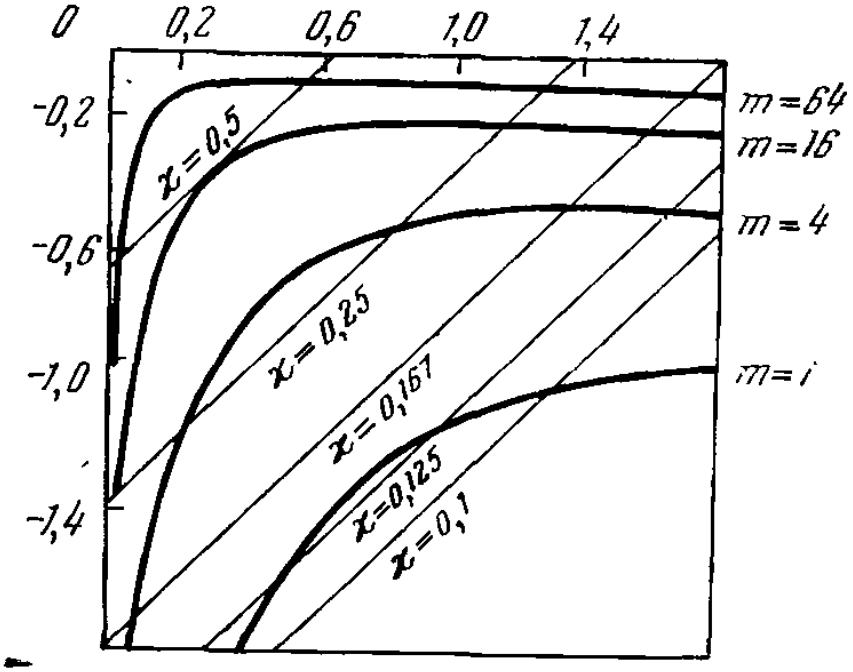


Рис. 83. Двупараметрическое (по m и $\varkappa$) семейство функций для рекуррентной схемы описания перехода возбуждения

шаге при $r > 3$ вместо l_0 используется сумма $l_0 + l_1 + l_2$ и т. д., т. е. на k-м шаге аналогом l_0 в формуле (1) при $k > r$ является величина $l_{k-r} + \ldots + l_{k-1}$, для которой определяется новое приращение возбужденной области $l = l_k$.

Другой аспект использования рекуррентной схемы — оценка критических условий перехода возбуждения через локальную неоднородность, например, при резком изменении диаметра волокна от величины d до величины D, где $D > d$. Для моделирования логических функций на разветвленных волокнах необходимо знать, при каких значениях отношения диаметров $q = D/d$ наступает блок проведения возбуждения через область расширения волокна [3—5]. В статическом и упрощенном варианте эту задачу можно рассматривать как начальную и использовать (2) для нагрузок $y_- = 1$, $y_+ = q^{3/2}$. В качестве 1-го приближения оценки величины $q_{кр}$ можно взять оценку условия, при котором область в тонком волокне заданной длины l_0 возбуждает в толстом волокне область произвольно малой длины, тогда множитель $\exp l$ в (1) можно заменить единицей. В этом случае, согласно (1) и (2), получаем следующую оценку $q_{кр}$ «сверху»:

$$(q_{кр})^{3/2} = \sqrt{m}\left(\varkappa^{-1}\frac{\sqrt{m} + \operatorname{th}(\sqrt{m}\,l/2)}{\sqrt{m} + \operatorname{cth}\sqrt{m}\,l} - 1\right).$$

Эта формула упрощается при $\sqrt{m}l > 4$, тогда

$$q_{кр} = \sqrt[3]{m(\varkappa^{-1} - 1)^2}.$$

Таким образом, увеличение проводимости мембраны при возбуждении целесообразно как средство увеличения надежности проведения возбуждения в однородной ткани и при переходе через неоднородность.

глава 5

СИНЦИТИИ-СЕТИ

Теория электрических моделей синцитиев—сетей начинается с работы Джорджа, вышедшей в 1961 году [148], в которой решена задача о входном сопротивлении для однородного дихотомического дерева («открытой сети»), а для двумерной однородной гексагональной сети дана приближенная оценка зависимости входного сопротивления от сопротивления мембраны следующего вида: $r_{вх} \sim \sim \sqrt[4]{R_m}$. Последняя оценка не является правильной (см. ниже подраздел 20.2) и послужила для нас стимулом поиска точного решения [15—19].

Мы ставили своей задачей получение точных решений для широкого класса моделей синцитиальных тканей, главным образом для однородных сетей N_s^n разной размерности n и разной степени связности s (описание структуры этих моделей дано в разделе 1). Большая часть этой главы посвящена математическим методам построения точных решений, но рассматриваются также и приближенные методы, которые более удобны для практических приложений, а также позволяют лучше понять физическую природу электрических свойств синцитиальных тканей.

Общую математическую теорию синцитиев-сетей целесообразно строить в таком виде, чтобы она не зависела от конкретной электрической схемы клеток—элементов. В таком общем виде задача определения электрического оператора ткани $\mathbb{T}$ сводится к ряду промежуточных задач: 1) определению общих операторов элементов; 2) определению представлений операций соединения элементов. В этой главе рассматриваются два представления элементов и тканей — мультипликативного и аддитивного типов. Многомерные сети допускают оба представления. Для практических приложений выбор одного из представлений диктуется соображениями простоты вычислений. Метод аддитивных представлений более универсален, но метод мультипликативных (цепных) представлений в частных случаях позволяет сильно сократить объем вычислений.

17. МОДЕЛИ КЛЕТОК-ЭЛЕМЕНТОВ

Существуют два основных варианта электрической организации реальных синцитиальных тканей: 1) клетки можно рассматривать как сосредоточенные электрические элементы; 2) клетки являются

распределенными электрическими элементами. Первый случай характерен для тканей с «округлыми» клетками, например эпителия [185, 186], печени [119] и др., где сами клетки можно полагать эквипотенциальными и считать, что падение напряжения вдоль ткани осуществляется главным образом на сопротивлениях межклеточных контактов. Второй случай характерен для тканей с длинными цилиндрическими или веретенообразными клетками, например, для сердечной и гладкой мышц, в которых клетки следует рассматривать как отрезки волокна («кабеля») [15—19, 86, 94—96].

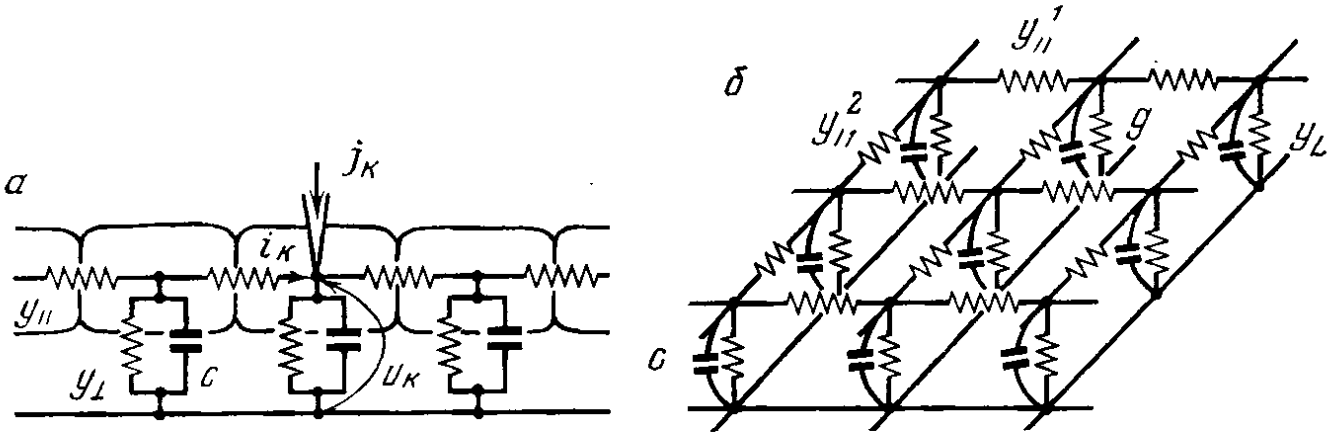


Рис. 84. Электрические схемы для колонки клеток (*а*) и клеточного монослоя (*б*)

Примеры морфологических схем этих двух типов организации СТ даны на рис. 3. Математические формализмы описания этих типов СТ несколько различаются. В настоящем разделе с целью унификации теории в качестве основной выбирается модель с распределенными клетками, поскольку она является более общей и включает в себя модели первого типа, при условии, что структурные графы двух типов тканей определяются разными способами.

1. Структурная и электрическая модели ткани

Необходимые уравнения для электрического поля СТ наиболее просто строятся в случае, когда клетки описываются сосредоточенными электрическими элементами. Рассмотрим сначала колонку клеток с электропроводящими контактами, которая представляет одномерную модель СТ T^1. Если каждую клетку можно считать эквипотенциальной, то общая электрическая схема колонки T^1 представляет последовательную цепь сопротивлений контактов $r_{\parallel}$, в узлы которой включены поперечные проводимости $y_{\perp}$ (рис. 84, *а*). Величина $y_{\perp}$ равна проводимости наружной мембраны одиночной клетки, а продольное сопротивление цитоплазмы включается в сопротивление $r_{\parallel}$. Пусть x — дискретные координаты клеток, $x \in [R^1]$, $u = u(x)$ — внутриклеточный потенциал относительно внешнего электролита, который полагается идеаль-

ным проводником, $j = j(x)$ — ток дополнительного источника. Тогда используя законы Кирхгофа, для поля потенциала колонки T^1 получим разностное уравнение 2-го порядка:

$$y_{\parallel} \Delta_x^2 u - y_{\perp} u = -j, \tag{1}$$

где $\Delta_x^2 u = u(x+1) - 2u(x) + u(x-1)$. Уравнение (1) является дискретным аналогом дифференциального уравнения (12.1.4) для непрерывного волокна C^1.

Двумерным аналогом T^2 рассмотренной колонки T^1 служит одиночный плоский слой клеток, контактирующих по боковым граням. Если клетки в T^2 имеют в плоскости ткани квадратную форму (рис. 84, *б*), то электрическая схема этой ткани представляется квадратной сетью продольных сопротивлений r_1, r_2, в узлы которой включаются поперечные проводимости $y_{\perp}$. Электрические элементы этой схемы определяются сходным образом с колонкой. Клетки в T^2 нумеруются с помощью 2-мерных координат $x = (x_1, x_2) \in [R^2]$ и поле потенциала описывается разностным уравнением

$$y_1 \Delta_{x1}^2 u + y_2 \Delta_{x2}^2 u - y_{\perp} u = -j, \tag{2}$$

которое аналогично дифференциальному уравнению (13.1.3) поля плоской клетки C^2.

Рассмотренные случаи нетрудно обобщить на дискретные модели СТ произвольной размерности n, если клетки в T^n являются дискретными электрическими элементами. Например при кубической упаковке клеток в T^n получим уравнение

$$\sum_{k=1}^{n} y_k \Delta_{x_k}^2 u - y_{\perp} u = -j, \tag{3}$$

где $u = u(x)$, $j = j(x)$ и $x = (x_1, \ldots, x_n) \in [R^n]$.

Математическое описание поля ткани T^n несколько усложняется, если клетки являются распределенными электрическими элементами. В этом случае можно сохранить в целом дискретное описание электрической модели ткани, вводя матричные представления элементов-клеток. Прежде чем переходить к матричным представлениям элементов, полезно рассмотреть разные варианты выделения электрических элементов из заданной схемы ткани для уже рассмотренных выше моделей.

Назовем для краткости ткани, образованные из округлых клеток, *симпластическими* — это ткани типа эпителия, печени, а ткани типа миокарда и гладкой мышцы, образованные из длинных клеток — *сетевыми*.

Выделение элементарных электрических схем в заданной общей схеме ткани T^n можно производить так, чтобы они соответствовали морфологическим клеткам c, из которых строится ткань, либо другим способом, тогда получается новое разбиение ткани на

клетки $\tilde{c}$ специального типа. В симпластической колонке T^1 эквивалентная электрическая схема одиночной клетки c представляет собой «Т-звено» (рис. 85, *а*). Специальные клетки $\tilde{c}$ здесь можно выделять с помощью поперечных сечений, проходящих через середины исходных клеток c, тогда каждая новая клетка $\tilde{c}$ включает зону контакта и половины старых смежных клеток. Эквивалентная электрическая схема специальной клетки $\tilde{c}$ в этом случае есть «П-звено» (рис. 85, *б*). В 2-мерной симпластической ткани T^2, а также в подобных тканях большей размерности основные клетки c представляются электрическими схемами типа звездчатого s-звена (рис. 85, *в*), которые при $s = 2$ эквивалентны Т-звену. В качестве специальных клеток $\tilde{c}$ в этих тканях можно брать одиночную зону контакта вместе с прилегающими частями смежных клеток, тогда электрическая схема такой клетки есть П-звено (рис. 85, *г*). Последний вариант разбиения симпластической ткани особенно интересен, так как позволяет независимо от размерности ткани T^n и степени связности s клеток работать с электрическими элементами простейшего и одинакового вида, а именно с элементами типа П-звеньев. В этом случае электрическую модель симпластической ткани T^n можно определять следующим универсальным способом: за структурную модель ткани принимается граф G смежности клеток c, т. е. здесь вершинам графа соответствуют исходные клетки c, а ребра графа представляют электрические связи этих клеток; переход от графа G к электрической модели T совершается заменой каждого ребра соответствующим П-звеном.

В сетевых тканях собственные клетки c представляют собой отрезки волокна (рис. 86, *а*). Ввиду особой важности этих клеток мы будем обозначать их специальным символом f. Клетки f как электрические схемы подобны П- и Т-звеньям тем, что тоже имеют две «вершины», которыми эти элементы включаются в общую электрическую схему ткани. Специальные клетки $\tilde{c}$ в сетевых тканях T можно выделять так, чтобы они содержали зону контакта клеток c и половины всех клеток этой зоны. Возможны, конечно, другие способы разбиения сетевой ткани T на звездчатые s-лучевые клетки $\tilde{c}$, составленные из целых клеток f.

Таким образом, методы выделения собственных $c = f$ и специальных клеток $\tilde{c}$ в сетевых тканях дают электрические элементы 2-вершинного и s-вершинного типов соответственно. Чтобы здесь, как и в случае симпластической ткани, работать только с двувершинными элементами f необходимо изменить определение структурной схемы ткани. Для сетевой ткани структурную модель следует определять с помощью графа G, ребра которого соответствуют клеткам f, а вершины — зонам контакта этих клеток. Тогда переход от структурной модели G к электрической схеме T совершается заменой ребер отрезками волокна f.

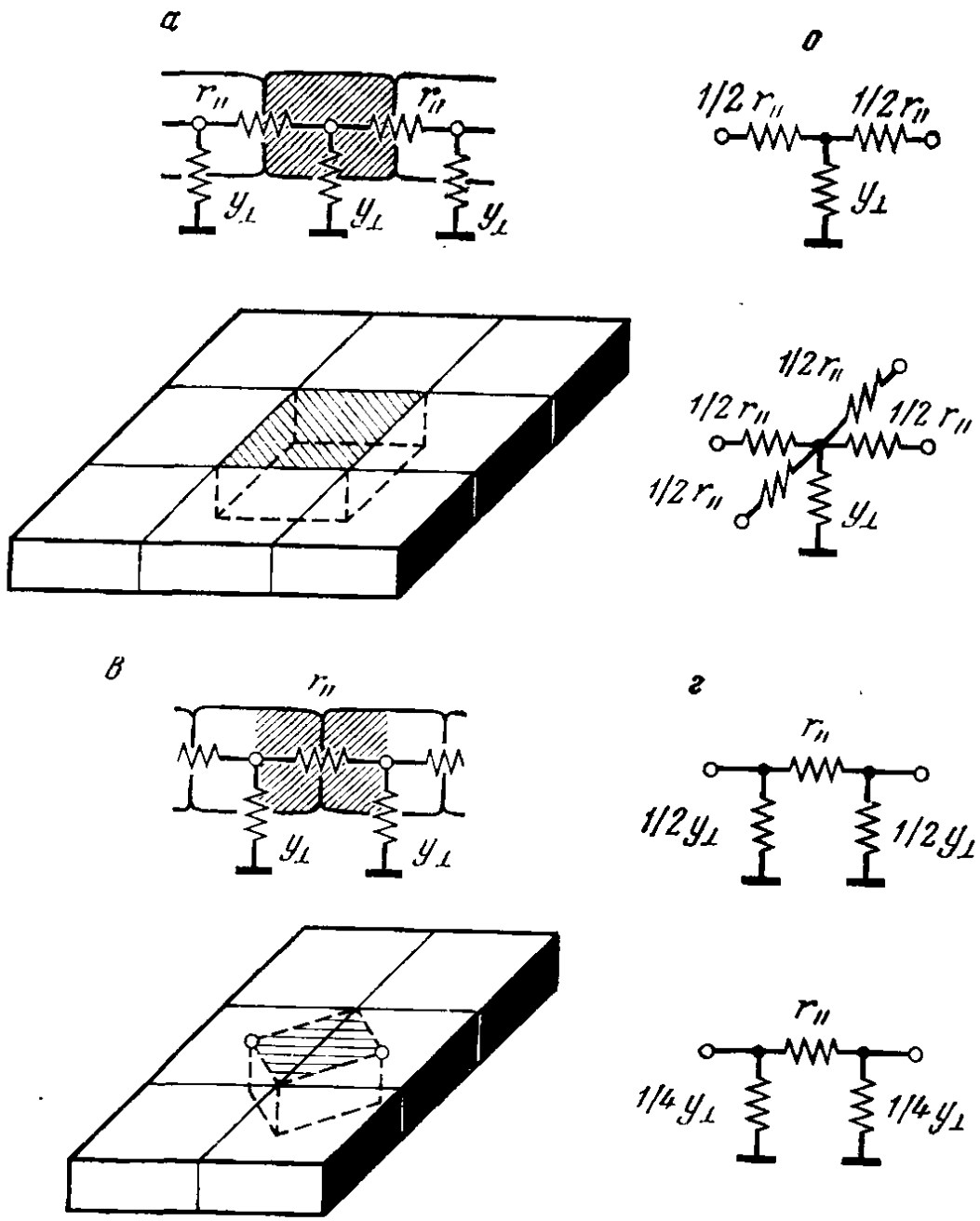


Рис. 85. Способы выделения электрических элементов

а — по естественным границам клеток;
б — соответствующий «звездчатый» элемент;
в — выделение одной зоны контакта с прилегающими частями клеток;
г — эквивалентный электрический элемент («П-звено»)

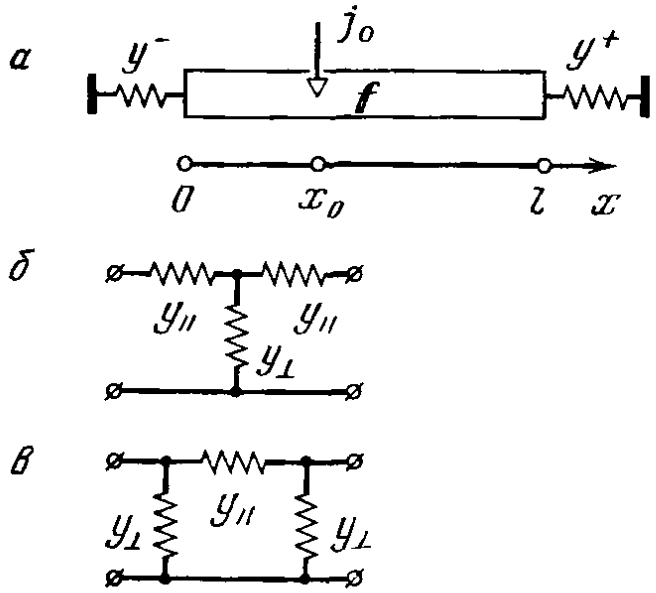


Рис. 86. Электрическая схема входа клеточной колонки (*а*) и электрические звенья одномерных цепей (*б*, *в*)

Распределенный электрический элемент f допускает дискретное эквивалентное представление в виде П-звена (или Т-звена) [30]. Поэтому описанные выше варианты электрического синтеза симпластической (при использовании клеток $\tilde{c}$) и сетевой (при использовании клеток f) тканей дают топологически эквивалентные электрические модели, если размерности тканей и степени связности клеток совпадают.

Таким образом, независимо от пространственной организации ткани T, мы можем либо П-звено (дискретный элемент), либо отрезок волокна f (распределенный элемент) выбрать за универсальный элемент. Из физических и математических соображений выбор элемента f более удобен: во-первых, в этом случае в описание элемента естественным образом входят его геометрические параметры, что упрощает описание геометрии ткани и физическую интерпретацию разных формальных преобразований СТ; во-вторых, исчезает конкретная привязанность к электрическим схемам как таковым.

2. Элемент — отрезок волокна

Двувершинные элементы-клетки типа отрезка волокна f можно определять с помощью разных матричных представлений в зависимости от способа группировки вершинных переменных. Для целей дальнейших рассмотрений тканевых моделей достаточно определить два представления: матрицу передачи $\mathbf{A} = \mathbf{A}(\mathsf{f})$ и матрицу проводимости $\mathbf{Y} = \mathbf{Y}(\mathsf{f})$.

Определение 1. Вершинными переменными элемента f называется пара скаляров i, u, где i — ток вершины, u — ее потенциал; положительным считается направление тока i слева направо; переменные i_1, u_1 левой вершины называются *входными*, а переменные i_2, u_2 правой вершины — *выходными*.

Если отрезок волокна мыслить конкретно, а не как его электрическую схему, то u_1 и u_2 — потенциалы цитоплазмы левого и правого торцов относительно внешнего электролита, который всюду в дальнейшем полагается идеальным проводником. С целью полного определения электрических свойств элемента f будем полагать существование двух вершин некоторой тестовой электрической схемы, в которые включаются собственные вершины элемента. В общем случае возможны два способа включения f в тестовую схему. Назовем один из способов включения прямым и обозначим так включенный элемент через $\vec{\mathsf{f}}$, тогда второй способ дает перевернутый элемент $\overleftarrow{\mathsf{f}}$. Ниже, когда способ включения элемента несуществен, стрелка над символом элемента не ставится.

Определение 2. *A*-представлением элемента f называется матрица A (f), связывающая входные и выходные вершинные

переменные:

$$\begin{pmatrix} i_1 \\ u_1 \end{pmatrix} = \mathbf{A}(\mathsf{f}) \begin{pmatrix} i_2 \\ u_2 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{A}(\mathsf{f}) = \begin{pmatrix} a_1 & a_2 \\ a_3 & a_4 \end{pmatrix}. \tag{1}$$

Привлекая энергетические соображения, нетрудно доказать (см. [30]), что определитель матрицы **A** равен единице:

$$\det \mathbf{A} \equiv a_1 a_4 - a_2 a_3 = 1. \tag{2}$$

Поэтому в общем случае элемент f определяется тремя независимыми параметрами.

Определение 3. Элемент f называется симметричным, $\vec{\mathsf{f}} = \overleftarrow{\mathsf{f}}$, если совпадают матрицы передачи прямого и перевернутого элементов, т. е.

$$\mathbf{A}(\vec{\mathsf{f}}) = \mathbf{A}(\overleftarrow{\mathsf{f}}).$$

Формальный критерий симметричности элемента f выражается равенством диагональных элементов $a_1 = a_4$ матрицы (1). В справедливости этого критерия можно убедиться, сравнивая матрицы $\mathbf{A}(\vec{\mathsf{f}})$ и $\mathbf{A}(\overleftarrow{\mathsf{f}}) = \mathbf{E}_-\mathbf{A}^{-1}\mathbf{E}_-$, где $\mathbf{E}_- = \mathrm{diag}\,(1, -1)$, и учитывая, что

$$\mathbf{A}^{-1} = \begin{pmatrix} a_4 & -a_2 \\ -a_3 & a_1 \end{pmatrix}. \tag{3}$$

Пример симметричного элемента f дает отрезок цилиндрического волокна, а несимметричного элемента f — отрезок конического волокна. Используя описанное выше решение (см. подраздел 12.2), для отрезка цилиндрического волокна длины l получим

$$\mathbf{A}(\mathsf{f}) = \begin{pmatrix} \mathrm{ch}\, l/\lambda & \sigma\, \mathrm{sh}\, l/\lambda \\ \rho\, \mathrm{sh}\, l/\lambda & \mathrm{ch}\, l/\lambda \end{pmatrix} \equiv \begin{pmatrix} \alpha & \beta \\ \gamma & \alpha \end{pmatrix}. \tag{4}$$

Краткие обозначения $\alpha = \mathrm{ch}\, l/\lambda$, $\beta = \sigma\, \mathrm{sh}\, l/\lambda$, $\gamma = \rho\, \mathrm{sh}\, l/\lambda$ используются в дальнейших формулах.

Для П-звена (рис. 85, *б*) матрица передачи имеет такой вид:

$$\mathbf{A}(\Pi) = \begin{pmatrix} 1 + r_{\parallel} y_{\perp} & (1 + r_{\parallel} y_{\perp}) y_{\perp} \\ r_{\parallel} & 1 + r_{\parallel} y_{\perp} \end{pmatrix}. \tag{5}$$

Приравнивая матрицы (4) и (5), можно определить дискретную П-схему, эквивалентную распределенному элементу f и наоборот.

Следующие отношения вершинных переменных представляют самостоятельный физический интерес:

$i_1/u_1 = y_{\text{вх}}$ — входная проводимость;

$i_2/u_2 = y_{\text{н}}$ — проводимость нагрузки.

Согласно формуле (1), имеем следующую связь этих проводимостей:

$$y_{\text{вх}} = (a_1 y_{\text{н}} + a_2)/(a_3 y_{\text{н}} + a_4) \equiv f(y_{\text{н}}), \tag{6}$$

где $y_{вх} = f(y_н)$ — краткое обозначение этой дробно-линейной функции, на основе которой можно построить прямой рекуррентный метод расчета проводимостей древовидных тканевых структур [86].

Выделим основные частные случаи нагружения элемента f и введем обозначения таких элементов:

1) $y_н = \infty \Leftrightarrow f = f_0$ — открытый элемент;

2) $y_н = \sigma \Leftrightarrow f = f^\infty$ — согласованный элемент;

3) $y_н = 0 \Leftrightarrow f = f_c$ — закрытый элемент.

Согласованный элемент эквивалентен полубесконечной цепи элементов, так как для него характерно соотношение

$$y_{вх} = y_н = \sigma, \tag{7}$$

а входная проводимость полубесконечного волокна равна характеристической проводимости (см. раздел 12). Соотношение (7) позволяет определять характеристическую проводимость произвольного элемента f как решение уравнения $y = f(y)$, т. е., согласно формуле (6), как решение следующего квадратного уравнения:

$$a_3 y^2 + (a_4 - a_1)\, y - a_2 = 0. \tag{8}$$

Определение 4. *Y* — представлением элемента f называется матрица проводимости $\mathbf{Y} = \mathbf{Y}(f)$, связывающая вершинные токи и потенциалы:

$$\begin{pmatrix} i_1 \\ i_2 \end{pmatrix} = \mathbf{Y}(f) \begin{pmatrix} u_1 \\ u_2 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{Y}(f) = \begin{pmatrix} y_1 & y_2 \\ y_3 & y_4 \end{pmatrix}. \tag{9}$$

Если известна матрица $\mathbf{A}(f)$, то матрица $\mathbf{Y}$ вычисляется так:

$$\mathbf{Y} = \begin{pmatrix} a_1/a_3 & a_2 - a_1 a_4/a_3 \\ 1/a_3 & -a_4/a_3 \end{pmatrix}. \tag{10}$$

Отсюда и из формулы (4) для отрезка цилиндрического волокна имеем

$$\mathbf{Y}(f) = \sigma \begin{pmatrix} \operatorname{cth} l/\lambda & -\operatorname{sh}^{-1} l/\lambda \\ \operatorname{sh}^{-1} l/\lambda & -\operatorname{cth} l/\lambda \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \xi & -\eta \\ \eta & -\xi \end{pmatrix}. \tag{11}$$

Обратное преобразование $\mathbf{Y} \to \mathbf{A}$ имеет структуру, сходную с матрицей (10):

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} y_1/y_3 & y_2 - y_1 y_4/y_3 \\ 1/y_3 & -y_4/y_3 \end{pmatrix}. \tag{12}$$

Необходимость использования двух представлений элементов f связана с различиями свойств последовательных и параллельных соединений этих элементов.

3. Операции соединения

Пусть f_1 и f_2 — два произвольных двувершинных элемента. Из этих двух элементов можно построить новый элемент f, соединяя их последовательно или параллельно (рис. 87). При последовательном соединении f_1 и f_2 новый элемент f определяется на множестве внешних вершин. Результирующий элемент последовательного соединения обозначим операцией умножения соединяемых элементов:

$$f = f_1 \cdot f_2. \tag{1}$$

Операцию параллельного соединения элементов f_1, f_2 обозначим

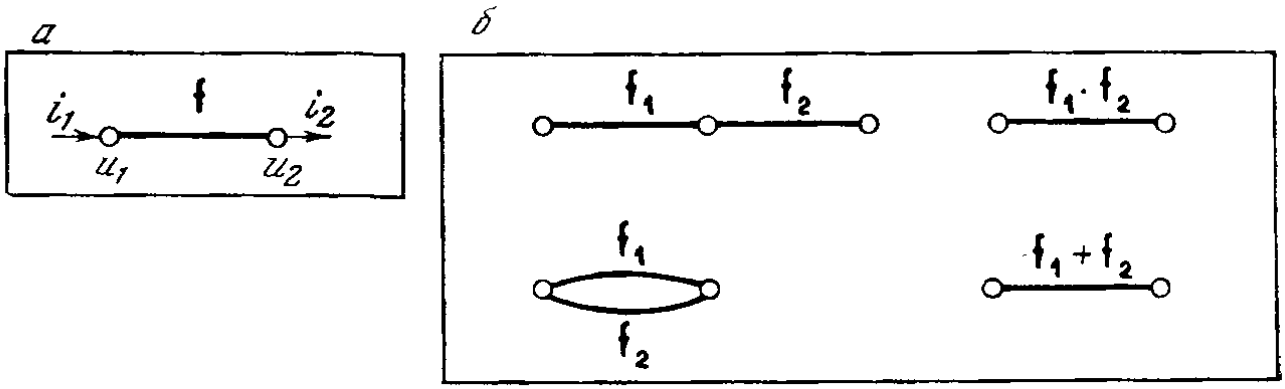


Рис. 87. Элементы синцитиальных тканей

а — отрезок волокна; *б* — операции последовательного (цепного) и параллельного соединения отрезков волокна

как операцию сложения этих элементов, т. е. результирующий элемент

$$f = f_1 + f_2. \tag{2}$$

Формальная символика (1), (2) основана на следующих свойствах *A*- и *Y*-представления элементов:

$$\mathbf{A}\,(f_1 \cdot f_2) = \mathbf{A}\,(f_1)\,\mathbf{A}\,(f_2), \tag{3}$$

$$\mathbf{Y}\,(f_1 + f_2) = \mathbf{Y}\,(f_1) + \mathbf{Y}\,(f_2). \tag{4}$$

Процедурой, обратной к операции последовательного соединения, (3) является операция разбиения отрезка волокна f на две части поперечным внутренним сечением. Пусть $f\,(l)$ — отрезок волокна длины l. При разбиении этого волокна на две части длины l_1 и l_2 получаем $f\,(l) = f\,(l_1 + l_2) = f\,(l_1) \cdot f\,(l_2)$, т. е. если здесь $\mathbf{A}_l \equiv \mathbf{A}\,(f)$, то

$$\mathbf{A}_l = \mathbf{A}_{l_1}\mathbf{A}_{l_2}. \tag{5}$$

Замечание. Формулу (5) можно использовать как функциональное определение матричной экспоненты и на ее основе получить дифференциальное уравнение для матрицы $\mathbf{A}_l = \mathbf{A} : \frac{d}{dl}\mathbf{A} = \mathbf{CA}$, где $\mathbf{C}$ — постоянная матрица, независящая от l. Решение этого уравнения, как известно [10], представимо в

следующем виде: $A = e^{Cl}$. Поэтому неизвестную здесь матрицу C можно определить так: $C = A^{-1} \frac{d}{dl} A$.

Воспользуемся, например, известной матрицей (2.4), в которой характеристические величины σ, λ примем за масштабные единицы, тогда

$$A = \begin{pmatrix} \operatorname{ch} l & \operatorname{sh} l \\ \operatorname{sh} l & \operatorname{ch} l \end{pmatrix} \text{ и } C = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}, \text{ т. е.}$$

$$\begin{pmatrix} \operatorname{ch} l & \operatorname{sh} l \\ \operatorname{sh} l & \operatorname{ch} l \end{pmatrix} = \exp \begin{pmatrix} 0 & l \\ l & 0 \end{pmatrix}.$$

Поскольку параллельное соединение элементов f символически представляется как сложение элементов (2), постольку запись kf, где k — целое число, следует рассматривать как элемент, полученный в результате параллельного соединения k одинаковых элементов f.

Процедурой, обратной к операции параллельного соединения, является операция расщепления отрезка волокна f на две части продольным сечением. Например, если элемент f расщепляется на k одинаковых частей f_1, то $f_1 = 1/k$f. Таким образом, операции параллельного соединения и расщепления позволяют дать физическую интерпретацию математической операции умножения элемента f на произвольный скаляр a, которая удовлетворяет условию: $Y(af) = aY(f)$.

Введенные операции умножения и сложения элементов позволяют алгебраическими формулами представлять многие схемы, которые можно назвать «последовательно-параллельными». Полный расчет таких схем возможен на основе матриц элементов Y (f), A (f). Однако не все тканевые схемы, в том числе и многомерные сети, обладают этим свойством. Для решения этих задач необходимо развить более общие методы.

4. Вырожденные элементы

Связь тканевых схем T, построенных из элементов f, с обычными электрическими схемами, которые строятся из обычных сопротивлений r, можно определить на основе моделей вырожденных элементов f. Тканевая схема T (см. выше) определяется как граф G (f), ребрами которого служат «тензорные» элементы 2-порядка f. Аналогично обычную электрическую схему можно представить как граф G (r), ребрами которого служат «скалярные» элементы — сопротивления r.

Вырожденный элемент $\overline{f}$, согласно ранее введенным обозначениям (см. главу 4), определяется предельным переходом $R_m \to \infty$. Поэтому электрическая схема элемента $\overline{f}$ содержит только продольное сопротивление r (рис. 88, a), равное общему продольному сопротивлению цитоплазмы. В этом

случае, вместо (2.4) и (2.11), получаем

$$\mathbf{A}(\bar{\mathsf{f}}) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ r & 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{Y}(\bar{\mathsf{f}}) = \begin{pmatrix} y & -y \\ y & -y \end{pmatrix}, \tag{1}$$

где $y = 1/r$. Последовательное соединение вырожденных элементов $\bar{\mathsf{f}}_1$ и $\bar{\mathsf{f}}_2$ определяется обычным образом $\bar{\mathsf{f}}_1 \cdot \bar{\mathsf{f}}_2 = \bar{\mathsf{f}}$ и эквивалентно последовательному соединению сопротивлений r_1 и r_2:

$$\mathbf{A}(\bar{\mathsf{f}}) = \mathbf{A}(\bar{\mathsf{f}}_1)\,\mathbf{A}(\bar{\mathsf{f}}_2) = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ r_1 + r_2 & 1 \end{pmatrix}. \tag{2}$$

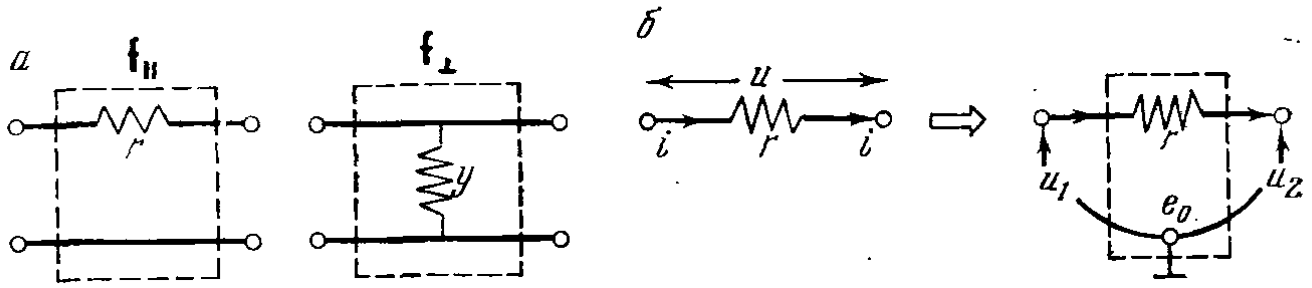


Рис. 88. Вырожденные электрические элементы

а — продольное сопротивление; *б* — поперечная проводимость (А); преобразование обычного сопротивления в продольный элемент

Параллельное соединение $\bar{\mathsf{f}}_1 + \bar{\mathsf{f}}_2$ эквивалентно параллельному соединению этих же сопротивлений:

$$\mathbf{Y}(\bar{\mathsf{f}}_1 + \bar{\mathsf{f}}_2) = \mathbf{Y}(\bar{\mathsf{f}}_1) + \mathbf{Y}(\bar{\mathsf{f}}_2) = \begin{pmatrix} y_1 + y_2 & y_1 + y_2 \\ y_1 + y_2 & y_1 + y_2 \end{pmatrix}. \tag{3}$$

Поскольку сопротивления r_1, r_2 пропорциональны длинам l_1, l_2 элементов $\bar{\mathsf{f}}_1$, $\bar{\mathsf{f}}_2$, то по существу сложение сопротивлений (2) воспроизводит сложение длин невырожденных элементов (3.5).

Любую обычную схему $\mathsf{G}(r)$ со скалярными элементами r можно преобразовать в схему $\mathsf{G}(\bar{\mathsf{f}})$ с вырожденными тензорными элементами $\bar{\mathsf{f}}$, добавив к каждому ребру r одну и ту же базисную вершину e_0 (рис. 88, *б*). Осуществляя в схеме $\mathsf{G}(r)$ для всех ребер преобразования

$$r \to \bar{\mathsf{f}}, \tag{4}$$

мы преобразуем ее в схему $\mathsf{G}(\bar{\mathsf{f}})$, т. е. представляем скалярную схему как вырожденный вариант общей тензорной схемы $\mathsf{G}(\mathsf{f})$.

Совершенно другой характер вырождения элемента f получается при предельном переходе $R_i \to 0$ — цитоплазма превращается в идеальный проводник. Тогда отрезок волокна f из одномерного элемента превращается в 0-мерный f^0, который характеризуется сосредоточенной поперечной проводимостью $y = y_\perp$, равной общей проводимости мембраны исходного элемента f. Y-представление элемента f^0 является особым и вместо него следует вводить R-представление, т. е. матрицу сопротивлений $\mathbf{R}(\mathsf{f}^0)$; неособой здесь является и матрица передачи:

$$\mathbf{A}(\bar{\mathsf{f}}^0) = \begin{pmatrix} 1 & y \\ 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{R}(\mathsf{f}^0) = \begin{pmatrix} r & -r \\ r & -r \end{pmatrix}, \tag{5}$$

где $r = 1/y$. Несмотря на особенность Y-представления, параллельное соединение вырожденных элементов f_1^0, f_2^0 имеет физический смысл, что позволяет сохранить в этом случае прежнюю символику параллельного соединения как сложения элементов: $f_1^0 + f_2^0 = f^0$, ибо проводимость результирующего элемента равна сумме проводимостей соединяемых элементов. В этом смысле последовательное соединение элементов f_1^0, f_2^0 эквивалентно параллельному $f_1^0 \cdot f_2^0 \sim f_1^0 + f_2^0$, поскольку

$$A(f_1^0 \cdot f_2^0) = A(f_1^0) \cdot A(f_2^0) = \begin{pmatrix} 1 & y_1 + y_2 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

Вырожденные элементы $\bar{f}$ и f^0 представляют простейшие дискретные двувершинные тензорные элементы «продольного» и «поперечного» типов: $\bar{f} \equiv f_{\parallel}$, $f^0 \equiv f_{\perp}$. В скалярных электрических схемах $G(r)$ наряду с преобразованием (4), т. е. преобразованием

$$r \to \bar{f}_{\parallel}, \tag{6}$$

можно использовать преобразование

$$r \to f_{\perp}. \tag{7}$$

Например, дискретные электрические схемы симпластических тканей (см. подраздел 1) удобно представлять построенными из двух базисных элементов $f_{\parallel}$ и $f_{\perp}$. Тогда схема П-звена выражается структурной формулой $f_{\perp} f_{\parallel} f_{\perp}$, а схема Т-звена — формулой $f_{\parallel} f_{\perp} f_{\parallel}$.

5. Обобщенные цепные элементы

Рассмотренные выше элементы f являются минимальными из тех, которые удобно выделять в произвольных моделях СТ. Перейдем к определению более общих тензорных элементов. В этом подразделе рассматриваются обобщенные двувершинные («цепные») элементы F, обобщенными вершинами которых служат пары множеств обыкновенных вершин.

Определение 1. Обобщенным элементом F называется произвольная схема из элементов f, в которой выделены два множества входных X_1 и выходных X_2 вершин одинаковой мощности, $|X_1| = |X_2| = m$.

Определение 2. Вершинными переменными элемента F называется пара векторов тока $\mathbf{i}$ и потенциала $\mathbf{u}$: $\mathbf{i} = (i^1, \ldots, i^m)'$, $\mathbf{u} = (u^1, \ldots, u^m)'$.

Полное множество вершинных переменных элемента F содержит четыре вектора $\mathbf{i}_k$, $\mathbf{u}_k$, где $k = 1, 2$, относящихся к входной обобщенной вершине X_1 и выходной X_2 соответственно; здесь $\mathbf{i}_k = (i_k^1, \ldots, i_k^m)'$ и т. д. По аналогии с простым элементом f (см. выше подраздел 2), можно различать прямой элемент $\vec{F}$ и перевернутый $\overleftarrow{F}$.

Определение 3. А-представлением элемента F называется матрица передачи $\mathbf{A}(\mathsf{F})$, связывающая входные и выходные вершинные переменные:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{i}_1 \\ \mathbf{u}_1 \end{pmatrix} = \mathbf{A}(\mathsf{F}) \begin{pmatrix} \mathbf{i}_2 \\ \mathbf{u}_2 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{A}(\mathsf{F}) = \begin{pmatrix} \mathbf{A}_1 & \mathbf{A}_2 \\ \mathbf{A}_3 & \mathbf{A}_4 \end{pmatrix}, \tag{1}$$

где квадратные блоки $\mathbf{A}_1, \ldots, \mathbf{A}_4$ имеют порядок m.

Определение 4. Элемент F называется симметричным, если $\mathbf{A}(\vec{\mathsf{F}}) = \mathbf{A}(\overleftarrow{\mathsf{F}})$, т. е., если матрица передачи элемента $\vec{\mathsf{F}} = \overleftarrow{\mathsf{F}} = \mathsf{F}$ удовлетворяет матричному уравнению

$$\mathbf{A} = \mathbf{E}_{-}\mathbf{A}^{-1}\mathbf{E}_{-}, \tag{2}$$

где $\mathbf{E}_{-} = \mathrm{diag}\,(\mathbf{E}, -\mathbf{E})$ и $\mathbf{E}$ — единичная матрица порядка m.

Условие (2) не является здесь столь же простым, как в случае элемента f, так как обратная матрица $\mathbf{A}^{-1}$ не аналогична формуле (2.3). На основе общих свойств блочных матриц [10, 36] легко определить следующие частные варианты свойств блоков матрицы (1) симметричного элемента F:

$$\mathbf{A}_1 = \mathbf{A}_4 \qquad \Leftrightarrow \mathbf{A}_2\mathbf{A}_3 = \mathbf{A}_3\mathbf{A}_2, \tag{3}$$

$$\mathbf{A}_2 = 0 \vee \mathbf{A}_3 = 0 \Leftrightarrow \mathbf{A}_1 = \mathbf{A}_4 = \mathbf{E}. \tag{4}$$

Матрицы $\mathbf{Y}_{\text{вх}}$ и $\mathbf{Y}_{\text{н}}$, удовлетворяющие уравнениям $\mathbf{i}_1 = \mathbf{Y}_{\text{вх}}\mathbf{u}_1$, $\mathbf{i}_2 = \mathbf{Y}_{\text{н}}\mathbf{u}_2$, называются матрицами входной и нагрузочной проводимостей соответственно. Матричным аналогом уравнения (2.6) служит следующее уравнение:

$$\mathbf{Y}_{\text{вх}} = (\mathbf{A}_1\mathbf{Y}_{\text{н}} + \mathbf{A}_2)(\mathbf{A}_3\mathbf{Y}_{\text{н}} + \mathbf{A}_4)^{-1} \equiv F(\mathbf{Y}_{\text{н}}). \tag{5}$$

Выделим здесь тоже частные случаи нагружения элемента F:

1) $\mathbf{Y}_{\text{н}}^{-1} = 0 \Leftrightarrow \mathsf{F} = \mathsf{F}_0$ — открытый элемент;

2) $\mathbf{Y}_{\text{н}} = \mathbf{G} \Leftrightarrow \mathsf{F} = \mathsf{F}^{\infty}$ — согласованный элемент;

3) $\mathbf{Y}_{\text{н}} = 0 \Leftrightarrow \mathsf{F} = \mathsf{F}_{\text{c}}$ — закрытый элемент,

где $\mathbf{G}$ — характеристическая матрица проводимости элемента F.

Определение 5. Матрица $\mathbf{G}$ называется характеристической матрицей проводимости элемента F, если она удовлетворяет уравнению

$$\mathbf{G} = F(\mathbf{G}),$$

т. е., согласно формуле (5), это условие эквивалентно равенству $\mathbf{Y}_{\text{вх}} = \mathbf{Y}_{\text{н}} = \mathbf{G}$.

Данное определение характеристической проводимости согласуется с обычным определением для элемента f и эквивалентно физическому определению $\mathbf{G}$ как входной проводимости полубесконечной цепи элементов F. Полагая в формуле (5) $\mathbf{Y}_{\text{н}} = \mathbf{Y}_{\text{вх}} =$

$= \mathbf{G}$, для вычисления матрицы $\mathbf{G}$ получаем следующее уравнение:

$$\mathbf{G}\mathbf{A}_3\mathbf{G} + \mathbf{G}\mathbf{A}_4 - \mathbf{A}_1\mathbf{G} = \mathbf{A}_2, \tag{6}$$

которое аналогично скалярному уравнению (2.8).

Характеристическая проводимость $\mathbf{G}$ симметричного элемента F в общем случае обладает следующим свойством: $\mathbf{G}\mathbf{A}_4 = \mathbf{A}_1\mathbf{G}$, которое упрощает решение уравнения (6). В частном варианте (3) для симметричного элемента F получаем

$$\mathbf{G} = \mathbf{A}_3^{-1}\sqrt{\mathbf{A}_3\mathbf{A}_2} = \mathbf{A}_3^{-1}\sqrt{\mathbf{A}_4^2 - \mathbf{E}} = \sqrt{\mathbf{A}_2\mathbf{A}_3}\mathbf{A}_3^{-1} \tag{7}$$

при очевидном условии невырожденности матрицы $\mathbf{A}_3$.

Определение 6. Y-представлением элемента F называется матрица проводимости $\mathbf{Y}(\mathsf{F})$, связывающая вершинные токи и потенциалы:

$$\begin{pmatrix} \mathbf{i}_1 \\ \mathbf{i}_2 \end{pmatrix} = \mathbf{Y}(\mathsf{F}) \begin{pmatrix} \mathbf{u}_1 \\ \mathbf{u}_2 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{Y}(\mathsf{F}) = \begin{pmatrix} \mathbf{Y}_1 & \mathbf{Y}_2 \\ \mathbf{Y}_3 & \mathbf{Y}_4 \end{pmatrix}. \tag{8}$$

Здесь тоже возможны преобразования представлений $\mathbf{A} \rightleftarrows \mathbf{Y}$ вида (2.10) и (2.12), например

$$\begin{aligned} &\mathbf{A}_1 = \mathbf{Y}_1\mathbf{Y}_3^{-1}, \quad \mathbf{A}_2 = -\mathbf{Y}_2 + \mathbf{Y}_1\mathbf{Y}_3^{-1}\mathbf{Y}_4, \\ &\mathbf{A}_3 = \mathbf{Y}_3^{-1}, \qquad \mathbf{A}_4 = \mathbf{Y}_3^{-1}\mathbf{Y}_4. \end{aligned} \tag{9}$$

Дальнейшие представления операций соединения обобщенных цепных элементов F подобны описанным выше для простых элементов f. Основные операции последовательного и параллельного соединения элементов F здесь тоже определяются на основе свойств A-, Y-представлений этих элементов:

$$\mathsf{F} = \mathsf{F}_1 \cdot \mathsf{F}_2 \Leftrightarrow \mathbf{A}(\mathsf{F}) = \mathbf{A}(\mathsf{F}_1 \cdot \mathsf{F}_2) = \mathbf{A}(\mathsf{F}_1)\,\mathbf{A}(\mathsf{F}_2), \tag{10}$$

$$\mathsf{F} = \mathsf{F}_1 + \mathsf{F}_2 \Leftrightarrow \mathbf{Y}(\mathsf{F}) = \mathbf{Y}(\mathsf{F}_1 + \mathsf{F}_2) = \mathbf{Y}(\mathsf{F}_1) + \mathbf{Y}(\mathsf{F}_2). \tag{11}$$

Процедура введения обобщенных элементов F оправдана тем, что позволяет сетевые ткани T^n представлять как цепи обобщенных элементов (см. раздел 18).

6. Неориентированные элементы

Простые f и обобщенные элементы F определены как направленные с выделением входных и выходных вершин. Направленное определение элементов необходимо в описаниях цепных схем с помощью операторов передачи. Однако математическое описание произвольных тканевых схем, даже цепных моделей, можно строить без использования операторов передачи (см. раздел 19). В этом подразделе вводятся некоторые простые образы ненаправленных элементов.

Определим сначала неориентированный элемент f. В этом случае оба вершинных тока имеют положительное направление внутрь элемента. Тогда матрица проводимости, вместо формы (2.11), приобретает следующий симметричный вид:

$$\mathbf{Y}(\mathbf{f}) = \begin{pmatrix} \xi & -\eta \\ -\eta & \xi \end{pmatrix}. \tag{1}$$

Данный элемент f есть минимальный неориентированный элемент степени связности 2, $\mathbf{f} = \mathbf{c}_2$. Пример простого элемента $\mathbf{c}_3$

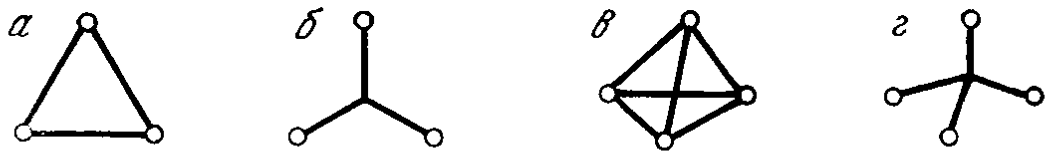


Рис. 89. Простые неориентированные элементы

а — треугольник; *б* — трехлучевая звезда; *в* — тетраэдр; *г* — четырехлучевая звезда

связности 3 дает треугольная схема, ребрами которой служат неориентированные элементы f (рис. 89, *а*). Считая все вершинные токи i_1, i_2, i_3 направленными внутрь, мы можем определить этот элемент с помощью матрицы проводимости $\mathbf{Y}(\mathbf{c}_3)$ порядка 3, которая связывает вершинные токи и потенциалы:

$$\mathbf{i} = \mathbf{Y}(\mathbf{c}_3)\mathbf{u}, \quad \mathbf{Y}(\mathbf{c}_3) = \begin{pmatrix} 2\xi & -\eta & -\eta \\ -\eta & 2\xi & -\eta \\ -\eta & -\eta & 2\xi \end{pmatrix} \tag{2}$$

Аналогичным образом определяется 4-вершинный элемент $\mathbf{c}_4$, структурная схема которого — «тетраэдр» (рис. 89, *в*). Если ребрами $\mathbf{c}_4$ служат одинаковые элементы f, то

$$\mathbf{Y}(\mathbf{c}_4) = \begin{pmatrix} 3\xi & -\eta & -\eta & -\eta \\ -\eta & 3\xi & -\eta & -\eta \\ -\eta & -\eta & 3\xi & -\eta \\ -\eta & -\eta & -\eta & 3\xi \end{pmatrix}. \tag{3}$$

Общей структурной схемой рассмотренных клеток $\mathbf{c}_2$, $\mathbf{c}_3$, $\mathbf{c}_4$ служит полный граф с f-ребрами. Общий однородный элемент $\mathbf{c}_s$ этого типа определяется матрицей $\mathbf{Y}(\mathbf{c}_s)$ порядка s следующего вида:

$$\mathbf{Y}(\mathbf{c}_s) = -\sum_{k=1}^{s-1} \eta \mathbf{E}_{-k} + (s-1)\xi \mathbf{E}_0 - \sum_{k=1}^{s-1} \eta \mathbf{E}_k. \tag{4}$$

Как отмечалось выше, в сетевых тканях можно выделять специальные клетки с звездчатого типа (рис. 86, *б*). Эти клетки имеют s граничных вершин (и одну внутреннюю вершину), которыми они включаются в ткань T. Их можно рассматривать как сопряженные

клетки c_s^* по отношению к «симплициальным» клеткам c_s общего вида (4). Пусть лучи звездчатых клеток c_s^* образуют одинаковые элементы f, тогда, например, для трехлучевой клетки (рис. 89, *б*) получим

$$Y(c_3^*) = \frac{1}{3\xi}\begin{pmatrix} 3\xi^2-\eta^2 & -\eta^2 & -\eta^2 \\ -\eta^2 & 3\xi^2-\eta^2 & -\eta^2 \\ -\eta^2 & -\eta^2 & 3\xi^2-\eta^2 \end{pmatrix}. \tag{5}$$

В общем случае однородного звездчатого элемента c_s^* имеем

$$Y(c_s^*) = -\sum_{k=1}^{s-1}\frac{\eta^2}{s\xi}E_{-k} + \left(\xi - \frac{\eta^2}{s\xi}\right)E_0 - \sum_{k=1}^{s-1}\frac{\eta^2}{s\xi}E_k. \tag{6}$$

Мы ограничились описанием однородных элементов c_s и c_s^*, но нетрудно построить матричные представления этих элементов для общего случая, когда разным ребрам соответствуют разные элементы f.

Сопряженность элементов c_s и c_s^* следует из возможности следующих преобразований сопряженных сетей. Треугольную сеть N_6^2 можно представлять как построенную из треугольных элементов c_3. Если в такой сети каждую треугольную клетку c_3 заменить трехлучевой c_s^*, то получим сопряженную гексагональную сеть N_3^2, т. е. преобразования $N_6^2 \rightleftharpoons N_3^2$ можно осуществлять на основе замены клеток $c_3 \rightleftharpoons c_3^*$. Аналогично 3-мерную сеть N_{12}^3 можно представлять построенной из клеток-«тетраэдров» c_4. Тогда преобразование $c_4 \to c_4^*$ (рис. 89, *в*, *г*) дает сопряженную сеть N_4^3 и т. д.

Преобразования элементов $c_s \rightleftharpoons c_s^*$ можно использовать и для других вариантов топологических преобразований сетей. Например, представляя квадратную сеть N_4^2 построенной из звездчатых элементов c_4^*, можно, в зависимости от способа разбиения на такие элементы, получить с помощью преобразования $c_4^* \to c_4$ сеть либо степени 6, либо степени 8.

18. ЦЕПНЫЕ МОДЕЛИ

В этом разделе описывается метод представления сетевых тканей $T = N_s^n$ в виде обобщенных цепей, т. е. цепей обобщенных элементов F, общее определение которых дано в разделе 17. Задача определения входного сопротивления и поля потенциала сети N_s^n для одиночного токового источника — задача построения фундаментального решения — разбивается на следующие этапы: 1) определение структурного образа обобщенного элемента F_s^n сети

N_s^n; 2) определение оператора передачи элемента $\mathbf{A}(\mathsf{F}_s^n)$; 3) определение матрицы характеристической проводимости G элемента F_s^n и вычисление входного сопротивления сети $r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_s^n)$ на основе обращения матрицы G; 4) описание поля сети с помощью матрицы передачи.

1. Простые цепи

Прежде чем рассматривать общие цепные модели сетей, мы опишем построение фундаментального решения для цепи простых элементов f, которая является моделью 1-мерной сети N_2^1. Расчеты этой модели элементарны, но общая логика расчетов для всех цепных моделей одинакова. Итак, пусть

$$\mathsf{N}_2^1 = \ldots \mathsf{f}\cdot\mathsf{f}\cdot\mathsf{f} \ldots = (\mathsf{f})^\infty \tag{1}$$

— бесконечная последовательная цепь одинаковых, но, вообще говоря, несимметричных элементов f, включение которых в цепи тоже одинаково (см. подраздел 17.2). Вершины сети (1) нумеруются целыми значениями $x \in [\mathsf{R}^1]$. Задача, которую необходимо решить, формулируется следующим образом: определить входное сопротивление $r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_2^1)$, а также поле потенциала $u(x;\ \mathsf{N}_2^1)$ на множестве вершин сети для случая, когда источник силы j_0 находится в вершине $x = 0$.

Относительно начальной вершины с источником бесконечная цепь (1) делится на две полубесконечные ветви — правую $|\,\mathsf{f})^\infty$ и левую $(\mathsf{f}\,|^\infty$:

$$(\mathsf{f})^\infty = (\mathsf{f}\,|^\infty \cdot |\,\mathsf{f})^\infty. \tag{2}$$

Поэтому общую задачу можно свести к двум одинаковым задачам для каждой ветви. Если $y_{\text{вх}}^+$ и $y_{\text{вх}}^-$ — входные проводимости правой и левой ветвей соответственно, то $r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_2^1) = (y_{\text{вх}}^+ + y_{\text{вх}}^-)^{-1}$. Если положить в формуле (2) $|\,\mathsf{f})^\infty = |\,\vec{\mathsf{f}})^\infty$, то левую ветвь можно представлять как правую с измененной ориентацией включения элементов, т. е. как $(\mathsf{f}\,|^\infty = |\,\overleftarrow{\mathsf{f}})^\infty$. Теперь полное описание цепи (1) сводится к описанию двух полубесконечных цепей $|\,\vec{\mathsf{f}})^\infty$ и $|\,\overleftarrow{\mathsf{f}})^\infty$, но вход полубесконечной цепи элементов f эквивалентен входу согласованного элемента f^∞, входная проводимость которого равна характеристической проводимости σ (см. раздел 17). Поэтому $y_{\text{вх}}^{\pm} = \sigma_\pm$ и

$$r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_2^1) = 1/(\sigma_+ + \sigma_-), \tag{3}$$

где $\sigma_+ \equiv \sigma(\vec{\mathsf{f}})$, $\sigma_- \equiv \sigma(\overleftarrow{\mathsf{f}})$. Уравнение (17.2.8) для этих характеристических проводимостей записывается так:

$$a_3\sigma_\pm^2 \pm (a_4 - a_1)\,\sigma_\pm - a_2 = 0.$$

Отсюда, учитывая (17.2.2), получаем

$$\sigma_{\pm} = [\sqrt{(a_1 + a_4)^2 - 4} \mp (a_4 - a_1)]/2\, a_3 \qquad (4)$$

и, согласно формуле (3),

$$r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_2^1) = a_3/\sqrt{(a_1 + a_4)^2 - 4}. \qquad (5)$$

Свойства поля потенциала $u(x)$ цепи удобно характеризовать величиной падения потенциала на одном элементе $q \equiv u(x)/u \times \times (x + 1)$ для $x \geqslant 0$. Обозначим q_+ и q_- характеристики падения потенциала для цепей $|\vec{\mathsf{f}})^{\infty}$ и $|\overleftarrow{\mathsf{f}})^{\infty}$:

$$q_+ = a_4 + a_3\sigma_+, \quad q_- = a_1 + a_3\sigma_-. \qquad (6)$$

Учитывая значения (4), из уравнений (6) находим

$$q_+ = q_- \equiv q = \alpha - \sqrt{\alpha^2 - 1}, \qquad (7)$$

где $\alpha = (a_1 + a_4)/2$. Таким образом, фундаментальное поле $u(x)$ бесконечной цепи (1) из несимметричных элементов f является симметричным и представимо в виде

$$u(x;\, \mathsf{N}_2^1) = u_0 q^{-|x|}, \qquad (8)$$

где $u_0 = r_{\text{вх}} j_0$.

Если f — симметричный элемент типа отрезка волокна постоянного профиля, то формулы (5), (8) дают решения

$$r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_2^1) = 1/2\,\rho, \quad u(x;\, \mathsf{N}_2^1) = u_0 e^{-|x|l/\lambda}, \qquad (9)$$

которые совпадают с решениями для бесконечного волокна C^1 (см. раздел 12).

Пусть во все вершины цепи $(\mathsf{f})^{\infty}$ включены дополнительные нагрузки с проводимостью y_1. Такие нагрузки можно представлять как поперечные вырожденные элементы $\mathsf{f}_{\perp}$ (см. подраздел 17.4), а саму цепь с нагрузками — как цепь составных элементов

$$(\mathsf{f} \cdot \mathsf{f}_{\perp})^{\infty}. \qquad (10)$$

К такой электрической модели сводится, например, древовидная ткань D_k^{∞} при использовании цепного представления дерева (см. подраздел 1.1). Структурную формулу цепного представления дерева $\mathsf{D}_{k+1}^{\infty} = \mathsf{P}_1 \oplus k\mathsf{D}_{k+1}^{\infty}$ можно переписать в таком виде:

$$\mathsf{D}_{k+1}^{\infty} = |\,\mathsf{f})^{\infty} \oplus k\mathsf{f}_{\perp} = |\,\mathsf{f} \cdot k\mathsf{f}_{\perp})^{\infty}, \qquad (11)$$

где элементы $\mathsf{f}_{\perp}$ представляют входные проводимости оснований деревьев $\mathsf{D}_{k+1}^{\infty}$, которые являются ветвями ствола $\mathsf{P}_1 = |\,\mathsf{f})^{\infty}$.

Аналогично цепь $(\mathsf{f})^{\infty}$, имеющую в узлах по k отростков f_1, можно представлять структурной формулой $(\mathsf{f})^{\infty} \oplus k\mathsf{f}_1$. Электрическая модель такой цепи с отростками допускает представление

$$(\mathsf{f})^{\infty} \oplus k\mathsf{f}_1 = (\mathsf{f})^{\infty} \oplus k\mathsf{f}_{\perp} = (\mathsf{f} \cdot k\mathsf{f}_{\perp})^{\infty}, \qquad (12)$$

если элемент $\mathsf{f}_\perp$ моделирует входную проводимость одного отростка.

Во всех этих случаях расчет электрических свойств подобен случаю простой цепи (1), если определена матрица $\mathbf{A}(\mathsf{f}\cdot k\mathsf{f}_\perp) = \mathbf{A}(\mathsf{f})\cdot\mathbf{A}(k\mathsf{f}_\perp)$. Электрические свойства моделей (11), (12) рассматриваются в разделе 20.

2. Обобщенные цепи

Рассмотрим простые сети N_s^n (см. раздел 1), ребрами которых являются элементы f. Чтобы работать с конечными матрицами, будем полагать сеть N_s^n бесконечной в первом измерении и конечной во всех остальных; такая конструкция называется сетевым брусом. Переход к сети N_s^n бесконечной во всех измерениях производится затем в окончательных выражениях. Вершины сетевого бруса нумеруются числами $x = (x_1, \ldots, x_n) \in [\mathsf{R}^n]$, где только x_1 изменяется от $-\infty$ до $+\infty$, а остальные координаты конечны.

Определение 1. Множество вершин $X_k = \{x \mid x_1 = k\}$, т. е. множество вершин одного поперечного «гиперсечения» сетевого бруса N_s^n называется обобщенной вершиной.

Определение 2. Обобщенным элементом F_s^n сетевого бруса N_s^n называется часть схемы сети, заключенная между двумя соседними обобщенными вершинами, при выполнении следующих условий: каждое ребро f, обе вершины которого принадлежат X_k, входит в F_s^n как элемент $(^1/_2\,\mathsf{f})$; свойства остальных ребер не изменяются.

Выделение обобщенных элементов F_s^n позволяет представить сетевой брус N_s^n в виде обобщенной цепи:

$$\mathsf{N}_s^n = (\mathsf{F}_s^n)^\infty. \tag{1}$$

В некоторых случаях сечения X_k удобно определять так, чтобы элементы F_s^n содержали внутренние простые вершины, если кроме требования минимальности элемента еще существуют другие, например симметричности. Поэтому в каждой конкретной сети N_s^n возможны разные варианты выделения цепных элементов F_s^n. На рис. 90 показаны минимальные симметричные и несимметричные цепные элементы 2-мерных сетей.

Некоторую унификацию синтеза разных цепных элементов можно получить, выделяя в качестве «стройблоков» такие структуры, которые являются общими для разных простых сетей.

Пример. Для 2-мерных сетей в качестве базисных цепных структур можно взять (рис. 91) поперечные $\mathsf{F}_\perp$, продольные $\mathsf{F}_\parallel$ и диагональные, $\mathsf{F}_/$, $\mathsf{F}_\diagdown$ композиции ребер. Тогда имеем следующие соответствия:

$$\mathsf{F}_4^2 \sim \mathsf{F}_\perp\cdot\mathsf{F}_\parallel\cdot\mathsf{F}_\perp, \tag{2a}$$

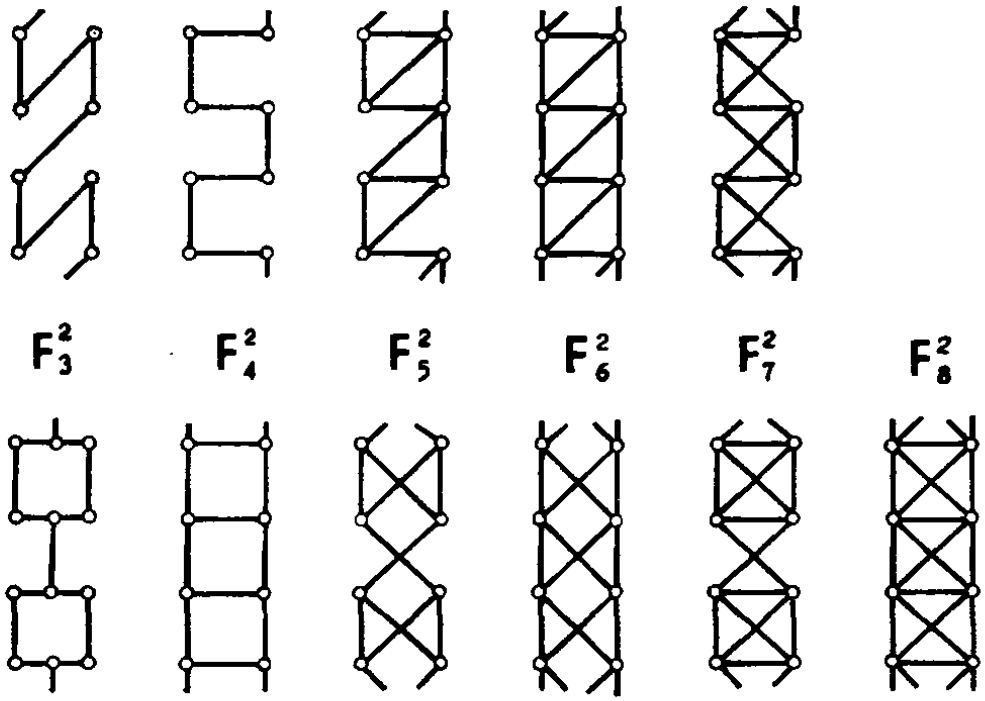


Рис. 90. Асимметричные и симметричные формы цепных элементов 2-сетей

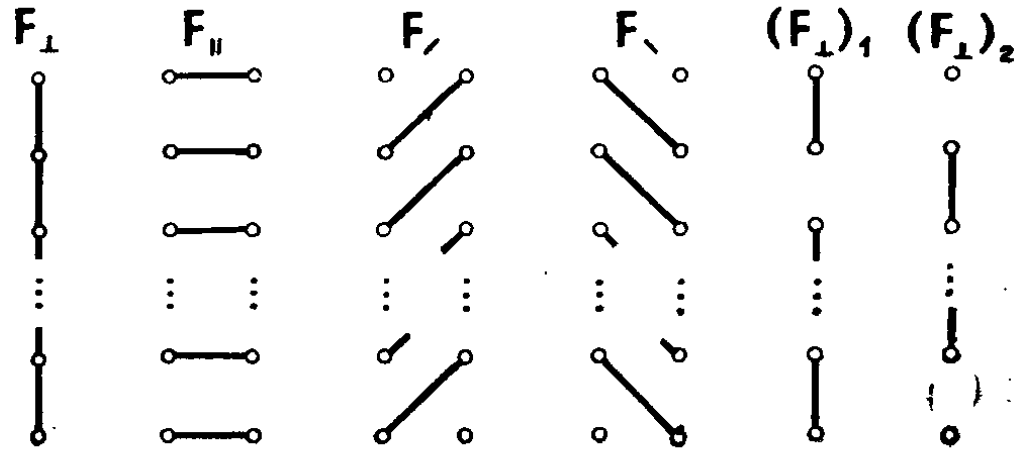


Рис. 91. Базисные цепные элементы 2-сетей

$$F_6^2 \sim F_\perp (F_\parallel + F_/) F_\perp, \tag{2б}$$

$$F_6^2 \sim F_\perp (F_\backslash + F_/) F_\perp, \tag{2в}$$

$$F_8^2 \sim F_\perp (F_\backslash + F_\parallel + F_/) F_\perp. \tag{2г}$$

Чтобы подобным образом описать цепные элементы сетей нечетной степени связности, необходимо вместо связного поперечного комплекса ввести пару несвязных комплексов $F_\perp^1$ и $F_\perp^2$ (рис. 91), тогда $F_3^2 \sim F_\perp^1 \cdot F_\parallel \cdot F_\perp^2$, или $F_3^2 \sim F_\perp^1 \cdot F_/ \cdot F_\perp^1$ и т. д.

Мы не будем здесь останавливаться на процедуре вывода матричных представлений цепных элементов и ограничимся приведением некоторых окончательных результатов (некоторые детали

обычного способа вывода этих матриц описаны в работах [16, 86], кроме того ниже в разделе 19 указан общий метод получения матриц $\mathbf{Y}(\mathsf{F}_s^n)$).

По аналогии с краткой записью матрицы $\mathbf{Y}(f)$ вида (17.2.11), запишем матрицу $\mathbf{Y}(\mathsf{F}_s^n)$ так:

$$\mathbf{Y}(\mathsf{F}_s^n) = \begin{pmatrix} \Xi_1 & -\mathbf{H}_1 \\ \mathbf{H}_2 & -\Xi_2 \end{pmatrix}. \tag{3}$$

Для симметричных элементов F_s^n характерны равенства диагональных и недиагональных блоков:

$$\Xi_1 = \Xi_2 \equiv \Xi, \quad \mathbf{H}_1 = \mathbf{H}_2 \equiv \mathbf{H}. \tag{4}$$

Ниже даны явные выражения этих матриц для симметричных элементов F_4^2, F_6^2, F_8^2 и F_6^3:

	Ξ	$\mathbf{H}$
F_4^2	$-\frac{1}{2}\eta\mathbf{E}_{-1} + 2\xi\mathbf{E}_0 - \frac{1}{2}\eta\mathbf{E}_1$	$\eta\mathbf{E}_0$
F_6^2	$-\frac{1}{2}\eta\mathbf{E}_{-1} + 3\xi\mathbf{E}_0 - \frac{1}{2}\eta\mathbf{E}_1$	$\eta\mathbf{E}_{-1} + \eta\mathbf{E}_1$
F_8^2	$-\frac{1}{2}\eta\mathbf{E}_{-1} + 4\xi\mathbf{E}_0 - \frac{1}{2}\eta\mathbf{E}_1$	$\eta\mathbf{E}_{-1} + \eta\mathbf{E}_0 + \eta\mathbf{E}_1$
F_6^3	$-\frac{1}{2}\mathbf{H} \times \mathbf{E}_{-1} + \Xi \times \mathbf{E}_0 - \frac{1}{2}\mathbf{H} \times \mathbf{E}_1$	$\mathbf{H} \times \mathbf{E}_0$

Здесь в последней строке матрицы-сомножители Ξ и $\mathbf{H}$ имеют вид соответствующих матриц первой строки.

У несимметричного элемента F_6^2 (2б) диагональные блоки в (3) удовлетворяют условию (4) и матрица Ξ совпадает с таковой для симметричного элемента, а недиагональные блоки — различны:

$$\mathbf{H}_1 = \eta\mathbf{E}_{-1} + \eta\mathbf{E}_0, \quad \mathbf{H}_2 = \eta\mathbf{E}_0 + \eta\mathbf{E}_1. \tag{5}$$

Блоки матрицы передачи $\mathbf{A}(\mathsf{F}_s^n)$ строятся по формулам (17.5.9), а матрица характеристической проводимости $\mathbf{G}$ — по формулам (17.5.7). Последние приобретают более простой вид при использовании блоков (4):

$$\mathbf{G} = \sqrt{\Xi^2 - \mathbf{H}^2}. \tag{6}$$

Для несимметричного элемента типа F_6^2 с коммутирующими матрицами (5) формула (6) записывается так:

$$\mathbf{G} = \sqrt{\Xi^2 - \mathbf{H}_1\mathbf{H}_2}. \tag{7}$$

Дальнейшее описание обобщенной цепи (1) связано с процедурой обращения матрицы $\mathbf{G}$.

3. Матрица входного сопротивления

Пусть $\mathbf{j}_0$ — вектор токов внешних источников, действующих на множестве вершин X_0, а $\mathbf{u}_0$ — векторный потенциал этих вершин.

Определение. Матрицей входных сопротивлений цепи (2.1) называется матрица $\mathbf{R}_{\text{вх}}$, удовлетворяющая уравнению

$$\mathbf{u}_0 = \mathbf{R}_{\text{вх}}\mathbf{j}_0. \tag{1}$$

Для цепи (2.1), построенной из симметричных элементов, справедлива формула

$$\mathbf{R}_{\text{вх}} = \frac{1}{2}\mathbf{G}^{-1}, \tag{2}$$

которая обобщает скалярный вариант (1.9). Нетрудно получить матричный аналог формулы (1.3). Из определения (1) следует, что, если источник $\mathbf{j}_0$ имеет только одну отличную от нуля компоненту, т. е. действует только в одиночной простой вершине, то входное сопротивление этой вершины определяется соответствующим диагональным элементом матрицы $\mathbf{R}_{\text{вх}}$.

Таким образом, задача определения входного сопротивления сети методом цепного представления (2.1) сводится к задаче обращения матрицы $\mathbf{G}$ вида (2.6), (2.7) или более общего вида. Пусть λ_k и μ_k — собственные значения матриц Ξ и $\mathbf{H}$ в формуле (2.6). Положим, что матрицы Ξ и $\mathbf{H}$ приводятся к диагональной форме одной и той же преобразующей матрицей $\mathbf{T}$, что в действительности имеет место для простых сетей. Тогда $\mathbf{G}^{-1} = \mathbf{T}\mathbf{D}^{-1}\mathbf{T}^{-1}$, где $\mathbf{D} = \operatorname{diag}(d_k)$ и $d_k = \sqrt{\lambda_k^2 - \mu_k^2}$. Например, для 2-мерной сети элементы r_{pq} матрицы $\mathbf{R}_{\text{вх}}$ имеют следующий вид:

$$r_{pq} = \frac{1}{m+1}\sum_{k=1}^{m}\frac{1}{\sqrt{\lambda_k^2 - \mu_k^2}}\sin\frac{\pi pk}{m+1}\sin\frac{\pi qk}{m+1}, \tag{3}$$

где m — «ширина» сетевого бруса N_s^2 по координате x_2. Отметим, что выражение (3), согласно условию (1), полностью описывает поле потенциала обобщенной вершины X_0.

Описание сети N_s^2 бесконечной протяженности в двух измерениях получается предельным переходом $m \to \infty$, при котором сумма (3) преобразуется в интеграл. Пусть в бесконечной сети N_s^2 с координатами вершин $x = (x_1, x_2)$, где $-\infty < x_1, x_2 < \infty$, источник тока находится только в вершине $x = (0, 0)$. Из формул (3) и (1) в результате предельного перехода получим следующее описание поля потенциала одномерного бесконечного множества $X_0 = \{x \mid x_1 = 0, -\infty < x_2 < \infty\}$:

$$u(0, x_2) = j_0\int_0^1 \frac{\cos \pi x_2 \omega \, d\omega}{\sqrt{\lambda^2 - \mu^2}}, \tag{4}$$

где вид величин λ и μ определяется топологией сети:

	λ	μ
N_4^2	$2\xi - \eta\cos\pi\omega$	η
N_6^2	$3\xi - \eta\cos\pi\omega$	$\eta\cos\pi\omega$
N_8^2	$4\xi - \eta\cos\pi\omega$	$\eta(1+\cos\pi\omega)$

Отношение $u(0, 0)/j_0$ есть входное сопротивление сети, например

$$r_{\text{вх}}(N_4^2) = \int_0^1 \frac{d\omega}{\sqrt{(2\xi - \eta\cos\pi\omega)^2 - \eta^2}} \tag{5}$$

Замечание 1. Некоторые новые формулы на основе полученных можно построить косвенным способом, используя замены клеток $c_s \rightleftharpoons c_s^*$, которые описаны в подразделе 17.6. Например, переход $N_6^2 \to N_3^2$ осуществляется заменой $C_3 \to C_3^*$. Приравнивая матрицы $Y(c_3)$ и $Y(c_3^*)$, находим, что преобразование $N_6^2 \to N_3^2$ формально сводится к заменам

$$\xi \mapsto (3\xi^2 - \eta^2)/6\xi, \quad \eta \mapsto \eta^2/3\xi. \tag{6}$$

Поэтому, используя формулу

$$r_{\text{вх}}(N_6^2) = \int_0^1 \frac{d\omega}{\sqrt{(3\xi - \eta\cos\pi\omega)^2 - 2\eta^2(1+\cos\pi\omega)^2}}, \tag{7}$$

с помощью соотношений (6) находим

$$r_{\text{вх}}(N_3^2) = 3\xi\int_0^1 \frac{d\omega}{\sqrt{(3\xi^2 - \eta^2 - \eta^2\cos\pi\omega)^2 - 2\eta^4(1+\cos\pi\omega)^2}}, \tag{8}$$

Для 3-мерных сетей выражения для элементов матрицы $\mathbf{R}_{\text{вх}}$ типа (3) имеют вид двойных сумм. Поэтому для сетей N_s^3 бесконечных во всех измерениях фундаментальное поле потенциала множества $X_0 = \{(x_1, x_2, x_3) \mid x_1 = 0, -\infty < x_2, x_3 < \infty\}$ описывается двойным интегралом. Например, для бесконечной кубической сети N_6^3 получим

$$u(0, x_2, x_3) = j_0\int_0^1\int_0^1 \frac{\cos\pi x_2\omega_1\cos\pi x_3\omega_2 d\omega_1 d\omega_2}{\sqrt{(3\xi - \eta\cos\pi\omega_1 - \eta\cos\pi\omega_2)^2 - \eta^2}}, \tag{9}$$

$$r_{\text{вх}}(N_6^3) = \int_0^1\int_0^1 \frac{d\omega_1 d\omega_2}{\sqrt{(3\xi - \eta\cos\pi\omega_1 - \eta\cos\pi\omega_2)^2 - \eta^2}}. \tag{10}$$

Поле потенциала всей цепи (2.1) описывается множеством векторов $\mathbf{u}_k$, каждый из которых описывает поле в сечении X_k. Анало-

гом коэффициента передачи простой цепи (см. подраздел 1) здесь служит матрица передачи $\mathbf{Q} = \mathbf{Q}(\mathsf{F}_s^n)$, удовлетворяющая условию $\mathbf{u}_k = \mathbf{Q}\mathbf{u}_{k+1}$, т. е.

$$\mathbf{u}_k = \mathbf{Q}^{-k}\mathbf{u}_0. \tag{11}$$

Используя A-представление F, имеем $\mathbf{Q} = \mathbf{A}_3\mathbf{Y}_и + \mathbf{A}_4 = \mathbf{A}_3\mathbf{G} + \mathbf{A}_4$ или для симметричных элементов F_s^n, учитывая соотношение (17.5.7),

$$\mathbf{Q} = \mathbf{A}_4 + \sqrt{\mathbf{A}_4^2 - \mathbf{E}} = \mathbf{H}^{-1}\Xi + \sqrt{(\mathbf{H}^{-1}\Xi)^2 - \mathbf{E}}. \tag{12}$$

Данный способ описания поля потенциала однородной сети по-своему интересен, но на деталях этого описания мы здесь останавливаться не будем. Более простую форму описания поля сети дает метод, который излагается в следующем разделе.

Замечание 2. Сходство обобщенной цепи симметричных элементов с простой цепью можно усилить, вводя матричные гиперболические функции:

$$\operatorname{ch}\mathbf{L} = \frac{1}{2}(e^{\mathbf{L}} + e^{-\mathbf{L}}), \quad \operatorname{sh}\mathbf{L} = \frac{1}{2}(e^{\mathbf{L}} - e^{-\mathbf{L}}).$$

Согласно известным свойствам матричных функций (см. [36]), условия невырожденности блоков $\mathbf{A}_1$ и $\mathbf{A}_2$ матрицы $\mathbf{A}(\mathsf{F})$ являются необходимыми и достаточными условиями существования таких матриц $\mathbf{L}_1$, $\mathbf{L}_2$, что $\operatorname{ch}\mathbf{L}_1 = \mathbf{A}_1$, $\operatorname{ch}\mathbf{L}_2 = \mathbf{A}_4$. Тогда из условий симметричности (17.5.3) следуют следующие представления: $\operatorname{sh}\mathbf{L}_1 = \sqrt{\mathbf{A}_2\mathbf{A}_3}$, $\operatorname{sh}\mathbf{L}_2 = \sqrt{\mathbf{A}_3\mathbf{A}_2}$. Используя, кроме этих, также формулы (17.5.7), можно матрицу передачи элемента F представить в таком виде:

$$\mathbf{A}(\mathsf{F}) = \begin{pmatrix} \operatorname{ch}\mathbf{L}_1 & (\operatorname{sh}\mathbf{L}_1)\,\mathbf{G} \\ (\operatorname{sh}\mathbf{L}_2)\,\mathbf{G}^{-1} & \operatorname{ch}\mathbf{L}_2 \end{pmatrix},$$

который подобен обычной форме представления отрезка волокна (17.2.4). Теперь передаточную матрицу (12) можно изобразить как матричную экспоненту: $\mathbf{Q} = \exp\mathbf{L}_2$, а цепное соединение обобщенных элементов интерпретировать как увеличение обобщенной длины.

19. ОБЩИЕ УРАВНЕНИЯ

Если исходно сетевую ткань T рассматривать на всем множестве ее простых вершин, то вместо мультипликативной теории цепных моделей (раздел 18), можно построить аддитивную теорию произвольных моделей, которая является обобщенным дискретным аналогом метода дифференциальных уравнений континуальных моделей СТ (глава 4). В этом разделе излагается метод вывода общих уравнений поля потенциала сетевых тканей N_s^n.

1. Аддитивный оператор ткани

Пусть X — некоторое произвольное множество вершин и $G(X) = \{\mathsf{G}_1, \mathsf{G}_2, \ldots\}$ — семейство графов одного порядка m, определенных на множествах вершин, эквивалентных множеству X. Как и выше, сетевой тканью T порядка m называется граф $\mathsf{G} \in G(X)$, ребрами которого служат элементы f. Ниже рассматриваются ткани T, заданные на эквивалентных конечных носителях X.

Определение 1. Если $\mathbf{j}$ — вектор внешних вершинных токов и $\mathbf{u}$ — вектор вершинных потенциалов, то оператором ткани называется матрица проводимости $\mathbf{Y}(\mathsf{T})$, удовлетворяющая уравнению

$$\mathbf{Y}(\mathsf{T})\,\mathbf{u} = \mathbf{j}. \tag{1}$$

Рассмотрим сначала вопрос построения оператора $\mathbf{Y}(\mathsf{T})$. Этот оператор является аддитивным и позволяет по аналогии с суммированием графов (раздел 1) ввести операцию суммирования тканей.

Определение 2. Ткань T называется суммой тканей T_1, T_2 и представляется структурной формулой $\mathsf{T} = \mathsf{T}_1 + \mathsf{T}_2$, если

$$\mathbf{Y}(\mathsf{T}) = \mathbf{Y}(\mathsf{T}_1) + \mathbf{Y}(\mathsf{T}_2). \tag{2}$$

Выделение аддитивных свойств оператора ткани позволяет унифицировать операции синтеза разных моделей T с помощью «базисных» моделей. Чтобы определить элементарный базис ткани T, рассмотрим свойства операций включения элементов f в заданный носитель X. Будем пока для простоты считать носитель X одномерным, $X = X^1 = \{x \mid x = 1, 2, \ldots, m\}$. Кроме того, для упрощения описания свойств включения будем полагать, что носитель X является частью некоторого общего («окаймляющего») множества вершин $\tilde{X} = \{x \mid x \in [\mathbb{R}^1]\}$. Вершины $\tilde{X} \setminus X$ называются внешними и считаются далее открытыми, т. е. нагруженными проводимостями $y = \infty$: если элемент f одной из своих вершин включается во внешнюю вершину, то элемент становится открытым по этой вершине (см. подраздел 17.2). В этом смысле внутренние вершины X являются закрытыми, поэтому само это множество X без каких-либо дополнительных включений представляет «пустую» ткань T_0, для которой $\mathbf{Y}(\mathsf{T}_0) = \mathbf{0}$. Если же в вершины $x \in X$ включены только скалярные проводимости y_x, то для такой «ткани» $\mathsf{T} = (y_1, \ldots, y_m)$ — совокупности вершинных проводимостей — имеем оператор $\mathbf{Y}(\mathsf{T}) = \operatorname{diag}(y_1, \ldots, y_m)$. Рассмотрим далее разные варианты включения в вершины X некоторого неориентированного элемента f, заданного матрицей

$$\mathbf{Y}(\mathsf{f}) = \begin{pmatrix} \xi_1 & -\eta_1 \\ -\eta_2 & \xi_2 \end{pmatrix}. \tag{3}$$

Общим является случай, когда одна вершина элемента f включается в вершину носителя p, а другая — в вершину носителя q;

обозначим такую элементарную ткань $\mathsf{T} = (p \mid \mathsf{f} \mid q)$, для которой

$$\mathbf{Y}(p \mid \mathsf{f} \mid q) = \xi_1 \mathbf{E}_{pp} - \eta_1 \mathbf{E}_{pq} - \eta_2 \mathbf{E}_{qp} + \xi_2 \mathbf{E}_{qq}. \tag{4}$$

Диагональные элементы матрицы (3) остаются диагональными в операторе (4), а недиагональные элементы матрицы (3) располагаются в матрице (4) на $\pm(p - q)$-параллелях, т. е. элементы матрицы $\mathbf{Y}(\mathsf{f})$ располагаются в матрице $\mathbf{Y}(p \mid \mathsf{f} \mid q)$ так, что принадлежат вершинам квадрата. Выделим частные варианты формулы (4):

$$\mathbf{Y}(p \mid \mathsf{f} \mid \cdot) = \xi_1 \mathbf{E}_{pp}, \tag{5}$$

$$\mathbf{Y}'(p \mid \mathsf{f} \mid p) = (\xi_1 - \eta_1 - \eta_2 + \xi_2)\, \mathbf{E}_{pp}, \tag{6}$$

$$\mathbf{Y}(\cdot \mid \mathsf{f} \mid p) = \xi_2 \mathbf{E}_{pp}, \tag{7}$$

где точкой в символе элементарной ткани (5) и (7) отмечено включение элемента f во внешнюю вершину. Случай (5) есть включение элемента f левым концом во внутреннюю p-вершину, а правым — во внешнюю вершину; в случае (7) элемент f правым концом включен во внутреннюю p-вершину, а левым — во внешнюю вершину; в случае (6) элемент обоими концами включен в одну p-вершину множества X.

Полное множество элементарных тканей $(p \mid \mathsf{f} \mid q)$ можно принять за простейший базис аддитивных моделей, т. е. всякую модель T можно представлять как сумму базисных моделей с коэффициентами γ_k, равными числу включаемых элементов:

$$\mathsf{T} = \sum_k \gamma_k (p_k \mid \mathsf{f}_k \mid q_k). \tag{8}$$

Если здесь учитывать только внутренние включения, то максимальное число базисных моделей равно числу ребер полного графа, $\max k = m(m-1)/2$ (рис. 92, *а*).

Из формул (8) и (4) следует, что, если элементы f_k симметричны, то аддитивный оператор произвольной ткани $\mathbf{Y}(\mathsf{T})$ тоже симметричен.

Замечание 1. Здесь используется только одна форма аддитивного оператора ткани, а именно матрица проводимости $\mathrm{Y}(\mathsf{T})$, но следует отметить не единственность такой формы аддитивного оператора и причины, определяющие электрическую форму такого оператора. В соответствии с основной схемой электрофизиологического эксперимента (см. начало главы 4) мы выбрали источник тока j в уравнении (1) в качестве основного заданного воздействия. Однако источники поля ткани можно задавать и другими способами. По отношению к электрической схеме волокна f источник тока в уравнении (1), а также в других аналогичных уравнениях, использованных выше, можно назвать «поперечным источником тока» $j_\perp$. В общем случае с учетом продольно-поперечной цепи сопротивлений электрической схемы f, возможны

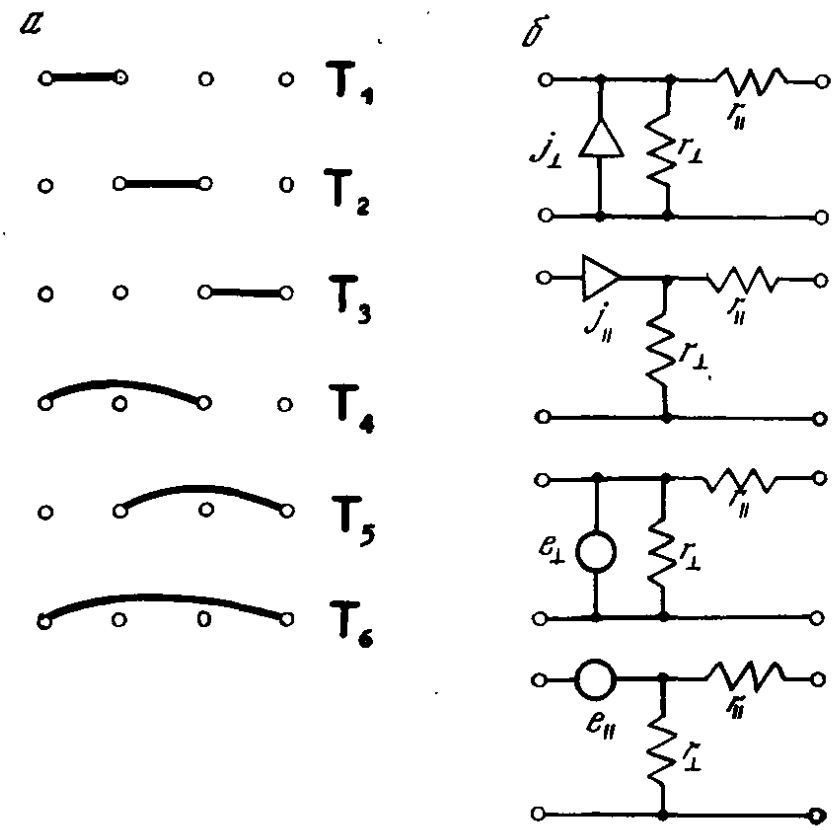


Рис. 92. Полный базис ткани порядка 4 (*а*) и схемы включения источников (*б*)

четыре варианта типов источников: кроме поперечных $j_\perp$ и продольных $j_\parallel$ источников тока, возможны также поперечные $e_\perp$ и продольные $e_\parallel$ источники ЭДС (рис. 92, *б*). Источники $j_\parallel$ и $e_\perp$ являются особыми, так как влияют на пассивные электрические свойства ткани, но источники $j_\perp$ и $e_\parallel$ не оказывают такого влияния. Для источников $j_\perp$ первичное уравнение ткани имеет вид (1) и здесь, чтобы определить интересующее нас поле потенциала необходимо обращать оператор $\mathbf{Y}(\mathsf{T})$, т. е. вычислять матрицу сопротивлений $\mathbf{R}(\mathsf{T}) = \mathbf{Y}^{-1}(\mathsf{T})$.

При использовании схем ткани с источниками $e_\parallel$ элементы f следует определять с помощью матриц сопротивления $\mathbf{R}(\mathsf{f}) = \mathbf{Y}^{-1}(\mathsf{f})$. Описание многомерной ткани в этом случае является более сложным, чем с поперечными источниками тока, но для одномерной модели общее первичное уравнение имеет тоже простой вид:

$$\mathbf{R}(\mathsf{N}_2^1)\mathbf{i} = \mathbf{e}_\parallel, \tag{9}$$

где $\mathbf{i}$ — вектор продольных токов. В уравнении (9) матрица $\mathbf{R}(\mathsf{N}_2^1)$ по структуре и аддитивным свойствам подобна матрице $\mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1)$ в модели с источниками $\mathbf{j}_\perp$. Таким образом, при одной и той же пассивной электрической модели ткани N_2^1 аддитивным оператором ткани служит матрица проводимости $\mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1) = \mathbf{Y}_\perp$, если используются источники $\mathbf{j}_\perp$, или же матрица сопротивлений $\mathbf{R}(\mathsf{N}_2^1) = \mathbf{R}_\parallel$, если используются источники $\mathbf{e}_\parallel$. При этом, конечно, эти операторы не являются взаимнообратными, т. е. $\mathbf{Y}_\perp^{-1} = \mathbf{R}_\perp \neq \mathbf{R}_\parallel$.

Различия в свойствах этих описаний можно изучать и на основе континуальных моделей. Например, уменьшая длину элементов f и увеличивая их число в описании $\mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1)\,\mathbf{u} = \mathbf{j}_\perp$, мы в пределе получим дифференциальное

уравнение волокна вида (12.1.3), в котором $j = j_\perp$. Если же подобный предельный переход совершать для описания (9), то получим уравнение

$$r_\perp \frac{d^2 i}{dx^2} + \frac{dr_\perp}{dx}\frac{di}{dx} + r_\parallel i = -e_\perp. \tag{10}$$

Для электрофизиологических задач источники вида $e_\perp$ скорее имеют чисто теоретический интерес (см. обсуждение моделей возбуждения мембраны в разделе 15). Вообще продольные источники более характерны для механических моделей тканей.

2. Простые сети

Примем в качестве конечной модели 1-мерной сети N_2^1 цепь $(\mathsf{f})^m$, которая по краям нагружена открытыми элементами f_0, т. е. в обозначениях раздела 18 имеем

$$\mathsf{N}_2^1 = \mathsf{f}_0 \cdot (\mathsf{f})^m \cdot \mathsf{f}_0. \tag{1}$$

В аддитивном представлении эту ткань можно записать как сумму элементарных тканей $(x \mid \mathsf{f} \mid x+1)$, согласно формулам (1.8):

$$\mathsf{N}_2^1 = (\cdot \mid \mathsf{f} \mid 1) + \sum_{x=1}^{m-1} (x \mid \mathsf{f} \mid x+1) + (m \mid \mathsf{f} \mid \cdot). \tag{2}$$

Учитывая далее формулы (1.4), (1.5) и (1.7), а также вид матрицы $\mathbf{Y}(\mathsf{f})$ (см. 17.6.1), находим аддитивный оператор модели (2):

$$\mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1) = -\eta \mathbf{E}_{-1} + 2\xi \mathbf{E}_0 - \eta \mathbf{E}_1. \tag{3}$$

Дополнительные нагрузки f_0 по краям сети (1) необходимо вводить с целью получения однородного оператора $\mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1)$.

Переход к рассмотрению n-мерных сетевых тканей $\mathsf{T}^n = \mathsf{N}_s^n$ связан с исходным определением n-мерных множеств вершин X^n, на которых задаются графы этих тканей (см. раздел 1). Здесь, чтобы матрицы сети имели конечный порядок m, необходимо носитель выбирать конечным: $X = X^n \equiv X_1 \times \ldots \times X_n$, где $|X_k| = m_k$ и $|X| = m = m_1 \ldots m_n$. Для полного описания сетевых тканей можно ввести необходимое множество элементарных тканей и строить аддитивный оператор ткани на основе сумм вида (1.8), но для частных моделей сетей N_s^n можно использовать частные базисные модели, содержащие 1-мерные сети (3). Например, для кубических сетей N_{2n}^n матрица смежности графа $\Gamma(\mathsf{N}_{2n}^n)$ выражается в виде прямой суммы (см. раздел 1) матриц смежности 1-мерных образующих сети $\Gamma(\mathsf{N}_2^1)$. Аналогичное представление справедливо и для матриц проводимости кубических сетей:

$$\mathbf{Y}(\mathsf{N}_{2n}^n) = \mathbf{Y}_1(\mathsf{N}_2^1) \oplus \ldots \oplus \mathbf{Y}_n(\mathsf{N}_2^1), \tag{4}$$

где прямые слагаемые имеют вид (3):

$$\mathbf{Y}_k(\mathsf{N}_2^1) = -\eta_k\mathbf{E}_{-1} + 2\,\xi_k\mathbf{E}_0 - \eta_k\mathbf{E}_1. \tag{5}$$

Полный базис 1-мерных образующих дают пучки параллельных ребер разных направлений (см. рис. 9). Принцип использования этих пучков в качестве базиса сетевых моделей описан в подразделе 1.4, поэтому здесь мы ограничимся приведением окончательных формул для матриц проводимости сетей.

Полная простая 2-сеть представляется оператором

$$\mathbf{Y}(\mathsf{N}_8^2) = \mathbf{E}_0 \times \mathbf{Y}_1 + \mathbf{Y}_3 \times \mathbf{E}_0 + 2(\xi_2 + \xi_4)\mathbf{E}_{0,0} - \eta_2(\mathbf{E}_{-1,1} + \mathbf{E}_{1,-1}) - \eta_4(\mathbf{E}_{-1,-1} + \mathbf{E}_{1,1}) \tag{6}$$

где $\mathbf{E}_{p,q} = \mathbf{E}_p \times \mathbf{E}_q$. Полагая в формуле (6) какие-либо пары значений ξ_p, η_p равными нулю, мы получим оператор для модели сети меньшей степени связности.

Из 3-мерных сетей, кроме кубической (4), выделим сеть с гранецентрированными ребрами:

$$\mathbf{Y}(\mathsf{N}_{12}^3) = 12\xi\mathbf{E}_0^{[3]} - \eta(\mathbf{E}_0 \times \mathbf{I} \times \mathbf{I} + \mathbf{I} \times \mathbf{E}_0 \times \mathbf{I} + \mathbf{I} \times \mathbf{I} \times \mathbf{E}_0), \tag{7}$$

а также сеть с объемоцентрированными ребрами:

$$\mathbf{Y}(\mathsf{N}_8^3) = 8\xi\mathbf{E}_0^{[3]} - \eta\mathbf{I}^{[3]}, \tag{8}$$

где $\mathbf{I} \equiv \mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_1$ и $[n]$ — символ n-й кронеккеревской степени [10]. Для общей модели объемоцентрированной сети имеем

$$\mathbf{Y}(\mathsf{N}_{2^n}^n) = 2^n\xi\mathbf{E}_0^{[n]} - \eta\mathbf{I}^{[n]}. \tag{9}$$

Замечание. Теорию аддитивного синтеза тканевых моделей можно применять и для построения операторов обобщенных цепных элементов F (см раздел 18). Здесь в качестве поперечного элемента $\widetilde{\mathsf{F}}_\perp$ удобно взять пару элементов $\mathsf{F}_\perp$ (см. подраздел 18.2, рис. 92, *б*), т. е. пару 1-мерных сетей N_2^1. Тогда, если $\mathbf{Y}_1 = \mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1)$ — матрица проводимости одиночной сети, то

$$\mathbf{Y}(\widetilde{\mathsf{F}}_\perp) = \mathbf{E}_0 \times \mathbf{Y}_1 = \begin{pmatrix} \mathbf{Y}_1 & \mathbf{O} \\ \mathbf{O} & \mathbf{Y}_1 \end{pmatrix}, \tag{10}$$

где $\mathbf{E}_0$ — единичная матрица порядка 2, а порядок матрицы $\mathbf{Y}_1$ равен m. Для продольного базисного элемента $\mathsf{F}_{\|}$ получаем

$$\mathbf{Y}(\mathsf{F}_{\|}) = \mathbf{Y}(\mathsf{f}) \times \mathbf{E}_0 = \begin{pmatrix} \xi\mathbf{E}_0 & -\eta\mathbf{E}_0 \\ -\eta\mathbf{E}_0 & \xi\mathbf{E}_0 \end{pmatrix}. \tag{11}$$

Здесь, как и в формуле (10), первый сомножитель прямого произведения имеет порядок 2, второй — порядок m. Аналогичным образом определяются операторы диагональных базисных элементов:

$$\mathbf{Y}(\mathsf{F}_\diagdown) = \begin{pmatrix} \xi\mathbf{E}_0 & -\eta\mathbf{E}_{-1} \\ -\eta\mathbf{E}_1 & \xi\mathbf{E}_0 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{Y}(\mathsf{F}_\diagup) = \begin{pmatrix} \xi\mathbf{E}_0 & -\eta\mathbf{E}_1 \\ -\eta\mathbf{E}_{-1} & \xi\mathbf{E}_0 \end{pmatrix}.$$

Теперь цепные элементы 2-сетей строятся посредством только аддитивных операций, например $\mathsf{F}_4^2 = \mathsf{F}_\perp + \mathsf{F}_{||}$ и, согласно матрицам (10), (11), в данном случае

$$\mathbf{Y}(\mathsf{F}_4^2) = \mathbf{E}_0 \times \mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1) + \mathbf{Y}(\mathsf{f}) \times \mathbf{E}_0 = \mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1) \oplus \mathbf{Y}(\mathsf{f}).$$

Цепные элементы 3-сетей можно формировать сходным образом, определив сначала операторы базисных структур: парных поперечных пучков, ориентированных вдоль координат x_3 и x_2, а также продольный обобщенный и другие элементы. Для перечисленных структур соответствующие операторы имеют следующий вид: $\mathbf{E}_0 \times \mathbf{E}_0 \times \mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1)$, $\mathbf{E}_0 \times \mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1) \times \mathbf{E}_0$, $\mathbf{Y}(\mathsf{f}) \times \times \mathbf{E}_0 \times \mathbf{E}_0$, где первый сомножитель имеет порядок $m_1 = 2$, второй — порядок m_2, третий — порядок m_3. Тогда, например,

$$\mathbf{Y}(\mathsf{F}_6^3) = \mathbf{E}_0 \times \mathbf{E}_0 \times \mathbf{Y}_1(\mathsf{N}_2^1) + \mathbf{E}_0 \times \mathbf{Y}_2(\mathsf{N}_2^1) \times \mathbf{E}_0 + \mathbf{Y}_3(\mathsf{f}) \times \mathbf{E}_0 \times \mathbf{E}_0 = \\ = \mathbf{Y}_1(\mathsf{N}_2^1) \oplus \mathbf{Y}_2(\mathsf{N}_2^1) \oplus \mathbf{Y}_3(\mathsf{f}).$$

Следующий этап развития обобщенных представлений — использование обобщенных элементов F вместо простых элементов f в произвольных аддитивных операциях синтеза тканевых моделей, когда вместо графов $\mathsf{G}(\mathsf{f})$, ребрами которых служат элементы f, рассматриваются графы $\mathsf{G}(\mathsf{F})$, ребрами которых служат элементы F. Тогда роль первичного оператора (1.3) играет матрица проводимости неориентированного элемента F:

$$\mathbf{Y}(\mathsf{F}) = \begin{pmatrix} \Xi_1 & -\mathbf{H}_1 \\ -\mathbf{H}_2 & \Xi_2 \end{pmatrix}.$$

Операции включения такого элемента F в обобщенные вершины p, q носителя X определяются как и выше, например, обобщенным аналогом формулы (1.4) является следующая формула:

$$\mathbf{Y}(p \mid \mathsf{F} \mid q) = \mathbf{E}_{pp} \times \Xi_1 - \mathbf{E}_{pq} \times \mathbf{H}_1 - \mathbf{E}_{qp} \times \mathbf{H}_2 + \mathbf{E}_{qq} \times \Xi_2. \tag{12}$$

С помощью этой формулы легко получить описание как частных случаев включения элемента F типа (1.5)—(1.7), так и обобщенных представлений сетей. Например, цепные модели раздела 18 являются обобщенными 1-мерными сетями $\mathsf{N}_2^1(\mathsf{F})$. Для симметричного элемента F оператор такой модели можно определить подобно модели (2), (3):

$$\mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1(\mathsf{F})) = -\mathbf{E}_{-1} \times \mathbf{H} + \mathbf{E}_0 \times 2\Xi - \mathbf{E}_1 \times \mathbf{H}.$$

В таком представлении имеем $\mathsf{N}_2^1(\mathsf{F}_4^2) = \mathsf{N}_4^2$, $\mathsf{N}_2^1(\mathsf{F}_6^2) = \mathsf{N}_6^2$, $\mathsf{N}_2^1(\mathsf{F}_6^3) = \mathsf{N}_6^3$ и т. д. Если элементы F_s^2 используются как ребра 2-сетей, то получаем модели 3-сетей: $\mathsf{N}_4^2(\mathsf{F}_4^2) = \mathsf{N}_6^3$, $\mathsf{N}_4^2(\mathsf{F}_6^2) = \mathsf{N}_8^3$, $\mathsf{N}_6^2(\mathsf{F}_6^2) = \mathsf{N}_{14}^3$ и т. д.

Еще один путь обобщенного представления сетевых тканей T — использование в качестве основных неориентированных многовершинных элементов c_m (см. подраздел 17.6). В этом случае тоже сначала определяются элементарные базисные модели типа (1.4), т. е. операторы $\mathbf{Y}(\mathsf{c}_m \mid p_1, \ldots, p_m)$, которые описывают такое включение клетки c_m, когда k-я вершина клетки включается в p_k-вершину носителя X. Дальнейшие операции с такими элементарными аддитивными операторами аналогичны выше описанным.

3. Фундаментальные решения

Задача описания поля сети N_s^n, согласно формуле (1.1) сводится к задаче обращения матрицы $\mathbf{Y}(\mathsf{N}_s^n)$, т. е. к определению матрицы сопротивлений $\mathbf{R}(\mathsf{N}_s^n)$, тогда

$$\mathbf{u} = \mathbf{R}(\mathsf{N}_s^n)\,\mathbf{j}. \tag{1}$$

Диагональные элементы матрицы $\mathbf{R}(\mathsf{N}_s^n)$ определяют входные сопротивления вершин сети N_s^n. Вычисление матрицы $\mathbf{Y}^{-1}(\mathsf{N}_s^n)$, как и в случае обращения характеристической матрицы $\mathbf{G}$ для цепных моделей (см. подраздел 18.3), удобно проводить на основе процедуры приведения матрицы $\mathbf{Y}$ к диагональному виду.

Пусть λ_k — собственные значения матрицы $\mathbf{Y}(\mathsf{N}_2^1)$ вида (2.3),

$$\lambda_k = 2\xi - 2\eta\cos\pi k/(m+1). \tag{2}$$

В этом случае элементы матрицы $\mathbf{R}(\mathsf{N}_2^1)$ описываются выражениями (18.3.3), в которых коэффициенты $(\lambda_k^2 + \mu_k^2)^{-1/2}$ заменяются на коэффициенты λ_k^{-1}. Поэтому для фундаментального поля бесконечной сети N_2^1 получаем следующее выражение:

$$u(x;\ \mathsf{N}_2^1) = \frac{j_0}{2}\int\limits_0^1 \frac{\cos\pi x\theta\,d\theta}{\xi - \eta\cos\pi\theta}. \tag{3}$$

Вычисляя этот интеграл (см. [85]), получим ожидаемый результат: $u(x;\ \mathsf{N}_2^1) = (j_0/2)\exp(-|x|\,l)$.

Матрица проводимости произвольной кубической сети $\mathbf{Y}(\mathsf{N}_{2n}^n)$ приводится к диагональному виду преобразующей матрицей $\mathbf{T} = \mathbf{T}_1 \times \ldots \times \mathbf{T}_n$, тогда $\mathbf{Y} = \mathbf{T}\Lambda\mathbf{T}^{-1}$, где $\Lambda = \Lambda_1 \oplus \ldots \oplus \Lambda_n$, т. е. элементы диагональной матрицы $\Lambda = \mathrm{diag}(\lambda_{i\ldots k})$ порядка $m = m_1 \ldots m_n$ равны сумме диагональных элементов прямых слагаемых, $\lambda_{i\ldots k} = \lambda_i + \ldots + \lambda_k$, где каждое из слагаемых λ_i имеет вид (2), а индекс $i = 1, \ldots, m_1$ и т. д. На основе подобных вычислений матрицы $\mathbf{R}(\mathsf{N}_{2n}^n)$ и последующего предельного перехода к бесконечной сети получим следующее общее интегральное выражение для фундаментального поля анизотропной кубической сети, когда источник находится в начальной вершине $x = 0$:

$$u(x;\ \mathsf{N}_{2n}^n) = \frac{j_0}{2}\int\limits_0^1\ldots\int\limits_0^1 \frac{\cos\pi x_1\theta_1\ldots\cos\pi x_n\theta_n\,d\theta_1\ldots d\theta_n}{\xi_1 + \ldots + \xi_n - \eta_1 c_1 - \ldots - \eta_m c_n}, \tag{4}$$

где $c_k = \cos\pi\theta_k$. Аналогично для общей модели объемоцентрированной сети (2.9) имеем

$$u(x;\ \mathsf{N}_{2n}^n) = \frac{j_0}{2^n}\int\limits_0^1\ldots\int\limits_0^1 \frac{\cos\pi x_1\theta_1\ldots\cos\pi x_n\theta_n}{\xi - \eta c_1\ldots c_n}\,d\theta. \tag{5}$$

Наконец, для 3-мерной гранецентрированной сети, в которой пары ребер f разных граней различны, фундаментальным является решение

$$u(x;\ \mathsf{N}_{12}^{3}) = \frac{j_0}{4}\int_0^1\int_0^1\int_0^1 \frac{\cos\pi x_1\theta_1\cos\pi x_2\theta_2\cos\pi x_3\theta_3 d\theta}{\xi_1+\xi_2+\xi_3-\eta_1c_2c_3-\eta_2c_1c_3-\eta_3c_1c_2}. \qquad (6)$$

Входное сопротивление сети N_s^n определяется обычным образом: $r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_s^n) = u(0;\ \mathsf{N}_s^n)/j_0$, например, для кубической сети

$$r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_{2n}^n) = \frac{1}{2}\int_0^1\cdots\int_0^1 \frac{d\theta}{\xi_1+\ldots+\xi_n-\eta_1c_1-\ldots-\eta_nc_n}. \qquad (7)$$

Интегралы (4), (7) допускают однократную квадратуру в явном виде, выполняя которую, например, для входного сопротивления изотропной сети получим

$$r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_{2n}^n) = \frac{1}{2}\int_0^1\cdots\int_0^1 \frac{d\theta_1\ldots d\theta_{n-1}}{\sqrt{(n\xi-\eta c_1-\ldots-\eta c_{n-1})^2-\eta^2}}. \qquad (8)$$

Эта формула при $n = 2$ и 3 совпадает с формулами (18.3.5) и (18.3.10), полученными методом цепных моделей, т. е. процедура вычисления характеристической матрицы цепной модели сети эквивалентна однократному интегрированию.

Многократный интеграл в правой части (4) можно преобразовать в однократный, используя следующее интегральное представление функции Бесселя:

$$\mathrm{I}_k(z) = \int_0^1 e^{z\cos\pi\theta}\cos\pi k\theta d\theta. \qquad (9)$$

Вводя промежуточное преобразование формулы (4),

$$u(x;\ \mathsf{N}_s^n) = \int_0^\infty\left(\int_0^1\cdots\int_0^1 e^{-z\lambda}\cos\pi x_1\theta_1\ldots\cos\pi x_n\theta_n d\theta\right)dz,$$

где λ — знаменатель и $d\theta = d\theta_1\ldots d\theta_n$, получим

$$u(x;\ \mathsf{N}_{2n}^n) = \frac{1}{2}\int_0^\infty e^{-\xi z}\mathrm{I}_{x_1}(\eta_1 z)\ldots\mathrm{I}_{x_n}(\eta_n z)\,dz, \qquad (10)$$

здесь $\xi = \xi_1+\ldots+\xi_n$.

Дальнейший анализ электрических свойств сетевых тканей связан с изучением свойств интегральных формул для входного сопротивления и поля потенциала. Этим вопросам посвящен следующий раздел.

20. ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА СЕТЕЙ

В этом разделе дается сравнительное описание сетевых тканей разной размерности и степени связности. Для этой цели используются точные решения (см. разделы 18, 19), а также рассматриваются приближенные модели, которые более удобны для приложений. Сравнения моделей синцитиев-сетей проводится по зависимостям от длины l элементов-клеток f и зависимостям от сопротивления мембраны R_m.

Поскольку длина l элементов f во все формулы входит нормированной к характеристической длине λ, т. е. в виде отношения l/λ, то о величине l следует говорить в сравнении с величиной λ. Это обстоятельство имеется ввиду всюду в дальнейшем и поэтому характеристическая длина λ принимается за масштабную единицу длины и поэтому не пишется в последующих формулах. Аналогично масштабной единицей сопротивлений служит характеристическое сопротивление ρ элементов f.

При больших величинах l различия в электрических свойствах сетей очевидны, так как при $l \to \infty$ всякая сеть N_s^n относительно тестируемого узла вырождается в пучок из s полубесконечных волокон. Для реальных тканей основной интерес представляет случай малых l. Так, например, для миокарда, гладкой мышцы, печени и др. характерно условие $l < 0{,}1\ \lambda$ [15, 19, 175, 119]. Двумерные сети при малых l близки к плоской клетке, но не обладают локальной особенностью, характерной для C^2 (см. раздел 13). Трехмерные синцитии-сети не имеют континуального аналога, но можно сравнивать свойства электрически вырожденных 3-сетей со свойствами 3-мерной цитоплазмы. Условие электрического вырождения СТ $R_m \to \infty$ (см. главу 4) эквивалентно условию $l \to 0$ в силу неограниченного увеличения характеристической длины λ. Поэтому реальные ткани близки к такому вырожденному случаю и анализ свойств вырождения сетей N_s^n интересен для практических приложений.

1. Замкнутые сети

С целью определения характера влияния степени связности сети s на величину входного сопротивления сравним решения $r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_s^n)$, полученные выше для 2-сетей. Поскольку эффект начального растекания тока по ветвям, которые сходятся к тестируемому узлу, здесь очевиден, вместо полного входного сопротивления $r_{\text{вх}}$ удобно рассматривать входное сопротивление одиночной ветви, т. е. сопротивление $r = s \cdot r_{\text{вх}}$. Трем интегральным формулам (17.3.5), (17.3.7), (17.3.8) можно придать одинаковый вид (см. [94]):

$$r(\mathsf{N}_s^2) = \frac{a_0}{2\pi} \int_0^{\pi} \frac{d\theta}{\sqrt{(a_1 - \cos\theta)^2 - a_2^2}} \tag{1}$$

или, выражая интеграл (1) через полный эллиптический интеграл 1-го рода [85], получим

$$r(\mathsf{N}_s^2) = \frac{a_0}{\pi b_0} \mathrm{K}\left(\sqrt{1-(b_1/b_0)^2}\right), \tag{2}$$

где параметры a_1, a_2 и b_0, b_1 связаны соотношениями: $b_0^2 = a_1^2 - (a_2 - 1)^2$, $b_1^2 = a_1^2 - (a_2 + 1)^2$. Явные выражения для параметров формулы (2) даны ниже, где $\alpha = \mathrm{ch}\, l$, $\mathrm{A} = \sqrt{(2\alpha + 1)/3}$:

s	3	4	6
a_0	$3\alpha\sqrt{\alpha^2-1}$	$\sqrt{\alpha^2-1}$	$\sqrt{\alpha^2-1}$
b_0^2	$\frac{3}{4}(3\alpha-1)^3(\alpha+1)$	$4\alpha^2$	$\frac{3}{4}(3\mathrm{A}-1)^3(\mathrm{A}+1)$
b_1^2	$\frac{3}{4}(3\alpha+1)^3(\alpha-1)$	$4(\alpha^2-1)$	$\frac{3}{4}(3\mathrm{A}+1)^3(\mathrm{A}-1)$
a	$3\sqrt{3}/2\pi$	$2/\pi$	$\sqrt{3}/\pi$
b	$2\sqrt{2}$	4	$2\sqrt{6}$

Таким образом, для трех моделей 2-сетей N_3^2, N_4^2, N_6^2 можно получить одинаковое функциональное представление входного сопротивления и различия определяются зависимостями параметров a_0, b_0, b_1 от характеристик сети. При использовании нормировки на характеристические величины ρ, λ, выражение (2) при фиксированной величине s является функцией только длины l элементов f, т. е. $r(\mathsf{N}_s^n) = r(l; \mathsf{N}_s^n)$. Наиболее простой явный вид формула (2) имеет для квадратной сети:

$$r(l;\ \mathsf{N}_4^2) = \frac{1}{\pi}\,\mathrm{th}\, l\, \mathrm{K}(1/\mathrm{ch}\, l). \tag{3}$$

Графики функций $r(l)$ для сетей N_3^2, N_4^2, N_6^2 приведены на рис. 93, *а*. Для малых l формулу (2) можно упростить, тогда

$$r_{\text{вх}}(l;\ \mathsf{N}_s^2) = (al/s)\ln(b/l), \tag{4}$$

соответствующие значения параметров a, b даны выше.

Итак, в отличие от 1-мерной однородной сети N_2^1, входное сопротивление которой не зависит от длины l, составляющих ее элементов f, входное сопротивление 2-сетей при $l \to 0$ стремится к нулю по *нелинейному* закону (4), при этом производная $\mathrm{d}r/\mathrm{d}l$ неограниченно возрастает по логарифмическому закону.

Чтобы независимо изучить влияние на $r_{\text{вх}}$ величины мембранного сопротивления, удобно ввести безразмерный параметр m, который характеризует изменение сопротивления мембраны по отношению к «норме» $m = 1$ (такой параметр использовался выше как мера увеличения проводимости мембраны при возбуждении, см. разделы 15,16). Формально этот параметр вводится преобразо-

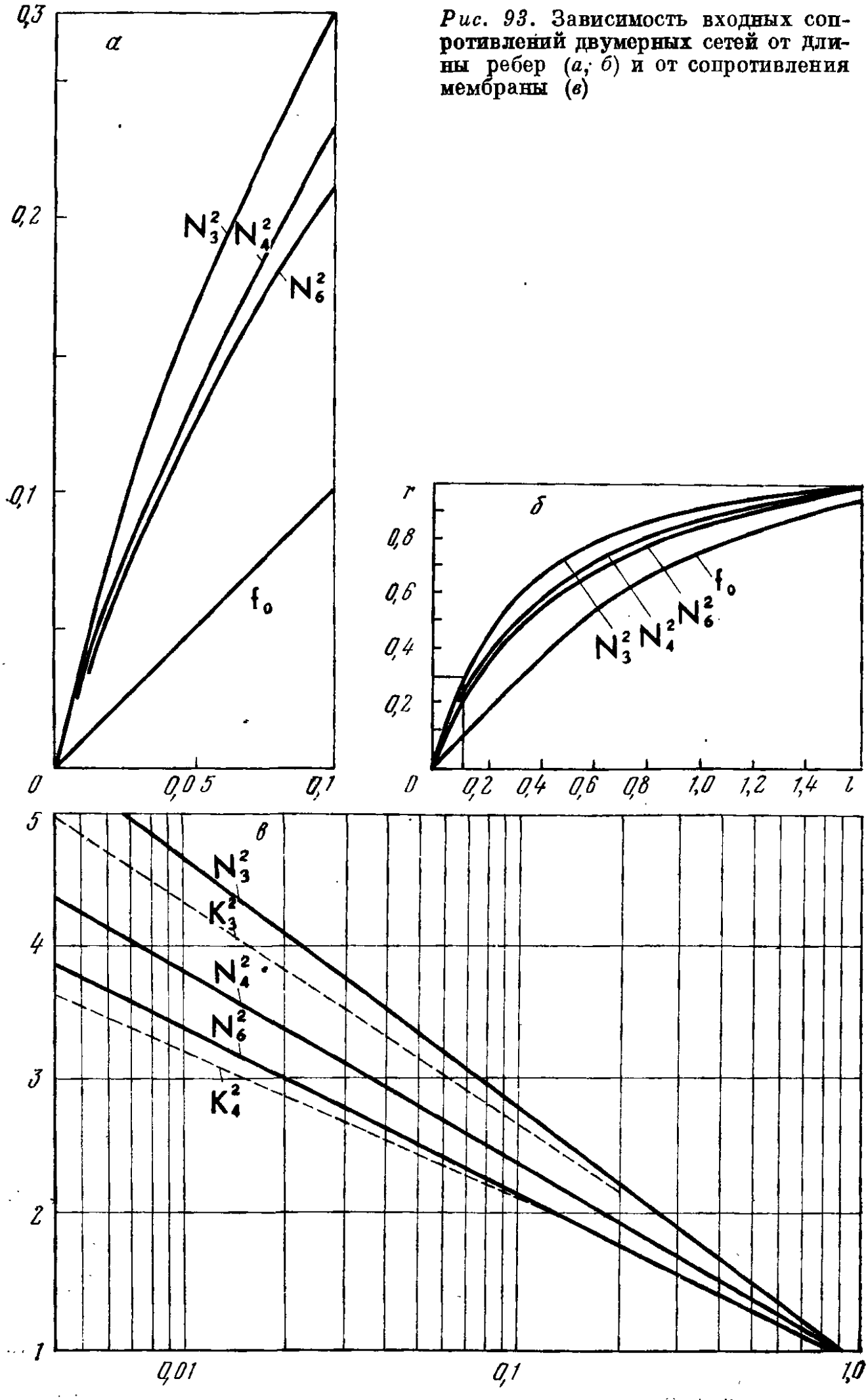


Рис. 93. Зависимость входных сопротивлений двумерных сетей от длины ребер (*а*, *б*) и от сопротивления мембраны (*в*)

ванием $R_m \mapsto R_m/m$, которое индуцирует преобразования характеристических величин, $\rho \mapsto \rho/\sqrt{m}$, $\lambda \mapsto \lambda/\sqrt{m}$, или следующее преобразование входного сопротивления:

$$r_{\text{вх}}(l;\ \mathsf{N}_s^n) \mapsto \frac{1}{\sqrt{m}} r_{\text{вх}}\left(\sqrt{m}\, l;\ \mathsf{N}_s^n\right). \tag{5}$$

Предельные свойства ткани при $m \to \infty$ очевидны, тогда $r_{\text{вх}} \to 0$. Более интересны эти свойства при $m \to 0$, что соответствует электрическому вырождению, когда $R_m \to \infty$. Сопротивление (2) как функцию параметра $\omega = \sqrt{m}l$ можно записать в таком виде:

$$r(\omega;\ \mathsf{N}_s^2) = l\,\Omega(\omega), \tag{6}$$

где $\Omega(\omega) = [a_0(\omega)/\omega b_0(\omega)]\,\mathrm{K}(\omega)$. Графики функции $\Omega(\omega)$ приведены на рис. 93, *в*, из которых видно, что приближенная формула (4) справедлива при $\omega < 1$. Из формул (6), (4) следует, что при независимом уменьшении величины m и постоянном конечном значении l величина входного сопротивления 2-сети возрастает неограниченно по логарифмическому закону, т. е.

$$\lim_{m\to 0} r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_s^2) \equiv r_{\text{вх}}(\overline{\mathsf{N}}_s^2) = \infty. \tag{7}$$

Замечание 1. Общую формулу для входного сопротивления анизотропной 2-сети N_4^2, когда элементы разных направлений f_1, f_2 отличаются только разной длиной l_1, l_2, можно преобразовать к форме (1), в которой

$$a_0 = \operatorname{sh} l, \qquad a_1 = \frac{\operatorname{sh}(1+\zeta)\,l}{\operatorname{sh}\zeta l}, \qquad a_2 = \frac{\operatorname{sh} l}{\operatorname{sh}\zeta l}$$

и $l_1 = l$, $l_2 = \zeta l$. В этом случае вместо формулы (3) получаем

$$r_\zeta(l;\ \mathsf{N}_4^2) = \frac{2}{\pi}\sqrt{\frac{2\operatorname{sh} l \operatorname{sh}\zeta l}{1+\operatorname{ch}(1+\zeta)\,l}}\,\mathrm{K}\left(\sqrt{\frac{2}{1+\operatorname{ch}(1+\zeta)\,l}}\right),$$

а при малых значениях l и ζl имеем следующий аналог формулы (4):

$$r_\zeta(l;\ \mathsf{N}_4^2) = \frac{2l\sqrt{\zeta}}{\pi}\ln\frac{8}{(1+\zeta)\,l}.$$

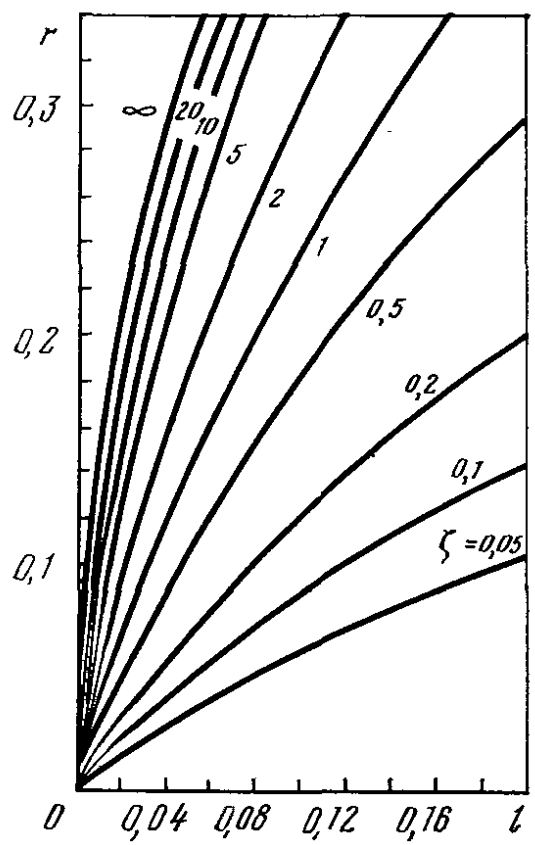
Графики этой функции $r_\zeta(l)$ для некоторых фиксированных значений коэффициента геометрической анизотропии сети ζ приведены на рис. 94.

С целью выяснения влияния размерности на свойства входного сопротивления ткани рассмотрим последовательность кубических сетей N_{2n}^2. Согласно формуле (19.3.7), имеем

$$r(l;\ \mathsf{N}_{2n}^n) = \sqrt{\alpha^2-1}\,\mathrm{C}_n(\alpha), \tag{8}$$

где $\alpha = \operatorname{ch} l$, $\sqrt{\alpha^2-1} = \operatorname{sh} l$ и

$$\mathrm{C}_n(\alpha) \equiv n\int_0^1\int_0^1\int_0^1 \frac{d\theta_1\ldots d\theta_n}{n\alpha - \cos\pi\theta_1 - \ldots - \cos\pi\theta_n}. \tag{9}$$



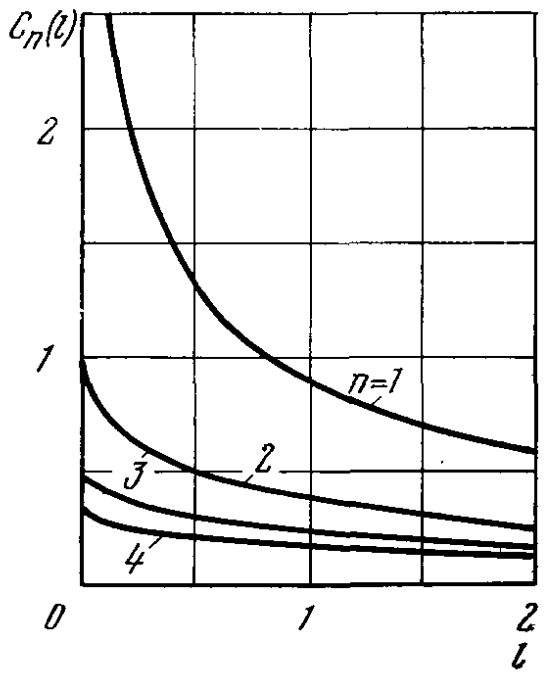


Рис. 94. Входное сопротивление анизотропной сети N_4^2 для значений коэффициента анизотропии $\zeta = 0{,}05;\ 0{,}1;\ \ldots\ \infty$

Рис. 95. Графики функции $\frac{1}{n} C_n$ для кубических сетей и значений $n = 1, 2, 3, 4$

Свойства сопротивления (8) как функции l определяются различиями в зависимостях от l множителя $\sqrt{\alpha^2 - 1}$ и функции $C_n(\alpha)$. Уменьшение длины $l \to 0$ эквивалентно изменению $\alpha \to 1$. При $n = 1$ имеем $C_1(\alpha) = 1/\sqrt{\alpha^2 - 1}$, а при $n = 2$, согласно формуле (3), $C_2(\alpha) = \frac{2}{\pi\alpha} K\left(\frac{1}{\alpha}\right)$. В обоих случаях функции $C_1(\alpha)$, $C_2(\alpha)$ неограниченно возрастают при $\alpha \to 1$, но при $n \geqslant 3$ функции (9) имеют конечные пределы $C_n(1) < \infty$ (рис. 95). Благодаря этому принципиально отличаются поведения входного сопротивления: *при предельном переходе электрического вырождения сети* N_{2n}^n, *когда* $R_m \to \infty$, *входное сопротивление неограниченно возрастает, если* $n \leqslant 2$, *и имеет конечный предел, если* $n \geqslant 3$.

Сходимость сопротивления

$$r(\omega;\ N_{2n}^n) = l\,\frac{\operatorname{sh}\omega}{\omega}\,C_n(\operatorname{ch}\omega) \tag{10}$$

при $\sqrt{ml} \equiv \omega \to 0$ возможна тогда, когда конечной является величина $C_n(1)$. Аналитическую формулу для интеграла $C_3(1)$ получил

ранее Ватсон [191]:

$$C_3(1) = 3\int_0^1\int_0^1\int_0^1 \frac{d\theta_1 d\theta_2 d\theta_3}{3 - \cos\pi\theta_1 - \cos\pi\theta_2 - \cos\pi\theta_3} = \frac{12a}{\pi^2}\mathbf{K}^2(b),$$

где $a = 18 + 12\sqrt{2} - 10\sqrt{3} - 7\sqrt{6}$, $b = (2 - \sqrt{3})(\sqrt{3} - \sqrt{2})$, т. е. в численном выражении получаем

$$C_3(1) = 1{,}5164\ldots. \tag{11}$$

Используя другое интегральное представление (19.3.10), имеем

$$C_n(\alpha) = n\int_0^\infty e^{-n\alpha z} I_0^n(z)\,dz, \tag{12}$$

где $I_0(z)$ — бесселева функция. Функция под интегралом (12) есть n-я степень функции $e^{-\alpha z}I_0(z)$. Так как последняя является монотонно убывающей, то из сходимости интеграла (12) при $\alpha = 1$ и $n = 3$ заведомо следует сходимость при $\alpha = 1$ и $n > 3$. Поэтому все сети N_{2n}^n при $n > 3$ имеют в пределе $\alpha \to 1$, или $R_m \to \infty$, конечное значение входного сопротивления.

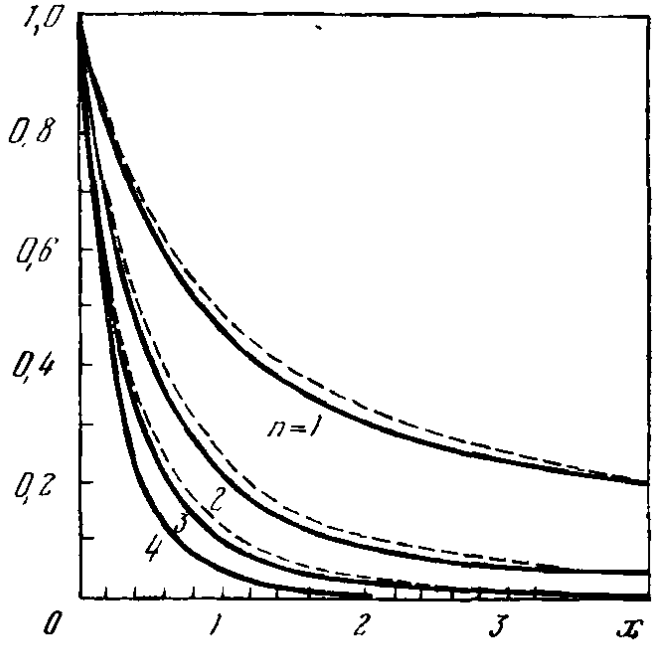


Рис. 96. Графики функций $[e^{-x}I_0(x)]^n$ и $(1+x)^{-n}$; $n=1, 2, 3$

Замечание 2. Графики функции $C_n(\alpha)$, приведенные на рис. 95, построены на основе методов численного интегрирования по формуле (12) с помощью ЦВМ [1]. Возможен простой приближенный метод вычисления этих интегралов, если учесть, что функция $e^{-x}I_0(x)$ «хорошо» аппроксимируется простой функцией $(1+x)^{-1}$ (рис. 96). Используя эту аппроксимацию, можно интеграл (12) выразить через интегральную показательную функцию. В частном случае $\alpha = 1$ получаем следующую приближенную формулу:

$$C_n(1) \simeq n\int_0^\infty \frac{dx}{(1+x)^n} = \frac{n}{n-1}, \tag{13}$$

которой можно пользоваться при $n \geqslant 3$. Отсюда, например, получаем оценку $C_3(1) \simeq 1{,}5$, которая близка к точной величине (11).

Аналитические формулы, аналогичные предыдущей, получены Ватсоном и для тройных интегралов, которые входят в выражения для входных сопротивлений гранецентрированной сети N_{12}^3 и объе-

[1]) Автор благодарен А. Г. Бондаренко за помощь в проведении этих вычислений.

моцентрированной сети N_8^3. Согласно общим выражениям (19.3.5) и (19.3.6), интегралы, входящие в формулы для входных сопротивлений этих сетей, по аналогии с формулой (8), можно записать следующим образом:

$$C(\alpha;\ N_{12}^3) = 3\int_0^1\int_0^1\int_0^1 \frac{d\theta_1 d\theta_2 d\theta_3}{3\alpha - c_1c_2 - c_1c_3 - c_2c_3};$$

$$C(\alpha;\ N_8^3) = \int_0^1\int_0^1\int_0^1 \frac{d\theta_1 d\theta_2 d\theta_3}{\alpha - c_1c_2c_3}.$$

Используя формулы Ватсона [191] (см. также [76, 85]), находим численные значения этих интегралов:

$$C(1;\ N_8^3) = \frac{4}{\pi^2} K^2\left(\frac{\sqrt{2}}{2}\right) = 1{,}3932\ldots, \tag{14}$$

$$C(1;\ N_{12}^3) = \frac{3\sqrt{3}}{\pi^2} K^2\left(\sin\frac{\pi}{12}\right) = 1{,}3446\ldots \tag{15}$$

Таким образом, согласно этим оценкам, общую формулу (10) для малых l или малых m можно для сетей размерности $n \geqslant 3$ представить в таком виде:

$$r_{\text{вх}}(l;\ N_s^n) = \frac{l}{s} C(1;\ N_s^n), \tag{16}$$

т. е. в отличие от формулы (4) здесь входное сопротивление является линейной функцией длины l элементов сети f.

Рассмотрим поле потенциала изотропной кубической сети, которое в силу формулы (19.3.10) описывается так:

$$u(x) = \frac{j_0\beta}{2}\int_0^\infty e^{-n\alpha z} I_{x_1}(z)\ldots I_{x_n}(z)\,dz, \tag{17}$$

где $\beta = \sqrt{\alpha^2 - 1}$. Пусть $j_0 = 1$ и обозначим u_0 — потенциал начальной вершины $x = 0$, а через u_1 — потенциал вершин, смежных с начальной, т. е.

$$u_0 = \frac{\beta}{2}\int_0^\infty e^{-n\alpha z} I_0^n(z)\,dz \equiv \frac{\beta}{2n} C_n(\alpha),$$

$$u_1 = \frac{\beta}{2}\int_0^\infty e^{-n\alpha z} I_0^{n-1}(z)\, I_1(z)\,dz.$$

Введем еще коэффициент передачи по потенциалу

$$q^{-1} \equiv u_1/u_0 = \frac{n}{C_n(\alpha)} \int_0^\infty e^{-n\alpha z} I_0^{n-1}(z)\, I_1(z)\, dz. \tag{18}$$

Учитывая известное свойство бесселевых функций: $I_1 = d/dz\, I_0$, произведение $nI_0^{n-1} I_1$ под интегралом в формуле (18) можно заменить на $d/dz\, I_0^n$, т. е., интегрируя затем по частям, получим

$$q^{-1} \equiv q^{-1}(\mathsf{N}_{2n}^n) = \alpha - \frac{1}{C_n(\alpha)}. \tag{19}$$

Асимптотические свойства этого коэффициента при электрическом вырождении сети или при $l \to 0$, т. е. когда $\alpha - 1$, определяются свойствами функции $C_n(\alpha)$. Из формулы (19) и подобных формул для других типов сетей нетрудно вывести следующее общее свойство коэффициента передачи:

$$q(\overline{\mathsf{N}}_s^n) = 1, \text{ при } n \leqslant 2; \quad q(\overline{\mathsf{N}}_s^n) > 1, \text{ при } n \geqslant 3. \tag{20}$$

Используя приближенную формулу (13), для кубических сетей размерности $n \geqslant 3$ имеем

$$q(\overline{\mathsf{N}}_{2n}^n) \simeq n. \tag{21}$$

2. Открытые сети

Общее определение открытой сети H_s^n дано выше в разделе 1, где также показано, что бесконечную открытую сеть H_s^∞ можно представлять как предельную модель замкнутой сети N_s^n при $n \to \infty$, т. е. как ∞-мерную сеть N_s^∞. Это представление позволяет оценить асимптотику электрических свойств конечномерных сетей с ростом их размерности [95].

Рассмотрим сначала обычное представление H_s^∞ в виде бесконечного дерева. Любую вершину сети H_s^∞ можно принять за объединенную вершину оснований s деревьев D_k^∞, где $k = s - 1$. Обозначим через y входную проводимость основания одного дерева D_k^∞, тогда входное сопротивление открытой сети $r_{\text{вх}}(\mathsf{H}_s^\infty) = 1/sy$. Поскольку к дистальному концу элемента f представляющего основание дерева D_k^∞ сходятся основания k таких же деревьев D_k^∞, проводимость y определяется как решение следующего уравнения:

$$y = f(ky), \tag{1}$$

где дробно-линейная функция f связывает входную проводимость отрезка волокна f с проводимостью нагрузки согласно (17.2.6).

Решая уравнение (1) в явном виде, находим

$$r_{\text{вх}}(\mathsf{H}_s^\infty) = \frac{2}{s}\,\frac{s-1}{s-2}\,\text{th}\,l\left[1+\sqrt{1+4\frac{s-1}{(s-2)^2}\,\text{th}^2\,l}\right]^{-1}. \qquad (2)$$

Формула (1) справедлива для однородных и изотропных деревьев, но на ее основе можно строить как рекуррентные схемы расчета неоднородных деревьев [86], так и более частные формулы расчета анизотропных деревьев. Простейший пример анизотропных деревьев дают деревья Фибоначчи Φ_1^∞ и Φ_2^∞ (см. раздел 1.1). Пусть y_i — входная проводимость основания дерева Φ_i^∞, а f_i — функция типа (1) для элемента $(\mathsf{f})^i$. Тогда для входных проводимостей оснований деревьев Φ_1^∞ и Φ_2^∞ справедливы уравнения:

$$y_1 = f_1(y_1 + y_2), \quad y_2 = f_2(y_1 + y_2), \qquad (3)$$

т. е. вводя суммарную проводимость $y = y_1 + y_2$ и складывая правые и левые части уравнений (3), получаем одно уравнение:

$$y = f_1(y) + f_2(y),$$

на решении которого мы здесь останавливаться не будем.

Для решения задачи о распределении потенциала в H_s^∞ воспользуемся цепным представлением деревьев (см. разделы 1.1 и 18.1): $\mathsf{D}_k^\infty = \mathsf{P} \oplus (k-1)\,\mathsf{f}_1$, где f_1 — общее обозначение элементов, эквивалентных основаниям ветвей ствола $\mathsf{P} = |\mathsf{f})^\infty$. Входная проводимость y 1-мерной периодической структуры $\mathsf{P} \oplus \mathsf{f}_1$ — полубесконечного волокна с отростками f_1 определяется уравнением:

$$y = f(y + y_1), \qquad (4)$$

где y_1 — входная проводимость отростка f_1. Для дерева D_k^∞ эта формула эквивалентна (1), поскольку в этом случае $y_1 = (k-1) \times \times y$. В произвольной однородной периодической структуре $\mathsf{P} \oplus \mathsf{f}_1$ распределение потенциала $u(x)$ по узлам $x = 0, 1, 2, \ldots$ описывается показательной функцией:

$$u(x) = u_0 q^x, \qquad (5)$$

где q — «константа спада потенциала» для одного звена цепи,

$$q(\mathsf{P} \oplus \mathsf{f}_1) = \text{ch}\,l + (y + y_1)\,\text{sh}\,l. \qquad (6)$$

Отсюда для дерева D_k^∞ и сети H_s^∞ имеем $q(\mathsf{D}_k^\infty) = q(\mathsf{H}_s^\infty) = \text{ch}\,l + (s-1)\,y\,\text{sh}\,l$, или, используя (2), находим

$$q(\mathsf{H}_s^\infty) = \frac{s}{2}\,\text{ch}\,l\left[1+\sqrt{\left(\frac{s-2}{s}\right)^2 + \left(2\,\frac{s-1}{s}\,\text{th}\,l\right)^2}\right]. \qquad (7)$$

В предыдущих подразделах показано, что электрически вырожденные сети $\overline{\mathsf{N}}_s^n$ обладают следующими свойствами при

$$n \geqslant 3: \quad r_{\text{вх}}(\overline{\mathsf{N}}_s^n) < \infty, \quad q(\overline{\mathsf{N}}_s^n) > 1. \tag{8}$$

Электрически вырожденные открытые сети как ∞-мерные модели замкнутых сетей тоже должны обладать свойствами (8). Действительно, совершая соответствующие предельные переходы в (2) и (7), получаем:

$$r_{\text{вх}}(\overline{\mathsf{H}}_s^\infty) = \frac{s-1}{s-2}\, l, \quad q(\overline{\mathsf{H}}_s^\infty) = s-1. \tag{9}$$

Формулы (9) согласуются с (8) при $s \geqslant 3$; при $s = 2$ имеем $r_{\text{вх}}(\mathsf{H}_2^\infty) = \infty$, $q(\overline{\mathsf{H}}_2^\infty) = 1$, что тоже согласуется с свойствами 1-мерной сети $\overline{\mathsf{N}}_2^1 = \overline{\mathsf{H}}_2^\infty$.

Общие решения (2), (8) можно также использовать для оценки границ изменений электрических свойств изостепенных сетей N_s^n разной размерности. Например, используя точные решения для 2-сетей (1.2), а также выражение (2), можно определить границы областей Z_s значений входного сопротивления сетей N_s^n всех промежуточных размерностей, $2 \leqslant n < \infty$. На рис. 97 зоны Z_3, Z_4, Z_6 изображены для зависимостей входного сопротивления от длины l элементов — ребер f рассматриваемых сетей. Как видно из этих графиков, зоны Z_s являются в данном случае узкими полосами, которые пересекаются частично только при малых l. Еще более узкими становятся эти зоны, если в качестве верхней границы Z_s брать решения для 3-мерных сетей (рис. 97).

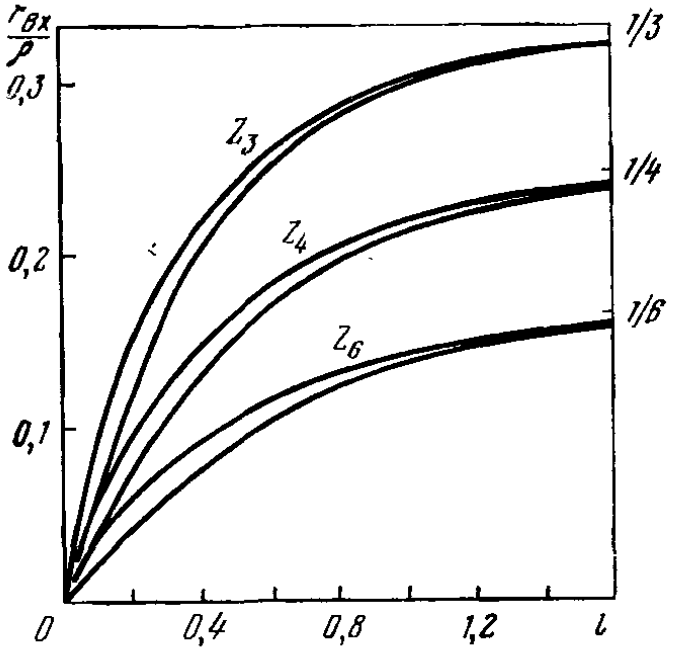


Рис. 97. Зоны Z_s входных сопротивлений сетей одинаковой степени связности $s = 3, 4, 6$

Открытые сети H_s^∞ можно еще представлять как предел бесконечной последовательности «пихт» P_{s-2}^n при $n \to \infty$ (см. раздел 1.1), которая сходится к дереву D_{s-1}^∞, из которых строится сеть H_s^∞. Обозначим через y_n входную проводимость основания «пихты» P_k^n. По аналогии с (1) в данном случае получаем следующую рекуррентную формулу общего вида:

$$y_{n+1} = f(y_{n+1} + ky_n), \tag{10}$$

явный вид которой после разрешения относительно y_{n+1} — таков: $2\,y_{n+1} = \sqrt{4 + (ky_n)^2 + 2\,ky_n \operatorname{cth} l} - ky_n$. Начиная с $y_1 = 1$ нетрудно воспроизвести последующие члены этой последовательности. Отметим только характер зависимости входного сопротивления структур P_k^n от удельного сопротивления мембраны R_m при больших величинах R_m:

$$r_{\text{вх}}(\mathsf{P}_k^n) \sim (R_m)^{1/4(n-1)}, \tag{11}$$

т. е. с увеличением порядка n структур P_k^n зависимость входного сопротивления от R_m монотонно ослабевает, но при любых конечных значениях n имеет место неограниченный рост $r_{\text{вх}}$ при $R_m \to \infty$.

Таким образом, полученная Джорджем [148] оценка асимптотического поведения 2-сети: $r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_3^2) \sim R_m^{1/4}$ (см. введение к этой главе), эквивалентна, согласно (11), приближенной замене этой сети моделью «пихты» 2-го порядка.

3. Конические модели сетей

Знание порядковых функций сетей (см. раздел 1) можно использовать для построения специальных конических моделей, которые можно рассматривать как наглядный и удобный метод сравнительного анализа свойств фундаментальных решений сетей разной размерности. Физическим основанием введения конических моделей служит следующий фундаментальный «эксперимент». Если в открытой однородной сети H_s^∞ имеется одиночный узловой источник, то узлы одного и того же порядка относительно данного начального узла $x = 0$ являются эквипотенциальными. Пусть Φ_x — множество узлов порядка x. Совмещение всех узлов каждого множества Φ_x в один узел не влияет на измеряемые электрические свойства в начальном узле, в силу эквипотенциальности узлов множеств Φ_x сети H_s^∞, но позволяет разветвленную сеть H_s^∞ преобразовать в цепь K_s^∞ с переменным по длине числом параллельно включенных элементов f в каждом звене. Согласно (1.1.1), структурная формула этой цепи имеет следующий вид:

$$\mathsf{K}_s^\infty = \mathsf{f}\cdot(k\mathsf{f})\cdot(k^2\mathsf{f})\cdot(k^3\mathsf{f})\cdot\ldots, \tag{1}$$

где $k = s - 1$.

Формально всякую сеть N_s^n можно преобразовать в коническую модель K_s^n, совмещая в один узел все узлы каждого множества Φ_x сети N_s^n. Конические модели K_s^n удобно определять нормированными к степени связности сети N_s^n, т. е. на основе нормирован-

ных порядковых функций $\beta^1(x; \mathsf{N}_s^n)$ (см. подраздел 1.3):

$$\mathsf{K}_s^n = \prod_{x=1}^{\infty} \beta^1(x; \mathsf{N}_s^n)\,\mathsf{f}. \tag{2}$$

В отличие от случая (1) конические модели (2) являются приближенными электрическими моделями конечномерных сетей N_s^n и здесь точное соответствие имеет место только в пределах «открытой области» сети, содержащей начальное дерево сети.

Для строгой оценки степени соответствия K_s^n и N_s^n по электрическим свойствам необходимо сравнить точные фундаментальные решения этих двух конструкций. Однако для моделей (2) с степенными функциями $\beta^1(x)$ точные решения в замкнутой форме получить не удается. Рассмотрим наиболее простой способ построения приближенных решений для ступенчатых конических моделей K_s^n — в виде точных решений для гладких конических моделей C_s^n [96].

Если обозначить через $y_{\parallel}(x)$ и $y_{\perp}(x)$ суммарные удельные проводимости цитоплазмы и мембраны отдельных x-звеньев ступенчатой модели K_s^n, то переход к модели гладкого конического волокна C_s^n осуществляется на основе этих проводимостей с заменой ступенчатой функции $\beta^1(x)$, уже как функции непрерывного аргумента x, соответствующей непрерывно монотонной функцией $\beta(x)$. Например, для конических моделей n-сетей в качестве аппроксимирующей выбирается функция

$$\beta(x) = x^{n-1}. \tag{3}$$

В этом случае поле потенциала конического волокна $u(x)$ описывается дифференциальным уравнением Бесселя (12.4.2). Непрерывная гладкая модель C_s^n заменяет ступенчатую K_s^n не с начального звена, а со следующего. Чтобы удовлетворить этим граничным условиям, рассмотрим общее непрерывное решение уравнения Бесселя только на множестве тех точек x конического волокна, которые отвечают узлам исходной конической модели K_s^n, т. е. на множестве $x = kl$, где l — длина одного звена и $k = 0, 1, 2, \ldots$. Тогда соответствующее множество значений потенциала $u(x) = u_k$ описывается так:

$$u_k = aU_n(kl), \tag{4}$$

где $U_n(x) = x^{\nu}\mathrm{K}_{\nu}(x)$, a — произвольная постоянная, K_{ν} — модифицированная функция Бесселя порядка $\nu = 1 - n/2$. Если начальное звено модели K_s^n в виде одиночного отрезка волокна f и скачкообразный переход к следующему звену в C_s^n оставить без изменений, то решение (4) должно удовлетворять граничным

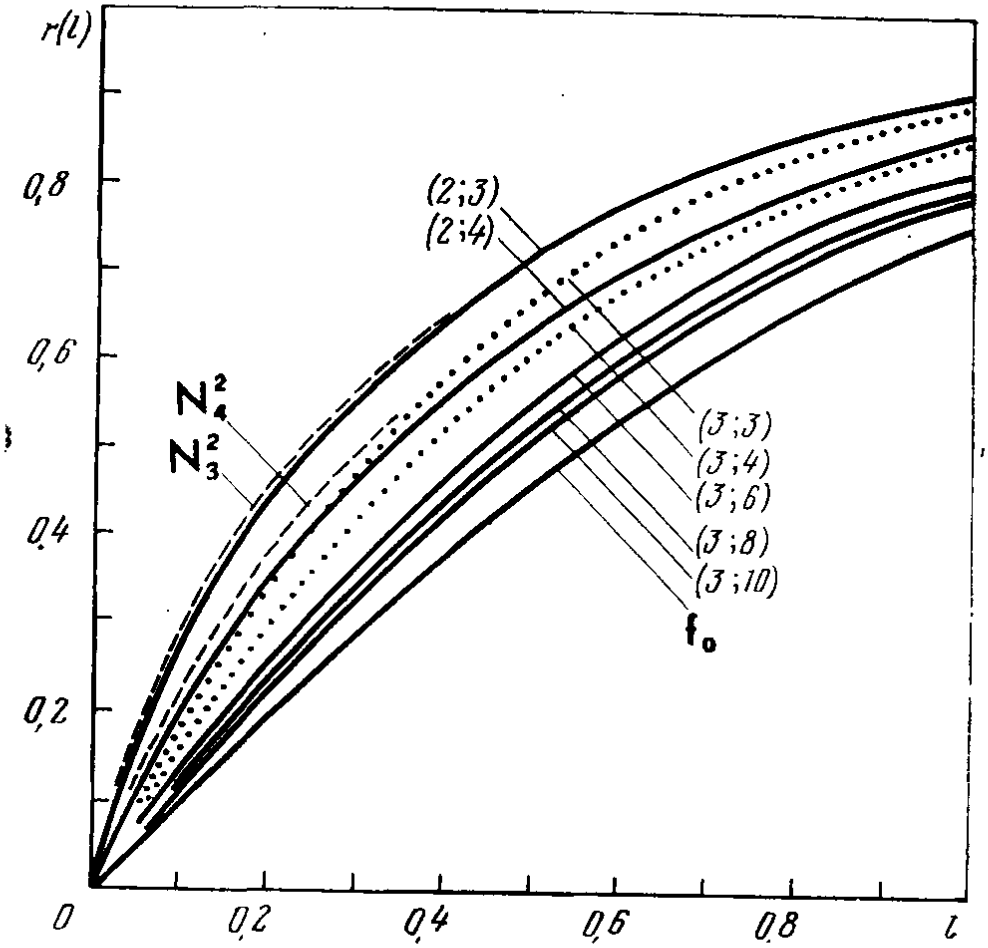


Рис. 98. Графики зависимостей входных сопротивлений конических комплексов от длины звеньев

условиям:

$$u_0 = (\sigma_1 + 1)\,\alpha u_1 - \sigma_1 u_2, \quad i_0 = (\alpha u_0 - u_1)/\sqrt{\alpha^2 - 1}. \qquad (5)$$

Последние соотношения написаны на основе общих уравнений (17.2.1) для одиночного элемента f, где i_k, u_k — продольный ток и потенциал сечений $k = 0, 1, 2$, а σ_1 — нормированная характеристическая проводимость звена, следующего за начальным, $\sigma_1 = s - 1$; $\alpha = \operatorname{ch} l$. Первое из уравнений (5) представляет условие равенства токов, вытекающего из начального звена и втекающего в первое звено. Учитывая это условие и полагая $u_0 = 1$, вместо (4) получаем

$$u_k = V_k^n/[s\alpha - (s - 1)\,V_2^n], \qquad (6)$$

где $V_k^n = U_n(kl)/U_n(l)$. Используя оба условия (5), находим входное сопротивление $r_{вх} = u_0/i_0$ нашей конической модели:

$$r_{вх} = \sqrt{\alpha^2 - 1}/[\alpha - 1/(s\alpha - (s - 1)\,V_2^n)]. \qquad (7)$$

Опишем свойства этих решений для практически интересных случаев (3): модели C_s^2 с линейным законом расширения и модели C_s^3 с квадратичным законом расширения.

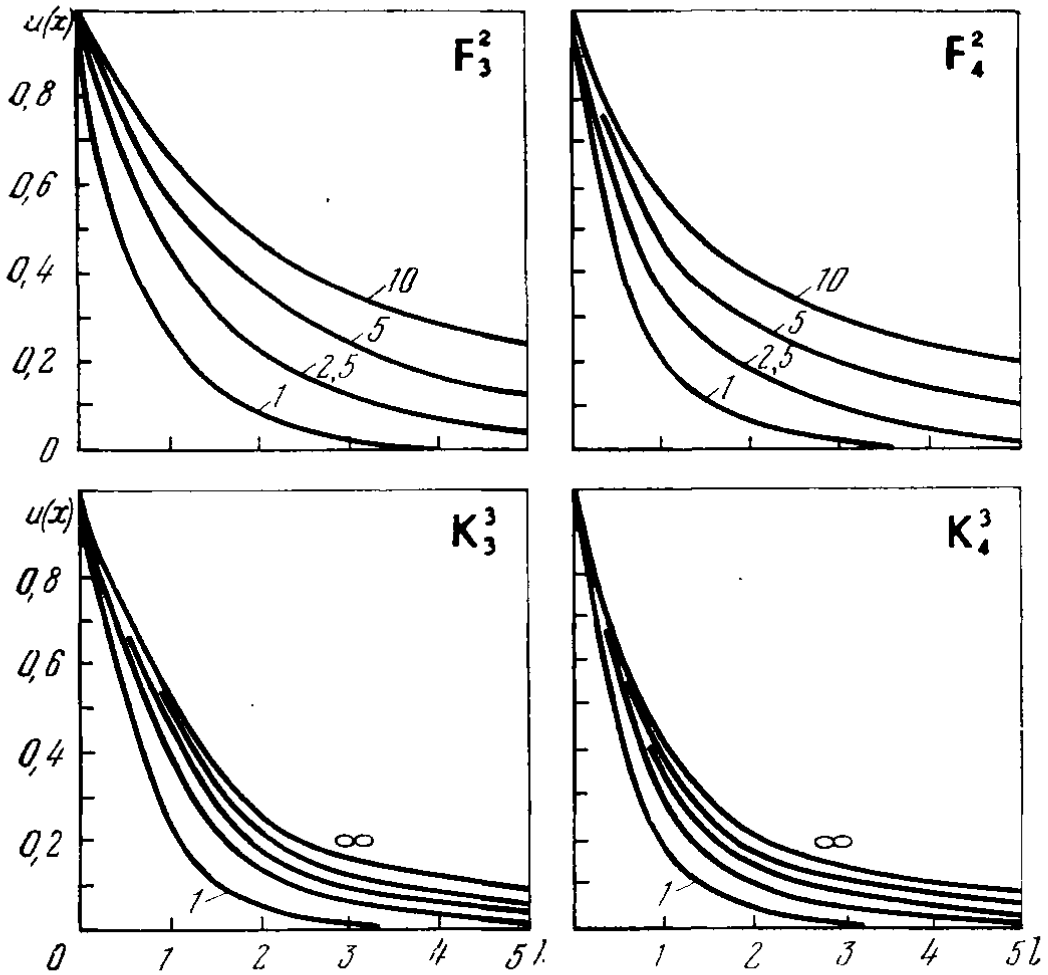


Рис. 99. Графики поля потенциала в конических комплексах от длины звеньев для значений $\lambda/e = 1;\ 2{,}5;\ 5;\ 10;\ \infty$

В развернутом виде для этих двух случаев, согласно (7), имеем:

$$r(l;\ C_s^2) = \left(1 - \frac{1}{\alpha}\,\frac{K_0(l)}{s\alpha K_0(l) - (s-1)\,K_0(2l)}\right)^{-1} \operatorname{th} l,$$

$$r(l;\ C_s^3) = \left(1 - \frac{1}{\alpha}\,\frac{2e^{-l}}{s + e^{-2l}}\right)^{-1} \operatorname{th} l.$$

Графики зависимостей входного сопротивления конических моделей от длины l элементов f, построенные по этим формулам, даны на рис. 98. Другая форма сравнения линейных конических моделей C_s^2 и 2-мерных сетей — по зависимостям $r_{вх}$ от удельного сопротивления мембраны — представлена на рис. 93.

Общее сходство свойств линейного конуса C_s^2 и 2-сети N_s^2 проявляется в логарифмической форме зависимости $r_{вх}$ от l при малых l.

$$r(l;\ C_s^2) = \frac{l}{(s-1)\ln 2}\ln\frac{2^{s-1}}{l},$$

ср. эту формулу с (2.4). Аналогично при малых l можно сравнить

$$r(l;\ C_s^3) = \frac{s+1}{s-1}\,l$$

с формулами для 3-мерных сетей. Например, при $s = 6$ последняя формула дает $r(l; \mathsf{C}_6^3) = 1{,}4\,l$, тогда как, согласно (2.7) и (2.8), для кубической сети $r(l; \mathsf{N}_6^3) = 1{,}5\,l$ при малых l.

Используя (6) напишем развернутые выражения для распределений потенциала в рассматриваемых моделях:

$$u_k(\mathsf{C}_s^2) = [s\alpha \mathrm{K}_0(l) - (s-1)\,\mathrm{K}_0(2l)]^{-1}\,\mathrm{K}_0(kl),$$

$$u_k(\mathsf{C}_s^3) = \frac{2}{s + \mathrm{e}^{-2l}}\,\frac{1}{k}\,\mathrm{e}^{-kl}.$$

Примеры графиков распределений потенциала в конических моделях, построенные как непрерывные функции расстояния x, даны на рис. 99. Подобно поведению поля потенциала в 2- и 3-мерных сетях, поле потенциала конических моделей C_s^2 стремится к эквипотенциальному распределению при электрическом вырождении, тогда как предельное поле квадратичного конуса C_s^3 является монотонно убывающим.

4. Реактивные свойства

Построение точных фундаментальных решений для синцитиев-сетей с учетом влияния мембранной емкости — трудная задача. На основе полученных выше стационарных решений нетрудно написать операторные формы этих решений, используя формальный прием (12.4.8), но задача дальнейшего обращения здесь в явном виде не решается. Наиболее простым и эффективным для этой цели является метод моделирования входа сети отрезком открытого волокна [89].

Только в 1-мерных однородных сетях N_2^1 входное сопротивление не зависит от длины l элементов сети f, тогда как для всех многомерных сетей размерности $n \geqslant 2$ характерно стремление $r_{\text{вх}}$ к нулю при $l \to 0$ (см. выше). Из простых объектов таким свойством обладает отрезок открытого волокна f_0: $r_{\text{вх}}(\mathsf{f}_0) = \operatorname{th} l$. Поэтому, вводя поправочный коэффициент μ, можно вход многомерной сети моделировать пучком из s открытых элементов f_0 длины μl:

$$r_{\text{вх}}(\mathsf{N}_s^n) = \frac{1}{s}\operatorname{th}\mu l. \tag{1}$$

где μ — в общем случае некоторая функция длины l, вид которой зависит от топологических параметров сети n и s. Величину μl можно назвать «эффективным радиусом закорачивания» сети N_s^n, т. е. эту сеть можно считать практически закороченной на расстоянии μl от тестируемого узла.

Для сетей размерности $n \geqslant 3$ в случае малых величин l формулу (1) можно представить в виде (1.16), т. е. тогда величина μ не

зависит от l и $\mu = C(1; N_s^n)$. Аналогичные оценки величины μ нетрудно получить для моделей открытых сетей, а также для конических моделей сетей (см. выше подразделы 2 и 3).

Таким образом, в соответствии с представлением (1) переходной процесс входа сети N_s^n можно описывать приближенно с помощью формулы (12.4.15) для открытого отрезка волокна f_0. При малой длине l это описание можно еще более упростить, поскольку в этом случае сопротивление мембраны элемента f_0 много больше продольного сопротивления цитоплазмы. Тогда простейшая электрическая модель f_0 — продольное сопротивление цитоплазмы с параллельно включенной суммарной емкостью мембраны. Постоянная времени этой электрической цепи очевидно определяется так:

$$\tau = (lr_i)(lc_m) = 4R_iC_ml^2/d, \tag{2}$$

где d — диаметр волокна f. Более точной приближенной моделью в данном случае является электрически вырожденная модель $\bar{f}_0$, для которой переходной процесс (см. подраздел 12.4) описывается следующим рядом

$$h(t) = \frac{2a}{\pi^2}\sum_{k=0}^{\infty}\left(\frac{1}{2}+k\right)^2(1-e^{-t/\tau_k}),$$

где $\tau_k = b^2/\pi^2(k+1/2)^2$ и $a = 2\sqrt{R_i/\pi^2d^3C_m}$, $b = 2l\sqrt{R_iC_m/d}$ Ограничиваясь первым членом этого ряда, мы получаем описание

$$h(t) \simeq \frac{8a}{\pi^2}(1-e^{-t/\tau_0}),$$

которое соответствует приближенному представлению входа элемента $\bar{f}_0$ параллельной rc-цепью с постоянной времени

$$\tau = \tau_0 \equiv (4\,l/\pi)^2\,R_iC_m/d. \tag{3}$$

Оценка (3) дает несколько меньшее значение τ, чем формула (2).

Итак, если вход сети N_s^n моделировать открытым отрезком волокна, согласно условию (1), то для случая малых длин l, который наиболее интересен для практики, постоянная времени входа сети описывается так:

$$\tau_{вх} \simeq (4\,\mu l/\pi)^2\,R_iC_m/d. \tag{4}$$

Замечание. Мембранная емкость является единственной реактивностью реальных СТ, поэтому параллельная rc-цепь может служить универсальной приближенной моделью локального входа этих тканей. В аналитическом плане такое моделирование означает поиск экспоненциального переходного процесса $\varphi(t) = 1 - \exp(-\nu t)$, который наилучшим образом аппроксимирует реальный переходный процесс ткани $h(t)$. В экспериментальной электрофизиологии для регистраций процесса $h(t)$ задача определения наилучшей ап-

роксимации $\varphi(t)$ решается графически. Основная трудность построения подобных теоретических аппроксимаций состоит в том, что для большинства тканевых моделей явный вид функции $h(t)$ и ее свойства неизвестны. Однако несмотря на это обстоятельство эту задачу аппроксимации можно решить аналитически косвенным методом и затем приближенно изучать свойства процесса $h(t)$ на основе свойств аппроксимации $\varphi(t)$ [89].

Критерий наилучшей аппроксимации выбирается следующим образом: функция $\varphi(t, \nu) = 1 - \exp(-\nu t)$ называется аппроксимацией процесса $h(t)$ при данной величине ν, если квадратичный функционал

$$I(\nu) = \int_0^\infty [h(t) - \varphi(t, \nu)]^2 dt \tag{5}$$

принимает наименьшее значение. Минимум функционала $I(\nu)$ находится из условия $d/d\nu\, I(\nu) = 0$, т. е. как решение уравнения

$$\int_0^\infty e^{-\nu t} t h(t)\, dt - \int_0^\infty e^{-\nu t} t \varphi(t, \nu)\, dt = 0. \tag{6}$$

Этому уравнению можно придать алгебраическую форму, выполняя ряд преобразований. Домножая уравнение (6) на параметр p и заменяя на p величину ν в показателях экспонент, получим такое формальное равенство:

$$p \int_0^\infty e^{-pt} t h(t)\, dt - p \int_0^\infty e^{-pt} t \varphi(t, \nu)\, dt = 0. \tag{7}$$

Пусть $H(p)$ и $\Phi(p, \nu)$ — операторные формы функций $h(t)$ и $\varphi(t, \nu)$, полученные на основе интегрального преобразования Лапласа—Карсона [47], т. е. $\Phi(p, \nu) = \nu/(\nu + p)$. Тогда уравнение (7) в пространстве изображений приобретает следующий вид: $\frac{d}{dp}[p^{-1}H(p) - p^{-1}\Phi(p, \nu)] = 0$, или $H(p) = \Phi(p, \nu) + cp$. Используя далее известную теорему операционного исчисления о совпадении предельных значений оригиналов и изображений [46]: $h(0) = H(\infty) = 0$, $h(\infty) = H(0) = 1$, нетрудно показать, что в последнем уравнении константа $c \equiv 0$, т. е. $H(p) = \Phi(p, \nu)$, или $H(p) = \nu/(\nu + p)$. Учитывая, наконец, произведенную выше замену ν на p при переходе от уравнения (6) к уравнению (7), теперь необходимо в уравнении $H(p) = \nu/(\nu + p)$ сделать обратную замену, положить $p = \nu$.

Итак, из минимальности функционала (5) следует требование равенства изображений $H(p)$ и $\Phi(p, \nu)$ в точке $p = \nu$, т. е. параметр ν наилучшей экспоненциальной апроксимации находится как решение следующего алгебраического уравнения:

$$H(\nu) = 1/2. \tag{8}$$

Это уравнение для рассматриваемых тканевых моделей всегда имеет единственное решение. Даиный метод приближенного описания переходного процесса $h(t)$ особенно удобен тем, что в уравнение (8) входит операторная

форма этого процесса H (p), которую всегда легко построить на основе стационарных решений (см. подраздел 12.4). Анализ свойств переходных процессов разных тканевых объектов с помощью этого метода дан в работе [89].

21. ФРОНТ ИСТОЧНИКОВ

В этом разделе сравниваются поля потенциала, создаваемые статическими (неподвижными) фронтами источников и движущимися с постоянной скоростью (по типу фронта волны возбуждения). Даются общие оценки связи разных типов анизотропий ткани — структурной, электрической и по проведению возбуждения.

1. Многомерные источники

Случаю построения фундаментального решения — фундаментального поля ткани — отвечает «нульмерный» источник. Пусть как и выше $X^n = [\mathsf{R}^n]$ — n-мерная решетка вершин, на которой определяется сетевая модель СТ N_s^n. Обозначим через J^m произвольный m-мерный источник в n-сети, $0 \leqslant m \leqslant n$. Размерность источника J^m эквивалентна размерности множества вершин, в которых действуют отличные от нуля источники тока. Например, частные варианты бесконечных 1- и 2-мерных источников определяются следующим образом:

$$J^1 = \{j\,(x) \mid x = (0, \ldots, 0, x^n);\ x^n = 0, \pm 1, \pm 2, \ldots\}, \qquad (1)$$

$$J^2 = \{j\,(x) \mid x = (0, \ldots, 0, x^{n-1}, x^n),\ x^{n-1}, x^n = 0, \pm 1, \ldots\}. \qquad (2)$$

При действии m-источника n-сеть «расслаивается» на $(n - m)$-сети. Пусть в сети N_s^n действует источник J^m, который является однородным, бесконечным и оккупирует подрешетку X^m. В этом случае в исходной сети N_s^n можно «разрезать» посредине ребра f, соединяющие эквипотенциальные вершины, и таким способом выделить из N_s^n сети $\widetilde{\mathsf{N}}_c^{n-m}$. От обычных сетей N_c^k получающиеся модели $\widetilde{\mathsf{N}}_c^k$ отличаются дополнительными отростками f, которые остаются от произведенных разрезов.

По аналогии со структурной формулой волокна с периодическими отростками $\mathsf{P} \oplus \mathsf{f}_1 \sim \mathsf{N}_2^1 \oplus \mathsf{f}_1$ (см. подраздел 20.2), обозначим через $\mathsf{N}_s^n \oplus \mathsf{f}_1$ сеть N_s^n, однородно нагруженную во всех вершинах элементами f_1. Обобщенно аддитивные свойства операции $\oplus$ проявляются здесь через свойства матрицы проводимости:

$$\mathbf{Y}\,(\mathsf{N}_s^n \oplus \mathsf{f}_1) = \mathbf{Y}\,(\mathsf{N}_s^n) + \mathbf{Y}_1, \qquad (3)$$

где $\mathbf{Y}_1 = y_1\,(\mathbf{E} \oplus \ldots \oplus \mathbf{E})$ и y_1 — входная проводимость элемента f_1. Так как матрица $\mathbf{Y}_1$ является диагональной, дополнительные

включения элементов f_1 (см. раздел 19.2) эквивалентны следующему преобразованию диагональных элементов исходной матрицы $Y(N_s^n)$:

$$\xi \mapsto \xi + y_1. \tag{4}$$

В случае однородной анизотропной сети N_{2n}^n диагональные элементы матрицы $Y(N_{2n}^n)$ имеют следующий вид: $\xi = \xi_1 + \ldots + \xi_n$ (см. раздел 19.3). Учитывая (4) и (19.3.10), находим фундаментальное поле сети с дополнительными отростками:

$$u(x;\ N_{2n}^n|\oplus|f_1) = \frac{1}{2}\int_0^\infty e^{-(\xi+y_1)z} I_{x^1}(\eta_1 z)\ldots I_{x^n}(\eta_n z)\,dz. \tag{5}$$

Если в сети N_{2n}^n действует 1-мерный источник J^1 вида (1), то эта сеть «расслаивается» на $(n-1)$-сети $\widetilde{N}_{2n-2}^{n-1} = N_{2n-2}^{n-1} \oplus 2(f^{1/2})_c$. Чтобы доказать это, построим поле сети N_{2n}^n для источника J^1, используя фундаментальное решение (19.3.10). В этом случае

$$u(x) = \frac{1}{2}\sum_{x^n=-\infty}^{\infty}\int_0^\infty e^{-\xi z} I_{x^1}(\eta_1 z)\ldots I_{x^n}(\eta_n z)\,dz, \tag{6}$$

но, согласно известным свойствам рядов бесселевых функций (см. [85], формулы 8.514), имеем

$$\sum_{k=-\infty}^{\infty} I_k(z) = e^z,$$

что позволяет переписать (6) следующим образом:

$$u(x) = \frac{1}{2}\int_0^\infty e^{-(\xi+\eta_n)z} I_{x^1}(\eta_1 z)\ldots I_{x^{n-1}}(\eta_{n-1} z)\,dz. \tag{7}$$

Производя далее в (7) повторное суммирование вида (6) по переменной x^{n-1}, найдем поле потенциала источника J^2 вида (2) и т. д. Таким способом мы можем последовательно прийти к определению поля от гипериcточника J^{n-1}, которое является одномерным, поскольку в этом случае n-сеть преобразуется в 1-мерные структуры $N_2^1 \oplus k\,(f^{1/2})_c$, где число дополнительных отростков k зависит от связности s сети и ориентации фронта источников.

На рис. 100, *а* — *в* показаны преобразования 2-мерных сетей для фронтов двух простых ориентаций — выделены возможные 1-мерные представители сетей N_3^2, N_4^2, N_6^2 для двух вариантов оккупации узлов указанных стрелками. В случае сети N_4^2 одну из этих ориентаций (справа) можно назвать «прямой» J_1^1, а вто-

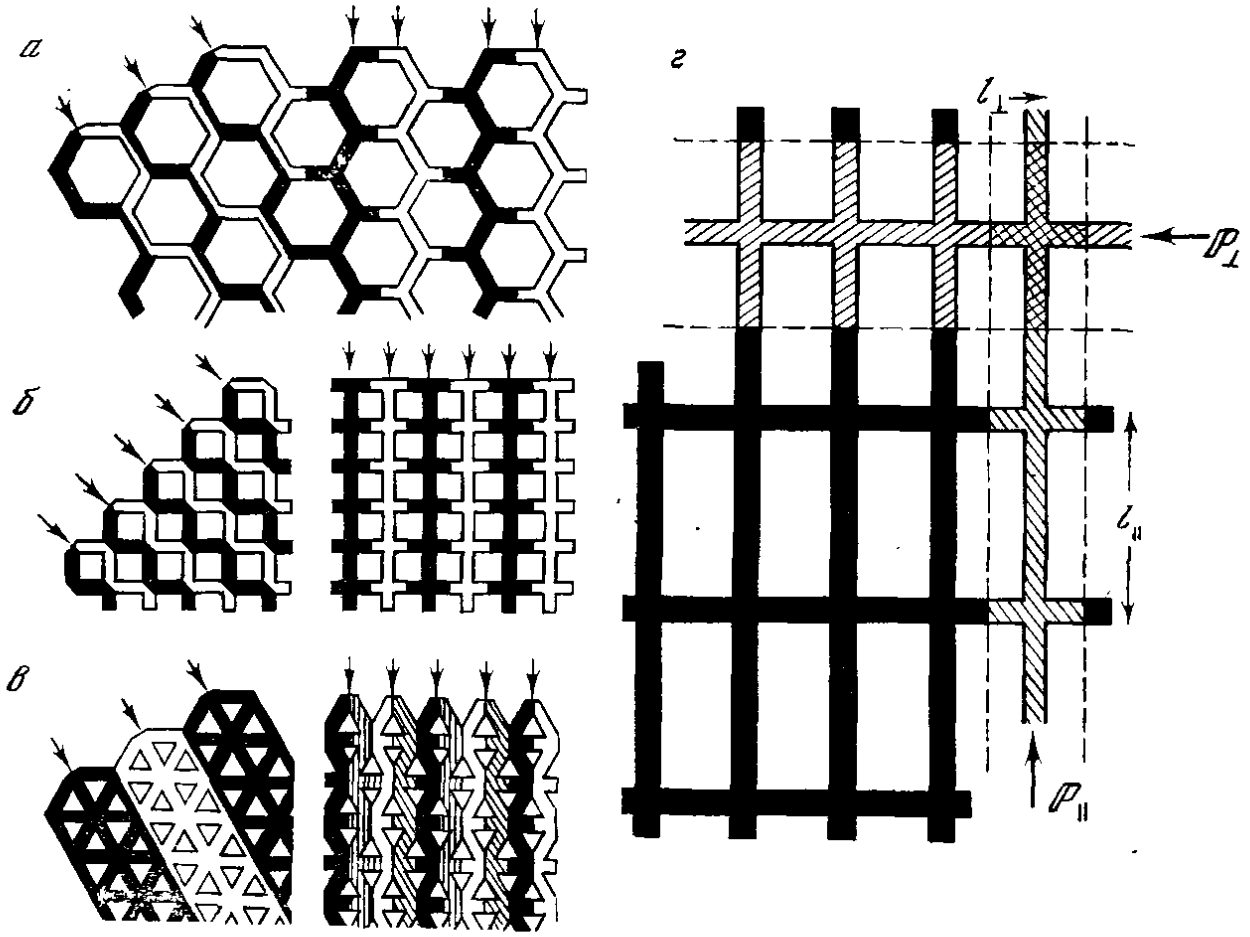


Рис. 100. Структурные схемы выделения одномерных периодических моделей в двумерных сетях при разных ориентациях фронта источников

а — гексагональная сеть N_3^2; *б* — квадратная сеть N_4^2; *в* — треугольная сеть N_6^2; *г* — анизотропная прямоугольная сеть N_4^2

рую (слева на рис. 100, *б*) — «диагональной» J_2^1. Символически преобразования квадратной сети N_4^2 представляются как J_1^1: $N_4^2 \to N_2^1 \oplus 2\,(f^{1/2})_c$ и J_2^1: $N_4^2 \to N_2^1$, т. е. здесь при диагональной ориентации фронта выделяемые 1-мерные структуры не имеют дополнительных отростков.

Для n-сети кубического типа N_{2n}^n можно различать n разных простых ориентаций гиперфронта J_i^{n-1}, где $i = 1, \ldots, n$. Здесь ориентацией типа i называется такая, при которой гиперпространство R^{n-1}, содержащее источник J_i^{n-1}, параллельно $n - i$ осям решетки $[R^n]$, т. е. осям — образующим сети N_{2n}^2. Тогда общая форма преобразования

$$J_i^{n-1}\colon N_{2n}^n \to N_2^1 \oplus 2\,(n - i)\,(f^{1/2})_c. \qquad (8)$$

Характерное свойство этих направлений ориентации гиперисточника — гиперпространство R^{n-1}, содержащее источник, «пересекается» с элементами сети N_{2n}^n только в вершинах.

2. Диаграмма неподвижного фронта

Сравним свойства спада потенциала от гипериточника при разных его ориентациях. Если ограничиться только простыми направлениями (1.8), то достаточно рассмотреть свойства «константы спада» потенциала для волокна с отростками $q\,(\mathsf{N}_2^1 \oplus k\,(\mathsf{f}^{1/2})_c)$, которая определяется формулой (20.2.6) для дополнительной проводимости $y_1 = k \operatorname{cth}(l/2)$. Чтобы упростить описание поля в периодической структуре $\mathsf{N}_2^1 \oplus \mathsf{f}_1$, можно ввести понятие «эквивалентной характеристической длины» λ, сравнивая описание (20.2.5) с обычной экспоненциальной формой: $u(x) = u_0 \exp(-x/\lambda)$, откуда

$$\lambda = l/\ln q. \tag{1}$$

В общем случае сети N_s^n максимальное число отростков $k = s - 2$, поэтому минимальная характеристическая длина при малых l определяется формулой

$$\lambda = \sqrt{2/s}. \tag{2}$$

Ограничиваясь далее случаем малых длин l клеток сети, сравним величины λ_i, отвечающие разным ориентациям фронта (1.8):

$$\lambda_i = 1\sqrt{(n - i + 1)}. \tag{3}$$

Эти величины можно назвать «внутренними характеристиками» выделяемого волокна с отростками, поскольку они характеризуют спад потенциала вдоль самого волокна. Однако, как части сети выделяемые волокна (рис. 100, *а* — *в*) могут быть пространственно «изогнутыми». Поэтому для пространственного описания поля сети (относительно внешнего пространства) в направлении ортогонального к фронту следует ввести «внешние характеристики»

$$\tilde{\lambda}_i = \lambda_i/\sqrt{i} = 1/\sqrt{i\,(n - i + 1)}. \tag{4}$$

Эти характеристики совпадают для крайних ориентаций, $\tilde{\lambda}_1 = \tilde{\lambda}_n = 1/\sqrt{n}$.

Пусть в анизотропной сети N_4^2 клетки f разных направлений имеют разную длину (рис. 100, *г*): $l_\parallel$ и $l_\perp$, где $l_\parallel \geqslant l_\perp$. Аналогично обозначим $\lambda_\parallel$ и $\lambda_\perp$ — эквивалентные характеристические длины спада потенциала вдоль выделяемых одномерных структур:

$$\mathsf{P}_\parallel = (\mathsf{f}_\parallel)^\infty \oplus 2\,(\mathsf{f}_\perp^{1/2})_c, \quad \mathsf{P}_\perp = (\mathsf{f}_\perp)^\infty \oplus 2\,(\mathsf{f}_\parallel^{1/2})_c. \tag{5}$$

Ограничиваясь опять случаем малых величин $l_\parallel$ и $l_\perp$, на основе общей формулы (20.2.6) и (1) получаем следующую связь параметров геометрической $\zeta_l \equiv l_\parallel/l_\perp$ и электрической $\zeta_\lambda = \lambda_\parallel/\lambda_\perp$ анизотропий:

$$\zeta_\lambda = \sqrt{\zeta_l}. \tag{6}$$

В многомерной анизотропной сети N_{2n}^{n} следует сначала упорядочить длины клеток $l_1 \geqslant l_2 \geqslant \ldots \geqslant l_n$, затем убедиться в сохранении этого соответствия для эквивалентных характеристических длин $\lambda_1 \geqslant \ldots \geqslant \lambda_n$. Мы пропустим анализ этого общего случая, частным вариантом которого является «однонаправленная» анизотропия: $l_1 \geqslant l_2 = \ldots = l_n$.

3. Фронт волны возбуждения

Задача распространения возбуждения по многомерной синцитиальной сети тоже сводится к одномерной, когда фронт волны возбуждения представляет собой гипериcточник. В этом случае общей является задача распространения возбуждения по волокну с отростками [22, 91].

Рассмотрим сначала обобщенную модель бесконечного волокна, вдоль которого с постоянным периодом a распределены пучки из одинакового числа k отрезков волокна одинаковой длины $b/2$, свободные концы которых «закрыты» — электроизолированы от наружной среды:

$$\mathsf{P} = (\mathsf{f})^{\infty} \ominus k\,(\mathsf{f}_1)_c. \tag{1}$$

Случай, когда расстояние между отростками a сравнимо или больше собственной характеристической длины волокна λ_0 обсуждается в работе [22], здесь же мы ограничимся анализом наиболее простой ситуации: $a \ll \lambda_0$, которая наиболее интересна для практических приложений. В этом случае локальные нагрузки, создаваемые отростками, можно считать распределенными по длине «несущего» волокна, поскольку различия между «сосредоточенными» и «распределенными» описаниями участков f длины a при $a \ll \lambda_0$ — не существенны.

Пусть y_i, y_m и c_m — удельные (на единицу длины) сопротивления плазмы, мембраны и емкость мембраны волокна без отростков, т. е. характеристические величины длины, времени и проводимости определяются здесь так:

$$\lambda_0 = \sqrt{y_i/y_m}, \quad \tau_0 = c_m/y_m, \quad \sigma_0 = \sqrt{y_i y_m}. \tag{2}$$

Далее все характеристические величины (2) принимаются за соответствующие масштабные единицы. В рассматриваемом приближении $a \ll \lambda_0 = 1$ влияние отростков можно моделировать добавочной yc—цепью, которая включается параллельно проводимости y_m и емкости c_m исходного волокна. Входные проводимость и емкость закрытого волокна определяются следующим образом:

$$y_{\text{вх}} = \operatorname{th}(b/2), \quad c_{\text{вх}} = y_{\text{вх}}/(1 + 2\operatorname{th}(b/2)). \tag{3}$$

Последняя формула в (3) написана на основе метода приближен-

ного описания переходного процесса на входе закрытого волокна [89]. Суммарные проводимость и емкость «мембраны» новой модели волокна, которая эквивалентна структуре (1) при $a \ll 1$, суть $y_m + y = \alpha y_m$ и $c_m + c = \beta c_m$, где коэффициенты α и β, согласно (3),— таковы:

$$\alpha = 1 + \frac{k}{a}\,\mathrm{th}\,\frac{b}{2}, \qquad \beta = \left(\alpha + 2\mathrm{th}\,\frac{b}{2}\right)\Big/\left(1 + 2\mathrm{th}\,\frac{b}{2}\right). \quad (4)$$

Далее находим новые характеристические величины: $\lambda = \sqrt{y_i/(y_m + y)}$, $\tau = (c_m + c)/(y_m + y)$, т. е.

$$\lambda = 1/\sqrt{\alpha}, \quad \tau = \beta/\alpha. \quad (5)$$

Теперь решение задачи распространения возбуждения по волокну с отростками сводится к выяснению свойств преобразования функции распространения с учетом новой формы масштабных характеристик (5).

Положим, что распространение возбуждения по волокну без отростков описывается функцией распространения $f(\nu_0)$, см. раздел 16, здесь $\nu_0 = \tau_0 v_0/2\lambda_0$ и v_0 — скорость проведения по волокну без отростков. Добавочные отростки не влияют на общий вид функции распространения f, при $a \ll 1$, но изменяют величину аргумента. Подключение к волокну отростков эквивалентно преобразованию $f(\nu_0) \to f(\nu)$, где $\nu = \tau v/2\lambda$ и v — скорость проведения по волокну с отростками. Поэтому скорости v и v_0 пропорциональны, $v = \gamma v_0$, где «коэффициент замедления» $\gamma = \sqrt{\alpha}/\beta$, или, согласно (4),

$$\gamma \equiv \gamma(a, b) = \left(1 + \frac{k}{a}\,\mathrm{th}\,\frac{b}{2}\right)^{1/2}\left(1 + \left(2 + \frac{k}{a}\right)\mathrm{th}\,\frac{b}{2}\right)^{-1}. \quad (6)$$

При большой длине отростков, практически при $b \gtrsim 4$, имеем $\mathrm{th}\,(b/2) \simeq 1$, т. е. $\gamma = \gamma(a, \infty) = \sqrt{a(a+k)/(3a+k)} \simeq \sqrt{a}$. Если же длины отростков тоже малы, $b \ll 1$, то $\mathrm{th}\,(b/2) = b/2$ и

$$\gamma = 1/\sqrt{1 + kb/2a}. \quad (7)$$

Случай малых b следует выделить, так как, согласно (4), тогда $\beta = \alpha$ и значит, в силу (5), емкостной вклад отростков практически отсутствует. В данном приближении синцитии—сети аналогичны синцитиям-средам (см. подраздел 16.7), поскольку стационарное движение возбуждения в многомерной сети отличается от одномерного только за счет изменения характеристической длины. Для изотропных сетей N^n_{2n} из (7), полагая $a = b$ и учитывая, что $k = s - 2$, получаем

$$\gamma = \sqrt{2/s} \quad (8)$$

— коэффициент замедления равен относительной величине уменьшения характеристической длины (2.2) для неподвижного фронта.

Таким образом, при малой длине отростков, по сравнению с собственной характеристической длиной λ_0 несущего волокна, их влияния на статическую и динамическую картины поля потенциала волокна — одинаковы. Отсюда следует, что для анизотропной сети $\mathbf{N}_4^2$ и эквивалентных одномерных структур (2.5) параметры электрической анизотропии ζ_λ и по проведению возбуждения $\zeta_v = v_\parallel / v_\perp$ — совпадают, т. е. $\zeta_v = \zeta_\lambda$.

глава 6

КИНЕТИЧЕСКИЕ СХЕМЫ

Поиск адекватных моделей поведения сложных биологических систем часто приводит к необходимости анализа и сравнения разных схем их функциональных состояний [11, 28, 29, 53, 57, 84]. Это направление биофизических исследований представляет собой, с одной стороны, развитие традиционной кинетики физических и химических процессов [53], а, с другой стороны, охватывает более новые проблемы биологических приложений — ферментативного катализа [57], мышечного сокращения [45], проницаемости и возбуждения мембраны [50—52], пролиферации [84] и др. Теорию конечных автоматов [116] можно рассматривать как кибернетический аспект кинетического формализма.

В этой главе мы ограничимся аспектом сравнения кинетических схем с моделями биологических тканей. Под «кинетикой», как и обычно, здесь понимается движение системы в множестве ее функциональных состояний, а кинетической схемой называется граф связей рассматриваемых функциональных состояний системы. Ниже сначала производится унификация описания движения произвольной «популяционной системы» в произвольном множестве состояний (раздел 22), затем изучаются свойства этого движения в однородных сетях произвольной размерности (раздел 23), кроме того, как универсальная кинетическая модель рассматривается задача случайного блуждания (раздел 24).

22. ОБЩИЙ ФОРМАЛИЗМ

Системы, которые мы будем здесь рассматривать можно называть популяционными или просто популяциями. Такие системы аналогичны концентрационным системам, которые изучаются в химической кинетике [53]. В исследованиях конкретных популяций — организмов, клеток, молекул и пр.— определение популяции, в виду специфики каждого конкретного случая, содержит также описание множества состояний и правил миграции, т. е. весь комплекс кинетических сведений. Однако в теоретических исследованиях удобно отделить понятие *популяции*: множества однотипных и способных к миграции элементов, каждый из которых в каждый момент времени может находиться в одном состоянии из некоторого множества X; от понятия *кинетической схемы* (КС) — графа связей состояний, доопределенного кинетическими правилами перехода. Такое разделение «раскрепощает» нас, с одной стороны, в формаль-

ных действиях с популяцией, с другой стороны, в операциях преобразования множества состояний. Частный и слабый вариант разделения этих понятий использовался нами в математическом описании кинетики распластывания фибробластов с целью определения «собственных функций» отдельных состояний этого направленного процесса [28]. Позже понятие собственных функций состояний было использовано нами для развития теории кинетических схем и формулировки интегрального метода [98], сходного с формализмом описания нейронной ткани (см. главу 3). Внешнее отличие теории КС от теории НТ состоит в том, что состояния как аналоги нейронов характеризуются функцией концентрации $u(x, t)$, а не потенциала.

1. Дифференциальный формализм

В широко распространенных методах химической кинетики используется дифференциальный формализм описания превращения веществ в ходе химической реакции, основанный на кинетической форме закона действующих масс [53]. В этом случае реакционная способность веществ характеризуется константами скоростей реакции, что позволяет по схеме химической реакции написать необходимую систему дифференциальных уравнений, которая служит математической моделью процесса. Сходный формализм используется в описаниях многих других процессов, например, одношаговую смену состояний каналов мембраны можно представлять как обратимую бимолекулярную реакцию [50]. Кроме того, к дифференциальной форме естественным образом приводятся вероятностные модели процессов — распада атомов, проницаемости мембраны, эволюции многокомпонентных систем и т. п. [9, 51, 84, 109].

Мы рассмотрим дифференциальный метод на примере простейшей схемы направленного процесса. В качестве универсальной модели выберем процесс миграции популяции. Пусть переходы возможны только между соседними по номеру состояниями и только в направлении возрастания номера:

$$0 \to 1 \to \ldots \to m. \tag{1}$$

Положим еще, что для каждого элемента популяции вероятность перехода $x \to x + 1$ за малый интервал времени $\mathrm{d}t$ пропорциональна длительности с коэффициентом $\alpha_x = 1/\tau_x$, где τ_x — среднее время жизни в x-м состоянии. Тогда скорость изменения концентрации элементов популяции в x-м состоянии определяется следующим образом:

$$\mathrm{d}u_x/\mathrm{d}t = \alpha_{x-1}u_{x-1} - \alpha_x u_x, \tag{2}$$

где $u_x = u_x(t)$ — концентрация элементов в состоянии x в момент времени t. Таким образом, кинетика конечной цепи (1) описывается

системой дифференциальных уравнений (2), в которой $x = 0, 1, \ldots, m-1$, а концентрация последнего состояния находится на основе соотношения

$$u_0 + u_1 + \ldots + u_m = 1, \tag{3}$$

которое следует из определения понятия концентрации; кроме того в системе (2) следует учитывать очевидные условия: $\alpha_{-1} = \alpha_m = 0$. Начальная концентрация популяции в начальном состоянии цепи (1) означает существование следующих начальных условий;

$$u_0(0) = 1, \quad u_1(0) = \ldots = u_m(0) = 0. \tag{4}$$

Решение системы уравнений (2), удовлетворяющее начальным условиям (4), представляется такой последовательностью функций:

$$\begin{aligned} u_0(t) &= e_0(t), \\ u_1(t) &= \frac{\alpha_0}{\Delta_{10}} e_0(t) - \frac{\alpha_0}{\Delta_{10}} e_1(t), \\ u_2(t) &= \frac{\alpha_0\alpha_1}{\Delta_{20}\Delta_{10}} e_0(t) - \frac{\alpha_0\alpha_1}{\Delta_{21}\Delta_{10}} e_1(t) + \frac{\alpha_0\alpha_1}{\Delta_{21}\Delta_{20}} e_2(t), \end{aligned} \tag{5}$$

и т. д., где для краткости записи введены обозначения $\Delta_{ij} = \alpha_i - \alpha_j$ и $e_i(t) = \exp(-\alpha_i t)$.

Формально мы можем решать систему уравнений (2) для любых смещенных начальных условий:

$$u_k(0) = 1, \quad u_x(0) = 0, \text{ где } k \geqslant 0, \quad x \neq k, \tag{6}$$

которые означают возможность «синхронизации» всех элементов популяции в произвольном состоянии $x = k$. На практике подобная синхронизация популяции обычно невозможна, но в некоторых случаях ее удается иммитировать с помощью преобразования экспериментальных данных [28]. Хотя каждый реальный процесс обычно имеет свое начало и конец и экспериментальный запуск процесса с любого промежуточного состояния невозможен, тем не менее теоретическое изучение свойств промежуточных состояний необходимо на основе метода «смещенных начальных условий», поскольку этот метод позволяет отделить индивидуальные свойства состояния от свойств взаимодействия, если в общем случае использовать также дополнительные процедуры.

Рассмотренная цепь (1) замечательна тем, что функция изменения концентрации k-го состояния $u_k(t)$ при смещенных начальных условиях (6), совпадает с собственной функцией этого состояний, которую обозначим через $\varphi_k(t)$. Если кинетика цепи (1) описывается уравнениями (2), то, используя условия (6), находим

$$\varphi_k(t) = \exp(-\alpha_k t). \tag{7}$$

При использовании дифференциального формализма собственные функции состояний входят в описание кинетики неявным образом и в этом случае определение этих функций превращается в отдельную задачу, которая решается просто только для состояний, которые не имеют возвратных связей. Метод смещенных начальных условий является недостаточным для решения этой задачи, например, когда цепь (1) превращается в «кольцо»: возможен переход $m \to 0$; или в случае незамкнутой цепи, но с двусторонними переходами: $x \rightleftharpoons x + 1$. В общем случае решение задачи о собственных функциях состояний требует «оперативного вмешательства» в схему связей состояний. Здесь достаточной является следующая процедура «изоляции состояний» от входных воздействий: для начальных условий (6) все входные связи состояния $x = k$ «перерезаются», а выходные остаются интактными.

Мы не будем останавливаться на описании математических процедур преобразования соответствующих дифференциальных уравнений, поскольку они очевидны, и перейдем к рассмотрению моделей, для которых и собственные функции состояний считаются исходно заданными.

2. Интегральный формализм

Рассмотрим опять цепь (1.1), полагая, что теперь кинетика каждого из состояний характеризуется собственной функцией $\varphi_x(t)$, которая в общем случае является невозрастающей и удовлетворяет начальному условию: $\varphi_x(0) = 1$. Разные конкретные формы этих функций появляются в дальнейшем, поэтому иллюстрирующие примеры здесь приводить не обязательно. Для уточнения понятия собственной функции отметим только конструктивный способ их определения. Предположим, что у нас имеется «конструктор» в виде неограниченного набора состояний с произвольными собственными функциями из которых мы можем собирать произвольные кинетические схемы; тогда для определения («выявления») собственной функции $\varphi(t)$ произвольного состояния из набора достаточно собрать простейшую тестовую схему: $0 \to 1$, в которой роль 0 — состояния играет тестируемое состояние, а роль поглощающего 1 — состояния может играть любое другое состояние. Тогда при начальных условиях (1.4) и с учетом соотношения (1.3) получаем следующую тестовую кинетику процесса: $u_0(t) = \varphi(t)$, $u_1(t) = 1 - \varphi(t)$.

Чтобы на основе знания собственных функций состояний описать кинетику более общей цепи (1.1), введем понятия входного i_x^+ и выходного i_x^- потоков для внутренних состояний цепи с помощью следующих постулатов:

П1) скорость изменения концентрации произвольного состоя-

ния равна разности входного и выходного потоков этого состояния:

$$\mathrm{d}u_x/\mathrm{d}t = i_x^+ - i_x^-; \tag{1}$$

П2) текущая концентрация популяции в произвольном состоянии равна свертке входного потока с собственной функцией состояния:

$$u_x = \varphi_x * i_x^+ \equiv \int_0^t \varphi_x(t-\tau)\, i_x^+(\tau)\,\mathrm{d}\tau; \tag{2}$$

П3) в однонаправленной цепи (1.1) входной поток данного состояния равен выходному потоку предыдущего состояния:

$$i_x^+ = i_{x-1}^-. \tag{3}$$

Начальные условия (1.4) здесь можно моделировать начальным входным потоком i_0^+ в форме дельта-импульса, считая этот поток «внешним воздействием», обозначим его через j_0, т. е. здесь

$$j_0 = i_0^+ = \delta(t). \tag{4}$$

Дифференцируя свертку (2), получим формулу для скорости концентрации: $\mathrm{d}u_x/\mathrm{d}t = i_x^+ + \frac{\mathrm{d}\varphi_x}{\mathrm{d}t} * i_x^+$, объединяя которую с (1), находим выражение выходного потока состояния через его входной поток:

$$i_x^- = \psi_x * i_x^+, \text{ где } \psi_x \equiv -\mathrm{d}\varphi_x/\mathrm{d}t. \tag{5}$$

Теперь с помощью этих формул концентрацию произвольного состояния можно определить рекуррентным методом: $u_x = \varphi_x * i_x^+ = \varphi_x * i_{x-1}^- = \varphi_x * \psi_{x-1} * i_{x-1}^+$ и т. д., т. е.

$$u_x = \varphi_x * \psi_{x-1} * \ldots * \psi_0 * j_0. \tag{6}$$

Это выражение справедливо для любого начального потока j_0 — в виде произвольной функции времени, а не только для частного случая (4), который соответствует фундаментальному решению («фундаментальной кинетике»). Смещенное внешнее воздействие соответствует случаю, когда входной поток k — состояния i_k^+ заменяется заданным потоком j_k, тогда для x — состояния, где $x \geqslant k$, имеем

$$u_x = \varphi_x * \psi_{x-1} * \ldots * \psi_k * j_k. \tag{7}$$

Здесь фундаментальным начальным смещенным условиям (1.6) отвечает поток $j_k = \delta(t)$.

Описанный рекуррентный метод легко распространяется на обобщенные цепные схемы:

$$X_0 \to X_1 \to \ldots \to X_m, \tag{8}$$

где X_k — множество («слой») состояний, не имеющее внутренних связей, т. е. переход $X_k \to X_{k+1}$ структурно представляется графом (см. подраздел 1.5) с матрицей связей $\mathbf{\Gamma}_k$, порядок которой n равен мощности множеств X_k. Скалярные переменные состояний теперь заменяются векторами $\mathbf{u}_k$, $\mathbf{i}_k^+$, $\mathbf{i}_k^-$, которые описывают «обобщенные состояния» X_k. Постулаты П1, П2 формулируются по-прежнему, но с заменой скалярных переменных векторными:

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mathbf{u}_k = \mathbf{i}_k^+ - \mathbf{i}_k^-, \qquad \mathbf{u}_k = \mathbf{\Phi}_k * \mathbf{i}_k^+, \tag{9}$$

где $\mathbf{\Phi}_k = \mathrm{diag}\,(\varphi_1^k, \ldots, \varphi_n^k)$ и φ_i^k — собственная функция состояния i в слое X_k; а вместо (3) имеем следующую связь векторов входных и выходных потоков:

$$\mathbf{i}_k^+ = \mathbf{\Gamma}_{k-1}\mathbf{i}_{k-1}^-. \tag{10}$$

Согласно этому уравнению, компоненты вектора $\mathbf{i}_k^+$ представляют собой суммы входных потоков, сходящихся к каждому состоянию слоя X_k от слоя X_{k-1}. Если $\mathbf{j}_0$ — вектор внешних воздействий, распределенный на состояниях слоя X_0, то, по аналогии с (6), имеем

$$\mathbf{u}_k = \mathbf{\Phi}_k * \mathbf{\Gamma}_{k-1}\mathbf{\Psi}_{k-1} * \ldots * \mathbf{\Gamma}_0\mathbf{\Psi}_0 * \mathbf{j}_0, \tag{11}$$

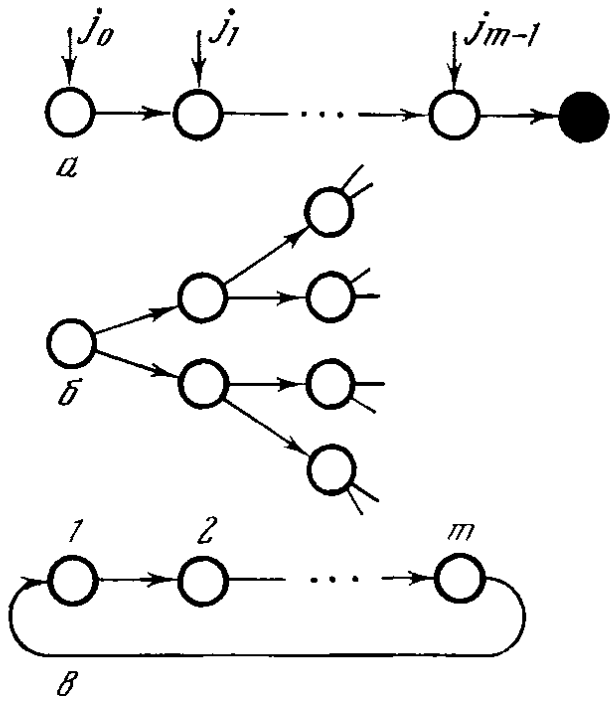
где $\mathbf{\Psi}_k = -\mathrm{d}\mathbf{\Phi}_k/\mathrm{d}t$. Случаю, когда в начальный момент вся популяция сосредоточена в r-м состоянии слоя X_0, соответствует вектор $\mathbf{j}_0 = \delta\,(t)\,\mathbf{e}_r$. Из сравнения выражений (6) и (11) видно, что структура решений для обобщенной цепи совпадает со структурой решений простой цепи и переход от (1.1) к (8) сопровождается только заменой скалярных функций на векторно-матричные. Подобный гомоморфизм решений сохраняется для источника распределенного на все состояния, а также для многих других «простых» и «обобщенных» схем с направленными связями. Реализуемость рекуррентного метода может служить критерием возможности гомоморфных обобщений.

Пусть в простой цепи (1.1) (рис. 101, *а*) действует распределенный («векторный») источник $\mathbf{j} = (j_0, \ldots, j_{m-1})'$, тогда на основе суперпозиции частных случаев (7) получаем

$$u_x = \varphi_x * j_x + \sum_{k=0}^{x-1} \varphi_x * \psi_{x-1} * \ldots * j_k. \tag{12}$$

Необходимость использования распределенного источника возникает, например, когда начальные условия задаются в форме начального распределения концентраций $u_0\,(0), \ldots, u_{m-1}\,(0)$, тогда компоненты вектора $\mathbf{j}$ определяются так: $j_k = \delta\,(t)\,u_k\,(0)$.

Рекуррентный метод естествен в расчетах разветвленных цепей (деревьев) с односторонними связями (рис. 101, *б*). Характер трудностей рекуррентного расчета в схемах с циклами удобно продемонстрировать на примере одиночного кольца с односторонними



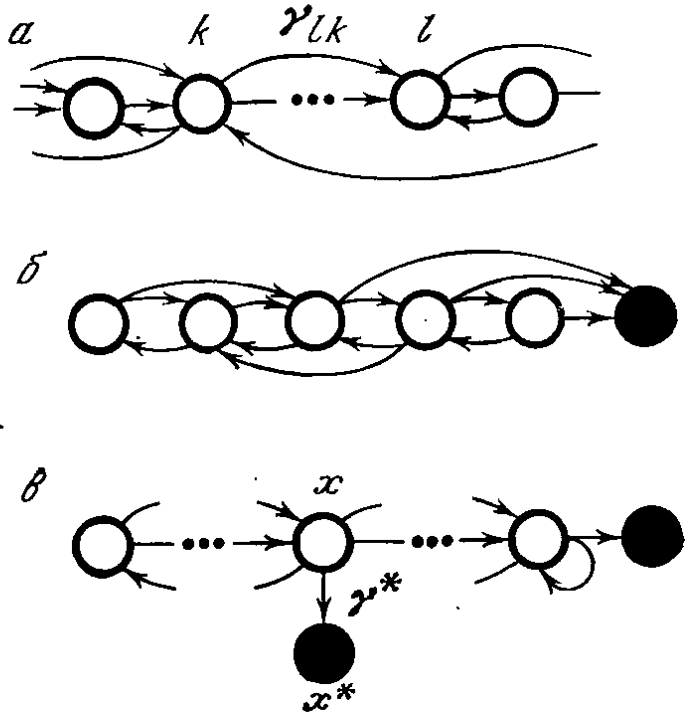


Рис. 101. **Простые кинетические схемы с односторонними связями**

а — цепь; *б* — дерево; *в* — кольцо

Рис. 102. Графы кинетических схем

а — произвольные переходы; *б* — случай общего поглощающего состояния («стока»); *в* — локальные стоки состояний; светлые кружки — основные, черные — поглощающие состояния

связями (рис. 101, *в*). Здесь, например, входной поток 1-го состояния $i_1^+ = j_1 + i_m^- = j_1 + \psi_m * i_m^+ = j_1 + \psi_m * i_{m-1}^- = j_1 + \psi_m * \psi_{m-1} * i_{m-1}^+$ и т. д., т. е. для описания кинетики этого состояния получаем пару уравнений:

$$i_1^+ = j_1 + \psi_m * \ldots * \psi_1 * i_1^+, \quad u_1 = \varphi_1 * i_1^+; \tag{13}$$

из которой необходимо исключить величину входного потока i_1^+. Аналогичную пару уравнений можно написать для каждого состояния. Далее эти уравнения можно решать методами сверточной алгебры или на основе преобразования Лапласа.

Рекуррентный метод становится неэффективным уже в таком простом случае как цепь с двусторонними связями состояний. В этом и других более общих случаях математическое описание кинетики можно построить на основе универсального матричного метода.

Выделим сразу в общем множестве состояний $\tilde{X}$ подмножества основных состояний X и поглощающих X^*. Кинетические уравнения определяются на множестве основных состояний X. Пусть $\mathbf{G}(X)$ — граф связей основных состояний, заданный матрицей $\Gamma = (\gamma_{lk})$, которая как и выше (см. разделы 1 и 8) характеризует веса связей в данном случае состояний, т. е. γ_{lk} — доля элементов популяции, способных переходить из состояния k в состояние l

(рис. 102, *а*). По физическому смыслу весов этих связей, элементы матрицы **Г** являются неотрицательными и сумма элементов каждого столбца матрицы равна 1 (такие матрицы называются стохастическими [36]).

Кинетической схемой (КС) называется граф $\mathbf{G}(X)$ связей состояний, доопределенный собственными функциями состояний $\varphi_x(t)$, где $x \in X$.

Всю совокупность собственных функций состояний удобно представлять диагональной матрицей $\mathbf{\Phi} = \mathrm{diag}\,(\varphi_0, \varphi_1, \ldots, \varphi_{m-1})$ — это в случае, когда $X = \{0, 1, \ldots, m-1\}$. Очевидно полная информация о КС содержится в двух матрицах **Г** и **Ф**, поэтому можно говорить, что в общем случае произвольная КС задается парой матриц:

$$\text{КС} = \{\mathbf{\Gamma}, \mathbf{\Phi}\}. \tag{14}$$

Обозначим через $\mathbf{u}$, $\mathbf{i}_+$, $\mathbf{i}_-$ векторы концентраций, входных и выходных потоков состояний для рассматриваемого общего случая (14) и введем еще вектор $\mathbf{j}$ потока внешних воздействий. Так как в общем случае к каждому состоянию сходится вообще говоря несколько «входов», компоненты вектора $\mathbf{i}_+$ представляют суммы входных потоков этих состояний. Переформулируя для этого общего случая данные выше постулаты П1 — П3, мы вместо скалярных уравнений (1) — (3) для простой цепи, или вместо векторных уравнений (9), (10) для обобщенной цепи, получим следующий набор векторных уравнений:

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mathbf{u} = \mathbf{i}_+ - \mathbf{i}_-, \quad \mathbf{u} = \mathbf{\Phi} * \mathbf{i}_+, \quad \mathbf{i}_+ = \mathbf{j} + \mathbf{\Gamma}\mathbf{i}_-. \tag{15}$$

Дифференцируя здесь второе уравнение и используя первое, получим: $\mathbf{i}_- = \mathbf{\Psi} * \mathbf{i}_+$, где $\mathbf{\Psi} = -\,\mathrm{d}\mathbf{\Phi}/dt$. Подставляя это выражение для $\mathbf{i}_-$ в последнее уравнение (15), получим интегральное уравнение относительно неизвестного вектора $\mathbf{i}_+$:

$$\mathbf{i}_+ - \mathbf{\Gamma}\mathbf{\Psi} * \mathbf{i}_+ = \mathbf{j}. \tag{16}$$

Описание кинетики популяции в принципе можно строить на основе решения этого уравнения, тогда по найденному вектору $\mathbf{i}_+$ вектор концентраций $\mathbf{u}$ вычисляется однократной квадратурой, согласно второму уравнению (15). Однако более удобно прямо пользоваться уравнением для вектора концентраций $\mathbf{u}$, которое выводится из соотношений (15) (см. [98]) и которое является интегро-дифференциальным:

$$\mathbf{u} = \mathbf{\Phi} * (\mathbf{E} - \mathbf{\Gamma})^{-1}\left(\mathbf{j} - \mathbf{\Gamma}\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mathbf{u}\right). \tag{17}$$

Это уравнение является основным в наших дальнейших рассмотрениях (см. следующий раздел 23).

Уравнение (17) превращается в дифференциальное в случае экспоненциальных собственных функций. Действительно, пусть собственные функции имеют вид (1.7). Тогда матрица $\mathbf{\Psi}$ линейно подобна матрице $\mathbf{\Phi}$: $\mathbf{\Psi} = \mathbf{A\Phi}$, где $\mathbf{A} = \mathrm{diag}\ (\alpha_0, \alpha_1, \ldots, \alpha_{m-1})$, поэтому $\mathbf{i}_- = \mathbf{A\Phi} \ast \mathbf{i}_+ = \mathbf{Au}$, что позволяет уравнение (17) записать так:

$$\frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}t}\mathbf{u} + (\mathbf{E} - \mathbf{\Gamma})\mathbf{Au} = \mathbf{j}. \tag{18}$$

Это уравнение можно рассматривать как обобщение частной модели (1.1) — (1.2) на случай произвольной схемы связей состояний.

3. Континуальная модель

Переход к континуальному множеству состояний X, распределенному, например, вдоль прямой, $X = X^1$, производится здесь так же, как в нейронной ткани (см. раздел 8): заменой матрицы связей $\mathbf{\Gamma}$ функцией плотности связей $\gamma\ (x, x_0)$ — плотность веса связи точки x_0 с произвольной точкой x.

Аналогично, матрица собственных функций $\mathbf{\Phi}$ заменяется функцией $\varphi = \varphi\ (x, t)$, характеризующей локальные «реактивные» свойства состояний-точек.

При этом, векторы концентраций и потоков заменяются соответствующими функциями двух переменных x и t, т. е. теперь

$$u = u\ (x, t), \quad i_\pm = i_\pm\ (x, t), \quad j = j\ (x, t).$$

Кинетические уравнения (2.15) для континуальной модели КС приобретают следующий вид:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = i_+ - i_-, \quad u = \varphi \underset{t}{\ast} i_+, \quad i_+ = j + \gamma \underset{x}{\ast} i_-, \tag{1}$$

где символ под знаком свертки указывает переменную, по которой осуществляется свертывание функций. Отсюда, как и выше, имеем

$$i_- = \psi \underset{t}{\ast} i_+, \tag{2}$$

где $\psi = -\ \partial\varphi/\partial t$.

В случае однородной континуальной модели собственные функции состояний—точек являются одинаковыми, т. е. не зависят от координаты: $\varphi = \varphi\ (t)$; а функция плотностей связей точек зависит только от расстояния между этими точками: $\gamma\ (x, x_0) = \gamma\ (x - x_0)$. Для однородных моделей можно не указывать переменную свертывания функций.

Для континуальной модели легко получить аналог уравнения (2.16), а для получения аналога уравнения (2.17) необходимо вводить обозначения сверточной алгебры [34], но мы не будем на этом останавливаться. В частном случае экспоненциальных собствен-

ных функций, $\varphi = \exp(-\alpha t)$, из (1) и (2) имеем уравнение

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \alpha\gamma * u + \alpha u = j, \tag{3}$$

которое является аналогом (2.18). Это уравнение эквивалентно дифференциальному уравнению для нервного волокна (раздел 12):

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \alpha\lambda^2 \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + \alpha u = j, \tag{4}$$

если связи состояний организованы так, что $\gamma(x) = \lambda^2\delta''(x)$, где штрих означает дифференцирование по x.

Другие варианты перехода от КС к моделям синцитиальных тканей рассматриваются в следующих разделах.

23. СХЕМЫ ТКАНЕВОГО ТИПА

В этом разделе рассматриваются кинетические схемы $\{\mathbf{\Gamma}, \mathbf{\Phi}\}$ однородные как по кинетическим свойствам состояний, так и по организации их связей. Первое условие накладывает ограничение на вид матрицы $\mathbf{\Phi}$, тогда $\mathbf{\Phi} = \varphi\mathrm{E}$, а второе — на вид матрицы $\mathbf{\Gamma}$, который зависит от выбора структурной модели. В качестве основных моделей ниже используются схемы «тканевого» типа — однородные цепи и сети.

1. Операторная форма уравнений

Для целей практического использования кинетические уравнения предыдущего раздела полезно преобразовать к операторной форме с помощью интегрального преобразования Лапласа [46], так как в этом случае свертка функций — оригиналов преобразуется в произведение соответствующих изображений. Мы будем здесь изображения функций отмечать дугой над символом функции:

$$\hat{u} = L_t\{u\} \equiv \int_0^\infty e^{-st} u(t)\, dt. \tag{1}$$

или другим способом (см. ниже).

Применяя это преобразование к уравнению (22.2.6), получим

$$\hat{u}_x = \hat{\varphi}_x \hat{\psi}_{x-1} \cdot \ldots \cdot \hat{\psi}_0 \hat{j}_0. \tag{2}$$

Ввиду частого использования, примем для изображений собственных функций более обычные обозначения: $\hat{\varphi}_x \equiv \Phi_x$, $\hat{\psi}_x = \Psi_x$. Связь оригиналов φ_x и ψ_x вида (22.2.5) в пространстве изображений выглядит следующим образом:

$$\Psi_x = 1 - s\Phi_x. \tag{3}$$

Для однородной схемы и фундаментальных условий (22.2.4), т. е. когда $\hat{j}_0 = 1$, выражение (2) переписывается так:

$$\hat{u}_x = \Phi\Psi^x = \Phi\,(1 - s\Phi)^x. \tag{4}$$

Далее аналогичным образом можно построить изображение решения для обобщенной цепи (22.2.8). Полагая в этой цепи связи однородными, $\Gamma_k = \Gamma$, и состояния одинаковыми, $\Phi = \varphi E$, вместо (22.2.11) имеем

$$\hat{\mathbf{u}}_k = \Phi\Psi^k\Gamma^k\mathbf{e}_r. \tag{5}$$

В пространстве изображений легко разрешается система уравнений (22.2.13) для замкнутой цепи. Полагая здесь источник типа $j_1 = \delta\,(t)$, в общем виде для кольца из m состояний получим:

$$\hat{u}_x = \Phi_x\Psi_{x-1}\ldots\Psi_1/(1 - \Psi_1\ldots\Psi_m),$$

или для однородной модели:

$$\hat{u}_x = \Phi\Psi^{x-1}/(1 - \Psi^m). \tag{6}$$

Общие операторные уравнения получаются на основе преобразований уравнений (22.2.15). Напишем изображения двух последних из этих уравнений: $\hat{\mathbf{u}} = \hat{\Phi}\hat{\mathbf{i}}_+$, $(E - \Gamma\hat{\Psi})\hat{\mathbf{i}}_+ = \hat{\mathbf{j}}$, исключая отсюда вектор $\hat{\mathbf{i}}_+$, получим одно основное уравнение:

$$\hat{\mathbf{u}} = \hat{\Phi}\,(E - \Gamma\hat{\Psi})^{-1}\hat{\mathbf{j}}. \tag{7}$$

Ниже это уравнение используется главным образом для случая фундаментальных начальных условий: в момент $t = 0$ вся популяция сосредоточена в некотором одном состоянии x, т. е. $\mathbf{j} = \delta\,(t)\,\mathbf{e}_{x_0}$ и $\hat{\mathbf{j}} = \mathbf{e}_{x_0}$.

Таким образом, однородные КС описываются уравнением

$$\hat{\mathbf{u}} = \Phi\mathbf{R}\mathbf{e}_{x_0}, \tag{8}$$

где матрица

$$\mathbf{R} = (E - \Psi\Gamma)^{-1}. \tag{9}$$

Благодаря проделанным преобразованиям, задача описания кинетики основных состояний КС сводится в первую очередь к алгебраической задаче обращения матрицы $Y = E - \Psi\Gamma$, которая является своеобразным аналогом матрицы проводимости синцитиальных сетей: форму (5) можно интерпретировать как реализацию метода цепных моделей сетей (см. раздел 18), а форму (8) — как реализацию метода аддитивных моделей (раздел 19).

Задача описания кинетики поглощающих состояний имеет некоторые свои особенности. Если в общем случае КС содержит только одно поглощающее состояние (рис. 102, *б*), то концентрацию

u^* популяции в этом состоянии для любого момента времени можно определять, используя условие глобальной нормировки концентраций (22.1.3), т. е.

$$u^* = 1 - \sum_{x \in X} u_x. \tag{10}$$

При наличии нескольких поглощающих состояний (рис. 102, *в*) выражение (10) описывает суммарную концентрацию всех поглощающих состояний. При необходимости описания свойств различных поглощающих состояний (рис. 102, *в*) нетрудно написать соответствующие уравнения.

Рассмотрим простую ситуацию: некоторое основное состояние x имеет связь веса r^* с поглощающим состоянием x^* и другие входы в x^* отсутствуют. Пусть j_x^* — входной поток x^* — состояния. Тогда, поскольку выходы из последнего отсутствуют, согласно общему определению (22.2.1), $\mathrm{d}u_x^*/\mathrm{d}t = j_x^*$. Но, с другой стороны, если i_x^- и i_x^+ — выходной и суммарный входной потоки основного x — состояния, то, согласно (22.2.5) и (22.2.2), $j_x^* = r^* i_x^- = r^* \psi_x \ast i_x^-$, $u_x = \varphi_x \ast i_x^+$. Отсюда получаем следующее операторное уравнение:

$$\hat{u}_x^* = (r^* \Psi_x / s\Phi_x)\, \hat{u}_x, \tag{11}$$

которое нетрудно обобщить на случай, когда к x^* — состоянию сходятся связи от нескольких основных состояний.

2. Цепи

Используем уравнение (1.8) сначала для описания кинетики простых цепей. Пусть КС — простейшая цепь с односторонними связями (рис. 103, *а*): $X = \{0, 1, \ldots, m\}$, $X^* = \{m + 1\}$. Для этой цепи

$$\mathbf{\Gamma} = \mathbf{E}_{-1} \tag{1}$$

Вычисляя матрицу (1.9), имеем

$$\mathbf{R} = (\mathbf{E} - \Psi \mathbf{E}_{-1})^{-1} = \mathbf{E}_0 + \Psi \mathbf{E}_{-1} + \ldots + \Psi^m \mathbf{E}_{-m}. \tag{2}$$

Ряд в правой части (2) получается конечным в силу того, что матрица $\mathbf{E}_x$ является нулевой при $|x| > m$. Решая далее уравнение (1.8) $x_0 = 0$, получим естественно выражение (1.4). Выберем собственные функции состояний экспоненциальными, тогда

$$\varphi = \exp(-\alpha t),\ \psi = \alpha\varphi \Leftrightarrow \Phi = (s + \alpha)^{-1},\ \Psi = \alpha\Phi, \tag{3}$$

и, согласно (1.4), $\hat{u}_x = \alpha^x/(s + \alpha)^{x+1}$. Переходя обратно в пространство оригиналов [47], имеем

$$u(x, t) = e^{-\alpha t} (\alpha t)^x / x! = \mathrm{P}_x(\alpha t). \tag{4}$$

Таким образом, КС $= \{\mathbf{E}_{-1}, e^{-\alpha t}\mathbf{E}\}$ описывает однородный пуассоновский процесс [9]. Отметим, опуская комментарии и вычисления, что процесс Пойа [9] описывается КС $= \{\mathbf{E}_{-1}, \varphi\mathbf{E}\}$, где $\varphi = (1 + \alpha t/\nu)^{-\nu}$; процесс Пойа переходит в пуассоновский при $\nu \to \infty$.

Замкнутая цепь (рис. 101, *в*) имеет матрицу связей

$$\Gamma = \mathbf{E}_{-1} + \mathbf{E}_{m-1} \tag{5}$$

и, соответственно, операторное решение (1.6), тогда для (3) имеем

$$\hat{u}_x = \frac{\alpha^x (s+\alpha)^{m-x-1}}{(s+\alpha)^m - \alpha^m} \Leftrightarrow u_x = e^{-\alpha t} \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(\alpha t)^{km+x}}{(km+x)!}. \tag{6}$$

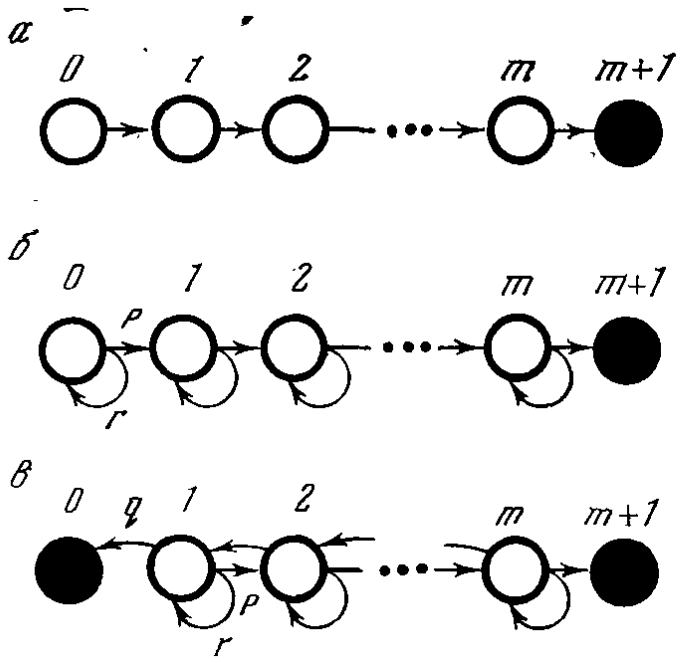


Рис. 103. Основные типы цепных схем

а — направленная цепь;
б — с обратными связями;
в — полный набор простых связей

При $m \to \infty$ остается только 1—й член последнего ряда для $k = 0$, т. е. тогда этот процесс тоже преобразуется в пуассоновский, что и должно быть, поскольку кольцо (5) «разворачивается» в бесконечную цепь, которая при $x < m$ эквивалентна цепи (1).

Одно из простых обобщений цепи (1) — введение обратных связей основных состояний веса r (рис. 103, *б*), тогда

$$\Gamma = r\mathbf{E} + p\mathbf{E}_{-1}, \tag{7}$$

где $r + p = 1$. В данном случае матрицу (1.9) можно записать в таком виде: $\mathbf{R} = A\,(\mathbf{E} - p\Psi A\mathbf{E}_{-1})^{-1}$, где $A = 1/(1 - r\Psi)$. Отсюда видно, что в пространстве изображений решение получается из (1.4) заменой $\Phi \to \Phi A$, $\Psi \to p\Psi A$, т. е.

$$\hat{u}_x = \Phi\,(p\Psi_x)/(1 - r\Psi)^{x+1}. \tag{8}$$

Для экспоненциальных собственных функций $u_x = (p\alpha)^x/(s + p\alpha)^{x+1}$, поэтому цепь (7) эквивалентна цепи (1) при замене α на $p\alpha$:

$$\{(1-p)\,\mathbf{E} + p\mathbf{E}_{-1};\ e^{-\alpha t}\mathbf{E}\} \sim \{\mathbf{E}_{-1};\ e^{-p\alpha t}\mathbf{E}\}.$$

Рассмотрим теперь цепь с двусторонними соседними связями веса p (вправо), q (влево) и r (обратная связь): $p + q + r = 1$. Для однородности связей всех основных состояний здесь удобно ввести два поглощающих состояния на краях цепи (рис. 103, *в*)

$X = \{1, 2, \ldots, m\}$, $X^* = \{0, m+1\}$, тогда

$$\Gamma = p\mathbf{E}_{-1} + r\mathbf{E} + q\mathbf{E}_1. \tag{9}$$

Вычислительные процедуры определения матрицы $\mathbf{R}$ в (1.9) для этого случая хорошо известны, отличие от цепочки отрезков волокна (раздел 19) состоит в несимметричности матрицы $\mathbf{Y} = \mathbf{R}^{-1}$. Собственные значения матрицы $\mathrm{Y} = \mathrm{E} - \Psi\Gamma$ имеют вид

$$\lambda_k = 1 - r\Psi - 2\sqrt{pq}\,\Psi\cos\frac{\pi k}{m+1}, \tag{10}$$

а элементы матрицы $\mathbf{R}$ определяются следующим образом:

$$r_{xy} = \frac{2}{m+1}\varkappa^{y-x}\sum_{k=1}^{m}\lambda_k^{-1}\sin\frac{kx\pi}{m+1}\sin\frac{ky\pi}{m+1},$$

где $x, y \in X$, $\varkappa = \sqrt{p/q}$. Домноженное, согласно (1.8), на Φ, это выражение представляет операторное решение $\hat{\mathbf{u}}$ при начальном условии $\mathbf{j} = \mathbf{e}_y$ для конечной цепи состояний. Такая конечная цепь представляет самостоятельный интерес, так как моделирует ряд практических задач. Здесь мы будем интересоваться свойствами бесконечной цепи. Положим $m = 2N + 1$ и перенумеруем состояния так: $x = 0, \pm 1, \pm 2, \ldots, \pm N$. Переходя затем к пределу при $N \to \infty$ для случая, когда в начальный момент вся популяция сосредоточена в 0-состоянии, получим

$$\hat{u}_x = \varkappa\Phi\int_0^1 \frac{\cos\pi x\varphi\,d\varphi}{1 - r\Psi - 2\sqrt{pq}\,\Psi\cos\pi\varphi}. \tag{11}$$

Переход в пространство оригиналов можно произвести под знаком интеграла (11), тогда для экспоненциальных собственных функций (3) имеем

$$u(x, t) = \varkappa^x e^{-(1-r)\alpha t}\int_0^1 e^{2\sqrt{pq}\alpha t\cos\varphi}\cos\pi x\varphi\,d\varphi,$$

но этот интеграл представляет собой модифицированную функцию Бесселя (19.3.9), т. е.

$$u(x, t) = \left(\frac{p}{q}\right)^{x/2} e^{-(p+q)\alpha t}\mathrm{I}_x(2\sqrt{pq}\alpha t). \tag{12}$$

3. Сети

Описанные выше цепи являются одномерными моделями сетей двух типов — с односторонними и двусторонними связями. Многомерные сети, являющиеся многомерными аналогами этих цепей, в общем случае могут иметь разный тип организации связей в раз-

ных измерениях. Здесь мы ограничимся рассмотрением однородных сетей, все вершины которых, представляющие основные состояния, имеют одинаковую организацию связей в каждом измерении. Сетевые кинетические схемы со всеми двусторонними связями, как и выше будем обозначать символом $\mathbf{N}_s^n$ — где верхний индекс n — размерность сети, а нижний s — число связей, исходящих из

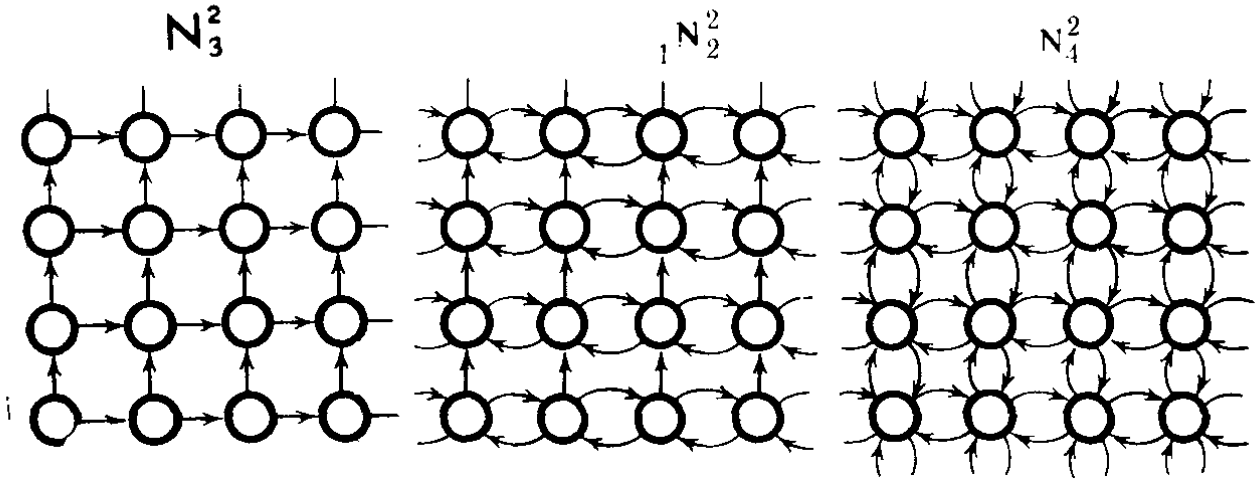


Рис. 104. Основные варианты ориентированных связей в двумерной «квадратной» сети

вершин. Удобно для сетей со всеми односторонними связями принять обозначение ${}_r\mathbf{N}^n$, тогда ${}_r\mathbf{N}_s^n$ есть n-мерная сеть с r односторонними и s двусторонними связями. На рис. 104 изображены три варианта двумерных «квадратных» сетей ${}_2\mathbf{N}^2$, ${}_1\mathbf{N}_2^2$, $\mathbf{N}_4^2$, а рассмотренные выше цепи — это сети ${}_1\mathbf{N}^1$ и $\mathbf{N}_2^1$. В общем случае кинетических схем произвольной размерности мы ограничимся рассмотрением «кубических» сетей, для которых характерна следующая связь индексов: $2r + s = 2n$. Матрицу связей $\mathbf{\Gamma}$ кубической сети можно представить в виде прямой суммы (см. раздел 1) матриц $\mathbf{\Gamma}_k$, представляющих связи образующих сети k-го измерения,

$$\mathbf{\Gamma} = \mathbf{\Gamma}_1 \oplus \mathbf{\Gamma}_2 \oplus \ldots \oplus \mathbf{\Gamma}_n. \tag{1}$$

Для образующих с двусторонними связями

$$\Gamma_k = p_k\mathbf{E}_{-1} + r_k\mathbf{E} + q_k\mathbf{E}_1, \tag{2}$$

а для образующих с односторонними связями здесь можно положить $q_k = 0$. В общем случае веса всех исходящих связей каждой основной (непоглощающей) вершины удовлетворяют соотношению:

$$p_1 + q_1 + p_2 + q_2 + \ldots + p_n + q_n = 1 - r, \tag{3}$$

где r — вес обратной связи вершины.

Полученные результаты нетрудно обобщить на случай сети с матрицами связи (1) и (2). Тогда для бесконечной сети $\mathbf{N}_{2n}^n$

$$\hat{u}_x = \varkappa^x \int_0^1 \ldots \int_0^1 \frac{\Phi}{1-\rho\Psi} \cos \pi x_1\theta_1 \ldots \cos \pi x_n\theta_n d\theta, \tag{4}$$

где

$$x = (x_1, \ldots, x_n), \quad \varkappa^x = \varkappa_1^{x_1} \ldots \varkappa_n^{x_n}, \quad d\theta = d\theta_1, \ldots d\theta_n,$$

$\rho = r + 2\sqrt{p_1q_1} \cos \pi\theta_1 + \ldots + 2\sqrt{p_nq_n} \cos \pi\theta_n$, $x_k = 0, \pm 1, \pm 2, \ldots$. Переход к временному описанию популяции здесь аналогичен предыдущему для собственных функций (2.3) и

$$u(x, t; \mathbf{N}_{2n}^n) = Q_{x_1}(\alpha t) \ldots Q_{x_n}(\alpha t), \tag{5}$$

$$Q_{x_k}(t) = \varkappa_k^{x_k} e^{-(p_k+q_k)t} I_{x_k}(2\sqrt{p_kq_k}t). \tag{6}$$

Отсюда для сети ${}_n\mathbf{N}^n$ со всеми односторонними связями, когда во всех матрицах (2) $q_k = 0$, получим

$$u(x, t; {}_n\mathbf{N}^n) = P_{x_1}(p_1\alpha t) \ldots P_{x_n}(p_n\alpha t), \tag{7}$$

что представляет собой n-мерное обобщение пуассоновского процесса (2.4). Вид распределений $u(x, t)$ для сетей ${}_m\mathbf{N}_s^n$, представляющих промежуточные варианты между (5) и (7), здесь очевиден.

В теории марковских процессов [9] одной из характеристик сравнения свойств состояний является величина среднего времени $T(x)$ пребывания элементов, участвующих в процессе, в x-состоянии. Для рассматриваемой нами популяции эта величина определяется так:

$$T(x) = \int_0^\infty u(x, t)\, dt. \tag{8}$$

Например, для однородного одномерного пуассоновского процесса величина $T(x)$ конечна и одинакова для всех основных состояний, $T(x) = 1/\alpha$, $x \in X$. В общем случае (7), вычисляя соответствующий интеграл (8), получим

$$T(x; {}_n\mathbf{N}^n) = \frac{1}{\alpha} \frac{p_1^{x_1} \ldots p_n^{x_n}}{(1-r)^{1-x_1+\ldots+x_n}} \frac{(x_1 + \ldots + x_n)!}{x_1! \ldots x_n!},$$

где, согласно (3), $1 - r = p_1 + \ldots + p_n$.

Определим теперь $T(x)$ для сети $\mathbf{N}_{2n}^n$, ограничиваясь случаем изотропной сети с симметричными связями $p_k = q_k = p$. Тогда,

согласно (3) и (6), выражение (5) имеет вид:

$$u(x,\ t;\ \mathsf{N}^n_{2n}) = e^{-2np\alpha t} I_{x_1}(2p\alpha t) \ldots I_{x_n}(2p\alpha t),$$

а для $T(x)$ после замены под знаком интеграла $2\alpha pt \to t$ получим:

$$T(x;\ \mathsf{N}^n_{2n}) = \frac{1}{2p\alpha} \int_0^\infty e^{-nt} I_{x_1}(t) \ldots I_{x_n}(t)\, dt. \qquad (9)$$

Этот интеграл (см. раздел 20) можно представить в виде многократного интеграла типа (4), но в пространстве оригиналов. Особый интерес здесь представляет величина $T(0)$ — среднее время жизни популяции в начальном состоянии, $T(0;\ \mathsf{N}^n_{2n}) = (2np\alpha)^{-1}\, C_n(1)$. Интеграл $C_n(1)$ имеет конечную величину при $n \geqslant 3$ и расходится при $n = 1, 2$, т. е. для одномерных и двумерных кинетических схем-сетей. Аналогичным свойством обладает величина входного сопротивления электрически вырожденной синцитиальной сети $\overline{\mathsf{N}}^n_{2n}$. Поэтому в общем случае, учитывая единичную величину внешнего потока j, распределение времен $T(x)$ по вершинам кинетической сети N^n_s, можно интерпретировать как аналог стационарного распределения электрического потенциала по вершинам вырожденной синцитиальной сети $\overline{\mathsf{N}}^n_s$.

24. СЛУЧАЙНЫЕ БЛУЖДАНИЯ

Ниже формализм кинетических схем распространяется на вероятностные процессы с дискретным временем. В качестве основной рассматривается модель случайных блужданий, к которой сводятся многие другие задачи [9]. Кроме того, в теории случайных блужданий для многомерных решеток [76] возникают те же интегралы, что и в теории синцитиальных тканей [16]. Поэтому полезно установить физическую природу связи этих разных теорий.

1. Вероятностные модели

До сих пор в этой главе рассматривались системы популяционного типа, состоящие из большого числа одинаковых элементов, распределение которых по вершинам графа состояний описывалось набором функций концентраций $u(x, t)$, где x — номер состояния из некоторого множества X, а t — время. Основное отличие задачи случайных блужданий, в обычной ее формулировке [109], состоит в том, что здесь рассматриваются перемещения одиночного элемента («частицы»). Поэтому один из способов перенесения формализма кинетических схем (КС) на подобные задачи может состоять в «переименовании» используемых величин, например, под $u(x, t)$

можно понимать *вероятности* нахождения элемента в x-состоянии в момент t, а под весами связей состояний — *вероятности переходов*. Однако более удобно «моноэлементные» процессы представлять «популяционными». Поскольку вероятности являются характеристиками («мерами») исходов для большого числа «испытаний», можно соответствующую популяционную систему рассматривать как множественную и синхронную реализацию «случайных блужданий» невзаимодействующих «частиц» и тогда обратно вероятности можно интерпретировать как соответствующие концентрации. Аналогичную «популяционную» интерпретацию можно дать и другим вероятностным моделям. Например, в схеме испытаний Бернулли [109] рассматривается один объект (монета, кость и пр.), который в результате однократного испытания может оказаться в разных состояниях-исходах, вообще говоря, с разными вероятностями. Можно, однако, представлять, что подобные испытания производятся синхронно с неограниченным числом одинаковых объектов — элементов популяции, и характеризовать исходы распределением концентрации элементов по множеству возможных состояний-исходов. Кроме того, для простоты можно считать, что синхронные испытания производятся через постоянные интервалы времени τ, тогда последовательную схему испытаний можно представлять как миграцию (движение) популяции по графу состояний, а вероятности исходов — как веса связи состояний.

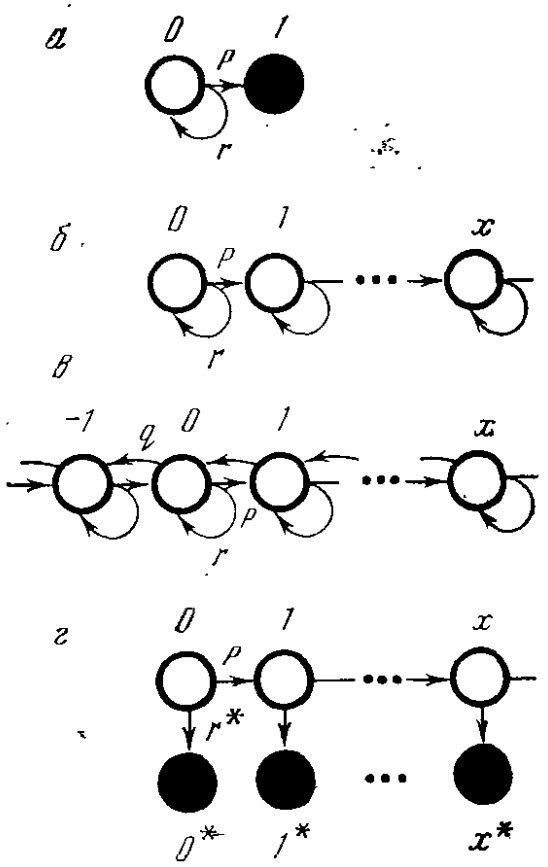


Рис. 105. Цепные графы (*а—г*) для задачи случайных блужданий

Непрерывное временное описание потактной реализации случайных блужданий и вероятностных испытаний можно получить, используя в качестве собственной функции состояний функцию единичного прямоугольного импульса длительности τ:

$$\varphi = \pi(t; \tau), \ \psi = \delta(t - \tau), \ \Phi = (1 - e^{-\tau s})/s, \ \Psi = e^{-\tau s} \quad (1)$$

В дальнейшем величина τ в выражениях (1) принимается за масштабную единицу времени, т. е. условно полагается $\tau = 1$ и $\pi(t; 1) = \pi(t)$.

Особые свойства собственной функции (1) проявляются в простейшей ситуации однонаправленной цепи. При начальной сосредоточенности популяции в состоянии $x = 0$, общее операторное решение имеет вид $\hat{u}_x = \Phi\Psi^x$ и в случае (1) получаем:

$$\widehat{u}_x = \frac{1}{s} e^{-xs}(1 - e^{-s}) \Leftrightarrow u(x, t) = \pi(t - x), \tag{2}$$

т. е. «импульс» концентрации перемещается без изменения формы по цепи состояний с постоянной задержкой. При произвольном начальном профиле концентраций $u(x, 0)$ этот профиль при $t > 0$ будет перемещаться аналогичным образом.

Такое же, но циклическое движение импульса концентраций имеет место в кольцевой схеме (23.2.5). Операторное описание такого простейшего «генератора», согласно (23.1.6) и (1), имеет следующий вид: $\hat{u}_x = s^{-1}e^{-xs}(1 - e^{-s})/(1 - e^{-ms})$.

Особый интерес в случае функций (1) представляет однонаправленная цепь с обратными связями состояний веса $r = 1 - p$, где p — вес продольной связи состояний. Рассмотрим сначала схему с одиночным состоянием, которое образует связь веса p с поглощающим состоянием (рис. 105, *а*). При отсутствии обратной связи: $r = 0$, операторная форма решения кинетики этого состояния $\hat{u}_x = \Phi$, а учет обратной связи дает

$$\widehat{u}_0 = \frac{1}{s}(1 - e^{-s})/(1 - re^{-s}) \Leftrightarrow u(0, t) = r^{[t]}, \tag{3}$$

где $[t]$ — целая часть t. В общем случае (рис. 105, *б*), согласно (23.2.8), цепь с обратными связями $\{r\mathbf{E} + p\mathbf{E}_{-1}, \pi(t)\mathbf{E}\}$ эквивалентна следующей цепи без обратных связей $\{\mathbf{E}_{-1}; r^{[t]}\mathbf{E}\}$, при этом для произвольного x-состояния цепи имеем:

$$\widehat{u}_x = \frac{p^x}{s}\frac{e^s - 1}{(e^s - r)^{x+1}} \Leftrightarrow u(x, t) = \frac{[t]([t]-1)\ldots([t]-x+1)}{x!} p^x r^{[t]-x}.$$

Таким образом, кинетика однонаправленной цепи с обратными связями и собственными функциями (1) воспроизводит во временно́м представлении последовательную схему испытаний Бернулли с двумя исходами.

2. Многомерные решетки

Рассмотрим теперь задачу случайных блужданий частицы по n-мерной кубической решетке, схема возможных переходов которой задается однородной сетью $\mathbf{N}^n_{2n}$. Общее операторное решение для сетевой КС $\mathbf{N}^n_{2n}$ и произвольных собственных функций имеет вид (23.3.4). Подставляя сюда функции Φ и Ψ из (1.1) и учитывая соот-

ветствие (1.3), получим

$$u(x, t; \mathsf{N}_{2n}^{n}) = \varkappa^{x} \int_{0}^{1} \ldots \int_{0}^{1} \rho^{[t]} \cos \pi x_1 \theta_1 \ldots \cos \pi x_n \theta_n d\theta. \qquad (1)$$

Ограничимся анализом распределения средних длительностей $T(x)$ пребывания частицы в x-состояниях. Интегрируя (1) по t от 0 до ∞, согласно формуле (23.3.8), имеем

$$T(x; \mathsf{N}_{2n}^{n}) = \varkappa^{x} \int_{0}^{1} \ldots \int_{0}^{1} \frac{\cos \pi x_1 \theta_1 \ldots \cos \pi x_n \theta_n d\theta}{1 - r - 2\sqrt{p_1 q_1} \cos \pi\theta_1 - \ldots - 2\sqrt{p_n q_n} \cos \pi\theta_n}. \qquad (2)$$

Исследуем более подробно случай изотропных переходов: $p_k = p$, $q_k = q$. Тогда, согласно условию (23.3.3), $1 - r = n(p + q)$ и, полагая для определенности $p \geqslant q$, интеграл (2) можно записать в таком виде:

$$T(x; \mathsf{N}_{2n}^{n}) = e^{\langle x \rangle \varkappa} \frac{\operatorname{sh} \varkappa}{\sigma} C_n(x; \alpha), \qquad (3)$$

где $\exp \chi = \varkappa \equiv \sqrt{p/q}$, $\alpha = \operatorname{ch} \chi$, $\langle x \rangle = x_1 + \ldots x_n$, $\sigma = p - q$,

$$C_n(x; \alpha) = \int_{0}^{1} \ldots \int_{0}^{1} \frac{\cos \pi x_1 \theta_1 \ldots \cos \pi x_n \theta_n}{n\alpha - \cos \pi\theta_1 - \ldots - \cos \pi\theta_n} d\theta.$$

Эта форма представления распределения $T(x)$ более удобна для сравнения с синцитиальными тканями (раздел 20) и отличается от стационарного распределения потенциала в ткани главным образом множителем $\exp(\langle x \rangle \chi)$. Благодаря последнему вид распределения $T(x)$ отличается от аналогичного распределения потенциала. Например, для одномерной модели $C_1(x; \alpha) = \exp(-|x|\chi)/\operatorname{sh} \chi$, $\langle x \rangle = x$, поэтому

$$T(x, \mathsf{N}_{2}^{1}) = \frac{1}{\sigma} e^{(x - |x|)\chi}, \qquad (4)$$

т. е. при $x \geqslant 0$ распределение $T(x)$ постоянно, а при $x < 0$ — убывает по экспоненциальному закону. Кроме того, отсюда видно, что при переходе к симметричным связям, когда $q \to p$, все состояния цепи N_2^1 становятся «возвратными» [9], т. е. тогда для любых конечных x имеем $T(x) \to \infty$.

Симметризация переходов в двумерной сети N_4^2 приводит к гораздо более медленному неограниченному росту $T(x)$. Согласно выражению (20.1.3), величину $T(x)$ в начальной точке $x = 0$ можно выразить через полный эллиптический интеграл 1-го рода $\mathbf{K}(1/\alpha)$:

$$T(x; \mathsf{N}_{4}^{2}) = \frac{1}{2\pi\alpha\sqrt{pq}} \mathbf{K}(1/\alpha).$$

Для малых величин разности $p - q = \Delta$ имеем $\mathbf{K}\left(\frac{1}{\alpha}\right) \simeq \ln \frac{4}{\chi} \simeq \simeq \ln \frac{8p}{\Delta}$ т. е. $T\,(0;\, \mathsf{N}_4^2)$ возрастает по логарифмическому закону при $\Delta \to 0$.

При $n \geqslant 3$ значения $T\,(x;\, \mathsf{N}_{2n}^n)$ при $q \to p$ остаются конечными. Например, используя приближенную оценку $\mathrm{C}_n\,(0{,}1) = \mathrm{C}_n\,(1)$ из (20.1.13), для симметричных переходов $p = q$ имеем

$$T\,(0,\, \mathsf{N}_{2n}^n) \simeq 1/2p\,(n - 1),$$

где при отсутствии обратных связей, $r = 0$, $p = 1/2n$.

Кинетические схемы с несимметричными связями $q \neq p$ не вполне правомочно сравнивать с синцитиальными сетями, которые строятся из симметричных элементов (отрезков волокна f). Для проведения более адекватных сравнений можно либо построить теорию синцитиев тоже из несимметричных элементов, либо специальным образом модифицировать модели КС. Ниже реализуется второй путь.

3. Распределенные поглощающие состояния

Пусть каждое основное состояние однонаправленной цепи ${}_1\mathsf{N}^1$ без обратных связей связано с дополнительным поглощающим состоянием связью веса r^* (рис. 105, *г*). Тогда $p = 1 - r^* < 1$. В этом случае у матрицы связей появляется множитель p, $\Gamma = p\mathrm{E}_{-1}$, что ведет к появлению в решениях $u\,(x,\, t)$ дополнительного множителя p^x. Таким образом, при наличии распределенных поглощающих состояний амплитуда импульса концентраций (1.2) при его движении по цепи монотонно убывает по показательному закону $u\,(x,\, t) = p^x \pi\,(t - x)$.

Переход к рассмотрению однородных сетей N_{2n}^n с аналогичными распределенными поглощающими состояниями не требуют новых вычислений, так как матрица связей при этом не меняется. Наличие этих поглощающих состояний влияет только на величину суммы весов связей основных состояний. Теперь, вместо условия (23.3.3) имеем следующее:

$$p_1 + q_1 + \ldots + p_n + q_n = 1 - r - r^*,$$

но вид решений (2.1) и (2.2) остается прежним. Чтобы выделить роль «утечки» r^*, опять ограничимся случаем изотропных переходов и, в отличие от (2.3), здесь мы сразу можем рассмотреть симметричные переходы $q = p$. Тогда

$$T\,(x;\, \mathsf{N}_{2n}^n) = \frac{1}{\sigma}\sqrt{\alpha^2 - 1}\,\mathrm{C}_n\,(x;\, \alpha), \qquad (1)$$

где $\alpha = \operatorname{ch}\chi = (r_0 + 2p)/2p$, $\sigma = \frac{1}{2}\sqrt{r_0(r_0 + 4p)}$, $nr_0 = r^*$. Это распределение имеет точно тот же вид, что стационарное распределение потенциала в синцитиальной сети (см. раздел 20). Например, $T(x; \mathsf{N}_2^1) = \sigma^{-1}\exp(-|x|)$. Практический интерес представляет ситуация отсутствия обратных связей $r = 0$, тогда $r_0 = \frac{1}{n} - 2p$, $\alpha = {}^1/_2 np$ и правую часть формулы (1) можно представить в таком виде:

$$T(x; \mathsf{N}_{2n}^n) = \frac{1}{2p}\mathrm{C}_n\left(x; \frac{1}{2np}\right).$$

Переход к модели без распределенных поглощающих состояний, когда $r^* \to 0$, эквивалентен здесь условию $p \to {}^1/_2 n$.

Полученное здесь методом КС описание случайного блуждания в n-мерных решетках для частного случая равновероятных переходов (изотропных и симметричных связей при $r = r^* = 0$) приводит к тем же интегралам, которые ранее получил Э. В. Монтролл на основе метода производящих функций [76]. Метод производящих функций является одним из основных в современной теории вероятностей. Однако в силу формальных основ этого метода его практическое использование часто требует аналитической изощренности. Напротив, метод КС, являясь физически более содержательным, не нуждается в дополнительных логических построениях в процессе получения решения и сводит задачу случайных блужданий к стандартным задачам матричной алгебры.

Введение распределенных поглощающих состояний — способ моделирования в КС такого свойства синцитиальных тканей, как утечка тока через плазматическую мембрану, а предельный переход $r^* \to 0$ эквивалентен случаю, когда удельная проводимость мембран синцитиальной ткани стремится к нулю. Поэтому КС без распределенных поглощающих состояний соответствует электрически вырожденному синцитию, что отмечалось в разделе 23.

Сравнивая интеграл (2.2) с аналогичным для экспоненциальных собственных функций, можно видеть, что они одинаковы, несмотря на различия в свойствах распределения концентраций $u(x, t)$ для этих случаев. Факт совпадения распределений $T(x; \mathsf{N}_{2n}^2)$ для собственных функций $\varphi = \exp(-t)$ и $\varphi = \pi(t)$ легко объяснить, если вернуться к исходному векторному операторному уравнению (23.1.8):

$$\hat{\mathbf{u}} = \Phi(\mathrm{E} - \Psi\Gamma)^{-1}\mathbf{e}_k \tag{2}$$

и воспользоваться следующей предельной теоремой операционного исчисления Лапласа [46]: если существует предел $f(t)$ при $t \to \infty$, то

$$\lim_{t\to\infty} f(t) = \lim_{s\to 0} \hat{f}(s).$$

Введем в рассмотрение вспомогательную величину

$$\theta(t) = \varepsilon * \mathbf{u} \equiv \int_0^t \mathbf{u}(t)\,dt,$$

в операторной форме $\hat{\theta} = s^{-1}\hat{\mathbf{u}}$, поэтому, согласно (2), $\hat{\theta} = s^{-1}\Phi(\mathbf{E} - \Psi\Gamma)^{-1}\mathbf{e}_k$.

Представляя $T(x) = T_x$ как компоненты вектора τ, имеем

$$\tau = \lim_{t\to\infty}\theta(t) = \lim_{s\to 0}\Phi(\mathbf{E} - \Psi\Gamma)^{-1}\mathbf{e}_k$$

Для собственных функций $\varphi = \exp(-t)$ и $\varphi = \pi(t)$ соответствующие операторные формы таковы: $\Phi = 1/(1+s)$, $\Phi = (1 - e^{-s})/s$; и в обоих случаях $\lim_{s\to 0}\Phi = \lim_{s\to 0}\Psi = 1$. Поэтому в обоих случаях уравнение для τ имеет один и тот же вид:

$$\tau = (\mathbf{E} - \Gamma)^{-1}\mathbf{e}_k.$$

Проведенное сравнение двух частных случаев функциональной организации КС можно резюмировать более общим утверждением: любые две КС $\{\Gamma, \Phi_1\}$ и $\{\Gamma, \Phi_2\}$ с одинаковой структурой (одинаковыми матрицами связей Γ), но разными собственными функциями состояний имеют одинаковые распределения $T(x)$ средних времен жизни популяции в заданном множестве состояний $X = \{x\}$, если операторные формы $\hat{\Phi}_1$ и $\hat{\Phi}_2$ их матриц собственных функций состояний имеют один и тот же предел $\hat{\Phi}$ при $s \to 0$. Последнее условие является необходимым и достаточным для совпадения $T(x)$, так как в общем случае $\hat{\Psi} = \mathbf{E} - s\Phi$, т. е. при этом условии всегда

$$\lim_{s\to 0}\hat{\Psi} = \mathbf{E}.$$

4. Диффузия в ткани и диссипативные структуры

Традиционно явление случайного блуждания в простой решетке рассматривается как дискретная модель процесса диффузии в пространстве (см., например, [55]). Использованному выше кинетическому уравнению для дискретных координат x и t можно придать обычную рекуррентную форму

$$\mathbf{u}(t+1) - \Gamma\mathbf{u}(t) = \mathbf{j}, \tag{1}$$

где, например, для 1-мерной модели матрица связей $\Gamma = -q\mathbf{E}_{-1} + r\mathbf{E}_0 - p\mathbf{E}_1$. Отметим здесь, что для произвольных структур G с матрицей связей $\Gamma(\mathsf{G})$ уравнение (1) можно рассматривать как цепную развертку структуры G во времени и интерпретировать задачу случайных блужданий как задачу описания множества путей в развернутой структуре (см. подраздел 1.6).

Если для модели симметричных случайных блужданий по бесконечной решетке N_2^1 уравнение (1) переписать в таком виде:

$$u(x, t+1) - u(x, t) - \frac{1}{2}[u(x-1, t) - 2u(x, t) + u(x+1, t)] = j, \quad (2)$$

то уравнение 1-мерной диффузии

$$\frac{\partial u}{\partial t} - \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} = j \quad (3)$$

можно рассматривать как континуальный аналог уравнения (2). В таком формальном переходе к континуальной модели диффузии функция $u(x, t)$ в уравнении (3), как функция непрерывных переменных x, t, сохраняет смысл концентрации «вещества», если исходно такой смысл имеет функция $u(x, t)$ дискретной модели.

В сравнении с электрическими моделями тканей диффузионные процессы интересны тем, что их можно представлять как квазивырожденные модели синцитиальных тканей. Действительно, 1-мерный аналог уравнения волокна (12.4.4) приобретает вид (3) в случае электрического вырождения $R_m \to \infty$, т. е. когда проводимость мембраны $y_\perp = 0$. В таком сравнении концентрация вещества $u(x, t)$ в уравнении (3) является прямым аналогом мембранного потенциала квазивырожденной модели волокна (подраздел 12.4). Таким образом, используя эту электро-диффузионную аналогию, мы можем всю теорию пассивных электрических синцитиев распространить на описание диффузионных (и тепловых [77]) явлений в средах и сетях из распределенных элементов. Поскольку такие переходы просты по сути, но громоздки по форме, особенно для сетевых моделей, мы не будем на них здесь останавливаться и выделим только фундаментальное решение для n-мерной диффузии в бесконечном пространстве R^n:

$$g(x, t) = \frac{\varepsilon(t)}{(2\sqrt{\pi t})^n} e^{-|x|^2/4t}, \quad (4)$$

которое является частным случаем формулы (14.2.10). Диффузия в симметричной вырожденной (без стоков) сети N_4^2 описана, например, в книге [80], получающееся при этом решение является частным случаем формулы (23.3.5).

На основе диффузионных процессов тоже можно строить разные модели распространения «возбуждения», сходные с моделями нервного импульса. Однако, поскольку в уравнении (3) отсутствует аналог проводимости мембраны, здесь обычная параметрическая модель возбуждения не применима (см. раздел 15). Конечно, модифицируя модель диффузионного процесса, мы можем дополнительно ввести распределенные стоки, как в случае с моделью случайных блужданий (подраздел 24.3), и, кроме того, задать концентрационные градиенты на стоках, которые тогда будут эк-

вивалентны обычной физико-химической модели полупроницаемой мембраны нервного волокна. Однако в квазивырожденной модели (3) источники возбуждения могут быть только «токового типа», зависимые в общем случае от локальной концентрации, $j = j(x, t; u)$. Поэтому в общем случае здесь возможна та же форма описания распространения возбуждения, что в модели волокна с токовыми источниками, т. е. на основе уравнения (16.2.1), но для функций Грина вида (4).

Впервые «диффузию, соединенную с возрастанием вещества» для решения биологической задачи распространения вида описали А. Н. Колмогоров и др., [63]. Эта задача подобна задаче распространения возбуждения, но в ней отсутствует пороговое условие. Интересно, что более поздние модели «нервного волокна», которые рассматривали, например, А. С. Компанеец и В. И. Гурович [64], В. С. Маркин и Ю. А. Чизмаджев [73] и др., в действительности являются моделями 1-мерной диффузии с распределенными источниками, поскольку основаны на решении уравнения (3). Соответствующие функции распространения $f(v)$ для этих и других подобных моделей нетрудно построить на основе решений подраздела 14.2 или раздела 11.

Несколько другие аспекты активной диффузионной кинетики, а именно пространственные концентрационные колебания детально изучены А. М. Жаботинским и др. и описаны в книге [53].

В заключение этого подраздела мы кратко остановимся на понятии *диссипативной структуры*, которое возникло благодаря исследованиям Тьюринга диффузии взаимодействующих веществ [190]. Последующие исследования более сложных моделей проводились разными авторами и воспроизводятся в книгах [12, 84]. Здесь мы ограничимся установлением связи этого понятия с рассмотренными тканевыми моделями.

Формально диссипативная структура (ДС) определяется как нетривиальное устойчивое пространственно-временное поле состояний в однородной распределенной системе активных элементов. Поэтому ткани являются естественными объектами реализации ДС. Необходимым условием существования ДС является условие наличия направленных асимметричных взаимодействий элементов (клеток или состояний или веществ). В частности направленными являются временные взаимодействия, поэтому, например, процессы распространения активности или возбуждения служат частными моделями ДС. Временную координату t можно в этих случаях представлять формально как пространственную координату x_{n+1}, чтобы получить статический чисто пространственный образ ДС. Другой способ подобного преобразования — строить модель распределенной системы в расширенном пространстве R^{n+1} так, чтобы в направлении дополнительной координаты x_{n+1} она обладала связями, которые воспроизводят временные взаимо-

действия. Пространственно неподвижные ДС представляют основной интерес для выяснения основных условий их существования.

Рассмотрим линейную модель Тьюринга, в которой направленные асимметричные взаимодействия реализуются в кинетике взаимодействия двух веществ. Пусть $u_1 = u_1(x, t)$ и $u_2 = u_2(x, t)$ — концентрации веществ, локальная кинетика взаимодействия которых задается уравнениями

$$\tau_1 \frac{\partial u_1}{\partial t} + \alpha_1 u_1 = j_1(u_2),$$
$$\tau_2 \frac{\partial u_2}{\partial t} + \alpha_2 u_2 = j_2(u_1). \tag{5}$$

Здесь специально выделены функции j_k, чтобы подчеркнуть, что каждое из веществ играет роль дополнительного источника для другого вещества. В частном случае линейной модели имеем

$$j_1 = \beta_1 u_2, \quad j_2 = \beta_2 u_1, \tag{6}$$

где β_1, β_2 — константы. Соединяя локальную кинетику (5) с процессом диффузии, систему уравнений обобщенной модели Тьюринга можно записать так:

$$\tau_k \frac{\partial u_k}{\partial t} - \lambda_k^2 \nabla^2 u_k + \alpha_k u_k = j_k, \tag{7}$$

где $k = 1, 2$, а ∇ — дифференциальный оператор Гамильтона в случае $x \in \mathbb{R}^n$, функции j_k в общем случае могут быть нелинейными функциями концентраций u_1, u_2. Решая только вопрос существования ДС, можно опустить анализ переходного процесса, вид которого не принципиален, и рассматривать сразу стационарные уравнения (7). Тогда, например, для 1-мерного случая имеем следующую простейшую систему обыкновенных линейных дифференциальных уравнений:

$$\frac{d^2 u_1}{dx^2} + \alpha_1 u_1 = \beta_1 u_2,$$
$$\frac{d^2 u_2}{dx^2} + \alpha_2 u_2 = \beta_2 u_1, \tag{8}$$

где коэффициенты λ_k исходного уравнения (7) введены в параметр α_k, β_k (вообще говоря различия в скоростях диффузии здесь не обязательны). Таким образом, вопрос существования в модели Тьюринга ДС сводится к вопросу существования нетривиального решения однородной системы линейных дифференциальных уравнений. Нетривиальное решение в этом простом случае является пространственным аналогом гармонических биений.

Действительно, общее решение системы (8), например для переменной $u \equiv u_1$, имеет следующий вид:

$$u = C_1 e^{-i\omega_1 x} + C_2 e^{-i\omega_2 x} + C_3 e^{-i\omega_3 x} + C_4 e^{-i\omega_4 x}, \tag{9}$$

где i — мнимая единица, C_k — произвольные постоянные; $i\omega_k$ — корни характеристического уравнения, $-\infty < x < \infty$. Чтобы решение (9) имело колебательный характер, коэффициенты α_1, α_2 в (8) должны быть неположительными (один из этих коэффициентов может равняться нулю), а коэффициенты β_1, β_2 должны быть разного знака:

$$\alpha_1 < 0, \quad \alpha_2 \leqslant 0, \quad \beta_1\beta_2 < 0. \tag{10}$$

Произвольные постоянные в выражении (9) находятся из дополнительных условий на форму поля концентраций. Например можно потребовать, чтобы функции u_1, u_2 имели экстремумы в начале координат: $u_1(0) = 1$, $u_1'(0) = 0$, $u_2(0) = -1$, $u_2'(0) = 0$; тогда

$$u(x) = \frac{\omega_1^2 + \beta_1}{\omega_1^2 - \omega_2^2} \cos \omega_1 x - \frac{\omega_2^2 + \beta_1}{\omega_1^2 - \omega_2^2} \cos \omega_2 x, \tag{11}$$

где учтено, что $\omega_3 = -\omega_1$, $\omega_4 = -\omega_2$ и $\omega_1 > \omega_2$. Анализ вариантов форм пространственных распределений (11) в зависимости от величин коэффициентов уравнения (9) легко провести, так как $\omega_{1,2}^2 = -\alpha \pm \sqrt{\alpha^2 + \beta_1\beta_2}$, где $\alpha = (\alpha_1 + \alpha_2)/2$.

Переход от общего решения (9) к определенному типу распределения (11) требует естественно введения дополнительных условий. В общей задаче с переходными процессами (8) роль разных типов дополнительных условий играют начальные условия, которые можно задавать дополнительными функциями $j_k = j_{k0}(t) + j_{k1}(u_1, u_2)$, т. е. функциями внешних воздействий $j_{k0}(t)$. По аналогии с типами колебаний в системе связанных осцилляторов удобно определить типы ДС для каждой модели, а также типы начальных условий, которые порождают соответствующие типы ДС.

Для дальнейших обобщений перейдем от дифференциального формализма к интегральному. Если $g_k = g_k(x, t)$ — фундаментальное решение левой части уравнения (7) вида (14.2.10), то для произвольной правой части имеем $u_k = g_k \ast j_k$. С учетом линейных связей (6) получаем $u \equiv u_1 = g_1 \ast j_1 = \beta_1 g_1 \ast u_2 = \beta_1 g_1 \ast g_2 \ast j_2 = \beta_1\beta_2 g_1 \ast g_2 \ast u$. Таким образом, для линейных распределенных систем с линейной кинетикой проблема существования ДС сводится к вопросу существования нетривиальных решений однородного интегрального уравнения типа свертки:

$$u = \beta g_1 \ast g_2 \ast u. \tag{12}$$

Если интересоваться только статической формой ДС, то в уравнении (12) можно использовать стационарные фундаментальные решения g_1, g_2.

Реализацию ДС в синцитиальных тканях легко получить, учитывая отмеченную выше электро-диффузионную аналогию. Например уравнения (8) сходны с уравнениями для квазинормального волокна (12.1.8). Основное отличие состоит в том, что уравнения (12.1.8) написаны в предположении двусторонней симметрии про-

водимости мембраны волокна. Если симметричную (по проводимости) мембрану заменить асимметричной («полупроницаемой») для ионов разного знака, то мы получим модель ДС с трансмембранными взаимодействиями. Очевидно процесс возбуждения является одним из примеров трансмембранной ДС, но здесь нетрудно получить и статические нетривиальные решения вида (11) и другие. Обобщить мембранную кинетику направленной проводимости можно, например, с помощью разных моделей переносчиков.

В обобщенной трактовке понятие ДС не обязательно связывать только с распределенными диффузионными системами. Для этих задач можно использовать тканевые модели разной природы, но тогда термин «диссипативные» не является универсальным. Существование устойчивых нетривиальных распределений состояний, по-видимому, более правильно называть «кооперативной памятью» системы, при этом неподвижные устойчивые распределения, т. е. явления статической кооперативной памяти (СКП), можно отделять от устойчивых пространственно-временных процессов, т. е. явлений динамической кооперативной памяти (ДКП). Как отмечалось выше, явления ДКП можно представлять расширенными моделями СКП, но такое сведéние одних моделей к другим не всегда удобно, хотя и полезно для понимания различий в организации пространственных и временных взаимодействий. Возможны также обратные формы переходов. Часто статические пространственные распределения («стоячие пространственные волны») удобно представлять как суперпозицию «бегущих волн» с целью определения свойств механизмов формирования пространственных волн. Интересную модель такого типа описал Гейнович [152], в которой волнообразная продольная упаковка клеток в стволе дерева объясняется на основе бегущих волн ориентации плоскостей продельных делений клеток камбия.

В других тканевых реализациях статических ДС или СКП роль двух или более взаимодействующих веществ могут играть разные состояния клеток, либо разные типы клеток. В первом случае клетки можно описывать с помощью моделей конечных автоматов более сложной организации, чем в простой модели возбуждения (раздел 5). Таким способом можно построить модели сложной памяти, но здесь мы ограничимся более простыми случаями. Отметим простейший вырожденный вариант системной памяти на множестве не взаимодействующих элементов, способных изменять состояния под действием стимулов «внешней среды». Красивые и содержательные задачи обучения автоматов, связанных через среду, исследовал М. Л. Цетлин [116]. Свойства емкости памяти несвязанных элементов изучил В. Л. Дунин-Барковский [49].

Простую абстрактную модель кооперативной памяти, которая является промежуточной по отношению к модели Тьюринга и общим автоматным моделям, можно построить с помощью кинетиче-

ских схем. В частном случае выделяются два множества состояний X_1 и X_2 (каждое из этих множеств может быть дискретным или континуальным, одномерным или многомерным). Ограничения вида (10) для коэффициентов α_1, α_2 трансформируются в общем случае в определенные ограничения свойств связей в пределах каждого из слоев X_1, X_2, и эти ограничения не принципиальны для широкого варьирования пространственной организации связей внутри слоев. Внутренние связи слоя задаются функцией $\gamma_k(x)$ или матрицей Γ_k на множестве состояний X_k. Примером таких связей служит член $\nabla^2 u$ в уравнении (8). В моделях кинетических схем можно широко варьировать и свойства переходных процессов, выбирая разные собственные функции состояний $\varphi(x, t)$. Ограничение (10) на свойства коэффициентов β_1, β_2 имеют другой характер. Для двуслойной кинетической схемы это означает, что веса связей между слоями должны иметь разные знаки, т. е. если влияние $X_1 \to X_2$ является «возбуждающим» (положительным), то обратное влияние $X_2 \to X_1$ должно быть «тормозным» (отрицательным). В этом случае формальное описание кооперативной памяти или ДС сводится к определению решения стационарного однородного интегрального уравнения (12) с заменой функций g_k функциями связей γ_k.

Сходные реализации статической кооперативной памяти нетрудно построить на основе моделей нейронных тканей. Выше рассматривались послойные преобразования в нейронных тканях общего вида (подраздел 9.5). Вводя двусторонние связи слоев разных знаков, т. е. связи возбуждающего и тормозного типов (отметим, что на этом же принципе перекрестных возбуждающих и тормозных взаимодействий строятся модели нейронных генераторов [81]), нетрудно получить обобщенные нейронные аналоги модели Тьюринга. Нейронные ткани обладают уникальными свойствами разнообразной организации связей нейронов, как в каждом слое, так и между слоями. Основные формальные уравнения здесь являются интегральными, например вида (12), но ядра этих уравнений могут быть функциями любого вида — апериодическими, периодическими, гладкими, разрывными и т. д.

В точечных континуальных тканях, в силу кинематического способа их определения (раздел 6), возможны явления только динамической кооперативной памяти. Наиболее известной моделью этого типа является спиральный ревербератор Балаховского [8], который служит основной моделью фибрилляции сердца [57, 115]. Теоретический интерес к этому явлению особенно возрос в последние годы также благодаря созданию химической модели Жаботинского—Заикина [53]. Другой тип динамической памяти на модели точечной ткани из спонтанно активных элементов описали И. М. Гельфанд и М. Л. Цетлин [39]. В этой модели «запоминаются» смещения в фазах возбуждения элементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение мы обсудим точки соприкосновения рассмотренных тканевых моделей с другими моделями тканей, а также некоторые общие и прикладные вопросы.

В книге совершенно не рассматривались механические модели тканей. Хотя изучение таких моделей не только необходимо для приложений, но и интересно в теоретическом плане. Теория механических моделей ткани только начинает развиваться [147]. Большое число близких к этой теории задач решено в динамической теории кристаллических решеток [61, 74]. Более близкие аналоги описанных здесь матричных методов электрических синцитиев-сетей используется в последнее время в теории акустических конструкций [13]. Механические модели решеток и других связных конструкций во многом сходны по способам описания с синцитиальными тканями, поэтому можно ожидать, что будущая теория «механических синцитиев» окажется подобной теории электрических синцитиев.

Модели случайных нейронных сетей не рассматриваются в книге по другой причине. Ранее в работе [92] отмечалось, что для описания волновых явлений в нейронной ткани вероятностная модель структуры ткани не обязательна. Исходная вероятностная постановка задач только отвлекает внимание от основных принципов электрической организации нейронной ткани и проще и полезнее сначала изучить детерминированные модели, а затем, при необходимости переформулировать результаты на вероятностный язык. Частичное описание перехода к вероятностным моделям дается при изложении кинетических схем в связи с задачей случайных блужданий (раздел 24). Подобный перевод на вероятностный язык нетрудно осуществить и для нейронных тканей. Формально весь математический аппарат детерминированных моделей здесь пригоден и для описания случайных моделей, например, функцию весов связей (или матрицу) можно понимать как функцию вероятностей распределения связей и т. д. Подобный переход к вероятностным моделям, конечно, интересен во многих отношениях — для сравнения методов, для построения обобщенных моделей цепей Маркова и т. д., но эти вопросы остались вне темы книги.

Другой не отраженный аспект описания нейронных тканей относится к частотному описанию активности нейронов в духе модели Хартлайна и Ретлифа [150]. В основном тексте только отме-

чается, что рассматриваемая модель включает и эту модификацию описания нейронов. Действительно, если $\mathbf{f}$ — вектор частот активности нейронов дискретной модели с учетом взаимодействия клеток, а $\mathbf{f}_0$ — аналогичный вектор для изолированных («деафферентированных») клеток, то уравнение связи этих частот $\mathbf{f} = \mathbf{f}_0 + \Gamma\mathbf{f}$, где Γ — матрица связей, эквивалентно рассмотренному в главе 3, в котором роль $\mathbf{f}$ играет вектор потенциалов $\mathbf{u}$, а роль $\mathbf{f}_0$ — вектор афферентного тока $\mathbf{j}$. Аналогично строится континуальная модель. Таким образом, переход от одной формы описания к другой здесь тоже прост. Для проведения сравнения с моделями синцитиев мы ограничились поэтому рассмотрением только электрической модели нейронной ткани.

Обсудим теперь вопросы общего описания тканевых моделей. Во всех случаях мы стремились выделить прямые методы описания тканей, основываясь на исходном определении свойств связей каждой клетки. Для структурных моделей сетей связи-ребра определяются с помощью матрицы смежности Γ (раздел 1). На наш взгляд, матрицы смежности гораздо более удобны и естественны для описания графов, чем другие матрицы, например матрицы инцидентности [79, 112]. Метод матриц смежности значительно упрощает описание многомерных сетевых графов, а также операций синтеза графов, и, кроме того, позволяет свести изучение путей в графах к изучению фундаментальных решений матричных уравнений. Наконец, такой формализм позволяет иметь единую форму описания как структурных, так и функциональных тканевых моделей, что существенно для развития теоретических методов. Благодаря выбору такого метода во многих случаях упрощаются и переходы от дискретных моделей к континуальным и наоборот. Особое место в этом аспекте занимают точечные ткани. Кинематический формализм этих тканей в дискретном варианте сводится к заданию задержек переходов, поэтому временно́е описание ткани можно делать дискретным и описывать миграцию состояний клеток-автоматов как простой последовательностный процесс с помощью матричного уравнения, содержащего матрицу связей клеток. Нейронные и синцитиальные ткани тоже удается описывать с помощью уравнений, в которых непосредственно учитываются пространственные связи клеток. Про такие уравнения можно говорить, что они содержат пространственный оператор ткани. В этом смысле дискретные точечные ткани являются простейшими аналогами и нейронных, и синцитиальных тканей. Однако для континуальных точечных тканей невозможно написать уравнение, содержащее пространственный оператор связей клеток, т. е. они являются вырожденными по этому оператору. По-видимому, пространственный оператор континуальных точечных тканей можно определить в кинематическом фазовом пространстве ткани с помощью некоторого аналога дельта-функции, но как это сделать

в явном виде с учетом разных форм скоростных диаграмм точек пока не ясно.

Вырожденность пространственного оператора континуальных точечных тканей имеет свои преимущества. Благодаря этому миграцию возбуждения в такой ткани удается описывать чисто кинематическим способом, с привлечением волнового кинематического принципа Гюйгенса. Заметим, что первоначальная «элементарная» формулировка этого принципа, данная Гюйгенсом, является существенно кинематической, а последующие динамические модификации вызваны попытками обосновать его на основе свойств решений волнового уравнения, которое является динамическим уравнением. По отношению к континуальной модели точечной ткани континуальные (и дискретные) модели нейронной и синцитиальной тканей являются динамическими и для них построить какой-либо модифицированный принцип Гюйгенса не удается. Для нейронных тканей можно сформулировать более сложный принцип «самопроизвольного распространения» (подраздел 10.3), который автоматически переносится на модели синцитиев с токовыми источниками возбуждения. Переход в синцитиях к модели параметрического возбуждения существенно усложняет проблему формулировки принципа распространения возбуждения в общем случае. По-видимому, эта проблема частично упрощается для синцитиев при использовании моделей возбуждения с идеальными источниками ЭДС (для параметрической модели $m = \infty$, см. подраздел 16.5), поэтому этой модели следует уделить особое внимание. Именно для такой модели возбуждения можно пытаться сформулировать принцип Гюйгенса, поскольку в этом случае поле потенциала синцитиальной ткани определяется только передним фронтом возбужденной области, подобно тому как это имеет место для волнового уравнения в 3-мерном пространстве (или в пространствах большей нечетной размерности [66, 77]). Принципиальное отличие возбудимых синцитиев с идеальными потенциальными источниками по сравнению с динамическим пространством волнового уравнения состоит в том, что справедливость соответствующего тканевого принципа Гюйгенса не зависит от размерности ткани. Подобным свойством, как отмечалось (см. подраздел 6.4), обладают и континуальные точечные ткани.

Общую характеристику различий формализмов рассмотренных тканевых моделей удобно дать на основе сравнения пространственных и временных операторов. В случае континуальных моделей можно различать дифференциальные D_x, D_t и интегральные I_x, I_t операторы по пространственным x и временным t координатам. Каждую континуальную ткань, кроме точечной ткани, можно абстрактно представлять парой операторов:

$$\text{НТ} \sim \{I_x, I_t\}, \qquad \text{КС} \sim \{I_x, D_t\}, \qquad \text{СТ} \sim \{D_x, D_t\},$$

т. е. нейронная ткань определяется исходно на основе интегральных соотношений по обеим переменным, а синцитиальная ткань — на основе дифференциальных соотношений, при этом кинетические схемы как тканевые модели занимают промежуточное место. Для замыкания этого множества моделей можно придумать «ткань» для пары $\{D_x, I_t\}$, но этот аспект здесь не рассматривается.

Наконец прокомментируем некоторые прикладные физиологические аспекты. Данное в книге подробное описание решений и свойств синцитиев-сетей разной размерности n и степени s связности клеток преследует главным образом две практические цели. Во-первых, обратить внимание на существование принципиальных отличий в свойствах 2- и 3-мерных моделей, потому что часто 3-мерные ткани, например миокард, описывают с помощью 2-мерных моделей, что ведет к ошибкам в оценках параметров ткани. Во-вторых, теория сетей разной степени связности необходима для тех экспериментальных ситуаций, когда точные морфологические данные о связности клеток ткани отсутствуют, что характерно практически для всех 3-мерных биологических тканей. В этом случае поиск наилучшей апроксимации экспериментальных данных электрофизиологических измерений приходится вести на множестве моделей разной степени связности. С такой ситуацией мы столкнулись в описании миокарда [15, 19], а в последнее время — в описании синцития печени. В работе [119] подобные трудности не возникли, так как измерения проводились на печеночной пластинке, которая является практически двумерной. Однако при последующих измерениях поля потенциала в объеме печени такие трудности возникли. Дело в том, что известная структурная модель печени, построенная Элиасом [145], дает среднюю степень связности клеток $s = 8—9$ (см. рис. 3, *г*). При использовании модели с такой степенью связности клеток теоретическая кривая спада поля потенциала идет ниже экспериментальных данных даже в случае $R_m = \infty$. Однако хорошую апроксимацию дает модель $s = 3 - 4$, при этом величина R_m совпадает с предыдущими оценками для плоской ситуации [119]. Таким образом, на основе электрических моделей можно предсказывать среднюю структурную модель реальной ткани.

Поскольку за последние годы интерес к многомерным биологическим тканям значительно возрос, автор надеется, что описанные в книге модели найдут широкое практическое применение.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Александров П. С., Ефремович В. А.* Очерк основных понятий топологии, М.; Л.: ОНТИ, 1936.
2. *Аршавский Ю. И., Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* О роли дендритов в функционировании нервных клеток.— Докл. АН СССР, 1965, **163**, № 4, 994-997.
3. *Аршавский Ю. И., Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Некоторые свойства непрерывных возбудимых сред.— В кн.: Моделирование функций нервной системы. Ростов: изд-во Ростовского Ун-та. 1965. с. 99—114.
4. *Аршавский Ю. И., Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Анализ функциональных свойств дендритов в связи с их структурой.— В кн.: Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М.: Наука, 1966, с. 28—70.
5. *Аршавский Ю. И., Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Градуальная теория Д. Н. Насонова и роль геометрических факторов в возбуждении.— Цитология **1969, 11, № 3, 273**—285.
6. *Аттли А.* Нервные сети с нежесткими связями.— В кн.: Вопросы биофизики. М.: Наука, 1965.
7. *Балаховский И. С.* О возможности моделирования простейших актов поведения дискретными однородными средами.— Проблемы кибернетики, 1961, вып. 5.
8. *Балаховский И. С.* Некоторые режимы движения возбуждения в идеальной возбудимой ткани.— Биофизика, 1965, 10, № 6, 1063—1067.
9. *Баруча-Рид А. Т.* Элементы теории марковских процессов и их приложения. М.: Наука, 1969.
10. *Беллман Р.* Введение в теорию матриц. М.: Наука, 1969.
11. *Бейли Н.* Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 1970.
12. *Блюменфельд Л. Д.* Проблемы биологической физики. М.: Наука, 1977.
13. *Бобровницкий Ю. И., Генкин М. Д., Маслов В. П., Римский-Корсаков А. В.* Распространение волн в конструкциях из тонких стержней и пластин. М.: Наука, 1974.
14. *Беркинблит М. Б.* Математическое описание поведения мембран.— Биофизика, 1968, **13**, № 4, 712—717.
15. *Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Электрическая структура миокардиальной ткани.— Докл. АН СССР, 1965, **163**, № 3, 741—744.
16. *Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Входное сопротивление синцитиальных структур.— Биофизика, 1965, **10**, № 2, 309—316.
17. *Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Определение основных электрических характеристик миокарда желудочка лягушки.— Биофизика, 1965, **10**, № 5, 861—867.
18. *Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Об особенностях распределения потенциала в синцитиальных структурах.— Биофизика. 1965, **10**, 5, 883—885.
19. *Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В.,*

Чайлахян Л. М. Электрическое поведение миокарда как системы и характеристики мембран клеток сердца.— В кн.: Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М.: Наука, 1966, с. 71—111.

20. *Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Модель клеточных контактов (электрические свойства).— Биофизика, 1971, 16, № 3, 504—511.
21. *Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М.* Как суммируется действие электрических синапсов.— Биофизика, 1972, 17, № 6, 1129—1131.
22. *Беркинблит М. Б., Ковалев С. А., Смолянинов В. В., Чайлахян Л. М., Шура-Бура Т. М.* Распространение возбуждения в анизотропных синцитиях.— Биофизика, 1974, 19, № 6, 1057—1061.
23. *Беркинблит М. Б., Фомин С. В., Холопов А. В.* Распространение импульсов в одномерной возбудимой среде.— Биофизика, 1966, 11, № 2, 329—336.
24. *Бёрл Р.* Функциональная организация в случайных сетях.— В кн.: Принципы самоорганизации. М.: Мир, 1966, с. 358—386.
25. *Блинков С. М., Глезер И. И.* Мозг человека в цифрах и таблицах. М.: Медицина, 1965.
26. *Блиох Ж. Л., Либерман Е. А.* Изучение механизма синаптической передачи с помощью миниатюрных потенциалов.— В кн.: Синаптические процессы. Киев: Наукова думка, 1968, с. 62—71.
27. *Блиох Ж. Л., Смолянинов В. В.* Влияние ионов Ca и Mg на начальное прикрепление и распластывание фибробластов.— В кн.: Немышечные формы подвижности, с. 137—147. Пущино, 1976.
28. *Блиох Ж. Л., Смолянинов В. В.* Кинетика распластывания фибробластов.— Биофизика, 1977, 22, № 2, 281—288.
29. *Борисова М. П., Ермишкин Л. Н., Зильберштейн А. Я.* Исследование одиночного канала проводимости в липидном слое.— Докл. АН СССР, 1974, 216, № 4, 918—921.
30. *Бриллюэн Л., Пароди М.* Распространение волн в периодических структурах. М.: ИЛ, 1959.
31. *Букаускас Ф. Ф., Ветейкис Р. П., Гутман А. М.* Модель пассивного трехмерного анизотропного синцития как непрерывной среды.— Биофизика, 1975, 20, № 6, 1083—1086.
32. *Букаускас Ф. Ф., Кукушкин Н. И., Саксон М. Е.* Модель двумерного анизотропного синцития. Сообщение I.— Биофизика, 1974, 19, № 4, 712—716.
33. *Винер Н., Розенблют А.* Проведение импульсов в сердечной мышце. Математическая формулировка проблемы проведения импульсов в сети связных возбудимых элементов.— Кибернетический сборник, 1961, № 3, 1—30.
34. *Владимиров В. С.* Уравнения математической физики. М.: Наука, 1971.
35. *Воробьев Н. Н.* Числа Фибоначчи. М.; Л.: Гостехиздат, 1951.
36. *Гантмахер Ф. Р.* Теория матриц. М.: Гостехиздат, 1954.
37. *Гельмгольц Г.* Скорость распространения нервного возбуждения. М.; Пг.: ГИЗ, 1923.
38. *Гельфанд И. М., Шилов Г. Е.* Обобщенные функции. Вып. 1. Физматгиз, 1958.
39. *Гельфанд И. М., Цетлин М. Л.* О континуальных моделях управляющих систем.— Докл. АН СССР, 1960, 131, № 6.
40. *Гельфанд И. М., Фомин С. В.* Распространение возбуждения и канонические уравнения, доп. I.— В кн.: Вариационное исчисление. М.: Физматгиз, 1961.
41. *Гильберт Д., Кон-Фоссен С.* Наглядная геометрия. М.; Л.: ГИТТЛ, 1951.

42. *Грей У.* Живой мозг. М.: Наука, Мир, 1966.
43. *Гордевский Д. З., Лейбин А. С.* Популярное введение в многомерную геометрию. Харьков: Гос. Ун-т, 1964.
44. *Делоне Б. Н.* Sur la sphere vide. A la mémoire de G. Voronoi. Изв. АН СССР, 1934, 7, 793—800.
45. *Дещеревский В. И.* Математические модели мышечного сокращения. М.: Наука, 1977.
46. *Дёч Г.* Руководство к практическому применению преобразования Лапласа. М.: Физматгиз, 1960.
47. *Диткин В. А., Прудников А. П.* Справочник по операционному исчислению. М.: Высшая школа, 1965.
48. *Дубинин Ф. Д.* Принципы построения оптоэлектронных моделей биологических однородных систем.— В кн.: Проблемы бионики, вып. 21. Харьков, 1973, с. 95—105.
49. *Дунин-Барковский В. Л.* Информационные процессы в нейронных структурах. М.: Наука, 1978.
50. *Ермишкин Л. Н.* Кинетика ионных токов через возбудимые мембраны.— В кн.: Биофизика живой клетки, вып. 5. Пущино: ИБФ АН СССР, 1974, с. 25—38.
51. *Ермишкин Л. Н., Либерман Е. А., Смолянинов В. В.* Модель мембраны с длинными порами.— Биофизика, 1967, 12, № 4, 685—691.
52. *Ермишкин Л. Н., Либерман Е. А., Смолянинов В. В.* О проницаемости ионов через мембрану с узкими порами.— Биофизика 1968, 13, № 1, 205—207.
53. *Жаботинский А. М.* Концентрационные автоколебания. М.: Наука, 1974.
54. *Захваткин А. А.* Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Медгиз, 1944.
55. *Зельдович Я. Б., Мышкис А. Д.* Элементы математической физики. М.: Наука, 1973.
56. *Ибрагимов Н. Х.* Принцип Гюйгенса.— В кн.: Некоторые проблемы математики и механики. Л.: Наука, 1970.
57. *Иваницкий Г. Р., Кринский В. И., Сельков Е. Е.* Математическая биофизика клетки. М.: Наука, 1978.
58. *Иванов В. Б.* Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974.
59. *Катц Б.* Нерв, мышца, синапс. М.: Мир, 1968.
60. *Кендалл М., Моран П.* Геометрические вероятности. М.: Наука, 1972.
61. *Киттель Ч.* Введение в физику твердого тела. М.: Мир, 1978.
62. *Кокстер Г. С. М.* Введение в геометрию. М.: Наука, 1966.
63. *Колмогоров А. Н., Петровский И. Г., Пискунов Н. С.* Исследование уравнения диффузии, соединенного с возрастанием количества вещества, и его применение к одной биологической проблеме.—Бюл. МГУ, 1937, А, 1, вып. 6.
64. *Компанеец А. С., Гурович В. И.* Распространение импульса по нервному волокну.— Биофизика, 1966, 11 (вып. 5), 913—916.
65. *Кофман А.* Введение в прикладную комбинаторику. М.: Наука, 1975.
66. *Курант Р.* Гиперболические дифференциальные уравнения с частными производными и их приложения.— В кн.: Современная математика для инженеров. Под ред. Э. Ф. Беккенбаха. М.: ИЛ, 1958, с. 107.
67. *Либберт Э.* Физиология растений. М.: Мир, 1976.
68. *Лукашевич И. П.* Ритмика однородной ткани и моделирование поведения сердечной мышцы.— Биофизика, 1964, 9, № 6, 731—738.
69. *Люстерник Л. А.* Выпуклые фигуры и многогранники. М.: Гостехиздат, 1956.
70. *Льюис Т.* Физиология и патология сердца. М.; Пг.: ГИЗ, 1923.

71. *Мак-Каллок У. С., Питтс В.* Логическое исчисление идей, относящихся к нервной активности.— В кн.: Автоматы. М.: ИЛ, 1956.
72. *Мак-Кей Д.* Моделирование нервной деятельности.— В кн.: Моделирование в биологии. М.: ИЛ, 1963.
73. *Маркин В. С., Чизмаджев Ю. А.* О распространении возбуждения в одной модели нервного волокна.— Биофизика, 1967, 12, № 5, 900—907.
74. *Марадудин А., Монтролл Э., Вейсс Д.* Динамическая теория кристаллической решетки в гармоническом приближении. М.: Мир, 1965.
75. *Минор А. В., Максимов В. В.* Пассивные электрические свойства модели плоской клетки.— Биофизика, 1969, 14, № 2, 328—335.
76. *Монтролл Э. В.* Статистика решеток.— В кн.: Прикладная комбинаторная математика. М.: Мир, 1968.
77. *Морс Ф. М., Фешбах Г.* Методы теоретической физики. М.: ИЛ, 1958.
78. *Мур Дж.* Основания для построения моделей мембраны нервной клетки.— Труды ИИЭР, 56, (6). М.: Мир, 1968. с. 8—19.
79. *Оре О.* Теория графов. М.: Мир, 1968.
80. *Пинни Э.* Обыкновенные дифференциально-разностные уравнения. М.: ИЛ, 1961.
81. *Позин Н. В.* Моделирование нейронных структур. М.: Наука, 1970.
82. *Роджерс К.* Укладки и покрытия. М.: Мир, 1968.
83. *Розенфельд Б. А.* Многомерные пространства. М.: Наука, 1966.
84. *Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С.* Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975.
85. *Рыжик И. М., Градштейн И. С.* Таблицы интегралов, рядов, сумм и произведений. М.; Л.: Гостехиздат, 1951.
86. *Смолянинов В. В.* К вопросу об электрических свойствах синцития.— В кн.: Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М.: Наука, 1966, с. 112—130.
87. *Смолянинов В. В.* О некоторых особенностях организации коры мозжечка.— В кн.: Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем. М.: Наука, 1966, с. 203—262.
88. *Смолянинов В. В.* Анализ последовательности циклов Венкебаха.— Биофизика, 1966, 11, № 2, 337—344.
89. *Смолянинов В. В.* Реактивные свойства сложных физиологических объектов.— Биофизика, 1967, 12, № 3, 676—684.
90. *Смолянинов В. В.* Выпадение импульсов в простейшей модели волокна.— Биофизика, 1968, 13, № 3, 492—501.
91. *Смолянинов В. В.* О скорости проведения возбуждения по волокну и синцитию.— Биофизика, 1969, 14, № 2, 336—346.
92. *Смолянинов В. В.* К общей теории проведения возбуждения по среде.— Биофизика, 1970, 15, № 1, 130—139.
93. *Смолянинов В. В.* Теория возбудимых тканей.— Автореф. канд. дис. М., 1971.
94. *Смолянинов В. В.* К теории синцитиальных тканей. 1. Электрические свойства двумерных и трехмерных сетей.— Биофизика, 1974, 19, № 6, 1051—1056.
95. *Смолянинов В. В.* К теории синцитиальных тканей. 2. Открытые синцитии.— Биофизика, 1975, 20, № 1, 126—131.
96. *Смолянинов В. В.* К теории синцитиальных тканей. 3. Конические модели сетей.— Биофизика, 1975, 20, № 2, 283—287.
97. *Смолянинов В. В.* Принципы Гюйгенса и Ферма в теории возбудимых тканей.— В кн.: Математическая теория биологических процессов. Калининград; КГУ, 1976.
98. *Смолянинов В. В.* Теория кинетических схем. Интегральный

метод.— Биофизика, 1978, 23, № 2, 345—350.
99. *Смолянинов В. В.* Теория кинетических схем. Цепи и сети. — Биофизика, 1978, 23, № 6, 1063—1068.
100. *Смолянинов В. В.* Теория кинетических схем. Случайные блуждания.— Биофизика, 1979, 24, № 1.
101. *Смолянинов В. В., Блиох Ж. Л.* Механика движений фибробластов in vitro. 2. Двигательные системы клетки.— В кн.: Немышечные формы подвижности. Пущино, 1976.
102. *Смолянинов В. В., Маресин В. М.* Организация колонии вольвокс.— Онтогенез, 1971, 2, № 6, 632—640.
103. *Смолянинов В. В., Маресин В. М.* Модель роста колонии вольвокс.— Онтогенез, 1972, 3, № 3, 299—307.
104. *Смит Д., Девидсон С.* Уровни активности и различные виды колебаний в нейронных сетях.— В кн.: Проблемы бионики, М.: Мир, 1965.
105. *Стрингхем В. И.* Правильные фигуры в *n*-мерном пространстве. УМН, 1944, 10, № 1, 20—33.
106. *Токин Б. П.* Общая эмбриология. М.: Высшая школа, 1970.
107. *Тот Л. Ф.* Расположения на плоскости, на сфере и в пространстве. М.: ИЛ, 1958.
108. *Тринкаус Д.* От клеток к органам. М.: Мир, 1972.
109. *Феллер В.* Введение в теорию вероятностей и ее приложения. М.: Мир, 1964.
110. *Улам С.* Некоторые математические проблемы, связанные с процессом роста фигур. В кн.: Математические проблемы в биологии. М.: Мир, 1966.
111. *Фомин С. В., Беркинблит М. Б.* Математические проблемы в биологии. М.: Наука, 1973.
112. *Харари Ф.* Теория графов. М.: Мир, 1973.
113. *Ходжкин А. Л.* Нервный импульс. М.: Мир, 1965.
114. *Ходоров Б. И.* Проблема возбудимости. Л.: Медицина, 1969.
115. *Холопов А. В.* Распространение возбуждения и образование замкнутых путей проведения в плоской среде, рефрактерность которой зависит от периода возбуждения.— Биофизика, 1968, 13, № 6, 1058—1069.
116. *Цетлин М. Л.* Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. М.: Наука, 1969.
117. *Чайлахян Л. М.* Электрическая структура возбудимых тканей и механизм проведения нервного импульса.— Биофизика, 1962, 7 (5), 639—651.
118. *Четаев А. Н.* Некоторые задачи о марковских цепях, возникающие в связи с моделированием нейронных сетей. УМН, 1976, 31, № 4, 190—200.
119. *Шаровская Ю. Ю., Миттельман Л. А., Смолянинов В. В.* Электрическая структура ткани нормальной печени.— Цитология, 1975, 17, № 12, 1376—1382.
120. *Шидловский В. А., Дауэ Н. С.* О некоторых особенностях проведения возбуждения в волоконно-трабукулярных структурах миокарда.— В кн.: Материалы по экспериментально-клинической электрокардиографии. М.: Медгиз, 1953, с. 24—31.
121. *Шредингер Э.* Что такое жизнь с точки зрения физики? М.: ИЛ, 1947.
122. *Штер Ф., Меллендорф В.* Учебник гистологии. М.: Биомедгиз, 1936.
123. *Штрассер Г.* О нейронах и неврофибриллах.— В кн.: Новые идеи в биологии, № 2, СПб., 1913, с. 1—53.
124. *Экклс Дж.* Физиология нервных клеток. М.: ИЛ, 1959.
125. *Экклс Дж.* Физиология синапсов. М.: Мир, 1966.
126. *Экклс Дж.* Тормозные пути центральной нервной системы. М.: Мир, 1971.
127. *Allanson J. R.* Some properties of randomly connected neural networks: 3rd London Symp. on Information Theory. Butterworths, 1956, p. 303.

128. *Barr L.* Propagation in vertebrate visceral smooth muscle.— J. Theor. Biol., 1963, 4, p. 73—85.
129. *Barr L., Berger W., Dewey M. M.* Electrical transmission at the nexus between smooth muscle cells.— J. Gen. Physiol., 1968, 51, N 3, p. 347—368.
130. *Bernstein J.* Electrobiologie. Braunschweig: Vieweg, 1912.
131. *Beurle R. L.* Properties of a mass of cells capable of regenerating pulses.— Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1956, B240, p. 55—94.
132. *Bodewig E.* Matrix calculus. Amsterdam, 1956.
133. *Bonhoeffer K. F.* Modèles physico-chimiques de l'excitation nerveuse.— J. chim. Phys., 1954, 51, p. 521—529.
134. *Bozler E.* Conduction, automaticity and tonus of visceral smooth muscle.— Experientia, 1948, 4, 213.
135. *Bullock T. H., Horridge G. A.* Structure and function in the nervous systems of invertebrates. San Francisco, 1965.
136. *Caianiello E. R.* Outline of a theory of thought processes and thinking machines.— J. Theor. Biol., 1961, 1, p. 204—235.
137. *Cajal R.* Histologie du système nerveux de l'Homme et der Vertébrés/Ed. A. Maloine. Paris, 1911, T. I, II.
138. *Cole K. S., Curtis H. J.* Electric impedance of Nitella during activity.— J. Gen. Physiol., 1938, 22, p. 37.
139. *Cole K. S., Curtis H. J.* Electric impedance of the squid giant axon during activity.— J. Gen. Physiol., 1939, 22, p. 649—670.
140. *Cote A. J.* Simulating nerve networts.— Electronics, 1961, 34, N 41, p. 51.
141. *Dodge F. A., Frankenhaeuser B.* Sodium currents in the myelinated nerve fibre of xenopus lacvis investigated with one voltage clamp technique.— J. Physiol. London, 1959, 148, 188.
142. *Eccles J. C., Jto M., Szentágothai J.* The cerebellum as a neuronal machine. Berlin: Springer, 1967.
143. *Eden M.* A two-dimensional growth process. Proc. 4th Berkeley Symp. Math. Statistics and Probability. Univ. California Press, 1960, p. 223—239.
144. *Eisenberg R. S., Johnson E. A.* Three dimensional electrical field problems in physiology.— In: Progress in Biophysics and Molecular Biology. Oxford, 1970, vol. 20 p. 1.
145. *Elias H.* A re-examination of the structure of the mammalian liver.— Amer. J. Anat., 1949, 84, p. 311—334; 85, p. 379—456.
146. *Fitz Hugh R.* Mathematical models of excitation and propagation.— In: Bioelectronics/Ed. H. P. Schwan. New York: McGraw-Hill Book Co., 1966.
147. *Fung Y. C.* Theoretical and Applied Mechanics/Ed. W. T. Koiter. North-Holland Publ. Co., 1976, p. 7—31.
148. *George E. P.* Resistance values in a syncytium.— Austral. J. Exp. Biol. and Med. Sci., 1961, 39, p. 267—274.
149. *Graustein W. C.* On the average number of sides of polygons of a net.— Ann. Math., 1931, 32, p. 149—153.
150. *Hartline H. K., Ratliff F.* Inhibitory interaction of receptor units in the eye of Limulus.— J. Gen. Phisiol., 1957, 40, N 3, p. 357—363.
151. *Hejnovicz Z.* Anatomia rozwojowa drzew. Warszawa, 1973.
152. *Hejnowicz A.* A model for morphogenetic map and clock.— J. Theor. Biol., 1975, 54, p. 345—362.
153. *Hodgkin A. L, Huxley A. F.* A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve.— J. Physiol. (London), 1952, 117, p. 500—544.
154. *Hodgkin A. L., Huxley A. F., Katz B.* Measurement of current-voltage relations in the membrane of the giant axon of Lo-

ligo.— J. Physiol. (London), 1952, 116, p. 424.
155. *Hodgkin A. L., Rushton W. A. H.*, The electrical constants of a crustacean nerve fibre.— Proc. Roy. Soc. London, 1946, B133, p. 444—479.
156. *Hoorweg J. L.* Über die elektrische Nervenerregung.— Pflügers Arch., 1892, 52, S. 87—108.
157. *Janet Ch.* e Volvox, mémoire 1. Limoges, 1912.
158. *Janet Ch.* Le Volvox, mémoire 2. Paris, 1922.
159. *Janet Ch.* Le Volvox, mémoire 3. Paris, 1923.
160. *Landahl H. D., Runge R.* Outline of a matrix calculus for neural nets.— Bull. Math. Biophys., 1946, 8, p. 75—81.
161. *Lewis F. T.* The typical shape of polyhedral in vegetable parenchyma and the restoration of that shape following cell division.— Proc. Amer. Acad., 1923, 58, N 12, 537—552.
162. *Lewis F. T.* A further study of the polyhedral shapes of cells.— Proc. Amer. Acad., 1925, 61, N 1, 1—34.
163. *Lewis F. T.* The effect of cell division on the shape and size of hexagonal cells.— Anat. Rec., 1926, 33, p. 331—355.
164. *Lewis F. T.* The significance of cells as revealed by their polyhedral shapes, with special reference to precartilage, and a surmise concerning nerve cells and neuroglia.— Proc. Amer. Acad., 1933, 68, N 8, p. 251—284.
165. *Lewis F. T.* Mathematically precise features of epithelial mosaics.— Anat. Rec., 1933, 55, 323—341.
166. *Lewis F. T.* A geometric accounting for diverse shapes of 14-hedral cells: the transition from dodencahedra to tetrakaidecahedra.— Amer. J. Bot., 1943, 30, p. 74—81.
167. *Lewis F. T.* The geometry of growth and cell division in epithelial mosaics.— Amer. J. Bot., 1943, 30, p. 766—776.
168. *Lewis F. T.* The geometry of growth and cell division in columnar parenchyma.— Amer. J. Bot., 1944, 31, p. 619—629.
169. *Lewis F. T.* The shape of cell as a mathematical problem.— Amer. Sci., 1946, 34, p. 360—369.
170. *Lillie R. S.* The passive iron wire model of protoplasmic and nervous transmission and its physiological anoloques.— Biol. Rev., 1936, 11, p. 181—209.
171. *Lou C. H.* Protoplasmic continuity in plants. Acta bot. sinica, 1955, 4, p. 211—222.
172. *Mackey G. O.* Conduction in the nerve-free epithelia of siphonophores.— Amer. Zool., 1965, 5, p. 439—443.
173. *Martin A. R.* Quantal nature of synaptic transmission.— Physiol. Revs, 1966, 46, N 1, p. 51—66.
174. *Nagai T., Prosser C. L.* Patterus of conduction in smooth muscle.— Amer. J. Physiol., 1963, 204, N 5, p. 910—914.
175. *Nagai T., Prosser C. L.* Electrical parameters of smooth muscle cells.— Amer. J. Physiol., 1963, 204, N 5, p. 915—924.
176. *Noble D.* Applications of Hodgkin-Huxley equations to excitable tissues.— Physiol. Revs, 1966, 46, N 1, p. 1—50.
177. *Offner F., Weinberg A., Yonng G.* Nerve conduction theory: some mathematical consequences of Bernstain's model.— Bull. Math. Biophys., 1940, 2, p. 89—103.
178. *Palkovits M., Magyar P., Szentagothai J.* Quantitative histological analysis of the cerebellar cortex in the cat. I. Number and arrangement in space of the Purkinje cell.— Brain Res., 1971, 32, p. 1—13.
179. *Rashevsky N.* Mathematical Biophysics. Chicago: The Univ. Chicago Press, 1948.
180. *Rushton W. A. H.* Initiation of the propagated disturbance.— Proc. Roy. Soc. London, 1937, B124, p. 210—243.

181. *Sherringron C. S.* Integrative Action of the Nervous System. New Haven; London, 1906.
182. *Shiba H.* Heaviside's «Vessel cable» as a electric model for flat simple epithelial cells with low resistive junctional membranes. J. Theor. Biol., 1971, 30, p. 59—68.
183. *Shimpel A., Rapoport A.* A statistical approach to the theory of the central nervous system.— Bull. Math. Biophys., 1948, 10, p. 41—55.
184. *Sholl D. A.* The Organization of the Cerebral Cortex. London; New York, 1956.
185. *Siegenbeek H. J., Denier G. T. J., Prop F. J. A.* Epithelial monolayers a study object for cell communications.— Biochim. et biophys. acta, 1970, 211, p. 98—101.
186. *Siegenbeek H. J., Slaaf D. W., Van der Leun J. C.* Cell communication in the basal cells of the human epidermis.— Biophys. J., 1972, 12, p. 1266—1284.
187. *Taylor R. E.* Cable theory.— In: «Physical Techniques in Biological Research». New York, 1963, vol. 6, p. 219—262.
188. *Tanaka I., Sasaki Y.* On the electronic spread in cardiac muscle of the mouse.— J. Gen. Physiol., 1966, 49 (6), p. 1089—1110.
189. *Thompson D'Arsy W.* On Growth and Form. Cambridge, 1942.
190. *Turing A. M.*— Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1952, B237, p. 37.
191. *Watson G. N.* Three triple integrals.— Quart. J. Math., 1939, 10, 266—276.
192. *Wey T.* On matrices of neural nets.— Bull. Math. Biophys., 1948, 10, 63—67.
193. *Woodbury J. W.* Cellular electrophysiology of the heart.— In: Handbook of Physiology. Circulation. New York, 1962, vol. 1, p. 237—286.
194. *Woodbury J. W., Crill W. E.* On the problem of impulse conduction in the atrium.— In: Nervous Inhibitions. London: Pergamon Press, 1961, p. 124—131.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3
Введение 5

Глава 1. СТРУКТУРНЫЕ МОДЕЛИ 17
1. Однородные деревья и сети 17
2. Клеточные агрегаты и мозаики 44
3. Случайные мозаики 69
4. Модели гистогенеза 101

Глава 2. ТОЧЕЧНАЯ ТКАНЬ 118
5. Волны в сетях 119
6. Волновые принципы 130
7. Деформации волн 147

Глава 3. НЕЙРОННАЯ ТКАНЬ 159
8. От нейрона к ткани 161
9. Эффекты пространственной суммации 174
10. Динамика нейронных взаимодействий 191
11. Функция распространения 202

Глава 4. СИНЦИТИИ-СРЕДЫ 215
12. Волокно 217
13. Плоская клетка 229
14. Многомерные модели 235
15. Электрические схемы возбуждения 241
16. Проведение возбуждения 257

Глава 5. СИНЦИТИИ-СЕТИ 270
17. Модели клеток-элементов 270
18. Цепные модели 285
19. Общие уравнения 293
20. Электрические свойства сетей 302
21. Фронт источников 319

Глава 6. КИНЕТИЧЕСКИЕ СХЕМЫ 326
22. Общий формализм 326
23. Схемы тканевого типа 335
24. Случайные блуждания 342

Заключение 355

Литература 359

Владимир Владимирович
Смолянинов

*

МАТЕМАТИЧЕСКИЕ
МОДЕЛИ
БИОЛОГИЧЕСКИХ
ТКАНЕЙ

Утверждено к печати
Институтом
биологической физики
Академии наук СССР

Редактор издательства
Н. Д. Бабурина

Художественный редактор
Н. Н. Власик

Технический редактор
Т. В. Полякова

Корректоры
Г. Н. Лац, Л. В. Письман

ИБ № 16157

Сдано в набор 10.08.79
Подписано к печати 07.01.80
Т-02408. Формат 60×90¹/₁₆
Бумага типографская № 2
Гарнитура обыкновенная
Печать высокая
Усл. печ. л. 23 Уч.-изд. л. 23,9
Тираж 1300 экз.
Тип. зак. 2358
Цена 3 р. 70 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10