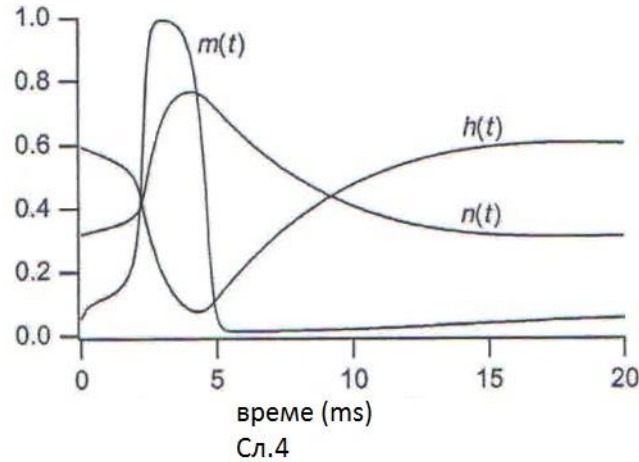


Брзо-спора фазна равна

У претходној анализи је упрошћен четвородимензионални фазни простор скупом дводимензионалних пресека са различитим константним вредностима за n и h . Међутим, анализирајући друге дводимензионалне пресеке могу да се уоче друга својства акционог потенцијала. Конкретно, узимајући пресек са једном брзом и једном спором променљивом добија се Хоцкин Хакслијев модел за који се показало да је веома користан (“Mathematical physiology”, James Kerner, James Sneyd, Springer).

Издајамо једну брзу променљиву усвајајући да је m тренутна функција величине v и зато важи: $m = m_{\infty}(v), \forall t$. Ово је еквивалентно претпоставци да активност проводности Na^+ на временској скали делује брже од напона. На даље, ФицХју уочио да је током промене акционог потенцијала $h + n \approx 0,8$ (на доњој слици се примећује да су функције $n(t)$ и $h(t)$ приближна симетричне) и стога h може да се елиминише сменом $h = 0,8 - n$.



Овим упрошћењем Хоцкин Хакслијев модел садржи једну брзу променљиву v и једну спору променљиву n и може да се напише у облику:

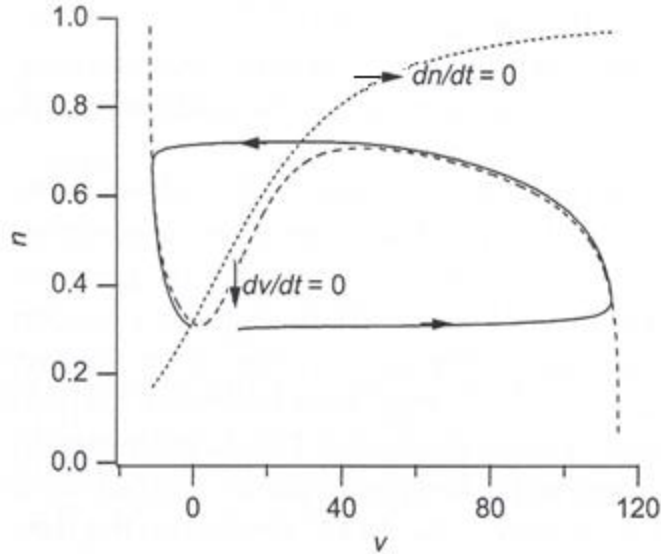
$$-C_m \frac{dv}{dt} = \bar{g}_K n^4 (v - v_K) + \bar{g}_{Na} m_{\infty}^3 (v - v_{Na}) + \bar{g}_l (v - v_l) \quad (1)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n (1 - n) - \beta_n n \quad (2)$$

Десну страну јед.(1) ћемо означити са $f(v, n)$, тј.:

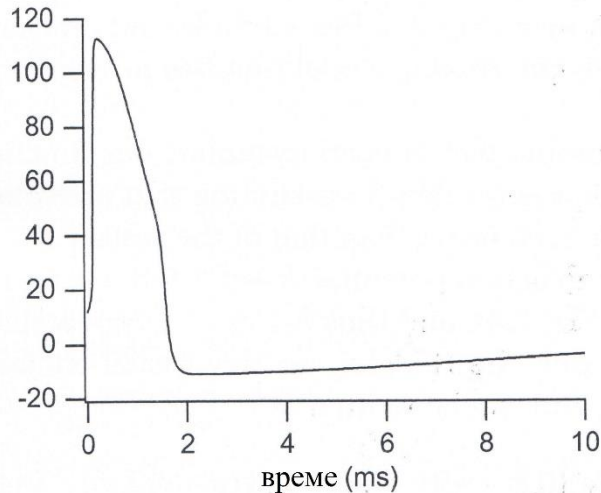
$$-f(v, n) = \bar{g}_K n^4 (v - v_K) + \bar{g}_{Na} m_{\infty}^3 (v - v_{Na}) + \bar{g}_l (v - v_l)$$

Дијаграм нулклина брзо-спорог система је дата на сл.1



сл.1

v нулклина је дефинисана са $f(v, n) = 0$ и трећег је степена, док је n нулклина дата кривом $n_{\infty}(v)$ која је монотono растућа. Постоји један пресек (најмање за усвојене вредности параметара) и стога једно равнотежно стање. Пошто је v брза променљива и n спора, трајекторије су скоро потпуно хоризонталне осим тамо где је $f(v, n) \approx 0$. Крива $f(v, n) = 0$ се назива “спора стаза”. Дуж криве “споре стазе” решење се креће споро у правцу одређеним знаком $dn(t)/dt$, али даље од криве “споре стазе” решења се крећу брзо у хоризонталном правцу. Због вредности знака $dv(t)/dt$ решења се крећу даље од средње области “споре стазе” на леву или десну страну. Стога средњи део представља нестабилну грану “споре стазе”. Ова нестабилна грана се понаша као **праг**. Претпоставимо да су поремећаји који делују на систем у равнотежном стању мали тако да v не долази до нестабилног дела. Тада се трајекторије крећу хоризонтално на лево и враћају се у равнотежно стање. Ипак, ако је поремећај довољно великог интензитета тако да v пређе у нестабилни део, трајекторија се креће на десно док не достигне десну грану “споре стазе” која одговара побуђеном стању. На овој десној грани $dn(t)/dt > 0$, тако да се решење помера споро на горе до тачке повратка. У тачки повратка n не може више да расте пошто десна грана “споре стазе” *нестаје* и тада се решења крећу на леву страну “споре стазе”. На левој страни знак $dn(t)/dt < 0$, па се решења померају на доле све док не достигну равнотежно стање чиме генерисана целокупна крива акционог потенцијала, сл.1. График промене акционог потенцијала као функције од времена је на сл.2.



сл.2.

Променљиве v и n се обично називају променљиве ексцитације и повратка респективно:

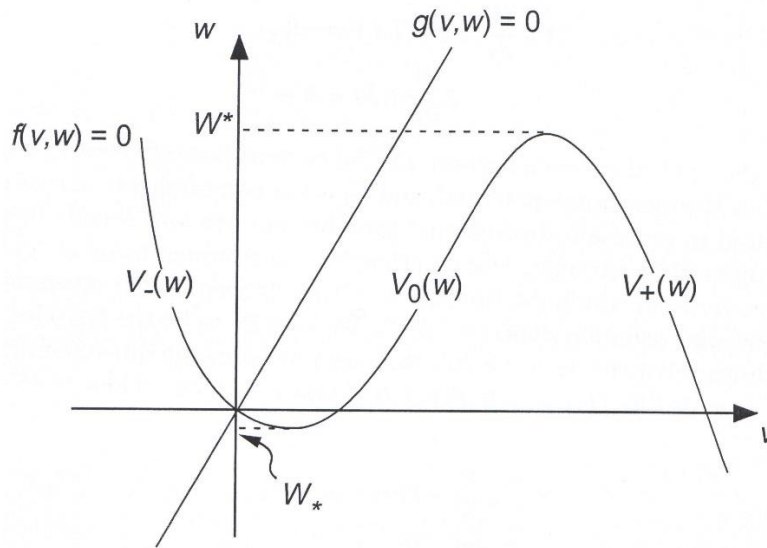
ексцитације пошто води систем до побуђеног стања и повратка пошто узрокује повратак у равнотежно стање. У случају да не постоји дејство променљиве n систем остаје бесконачно у побуђеном стању.

Постоји блиска веза између брзе фазне равни и брзо-споре фазне равни. Код брзе фазне равни постоје три тачке пресека v и n нулклина за вредности $n = n_0$ и $h = h_0$. Ова три пресека одговарају трима гранама криве $f(v, n_0) = 0$. Наиме, када је n фиксирано на вредности n_0 једначина $f(v, n_0) = 0$ има три могућа решења која одговарају v_r , v_s и v_e у брзој фазној равни. Ипак са сл.1 се види да при порасту променљиве n две гране крајње десно “споре стазе” поклапају и нестају. Ово је аналогно спајању и нестанку v_e и v_s које се јавља у брзој фазној равни. Брзо-спора фазна раван је згодан начин да се уочи како v_r , v_s и v_e зависе од спорих променљивих.

Трансформација Хоцкин Хакслијевог модела помоћу две променљиве, једне споре и једне брзе је основа ФицХју-Нагумовог модела за ексцитацију.

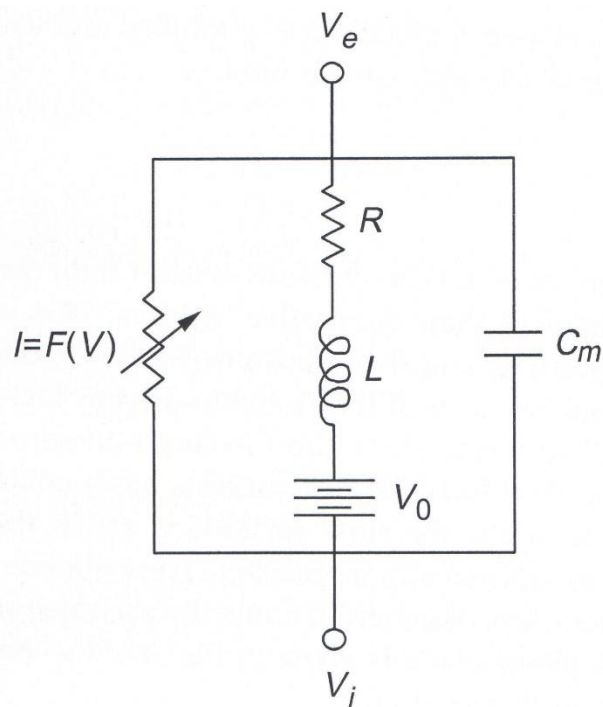
Модел са две променљиве

Постоји очигледни разлози да се проучавају системи једначина који су једноставнији од Хоцкин Хакслијевих једначина, али је неопходно да се при томе сачувају њихове битне квалитативне карактеристике. Ово је био разлог за настанак ФицХју-Нагумо једначина и њихових различитих варијанти. У основи ФицХју-Нагумов модел издваја основно понашање Хоцкин-Хакслијеве брзо-споре фазне равни и представља га у упрошћеном облику. Стога, ФицХју-Нагумо модел има две променљиве, једну брзу (v) и једну спору (w). Брза променљива има кубну нулклину и назива се ексцитационом променљивом, док се спора променљива назива променљивом повратка и има нулклину која је монотонно растућа. НулкLINE имају једну тачку пресека која се без губитка у општости може да се усвоји да је у координатном почетку. Дијаграм фазне равни је на сл.3 где се уводе неке ознаке које ће се касније користити.



сл.3

ФицХју-Нагумов модел може да се изведе из поједностављеног модела ћелијске мембране, сл.4



сл.4

Овде се ћелија (или део мембране) састоји од три компоненте, кондензатор представља капацитивност мембране, нелинеарни струјно-напонски уређај струју брзе променљиве, а термогени отпорник, индуктивитет и редно везани извор струју повратне променљиве. Нагумо,

јапански електро инжењер је 1960. год. направио ово коло користећи тунелску диоду као нелинеарни елемент.

Помоћу Кирхофљевих правила може да се опише рад овог кола:

$$C_m \frac{dV}{dt} + F(V) + i = -I_0 \quad (3)$$

$$L \frac{di}{dt} + Ri = V - V_0 \quad (4)$$

где је I_0 струја на крајевима кола, i је струја кроз грану са термогеним отпорником и индуктивитетом, $V = V_i - V_e$ је потенцијал мембране и V_0 је пораст потенцијала од електричног извора. На даље ће време да буде означено са τ док ће t да буде бездимензиона временска променљива. Функција $F(V)$ се претпоставља као кубна крива која има три нуле од којих су најмања $V = 0$ и највећа $V = V_1$ стабилна решења диференцијалне једначине $dV/d\tau = -F(V)$. Усваја се да је R_1 пасивни отпор нелинеарног елемента, тј. $R_1 = 1/F'(0)$. Сада се уведе бездимензионе променљиве $v = V/V_1$, $w = R_1 i/V_1$, $f(v) = -R_1 F(V_1 v)/V_1$ и $t = L\tau/R_1$. Тада јед. (3) и (4) постају:

$$\varepsilon \frac{dv}{dt} = f(v) - w - w_0$$

$$\frac{dw}{dt} = v - \gamma w - v_0$$

где је $\varepsilon = R_1^2/L$, $w_0 = R_1 I_0/V_1$, $v_0 = V_0/V_1$ и $\gamma = R/R_1$.

Функција $f(v)$ једино мора да задовољи услов да има облик као на сл. 3. Уобичајен избор за кубну криву је

$$f(v) = Av(v - \alpha)(1 - v), \quad 0 < \alpha < 1$$

што даје ФицХју-Нагумо модел.

Важна варијанта ФицХју-Нагумо једначина је ван дер Полов осцилатор. Електро инжењер ван дер Пол је направио коло користећи триоде пошто стварају стабилне осцилације. Пошто у то време није било интереса за осцилаторна кола, представио је своје коло као осцилаторни пејсмејкер (1928). Од тада је то коло постало класичан пример система са граничним кругом.

У колико се елиминише отпорник R из кола сл.4, диференцира јед.(3) и елимише струја i , добија се диференцијална једначина другог реда:

$$C_m \frac{d^2V}{d\tau^2} + F'(V) \frac{dV}{d\tau} + \frac{V}{L} = \frac{V_0}{L}$$

Замењујући $F(v) = A(v^3/3 - v)$ долази се до ван дер Полове једначине:

$$v'' + a(v^2 - 1)v' + v = 0$$

На даље под уопштеним ФицХју-Нагумо једначинама се подразумева систем једначина:

$$\varepsilon \frac{dv}{dt} = f(v, w) + I$$

$$\frac{dw}{dt} = g(v, w)$$

где је нуллина $f(v, w) = 0$ кубна крива. Овим се подразумева да за коначан опсег w постоје три решења $v = v(w)$ једначине $f(v, w) = 0$. Та решења ће бити означена са $v = V_-(w)$, $v = V_0(w)$ и $v = V_+(w)$ и где је могуће упоређивање (пошто ове функције не морају да постоје на истом опсегу вредности w):

$$V_-(w) \leq V_0(w) \leq V_+(w)$$

Најмања вредност w за коју постоји $V_-(w)$ означава се са W_* , а највећа вредност w за коју постоји $V_+(w)$ означава се са W^* . За вредности w изнад нулклине $f(v, w) = 0$, $f(v, w) < 0$, а испод нулклине $f(v, w) > 0$ (тј. $f_w(v, w) < 0$).

Претпоставимо да нуллина $g(v, w) = 0$ има само један пресек са кривом $f(v, w) = 0$. Повећавањем v ван криве $g(v, w) = 0$, величина $g(v, w)$ постаје позитивна (тј. $g_w(v, w) > 0$), а смањивањем w испод криве $g(v, w) = 0$ расте $g(v, w)$ (зато $g_w(v, w) < 0$). Нулклине f и g су дате на сл.3.