

Большие системы с периодической структурой и функцией (на примере клеточной ткани) I

Формализм структуры и функции: пространственные
решетки и клеточные автоматы

Л. Решодько

В качестве образца большой системы с периодической структурой и функцией используется клеточный автомат, полученный путем формализации содержательного описания мышечной ткани синцитиального типа, которая обладает выраженной самоорганизацией поведения. Машинные эксперименты с клеточным пространством, клетки которого соответствуют гладкомышечным клеткам, показали, что большие системы с периодически распределенной структурой и функцией, подобно дискретным вычислительным средам, обладают вычислительными свойствами (память и логика), которые обеспечивают им возможность самоорганизации поведения. Работа состоит из двух частей: В первой части: содержательное описание и формализм структуры и функции, позволяющие представить систему в виде пространственной решетки, в узлы которой помещаются копии некоторого автомата Мура. Во второй части: программная имитация системы, результаты машинных экспериментов и обсуждение результатов.

Живые системы, как известно, гораздо более сложно и тоньше организованы, чем искусственные, созданные человеком. Тем не менее, рассмотрение некоторых закономерностей устройства живых систем может быть весьма полезным при изучении и проектировании искусственных больших систем.

В данной работе в качестве образца большой системы рассматривается автономная мышечная ткань, которая способна без вмешательства нервной системы, самостоятельно организовывать свое поведение, т. е. выполнять некоторые последовательности сократительных актов, образующих требуемую форму движения. Такой, например, является гладкомышечная ткань внутренних органов, сосудов, ткань миокарда и другие, имеющие синцитиальный тип строения.

На сегодня в силу объективной сложности больших систем и некоторых других причин, отсутствует единая теория сложных систем и общая методология их изучения. Один из возможных подходов к исследованию сложных многоэлементных систем, как известно, заключается в предварительном расчленении системы на множество более или менее автономных элементов, исследовании их структуры и функции и последующего объединения расчлененной совокуп-

ности в единое целое, выражении поведения системы в терминах образующих ее элементов. В связи с развитой фон Нейманом [1] теорией клеточных пространств, этот подход, как нам представляется, сейчас заслуживает более пристального внимания, особенно при изучении сложных систем, где существует какая-либо периодичность структуры и функции. Познавательная способность этого метода сильно возрастает в связи с развитием теории алгоритмических языков, позволяющих программно иммитировать самые сложные системы. Программная иммитация позволяет часто получать результаты там, где другие методы, например, аналитические методы прикладной математики или методы отдельных отраслей знания, оказываются мало эффективными. Весьма перспективным представляется применение метода программной иммитации к исследованию сложных систем не допускающих расчленения и прямого экспериментирования с клеточными совокупностями, как, например, в предлагаемой работе.

Применение метода программной иммитации к исследованию сложных систем включает в себя, очевидно, три возрастающих уровня формального выражения системы. Первым из них является содержательное описание исследуемой системы в терминах и средствах языка, на котором эту систему обычно принято описывать. В данном случае это будет терминология клеточной физиологии. Затем следует этап синтеза соответствующей математической модели. Он, по-существу, сводится к построению для исследуемой системы некоторого моделирующего алгоритма, иммитирующего поведение и взаимодействие элементов сложной системы. Синтез осуществляется в терминах и средствах какого-либо наиболее адекватного языка современных разделов математики. Весьма перспективным для сложных систем является язык теории автоматов. Полученная автоматная, или какая-либо другая модель сложной системы, выступает промежуточным звеном между содержательным описанием и заключительным этапом представления системы в виде программы, в каком-либо универсальном или проблемно-ориентированном алгоритмическом языке. После этого на компьютере иммитируется функционирование модели сложной системы, ставятся машинные эксперименты.

В соответствии с описанными этапами исследования последовательно рассмотрим содержательное и формальное описание функционирования отдельной гладкомышечной клетки, структуру и функцию гладкомышечной ткани, их автоматные модели (часть I), программную иммитацию функционирования и некоторые выводы, касающиеся вычислительных свойств больших систем, которые определяют способность систем к самоорганизации (часть II).

а) Структурные и функциональные свойства

Гладкомышечная ткань имеет клеточное строение. Самостоятельным функциональным и структурным элементом ткани является отдельная клетка [2]. Гладкомышечная клетка имеет веретенообразную форму и окружена мембранной. В среднем длина клетки колеблется около 150 мк, а диаметр в центральной, наиболее широкой части, — около 10 мк. Клетки в ткани расположены так, что конец одной клетки занимает примерно половину длинника другой. Между клетками возможны различные структурные взаимоотношения. Структурная связь чаще всего имеет вид весьма маленьких по площади участков тесного контакта мембран двух смежных клеток. Эти участки называются нексусами или синапсами. Число нексусных контактов в разных мышечных тканях может быть различным. В одних тканях они встречаются редко, в других, например, терминальных артериолах, все соседние клетки соединены нексусами. Через участки тесного контакта смежных клеток или нексусы передается волна возбуждения и механическое влияние возбуждения. Как будет показано в конце данной работы наличие межклеточных связей весьма важно для самоорганизации активности ткани, для программирования собственного поведения.

В реальной гладкомышечной ткани клетки подвержены возбуждающему или тормозящему действию различных факторов физической или химической природы. В первую очередь, конечно, это возбуждающее действие сигналов, генерируемых самими мышечными клетками, которые передаются от клетки к клетке через синапсы и называются потенциалами действия или трансинаптическими импульсами. Кроме трансинаптических импульсов миогенной природы, возможны импульсы поступающие с нервных окончаний, разнообразные гормональные влияния, а так же действие таких факторов как Γ^2 , рН, давления, ионного состава межклеточной среды и целый ряд других. Однако, все последние факторы касаются, скорее, внешних воздействий на мышечную ткань, которые определяют ее общий тонус, чем внутреннего механизма взаимодействия и поэтому в процессе формализации не учитываются.

Выходом отдельной клетки является стандартный трансинаптический импульс и соответствующее ему сокращение, посредством которых осуществляется функциональная связь между клетками ткани. Этот импульс включается во временные комбинации импульсов от других клеток, становясь трансинаптическим раздражающим импульсом для всех клеток, которые смежные с данной, за исключением тех, от которых она сама получила накануне комбинацию трансинаптических импульсов. Трансинаптические раздражающие импульсы, суммируясь на теле данной мышечной клетки, в зависимости от выполнения или не выполнения пороговых условий, вызывают или не вызывают ее возбужде-

ние, т. е. генерацию собственного импульса и сокращение. Возбуждение одной клеткой других осуществляется только через мышечные синапсы, посредством транссинаптических импульсов. Импульсы, двигаясь по телу самой клетки не могут возбуждать другие близлежащие клетки, если они не имеют с данной клеткой синаптического контакта, т. е. исключена возможность „короткого замыкания“.

Обычно условием эффективности возбуждения является наличие минимального числа импульсов, которое равно порогу возбуждения, поэтому в модели возбудимость будет характеризоваться в терминах порога. В действительности условия возбуждения имеют более сложный характер, чем простое приписывание порога. Это обусловлено рецепторными свойствами клетки, которая кроме миогенных транссинаптических импульсов, может возбуждаться другими физическими и химическими факторами, например, действием t^2 , давлением и т. д. Учет этих свойств клетки неоправданно усложнил бы модель, хотя и эти свойства могут быть сформулированы в терминах порога, т. е. с точки зрения некоторой минимальной интенсивности действия.

Реальным мышечным клеткам свойственно явление временной и пространственной суммации. Первое из них заключается в том, что транссинаптические импульсы, приходя с некоторым интервалом на один и тот же синапс друг за другом, действуют так, как будто между ними этого интервала нет. Этот интервал характеризуется четко ограниченной продолжительностью и называется временем суммации. По мере увеличения периода между импульсами способность к суммации монотонно уменьшается и импульсы суммируются частично, а при большом периоде и вовсе не суммируются, действуют не зависимо. Пространственная суммация связана с наличием пространственной координаты: транссинаптические импульсы, одновременно пришедшие на один и тот же синапс, — суммируются, если синапсы не очень отдалены — суммируются частично, при большом расстоянии суммации нет. Естественно, что между синапсами клетки возможны различные пространственные соотношения, хотя они в настоящее время практически не изучены. В модели такия, в связи с отсутствием геометрических размеров элемента, пространственная суммация не учитывалась, а временная могла быть представлена линейным подавтоматом, моделирующим предвозбуждение клетки.

После возбуждения, т. е. генерации собственного транссинаптического импульса и сопутствующему ему процессу сокращения, клетка не сразу возвращается в первоначальное, предшествующее возбуждению состояние. Она испытывает усталость, т. е. не может непосредственно воспринимать возбуждение от других клеток и отвечать на него генерацией собственного транссинаптического импульса. Восстановление является постепенным. Еще до полного восстановления, примерно в последней трети всего периода восстановления, клетка становится способной реагировать на транссинаптические импульсы, хотя и не стандартным образом. Она может выдать свой транссинаптический

импульс, в ответ на комбинацию трансинаптических импульсов от других клеток, если эта комбинация по абсолютной величине больше тех, которые действуют в обычных условиях. Первая часть периода, в течении которого клетка вообще не реагирует на раздражение, называется абсолютными рефрактерным периодом, в то время как вторая — относительным рефрактерным периодом. Оба периода рефрактерности играют весьма важную функцию в активности ткани и будут учитываться в процессе формального представления клетки в виде автомата.

При более детальном описании в стандартном цикле активности клетки можно выделить еще некоторые интересные состояния, например, следующую после рефрактерности фазу экзальтации, субнормальный период и др. Однако, такая детализация при данной задаче исследований, очевидно, будет излишней, поскольку тот формальный элемент, который получается на основе только трех состояний-покоя, возбуждения и рефрактерности — в логическом отношении обладает свойством универсальности и, как показал Минский [3], образует одноэлементный базис.

б) Логические или дискретные свойства клеток и ткани

Представленное общее описание ткани характеризует ее, скорее, как дискретную или цифровую, чем аналоговую систему, как обычно принято считать по внешнему проявлению реакции сокращения. Дискретность, очевидно, связана с двумя обстоятельствами. Первое это то, что основным элементом ткани является дискретная единица — клетка, периодическое повторение которой образует саму ткань. Второе — это функционирование клетки, имеющее в конечном итоге также дискретный характер, поскольку его легко представить в виде двухзначного различителя: генерация трансинаптического импульса — возбуждение соответствует, например, значению 1, а отсутствие импульса (покой и относительная рефрактерность) соответствуют, например, значению 0. Из свойства дискретности естественным образом вытекает ряд важных для автономного функционирования свойств, в том числе и логические свойства. Например, при миогенном характере распространения волны сокращения вдоль ткани, появление или не появление импульса на выходе какой-либо мышечной клетки, а следовательно ее сокращение или не сокращение, находятся в определенном временном отношении к аналогичной реакции генерации импульса соседними с нею клетками. Это значит, что возбуждение носит в значительной мере условный или логический характер, так как далеко не все комбинации импульсов от соседних мышечных клеток, взятые в определенном временном соотношении вызывают испускание клеткой собственного импульса, а следовательно и ее сокращение. Эта ситуация определяет логическое поведение клетки. В самом деле, если предположим, что к данной мышечной клетке присоединяются посредством нервов только две другие мышечные клетки

и условие возбуждения состоит в приходе двух трансинаптических импульсов, то эта клетка фактически выполняет логическую операцию конъюнкции, поскольку даст ответ, обозначенный ранее „1“, только в том случае, если обе соседние клетки имеют единичное значение одновременно. С другой стороны, если условие возбуждения заключается только в приходе одного импульса, то мышечная клетка реализует операцию дизъюнкции. Операции конъюнкции и дизъюнкции, вместе с отрицанием, наличие которого легко показать, обладают функциональной полнотой, т. е. позволяют получить все множество логических функций. Тот экспериментальный факт, что синаптических контактов на теле отдельной клетки всегда больше чем два, не исключает логической природы мышечной активности, а только приводит к усложнению логики самого процесса возбуждения. В случае многих синаптических контактов с равными весовыми коэффициентами мышечные клетки будут реализовать логические функции в качестве мажоритарного элемента, если же весовые коэффициенты различные, то клетка будет работать как обычный пороговый элемент, отвечающий возбуждением только при наличии определенной минимальной силы раздражения. Справедливость подобных рассуждений станет более очевидной после формализации структуры ткани.

Естественно, что приведенное описание дискретного функционирования мышечных клеток и ткани содержит ряд существенных упрощений, с учетом которых цифровой характер активности мышцы становится не столь очевидным. Например, выражение условия возбуждения в качестве абсолютного значения порога не является единственным, так как в качестве него может быть выбрана производная от силы раздражения, подобно тому, как это имеет место в зрительных рецепторах. В этом случае мышечные клетки будут иметь „смешанный“ тип активности, так как к дискретным свойствам добавятся еще аналоговые. Кроме того, происходящие в реальной мышце процессы могут, по-видимому, менять свой характер активности с цифрового на аналоговый и обратно. Например, трансинаптические импульсы или цифровая часть механизма определяет сокращение мышцы в целом, которое принадлежит к аналоговому типу. Сокращение, в свою очередь, может служить источником последовательности трансинаптических импульсов, которые возникают вследствие рецепторных свойств мембраны клетки. Чередуясь, оба процесса придают активности ткани смешанный характер. Это означает, что мышечные клетки обладают и аналоговыми свойствами и в самом деле есть нечто большее, чем элементарный логический или цифровой орган. Тем не менее отмеченные ранее общие дискретные черты мышечной структуры, а именно, клеточное, дискретное строение и двоичные функции (покой-возбуждение) являются достаточно важными и очевидными, чтобы быть положенными в основу последующего формального представления структуры и функции ткани, как сложной системы.

а) Структура

В основу формализма структуры гладкомышечной ткани, позволяющего представить ее как систему, образованную многократным периодическим повторением одного и того же элемента, могут быть положены два основных условия, а именно: наличие геометрической закономерности в ее строении и наличие определенных геометрических свойств. Первое условие связано с тем обстоятельством, что всякую гладкомышечную ткань можно разделить без остатка, относительно некоторого геометрического признака, например, формы клеток, на примерно равные части, в данном случае клетки. Свойство геометрической закономерности, по-видимому, имеет место во всех тканях или системах, обладающих клеточным строением, в том числе и в тех, в которых клетки имеют беспорядочное расположение. В этом случае систему можно условно разбить на квадратные или кубические участки, в каждом из которых в силу одинаковой плотности расположения клеток в ткани и одинакового среднестатистического размера заключается примерно одно и то же число клеток. Свойство симметрии гладкомышечной ткани вытекает из определенного, упорядоченного относительно друг друга расположения конгруэнтно равных клеток ткани, которое в определенном смысле одинаково для всех клеток. В этом случае симметрия ткани должна относиться к симметрии структур без особой точки, которые могут быть получены путем соответствующих преобразований (трансляций) с единичным элементом-клеткой. Естественно, что симметрия гладкомышечной ткани, как и во всех других природных объектах, имеет приближительный, а не строго математический характер.

Тип симметрии гладкомышечной клетки, по-видимому, наиболее близко подходит к симметрии типа $n : m$, где $n = \infty$, т. е. к симметрии биконуса, вращающегося вокруг своей оси симметрии или к симметрии тетрагональной дипирамиды $m : 4 : m$, характеризующейся наличием главной оси 4-го порядка, по которой пересекаются четыре продольных плоскости симметрии и одна поперечная плоскость симметрии, расположенная перпендикулярно к главной оси. Естественно, что без существенного влияния на общность может быть рассмотрена тригональная, дитригональная, гексагональная и т. д. дипирамиды. Этот тип симметрии наиболее характерен для таких объектов, в которых нет необходимости различать верх, низ, левую, правую, лицевую или тыльную сторону.

Наличие описанных геометрических закономерностей в строении и определенных симметрических свойств позволяют рассматривать гладкомышечную ткань как одно-двух — или трехмерную периодически распределенную структуру [3]. В последнем случае в качестве структурной модели гладкомышечной ткани может быть принят трехмерный дисконтинуум, образованный совокуп-

ностью равных фигур, распределенных в пространстве по законам симметрии.

Простейшим преобразованием, приводящим к структуре не имеющей особой точки, является параллельный перенос прямой вдоль нее самой на отрезок конечной длины. Каждая точка прямой повторяется этим преобразованием в эквивалентных точках. Если в качестве элементарной единицы переноса взять гладкомышечную клетку, то совокупность всех параллельных переносов (трансляций) с периодом равным длине клетки образует мышечную ленту или одномерную периодически распределенную среду. На рис. 1 показано повторение

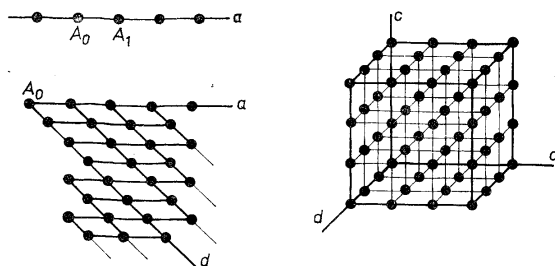


Рис. 1. Формальное выражение структуры системы.

узлов, расположенных через равные промежутки по одной прямой, которые образуют правильный ряд. Расстояние между двумя равнозначными узлами (период ряда) может интерпретироваться или как среднестатистический длинник гладкомышечной клетки или же как расстояние между смежными клетками. В последнем случае клетки рассматриваются безразмерными величинами и помещаются в узлах прямой. При перемещении клетки, скажем, A_0 в смежный с ней узел A_1 ряд узлов с расположенными в них клетках совместится сам с собой (случай бесконечности) и нарушения конгруэнтности не произойдет.

Если в одной плоскости по параллельным прямым расположено на равных расстояниях друг от друга бесконечное множество рядов узлов, то такая система точек образует плоскую сетку. Она представлена параллелограмматической системой эквивалентных точек и связей между ними и получается в результате переносов с бесконечного множества равноотстоящих точек 'оси a ' (рис. 1). Совокупность всех возможных переносов, задаваемых осями a и d принято называть группой трансляций и обозначать $a|d$, при косом наклоне, или $a : d$, если оси a и d -взаимно ортогональны. Построенные таким образом параллелограммы, задаваемые сторонами a и d и углом α между сторонами, могут иметь две альтернативные интерпретации, т. е. рассматриваться как клетки, или же как связи между клетками. В первом случае параллелограммы будут соответ-

ствовать элементарным формальным гладкомышечным клеткам, а величины a , d и α параметрам клетки. Эта интерпретация менее формальна, она требует определенной формы параллелограммов, наиболее близкой к форме реальных клеток и позволяет учитывать пространственные взаимоотношения между синапсами клетки, т. е. имеет пространственную ориентацию. Вторая интерпретация более общая и не связана с формой гладкомышечных клеток. Из существующих пяти параллелограмматических систем, отличающихся друг от друга по симметрии и параметрам ячеек, в случае последней интерпретации может быть выбрана или квадратическая система узлов $a : d$, в которой $a = d$ и $\alpha = 90^\circ$, с пространственной групповой симметрией $(a : a) : 4m$, или другая любая параллелограмматическая система узлов. В случае первой интерпретации ячейки сети, как гладкомышечной клетки, наиболее адекватной будет косая параллелограмматическая система узлов a/d , которая имеет элементарную ячейку общего вида $a \neq d$, $\alpha \neq 90^\circ$, с пространственной групповой симметрией $(a/d) : 2$.

Бесконечное число описанных параллельных плоских сеток, отстоящих друг от друга на равных расстояниях, образуют пространственную решетку или трехмерную периодически распределенную среду. Аналогично плоским сеткам пространственные решетки можно рассматривать или как систему равных клеток-параллелепипедов, смежных по целым граням и равномерно заполняющих пространство без пропусков и перекрытий, или как эквивалентную параллелепипедальную систему точек (узлов решетки) состоящих только из вершин этих параллелепипедов, в которые помещены гладкомышечные клетки (рис. 1). Последняя интерпретация используется в процессе дальнейшей формализации при представлении ткани как клеточного пространства. Следует заметить, что предложенный подход к описанию строения гладкомышечной ткани, как системы образованной периодическим повторением одного и того же элемента, или как кристаллической структуры, является значительным упрощением действительного строения ткани, где пространственная решетка имеет, очевидно, весьма приблизительный характер.

б) Функция

Формализм функции гладкомышечной ткани связан с представлением ее в виде клеточного пространства, а отдельной клетки в виде клеточного конечного автомата, например автомата Мура [5; 6; 7].

В теории автоматов всякий конечный детерминированный автомат, задается как совокупность математических объектов: конечного множества $X = \{x_0, x_1, \dots, x_n\}$, входных сигналов, конечного множества $Y = \{y_0, y_1, \dots, y_m\}$ выходных сигналов, произвольного множества $Q = \{q_0, q_1, \dots, q_k\}$ представляющего состояния объекта, некоторого начального состояния $q_0 \in Q$ и двух характе-

418 ристических функций $\delta(q, x)$ и $\mu(q, x)$, задающих однозначное отображение пар (q, x) , где $q \in Q$ и $x \in X$ в множества Q и Y

$$(*) \quad \begin{aligned} \delta &: Q \times X \rightarrow Q, \\ \mu &: Q \times X \rightarrow Y. \end{aligned}$$

Функция $\delta(q, x)$ называется функцией перехода автомата A , а $\mu(q, x)$ -функцией выходов. В теории автоматов множества X, Y и Q принято называть входным алфавитом, выходным алфавитом и алфавитом состояний.

При формализации приведенного ранее содержательного описания функционирования мышечной клетки или ткани, т. е. представлении их в терминах и средствах языка теории автоматов, конкретные значения алфавитов X, Y и Q определяются той подробностью с которой должна быть исследована мышца или клетка. В наиболее простом случае, отбрасывая ряд несущественных в данной ситуации свойств реальных мышечных клеток будем считать, что функционирование клетки может быть описано в дискретном времени $t = 1, 2, \dots$, внешним проявлением активности клетки является сокращение ее или не сокращение, которое зависит соответственно от наличия или отсутствия порогового раздражения, а также от функционального состояния самой клетки: покой, возбуждение, рефрактерность. Стандартный цикл активности состоит в последовательной смене фаз: покой, возбуждение, рефрактерность и снова покой. При отсутствии порогового раздражения клетка остается в состоянии покоя.

Если обозначить наличие или отсутствие раздражения соответственно через x_1 и x_0 , сокращение или несокращение клетки-соответственно через y_1 и y_0 , состояние покоя клетки обозначить, например, цифрой 1, состояние возбуждения — цифрой 2 и состояние рефрактерности цифрой 3, то получим соответствующие алфавиты автоматов, которые будут иметь вид:

$$\begin{aligned} X &= \{x_0, x_1\}, \\ Y &= \{y_0, y_1\}, \\ Q &= \{1, 2, 3\}. \end{aligned}$$

В соответствии с принятым стандартным циклом активности клетки и характеристическим выражением (*), функция переходов автомата-клетки определится равенствами:

$$\begin{aligned} \delta(1, x_0) &= 1, \\ \delta(1, x_1) &= 2, \\ \delta(2, X) &= 3, \\ \delta(3, X) &= 1. \end{aligned}$$

В возбужденном состоянии клетка сокращается и передает возбуждение соседним с нею клетками. Поэтому на множестве состояний клетки можно

определить функцию выходов равную y_1 на состоянии 2 и y_0 — на всех остальных состояниях:

$$\mu(Q, X) = \begin{cases} y_1 & \text{если } \delta(q, x) = 2, \\ y_0 & \text{если } \delta(q, x) = 1 \vee 3. \end{cases}$$

Предложенное формальное описание определяет автомат Мура [8], который обозначим $A(1, 1)$. Эта модель описывает функционирование простой клетки, в которой периоды возбуждения и рефрактерности равны одному такту дискретного автоматного времени. В случае когда эти периоды различные и даже при равных периодах, когда рассматривается несинхронное функционирование многих клеток, имеет смысл рассматривать более сложную модель.

В такой модели множество состояний делится на 3 подмножества: подмножество состояний покоя, которое состоит из одного повторяющегося во времени состояния a , подмножество состояний возбуждения, элементы которого будем отождествлять с парами (b, t) , где $t = 1, 2, \dots, S$ и подмножество состояний рефрактерности (c, t) , где $t = 1, 2, \dots, R$. Число S — называется периодом возбуждения, R — периодом рефрактерности. Функция переходов такой клетки-автомата определяется равенствами:

$$\begin{aligned} \delta(a, x_0) &= a, \\ \delta(a, x_1) &= (b, 1), \\ \delta((b, S), X) &= (c, 1), \\ \delta((b, t), X) &= (b, t + 1), \quad t < S, \\ \delta((c, t), X) &= (c, t + 1), \quad t < R, \\ \delta((c, R), X) &= a. \end{aligned}$$

Функция выходов, по-прежнему, равна y_1 на состоянии возбуждения (b, t) и y_0 — на состоянии покоя и рефрактерности. Обозначим полученный автомат через $A(S, R)$. Его стандартный цикл состоит из фазы покоя, длящейся до первого раздражения, S — тактов возбуждения, R — тактов рефрактерности, после чего автомат снова возвращается в состояние покоя.

Автомат $A(S, R)$ несколько лучше моделирует основные свойства клетки, чем простейший автомат $A(1, 1)$. Однако и эта модель допускает дальнейшее развитие. Можно ввести несколько уровней раздражения, измеряемых целыми числами $1, 2, \dots$ и ряд других состояний, например, состояние (a', t) предвозбуждения, следующее за состоянием покоя, состояние (c', t) повышенной возбудимости или экзальтации, следующее за состоянием рефрактерности и т. д. Функционирование такого автомата описывается уравнениями:

$$\delta(a, x) = \begin{cases} a, & x = 0, \\ (a', x), & x < N, \\ (b, 1), & x \geq N, \end{cases}$$

$$\delta((a', t), x) = \begin{cases} (a', t - 1), & x = 0, \\ (a', t + x), & t + x < M, \\ (b, 1), & t + x \geq M, \end{cases}$$

$$\delta((b, t), x) = \begin{cases} (b, t + 1), & t < n, \\ (c, 1), & t = n, \end{cases}$$

$$\delta((c, t), x) = \begin{cases} (c, t + 1), & t < k, \\ (c', M - 1), & t = k, \end{cases}$$

$$\delta((c', t), x) = \begin{cases} (c', t - 1), & x = 0, \\ (c', t + x), & t + x < N, \\ (b, 1), & t + x \geq N. \end{cases}$$

В соответствии с физиологическим описанием функцию выходов такого автомата можно определить следующим образом:

$$\mu(b, t) = D - t + 1.$$

На остальных состояниях выход равен 0.

Построенный автомат обозначим через $A(m, k, M, N, D)$. Эта модель достаточно хорошо моделирует реальную мышечную клетку при небольших значениях порогов M и N , характеризующих возбудимость клетки, и при отсутствии резких и частых изменений уровня раздражения. В других условиях, возможно необходимо принять во внимание в действительности нелинейный характер изменения числовых параметров, определяющих состояние клетки.

Еще большее приближение к приведенному ранее содержательному описанию можно получить переходя к вероятностным моделям клетки. Это делается путем задания вероятностей $p(S'/S, x)$ того, что автомат в следующий момент времени $t + 1$ перейдет в состояние S' при условии, что в данный момент t он находится в состоянии S и на его входы подан сигнал x (функция выходов может быть детерминированной). Заметим, что при изучении поведения мышечной ткани (часть II), составленной из большого числа клеток, в вероятностной модели может в значительной степени сглаживаться неточность детерминированной упрощенной модели.

Вероятностный автомат обычно определяется таким образом, что на множестве состояний возбуждения и рефрактерности, он функционирует как детерминированный автомат $A(m, k)$. Нетривиальное распределение вероятностей определяется на состояниях предвозбуждения и экзальтации в случае автоматов $A(m, k, M, N, D)$ или на состоянии покоя, в случае автомата $A(m, k)$. Если $p((b, t)|a, 0) \neq 0$, то клетка способна к спонтанной активности.

Вопрос о выборе модели клетки, на основе которой будет образовываться ткань, или периодически повторяющаяся среда, достаточно сложен и в значительной степени определяется задачами и программой исследований.

Свойство существования уровней раздражения связано с объединением отдельных клеток-автоматов в ткань. Оно учитывает физиологическое утверждение о том, что генерируемые в состоянии возбуждения смежными клетками потенциалы действия передаются через нексусы на данную клетку и суммируются на ней. Если потенциал действия от одной клетки, рассматривать как элементарную единицу раздражения, то клетки в идеальном случае должны иметь столько уровней раздражения, сколько они имеют контактов с окружающими клетками. Для простейшей тетрагональной структуры соединения клеток, когда каждая из них контактирует с 4-я соседними, входной алфавит будет состоять из пяти букв $X = \{x_0, x_1, \dots, x_4\}$ где x_0 — представляет ситуацию, когда на данную клетку ни одна из четырех смежных не посылает своего трансинаптического импульса, x_1 — когда импульс посылает какая-либо одна смежная клетка, x_2 — две и т. д.

Для формального представления функции гладкомышечной ткани необходимо в каждую точку (узел) пространственной решетки M (рис. 1) поместить копии какого-либо из рассмотренных автоматов. С целью упрощения и без потери общности можно рассмотреть систему узлов, соответствующую плоскостной решетке. В этом случае система узлов решетки будет представлена некоторым множеством точек плоскости, имеющих целочисленные координаты (i, j) . Если считать, что плоскостная решетка простирается неограниченно во всех направлениях, то $i, j = 0, \pm 1, \pm 2, \dots$. Пару (i, j) можно рассматривать как вектор θ . Ближайшими соседями точки (i, j) в случае квадратичной плоскостной решетки будут точки с координатами $(i + 1, j)$, $(i - 1, j)$, $(i, j + 1)$ и $(i, j - 1)$ — (рис. 2). Если положить, что $v^0 = (1, 0)$, $v^1 = (0, 1)$, $v^2 = -v^0 = (-1, 0)$ и $v^3 = -v^1 = (0, -1)$ то можно записать $\theta + v^\alpha$ ($\alpha = 0, \dots, 3$).

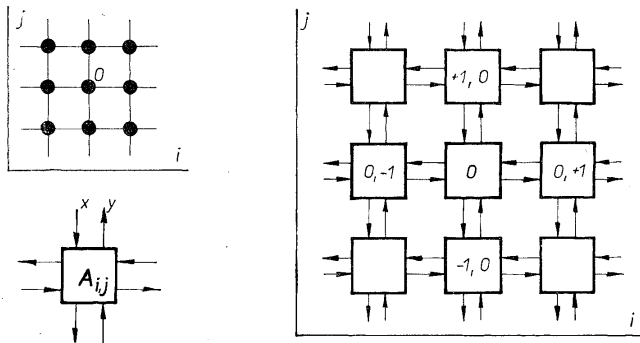


Рис. 2. Композиция автоматов Мура в клеточное пространство.

В этом случае конечный автомат A , помещаемый в соответствующие узлы плоскостной решетки с целочисленными координатами, может быть рассмотрен как конечный автомат с четырьмя входными каналами $X = \{x^-, x^+, x^1, x^1\}$ и четырьмя выходными $Y = \{y^-, y^+, y^1, y^1\}$ каналами, алфавиты которых совпадают (рис. 2). Тогда клеточным автоматом $\mathcal{A}(M)$ над A будет называться плоская логическая сеть построена следующим образом. В каждую точку (i, j) помещаются копии автомата A , причем автоматы A помещаемые в разные узлы сети могут находиться в различных начальных состояниях. Входные и выходные каналы автомата A в точке (i, j) проходят в соответствующих направлениях, а именно, каналы x^1 и y^1 — вверх, каналы x^- и y^- — направо, каналы x^+ и y^+ — налево и каналы x^1 и y^1 — вниз. Если $(i-1, j) \in M$, то соединяются каналы x^1 и y^1 автомата A в точке (i, j) с каналами x^1 и y^1 автомата в точке $(i-1, j)$. Если же $(i-1, j) \notin M$ то каналы x^1 и y^1 автомата A в точке (i, j) считаются внешними каналами клеточного автомата $\mathcal{A}(M)$. Аналогичные рассуждения справедливы для точки (i, j) и точек $(i+1, j)$, $(i, j-1)$ и $(i, j+1)$. Композиция автоматов A в клеточный автомат $\mathcal{A}(M)$ с описанной структурой соединения представлена на рис. 2. Графoid автомата имеет вид сети, в узлах которой находятся автоматы-клетки A . Отождествлению входных и выходных алфавитов соответствует множество ребер. Каждое ребро исходит из вершины, соответствующей автомату A_{ij} , выход которого является компонентой вектора входа автомата A_θ , отождествленного с вершиной графа, куда заходит ребро.

Если принять, что временная координата принимает дискретные значения $t = 0, 1, 2, \dots$, а автомат A , по определению, может находиться в одном из k состояний, $k = 0, 1, 2, \dots, k-1$, то состояние клетки θ в момент t может быть записано в виде k_θ^t . Это выражение справедливо для всех клеток клеточного автомата.

В связи с этим полученная структурная и функциональная модель гладкомышечной ткани внутренне однородная, так как обладает геометрической закономерностью строения и симметрией и поведение каждой клетки-автомата подчинено одному и тому же правилу переходов или одной и той же функции переходов. Это правило выражает состояние клетки θ в момент t через состояние самой клетки и ее непосредственных соседей в предыдущие моменты времени $t-1, t-2, \dots$. В силу эквивалентности предысторий [3], достаточно показать или рассмотреть только непосредственно предшествующий момент времени $t-1$. Иными словами k_θ^t будет функцией только от k_θ^{t-1} и $k_{\theta+\alpha}^{t-1}$ ($\alpha = 0, \dots, 3$):

$$k_\theta^t = F(k_\theta^{t-1}, k_{\theta+\alpha}^{t-1} \mid \alpha = 0, \dots, 3).$$

Эта функция F является единственным и полным правилом, которому подчиняется поведение структурной и функциональной модели гладкомышечной ткани или вообще произвольной системы, имеющей аналогичную периоди-

ческую организацию структуры и функции. Следует отметить, что существует и другой несколько отличный подход к представлению клеточных пространств и клеточных совокупностей [9].

Приведенные автоматные модели отдельной гладкомышечной клетки и относительно простой гладкомышечной ткани, рассматриваемой в качестве образца системы с периодической структурой и функцией позволяют перейти к основному этапу методического исследования сложных систем подобной организации — к представлению их структуры и функции в программном виде и последующих машинных экспериментов по изучению возникновения в них нового качества-способности к самоорганизации (часть II).

(Поступило в редакцию 18 февраля 1974 г.)

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Дж. фон Нейман: Теория самовоспроизводящихся автоматов. Изд. „МИР“, Москва 1971.
- [2] Р. С. Орлов: Физиология гладкой мускулатуры. Изд. „Медицина“, Москва 1967.
- [3] М. Минский: Вычисления и автоматы. Изд. „МИР“, Москва 1971.
- [4] П. Г. Богач, Л. В. Решодько: О формальном представлении структуры и функции гладкомышечных тканей. ДАН УССР (1973), 5, 440.
- [5] А. А. Летичевский, Л. В. Решодько: К теории активности возбудимых сред Н. Винера. Кибернетика (1972), 5, 137.
- [6] Л. В. Решодько: О синхронизации активности элементов некоторой формальной сократительной структуры. ДАН УССР (1972), 8, 744.
- [7] Л. В. Решодько: Исследование биологических датчиков ритма при помощи автоматных сетей. ДАН УССР (1973), 6, 547.
- [8] В. М. Глушков: Абстрактная теория автоматов. УМН (1961), 5, 3.
- [9] E. F. Codd: Cellular automata. Academic Press, Inc. New York & London 1968.

Леонид Решодько, доцент, кандидат биологических наук; Киевский государственный университет, кафедра биофизики, Владимирская 64, Киев 17. СССР.