

когда охлаждение производили до стадии угнетения ПО. При выключении зоны корковой проекции применяемого стимула, наоборот, обращает на себя внимание одинаковая степень билатеральных изменений ВП в РФ, СЦТ и СТ. Очевидно, различия в эффектах, наблюдаемых при полном и частичном нарушении переключения сенсорного сигнала в коре обусловлены тем, что при блоке проведения через кору кортикофугальный сигнал отсутствует и реакции в ИС всех уровней определяются главным образом восходящим потоком импульсов.

Поверхностное охлаждение коры активирует нейроны и ее глубоких слоев [1]. Следовательно, кортикофугальная импульсация в этих условиях сохраняется, хотя и изменена. Полученные данные свидетельствуют о том, что такого рода нарушение кортикофугального контроля меняет ВП главным образом в СЦТ и СТ. О более эффективном кортикофугальном контроле сенсорных реакций в более рострально расположенных ИС мозга говорят также особенности угнетения ВП и ответ на раздражение конечности, инсклатеральной охлаждаемой коре, выявившиеся после рассечения мозолистого тела.

Установленные факты демонстрируют особенности организации динамического контроля сенсорных реакций в неспецифических структурах мозга, осуществляемого корковыми центрами в соответствии со сложившимися в них функциональными отношениями.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дуринян Р. А., Рабин А. Г. В кнп. Кортиковая регуляция подкорковых образований головного мозга. 242—260. Тбилиси. 1968.
2. Журавин И. А. и др. Нейрофизиология, 13, 32—38, 1981.
3. Журавин И. А. и др. Нейрофизиология, 13, 42—49, 1983.
4. Осанесян Г. А. Автореф. канд. дисс., Л., 1973.
5. Толкунов В. Ф. Стриатум и сенсорная специализация нейронной сети. 176, Л., 1978.
6. Carman J. B. et al. J. Neurol., Neurosurg. Psychiat., 28, 71—77, 1965.

Получено 14.VII 1987 г.

Биолог. ж. Армения, т. 41, № 3, 1988

УДК 6127.8:61.007

МЕТОДИКА РАСЧЕТА ПОСТОЯННОЙ ВРЕМЕНИ ПО ДАННЫМ ЧАСТОТНОГО АНАЛИЗА ПОСТСИНАПТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА

В. Д. БАРСЕГЯН, В. Л. ГОРОДНОВ

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР, Ереван

Предлагается методика определения постоянной времени мембраны нейрона по минимуму минимой составляющей амплитудно-частотной характеристики экспериментального возбуждающего постсинаптического потенциала, позволяющая получать более точные значения.

Առաջարկվել է ներքին թաղանթի համաստեղի որոշման մեթոդը բազիսային հատվածի վրա գտնվող ստորինագրիկ ստանդարտի անդամային-համաստեղիկ ընդհանրի կեղծ բաղկացուցչի միմիումի, որը թույլ է տալիս ստանալ ավելի ճշգրիտ արժեքներ:

The method is proposed to determine a neurone membrane time constant by the minimum of imaginary component of an experimental stimulant postsynaptic potential's amplitude-frequency characteristics, allowing to receive more exact values.

Внутриклеточная активность—частотная характеристика—динамическая модель нейрона— постоянная времени.

Помимо прямого метода определения постоянной времени мембраны нейрона по электротоническому изменению потенциала в ответ на ступенчатое изменение подаваемого внутриклеточно тока [6, 9, 10] в ряде случаев используется имеющая несколько модификаций косвенная методика оценки постоянной времени по затухающей части кривой ПСП [11].

Согласно классическим представлениям, после короткой активной фазы деполяризации ВПСП переходит в фазу пассивной реполяризации, во время которой происходит его электротоническое затухание, определяемое исключительно пассивными свойствами субсинаптической мембраны [6]. По этой концепции, не учитывающей сложного характера изменения во времени субсинаптического тока, затухание ВПСП происходит по экспоненте с постоянной времени мембраны нервной клетки. Однако в ряде исследований [10, 11] показан более сложный характер спадающей части ВПСП.

Прекрасным объектом для исследования влияния структурно-функциональной организации симпатических входов на характер протекания ПСП являются нейроны КЯ, характерной особенностью которых является наличие аксосоматического входа со стороны контралатерального промежуточного ядра мозжечка и аксодендритного входа со стороны сенсомоторной области ипсилатеральной коры головного мозга [7]. В настоящей работе анализ динамики ПСП выполнен на основании результатов внутриклеточного отведения в 12-ти руброспинальных нейронах каудальной части КЯ кошки в остром эксперименте.

Материал и методика. Для отведения электрических потенциалов использовали усилитель постоянного тока с большим входным сопротивлением (более 1 Гом). Усиленные потенциалы подавали в многоканальный анализатор НТА-1024, состыкованный через интерфейс NN-7001 с мини-ЭВМ ЕМГ-666, для цифрового осциллографирования и усреднения. Усредненные потенциалы (50 наложений) заносили в память системы в дискретном виде (512 или 1024 точки на один ПСП). Кроме внутриклеточной активности аналогичным образом регистрировали также экстраклеточный потенциал поля, который затем вычитали из внутриклеточной записи. Это давало возможность использовать для последующей численной обработки «чистый» ПСП. Применение вычислительной системы реального времени НТА-1024—ЕМГ-666 позволяло проводить анализ параметров ПСП непосредственно в процессе эксперимента.

Программы цифровой обработки экспериментальных кривых ПСП, составленные на языке ассемблера мини-ЭВМ ЕМГ-666 [1], производили вычисления постоянной времени мембраны нейрона двумя путями: обработкой во временной области; частотным анализом.

Сокращения: ПСП—постсинаптический потенциал; ВПСП—возбуждающий постсинаптический потенциал; КЯ—красное ядро; АЧХ—амплитудно-частотная характеристика; МЧХ—мнимая частотная характеристика; ЛАЧХ—логарифмическая амплитудно-частотная характеристика.

Для расчета постоянной времени мембраны по затухающей части ВПСП традиционным методом использовался следующий алгоритм. Предположим, что на отрезке времени от t_1 до t_n (рис. 1 А) ВПСП затухает по экспоненциальному закону

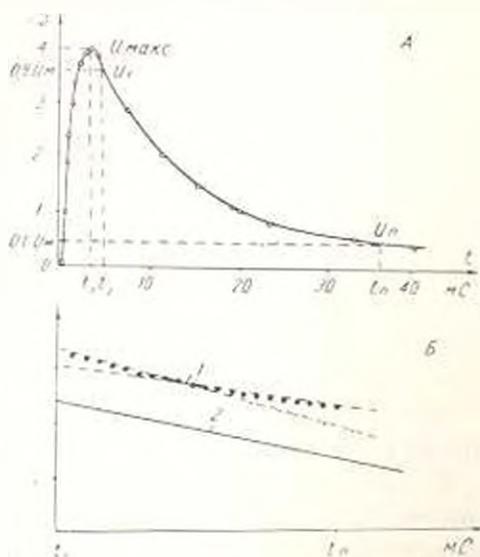


Рис. 1. Пример обработки кривой ВПСП во временной области А — усредненный ВПСП соматического происхождения. Кружочками обозначены избыточные отсчеты. Спад потенциала анализируется и интервале от t_1 до t_n . Б — построенные в полусогарифмических координатах дискретные значения $\ln U_i$ (1) и прямая $Y = A + Bt$ (2), рассчитанная методом регрессии.

$$U(t) = U_0 e^{-\frac{t}{T}}$$

можно определить T .

Пусть $y(t) = \ln U(t)$.

Тогда

$$Y(t) = \ln U_i - \frac{t}{T} = A + Bt.$$

По дискретным отсчетам $Y_{i+1} = Y(t_i + \Delta t)$, где $\Delta t = (t_n - t_1)/N$, методом регрессионного анализа [2] определяли коэффициенты A и B и, соответственно, постоянную времени T .

Расчет частотных характеристик ПСП проводили в два этапа, реализующих следующие численные алгоритмы: сокращение избыточности исходных данных; расчет импульсных преобразований Фурье прямыми методами.

Сокращение избыточности выполняли помехоустойчивым регрессионным методом адаптивного сжатия данных [4]. В результате реализации этого этапа обработки исходные кривые аппроксимировали кусочно-линейной линией, сопрягающейся в точках, соответствующих избыточным отсчетам. По аппроксимирующей функции строится алгоритм расчета косинус- и синус-преобразований Фурье [3], обеспечивающий приближенные значения частотных характеристик ВПСП.

По полученным кривым частотных характеристик постоянную времени определяли двумя вариантами. По графику логарифмической амплитудно-частотной характеристики определяли частоту излома характеристики ω_c , как пересечение двух асимптот. На кривой минимой частотной характеристики находится частота ω_m , при которой функция достигает своего минимума. По значениям ω_c и ω_m определяли величину постоянной времени T [5].

Результаты и обсуждение. Внутриклеточные записи ВПСП соматического (1) и дендритного (2) происхождения из одного и того же нейрона красного ядра кошки представлены на рис. 2 А, из которого видно, что у первой кривой фаза нарастания (время от начала до максимума) значительно меньше, чем у второй (2,4 и 15,2 мсек соответствен-

по). Вычисление постоянной времени мембраны по этим кривым во временной области методом регрессии дает разные значения для соматического и дендритного ВПСН (13 и 9,6 мсек соответственно), что объясняется их различным течением по времени. На рис. 1, Б приведен

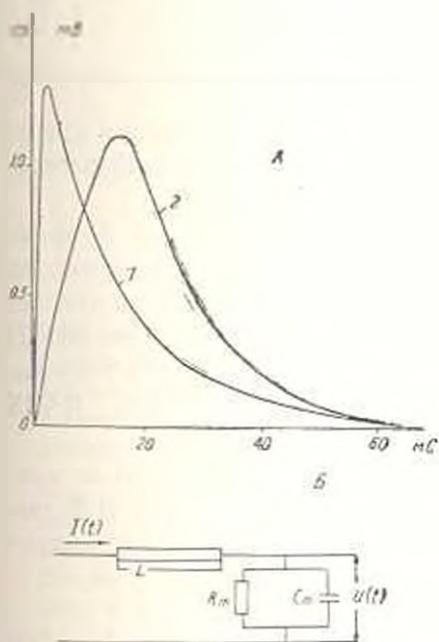


Рис. 2.

Рис. 2. А—Возбуждающие постсинаптические потенциалы соматического (1) и дендритного (2) прохождения; Б—упрощенная модель нейрона по Роллу.

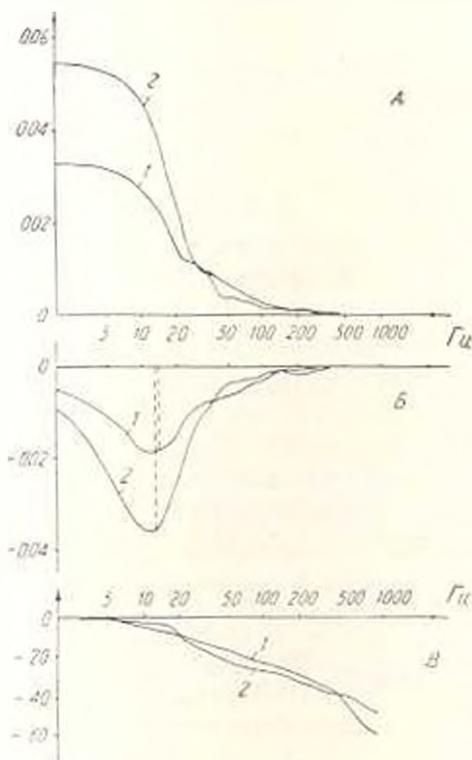


Рис. 3.

Рис. 3. Частотные характеристики соматического (1) и дендритного (2) ВПСН, приведенных на рис. 2 А. А—АЧХ, Б—МЧХ.

график функции $Y = \ln U$ (1) и прямая $Y = A + Bt$ (2), полученная методом регрессии. Как видно из рисунков, наклоны прямых, определяющие постоянную времени T [9], существенно отличаются друг от друга.

Результаты частотного анализа рассматриваемых кривых ВПСН представлены на рис. 3 в виде частотных характеристик—АЧХ, МЧХ и ЛАЧХ (рис. 3 А, Б, В). Для интерпретации полученных данных обратимся к динамической модели нейрона по Роллу в модификации, представленной на рис. 2 Б [3]. Мембрана тела клетки представлена R-C цепочкой и может рассматриваться как аperiodическое звено первого порядка, передаточную частотную характеристику которого можно задать выражением

$$Z(j\omega) = \frac{R_m}{1 + j\omega T_m} \quad (1)$$

где R_m —сопротивление мембраны сомы, T_m —постоянная времени мембраны сомы.

Дендритные структуры, по которым синаптическое воздействие передается от субсинаптической зоны к соме, представлены эквивалентным кабелем длиной L . Для аксо-соматического входа $L=0$. Следовательно, комплексный спектр ВПСП может быть задан как

$$U(j\omega) = z(j\omega) I(j\omega), \quad (2)$$

где $I(j\omega)$ — комплексный спектр субсинаптической зоны. Комплексный спектр ВПСП, соответствующего аксо-дендритному входу ($L \neq 0$), имеет вид:

$$U(j\omega) = \frac{Z_0 - Z(j\omega)}{[Z(j\omega) - Z_0 \operatorname{cth} \gamma L] \operatorname{sh} \gamma L} \cdot I(j\omega), \quad (3)$$

где Z_0 и γ — характеристическое сопротивление и коэффициент распространения эквивалентного кабеля соответственно.

Логарифмическая амплитудно-частотная характеристика функции (1) может быть с хорошей точностью представлена двумя отрезками, сопрягающимися на частоте $\omega_c = 1/T$ (излом характеристики составляет 20 дБ на декаду). По рис. 3 В видно, что излом ЛАЧХ обоих ВПСП приблизительно совпадает, однако надежное определение ω_c , а следовательно, и постоянной времени T по экспериментальной кривой ЛАЧХ вызывает определенные трудности.

Намного более точно этот параметр может быть вычислен по минимой составляющей амплитудно-частотной характеристики. Действительно, для аperiodического звена первого порядка минимая составляющая АЧХ на частоте ω_m имеет экстремальное значение:

$$V(\omega_m) \frac{K\omega T}{1 + \omega^2 T^2} = -\frac{K}{2}. \quad (4)$$

Найдя ω_m , при которой функция (4) проходит через свой минимум, можно определить постоянную времени звена $T = 1/\omega_m$. На рис. 3 Б наглядно показано, что графики минимых составляющих АЧХ для соматического (1) и дендритного (2) ВПСП достигают своего минимума почти одновременно, тогда как частоты излома ЛАЧХ обоих ВПСП трудно определить однозначно.

Таким образом, предлагаемая методика определения постоянной времени мембраны по минимуму минимой составляющей АЧХ экспериментального ВПСП позволяет получить однозначный результат, менее подверженный влиянию субъективных факторов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арешян Т. Г., Барсегян В. Д., Дунайвицер Е. Б., Чобанян А. С. Биолог. ж. Армении, 39, 9, 747—752, 1986.
2. Афифи А., Уилкс С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М., 1982.
3. Мелконян Д. С. Переходные процессы в нейронных системах. Ереван, 1987.
4. Мелконян Д. С., Арешян Т. Г. Изв. АН Арм. ССР, сер. техн. наук, 38, 5, 1985.
5. Такер Г. К., Уилкс Д. М. Упрощенные методы анализа систем автоматического регулирования. М., 1963.

6. Combs J. S., Curtis D. R., Eccles J. C. J. Physiol., 145, 3, 515—523, 1959.
7. Panardjian V. V., Gorodnov V. L. Neurosci. Lett., 45, 269—272, 1983.
8. Gorman A. L. F., Mtrolli M. J. Physiol., 227, 1, 35—49, 1972.
9. Lux H. D., Pollen D. A. J. Neurophysiol., 29, 2, 217—220, 1966.
10. Tsukahara N., Murakami F., Hultborn H. Exp. Brain Res., 22, 49—64, 1975.
11. Tsukahara N., Toyama Kosaku K. Exp. Brain Res., 4, 18—33, 1967.

Поступило 7.IV 1987 г.

Визлог. ж. Армения, т. 41, № 3, 1988

УДК 612.822.3

ТРАНСКАЛЛОЗАЛЬНЫЕ ИМПУЛЬСНЫЕ РЕАКЦИИ НЕЙРОНОВ ТЕМЕННОЙ АССОЦИАТИВНОЙ КОРЫ КОШКИ

Э. Г. АСТВАЦАТЯН

Институт физиологии им. Л. А. Орбели АН АрмССР. Ереван

Показано, что каллозальные нейроны располагаются в слоях I—VI, несколько преобладая в слоях IV—V. Средняя скорость аксонного проведения этих нейронов 5,7 м/с. Постсинаптические импульсные реакции регистрируются в слоях I—VI. Максимальная плотность нейронов с такими реакциями обнаружена в слое IV.

Ցույց է տրված, որ կալոզալ բջիջները տեղաբաշխված են I—VI շերտերում, որոշ գերակշռությամբ 4—5-րդ շերտերում: Կալոզալ բջիջների ախտանշին հաղորդականության միջին արագությունը կազմում է 5,7 մ/վրկ (1,9 մ/վրկ—16,3 մ/վրկ): Հետսինապտիկ իմպուլսային ռեակցիաները գրանցվել են 1—6-րդ շերտերում: Այդպիսի ռեակցիաներով օժտված բջիջների մաքսիմալ խտությունը հայտնաբերվել է 4-րդ շերտում:

It has been shown that callosal neurones are distributed in I—VI layers with some prevalence in IV—V layers. Average speed of axon carrying out of callosal neurones is 5.7 m/s (from 1.9 up to 16.3 m/s). Postsynaptic impulsive reactions have been recorded in I—VI layers. Maximum density of neurones with such reactions has been discovered in IV layer.

Кора теменная—каллозальный нейрон—импульсная реакция.

Имеющиеся в литературе сведения о локализации тел каллозальных нейронов в различных слоях коры [2, 5, 9], послонном распределении их аксонных терминалей [1, 7] разноречивы. Малочисленны данные о функциональных свойствах нейронов каллозальной системы [3, 6, 13].

В настоящей работе приводятся результаты изучения послонного распределения антидромных и постсинаптических импульсных реакций нейронов передней и средней супрасильвиевой извилины, вызванных раздражением гомотопических участков коры контралатерального полушария.

Материал и методика. Эксперименты проведены на взрослых беспородных кошках, анестезированных внутривентральным введением хлоралозы (30—40 мг/кг) или мексубутала (30—35 мг/кг) и обезлиженных внутримышечным введением дитилина (5—

Сокращения: НС—начальный сегмент