

сопряжения. Предполагается также [2], что K^+ принимает участие в феномене гетеросинаптического облегчения при выработке временных связей, т. е. в облегчении слабого условного входа. Калпневый механизм гетеросинаптического облегчения хорошо объясняет избирательность облегчения именно того слабого сигнала, активность которого совпадает по времени с постсинаптическим потенциалом действия.

Таким образом, физиологическое обоснование наличия логической цепочки—безусловное раздражение—потенциал действия—локальное повышение $[K^+]_i$ —пространственное буферирование K^+ глияльными клетками—умеренное увеличение $[K^+]_i$ в области слабого (условного) сигнала—облегчение этого синапса—позволяет рассматривать специфические особенности функционирования глияльных клеток в качестве механизма, обуславливающего замыкание обратной связи от постсинаптического элемента к пресинаптическому окончанию.

ЛИТЕРАТУРА

1. Воронин Л. А. Анализ пластических свойств центральной нервной системы. 302, Тбилиси, 1982.
2. Матишак Д. И. В сб.: Функции нейрологии. 193—199, Тбилиси, 1987.
3. Мелконян Д. С. Переходные процессы в нейронных системах. 407, Ереван, 1987.
4. Мелконян Д. С., Мкртчян О. А. Докл. АН АрмССР, 80, 4, 188—192, 1985.
5. Ройтбак А. И. В кн.: Общая физиология нервной системы. 607—702, Л., 1979.
6. Gardner-Medwin A. R. In: Functions of neuroglia. 139—145, Tbilisi, 1987.
7. Melkonian D. S., Mkrtchian H. H., Farnadjan V. V. Biol. Cybern., 45, 2, 79—88, 1982.
8. Miyake S., Fukushima K. Biol. Cybern., 50, 5, 377—384, 1984.
9. Ransom B. R., Kettermann H. In: Functions of neuroglia, 6, Tbilisi, 1989.
10. Tesanro G. Biol. Cybern., 33, 2—3, 187—200, 1986.

Получено 25.VI 1990 г.

Биол. журн. Армении. № 8.(43) 1990

УДК 612.8.52—50

РАСЧЕТ ПАРАМЕТРОВ НЕЙРОНА НА ПЕРСОНАЛЬНОЙ ЭВМ

А. Р. САРКИСЯН, В. Д. БАРСЕГЯН

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

Описывается методика и программа расчета постоянной времени мембраны тела нервной клетки и субсинаптического тока по экспериментальной кривой постсинаптического потенциала на персональной ЭВМ.

Եկարագրվում է անհատական էլեկտրոնային հաշվիչ մեքենայի օգնությամբ նյարդային բջի մարմնի թաղանթի ժամանակի շատաստվելի և միջոխապտիկ նյարդային հաշվարկման մեթոդ և ծրագիրը:

Сокращения: ПЭВМ—персональная ЭВМ. ПСП—постсинаптический потенциал. МЧХ—минимая частотная характеристика.

A method and program are described for calculation of somatic membrane time constant and subsynaptic current by experimental curve of a postsynaptic potential on a personal computer.

Нейрон—постоянная времени мембраны—постсинаптический потенциал—субсинаптический ток.

Применение математических методов и вычислительной техники в биологических исследованиях получило новое развитие в связи с массовым распространением ЭВМ, которые стали широко внедряться в нейрофизиологический эксперимент. Благодаря этому стало возможным сочетание методов цифровой обработки и моделирования. В работах [1, 3] предложен метод расчета постоянной времени мембраны и субсинаптического тока по экспериментальной кривой ПСП. В настоящей работе рассматривается реализация метода для системы реального времени на базе ЭВМ.

В качестве модели нервной клетки используется известная схема замещения, в которой мембрана тела клетки представлена R — C цепочкой, а дендритные структуры заменены эквивалентным кабелем [5, 6]

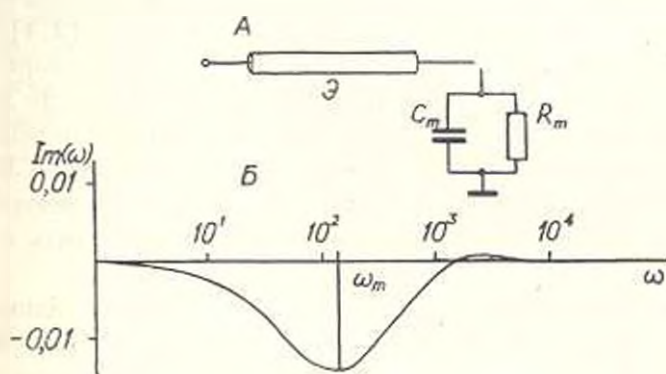


Рис. 1. А—схема замещения нейрона; Э—эквивалентный кабель; R_m , C_m —параметры тела нейрона; Б—определение постоянной времени тела нейрона по мнимой частотной характеристике $\text{Im}(\omega)$ ПСП; ω_m —частота, соответствующая минимуму МЧХ.

(рис. 1, А). При такой схеме тело клетки представляет собой инерционное звено 1-го порядка с передаточной частотной характеристикой

$$Z(\omega) = R_m (1 + j\omega T_m), \quad (1)$$

где $T_m = R_m C_m$ —постоянная времени мембраны. Если на вход звена подается импульс тока $I(t)$ в виде δ —функции (субсинаптический ток), а на выходе регистрируется потенциал $U(t)$ (постсинаптический потенциал), то в частотной области вход—выходное соотношение определяется простым выражением

$$U(\omega) = I(\omega) Z(\omega), \quad (2)$$

где $U(\omega)$ и $I(\omega)$ есть частотные характеристики ПСП и субсинаптического тока соответственно.

Постоянную времени T_m можно определять различными способами. В [3] T_m рассчитывается по логарифмической амплитудной частотной характеристике. В данной работе используется другой прием [1], основанный на том, что МЧХ инерционного звена 1-го порядка на частоте $\omega_m = 1/T_m$ имеет экстремум (минимум).

По кривой ПСП рассчитывается МЧХ и соответственно T_m , после чего по формуле (2)—частотные характеристики тока. По ним с помощью обратного преобразования Фурье рассчитывается кривая субсинхронного тока во временной области.

Программа, реализующая описанную методику расчетов, имеет блочную структуру и обладает большой гибкостью. Это значит, что пользователь может компоновать ее по-разному в зависимости от условий и способа задания входных данных (автоматически или вручную, с равномерной или неравномерной дискретизацией). Это в особенности касается расчета частотных характеристик, когда в зависимости от способа задания входных данных и желания исследователя выбирается та или иная программа расчета преобразований Фурье (быстрое, быстрое кусочно-линейное преобразование Фурье, а также эффективное преобразование Фурье методом подобных базисных функций [2, 4]).

Обработка ПСП с помощью ЭВМ начинается со сбора данных и записи их на магнитный диск. При автоматическом вводе данных запись на диск может не осуществляться—идет непосредственная обработка введенного сигнала. Вводимые данные (кривые ПСП) отображаются на экране дисплея, что дает возможность исследователю контролировать процесс ввода и при необходимости вносить в него коррективы.

Исследователь выбирает для обработки любую из записанных на диске кривых ПСП, задавая ее порядковый номер в ответ на соответствующий запрос программы, после чего выбранная кривая отображается на экране.

Затем программа осуществляет вызов подпрограммы преобразования Фурье для расчета частотных характеристик ПСП, которые также отображаются на экране. Находится минимум МЧХ (см. рис. 1, Б) и по соответствующей ему частоте ω_m рассчитывается постоянная времени T_m . Если исследователь обладает какими-то иными данными, то он может ввести другую, отличную от рассчитанной автоматически постоянную времени (для этого программа делает соответствующий запрос).

Расчет действительной $I_R(\omega)$ и мнимой $I_I(\omega)$ частотных характеристик тока, согласно принятой модели, осуществляется по формулам, полученным из (1) и (2) путем выделения действительной и мнимой части:

$$I_R(\omega) = (U_R(\omega) + \omega T_m U_I(\omega)) R_m,$$

$$I_I(\omega) = (U_I(\omega) + \omega T_m U_R(\omega)) R_m,$$

где $U_R(\omega)$ и $U_I(\omega)$ —соответственно действительная и мнимая частотные характеристики ПСП. Если значение параметра R_m известно пользователю, то оно вводится в машину и частотные характеристики то-

ка рассчитываются в физических единицах. В противном случае принимается $R_{in}=1$ и расчет тока осуществляется в относительных единицах.

В частотных характеристиках тока могут присутствовать высокочастотные составляющие, обусловленные погрешностями дискретизации исходного ПСП и погрешностями машинных расчетов. Для их устранения в программе предусмотрена процедура фильтрации. Способ подавления паразитных составляющих исходит из физического представления о том, что $R_{in}-C_{in}$ цепочка в схеме рис. 1, А играет роль аналогового фильтра, через который не могут проходить составляющие высоких частот, значительно превышающих частоту ω_{pi} . Для подавления этих составляющих частотные характеристики тока умножаются на частотную характеристику фильтра Баттерворта

$$\eta(\omega) = \left(1 + \left(\frac{\omega}{\omega_c}\right)^{2n}\right)^{-1/2},$$

где ω_c и n —параметры фильтра. Частота среза ω_c может рассчитываться автоматически по формуле $\omega_c = K\omega_{pi}$, где K —некоторый эмпирический коэффициент. Однако для достижения универсальности и гибкости в программе предусмотрен автоматизированный способ подбора параметров исследователем с использованием средств машинной графики. Рис. 2 иллюстрирует процедуру фильтрации и ее результаты.

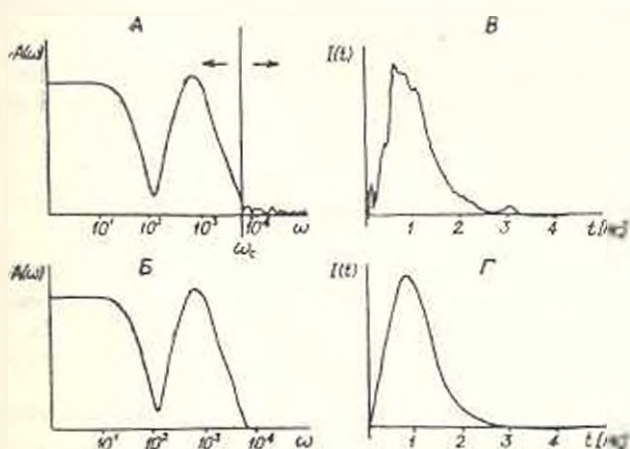


Рис. 2. Фильтрация. Передвижение вертикальной линии на дисплее влево или вправо по амплитудно-частотной характеристике тока $A(\omega)$ дает возможность выбрать частоту среза фильтра ω_c . (А). Б—амплитудно-частотная характеристика тока после подавления высоких частот. В, Г—субсинаптический ток: В—без фильтрации, Г—с фильтрацией

Расчет тока осуществляется с помощью одной из подпрограмм обратного преобразования Фурье по мнимой частотной характеристике. Наиболее удобной здесь может оказаться подпрограмма эффективного обратного преобразования Фурье методом подобных базисных функций [2], так как она подразумевает представление исходных данных в логарифмической шкале, что характерно для частотных характеристик.

Все получающиеся кривые в процессе обработки отображаются на экране. При этом имеется возможность менять размеры изображения с помощью клавиатуры, а также выводить его на печать. Кроме того, после расчета субсинаптического тока можно повторно просмотреть все хранящиеся в памяти кривые (ПСП, все частотные характеристики и

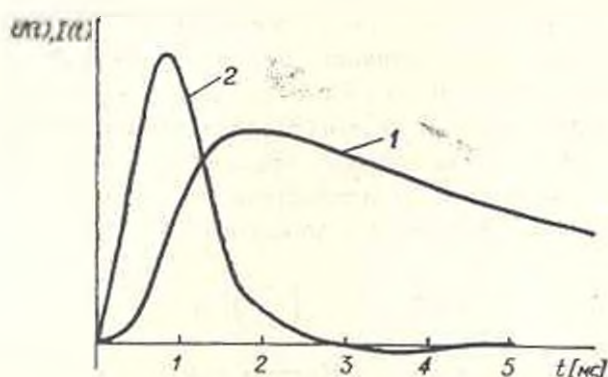


Рис. 3. Экспериментальная кривая ПСП (1) и рассчитанная по ней кривая субсинаптического тока (2).

ток), а также вывести их графики и численные значения на печать. Процесс фильтрации также можно повторить, что дает возможность точнее подбирать параметры фильтра, оценивая результаты фильтрации по рассчитанной кривой тока.

На рис. 3 приведена одна из обработанных с помощью данной программы кривых ПСП и полученная в результате кривая субсинаптического тока.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барсегян В. Д., Городнов В. Л. Биол. журн. Армении, 41, 3, 216—221, 1988.
2. Мелконян Д. С. Переходные процессы в нейронных системах. Ереван, 1987.
3. Мелконян Д. С., Мелконян А. А., Мкртчян О. А., Саркисян Дж. С., Хонджарян Н. С. В кн.: Нейронные механизмы интегративной деятельности мозжечка, 242—246. Ереван, 1979.
4. Рабинер Л., Гоулд Б. Теория и применение цифровой обработки сигналов. М., 1978.
5. Jack J. J. B., Noble D., Tsien R. W. Electric current flow in excitable cells. Oxford, 1975.
6. Rall W. Biophysical J., 9, 1483—1508, 1969.

Поступило 25.VI 1990 г.