

С. П. Романов

МОДЕЛИРОВАНИЕ СВОЙСТВ ИОННОГО КАНАЛА И ИССЛЕДОВАНИЕ ЕГО РОЛИ В ФОРМИРОВАНИИ ИМПУЛЬСНОЙ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНА

Предложен работающий в реальном масштабе времени электронный аналог нейрона, последовательность преобразования сигналов в котором соответствует процессам, происходящим в синапсе, постсинаптической мембране и соме нервной клетки. Представления о синапсе как о ключе и о постсинаптической мембране как об ионном канале с изменяющейся под действием медиатора и внутриклеточного потенциала проводимостью, реализованные на физической модели, позволили создать аналог нейрона на основе генератора импульсов, в котором возможно воспроизвести работу синаптического аппарата и структуру дендритов нейрона. Процессы преобразования импульсных потоков, характерные для нейронов различных типов, например мотонейронов и клеток Реншоу, промоделированы посредством изменений параметров сопротивления и емкости мембраны. Результаты исследования простых нейронных сетей показали возможность использования предложенных аналогов для изучения принципов организации нейронных структур и механизмов взаимодействия нейронов, в частности, в системе управления движением.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время в экспериментальных и модельных исследованиях выявляются все более тонкие механизмы организации и функционирования нейрона [10, 11]. Продолжается изучение свойств формальных нейронов [5], адаптивных нейроподобных элементов [6] или устройств для моделирования нейрона [4], выполненных на элементах цифровой техники. Эти объекты воспроизводят отдельные характеристики биологических нейронов — память, перестройку весов входов, адаптацию и т. п. и реализуют функцию сумматора (интегратора) входных воздействий [7, 20]. На основе результатов работ Ходжкина и Хаксли [25] в теоретическом плане рассматривается роль ионных каналов (ИК) в генерации ритмической активности нейронов [13, 14], а также исследуется влияние свойств дендритов на эффективность постсинаптических сдвигов внутриклеточного потенциала (ПСП) в области генераторной зоны нейрона [21, 24, 26]. Представления Экклса [22] о синапсе как о ключе, изменяющем проводимость постсинаптической мембраны (ПСМ), учитываются в математических выражениях формирования ВПСП и ТПСП только как стационарные условия возбужденной или невозбужденной мембраны [14]. Динамические процессы в момент замыкания «ключа» в уравнениях обычно не рассматриваются, а выявленные с применением метода фиксации напряжения нелинейности вольт-амперных характеристик ПСМ объясняются потенциалозависимостью насосных токов [9, 14, 23, 27] или нелинейностью характеристик дендритов [8, 12], по мере деполяризации мембраны которых уменьшается выходящий ток. Математический аппарат не позволяет наглядно представить решение системы нелинейных дифференциальных уравнений, учитывающих кинетику ИК, и требует их линеаризации, что ведет к упрощению и потере существенных свойств объекта в исследуемой модели. Такие уравнения могут быть решены в реальном масштабе времени на устройствах, являющихся электронными аналогами нейрона, особенностям формирования импульсных потоков на выходе которых и посвящена данная работа.

МЕТОДИКА

Эксперименты были проведены на электронном аналоге нейрона [3], у которого временные параметры импульсов, генерируемых на выходе и

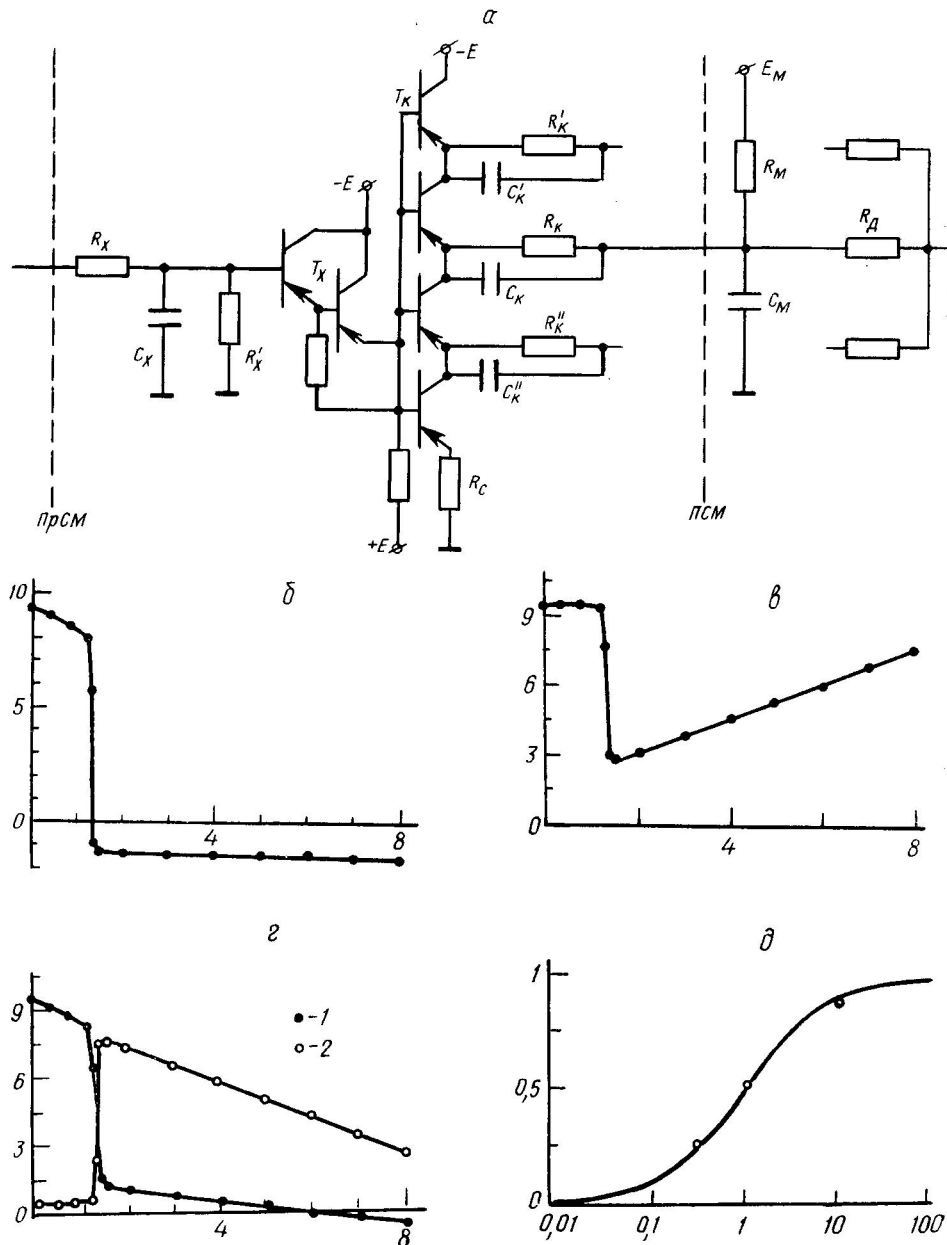


Рис. 1. Модель и свойства ионного канала в электронном аналоге нейрона. а — эквивалентная электрическая схема преобразования сигналов в синапсе. ПрСМ — пре-, ПСМ — постсинаптическая мембрана. Индексы относятся к элементам, моделирующим процессы: х — выделение и распад химического передатчика, к — сопротивление R и емкость C ионного канала, м — сопротивление R и емкость C ПСМ. R_d — сопротивление дендрита, T — «ключ», E — источники градиентных потенциалов. б—г — графики зависимости сопротивления «ключа» (б), величины мембранного потенциала (в), разности потенциалов на ПСМ — 1 и тока ионного канала — 2 (г) (ось ординат, усл. ед.) от концентрации медиатора (ось абсцисс, усл. ед.). д — зависимость величины ПСП от соотношения сопротивлений ионного канала (R_k) и мембраны (R_m). Линией указана теоретическая зависимость, светлыми кружками — измерения на модели. По оси абсцисс — R_k/R_m (лог. масштаб); по оси ординат — величина потенциала (измеряется от уровня «1», которому соответствует внутриклеточный потенциал).

Fig. 1. The synaptic model and properties of the ion channel in the electron analogue of a neuron.

поступающих на его входы (1 мс), примерно соответствуют параметрам потенциалов действия нейрона нервной системы позвоночных. На рис. 1, а представлена принципиальная схема одного входа модели, которая

может рассматриваться как эквивалентная схема ИК в области синапса. Особенностью схемы является введение ключа T_k [1, 2], управление которым осуществляется имитирующим воздействием медиатора на ПСМ напряжением на конденсаторе C_x . Постоянные времени $R_x C_x$ и $R'_x C'_x$ входной цепи модели соответствуют времени выделения и распада медиатора в синаптической щели. Параметры R_k и C_k представляют эквивалентные сопротивление и емкость ИК, шунтирующие сопротивление R_m мембраны при замыкании ключа, а R_c — сопротивление внеклеточной среды в области синапса. Цепочки $R'_k C'_k$ и $R''_k C''_k$ отражают свойства других ИК рассматриваемого синапса, которые могут подключаться к иным цепочкам $R_m C_m$; напряжения с их выходов суммируются через сопротивления R_d дендрита или тела клетки в области ее генераторной зоны. Введение в модель электронных ключей, управляемых входным сигналом, позволило построить не критичный к количеству входов аналог нейрона на основе генератора импульсов [15]. Значения резисторов R_m и конденсаторов C_m отражают свойства мембраны нейрона, моделируя эффект расположения синапсов на его соме и дендритах, а возможность их параллельного подключения к генераторному механизму (низкопороговой зоне) позволяет реконструировать дендритный аппарат нейрона, воспроизводя в моделях свойства мотонейронов, клеток Реншоу, возбуждающих и тормозных интернейронов [19].

Концентрация медиатора в синаптической щели зависит от частоты следования импульсов по данному входу и для текущего времени t от момента прихода очередного импульса вычисляется по формуле

$$K_n(t) = ((K - K_{n-1}) \cdot (1 - \exp(-\tau/R_x C_x)) + K_{n-1}) \cdot \exp(-(t - \tau)/R'_x C'_x),$$

где K — максимально возможная концентрация медиатора, K_{n-1} — остаточная концентрация медиатора в синаптической щели к моменту прихода очередного импульса n длительностью τ по аксону этого входа. Далее используем два положения: медиатор является ключом, открывающим ИК [22], и проводимость ПСМ регулируется концентрацией медиатора в синаптической щели [11]. Максимальное открытие ИК определяет вес данного входа, который зависит от соотношения сопротивлений мембраны и ИК в области синапса. Емкости C_m мембраны и C_k ИК определяют временные параметры развития ПСП, а число одновременно активируемых ИК — его амплитуду. Невозможность аналитического решения уравнений в рассматриваемой цепочке преобразований заставила обратиться к исследованию электронной модели. Полученные результаты позволяют непосредственно сравнить данные модельных и нейрофизиологических экспериментов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для отождествления свойств ИК на модели измеряли напряжение на конденсаторе C_m , соответствующее ПСП нейрона, и на входе R_k ИК в области синаптической щели при изменении напряжения на конденсаторе C_x , соответствующее выделяемому в синаптическую щель количеству медиатора. Последовательно с R_k могут включаться источники напряжения, имитирующие насосную функцию отдельных ионов за счет градиентных электрохимических потенциалов, которые в нашем случае моделируются только источниками напряжения E_m и $\pm E$. Данные измерений для трех значений весов входов, характерных для маленьких, средних и больших нейронов, представлены в таблице. По мере увеличения концентрации медиатора (C_x) напряжение на C_m сначала незначительно возрастало, а затем резко падало до уровня, определяемого отношением сопротивлений ИК и мембраны, а при дальнейшем повышении концентрации медиатора возрастало от минимального значения. Характерно, что после замыкания ключа напряжения на входе ИК оставались неизменными для различных значений весов входов, т. е.

Напряжение в различных точках схемы модели ионного канала
Potentials in Different Points of the Ion Channel Model

R_K/R_M	C_x						
	0	0,4	0,8	1,2	1,3	1,4	1,5
0,3	9,40	9,44	9,46	9,38	7,69	2,82	2,69
	9,25	9,29	9,30	9,19	6,91	0,31	0,15
1,0	9,74	9,76	9,78	9,76	9,20	6,47	5,33
	9,57	9,59	9,62	9,56	8,35	2,58	0,15
10	9,88	9,89	9,92	9,92	9,86	9,50	8,95
	9,71	9,72	9,75	9,71	9,00	5,45	0,17

R_K/R_M	C_x							
	1,6	2,0	3,0	4,0	5,0	6,0	7,0	8,0
0,3	2,74	3,00	3,79	4,43	5,16	5,87	6,61	7,32
	0,22	0,57	1,58	2,54	3,54	4,52	5,52	6,50
1,0	5,36	5,52	5,99	6,44	6,90	7,35	7,82	8,27
	0,22	0,57	1,58	2,54	3,54	4,52	5,52	6,50
10	8,96	9,00	9,10	9,20	9,30	9,40	9,50	9,59
	0,23	0,57	1,58	2,54	3,54	4,52	5,53	6,50

Примечания. C_x — напряжение на конденсаторе, имитирующее концентрацию химического передатчика в синаптической щели; R_K , R_M — эквивалентные сопротивления ионного канала и мембраны соответственно. Над чертой указаны значения напряжений на конденсаторе, имитирующей емкость мембраны, под чертой — на сопротивлении ионного канала.

параметры ключа не зависели от свойств ПСМ и управлялись только медиатором. Характеристики собственно ИК приведены на рис. 1, б — д. Сопротивление ключа можно вычислить по значениям разностей напряжений на конденсаторе C_x и на входе R_K ИК. Если концентрация медиатора была близка к нулю, ключ обладал большим сопротивлением (сопротивлением утечки), которое незначительно снижало величину мембранного потенциала (рис. 1, б), равную в модели 10 В. Допороговые изменения концентрации медиатора незначительно изменяли сопротивление ключа, пока лавинообразно не наступало его полное открытие. Отрицательная величина сопротивления свидетельствует о том, что ключ превращался в активный генератор тока, обеспечивающий направленное движение ионов через каналы ПСМ. Изменение величины мембранного потенциала (рис. 1, в) также носило ступенчатый характер, но после резкого спада напряжения в результате открывания ИК ПСП возрастал пропорционально увеличению концентрации медиатора. Этот процесс, более выраженный у крупных нейронов, может являться одним из механизмов пресинаптического торможения [22]. Глубина спада определялась отношением сопротивлений открытого канала и ПСМ. Чем меньше было это отношение (см. таблицу), тем большими были перепад внутриклеточного напряжения в области синаптического входа и его влияние на генераторный механизм. На рис. 1, г представлены графики изменений тока ИК, вычисленного по разностям напряжений на его входе и выходе, и потенциала ПСМ, определенного относительно напряжения, которое создавалось концентрацией медиатора. В момент открывания ключа ток ИК возрастал, а затем по мере увеличения концентрации медиатора убывал. Потенциал ПСМ уменьшался скачкообразно и с ростом концентрации медиатора продолжал убывать, становясь отрицательным (инверсия тока) быстрее у мелких нейронов.

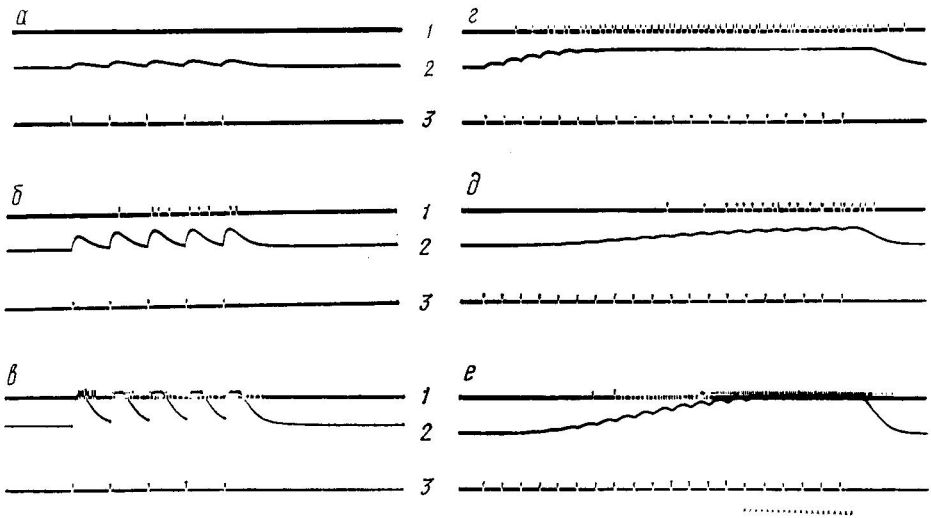


Рис. 2. Зависимость ВПСП и импульсных реакций нейрона на активацию входа от веса и расположения синапсов.

a — постсинаптический ответ, характерный для крупных нейронов, когда вес входа мал (мотонейрон); *б, в* — то же для средних и мелких нейронов (например, клеток Реншоу) соответственно; *г* — то же, что и *a*, но при увеличенной частоте стимуляции; *д, е* — при расположении синапсов на дендритах нейронов: 1 — выход нейрона, 2 — ВПСП, 3 — вход нейрона. Калибровка 10 мс.

Fig. 2. Dependence of the EPSP (and pulse neuron) responses to the input activation on the weight and arrangement of synapses.

На рис. 1, *д* представлены теоретическая кривая и результаты модельного эксперимента по определению ПСП, величина которого была обратно пропорциональна отношению сопротивлений ИК и ПСМ. В соответствии с рис. 1, *а* выражение для определения потенциала на конденсаторе C_m можно записать с использованием закона Ома: $U_{C_m} = E_m \times \frac{R_d}{R_m + R_d + R_m \cdot R_d / (R_k + R_c)}$. Если ИК был закрыт, то $R_k \rightarrow \infty$ или к сопротивлению утечки, а U_{C_m} равнялось равновесному внутриклеточному потенциалу, уровень которого обозначен на графике 1. Когда ИК были открыты, смещение равновесного потенциала определялось отношением $R_m \cdot R_d / (R_k + R_c)$, которое различалось для больших и малых нейронов. Чем меньше было R_k , которое связано с количеством одновременно активируемых синапсов, тем к меньшей величине стремилось U_{C_m} , определяя уровень максимального смещения внутриклеточного потенциала.

Динамические процессы изменения внутриклеточного потенциала и формирования ВПСП при различных соотношениях R_k/R_m показаны на рис. 2. Чем меньше было R_k по отношению к R_m , тем выше была амплитуда ВПСП и интенсивнее был ответ нейрона.

Различия весов входов и постоянных времени ПСМ в аналоге нейрона позволили воспроизвести процессы преобразования импульсных потоков, характерные для больших, средних и малых нейронов. На рис. 3 представлены гистограммы межимпульсных интервалов в последовательностях импульсов на выходе моделей нейрона при активации возбуждающих входов, «расположенных» на дендритах на различных расстояниях от сомы клетки. Результаты экспериментов показали, что при одних и тех же свойствах генераторного механизма и входной цепи сопротивление и емкость мембраны нейрона, коррелирующие с его размерами, влияли на диапазон генерации импульсов на выходе модели при одинаковых воздействиях. Малые нейроны были менее чувствительны к их возбуждению в диапазоне низких частот, так как они генерировали высокочастотные пачки импульсов, но различия в ответах в случае возбуждения разных входов проявлялись во время их высокочастотной стимуляции.

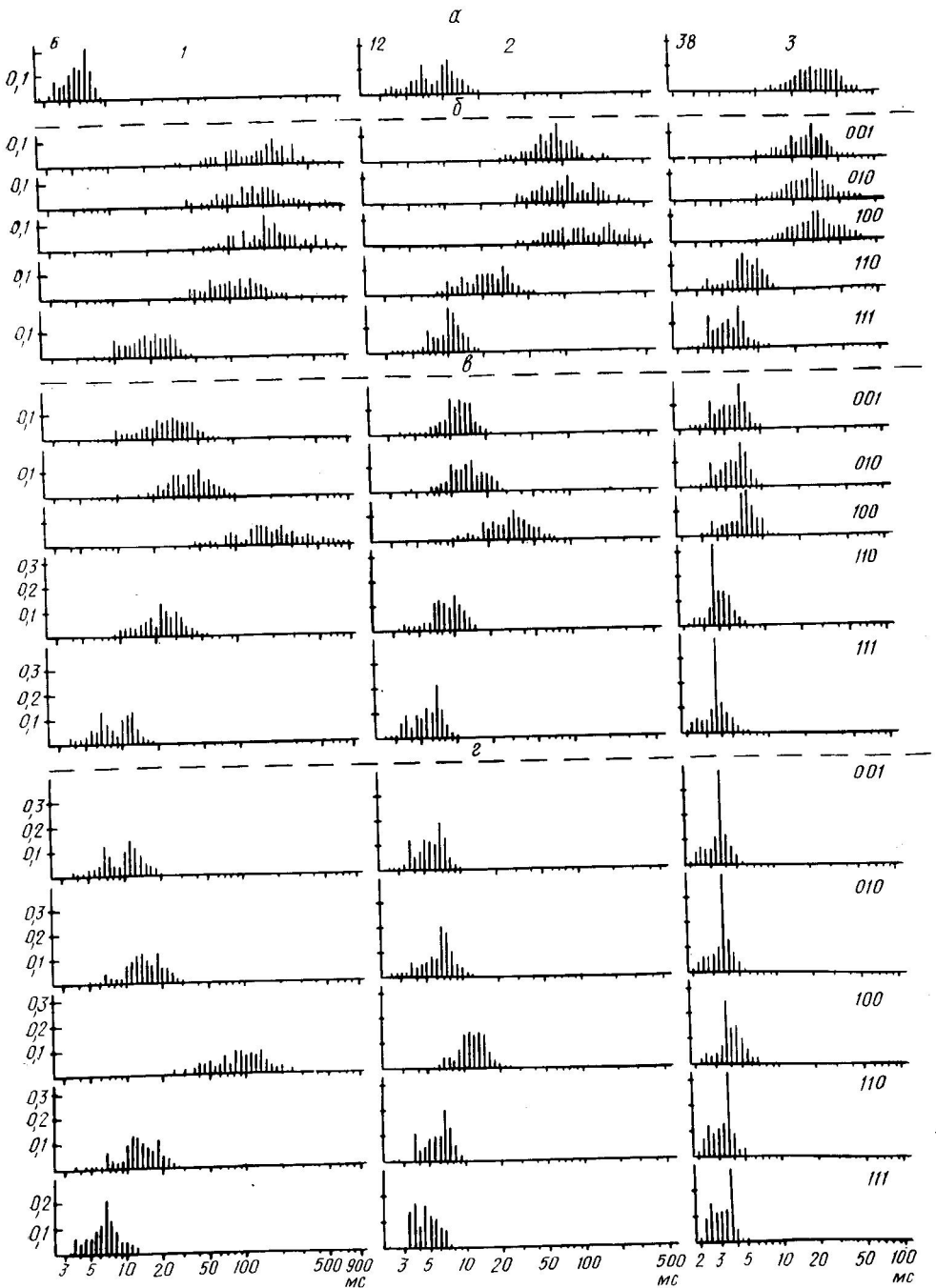


Рис. 3. Зависимость активности нейрона от его размера и расположения возбуждающего синаптического входа на дендрите.

а — гистограммы распределения межимпульсных интервалов на возбужденном входе нейрона, *б* — на выходе крупных, средних и мелких нейронов соответственно (справа указаны количество синаптических входов и их расстояние от сомы клетки) при различных интенсивностях возбуждающего сигнала — 1—3 (вверху указана средняя величина межимпульсного интервала, мс). По оси абсцисс — величина межимпульсного интервала (лог. масштаб), мс; по оси ординат — вероятность появления межимпульсного интервала.

Fig. 3. Dependence of the neuronal activity on the neuron size and on the arrangement of the exciting synaptic input on the dendrite.

Представленные гистограммы межимпульсных интервалов были получены в стационарных условиях возбуждения входов непрерывными последовательностями импульсов. Реакции нейронов наиболее отчетли-

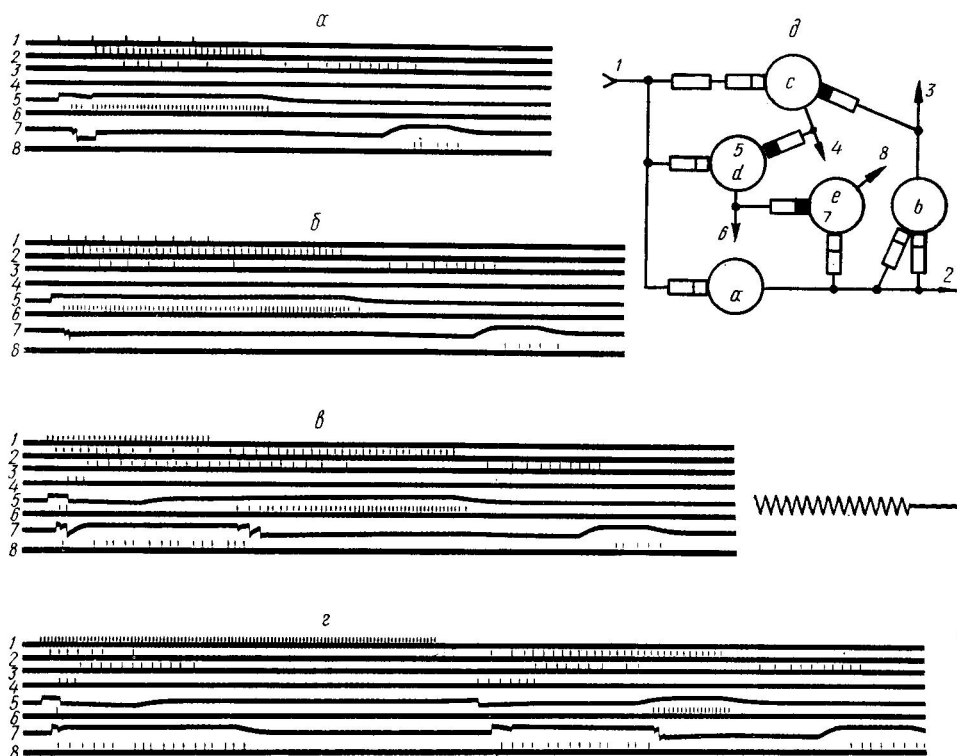


Рис. 4. Взаимодействие аналогов нейронов в простой нейронной сети.

a-e — осциллограммы сигналов в различных точках схемы; *d* — схема исследуемой нейронной сети. Калибровка 10 мс. 1—8 на схеме — точки отведения потенциалов, которым соответствуют номера лучей осциллограмм (1—8).

Fig. 4. Interaction of the neuron analogues in the simple neuronal network.

во обнаруживались в моменты активации входов или изменений частоты входной последовательности импульсов. Наличие ИК и ключа на входе модели придавало процессам взаимодействия новые свойства [16, 17], отличные от тех, которые присущи сумматору даже с модифицированными синапсами [7, 20, 24]. Это проявилось в исследовании закономерностей преобразования импульсных потоков в простой нейронной сети, которая была образована группой нейронов, объединенных через возбуждающие и тормозные входы. На рис. 4, *d* показана схема исследуемой сети, в которой нейроны *a*, *c* и *d* возбуждались входным сигналом. Нейроны *b* и *e* возбуждались сигналом с выхода нейрона *a*. Кроме того, нейроны *b*, *c* и *d* имели тормозные входы соответственно к нейронам *c*, *d* и *e*. Уже в такой простой сети «двухходовых» нейронов возникали взаимоотношения, разобраться в закономерностях формирования последовательности импульсов на выходах которых можно было только по регистрациям ПСП. На рис. 4, 5, 7 приведены суммарные ПСП возбуждающего и тормозного входов нейронов *d* и *e*. В отсутствие входного сигнала все нейроны структуры были неактивны. Рассмотрим закономерности их активации при возбуждении входа 1 сети.

Нейрон *a* при малой интенсивности входного сигнала трансформировал эту активность на выходе в непрерывную последовательность импульсов. Увеличение интенсивности действия входа приводило к разделению последовательности импульсов на выходе на две пачки, и нейрон отвечал по типу «on — off». Так же отвечал и нейрон *b*, генерируя пачки импульсов в начале возбуждения входа и при его прекращении. Нейрон *c* не возбуждался под влиянием входного сигнала малой интенсивности (рис. 4, *a*, 4, *b*, 4), но с увеличением интенсивности входного

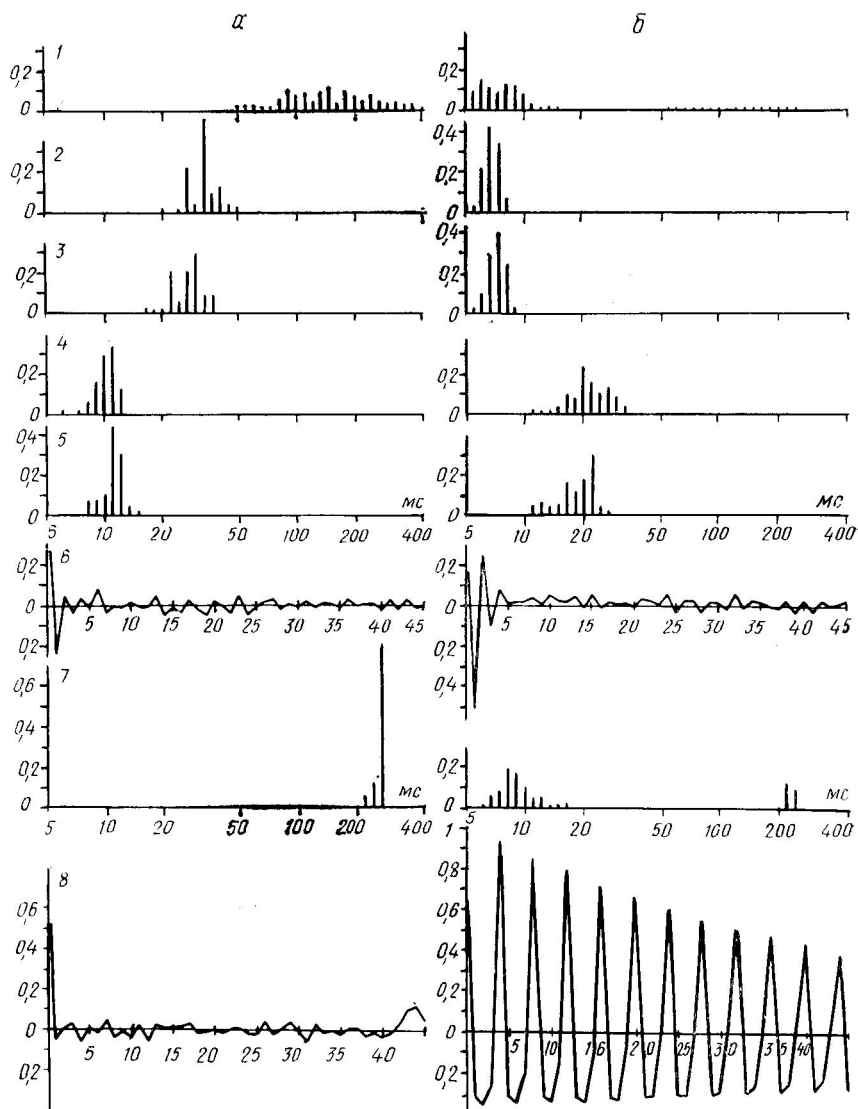


Рис. 5. Взаимодействие мотонейрона — МН (а) и клетки Реншоу — КР (б).

1—5 — гистограммы межимпульсных интервалов на выходах нейронов при частоте возбуждения МН 20, 30, 40, 50 и 70 Гц соответственно; 6 — автокорреляционные функции межимпульсных интервалов при отсутствии связи КР с МН; 7, 8 — гистограммы и автокорреляционные функции межимпульсных интервалов нейронов в условиях, когда КР оказывает тормозное действие на МН.

Fig. 5. Interaction between the motoneuron (a) and the Renshaw cell (b).

сигнала генерировал последовательность импульсов, прерываемую тормозным сигналом по входу 3 (в, г). Нейрон d при малых интенсивностях входа генерировал последовательности импульсов, которые прерывались тормозными посылками с выхода нейрона с. Нейрон e не успевал возбудиться сигналом малой интенсивности, так как тормозные влияния оказались более сильными. За счет возбуждения с выхода нейрона a гиперполяризация уменьшалась (рис. 4, а, 7, б, 7), но интенсивность возбуждения была недостаточной для вызова генерации импульса на выходе нейрона e. Только после прекращения активности на входах в процессе закрывания ИК в результате снижения концентрации медиатора происходило увеличение деполяризующего тока, который вызывал реакцию «отдачи», часто наблюдаемую при регистрации нейронной активности в нейрофизиологических экспериментах. Повышение интен-

сивности действия входа (рис. 4, *в*, *г*) приводило сначала к деполяризации сдвигу ПСП и генерации нейроном *e* серии импульсов, прерываемой тормозными влияниями с выхода нейрона *d*. Реакция отдачи определялась процессами восстановления исходного состояния ИК при снятии возбуждения с входов, а ее длительность регламентировалась временными отношениями между прекращением активности и предшествующей интенсивностью возбуждающих и тормозных влияний на входах нейронов.

Уже такая простая сеть из аналогов с ограниченным числом входов нейронов с моделированием работы ИК свидетельствует о значительном разнообразии активности отдельных элементов, отличающих ее от существующих моделей нейронов и приближающих ее поведение к биологическому прототипу. Возможность воспроизведения процессов преобразования сигналов, присущих различным типам нейронов, позволила изучить взаимодействие мотонейронов и клеток Реншоу, которые образуют цепи возвратного торможения на выходе системы непосредственного управления движениями [19]. На рис. 5 представлены результаты исследований на модели при наличии тормозного влияния клетки Реншоу, возбуждаемой по коллатералям моторного аксона, на мотонейроны или при его отсутствии. Если тормозная связь между клетками Реншоу и мотонейронами отсутствовала, то с увеличением интенсивности возбуждения мотонейрона генерация импульсов на его выходе происходила с меньшими межимпульсными интервалами. В то же время клетка Реншоу, генерирующая пачки импульсов, частота следования которых соответствовала частоте активности мотонейрона при незначительном уровне его возбуждения, с увеличением активности мотонейрона переходила к непрерывной генерации разрядов в области более высоких частот. В данном случае аутокорреляционная функция (рис. 5, 6) межимпульсных интервалов на втором шаге для каждого нейрона практически затухала. Если клетка Реншоу оказывала тормозное действие на мотонейрон, происходила стабилизация генерации в области низких частот определенного числа разрядов мотонейронов за некоторый промежуток времени с десинхронизацией их межимпульсных интервалов, тогда как сама клетка Реншоу стабилизировала свою активность, генерируя пачки импульсов в широком диапазоне изменения возбуждения мотонейрона [18]. В этом случае аутокорреляционная функция длительностей межимпульсных интервалов мотонейронов затухала на первом шаге независимо от уровня его возбуждения, а аналогичная функция для клетки Реншоу имела колебательный характер, причем периодичность колебаний определялась количеством импульсов в пачке, а декремент затухания — интенсивностью возбуждения мотонейрона. Таким образом, при помощи анализа аутокорреляционных функций межимпульсных интервалов в центральной нервной системе можно выявить группы специфических нейронов, связанных через обратные связи в кольцевые структуры.

ОБСУЖДЕНИЕ

Электронно-дырочная проводимость полупроводников, которая в предложенной схеме регулируется потенциалами, формируемыми RC-цепочками, имеет некоторую аналогию с потенциалозависимыми токами ИК биологических мембран, что позволяет на их основе решать в реальном масштабе времени дифференциальные уравнения, описывающие происходящие в нейронах процессы преобразования импульсных потоков. Хотя рассмотрены только статические характеристики модели ИК, адекватность представлений подтверждается характеристиками мембранных токов в постсинаптических процессах центральных нейронов [14]. Некоторые различия в представлении материала связаны с тем, что у реального нейрона функции ИК изучаются с использованием ме-

тогда фиксации внутриклеточных потенциалов, а на модели поведение ИК исследовалось нами при изменении концентрации медиатора на его входе. Наше заключение о том, что параметры «ключа» не зависят от свойств ПСМ и управляются только медиатором, полностью согласуется с постулатом, согласно которому «синаптические ИК не могут быть активированы изначально смещением потенциала на мембране. Это способен сделать только медиатор» ([14], с. 308). Представленная на рис. 1, б характеристика аналога ИК полностью соответствует известной модели кинетики механизма активации ПСМ, предложенной Стивенсоном, одно из положений которой гласит, что канал может существовать только в одном из двух состояний — открытом или закрытом. Модель ИК в данном аналоге нейрона делает его поведение наиболее приближенным к процессам преобразования сигналов в биологическом нейроне. Результаты экспериментов показали, что дендритный аппарат, градуально преобразуя интенсивность входных сигналов, передает информацию, точность и широта диапазона которой тем больше, чем большее количество функционально объединенных синапсов находится на дендрите. Модуляция выходного импульсного потока по входам нейрона позволяет в фиксированной структуре передавать сигналы в различных направлениях. Модель нейрона с аналогами ИК может быть эффективно использована как элемент для моделирования и исследования механизмов преобразования сигналов в нейронных сетях спинального уровня системы управления движениями, организация которых достаточно изучена, а их функционирование на уровне взаимодействия нейронов в целостной структуре остается гипотетическим.

MODELLING OF THE ION CHANNEL CHARACTERISTICS AND INVESTIGATION OF THE CHANNEL ROLE IN FORMATION OF PULSE NEURON ACTIVITY

S. P. Romanov

*I. P. Pavlov Institute of Physiology,
Academy of Sciences of the USSR, Leningrad*

Summary

The electron analogue of a neuron working in real time scale is suggested. The sequence of signals' transformation in this analogue is in line with synaptic, postsynaptic membrane and somatic processes. Data on the synapse as on a "key" and on the postsynaptic membrane as on the ion channel with conductivity changed under the influence of a mediator and intracellular potential permit making the neuron analog on the basis of the pulse generator with the possibility to reproduce the synaptic apparatus activity and the neuronal dendrites' structure. The processes of the impulse flow transformation characteristic for neurons of different types, for example motoneurons and Renshaw cells are modelled by changing the parameters of the membrane resistance and capacity. The study of simple networks has shown possible to use the suggested analogues for investigating principles of neuronal structure organizations and mechanisms of neuronal interactions, particularly in the motor control system.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. А. с. 283700 СССР. МКИ G 06 G 7/60. Модель нейрона / С. П. Романов.— Опубл. 06.10.70, Бюл. № 31.
2. А. с. 290404 СССР. МКИ H 03 F 3/04. Эмиттерный повторитель / В. М. Максимов, С. П. Романов.— Опубл. 22.12.70, Бюл. № 2.
3. А. с. 623214 СССР. МКИ² G 06 G 7/60. Модель нейрона / С. П. Романов.— Опубл. 05.09.78, Бюл. № 33.
4. А. с. 883927 СССР. МКИ³ G 06 G 7/60. Устройство для моделирования нейрона / Г. А. Галуев, В. К. Ревинский, Ю. В. Чернухин.— Опубл. 23.11.81, Бюл. № 43.
5. А. с. 1013984 СССР. МКИ³ G 06 G 7/60. Формальный нейрон / В. Г. Редько, И. А. Янушевский.— Опубл. 23.04.83, Бюл. № 15.
6. А. с. 1103259 СССР. МКИ³ G 06 G 7/60. Адаптивный нейроподобный элемент / О. К. Крацов.— Опубл. 15.07.84, Бюл. № 26.

7. Аршавский Ю. И., Беркинблит М. Б., Ковалев С. А. и др. Анализ функциональных свойств дендритов в связи с их структурой // Модели структурно-функциональной организации некоторых биологических систем / Под ред. И. М. Гельфанда.— М.: Наука, 1966.— С. 28—70.
8. Гутман А. Дендриты нервных клеток: Теория, электрофизиология, функция.— Вильнюс: Мокслас, 1984.— 144 с.
9. Калинина Н. И., Курчавый Г. Г., Рябов Б. Т. Потенциал равновесия моносинаптических ВПСП в мотонейронах лягушки // Нейрофизиология.— 1986.— 18, № 4.— С. 534—542.
10. Костюк П. Г. Взаимодействие ионных каналов поверхностной мембраны и клеточного метаболизма как основа пластичности функции нервной клетки // Мозг и поведение. VIII Международный симпозиум (Либлице, 27 мая—2 июня 1984 г.): Тез. докл.— Прага, 1984.— С. 23.
11. Костюк П. Г. Методологические проблемы современной нейрофизиологии // Биология и медицина: философские и социальные проблемы взаимодействия.— М., 1985.— С. 37—46.
12. Марченко С. М., Обухов А. Г., Крышталь О. А. Одиночные АТФ-активируемые каналы сенсорных нейронов крысы // Докл. АН СССР.— 1987.— 296, № 4.— С. 1005—1007.
13. Мионов С. Л. Модельное исследование механизмов ритмической активности нейронов млекопитающих // Нейрофизиология.— 1984.— 16, № 4.— С. 445—451.
14. Общая физиология нервной системы // Руководство по физиологии / Под ред. П. Г. Костюка, А. И. Ройтбака.— Л.: Наука, 1979.— 717 с.
15. Романов С. П. Модель нейрона // Некоторые проблемы биологической кибернетики / Под ред. А. И. Берга.— Л.: Наука, 1972.— С. 276—281.
16. Романов С. П. Исследование некоторых процессов переработки информации в нейронных сетях // Там же.— С. 281—288.
17. Романов С. П. Моделирование механизмов спинального уровня управления мышечным сокращением: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Л., 1974.— 25 с.
18. Романов С. П. Исследование на модели роли клеток Реншоу в регуляции разрядов мотонейронов // Физиол. журн. СССР.— 1976.— 62, № 4.— С. 528—536.
19. Романов С. П. Модель системы α -мотонейрон—клетка Реншоу и мышечное сокращение // Регуляция и сенсорное обеспечение движений / Под ред. Н. Ф. Подвигина, Ю. Т. Шапкова.— Л.: Наука, 1987.— С. 204—214.
20. Фролов А. А., Муравьев И. П. Нейронные модели ассоциативной памяти.— М.: Наука, 1987.— 161 с.
21. Шаповалов А. И., Ширяев Б. И. Передача сигналов в межнейронных синапсах.— Л.: Наука, 1987.— 173 с.
22. Экклс Дж. Физиология синапсов.— М.: Мир, 1966.— 396 с.
23. Daniel G. Variations in amplitude and time course of inhibitory postsynaptic currents // J. Neurophysiol.— 1986.— 56, N 5.— P. 1424—1438.
24. Griffith J. S. Mathematical neurobiology.— London; New York: Acad. press, 1971.— 161 p.
25. Hodgkin A. L., Huxley A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // J. Physiol.— 1952.— 117, N 3.— P. 500—544.
26. Rall W. Theoretical significance of dendritic trees for neuronal input-output relations // Neural theory and modelling / Ed. by R. F. Reiss.— Palo Alto: Stanford Univ. press, 1964.— P. 73—97.
27. Redman S. Excitatory synaptic transmission in the central nervous system // Neurosci. Lett.— 1987.— N 27, Suppl.— P. 2—6.

Ин-т физиологии им. И. П. Павлова АН СССР, Ленинград

Поступила 29.06.88

УДК 612.826.4:616—009.7+575.74

Ю. М. Пелевин, Т. М. Зеленская

УЛЬТРАСТРУКТУРА НЕЙРОСЕКРЕТОРНЫХ КЛЕТОК СУПРАОПТИЧЕСКОГО ЯДРА ГИПОТАЛАМУСА БЕЛЫХ КРЫС ПРИ НОЦИЦЕПТИВНЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ И СТАРЕНИИ

Исследовали ультраструктурную организацию нейросекреторных клеток (НСК) супраоптического ядра гипоталамуса молодых крыс после болевого воздействия различной продолжительности (2 и 20 мин). Контролем служили интактные молодые животные аналогичного возраста и крысы на поздних этапах онтогенеза (24—27 месяцев).