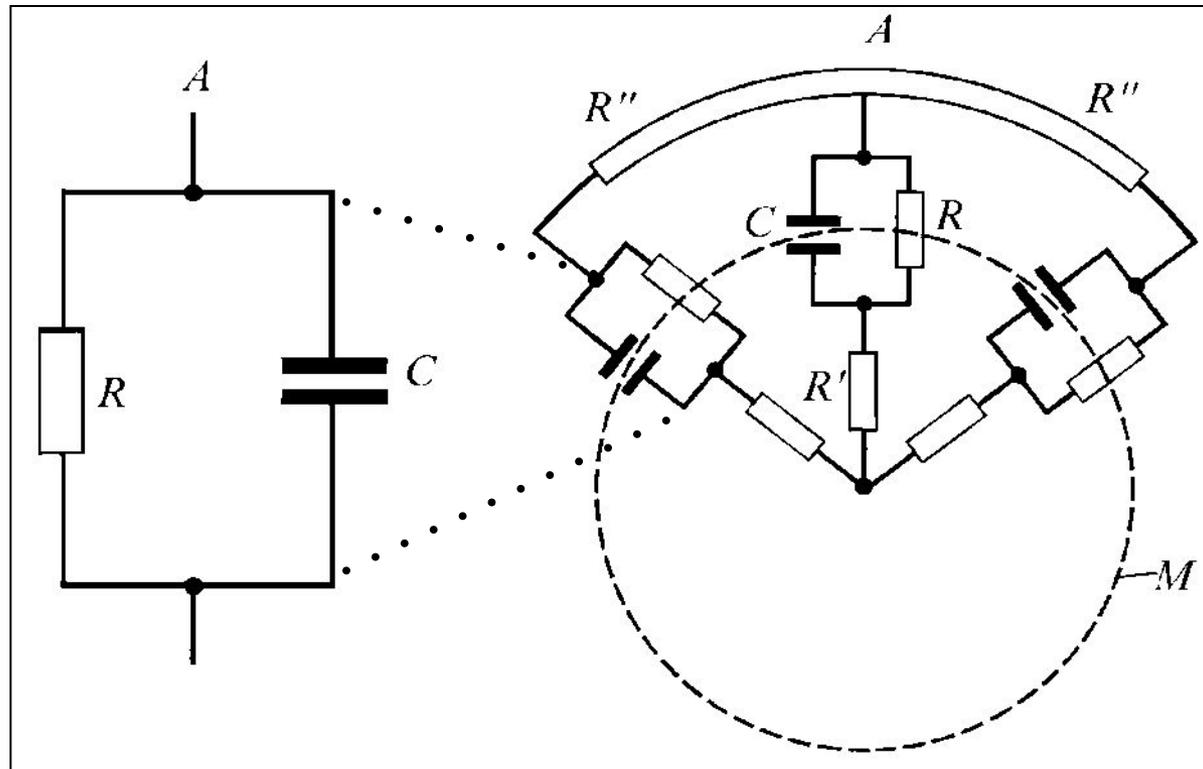


# Эквивалентная электрическая модель нейрона

Гипотетический сферический нейрон в электрическом смысле представляет собой множество параллельно соединенных **RC-элементов**.



$C$  – емкость мембраны,  $R$  – сопротивление мембраны,  $R'$  – сопротивление протоплазмы  $R''$  – сопротивление наружной среды,  $M$  – мембрана.

У шаровидной клетки  $R'$  и  $R'' \ll R$ .

# Модельный сферический нейрон по Дж. Экклсу

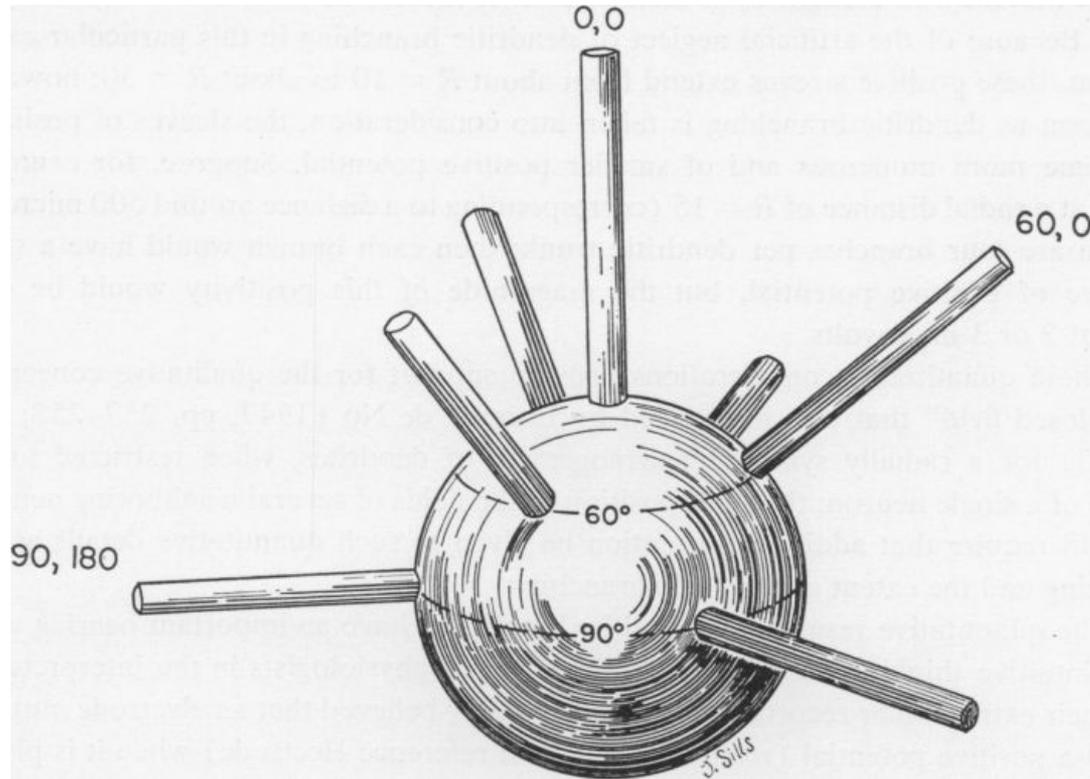
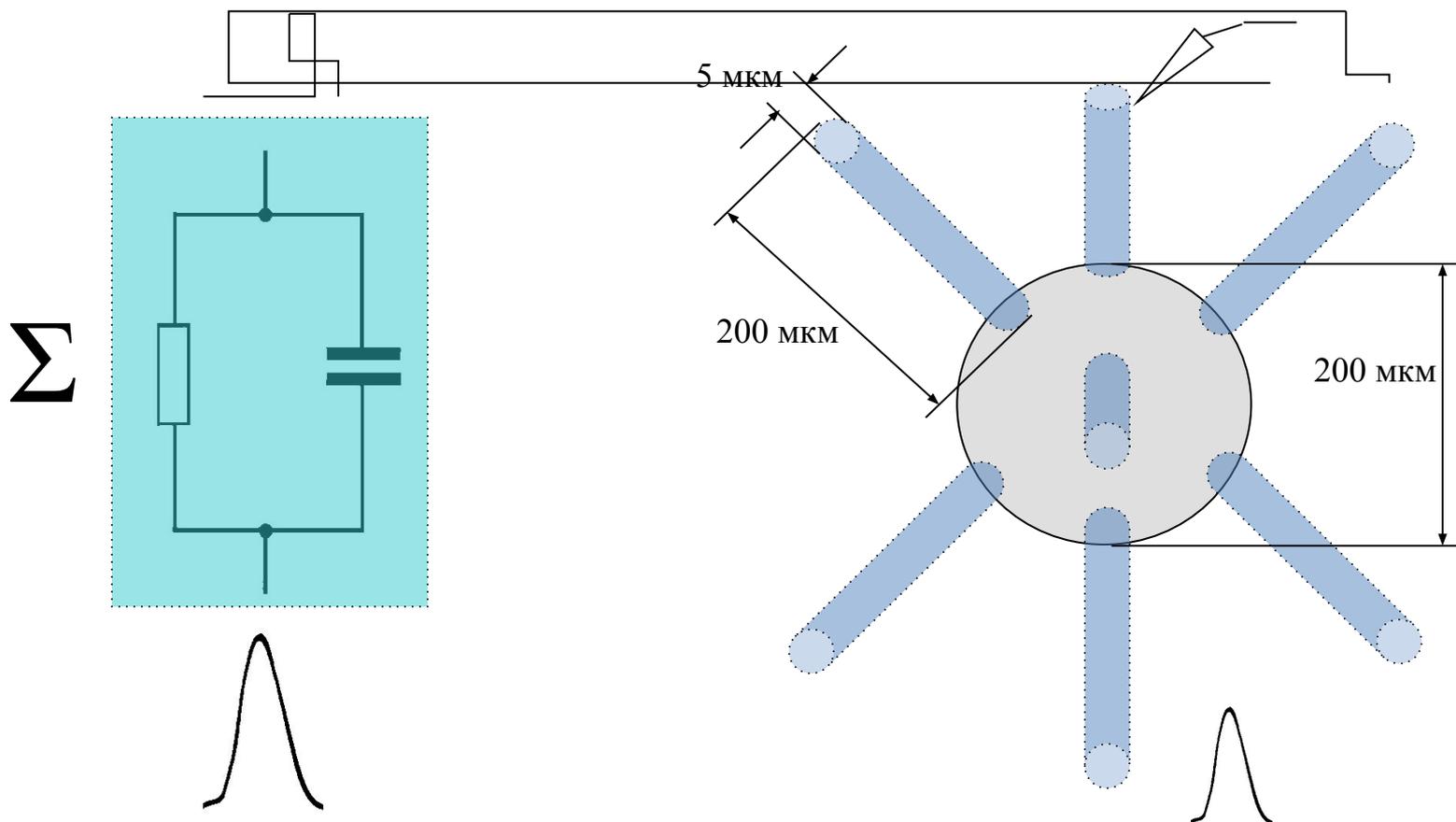


Diagram indicating the specific orientation of seven dendritic cylinders. Relative to one dendrite at the north pole, three are equally spaced at an angle of  $60^\circ$ , and three are intermediately spaced around the equator.

# Модельный сферический нейрон по Дж. Эклсу

Сферический нейрон (с диаметром сомы **200 мкм**) имеет семь отростков (условных «дендритов») цилиндрической формы длиной **200 мкм** и диаметром **5 мкм**. При стимуляции одного из «дендритов» импульсом прямоугольного тока в «соме» генерируется сигнал, приблизительно описываемый экспонентой.



# «Дихотомическая» модель Ролла (W. Rall)

Реальные потенциалы на «выходе» нейрона описывались не одной, а суммой двух и более экспонент.

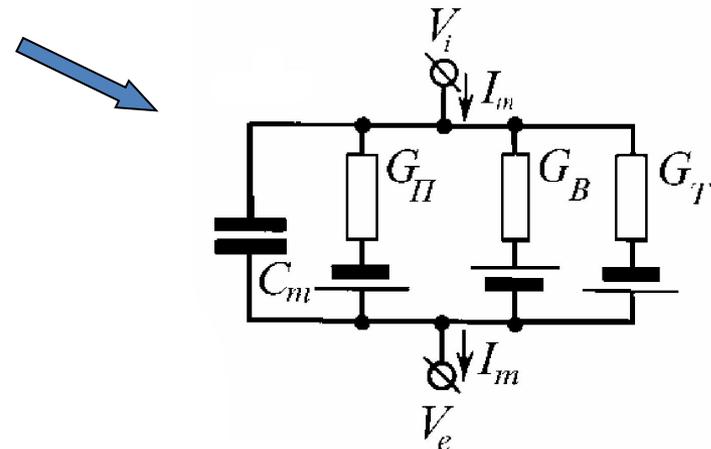
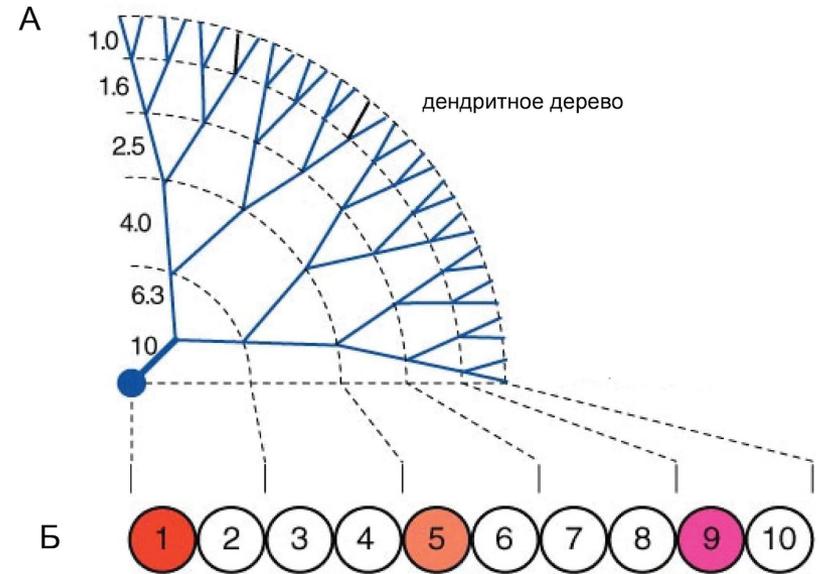
А - модель Ролла учитывает вклад дихотомически ветвящихся дендритов.

Б - слои дихотомического дендритного дерева формируют последовательно соединенные ячейки с условием

$$\Sigma(d_i^{3/2}) = \text{const.}$$

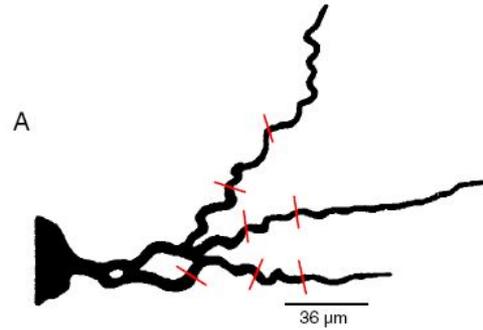
Каждая ячейка представляет собой электрический модуль, включающий мембранную емкость ( $C_m$ ), источники возбудительных ( $G_B$ ) и тормозных ( $G_T$ ) синаптических влияний, а также потенциал покоя ( $G_{II}$ ).

Расстояние в модели измеряется в единицах постоянной длины волокна ( $x/\lambda$ ), а время – в единицах постоянной времени мембраны ( $t/\tau$ ).

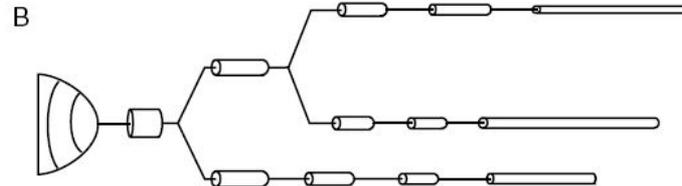


# Моделирование интегративных свойств нейрона

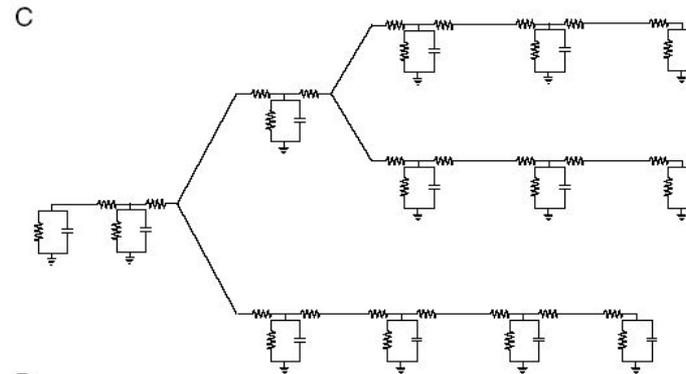
(A) Partial geometry of a neuron in the CNS revealing the cell body and pattern of dendritic branching.



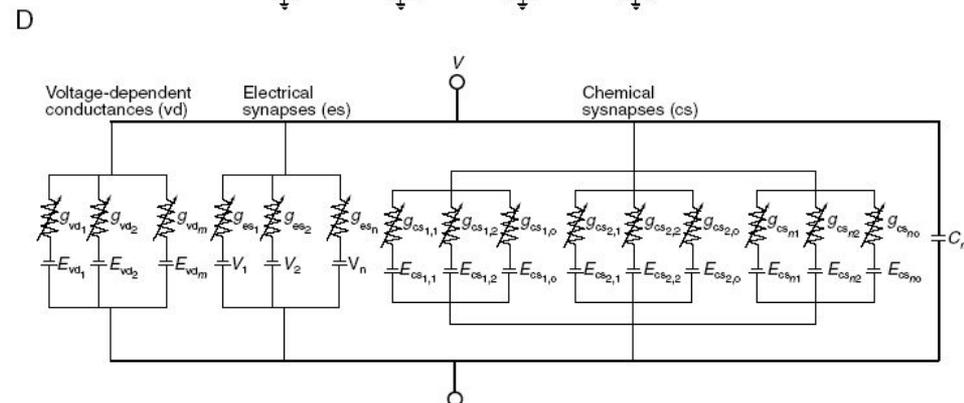
(B) The neuron modeled as a sphere connected to a series of cylinders, each of which represents the specific electrical properties of a dendritic segment.



(C) Segments linked with resistors representing the intracellular resistance between segments, with each segment represented by the parallel combination of the membrane capacitance and the total membrane conductance.



(D) Electrical circuit equivalent of the membrane of a segment of a neuron. The segment has a membrane potential  $V$  and a membrane capacitance  $C_m$ . Currents arise from three sources: (1)  $m$  voltage-dependent conductances ( $g_{vd1}$ – $g_{vdm}$ ), (2)  $n$  conductances due to electrical synapses ( $g_{es1}$ – $g_{esn}$ ), and (3)  $n$  times  $o$  time-dependent conductances due to chemical synapses with each of the  $n$  presynaptic neurons ( $g_{cs1,1}$ – $g_{csn,o}$ ).  $E_{vd}$  and  $E_{cs}$  are constants and represent the values of the equilibrium potential for currents due to voltage-dependent conductances and chemical synapses, respectively.  $V_1$ – $V_n$  represent the value of the membrane potential of the coupled cells. Reprinted with permission from Ziv *et al.* (1994).



# Моделирование интегративных свойств нейрона

Electrical circuit equivalent of the membrane of a segment of a neuron.

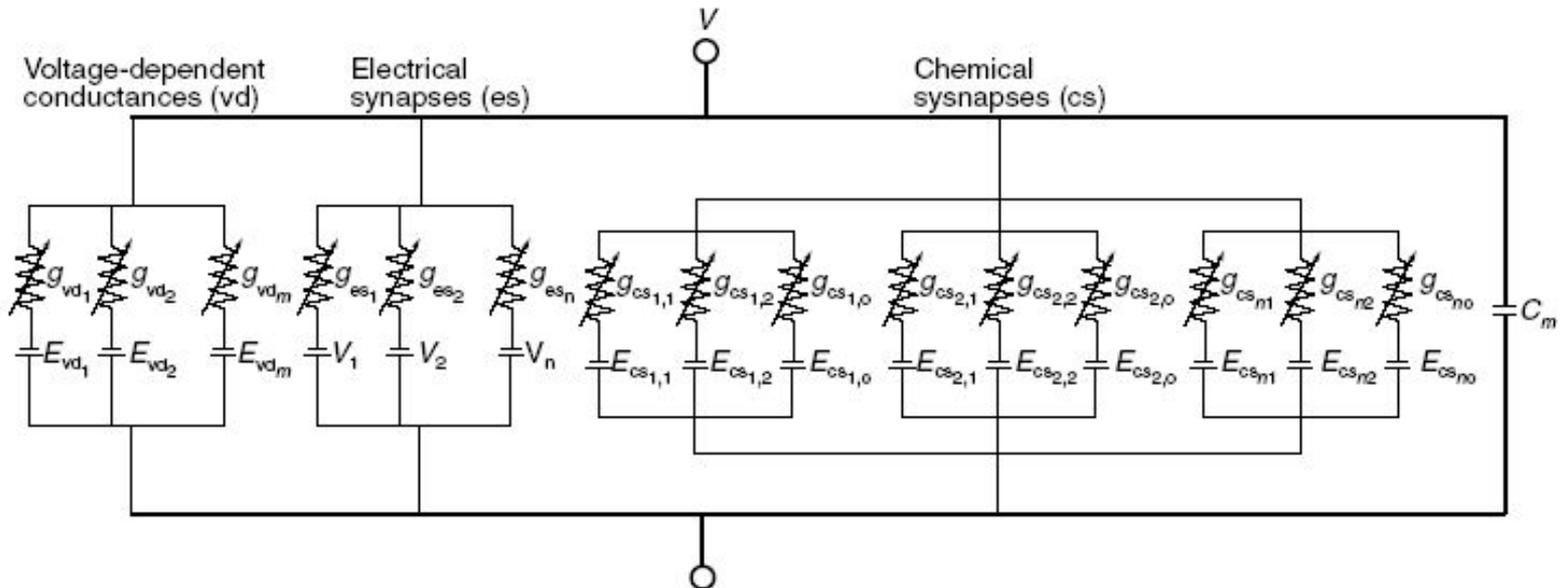
The segment has a membrane potential  $V$  and a membrane capacitance  $C_m$ .

Currents arise from three sources:

- 1)  $m$  voltage-dependent conductances ( $g_{vd1}$ – $g_{vdm}$ ),
- 2)  $n$  conductances due to electrical synapses ( $g_{es1}$ – $g_{esn}$ )
- 3)  $n$  times  $o$  time-dependent conductances due to chemical synapses with each of the  $n$  presynaptic neurons ( $g_{cs1,1}$ – $g_{csn,o}$ ).

$E_{vd}$  and  $E_{cs}$  are constants and represent the values of the equilibrium potential for currents due to voltage-dependent conductances and chemical synapses, respectively.

$V_1$ – $V_n$  represent the value of the membrane potential of the coupled cells.



# «Дихотомическая» модель Ролла (*W. Rall*)

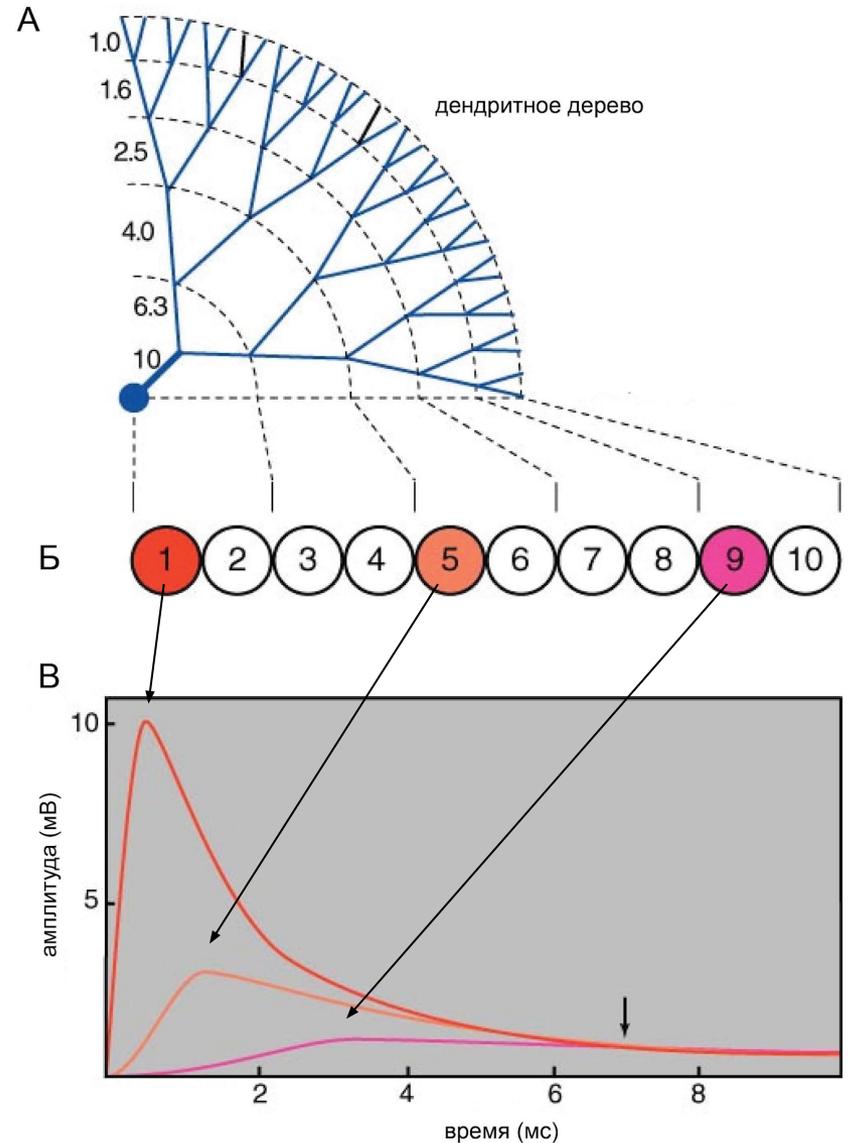
[http://www.scholarpedia.org/article/Rall\\_model](http://www.scholarpedia.org/article/Rall_model)

(А) Модель нейрона с дендритами (модель Ролла), числа слева - диаметры дендритов в условных единицах модели.

(Б) На схеме показано формальное преобразование слоев дендритов в эквивалентную цепь одинаковых «ячеек». В модели ВПСП «регистривали» в соме (отсек 1).

(В) Графики отражают расчетные ВПСП сомы нейрона при «синаптической стимуляции» 1, 5 и 9-го отсеков (отмечено цветом на Б). Несмотря на различия в начальной фазе все ВПСП сливаются на нисходящей фазе (отмечено стрелкой).

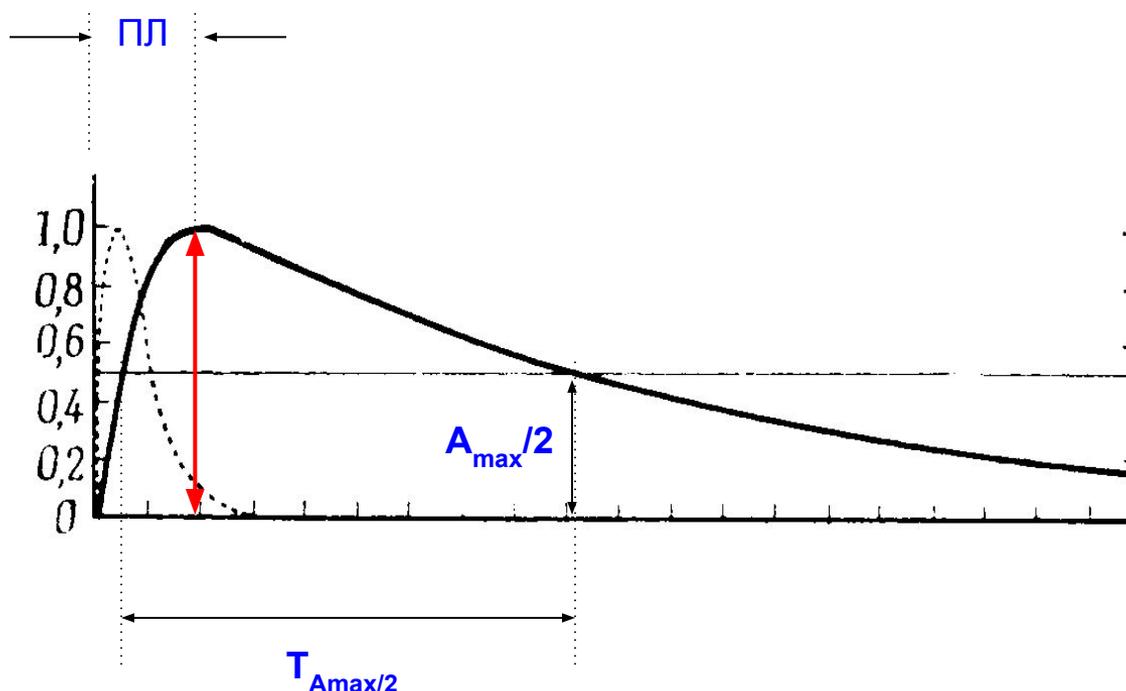
(по [Rall W. \(1967\) J. Neurophysiol. 30:1138–1168](#))



# «Дихотомическая» модель Ролла (*W. Rall*)

Форма синаптических потенциалов, рассчитанных по модели Ролла

Оценивают два параметра – **пиковую латентность (ПЛ)** и **время полуамплитуды ( $T_{A_{max}/2}$ )**, длительность фрагмента ВПСП, когда его амплитуда составляет больше половины максимального значения).

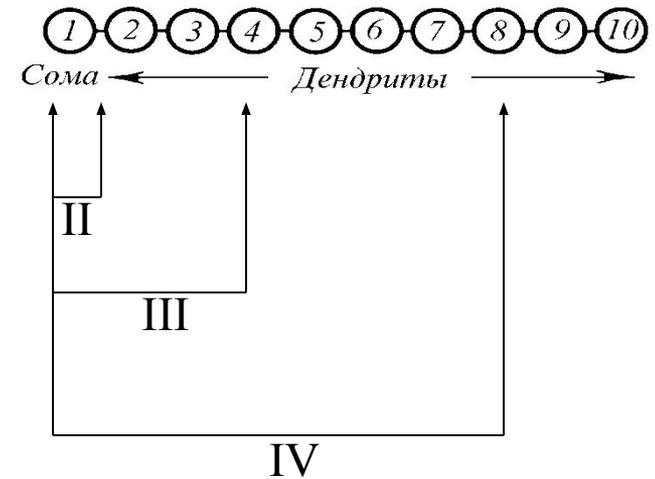
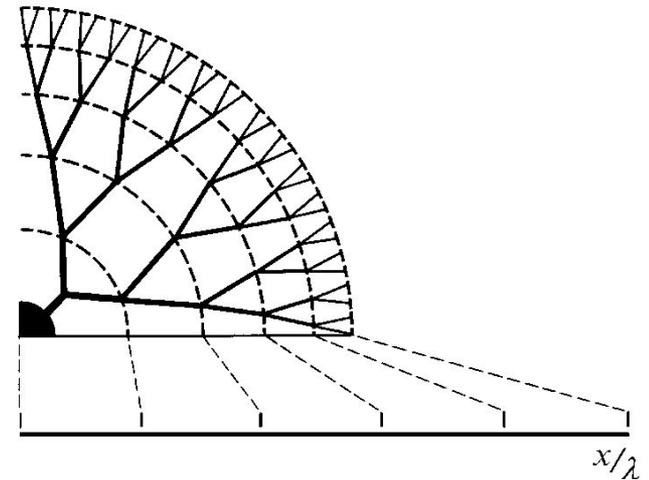
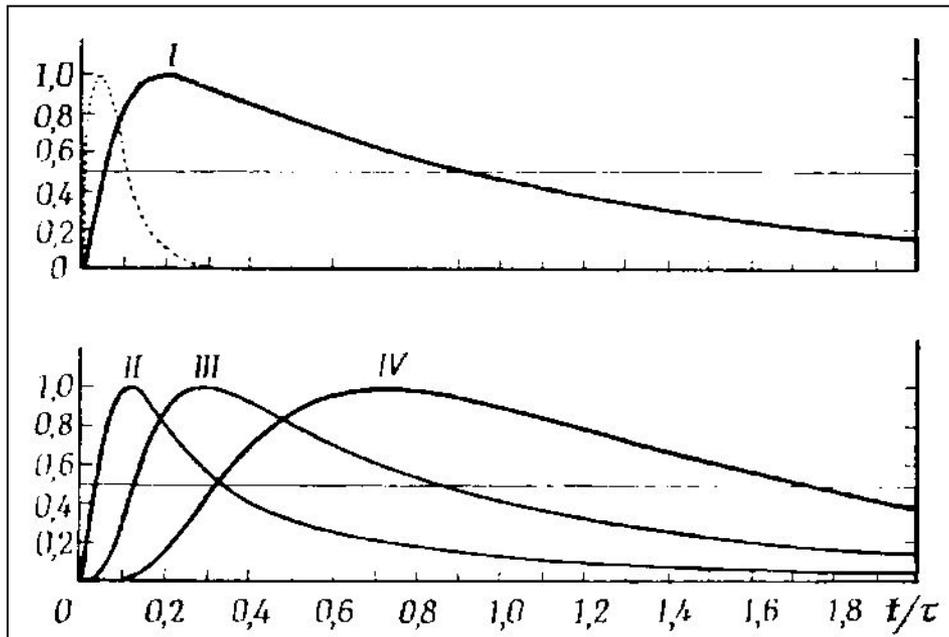


# «Дихотомическая» модель Ролла (W. Rall)

Форма синаптических потенциалов, рассчитанных по модели Ролла

ВПСП при разном удалении места стимуляции от сомы нейрона. Чем дальше удалены активируемые синапсы от сомы нейрона, тем больше **пиковая латентность** и **время полуамплитуды** ВПСП:

- I - ВПСП при равных входах для всех 10 отсеков;
- II - ВПСП в отсеке 1 при входе в этом же отсеке;
- III - ВПСП в отсеке 1 при входе в отсеке 4;
- IV - ВПСП в отсеке 1 при входе в отсеке 8.



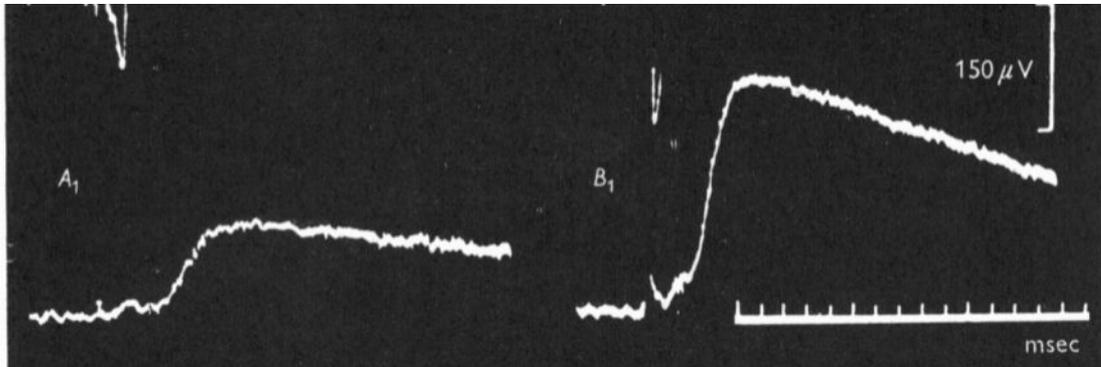
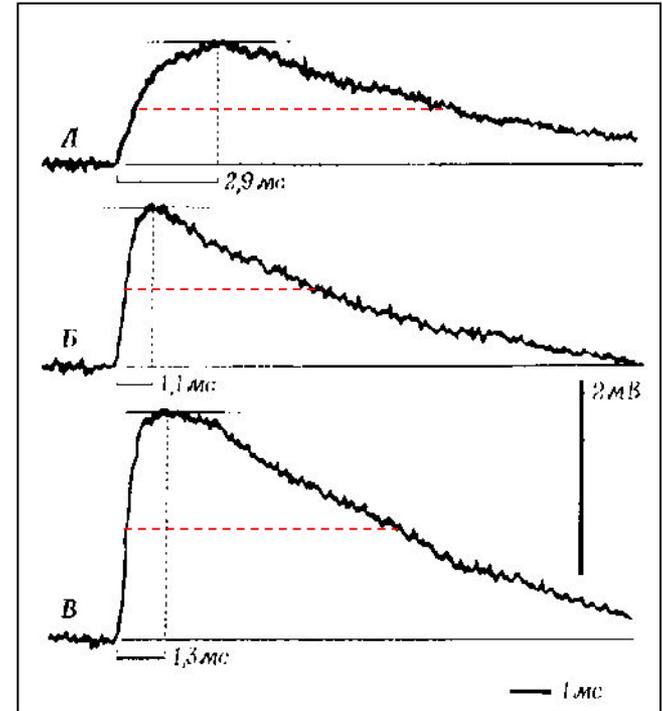
# «Дихотомическая» модель Ролла (W. Rall)

Форма ВПСП в **мотонейронах** спинного мозга

Серия ВПСП, зарегистрированных при разном удалении места стимуляции от сомы мотонейрона спинного мозга:

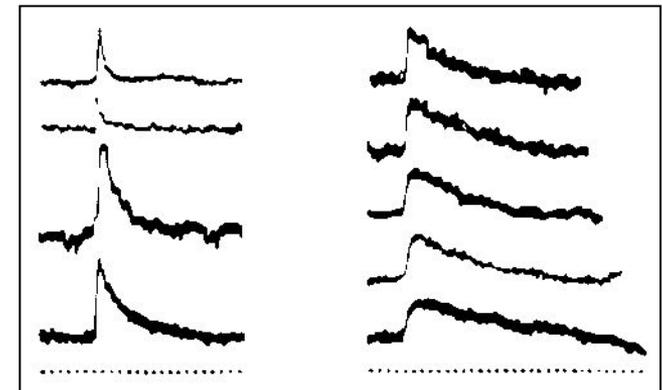
А – «дальняя» стимуляция  
Б, В – «ближняя» стимуляция

Чем дальше удалены активируемые синапсы от сомы нейрона, тем больше **пиковая латентность** и **время полуамплитуды** ВПСП (длина **красного** пунктира).



«дальняя»

«ближняя»



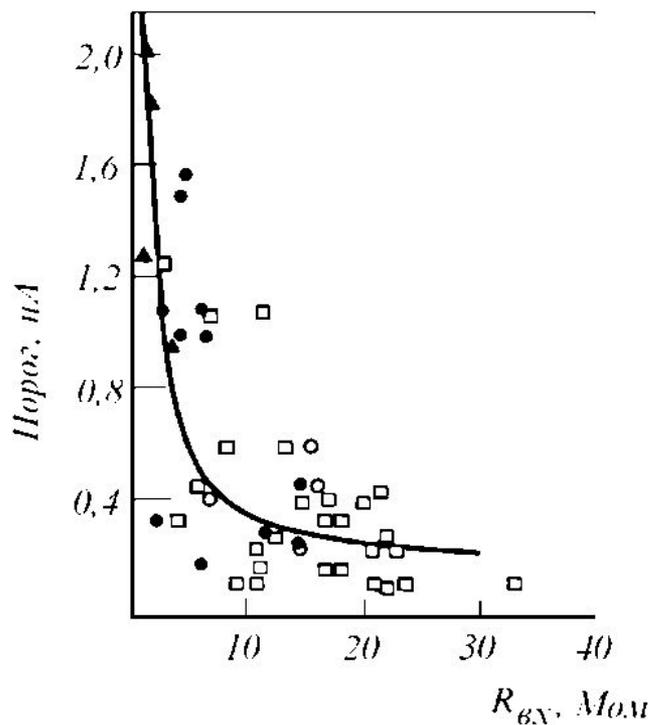
«ближняя»

«дальняя»

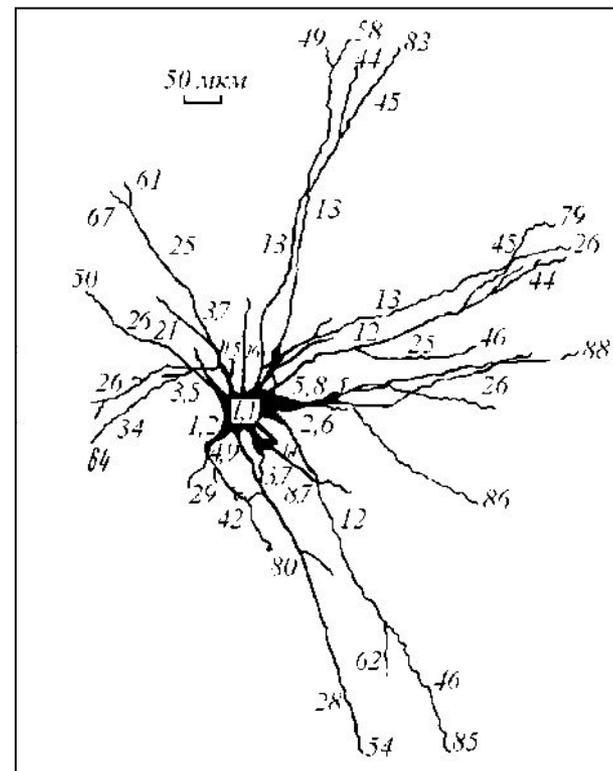
# Электрические свойства мембраны нейрона

Электрические свойства (входное сопротивление,  $R_{вх}$ ) различных участков мембраны нейрона (сома, дендриты) значительно варьируют.

По мере удаления от сомы  $R_{вх}$  мембраны монотонно возрастает.



по Шульговский и др., 1975

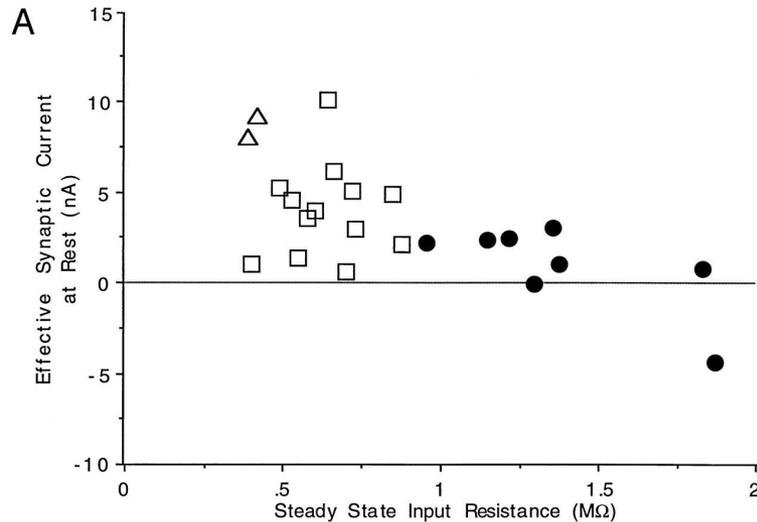


по Аршавский и др., 1966

График зависимости порогового ( $I_{п}$ ) тока от входного сопротивления ( $R_{вх}$ ) представляет собой гиперболу ( $y = k/x$ ,  $xy_{вх} = k$ ).

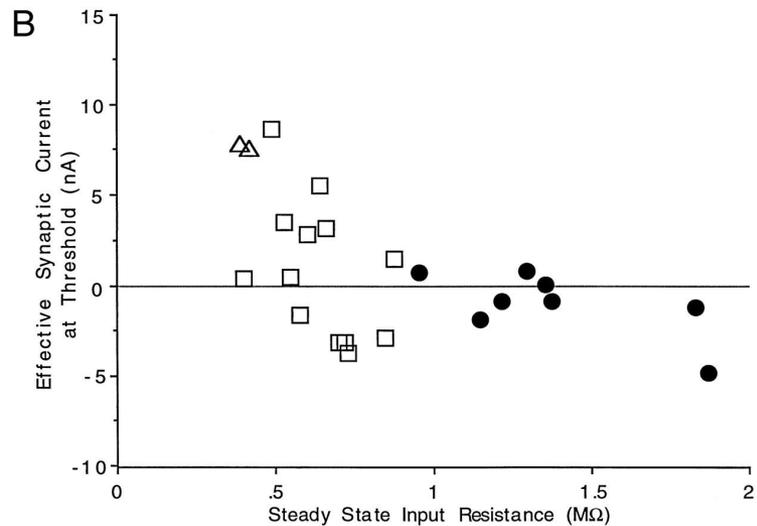
Таким образом, исходя из гиперболической зависимости  $V_{п} = I_{п} R_{вх} = const$ , т.е. все участки мембраны имеют одинаковую величину порогового (для генерации ПД) потенциала.

# Электрические свойства мембраны нейрона



Зависимость порогового тока (*synaptic current*) от входного сопротивления (*input resistance*).

Виртуальная гиперболическая аппроксимация близка к представленной на предыдущем слайде.



по Binder et al., 1998. J. Neurophysiol. 80: 241-248

# Генерация ПД в нейроне

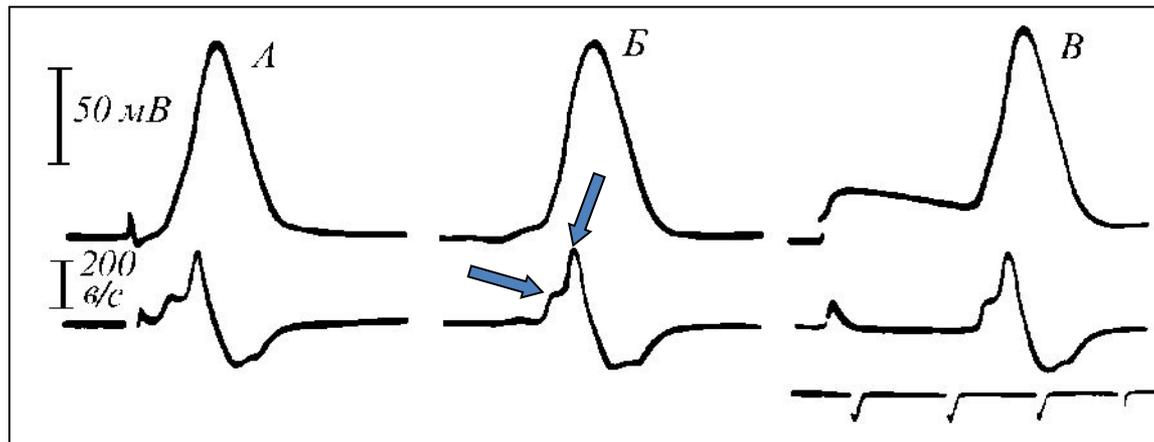
Потенциалы действия мотонейрона при различных способах стимуляции:

А - антидромный;

Б - синаптический;

В - при пропускании тока через микроэлектрод.

Независимо от способа стимуляции ПД имеют одинаковую форму. Внизу приведены продифференцированные (через **RC-цепочку**) ПД. Отчетливо выделяется **неоднородность** переднего фронта ПД, т.е. ПД состоит из двух компонентов - **начального препотенциала** и собственно **ПД**.



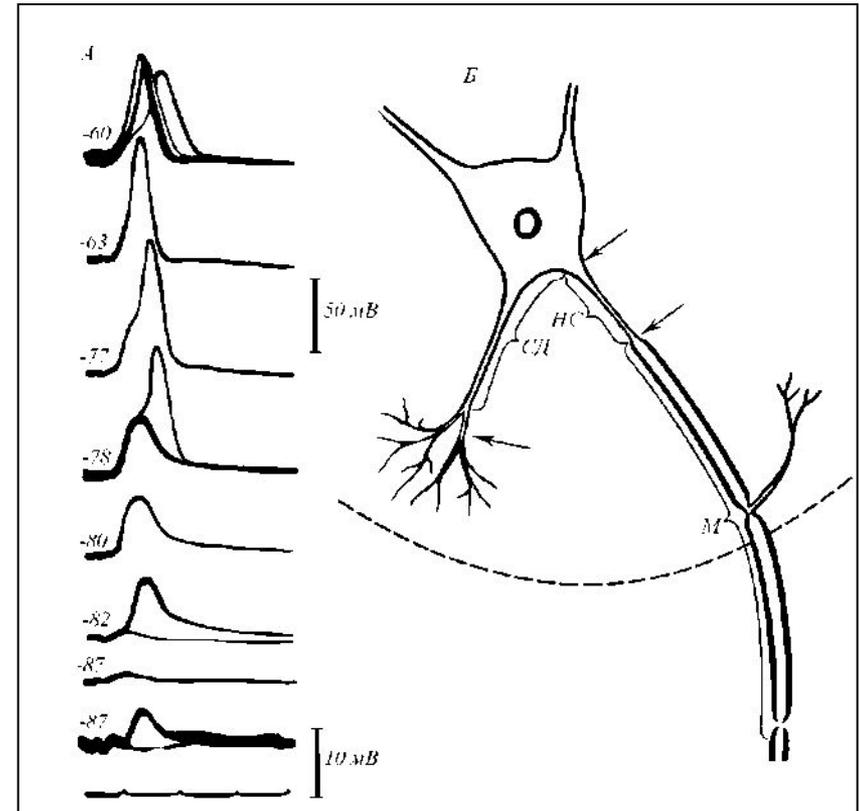
# Генерация ПД в нейроне

При антидромной стимуляции при различных уровнях фиксации тока выделяются три отдельных компонента:

-87 мВ – потенциал малой (около 5 мВ) амплитуды (предположительно в первом перехвате Ранвье), воспроизводящий высокую (до 500 гц) частоту стимуляции;

-80-82 мВ – потенциал **начального сегмента (НС-потенциал)** с амплитудой 30-40 мВ;

-78 мВ и выше – ПД (**сома-дендритный, СД-потенциал**).



При суммации синаптических влияний **наименьший порог** имеет мембрана **аксонного холмика** (начального сегмента), где и возникает НС-потенциал, достигающий порога критической деполяризации, после чего развивается СД-потенциал.

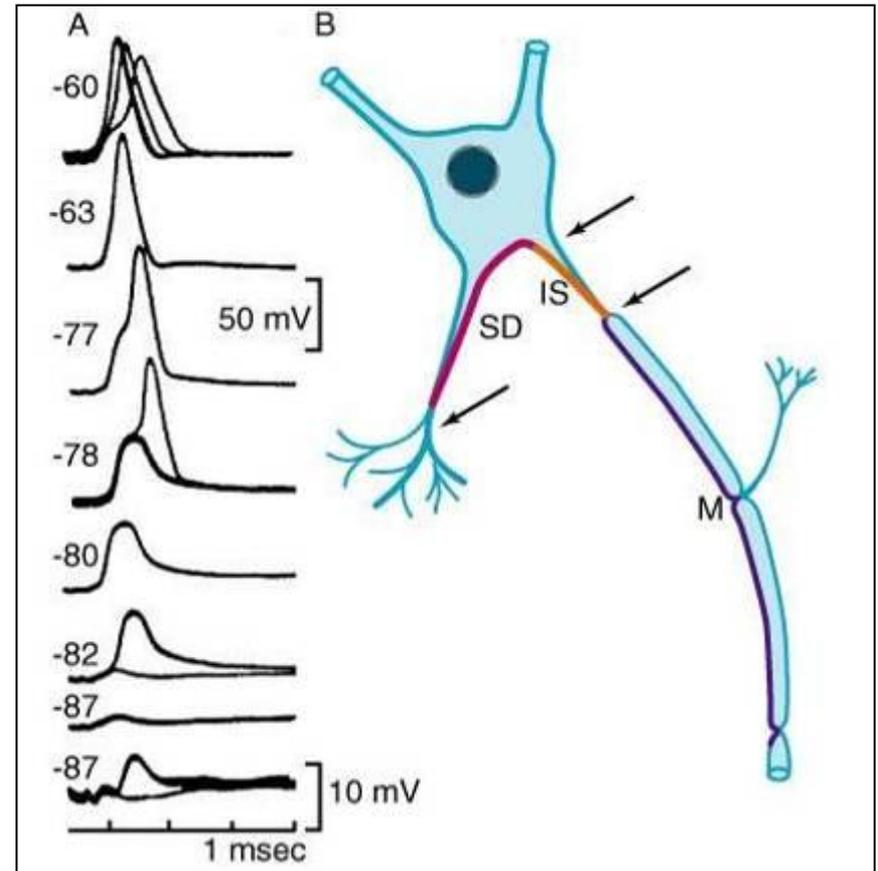
# Генерация ПД в нейроне

При антидромной стимуляции при различных уровнях фиксации тока выделяются три отдельных компонента:

-87 мВ – потенциал малой (около 5 мВ) амплитуды (предположительно в первом перехвате Ранвье), воспроизводящий высокую (до 500 гц) частоту стимуляции;

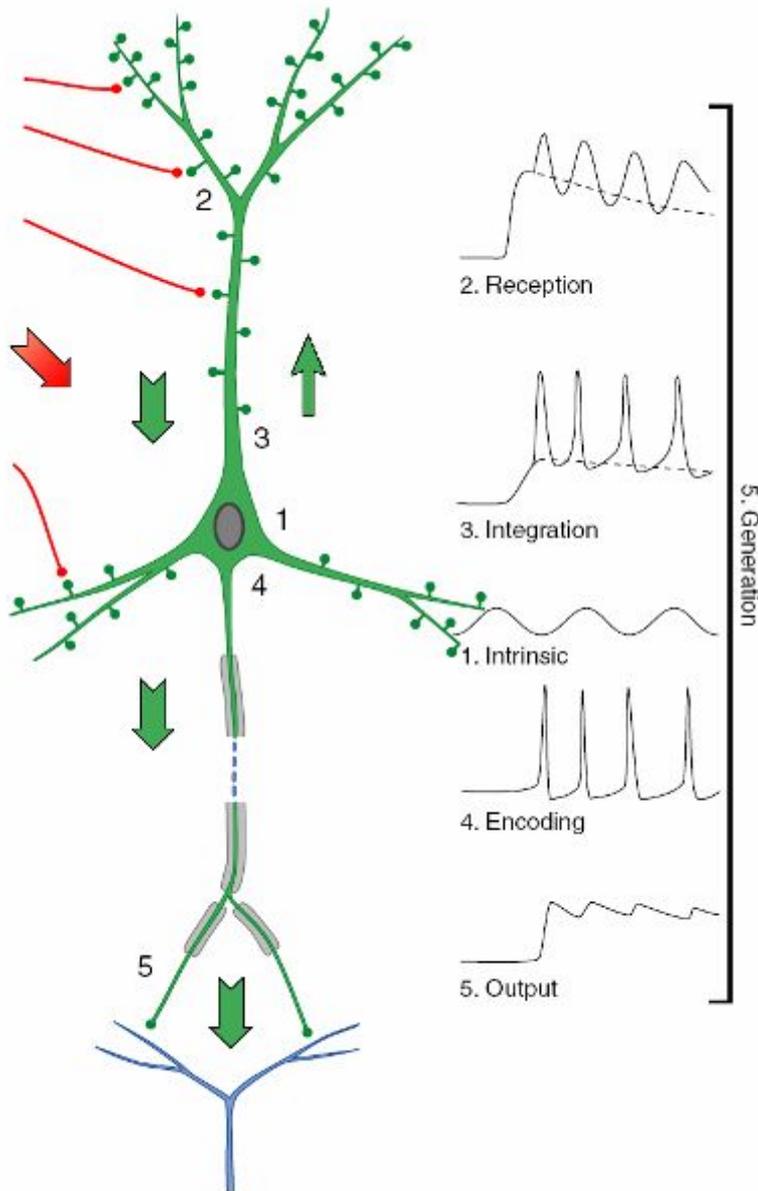
-80-82 мВ – потенциал **начального сегмента** (НС-потенциал) с амплитудой 30-40 мВ;

-78 мВ и выше – ПД (**сома-дендритный, СД-потенциал**).



При суммации синаптических влияний **наименьший порог** имеет мембрана **аксонного холмика** (начального сегмента), где и возникает НС-потенциал, достигающий порога критической деполяризации, после чего развивается СД-потенциал.

## Функциональные части нейрона



1. Генерация собственной активности (в любом фрагменте нейрона за счет вольт-зависимых свойств мембраны и внутренних путей сигнализации при участии вторичных посредников).

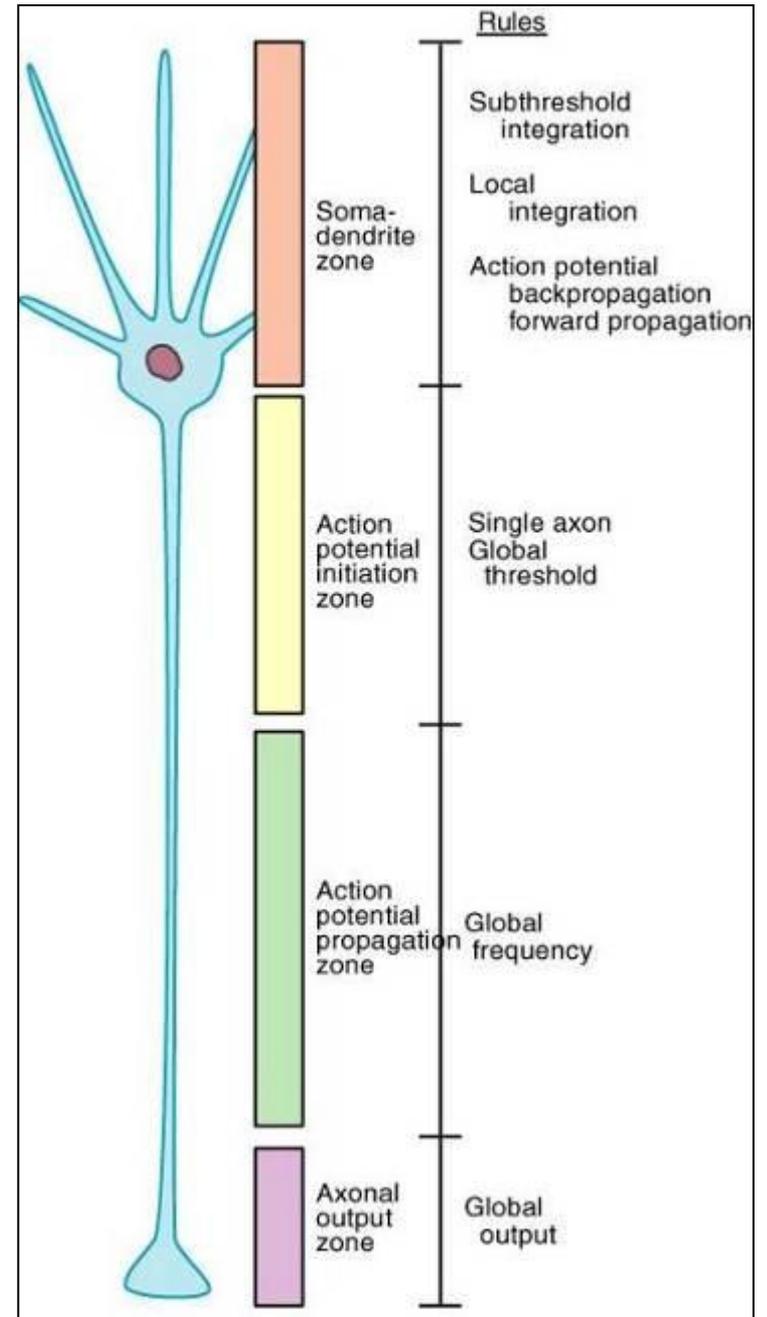
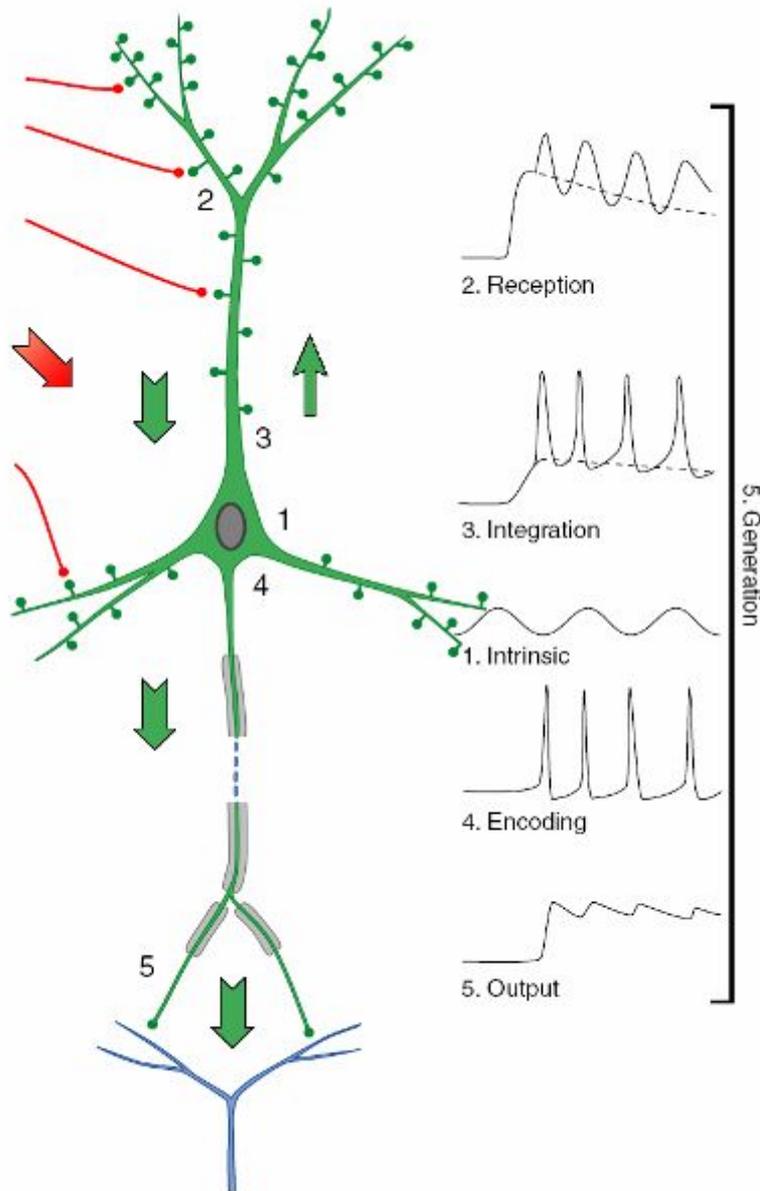
2. Активация синаптических входов (главным образом в дендритах, в некоторой степени на соме нейрона и в некоторых случаях на аксонном холмике, начальном сегменте и аксонной терминали).

3. Интеграция всех перечисленных сигналов.

4. Кодирование выходных паттернов градуальных потенциалов (ВПСП, ТПСП) или ПД.

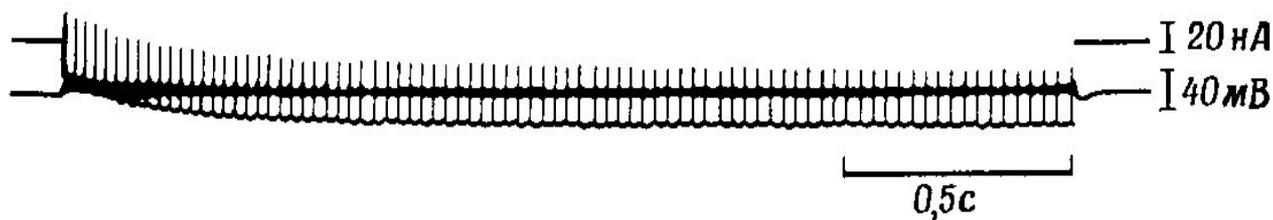
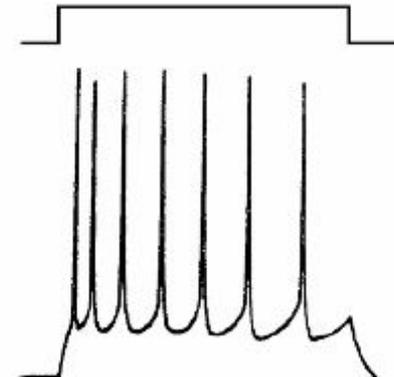
5. Синаптический выход (из аксонной терминали, в некоторых случаях из сомы и дендритов).

# Функциональные части нейрона

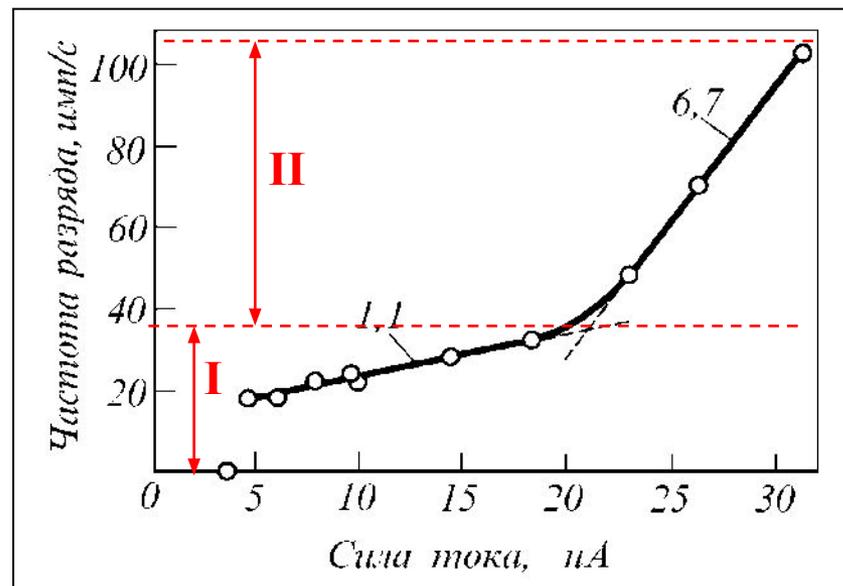


## Частота разряда нейрона

В ответ стимуляцию (прямую электрическую, синаптическую) в первые моменты времени нейрон генерирует ПД с относительно **высокой частотой**, времени которой постепенно **уменьшается** течением

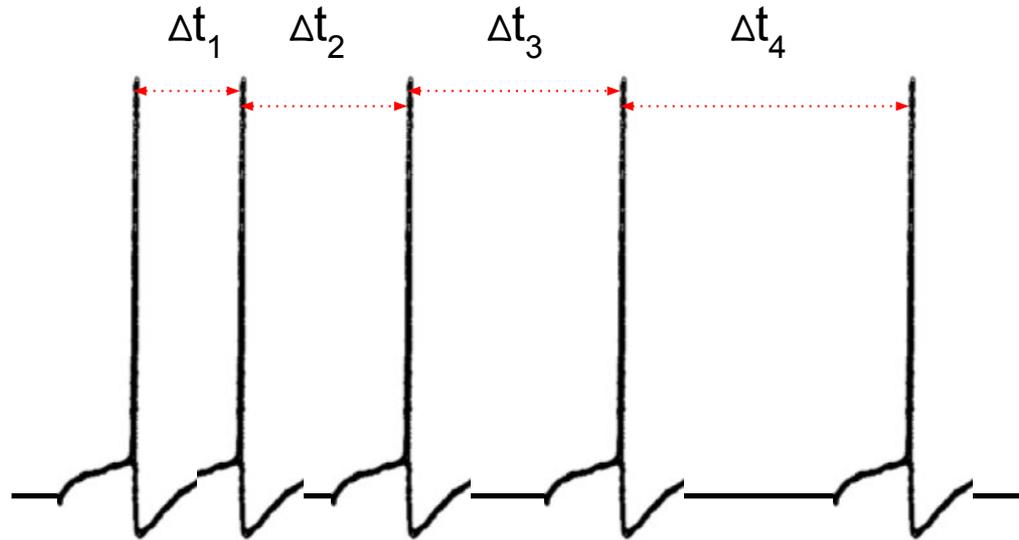


На графике зависимости **частоты разряда** амплитуды и-мулирующего тока выделяются **два участка**, первичным (I) и вторичным (II) диапазонами частоты разряда.



# Частота разряда нейрона

Графики зависимости частоты разряда от амплитуды тока.  
от стимулирующего

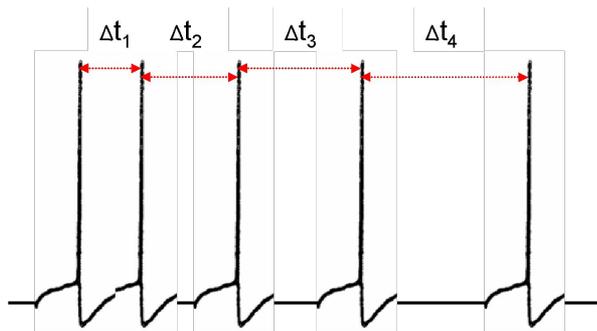


Частота представлена как обратная величина межспайкового интервала.

$$F_i = 1/\Delta t_i$$

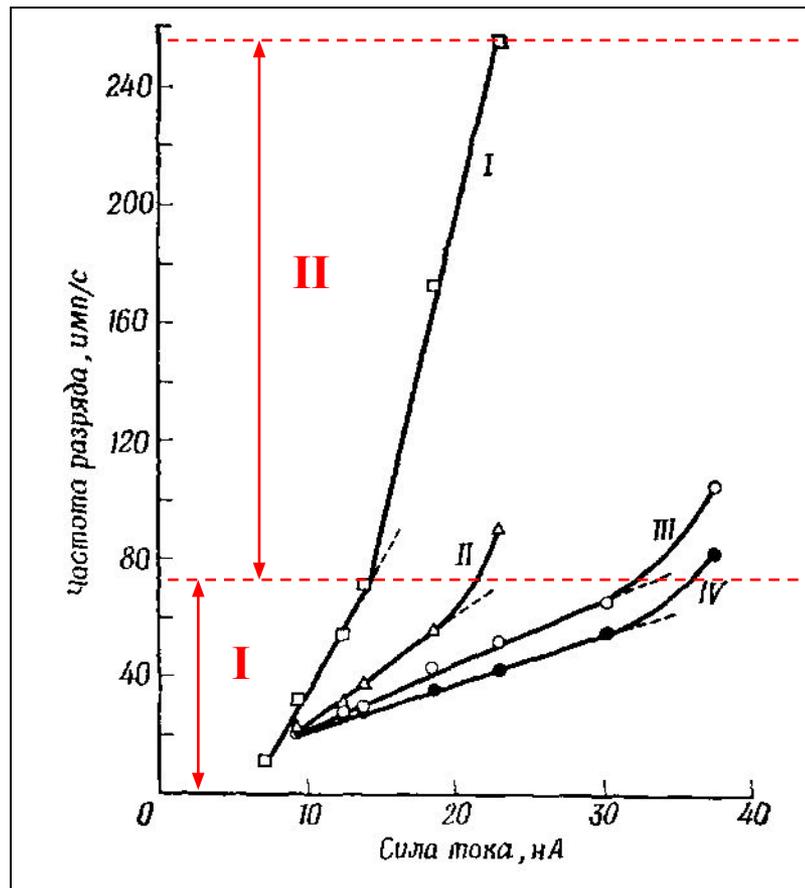
# Частота разряда нейрона

Графики зависимости частоты разряда от амплитуды тока. от стимулирующего



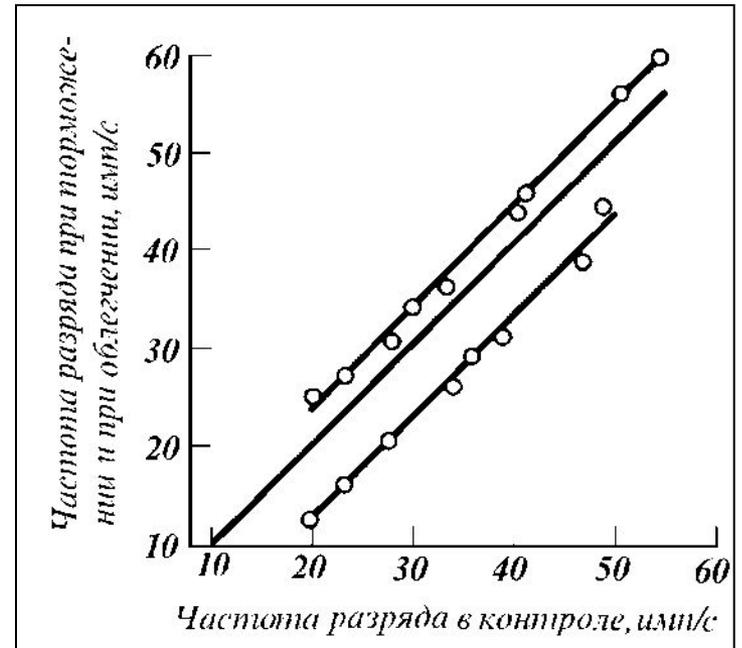
Частота представлена как обратная величина межспайкового интервала. I-IV – зависимости для 1-4<sup>-го</sup> последовательных межспайковых интервалов.

С течением времени требуется все большая величина стимулирующего тока, чтобы перевести нейрон во II диапазон частоты разряда. При этом пределы I диапазона не меняются: точка излома графика соответствует примерно одной и той же частоте.



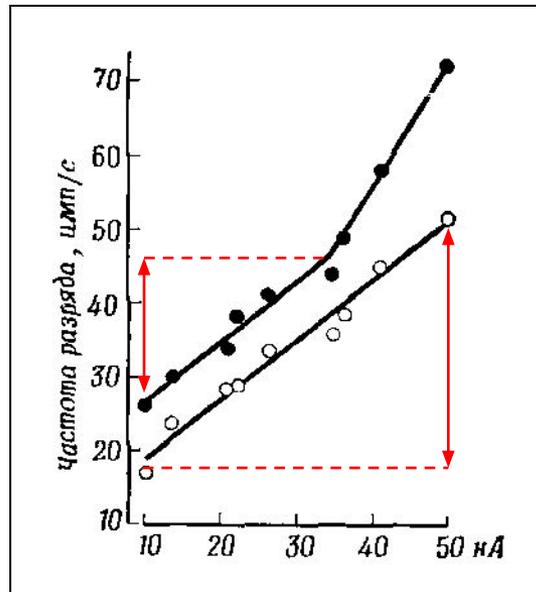
В I диапазоне алгебраическое взаимодействие (суммация) синаптических воздействий на нейрон. Происходит линейная

Частота разряда мотонейрона при добавочном возбуждении (афик) и при добавочном торможении (верхний график)

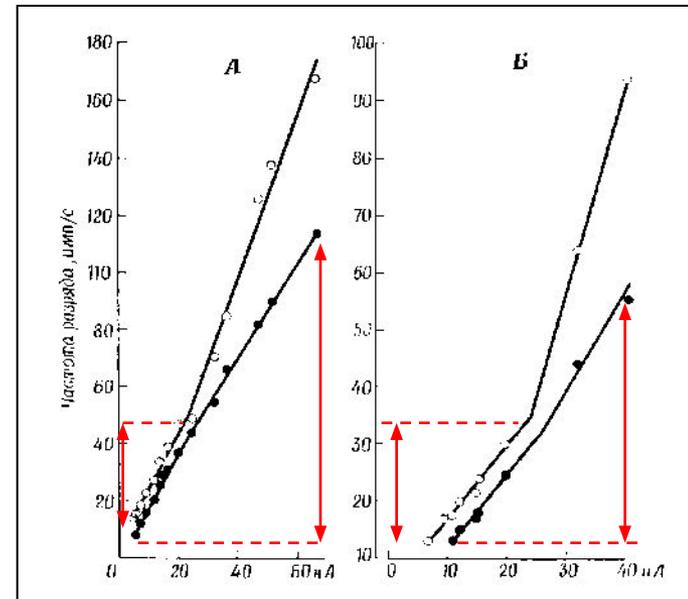


# Зависимость частоты разряда от амплитуды стимулирующего тока при добавочном возбуждении и при добавочном торможении.

Нижний график - норма  
Верхний график - при **добавочном возбуждении**



Верхние графики - норма  
Нижние графики - при **добавочном торможении**



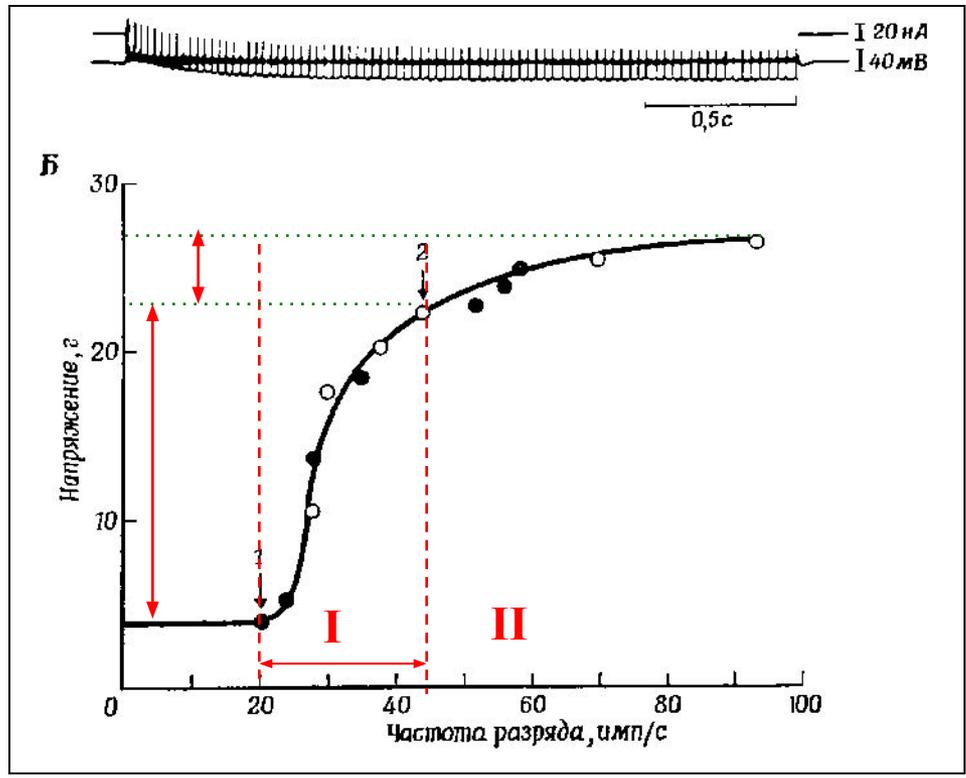
При **добавочном возбуждении** происходит **сужение I диапазона**, а при **добавочном торможении** – **расширение I диапазона**.

# Зависимость динамического напряжения мышцы от частоты разряда иннервирующего ее мотонейрона.

Около **85%** динамического напряжения получается в I диапазоне (мышцы обе между метками 1 и 2). интервал частоты

**II диапазон** необходим для быстрой мобилизации мышечных волокон.

Затем нейрон «переходит» в **I диапазон** позволяющий осуществлять тонкую регуляцию напряжения мышцы благодаря алгебраической суммации синаптических эффектов.

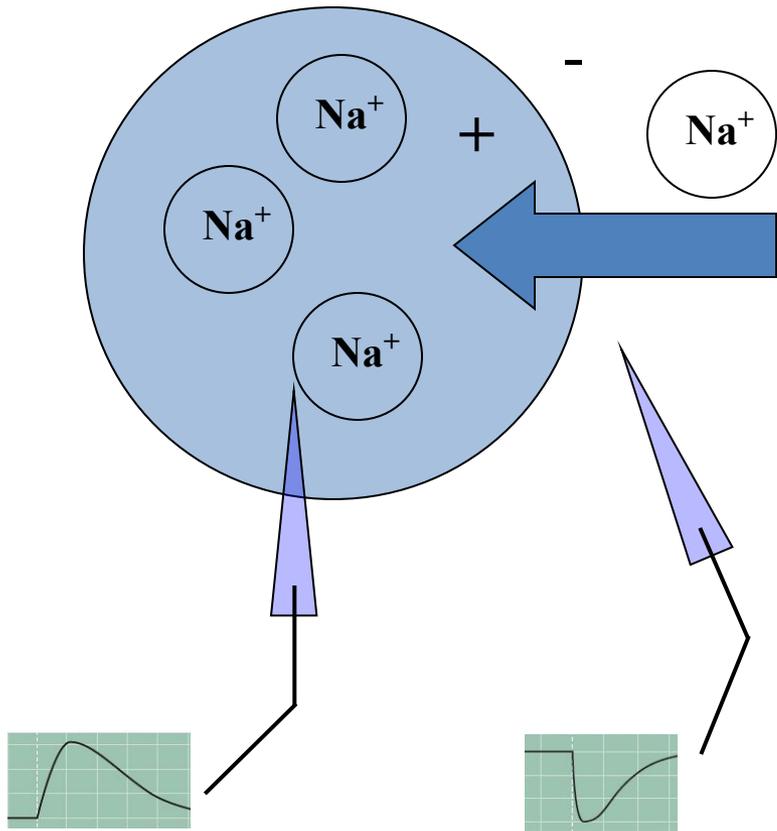


## Элементы теории объемного проводника

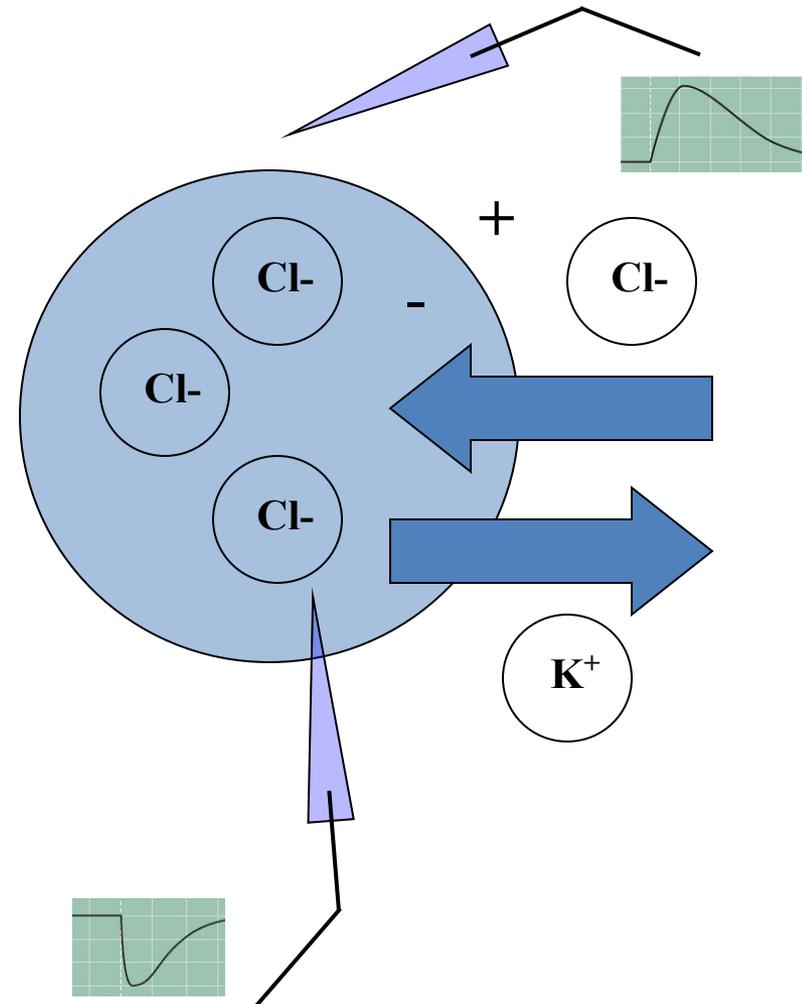
Внеклеточные токи, лежащие в основе макропотенциалов, отражают активность большого числа нейронов. В первом приближении они складываются из алгебраической суммы возбуждательных (**ВПСП** и **ПД**) и тормозных (**ТПСП**) процессов в ограниченном объеме нервной ткани.

Кроме нейронов в состав нервной ткани входят сосуды и клетки глии. Погруженные в изотонический раствор, эти элементы представляют проводящую среду, по которой потенциалы распространяются электротонически.

При возбуждении цитоплазма (аксоплазма) становится более положительной, а окружающая среда — отрицательной.



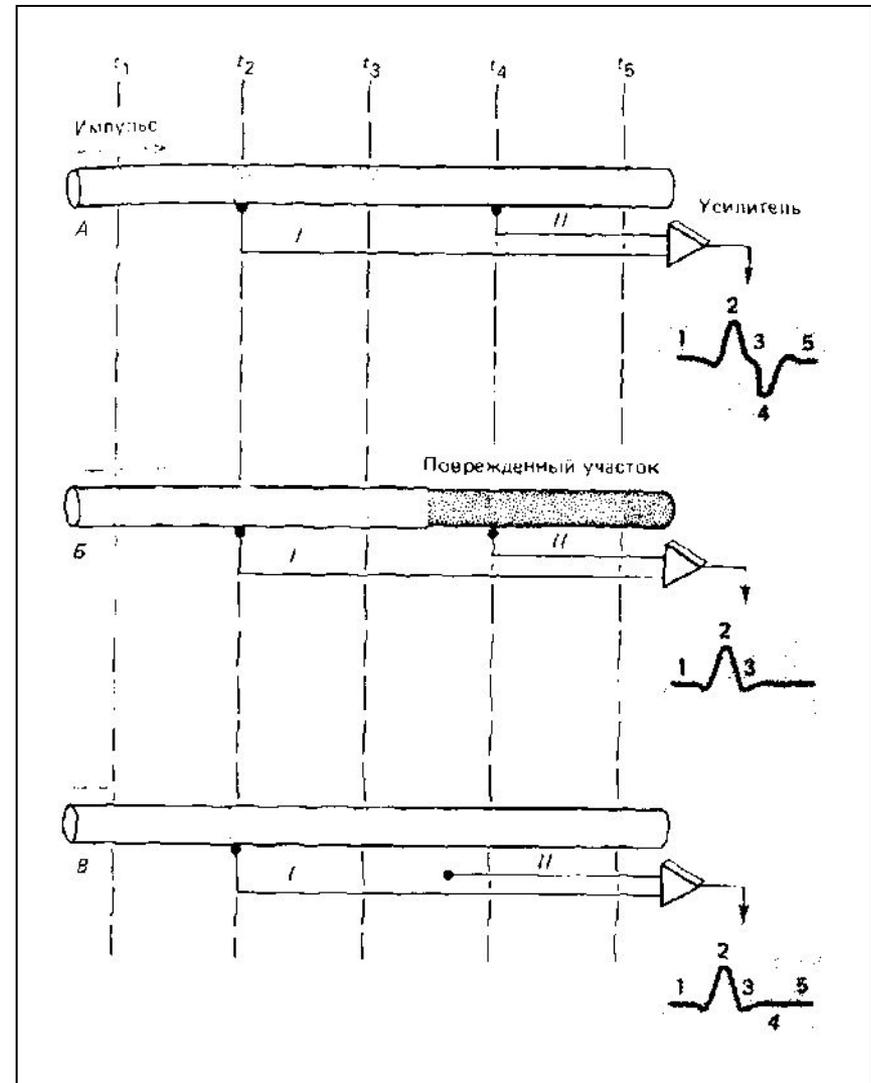
При торможении — орот. наиб



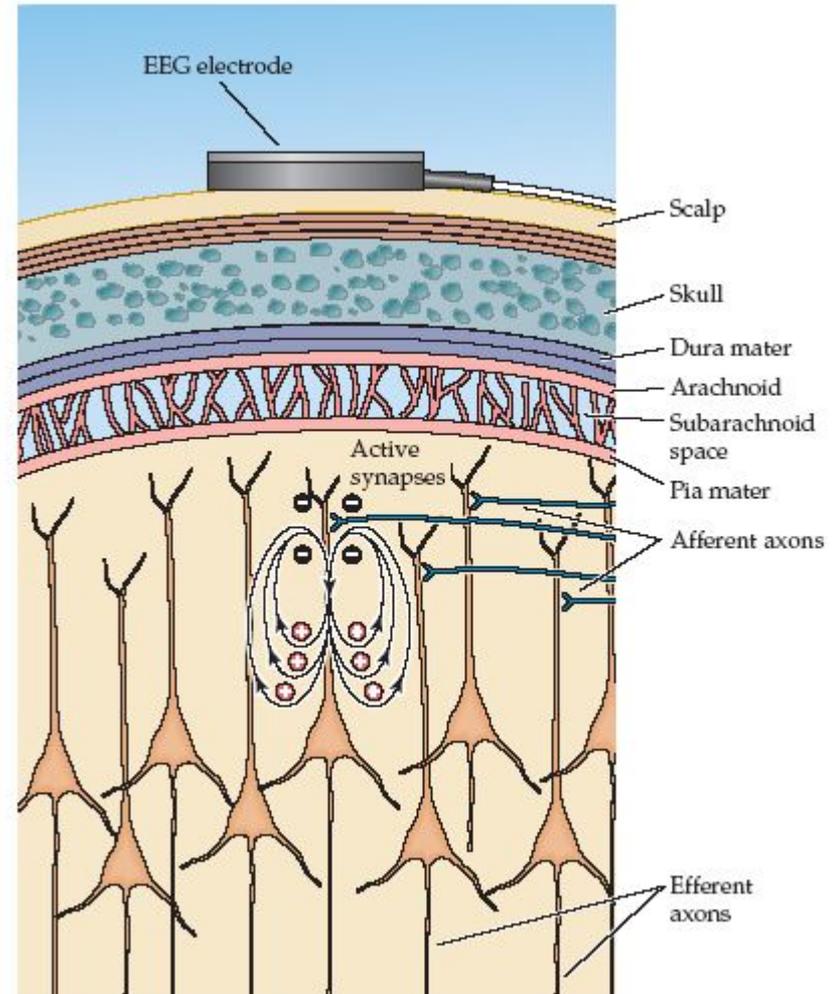
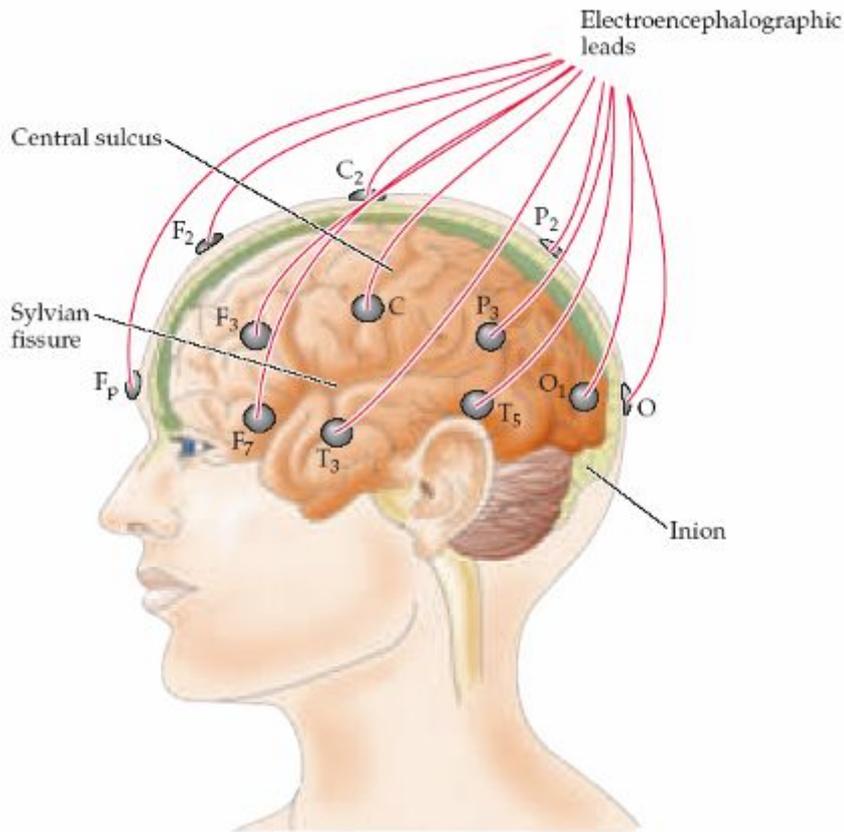
Конфигурация потенциалов определяется расположением регистрирующих электродов.

Потенциалы **биполярны**, если оба электрода расположены в «активных» частях мембраны нейрона (аксона, дендрита).

Потенциалы **монополярны**, если один из электродов локализован на некотором удалении от «активной» мембраны.



# Суммарная активность мозга (ЭЭГ)

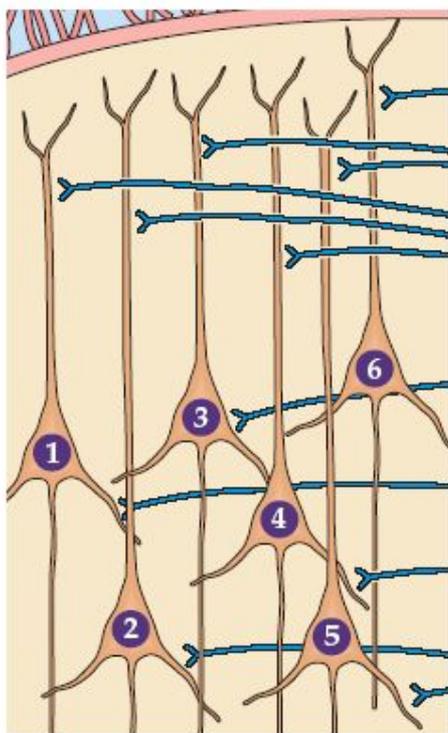


При активации синапсов поверхностные слои коры заряжены **отрицательно**, и электрод, расположенный на поверхности черепа, регистрирует **отрицательный потенциал**.

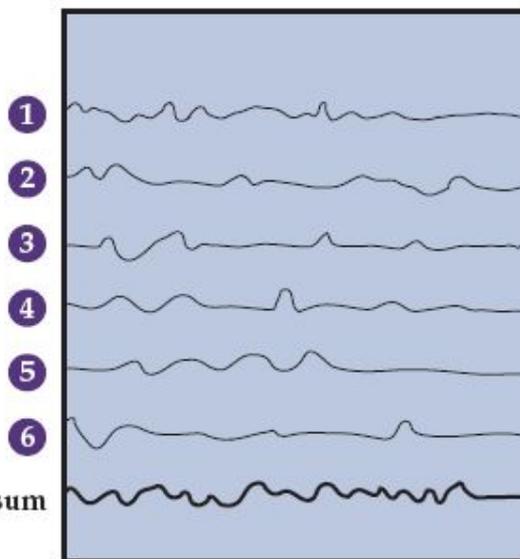


# Суммарная активность мозга (ЭЭГ)

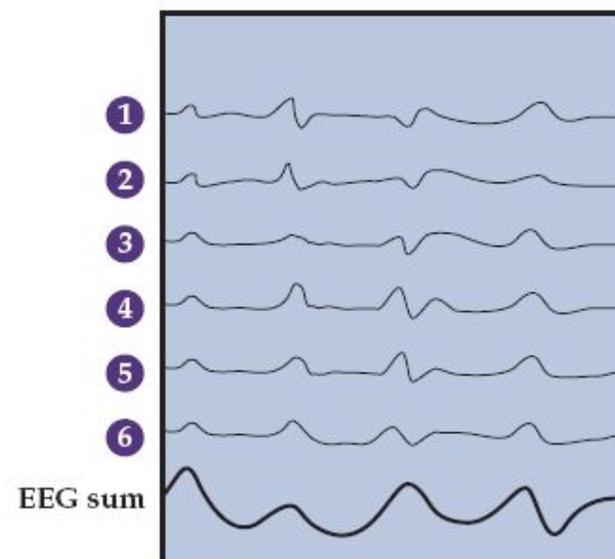
Суммарная электрическая активность представляет собой синхронизированные постсинаптические потенциалы.



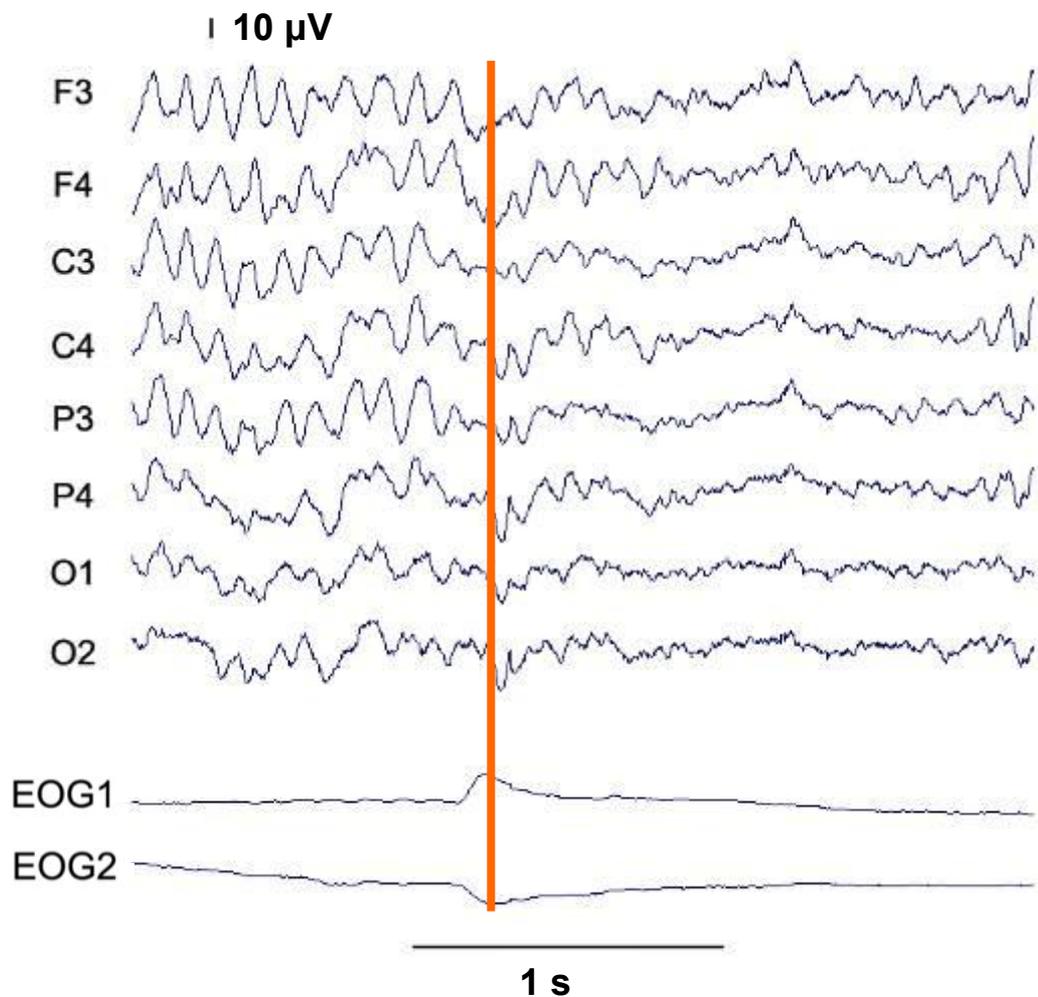
Irregular



Synchronized



Синхронизация ЭЭГ (слева от линии) сменяется десинхронизацией ЭЭГ (справа от линии) при сенсорном воздействии



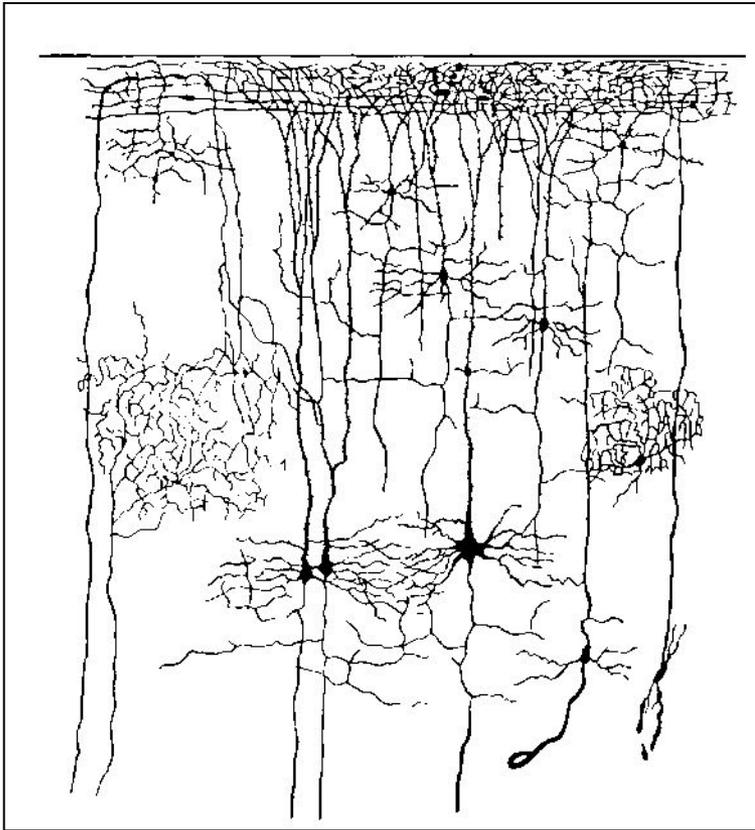
# Neuronal Generators and the Problem of Localization in Electroencephalography: Application of Volume Conductor Theory to Electroencephalography

Pierre Gloor

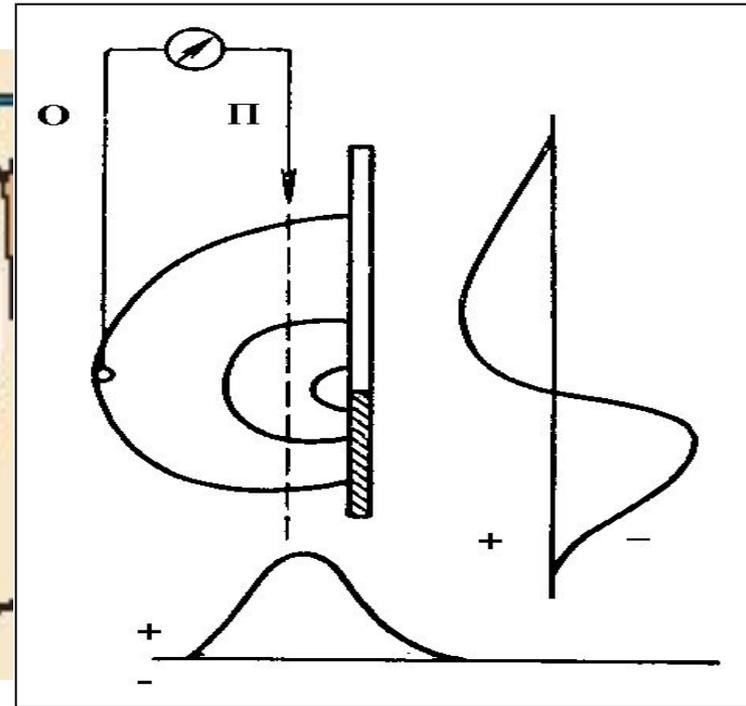
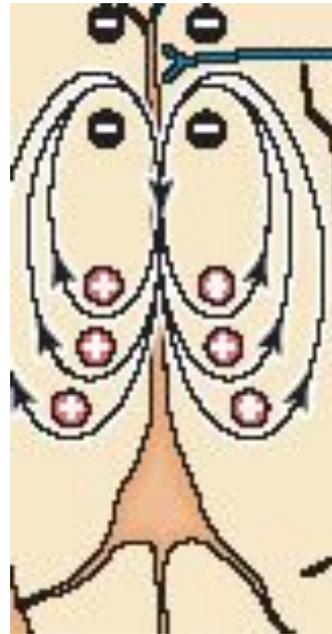
**THE GENERATORS OF THE EEG**

**THE SOLID ANGLE CONCEPT APPLIED TO VOLUME  
CONDUCTOR THEORY**

Слоистое строение коры мозга



Изменение потенциала при прохождении электрода через слоистую структуру.  
Соба нейронов возбуждена.



## Критерии для интерпретации потенциалов

При регистрации и интерпретации потенциалов важно знать расположение электродов относительно активных элементов мозга (генераторов потенциала).

1) Под электродом **негативный потенциал**:

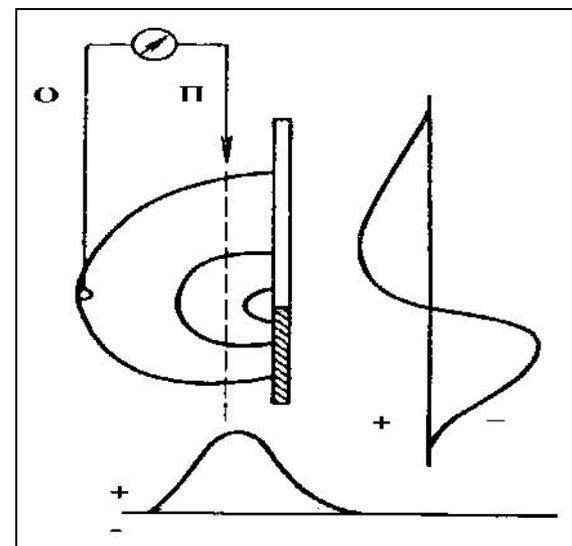
- возбуждение, если электрод около **сомы**
- торможение, если электрод около **дендритов**

2) Под электродом **позитивный потенциал**:

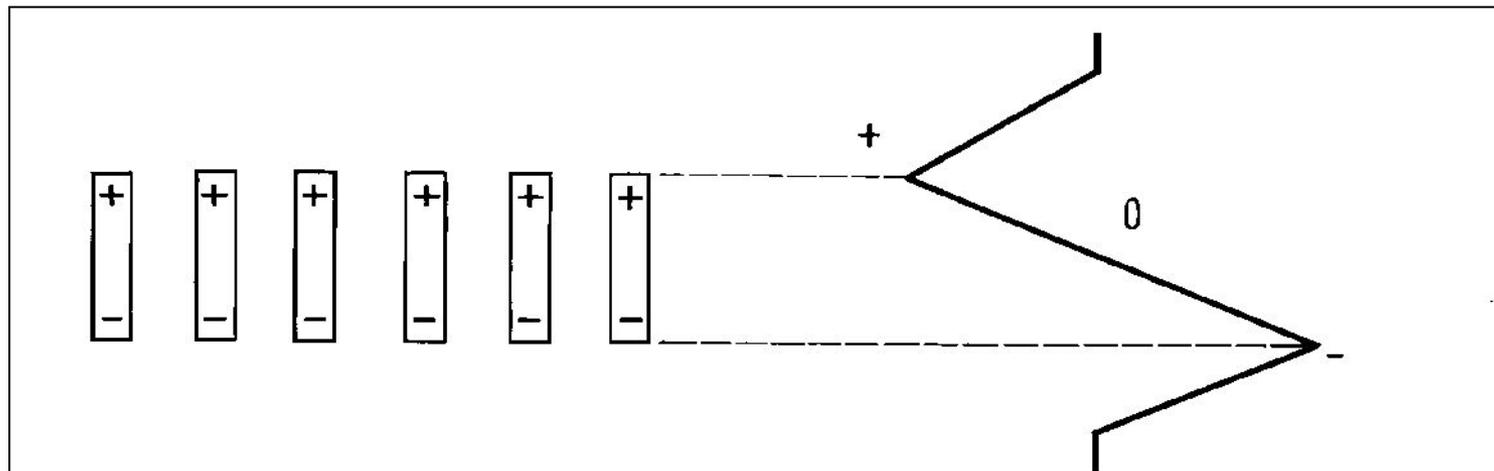
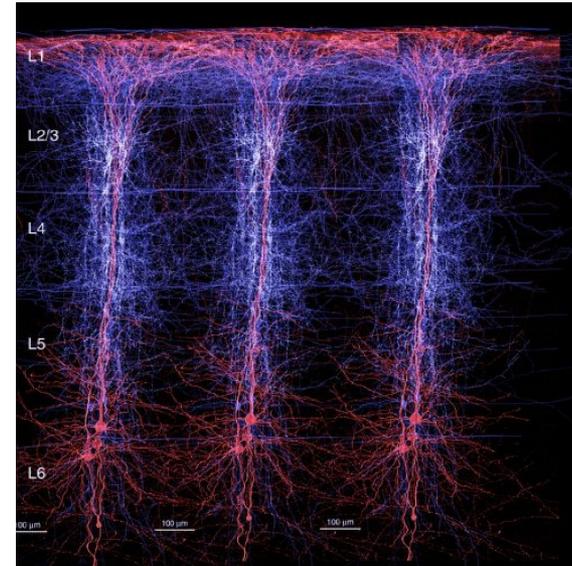
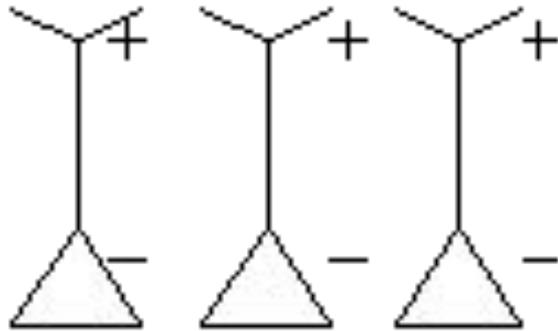
- торможение, если электрод около **сомы**
- возбуждение, если электрод около **дендритов**

3) Потенциал **максимален** по амплитуде, если электрод находится **вблизи генераторов**.

4) Потенциал **инвертируется** если электрод проходит через **слой генераторов**

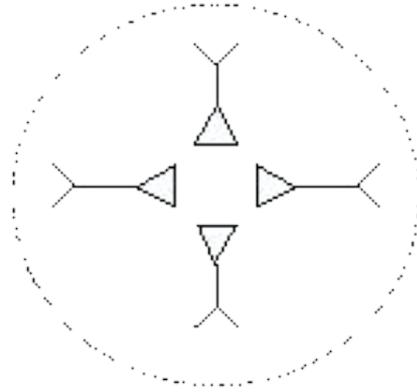


# Распределение потенциала плоскопараллельного диполя Открытое дендритное поле (сوما нейронов возбуждена)

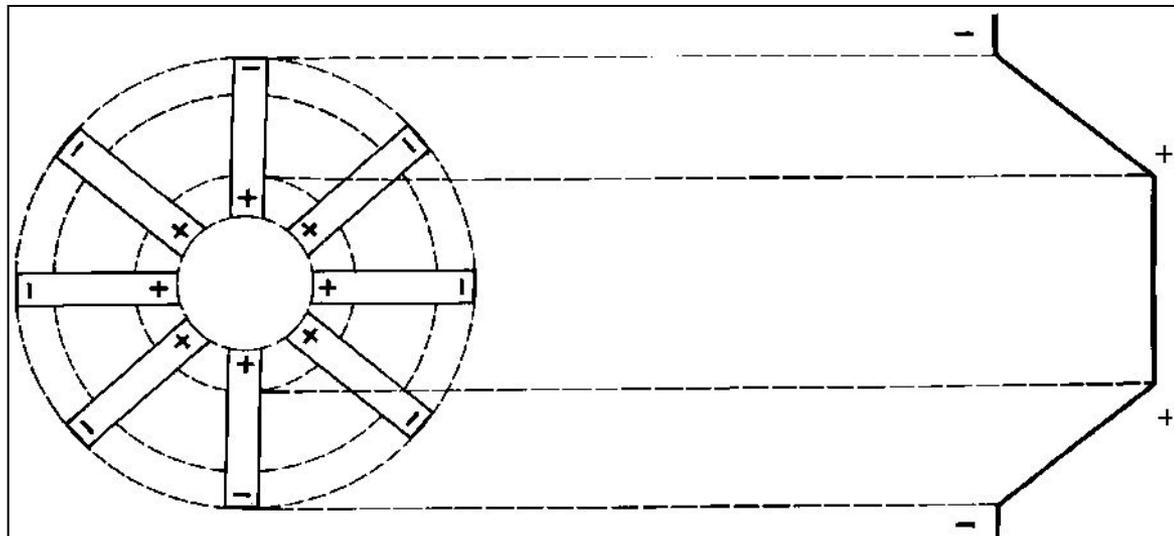
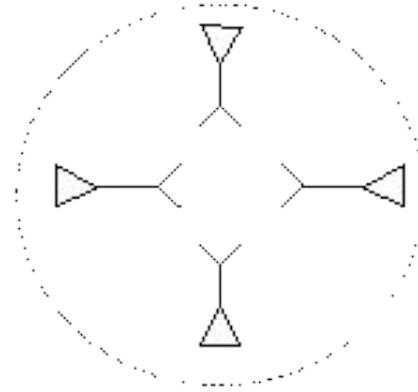


# Распределение потенциала сферического диполя Закрытое дендритное поле

в соме торможение

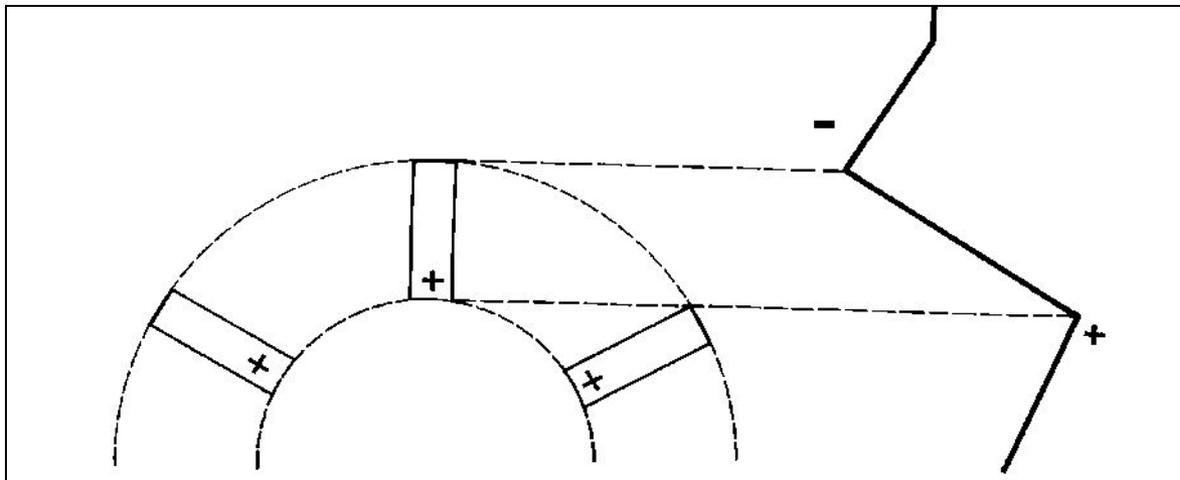
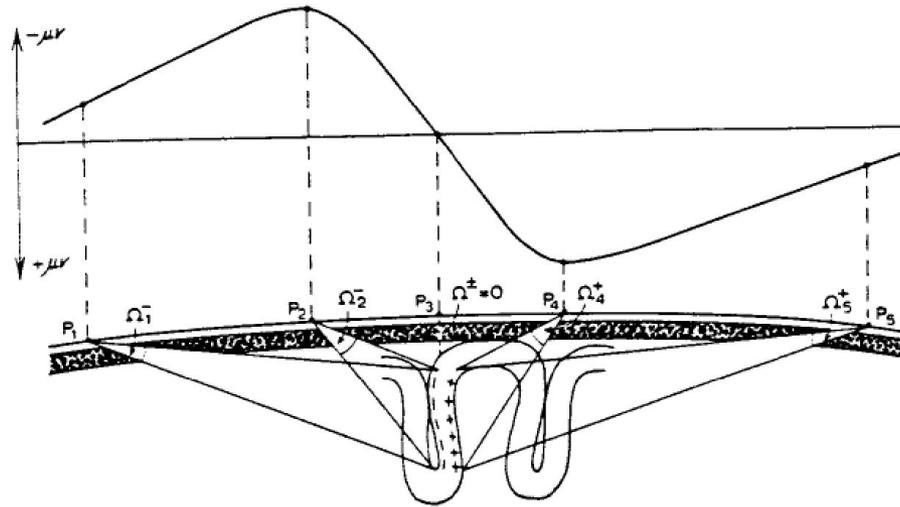


в соме возбуждение



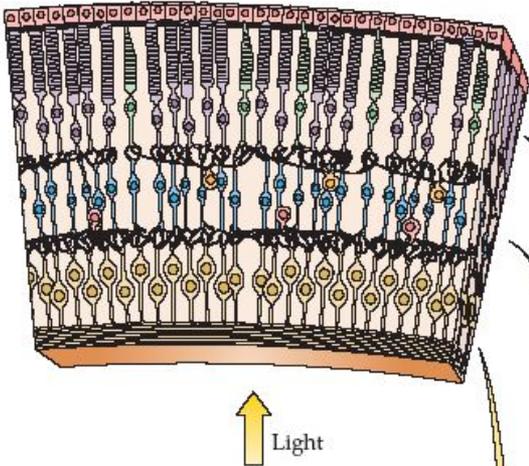
# Распределение потенциала полусферического диполя

## Полузакрытое дендритное поле

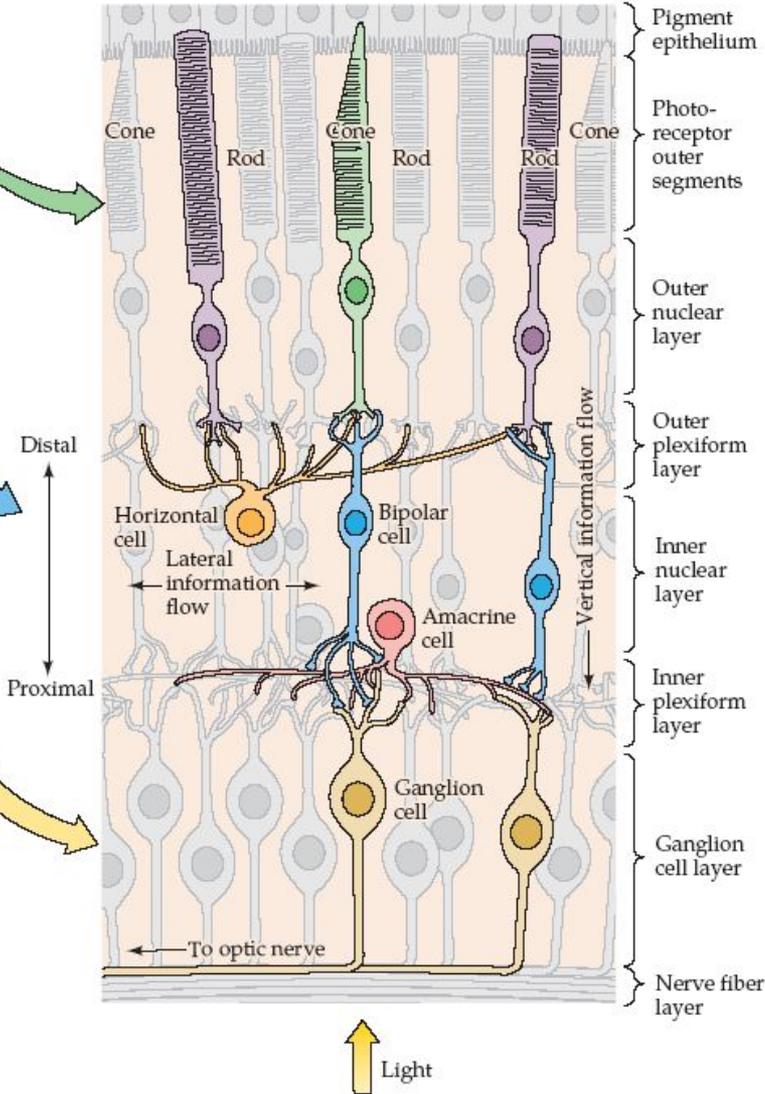


# Структура сетчатки позвоночных

(A) Section of retina

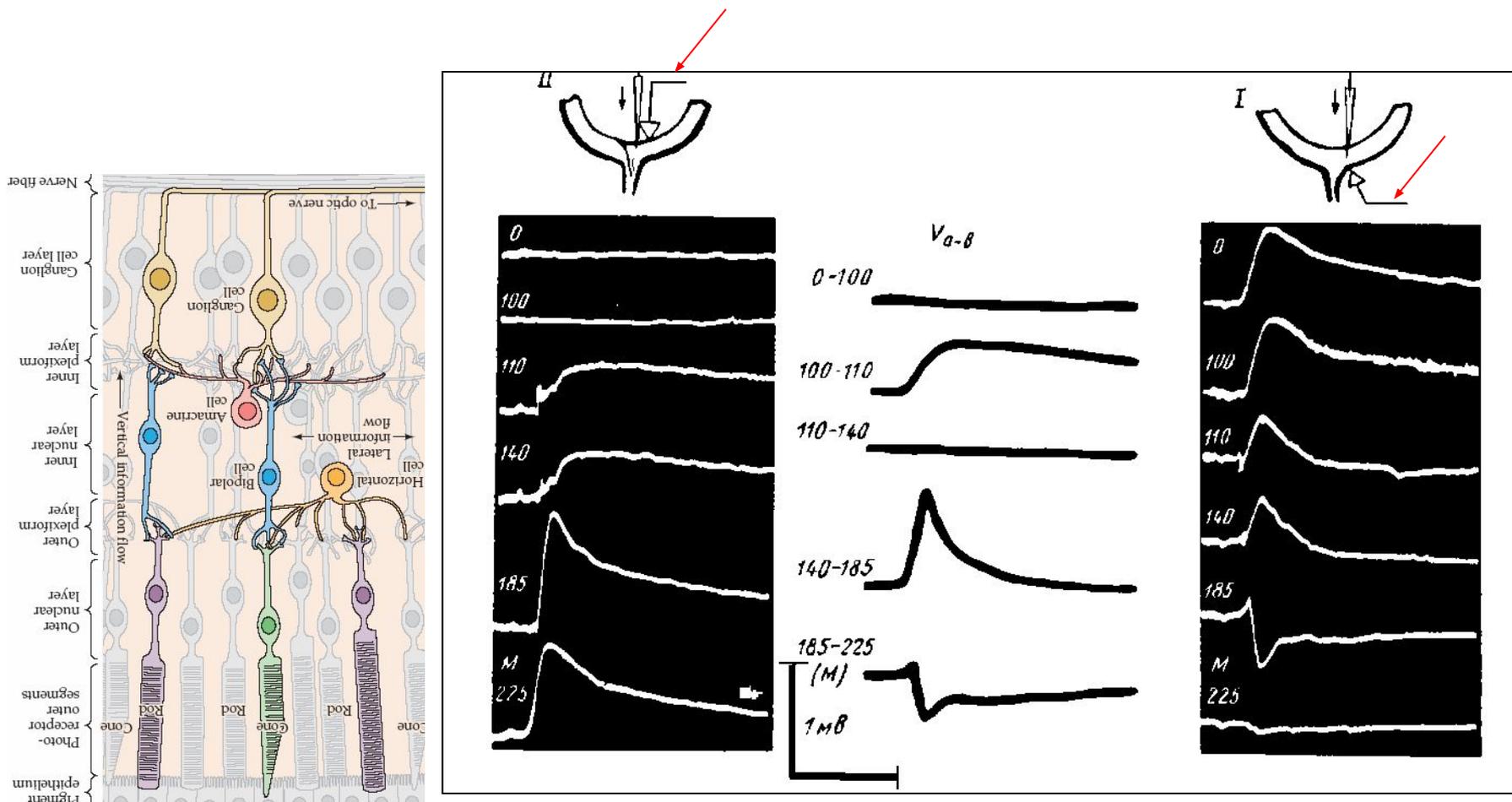


(B)



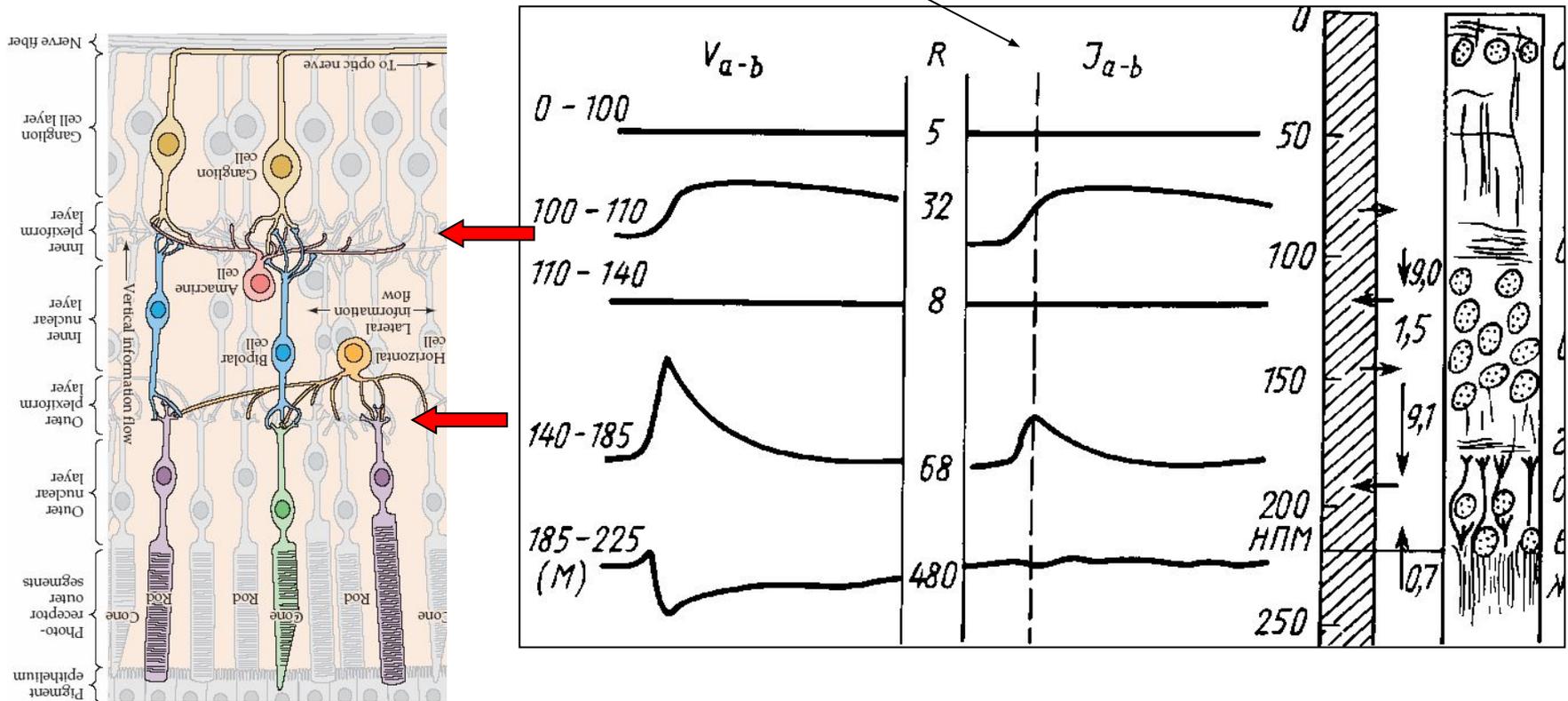
**Figure 10.4** Structure of the retina. (A) Section of the retina showing overall arrangement of retinal layers. (B) Diagram of the basic circuitry of the retina. A three-neuron chain—photoreceptor, bipolar cell, and ganglion cell—provides the most direct route for transmitting visual information to the brain. Horizontal cells and amacrine cells mediate lateral interactions in the outer and inner plexiform layers, respectively. The terms *inner* and *outer* designate relative distances from the center of the eye (inner, near the center of the eye; outer, away from the center, or toward the pigment epithelium).

**Электроретинограмма** глаза лягушки при прохождении электрода в тангенциальном направлении при **разном расположении индифферентного электрода** (слева – внутри сетчатки, справа – на склере) (по **А.Л. Бызову**, 1950-е гг.)



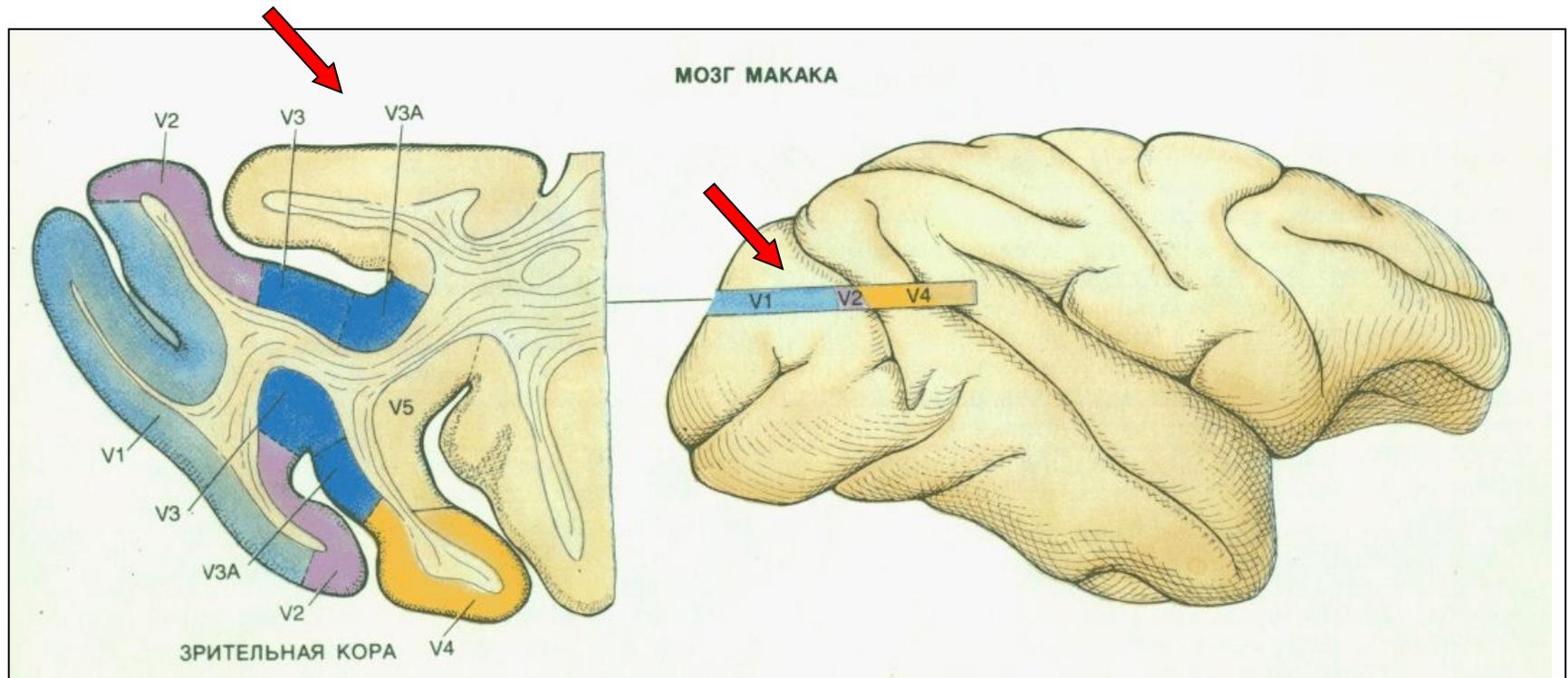
Внеклеточные токи,  
изменение потенциалов определяющие

Сопоставление потенциалов с гистологической конфигурацией объекта

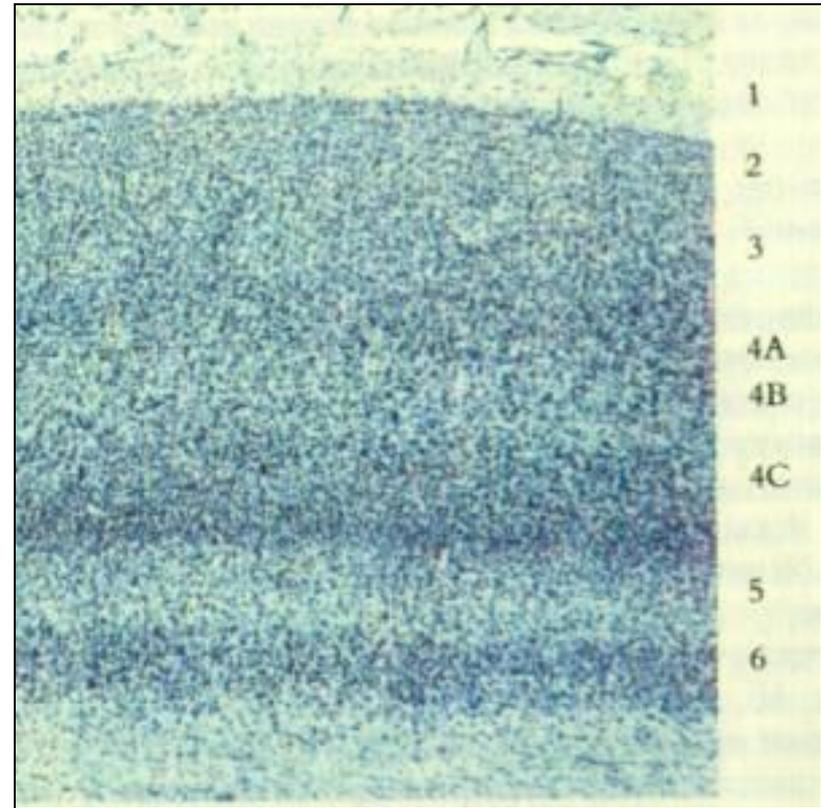
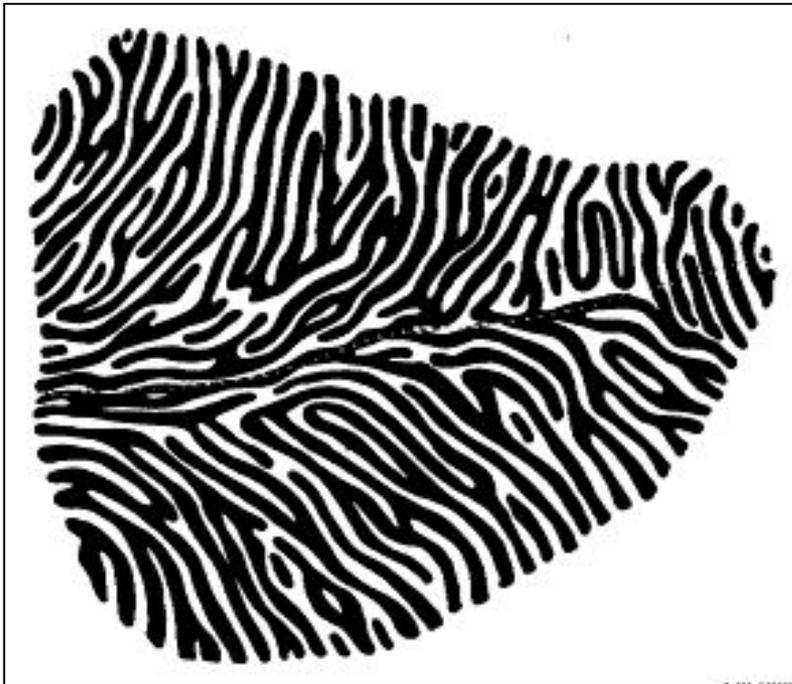


Сложная пространственная конфигурация коры мозга затрудняет интерпретацию потенциалов, регистрируемых с поверхности головы

Срез затылочного полюса мозга макака (вид сверху)



Слоистое строение зрительной коры мозга (как и строение сетчатки лягушки) надо учитывать при интерпретации потенциалов, регистрируемых с поверхности головы.



Колонки глазодоминантности зрительной коры макака. Темные полосы соответствуют участкам коры, активируемых через один из глаз.

Сложная пространственная конфигурация затылочного полюса коры мозга человека затрудняет интерпретацию потенциалов, регистрируемых с поверхности головы.

Локализация отдельных функциональных зрительных зон (V1-V4, VP) получена методом позитронно-эмиссионной томографии.

