

# 拉尔模型

威尔弗里德·拉尔

美国国立卫生研究院名誉科学家

地址：弗吉尼亚州 22967 罗斯兰 689 号箱 RR-1

“拉尔模型”通常是指具有显著树突状树的神经元的几种紧密相关的生物物理-数学模型中的一种或多种。1957年，威尔弗里德·拉尔纠正了猫脊髓中运动神经元膜时间常数的错误估计，从而强调了树突的电缆特性的重要性。在19世纪60年代，电缆模型(有限长度的圆柱体和十房室模型)用于预测实验结果，这些结果已由美国国立卫生研究院的研究合作者成功进行了测试。这项研究确定了突触输入对远端树突位置的重要性。它还探索了树突棘的特性，并预测了嗅球中的树突-树突触。

## 1、总览

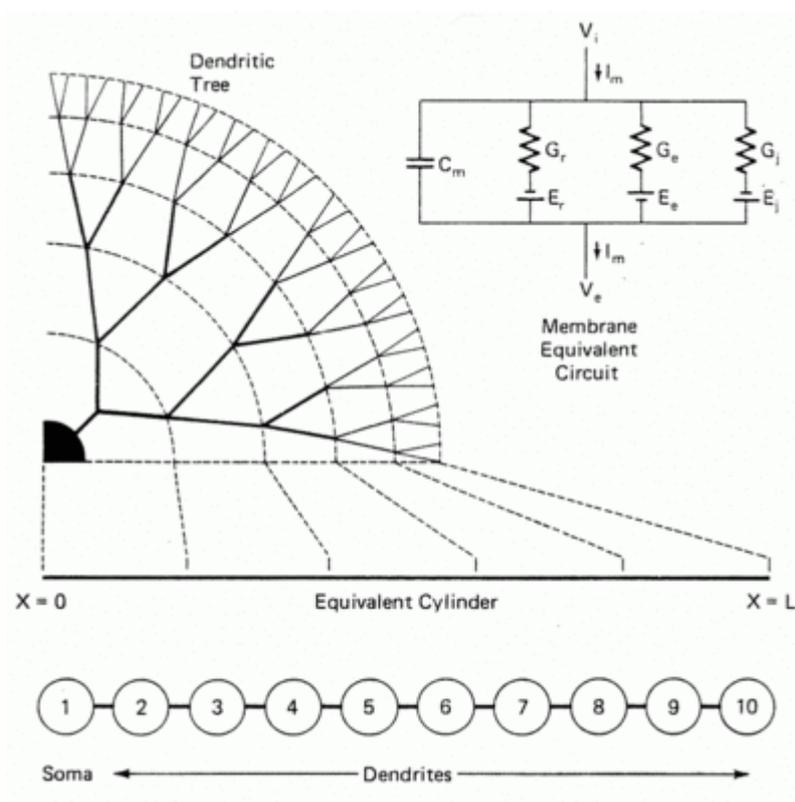


图 1：对称分支的树突状树图。示意性地给出了映射到等效的圆柱体以及十个相等的房室的链。右上方显示了跨神经膜的等效电路。(神经科学百科全书，经许可转载)。

可以通过参考图 1 提供这些模型的概念概述。这显示了一个广泛分支的树突状树。由于所有分支均假定为均匀无源膜的圆柱体，因此沿每个分支的长度分布的膜电位必须服从电缆方程(下面的公式(1))。同样，假设图 1 中的分支是对称的，并且当分支直径满足特定( $d^{3/2}$ )约束时，发现(Rall, 1962, 1964)该树中的树突状位置可以映射为等效的圆柱，如图 1 所示。对于向树干注入电流，电流的散布和膜电势从主干到所有分支的散布变化，对应于等效圆柱中电缆方程中的数学解。因此，有限长度的等效圆柱体被证明是理想树突树的有价值的简化生物物理数学模型。有了这个模型，就有可能获得许多神经生理学有趣的数学边界值问题的解析解(Rall 1962)，如下面的等式(2)和图 2 所讨论的。

出于计算目的，发现如图 10 所示，使用十个相等房室的链来逼近等效圆柱体是有利的。在这里，圆柱体的偏微分方程被房室链的常微分方程组取代(Rall 1964)。房室 1 可视为神经元体，房室 2 至 10 表示进入树突状树的距离增加。在这里，可以指定突触激发和/或突触抑制发生在特定的房室中，以探索不同输入位置和不同时空模式的突触输入的后果(Rall 1964)。

应当指出的是，在后来的数学处理中(Rall & Rinzel 1973; Rinzel & Rall 1974)避免了折叠远侧分支的简化，该处理为传递到单个分支的输入提供了明确的分析解。请参阅后面标题为：7、输入到理想树突状树的单个分支的解。

图 1 右上方的电路图显示了所使用的生物物理膜模型。它由一个膜电容(每单位面积)组成，该电容与三个膜电导(每单位面积)路径并联。下标(r)表示静止膜电导，它与静止膜电池串联。下标(e 或 epsilon)标识可变的突触兴奋性电导，与兴奋性电池串联；在静息条件下，该电导为零，但通过兴奋性突触输入将其导通。下标(j)表示可变的突触抑制电导，其与抑制电池串联。在静息条件下，该电导为零，但通过抑制性突触输入将其导通。这些电导途径对应于法特和卡茨(1953)和库姆斯，艾克斯与法特(1955)提出的模型，其依据是霍奇金与卡兹(1949)，法特和卡茨(1951)和霍奇金与赫胥黎(1952)的早期见解。

通过在二尖瓣细胞的房室模型中指定膜的兴奋性，可以模拟脉冲沿着轴突房室的反线传播，从而激活该模型的体细胞和树突状房室。当将这种房室计算与具有球形皮层对称性的二尖瓣细胞群的模型相结合时(Rall & Shepherd 1968)，发现可以模拟以前在兔子嗅球中记录的时空细胞外场电位。稍后的两个章节简要介绍

了该模型是如何预测树突突触的：5、二尖瓣和颗粒细胞树突:嗅球模型，6、树突突触的预测和发现。

后来对树突棘的突触输入进行建模提供了有用的见解，这些棘突如何参与神经元可塑性以及远端树突的整合和逻辑处理，如后面标题为：8、树突棘模型和分支上的棘簇的注释中所述。

## 2、 $d^{3/2}$ 对分支直径的约束

当探索不对称树的稳态解时，其中分支的直径和长度可以具有任意值(Rall 1959)。很明显，因为每个分支圆柱的输入电导取决于其直径的  $3/2$  幂，所以在两个子分支的直径满足以下约束的那些分支点上会出现特殊情况：它们的  $3/2$  幂值之和等于父分支直径的  $3/2$  幂。当树的所有分支点都满足此约束时，可以将此树映射到等效圆柱体(还假设所有末端分支在距主干的电紧张距离相同处结束)。对于对称分支，这意味着每个子分支直径等于父分支直径的 0.63。(要直观地看到这一点，请注意 0.8 是 0.64 的平方根，因此 0.64 的  $3/2$  幂等于 0.8 的三次方，即 0.512；类似地，0.63 的  $3/2$  幂等于 0.50)。这种对称树的有用的近似示例的主干直径为 10 微米，连续的子分支直径为 6.3、4.0、2.5、1.6 和 1.0 微米。值得注意的是，猫脊髓运动神经元中分支直径的测量结果与  $d^{3/2}$  约束条件基本吻合。有关示例，请参见 Rall 等(1992)的评论文章。当与该约束有一致的偏差时，可以利用一个更通用的偏微分方程(Rall 1962a)，它对应于一个等效锥度。戈德斯坦与拉尔(1974)对此进行了探讨；另见福尔摩斯与拉尔(1992)。

## 3、等效圆柱模型和电缆方程

第一个模型是有限长度的圆柱体，由均匀的被动神经膜组成(Rall, 1962a)。在这种简化的模型中，树突状树倒塌成一个圆柱体。神经体的一端位于  $X = 0$  处，而树突末梢位于另一端  $X = L$  处。由于假定采用被动膜，因此沿圆柱体的膜电位的时空分布必须服从一个称为电缆方程的偏微分方程(推导见 Rall 1977, 第 64-67 页)。这可以表示

$$\frac{\partial V}{\partial T} = -V + \frac{\partial^2 V}{\partial X^2} \quad (1)$$

其中  $V = V_m - E_r$  表示膜电位  $V_m$  从其静止值  $E_r$  偏离(而  $V_m$  是细胞内电压  $V_i$  减去细胞外电压  $V_e$ )。也，

$$X = x/\lambda,$$

$$\text{其中 } \lambda = \sqrt{r_m/r_i} = \sqrt{(R_m/R_i)(d/4)}$$

$$T = t/\tau_m,$$

其中  $\tau_m = r_m c_m = R_m C_m$ 。此处， $d$  为圆柱体直径， $r_i$  为圆柱体每单位长度的细胞内(核心)电阻， $c_m$  和  $r_m^{-1}$  分别为膜圆柱体每单位长度的膜容量和膜电导。 $R_m$  和  $C_m$  适用于单位膜区域，而  $R_i$  是细胞内介质的体积电阻率。

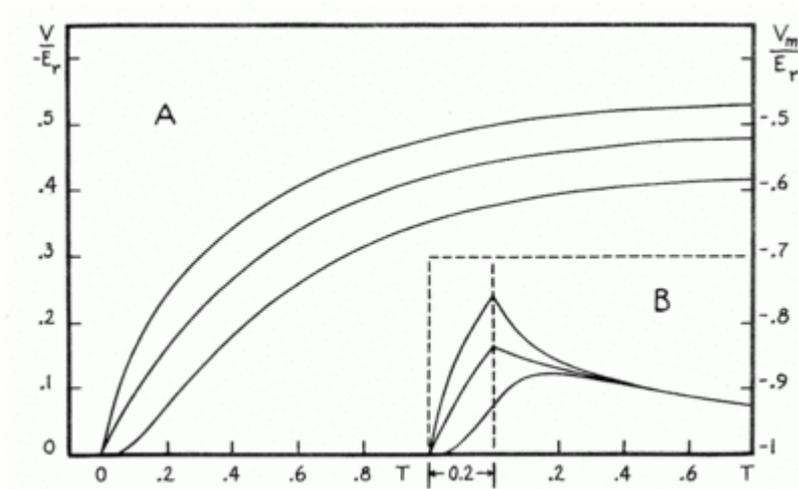


图 2: 对于  $L = 1$  的树(或等效圆柱体)，基于等式(2)为解析解计算的理论电压瞬变。两组曲线均在三个位置  $X = 0$ ， $X = 0.5$  和  $X = 1$  处显示了膜去极化的时间历程。上方的三个曲线(A)显示了对仅应用于圆柱体远端的突触兴奋性电导(从零到静息电导的两倍)逐步增加的计算响应。插图(B)显示了在  $T = 0.2$  时关闭相同电导步骤时的计算结果;较高的较尖曲线在  $X = 1$ ，而较低的圆曲线在  $X = 0$ (Rall 1962)。请注意，对于此正方形突触电导瞬变，对称性意味着较尖锐的形状将表示理论上的 EPSP(在体细胞处)，用于向树或圆柱体近端一半的突触输入，而延迟且圆形的形状表示理论上的 EPSP(在树突处)突触输入到树的末梢一半。(转载自 Rall(1962)的许可)。

对于“密封端”，意味着没有电流从任一端流出，在  $X = 0$  和  $X = L$  处，数学边界条件均为  $\partial V/\partial X = 0$ 。使用称为变量分离的经典方法，可以表示该边值问题的一般解

$$V(X, T) = \sum_{n=0}^{\infty} B_n \cos(\alpha_n X) e^{-(1+\alpha_n^2)T} \tag{2}$$

其中  $n$  是任何正整数或零，并且

$$\alpha_n = n\pi/L \quad (3)$$

$\alpha_n^2$  的值称为边界值问题的特征值。 $B_n$  是要根据初始条件确定的常数。

一个相关的边界值问题区分了圆柱体的两个区域，分别对应于树突树的近端和远端区域，其中一个区域在短时间内打开了均匀的突触兴奋性输入。一旦这个突触输入被关闭，整个圆柱体就服从式(2)。使用这些分析解进行的计算证明了突触电位的瞬态形状(在体细胞处的 EPSP(兴奋性突触后电位))如何取决于突触输入的远侧和近侧位置：对于远侧输入，EPSP 上升得更慢，直到较晚且较宽的峰值(振幅较小)，与近端树突状输入位置的一个较早的尖峰相比(Rall, 1962a)，如图 2 所示。

值得注意的是，当将表达式(3)引入到等式(2)中的指数的理论表达式中时，我们得到一个隐含一组时间常数  $\tau_n$  的表达式(对于带密封端的无源圆柱体)，如下

$$\tau_0/\tau_n = 1 + (n\pi/L)^2 \quad (4)$$

请注意， $\tau_0 = \tau_m$  控制着均匀分布的膜电位的衰减，而对于  $n > 0$ ， $\tau_n$  被称为均衡时间常数，因为它们控制着膜电位的非均匀分布分量的更快衰减。因为等式(4)可以重新排列以提供表达式

$$L = \frac{n\pi}{\sqrt{\tau_0/\tau_n - 1}} \quad (5)$$

可以看出， $L$  的值可以由两个时间常数之比计算得出。如 Rall(1969)所讨论和说明的那样，这提供了一种非常有用的方法，可以通过对实验瞬态的分析来估计电声长度  $L$ 。

#### 4、房室模型

下一个模型是由十个相等房室组成的链(Rall, 1964)，见图 1。这可以看作是有限长度圆柱的近似值。在这里，第 1 房室代表神经元体，而第 2 房室到第 10 房室代表进入树突树的增加距离。在第一个模型中， $V$  与  $X$  的连续变化被集总膜的相邻连接区域之间的  $V$  的逐步差异所代替。该模型提供了宝贵的计算优势。1962 年，拉尔使用了由蒙尼斯伯曼在 NIH 开发的计算机程序 SAAM 求解方程，

该程序用于研究代谢动力学。如今，用于神经科学的计算机程序(例如海恩斯开发的 NEURON 及威尔逊和鲍尔开发的 GENESIS)已用于此目的。

如图 3 所示，对于方形(开-关)突触电导，可以为突触输入的许多不同树突位置计算 EPSP 形状(Rall, 1964)。

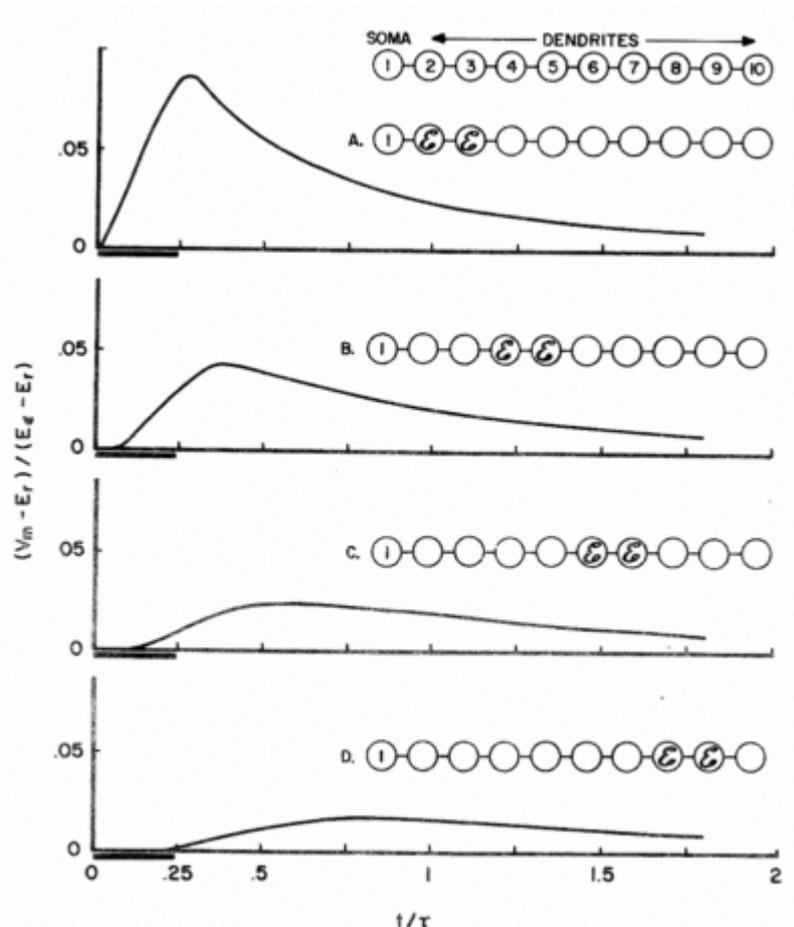


图 3: 用十室模型计算的 EPSP 形状。在这里，每个房室对应于 0.2 个单位的电声长度；当体细胞为 1 号房室时，这意味着树突状树的  $L = 1.8$  左右。如图所示，每种 EPSP 形状(在体细胞处)都是方波的兴奋性电导(等于静息电导，持续时间  $0.25T$ )仅传递到两个相邻的房室而产生的，如图所示(经许可复制，Rall (1964))。

后来，通过使用瞬态时间过程来控制突触电导来精炼这种计算出的 EPSP 形状，以增强与实验 EPSP 形状的比较(Rall, 1967; Rall 等, 1967)。对于每种 EPSP 形状，可以使用到达峰时间和半峰宽度的两个形状指标值来构建二维形状指标图，从而得出理论形状指标位点(针对不同的输入位置和不同的突触输入瞬变)；参见图 4。

这些理论位点提供了明确的理论预测，可以与实验 EPSP 形状进行比较。鲍

勃·伯克, 汤姆·史密斯, 菲尔·尼尔森和 K·弗兰克成功合作的 NIH 研究(Rall 等人, 1967)说服了大多数神经生理学家, 认为树突触在猫脊髓运动神经元中的重要作用(经过多年被 Eccles 否认)。牛津大学的朱利安·杰克及其同事(Jack 等人, 1971), 哈佛的门德尔和亨内曼(1971 年)以及澳大利亚的伊安斯克和雷德曼(1973 年)进一步证明了实验 EPSP 形状与理论预测的一致性。后来, 澳大利亚的雷德曼和沃尔姆斯利(1983)进行了一项非凡的实验, 成功地将电生理学和组织学(在同一神经元中)结合起来, 显示出两个实际已知的突触输入位置(对于两个单独的传入纤维)与理论输入位置之间的一致性。由两个不同记录的 EPSP 形状组成。

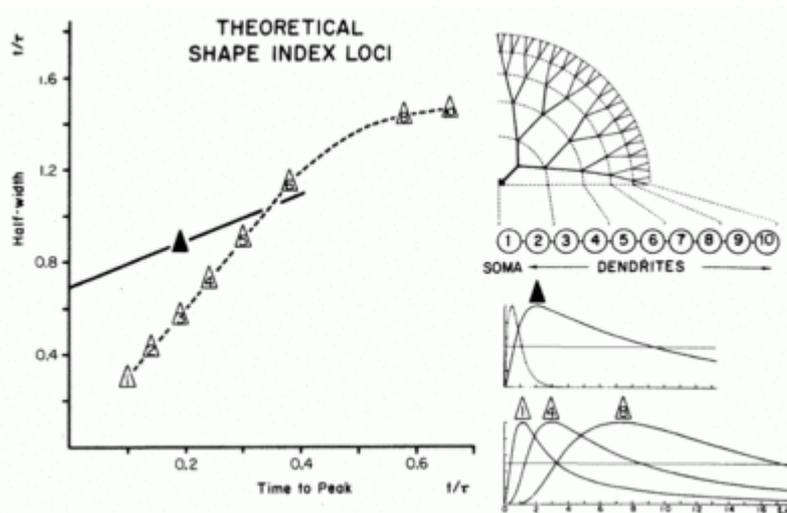


图 4: 左侧有两个 EPSP 形状索引基因座, 基于理论上的 EPSP 形状(如右侧)。在这里, 突触电导不是正方形, 而是一个短暂的瞬态函数  $F(T) = (T/T_p) \exp(1 - T/T_p)$ , 其中  $T_p$  等于峰值时间且  $T_p$  等于膜时间常数的 0.04 倍, 该瞬变在右侧以中间的虚线显示。右下方显示了三个已计算的 EPSP, 每个 EPSP 都输入到单个隔间, 由三角形中的数字表示; 请注意, 将峰幅度归一化以帮助形状比较。测量两个形状指数值: “到达峰值的时间”和“半峰宽”, 然后绘制为二维图(左侧); 该图中的每个点代表不同的 EPSP 形状。虚线是使用相同输入瞬态的单房室输入的的形状指数轨迹。实线表示当突触输入均匀地传递到整个神经元表面时获得的对比形状指数位点; 仅输入瞬变的时间过程已更改。(转载自 Rall 等人(1967)和 Rall(1977)的许可)。

当比较/对比突触输入的时空序列时, 该房室模型还被用来证明获得的显著不同的结果(Rall, 1964)。参见图 5。这种差异可能与模式识别和运动检测有关。

不同的计算探索了突触兴奋和突触抑制之间的非线性相互作用(Rall, 1962, 1964)。当突触抑制位于突触兴奋的远端时, 其效果不佳。当将其放置在与突触兴奋相同的房室中或体细胞房室中时, 效果几乎相同。

关于更通用的房室模型，必须强调的是，上面使用的十个房室模型是一个非常简单的被动特例。可以设计房室模型，以超出被动膜性能和无分支圆柱体的限制。可以为任何房室指定不同的非线性和电压相关膜特性(例如，下一节中的模型)；房室的大小可以不同，树突分支也可以明确表示(Rall, 1964)。

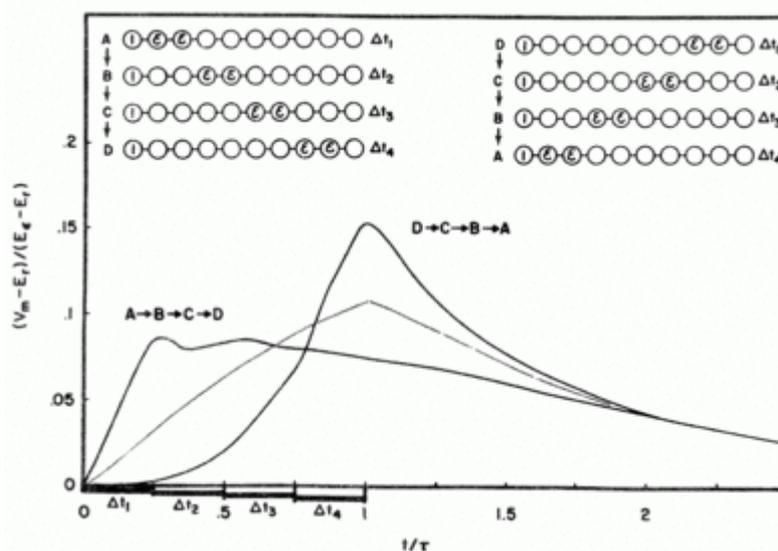


图 5: 兴奋性突触输入的相对时序序列之间的计算对比度。输入序列 ABCD(在左上方)产生了最早的瞬变时间过程，而输入序列 DCBA(在右上方)产生了具有较高峰值的延迟瞬变。组件输入与图 3 相同；如图所示，连续的时间房室是膜时间常数的四分之一。虚线表示控制瞬变，在整个四个时间段内，通过在所有四个位置上将突触电导幅度设置为 1/4 大来消除时空模式。(经许可转载，Rall(1964))。

## 5、二尖瓣和颗粒细胞树突：嗅球模型

拉尔和谢泼德(1968)使用了更复杂的模型，结合了房室模型和皮质模型，来模拟时空细胞外(场)电势，该电势是在(Phillips, Powell & Shepherd, 1963)用兔子的嗅球进行的实验中记录的。这涉及大量二尖瓣细胞的同步抗蠕动激活，这些二尖瓣细胞排列在几乎球形对称的皮层中，其主要树突径向向外排列。为了模拟二尖瓣细胞的激活，使用了一个房室模型。它有三个小的轴突房室和一个较大的体细胞房室，所有这些房室都有特定的活性膜特性。(请注意，这些活性特性取决于一个新的数学模型，该模型旨在产生类似于霍奇金-赫胥黎模型的电导瞬变；这在计算上是经济的；而且对于兔子的神经元来说，H-H 参数的值未知)。这些活性特性提供了抗轴突作用电位从轴突房室向体细胞的传播。树突室在某些计算中具有被动膜，而在其他计算中具有主动膜。由于嗅球中同时激活的二尖瓣细胞数量众多，因此该群体被理想化为球对称皮层，其中由二尖瓣细胞产生的细胞外

电流径向流动，产生了可以计算瞬态值的球形等电势轮廓。然而，由于实际嗅球的对称性不是很完美，并且它被侧嗅束“刺穿”，因此有必要考虑较小的次级细胞外电流，其次级球外路径包括参比电极。因此，计算模型包括“电位除法器”校正，这与实验数据相符。有关详细信息，请参见拉尔和谢泼德(1968)。

还有大量的颗粒细胞，其树突与嗅球的外部丛状层(EPL)中的二尖瓣细胞的树突混合在一起。颗粒细胞也将树突延伸到更深的一层。颗粒细胞也由一连串的房间代表。这些房间具有被动膜，并且假定它们从 EPL 延伸，深入到嗅球的颗粒层(GRL)中。用该颗粒细胞模型进行的计算还需要“分压器”校正，以模拟远处参比电极的影响。

## 6、树突突触预测和发现

对实验场电势的成功模拟表明，颗粒状细胞群必须在球囊的外部丛状层(EPL)内接受突触兴奋性输入，同时在 EPL 中使二尖瓣次级树突去极化。这表明去极化的二尖瓣细胞树突必须向 EPL 中的颗粒细胞树突传递突触刺激。这将暗示尚不存在的树突-树突状兴奋性突触接触。同样，由于二尖瓣细胞随后被抑制，这表明突触抑制必须通过颗粒细胞树突传递至 EPL 中的二尖瓣细胞树突。这暗示了尚不存在的树突-树突抑制突触接触。仅七个月后(1965 年 3 月)，汤姆·里斯和米尔顿·布莱曼在 NIH 的独立电子显微镜研究中发现了两种树突状突触。由于理论模型和实验结果非常吻合，因此于 1965 年准备了一份联合论文并提交给《科学》杂志；他们的裁判发现这不是普遍感兴趣的事情。该论文后来被接受发表在《实验神经病学》(Rall 等, 1966)上。树突状树突触有一段时间了争议，但此后在中枢神经系统的其他区域被发现。应当指出，这些突触为侧向抑制提供了新途径。这些突触也提供了不使用全或无冲量的分级交互作用。

## 7、输入到理想树突状树的单个分支的解

使用丰富的模型来探索输入到广泛分支的树突状树的单个分支的后果。通过使用叠加方法，圆柱模型的解析解(请参见标题为 3 的等效圆柱模型和电缆方程式的前面部分)组合起来，为理想分支的情况提供了解。假定分支对称，分支直径满足  $d^{3/2}$  约束。该神经元模型允许使用数个相等的树突树，数量为 N。每棵树

相当于一个等渗长度  $L$  的圆柱，并具有  $M$  个对称分支。为了输入到其中一棵树的单个分支，提供了稳态解(Rall&Rinzel, 1973)和瞬态解(Rinzel&Rall, 1974)。提供了关于树中不同输入位置处的输入电阻和阻抗值以及树中不同分支中的电压衰减的见解。

## 8、树突棘模型和分支上的刺簇

探索对单个分支输入的解的一个原因是树突棘的兴趣，以及以下问题：当脊柱头接收到突触输入时，在脊柱头膜中产生的电势中有多少会传递到树突上通常狭窄的(高抵抗力)脊柱干附着的树突上？人们发现重要的是要考虑脊柱-茎电阻与树突的输入电阻之比(Rall&Rinzel, 1971)。如果比率为 0.01 或更小，则到脊柱头的稳定输入将传递到分支，而不会出现明显衰减。对于 100 或更高的比率，传递到分支的电压可以忽略不计。对于 0.1 至 10 的中间范围，稳定电压衰减范围大约在 10% 至 90% 之间。这被确定为可能的突触可塑性和学习的“操作范围”。

相关模型被用来探讨可激发的刺(Miller 等, 1985)和刺簇(被动和可激发)对树突树远侧分支的影响(Rall 和 Segev, 1987)。另见(Segev 和 Rall, 1988)和(Shepherd 等, 1985)。提供了各种突触相互作用的示例，支持了神经元远端树突中可能进行逻辑处理的概念。

## 9、房室人口模型

Rall 在 1953 年获得博士学位论文时使用了完全不同的数学模型。这涉及理论预测与猫脊髓运动神经元群体中单突触反射的输入-输出关系的比较。劳埃德(1943, 1945)已在脊椎节段水平上证明并讨论了这种投入-产出关系。

开发并测试了两个概率模型(阈值定义不同)。最简单的假设是，当该运动神经元上同时激活的突触的数量达到或超过指定阈值时，该运动神经元就会放电。另一个模型假设，只要突触集中在运动神经元接受表面的一个子区域(区域)，突触就可以成功。发现两个模型都可以拟合实验数据。一个重要的测试是拟合一组从单一制备中获得的四个输入-输出曲线，并在四个不同水平的反射兴奋性上进行；仅需调整理论模型的一个参数(阈值)以适合四条曲线。

可以在原始出版物中找到更多详细信息(Rall, 1955a, 1955b)。同样，一个

有用的摘要出现在本书的下一章(Rall, 1990 年)中, 并作为另一本书(Segev, Rinzel 和 Shepherd, 1995 年)的附录 A.2, 其中朱利安·杰克的附录 A.1 也很重要。

与洛克菲勒研究所的库伊·亨特合作, 发现可以对运动神经元群体中“射击指数”分布的数据进行拟合。假设发射阈值的正态分布就足够了(Rall 和 Hunt, 1956 年)。

请注意, 在这些早期的理论模型中, 树突没有与运动神经元体细胞区分开。树突状电缆特性的建模始于 1957 年; 请参阅下一节。

## 10、树突状是理解体电压瞬变的关键

在给《科学》(Science)的注释(Rall, 1957 年)中指出, 通过最近引入的玻璃微电极, 从单个猫脊髓运动神经元施加的电流阶跃响应所记录快速电压瞬变被误解了, 因为树突的电缆特性已被忽略。通过假定此瞬态为单个指数, 艾克斯等人隐含地假定它们是从“无树突的体”中记录的。另一方面, 如果假定树突占主导地位, 则期望的是瞬变函数明显不同, 这与电缆理论已知的非髓鞘轴突更接近。实际的问题是大量树突的体细胞。

Rall 准备了对该中间问题的详细分析, 并于 1958 年将其提交给《一般生理学杂志》。一名负面的裁判说服编辑们拒绝了该 MS。从返回的 MS 上发现的许多边缘注释中可以明显看出艾克斯是该裁判的事实。幸运的是, 新期刊《实验神经病学》的编辑 K·弗兰克和 W·温德勒鼓励拉尔将 MS 扩展为两篇论文: 一篇论文(Rall, 1959 年)解决了一般树突分支的稳态问题, 并包括了对来自实验数据的膜电阻率; 另一篇论文(Rall, 1960 年)使用拉普拉斯变换解决了瞬态问题, 并包括根据实验数据估算膜时间常数。

有必要处理不匹配的数据: 来自几组穿刺运动神经元的电生理数据, 以及来自不同组的组织运动神经元的解剖学测量, 以便估算基础模型参数的值。假设在树突和体细胞上形成均匀的无源膜, 并假设较大的输入电阻值对应较小的运动神经元尺寸, 则可以估计  $1000$  至  $8000\ \Omega\text{-cm}^2$  的值范围, 平均值约为  $5000$ 。膜电阻率明显大于艾克斯及其合作者估计的“标准运动神经元”值  $400$  至  $600$ 。同样, 他们的“标准”模型为树突状输入电导与体细胞输入电导之比提供了  $2.3$  的值, 而拉尔估计这一重要比率的极端范围为  $10$  至  $47$ , 中间范围为  $21$  至  $35$  (Rall,

1959 年)。

现在很明显，“标准运动神经元”大大低估了树突状晶体的重要性。注意，估计膜电阻率十倍太小，艾克斯斯得出的树突长度常数值 3.2 倍也太小，导致 L 的值过大。例如，实际  $L = 2$  的树突状树将被误解为 L 值为 6.4。这种错误导致艾克斯斯断言远端树突触实际上是无效的。在拉尔的模型中，树突树的电声长度在  $L = 1$  到  $L = 2$  的范围内，并且远端树突触已被证明是有效的(Rall 等, 1967)。猫脊椎运动神经元的这一数值范围已被数项研究证实，这些研究将基于解剖的估计与基于上述等式(5)的独立估计进行了比较。还要注意，以后对兴奋性树突棘以及这些棘突的远端簇的突触扩增的考虑（上面的标题为：8 树突棘模型和分支上的棘簇）增加了突触输入远端树突分支的幂。

瞬态分析(Rall, 1960 年)为新的半对数图估算膜时间常数提供了基础。而不是绘制斜率的对数， $dV / dt$ 。相对于  $t$ (对于单个指数瞬态而言是正确的)，必须绘制乘积的对数： $(dV / dt)$  乘以  $t$  的平方根)。提供并讨论了示例。同样，由于这些分析解是针对树突状晶体非常长的情况而获得的，因此应注意，对于汽缸长度为 L 的情况，该瞬态的早期部分在体细胞处基本上是相同的。在  $X = 0$  和  $X = 2L$  时输入相等的长圆柱体。然后对称导致斜率  $dV / dX$  在  $X = L$  处为零，并且在  $X = 0$  处的早期解仅受到来自  $X = 2L$  处的远方输入的贡献(回传)的轻微影响。

这种半对数图绘制方法已应用于艾克斯斯及其合作者发布的一些瞬变中。获得了较大的膜时间常数值，并讨论了其含义(Rall, 1960 年)。可以说，由艾克斯斯提倡了数年的关于突触电流的两个阶段的特殊假设最终被放弃了。雷德曼和杰克在第 27-33 页上提供了对这些问题的有用评论，该书由塞格夫，林泽尔和谢波德编辑(1995 年)，还载有拉尔(1957、1959 和 1960)的重印本。

## 11、具有被动树突的体细胞产生的细胞外瞬变

在 1961 年于斯德哥尔摩举行的第一届国际生物物理学大会上，Rall(1962b)介绍了使用 IBM 650 大型机进行早期计算的结果。假设在体膜中有一个动作电位，并且无源电声扩散到无源(树突状)圆柱体中，则对于一个圆柱体，然后对于七个圆柱体，在峰值时刻，计算出的细胞外势的最终场动作电位。已经发现，体细胞附近的等势线轮廓几乎是球形的。然后，以完全径向对称的简化假设为基础，

计算了体细胞上动作电位随时间变化的细胞外瞬态(在几个径向位置)。发现细胞外电压瞬变是两极的(-, +), 与猫脊髓运动神经元附近的尼尔森和弗兰克(1964)的实验观察结果一致。

至关重要的是, 该拉尔模型产生了其他人声称的那种(-, +)双极瞬态, 是树突中动作电位传播的证据。但是在这种计算中, 树突状晶体明显是被动的。这意味着不能说这种两相记录为树突中的脉冲传播提供了证据。有关这个问题的讨论可以在尼尔森和弗兰克(1964)中找到。

对该计算结果的物理直观解释如下: 负的细胞外峰是由径向流向体细胞的细胞外电流产生的(在钠离子电流通过体膜的内部流入期间), 而正的细胞外峰是由径向流经细胞外产生的远离体细胞的电流(在钾离子电流向外穿过体膜的过程中, 相对于树突膜的被动持续去极化, 该过程非常迅速地使体膜重新极化); 另请参阅(Rall, 2006)中的第 577 和 578 页。

## 斯沃茨奖, 2008 年

在 2008 年 11 月举行的神经科学学会年会上, 威尔弗里德·拉尔(现年 86 岁)被授予首届斯沃茨理论和计算神经科学奖。

## 参考文献

在塞格夫, 林泽尔和谢泼德(1995)编辑的书中可以找到转载的一些参考出版物。神经科学协会最近出版了自传的一章(Rall, 2006 年)。

- 1、A.A. Andronov, E.A. Leontovich, I.I. Gordon, and A.G. Maier (1971) Theory of Bifurcations of Dynamical Systems on a Plane. Israel Program Sci. Transl.
- 2、Coombs J.S., Eccles J.C., and P. Fatt. (1955) The electrical properties of the motoneuron membrane. J.Physiol. 130: 291-325.
- 3、Fatt P., and B. Katz. (1951) An analysis of the end-plate potential recorded with an intracellular electrode. J. Physiol. 115: 320-370.
- 4、Fatt P., and B. Katz. (1953) The effect of inhibitory nerve impulses on a crustacean muscle fibre. J. Physiol. 121: 374-389.

- 5、 Goldstein S.S., and W. Rall. (1974) Changes of action potential shape and velocity for changing core conductor geometry. *Biophys. J.* 14: 731-757.
- 6、 Hodgkin A.L., and B. Katz. (1949) The effect of sodium ions on the electrical activity of a crustacean nerve fibre. *J. Physiol.* 108: 37-77.
- 7、 Hodgkin A.L., and A.F. Huxley. (1952) A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117: 500-544.
- 8、 Holmes W.R., and W. Rall. (1992) Electrotonic length estimates in neurons with dendritic tapering or somatic shunt. *J. Neurophysiol.* 68: 1421-1437.
- 9、 Ianssek R., and S.J. Redman. (1973) An analysis of the cable properties of spinal motoneurons using a brief intracellular current pulse. *J. Physiol.* 234: 613-636.
- 10、 Jack J.J.B, Miller S., Porter R., and S.J. Redman. (1971) The time course of minimal excitatory post-synaptic potentials evoked in spinal motoneurons by group Ia afferent fibres. *J. Physiol.* 215: 353-380.
- 11、 Lloyd D.P.C. (1943) Reflex action in relation to pattern and peripheral source of afferent stimulation. *J. Neurophysiol.* 6: 111-120.
- 12、 Lloyd D.P.C. (1945) On the relation between discharge zone and subliminal fringe in a motoneuron pool supplied by a homogeneous presynaptic pathway. *Yale J. Biol. Med.* 18: 117-121.
- 13、 Mendell L.M., and E. Henneman. (1971) Terminals of single Ia fibers: Location density and distribution within a pool of 300 homonymous motoneurons. *J. Neurophysiol.* 34: 171-187.
- 14、 Miller J.P., Rall W., and J. Rinzel. (1985) Synaptic amplification by active membrane in dendritic spines. *Brain Res.* 325: 325-330.
- 15、 Nelson P.G., and K. Frank. (1964) Extracellular potential fields of single spinal motoneurons. *J. Neurophysiol.* 27: 913-927.
- 16、 Phillips C.G., Powell T.P.S., and G.M. Shepherd. (1963) Responses of mitral cells to stimulation of lateral olfactory tract in the rabbit. *J. Physiol.* 168: 65-88.

- 17、 Rall W. (1955a) A statistical theory of monosynaptic input-output relations. *J. Cell. Comp. Physiol.* 46: 373-411.
- 18、 Rall W. (1955b) Experimental monosynaptic input-output relations in the mammalian spinal cord. *J. Cell. Comp. Physiol.* 46: 413-437.
- 19、 Rall W., and C.C. Hunt (1956) Analysis of reflex variability in terms of partially correlated excitability fluctuation in a population of motoneurons. *J. Gen. Physiol.* 39: 397-422.
- 20、 Rall W. (1957) Membrane time constant of motoneurons. *Science* 126: 454.
- 21、 Rall W. (1959) Branching dendritic trees and motoneuron membrane resistivity. *Exp. Neurol.* 1: 491-527.
- 22、 Rall W. (1960) Membrane potential transients and membrane time constant of motoneurons. *Exp. Neurol.* 2: 503-532.
- 23、 Rall W. (1962a) Theory of physiological properties of dendrites. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 96: 1071-1092.
- 24、 Rall W. (1962b) Electrophysiology of a dendritic neuron model. *Biophys. J.* 2:145-167.
- 25、 Rall W. (1964) Theoretical significance of dendritic trees for neuronal input-output relations. In *Neural Theory and Modeling*, ed. R.F. Reiss. Stanford Univ. Press.
- 26、 Rall W., Shepherd G.M., Reese T.S., and M.W. Brightman. (1966) Dendro-dendritic synaptic pathway for inhibition in the olfactory bulb. *Exptl. Neurol.* 14:44-56.
- 27、 Rall W. (1967) Distinguishing theoretical synaptic potentials computed for different soma-dendritic distributions of synaptic input. *J. Neurophysiol.* 30:1138-1168.
- 28、 Rall W., Burke R.E., Smith T.R., Nelson P.G., and K. Frank. (1967) Dendritic location of synapses and possible mechanisms for the monosynaptic EPSP in motoneurons. *J. Neurophysiol.* 30: 1169-1193.

- 29、 Rall W., and G.M. Shepherd. (1968) Theoretical reconstruction of field potentials and dendro-dendritic synaptic interactions in olfactory bulb. *J. Neurophysiol.* 31: 884-915.
- 30、 Rall W. (1969) Time constants and electrotonic length of membrane cylinders and neurons. *Biophys. J.* 9: 1483-1508.
- 31、 Rall W., and J. Rinzel. (1971) Dendritic spine function and synaptic attenuation calculations. *Program and Abstracts Soc . Neurosci. First Annual Mtg.* p.64.
- 32、 Rall W., and J. Rinzel. (1973) Branch input resistance and steady attenuation for input to one branch of a dendritic neuron model. *Biophys. J.* 13: 648-688.
- 33、 Rall W. (1977) Core conductor theory and cable properties of neurons. In Kandel, E.R., J.M. Brookhardt, and V.M. Mountcastle eds. *Handbook of physiology, cellular biology of neurons.* Bethesda, MD: American Physiological Society; 39-97.
- 34、 Rall W., and I. Segev. (1987) Functional possibilities for synapses on dendrites and dendritic spines. In *Synaptic Function*, ed. G.M. Edelman, W.E. Gall, and W.M. Cowan. New York: Wiley; 605-636.
- 35、 Rall W. (1990) Perspectives on neuron modeling. In Binder M.D. and L.M. Mendell, eds. *The segmental motor system.* New York: Oxford University Press.
- 36、 Rall W., Burke R.E., Holmes W.R., Jack J.J.B., Redman S.J., and I. Segev. (1992) Matching dendritic neuron models to experimental data. *Physiol. Rev.* 72: S159-S186.
- 37、 Rall W. (2006) Chapter in "The History of Neuroscience in Autobiography Vol. 5". ed. L.R. Squire, Society for Neuroscience; Elsevier Academic Press.
- 38、 Redman S.J., and B. Walmsley. (1983) The time course of synaptic potentials evoked in cat spinal motoneurons at identified group Ia synapses. *J. Physiol.* 343: 117-133.
- 39、 Rinzel J., and W. Rall. (1974) Transient response in a dendritic neuron model for current injected at one branch. *Biophys. J.* 14: 759-790.
- 40、 Segev I., and W. Rall. (1988) Computational study of an excitable dendritic spine. *J. Neurophysiol.* 60: 499-523.

- 41、Segev I., Rinzel J., and G.M. Shepherd. (1995) The Theoretical Foundation of Dendritic Function. Selected papers of Wilfrid Rall, with commentaries. M.I.T. Press
- 42、Shepherd G.M., Brayton R.K., Miller J.P., Segev I., Rinzel J., and W. Rall. (1985) Signal enhancement in distal cortical dendrites by means of interaction between active dendritic spines. Proc. Nat. Acad. Sci. 82; 2192-2195.

### 内部参考文献

- 43、Ian Gladwell (2008) Boundary value problem. Scholarpedia, 3(1):2853.
- 44、Frances K. Skinner (2006) Conductance-based models. Scholarpedia, 1(11):1408.
- 45、Peter Jonas and Gyorgy Buzsaki (2007) Neural inhibition. Scholarpedia, 2(9):3286.
- 46、Rodolfo Llinas (2008) Neuron. Scholarpedia, 3(8):1490.
- 47、Ernst Niebur (2008) Neuronal cable theory. Scholarpedia, 3(5):2674.
- 48、Ted Carnevale (2007) Neuron simulation environment. Scholarpedia, 2(6):1378.
- 49、Andrei D. Polyanin, William E. Schiesser, Alexei I. Zhurov (2008) Partial differential equation. Scholarpedia, 3(10):4605.
- 50、Robert E. Burke (2008) Spinal cord. Scholarpedia, 3(4):1925.
- 51、Arkady Pikovsky and Michael Rosenblum (2007) Synchronization. Scholarpedia, 2(12):1459.

### 也可看

[基于电导的模型](#), [树突加工](#), [电生理](#), [霍奇金-赫克斯利模型](#), [神经元](#), [脊柱](#), [突触传递](#), [突触](#)

赞助人：美国国立卫生研究院名誉科学家威尔弗里德·拉尔博士； 现在的地址：  
弗吉尼亚州 22967 罗斯兰 689 号箱 RR-1

赞助者：学者评审的开放式百科全书“学术百科”总编辑 Eugene M. Izhikevich

赞助方：多伦多西部研究所，大学健康网和多伦多大学，Frances K. Skinner，

评论者：匿名

接受日期: 2009-04-28 16:06:42 GMT