ОБОБЩЕННАЯ МОДЕЛЬ ВОЗБУЖДЕНИЯ В НЕРВНЫХ И МЫШЕЧНЫХ ЭЛЕМЕНТАХ

Ю. П. Бугай, В. Г. Червов, Ю. И. Нефедов

При рассмотрении электрофизиологических фактов, относящихся к различным функциональным отделам нервной системы, возникает необходимость учета процессов переработки информации на аналоговом и дискретном уровне. Вероятно, только совместное рассмотрение аналоговых и дискретных свойств различных нервных элементов и систем поможет раскрыть принципы переработки информации, используемые в живых организмах.

В настоящей работе описана модель надпороговых явлений в различных возбудимых элементах, однако эти явления рассмотрены в тесной связи с тем подпороговым фоном, на котором возникают потенциалы действия. Приведенные результаты аналитического описания некоторых надпороговых эффектов и экспериментальный материал, полученный на аналоговой модели, относятся к процессам, протекающим в возбудимых элементах при прямом внутриэлектродном раздражении. Однако во многих случаях полученные данные могут быть использованы и для объяснения явлений, протекающих в естественных условиях возбуждения, например, при моносинаптическом, полисинаптическом и антидромном раздражении.

Указанное ограничение применимости описываемой модели связано с необходимостью детального рассмотрения достаточно сложных процессов синаптической передачи возбуждений, изученных только для некоторых типов синапса.

Одна из попыток некоторого обобщения фактов, относящихся к особенностям синаптической передачи возбуждения при учете эффекта пресинаптического торможения, предпринята в работе [1].

Особенности подпороговых реакций в различных возбудимых элементах и их связь с подпороговыми реакциями

Детальный анализ электрофизиологических фактов, относящихся к подпороговым и надпороговым процессам в нервных и мышечных элементах в естественных и искусственных условиях раздражения, позволяет выделить несколько типов реакций для различных возбудимых элементов. Подробное рассмотрение подпороговых реакций в отдельных нервных волокнах, в нервных и мышечных клетках и в некоторых рецепторах проведено в работе [2], в которой показано, что наиболее характерным отличием в указанных элементах является степень и скорость компенсации постоянно действующих раздражителей по мере их перехода в равновесное состояние после окончания переходного процесса. Чем больше у данного возбудимого элемента способность к аккомодации, тем более быстро и полно ликвидируется влияние постоянно действующего раздражителя, вплоть до полной его компенсации. Наибольшей способностью к аккомодации

тации обладают проводящие пути и различные типы мотонейронов, что, вероятно, связано и их функциональным назначением в нервной системе [3, 4]. Аналогичной способностью обладают и элементы сетчатки глаза, реагирующие на включение и выключение светового раздражителя [5].

Функциональное назначение различной компенсационной способности возбудимых элементов весьма разнообразно. В отдельных нервных волокнах, предназначенных для передачи импульсного кода, необходимо быстрое восстановление исходного состояния волокна для неискаженной передачи следующих в серии импульсов.

Мотонейроны, управляющие группами мышц, выполняющих тонко дифференцированные функции, должны обладать способностью быстро возвращаться в исходное состояние при минимальной длительности следовых процессов возбуждения.

Элементы сетчатки глаза благодаря компенсационной способности обеспечивают в соответствующих детекторах сетчатки возможность выделения наиболее информационных пространственно-временных изменений в предъявляемых изображениях.

Отсутствие компенсационной способности, с другой стороны, свойственно возбудимым элементам, предназначенным для суммирования импульсов (см., например, [3, стр. 162]).

Различные компенсационные возможности заложены уже в подпороговых реакциях возбудимых элементов, которые в значительной мере сохраняются и при надпороговых реакциях в виде более или менее выраженных следовых процессов после возникновения потенциалов действия.

Дальнейшее рассмотрение особенностей реакций нервных элементов при надпороговых и подпороговых процессах представляется более рациональным при проведении сравнительной характеристики соответствующих электрофизиологических фактов и результатов, полученных на модели.

Укажем только, что при возникновении потенциала действия в различных нервных элементах происходит более или менее полная импульсная компенсация раздражителя, вызвавшего надпороговую реакцию. При этом элементы с сильно выраженной способностью к адаптации сохраняют в значительной мере эту способность и в процессе надпорогового возбуждения — в виде специфических следовых поляризационных и пороговых изменений.

Функциональная и структурная схемы модели

Необходимость совместного рассмотрения надпороговых и подпороговых *процессов в возбудимых элементах с учетом взаимного влияния* этих процессов выдвигает соответствующие требования к выбору функциональной и структурной схемы модели.

Модель надпороговых явлений построена на базе модели подпороговых явлений, рассмотренной в работе [6], путем введения дополнительных положительной и отрицательной нелинейных обратных связей. Введение нелинейных обратных связей определяется существованием у возбудимых элементов пороговых свойств и особенностями возникновения потенциала действия.

Функциональная и структурная схемы модели представлены на рис. 1. Подпороговые эффекты имитируются линейным звеном прямой цепи функциональной схемы модели, имеющим передаточную функцию

$$W_o(p) = \frac{k(1 + T_2 p)}{(1 + T_3 p)(1 + T_4 p)} \qquad (1)$$

и представляющим собой систему второго порядка с введением производной, где k — статический коэффициент усиления звена,

$$T_3 = \frac{2T_1T_2}{(T_1+T_2)-[(T_1-T_2)^2-4T_1T_2k_1k_2]^{1/2}}, \quad (2)$$

$$T_4 = \frac{2T_1T_2}{(T_1+T_2)+[(T_1-T_2)^2-4T_1T_2k_1k_2]^{1/2}}, \quad (3)$$

$$T_1 = R_2C_3, \quad T_2 = R_{10}C_{11}, \quad k_1 = \frac{R_2}{R_1}, \quad k_2 = \frac{R_{10}}{R_9}, \quad (4)$$

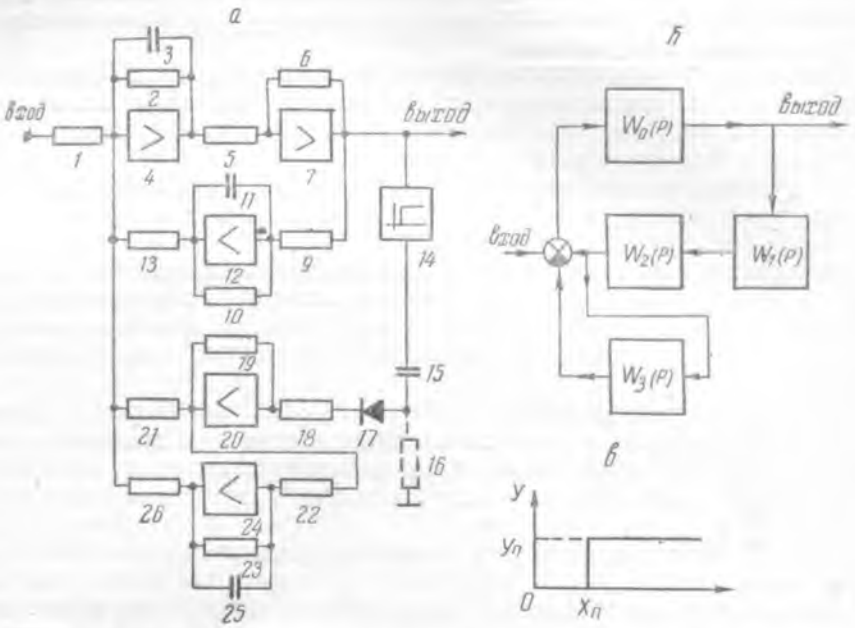

Рис. 1. Схемы модели процесса возбуждения в нервных и мышечных элементах:

а — структурная; *б* — функциональная; *в* — статическая характеристика релейного элемента.

где индексы у R и C элементов соответствуют нумерации на структурной схеме модели (рис. 1, *а*). Выбранная реализация передаточной функции $W_0(p)$ удобна для перестройки модели на воспроизведение подпороговых реакций в различных нервных элементах.

Инерционные свойства нервных элементов в месте раздражения имитируются звеном первого порядка на операционном усилителе 4. Постоянная времени запаздывания определяется R_2C_3 — элементами в цепи обратной связи усилителя 4, где индексы у элементов соответствуют номеру детали в структурной схеме.

При действии на входе модели скачкообразного возмущения после первоначального инерционного нарастания имеет место либо сохранение постоянного уровня реакции, либо постепенное уменьшение величины реакции с постоянной времени $T_2 = R_{10}C_{11}$, соответствующей постоянной времени адаптации. Реакции системы на скачкообразное возмущение показаны на рис. 2, где установившийся уровень выходной

сигнала зависит от статического коэффициента усиления линейного звена, равного

$$k = \frac{k_1}{1 + k_1 k_2}. \tag{5}$$

При достижении реакцией на выходе линейного звена модели с передаточной функцией $W_0(p)$ в ответ на произвольное возмущение порогового значения происходит включение релейного элемента, передаточная функция которого условно обозначена через $W_1(p)$. Статическая характеристика несимметричного релейного элемента в цепи обратной связи (см. рис. 1, *в*) описывается соотношением

$$y_1 = \frac{y_n}{2}[1 - \operatorname{sign}(x_1 - x_n)], \tag{6}$$

где x_n — пороговое значение входного сигнала релейного элемента, y_n — значение выходного сигнала релейного элемента при надпороговых значениях входного сигнала.

Рис. 2. Подпороговые реакции модели:
а — на прямоугольный входной сигнал; *б* — соответствующие полной компенсации входного возмущения; *в* — частичной; *г* — слабо выраженной.

Скачкообразное возмущение с выхода релейного элемента через дифференцирующее звено попадает на вход системы в виде сигнала положительной обратной связи, время действия которого определяется постоянной времени $R_{18}C_{15}$. Передаточная функция дифференцирующего звена, реализованного в модели на операционном усилителе *20*, имеет вид

$$W_2(p) = \frac{T_6 p}{(1 + T_5 p)}, \tag{7}$$

где

$$T_5 = R_{18}C_{15}, \quad T_6 = R_{19}C_{15}.$$

С выхода звена $W_2(p)$ (см. рис. 1, *б*) сигнал обратной связи попадает на вход инерционного элемента с передаточной функцией $W_3(p)$ (см. рис. 1, *б*):

$$W_3(p) = \frac{k_3}{(1 + T_7 p)}, \tag{8}$$

где

$$k_3 = \frac{R_{23}}{R_{22}}, \quad T_7 = R_{23}C_{25},$$

и поступает на вход модели в виде сигнала отрицательной обратной связи с запаздыванием первого порядка относительно сигнала положительной обратной связи.

Полная передаточная функция системы записывается в виде

$$W(p) = \frac{W_0(p)}{1 - W_0(p)\,W_1(p)\,W_2(p)\,[1 - W_3(p)]}, \tag{9}$$

где $W_0(p)$, $W_2(p)$ и $W_3(p)$ описываются соответственно соотношениями (1), (7) и (8).

При известной передаточной функции модели для различных возмущающих воздействий на входе модели в виде серии коротких импуль-

сов, скачков напряжения или линейно нарастающих входных сигналов могут быть получены аналитические выражения для описания переходного процесса при надпороговом возмущении с учетом формы потенциала действия. При описании установившегося колебательного режима для «неадаптирующихся» элементов в условиях действия постоянного надпорогового возмущения могут быть использованы известные методы линеаризации релейного элемента. Ниже будут рассмотрены в качестве примера реакции модели на скачкообразное возмущение и некоторые частотные особенности системы при действии постоянного возмущения.

Как показано в работе [2], подпороговая реакция модели на скачок на начальном участке носит экспоненциальный характер. В первом приближении эта реакция может быть представлена как линейно нарастающий сигнал с постоянной скоростью нарастания при фиксированной амплитуде скачка на входе модели. Для линейно нарастающего входного сигнала при нулевых начальных условиях релейный элемент может быть рассмотрен как устройство, формирующее скачок напряжения на выходе с задержкой, равной времени достижения подпороговой реакцией порогового значения. Таким образом, переходной процесс всей системы в целом при действии скачка на входе с амплитудой U_0 может быть представлен в виде суммы реакций звена прямой цепи системы с передаточной функцией $W_0(p)$ на два последовательных скачкообразных возмущения, одно из которых является входным сигналом, другое — скачком на выходе релейного элемента, преобразованным в звеньях $W_2(p)$ и $W_3(p)$ (см. рис. 1, *б*) и поступающим на вход системы с задержкой, зависящей от амплитуды входного сигнала.

Как непосредственно видно из функциональной схемы модели, при использовании указанных упрощений изображение Лапласа выходного сигнала системы в ответ на скачкообразное возмущение может быть записано так:

$$Y(p) = W_0(p)\frac{U_0}{p} + W_0(p)\frac{y_п}{p}[W_2(p) - W_3(p)]e^{-t_п p}, \qquad (10)$$

где U_0 — амплитуда скачка на входе системы,

$y_п$ — амплитуда скачка на выходе релейного элемента,

$t_п$ — задержка запуска релейного элемента по отношению ко входному возмущению, зависящая от амплитуды входного сигнала U_0 и параметров звена с передаточной функцией $W_0(p)$.

Переходя в пространство оригиналов, получим следующее выражение для выходного сигнала при нулевых начальных условиях:

$$y(t) = y_0(t) + Ae^{-\frac{t-t_п}{T_3}} + Be^{-\frac{t-t_п}{T_4}} + Ce^{-\frac{t-t_п}{T_5}} + D, \qquad (11)$$

где $y_0(t)$ — реакция звена с передаточной функцией $W_0(p)$ на скачок на входе с амплитудой U_0;

A, B, C, D — постоянные, зависящие от параметров системы.

В принятом приближении величина задержки $t_п$ определяется из соотношения [2]

$$t_п = \frac{x_п T_2}{U_0 k_0}, \qquad (12)$$

где $x_п$ — величина порога релейного элемента,

U_0 — амплитуда входного скачка,

k — статический коэффициент усиления прямого звена функциональной схемы модели (см. рис. 1, *б*),

T_2 — то же, что и в соотношении (1).

Соотношение (11) описывает полный переходной процесс в системе для одиночного надпорогового возбуждения с учетом подпороговой реакции $y_0(t)$ для $t < t_п$:

$$I_0(t) = kU_0\left(1 + \alpha e^{-\frac{t}{T_3}} - \beta e^{-\frac{t}{T_4}}\right), \tag{13}$$

$$\alpha = \frac{T_3 - T_2}{T_4 - T_3}, \quad \beta = \frac{T_4 - T_2}{T_4 - T_3}, \tag{14}$$

а T_3, T_4, T_2 — те же, что и в (2), (3), (4) соответственно.

Различные нервные элементы, к которым, например, относятся мотонейроны в условиях моносинаптического раздражения, в период формирования потенциала действия полностью ликвидируют следы подпороговой деполяризации и после возбуждения деполяризация начинается фактически с исходного уровня нормальной поляризации [4]. В модели для таких нервных элементов при постоянном раздражении период следования отдельных потенциалов действия (если пренебречь длительностью самого потенциала действия) определяется соотношением (12). Итак, период ритмически возникающих импульсов определяется только величиной «латентного периода» подпорогового звена, или временем достижения реакцией системы на скачкообразное возмущение порогового значения $x_п$.

Соответственно частота «ритмики» линейно связана с амплитудой входного скачка U_0:

$$f = U_0 \frac{kT_2}{x_п}, \tag{15}$$

что хорошо согласуется с известными экспериментальными фактами, устанавливающими линейный характер изменения частоты ритмики с увеличением уровня деполяризации нервных элементов [3].

Нижняя граница частоты ритмики определяется «реобазным» значением амплитуды входного скачка, определяемым точно в условиях модели по моменту достижения подпороговой реакцией наибольшего значения [2].

Сравнительная характеристика реакций модели на различные возмущения и реакций нервных элементов

Известны нервные элементы, реагирующие только на включение и выключение раздражителей. К таким элементам относятся мотонейроны, отдельные нервные волокна, некоторые вставочные нейроны, клетки сетчатки глаза типа *on* и *off* и т. д. Эффект на включение и выключение раздражителей наблюдается в пресинаптических окончаниях гигантских синапсов кальмара [4]. Вероятно, эффект включения — выключения является достаточно общей особенностью всех нервных элементов, обладающих способностью к адаптации, выражающейся, например, в частичной или полной компенсации деполяризующих и гиперполяризующих раздражителей при под- и надпороговых процессах.

Соответствующие эффектам включения — выключения реакции модели на возмущение прямоугольными импульсами противоположной полярности иллюстрируются осциллограммами рис. 3*а*, *б*.

Для нервных элементов, обладающих различной скоростью и степенью компенсации постоянного раздражителя, характер импульсации на включение и выключение может быть различным. Этот эффект наблюдается и на фоне постоянной ритмической активности нервных элементов. Общим остается более или менее быстрое исчезновение ритмики

или изменений в ритмике после окончания переходного процесса на включение — выключение раздражителя.

На рис. 4 представлены для сравнения реакции на выключение гиперполяризующих импульсов тока и на включение деполяризующего тока различной интенсивности для одного из видов вставочных нейронов [3]. При большой интенсивности деполяризующих токов импульса-

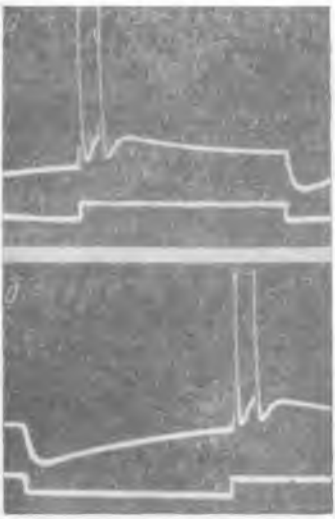

Рис. 3. Реакции модели:
а — на включение положительного входного сигнала; *б* — на выключение отрицательного входного сигнала.

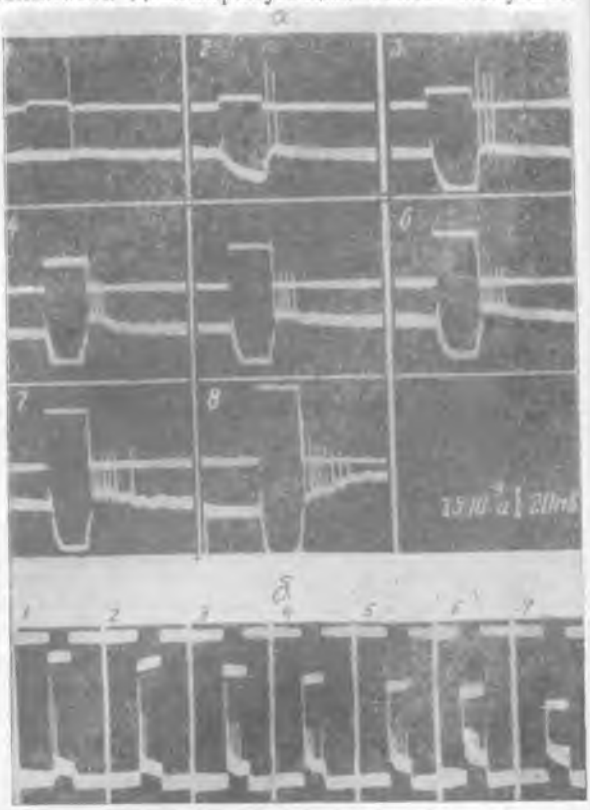

Рис. 4. Множественные разряды одной и той же промежуточной клетки при размыкании анода (*А*) и замыкании катода (*Б*). Амплитуда толчков тока (верхняя кривая) последовательно (от 1 до 8) увеличивается [3].

ция резко ослабляется, что связано с уменьшением амплитуды потенциалов действия в период относительной рефрактерности. На рис. 4, *Б* заметно частичное уменьшение уровня деполяризации, на котором возникают потенциалы действия, связанное с частичной адаптацией, ослаблением возбуждающего влияния входного деполяризующего импульса. Настоящая модель подпороговых процессов, как указано в работе [2], не учитывает нелинейных эффектов при подпороговых процессах в условиях кратковременной гиперполяризации, когда наблюдается насыщение реакции на гиперполяризацию типа диодного детектирования обратных напряжений. В связи с этим наблюдается расхождение в форме подпороговой реакции на сильную гиперполяризацию у реальных нервных элементов и в модели. При слабой гиперполяризации имеет место полное соответствие с моделью. Однако в транзисторном варианте подпороговой модели, рассмотренном в работе [6], при работе транзистора в области насыщения эта нелинейность была качественно воспроизведена.

Нелинейность в области гиперполяризации нервного элемента накладывает дополнительные особенности на суммирование гиперполяризации при раздражении серией коротких импульсов, имитирующих тормозящие входные импульсы раздражения.

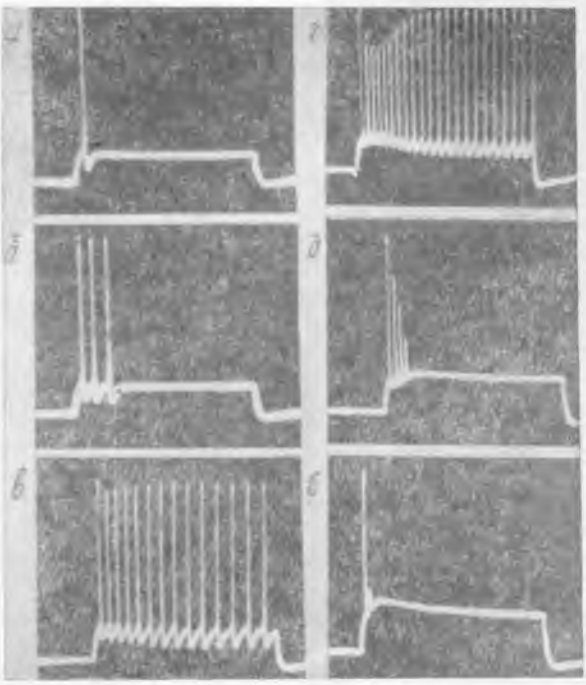

Рис. 5. Изменение частоты и величины «надпороговых» реакций модели при последовательном (от *а* до *е*) увеличении амплитуды входного прямоугольного сигнала.

Уменьшение величины реакции при действии прямоугольного импульса возмущения имеет место и в модели (см. рис. 3 и 5), в которой регулировкой коэффициента усиления в цепи жесткой отрицательной обратной связи (см. звено на операционном усилителе *12* на рис. 1, *а*) и изменением постоянной времени запаздывания $T_2 = R_{10}C_{11}$ может быть получена любая степень компенсации вплоть до полной и задано любое время переходного процесса, соответствующее времени адаптации.

Для мотонейронов подробно изучены реакции при различных способах раздражения: моносинаптическом, полисинаптическом, антидромном и прямом внутриэлектродном раздражении. На рис. 6 и 7 представлены соответствующие реакции мотонейронов [3]. На рис. 5 показана осциллограмма реакций модели при настройке, соответствующей свойствам мотонейрона.

На осциллограммах, приведенных на рис. 8, показана реакция модели на возмущение короткими прямоугольными импульсами минимальной амплитуды при различной частоте их следования. При малой частоте входных импульсов возбуждение возникает в ответ на каждый входной импульс (см. рис. 8, *а*), при бо́льшей частоте входных сигналов минимальная амплитуда входных импульсов недостаточна для возбуждения в период «относительной рефрактерности» и наблюдается деление частоты (см. рис. 8, *б*, *в*, *г*). Приведенные реакции модели на серию корот-

ких импульсов минимальной надпороговой амплитуды наилучшим образом соответствуют условиям моносинаптического раздражения мотонейрона (при соответствующей настройке модели) ритмической серией импульсов (см. рис. 6, А) и условиям прямого тетанического раздражения импульсами постоянной силы, по возрастающей частоты (см. рис. 7, *а*).

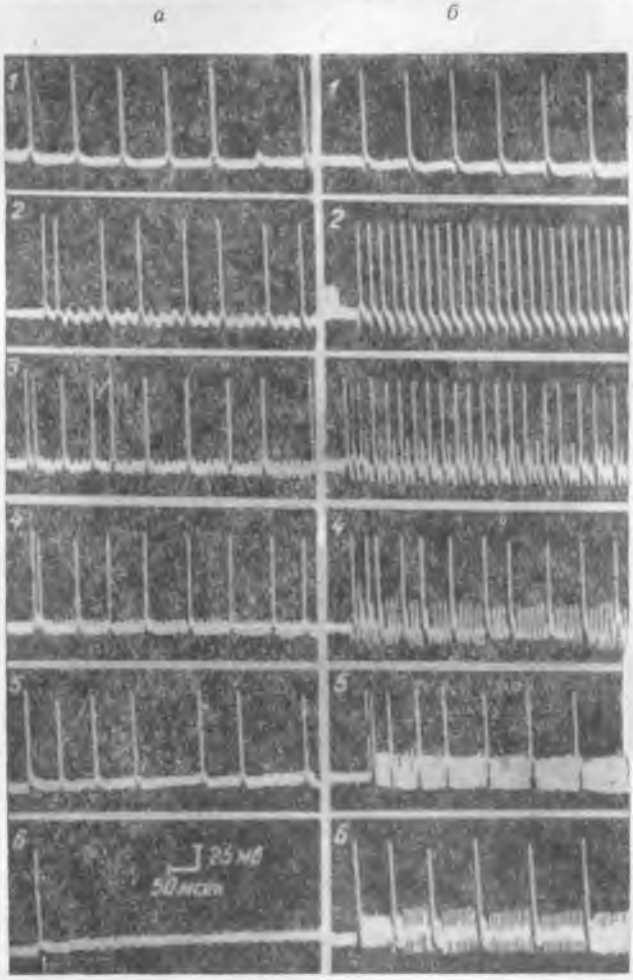

Рис. 6. Ответы мотонейрона на моносинаптическое (*А*) и антидромное (*Б*) ритмическое раздражение при последовательном (от 1 до 6) увеличении частоты стимуляции икрокожного нерва и переднего корешка [3].

Особенности антидромного раздражения могут быть воспроизведены в модели при введении в функциональную схему дополнительного порогового устройства с меньшим порогом, имитирующим свойства низкопороговой зоны нейрона — аксонного холмика. Однако в настоящей работе полная модель мотонейрона не рассматривается.

Особенности возбуждения в модели при использовании линейно нарастающих входных сигналов с различной скоростью нарастания иллюстрируются осциллограммами рис. 9. Для сравнения на рис. 10 показаны реакции мотонейрона при использовании аналогичных входных сигналов с плавным нарастанием фронта. При достаточной крутизне

нарастания входного сигнала наблюдается учащение ритмики, вплоть до полного исчезновения ее.

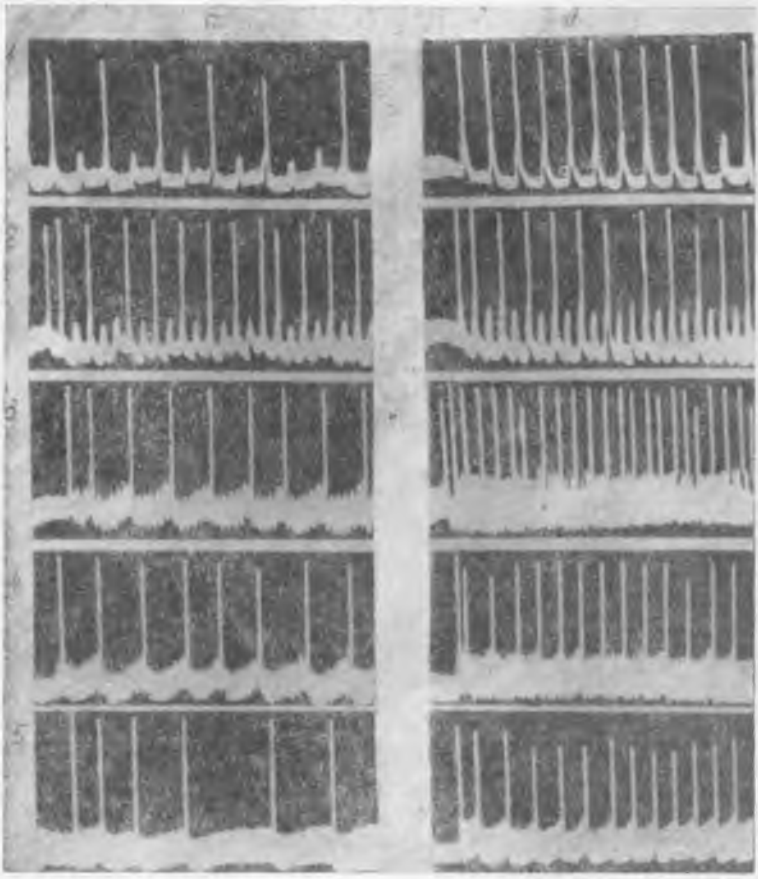

Рис. 7. Ответы мотонейрона на прямое тетаническое раздражение постоянной силы, но возрастающей (от 1 до 5) частоты. Осциллограммы (*б*) соответствуют большей силе раздражающего тока [3].

При малой скорости нарастания входного сигнала возбуждение не происходит, так как модель обладает способностью, аналогичной аккомодационной способности нервных элементов. Связь явлений аккомодации и адаптации, особенно наглядна в модели, подробно описанной в работах [6, 7].

Различные возбудимые элементы по характеру подпороговой реакции на включение — выключение постоянных раздражителей могут быть условно разделены на три группы.

К первой группе относятся элементы, полностью компенсирующие постоянно действующий раздражитель после окончания переходного процесса на включение — выключение раздражителя. К таким элементам относятся, например, отдельные нервные волокна и элементы сетчатки глаза, реагирующие только на включение — выключение света. Способность к полной компенсации раздражителя, вероятно, соответствует наибольшей способности нервных элементов к адаптации (см. рис. 2, *б*).

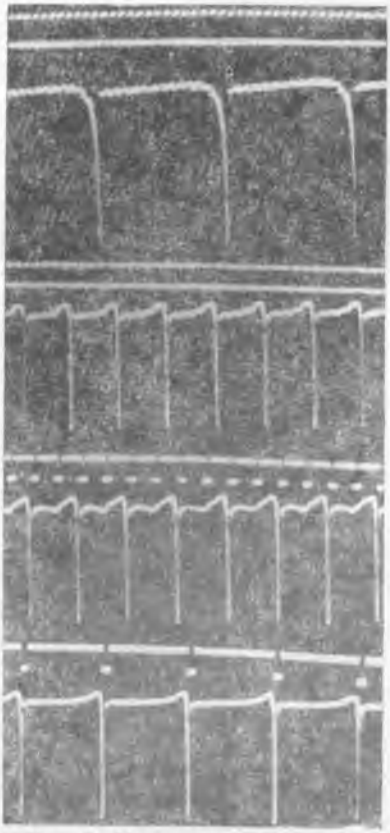

Рис. 8. Изменение частоты ответов модели при последовательном (от *а* до *г*) увеличении частоты входных коротких сигналов постоянной амплитуды.

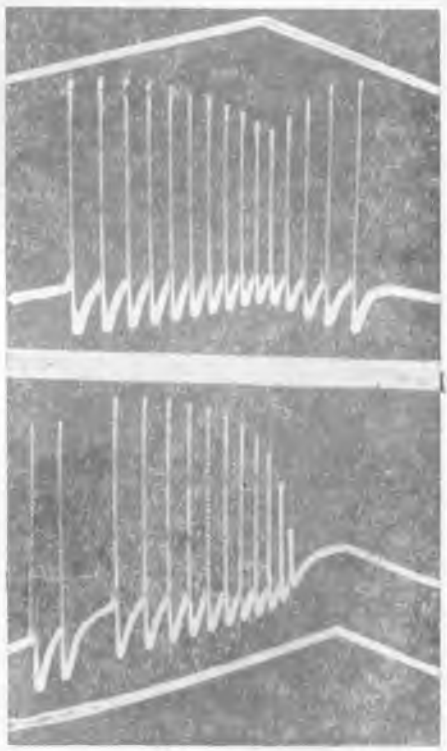

Рис. 9. Реакции модели на треугольные импульсы с разной крутизной. На осциллограмме *б* крутизна входного сигнала больше.

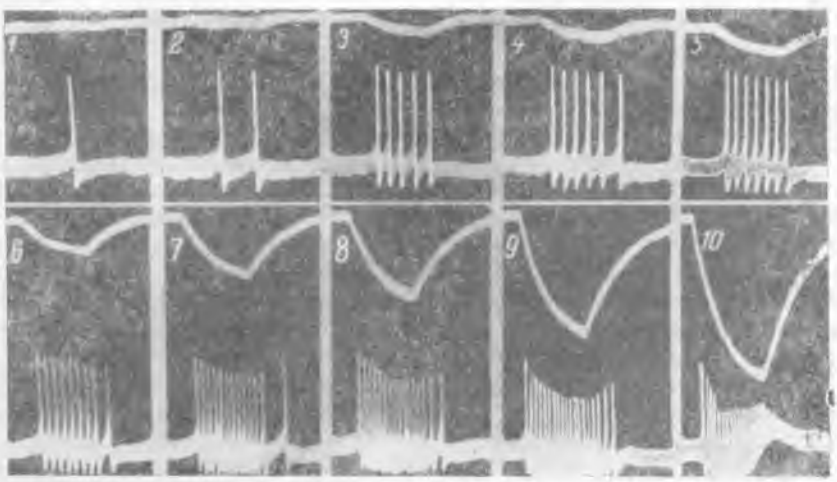

Рис. 10. Множественные разряды промежуточного нейрона при стимуляции постепенно нарастающими толчками тока. Верхняя кривая — запись раздражающего тока с последовательно (от 1 до 10) возрастающей крутизной [3].

Ко второй группе относятся нервные элементы, частично компенсирующие постоянный раздражитель (см. рис. 2, *в*). К таким элементам принадлежит сома мотонейронов и некоторых вставочных нейронов. Элементы второй группы обладают меньшей способностью к адаптации и могут проявлять длительную ритмическую активность при действии постоянного раздражителя после начальной более интенсивной ритмики в максимуме реакции на включение (см. рис. 2, *в*).

И, наконец, к третьей группе относятся возбудимые элементы, не обладающие компенсационной способностью к действию постоянного подпорогового раздражителя и соответственно способностью к адаптации. В эту группу входят мышечные элементы и некоторые типы вставочных нейронов.

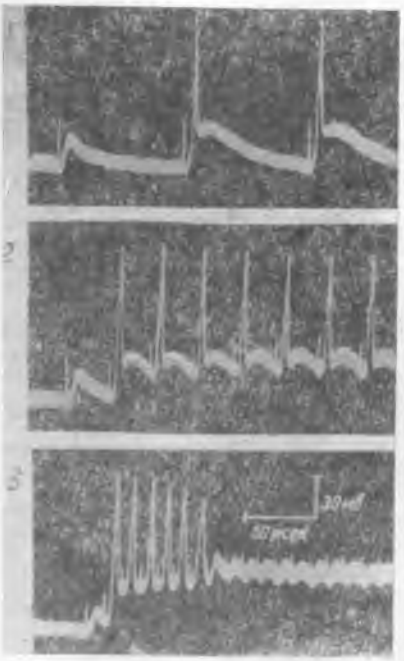

Рис. 11. Ответы мышечного волокна на стимуляцию двигательного нерва током с последовательно (от 1 до 3) возрастающей частотой [3].

В соответствии с особенностями реакции на включение различные нервные элементы имеют специфические фазы реакции на короткий подпороговый и надпороговый импульс. Наиболее выраженную фазу гиперполяризации при под- и надпороговом возбуждении имеют нервные элементы первой группы, наименее выраженную — элементы третьей группы.

При ритмическом раздражении короткими подпороговыми импульсами элементов третьей группы отдельные подпороговые реакции деполяризации и при достаточно большой частоте стимуляции могут суммироваться. При достижении уровня деполяризации возникает ритмическая активность, протекающая на фоне деполяризации, не разрушаемой потенциалами действия (см. рис. 11). Более подробно процессы суммирования реакций нервных элементов на различные возмущения рассмотрены в работе [7].

Воспроизведение подпороговых компенсационных процессов, как показано выше, в модели обеспечивается цепью инерционной жесткой отрицательной обратной связи, выполненной на операционном усилителе *12* (см. рис. 1, *а*). Кратковременная компенсация после возникновения надпорогового импульса на выходе модели обеспечивается нелинейной гибкой отрицательной обратной связью, постоянная времени запаздывания которой определяется произведением $R_{23}C_{25}$, а величина компенсации зависит от статического коэффициента усиления звена на операционном усилителе *24* и определяется соотношением R_{23}/R_{26}.

В модели без изменения структурной схемы при соответствующей настройке можно воспроизводить все перечисленные выше особенности надпороговых и подпороговых реакций различных возбудимых элементов.

ВЫВОДЫ

Рассмотренная в работе функциональная модель возбудимых элементов позволяет оценить с общей точки зрения особенности поведения различных в функциональном и структурном отношении элементов.

Показана роль компенсационного механизма при надпороговых и подпороговых процессах и связь этого механизма со способностью нервных элементов к адаптации.

При достоверных сведениях о передаточных функциях нервных элементов возникает возможность количественной оценки оптимальности функционирования живых систем связи и переработки информации.

С другой стороны, описанная модель может быть рассмотрена как универсальный нейроподобный элемент, включающий свойства многих изученных элементов нервной системы.

Такого рода модель при соответствующей настройке и более простой реализации может быть использована в качестве базового элемента различных нейроподобных систем переработки информации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ю. П. Бугай, В. Г. Червов. Моделирование процессов возбуждения в некоторых синаптических образованиях. Сб. «Проблемы бионики», вып. 4, Харьков, 1969.
2. Ю. П. Бугай, В. Г. Червов. Модель подпороговых явлений в возбудимых элементах. Сб. «Проблемы бионики», вып. 1, Харьков, 1968.
3. А. И. Шаповалов. Клеточные механизмы синаптической передачи, изд-во «Медицина», М., 1966.
4. Дж. Эккльз. Физиология синапсов, изд-во «Мир», М., 1966.
5. В. Д. Глезер. Механизмы опознания зрительных образов, изд-во «Наука», М. — Л., 1966.
6. Ю. П. Бугай, В. Г. Червов, Ю. И. Нефедов. Исследование подпороговых явлений в возбудимых элементах на аналоговой модели. Сб. «Проблемы бионики», вып 1, Харьков, 1968.
7. Ю. П. Бугай, В. Г. Червов. Моделирование электротонических изменений возбудимости при подпороговых раздражителях. (Статья в настоящем сборнике).