PASİF DENDRİTLERDE KABLO TEOREMİ

Mahmut ÖZER Nedim TUTKUN

Zonguldak Karaelmas Üniversitesi, Mühendislik Fakültesi, Elektrik-Elektronik Mühendisliği Bölümü, 67100 Zonguldak

mahmutozer2002@yahoo.com

Anahtar sözcükler: Kablo Teoremi, Dendrit, Membran, Nöron

ABSTRACT

Dendrites along which the synaptic information is conveyed are the largest component of a neuron in surface area. A typical dendrite tree receives approximately ten thousand synaptic inputs. Activating these inputs, a local conductance change occurs at the postsynaptic membrane. Therefore a local change in membrane potential which spreads along the dendritic branches is generated. In this context, cable theory for dendritic neurons addresses current flow in a continuous passive dendritic tree. This paper attempts to briefly summarize the cable theory related to passive cables and dendrites which is a useful approximation and an important reference for excitable cases.

1. GİRİŞ

Dendritler nöronların yüzey alanı olarak en büyük bileşenleridir. Sinaptik bilgi dendrit ağacında taşınmakta ve işlenmektedir. Tipik bir dendrit ağacı, dendrit yüzeyi boyunca dağılmış yaklaşık 10.000 sinaptik girdi almaktadır [1]. Sinaptik girdiler aktif olduklarında, postsinaptik membranda belirli iyon türleri için lokal iletkenlik değişimine neden olmakta, bu da postsinaptik membranda iyonik akım üretmektedir. Sonuç olarak membran potansiyelinde lokal bir değişim üretilmekte ve bu değişim dendrit dalları boyunca yayılmaktadır. Bu bağlamda dendrit ağacı üzerinde dağılmış olan sinaptik girdilerin zaman ve uzayda birbirleri ile nasıl etkileştikler bilgisi, nöronun giriş-çıkış özelliklerini belirlemede büyük önem arz etmektedir.

Çeşitli bölgelerinden farklı zamanlarda sinaptik girdiler alan dendrit ağaçlarında elektrik akımının akışını ve gerilimin yayılmasını tanımlayan kablo teoremi *Rall* tarafından geliştirilmiştir [2-4]. Nöronların bir-boyutlu kablo teoremi, kısmi diferansiyel denklemleri kullanarak pasif, sürekli bir dendrit ağacındaki akım akışını tanımlamaktadır. Bu denklemler, eşdeğer silindir olarak idealleştirilmiş dendrit ağaçlarına akım girdileri için ileri yönlü analitik çözümlere sahiptir [5-7]. Keyfi olarak dallanmış bir yapıya sahip pasif dendrit ağaçlarında, keyfi bir akım enjeksiyonuna cevap olarak üretilen gerilimi rekürsif olarak hesaplamak olası olmaktadır [8-10]. Son zamanlarda aktif iyon kanallarına sahip, dallanmış nöronal ağaçlarda membran gerilimi değişimlerinin eşdeğer kablo modeli geliştirilmiştir [11]. Ancak bu algoritmalar, model, iletkenlik değişimleri ile üretilen sinaptik akımlar tarafından etkilendiğinde oldukça karmaşık olmaktadır [12-13]. Membran özellikleri gerilime-bağlı olduğunda doğrusal kablo teoremini kullanan analitik yaklaşım artık geçerli olmamakta; bu karmaşık modeller bölmeli modelleme ile çözülmektedir [14]. Uzaysal olarak dağılmış bir nöronu, birleşik yeterince küçük bölmeler setine indirgemeye eşdeğer olan ve matematiksel olarak, doğrusal olmayan kablo denklemine bir sonlu-farklar yaklaşıklığı olan bölmeli modellemenin kablo teoremini tamamlayacak şekilde ilk örneği *Rall* tarafından sağlanmıştır [15].

Bu çalışmada, kablo teoreminde kullanılan kavramlar ve yapılan varsayımlar ele alınmakta, kablo denkleminin elde edilmesi ayrıntılı olarak verilmektedir. Daha sonra, farklı sınır koşulları altında kablo denkleminin sürekli-hal çözümleri incelenmekte, giriş iletkenlikleri ve giriş dirençleri elde edilmektedir.

2. KABLO TEOREMİNİN GENEL ÖZELLİKLERİ

Nöron aksonları ve dendritler klasik kablo teoreminde silindir şekilli olarak modellenmektedir. Hücre içi sitoplazmik öz, silindirin öz iletkenini oluşturmaktadır. Silindir, hücre içi sitoplazmik özü hücre dışı sıvıdan ayıran bir membranla sarılmaktadır. Kısa silindir uzunlukları için, öz iletken içindeki akım silindir eksenine paralel akma eğilimi gösterdiği için klasik kablo teoremi, sadece silindir paralel eksenini(yani x-eksenini) dikkate almakta, ve silindir boyunca gerilimi, (x, t)'nin fonksiyonu olarak ifade etmektedir.

Klasik kablo teoreminde, gerilimin (x,t) nin fonksiyonu olarak ifade eden denklemin elde edilmesinde aşağıdaki varsayımlar yapılmaktadır:

(a) Membran pasiftir, yani gerilimden bağımsız iyon kanalları içermektedir, ve düzgündür (uniform).
(b) Hücre dışı izopotansiyeldir, yani hücre dışı direnci ihmal edilebilirdir.
(c) Hücreye girdiler akımlarla sağlanmaktadır.
(d) Öz iletken sabit bir çapraz kesite sahiptir.

Yarıçapı r, çapı d, ve uzunluğu l olan bir silindir olarak idealleştirilen hücreye ait, kablo denkleminde kullanılan bazı temel parametreler aşağıya çıkartılmıştır:

C_M : Spesifik membran kapasitesi (F/cm^2)
R_M : Spesifik membran direnci (Ωcm^2)
R_A : Spesifik aksiyal direnç ((Ωcm)
C_m : Membran kapasitesinin gerçek değeri (F)
R_m : Membran direncinin gerçek değeri (Ω)
R_a : Aksiyal direncinin gerçek değeri (Ω)
c_m : Birim uzunluk başına kapasite (F/cm)
r_m : Birim uzunluk için direnç (Ωcm)
r_i : Birim uzunluk başına sitoplazma direnci (Ω/cm)
λ : Membran uzay sabiti (cm)
τ_m : Membran zaman sabiti (s)

Yukarda verilen değişkenler arasındaki ilişki:

$$C_m = c_m l = \pi d l C_M = 2\pi r l C_M \tag{1}$$

$$R_m = \frac{r_m}{l} = \frac{R_M}{\pi d l} = \frac{R_M}{2\pi r l} \tag{2}$$

$$R_a = r_i l = \frac{4 l R_A}{\pi d^2} = \frac{l R_A}{\pi r^2} \tag{3}$$

$$\lambda = \sqrt{\frac{r_m}{r_i}} = \sqrt{\frac{R_M}{2\pi r}\frac{\pi r^2}{R_A}} = \sqrt{\frac{r}{2}\frac{R_M}{R_A}} = \sqrt{\frac{d}{4}\frac{R_M}{R_A}} \tag{4}$$

$$\tau_m = r_m c_m = R_M C_M = R_m C_m \tag{5}$$

şeklindedir.

3. KABLO DENKLEMİNİN ELDE EDİLMESİ

Silindir şekilli segment boyunca akım ya x-ekseni boyunca (I_i) yada membrandan (I_m) akmaktadır. X-ekseni boyunca akan yatay akım, sitoplazmik direnç r_i ile karşılaşmakta, dolayısıyla bu direnç bir gerilim düşümüne yol açmaktadır. I_i akımı sağa doğru, yani x'in artan değerleri yönünde aktığından pozitif olarak alınmaktadır. Hücre içi akımı ya da öz akımı, I_i , Ohm yasasına göre,

$$\frac{1}{r_i}\frac{\partial V}{\partial x} = -I_i \tag{6}$$

şeklinde ifade edilmektedir. Burada V, dinlenme gerilimine göre transmembran gerilimidir, yani

$$V = V_i - V_e - E_r \tag{7}$$

dir. (7) denkleminde V_i , V_e , E_r sırasıyla hücre içi gerilimini, hücre dışı gerilimini ve dinlenme potansiyelini göstermektedir. Membran akımı, I_m , paralel R-C devresinin ana kol akımı olup ya pasif membran kanalları üzerinden (r_m), ya da kondansatör üzerinden (c_m) akmaktadır:

$$I_m = \frac{V}{r_m} + c_m \frac{\partial V}{\partial t} \tag{8}$$

Silindire dışardan bir akım enjekte edilmediğinde, öz akımın (I_i) birim uzunluk başına değişimi, birim uzunluk başına membran akımına eşit olmaktadır:

$$\frac{\partial I_i}{\partial x} = -I_m \tag{9}$$

(a) ve (d) varsayımları birim uzunluk başına sitoplazma direncinin, r_i , bir sabit olduğu anlamına gelmektedir. Dolayısıyla (6) denklemi (9) denkleminde yerine konduğunda

$$\frac{1}{r_i}\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = I_m \tag{10}$$

elde edilmektedir. (8) denklemi (10) denkleminde yerine konduğunda bir-boyutlu kablo denklemi elde edilmektedir:

$$\frac{1}{r_i}\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = \frac{V}{r_m} + c_m \frac{\partial V}{\partial t} \tag{11}$$

Görüldüğü gibi (11) denklemi, ikinci-dereceden kısmi diferansiyel denklem(PDE) dir. Kablo denkleminin membran zaman sabiti ve uzay sabitine göre ifadesini elde etmek için (11) denklemindeki sabitler (4) ve (5) denklemlerine göre ifade edilirse

$$\frac{\lambda^2}{r_m}\frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = \frac{V}{r_m} + \frac{\tau_m}{r_m}\frac{\partial V}{\partial t}$$
$$\Rightarrow \lambda^2 \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} = V + \tau_m \frac{\partial V}{\partial t} \Rightarrow \lambda^2 \frac{\partial^2 V}{\partial x^2} - V - \tau_m \frac{\partial V}{\partial t} = 0 \tag{12}$$

elde edilmektedir. (12) denkleminde boyutsuz birimler kullanılırsa

$$\frac{\partial^2 V}{\partial X^2} - V - \frac{\partial V}{\partial T} = 0 \tag{13}$$

elde edilmektedir. Burada X=x/λ ve T=t/τ_m dir.

4. KABLO DENKLEMİNİN SÜREKLİ-HAL ÇÖZÜMÜ

Pasif düzgün kablonun sürekli-hal çözümü, karmaşık geçici girdilere gerilim cevabını anlama açısından oldukça önemlidir. Yüksek frekansta gelen sinaptik girdiler sürekli bir akım olarak ele alınmakta; ayrıca elektrofizyolojik deneylerde, uzun süreli darbeler ve gerilim-kenetlemelerin analizi kısmen sürekli-hal analizine dayanmaktadır [16].

Pasif kablo denklemi sürekli-hal durumunda ($\partial V/\partial t=0$)

$$\frac{d^2V}{dX^2} - V = 0 \tag{14}$$

şeklinde homojen, doğrusal ve sabit katsayılara sahip adi diferansiyel denkleme(ODE) indirgenmektedir. (14) denkleminin çözümü aşağıdaki üç farklı formda ifade edilebilmektedir:

$$V(X) = A_1 e^{X} + A_2 e^{-X} \tag{15}$$

$$V(X) = B_1 \cosh(X) + B_2 \sinh(X) \tag{16}$$

$$V(X) = C_1 \cosh(L-X) + C_2 \sinh(L-X) \tag{17}$$

(17) denkleminde L, elektrotonik uzunluk olup

$$L = \frac{l}{\lambda} \tag{18}$$

olarak ifade edilmektedir. (15-17) denklemlerinden görüldüğü gibi, kablo denkleminin sürekli-hal çözümü iki keyfi sabit içermektedir. Dolayısıyla tam çözüm iki sınır koşulunu gerektirmektedir.

4.1. FARKLI SINIR KOŞULLARI İÇİN SÜREKLİ-HAL ÇÖZÜMLERİ

Bu kısımda pasif kablo denkleminin sürekli-hal çözümü farklı sınır koşulları için elde edilmekte ve elde edilen çözüm üzerinde yorumlar yapılmaktadır. Ayrıca bu sınır koşulları için giriş iletkenliği ve giriş direnci ifadeleri elde edilmektedir.

4.1.1. YARI-SONSUZ KABLO

Yarı-sonsuz kablo X=0 dan X=∞'a uzanan kablo olup $X\to\infty$ iken V nin sınırlı kaldığı varsayılmaktadır. Ayrıca X=0 da $V=V_0$ olarak kabul edilmektedir. Bu sınır koşulları için çözümü elde etmek için (15) denklemi kullanılacaktır. Birinci sınır koşulu altında $A_1=0$ dır. İkinci sınır koşulu altında $A_2=V_0$ dır. O halde çözüm:

$$V(X) = V_0 e^{-X} = V_0 e^{-x/\lambda} \tag{19}$$

şeklindedir. (19) denkleminden yarı-sonsuz kabloda gerilimin mesafe ile eksponansiyel olarak zayıfladığı görülmektedir. Gerilim mesafeyle, her λ değeri için e' nin katlarıyla azalmaktadır.

Yarı-sonsuz kablo için giriş iletkenliği ve giriş direncinin elde edilmesinde X=0 da elektrotlarla I_0 sürekli akımı sağlandığı varsayılmaktadır. Bu orijin noktasında I_0 akımı sağa doğru aktığından, öz akıma eşit olmaktadır:

$$I_0 = I_i = \frac{1}{r_i}\left(-\frac{dV}{dx}\right)_{x=0} = \frac{1}{r_i}\left(\frac{V_0}{\lambda}e^{-x/\lambda}\right)_{x=0} = \frac{V_0}{r_i\lambda} \tag{20}$$

O halde X=0 orijin noktasında giriş direnci

$$R_{in} = \frac{V_0}{I_0} = \frac{4R_A}{\pi d^2}\sqrt{\frac{d}{4}\frac{R_M}{R_A}} = 2d^{-3/2}\sqrt{R_M R_A} \tag{21}$$

olacaktır. Giriş iletkenliği ifadesi de

$$G_{in} = \frac{I_0}{V_0} = \frac{1}{\frac{4R_A}{\pi d^2}\sqrt{\frac{d}{4}\frac{R_M}{R_A}}} = \frac{\pi d^{3/2}}{2\sqrt{R_M R_A}} \tag{22}$$

şeklinde olacaktır.

4.1.2. SONLU UZUNLUKLU KABLO

Sonlu uzunluğa sahip kablolar farklı sınır koşulları için ele alınmakta ve sürekli-hal gerilim ve giriş iletkenliği ve giriş direnci ifadeleri elde edilmektedir.

4.1.2.1. X=L'DE SONLANDIRILMIŞ KABLO

Silindirik kablo X=L' de sonlandırılmış uca sahiptir. X=L' de yatay akım akmamaktadır, yani açık devre sonlandırma söz konusudur. Ayrıca X=0'da $V=V_0$ olduğu kabul edilmektedir. Dolayısıyla bu kablo için sınır koşulları X=0 da $V=V_0$; X=L de ise $\partial V/\partial X = 0$ şeklindedir. X=L' deki sınır koşulu (17) denkleminde $C_2=0$ sonucunu vermektedir. Bu durumda X=0'da ki sınır koşulu $C_1=V_0/\cosh(L)$ sonucunu vermektedir. C_1 ve C_2 değerleri (17) denkleminde yerine konduğunda

$$V(X) = \frac{V_0\cosh(L-X)}{\cosh(L)} \tag{23}$$

elde edilmektedir. Giriş direncinin elde edilmesinde X=0 da elektrotlarla I_0 sürekli akımı sağlandığı varsayılmaktadır. Bu orijin noktasında I_0 akımı sağa doğru aktığından, öz akıma eşit olmaktadır:

$$\begin{aligned} I_0 = I_i &= \frac{1}{r_i}\left(-\frac{dV}{dx}\right)_{x=0} \\ &= \frac{1}{r_i}\left(\frac{V_0}{\lambda}\frac{\sinh(L-x/\lambda)}{\cosh(L)}\right)_{x=0} = \frac{V_0}{r_i\lambda}\tanh(L) \end{aligned} \tag{24}$$

O halde X=0 orijin noktasında giriş direnci

$$R_{in}=\frac{V_0}{I_0}=\frac{r_i\lambda}{\tanh(L)}=\frac{4R_A}{\pi d^2}\sqrt{\frac{d}{4}\frac{R_M}{R_A}}\frac{1}{\tanh(L)} \qquad (25)$$
$$=2d^{-3/2}\sqrt{R_M R_A}\coth(L)=R_\infty\coth(L)$$

olacaktır.

Giriş iletkenliği ifadesi de

$$G_{in}=\frac{I_0}{V_0}=\frac{\tanh(L)}{r_i\lambda}=\frac{\tanh(L)}{\frac{4R_A}{\pi d^2}\sqrt{\frac{d}{4}\frac{R_M}{R_A}}} \qquad (26)$$
$$=\frac{\pi d^{3/2}}{2\sqrt{R_M R_A}}\tanh(L)=G_\infty\tanh(L)$$

olacaktır.

4.1.2.2. X=L'DE DİNLENME GERİLİMİNE (V=0) KENETLENMİŞ KABLO

Silindirik kablo X=L' de dinlenme potansiyeline kenetlenmiştir. X=L' de V=0 dır. (7) denkleminde V=0 olduğu için, bu sınır koşulu hücre içi ve dışı arasındaki gerilim farkının dinlenme değerine kenetlendiği (yani V_i-V_e=E_r) anlamına gelmekte olup kısa-devre sınır koşulu olarak isimlendirilmektedir. Ayrıca X=0'da V=V_0 olduğu kabul edilmektedir. X=L' de V=0 sınır koşulu (17) denkleminde C_1=0 sonucunu vermektedir. Dolayısıyla X=0 da V=V_0 sınır koşulu C_2=V_0/sinh(L) sonucunu vermektedir. C_1 ve C_2 değerleri (17) denkleminde yerine konduğunda

$$V(X)=\frac{V_0\sinh(L-X)}{\sinh(L)} \qquad (27)$$

elde edilmektedir. Giriş direncinin elde edilmesinde X=0 da elektrotlarla I_0 sürekli akımı sağlandığı varsayılmaktadır. Bu orijin noktasında I_0 akımı sağa doğru aktığından, öz akıma eşit olmaktadır:

$$I_0=I_i=\frac{1}{r_i}\left(-\frac{dV}{dx}\right)_{x=0} \qquad (28)$$
$$=\frac{1}{r_i}\left(\frac{V_0}{\lambda}\frac{\cosh(L-x/\lambda)}{\sinh(L)}\right)_{x=0}=\frac{V_0}{r_i\lambda}\coth(L)$$

O halde X=0 orijin noktasında giriş direnci

$$R_{in}=\frac{V_0}{I_0}=\frac{r_i\lambda}{\coth(L)}=\frac{4R_A}{\pi d^2}\sqrt{\frac{d}{4}\frac{R_M}{R_A}}\frac{1}{\coth(L)} \qquad (29)$$
$$=2d^{-3/2}\sqrt{R_M R_A}\tanh(L)=R_\infty\tanh(L)$$

olacaktır. Giriş iletkenliği ifadesi aşağıdaki gibi olacaktır:

$$G_{in}=\frac{I_0}{V_0}=\frac{\text{cothh}(L)}{r_i\lambda}=\frac{\coth(L)}{\frac{4R_A}{\pi d^2}\sqrt{\frac{d}{4}\frac{R_M}{R_A}}} \qquad (30)$$
$$=\frac{\pi d^{3/2}}{2\sqrt{R_M R_A}}\coth(L)=G_\infty\coth(L)$$

4.1.2.3. X=L'DE V_L GERİLİMİNE KENETLENMİŞ KABLO

Silindirik kablo X=L'de V_L gerilimine kenetlenmiştir. X=L' de V=V_L dır. Ayrıca X=0'da V=V_0 olduğu kabul edilmektedir. X=0'da V=V_0 sınır koşulu (16) denkleminde B_1=V_0 sonucunu vermektedir. Dolayısıyla X=L' de V=V_L sınır koşulu B_2=(V_L-V_0cosh(L))/sinh(L) sonucunu vermektedir. B_1 ve B_2 değerleri (16) denkleminde yerine konduğunda

$$V(X)=V_0\cosh(X)+\frac{(V_L-V_0\cosh(L))\sinh(X)}{\sinh(L)}$$
$$=\frac{V_0\sinh(L-X)+V_L\sinh(X)}{\sinh(L)} \qquad (31)$$
$$=\frac{V_0\left[\sinh(L-X)+m\sinh(X)\right]}{\sinh(L)}$$

elde edilmektedir. Burada m=V_L/V_0 dır.

Giriş direncinin elde edilmesinde X=0 da elektrotlarla I_0 sürekli akımı sağlandığı varsayılmaktadır. Bu orijin noktasında I_0 akımı sağa doğru aktığından, öz akıma eşit olmaktadır:

$$I_0=I_i=\frac{1}{r_i}\left(-\frac{dV}{dx}\right)_{x=0}$$
$$=\frac{1}{r_i}\left(-\frac{-\frac{V_0}{\lambda}\cosh(L-x/\lambda)+\frac{V_L}{\lambda}\cosh(x/\lambda)}{\sinh(L)}\right)_{x=0} \qquad (32)$$

$$=\frac{1}{r_i\lambda}\left[V_0\coth(L)-\frac{V_L}{\sinh(L)}\right]=G_\infty\left[V_0\coth(L)-\frac{V_L}{\sinh(L)}\right]$$

O halde X=0 orijin noktasında giriş direnci

$$R_{in}=\frac{V_0}{I_0}=\frac{1}{\coth(L)}\left[\frac{1}{G_\infty}+\frac{V_L}{I_o\sinh(L)}\right] \qquad (33)$$
$$=\tanh(L)\left[R_\infty+\frac{V_L}{I_o\sinh(L)}\right]$$

olacaktır.

Giriş iletkenliği ifadesi de

$$G_{in} = \frac{I_0}{V_0} = G_\infty\left[\coth(L) - \frac{V_L}{V_0\sinh(L)}\right] \tag{34}$$

olacaktır.

4.1.2.4. X=L'DE G_L İLETKENLİĞİNE SAHİP KABLO

Silindirik kablonun X=L'de G_L kaçak iletkenliğine sahip olduğu varsayılmaktadır. G_L iletkenliğinden akan akım $V(L)G_L$ olup öz akıma eşittir. X=L' de V=V(L) sınır koşulu (17) denkleminde $C_1=V(L)$ sonucunu vermektedir. Kaçak iletkenlikten akan akımın öz akıma eşit olduğu sınır koşulu ise

$$-\frac{1}{r_i}\left(\frac{dV}{dx}\right)_{X=L} = V(L)G_L$$

$$-\frac{1}{r_i}\left(-\frac{C_1}{\lambda}\sinh(L-X) - \frac{C_2}{\lambda}\cosh(L-X)\right)_{X=L}$$
$$= V(L)G_L \Rightarrow \frac{C_2}{\lambda r_i} = V(L)G_L \Rightarrow C_2 = \frac{V(L)G_L}{G_\infty}$$

sonucunu vermektedir. C_1 ve C_2 değerleri (17) denkleminde yerine konduğunda

$$V(X) = V(L)\cosh(L-X) + \frac{V(L)G_L}{G_\infty}\sinh(L-X)$$
$$= V(L)\left[\cosh(L-X) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L-X)\right] \tag{35}$$

elde edilmektedir. X=0'da $V(0)=V_0$ ise

$$V_0 = V(L)\left[\cosh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L)\right] \tag{36}$$

dir. O halde

$$\frac{V(X)}{V_0} = \frac{V(L)\left[\cosh(L-X) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L-X)\right]}{V(L)\left[\cosh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L)\right]}$$
$$= \frac{\cosh(L-X) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L-X)}{\cosh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L)}$$
$$\frac{\cosh(L-X)[1+k\tanh(L-X)]}{\cosh(L)[1+k\tanh(L)]} \tag{37}$$

burada $k=G_L/G_\infty$ dir. Giriş direncinin elde edilmesinde X=0'da elektrotlarla I_0 akımı sağlandığı varsayılmaktadır. Bu orjin noktasında I_0 akımı, sağa doğru aktığından öz akıma eşittir:

$$I_0 = I_i = \frac{1}{r_i}\left(-\frac{dV}{dx}\right)_{x=0}$$
$$= \frac{1}{r_i}\left(-\frac{V_0\left[-\frac{1}{\lambda}\sinh(L-X) - \frac{G_L}{\lambda G_\infty}\cosh(L-X)\right]}{\cosh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L)}\right)_{x=0}$$

$$= V_0 G_\infty \frac{\sinh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\cosh(L)}{\cosh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L)} \tag{38}$$

O halde X=0 orijin noktasında giriş direnci

$$R_{in} = \frac{V_0}{I_o} = \frac{\cosh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\sinh(L)}{G_\infty\left[\sinh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\cosh(L)\right]}$$

$$= \frac{1 + \frac{G_L}{G_\infty}\tanh(L)}{G_\infty\left[\tanh(L) + \frac{G_L}{G_\infty}\right]} = \frac{1 + k\tanh(L)}{G_\infty[\tanh(L) + k]} \tag{39}$$

dir. Giriş iletkenliği, giriş direncinin resiproku olduğu için giriş iletkenliği ifadesi

$$G_{in} = \frac{I_0}{V_0} = G_\infty\frac{\tanh(L) + k}{1 + k\tanh(L)} \tag{40}$$

olacaktır. (40) giriş iletkenliği, yukarda ifadeleri elde edilen birkaç sınır koşulunu özel durumu olarak içeren genel bir iletkenlik ifadesidir. Bu nedenle dendrit ağaçlarının giriş iletkenliklerinin hesaplanmasında yaygın bir uygulamaya sahiptir.

$G_L=0$ olması durumunda (40) denklemi

$$G_{in} = G_\infty\tanh(L)$$

ifadesine indirgenmektedir. Bu giriş iletkenliği (26) denklemiyle özdeştir. Bu nedenle $G_L=0$ koşulu, sonlandırılmış uç sınır koşuluna karşılık gelmektedir.

$G_L=G_\infty$ olması durumunda (40) denklemi

$$G_{in} = G_\infty\frac{1+\tanh(L)}{1+\tanh(L)} = G_\infty$$

ifadesine indirgenmektedir. Dolayısıyla $G_L=G_\infty$ olması durumunda, X=L' de kaçak iletkenliğe sahip kablonun giriş iletkenliği, yarı-sonsuz uzunluktaki kablonun giriş iletkenliğine eşit olmaktadır.

$G_L=\infty$ olması durumunda (40) denklemi

$$\lim_{G_L \to \infty} G_{in} = \frac{\infty}{\infty} \Rightarrow \lim_{G_L \to \infty} G_{in} = \frac{G_\infty \dfrac{1}{G_\infty}}{\dfrac{1}{G_\infty}\tanh(L)} = G_\infty \coth(L)$$

ifadesine indirgenmektedir. Bu giriş iletkenliği (40) denklemiyle özdeştir. Bu nedenle $G_L=\infty$ koşulu, X=L' de dinlenme gerilimine kenetlenmiş duruma karşılık gelmektedir.

5. SONUÇ

Bu çalışmada, pasif kablolar ve dendritler ile ilgili kablo teoreminde kullanılan kavramlar ve yapılan varsayımlar ele alınmış, kablo denkleminin elde edilmesi ayrıntılı olarak verilmiştir. Pasif durum kullanışlı bir yaklaşıklık olup uyarılabilirlik analizleri için önemli bir referans oluşturmakta, ayrıca dendrit ağacının geometrisinin önemi ve pasif biyofiziksel özelliklerle ilgili genel ipuçları sağlamaktadır. Çalışmada ayrıca, farklı sınır koşulları altında kablo denkleminin sürekli-hal çözümleri incelenmiş, giriş iletkenlik ve giriş direnç ifadeleri elde edilmiştir.

KAYNAKLAR

[1] Segev I., Cable and Compartmental Models of Dendritic Trees, In: The Book Of Genesis, Ed. Bower J. M., Beeman D., Second Edition, Springer-Verlag New York, Inc., 1998.

[2] Rall W., Membrane Time Constant of Motoneurones, SCIENCE, Vol. 126, pp. 454, 1957.

[3] Rall W., Branching Dendritic Trees and Motoneuron Membrane Resistivity, EXP. NEUROL., Vol. 1, pp. 491-527, 1959.

[4] Rall W., Membrane Potential Transients and Membrane Time Constant of Motoneurones, EXP. NEUROL., Vol. 2, pp. 503-532, 1960.

[5] Rall W., Rinzel J., Branch Input Resistance and Steady Attenuation for Input to One Branch of a dendritic Neuron Model, J. BIPHYS., Vol. 13, pp. 648-688, 1973.

[6] Rinzel J., Rall W., Transient Response in a Dendritic Neuronal Model for Current Injected at one Branch, J. BIOPHYS., Vol. 14, pp. 759-790, 1974.

[7] Jack J. J. B., Noble D., Tsien R. W., Electric Current Flow in Excitable Cells, Clarendon Press, 1983.

[8] Butz E. G., Cowan J. D., Transient Potentials in Dendritic Systems of Arbitrary Geometry, J. BIOPHYS., Vol. 14, pp. 661-689, 1974.

[9] Koch C., Poggio T., A Simple Algorithm for Solving the Cable Equation in Dendritic Trees of Arbitrary Geometry, J. NEUROSCI. METH., Vol. 12, pp. 303-315, 1985.

[10] Steinberg I. Z., On the Analytic Solution of Electrotonic Spread in Branched Passive Trees, J. COMPUT. NEUROSCI., Vol. 3, pp. 301-311, 1996.

[11] Ohme M., Schierwagen A., An Equivalent Cable Model for Neuronal Trees with Active Membrane, BIOL. CYBERN., Vol. 78, pp. 227-243, 1998.

[12] Holmes W. R., A Continuous Cable Method for Determining the Transient Potential in Passive Dendritic Trees of Known Geometry, BIOL. CYBERN. Vol. 55, pp. 115-124, 1986.

[13] Koch C., Poggio T., Torre V., Retinal Ganglion Cells: A Functional Interpretation of Dendritic Morphology, PHILOS. TRANS. ROY. SOC. LOND. (BIOL.), Vol. 298, pp. 227-264, 1982.

[14] Segev I., Burke R. E., Compartmental Models of Complex Neurons, In: Methods in Neuronal Modeling, From Ions to Networks, Ed. Koch C., Segev I., Second Edition, The MIT Press, 1999.

[15] Rall W., Theoretical Significance of Dendritic Tree for Input-Output Relation, In: Neural Theory and Modeling, Ed. Reiss R. F., pp. 73-97, Standford University Press, 1964.

[16] Rall W., Agmon-Snir H., Cable Theory for Dendritic Neurons, In: Methods in Neuronal Modeling, From Ions to Networks, Ed. Koch C., Segev I., Second Edition, The MIT Press, 1999.