

MEDICINOS ISTORIJA IR RAIDA

Profesoriaus Arono Gutmano mokslinis palikimas (Arono Gutmano 10-osioms mirties metinėms paminėti)

Armuntas Baginskas, Gytis Svirskis, Rimvydas Miliauskas¹

Kauno medicinos universiteto Biomedicininų tyrimų institutas, Neurofiziologijos laboratorija,

¹Kauno medicinos universiteto Fiziologijos katedra

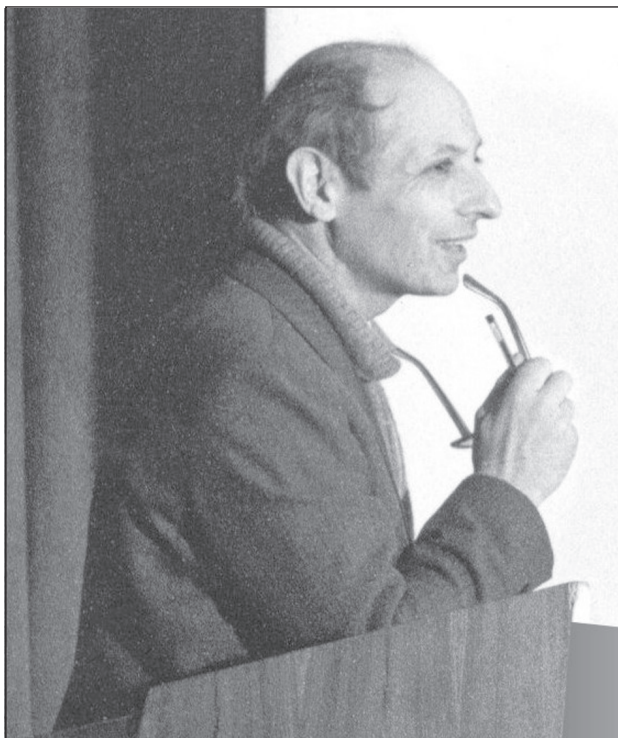
Raktažodžiai: nervų sistema, elektroencefalograma, elektrokardiograma, neuronas, dendritai.

Santrauka Savo mokslinę veiklą Aronas Gutmanas pradėjo dar būdamas Vilniaus universiteto Fizikos-matematikos fakulteto studentu. Tuo metu jis plėtojo nehomogeninių vektorinių ryšių tarp atomo elektronų magnetinių momentų teoriją ir taikė ją realių atomų energetinių spektrų paaiškinimui. Nuo 1960 m. jis dirbo Kauno medicinos institute. Pagrindinė jo mokslinių interesų sritis buvo teorinė biofizika ir gyvųjų audinių bei ląstelių elektrofiziologija. Ankstyvieji Arono Gutmano biofizikos darbai skirti bioelektrinių laukų (elektroencefalogramos, elektrokortikogramos ir elektrokardiogramos) kilmės problemoms. Svarbiausias pasiekimas buvo individualaus aksono sinapsių aktyvumo sukeltą posinapsinio potencialo (EEG kvanto) teorija, aiškinanti elektroencefalogramos struktūrą. Vėliau (nuo 1971 m.) jis gilinosi į atskiros nervų ląstelės funkciją bei savybes. Jis sukūrė bei plėtojo netiesinių (bistabilių) dendritų teoriją ir analizavo tokių dendritų funkcines savybes. Paskutiniuose savo darbuose Aronas Gutmanas mėgino susieti nervų sistemos funkcionavimą ląsteliniame ir sisteminame lygmenyse. Jis stengėsi išaiškinti ryšį tarp individualaus neurono savybių ir nervų sistemos funkcionavimo dėsnių. Siedamas neuronų dendritų bistabilumą su Gelfand-Tsetlin'o centrinės nervų sistemos veikimo principu (kitai vadinamu minimalios aferentacijos principu), Aronas Gutmanas paaiškino kai kuriuos judesių kontrolės mechanizmo savitumus motoneuronų dendritų bistabilumu.

Trumpos biografinės žinios

Aronas Gutmanas gimė 1936 m. birželio 4 d. Ukrainoje, Žitomiro mieste tarnautojo šeimoje. Karo metais kartu su šeima pasitraukė į Tadžikiją. Pasibaigus karui, 1945 m. su šeima persikėlė į Vilnių. 1953 m. jis įstojo į Vilniaus valstybinio universiteto Fizikos-matematikos fakultetą, kurį baigė 1958 m., ir įgijo fiziko teoretiko specialybę. Nors universitetą Aronas Gutmanas baigė puikiais pažymiais, o jo diplominio darbo mokslinės idėjos buvo tikrai neeilinės, vietos universitete ar fizikos institute jam neatsirado. Taigi, metus jis dirbo elektriku vienoje iš Vilniaus gamyklų. Dar dirbdamas gamykloje, sužinojo apie biofizikinės pakraipos laboratorijų kūrimąsi tuometiniame Kauno medicinos institute (KMI). Pradėjo lankytis ten vykstančiuose seminaruose ir iš karto atkreipė į save dėmesį proto aštrumu bei gebėjimu greitai suvokti dalyko esmę, išskirti iš gausybės faktų tai, kas iš tikrųjų reikšminga. 1959 m. Aronas Gutmanas tampa tik ką įkurtos KMI Centrinės mokslinių tyrimų laboratorijos moksliniu

bendradarbiu. 1960–1962 m. jis dirbo vyresniuoju moksliniu bendradarbiu elektroencefalografijos (EEG) laboratorijoje. 1962 m. Leningrado (dabar Sankt Peterburgas) universitete apgynė fizikos ir matematikos disertaciją „Nehomogeniniai vektoriniai ryšiai atominiuose spektruose“ ir tapo fizikos-matematikos mokslų kandidatu (tai atitiktų šiuolaikinį daktaro mokslinį laipsnį). 1962–1965 m. jis dėstė KMI Fizikos katedroje, o 1965–1973 m. buvo šios katedros vedėju. 1969 m. A. Gutmanui suteikiamas Bendrosios ir biologinės fizikos docento vardas. Visą tą laiką Aronas Gutmanas neapleido mokslinio darbo. 1974 m. Kauno medicinos institute jis apgynė mokslų daktaro disertaciją „Žievės neuronų dendritų ekstraląsteliniai ir intraląsteliniai elektriniai laukai“ ir tapo pirmuoju Lietuvoje biofizikos mokslų daktaru (tai atitinka šiuolaikinį habilituoto daktaro mokslinį laipsnį). 1991 m. Aronui Gutmanui suteikiamas biofizikos profesoriaus vardas. Nuo 1974 m. iki pat mirties jis dirbo KMI Biomedicininų tyrimų instituto Neurofiziolo-



Profesorius Aronas Gutmanas

gijos laboratorijos vyriausiuoju moksliniu bendradarbiu, skaitė paskaitas doktorantams, išugdė plejadą aukščiausios klasės mokslininkų, sukūrė savo biofizikų mokyklą. Jis parašė apie 200 mokslinių darbų, tarp jų dvi monografijas, buvo Lietuvos ir užsienio fiziologijos vadovėlių bendraautoris.

Aronas Gutmanas buvo tikras Lietuvos patriotas. Aktyviai dalyvavo Sąjūdžio veikloje, siekiant Lietuvos nepriklausomybės, buvo Sąjūdžio seimo narys. Sausio 13 d. per Kauno televiziją pirmasis kreipėsi į rusakalbius Lietuvos gyventojus ir okupacinę kariuomenę, ragindamas gerbti Lietuvos nepriklausomybę ir nenaudoti smurto. Tuomet, esant realiai represijų grėsmei, tai išties buvo daug drąsos ir pasiaukojimo Lietuvai reikalaujantis žingsnis. Aronas Gutmanas buvo Vytauto Didžiojo universiteto Atkuriamojo senato narys. Aktyviai dalyvavo atkuriant žydų bendruomenę, o vėliau ir jos veikloje. Buvo ilgametis Lietuvos ir Kauno žydų bendruomenių tarybų narys, Lietuvos Respublikos Prezidento sudarytos Tarptautinės komisijos okupacinių režimų nusikaltimams tirti narys.

Aronas Gutmanas mirė anksčiau 1999 m. kovo 15 d. rytą pakirstas sunkios ligos.

Mokslinė veikla

Studijų ir pirmaisiais po universiteto baigimo metais Aronas Gutmanas kartu su savo vadovu J. Levinsonu dirbo atomo kvantinės fizikos srityje, plėtodamas atomo elektronų magnetinių momentų nehomogeninių

vektorinių ryšių teoriją pritaikydamas ją atomų energijos spektrams aiškinti. Pradedant 1960 m., jo pagrindinių mokslinių interesų sritimi tampa teorinė biofizika ir gyvųjų audinių bei atskirų ląstelių elektrofiziologija. Būtent šioje srityje jis padaro svarbiausius mokslinius darbus. Šioje srityje labiausiai atsiškleidžia jo, kaip mokslininko, talentas. Jis giliai suprato gyvuose audiniuose vykstančių elektrinių procesų specifika ir savo teorinius samprotavimus visuomet grindė eksperimentiniais duomenimis bei elektrofiziologiniais reiškiniais. Pirmuose savo biofizikiniuose darbuose Aronas Gutmanas nagrinėjo bioelektrinių laukų, sąlygojančių elektroencefalogramą, elektrokortikogramą, elektrokardiogramą, teorinius bei eksperimentinius aspektus. Svarbiausias Arono Gutmano pasiekimas šioje srityje yra encefalogramos kvanto (sudėtinės elektroencefalogramos dalies) teorijos sukūrimas bei jo eksperimentinio registravimo galimybės numatymas. Vėlesniuose darbuose (1971) jo žvilgsnis nukrypsta į atskirų nervų ląstelių savybes bei jų funkcines galimybes. Čia jo svarbiausias pasiekimas yra netiesinių (bistabilių) dendritų teorijos sukūrimas bei išplėtojimas ir neuronų su tokiais netiesiniais dendritais funkcinių galimybių analizė. Bistabilių dendritų teoriją Aronas Gutmanas laikė svarbiausiu savo moksliniu pasiekimu. Paskutiniuose savo darbuose Aronas Gutmanas bando susieti nervų sistemos funkcionavimo ląstelinį ir sisteminių lygmenis, t. y. rasti sąsają tarp neuronų savybių ir centrinės nervų sistemos funkcionavimo principų bei dėsningumų. Dendritinių neuronų bistabilumą jam pavyksta susieti su bendruoju centrinės nervų sistemos funkcionavimo Gelfand-Tsetlin'o minimalios aferentacijos principu bei kai kuriais judesio valdymo dėsningumais. Deja, ši labai svarbų ir įdomų darbą nutraukė negailestinga liga.

Toliau pateikiame išsamesnį A. Gutmano mokslinės veiklos aprašymą, nurodydami nagrinėtą mokslinę problemą, mokslo sritį, laikotarpį, kada ši problema buvo sprendžiama, pagrindines publikacijas šia tema.

1. Nehomogeniniai vektoriniai ryšiai (atomo kvantų mechanika), 1957–1963 m. kartu su savo vadovu J. Levinsonu Aronas Gutmanas sukūrė bendrąją atomo elektronų magnetinių momentų nehomogeninių ryšių teoriją ir ją pritaikė konfigūracijai $l^m l'$. Jis surado naują vektorinio ryšio tipą SL_0 ir atitinkamus realių atomų energijos spektrus. Aronas Gutmanas pasiūlė taikyti nehomogeninių vektorinių ryšių principą rentgeno spektrams aiškinti. Nehomogeninių vektorinių ryšių teorija vėliau buvo taikoma akademiko J. Jucio mokykloje. Publikacijos šia tematika (1, 2).

2. Elektrokortikogramos δ aktyvumo aprašymas (smegenų žievės elektrofiziologija), 1963–1969 m.

Smegenų žievės elektriniame aktyvume (elektrokortikogramoje) išskiriami įvairių dažnumų svyravimai, tarp jų žemo dažnio (~1 Hz) svyravimai, vadinami elektrokortikogramos δ aktyvumu. Aronas Gutmanas kartu su K. Grinevičiumi ir kitais pasiūlė elektrokortikogramos δ aktyvumo adekvatų fenomenologinį aprašymą. Jie įrodė, kad δ aktyvumas atspindi žievės elektrinį bistabilumą. Žievės piramidinių neuronų bistabilumas, kuris gali būti susijęs su žievės elektriniu bistabilumu, buvo stebėtas eksperimentuose (3, 4). Šio darbo rezultatai buvo panaudoti aiškinant aukšto dažnio (~100 Hz) elektrokortikogramos svyravimų prigimtį. Jie buvo naudingi, analizuojant sukeltus potencialus ir elektrokortikogramos pokyčius narkozės metu. Publikacijos šia tematika (5–11).

3. Ekstraląstelinės srovės lauko teorijos plėtojimas (elektrofiziologijos biofizikiniai pagrindai), 1967–1980 m. Aronas Gutmanas papildė biosrovių lauko teoriją paprastų kiekybinių ir pusiau kiekybinių įvertinimų metodais. Jam pasisekė išvesti formules, kurių parametrai tiesiogiai susiję su žinomais morfoliginiais ir elektrofiziologiniais dydžiais. Taip atsirado galimybė jam paaiškinti, kodėl elektrokortikogramoje menkai atspindi žievės ląstelių impulsinis aktyvumas; teoriškai aprašyti stebimą žievės paviršiaus potencialo dydį; paaiškinti elektrinių potencialų kitimo pobūdį žievės gilumoje; patobulinti elektrostimuliacijos teoriją ir paneigti efaptinę hipotezę, pagal kurią neuronai neva stipriai sąveikauja savo ekstraląstelinės srovės laukais. Šio darbo rezultatus Aronas Gutmanas vėliau panaudojo pradėjęs vartoti elektroencefalogramos kvanto sąvoką ir analizuodamas neuronų elektrotines (omines) savybes. Publikacijos šia tematika (12–20).

4. Miokardo anizotropinio sincitijaus tolyginis aprašymas (širdies elektrofiziologijos biofizikiniai pagrindai), 1970–1988 m. KMU biofizikas dr. F. Bukauskas ir jo bendradarbiai tyrė elektrinio sujaudinimo plitimą širdies raumenyje. Aiškinant šio plitimo savybes, buvo naudojamas širdies raumens modelis – miokardo ląstelių, susijusių tarpląsteliniais kontaktais, tinklas, kurio savybės nevienodos skirtingomis kryptimis. Modelis buvo vadinamas miokardo anizotropiniu sincitijumi. Tokį sincitijų Aronas Gutmanas aprašė anizotropine intraląstelinio lauko lygtimi. Tai labai supaprastino teoriją bei jos sugretinimą su eksperimentu. Šios krypties darbus KMU BMTI Širdies elektrofiziologijos laboratorijose tęsia Arono Gutmano mokiniai. Publikacijos šia tematika (21–25).

5. Elektroencefalogramos kvantas (smegenų elektrofiziologijos biofizikiniai pagrindai), 1969–1989 m. Elektroencefalogramos kvanto (smegenų elektrinio

aktyvumo elementaraus impulso) sąvokos ir teorijos sukūrimas yra vienas iš svarbiausių Arono Gutmano mokslinių pasiekimų. Supratimas apie elektroencefalogramos (EEG) kvantą sudarė sąlygas pažvelgti į elektroencefalogramą kaip į impulsinį procesą ir paaiškinti bendruosius jos dažnio spektro bruožus. Dėl elektroencefalogramos kvanto teorijos tapo aiški prof. A. Mickio ir jo mokinių nagrinėjamų aukšto dažnio svyravimų prigimtis. Pasinaudojęs smegenų ekstraląstelių srovių lauko teorija, kurią pats ir išplėtojo monografijoje (13), Aronas Gutmanas įvertino EEG kvanto potencialo dydį. Pasirodė, kad EEG kvanto dydis yra toks, jog jį galima registruoti eksperimente. KMU biofizikai užregistravo EEG kvantą varlės tekture ir triušio somatosensorinėje žievėje (26). Jie tai padarė nepriklausomai nuo žinomų JAV neurofizikologų I. M. Mendell ir E. Henneman, kurie tuo pačiu metu atsitiktinai aptiko šį impulsą (27). EEG kvanto registravimas tapo viena iš standartinių sinapsinio perdavimo centrinėje nervų sistemoje tyrimo metodikų. Ši metodika iki šiol naudojama mūsų laboratorijoje sinapsinio perdavimo iš varlės tinklainės į tektumą savybėms tirti. Publikacijos šia tematika (28–34).

6. Kaukolės ir skalpo elektrinių savybių teorija (žmogaus elektroencefalogramos biofizikiniai pagrindai), 1972–1989 m. Galvos paviršiaus elektriniai potencialai (elektroencefalograma) – tai smegenų dangalų (kaukolės kaulų ir skalpo) iškreiptas žievės paviršiaus elektrinių potencialų (elektrokortikogramos) atspindys. Todėl, nagrinėjant žmogaus elektroencefalogramą (EEG), svarbu išsiaiškinti, kaip smegenų dangalai transformuoja elektrokortikogramą į elektroencefalogramą. Aronas Gutmanas pasiūlė supaprastintą šio uždavinio sprendimą, smegenų dangalus laikant plonais dvigubais sluoksniais. Tai sudarė sąlygas, aprašant minėtą transformaciją, panaudoti dvimačio sferinio kabelio lygtis ir gauti analizes matematinės reikšmės, turinčias aiškią fizikinę prasmę. Remdamasis šia teorija dr. A. Šimoliūnas (Matematikos ir informatikos institutas) sukūrė skaitmeninius algoritmus, kuriuos taikant buvo sprendžiamas atvirkštinis elektroencefalografijos uždavinys (elektrokortikogramos atkūrimas iš elektroencefalogramos), nagrinėjamos smegenų elektrostimuliacijos galimybės, išdėstant elektrodus ant skalpo, ieškomas ryšys tarp elektrodų padėties ir jais registruojamų elektrinių potencialų fiziologinės prasmės. Dr. A. Šimoliūnas daug metų toliau nagrinėjo šią teoriją. Publikacijos šia tematika (35–42).

7. Dendritų bistabilumas (teorinė neurono elektrofiziologija), 1969 m. Dendritai – tai kelių mikrometrų storio ir kelių milimetrų ilgio, besišakančios kaip

medis neurono ataugos. Jau daugiau kaip 100 metų, kai buvo gauti pirmieji sidabru nudažytų neuronų atvaizdai, neurofiziologus domina dendritų funkcija. Ilgą laiką buvo manyta, kad dendritai – tai paprasčiausi tiesiniai sumatoriai. Jų funkcija – susumuoti iš kitų neuronų ateinančius sinapsinius signalus. 1971 m. Aronas Gutmanas, išanalizavęs eksperimentinius duomenis, gautus tiriant centrinės nervų sistemos neuronų elektrines savybes, iškėlė bistabilių (arba N) dendritų hipotezę, postuluojančią elektriškai aktyvias dendritų membranos savybes (43). Remdamasis bistabilių dendritų hipoteze, Aronas Gutmanas numatė elektrofiziologinius reiškinius, kurie vėliau buvo užfiksuoti eksperimente (44–47). Vėlesni eksperimentiniai tyrimai patvirtino, kad bent motorinės sistemos neuronų dendritai yra bistabilūs (48–52). Bistabiliuose dendrituose gali vykti informacijos apdorojimo procesai. Pavyzdžiui, juose gali būti atliekamos elementarios loginės funkcijos (53–57). Todėl nervų sistemos, susidedančios iš neuronų, kurių dendritinė membrana bistabili, galimybės labai išauga (lyginant su ominių dendritų atveju). Neuronai su bistabiliais dendritais gali realizuoti bendrąjį Gelfand-Tsetlin'o centrinės nervų sistemos funkcionavimo principą (58). Remdamasis bistabilių dendritų teorija, Aronas Gutmanas aiškino motorinės nervų sistemos veikimo principus (nepublikuoti darbai). A. Gutmanas kartu su savo bendradarbiais teoriškai tyrė sinapsinių signalų plitimo bistabiliuose dendrituose savitumus (59–60). Lėtą neigiamą smegenų žievės paviršiaus potencialą jis aiškino piramidinių neuronų apikalinių dendritų viršūnių stabilia depoliarizacija, o ne padidėjusios kalio jonų kon-

centracijos sukelta glijos ląstelių depoliarizacija. Bistabilių dendritų teoriją toliau tiria ir plėtoja A. Gutmano mokiniai (61–62). Suformuluoti nauji eksperimentiniai uždaviniai. Teorija taikoma iškeliant naujas judesio valdymo hipotezes (63).

8. Neuronų elektrotininės struktūros nustatymas (neuronų elektrofiziologijos biofizikiniai pagrindai), 1980 m. Neuronų funkcijos supratimui svarbu žinoti, kaip greitai potencialo atsilenkimai sukelti sinapsinių įėjimų gėsta, tolstant išilgai dendrito nuo šaltinio vietos. Pasyvus potencialo sklidimas dendritu vadinamas elektrotiniu sklidimu arba elektrotonu. Neurofiziologai jau seniai stengiasi nustatyti neuronų elektrotininę struktūrą, kuri aprašo potencialų gesimo greitį dendrite (64–68). Aronas Gutmanas kartu su savo doktorantu, o vėliau su bendradarbiu G. Svirskiu pasiūlė papildyti įprastai naudojamą elektrotininės struktūros nustatymo metodą (69) stimuliuojant ląstelę ekstraląstelinės srovės lauku. Tai sudarė sąlygas sumažinti ieškomų parametrų skaičių (70) bei įvertinti dendritinės membranos elektrinį nevienalytiškumą (69). Taikant šį metodą, nustatytas vėžlio nugaros smegenų motoneuronų ir interneuronų pažeidimo registruojančiu elektrodu laipsnis bei jų elektrotininė struktūra. Aronas Gutmanas kartu su savo bendradarbiais ištyrė, kokią įtaką dendrito elektrotiniam ilgiui turi netaisyklinga jo skerspjūvio forma bei skersmens netolygumai (71) ir pasiūlė bei išstbulino adiabatinį kabelio lygties sprendimo metodą, kuris gali būti panaudotas dendritinio kabelio bei neurono elektrotininių parametrų įvertinimui (72). Arono Gutmano mokiniai toliau tęsia šios krypties darbus (73).

The scientific heritage of Professor Aron Gutman (Commemorating the 10th anniversary of Aron Gutman's death)

Armuntas Baginskas, Gytis Svirskis, Rimvydas Miliuskas¹

Laboratory of Neurophysiology, Institute for Biomedical Research,

¹Department of Physiology, Kaunas University of Medicine, Lithuania

Key words: nervous system; electroencephalogram; electrocardiogram; neuron; dendrites.

Summary. Aron Gutman started his scientific research when he was a student of the Department of Physics and Mathematics, Vilnius University. At that time, he developed the theory of nonhomogenous vector relations between magnetic moments of electrons in an atom and applied it for explanation of energy spectrum of real atoms. Since 1960, he worked in Kaunas Medical Institute, and his main field of scientific interests was theoretical biophysics and electrophysiology of living tissues and cells. The earlier biophysical works of A. Gutman dealt with problems of the bioelectrical fields that underlie electroencephalogram, electrocorticogram, and electrocardiogram. The most important achievement was a theory of individual potential or postsynaptic field potential of synapses from individual axon (EEG quantum) and its role in shaping of electroencephalogram.

In the later works (from 1971), he looked into properties and function of the individual nerve cells. He had created and developed the theory of nonlinear (bistable) dendrites and analyzed functional implications of such dendrites. In the last works, A. Gutman tried to relate the functioning of the nervous system at the cellular and system levels. He made efforts to find connection between the properties of individual neurones and principles (laws) of functioning of the nervous system. He had managed to relate dendritic bistability of neurones and Gelfand-Tsetlin principle of the functioning of the central nervous system (also known as the principle of minimal afferentiation). He explained some regularities in motor control by the dendritic bistability of motoneurones.

Correspondence to R. Miliuskas, Department of Physiology, Kaunas University of Medicine, A. Mickevičiaus 9, 44307 Kaunas, Lithuania. E-mail: milius@med.kmu.lt

Literatūra

- Gutman AM, Levinson IB. Nonhomogeneous vector coupling in atomic spectra. *Soviet Astronomy* 1960;4:83
- Gutman AM, Levinson IB. Inhomogeneous vector couplings in atomic spectra. *Astron Papers* 1967;8:20-5.
- Silvabarrat C, Champagnat J. A potassium current controls burst termination in rat neocortical neurons after GABA withdrawal. *Neuroscience Letters* 1995;189:105-8.
- Schwindt P, Crill W. Equivalence of amplified current flowing from dendrite to soma measured by alteration of repetitive firing and by voltage clamp in layer five pyramidal neurons. *J Neurophysiol* 1996;76:3731-9.
- Griniavichius KA, Gutman AM, Jokubauskas II, Mickis AM. Odnomernoe raspredelenie EKOg zritelnoj kory krolika (Unidimensional distribution of the rabbit visual cortex electrocorticogram.) *Zh Vyssh Nerv Deiat Im I P Pavlova* 1966;16:726-8.
- Maslauskas A, Grinevičius K, Gutman A, Miliuskas R. Duration of positive potential of electrocorticogram (ECoG) under influence of barbiturates. In: *The Nature of Sleep*. Stuttgart; 1973. p. 35-9.
- Grinevičius K, Miliukas V, Gutman A, Miliuskas R. Dva podprocessa v elektrokortikogramme zritelnoj kory krolika y aktivnost nejronov. (Two subprocesses in the rabbit visual cortex electrocorticogram and neuronal activity.) *Zh Vyssh Nerv Deiat Im I P Pavlova* 1969;19:178-80.
- Grinevičius KA, Gutman AM. Struktura elektrokortikogrammy krolika. (Structure of the electrocorticogram in rabbits.) *Zh Vyssh Nerv Deiat Im I P Pavlova* 1966;16:1123-5.
- Grinevičius KA, Gutman AM. Razlichie v svojstvakh dvukh podprocessov v elektrokortikogramme krolika. (Differences in the properties of two subprocesses in the rabbit electrocorticogram.) *Zh Vyssh Nerv Deiat Im I P Pavlova* 1968;18:329-33
- Venslauskas MI, Grinevičius KA, Gutman AM. Statisticheskaja model elektroencefalogrammy. (A statistical model of the electroencephalogram.) *Zh Vyssh Nerv Deiat Im I P Pavlova* 1964;14:726-31.
- Gutman A, Miliukas V. Delta-volna kak summa vnekletochnykh potencialov piramidnykh nejronov. Teoreticheskaja ocenka amplitudy. (Delta waves as the sum of pyramidal neuron extracellular potentials. Theoretical evaluation of the amplitude.) *Zh Vyssh Nerv Deiat Im I P Pavlova* 1969;19:671-9.
- Gutman AM, Morgenshtern VI. Vozmozhnyj mekhanizm geneza magnitoencefalogrammy. (Possible mechanism of generation of the magnetoencephalogram.) *Biofizika* 1977; 22:529-33.
- Gutman A.M. Biofizika vnekletochnykh tokov mozga. (Biophysics of the extracellular brain currents.) Moskva: Nauka; 1980.
- Gutman AM. Teorija dipolia vnekletochnogo polia. (Dipole theory of the extracellular field.) *Biofizika* 1968;13:679-84.
- Gutman A M. Ocenka velichiny elektrokortikograficheskikh potencialov (Estimation of the value of electrocorticographic potentials.) *Biofizika* 1969;14:891-6.
- Gutman AM. K interpretacii profilej potencialov. (Interpretation of potential profiles.) *Biofizika* 1970;15:888-93.
- Gutman AM. Dva dopolnenija k raschetu dipolnogo momenta vnekletochnogo polia: utochnenie formuly dipolia i ocenka dipolia serdca cheloveka. (Two supplements to the calculation of the dipole moment of an extracellular field: improvement of dipole formula and estimation of human heart dipole.) *Biofizika* 1972;17:173-4.
- Gutman AM. Teorija vlijanija postojannogo vnekletochnogo polia na nejrony. (Theory of the effect of a constant extracellular field on neurons.) *Biofizika* 1972;17:278-83.
- Veseliūnienė MA, Gutman AM, Liesienė VA. Vlijanie nembutala na tormoznuju volnu antidromno vyzvannogo potenciala motornoj kory koski. (Effect of nembutal upon the inhibitory wave of antidromically evoked potential in the motor cortex of the cat.) *Farmakol Toksikol* 1971;34:520-2.
- Veseliūnienė MA, Gutman AM. Poslojnoe issledovanie d-aktivnosti zritelnoj kory krolika. (Laminar study of the delta activity of rabbit visual cortex.) *Fiziol Zh SSSR Im I M Sechenova* 1976;62:825-30.
- Bukauskas F, Bytautas A, Gutman A, Veteikis R. Simulation of passive electric properties in two- and three-dimensional anisotropic syncytial media. In: *Nonlinear science in intercellular communication*. Manchester; 1991. p. 203-17.
- Bukauskas F, Gutman A, Kišūnas K, Veteikis R. Electrical cell coupling in rabbit sinoatrial node and atrium: experimental and theoretical evaluation. *Cardiac rate and rhythm. Physiological, morphological and developmental aspects*. Hague; 1982: 195-216.
- Bukauskas FF, Veteikis RP, Gutman AM, Mutskus KS. Mezkhkletochnaja sviaz v sinusnom uzle serdca krolika. (Intercellular coupling in the sinus node of the rabbit heart.) *Biofizika* 1977;22:108-12.
- Bukauskas FF, Veteikis RP, Gutman AM. Model passivnogo trekhmernogo anizotropnogo sincitija kak nepreryvnoj sredy. (Model of a passive 3-dimensional anisotropic syncytium as a continuous medium.) *Biofizika* 1975;20:1083-6.
- Bukauskas FF, Veteikis RP, Gutman AM. Elektricheskaja sviaz mezdu voloknami miokarda i genez elektrokardiogrammy. (Electrical connections between myocardial fibers and genesis

- of the electrocardiogram.) *Biofizika* 1975;20:118-20.
26. Gruodis J, Gutman A, Kuras A, Mildažis V, Miliukas V, Micikienė V, et al. Kvant EEG (poniatie, oцена velichiny, registracija). (EEG quantum (definition, measurement, registration).) *Dokl Akad Nauk SSSR* 1972;204:1246-9.
 27. Mendel LM, Henneman E. Terminals of single IA fibers: location, density, and distribution within a pool of 300 homonymous motoneurons. *J Neurophysiol* 1971;34:171-87.
 28. Kuras A, Gutmanienė N. Preparation of carbon-fibre microelectrode for extracellular recording of synaptic potentials. *J Neurosci Methods* 1995;62:207-12.
 29. Kuras A, Gutmanienė N. Multi-channel metallic electrode for threshold stimulation of frog's retina. *J Neurosci Methods* 1997;75:99-102.
 30. Kuras A, Gutmanienė N. Technique for producing a carbon-fibre microelectrode with fine recording tip. *J Neurosci Methods* 2000;96:99-102.
 31. Blistrabas RJ, Gutman AM, Kuras AV, Mickis AM, Chusainovienė NP. Vlijanie jonov kadmija na sinapticheskiju peregachu v tektume legushki. (The effect of cadmium ions on synaptic transmission in the tectum of the frog.) *Neirofiziolgiia* 1989;21:756-65.
 32. Gruodis J, Gutman A, Kuras A. Registracija kvanta EEG i ee primenenije. (Recording the EEG quantum and its application.) In: *Funkcional'noe znachenie elektricheskikh procesov golovnogo mozga*. Moskva: Nauka; 1977. p. 269-74.
 33. Gutman A, Kuras A. Issledovanie retino-tektal'nykh sinapsov liagushki s pomoshchju metoda registracii sumarnogo vnekletochnogo PSP sinapsov odnogo aksona. (Study of frog retinotectal synapses using a method of recording the summary extracellular PSP of the synapses of a single neuron.) *Neirofiziolgiia* 1976;8:434-7.
 34. Gutman AM, Kuras AV, Chusainovienė NP. Svoystva vnekletochnogo monosinapticheskogo potentsiala odinochnogo afferenta v svete teorii dendritov s N-obraznoj volt-ampernoju kharakteristikoj. (Properties of extracellular monosynaptic potential of a single afferent in the light of the theory of dendrites with N-shaped volt-ampere characteristics.) *Biofizika* 1989;34:124-9.
 35. Gutman A, Šimoliūnas A. Teorija potentsiala EEG v modeli tonkikh obolochek mozga. 5. Tangencialno orientirovannye dipoli v glubine i na poverkhnosti mozga. (EEG potential theory in a model with thin brain integuments. V. Tangentially oriented dipoles in the depth and on the surface of the brain.) *Biofizika* 1976;21:1126-9.
 36. Gutman A, Šimoliūnas A. Teorija potentsiala EEG v modeli tonkikh obolochek mozga. 4. Radialnye dipoli i ikh dvojnje sloi v glubine i na poverkhnosti mozga. (Theory of the EEG potential in models of the leptomeninges of the brain. IV. Radial dipoles and their double layers in the depths and on the surface of the brain.) *Biofizika* 1976;21:898-904.
 37. Gutman A, Šimoliūnas A. Teorija potentsiala EEG v modeli tonkikh obolochek mozga. 3. Istochnik – tangencialnyj dvojnjoj sloj (EEG potential theory in a model with thin brain integuments. III. Source-tangential double layer in the cortex.) *Biofizika* 1976;21:551-5.
 38. Gutman A, Šimoliūnas A. Teorija potentsiala EEG v modeli tonkikh obolochek mozga. 2. Model mnogoslojnogo ploskogo kabelia. (Theory of EEG potentials in a model of thin brain integuments. II. Model of a multilayer flat cable.) *Biofizika* 1976;21:349-51.
 39. Gutman A, Šimoliūnas A. Teorija potentsiala EEG v modeli tonkikh obolochek mozga. 1. Model mnogoslojnogo sfericheskogo kabelia. (EEG potential theory in a model with thin brain integuments. I. Multilayer spherical cable model.) *Biofizika* 1976;21:129-33.
 40. Gutman A, Šimoliūnas A. Sravnenie reshenij priamoj i obratnoj zadach elektroencefalografii v modeliakh izolirovanogo shara i tonkikh obolochek mozga. (Comparison of solutions to linear and reciprocal problems of electroencephalography in models of an isolated sphere and the leptomeninges of the brain.) *Biofizika* 1980;25:700-2.
 41. Gutman A, Šimoliūnas A. Teorija polia tokov, navedennykh sistemoy elektrodov, raspolozhennykh na skalpe. (The theory of current fields induced by scalp electrodes.) *Biofizika* 1990;35:128-31.
 42. Gutman A, Telksnys L, Šimoliūnas A. Teorija potentsiala EEG v modeli tonkikh obolochek mozga. (Theory of EEG potential in a model of the thin membranes of the brain.) *Biofizika* 1979;24:299-306.
 43. Gutman AM. Ieshchio ob effektivnosti dendritnykh sinapsov. (Effectiveness of dendritic synapses.) *Biofizika* 1971;16:128-34.
 44. Johnston D, Hablitz JJ, Wilson, WA. Voltage clamp discloses slow inward current in hippocampal burst-firing neurones. *Nature* 1980;286:391-3.
 45. Llinas R, Sugimori M. Electrophysiological properties of *in vitro* Purkinje cell dendrites in mammalian cerebellar slices. *J Physiol (London)* 1980;305:197-214.
 46. Schwindt PC, Crill WE. A persistent negative resistance in cat lumbar motoneurons. *Brain Res* 1977;120:173-8.
 47. Schwindt PC, Crill WE. Properties of a persistent inward current in normal and TEA-injected motoneurons. *J Neurophysiol* 1980;43:1700-24.
 48. Hounsgaard J, Hultborn H, Jespersen B, Kiehn O. Bistability of α -motoneurons in the decerebrate cat and in the acute spinal cat after intravenous 5-hydroxytryptophan. *J Physiol (London)* 1988;405:345-67.
 49. Hsiao C, Christopher AN, Trueblood PR, Chandler SH. Ionic basis for serotonin-induced bistable membrane properties in guinea pig trigeminal motoneurons. *J Neurophysiol* 1998;79:2847-56.
 50. Kiehn O, Eken T. Functional role of plateau potentials in vertebrate motor neurons. *Curr Opin in Neurobiol* 1998;8:746-52.
 51. Lee RH, Heckman CJ. Bistability in spinal motoneurons in vivo: systematic variations in rhythmic firing patterns. *J Neurophysiol* 1998;80:572-82.
 52. Morisset V, Nagy F. Terminals of single IA fibers: location, density, and distribution within a pool of 300 homonymous motoneurons. *European J Neurosci* 1998;10:3642-52.
 53. Baginskas A, Gutman A. Advances in neuron physiology: are they important for neurocomputer science? In: *Neurocomputers and attention*. Vol. I: Neurobiology, synchronisation and chaos. Holden AV, Kryukov VI, editors. Manchester: Manchester Univ. Press, 1991;1:19-31.
 54. Garliauskas A, Gutman A, Šimoliūnas A. Some logic functions realized on stationary nonlinear dendrite. 1. Excitatory synapses. *Informatica* 1991;2:403-13.
 55. Garliauskas A, Gutman A, Šimoliūnas A. Some logic functions realized on stationary nonlinear dendrite. 2. Inhibitory synapses. *Informatica* 1992;3:385-92.
 56. Garliauskas A, Gutman A, Šimoliūnas A. Some logic functions realized on stationary nonlinear dendrite. 1. Interaction of excitatory and inhibitory synapses. *Informatica* 1992;3:469-73.
 57. Gutman A. Dendritų nervinių kelių. Teorija, elektrofiziolo-

- gija, funkcija. (Nerve cell dendrites. Theory, electrophysiology, function.) Vilnius: Mokslas; 1984.
58. Gutman A. Gelfand-Tsetlin principle of minimal afferentiation and bistability of dendrites. *Int J Neural Syst* 1994;5(2): 83-6.
 59. Baginskas A, Gutman A. Forma i amplituda возбуждающих постсинаптических потенциалов на модели нейрона с N-образной вольтамперной характеристикой дендритной мембраны. (Shape and amplitude of stimulating postsynaptic potentials in a neuronal model with an N-shaped volt-ampere characteristic of the dendritic membrane.) *Бифизика* 1989;34: 863-7.
 60. Baginskas A, Gutman A. Зависимость возбуждающих постсинаптических токов от фиксированного потенциала сомы на модели нейрона с нелинейными дендритами. (Relation between the excitatory synaptic currents and clamped somatic potential in the model of neuron with nonlinear dendrites.) *Бифизика* 1990;35:483-8.
 61. Alaburda A, Alaburda M, Baginskas A, Gutman A, Svirskis G. Условие бистабильности цилиндрического дендрита с переменной крутизной отрицательного наклона N-образной вольтамперной характеристики мембраны. (Criteria of bistability of the cylindrical dendrite with the variable negative slope of the N-shaped current-voltage membrane characteristic.) *Бифизика* 2001;46: 337-40.
 62. Alaburda A, Baginskas A, Gutman A. Ветвишchiaя структура бистабильного дендрита. Дендритная реализация строгой дизъюнкции. (The branching structure of the bistable dendrite.) *Бифизика* 2000;45:338-43.
 63. Vasiljeva ON, Baginskas A. Двигательное обучение при минимальном участии зрительной афферентации. (Motor learning with the minimal involvement of visual afferentation.) *Ж Выход Нерв Деят Им I P Павлова* 2003;53:681-96.
 64. Rall W. Branching dendritic trees and motoneuron membrane resistivity. *Expl Neurol* 1959;1:491-527.
 65. Iannsek R, Redman S. An analysis of the cable properties of spinal motoneurons using brief intracellular current pulse. *J Physiol (Lond)* 1973;234:613-36.
 66. Mainen ZF, Carnevale NT, Zador AM, Claiborne BJ, Brown TH. Electrotonic architecture of hippocampal CA1 pyramidal neurons based on three-dimensional reconstructions. *J Neurophysiol* 1996;76:1904-23.
 67. Major G, Evans JD, Jack JJB. Solutions for transients in arbitrarily branching cables: I. Voltage recording with a somatic shunt. *Biophys J* 1993;65:423-43.
 68. Spruston N, Jaffe DB, Johnston D. Dendritic attenuation of synaptic potentials and currents: the role of passive membrane properties. *Trends Neurosci* 1994;17:16-166.
 69. Svirskis G, Gutman A, Housgaard J. Detection of a membrane shunt by DC field polarization during intracellular and whole cell recording. *J Neurophysiol* 1997;77:579-86.
 70. Svirskis G, Baginskas A, Housgaard J, Gutman A. Electrotonic measurements by electric field-induced polarization in neurons: theory and experimental estimation. *Biophys J* 1997;73:3004-15.
 71. Alaburda A, Gutman A. Теория кабеля с неправильным сечением. (Theory of a cable with an irregular cross section.) *Бифизика* 1996;41:723-8.
 72. Alaburda A, Baginskas A, Gutman A, Svirskis G. Адиабатическое решение уравнения омического кабеля. 1. Обобщенная теория, однородное цилиндрическое волокно. 2. Однородная клетка, возможности для электротонических измерений. (Adiabatic solution of the ohmic cable equation. General theory, homogeneous cylindrical fiber.) *Бифизика* 1999;44:714-9.
 73. Baginskas A, Raastad M. An estimator for the electrotonic size of neurons independent of charge equalization time constants. *J Comput Neurosci* 2002;12:27-38.

Straipsnis gautas 2009 09 01, priimtas 2009 09 16

Received 01 September 2009, accepted 16 September 2009