

Ю. М. ГАСПАРЯН

К ВОПРОСУ О СТАТИСТИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ СПОНТАННОЙ АКТИВНОСТИ НЕРВНЫХ КЛЕТОК

В настоящее время существует три основных объяснения происхождения спонтанной активности нейронов [2]. Во-первых, можно предположить, что спонтанная активность создается за счет синаптической бомбардировки многочисленными импульсами, конвергирующими на данном нейроне. Во-вторых, спонтанная активность может происходить за счет длительной циркуляции возбуждения по замкнутым цепям вставочных нейронов. Третью причину ее возникновения усматривают в ритмических свойствах самой клеточной мембраны, которая обнаруживает их лишь под воздействием каких-то внешних факторов.

Вторая гипотеза непосредственно примыкает к первой, поскольку она включает обязательную активацию нейрона через синаптические пути.

В этой связи весьма важна и интересна задача исследования потока спонтанной импульсной активности нейрона с целью определения ее статистических характеристик. Различным аспектам этого вопроса посвящены некоторые работы [1, 3, 4, 6, 7, 8]. В общей постановке она является весьма сложной и трудно выполнимой современными математическими методами. Поэтому для ее решения мы используем ряд упрощающих предположений. В частности, в нашем анализе пренебрегаем третьей причиной возникновения спонтанной активности и считаем, что спонтанная активность создается за счет синаптической бомбардировки импульсами, конвергирующими на данном нейроне. Синаптическая бомбардировка будет рассматриваться как стационарный (в широком смысле) случайный процесс. Принимая известными параметры процесса синаптической бомбардировки, мы определяем статистические параметры спонтанной активности формального нейрона.

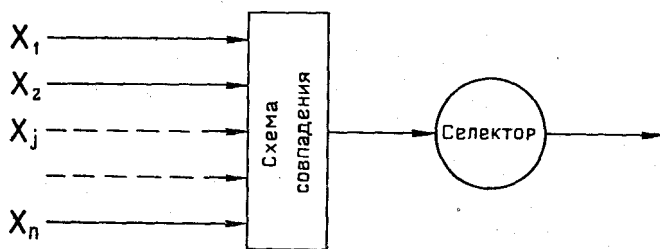


Рис. 1. Блок-схема формального нейрона.

Постановка задачи. Предлагается формальный нейрон (рис. 1). На вход нейрона поступает n случайных импульсных потоков. Форма

импульсов прямоугольна и амплитуда равна единице. Блок совпадения дает только тогда выход, когда на входе получается совпадение минимум k из n импульсов, а селектор пропускает только те импульсы, длительность которых больше или равна заранее заданной величине δ , где δ параметр формального нейрона.

Предполагается, что каждый из входных импульсных потоков $X_j(t)$ ($j = 1, 2, \dots, n$) является стационарным (в широком смысле)* и удовлетворяет требованию

$$T_i = t_i - t_{i-1} > \tau_{i-1}, \quad (1)$$

где t_i и τ_i — момент появления и длительность i -го импульса.

При этом мы предположим, что математические ожидания длительностей импульсов и пауз каждого потока существуют и соответственно равны

$$\left. \begin{aligned} \bar{\tau}_j &= \int_0^{\infty} \tau a_j(\tau) d\tau \\ \bar{\nu}_j &= \int_0^{\infty} \nu \beta_j(\nu) d\nu \end{aligned} \right\} j = 1, 2, \dots, n, \quad (2)$$

где $a_j(\tau)$ и $\beta_j(\tau)$ — плотности вероятностей импульса и пауз j -го потока.

В соответствии с этим средняя частота следования импульсов стационарного потока $X_j(t)$ равна

$$\bar{\mu}_j = \frac{1}{\bar{\tau}_j + \bar{\nu}_j}. \quad (3)$$

Далее, предполагается, что потоки импульсов независимы. Независимыми будем называть такие потоки, в которых совместное распределение случайных величин $X_1 = X_j(t)$ удовлетворяет соотношению

$$W_n(X_1, X_2, \dots, X_n) = \prod_{j=1}^n W_j(X_j), \quad (4)$$

где

$$W_j(X) = \begin{cases} (1 - \bar{\mu}_j \bar{\tau}_j) \delta(x) & \text{при } X = 0 \\ \bar{\mu}_j \bar{\tau}_j \delta(x - 1) & \text{при } X = 1 \end{cases}$$

$\delta(x)$ — дельта-функция (функция Дирака).

Задача состоит в следующем:

Заданы n стационарных и независимых импульсных потоков $X_j(t)$ ($j = 1, 2, \dots, n$), каждый из которых удовлетворяет требованию

* Поток $X(t)$ называют стационарным (в широком смысле), если математическое ожидание и дисперсия случайной величины $X = X(t)$ не зависят от t , а коэффициент корреляции случайных величин $X(t + t_1)$ и $X(t + t_2)$ является функцией $\Delta t = t_2 - t_1$.

(1). Требуется определить параметры потока, полученного при совпадении k из n импульсов, вычисленные при условии, если продолжительность их перекрытия не менее δ .

Средняя частота совпадения импульсов. Пусть система, определяемая (4), в состоянии k находится в течение времени, равном

$$\tau_{n, k} \geq \delta, \quad (5)$$

где δ — заданная величина.

Известно [5], что, если поток удовлетворяет требованию (1) и стационарности, то средняя частота следования импульсов, длительность (τ) которых не менее δ , удовлетворяет соотношению

$$\overline{\mu(\delta)} = -\frac{d}{d\delta} P(\delta) = \bar{\mu} \int_{\delta}^{\infty} a(\tau) d\tau, \quad (6)$$

где $P(\delta)$ — вероятность наличия импульса, в произвольно взятый момент времени t , длительность которого укорочена на величину δ и что

$$P(\delta) = \bar{\mu} \int_{\delta}^{\infty} (\tau - \delta) a(\tau) d\tau, \quad (6a)$$

где $a(\tau)$ — плотность вероятности случайной величины τ , $\bar{\mu} = \frac{1}{T}$ — средняя частота следования импульсов.

Следовательно, средняя частота выполнения (5) согласно (6) равна

$$\overline{\mu_{n, k}(\delta)} = -\frac{d}{d\delta} P_{n, k}(\delta), \quad (7)$$

где $P_{n, k}(\delta)$ — вероятность наличия в произвольно взятый момент времени t импульса, длительность которого не менее δ , полученного при совпадении k из n импульсов.

Из последнего выражения вытекает, что средняя частота следования импульсов потока совпадения, длительность которых удовлетворяет неравенству $\tau_{n, k} > 0$, равна

$$\overline{\mu_{n, k}} = -\left. \frac{d}{d\delta} P_{n, k}(\delta) \right|_{\delta=0} = \overline{\mu_{n, k}}(0). \quad (7a)$$

Вычисление $\overline{\mu_{n, k}}$ сводится к предварительному отысканию функции $P_{n, k}(\delta)$. Эта функция может быть найдена исходя из следующих соображений.

Пусть момент времени t выбран из условия равновозможности его значений на временной оси. Если при этом $t \rightarrow \infty$, то данный момент времени t в пределах укороченного на величину δ импульса j -го потока согласно (6a) окажется с вероятностью

$$P_j(\delta) = \bar{\mu}_j \int_{\delta}^{\infty} (\tau - \delta) a_j(\tau) d\tau, \quad (8)$$

где $a_j(\tau)$ — плотность вероятности длительности импульса.

В рассматриваемом случае правую часть последнего уравнения полезно представить в виде

$$P_j(\delta) = \bar{\mu}_j \int_{\delta}^{\infty} dx \int_x^{\infty} a_j(y) dy. \quad (9)$$

Аналогично доказывается, что произвольно взятый момент времени t в пределах укороченной на величину δ длительности паузы j -го потока находится с вероятностью

$$Q_j(\delta) = \bar{\mu}_j \int_{\delta}^{\infty} dx \int_x^{\infty} \beta_j(v) dv, \quad (10)$$

где $\beta_j(v)$ — плотность вероятностей длительности паузы.

Перекрытие во времени укороченных на величину δ длительностей K импульсов и $n-k$ пауз, принадлежащих разным потокам, при условии (1) равносильно тому, что время $\tau_{n,k}$ нахождения системы в состоянии k удовлетворяет требованию (5). Вероятность выполнения указанного требования (5) равна вероятности $P_{n,k}(\delta)$ нахождения случайной величины t в пределах основания укороченного на величину δ импульса потока совпадений, образованного в результате перекрытия во времени k из n импульсов. При условии стационарности и независимости потоков, участвующих в процессе совпадений, величина $P_{n,k}(\delta)$ по аналогии с (9) равна [5]

$$P_{n,k}(\delta) = \frac{1}{k!} \frac{\partial^k}{\partial \lambda^k} \prod_{j=1}^n [Q_j(\delta) + \lambda P_j(\delta)]_{\lambda=0}, \quad (11)$$

где $P_j(\delta)$ и $Q_j(\delta)$ вычисляются по формулам (9) и (10).

Подставив в (7а) данное значение $P_{n,k}(\delta)$, получим следующее

$$\overline{P_{n,k}(\delta)} = -\frac{1}{k!} \frac{\partial^{k+1}}{\partial \lambda^k \partial \delta} \prod_{j=1}^n [Q_j(\delta) + \lambda P_j(\delta)]_{\lambda=0}. \quad (12)$$

Относительно формулы (12) следует сделать одно замечание, которое сводится к тому, что при $\delta > 0$ вероятность $P_{n,k}(\delta)$ не всегда удовлетворяет условию полной группы событий, т. е.

$$\sum_{k=0}^n P_{n,k}(\delta) \leq 1.$$

Последнее объясняется тем, что произвольно взятый момент времени t может оказаться в пределах оснований импульсов, длительности которых не удовлетворяют требованию (5). Однако если $\delta=0$, то всегда

$$\sum_{k=0}^n P_{n,k}(\delta) = 1.$$

Распределение длительности импульсов потока совпадений. Длительность $\tau_{n,k}$ импульса совпадений, образованного в результате перекрытия во времени заданного числа (k) импульсов независимых потоков, является величиной всегда случайной.

Если функция $a_{n,k}(\tau)$ является плотностью вероятностей длительности импульса потока совпадений, образованного в результате перекрытия во времени k из n импульсов, то средняя частота выполнения неравенства (5) согласно (6) и (7а), равна

$$\overline{\mu_{n,k}(\delta)} = \overline{\mu_{n,k}} \int_{\delta}^{\infty} a_{n,k}(\tau) d\tau. \quad (13)$$

Приравняв правые части (13) и (7) и решив полученное уравнение относительно $a_{n,k}(\tau)$, получим

$$a_{n,k}(\tau) = \frac{1}{\overline{\mu_{n,k}}} \frac{d^2}{d\tau^2} P_{n,k}(\tau). \quad (14)$$

Математическое ожидание длительности импульса потока совпадений, образованного в результате перекрытия во времени k из n импульсов, равно

$$\overline{\tau_{n,k}} = \int_0^{\infty} \tau a_{n,k}(\tau) d\tau.$$

В ы в о д ы

Задавая статистические параметры входных импульсных потоков формального нейрона, мы определили среднюю частоту следования выходного импульсного потока и распределение длительности импульса. Это, как нам кажется, дает возможность объяснить зависимость статистических параметров спонтанной активности от статистических характеристик синаптической бомбардировки.

Лаборатория нейробионики
АН АрмССР

Поступило 9.VI 1966 г.

Յու. Մ. ԳԱՍՊԱՐՅԱՆ

ՆԵՐՎԱՅԻՆ ԲՋԻՋՆԵՐԻ ՍՊՈՆՏԱՆ ԱԿՏԻՎՈՒԹՅԱՆ ՎԻՃԱԿԱԳՐԱԿԱՆ ԱՆԱԼԻԶԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Անտեսելով ներվային բջիջներում տեղի ունեցող որոշ երևույթներ և ընդունելով հայտնի սինապտիկական ուժակոծման վիճակագրական շափանիչները, փորձ է արվում գտնելու ներվային բջիջ սպոնտան ակտիվության վիճա-

կազմակերպող շաբաթը և իմպուլսների բաշխումը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Великая Р. Р., Куликов М. А. Биофизика, том XI, вып. II, стр. 321—328, 1966.
2. Костюк П. Г., Шаповалов А. И. Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы, изд. Медицина, М., стр. 31—49, 1964.
3. Преображенский Н., Яровицкий Н. Биофизика, 8, 387, 1963.
4. Пятигорский Б. Я. Биофизика, том XI, вып. 1, М., стр. 116—122, 1966.
5. Седякин Н. М. Элементы теории случайных импульсных потоков. Изд. Советское радио, М., 1965.
6. Bishop P., Levick W. Williams J. phisiol., 170, 598, 1964.
7. Gensteir G., Kiang N. Biophysical J., 1, 15, 1960.
8. Rodieck R., Kiang N., Gerstein G. Biophysical J., 2, 351, 1962.