ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ. ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ
XX, № 4, 1967

Л. С. ГАМБАРЯН, Ю. М. ГАСПАРЯН

НЕКОТОРЫЕ БИОНИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ НАДЕЖНОСТИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ*

Известно, что проблема надежности весьма оригинально и эффективно решена в сложнейших биологических системах. В связи с этим возникает необходимость поисков путей использования этих свойств биологических прототипов в решении технических задач.

В настоящей работе делается попытка рассмотреть лишь некоторые стороны этой весьма обширной и важной проблемы. Однако прежде чем перейти к изложению основного содержания материала, отметим, что под надежностью мы понимаем свойство системы, обеспечивающее нормальное выполнение заданных функций.

В информационном аспекте взаимодействие организм—среда осуществляется схемой:

среда—рецепторы—мозг—эффекторы—среда...

В этой системе циклической взаимосвязи процесс передачи и обработки информации осуществляется весьма надежно, благодаря специфическим особенностям строения и функции нервной системы.

Учитывая, что каналами передачи информации мозга являются нервные волокна, а носителем информации—нервный импульс, в настоящей работе приводятся данные математического анализа надежности передачи информации по нервному волокну при учете его электрофизиологических и морфологических параметров.

В соответствии с теорией сальтаторного (дискретного) проведения [8, 11], нервный импульс, генерированный в одном перехвате Ранвье (ПР), распространяется по волокну, перескакивая от одного ПР к другому. При такой организации проведения импульса вероятность передачи информации по волокну будет определяться степенью функциональной готовности ПР. Экспериментально показано [8], что даже при блокировании двух и более ПР нервный импульс может перескакивать через эти смежные невозбудимые ПР.

Основываясь на вышеизложенных фактах, работу волокна можно формализовать следующим образом. Пусть волокно имеет N перехватов Ранвье, а минимальное число смежных блокированных ПР, через которые уже не может перескочить нервный импульс r. Допускается, что ПР могут находиться только в двух состояниях:

Состояние А, когда ПР неблокирован.

Состояние В, когда ПР блокирован.

---

* Доклад на XVIII Международном конгрессе психологов. М., 1966.

Пусть вероятность того, что ПР будет в состоянии A равна P, а вероятность нахождения ПР в состоянии B $q=1-P$. В этом случае в соответствии с экспериментальными данными [10] импульс, поступающий на вход волокна, может распространяться до конца, если $m<r$ (где m—число смежных блокированных ПР). Оценка надежности нервного волокна при этом будет сводиться к вычислению вероятности $P(N)$-непоявления события, при котором одновременно будут блокированы r смежных ПР.

Математическая интерпретация этой задачи сводится к отысканию вероятности $P(N)$-непоявления $m \geqslant r$ смежных «неудач» в повторных независимых испытаниях Бернулли. При этом вероятность «удачи» равна P, а «неудачи»— $q=1-P$.

Общее выражение для вероятности $P(N)$-появления за N опытов хотя бы одной серии смежных неудач, длиной не менее r, решено в работе Феллера [9]. Вычисление $P(N)$ автором упомянутой работы сведено к предварительному решению относительно x следующего уравнения:

$$1 - x + Pq^r \cdot x^{r+1} = 0.$$

Однако аналитическое решение данного уравнения само по себе представляет сложную математическую задачу, когда r является достаточно большим. Эта задача несколько отличными путями решена в работах ряда авторов [6, 7], хотя и получены одни и те же результаты. Согласно Петрову [6] и Седякину [7], $P(N)$ определяется следующим соотношением:

$$P(N) = \begin{cases} 1 \text{ при } N < r \\ 1 - q^r [1 + P(N - r)] \text{ при } r \leqslant N \leqslant 2r \\ 1 - q^r \sum\limits_{i=0}^{N_1} a(i) + \sum\limits_{i=0}^{N_2} b(i) \text{ при } N \geqslant 2r + 1, \end{cases} \tag{1}$$

где

$$a(i) = (-1)^i \cdot C_{N-r(i+1)}^{i} (P \cdot q^r)^i$$

$$b(i) = (-1)^i \; C_{N-ir}^{i} \cdot (pq^r)^i.$$

N_1 и N_2 — целые части чисел $\dfrac{N-r}{r+1}$ и $\dfrac{N}{r+1}$ соответственно.

Вычисление $P(N)$ с помощью (1) для $N \geqslant 2r+1$ представляет трудоемкий процесс. Однако эта формула может быть существенно упрощена, если пользоваться приближенными значениями $P(N)$.

Приближенные значения вероятности $P(N)$ можно определять следующими соотношениями:

$$P'(N) = \begin{cases} 1 \text{ при } N < r \\ 1 - q^r [1 + p(N - r)] \text{ при } r \leqslant N \leqslant 2r \\ \dfrac{[1 - q^r (1 + rP)]^{N-2r+1}}{[1 - q^r (q - rp)]^{N-2r}} \text{ при } N \geqslant 2r + 1 \end{cases} \tag{2}$$

или же

$$P''(N) = \begin{cases} 1 \text{ при } N < r \\ 1 - q^r\,[1 + P(N - r)] \text{ при } r \leqslant N \leqslant 2r \\ (1 - q^r)\left(1 - \dfrac{P \cdot q^r}{1 - q^r \cdot P}\right)^{N-r} \text{ при } N \geqslant 2r + 1. \end{cases} \quad (2)$$

В формулах (1), (2), (3) P представляет собой вероятность того, что ПР будет в состоянии «неблокирован».

Зная статистические параметры работы ПР, вероятность P можно определить следующими рассуждениями. Предположим, нам известен график работы ПР (рис. 1).

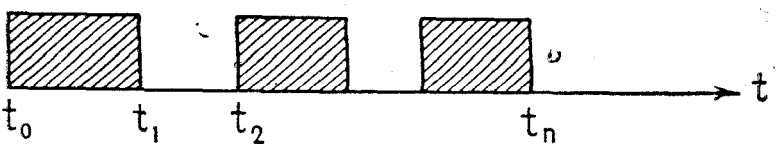


Рис. 1. График работы перехвата Ранвье.

На горизонтальной оси будем откладывать время от некоторого начального момента t_0 в каком-то масштабе. В интервале времени $[t_0, t_1]$ ПР—неблокирован. С момента t_1 до t_2 ПР блокируется. Но в интервале $[t_1, t_2]$ за счет обмена веществ функция ПР восстанавливается и с момента t_2 снова находится в состоянии «неблокирован», и так далее. На графике импульс обозначает состояние «неблокирован», а пауза—состояние «блокирован». В общем случае длительность импульсов и паузы являются случайными величинами.

В первом приближении работу ПР можно представить в виде стационарного случайного импульсного потока. Предположим математические ожидания длительности импульсов и пауз соответственно равны $\bar{T}$ и $\bar{T}_п$, а средняя частота следования импульсов равна f_0. Тогда вероятность появления импульса P можно определить соотношением:

$$P = \frac{\bar{T}_и}{\bar{T}_и + \bar{T}_п} = \bar{T}_и \cdot f_0 \quad (4)$$

Основываясь на вышеизложенном, к анализу передачи одиночного импульса по нервному волокну можно подойти следующим образом:

Согласно уравнению (1) на рис. 2 показаны семейства кривых $(PN(= f) N)$ при $r = \text{const}$ и $P = \text{const}$.

Как показывают кривые, при одном и том же числе ПР (т. е., когда длина волокна постоянна) P(N) увеличивается при увеличении P и r. На рис. 2С видно, что при $r = 5$ и $P = 0{,}9$ P(N) равняется единице, т. е. в этом случае все нервные импульсы, поступающие на вход волокна, с полной достоверностью достигнут конца волокна. Однако учитывая, что в гигантском аксоне $r = 2 \div 3$, изменения вероятности передачи нервного импульса по этим волокнам будут определяться кривыми рис. 1а и 1в.

Как показывают эти кривые, $P(N)<1$ и с увеличением N разница $1-P(N)$ быстро увеличивается. Условие $P(N)<1$ означает, что распространение нервного импульса по волокну носит вероятностный характер

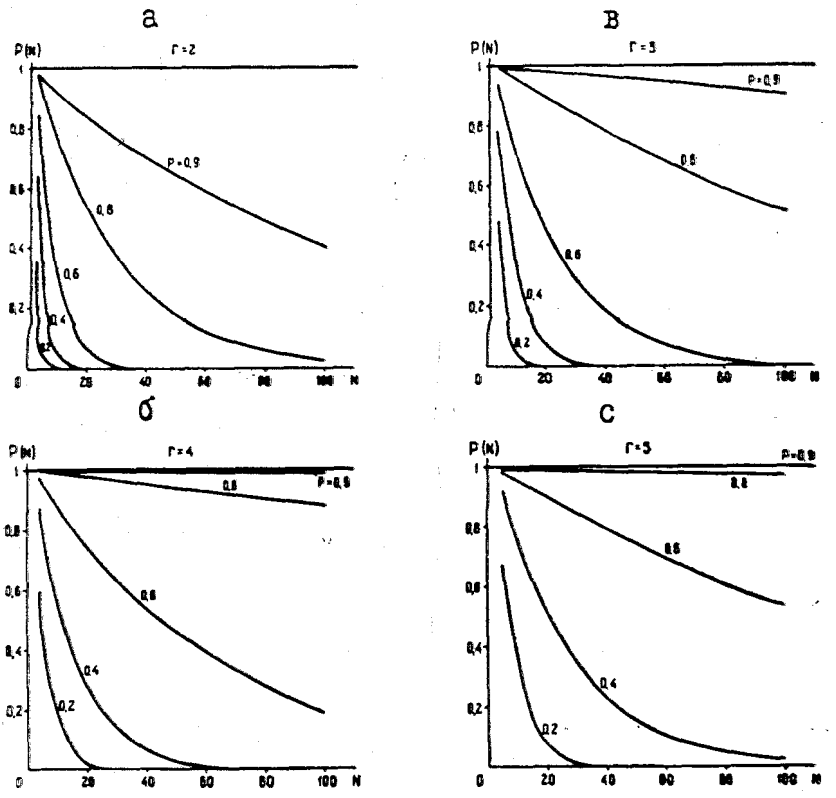


Рис. 2. Зависимость вероятности передачи одиночного нервного импульса P(N) от числа перехватов Ранвье N, при различных значениях r (r — минимальное число смежных блокированных перехватов Ранвье, через которые не может перескочить импульс). P — вероятность нахождения перехвата Ранвье в неблокированном состоянии.

и зависит от состояния волокна, т. е. от величины r и P, а состояние волокна, как известно, в значительной степени зависит от функционального состояния всего организма.

Все это позволяет допустить, что нервное волокно не является пассивным каналом передачи информации. Оно осуществляет своеобразную обработку информации, пропуская одни импульсы (носители информации) и не пропуская другие.

Из кривых (рис. 2) очевидно, что при $r=2\div3$ и $N\gg r$, как это имеет место в реальных нервных волокнах, вероятность передачи одиночного импульса P(N) чрезвычайно мала. Но так как эта вероятность является критерием для оценки надежности работы волокна, то можно заключить, что отдельное нервное волокно работает ненадежно.

Однако известно, что носителем полезной информации (сведения об изменениях внешней среды) является не одиночный импульс, а пачка

последовательных импульсов, поступающих на вход нервного волокна [12]. Следовательно, надежность работы системы рецептор—волокно будет определяться не вероятностью передачи одиночного импульса, а вероятностью того, что из n импульсов, последовательно поступающих на вход волокна, хотя бы m ($m=1, 2, 3...$) достигнет конца системы.

Допустим, на входе нервного волокна последовательно поступают n нервных импульсов. Для простоты анализа примем, что они независимы. Далее предположим, что для прохождения информации до конца волокна необходимо, чтобы из n импульсов хотя бы m достигли конца волокна. В этом случае вероятность $P_{n,\,m}$ прохождения m импульсов из n будет характеризовать надежность системы рецептор—волокно и определится соотношением:

$$P_{n,\,m} = 1 - \sum_{k=0}^{m-1} P_{n,\,k}. \qquad (5)$$

Из уравнения (5) очевидно, что $P_{n,\,m}$ прямо пропорционально n и обратно пропорционально m.

Допустим $P(N) = 0{,}5 \quad n = 10; \quad m = 1,$

тогда $P_{n,\,m} = 1 - [1 - P(N)]^n = 0{,}96875.$

Следовательно, несмотря на очень малую вероятность передачи одиночного импульса P(N), за счет специфического кодирования внешнего раздражителя в пачку последовательных импульсов вероятность передачи информации по системе рецептор—волокно $P_{n,\,m}$ значительно нарастает, т. е. эта система работает надежно, несмотря на низкую надежность работы самого волокна.

До сих пор все расчеты относились к миелинизированным волокнам, у которых процесс проведения нервного импульса носит дискретный характер. Однако в немиелинизированных волокнах распространение тока происходит непрерывно, а проведение импульса представляет, по-видимому, однородный процесс. По этой причине вышеизложенный подход расчета надежности и полученные результаты для миелинизированных волокон теряют свою силу для немиелинизированных волокон.

Известно, что в немиелинизированных волокнах импульс может перескакивать даже блокированный участок волокна, если длина блокированного участка меньше определенной длины l_0. Эту величину назовем порогом проводимости. Следовательно, критерием для оценки надежности (в первом приближении) может служить вероятность $P(l \leqslant l_0)$ появления события, при котором $l \leqslant l_0$. Предположим, длина волокна равна L. Разделим волокно на N частей, длина которых равна ΔX. Вероятность того, что участок ΔX будет в блокированном состоянии, принимаем равной $q(\Delta X)$, а в состоянии „неблокирован" $P(\Delta X) = 1 - q(\Delta X)$. Тогда вероятность передачи одиночного нервного импульса по немиелинизированному волокну $(P(l \leqslant l_0)$ можно определить, используя одно из уравнений (1), (2), (3), где вместо N и r нужно

подставлять соответственно $N = \frac{L}{\Delta X}$ и $r = \frac{l_0}{\Delta X}$, после чего нужно найти предел этой вероятности, при $\Delta X \to 0$.

Ввиду того, что зависимость $q(\Delta X) = f(\Delta X)$ может быть определена лишь только на основании экспериментальных данных, которые, к сожалению, нам не известны, определение точного значения $P(l \leqslant l_0)$ в данной работе не представляется возможным.

До сих пор мы касались лишь анализа надежности передачи информации по нервным волокнам, однако надежность в интегративной деятельности мозга обеспечивается и целым рядом других механизмов, к рассмотрению некоторых из которых мы переходим.

В своей интегративной, целостной деятельности мозг не только выступает как система передачи информации, но и как универсальный аппарат обработки этой информации. Анализируя поступающие извне информации, мозг синтезирует ту программу действия, которая направляет все поведение животного и человека в окружающей среде.

Результаты многолетних экспериментальных исследований и их математический анализ приводят авторов к убеждению, что одним из важных организационных принципов, повышающих надежность функции центральной нервной системы, является принцип полианализаторной деятельности мозга [1—3, 13, 14]. Сущность этого принципа сводится к тому, что процесс организации или формирования центрального интегративного аппарата той или иной деятельности основывается на получении и обработке мозгом информаций по многим каналам связи—анализаторам [1, 2].

Каждый анализатор воспринимает и передает в мозг информацию лишь об одной из сторон явлений или предметов окружающей среды, а из совокупности показаний многих анализаторов в мозгу синтезируется интегративный аппарат, определяющий чувственные образы окружающих предметов, программу действия человека и животных. Однако роль и удельное значение каждого анализатора в целостной деятельности мозга определяется формой и стадией становления той или иной деятельности организма [1].

В условиях эксперимента показано, что если у животных (кошек, собак) ампутировать одну переднюю и другую заднюю конечность, то они уже на следующий день начинают легко передвигаться на двух оставшихся ногах. Если у них удаляются глаза, то двуногая ходьба не нарушается, хотя и значительно меняется. Если же разрушается вестибулярный анализатор (аппарат, играющий важную роль в механизмах поддержания равновесия), то ходьба на двух ногах нарушается на длительный срок [1, 4].

Приведенные примеры указывают на важное значение полианализаторного механизма в формировании двигательных функций.

Экспериментально показано, что на уровне отдельных нервных клеток этот принцип выражается в многоканальной передаче чувствительной информации каждому нейрону мозга (принцип полисенсорной кон-

вергенции). Так, если тонким электродом отводить электрические ответы одиночной нервной клетки мозга, то можно обнаружить, что многие нейроны возбуждаются не только от раздражения рецепторов кожи, но и глаза, уха и т. д. (рис. 3).

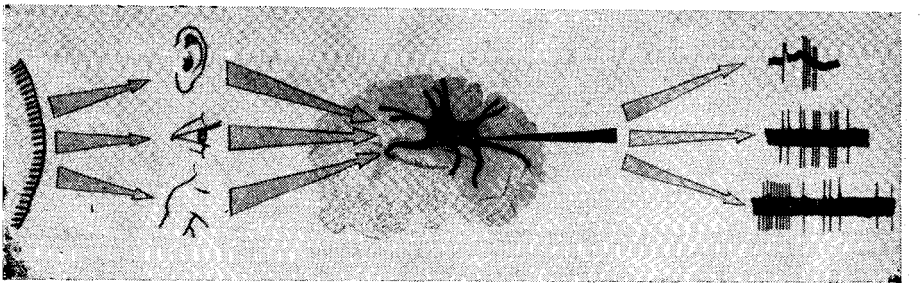
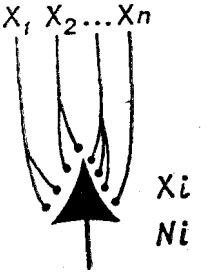


Рис. 3. Схематическое изображение принципа полианализаторной деятельности. Одна и та же нервная клетка отвечает разрядом импульсов на слуховые, зрительные и кожно-тактильные раздражения. Справа приведены оригинальные записи биоэлектрических ответов бецовской клетки сенсомоторной коры мозга кошки.

С целью анализа полианализаторного принципа деятельности мозга мы воспользовались понятием формального нейрона [13, 14]. При этом формальный нейрон привлечен нами в аспекте логической надежности его функционирования.

Известно (Мак-Каллок [5] и др.), что при увеличении пороговой функции нейрона на единицу в большинстве случаев этот нейрон вычисляет другую логическую функцию. Но так как нейроны различных типов за счет синаптических связей образуют комплекс, включающий тысячи и десятки тысяч клеток, то уместно произвести статистическое рассмотрение функционирования нейрона.

Рассмотрим n входных нейронов $Xi\,(i = 1, 2, 3, \cdots n)$, каждый из которых имеет по $Ni\,(i = 1, 2, 3, \cdots n)$ концевых бляшек, оканчивающихся на другом нейроне так, как представлено на приведенной схеме (рис. 4). При этом делается допущение, что число концевых



$$P(Ni) = \frac{N!\, n^{-N}}{\Pi Ni!}$$

$$\Sigma Ni = N$$

Рис. 4. Схема формального нейрона и контактирующие с ним концевые бляшки предшествующих нейронов.

бляшек $N = \sum_{i=1}^{n} Ni = \text{const}$. Число способов, которыми можно получить

конкретное распределение, равно $\frac{N!}{\Pi Ni!}$, а число возможных распределений — n^N.

Тогда вероятность появления данного распределения концевых бляшек будет равна

$$P(Ni) = \frac{Ni!\, n^{-N}}{\Pi\, Ni!},$$

где

$$N = \sum_{i=1}^{n} Ni.$$

Можно показать, что наибольшую вероятность имеет равномерное распределение концевых бляшек, при котором

$$Ni = N_0 = \frac{N}{n}.$$

Следует отметить, что множество логических функций для схем (рис. 5) с равномерным распределением синаптических связей по сравнению с другими схемами будет содержать наименьшее число различных

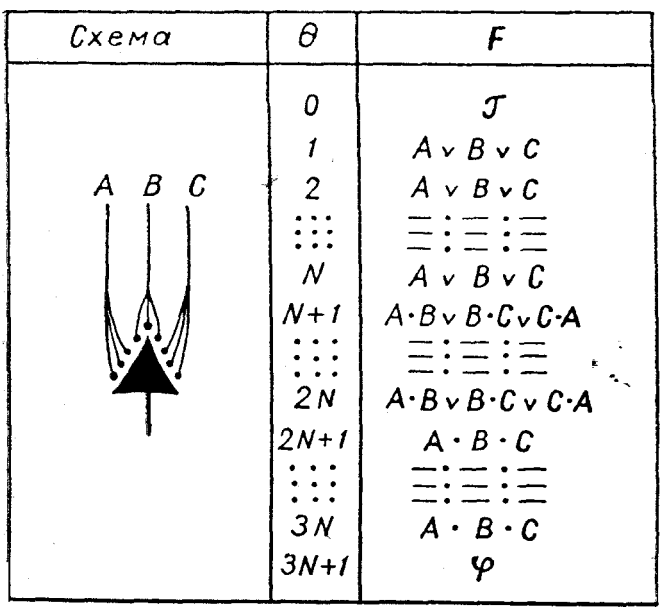


Рис. 5. Логические функции для схем с равномерным распределением синаптических связей.

функций, т. е. равное n, а разность значений порога нейронов, при которой происходит смена функций на выходе для этих схем, максимальная и равна N_0.

В этом случае, число полезных функций m равно числу входных нейронов n, а разность значений порога нейронов θ_0, при которой про-

исходит смена функций на выходе для данной схемы, равна числу синаптических бляшек одного входного нейрона $\theta_0 = N_0 = \frac{N}{n}$.

Очевидно, с увеличением N увеличивается θ_0, что говорит об увеличении логической устойчивости нейрона.

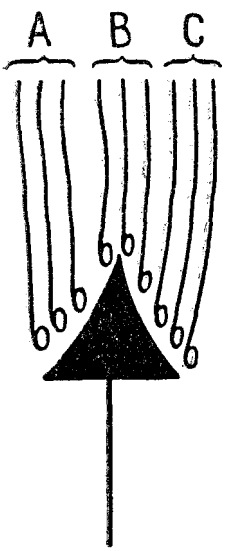


Рис. 6. Схема нейрона, учитывающая полисенсорность.

Принцип полианализаторной деятельности мозга и полисенсорной конвергенции позволяет предполагать, что изменения не будут наблюдаться и в том случае, если допустить, что входные нейроны имеют каждая по одной бляшке и что множество входных нейронов состоит из n подмножеств, каждое из которых передает информацию разных качеств A, B, C и т. д.

Схематически это можно выразить так, как это показано на рис. 6. При такой организации связей (рис. 6) и анализе, произведенном вышеизложенным путем, легко обнаруживается, что разность значений порога нейронов θ_0 равна числу клеток в подмножестве и что θ_0 увеличивается с увеличением каналов связи (т. е. увеличивается логическая устойчивость).

Если за критерий оценки логической надежности принять вероятность того, что нейрон будет выполнять данную логическую функцию, то можно сказать, что полианализаторный принцип, предполагающий полисенсорную конвергенцию, приводит к увеличению логической надежности нейрона [13, 14].

Лаборатория нейробионики
АН Армянской ССР

Поступило 1.XII 1966 г.

Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ, ՅՈՒ. Մ. ԳԱՍՊԱՐՅԱՆ

ՈՒՂԵՂԻ ՀՈՒՍԱԼԻՈՒԹՅԱՆ ՄԻ ՔԱՆԻ ԲԻՈՆԻԿԱԿԱՆ ՀԱՐՑԵՐ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Ուղեղը դիտվում է որպես մի սիստեմ, որը հաղորդում և մշակում է ինֆորմացիա։ Համապատասխանաբար տվյալ աշխատության մեջ առանձին-առանձին դիտարկվում են օրգանիզմում ինֆորմացիայի հաղորդման և մշակման հուսալիության որոշ հարցեր։

Հիմնվելով էլեկտրաֆիզիոլոգիական տվյալների վրա, տրվում է ներվաբջջի տեսական-հավանական մոդելը, որի մաթեմատիկական անալիզից ստացված արդյունքները թույլատրում են ենթադրելու, որ՝

ա) ներվային խթուլսի (ինֆորմացիայի կրողի) հաղորդումը ներվաթելով կրում է հավանական բնույթ,

բ) առանձին ներվաթելն աշխատում է փոքր հուսալիությամբ,

գ) ներվաթելը չի հանդիսանում ինֆորմացիայի հաղորդման պասսիվ սխեմա: Այնտեղ կատարվում է ինֆորմացիայի յուրահատուկ մշակում:

Այնուհետև դիտարկելով ինֆորմացիայի հաղորդումը ռեցեպտոր-ներվաթել սիստեմում ցույց է տրվում, որ այն աշխատում է համեմատաբար հուսալի:

Ուղեղի ֆունկցիայի կազմակերպման պոլիանալիզատորային սկզբունքի (Լ. Ս. Ղամբարյան) մաթեմատիկական անալիզը թույլատրում է ենթադրելու, որ այդ սկզբունքի առկայությունը բերում է ֆորմալ նեյրոնի տրամաբանական հուսալիության մեծացման:

ЛИТЕРАТУРА

1. Гамбарян Л. С. Вопросы физиологии двигательного анализатора. Медгиз, 1962.
2. Гамбарян Л. С., Гарибян А. А. X съезд Всесоюзного физиологического общества имени И. П. Павлова. Тез. научн. сообщений, т. II, вып. I, стр. 188, М.—Л., 1964.
3. Гамбарян Л. С., Гаспарян Ю. М. Биологический журнал Армении АН АрмССР, т. XIX, 7, 1966.
4. Гарибян А. А., Гамбарян Л. С. Известия АН АрмССР (биол. науки), т. II, 65—71, 1963.
5. Мак-Каллок У. С., Питс У. Автоматы. Сборник статей под ред. Шеннона и Дж. Маккарти, 362, М., 1956.
6. Петров В. А. Труды ЛКВВИА им. А. Ф. Можайского, вып. 450, 1963.
7. Седякин Н. М. Элементы теории случайных импульсных потоков. М., 1965.
8. Тасаки П. Проведение нервного импульса, изд. ИЛ., М., 1957.
9. Феллер В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения. Изд. ИЛ., 1952.
10. Фёрстер Г. Сб. Проблемы бионики. 7, М., 1965.
11. Ходжкин А. Нервный импульс, изд. Мир, М., 1965.
12. Эдриан Е. Д. Основы ощущений деятельности органов чувств. 1931.
13. Gambarjan L. S., Garibjan A. A. Acta Biol. Exper. (Warsaw). Vol. 26, 1, 1966.
14. Gambarjan L. S., Gasparjan U. M. XVIII International congress of phychology, Symposium. 2, 197, M., 1966.