

БИОНИКА

Б. С. Сотсков, чл.-корр. АН СССР, Л. С. Гамбарян и С. О. Мкртчян

К вопросу надежности мозга

(Представлено академиком АН Армянской ССР А. Л. Шагиняном 5 XI 1965)

Проблема построения сложных и одновременно высоконадежных радиоэлектронных систем является одной из острых проблем современной техники, и в настоящее время, наряду с применением различных способов для повышения надежности сложных систем, ищутся принципиально новые пути решения этой проблемы. Поэтому за последние годы в связи с бурным развитием бионики все больше внимания уделяется исследованию надежности мозга высших позвоночных животных и человека, поскольку живой мозг также является системой обработки информации, к тому же более сложной и надежной. Высокая надежность мозга очевидна, поскольку он десятки лет функционирует безотказно, причем в изменчивой внутренней и внешней информационной и физической среде, даже при наличии значительных повреждений в его отдельных участках.

Естественно, возникает вопрос какова и как оценивать надежность мозга и его функциональных элементов—нейронов? Количественный анализ надежности мозга в целом пока практически неразрешимая задача из-за чрезвычайной сложности его структурно-функциональной „архитектуры“, многие стороны которой остаются пока неизученными. Но имеющиеся данные современной нейрофизиологии об отдельном нейроне (нервной клетке) позволяют приблизительно оценить его надежность.

Нейрон является основным функциональным элементом мозга. Правда, в мозге имеются также глальные клетки, но в функциональном плане они, по-видимому, играют второстепенную роль. В мозге нейроны образуют различные рефлекторные аппараты, нервные анализаторные центры, нервные сети регулирования жизненных констант организма и т. д., и нейрон некоторой сети возбуждаясь или не возбуждаясь (торможение) выполняет ту или иную функцию. Поэтому в заданной ситуации вероятность проведения возбуждения нейроном в определенной степени будет характеризовать его функциональную надежность. Возбуждение нейрона имеет вероятностный характер, поскольку в данный момент на него поступает множество

подпороговых возбуждающих и тормозящих импульсов, причем флуктуируют как параметры этих импульсов, так и пороги возбуждения синапсов.

Таким образом, за критерий надежности нейрона принимается полная вероятность проведения возбуждения от синаптических контактов (входа) до концевых бляшек аксона (выхода). Рассматриваются ошибки двух видов: а) пропадание импульса (отрицательная ошибка), б) генерация ложного импульса (положительная ошибка).

Для простоты рассматривается только аксо-соматическая связь между нейронами. Процесс проведения возбуждения нейроном условно можно разделить на два последовательные этапы: 1) синаптическая передача возбуждения и генерация постсинаптического потенциала (ПСП) действия; 2) проведение по аксону генерированного импульса. Согласно современным представлениям нейрофизиологии о химическом механизме синаптической передачи возбуждения (^{1,2}), под воздействием поступающего импульса из концевой бляшки в синаптическую щель выделяется химическое вещество (медиатор), которое, проходя через щель и связываясь с хеморецепторами, деполяризует постсинаптическую мембрану клетки (сомы). Если величина деполяризации (ΔU) превышает некоторое критическое значение U_0 (порог), то возникает ПСП действия, который распространяется по аксону. При этом вероятность синаптической передачи (P_c) есть вероятность того, что $\Delta U > U_0$.

$$P_c = P(\Delta U > U_0) \text{ или } P_c = P(0 < U_0 < \Delta U).$$

Предполагая, что скорости секреции и гидролиза медиатора являются постоянными, и синаптическая щель имеет правильную форму (цилиндр), процесс выделения медиатора можно описать следующим дифференциальным уравнением:

$$\frac{dQ}{dt} + \beta VQ = \alpha US, \quad (1)$$

где Q — количество медиатора, достигшего постсинаптической мембраны и деполяризующей ее,

U — амплитуда возбуждающего импульса,

S — синаптическая поверхность бляшки,

V — объем синаптической щели ($V = Sh$),

α — скорость выделения (секреции) медиатора,

β — скорость разрушения (гидролиза) медиатора.

Решая это уравнение с начальным условием $Q(0) = 0$, получим

$$Q = \alpha US \tau \left[1 - \exp\left(-\frac{t_u}{\tau}\right) \right],$$

где t_u — длительность возбуждающего импульса,

$$\tau = \frac{1}{\beta Sh}.$$

Принимая линейную зависимость между количеством выделенного медиатора и величиной деполяризации постсинаптической мембраны получим

$$\Delta U = \gamma_2 U S \left[1 - \exp \left(- \frac{t_u}{\tau} \right) \right]. \quad (2)$$

Порог возбуждения нейрона флуктуирует во времени как из-за флуктуации частоты миниатюрных спонтанных разрядов в синапсе (2), так и из-за флуктуаций параметров физиологической среды. Если допускать, что флуктуации порога подчиняются нормальному (Гауссовому) закону распределения со среднеквадратичным отклонением σ_0 , то P_c выразится через функцию Лапласа следующей формулой

$$P_c = \frac{1}{2} \left[\Phi \left(\frac{\Delta U - \bar{U}_0}{\sigma_0 \sqrt{2}} \right) + \Phi \left(\frac{\bar{U}_0}{\sigma_0 \sqrt{2}} \right) \right], \quad (3)$$

где $\bar{U}_0$ — математическое ожидание величины порога.

Зная параметры синапсов и импульсов и подставляя в вышеприведенные формулы можно определить ΔU , а затем P_c .

Для определения вероятности аксонального проведения (P_a) за основу принимается концепция Н. Тасаки о скачкообразном проведении возбуждения по волокну (4) и мембранная теория проводимости (5,6). Предполагается, что перехваты Ранвье на волокне возбуждаются последовательно и независимо. Допуская, что флуктуации фактора безопасности (f)* подчиняются нормальному закону распределения со среднеквадратичным отклонением σ_f , можно определить вероятность (P_f) передачи возбуждения с данного перехвата к соседнему

$$P_f = P(1 < f < \infty) = \frac{1}{2} \left[1 + \Phi \left(\frac{\bar{f} - 1}{\sigma_f \sqrt{2}} \right) \right], \quad (4)$$

где $\bar{f}$ — математическое ожидание величины фактора безопасности. Принимая, что на аксоне имеются N перехватов и параметры аксона вдоль его длины не меняются, для вероятности аксонального проведения получим следующую формулу

$$P_a = (P_f)^N = \left\{ \frac{1}{2} \left[1 + \Phi \left(\frac{\bar{f} - 1}{\sigma_f \sqrt{2}} \right) \right] \right\}^N, \quad (5)$$

или, выражая $\bar{f}$ и N через параметры аксона,

$$P_a = \left\{ \frac{1}{2} \left[1 + \Phi \left(\frac{B - l}{l \sigma_f \sqrt{2}} \right) \right] \right\}^{\frac{L}{l}}, \quad (6)$$

где B — постоянная, зависящая от диаметра аксона, удельного сопротивления плазматической мембраны, возбудимости волокна и т. д.,

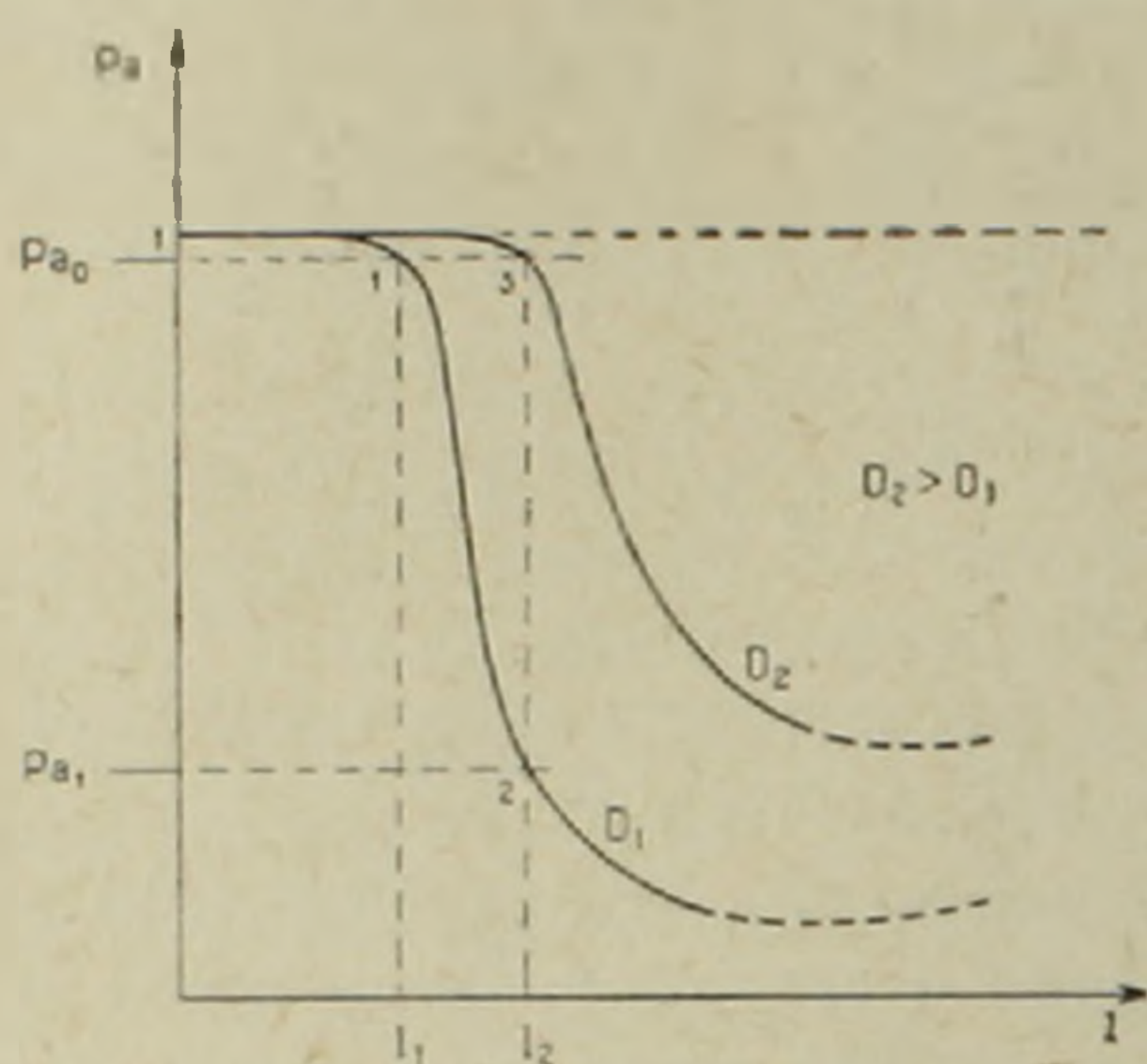
L — общая длина аксона.

l — расстояние между перехватами.

По этой формуле можно определить аксональную надежность подставляя значения параметров аксона и пользуясь таблицей для

* Фактор безопасности (f) — это отношение величины генерированного в данном перехвате импульса к порогу возбуждения перехвата (4).

функцим Лапласа. На фиг. 1 показаны кривые зависимости аксональной надежности (P_a) от межперехватного расстояния (l), построенные по формуле (6), для различных значений диаметра волокна (D). Видно, что с уменьшением l надежность волокна увеличивается. Следовательно при прочих равных условиях надежность безмиелиновых



Фиг. 1. Зависимость аксональной надежности от межперехватного расстояния (оси координат взяты в логарифмической шкале).

волокон ($l = l_n$, где l_n — ширина перехвата Ранвье) выше надежности волокон, покрытых миелиновой оболочкой.

В нейрофизиологии известно, что волокна афферентных и эфферентных путей являются миелиновыми, имеют большой диаметр (до 20μ) и чем толще аксон, тем больше межперехватное расстояние, а волокна ряда отделов центральной и периферической нервной системы тонкие и в большинстве случаев не имеют миелиновой оболочки. Эти факты можно интерпретировать на фиг. 1 следующим образом. Поскольку чем больше l , тем больше

скорость распространения импульса (это легко можно доказать), то природе понадобилось в афферентных и эфферентных путях в течение эволюции увеличить l , чтобы увеличить скорость передачи сигнала от рецепторов в центр и наоборот. С другой стороны для выживания организма необходимо, чтобы надежность волокна была не ниже некоторого допустимого значения P_{a_0} (точка 1 на фиг. 1). Но увеличение l приводит к уменьшению надежности волокна (P_{a_1} , точка 2). Поэтому, чтобы поднять надежность волокна до допустимого уровня (точка 3), природе понадобилось с увеличением l увеличить также D .

Зная P_c и P_a можно определить полную надежность нейрона. Допустим, что нейрон имеет n входов (синапсов), и для возбуждения нейрона необходимо, чтобы одновременно были возбуждены не менее Θ синапсов. Тогда вероятность возбуждения нейрона будет

$$P_n = \sum_{i=\Theta}^n C_n^i \mu^i (1-\mu)^{n-i}, \quad (7)$$

где $\mu = P_c (1 - q_-) + (1 - P_c) q_+$

q_- — вероятность отрицательной ошибки ($q_- = 1 - P_a (f \geq 1)$),

q_+ — вероятность положительной ошибки ($q_+ = P(\bar{f} < 1)$),

а полная надежность нейрона будет

$$H = 1 - q_- - P_n (q_- - q_+). \quad (8)$$

Принимая $n = 500$ и $\Theta = 20$, что вполне допустимо для мотонейронов согласно Экклсу и др., и подставляя средние значения пара-

метров синапсов и аксона мотонейрона в вышеприведенные формулы получаем: $q \approx 0,05$, $q \approx 0,01$, $\mu \approx 0,066$,

$$P_H = 1 - \sum_{i=0}^{19} C_{500}^i \mu^i (1 - \mu)^{500-i} \approx 0,99 \text{ и } H \approx 0,61.$$

Учитывая погрешности вычислений можно принимать, что надежность нейрона находится в пределах $0,9 \div 0,99$.

Если сравнивать эту цифру с надежностью элементов радио-электронных систем, то станет очевидным насколько надежность нейронов низкая. Но несмотря на такую низкую надежность нейронов отдельные рефлекторные механизмы мозга, состоящие из тысячи нейронов, или мозг в целом, который имеет примерно 17 миллиардов нейронов, функционируют с надежностью, практически равной единице. То есть мозг является очень сложной и одновременно очень надежной системой, построенной из малонадежных элементов. Благодаря чему достигается это, в чем секрет надежности мозга? На этот вопрос, наряду со многими другими вопросами, намеревается отвечать бионика.

В настоящее время можно лишь отметить, что проблема надежности мозга имеет разные аспекты: структурные, функциональные и информационные, и что высокая надежность мозга обусловлена различными факторами, среди которых одним из основных является специфическая организация системы в целом.

Можно ожидать, что изучение принципов структурной и функциональной организации ЦНС и выявление основных „источников“ надежности мозга подскажут много плодотворных и полезных идей для создания сложных и одновременно надежных самоорганизующихся систем, высокая надежность которых, как и надежность мозга, является „врожденной“ благодаря их специфическим свойствам и способностям обработки информации.

Բ. Ս. ՈՍՏՈՒՈՎ, ՍՈՒՄ ԳԱ րդրակից-անդամ, Է. Ս. ՂԱՐԱՔՅԱՆ և Ս. Հ. ԻՎԵՏՅԱՆ

Ուղեղի հուսալիությունիւ հարցի շուրջ

Հոդվածում հաշվարկվում է ուղեղի ֆունկցիոնալ տարրի-նեյրոնի (նեյրոնին բջի: հուսալիությունը, որպես հուսալիության հափանիշ բնդունելով նեյրոնի կողմից սիգնալի հաղորդման լրիվ հափանականությունը, որը բաղկացած է երկու բաղադրիչներից. ա) սինապսի (синапс) անցման հափանականությունը, բ) ախտնի (аксон) հաղորդման հափանականությունը: Այդ հափանականությունները հաշվելու համար հիմք են ընդունվում ժամանակակից նեյրոֆիզիոլոգիայում հայտնի զինապսում իմպուլսի անցման քիմիական մեխանիզմի տեսությունը և ախտնում դրգոման իմպուլսի թռիչքածն տարածման տեսությունը:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Գ Ր Ա Վ Ա Ն Ո Ւ Ր Յ Ո Ւ Ն

¹ Дж. Экклс, Физиология нервных клеток, ИЛ, М., 1959. ² J. G. Eccles, The physiology of synapses, Berlin, 1964. ³ Б. Катиц, Механизм синаптической передачи, Современные проблемы биофизики, т. II, ИЛ, М., 1964. ⁴ И. Такаки, Проведение нервного импульса, ИЛ, М., 1957. ⁵ Г. Ю. Белицкий, Ионные механизмы основных нервных процессов, М., 1958. ⁶ Л. М. Чайлахян, Импедансный спайк на нерве лягушки, „Биофизика“, т. 2, вып. 5, 1957.