

Г. Д. УМАНЦЕВ

(Новосибирск)

### ОБ АНАЛОГОВЫХ И ДИСКРЕТНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯХ СИГНАЛОВ НЕЙРОНАМИ

В статье рассматриваются аналоговые и дискретные преобразования сигналов нейронами. Приводится описание модели нейрона, выполняющей эти преобразования.

Моделированию нейронов как математическому, так и физическому, в настоящее время посвящено значительное количество работ [1—13]. Почти во всех из них нейроны рассматриваются как дискретные элементы, выполняющие логические функции. Попытка объединить аналоговые и дискретные свойства сделана лишь в [3], но в приведенной модели нейрона аналоговые операции играют только вспомогательную роль, а между тем, они имеют, по-видимому, и самостоятельное значение.

Поэтому для более полного представления о работе нейрона в данной статье рассматриваются его характеристики с учетом как дискретных, так и аналоговых свойств. Исходя из известных электрофизиологических данных, предлагается модель нейрона, которая может выполнять аналоговые и дискретные операции одновременно. Такая модель может оказаться полезной при построении сложных измерительных комплексов, а также для интерпретации результатов электрофизиологических исследований.

Известно, что внутренняя среда нервной клетки по отношению к окружающей среде в покое имеет отрицательный потенциал (мембранный потенциал) порядка 90 мв. При снижении мембранного потенциала по абсолютной величине до порогового значения в клетке возникает и распространяется по аксону нервный импульс [14—16].

Для удобства будем считать, что в покое клетка имеет нулевой потенциал. Тогда можно говорить о положительном порогое  $A$ . Изменение мембранного потенциала называется генераторным потенциалом  $U_{г.п.}$ . Когда величина генераторного потенциала превышает пороговую и остается такой в течение некоторого времени, то частота импульсов  $\nu_n$ , генерируемых нейроном, будет прямо пропорциональна  $U_{г.п.}$  [17]. Вообще зависимость частоты от величины потенциала, по-видимому, сложнее. Если длительность генераторного потенциала меньше длительности нервного импульса, то возникает всего один импульс.

Причиной, вызывающей появление генераторного потенциала, может быть внешний раздражитель. Так возникает генераторный потенциал только у рецепторных клеток. Его амплитуда и длительность зависят от интенсивности и длительности действия раздражителя [18].

Известно, что генераторный потенциал нейрона возникает за счет работы синаптических контактов — особых образований на нейроне. Существует предположение, что на синапсы всегда поступают импульсы одинаковой амплитуды [15]. После прихода импульса на синапс образуется местный генераторный потенциал. Амплитуда его постоянна и значительно меньше пороговой величины [15, 19]. С течением времени местный генераторный потенциал уменьшается по экспоненте с постоянной времени синапса  $\tau_c$ , различной для разных синапсов [20, 21].

Приведенные электрофизиологические данные позволяют предложить модель нейрона, которая учитывает как аналоговые, так и дискретные свойства нейронов и синапсов. Описание модели начнем с рассмотрения дискретного и аналогового режимов работы синапса.

При  $\tau_c \ll T_n$  ( $T_n = \frac{1}{\nu_n}$  — интервал времени между импульсами) каждый импульс на входе синапса вызывает импульс генераторного потенциала на его выходе. Следовательно, в этом случае синапс работает в дискретном режиме (д-синапс). Если же  $\tau_c > T_n$  [20], то после прихода каждого импульса генераторный потенциал будет увеличиваться на  $U_c$  (значением скачка генераторного потенциала), а к началу следующего импульса — уменьшаться на величину  $\Delta U_{г.п} = U_{г.п} \times \left(1 - e^{-\frac{T_n}{\tau_c}}\right)$ . В установившемся режиме  $U_c = \Delta U_{г.п}$ , откуда

$$U_{г.п} = \frac{U_c}{1 - e^{-\frac{T_n}{\tau_c}}}. \quad (1)$$

В этом случае генераторный потенциал может принимать любые значения от  $U_c$  до  $U_{\max}$  в зависимости от частоты, т. е. в некотором приближении является непрерывной величиной, как и частота поступающих на синапс импульсов. Поэтому можно считать, что при  $\tau_c > T_n$  синапс работает в аналоговом режиме (а-синапс).

Таким образом, синапс может работать в двух режимах в зависимости от соотношения постоянной времени синапса  $\tau_c$  и частоты импульсов  $\nu_n$ , поступающих на синапс.

Нейрон, вероятно, имеет синапсы с различными значениями  $\tau_c$ , которые могут работать как в аналоговом, так и в дискретном режимах. Проанализируем возможные режимы работы нейрона.

Если все синапсы нейрона являются а-синапсами, то суммарный генераторный потенциал есть функция частоты импульсов, поступающих на синапсы. Когда алгебраическая сумма генераторных потенциалов различных синапсов превысит порог нейрона, нейрон начинает генерировать импульсы с частотой  $\nu_{\text{вых}} = f_2(U_{г.п})$ , или  $\nu_{\text{вых}} = f_2[f_1(\nu_n)] = \varphi(\nu_n)$ . Так как входные и выходные величины (частоты) являются непрерывными, то можно сказать, что нейрон работает в аналоговом режиме (а-режиме). Нейрон, работающий в а-режиме, алгебраически суммирует значения взвешенных частот импульсов, поступающих на его синапсы.

Если все синапсы нейрона суть д-синапсы, то местный генераторный потенциал на всех синапсах появляется на очень короткое время и не суммируется, как в случае а-синапса. Поэтому генераторный потенциал может превысить пороговое значение и на выходе нейрона появится один импульс только тогда, когда произойдет совпадение импульсов во времени на некотором, так называемом «критическом» множестве синапсов. Появление единичного импульса на выходе нейрона возможно,

если  $\tau_c < \tau_n$ . В противном случае нейрон выдаст серию импульсов, частота которых будет уменьшаться по мере уменьшения величины генераторного потенциала.

Если наличие и отсутствие импульса определить как два состояния нейрона, то нейрон можно считать дискретным элементом. Однако нейрон следует отнести и к аналоговым элементам, так как частота импульсов на выходе нейрона несет в себе определенную информацию и является непрерывной величиной.

Таким образом, один и тот же нейрон одновременно обладает свойствами и дискретного, и аналогового элемента, и поэтому в данном случае режим работы нейрона можно назвать частным аналого-дискретным (ч. а-д-режимом).

Аналоговый характер работы нейрона особенно четко проявляется в случае различных частот на синапсах. Нейрон производит некоторые операции над частотами. Эти операции зависят от соотношения частот, временного сдвига между последовательностями импульсов. Возможны следующие преобразования частот:

$$\text{усреднение частот } \nu_{\text{вых}} = \frac{\sum_{i=1}^n \nu_i}{n}, \quad (2)$$

$$\text{выделение минимальной частоты } \nu_{\text{вых}} = \min \{\nu_i\}, \quad (3)$$

$$\text{вычитание частот } \nu_{\text{вых}} = \nu_1 - \nu_2, \quad (4)$$

$$\text{сложение частот } \nu_{\text{вых}} = \sum_{i=1}^n \nu_i. \quad (5)$$

Вполне возможно, что нейрон в ч.а-д-режиме выполняет и другие операции. Сложение частот нейроном, работающим в ч. а-д-режиме, принципиально отличается от сложения частот нейроном, работающим в а-режиме. В первом случае частоты суммируются непосредственно, а во втором — после преобразования их в генераторный потенциал.

Итак, если все синапсы нейрона суть д-синапсы, то нейрон работает в ч. а-д-режиме, выполняя одновременно какую-нибудь логическую функцию, как дискретный пороговый элемент и какую-либо операцию над частотой импульсов, как аналоговый элемент. В ч.а-д-режиме нейрон может выполнять несколько различных операций над частотами.

Рассмотрим нейрон с а- и д-синапсами. Режим работы нейрона зависит от наличия или отсутствия «критических» групп среди а-синапсов. Когда среди а-синапсов нет ни одной «критической» группы, то появление генераторного потенциала эквивалентно изменению порога нейрона. Все же остальные свойства нейрона, зависящие от соотношения д-синапсов полностью аналогичны свойствам нейрона, работающего в ч. а-д-режиме. Такой режим можно считать аналого-дискретным. В этом режиме нейрон выполняет логическую и математическую функции, изменяющиеся под воздействием сигналов.

Если среди а-синапсов есть хоть одна «критическая» группа, то нейрон будет работать в а-режиме. При этом частоты импульсов будут суммироваться не только на а-синапсах, но и на д-синапсах, т. е.

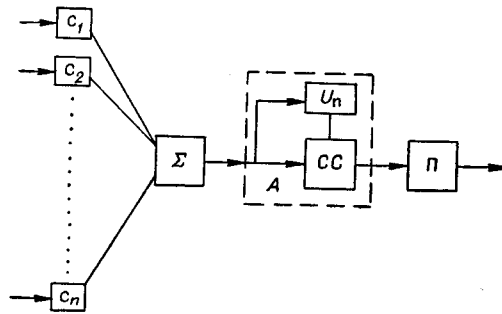
$$\nu_{\text{вых}} = \sum_{i=1}^n \nu_i,$$

где  $n$  — число всех синапсов на нейроне.

Один и тот же нейрон так же, как и синапс, может менять режим работы под воздействием сигналов на его входах.

На рисунке представлена схема модели нейрона, которая может выполнять как дискретные, так и аналоговые операции и осуществлять пространственное и временное суммирование входных сигналов.

Каждый из  $n$  синапсов преобразует входные импульсы положительной полярности в импульсы треугольной формы (импульсы генераторного потенциала), длительность которых значительно больше длительности входных импульсов. При этом генераторный потенциал возбуждающих синапсов положителен, а тормозящих — отрицателен. Сумматор  $\Sigma$  производит как пространственное, так и временное сложение импульсов генераторного потенциала. Выходной сигнал сумматора — суммарный генераторный потенциал  $U_{г.п}$  — сравнивается с напряжением порогового элемента  $U_n$  и поступает на вход преобразователя  $\Pi$ , если величина генераторного потенциала превышает пороговое напряжение  $U_n$ . Преобразователь  $\Pi$  формирует выходные импульсы, по форме амплитуды и длительности идентичные входным. Частота выходных импульсов функционально связана с суммарным генераторным потенциалом.



Модель нейрона:

$c_1, c_2, \dots, c_n$  — синапсы;  $\Sigma$  — сумматор;  $A$  — пороговый элемент (СС — схема сравнения,  $U_n$  — порог);  $\Pi$  — преобразователь.

Все эти преобразования входных импульсов необходимы для одновременного выполнения нейроном аналоговых и дискретных операций.

Действительно, приведенная модель нейрона для сигналов типа «да», «нет» (наличие или отсутствие импульса на синапсе) является обычным пороговым элементом, если суммарный генераторный потенциал вызывает лишь один выходной импульс. Логическая функция, выполняемая нейроном, определяется пороговым напряжением  $U_n$  и соотношением возбуждающих и тормозящих синапсов.

Возможность выполнения нейроном аналоговых операций возникает лишь тогда, когда на входы синапсов поступают последовательности импульсов. В этом случае модель нейрона производит аналоговые операции над частотами импульсов. Легко представить себе сложение нейроном частот импульсов двух импульсных последовательностей. При этом нейрон выполняет логическую функцию дизъюнкции. Возможно также получить на выходе нейрона серии импульсов при непрерывном следовании импульсов на его входах. Так, если две частоты близки друг другу и несоизмеримы, то временное совпадение импульсов двух последовательностей периодически повторяется. На самом деле, если при  $t=0$  импульсы совпадают, то при  $t=T_1$  они будут следовать через промежуток времени  $\delta T = T_1 - T_2$ . В момент  $t=2T_1$  временной интервал между импульсами составит  $2\delta T$  и т. д. Когда выполнится равенство

$$n\delta T = T_1, \quad (6)$$

импульсы совпадут вновь. Ясно, что такие совпадения повторяются с периодом  $T_c = nT_1$ , где  $n$  определяется из выражения (6). Если импульс на выходе нейрона появляется только в случае совпадения двух импульсов разных последовательностей, то выходная частота следова-

ния импульсов нейрона  $\nu_{\text{вых}}$  равна частоте совпадения импульсов, т. е.

$$\nu_{\text{вых}} = \nu_c = \frac{1}{T_c} = \frac{\delta T}{T_1^2} = (\nu_1 - \nu_2) \cdot \frac{\nu_1}{\nu_2}, \quad (7)$$

где  $\nu_1 = \frac{1}{T_1}$  и  $\nu_2 = \frac{1}{T_2}$  — частота следования входных импульсов.

Обычно для возникновения выходного импульса нейрона не требуется абсолютного совпадения входных импульсов. Поэтому импульс на выходе нейрона появится и в том случае, когда временной интервал между входными импульсами равен  $\Delta t$ . Если справедливо неравенство  $2\Delta t > \delta T$ , на выходе модели возникает серия импульсов. Частота следования импульсов в такой серии приблизительно равна  $\nu_1$ , а число импульсов в ней определяется выражением  $k_c = \left[ \frac{2\Delta t}{\delta T} \right]$ . Частота следования серий может быть представлена в виде  $\nu_c = (\nu_1 - \nu_2) \frac{\nu_1}{\nu_2}$ . В данном случае нейрон выполняет логическую операцию конъюнкции.

Таким образом, нейрон оказывается достаточно сложным аналого-дискретным элементом. Аналоговые и дискретные операции совершенно равноправны, хотя они всегда взаимосвязаны. Выполняемые нейроном операции меняются в зависимости от величины и комбинации входных сигналов, т. е. нейрон является приспособляющимся элементом и, следовательно, его модель может быть использована в адаптивных системах. Принцип одновременности дискретных и аналоговых операций можно реализовать, например, в устройстве одновременного опознавания и измерения какого-либо множества сигналов. Хотя модель нейрона не отражает многих особенностей реального нейрона (адаптация, долговременная память и т. д.), ее, вероятно, можно использовать для объяснения некоторых электрофизиологических данных, например для объяснения серий импульсов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. А. В. Ганзен, Р. М. Грановская. Некоторые частотные преобразования на моделях нейронов.— Вестник ЛГУ, 1963, № 4.
2. А. В. Ганзен, Р. М. Грановская. Устройство для расчета и моделирования нейронов.— В сб. «Вычислительная техника и вопросы программирования», вып. 3. Л., Изд-во ЛГУ, 1964.
3. Г. Дж. Дашек, Т. К. Хилинский, Ф. Л. Пацрас. Обучающаяся логическая схема на нейронах.— Зарубежная электроника, 1964, № 8.
4. С. К. Клини. Представление событий в нервных сетях и конечных автоматах.— В сб. «Автоматы». М., Изд-во иностр. лит., 1956.
5. У. С. Маккалок, У. Питтс. Логическое исчисление идей, относящихся к нервной активности.— В сб. «Автоматы». М., Изд-во иностр. лит., 1956.
6. L. D. Hartog, I. Levinson, W. A. Van Bergeijk. Analog models of neuron mechanism.— Trans. IRE, 1962, IT-8, № 2.
7. F. F. Hiltz. Analog computer simulation of a neural element.— Trans. IRE, Bio-medical electronics, 1962, BME-9, № 1.
8. H. S. Khana, C. R. Noback. A model for processing in the nervous system.— Trans. N. Y. Acad. Sci., 1963, № 5, p. 516.
9. E. R. Lewis. The locus concept and its application to neural analogs.— IEEE Trans., Bio-medical electronics, 1963, v. 10, № 4, p. 130—137.
10. Pierre Nelson. A model of the neurone.— Bull. math. biophys., 1962, v. 24, № 2, p. 159—181.
11. Edm. Nicolau, C. Balaceanu. Neuronul ca element analogik.— Probl. automat, 1963, № 5, p. 127—141.
12. W. Reichardt, M. G. Ginitie. Zur Theorie der lateralen Inhibition.— Kibernetik, 1962, Bd. 1, № 4, S. 155—165.

13. H. Grundfest. Elementary properties of neurons.—Ann. N. Y. Acad. Sci., 1963, v. 109, № 2, p. 418.
14. Б. Катц. Природа нервного импульса.— В сб. «Современные проблемы биофизики», т. 2. М., Изд-во иностр. лит., 1961.
15. П. Г. Костюк, А. И. Шаповалов. Электрофизиология нейрона.— В сб. «Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы». М., Изд-во «Медицина», 1964.
16. Дж. Экклз. Физиология нервных клеток. М., Изд-во иностр. лит., 1958.
17. П. Г. Костюк, А. И. Шаповалов. Зависимость между электрической поляризацией и ритмической активностью поперечно-полосатого мышечного волокна.— Биофизика, 1960, т. 5, № 5.
18. Р. Гранит. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., Изд-во иностр. лит., 1957.
19. Б. Катц. Механизм синаптической передачи.— В сб. «Современные проблемы биофизики», т. 2. М., Изд-во иностр. лит., 1961.
20. А. И. Шаповалов. Электрофизиологические методы изучения синаптического проведения.— В сб. «Современные проблемы электрофизиологического исследования нервной системы». М., Изд-во «Медицина», 1964.
21. Б. Фрэнк. Синаптические механизмы.— В сб. «Экспериментальная психология». М., Изд-во иностр. лит., 1960.

*Поступила в редакцию  
1 марта 1965 г.*