

БИОНИЧЕСКИЕ ИЗМЕРИТЕЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ И УСТРОЙСТВА

УДК 621.396.42+612.833

А. И. ПОДКОВЫРОВ

(Днепропетровск)

О МЕХАНИЗМАХ АДАПТАЦИИ НА ВХОДЕ МОНОСИНАПТИЧЕСКОЙ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДУГИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ И ИХ ТЕХНИЧЕСКОМ ИСПОЛЬЗОВАНИИ

В числе проблем автоматического управления, передачи и переработки информации вопросы адаптации (приспособления) и обучения в автоматических системах контроля и управления занимают ведущее место [1]. Наделение автоматических систем свойствами самоприспособления к изменяющимся внешним условиям и характеристикам объекта управления может способствовать созданию высокоэффективных технических систем.

Ранее свойства приспособления были присущи только живой природе, в связи с чем изучение механизмов адаптации в нервной системе живых организмов приобретает особое значение. Примером полезности такого изучения может служить показанная возможность увеличения числа датчиков в системе многоточного контроля с ограниченной пропускной способностью при использовании адаптивного коммутатора, построенного на основе изучения свойств взаимного торможения в рецептивных полях биологических анализаторов [2]. Знакомство с принципами передачи и переработки информации в рефлекторных аппаратах центральной нервной системы биологических объектов может способствовать выявлению новых возможностей повышения эффективности использования ограниченных по пропускной способности систем переработки информации, каналов связи технических управляющих и измерительных устройств или комплексов.

В настоящей работе рассмотрены механизмы адаптации входа моносинаптической спинномозговой рефлекторной дуги центральной нервной системы с целью использования данных принципов при построении многоканальных измерительных и управляющих систем.

Стремление инженеров полнее использовать пропускную способность систем переработки информации и каналов связи управляющих устройств приводит к необходимости совершенствования существующих и создания новых, более эффективных методов и средств обработки и передачи сигналов с учетом изменений потоков, масштабов или объема управляющей информации.

Отличительной чертой функционирования нервной системы является изменение характеристик, свойств системы или ее частей за счет

автоматического регулирования или перестройки структурно-функциональной организации нейронных сетей, наличие адаптационных механизмов, осуществляющих приспособительные реакции организма к изменяющимся внешним условиям.

Одним из интересных и важных свойств биологических систем восприятия, передачи и переработки информации является сохранение работоспособности при переменных потоках, различных объемах и масштабах входной информации, что для современных вычислительных машин, устройств контроля и управления не всегда приемлемо или создает весьма большие трудности в обработке таких потоков информации.

Среди регуляторных механизмов управления и переработки информации на входе рефлекторных аппаратов центральной нервной системы важная роль принадлежит пресинаптическому торможению [3, 4]. Функциональное значение пресинаптического торможения в центральной нервной системе изучалось рядом авторов и было показано, что этот вид торможения у млекопитающих распространен в основном в синаптическом аппарате первичных волокон спинномозговых афферентных систем, где поступление интенсивного раздражения по одной из них снижает эффективность трансинаптической передачи в других системах или даже полностью блокирует их деятельность [5].

По современным представлениям [3, 4], в основе пресинаптического торможения лежит угнетение возбуждающей функции пресинаптических окончаний, обусловленное их деполяризацией в области аксоаксонных синапсов. Деполяризация пресинаптических окончаний вызывается изменениями ионной проницаемости мембраны пресинаптических воло-

лок под действием химического передатчика (медиатора), выделяющегося в аксоаксонных синапсах.

Деполяризация пресинаптических окончаний ведет к повышению ионной проницаемости пресинаптической мембраны, шунтированию и уменьшению амплитуды потенциала действия в пресинаптических окончаниях, уменьшению количества выделяемого медиатора [3, 4] и, следовательно, ослаблению трансинаптической передачи возбуждения.

На рис. 1 показана схема предполагаемой нейронной организации входа спинномозговой моносинаптической рефлекторной дуги, составленная на основании данных нейрофизиологических исследований

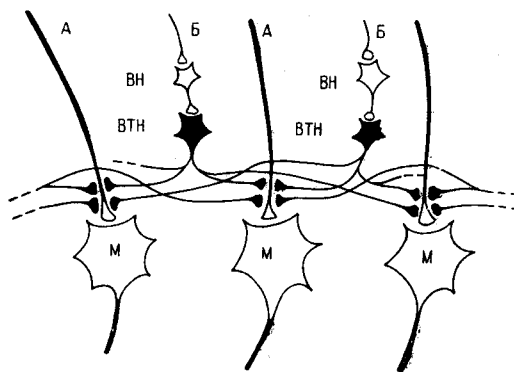


Рис. 1. Схема предполагаемой нейронной организации входа спинномозговой моносинаптической рефлекторной дуги:

А — толстые (низкопороговые) афферентные волокна; Б — более тонкие афферентные волокна; ВН — вставочные нейроны; ВТН — вставочные тормозящие нейроны; М — мотонейроны. Возбуждающие нейроны и синапсы светлые, тормозящие — зачерненные.

[3, 6, 7]. В данной схеме при раздражении афферентных волокон Б возникает возбуждение нейронов ВН, ВТН, которые вызывают деполяризацию пресинаптических окончаний толстых афферентных волокон А, оказывая угнетающее действие трансинаптической передачи возбуждения импульсов толстых афферентных волокон (А) на мотонейроны.

При пресинаптическом торможении в моносинаптической рефлекторной дуге спинного мозга возможно торможение афферентов группы

IA при раздражении других афферентных волокон групп IA и IB [3, 6, 7]. В данной работе рассматривается схема, когда толстые афферентные волокна группы IA деполаризуются при раздражении более тонких афферентных волокон группы IB.

Нейрофизиологические исследования пресинаптического торможения (рис. 2) показывают, что временное течение деполаризации окончаний толстых афферентных волокон характеризуется наличием латентного периода порядка 5 мсек, фазой нарастания с максимумом на 20-й мсек и общей длительностью более 200 мсек [3].

Рассмотренные данные могут быть положены в основу моделирования и изучения функциональных характеристик механизма пресинаптического торможения математическими методами.

Деполаризация пресинаптического окончания, возникающая при воздействии квантов медиатора аксоаксонного синапса (см. рис. 2), может быть описана дифференциальным уравнением второго порядка с постоянными коэффициентами

$$T_1^2 u''(t) + T_2 u'(t) + u(t) = U_0, \quad (1)$$

с начальными условиями:

$$u(\tau) = U_0, \quad u'(\tau) = \frac{q Q_n}{T_3}, \quad (2)$$

где $u(t)$ — мембранный потенциал пресинаптического окончания; U_0 — начальный мембранный потенциал (покоя); T_1, T_2 — постоянные времени, характеризующие фазы нарастания и убывания деполаризации; Q_n — квант медиатора, оказывающий деполаризирующее действие пресинаптического окончания; q — коэффициент пропорциональности, учитывающий степень деполаризации пресинаптического окончания под влиянием медиатора Q_n ; T_3 — постоянная времени, характеризующая скорость деполаризации пресинаптического окончания от действия медиатора Q_n ; τ — время латентного периода.

Решение уравнения (1) совместно с (2) для m тормозящих импульсов, следующих в моменты t_n , имеет вид

$$u(t, t_n) = U_0 + \sum_{n=1}^m \frac{q Q_n T_4 T_5}{T_3 (T_4 - T_5)} \left[\exp\left(-\frac{t - t_n - \tau}{T_4}\right) - \exp\left(-\frac{t - t_n - \tau}{T_5}\right) \right], \quad (3)$$

где $T_{4,5} = \frac{2 T_1^2}{T_2 \mp \sqrt{T_2^2 - 4 T_1^2}}$; считаем, что $\sqrt{T_2^2 - 4 T_1^2} > 0$,

так как во время развития деполаризации пресинаптического окончания колебательных процессов не наблюдается. Выражение (3) позволяет изучать изменения деполаризации при различных последовательностях тормозящих импульсов. При этом следует учитывать, что при передаче серии импульсов через один и тот же синапс имеет место

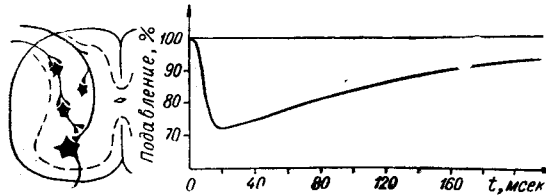


Рис. 2. Предполагаемые пути, обуславливающие деполаризацию пресинаптических окончаний толстых афферентных волокон в моносинаптической рефлекторной дуге, и график, иллюстрирующий подавление моносинаптического ВПСР при пресинаптическом торможении [3].

угнетение последующих импульсов, связанное с истощением медиатора в синаптической бляшке [3].

Аналитическое исследование передачи сигналов в синаптической бляшке с учетом истощения медиатора дает зависимость [8]

$$Q_n = Q_0 \sum_{k=0}^{n-2} \alpha p (1-\alpha)^k (1-p)^k + \alpha (1-\alpha)^{n-1} (1-p)^{n-1} Q_0, \quad (4)$$

где $n=1, 2, 3, \dots, n$ — порядковый номер импульса; Q_0 — максимально возможное количество медиатора в синаптической бляшке (в состоянии покоя); α — коэффициент освобождения, показывающий, какая часть медиатора теряется в бляшке при прохождении одного импульса ($0 < \alpha \leq 1$); $p = 1 - \exp\left(-\frac{t_{n+1} - t_n}{T_{ГСД}}\right)$ — коэффициент, отражающий экспоненциальный характер пополнения медиатором синаптической бляшки за время между импульсами $t_{n+1} - t_n$; $T_{ГСД}$ — постоянная времени пополнения медиатора (постоянная времени гомосинаптической депрессии).

В электрофизиологических экспериментах обычно используют либо одиночные, либо в виде достаточно длинных серий раздражающие импульсы постоянной амплитуды и частоты повторения. В первом случае изучаются изменения трансинаптического действия при пресинаптическом торможении от одиночного тормозящего импульса, во втором — переходный и стационарный режимы. Исследуем переходный и стационарный режимы работы математической модели.

Переходный режим работы (3) с учетом (4) иллюстрируется рис. 3. Для периодической последовательности импульсов в стационарном режиме квант медиатора синаптической бляшки равен [8]

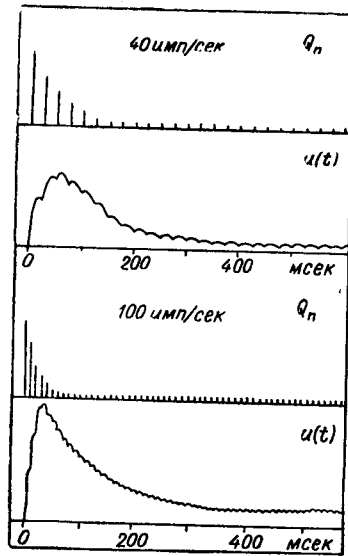


Рис. 3. Кванты медиатора Q_n синаптической бляшки аксоаксонного синапса и вызываемая ими деполяризация $u(t)$ пресинаптического окончания при различных частотах повторения импульсов, вызывающих первичную афферентную деполяризацию. Расчет проведен для $T_{ГСД}=2$ сек, $\tau=5$ мсек, $\alpha=0,35$, $T_4=50$ мсек, $T_3=7$ мсек, что соответствует длительности гомосинаптической депрессии аксоаксонного синапса порядка 6 сек, длительности деполяризации порядка 150 мсек с максимумом на 20-й мсек.

$$Q_{ст} = \lim_{n \rightarrow \infty} Q_n = \frac{\alpha \left[1 - \exp\left(-\frac{1}{W T_{ГСД}}\right) \right]}{1 - (1-\alpha) \exp\left(-\frac{1}{W T_{ГСД}}\right)} Q_0, \quad (5)$$

где W — частота следования входных импульсов. В стационарном режиме для любого n -го интервала результирующая деполяризация выражается суммой одинаковых отдельных составляющих с разными начальными отсчета времени. Введем отсчет внутри каждого интервала от начала отдельной деполяризации: $t' = t - (n-1)T - \tau$ при $0 < t' < T$, $(n-1)T + \tau < t < nT + \tau$; тогда деполяризация пресинаптического окон-

чания (3) в стационарном режиме (после суммирования членов геометрической прогрессии и при $n \rightarrow \infty$) будет определяться

$$U_{ст}(t') = U_0 + \frac{q Q_{ст} T_4 T_5}{T_3 (T_4 - T_5)} \left[\exp\left(-\frac{t'}{T_4}\right) \frac{1}{1 - \exp\left(-\frac{1}{W T_4}\right)} - \exp\left(-\frac{t'}{T_5}\right) \frac{1}{1 - \exp\left(-\frac{1}{W T_5}\right)} \right]. \quad (6)$$

Выражение (6) позволяет изучать изменения деполяризации пресинаптического окончания в частотном диапазоне (рис. 4).

Изменение трансинаптического действия (коэффициента передачи) импульсов толстых афферентных волокон в моносинаптической рефлекторной дуге при пресинаптическом торможении может быть описано, как

$$A(t) = A_0 - \xi u(t), \quad (7)$$

где $A(t)$ — амплитуда потенциала действия пресинаптического окончания; A_0 — то же, при отсутствии деполяризации (пресинаптического торможения); ξ — коэффициент пропорциональности, определяющий степень уменьшения потенциала действия за счет деполяризации $u(t)$.

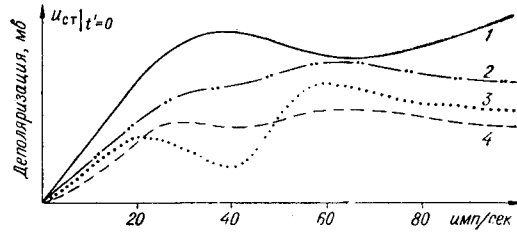


Рис. 4. Изменение стационарной деполяризации пресинаптического окончания в частотном диапазоне при различных параметрах синаптической бляшки аксоаксонного синапса и пресинаптического окончания:

- 1 — $T_{ГСД} = 1$ сек; $\alpha = 0,6$; $T_4 = 50$ мсек; $T_5 = 7$ мсек;
- 2 — $T_{ГСД} = 2$ сек; $\alpha = 0,35$; $T_4 = 50$ мсек; $T_5 = 7$ мсек;
- 3 — $T_{ГСД} = 2$ сек; $\alpha = 0,35$; $T_4 = 60$ мсек; $T_5 = 7$ мсек;
- 4 — $T_{ГСД} = 3$ сек; $\alpha = 0,35$; $T_4 = 60$ мсек; $T_5 = 7$ мсек.

Рассмотренные зависимости математической модели характеризуют действие механизмов пресинаптического торможения, а функциональная роль последних в моносинаптической рефлекторной дуге может быть пояснена рис. 5. При слабых раздражениях ($X^* < X_{порог P_2}$) возбуждается рецептор P_1 и имеет место регулирование в пределах основного контура (показан жирной линией). Работа системы в этом режиме может рассматриваться с позиций обычной теории автоматического регулирования. Рецептор P_2 (более тонкого афферентного волокна) имеет более высокий порог по сравнению с порогом рецептора P_1 и возбуждается при возрастании уровня X^* внешнего раздражения: $X^* > X_{порог P_2}$. В этом случае возбуждается цепь P_2 — ВН — ВТН (происходит изменение структуры функционирующей системы — элемент самоорганизации), возникает пресинаптическое торможение, приводящее к изменению (снижению) трансинаптической передачи. В системе производится прямое измерение (частью A_2) внешних воздействий X^* ; вследствие этого алгоритм работы части A_1 изменяется, что способствует эффективной работе системы без перегрузок, с учетом характера входной информации. Включение цепи пресинаптического торможения (часть A_2 отмечена штрихами) обеспечивает снижение количества информации, вводимой в систему управления. В этом режиме в системе вычисляется управляющее воздействие u (степень пресинаптического торможения) не только по входной информации, но и на основе изучения характеристик всей системы в целом (за счет действия обратной

связи). Однако и на этом процессы адаптации не заканчиваются. Если такое управление неэффективно и скорость поступления входной информации окажется высокой, превышающей пропускную способность системы, то в пресинаптическом окончании (при интенсивном торможении) может возникнуть множественный разряд, получивший в нейрофизиологии название заднекорешкового рефлекса (ЗКР). Функциональное значение ЗКР окончательно физиологами не выяснено [10], но рядом авторов [11] было показано тормозящее влияние импульсов, воздействующих на рецепторы со стороны центров. Можно предполагать, что возникновение ЗКР приводит к снижению чувствительности рецептора P_1 , т. е. к увеличению шага квантования входной информации. Это ведет к снижению скорости поступления входной информации в систему (за счет снижения точности передаваемой информации, например), но перегрузка системы входной информацией исключается, процесс восприятия и переработки информации сохраняется. При этом может выдаваться управляющее воздействие y для координированной работы других систем (пресинаптическое торможение других путей). Это обеспечивает снижение общего объема входной информации в системе управления, перегрузки исключаются, а работа всех систем осуществляется в таком случае на новом уровне адаптации (при другом масштабе входной информации). Это может вести к снижению точности в отдельных каналах системы, но такой ценой сохраняется работоспособность системы в целом.

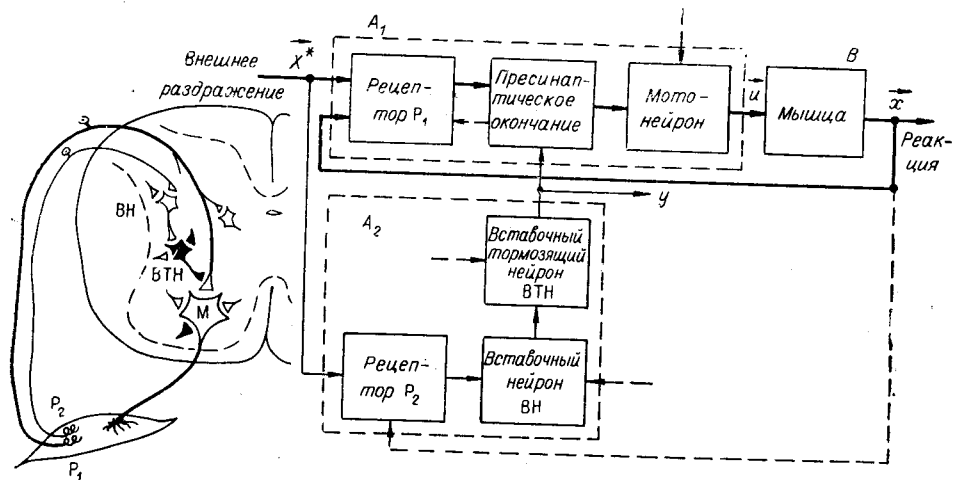


Рис. 5. Схема предполагаемой нейронной организации входа моносинаптической спинномозговой рефлексорной дуги с учетом механизмов пресинаптического торможения [3, 6, 7] (слева) и эквивалентная блок-схема той же дуги как адаптивной системы [9] (справа).

Изложенные принципы адаптивной «коммутации» различных групп нервных волокон позволяют предложить их техническую реализацию в виде самонастраивающейся многоканальной системы передачи информации, оптимизирующей использование пропускной способности канала связи (рис. 6). Работа системы состоит в следующем. Источник сообщения передает на вход кодирующего устройства I сообщение, которое преобразуется в сигнал в соответствии с выбранным способом коди-

вания. Этот сигнал подвергается повторному кодированию в кодирующем устройстве 2, после чего информация поступает на передающее устройство и далее — в канал связи.

В каждом канале системы блок управления кодирующего устройства 2 выбирает алгоритм кодирования в соответствии с оценкой занятости системы и скоростью передачи информации в данном канале. Если скорость передачи информации в канале остается высокой и превышает пропускную способность канала в данный момент времени, то это оценивает анализатор, учитывающий общую загрузку системы, и выдает управляющий сигнал на блок изменения кодирования кодирующего устройства 1. Это ведет к изменению алгоритма кодирующего устройства 1, снижению производительности источника информации в канале, но работа системы не нарушается, а осуществляется на другом уровне адаптации (в частности, с меньшей скоростью при неизменном способе кодирования или с меньшей точностью при неизменной скорости поступления сообщений в каждом из каналов).

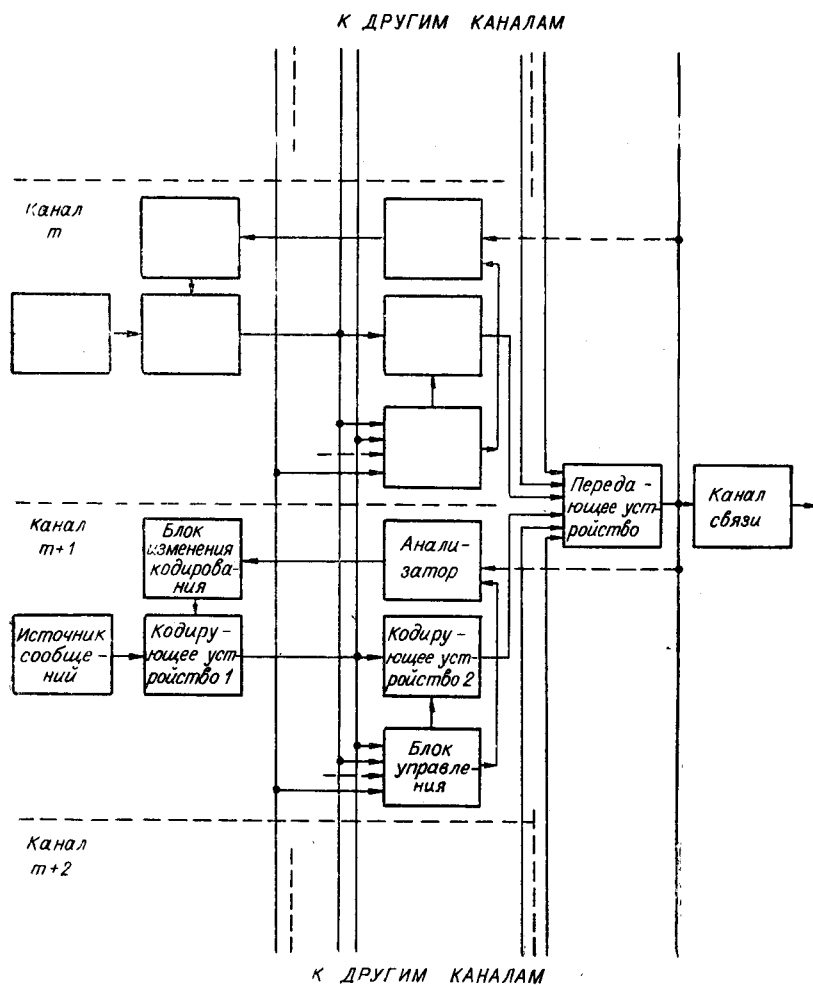


Рис. 6. Блок-схема самоадаптирующейся многоканальной системы передачи информации, оптимизирующей использование пропускной способности канала связи.

В многоканальной системе для передачи информации с минимальными потерями по каналу связи с пропускной способностью C должно выполняться условие [12]

$$\sum_{m=1}^n V_m \leq C, \quad (8)$$

где V_m — скорость передачи информации в m -м канале; $m=1, 2, 3, \dots, n$.

Часто в многоканальных системах загрузка отдельных каналов непостоянна, меняются скорости передачи информации V_m , что в конечном счете без принятия специальных мер может вести к неэффективному использованию отдельных каналов, пропускной способности канала связи и всей системы в целом.

Критерием оптимальности работы многоканальной системы передачи информации, максимально использующей пропускную способность канала связи, может быть минимизация функционала

$$Q = \min \left\{ C - \sum_{m=1}^n V_m \right\}. \quad (9)$$

В данной многоканальной системе перераспределение пропускной способности системы в соответствии с общей загрузкой системы и характеристиками сигналов в каждом из каналов может быть осуществлено за счет изменения параметров кодирующих устройств. Таким способом можно обеспечить большую скорость передаваемой информации в отдельных каналах при малой загрузке системы и, наоборот, снижение скорости передаваемой информации в каждом из каналов при большой загрузке системы в целом.

Для рассматриваемой системы скорость передачи информации в каждом из каналов представим зависимостью

$$V_m = \alpha_m \left[K_m f_{mв} - \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq m}}^n \beta_{mi} f_{iв} \right], \quad (10)$$

где $f_{mв}$ — параметр передаваемого сигнала m -го канала (например, верхняя частота спектра сигнала); K_m — весовой коэффициент, учитывающий изменение параметров кодирующего устройства 2 под действием $f_{mв}$; β_{mi} — весовой коэффициент, учитывающий степень загрузки системы, изменение параметров кодирующего устройства 2 m -го канала под действием $f_{iв}$ остальных каналов; $i=1, 2, 3, \dots, n, i \neq m$; α_m — коэффициент, учитывающий масштаб преобразований сообщений кодирующим устройством 1 в сигнал; α_m регулируется блоком изменения кодирования кодирующего устройства 1 по управляющим сигналам анализатора. Анализатор учитывает степень загрузки системы, вырабатывает управляющий сигнал на основе вычисления разности

$$C - \sum_{m=1}^n V_m.$$

С учетом (10) критерий оптимальности (9) примет вид

$$Q = \min \left\{ C - \sum_{m=1}^n \alpha_m \left[K_m f_{mв} - \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq m}}^n \beta_{mi} f_{iв} \right] \right\}. \quad (11)$$

Таким образом, цепи самонастройки обеспечивают подстройку параметров отдельных каналов, исключая перегрузку системы, осуществляя максимальное использование пропускной способности канала связи за счет оптимального перераспределения последней между отдельными каналами в соответствии с общей загрузкой системы и с учетом индивидуальных характеристик входных сигналов в каждом из каналов.

Данная схема может быть использована для построения других систем оптимального перераспределения какого-либо параметра.

ЛИТЕРАТУРА

1. Техническая кибернетика. Проблемы управления и информации. (Вопросы советской науки). М., «Наука», 1966.
2. Л. А. Назаров, Г. Д. Уманцев. О преобразованиях сигналов в периферических частях биологических анализаторов.— *Автометрия*, 1965, № 4.
3. Дж. Экклс. Физиология синапсов. Перевод с англ. М., «Мир», 1966.
4. А. И. Шаповалов. Клеточные механизмы синаптической передачи. М., «Медицина», 1966.
5. Г. А. Вартамян, Н. Н. Василевский, А. А. Минина, Д. Н. Меницкий, Л. З. Певзнер. Механизмы деятельности центрального нейрона. Под ред. Д. А. Бирюкова. М.—Л., «Наука», 1966.
6. J. C. Eccles, R. F. Schmidt, W. D. Willis. Presynaptic Inhibition of the Spinal Monosynaptic Reflex Pathway.— *J. Physiol.*, 1962, v. 161.
7. J. C. Eccles, R. F. Schmidt, W. D. Willis. The Location and the Mode of Action of the Presynaptic Inhibitory Path ways on the Group I Afferent Fibers From Muscle.— *J. Neurophysiol.*, 1963, v. 26.
8. А. И. Подковыров, И. Т. Кругликов, Л. В. Идельс. Анализ синаптической передачи информации в нервной системе. Передача сигнала в синаптической бляшке.— *Проблемы передачи информации*, 1967, т. 3, № 2.
9. А. А. Фельдбаум. Проблемы приспособляющихся (адаптивных) систем.— В сб. «Самонастраивающиеся автоматические системы». М., «Наука», 1965.
10. V. Wilson. Inhibition in the Central Nervous System.— *Scientific American*, 1966, v. 214, № 5.
11. Р. Гранит. Электрофизиологическое исследование рецепции. М., Изд-во иностр. лит., 1957.
12. К. Э. Шеннон. Работы по теории информации и кибернетике. Перевод с англ. М., Изд-во иностр. лит., 1963.

*Поступила в редакцию
20 ноября 1967 г.,
окончательный вариант
5 августа 1968 г.*