

УДК 549.88

## ХАРАКТЕРИСТИКИ ЦИФРОВОЙ МОДЕЛИ СЛУХОВОГО НЕЙРОНА

*Н. М. Ломджария, В. М. Шапиро*

На ЭВМ «Минск-22» реализована модель одиночного нейрона слуховой системы, учитывающая основные свойства реальных нейронов. Получены зависимости отклика модели от частоты и амплитуды входных сигналов. Исследовано влияние параметров модели на эти зависимости.

В настоящее время накоплен обширный экспериментальный материал об откликах одиночных нейронов слуховой системы на различные стимулы. Установлено, что характер обработки информации в слуховой системе существенно зависит от временных свойств одиночных нейронов. Точная имитация этих свойств является необходимым условием адекватности функциональной модели нейрона оригиналу.

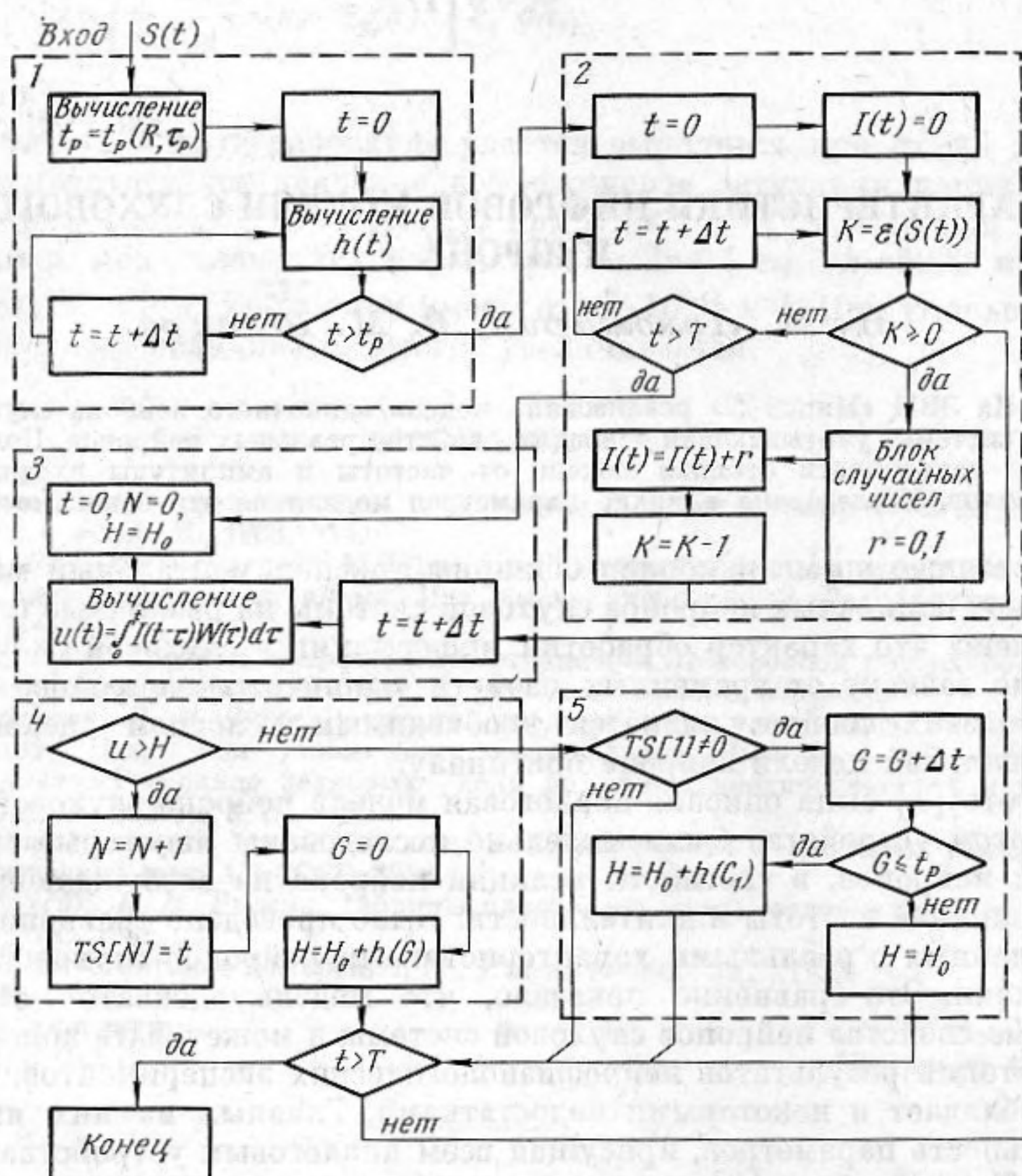
В работе [1] была описана аналоговая модель нейрона слуховой системы. На этом устройстве были модельно исследованы некоторые свойства слуховых нейронов, в частности реакция нейрона на возбуждающие стимулы различной частоты и длительности. Было проведено сравнение полученных данных с реальными характеристиками нейронов слуховой системы лягушки. Это сравнение показало, что модель адекватно отражает временные свойства нейронов слуховой системы и может быть полезна при интерпретации результатов нейрофизиологических экспериментов. Однако модель обладает и некоторыми недостатками. Главным из них является нестабильность параметров, присущая всем аналоговым устройствам такого рода. Так, в работе [2] авторы указывали, что существовало «замечательное, но несколькостораживающее сходство между нервным волокном и моделью: нестабильность, или дрейф порога». Этот недостаток становится особенно нежелательным при одновременном использовании нескольких таких моделей, например при моделировании нейронной сети.

Избежать этих недостатков позволяет использование модели, реализованной на ЭВМ. Нами был составлен алгоритм для ЭВМ «Минск-22», имитирующий действие одиночного нейрона слуховой системы. При этом учитывались следующие свойства реальных нейронов:

- 1) характер изменения во времени постсинаптического потенциала;
- 2) возникновение спайка при достижении постсинаптическим потенциалом некоторого порога;
- 3) наличие абсолютного и относительного рефрактерных периодов после генерации спайка;
- 4) статистические свойства постсинаптического потенциала.

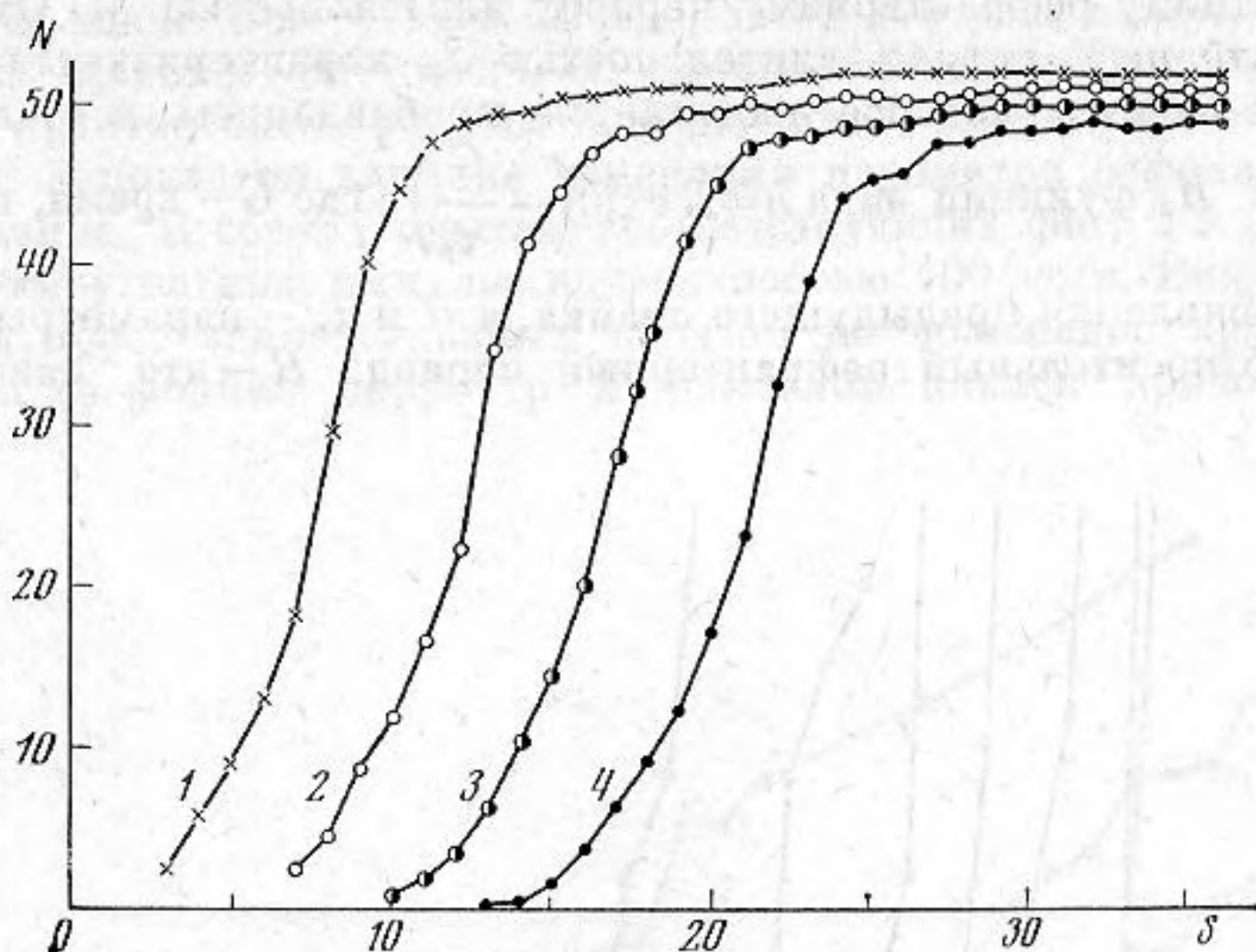
Охарактеризуем кратко программу модели нейрона. Входной сигнал длительностью  $T$  задавался отсчетами, разделенными отрезками времени  $\Delta t$ , и, таким образом, мог содержать частоты до  $F=1/2\Delta t$ . В наших опытах  $\Delta t$  выбиралось равным 1 мсек и  $F=500$  гц. Отрицательные значения сигнала отбрасывались. Этим учитывалось детекторное действие рецепторной части слуховой системы.

Далее мы учитывали, что при прохождении сигнала через синапс в синаптическую щель выделяются квантованные дозы медиатора. Число таких доз — случайная функция времени со средним значением, пропорциональным величине приложенного стимула. Вклад каждой дозы в развитие постсинаптического потенциала характеризуется малым временем нарастания и медленным экспоненциальным спадом [3].

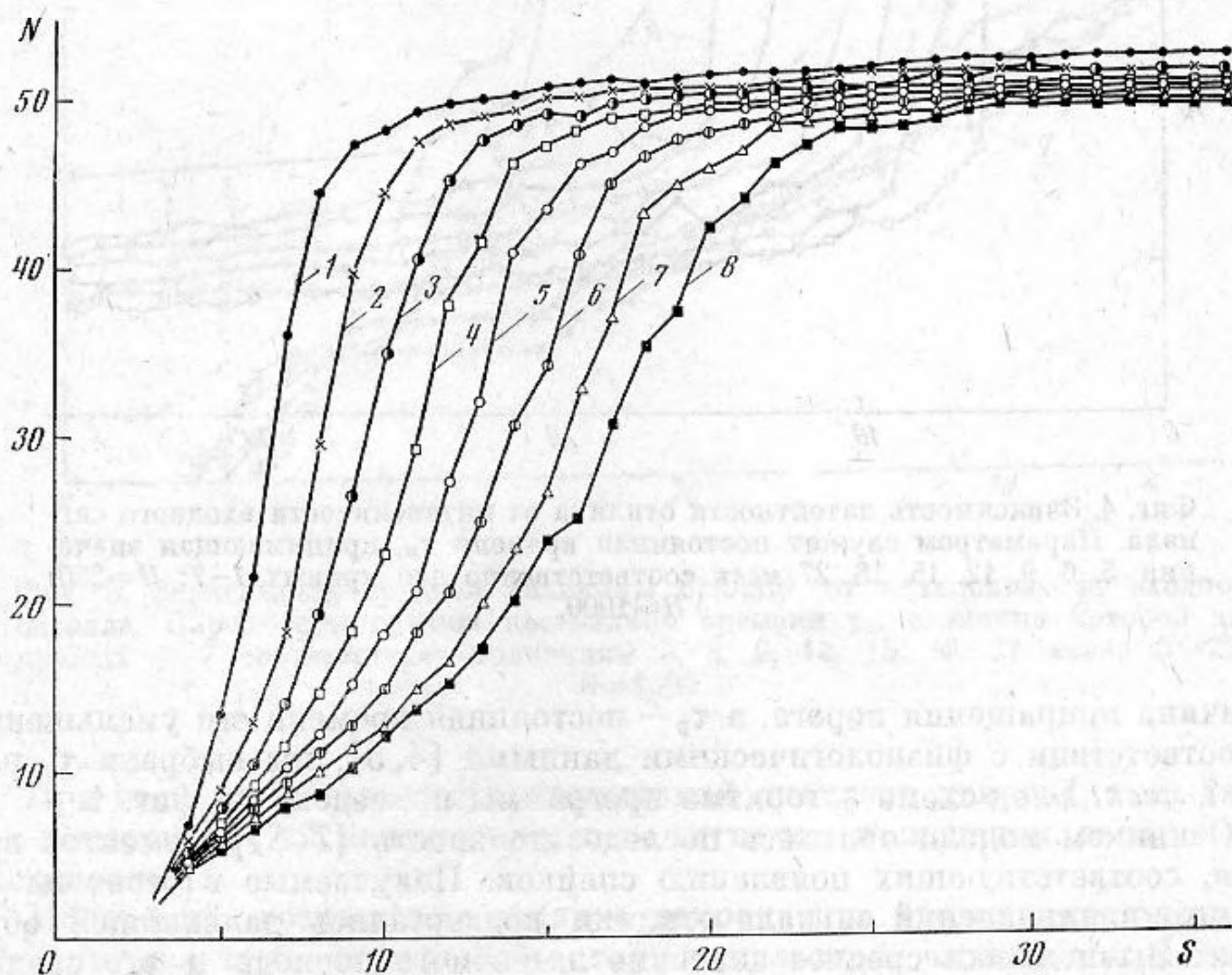


Фиг. 1. Блок-схема алгоритма программы. 1 — блок вычисления длительности  $t_p$  относительного рефрактерного периода и изменение порога  $h(R, \tau_p)$  в течение этого периода; 2 — блок получения случайного сигнала  $I(t)$ ; 3 — блок вычисления постстимульного потенциала  $u(t)$ ; 4 — блок генерации спайка; 5 — блок рефрактерности

При моделировании этого потенциала входной сигнал  $S$  преобразовывался в последовательность случайных чисел, получаемую следующим образом. Сначала генерировалась псевдослучайная последовательность чисел  $r$ , принимающих с равной вероятностью значения 0 или 1. Значение сигнала округлялось до ближайшего целого  $K = \varepsilon(S)$  и затем суммировалось  $K$  чисел из полученной последовательности. Таким образом, формировалась биномиально распределенная случайная величина со средним значением, пропорциональным амплитуде сигнала. В связи с характером программной реализации сигнал был ограничен значениями от 0 до 36. Далее вычислялась свертка полученного случайного сигнала  $I$  с функцией  $w(t)$  вида  $\frac{C}{\tau_n} \exp(-t/\tau_n)$ , заданной отсчетами с интервалами  $\Delta t$ ; экспонента моделирует временной ход воздействия дозы медиатора. Введение



Фиг. 2. Зависимость средней величины отклика от интенсивности входного сигнала. Кривые 1-4 соответствуют значениям порога  $H$ , равным соответственно 10, 20, 30 и 40;  $\tau_n = 5$  мсек;  $R = 15$



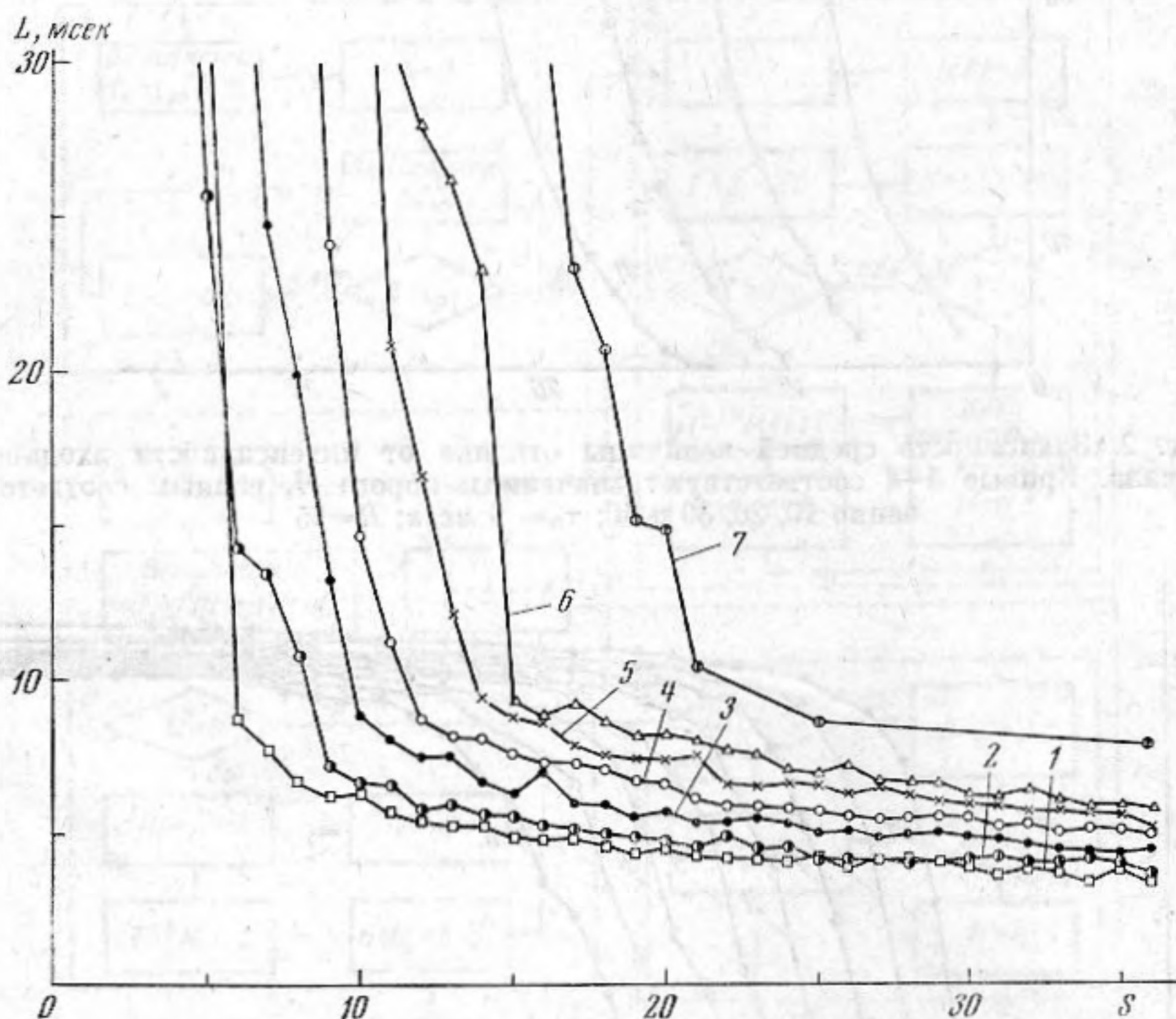
Фиг. 3. Зависимость средней величины отклика от интенсивности входного сигнала. Кривые 1-8 соответствуют значениям  $R$ , равным соответственно 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45;  $\tau_n = 5$  мсек;  $H = 10$

коэффициента вида  $C/\tau_n$  является условием нормировки весовой функции фильтра. Нами было принято значение  $C = 100$ .

В результате такого нелинейного преобразования сигнала мы получаем случайный постстимульный потенциал  $U$ . Когда этот потенциал достигает уровня порога  $H$ , в модели генерируется выходной импульс — спайк. В следующий момент времени спайк возникнуть не может, что соответ-

вует абсолютному рефрактерному периоду длительностью  $\Delta t$ . Относительный рефрактерный период длительностью  $t_p$  характеризуется увеличением порога модели, которое достигается прибавлением к стационарной его величине  $H_0$  функции вида  $h = R \exp\left(-\frac{G}{\tau_p}\right)$ , где  $G$  — время, прошедшее

с момента появления предыдущего спайка, а  $R$  и  $\tau_p$  — параметры, характеризующие относительный рефрактерный период:  $R$  — это максимальная



Фиг. 4. Зависимость латентности отклика от интенсивности входного сигнала. Параметром служит постоянная времени  $\tau_p$ , принимающая значения 5, 6, 9, 12, 15, 18, 27 мсек соответственно для кривых 1-7;  $H=250$ ;  $R=1000$

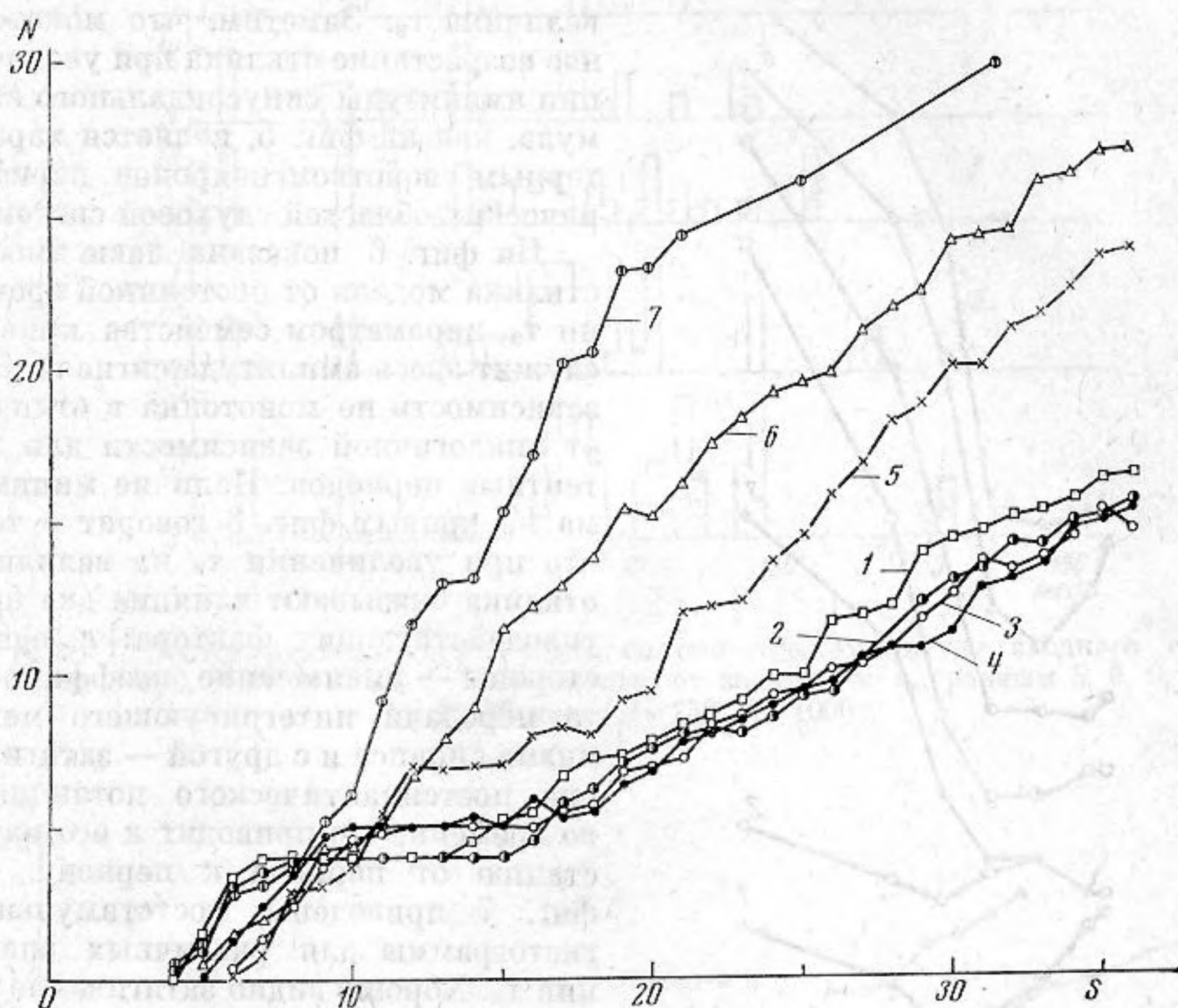
величина приращения порога, а  $\tau_p$  — постоянная времени его уменьшения. В соответствии с физиологическими данными [4, 5], мы выбрали  $\tau_p$  равной 7 мсек. Блок-схема алгоритма программы приведена на фиг. 1.

Откликом модели являлась последовательность  $\{T S_N\}$  моментов времени, соответствующих появлению спайков. Получаемые в ответ на несколько предъявлений сигнала отклики подвергались дальнейшей обработке. Вычислялось среднее значение латентного периода и его среднее квадратичное отклонение, средняя величина отклика (измеряемая числом спайков в ответ на предъявление сигнала) и ее среднее квадратичное отклонение, постстимульная гистограмма, межимпульсная гистограмма и гистограмма латентных периодов. Средние величины вычислялись в ответ на десять предъявлений сигнала. В большинстве случаев (за исключением тех, когда средняя величина латентного периода принимала большие значения) коэффициент вариации вычисляемых случайных величин не превышал 20%.

На фиг. 2 приведено семейство кривых, характеризующих зависимость отклика модели нейрона от интенсивности сигнала. Параметром семейства кривых служит величина порога  $H$ . При возрастании интенсивности сиг-

нала отклик вначале нарастает быстро, затем его рост замедляется и наступает «насыщение». Это означает, что спайки начинают следовать один за другим с интервалом, равным абсолютному рефрактерному периоду.

На фиг. 3 показано влияние изменения параметра рефрактерности  $R$  на ход отклика. В сериях опытов, соответствующих фиг. 2 и 3, сигналом служил прямоугольный импульс длительностью 100 мсек. Видно, что в то время, как порог влияет главным образом на положение кривой, почти не изменяя ее формы, параметр  $R$  изменяет наклон кривой отклика.



Фиг. 5. Зависимость средней величины отклика от интенсивности входного сигнала. Параметром служит постоянная времени  $\tau_n$ , величина которой для кривых 1—7 соответствует значениям 5, 6, 9, 12, 15, 18, 27 мсек;  $H=250$ ;  $R=1000$

При этом увеличивается динамический диапазон нейрона, т. е. диапазон интенсивностей между пороговым сигналом и сигналом, вызывающим насыщение.

Монотонное возрастание отклика нейрона при увеличении амплитуды сигнала является типичной чертой импульсной активности нейронов слуховой системы. Такой отклик наблюдался у нейронов первого порядка [6], у нейронов кохлеарных ядер [7], на уровне верхних олив [8]. Начиная с уровня задних холмов, проявляется немонотонность отклика, возникающая на высших уровнях слуховой системы из-за сильных тормозных воздействий. Монотонность отклика модели и наличие участка насыщения при высоких интенсивностях сигнала говорит о хорошем качественном совпадении характеристик отклика модели с характеристиками отклика нейронов периферических уровней слуховой системы.

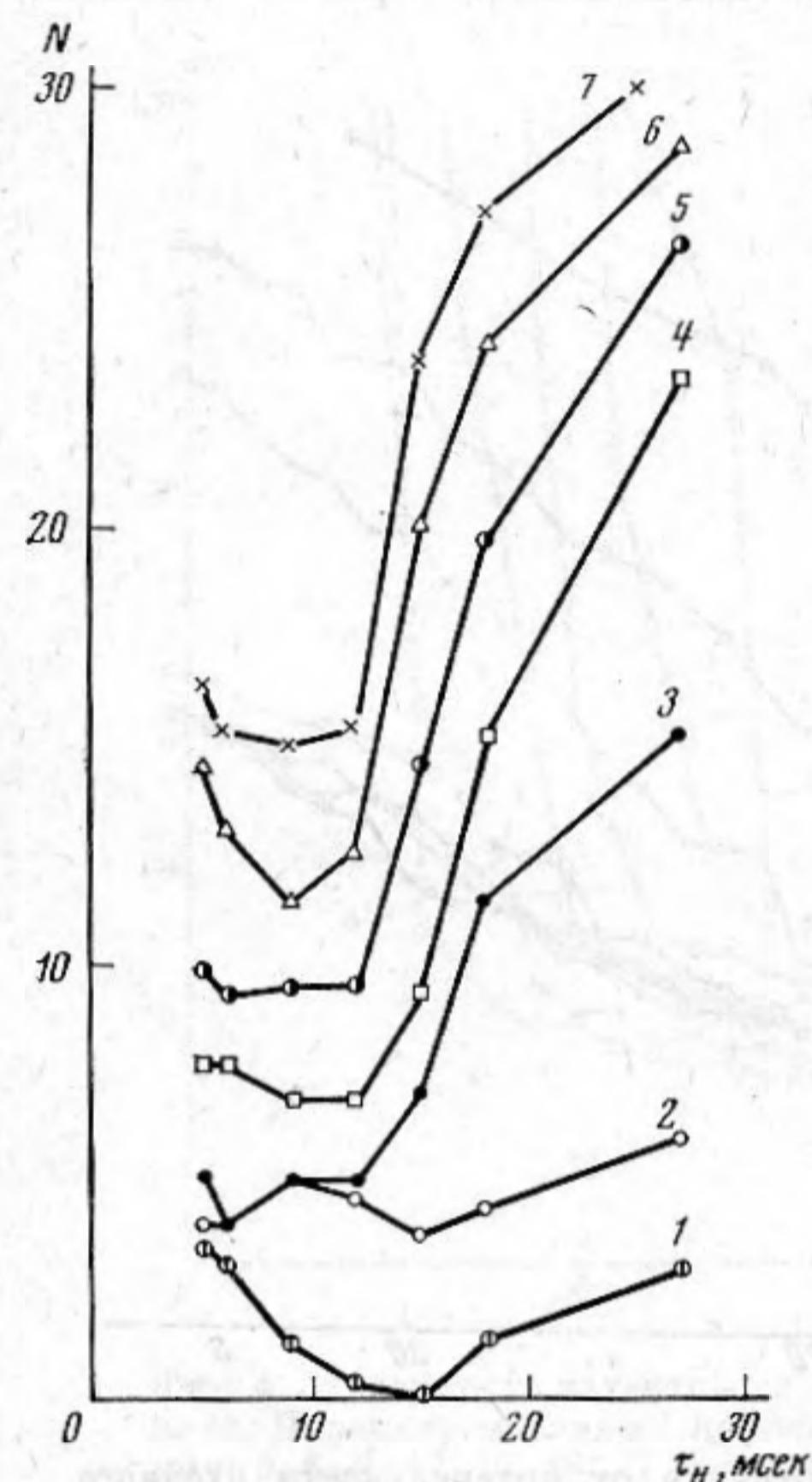
На фиг. 4—7 показано влияние изменения постоянной времени  $\tau_n$ , характеризующей инерционность синаптической передачи, на латентность отклика нейрона. При этом сигналом служил отрезок синусоиды с частотой

40 гц и длительностью 100 мсек. Из фиг. 4 видно, что латентность отклика монотонно уменьшается с ростом амплитуды сигнала. Это свойство присуще нейронам слуховой системы, расположенным на периферических уровнях [9—11]; здесь также проявляется хорошее качественное совпадение характеристик модели и реальных нейронов. Из фиг. 4 видно также, что латентный период монотонно возрастает с увеличением постоянной времени, как и следовало ожидать. Зависимость средней величины отклика от амплитуды

приведена на фиг. 5. Параметром семейства кривых здесь также служит величина  $\tau_n$ . Заметим, что монотонное возрастание отклика при увеличении амплитуды синусоидального стимула, как на фиг. 5, является характерным свойством нейронов периферических областей слуховой системы.

На фиг. 6 показана зависимость отклика модели от постоянной времени  $\tau_n$ , параметром семейства кривых служит здесь амплитуда сигнала. Эта зависимость не монотонна в отличие от аналогичной зависимости для латентных периодов. Наличие минимума на кривых фиг. 6 говорит о том, что при увеличении  $\tau_n$  на величину отклика оказывают влияние два противодействующих фактора: с одной стороны — уменьшение коэффициента передачи интегрирующего механизма синапса и с другой — затягивание постсинаптического потенциала во времени, что приводит к его нарастанию от периода к периоду. На фиг. 7 приведены постстимульные гистограммы для различных значений  $\tau_n$ . Хорошо видно затягивание отклика, приводящее к нарушению синхронности между отдельными периодами сигнала и откликом модели при увеличении постоянной времени  $\tau_n$ . Это нарушение происходит при значении  $\tau_n$ , соответствующем участку быстрого нарастания отклика на кривых фиг. 6.

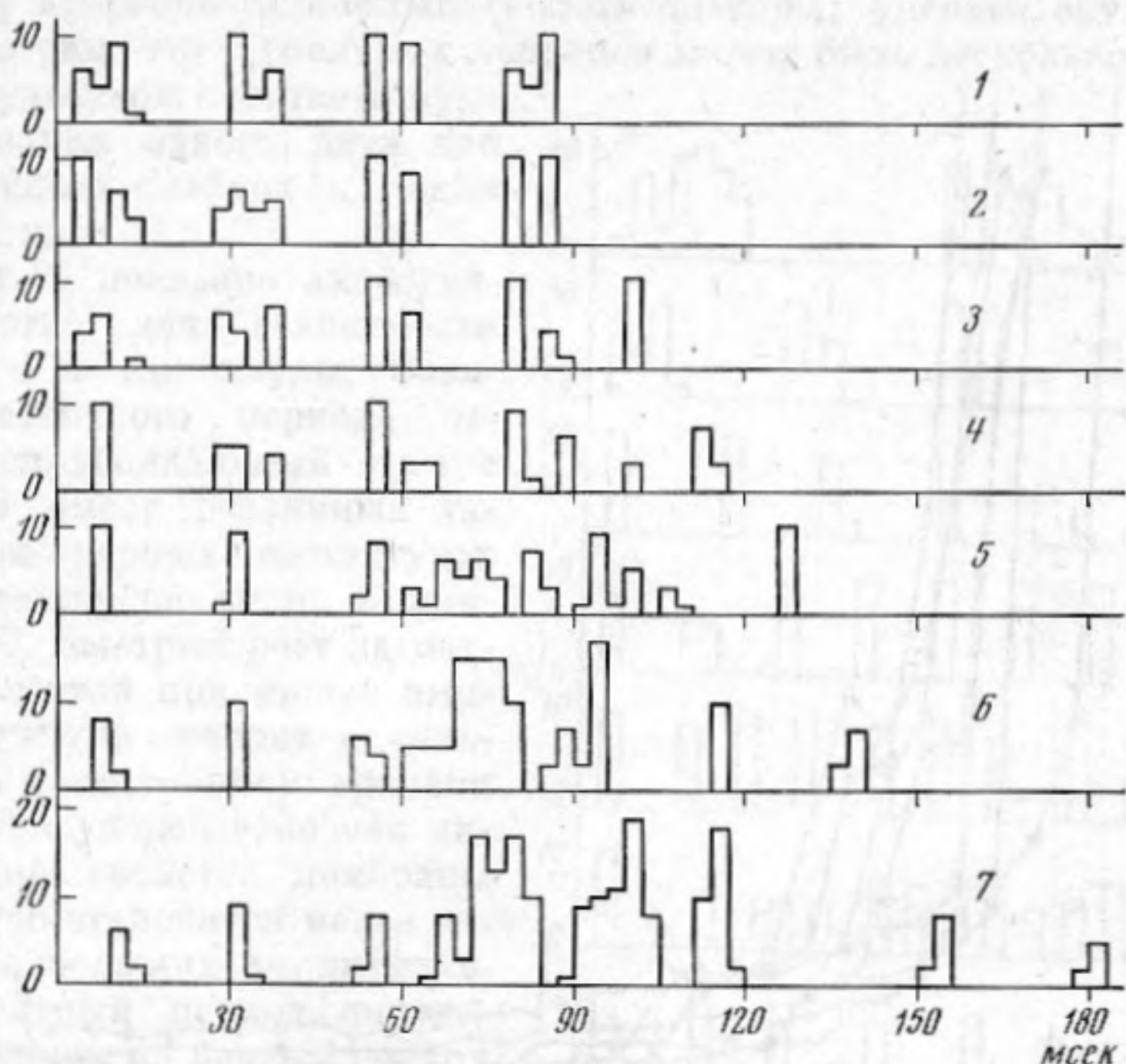
Хотя прямое наблюдение зависи-



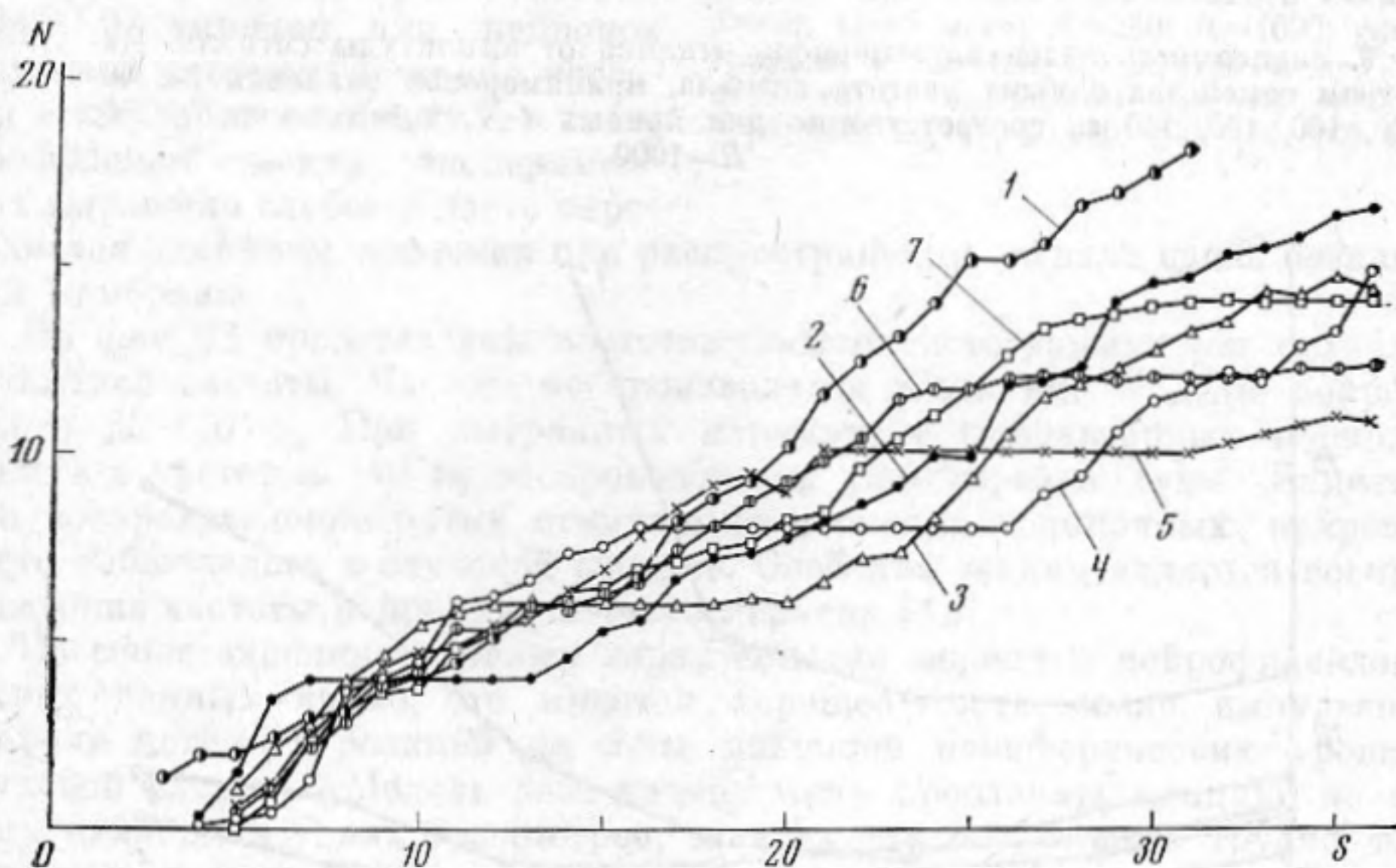
Фиг. 6. Зависимость отклика от постоянной времени  $\tau_n$ . Кривые 1—7 соответствуют значениям амплитуды возбуждающего сигнала, равным 6, 10, 15, 20, 25, 30, 35;  $H=250$ ;  $R=1000$

мости отклика от  $\tau_n$  в нейрофизиологическом опыте затруднительно, тем не менее влияние  $\tau_n$  отчетливо проявляется в нарушении синхронности между периодами стимула и нейронными спайками. Как правило, эта синхронность хорошо выражена на уровне слухового нерва и наблюдается до частоты 500—600 гц [6, 7, 12].

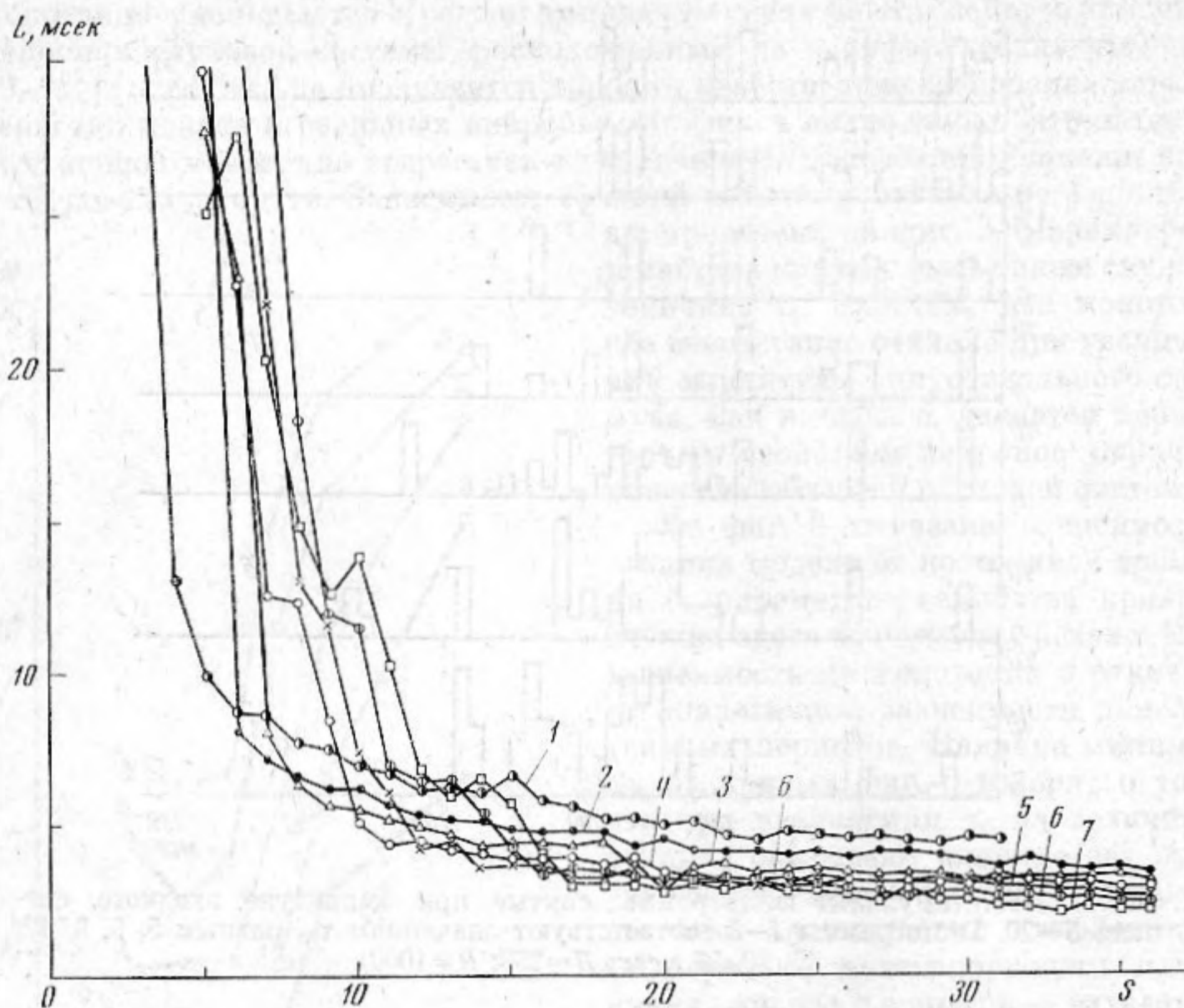
Зависимость средней величины отклика от амплитуды сигнала является монотонно возрастающей функцией. Если стимулом служит отрезок синусоиды, то в этой зависимости может появиться горизонтальный участок, соответствующий тому, что каждый период синусоиды с вероятностью, близкой к единице, вызывает один спайк. Величина отклика при этом равна числу периодов синусоиды в возбуждающем сигнале. Это явление хорошо заметно на фиг. 8, где параметром семейства кривых служит частота возбуждающего синусоидального сигнала длительностью 100 мсек. На этой и последующих фигурах  $\tau_n$  выбрано равным 5 мсек.



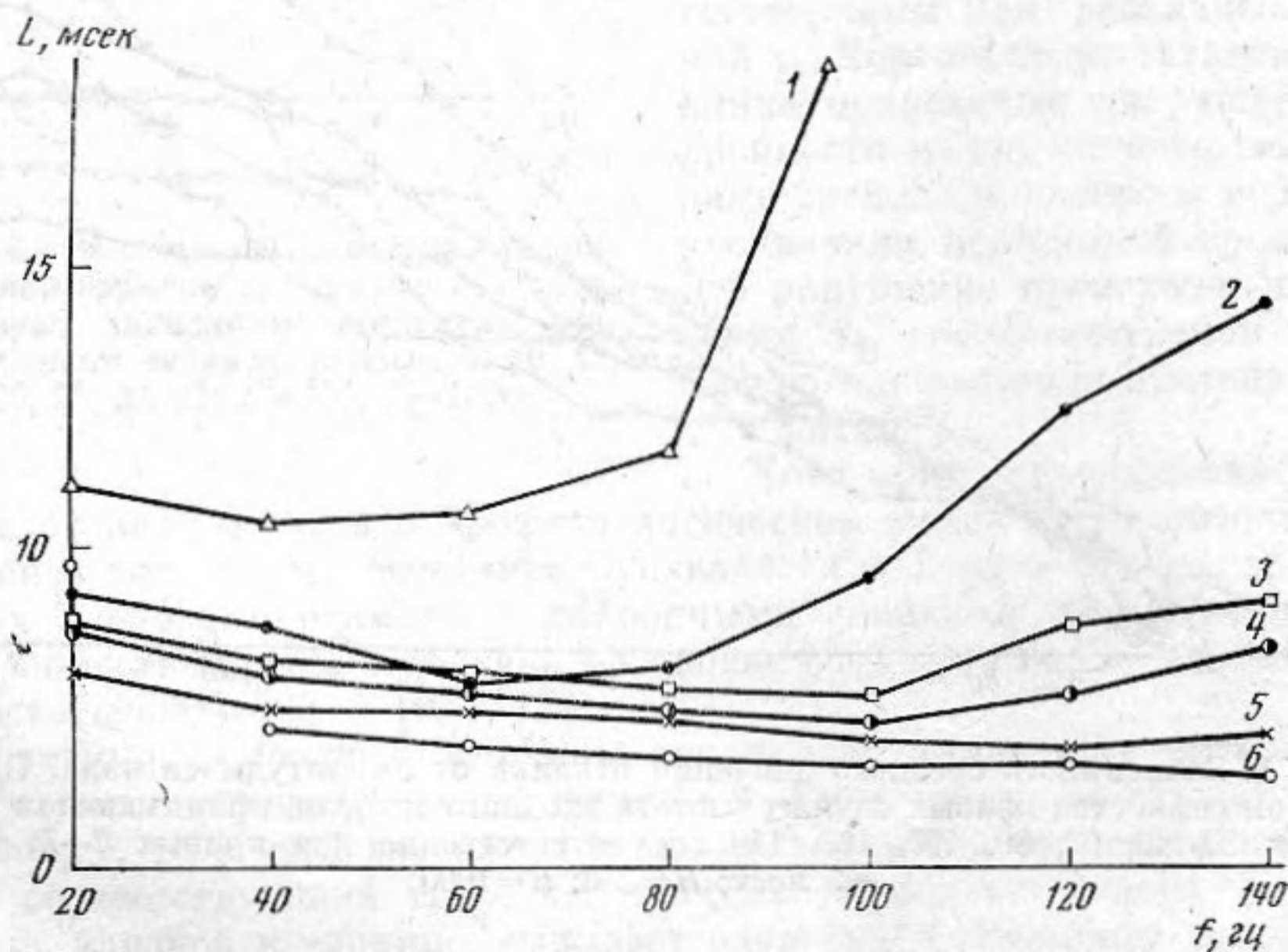
Фиг. 7. Постстимульные гистограммы, снятые при амплитуде входного сигнала  $S=20$ . Гистограммы 1-7 соответствуют значениям  $\tau_n$ , равным 5, 6, 9, 12, 15, 18, 27 мсек;  $H=250$ ;  $R=1000$



Фиг. 8. Зависимость среднего значения отклика от амплитуды сигнала. Параметром семейства кривых служит частота входного сигнала, принимающая значения 20, 40, 60, 80, 100, 120, 140 гц соответственно для кривых 1-7;  $\tau_n=5$  мсек;  $H=250$ ;  $R=1000$



Фиг. 9. Зависимость латентного периода отклика от амплитуды сигнала. Параметром семейства служит частота сигнала, принимающая значения 20, 40, 60, 80, 100, 120, 140 *гц* соответственно для кривых 1-7;  $\tau_n=5$  *мсек*;  $H=250$ ;  $R=1000$



Фиг. 10. Зависимость латентных периодов отклика от частоты стимула. Амплитуда стимула принимает значения 7, 10, 12, 15, 20, 35 соответственно для кривых 1-6;  $\tau_n=5$  *мсек*;  $H=250$ ;  $R=1000$

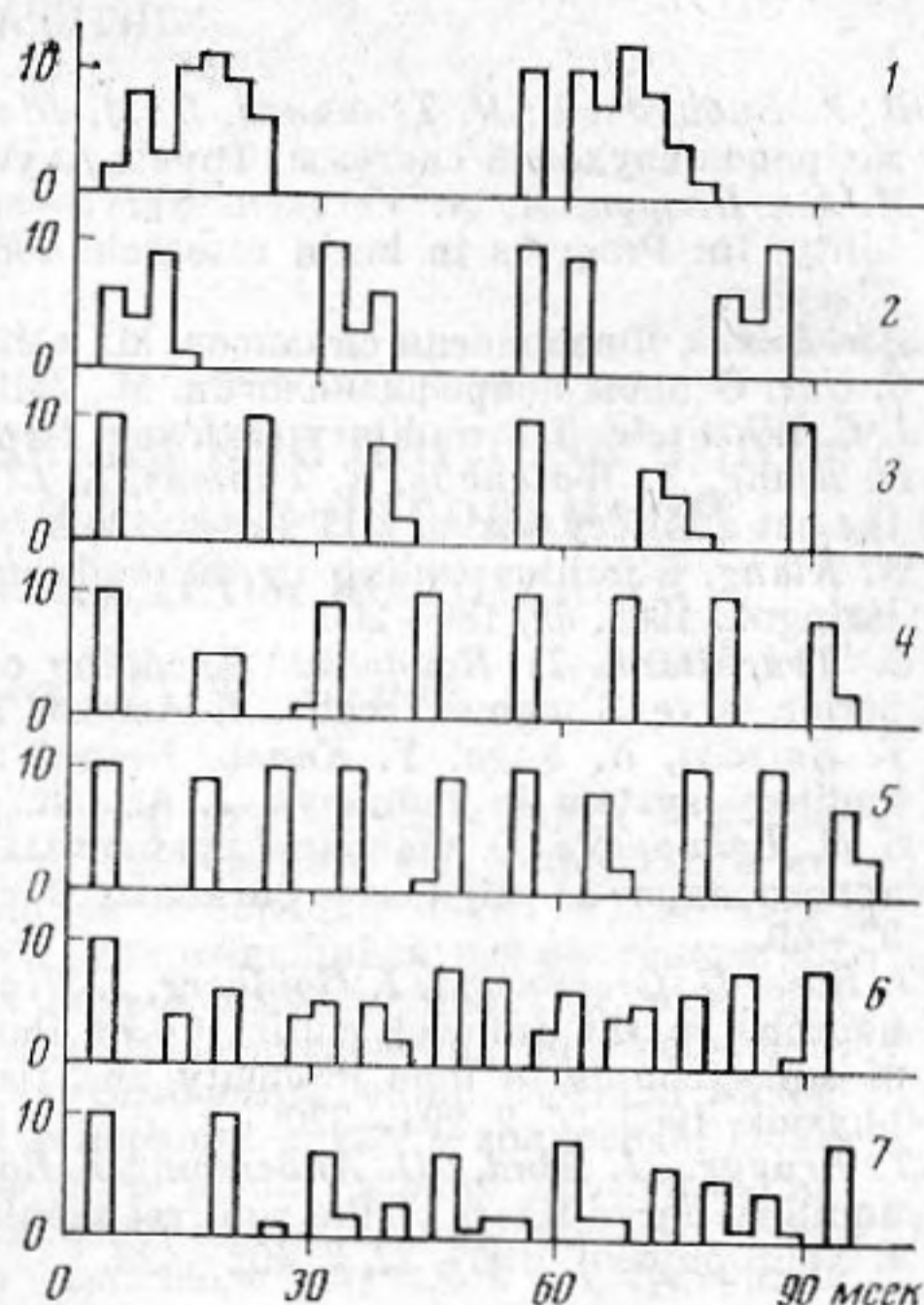
Такие горизонтальные участки нередко наблюдаются при регистрации активности нейронов различных (вплоть до коры) уровней слуховой системы. Отметим, что у реальных нейронов может быть несколько горизонтальных участков, соответствующих генерации одного, двух или большего числа спайков на один период сигнала.

На фиг. 9 показано аналогичное семейство для зависимости латентности от амплитуды. Зависимость латентного периода отклика на синусоидальный стимул от частоты имеет различный характер при разных амплитудах сигнала, что хорошо видно из кривых фиг. 10. Быстрый рост латентности с частотой при малых амплитудах стимула говорит о сильном влиянии постоянной времени  $\tau_n$ , характеризующей в модели интегрирующие свойства мембраны нейрона. Оно становится менее заметным при больших амплитудах, когда латентный период определяется откликом на первый период возбуждающего сигнала, раньше достигающим порогового значения. Общий вид зависимости латентности  $L$  от амплитуды стимула (фиг. 9) типичен для нейронов слуховой системы. Влияние частоты стимула на величину  $L$  в электрофизиологических экспериментах выражено слабее и часто определяется влиянием задержки при распространении сигнала вдоль базилярной мембраны.

На фиг. 11 представлены постстимульные гистограммы для сигналов различной частоты. Частота воспроизводится в отклике модели нейрона вплоть до 120 *гц*. При выбранных параметрах рефрактерных периодов стимул с частотой 140 *гц* воспроизводится уже гораздо хуже. Заметим, что воспроизведение ритма стимуляции в отклике одиночных нейронов часто наблюдалось в слуховой системе. Особенно четким является воспроизведение частоты нейронами первого порядка [12].

Из сопоставления основных характеристик модели и нейрофизиологических данных видно, что имеется хорошее соответствие импульсной реакции модели и реакций на тоны нейронов периферических уровней слуховой системы. Модель дает возможность проследить влияние на отклик нейрона и таких параметров, зависимость от которых трудно или невозможно получить в нейрофизиологических экспериментах. Такими параметрами являются, например, пороги или постоянная времени  $\tau_n$ .

Следует отметить, что зависимость реакции модели от частоты отличается от аналогичных зависимостей, полученных для реальных нейронов, отсутствием резонансных свойств при некоторой характеристической частоте. Это объясняется тем, что получаемые в нейрофизиологических экспериментах частотные характеристики отражают не только собственно свойства исследуемых нейронов, но и частотные характеристики всей нижележащей области слуховой системы, включая резонансные характеристики базилярной мембраны.



Фиг. 11. Постстимульные гистограммы, снятые при амплитуде входного сигнала  $S=20$ ;  $\tau_n=5$  мсек;  $H=250$ ;  $R=1000$ ; гистограммы, обозначенные номерами 1-7, соответствуют значениям частоты сигнала, равным 20, 40, 60, 80, 100, 120, 140 *гц*

В заключение авторы благодарят Н. Г. Бибикова, Н. А. Дубровского и В. Н. Телепнева за ценное обсуждение результатов работы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Н. Г. Бибиков, В. Н. Телепнев, В. М. Шапиро. Моделирование временных свойств нейронов слуховой системы. Труды Акуст. ин-та, М., 1971, 104—112.
2. M. ten Hoopen, A. A. Verveen. Nerve—model experiments on fluctuation in excitability. In: Progress in brain research. 1963, vol. 2, Amsterdam—London—New-York, Elsevier.
3. Дж. Экклс. Физиология синапсов. М., «Мир», 1966.
4. С. Окс. Основы нейрофизиологии. М., «Мир», 1969.
5. I. C. Whitfield. The auditory pathway. L., Arnold, 1967.
6. N. Kiang, T. Watanabe, E. Thomas, L. Clark. Discharge patterns of single fibers in the cat auditory nerve. MIT Press, 1965.
7. N. Kiang, Stimulus coding in the auditory nerve and cochlear nucleus. Acta Otolaringol., 1965, 59, 186—200.
8. C. Tsuchitani, T. Boudreau. Encoding of stimulus frequency and intensity by superior olive S-segment cells. J. Acoust. Soc. America, 1967, 42, 4, 794—805.
9. Y. Katsuki, N. Suga, Y. Kanno. Neural mechanisms of the peripheral and central auditory system in monkeys. J. Acoust. Soc. America, 1962, 34, 8, 1396—1410.
10. Е. А. Радионова. О значении временных характеристик реакции нейронов кохлеарного ядра на звуковые сигналы. В сб.: Механизмы слуха. Л., «Наука», 1967, 32—49.
11. J. Rose, D. Greenwood, J. Goldberg, J. Hind. Some discharge characteristics of single neurons in the inferior colliculus of the cat. I. Tonotopical organization, relation of spike counts to tone intensity and firing patterns of single elements. J. Neurophysiol., 1963, 26, 2, 294—320.
12. T. Brugge, J. Hind, D. Anderson, J. Rose. Time structure of discharge in single auditory nerve fibers of the squirrel monkey in response to complex periodic sounds. J. Neurophysiol., 1969, 32, 3, 402—423.

Акустический институт  
Академии наук СССР

Поступила  
27 февраля 1974 г.  
После последнего исправления  
14 сентября 1976 г.