

## Elektronický model neuronu podle N. I. Vvedenského\*

JIŘÍ MACKŮ, PAVEL NÁDVORNÍK

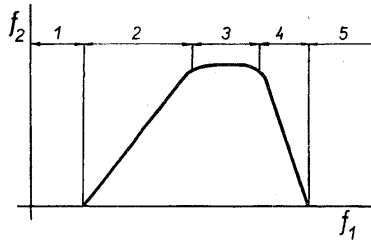
Z Vvedenského teorie o funkci nervové buňky byly modelovány ty vlastnosti neuronu, které lze popsat charakteristickou závislostí mezi frekvencí vstupních a výstupních signálů podle rovnice  $f_2 = \varphi(f_1)$ . Vlastní model byl připraven ve dvou variantách: elektronkové a tranzistorové, která lépe dovolí využít elektrochemických prvků paměti.

Hlavním rysem Vvedenského teorie o činnosti nervové buňky je pojetí vztahu mezi vzruchem a útlumem. Podle Vvedenského (1903) útlum neuronu vyplývá z jeho vnitřního stavu v důsledku podráždění. Vzruchy, které působí na vstupy neuronu, ovlivňují reaktivitu nervové buňky a v krátkých časových úsecích jsou vlastně analogické dlouhodobému působení zevního prostředí na jedince (Servit 1951). V obou případech podněty z okolí mění vnitřní stav organismu i elementu nervové soustavy a intracelulární změny prodělávají svůj zákonitý vývoj, který se odrazí ve způsobu odpovědi buňky na jejím výstupu. Při jedné četnosti impulsů se zaznamená efekt stimulační, při jiné útlumový. Útlum i vzruch jsou tak dvě stránky funkce jednoho a téhož neuronu v závislosti na jeho vnitřním stavu, který Vvedenskij označil dráždivostí, vzrušivostí buňky, či stacionárním podrážděním. Stacionární podráždění se pod vlivem vstupní informace mění, stoupá nebo klesá, při čemž stupeň této vzrušivosti buňky lze měřit pomocí tzv. lability. Vvedenskij jí rozuměl počet elementárních reakcí, který je soustava schopna reprodukovat v definované časové jednotce. Tím se projevuje další podstatný rys Vvedenského teorie, že totiž informace pro neuron je kódována v kmitočtu dráždivých impulsů.

Za normálních podmínek odpovídá určité vyšší stacionární podráždění optimální lability. Když stacionární podráždění klesá, lability se relativně zvětšuje a naopak. V určitém rozsahu pracuje tedy soustava proporcionálně. Po obou stranách tohoto rozsahu se však funkce mění; na nízkém stupni stacionárního podráždění je podpra-

\* Předneseno na *Pracovní konferenci o modelu biologického neuronu* Kybernetické komise lékařské fakulty KU v Hradci Králové dne 7. května 1964.

hová a na vysokém stupni ji Vvedenskij označil jako parabiotický stav, parabiosu. Rozlišil tu několik stadií: nivelizační, kdy na jakýkoliv podnět odpovídá buňka stejnou frekvencí, na paradoxní, kdy podněty silné přenáší jako slabé, až nastoupí stadium útlumu jako zvláštní druh podráždění nervové buňky, kdy na jejím výstupu odezva chybí. Příslušná výše stacionárního podráždění určuje současně kvalitu a kvantitu přenesené informace a je možné právě v jejich změnách hledat substrát paměti na úrovni nervové buňky. V tom spočívá třetí ze základních rysů Vvedenského teorie.



**Obr. 1.** Graf závislosti reakce nervové buňky na podnětu. V první části, která leží pod prahem podráždění, neuron na podněty nereaguje. Od prahového podnětu výše jsou nejprve odezvy úměrné podnětům, později, jak odpovídá Vvedenského teorii, závislost vykazuje nasycení a inverzní průběh. (1. stadium podprahové, 2. proporcionalní, 3. nivelizační, 4. paradoxní, 5. útlumové.)

Ve zjednodušeném tvaru lze vlastnosti neuronu popsat grafickým zobrazením závislosti intenzity odezvy, tj. kmitočtu elementárních reakcí  $f_2$ , na intenzitě vzruchu dané kmitočtem elementárních podnětů  $f_1$ , kde  $f_2 = \varphi(f_1)$ . (Obr. 1.)

Sestavení elektrického čtyřpólu, který by vykazoval přenosové vlastnosti podobného charakteru by bylo v zásadě při použití elektronických aktivních prvků, elektronek nebo tranzistorů, poměrně jednoduše řešitelné. Ale podobný model by mohl sloužit jen jako demonstrační pomůcka a nebylo by možno činit ze souvislosti mezi strukturou a funkcí žádné zpětné dedukce na funkční uspořádání skutečného neuronu, jak je hlavním smyslem modelování.

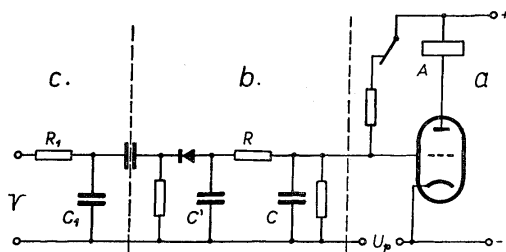
Proto byl učiněn pokus sestavit model nikoliv mechanickým spojováním prvků podle žádaných vlastností, ale hledáním elektrické analogie k předpokládanému funkčnímu uspořádání neuronu a dodatečným ověřováním jeho vlastností. Pro první pracovní hypotézu bylo použito představy, že neuron je autoregulačním prvkem, jehož základní vlastností je udržování stálého vnitřního stavu. Tento prvek bude mít přenosové vlastnosti odpovídající neuronu z Vvedenského teorie, jestliže budou splněny tyto podmínky:

1. Působením větší energie, která přesáhne prahovou citlivost prvku, změní prvek svůj vnitřní stav. Prvek se snaží tyto změny kompenzovat opačným pochodem

z vlastního energetického zdroje. V případě, že stavy prvku mohou vykazovat pouze dvě hodnoty, má tato reakce impulsní charakter.

2. Při velkém příkonu působící energie nestačí energetický příkon prvku ke kompenzaci většího působení a prvek přestává postupně reagovat vůbec.
3. Prahová citlivost prvku není konstantní, ale je jednak závislá na vnitřních faktorech, jednak se postupně zvyšuje po každé reakci prvku. Malá zvýšení citlivosti se po čase sama vyrovnávají na původní hodnotu. Velká zvýšení citlivosti způsobená dlouhodobým a intenzivním vnějším působením, jsou ireverzibilní a představují paměť.

K ověření této pracovní hypotézy o struktuře modelu byl sestaven jednoduchý zpětnovazebný elektronkový prvek (obr. 2a), který se zdál být pro první pokusy nejvhodnější. V klidovém stavu je na vstupu nulové napětí, elektronka vede a relé A je přitaženo. Přichodí impuls záporné polarity nabije vstupní kapacitu negativně, elektronka se uzavře a relé odpadne. Tím se vstup připojí přes odpor ke kladnému pólu zdroje, záporný náboj se vyrovná a obnoví se klidový stav. Prvek tedy kompenzuje každou změnu napětí na svém vstupu, vyvolanou z vnějšíku, jednorázovou elementární reakcí.



Obr. 2. Schéma zapojení elektronkového modelu: a. vlastní autoregulační prvek; b. vstupní diodový integrátor; c. integrační obvod pro omezení účinku podnětů silných ( $U$  — napětí řídicí prahovou citlivost prvku).

Vstupní podněty jsou dodávány serií impulsů, jejichž četnost udává intenzitu podnětu. Přenos mezi jednotlivými elementárními podněty a výslednými reakcemi ovšem není „tvrdý“, jednomu podnětu nemusí odpovídat určitá jediná reakce, a proto nemůže být vstup prvku buzen podnětovými impulsy přímo. Uvážíme-li předpokládanou elektrochemickou funkci synapsi skutečného neuronu, pak vylučovací a difuzní pochody bude v elektrickém modelu nejlépe simulovat integrační RC obvod. Proto je podobně jako u většiny dnes známých modelů vstup prvku buzen přes

diódový integrátor se svodem (obr. 2b), který vytváří na svém výstupu napětí úměrné střední četnosti vstupních impulsů, tedy odpovídající intenzitě podnětu.

V tomto tvaru splňuje model v podstatě první z uvedených bodů chování. Prahová citlivost je určena vlastnostmi integračního obvodu a elektronky a lze ji měnit předpětím  $U_p$ : pouze určitý příkon energie způsobí takový pokles napětí na vstupu, že se elektronka uzavře. Podle poměru této prahové citlivosti k amplitudě vstupních impulsů je buď třeba několika elementárních podnětů k jediné reakci prvku, nebo podněty a reakce si odpovídají, nebo konečně na jediný podnět musí prvek reagovat několikrát, aby došlo k vytvoření výchozího stavu (umožňuje dvojitý integrační člen  $C, C'$ ).

Vytvoření nivelizační a paradoxní části v průběhu přenosu podle jinak logického předpokladu bodu 2. se nepodařilo uskutečnit. Jestliže totiž je příkon náboje na vstup prvku velký, nestačí se při dané časové konstantě kompenzačního obvodu mezi dvěma impulsy přivedený náboj úplně vyrovnat a napětí na vstupu trvale klesá. Elektronka se uzavře a prvek bez přechodné fáze okamžitě přestává reagovat. Zda z této skutečnosti vyplývá, že bod 2. neplatí, nebo zda je to způsobeno nesprávným provedením modelu, nelze zatím určit.

Při uvážení výše naznačené analogie mezi vlastnostmi synapsí a elektrických integračních obvodů se však nabízí možnost realizace žádaného průběhu přenosu zapojením dalšího integračního obvodu na vstup prvku (obr. 2c).

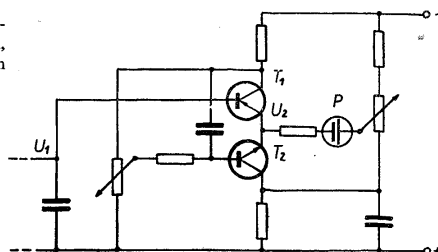
Pro nízké kmitočty vstupních impulsů, když je  $1/f > R_1 C_1$ , se tento integrační obvod neuplatňuje a budicí impulsy procházejí takřka s plnou amplitudou a vytvářejí změny předpětí úměrné četnosti. Při vyšších četnostech budících impulsů však napětí na  $C_1$  mezi impulsy nepoklesá k nule, střídavá složka se zmenšuje, takže při zvyšování kmitočtu přenášený náboj klesá, až při určitém kmitočtu je pod prahovou citlivostí prvku, a ten přestává reagovat. Skutečnost, že v modelu bylo možno žádaný průběh vytvořit obvodem na vstupu prvku, by mohla vést k představě, že útlumová stadia neuronu nejsou záležitostí výkonových schopností neuronu, ale mají původ ve vlastnostech synapsí, vstupu neuronu, a že tedy příčinou útlumu není vyčerpání neuronu, ale jeho preventivní ochrana.

Postupné vypracování paměti podle bodu 3. uvedených obecných vlastností modelu lze u daného prvku realizovat dalším integračním obvodem, zapojeným v místě  $U_p$ . Budicí impulsy při každém podnětu přivedou malou část náboje na tento integrační obvod, takže se snižuje předpětí elektronky a prvek se stává citlivější i na malou amplitudu vstupních impulsů. V neuronové síti se takto vytváří v místech častých podnětů snáze prostupná cesta. Toto řešení však umožňuje realizovat jen poměrně krátkodobou paměť, neboť integrační obvody s časovými konstantami delšími než několik desítek minut jsou již obtížně realizovatelné. Také podstata udržení informace ve formě náboje na kondenzátoru je patrně velmi vzdálena způsobu, kterým se vytváří paměť v neuronové síti.

Pro prvek, který by měl modelovat neuron s pamětí, se jeví jako nevhodnější využití elektrochemických dějů. Elektrochemický prvek zapojený na vhodném místě

obvodu modelu může realizovat paměť trvalou změnou vnitřního odporu nebo trvalou změnou elektrochemického potenciálu, které jsou vyvolány chemickými ději při průtoku proudu. Pro model, využívající elektrochemického prvku však je výhodnější používat jako aktivních prvků tranzistorů, které jsou impedančně i napěťově lépe přizpůsobeny než elektronky.

Obr. 3. Tranzistorové provedení autoregulačního prvku, s chemickým paměťovým článkem  $P$ .



Proto byl model, pracující na popsaných zásadách realizován v druhém provedení jako tranzistorový (obr. 3). Jeho vstupní obvody jsou stejné, jako u modelu prvního, vlastní spouštěvý a vybíjecí prvek je řešen jako spouštěvý obvod s dvojicí komplementárních tranzistorů  $T_1$  a  $T_2$ . Pokud je negativní napětí  $U_1$  na vstupním integračním obvodu nižší než napětí srovnávací  $U_2$ , jsou oba tranzistory uzavřeny a vstup prvku vykazuje vysoký odpor. Stoupá-li vstupní napětí nad srovnávací, tranzistor  $T_1$  se začíná otevírat. Pokles napětí na jeho kolektoru se přenáší na bázi tranzistoru  $T_2$ , který se rovněž otevírá a snižuje vůči bázi dále napětí na emitoru tranzistoru  $T_1$ . Vzrůst proudu v obou tranzistorech se lavinovitě zvyšuje až k jejich úplnému otevření. Vstupní odpor se prudce snižuje, čímž se v daném zapojení integrační obvod vybije a obnoví původní stav.

Chemický paměťový element, ovlivňující citlivost úměrně s počtem reakcí prvku, lze s výhodou zapojit do obvodu srovnávacího napětí. Tvoří jej polarizovatelný článek  $P$ , jehož napětí je závislé na přivedeném náboji. Ve výchozím stavu při minimální citlivosti je článek polarizován tak, aby zvyšoval srovnávací záporné napětí. Při každé reakci prvku dochází k odvádění náboje z článku, snižování srovnávacího napětí, a tedy k vzrůstu citlivosti prvku na vstupní signál. Realizace modelu neuronu s chemickou pamětí bude předmětem dalšího vývoje.

Podle popsaných základních zapojení byl sestaven v elektronkovém provedení výukový model neuronu, konstrukčně spojený se dvěma nezávisle fideletními generátory budících impulsů. Indikace vstupních impulsů je optická (záblesky doutnavky), indikace reakcí prvku je akustická (praskání v reproduktoru). Model je pro demonstraci Vvedenského teorie velmi názorný a lze na něm ukázat kromě základní závislosti výstupních reakcí na vstupních podnětech také např. vliv současného buzení

ze dvou vstupů, změny vlastností při proměnné prahové citlivosti nebo, po zavedení výstupních impulsů zpět na vstup, krouživý vzruch.

Tranzistorový tvar modelu bude využit pro svou jednoduchost ke konstrukci víceprvkové neuronové sítě.

(Došlo dne 22. června 1964.)

#### LITERATURA

- [1] Servít Z.: Učení N. J. Vvedenského a teorie nervového vzruchu a útlumu. *Sov. věda — lékařství* 5 (1951), 470—485.  
 [2] Wedensky N. E.: Die Erregung, Hemmung und Narkose. *Arch. f. d. ges. Physiol. (Pflueger)* 100 (1903), 1—144.

#### SUMMARY

### Electronic Model of Neuron according to N. Ye. Vvedenskij

Jiří MACKŮ, PAVEL NÁDVORNÍK

From the theory of Vvedenskij concerning the function of the nerve cell there have been modelled those properties of the neuron that can be described by the characteristic dependence between the frequency of input and output signals by the equation  $f_2 = \varphi(f_1)$ . In the graphic representation the course of the function corresponds to the stage of inhibition and to the stage of excitation transmission at the level of proportionality, at the level of nivelization, and at the paradoxal level.

The electronic model has been designed so that besides the function it simulates even some structural and energetical properties of the cell that had been anticipated. In the design of the model of the biological neuron the tendency to comprehend the integration input circuits as the memory elements and the inhibition as the protective mechanism of the cell is put through. The model proper has been prepared in two variants: the electronic one and the transistorized one which enables to utilize the electrochemical elements of the memory in a better way.

*Inž. Jiří Macků, Csc., Katedra fyziky lékařské fakulty KU, Hradec Králové.  
 Doc. Dr. Pavel Nádvorník, CSc., Neurochirurgická klinika fakultní nemocnice, Hradec Králové.*