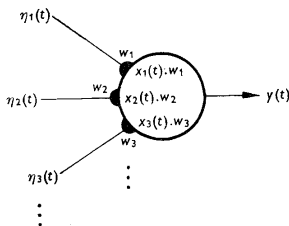


Model neuronu*

PETR HIRŠL

Na základě předpokladů o činnosti neuronu je provedena grafická analýza jeho vlastností. Ze skutečnosti synchronizace kmitočtu výstupního signálu neuronu kmitočtem vstupního signálu jsou vyvozeny závěry o vztahu mezi vstupním a výstupním signálem a celý proces je realizován v elektronickém modelu.

Současný stav znalostí o vlastnostech neuronu má řadu mezer, které nelze za současného stavu techniky a metod experimentu vyhovujícím způsobem doplnit. Hlavní příčinou této situace je ohromná složitost nervové soustavy a obtížnost pozorování

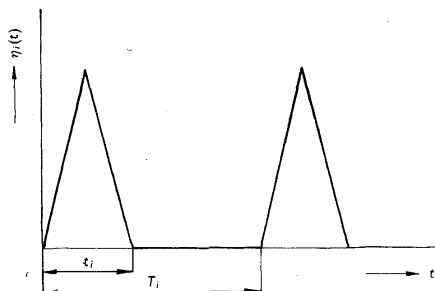


Obr. 1.

živé separované nervové buňky. Pozorujeme-li neuron jako neoddělitelnou součást složitějšího systému, nemůžeme vzhledem ke specifickým rysům soustavy určit velikost vstupních signálů přicházejících na neuron a tedy nemůžeme určit hodnotu prahu ani relativní šířku aktivní oblasti ve vztahu k hodnotě prahu. Prahem rozumíme hodnotu vstupního postsynaptického signálu, při kterém neuron začíná reagovat nenulovým výstupním signálem, a aktivní oblastí podobně rozumíme oblast vstup-

* Předneseno na semináři hlavní problémové komise pro kybernetiku v biologii a lékařství při ministerstvu zdravotnictví, konaném v Praze ve dnech 22. a 23. dubna 1965.

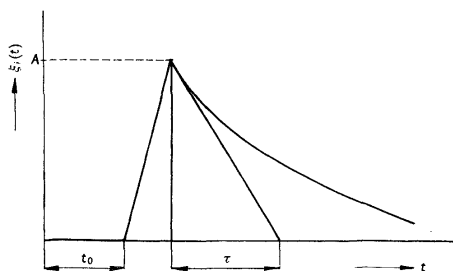
540 ních postsynaptických signálů, na něž neuron reaguje nenulovým výstupním signálem. Na vstupu neuronu působí současně velké množství různorodých signálů, jejichž vliv nelze obecně specifikovat a původ můžeme určit též pouze v jistých mezích.



Obr. 2a.

Cílem této práce je snaha o naznačení vlivu změn relativní šířky aktivní oblasti modelu neuronu vzhledem k hodnotě prahu a z toho vyplývajících změn ve způsobu zpracování vstupní informace.

Vyjdeme z představy dynamického modelu neuronu [1] přičemž zavádíme časově



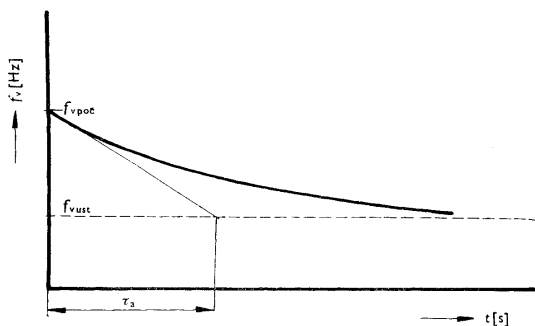
Obr. 2b.

proměnný práh $w_0(t)$. Způsob zpracování informace neuronem je naznačen obr. 1. Po axonu na synapsi s vahou w_i přichází presynaptický signál $\eta_i(t)$, který předpokládáme ve tvaru trojúhelníkových impulsů s konstantní amplitudou (obr. 2a). Synapse mění tyto impulsy na impulsy postsynaptické $\xi_i(t)$, jejichž tvar, amplituda A a zpoždění t_0 je vyznačeno na obr. 2b. Základní analýza je provedena graficky a závěry

týkající se vlivu adaptace jsou ověřeny experimentálně, měřením na elektronickém modelu. 541

Předpokládáme neuron s následujícími vlastnostmi:

1. Výstupní i vstupní signál je proměnná veličina (vyjádřitelná jako napětí nebo kmitočet) stejného charakteru.
2. Chování neuronu je adaptivní v tom smyslu, že výstupní signál při působení konstantního vstupního postsynaptického signálu postupně klesá od počáteční



Obr. 3.

hodnoty v okamžiku vzniku výstupního signálu k hodnotě ustálené (např. od $f_{v\text{ poc}}$ do $f_{v\text{ ust}}$ viz obr. 3).

3. Existuje paradoxní fáze, tj. pro vstupní postsynaptický signál, přesahující hodnotu $\sigma + h$ (na obr. 4a), výstupní signál klesá s růstem vstupního signálu a pro hodnotu vstupního signálu větší než $\varepsilon + h$ je výstupní signál nulový.

Průběh postsynaptického potenciálu $x_i(t)$ na i -té synapsi je dán součtem postsynaptických impulsů

$$(1) \quad x_i(t) = \zeta_i(t) + \zeta_i(t - T_i) + \zeta_i(t - T_i - T_2) + \dots$$

Výsledný průběh $x_i(t)$ je na obr. 5.

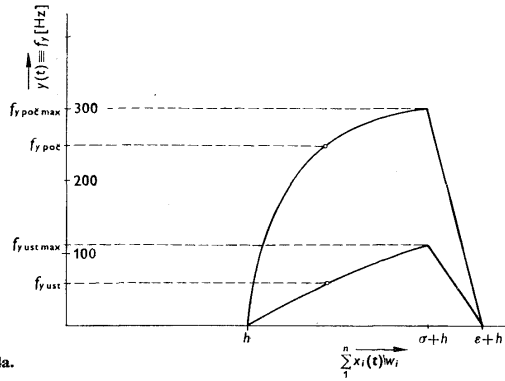
Střední hodnota postsynaptického potenciálu $x_{is}(t)$ má tvar

$$(2) \quad x_{is}(t) = \frac{1}{T_i} \int_0^t x_i(t) dt \doteq \frac{C}{T_i} (1 - e^{-t/T_i})$$

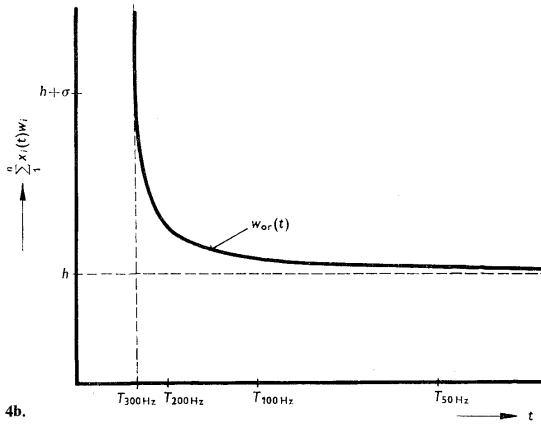
a pro ustálený stav (pro $T_i = \text{konst}$ a $t \gg T_i$)

$$(3) \quad x_{is} \doteq \frac{C}{T_i}$$

542 za předpokladu $C = \text{konst.}$ Pro vyjádření x_{is} potenciálem má C rozměr Vs, pro vyjádření kmitočtem $C = 1$ a x_{is} má rozměr Hz. Při vyjádření x_{is} kmitočtem v pod-



Obr. 4a.



Obr. 4b.

statě zjišťujeme, s jakým kmitočtem přicházejí presynaptické impulsy na i -tou synapsi. Na neuronu pak působí signál $x_i(t) \cdot w_i$ (obr. 1.)

Celkové podráždění na vstupu neuronu (postsynaptické) můžeme vyjádřit [1]:

$$(4) \quad s(t) = \sum_{i=1}^n x_i(t) w_i - w_0(t),$$

kde $\sum_1^n x_i(t) w_i$ je celkový vstupní postsynaptický signál;

$x_i(t)$ je reálná, kladná a po částech spojitá funkce;

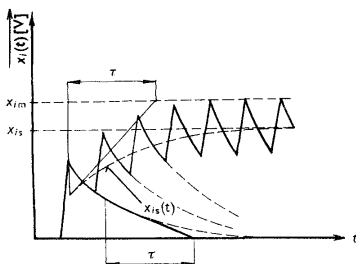
w_i jsou reálná čísla, váhy jednotlivých synapsí;

$w_0(t)$ je reálná funkce času, značící hodnotu prahu neuronu a má tři složky
 $w_0(t) = h + w_{0r}(t) + w_{0a}(t)$;

h je konstantní základní hodnota prahu;

$w_{0r}(t)$ je přírůstek prahu v refrakterní fázi (v rozmezí $\infty > w_{0r}(t) \geq 0$), přičemž refrakterní fázi se rozumí přechodový stav neuronu bezprostředně po generování vzruchu (jednotkové aktivity) až do okamžiku opětového navrácení membránového potenciálu k počáteční hodnotě;

$w_{0a}(t)$ je přírůstek prahu vlivem adaptivity.



Obr. 5.

Výstup neuronu můžeme celkově definovat [2]:

výstupní signál vstupní podráždění

$$y = 0 \quad \text{pro} \quad s(t) < 0,$$

$$y = y(t) > 0 \quad \text{pro} \quad \varepsilon \leq s(t) \leq 0,$$

$$y = 0 \quad \text{pro} \quad s(t) > \varepsilon,$$

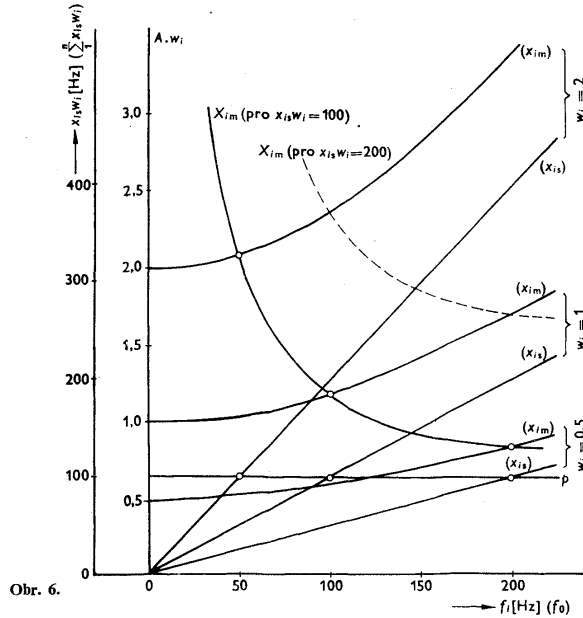
kde ε je horní mez podráždění (konec paradoxní fáze, viz obr. 4a) a interval $(0; \varepsilon)$ je aktivní oblast neuronu. Výstupní veličinu $y(t)$, kterou budeme uvažovat jako kmitočet f_y , je možno vyjádřit jako funkci celkového vstupního postsynaptického signálu

$$(5) \quad y(t) = \psi\left[\sum_1^n x_i(t) w_i\right] = \psi[s(t) + w_0(t)].$$

Předpokládáme funkci ψ kladnou a její průběh zhruba logaritmický v intervalu $\langle h; \sigma + h \rangle$ (viz obr. 4a). Lze snadno dokázat, že volbou jiného tvaru této funkce, např. lineární, exponenciální apod., se celkový konečný výsledek změni jen nepod-

statně. Tvar funkce ψ v paradoxní fázi není blíže určen. Dále předpokládáme maximální hodnotu kmitočtu výstupních impulsů $f_{y\max} = 300$ Hz a časovou konstantu spádu postsynaptického potenciálu rovnou $\tau = 4$ ms.

Provedeme rozbor situace pro případ, že na i -tou z n synapsí neuronu (obr. 1.) přicházejí impulsy $\eta_i(t)$ s opakovacím kmitočtem f_i . Podívejme se nejdříve jaký je

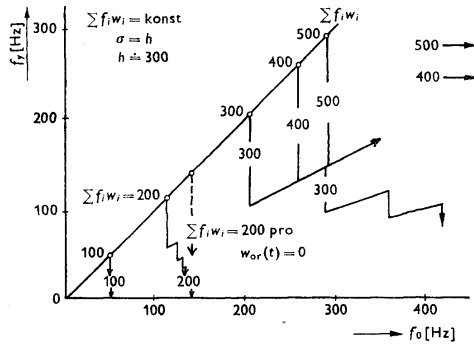


Obr. 6.

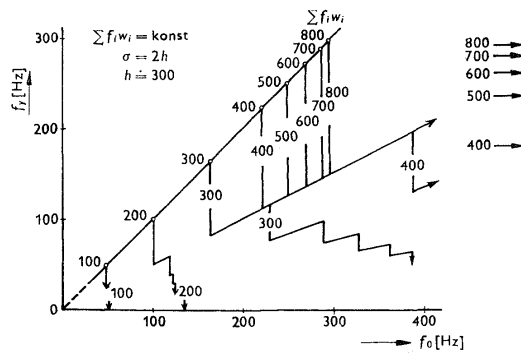
průběh vstupních postsynaptických signálů, tj. $x_{is}w_i$ a $x_{im}w_i$ při proměnném kmitočtu f_i impulsů $\eta_i(t)$, kde x_{im} je maximální (špičková) hodnota postsynaptického potenciálu. Idealizovaný průběh závislosti $x_{is}w_i$ na kmitočtu je soustava přímek procházejících počátkem souřadných os (obr. 6.). Průběhy $x_{im}w_i$ jsou křivky protínající vertikální osu v bodech, jejichž vertikální souřadnice jsou dány amplitudou impulsu $\xi_i(t)$ násobenou příslušnou vahou w_i . Asymptotami těchto křivek jsou přímky $x_{is}w_i$.

Na obr. 6. máme zakreslenou situaci pro několik různých hodnot w_i . Provedme nyní přechod od proměnného f_i a konstantního w_i ke konstantní hodnotě $f_i w_i = \text{konst}$. Je zřejmé, že podmínku $f_i w_i = \text{konst}$ splňuje přímka rovnoběžná s horizontální osou. Tato přímka protíná řadu čar $x_{is}w_i$ jimž odpovídá příslušné $x_{im}w_i$.

Vezměme např. přímku označenou p (obr. 6) a jděme po ní směrem k vyšším kmitočtům. Této přímce přísluší průběh maximální hodnoty signálu X_{im} (pro $x_{is}w_i = 100$), který se k ní asymptoticky blíží pro $t_i \rightarrow \infty$. Podobně pro jiné hodnoty $x_{is}w_i = \text{konst}$ dostaneme obdobné průběhy X_{im} stejného charakteru. Provedeme nyní zobecnění



Obr. 7a.

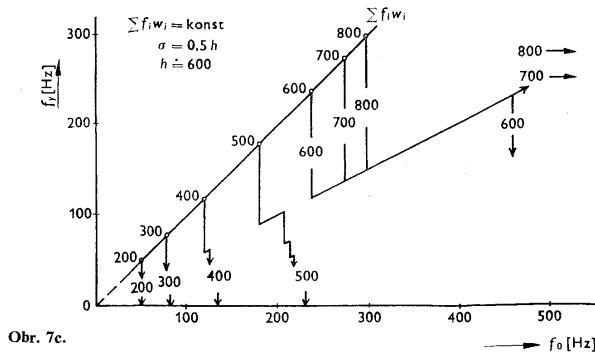


Obr. 7b.

pro případ, kdy signály $\eta_i(t)$ přicházejí na n synapsí současně. Každá synapse pak přispívá svým dílem $x_{is}w_i$ k hodnotě celkového postsynaptického signálu $\sum_1^n x_{is}w_i$ a pro další vyhodnocování postačí změnit v obr. 6 označení souřadných os z $x_{is}w_i$ na $\sum_1^n x_{is}w_i$ a z f_i na f_0 (viz dále).

Vyděme nyní z předpokladu, že $f_1 \doteq f_2 \doteq \dots \doteq f_n$ a váhy w_i všech vstupů jsou stejné a kladné. Pak v ideálním případě střídavá složka celkového postsynaptického potenciálu, vzniklá složením postsynaptických signálů všech synapsí, má okamžitou hodnotu kmitočtu f_0 proměnnou v mezích

$$(6) \quad f_{im} \leq f_0 \leq \sum_1^n f_i,$$



kde f_{im} je největší ze všech vstupních kmitočtů f_i . Při konstantním celkovém vstupním postsynaptickém signálu

$$(7) \quad \sum_1^n x_{is} w_i = \text{konst}$$

maximální hodnota celkového vstupního postsynaptického signálu $(X_{im})_{\max}$ je největší pro $f_0 \rightarrow 0$ a s růstem $f_0 \rightarrow \infty$ se asymptoticky blíží hodnotě $\sum_1^n x_{is} w_i$.

Ze soustavy křivek X_{im} (obr. 6) jsou odvozeny vztahy mezi f_y a f_0 (uvedené na obr. 7a, b, c) pro neuron bez adaptace. Pro jejich obvození byl použit vztah mezi f_y a $\sum_1^n x_i(t) w_i$ při respektování příslušného poměru mezi prahem h a σ (obr. 4a). Tvar lomené sestupné části je určen tvarem průběhu refrakterní fáze, neboť při $w_{or}(t) \neq 0$ maximální hodnota vstupního signálu X_{im} po určitou dobu po předcházejícím vybuzení nemůže přesáhnout okamžitou hodnotu prahu $w_0(t)$ a k vybuzení dojde až v následujícím okamžiku, ve kterém je splněna podmínka $X_{im} \geq w_0(t)$. V takovém případě dochází k dělení kmitočtu a pro vztah mezi f_0 a f_y platí

$$f_0 = m \cdot f_y,$$

kde $m = 1, 2, \dots$. V závislosti na tvaru refrakterní fáze se samozřejmě mění tvar sestupné části vztahů z obr. 7a, b, c tak, že se jednotlivé úseky, v nichž dochází k dělení kmitočtu, zkracují nebo prodlužují podle toho, jak se zkracuje resp. prodlužuje refrakterní fáze. Průběh refrakterní fáze můžeme jednoduchým způsobem odvodit ze závislosti mezi f_y a $\sum_1^n x_i(t) w_i$ (obr. 4a) nahradíme-li příslušné kmitočty f_y jejich periodami $T_{f_y} = 1/f_y$, čímž dostaneme přímo průběh $w_{0i}(t)$ v závislosti na čase (obr. 4b). Při nulové hodnotě $w_{0i}(t)$ a při zachování podmínky $f_{y\max} = 300$ Hz (absolutní refrakterní doba při níž $w_{0i}(t) > \sum_1^n x_i(t) w_i$ je rovna 3,3 ms) by tvar vztahů mezi f_y a f_0 pro hodnoty $\sum_1^n f_i w_i < 300$ byl vyjádřen jedenkrát lomenou čarou (např. pro $\sum_1^n f_i w_i = 200$ je naznačen čárkovaně na obr. 7a). Pro větší hodnoty ($\sum_1^n f_i w_i > 300$, viz obr. 7a) by k dělení stejně docházelo, ale až po dosažení meze $f_0 = f_y$. Je třeba podotknout, že vztahy z obr. 7a, b, c platí pouze pro ustálený stav, což je do jisté míry omezením. Hodnota prahu je zde vyjádřena kmitočtem $h = \sum_1^n f_i w_i$ (stejně jako vstupní signál). Převod na hodnotu prahu vyjádřenou v amplitudě postsynaptických impulsů $\xi_i(t)$ (pro $w_i = 1$) je patrný ze stupnic na vertikální ose v obr. 6. Vztahy mezi f_y a f_0 uvedené v obr. 7a, c, b, platí pouze pro hodnoty postsynaptického potenciálu spadající do oblasti 0 až $\sigma + h$ (obr. 4a) za výše uvedených předpokladů. Pro signály zasahující do oblasti paradoxní fáze bychom dostali zcela jiné závislosti, jimiž se v této práci nebudeme zabývat. Z grafů na obr. 7a, b, c vidíme, neuron může být vybuděn i signály, jejichž střední hodnota je podprahová. Šípkami v pravé části grafů je naznačena limitní hodnota výstupního signálu ($\sum f_i = f_0 \rightarrow \infty$) pro příslušné úrovně vstupního signálu vyznačené čísly.

Ze vztahů mezi f_y a f_0 pro různé hodnoty h a σ je možno vyvodit následující prosté závěry:

1. Při konstantní hodnotě prahu ($h = \text{konst}$) a proměnné šířce aktivní oblasti ($\sigma \neq \text{konst}$) se při zvětšování σ rozšiřuje rozsah zpracovávaných signálů k vyšším úrovním (srovnejte obr. 7a a 7b). K potlačování nižších úrovní sice nedochází, ale zhoršuje se schopnost rozlišení jednotlivých úrovní, neboť jejich vzájemně rozdíl se zmenšují.
2. Při změně hodnoty prahu ($h \neq \text{konst}$) a neproměnné šířce aktivní oblasti ($\sigma = \text{konst}$) dochází současně ke změně dynamického rozsahu i k potlačování nízkých úrovní signálu (srovnejte 7a a 7c).

Situaci podle 1. mohou způsobit *pouze* vnitřní změny v modelu neuronu. Zpětnými vazbami v neuronové síti nemůže být tato situace způsobena. Situaci podle 2. způsobuje např. existence zpětných vazeb. Obecně každý signál přicházející na libovolný vstup ovlivňuje efektivní hodnotu prahu vzhledem k signálům přicházejícím na ostatní vstupy [3]. Kromě toho je myslitelná situace, kdy postupně se měnící váhy

synapsí způsobují celkové posouvání zpracovávaných úrovní signálu, v podstatě násobení hodnot $\sum_1^n f_i w_i$ konstantou (v obr. 7a).

S použitím grafů z obr. 7. je možné řešit i složitou síť sestávající z většího počtu neadaptivních neuronů. Známe-li v neuronové síti v každém časovém okamžiku hodnoty $\sum_1^n f_i w_i$ a f_0 , pak např. z grafu na obr. 6 můžeme odečíst příslušnou hodnotu f_y pro daný prvek sítě. Takto je třeba postupně zpracovávat celou síť, což by bylo pro větší počet prvků v síti značně pracné. Zvláště pak zavedením zpětných vazeb a adaptace by se celá situace značně zkomplikovala. Vlivem adaptace se postupně zvyšuje práh a proto dochází i při konstantním vstupním signálu k samovolnému dosti obtížně stanovitelnému posunu v příslušném grafu [4]. Snazší cestou stanovení vlastností sítě je modelování elektronickými obvody s předem zadanými vlastnostmi.

Na závěr uvedeme ukázkou průběhu vstupního a výstupního signálu elektronického modelu neuronu. Z důvodů snadnější realizace byl volen kmitočet jeho výstupního signálu $f_{y, \text{poč max}} \cong 10 \text{ kHz}$ a $f_{y, \text{ust max}} \cong 2 \text{ kHz}$ (viz obr. 4a), „adaptivní“ časová konstanta $\tau_a \cong 10 \text{ ms}$ (viz obr. 3) a „synaptická“ časová konstanta $\tau \cong 0,5 \text{ ms}$ (viz obr. 2b).

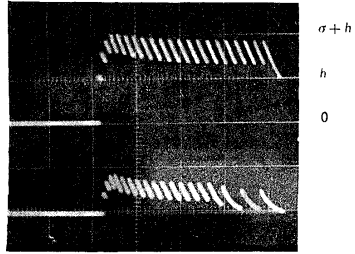
Na obr. 8a shora je zachycen vstupní signál nepřesahující hodnotu $\sigma + h$ (viz obr. 4a). Dolní záznam zachycuje výstupní signál, vyjádřený již jako postsynaptický potenciál. Z počátku výstupní signál sleduje signál vstupní (co do kmitočtu), ke konci záznamu dochází k dělení kmitočtu vlivem vzrůstu $w_{0a}(t)$. Na obr. 8b vstupní signál přesahuje hodnotu $\sigma + h$, což má za následek vznik silného signálu formujícího paradoxní fázi a dochází k útlumu. Po počátečním útlumu a při poklesu vstupního signálu dochází k opětovnému vybuzení s dělením kmitočtu. Na obr. 8c je situace analogická případu na obr. 8a pro jinou hodnotu adaptivní časové konstanty ($\tau_a \cong 1 \text{ ms}$), kdy k dělení kmitočtu dojde zřetelně dříve.

Je možno očekávat, že v případě zapojení několika modelů neuronu za sebou tak, že výstupní signál jednoho je vstupním signálem následujícího, se bude při konstantním signálu na vstupu sítě postupně snižovat hustota (kmitočet) impulsů na výstupu sítě. Bude-li práh všech prvků $h > 1$ (při vyjádření velikosti prahu v amplitudě vstupních impulsů $\xi_i(t)$ pro $w_i = 1$), bude docházet ke zvětšování počátečního zpoždění a současně s tendencí k udržování stále hustoty v počátku průběhu k postupnému, s počtem stupňů se zrychlujícímu, klesání konce výstupního signálu k nule. Tím je dosaženo stejného jevu jako ve [4].

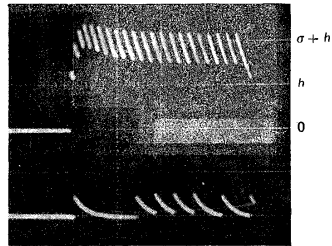
Zapojení modelu neuronu bude uvedeno později současně s výsledky dosaženými ve složitějším modelu neuronové sítě.

(Došlo dne 30. dubna 1965.)

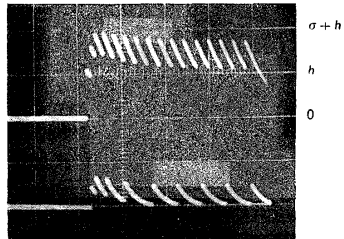
Obr. 8a.



Obr. 8b.



Obr. 8c.



- [1] J. Gecsei: Kybernetické modely neuronu (kandidátská disertační práce). Praha 1962.
- [2] J. Macků, P. Nádvořník: Elektronický model neuronu podle N. I. Vvedenského. Kybernetika 1, (1965), 1, str. 56—61.
- [3] K. Kűpfműller, V. Jenik: Über die Nachrichtenverarbeitung in der Nervenzelle. Kybernetik 1, (Jan. 1961), 1, str. 1—6.
- [4] L. D. Harmon: Studies with Artificial Neurons, I. Kybernetik 1, (Dez. 1961), 3, str. 90—101.

SUMMARY

Neuron Model

PETR HIRŠL

The paper contains the results of a graphical solution of the relationship between the output and the input signal of a nerve cell assuming a threshold varying with time. The effect of changes in the threshold in relation to the width of the activity area in which the output signal $y(t) > 0$ is evaluated. The analysis results in graphs illustrating the output frequency f_y as a function of the instantaneous frequency f_0 and allowing to solve more complicated nerve connections with nonadapting neurons. Finally, some results obtained with the biological neuron are shown.

Inž. Petr Hiršl, Katedra fyzikální elektroniky fakulty technické a jaderné fyziky, Břehová 7, Praha 1.