

О.В. ЩУР^{1,2}

¹ Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова НАН України
(Вул. Метрологічна, 14-б, Київ 03143; e-mail: olha.shchur@bitp.kiev.ua)

² Інститут експериментальної медицини
(Вул. Сігонь, 43, Будапешт 1083, Угорщина; e-mail: shchur.olha@koki.hu)

ВИХІДНИЙ ПОТІК ЗВ'ЯЗУЮЧОГО НЕЙРОНА З ПОРОГОМ 2, СТИМУЛЬОВАНОГО ПРОЦЕСОМ ВІДНОВЛЕННЯ

УДК 539

Інформація в мозку передається між нейронами за допомогою стереотипних електричних імпульсів, які називаються спайками. Оскільки активність біологічних нейронів є випадковою, ми вивчаємо статистику нейронної активності, а саме часових інтервалів між послідовно згенерованими нейроном спайками. Нейрон перетворює випадковий потік вхідних імпульсів в інший, вихідний потік. Вхідний потік у цій роботі описується як точковий процес відновлення. У ролі нейронної моделі розглядається модель зв'язуючого нейрона з порогом 2. Отримано зв'язок між перетвореннями Лапласа функції розподілу міжспайкових інтервалів для вхідного потоку імпульсів та для вихідного потоку, згенерованого у відповідь на цей стимул. Отримане співвідношення дозволяє знайти саму функцію розподілу та всі її моменти. Отримані формули були застосовані до випадку, коли вхідний процес є процесом Ерланга. Зокрема, для розглянутого випадку було знайдено залежність регулярності нейронної активності від параметрів вхідного потоку та фізичних параметрів нейронної моделі.

Ключові слова: зв'язуючий нейрон, процес Пуассона, процес відновлення, міжспайковий інтервал, функція розподілу ймовірностей, моменти функції розподілу.

1. Вступ

Більшість нейронів передають інформацію за допомогою стереотипних короткочасних електричних імпульсів – потенціалів дії, або спайків. Спайки можуть бути згенеровані, коли напруга на нейронній мембрані досягає певного порогового значення. Згенерований потенціал дії може передавати-

ся по відростку нейрону, що називається аксоном, до інших нейронів.

Варто звернути увагу, що інформація у нервовій системі зазвичай передається не формою електричних імпульсів, а їхнім точним часовим положенням [1]. Окрім цього, нейронна активність є випадковою [2, 3]. Дослідники прагнуть зрозуміти нейронний код – як саме інформація кодується у вихідний нейронний активності. Для цього вони описують нейронну активність (послідовність згенерованих нейроном спайків) за допомогою стохастичних точкових процесів [4]. Метою таких досліджень є зрозуміти внесок структури послідовності імпульсів, які надходять у нейрон,

Цитування: Щур О.В. Вихідний потік зв'язуючого нейрона з порогом 2, стимульованого процесом відновлення. *Укр. фіз. журн.* **68**, № 3, 170 (2023).

Citation: Shchur O.V. Output stream of binding neuron with threshold 2 stimulated with renewal process. *Ukr. J. Phys.* **68**, No. 3, 170 (2023). <https://doi.org/10.15407/ujre68.3.170>.

процесу обробки нейроном цих імпульсів та біофізичних властивостей нейрона на його вихідну активність.

У даній роботі ми досліджуємо, як відбувається перетворення нейроном вхідної послідовності імпульсів на вихідну, див. рис. 1. У ролі нейронної моделі ми розглядаємо модель зв'язуючого нейрона (ЗН), яка була запропонована у роботі [5]. У цій моделі кожен вхідний імпульс зберігається в нейроні в незмінному вигляді протягом фіксованого часу $\tau \in]0; \infty[$, який називається часом зберігання внутрішньої пам'яті. Після τ одиниць часу вхідний імпульс повністю зникає. Також модель ЗН характеризується порогом збудження $N_0 \in \{2, 3, 4, \dots\}$. Значення порога N_0 вказує, скільки вхідних імпульсів повинно одночасно зберігатися у нейроні, щоб викликати генерацію вихідного імпульсу. У цій роботі ми розглядатимемо лише випадок порога $N_0 = 2$.

Статистика активності ЗН з порогом 2 уже досліджувалася раніше [6], проте у ролі вхідного стимулу розглядався лише стаціонарний процес Пуассона, який є найпростішим точковим процесом. Інтенсивність стаціонарного процесу Пуассона не залежить від історії точкового процесу (моментів приходу попередніх імпульсів) і часу та є сталою. У цій роботі ми розширюємо попередній результат до випадку, коли вхідний стимул є реалізацією певного стаціонарного точкового процесу відновлення. Добре відомо, що в будь-якій аналітичній задачі щодо стохастичних точкових процесів заміна процесу Пуассона більш загальним процесом є складним завданням [4, ст. 277], [7, ст. 5-6]. Для стаціонарного точкового процесу відновлення інтенсивність процесу залежить лише від того, скільки часу пройшло з моменту настання останньої події (надходження останнього імпульсу). Стаціонарний процес відновлення повністю описується функцією розподілу інтервалів між послідовними подіями. Для послідовності спайків такий часовий інтервал називається міжспайковим інтервалом (МСІ). Вважатимемо, що нам відома функція розподілу МСІ для вхідного процесу відновлення, і позначатимемо її як $p^{in}(t)$, де t — довжина МСІ. Задача, поставлена у цій роботі, полягає у знаходженні зв'язку між функцією розподілу для вхідної послідовності імпульсів $p^{in}(t)$, яка є реалізацією певного процесу відновлення, та функцією розподілу МСІ $p^{out}(t)$ для вихідної послідов-

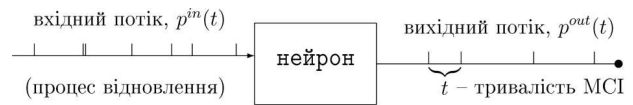


Рис. 1. Схематичне зображення поодинокого імпульсного нейрона, що перетворює вхідний потік імпульсів з розподілом МСІ $p^{in}(t)$, де t — довжина МСІ, на інший, вихідний потік з розподілом МСІ $p^{out}(t)$

ності спайків, згенерованої ЗН з порогом 2 у відповідь на стимуляцію такою послідовністю імпульсів, див. рис. 1. Отримані результати були застосовані до випадку, коли вхідні МСІ розподілені згідно з розподілом Ерланга. Окрім функції розподілу вихідних МСІ, для такого випадку були знайдені всі моменти цієї функції розподілу, а також коефіцієнт варіації МСІ.

Коефіцієнт варіації дозволяє кількісно визначити регулярність процесу відновлення [4]. Якщо нейронну активність можна описати процесом Пуассона, то коефіцієнт варіації МСІ рівний одиниці і кажуть, що нейронна активність є нерегулярною. Чим меншим за одиницю є коефіцієнт варіації МСІ, тим більш регулярною є нейронна активність. Для нейронів, що розташовані у різних ділянках кори головного мозку, характерними є різні значення коефіцієнта варіації МСІ [2, 3] у залежності від того, яку функціональну роль виконує певна ділянка кори. Більше того, керування варіативністю нейронної активності є важливим для вивчення моторних навичок [8], а також успішного виконання завдань з затриманою відповіддю, які вимагають зберігання інформації у робочій пам'яті [9]. У цій роботі показано, як саме можна керувати варіативністю активності ЗН. Таким механізмом є регулювання рівня повільного соматичного калієвого гальмування.

2. Функція розподілу МСІ

та її моменти: загальні співвідношення

У роботі [10] було отримано перетворення Лапласа функції розподілу вихідних МСІ для зв'язуючого нейрона з порогом 2 з миттєвим збуджувальним зворотним зв'язком у випадку, коли нейрон стимулюється стохастичним точковим процесом відновлення:

$$\mathcal{L}\{p^{out}(t); s\} = \frac{\mathcal{L}\{\chi(\tau - t)p^{in}(t); s\}}{1 - \mathcal{L}\{\chi(t - \tau)p^{in}(t); s\}}, \quad (1)$$

де τ — час зберігання внутрішньої пам'яті в моделі зв'язуючого нейрона, $p^{in}(t)$ — функція розпо-

ділу МСІ для вхідного процесу відновлення, $\chi(t)$ позначає функцію Хевісайда. Наявність миттєвого зворотного зв'язку означає, що на початку кожного МСІ у ЗН уже зберігається один імпульс, який після τ одиниць часу зникає.

Окрім цього, у роботі [11] було отримано зв'язок між перетвореннями Лапласа функції розподілу вихідних МСІ для імпульсного нейрона, що стимулюється процесом відновлення, з миттєвим збуджувальним зворотним зв'язком $p^{o-if}(t)$, того самого нейрона без зворотного зв'язку $p^o(t)$ та вхідного процесу $p^{in}(t)$:

$$\mathcal{L}\{p^{o-if}(t); s\} = \frac{\mathcal{L}\{p^o(t); s\}}{\mathcal{L}\{p^{in}(t); s\}}. \quad (2)$$

Зауважимо, що $p^o(t)$ в формулі (2) збігається з шуканим розподілом $p^{out}(t)$, означеним вище.

Отже, з рівняння (1) та (2) можна отримати такий вираз для перетворення Лапласа функції розподілу вихідних МСІ для зв'язуючого нейрона з порогом 2 без зворотного зв'язку у випадку, коли нейрон стимулюється стохастичним точковим процесом відновлення з функцією розподілу МСІ $p^{in}(t)$:

$$\mathcal{L}\{p^{out}(t); s\} = \frac{\mathcal{L}\{p^{in}(t); s\} \mathcal{L}\{\chi(\tau - t)p^{in}(t); s\}}{1 - \mathcal{L}\{\chi(t - \tau)p^{in}(t); s\}}. \quad (3)$$

Обернувши перетворення Лапласа у виразі (3), можна отримати функцію розподілу $p^{out}(t)$ вихідних МСІ для ЗН з порогом 2, що стимулюється потоком відновлення. До того ж перетворення Лапласа функції розподілу $p^{out}(t)$ дозволяє обчислити всі її моменти:

$$\begin{aligned} \mu_m &= \int_0^\infty t^m p^{out}(t) dt = \\ &= (-1)^m \frac{d^m \mathcal{L}\{p^{out}(t); s\}}{ds^m} \Big|_{s=0}. \end{aligned} \quad (4)$$

Зверніть увагу, що у наближенні нескінченної пам'яті, коли $\tau \rightarrow \infty$, перетворення Лапласа функції розподілу для вихідного потоку $\mathcal{L}\{p^{out}(t); s\}$ є квадратом перетворення Лапласа функції розподілу для вхідного потоку $\mathcal{L}\{p^{in}(t); s\}$. Тому функція розподілу вихідних МСІ для ЗН з порогом 2 буде функцією розподілу часів до другого спайку для вхідного процесу відновлення. Зауважте, що випадок нескінченної пам'яті у моделі ЗН ідентичній моделі ідеального інтегратора, описаній у [12].

3. Випадок пуассонівського вхідного потоку

Розглянемо ЗН з порогом 2, стимульований потоком збуджувальних імпульсів, який є реалізацією точкового процесу Пуассона з постійною інтенсивністю $\lambda > 0$. Тоді інтервали між вхідними імпульсами розподілені експоненційно згідно з формулою

$$p^{in}(t) = \lambda e^{-\lambda t}. \quad (5)$$

Як уже було зазначено вище, для такого випадку у роботі [6] були одержані явні вирази для функції розподілу вихідних МСІ, а також для середнього МСІ. Окрім цього, у роботі [13] також було знайдено коефіцієнт варіації МСІ. Наша задача у цьому розділі полягає в тому, щоб знайти всі інші моменти функції розподілу МСІ для ЗН з порогом 2, стимульованого процесом Пуассона.

Підстановка функції розподілу вхідних МСІ (5) у вираз (3) для перетворення Лапласа функції розподілу вихідних МСІ дозволяє знайти всі моменти цього розподілу, використовуючи співвідношення (4):

$$\begin{aligned} \mu_m &= \frac{m!}{\lambda^m} \sum_{k=0}^m \frac{1}{k!} \left(\sum_{j=0}^k \frac{(-1)^j j!}{(e^{\lambda\tau} - 1)^{j+1}} \times \right. \\ &\times B_{k,j}(g_1, g_2, \dots, g_{k-j+1}) \Big) \times \\ &\times \left((-1)^k (e^{\lambda\tau} - 1)(m - k + 1) + \right. \\ &+ \left. \sum_{l=1}^{m-k} \frac{(-1)^{k+l}(m - k - l + 1)}{l!} e^{\lambda\tau} (\lambda\tau)^l \right), \\ g_l &= (\lambda\tau)^l e^{\lambda\tau} + (-1)^{l+1} l!, \end{aligned} \quad (6)$$

де $B_{k,j}(g_1, g_2, \dots, g_{k-j+1})$ позначають неповні експоненційні поліноми Белла. Тут $B_{0,0} = 1$ і $B_{k,0} = 0$ для $k \geq 1$.

Поклавши у виразі (6) $m = 1$, для середнього МСІ отримаємо формулу, що збігається з отриманою раніше [6, ст. 1823].

Згідно з (6) при $m = 2$, другий момент у випадку стимуляції процесом Пуассона має такий вигляд:

$$\mu_2 = \frac{6e^{2\lambda\tau} + e^{\lambda\tau}(2\lambda\tau - 6) + 2}{\lambda^2(1 - e^{\lambda\tau})^2}, \quad (7)$$

а для третього моменту ($m = 3$) маємо:

$$\mu_3 = \frac{3}{\lambda^3(e^{\lambda\tau} - 1)^3} (-2 + 8e^{3\lambda\tau} + e^{\lambda\tau}(8 - 2\lambda\tau + \lambda^2\tau^2) + e^{2\lambda\tau}(-12 + 6\lambda\tau + \lambda^2\tau^2)). \quad (8)$$

На рис. 2 можна бачити графіки залежності другого μ_2 , графік (а), та третього моментів μ_3 , графік (б), від інтенсивності вхідного процесу Пуассона λ , обчислені згідно з формулами (7) і (8) (суцільні лінії). Для чисельної перевірки цих формул було проведено чисельне моделювання стохастичної динаміки ЗН з порогом 2 з часом зберігання внутрішньої пам'яті $\tau = 20$ мс для різних значень λ . Результати чисельного моделювання позначені ромбами. На рис. 2 бачимо хороше співпадіння аналітичних формул, отриманих у цій роботі, та результатів чисельного моделювання.

4. Випадок вхідного потоку Ерланга

Оскільки опис розподілу МСІ гамма-розподілом широко використовується в теоретичних [14] та експериментальних [2] дослідженнях, розглянемо також випадок, коли вхідні МСІ розподілені згідно з розподілом Ерланга порядку n , що є частковим випадком гамма-розподілу:

$$p^{\text{in}}(t) = \lambda e^{-\lambda t} \frac{(\lambda t)^{n-1}}{(n-1)!}, \quad \lambda > 0, \quad n = 1, 2, \dots \quad (9)$$

Розподіл Ерланга порядку 1 відповідає випадку процесу Пуассона, розглянутому вище.

Підставивши вираз (9) у ролі розподілу вхідних МСІ $p^{\text{in}}(t)$ у формулу (3), отримаємо такий вираз для перетворення Лапласа функції розподілу вихідних МСІ $p^{\text{out}}(t)$:

$$\mathcal{L}\{p^{\text{out}}(t); s\} = \frac{\lambda^n}{(s + \lambda)^n} \times \frac{\frac{\lambda^n}{(s + \lambda)^n} - e^{-\tau(\lambda + s)} \lambda^n \sum_{k=0}^{n-1} \frac{\tau^k}{k!(s + \lambda)^{n-k}}}{1 - e^{-\tau(\lambda + s)} \lambda^n \sum_{k=0}^{n-1} \frac{\tau^k}{k!(s + \lambda)^{n-k}}}. \quad (10)$$

Обернувши перетворення Лапласа (10), можна отримати вираз для функції розподілу $p^{\text{out}}(t)$. Аналітична форма цього виразу буде залежати від довжини вихідного МСІ t . Так, для $m = 0, 1, 2, \dots$, якщо $m\tau \leq t < (m + 1)\tau$, то

$$p^{\text{out}}(t) = \lambda^{n(m+2)} e^{-\lambda t} \times$$

$$\begin{aligned} & \times \sum_{m_0+m_1+\dots+m_{n-1}=m} \binom{m}{m_0, m_1, \dots, m_{n-1}} \times \\ & \times \frac{\tau^{\sum_{k=0}^{n-1} km_k}}{\prod_{k=0}^{n-1} (k!)^{m_k}} \frac{(t - m\tau)^{n(m+2) - \sum_{k=0}^{n-1} km_k - 1}}{\left(n(m+2) - \sum_{k=0}^{n-1} km_k - 1\right)!} + \\ & + e^{-\lambda t} \sum_{l=2}^{m+1} \lambda^{nl} \times \\ & \times \sum_{m_0+m_1+\dots+m_{n-1}=l-2} \binom{l-2}{m_0, m_1, \dots, m_{n-1}} \times \\ & \times \frac{\tau^{\sum_{k=0}^{n-1} km_k}}{\prod_{k=0}^{n-1} (k!)^{m_k}} \frac{\left(t - (l-2)\tau\right)^{nl - \sum_{k=0}^{n-1} km_k - 1}}{\left(nl - \sum_{k=0}^{n-1} km_k - 1\right)!} - \\ & - \sum_{p=0}^{n-1} \frac{\tau^p}{p!} \frac{\left(t - (l-1)\tau\right)^{nl-p - \sum_{k=0}^{n-1} km_k - 1}}{\left(nl - p - \sum_{k=0}^{n-1} km_k - 1\right)!}. \quad (11) \end{aligned}$$

Поклавши в останній формулі $n = 1$, отримаємо вираз для функції розподілу для ЗН з порогом 2, стимульованого пуассонівським потоком імпульсів, що повністю збігається з отриманим раніше виразом [6, рівн. (3)].

На рис. 3, графік (а), можна бачити розподіл вхідних МСІ Ерланг-2 з заданою інтенсивністю. На графіку (б) зображено розподіл вихідних МСІ для ЗН з конкретними фізичними параметрами за стимуляції процесом Ерланг-2, побудований згідно з аналітично отриманою формулою (11) для $n = 2$. На графіку (в) цей самий розподіл отриманий у результаті чисельного моделювання методом Монте-Карло стохастичної динаміки ЗН з

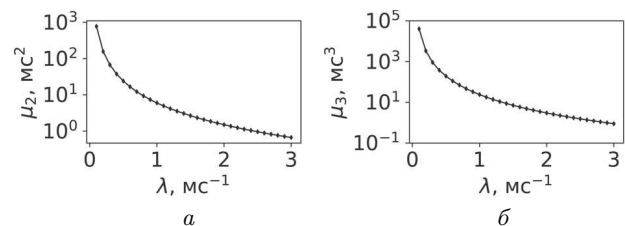


Рис. 2. Приклад залежності другого μ_2 , графік (а), та третього μ_3 , графік (б), моментів функції розподілу МСІ для ЗН з порогом 2, стимульованого процесом Пуассона, від інтенсивності цього процесу λ . Ромби – результати чисельного моделювання методом Монте-Карло, суцільна лінія – обчислення згідно з формулами (7) і (8). Тут $\tau = 20$ мс

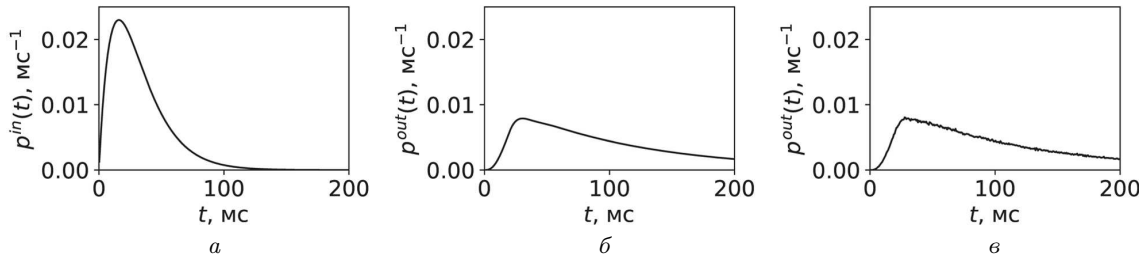


Рис. 3. Приклад функції розподілу МСІ для вхідного потоку Ерланг-2 (графік (а), використано рівняння (9), $n = 2$) та вихідного потоку ЗН з порогом 2, стимульованого вхідним потоком Ерланг-2 (графік (б), використано рівняння (11), $n = 2$). Для обох графіків $\lambda = 62,5 \text{ с}^{-1}$. $\tau = 20 \text{ мс}$ для графіка (б). Графік (с) – результат моделювання методом Монте-Карло стохастичної поведінки ЗН з тими ж фізичними параметрами, що і для графіка (б)

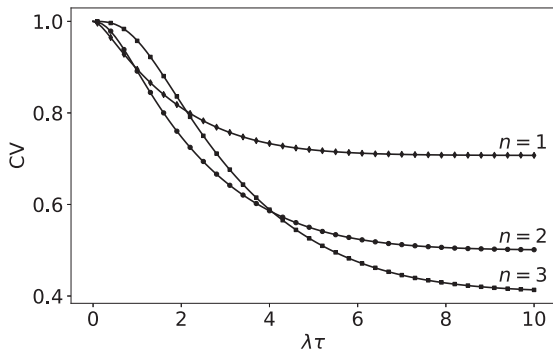


Рис. 4. Приклади залежності коефіцієнта варіації для ЗН з порогом 2, стимульованого процесом Ерланга, від $\lambda\tau$ для різних значень порядку n вхідного процесу. Суцільні лінії – результати аналітичних розрахунків згідно з формулою (16) для відповідних значень n . Ромби, круги та квадрати – результати чисельного моделювання стохастичної динаміки ЗН з порогом 2 з параметрами $\tau = 20 \text{ мс}$ та $\lambda \in [0,005; 0,5] \text{ мс}^{-1}$. Ромби відповідають моделюванню стохастичної динаміки ЗН, стимульованого процесом Пуассона, круги – процесом Ерланг-2, квадрати – процесом Ерланга порядку 3

тими самими фізичними параметрами. Знову бачимо повне узгодження аналітичних та чисельних результатів.

Також використовуючи співвідношення (4) між моментами функції розподілу та її перетворенням Лапласа, який у випадку, що розглядається, дається виразом (10), можемо знайти всі моменти μ_m функції розподілу вихідних МСІ $p^{\text{out}}(t)$ за стимуляції потоком Ерланга порядку n :

$$\mu_m = \frac{m!}{\lambda^m} \sum_{n_1=0}^m \frac{1}{n_1!} \sum_{j=0}^{n_1} \frac{(-1)^j j!}{\left(e^{\lambda\tau} - \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\lambda\tau)^k}{k!} \right)^{j+1}} \times$$

$$\begin{aligned} & \times B_{n_1, j}(f_1, f_2, \dots, f_{n_1-j+1}) \left(\sum_{n_2=0}^{m-n_1} (-1)^{n_1+n_2} e^{\lambda\tau} \times \right. \\ & \times (\lambda\tau)^{n_2} \frac{(2n+m-n_1-n_2-1)!}{n_2!(m-n_1-n_2)!(2n-1)!} - \\ & - \sum_{n_2=0}^{\min(n-1, m-n_1)} \frac{(-1)^{n_1+n_2} (2n+m-n_1-n_2-1)!}{n_2!(m-n_1-n_2)!(2n-1)!} \times \\ & \left. \times \sum_{k=0}^{n-1-n_2} \frac{(\lambda\tau)^{k+n_2}}{k!} \right), \\ & f_l = (\lambda\tau)^l e^{\lambda\tau} - (-1)^l \sum_{k=0}^{n-1} (\lambda\tau)^k \frac{(n-k+l-1)!}{k!(n-k-1)!}. \end{aligned} \quad (12)$$

У випадку, коли вхідні МСІ розподілені згідно з розподілом Ерланг-2 (9), $n = 2$, з рівняння (12) отримуємо такі перші два моменти функції розподілу:

$$\mu_1 = \frac{4e^{\lambda\tau} - 2 - 2\lambda\tau}{\lambda(e^{\lambda\tau} - 1 - \lambda\tau)} \quad (13)$$

та

$$\mu_2 = \frac{20e^{2\lambda\tau} + 6(1 + \lambda\tau)^2 + 2e^{\lambda\tau}(-9 - 9\lambda\tau + 2\lambda^2\tau^2)}{\lambda^2(1 - e^{\lambda\tau} + \lambda\tau)^2}. \quad (14)$$

5. Коефіцієнт варіації МСІ

Середній МСІ μ_1 разом із другим моментом μ_2 функції розподілу МСІ можна використовувати для обчислення коефіцієнта варіації (CV) МСІ:

$$CV = \frac{\sqrt{\mu_2 - (\mu_1)^2}}{\mu_1}. \quad (15)$$

Для ЗН з порогом 2, що стимулюється процесом Ерланга порядку n , коефіцієнт варіації є таким:

$$CV = \frac{1}{\sqrt{n} \left(2 - e^{-\lambda\tau} \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\lambda\tau)^k}{k!} \right)} \times \left(2 + (n-3)e^{-\lambda\tau} \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\lambda\tau)^k}{k!} + \frac{2(\lambda\tau)^n e^{-\lambda\tau}}{(n-1)!} + \left(e^{-\lambda\tau} \sum_{k=0}^{n-1} \frac{(\lambda\tau)^k}{k!} \right)^2 \right)^{\frac{1}{2}}. \quad (16)$$

Якщо вхідний процес є процесом Пуассона, тобто коли $n = 1$, з останнього виразу отримуємо формулу для коефіцієнта варіації, що повністю узгоджується з отриманою раніше у роботі [13], де порівнювалася статистика активності ЗН з порогом 2, стимульованого процесом Пуассона, у двох випадках: за наявності миттєвого збуджувального зворотного зв'язку та за його відсутності.

Приклади залежності коефіцієнта варіації від $\lambda\tau$ для різних значень порядку n вхідного процесу Ерланга зображені на рис. 4. Суцільні лінії на графіку відображають аналітичні результати (формула (16) для $n = 1, 2, 3$), а ромби, круги та квадрати – результати чисельного моделювання методом Монте-Карло динаміки ЗН з конкретними фізичними параметрами. Результати чисельного моделювання свідчать на користь достовірності отриманої у цій роботі формули (16).

6. Висновки та обговорення

У цій роботі було отримано зв'язок між перетвореннями Лапласа функцій розподілу МСІ для вхідного потоку імпульсів, що є реалізацією певного процесу відновлення, та для вихідного потоку ЗН з порогом 2, стимульованого цим потоком. Отримане співвідношення (3) дозволяє знайти не тільки саму функцію розподілу вихідних МСІ, а і всі її моменти. Отримані формули були застосовані до випадку, коли вхідні МСІ розподілені згідно з розподілом Ерланга. Зокрема для розглянутого випадку було знайдено залежність коефіцієнта варіації МСІ від параметрів вхідного потоку та фізичних параметрів нейронної моделі. Отримані у цій роботі аналітичні результати було перевірено методом чисельного моделювання стохастичної динаміки нейрона.

Що стосується регулярності активності ЗН з порогом 2, стимульованого процесом Ерланга, з виразу (16) випливає, що коефіцієнт варіації МСІ залежить лише від добутку $\lambda\tau$. Можна показати, що зі зростанням $\lambda\tau$ коефіцієнт варіації монотонно спадає від 1 до $\frac{1}{\sqrt{2n}}$, де n – порядок вхідного процесу Ерланга. Останнє також справедливо при окремому розгляді залежності коефіцієнта варіації від λ та від τ . Зверніть увагу, що при $\tau \rightarrow \infty$, тобто у випадку нескінченної пам'яті (а також при $\lambda \rightarrow \infty$), отримуємо такий самий коефіцієнт варіації, що і для процесу Ерланга порядку $2n$ ($CV = \frac{1}{\sqrt{2n}}$). Це повністю узгоджується з тим, що для ЗН з порогом 2 з нескінченною пам'яттю, стимульованого процесом Ерланга порядку n , вихідний потік буде процесом Ерланга порядку $2n$ з тією ж інтенсивністю, що і вхідний процес¹.

З виразу для коефіцієнта варіації (16) бачимо, що коли вхідний потік є пуассонівським, то внаслідок обробки цього потоку зв'язуючим нейронним вихідний потік завжди буде більш регулярним, ніж вхідний. Окрім цього, оскільки для процесу Ерланга порядку n коефіцієнт варіації рівний $\frac{1}{\sqrt{n}}$, а для вихідного потоку ЗН з порогом 2 за стимуляції таким процесом коефіцієнт варіації лежить в межах від $\frac{1}{\sqrt{2n}}$ до 1, то регулярність нейронної активності може бути як і більшою, так і меншою за регулярність вхідного процесу Ерланга (9) в залежності від його інтенсивності λ та часу зберігання внутрішньої пам'яті ЗН τ . У свою чергу, час зберігання внутрішньої пам'яті τ у моделі ЗН контролюється рівнем повільного соматичного калієвого гальмування [5]. Отже, змінюючи рівень гальмування ЗН можна керувати регулярністю його активності.

У нещодавній роботі [15] було знайдено зв'язок між функціями розподілу МСІ для нейрона з гальмівним затриманим зворотним зв'язком, стимульованого процесом відновлення, для ідентичного нейрона, але без зворотного зв'язку, та для вхідного процесу відновлення. Задача була розв'язана для цілого класу імпульсних неадаптивних нейронів, який включає в себе модель ЗН, а також модель інтегруючого нейрона з втратами [12].

¹ Як уже було зазначено у розділі 2, для ЗН з порогом 2 з нескінченною пам'яттю функція розподілу вихідних МСІ буде функцією розподілу часів до другого спайку для вхідного процесу відновлення.

Розв'язок цієї задачі дозволяє обчислити функцію розподілу МСІ для нейрона зі зворотним зв'язком, якщо відома функція розподілу для нейрона без зворотного зв'язку. Проте функції розподілу вихідних МСІ для поодинокого нейрона, який належить класу, розглянутому у роботі [15], та стимулюється процесом відновлення, до цього часу знайдено не було. Так, функцію розподілу МСІ було знайдено для інтегруючого нейрона з втрачати лише за стимуляції процесом Пуассона [16–18], аналогічна ситуація з моделлю ЗН [6]. Отримані результати у цій роботі дозволяють продовжити дослідження статистики активності нейрона з гальмівним затриманим зворотним зв'язком, стимульованого процесом відновлення, розпочати у роботі [15].

Ця робота була підтримана Програмою фундаментальних досліджень Відділення Фізики і Астрономії Національної Академії Наук України “Індуковані шумом динаміка та кореляції в нерівноважних системах”, № 0120U101347, а також Дослідницькою мережею Лоранда Етвеша.

1. R. Brette. Philosophy of the spike: Rate-based vs. spike-based theories of the brain. *Front. Syst. Neurosci.* **9**, 151 (2015).
2. G. Maimon, J.A. Assad. Beyond Poisson: Increased spike-time regularity across primate parietal cortex. *Neuron* **62**, 426 (2009).
3. S. Shinomoto *et al.* Relating neuronal firing patterns to functional differentiation of cerebral cortex. *PLoS Comput. Biol.* **5**, e1000433 (2009).
4. D.H. Johnson. Point process models of single-neuron discharges. *J. Comput. Neurosci.* **3**, 275 (1996).
5. A.K. Vidybida. Inhibition as binding controller at the single neuron level. *BioSystems* **48**, 263 (1998).
6. O.K. Vidybida. Output stream of a binding neuron. *Ukr. Math. J.* **59**, 1819 (2007).
7. D. Cox. *Renewal theory*. 1st edition (Methuen & Co, 1962) [ISBN: 978-0412205705].
8. A.K. Dhawale, Maurice A. Smith, Bence P. Ölveczky. The role of variability in motor learning. *Annu. Rev. Neurosci.* **40**, 479 (2017).
9. A. Compte, C. Constantinidis, J. Tegnér, S. Raghavachari, M.V. Chafee, P.S. Goldman-Rakic, Xiao-Jing Wang. Temporally irregular mnemonic persistent activity in prefrontal neurons of monkeys during a delayed response task. *J. Neurophysiol.* **90**, 3441 (2003).
10. V. Arunachalam, R. Akhavan-Tabatabaei, C. Lopez. Results on a binding neuron model and their implications for

modified hourglass model for neuronal network. *Comput. Math. Methods Med.* **2013**, 374878 (2013).

11. A. Vidybida. Relation between firing statistics of spiking neuron with instantaneous feedback and without feedback. *Fluct. Noise Lett.* **14**, 1550034 (2015).
12. A.N. Burkitt. A review of the integrate-and-fire neuron model: I. Homogeneous synaptic input. *Biol. Cybern.* **95**, 1 (2006).
13. A.K. Vidybida. Output stream of binding neuron with instantaneous feedback. *Eur. Phys. J. B* **65**, 577 (2008).
14. P. Lansky, L. Sacerdote, C. Zucca. The Gamma renewal process as an output of the diffusion leaky integrate-and-fire neuronal model. *Biol. Cybern.* **110**, 193 (2016).
15. O. Shchur, A. Vidybida. Distribution of interspike intervals of a neuron with inhibitory autapse stimulated with a renewal process. *Fluct. Noise Lett.* **22**, 2350003 (2023).
16. A.K. Vidybida. Output stream of leaky integrate-and-fire neuron without diffusion approximation. *J. Stat. Phys.* **166**, 267 (2017).
17. A.K. Vidybida, O.V. Shchur. Moment-generating function of output stream of leaky integrate-and-fire neuron. *Ukr. J. Phys.* **66**, 254 (2021).
18. K. Kravchuk. Leaky integrate-and-fire neuron under Poisson stimulation. In *Proceedings of 2016 II International Young Scientists Forum on Applied Physics and Engineering (YSF)*, Kharkiv, Ukraine, October 10–14 (IEEE, 2016), p. 203.

Одержано 22.02.23

O. V. Shchur

OUTPUT STREAM OF BINDING NEURON WITH THRESHOLD 2 STIMULATED WITH RENEWAL PROCESS

Information is transmitted between neurons in a brain via typical electrical impulses, which are called spikes. Since the activity of biological neurons is random, the statistics of neuronal activity, namely, the time intervals between neuron-generated consecutive spikes, is studied. A neuron transforms a random stream of input impulses into another stream, the output one. The input stream is described in this paper as a renewal point process. As a neuronal model, a binding neuron with threshold 2 is considered. A relationship between the Laplace transforms of the probability density functions of the interspike intervals in the input stream of impulses and the output stream generated as a response to this stimulus has been obtained. The derived relationship enables the determination of the probability density function and all of its moments. The resulting formulas are applied to the case where the input process is the Erlang one. In the considered case, the dependence of the regularity of the neuronal activity on the input stream parameters and the physical parameters of the neuron model is found.

Keywords: binding neuron, Poisson process, renewal process, interspike interval, probability density function, moments of a distribution.