

Модел. и анализ информ. систем. Т. 16, № 4 (2009) 46–55

УДК 517.928 + 517.929

Уточнение оценки латентного периода для нейронов с синаптическим взаимодействием

Дунаева О.А.

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова

e-mail: OlauDy@gmail.com

получена 12 сентября 2009

Ключевые слова: биологический нейрон, уравнения с запаздыванием, асимптотические методы, синапс, латентный период

Рассмотрена задача вычисления задержки возникновения индуцированного спайка по отношению к моменту начала синаптического воздействия на импульсный нейрон. Получена асимптотическая оценка, имеющая первый порядок точности по отношению к величине, обратной к значению большого параметра.

Рассмотрим ситуацию, когда внешнее синаптическое воздействие на нейрон приводит к генерации спайка (это т.н. *индуцированный спайк* [3]). Интервал времени между началом внешнего воздействия и моментом начала индуцированного спайка будем называть *латентным периодом* реакции нейрона [3]. В работе [1] для латентного периода импульсного нейрона была получена асимптотическая оценка, имеющая нулевой порядок точности по величине, обратной к значению большого параметра. В работе [2] для изолированного импульсного нейрона получена асимптотическая оценка периода решения, имеющая первый порядок точности. В настоящей работе аналитическая техника работы [2] применяется для получения асимптотической оценки первого порядка точности для латентного периода нейрона.

1. Динамика изолированного нейрона

Введем следующие величины, формулы для которых были получены в работе [2]:

$$t_1 = \frac{\ln \lambda}{\lambda} (\alpha^{-1} + \alpha_1^{-1}) + \lambda^{-1} \int_0^1 \left[\frac{1}{\alpha_1 - f_{\text{Na}}(u)} - \frac{1}{\alpha} \right] \frac{du}{u} + \\ + \lambda^{-1} \int_1^\infty \left[\frac{1}{\alpha_1 - f_{\text{Na}}(u)} - \frac{1}{\alpha_1} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}),$$

$$I = \frac{f_K(0)}{\alpha} \ln \lambda + \int_0^1 \left[\frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} - \frac{f_K(0)}{\alpha} \right] \frac{du}{u} + \int_1^\infty \left[\frac{f_K(u)}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}),$$

$$J = \frac{\ln \lambda}{\lambda \alpha_2} + \lambda^{-1} \int_0^1 \left[\frac{1}{1 + f_{Na}(u)} - \frac{1}{\alpha_2} \right] \frac{du}{u} + \\ + \frac{\ln \lambda}{\lambda} + \lambda^{-1} \int_1^\infty \left[\frac{1}{1 + f_{Na}(u)} - 1 \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}),$$

$$K = \frac{f_K(0)}{\alpha_2} \ln \lambda + \int_0^1 \left[\frac{f_K(u)}{1 + f_{Na}(u)} - \frac{f_K(0)}{\alpha_2} \right] \frac{du}{u} + \int_1^\infty \left[\frac{f_K(u)}{1 + f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u} + o(\lambda^{-1}).$$

С помощью введенных обозначений можно сформулировать следующую теорему, которая является расширенным вариантом формулировки теоремы из работы [2]:

Теорема 1. Пусть дважды непрерывно дифференцируемые положительные функции $f_{Na}(u)$ и $f_K(u)$ монотонно убывают и при $u \rightarrow \infty$ стремятся к нулю быстрее, чем $O(u^{-1})$, т.е. найдется такое $\varepsilon > 0$, что при $u \rightarrow \infty$ выполнены соотношения $f_{Na}(u) = O(u^{-1-\varepsilon})$; $f_K(u) = O(u^{-1-\varepsilon})$. Пусть также выполнены соотношения $f'_{Na}(0) = f'_K(0) = 0$ и

$$\alpha = f_K(0) - f_{Na}(0) - 1 > 0. \quad (1)$$

Тогда при $\lambda \rightarrow \infty$ для решения $u(t)$ уравнения

$$\dot{u}(t) = \lambda [f_K(u(t-1)) - f_{Na}(u(t)) - 1] u(t). \quad (2)$$

с начальной функцией $\varphi \in S'$, где

$$S' = \{ \varphi \in C[-1, 0] : \lambda^{-1} \exp(2\lambda\alpha s) \leq \varphi(s) \leq \lambda^{-1} \exp(\lambda\alpha s/2) \},$$

имеют место следующие асимптотические равенства:

$$\begin{aligned} u(t) &= \lambda \exp[\lambda\alpha_1(t - t_1)], & t \in [t_1, t_2], \\ u(t) &= \lambda \exp[-\lambda(t - 1) + I + \lambda\alpha_1(1 - t_1)], & t \in [t_3, t_4], \\ u(t) &= \lambda^{-1} \exp[-\lambda\alpha_2(t - t_5)], & t \in [t_5, t_6], \\ u(t) &= \lambda^{-1} \exp(K - \lambda\alpha_2) \exp[\lambda\alpha(t - t_7)], & t \in [t_7, t_8], \end{aligned}$$

где

$$\begin{aligned} t_1 &= t_1, & t_2 &= 1, \\ t_3 &= t_1 + 1, & t_4 &= 1 + \lambda^{-1}I + \alpha_1(1 - t_1), \\ t_5 &= t_4 + J, & t_6 &= t_4 + 1, \\ t_7 &= t_5 + 1, & t_8 &= t_7 + \alpha_2/\alpha - K/\lambda\alpha. \end{aligned}$$

u

$$\alpha_1 = f_K(0) - 1, \quad \alpha_2 = f_{Na}(0) + 1. \quad (3)$$

Для периода T_2 решения $u(t)$ уравнения справедливо асимптотическое представление $T_2 = T_{21} + o(\lambda^{-1})$, где $T_{21} = T_{20} + \Delta T_2$; $T_{20} = 2 + \alpha_1 + \alpha_2/\alpha$ и

$$\Delta T_2 = \frac{1}{\lambda} \int_0^\infty \left[\frac{f_K(u) - \alpha_1}{\alpha_1 - f_{Na}(u)} + \frac{1}{\alpha} \cdot \frac{\alpha - f_K(u)}{1 + f_{Na}(u)} \right] \frac{du}{u}.$$

Доказательство этой теоремы дословно повторяет доказательство основной теоремы работы [2].

Начало и окончание спайка свяжем с моментами времени, когда мембранный потенциал пересекает значение λ^{-1} соответственно с положительной и отрицательной скоростью. Следующая лемма дает асимптотическое выражение для длительности спайка.

Лемма 1. В предположениях теоремы 1 для длительности спайка T_1 при $\lambda \rightarrow \infty$ имеют место следующие асимптотические формулы: $T_1 = T_{11} + o(\lambda^{-1})$, где $T_{11} = T_{10} + \Delta T_1$; $T_{10} = 1 + \alpha_1$ и

$$\begin{aligned} \Delta T_1 = & -\frac{\ln \lambda}{\lambda} (\alpha^{-1} + \alpha_2^{-1}) - \lambda^{-1} \int_0^1 \frac{f_{Na}(u) - f_{Na}(0)}{\alpha_2 [1 + f_{Na}(u)]} \frac{du}{u} + \\ & + \lambda^{-1} \int_0^1 \frac{[f_K(u) - f_K(0)]\alpha - [f_{Na}(u) - f_{Na}(0)]}{\alpha [\alpha_1 - f_{Na}(u)]} \frac{du}{u} + \\ & + \int_1^\infty \frac{f_K(u) + f_{Na}(u)[f_K(u) - f_K(0)]}{[\alpha_1 - f_{Na}(u)][1 + f_{Na}(u)]} \frac{du}{u}. \quad (4) \end{aligned}$$

Доказательство. Уравнение нейрона пересекает значение λ^{-1} в нулевой момент времени и в момент времени t_5 . Ввиду этого получаем:

$$T_{11} = t_5 = t_4 + J = 1 + \lambda^{-1}I + \alpha_1(1 - t_1) + J.$$

После непосредственной подстановки формул для величин I , J и t_1 получаем для ΔT_1 формулу (4). Лемма доказана.

2. Модель синаптического взаимодействия

Пусть пресинаптический нейрон с мембранным потенциалом $v(t)$ воздействует на постсинаптический нейрон с мембранным потенциалом $u(t)$ посредством химического синапса. Тогда уравнение для мембранного потенциала нейрона-приемника имеет следующий вид [3]:

$$\dot{u} = \lambda [-1 - f_{Na}(u) + f_K(u(t-1)) + \chi[u, v](t)] u, \quad (5)$$

где функционал $\chi[u, v]$ определяет влияние синаптического воздействия на динамику мембранного потенциала $u(t)$. Будем считать, что в уравнении (5) функции $f_{\text{Na}}(u)$ и $f_{\text{K}}(u)$ и число α удовлетворяют условиям теоремы 1.

Для функционала $\chi[u, v]$ будем использовать следующую формулу:

$$\chi[u, v](t) = \alpha g \Theta(v - \lambda^{-1}) \Theta(\lambda^{-1} - u) \Theta(\lambda^{-1} - u(t-1)) \Theta(u - u_*). \quad (6)$$

Биологические соображения, на которых основан выбор вида функционала $\chi[u, v]$, изложены в [3]. Поясним смысл отдельных сомножителей. Параметр g называется синаптическим весом и определяет эффективность синапса (множитель α является нормировочным). Множитель $\Theta(v(t) - \lambda^{-1})$ определяет условие наличия воздействия со стороны пресинаптического нейрона. Этот множитель выписан в предположении, что время воздействия медиатора совпадает с продолжительностью спайка пресинаптического нейрона. Множитель $\Theta(\lambda^{-1} - u(t))$ гарантирует нечувствительность к синаптическому воздействию во время спайка постсинаптического нейрона. Множитель $\Theta(\lambda^{-1} - u(t-1))$ гарантирует наличие следующего за спайком рефрактерного периода единичной длины. Множитель $\Theta(u(t) - u_*)$ гарантирует нечувствительность к синаптическому воздействию во время, когда потенциал постсинаптического нейрона не превышает порогового значения u_* . Будем считать, что пороговое значение u_* согласовано с параметром λ :

$$u_* = \lambda^{-1} \exp(-\lambda p), \quad 0 < p < \alpha_2 - \varepsilon, \quad (7)$$

где ε — некоторое малое положительное число.

Поясним смысл выписанных условий. Для того, чтобы пороговое значение u_* соответствовало диапазону изменения решения $u(t)$ на интервале $[t_7, t_8]$, необходимо, чтобы имело место включение $u_* \in [u_{\min}, \lambda^{-1}]$. Условие $p > 0$ гарантирует выполнение неравенства $u_* < \lambda^{-1}$. Согласно теореме о нулевом приближении из работы [3] для минимального значения u_{\min} решения уравнения (2) справедливо асимптотическое равенство $u_{\min} = \lambda^{-1} \exp[-\lambda(\alpha_2 + o(1))]$. Таким образом, неравенство $u_* > u_{\min}$ эквивалентно неравенству $p < \alpha_2 + o(1)$, которое оказывается выполненным, если неравенство $p < \alpha_2 - \varepsilon$ справедливо при некотором $\varepsilon > 0$.

Обратим внимание, что в работе [1] на параметр p наложено более слабое условие: $0 < p < \alpha_2$. Это связано с тем, что при построении асимптотики нулевого порядка можно пренебрегать промежутками времени длины $o(1)$. Очевидно, что условие (7) не ограничивает общности модели.

Отметим, что выбор единичной длительности периода рефрактерности и величины порогового значения u_* в совокупности гарантируют, что нечувствительность к внешнему воздействию имеет место на всем интервале от момента начала спайка до момента, когда потенциал достигнет значения u_* впервые после точки минимума.

3. Построение асимптотики

Пусть $u_v(t, \varphi)$ — решение уравнения (5) для начальной функции $\varphi \in S'$. Обозначим через T_R момент времени, когда функция $u_v(t, \varphi)$ пересекает с положительной скоростью пороговое значение $u_* = \lambda^{-1} \exp(-\lambda p)$.

Дальнейшие рассуждения будут предполагать, что $T_R > t_7$. Для этого необходимо выполнение неравенства $u_* > u(t_7)$, которое в силу теоремы 1 эквивалентно неравенству $p < \alpha_2 - K/\lambda$. Из (7) следует, что это условие будет выполнено при $\varepsilon > K/\lambda$.

На интервале времени $t \in [0, T_R]$ уравнение (5) имеет следующий вид:

$$\dot{u}(t) = \lambda [f_K(u(t-1)) - f_{Na}(u(t)) - 1] u(t).$$

Поскольку $T_R > t_7$, то будем рассматривать промежуток времени $[t_7, t_8]$. На этом промежутке решение для изолированного нейрона имеет вид:

$$u(t) = \lambda^{-1} \exp[K - \lambda\alpha_2] \exp[\lambda\alpha(t - t_7)].$$

Продолжительность рефрактерного периода T_R находим из уравнения $u(T_R) = u_*$:

$$T_R = t_7 + \frac{\alpha_2}{\alpha} - \frac{K}{\lambda\alpha} - \frac{p}{\alpha} = T_{21} - \frac{p}{\alpha}. \quad (8)$$

Задержка возникновения индуцированного спайка определяется величиной $Q(t_v, g) = t_s - t_v$, где t_s — момент начала индуцированного спайка, а t_v — момент начала синаптического воздействия, т.е. $t_v = \min\{t \geq 0 : v(t) \geq \lambda^{-1}\}$. Длительность воздействия равна продолжительности T_1 спайка воздействующего нейрона. Будем рассматривать возбуждающее воздействие, т.е. $g > 0$.

Теорема 2. Асимптотическая оценка $\tilde{Q}(t_v, g)$ точности $o(\lambda^{-1})$ для величины $Q(t_v, g)$ зависит от знака функции

$$\rho(g) = T_{21} - T_R - T_{11}(1 + g). \quad (9)$$

При $\rho(g) > 0$ имеют место формулы

$$\begin{aligned} \tilde{Q}(t_v, g) &= T_{21} - t_v, & t_v &\in [0, T_R - T_{11}], \\ \tilde{Q}(t_v, g) &= T_{21} - t_v - g(t_v + T_{11} - T_R), & t_v &\in [T_R - T_{11}, T_R], \\ \tilde{Q}(t_v, g) &= T_{21} - t_v - gT_{11}, & t_v &\in [T_R, T_R + \rho(g)], \\ \tilde{Q}(t_v, g) &= (T_{21} - t_v)/(1 + g), & t_v &\in [T_R + \rho(g), T_{21}], \end{aligned}$$

а при $\rho(g) < 0$ формулы принимают вид

$$\begin{aligned} \tilde{Q}(t_v, g) &= T_{21} - t_v, & t_v &\in [0, T_R - T_{11}], \\ \tilde{Q}(t_v, g) &= T_{21} - t_v - g(t_v + T_{11} - T_R), & t_v &\in [T_R - T_{11}, T_R + \rho_1(g)], \\ \tilde{Q}(t_v, g) &= (T_{21} + gT_R)/(1 + g) - t_v, & t_v &\in [T_R + \rho_1(g), T_R], \\ \tilde{Q}(t_v, g) &= (T_{21} - t_v)/(1 + g), & t_v &\in [T_R, T_{21}], \end{aligned}$$

где

$$\rho_1(g) = \rho(g)/(1 + g). \quad (10)$$

Доказательство.

Обратим внимание, что в формулировке теоремы для параметров T_R , T_1 , T_2 используются их оценки точности $o(\lambda^{-1})$. Ниже все моменты времени также вычисляются с точностью $o(\lambda^{-1})$.

Пусть t_v — момент начала синаптического воздействия. На интервале времени $t \in [0, t_v]$ решение $u_v(t, \varphi)$ уравнения (5) совпадает с решением $u(t, \varphi)$ уравнения изолированного нейрона. При $t > t_v$ имеет место синаптическое воздействие, которое приближает момент t_s начала следующего спайка, если нейрон восприимчив к воздействию. Нахождение асимптотики для величины $Q(t_v, g, \varphi)$ осуществляется путем интегрирования уравнения (5) методом шагов с учетом специфики правой части.

Доказательство разбивается на этапы, каждый из которых соответствует одному из интервалов для t_v .

I. Если $t_v < T_R - T_{11}$, т.е. все время присутствия медиатора приходится на рефрактерный период нейрона, то с точностью $o(\lambda^{-1})$ получаем $Q(t_v, g, \varphi) = T_{21} - t_v$.

II. Рассмотрим теперь случай $t_v \in [T_R - T_{11}, T_R]$. При этом на промежутке $t \in [T_R, t_v + T_{11}]$ уравнение (5) принимает вид

$$\dot{u} = \lambda[\alpha + \alpha g]u, \quad u(T_R) = u_*.$$

Решение задачи с таким начальным условием имеет вид:

$$u(t) = \lambda^{-1} \exp(-\lambda p) \exp[\lambda\alpha(1 + g)(t - T_R)]. \quad (11)$$

Возможны два случая: когда действие медиатора закончится до момента начала индуцированного спайка и когда в момент спайка продолжается действие медиатора. В предположении, что спайк произойдет во время воздействия медиатора, момент t_s начала индуцированного спайка находим из уравнения $u(t_s) = \lambda^{-1}$:

$$t_s = T_R + \frac{p}{\alpha(1 + g)}.$$

Используя (8), выразим p/α через T_R и T_{21} и перепишем последнюю формулу следующим образом:

$$t_s = \frac{T_{21} + gT_R}{1 + g}. \quad (12)$$

Случаю, когда в момент спайка продолжается действие медиатора, соответствует соотношение $t_s < t_v + T_{11}$, которое с учетом (12) может быть переписано следующим образом:

$$\frac{T_{21} + gT_R}{1 + g} < t_v + T_{11},$$

откуда имеем:

$$t_v > T_R + \frac{T_{21} - T_R - T_{11}(1 + g)}{1 + g}.$$

Ввиду (10) это неравенство можно переписать следующим образом: $t_v > T_R + \rho_1(g)$. При $\rho(g) > 0$ действие медиатора обязательно закончится до момента начала индуцированного спайка, а при $\rho(g) < 0$ приходится рассматривать также вариант, когда в момент спайка продолжается действие медиатора¹.

II.1. В случае $\rho(g) < 0$ интервал для $t_v \in [T_R - T_{11}, T_R]$ разбивается на два подынтервала.

II.1.a. Для $t_v \in [T_R + \rho_1(g), T_R]$, т.е. в случае, когда индуцированный спайк происходит до окончания воздействия медиатора, получаем:

$$Q(t_v, g, \varphi) = t_s - t_v = \frac{T_{21} + gT_R}{1 + g} - t_v.$$

II.1.b. Рассмотрим случай $t_v \in [T_R - T_{11}, T_R + \rho_1(g)]$, т.е. случай, когда спайк происходит после окончания воздействия медиатора. Таким образом, для $t > t_v + T_{11}$ уравнение примет вид

$$\dot{u} = \lambda\alpha u,$$

а в качестве начального условия используется значение решения (11) в момент времени $t_v + T_{11}$:

$$u(t_v + T_{11}) = \lambda^{-1} \exp(-\lambda p) \exp[\lambda\alpha(1 + g)(t_v + T_{11} - T_R)].$$

Решение имеет вид:

$$u(t) = \lambda^{-1} \exp[\lambda(-p + \alpha(1 + g)(t_v + T_{11} - T_R))] \exp[\lambda\alpha(t - t_v - T_{11})].$$

Найдем момент t_s индуцированного спайка, т.е. решим уравнение $u(t_s) = \lambda^{-1}$. Получаем:

$$-p + \alpha(1 + g)(t_v + T_{11} - T_R) + \alpha(t_s - t_v - T_{11}) = 0.$$

Используя равенство $p = (T_{21} - T_R)\alpha$, получим:

$$t_s = T_{21} - g(t_v + T_{11} - T_R).$$

Окончательно для $t_v \in [T_R - T_{11}, T_R + \rho_1(g)]$ получаем:

$$Q(t_v, g, \varphi) = T_{21} - t_v - g(t_v + T_{11} - T_R). \quad (13)$$

II.2. В случае $\rho(g) > 0$ для $t_v \in [T_R - T_{11}, T_R]$ спайк происходит после окончания воздействия медиатора. Рассмотрение этого случая повторяет пункт II.1.b. В результате для величины $Q(t_v, g, \varphi)$ снова получаем формулу (13).

III. Рассмотрим случай $t_v \in [T_R, T_{21}]$. До момента времени t_v асимптотическое решение оказывается таким же, как для изолированного нейрона:

$$u(t) = \lambda^{-1} \exp[K - \lambda\alpha_2] \exp[\lambda\alpha(t - t_7)].$$

¹Заметим, что поскольку имеет место соотношение $\rho(g) = \rho_1(g)(1 + g)$, то $\rho(g)$ и $\rho_1(g)$ имеют одинаковый знак.

Начиная с момента времени t_v и до окончания действия медиатора, получаем уравнение вида

$$\dot{u} = \lambda[\alpha + \alpha g]u$$

с начальным условием

$$u(t_v) = \lambda^{-1} \exp[K - \lambda\alpha_2] \exp[\lambda\alpha(t_v - t_7)].$$

Таким образом, для $t > t_v$ получаем решение вида

$$u(t) = u(t_v) \exp[\lambda\alpha(1 + g)(t - t_v)]. \quad (14)$$

Здесь, как и в п. II, возможны два случая: когда действие медиатора закончится до момента начала индуцированного спайка и когда в момент спайка продолжается действие медиатора. В предположении, что спайк произойдет во время воздействия медиатора, момент t_s начала индуцированного спайка находим из уравнения $u(t_s) = \lambda^{-1}$:

$$t_s = \frac{T_{21} + gt_v}{1 + g}.$$

Случаю, когда в момент спайка продолжается действие медиатора, соответствует соотношение $t_s < t_v + T_{11}$, которое может быть переписано следующим образом:

$$\frac{T_{21} + gt_v}{1 + g} - t_v - T_{11} \leq 0.$$

Это неравенство преобразуется к виду

$$t_v \geq T_{21} - T_{11}(1 + g)$$

или, что эквивалентно, к виду

$$t_v \geq T_R + \rho(g).$$

При $\rho(g) < 0$ действие медиатора обязательно закончится до момента начала индуцированного спайка, а при $\rho(g) > 0$ приходится рассматривать также вариант, когда в момент спайка продолжается действие медиатора.

III.1. Рассмотрим случай $\rho(g) < 0$ и покажем, что в данном случае спайк произойдет до окончания действия медиатора, т.е. выполнено неравенство

$$\frac{T_{21} + gt_v}{1 + g} < t_v + T_{11}.$$

Иначе говоря, необходимо проверить следующее неравенство:

$$\frac{T_{21} + gt_v}{1 + g} - (t_v + T_{11}) = \frac{T_{21} - T_{11}(1 + g) - t_v}{1 + g} < 0.$$

Поскольку $t_v > T_R$, то

$$\frac{T_{21} - T_{11}(1 + g) - t_v}{1 + g} < \frac{T_{21} - T_{11}(1 + g) - T_R}{1 + g} = \frac{\rho(g)}{1 + g} < 0.$$

Следовательно, $t_s < t_v + T_{11}$ и спайк произойдет до окончания воздействия медиатора. Таким образом, при $\rho(g) < 0$ и $t_v \in [T_R, T_{21}]$ получается следующее равенство:

$$Q(t_v, g, \varphi) = \frac{T_{21} + gt_v}{1 + g} - t_v = \frac{T_{21} - t_v}{1 + g}. \quad (15)$$

III.2. Рассмотрение случая $\rho(g) > 0$ разбивается на два подслучая.

III.2.a. При $t_v \in [T_R + \rho(g), T_{21}]$ спайк произойдет во время действия медиатора. В результате для величины $Q(t_v, g, \varphi)$ снова получаем формулу (15).

III.2.b. При $t_v \in [T_R, T_R + \rho(g)]$ спайк произойдет после окончания действия медиатора. Следовательно, для $t > t_v + T_{11}$ имеет место уравнение:

$$\dot{u} = \lambda \alpha u,$$

причем в качестве начального условия используется значение решения (14) в точке $t_v + T_{11}$:

$$u(t_v + T_{11}) = \lambda^{-1} \exp[K - \lambda \alpha_2] \exp[\lambda \alpha (t_v - t_7)] \exp[\lambda \alpha (1 + g) T_{11}].$$

Получаем следующее решение:

$$u(t) = \lambda^{-1} \exp[K - \lambda \alpha_2 + \lambda \alpha (t_v - t_7) + \lambda \alpha (1 + g) T_{11}] \exp[\lambda \alpha (t - t_v - T_{11})].$$

Момент начала спайка находим из уравнения $u(t_s) = \lambda^{-1}$:

$$t_s = T_{21} - g T_{11}.$$

Окончательно получаем:

$$Q(t_v, g, \varphi) = T_{21} - t_v - g T_{11}.$$

Теорема доказана.

Точность полученной оценки была проверена экспериментально на модели нейрона для $f_{Na}(u) = R_{Na} \exp(-u^2)$, $f_K(u) = R_K \exp(-u^2)$ и $\varphi(s) = \lambda^{-1} \exp(\lambda \alpha s)$ при значениях параметров $R_{Na} = 1.0$, $R_K = 3.0$, $p = 1.0$, $g = 10.0$ (случай отрицательного значения $\rho(g)$) и $R_{Na} = 1.0$, $R_K = 2.2$, $p = 1.4$, $g = 1.2$ (случай положительного значения $\rho(g)$). Для каждого значения параметра t_v вычислялись следующие оценки значения функции $Q(t_v, g)$: оценка нулевого приближения $\tilde{Q}_0(t_v, g)$, оценка первого приближения $\tilde{Q}_1(t_v, g)$ и численная оценка $\tilde{Q}^n(t_v, g)$. Для сравнения качества получаемых оценок вычислялось значение величины $\Delta_k = \max_{t_v} |\tilde{Q}_k(t_v, g) - \tilde{Q}^n(t_v, g)|$ для $k = 0, 1$. В таблице 1 приведены результаты моделирования для некоторых значений параметра λ . Из таблицы видно, что уже при не слишком больших λ полученная в теореме 2 оценка первого приближения для латентного периода оказывается существенно точнее оценки нулевого приближения.

λ	$\rho(g) < 0$		$\rho(g) > 0$	
	Δ_0	Δ_1	Δ_0	Δ_1
3.0	1.21	0.18	3.65	0.18
6.0	1.06	0.02	2.77	0.05
12.0	0.99	0.001	1.79	0.009

Таблица 1. Погрешности оценок нулевого и первого приближения для латентного периода нейрона при различных значениях параметра λ .

Список литературы

1. Кащенко С.А., Майоров В.В. Модель адаптации кольцевых нейронных ансамблей // Радиотехника и Электроника. 1998. Т. 43. № 11. С. 1–7.
2. Майоров В.В., Мячин М.Л., Парамонов И.В. Поправка к периоду решения уравнения, моделирующего динамику мембранного потенциала нейрона // Моделирование и анализ информационных систем. 2008. Т. 15, № 2. С. 61–66.
3. Кащенко С.А., Майоров В.В. Модели волновой памяти. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009, 288 с.

A Correction For The Latent Period Of Chemically Coupled Neurons

Dunaeva O.A.

Keywords: biological neuron, differential-difference equations, asymptotical methods, synapse, latent time

We consider the estimation of the spike delay induced by external synaptic influence. We propose a first-order estimation for the latent period of synapse coupled spiking neurons.

Сведения об авторе:

Дунаева Ольга Александровна,
Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
аспирант.