Національна академія наук України
Інститут теоретичної фізики ім. М.М. Боголюбова

На правах рукопису

КРАВЧУК КСЕНІЯ ГРИГОРІЇВНА

УДК 53.047, 577.38, 519.216

СТАТИСТИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ АКТИВНОСТІ ІМПУЛЬСНИХ НЕЙРОНІВ ЗА НАЯВНОСТІ ЗВОРОТНІХ ЗВ'ЯЗКІВ

01.04.02 — теоретична фізика

Дисертація на здобуття наукового ступеня
кандидата фізико-математичних наук

Науковий керівник
Відибіда Олександр Костянтинович
доктор фіз.-мат. наук

Київ – 2014

ЗМІСТ

ВСТУП **6**

РОЗДІЛ 1 ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ **14**

1.1 Біологічне підгрунтя 14

1.2 Математичне підгрунтя 20

1.3 Концептуальне підгрунтя. Модель зв'язуючого нейрону 21

РОЗДІЛ 2 ЗАГАЛЬНА МЕТОДОЛОГІЯ РОБОТИ **26**

2.1 Вступ. Лінія зворотнього зв'язку 26

2.2 Розрахунок густини ймовірностей 28

2.3 Доведення немарковості 29

2.3.1 Постановка задачі 29

2.3.2 Схема доведення 30

2.3.3 Густини ймовірностей для подій (t, s) 33

2.4 Чисельна перевірка 35

2.5 Висновки 38

РОЗДІЛ 3 ЗБУДЖУЮЧИЙ НЕЙРОН ЗІ ЗВОРОТНІМ ЗВ'ЯЗКОМ **39**

3.1 Вступ 39

3.2 Одноінтервальна густина ймовірностей, швидкий зворотній зв'язок 39

3.2.1 Розрахунок $F(t|s)$ 40

3.2.2 Розподіл часів життя імпульсу в лінії $f(s)$ 43

3.2.3 Одноінтервальна густина ймовірностей $P(t)$ 46

3.2.4 Властивості розподілу 53

3.3 Одноінтервальна густина ймовірностей, повільний зворотній зв'язок . . . 59
3.3.1 Розрахунок $F(t|s)$ . . . 59
3.3.2 Розподіл часів життя імпульсу в лінії $f(s)$ . . . 62
3.3.3 Одноінтервальна густина ймовірностей $P(t)$ . . . 68
3.4 Багатоінтервальна густина ймовірностей. Немарковість . . . 70
3.4.1 Багатоінтервальна густина ймовірностей . . . 71
3.4.2 Сингулярна частина $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$. Немарковість . . . 77
3.5 Приклади розрахунку густини умовних ймовірностей . . . 80
3.5.1 З однією умовою . . . 81
3.5.2 З двома умовами . . . 83
3.6 Висновки . . . 87

РОЗДІЛ 4 ГАЛЬМІВНИЙ НЕЙРОН ЗІ ЗВОРОТНІМ ЗВ'ЯЗКОМ 92

4.1 Вступ . . . 92
4.2 Одноінтервальна густина ймовірностей . . . 93
4.2.1 Розрахунок $F(t|s)$ . . . 93
4.2.2 Розподіл часів життя імпульсу в лінії $f(s)$ . . . 94
4.2.3 Одноінтервальна густина ймовірностей $P(t)$ . . . 96
4.2.4 Властивості розподілу . . . 104
4.3 Багатоінтервальна густина ймовірностей. Немарковість . . . 108
4.3.1 Багатоінтервальна густина ймовірностей . . . 109
4.3.2 Немарковість . . . 112
4.4 Приклади розрахунку густини умовних ймовірностей . . . 116
4.4.1 З однією умовою . . . 116
4.4.2 З двома умовами . . . 119

4.5 Висновки 122

РОЗДІЛ 5 НАЯВНІСТЬ РЕФРАКЦІЇ НЕ ПОРУШУЄ НЕМАРКОВОСТІ 125

5.1 Вступ 125

5.2 Обчислення допоміжних функцій 127

5.2.1 Розрахунок $F(t|s)$ 127

5.2.2 Розрахунок $P(s'|s)$ та $f(s)$ 129

5.3 Багатоінтервальна густина ймовірностей. Немарковість 134

5.3.1 $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ в області D_{l} 137

5.3.2 $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ в області D_{m} 139

5.3.3 Густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n \ldots, t_0)$ в областях D_{l} та D_{m} 139

5.3.4 Трактовка результату для $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ 141

5.4 Висновки 147

ВИСНОВКИ 149

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ 151

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

ЗН – зв'язуючий нейрон;

ЗЗ – зворотній зв'язок;

МІІ – міжімпульсний інтервал;

ПД – потенціал дії;

КВ – коефіцієнт варіації;

ІВ – інтегратор з втратами;

ЗНр – зв'язуючий нейрон з ненульовим рефрактерним періодом;

ЗПСП – збуджуючий постсинаптичний потенціал;

ЦНС – центральна нервова система.

t – тривалість вихідного МІІ

$P^0(t)$ – густина ймовірностей довжин вихідних МІІ для ЗН без ЗЗ

$P(t)$ – густина ймовірностей довжин вихідних МІІ для ЗН із затриманим ЗЗ

$P(t_0, \ldots, t_n)$ – спільна густина ймовірностей для довжин $(n+1)$-го послідовного МІІ на виході ЗН із затриманим ЗЗ

$P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ – густина умовних ймовірностей для довжин t_{n+1} вихідних МІІ за умови, що довжини $(n+1)$-го попереднього МІІ складали відповідно $t_n, \ldots, t_1$ та t_0.

s – час життя імпульсу в лінії ЗЗ

$F(t \mid s)$ – густина ймовірностей для довжин t вихідних МІІ за умови, що на початку цього самого МІІ час життя імпульсу в лінії ЗЗ складає s.

$f(s)$ – стаціонарна густина ймовірностей для часів життя імпульсу в лінії ЗЗ

ВСТУП

1926 року, коли Адріан встановив [1], що нейрони обмінюються між собою однаковими електричними сигналами (імпульсами, спайками), стало зрозуміло, що інформація в нейронних системах може бути передана лише значеннями моментів приходу цих сигналів. Сукупність цих моментів отримала загальну назву "таймінг". З того часу, питання ролі таймінгу вхідних сигналів у функціонуванні як одного нейрону, так і нейронної мережі, неодноразово піднімалося в наукових дослідженнях і, власне, є одним з основних питань нейронного кодування. Роль таймінгу було наочно продемонстровано в процесах сприйняття [2, 3, 4, 5], пам'яті [6], зв'язування та/або сегментації об'єктів [7, 9, 8, 10, 11, 12], тощо. Постає питання: звідки цей таймінг бере свій початок? Насправді, частково він може бути успадкований із зовнішнього світу під час первинного сенсорного сприйняття. В слуховій системі це відбувається з очевидної причини, що фізичний сигнал, – часовий хід тиску повітря, – сам по собі має виражену часову структуру в мілісекудному часовому діапазоні, яка значною мірою відтворюється у вихідному сигналі клітин внутрішнього вуха [13]. В нюховій системі фізичний сигнал утворюється шляхом адсорбції/десорбції молекул запаху, спричиненої броунівським рухом. В цьому випадку, первиний сенсорний сигнал, не маючи вираженої часової структури, може бути представлений як пуассонівський потік.

Тим не менш, часова структура може з'явитися на виході нейрону, стимульованого безструктурним вхідним сигналом. Після первинного сприйняття вихідні сигнали відповідних рецепторних клітин зазнають подальшої обробки в первинних сенсорних структурах мозку, а далі – у його вищих областях. В ході цієї обробки статистика нейронної активності, викликаної сенсорним стимулом,

зазнає суттєвих змін, див., наприклад, [14]. Паттерн нейронної активності, що виникає в результаті цих змін, значно відрізняється від початкового. Ці зміни також передбачають виникнення корреляцій в активності заданого нейрону в різні моменти часу [15, 16, 17, 18, 19].

У зв'язку з цим постає питання: які саме фізичні механізми можуть лежати в основі вказаних змін? Скидається на те, що, окрім всього іншого, наступні чинники визначають статистику нейронної активності в мережі: (i) декілька вхідних імпульсів необхідні нейрону для генерації вихідного (див., наприклад, [20, 21]); (ii) нейронні мережі містять значну кількість зворотних зв'язків. Завдяки (i), нейрон має інтегрувати вхідну активність на певному часовому проміжку, щоб зібрати необхідну кількість імпульсів для вихідного пострілу. В результаті, на відміну від пуассонівського потоку, найкоротші міжімпульсні інтервали (МІІ) вже не є найімовірнішими [22].

Завдяки зворотнім зв'язкам, вихідні імпульси даного нейрону можуть мати певний, затриманий в часі, вплив на вхідний сигнал цього самого нейрону. Це може призвести до появи кореляцій і навіть до немарківської статистики нейронної активності.

Вплив фактору (i) було досліджено в [22], тоді як фактор (ii) взагалі не вивчався. Саме тому виникла необхідність дослідити вплив наявності затриманого зворотнього зв'язку на статистику нейронної активності. Першим кроком у цьому напрямку є дослідження найпростішої рекурентної мережі – єдиного нейрону зі зворотнім зв'язком. Це і зумовлює **актуальність теми** дисертаційної роботи.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Результати, що увійшли в дисертаційну роботу, були отримані в рамках планової наукової тематики відділу синергетики Інституту теоретичної фізики ім. М.М. Бо-

голюбова НАН України (тема "Моделювання нелінійної динаміки синергетичних систем", 2007–2011рр., шифр 1.4.7.2, № держ. реєстрації 0106U007884, тема "Формування структур та нерівноважні процеси у відкритих системах", 2013–2017рр., шифр 1.4.7, № держ. реєстрації 0113U001093, а також тема "Мікроскопічні та феноменологічні моделі фундаментальних фізичних процесів у мікро- та макросвіті", 2012–2016рр., шифр 1.4.1–1.4.9, № держ. реєстрації 0112U000056).

Мета і задачі дослідження. Мета дисертаційної роботи – дослідити аналітично та чисельно вплив наявності затриманого зворотнього зв'язку (ЗЗ) на статистичні властивості послідовності вихідних міжімпульсних інтервалів (МІІ) збуджуючих та гальмівних нейронів.

Досягнення поставленої мети передбачає розв'язання наступних *задач*.

1. Дослідити статистичні властивості послідовності довжин вихідних МІІ збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ та гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ. Зокрема, на основі моделі зв'язуючого нейрону (ЗН), знайти явні вирази для густини ймовірностей для довжин вихідних МІІ, середнього МІІ та коефіцієнту варіації. Порівняти отримані результати з тими, які раніше було знайдено для ЗН без ЗЗ та з'ясувати, яким чином наявність затриманого ЗЗ змінює статистику активності збуджуючих та гальмівних нейронів.

2. Розвинути загальну методологію для знаходження багатоінтервальної густини ймовірностей для довжин вихідних МІІ нейрону із затриманим ЗЗ, придатну для будь-якої детерміністичної моделі нейрону.

3. На основі розвиненої методології, знайти явні вирази для умовної багатоінтервальної густини ймовірностей для довжин вихідних МІІ нейрону із

затриманим ЗЗ для випадків збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН та гальмівного ЗН з рефракцією. В кожному з випадків проаналізувати можливість представлення послідовності МІІ як процесу відновлення або як марківського ланцюга скінченного порядку.

4. Створити комп'ютерну програму для здійснення чисельного моделювання збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ, гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ та гальмівного нейрону з рефракцією і затриманим ЗЗ на основі моделей зв'язуючого нейрону та моделі інтегратор з втратами (ІВ). Порівняти чисельні та аналітичні результати, а також дослідити чисельно статистичні властивості активності нейрону із затриманим ЗЗ в області параметрів, де аналітичні розрахунки пов'язані зі значними математичними складностями і виходять за межі диссертаційної роботи. Порівняти результати, отримані для моделей ЗН та ІВ.

Об'єкт дослідження – збуджуючий нейрон із затриманим зворотнім зв'язком (ЗЗ), гальмівний нейрон із затриманим ЗЗ та гальмівний нейрон з рефракцією та затриманим ЗЗ.

Предметом дослідження є статистичні характеристики послідовності міжімпульсних інтервалів нейрону із затриманим ЗЗ, зокрема, одноінтервальна та умовна багатоінтервальна густини ймовірностей для довжин вихідних МІІ, коефіцієнт варіації та тривалість середнього МІІ.

Методи дослідження. При виконанні досліджень використовувалися аналітичні та чисельні методи, а також абстрактні моделі нейрону. Зокрема, аналітичні розрахунки виконано з перших принципів на основі апарату теорії ймовірностей, для чисельних розрахунків застосовано моделювання за методом Монте Карло, в якості моделей нейрону взято зв'язуючий нейрон та інтегратор з втратами.

Наукова новизна одержаних результатів. В дисертаційній роботі отримано наступні оригінальні результати:

1. Показано, що наявність затриманого зворотнього зв'язку призводить до появи виражених особливостей в густині ймовірностей для довжин МІІ нейрону. Зокрема, для збуджуючого нейрону такими особливостями є сингулярність типу δ-функції Дірака, мультимодальність, розриви.

2. У випадку гальмівного нейрону наявність затриманого ЗЗ призводить до бімодальності (2 максимуми) та розриву в густині ймовірностей для довжин МІІ.

3. Наявність затриманого ЗЗ призводить до збільшення коефіцієнту варіації довжин МІІ збуджуючих та гальмівних нейронів, порівняно з випадком без ЗЗ. Це дало змогу вперше пояснити експериментальні дані [23] щодо високої варіативності довжин МІІ нейронів кори головного мозку.

4. Доведено, що наявність затриманого ЗЗ призводить до виникнення кореляцій між довжинами сусідніх МІІ збуджуючих і гальмівних нейронів, і, більше того, – до немарковості послідовності довжин вихідних МІІ.

5. Для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ доведено, що врахування в моделі нейрону рефракції не здатне забезпечити відновлення марковості в цій послідовності.

Практичне значення одержаних результатів. Результати, отримані в дисертаційній роботі, мають теоретичний характер та можуть бути застосовані для подальшого дослідження статистики нейронної активності в системах зі зворотними зв'язками.

Показано, що наявність затриманого ЗЗ призводить до появи ряду специфічних особливостей в густині ймовірностей довжин МІІ збуджуючих і гальмівних

нейронів. Це відкриває можливість експериментальної перевірки. Дано пояснення відомим експериментальним даним (напр., [23]) щодо високої варіативності довжин МІІ нейронів в реальних нейронних мережах. Крім того, отримані результати вказують на некоректність застосування припущень про незалежність МІІ, або про марковість їх послідовності, для нейронів ЦНС через значну кількість зворотніх зв'язків між цими нейронами. Такі припущення на сьогодні ще широко застосовуються в роботах з теоретичної нейробіології.

Особистий внесок здобувача. В усіх роботах, виконаних спільно з науковим керівником О.К. Відибідою, здобувач безпосередньо проводила аналітичні розрахунки і доведення, комп'ютерні обчислення, брала участь в обговоренні та аналізі результатів досліджень, написанні статей, підготовці презентацій.

Основними результатами дисертаційної роботи, отриманими здобувачем особисто, є наступні. Отримано аналітичні вирази для густини ймовірностей довжин вихідних МІІ: в роботі [27] для великих значень довжини МІІ, в роботах [28, 29] – для всіх значень довжини МІІ. В роботі [29] знайдено також явні вирази для середньої довжини вихідного інтервалу та коефіцієнту варіації.

Знайдено точні аналітичні вирази для умовної багатоінтервальної густини ймовірностей для довжин вихідних МІІ: в роботі [30] для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ, в роботі [31] – для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ, в роботі [32] – для гальмівного ЗН з рефракцією і затриманим ЗЗ. На основі знайдених виразів, доведено немарковість вихідного потоку нейрону із затриманим ЗЗ для випадків збуджуючого нейрону, гальмівного нейрону та гальмівного нейрону з рефракцією.

Створено комп'ютерну програму для чисельної перевірки отриманих аналітичних результатів та для порівняння отриманих даних з результатами для інших нейронних моделей.

Апробація результатів дисертації. Результати дисертації доповідалися та обговорювалися на наступних конференціях:

• "VIII меморіальні Давидівські читання з теоретичної фізики та біофізики", ІТФ ім. Боголюбова НАН України, Київ, Україна, 29 грудня 2008 р.

• Конференція молодих вчених "Сучасні проблеми теоретичної фізики", ІТФ ім. Боголюбова НАН України, Київ, Україна, 22–26 грудня 2009 р., 22–24 грудня 2010 р., 21–23 грудня 2011 р., 23–26 жовтня 2012 р.

• Київська боголюбівська конференція "Сучасні проблеми теоретичної фізики", ІТФ ім. Боголюбова НАН України, Київ, Україна, 15–18 вересня 2009 р.

• Міжнародна конференція "2nd International Biophysics Congress and Biotechnology at GAP (Southeastern Anatolian Project) & the 21st National Biophysics Congress", Діярбакир, Туреччина, 5–9 жовтня 2009 р.

• Конференція молодих вчених "Підстригачівські читання – 2010", ІППММ ім. Я.С.Підстригача НАН України, Львів, Україна, 25–26 травня 2010 р.

• "XI конференція з біоніки, біокібернетики та прикладної біофізики", КПІ, Київ, Україна, 4–6 листопада 2010 р.

• "11-та Всеукраїнська школа-семінар та конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини", ІФКС НАН України, Львів, Україна, 1–3 червня, 2011 р.

• Міжнародна конференція "8-th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology and Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology", Краків, Польща, 28 червня – 2 липня 2011 р.

• "XI Харківська конференція молодих вчених з радіофізики, електроніки, фотоніки та біофізики", ІРЕ ім. І.Я.Усікова НАН України, Харків, Україна, 29 листопада — 1 грудня 2011 р.

• "12-та Всеукраїнська школа-семінар та конкурс молодих вчених зі стати-

стичної фізики та теорії конденсованої речовини", ІФКС НАН України, Львів, Україна, 30 травня – 1 червня, 2012 р.

• Міжнародна конференція "BIOCOMP2012 Mathematical Modeling and Computational Topics in Biosciences", Салерно, Італія, 4–8 червня 2012 р.

• Міжнародна конференція "Neural Coding 2012: 10th International workshop", Прага, Чеська республіка, 2–7 вересня 2012 р.

• Міжнародна конференція "29-th European Meeting of Statisticians", Будапешт, Угорщина, 20–25 липня 2013 р.

Крім того, подані в роботі результати доповідались на семінарах відділу синергетики та відділу математичного моделювання ІТФ ім. Боголюбова НАН України, а також на об'єднаному семінарі відділів теоретичної фізики та теорії ядерних реакторів в Інституті ядерних досліджень НАН України.

Публікації. Результати дисертації опубліковано у 23 роботах, із них 5 статей в наукових фахових журналах [27, 29, 30, 31, 32], 1 розділ в колективній монографії [28] та 17 тез доповідей, зроблених на наукових конференціях [33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49].

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається зі вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел зі 120 найменувань. Повний обсяг дисертації становить 166 сторінок машинописного тексту із врахуванням 42 рисунків та 1 таблиці.

РОЗДІЛ 1
ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1 Біологічне підгрунтя

Після того, як 1909 р. Сантьяго Рамон-і-Кахаль встановив клітинну будову мозку [50], почалася нова ера в пізнанні людиною апарату власного мислення. Клітини, що передають сигнали в нервовій системі, отримали назву нейронів, або нервових клітин. Мозок людини містить порядку $10^{11} \sim 10^{13}$ клітин. Кількість нейронів складає приблизно $\frac{1}{10}$ частину від цієї кількості [51]. Решта клітин мозку має назву гліальних клітин і щодо їх функцій досі немає повної ясності. Відомо, що вони здійснюють загальну регуляцію роботи мозку, забезпечують формування необхідних мозкових зв'язків і структур на етапі розвитку або, частково, при регенерації, а також створюють мієлінові оболонки навколо нервових волокон, що значно пришвидшує проведення імпульсів (детальніше див. [52, 53, 54]).

Головна функція нейронів – отримувати і відправляти сигнали. В реальних нейронах ця функція реалізована за допомогою конкретного біофізичного механізму, який забезпечується специфічними властивостями мембрани нервових клітин. Головними функціональними частинами цього механізму є іонні канали в мембрані та трансмембранні струми іонів калію, натрію, кальцію та хлору (див. славнозвісні роботи [55, 56] Ходжкіна і Хакслі 1952 р.). В будь-якій живій клітині, між внутрішньою та зовнішньою поверхнею її мембрани існує різниця електричних потенціалів. Мембрани деяких типів клітин (так звані збудливі клітини, до яких належать і нейрони) можуть змінювати цю різницю потенціалів у відповідь на різні біофізичні чинники: специфічні хімічні речовини, електричний струм, світло, механічне напруження, тощо. Ця здатність може

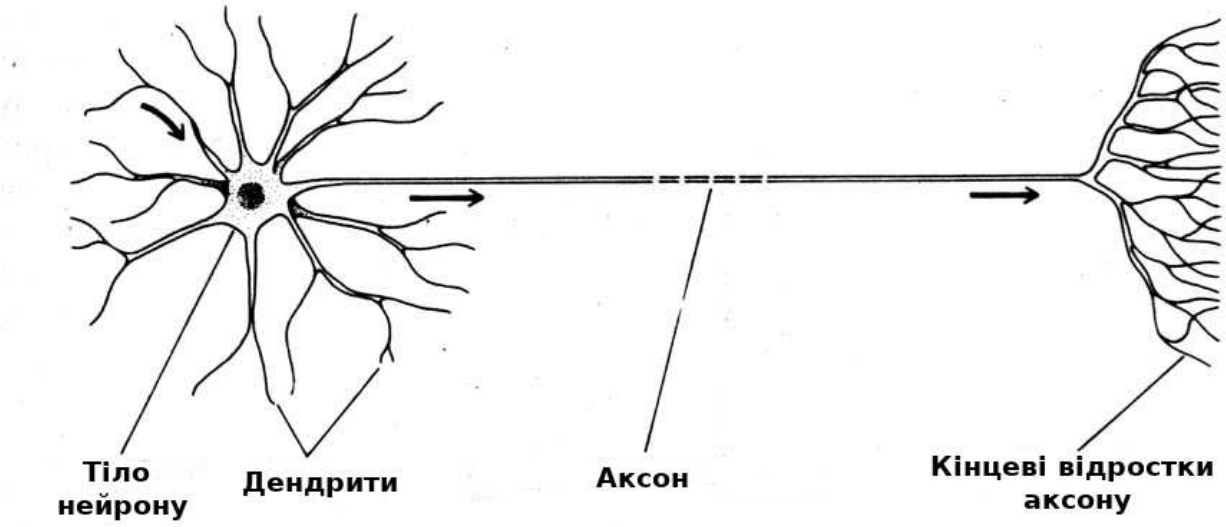

Рис. 1.1 Схематичне зображення нейрону. Напрямок розповсюдження сигналу показано стрілками.

бути використана, зокрема, і для нейронної сигналізації (детальніше див., наприклад, [57, 51]).

Нейрони можуть суттєво відрізнятися за морфологією, однак зазвичай в нейроні можна виділити тіло (сому) і відростки: дендрити і аксон, Рис. 1.1. Тілом називають власне саму клітину зі всіма її органелами. Дендритне дерево слугує як система для отримання сигналів від інших нейронів. Типовий нейрон може отримувати вхідні сигнали від багатьох інших нейронів, в деяких випадках кількість входів може сягати кількох тисяч [58]. Отримані сигнали пасивно (із затуханням та без затрат енергії) розповсюджуються дендритним деревом до тіла нейрону [51]. Вихідний імпульс (спайк, потенціал дії (ПД), Рис. 1.2), як правило, починає генеруватися в спеціальному місці на тілі нейрону біля початку аксону – в аксонному горбочку [4].

Генерація ПД відбувається порогово, за законом "все або нічого"[1]: потенціал дії або буде згенерований в повній мірі, або не буде згенерований зовсім.

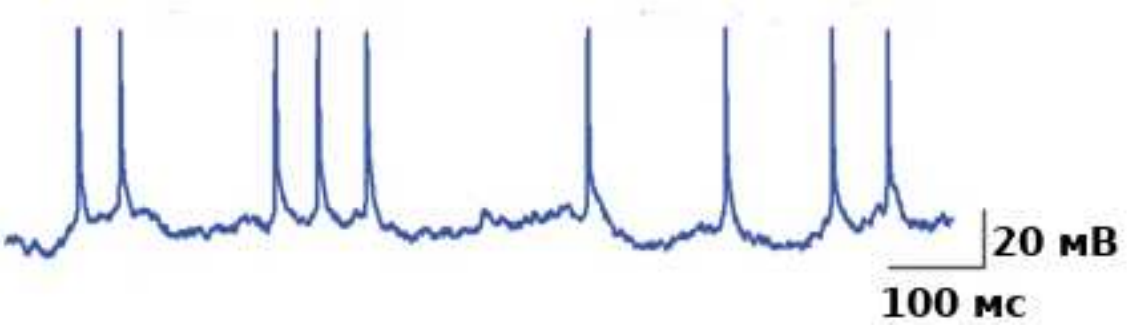

Рис. 1.2 Послідовність ПД нейрону кори головного мозку (відтворено з [59]).

Кількість вхідних імпульсів, необхідна для генерації вихідного може бути різною для різних нейронів: від одного [60], 50 [61], до 60-180 [62] та навіть до 100-300 [20]. Потенціали дії найрізноманітніших нейронів мають універсальну форму [1], звідки випливає, що інформативними в нервовій системі є самі моменти приходу імпульсів від одних нейронів до інших.

Завдяки специфічним властивостям мембрани нервових клітин, потенціал дії, будучи згенерований, розповсюджується, не затухаючи, на всю довжину аксону (іноді на відстань порядку метру – від хребта до кінчиків пальців), до місця його контакту з наступним нейроном, або інакшою клітиною. Це активний процес, на який нейроном витрачається енергія. Часто аксони розгалуджуються і якщо ПД прямує таким аксоном, він продовжує свій шлях після розгалудження обома гілками. Так кожен нейрон може посилати послідовність своїх вихідних імпульсів до багатьох інших нейронів з різних областей мозку.

Місце контакту між нейронами називається синапсом, вузький простір між мембранами нейронів, що контактують, – синаптичною щілиною. Зазвичай, коли ПД досягає кінця аксону (так званої пресинаптичної терміналі), він ініціює вивільнення у синаптичну щілину специфічних речовин – нейромедіаторів [63, 64]. Пост-синаптичний нейрон також називають клітиною-мішенню. За ді-

єю своїх імпульсів на клітину-мішень всі нейрони можна розділити на 2 великі групи: збуджуючі та гільмівні. Збудження – це така дія, що сприяє генерації ПД в клітині-мішені. Фізично вона проявляється в пониженні трансмембранної різниці потенціалів. Гальмування ж, навпаки, ускладнює генерацію ПД клітиною-мішенню і проявляється, відповідно, у збільшенні трансмембранної різниці потенціалів. Збуджуюча чи гальмівна дія нейрону визначається набором нейромедіаторів, що їх нейрон вивільнює зі своїх пресинаптичних терміналей. Кожен окремий нейрон може продукувати або тільки нейромедіатори збудження, або тільки нейромедіатори гальмування (детальніше див. [51]), тобто є або збуджуючим, або гальмівним.

Нейромедіатори дифундують синаптичною щілиною до постсинаптичної мембрани (тобто до клітинної мембрани нейрону-мішені). Діючи на специфічні рецептори на постсинаптичній мембрані, нейромедіатори збудження викликають тимчасову локальну деполяризацію мембрани – збуджуючий постсинаптичний потенціал (ЗПСП) [65]. Нейромедіатори ж гальмування, навпаки, викликають гіперполяризацію на постсинаптичній мембрані – гальмівний постсинаптичний потенціал (ГПСП) [66]. Всі отримані нейроном з різних входів ЗПСП і ГПСП пасивно розповсюджуються від дендритного дерева до аксонного горбочку, де додаються один до одного і де, якщо досягнуто поріг, генерується наступний потенціал дії. Протягом деякого часу після генерації ПД нейрон опиняється в стані рефрактерності, коли жодні вхідні сигнали не можуть викликати новий спайк. Рефрактерний період нейрону триває порядку кількох мілісекунд і пов'язаний з тимчасовою інактивацією іонних каналів в мембрані [55].

Таким чином, в біологічній нейронній мережі основними компонентами є збуджуючі і гальмівні нейрони, що контактують між мобою за допомогою синапсів і обмінюються універсальними імпульсами (потенціалами дії). Скінчен-

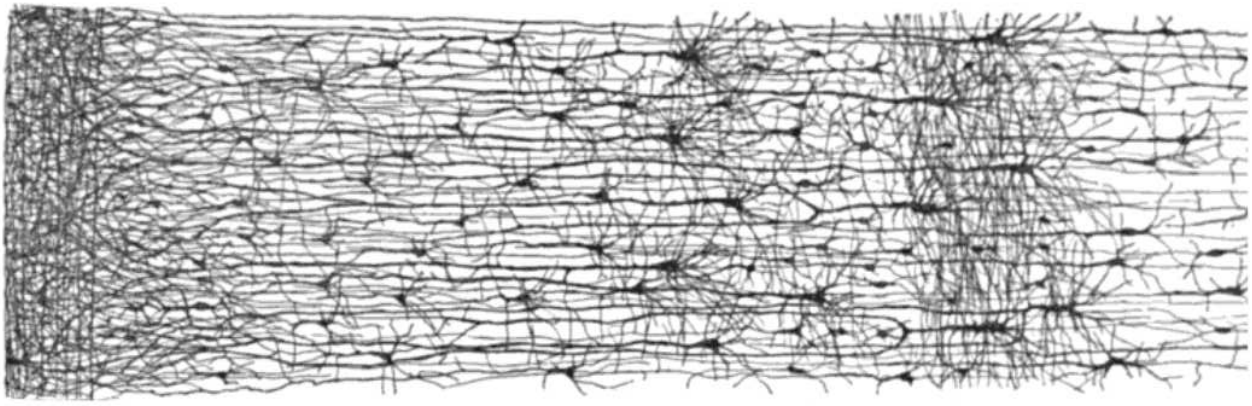

Рис. 1.3 Зображення ділянки кори ГМ, отримане Рамоном-і-Кахалем [50].

ність швидкості розповсюдження імпульсу вздовж аксону призводить до появи затримки між виникненням ПД в аксонному горбочку пресинаптичного нейрону та отриманням результуючого збудження/гальмування в аксонному горбочку постинаптичного нейрону (точніше – повна затримка містить також затримку синаптичної передачі [65]). Така ситуація дозволяє розглядати аксон в якості лінії міжнейронного зв'язку (ця точка зору, зокрема, широко використовується в штучних нейронних мережах [67]).

Архітектура з'єднань між нейронами головного мозку (ГМ) є надзвичайно складною (див., наприклад, [68, 69, 70], Рис. 1.3), зокрема вона передбачає значну кількість зворотніх зв'язків. Зазвичай, нейрони деякої області ГМ формують численні локальні зв'язки між собою і, крім цього, посилають свої імпульси до нейронів з віддалених областей [51]. Ці нейрони, в свою чергу, можуть посилати свої сигнали назад до перших нейронів – напряму, або опосередковано через проміжні області. Це призводить до формування довгих та коротких петель зворотнього зв'язку, що охоплюють увесь мозок, див. зокрема [71, 72, 73, 74, 75] та проект *Human Connectome Project*[1].

Вивченню впливу зворотніх зв'язків на статистику нейронної активності за-

[1] http://www.humanconnectomeproject.org

вадило запровадження більше 40 років тому так званого дифузійного наближення [76, 77, 78, 25], яке й досі широко розповсюджене в теоретичних роботах з вивчення нейронних систем [79, 80, 81, 82, 83, 84]. В рамках дифузійного наближення передбачається, що кожен вхідний імпульс змінює мембранний потенціал на нескінченно малу величину, а кількість вхідних імпульсів, необхідна для генерації вихідного – нескінченна. Це дало змогу описати нейронну активність за допомогою диференціальних рівнянь і застосувати для їх розв'язку відповідний добре розвинений математичний апарат. Свого часу це дозволило вперше аналітично розрахувати статистичні характеристики послідовності вихідних міжімпульсних інтервалів модельного нейрону [77, 85, 86, 87]. Однак в рамках дифузійного наближення розгляд нейрону зі зворотнім зв'язком неможливий. Справді, якщо вплив кожного імпульсу нескінченно малий, а кількість вихідних імпульсів нейрону на скінченному проміжку часу скінченна, імпульси з лінії зворотнього зв'язку губитимуться серед нескінченної кількості решти вхідних імпульсів, необхідних для пострілу нейрону, тож лінія зворотнього зв'язку не спричинить жодної помітної дії на статистику нейронної активності.

Тому для дослідження впливу зворотнього зв'язку на статистику нейронної активності необхідно відкинути дифузійне наближення і розглянути більш реалістичну ситуацію, коли кожен вхідний імпульс чинить помітний вплив на стан нейрону, а кількість вхідних імпульсів, необхідна для генерації вихідного пострілу, – скінченна. Нейронні моделі, що враховують цю скінченність, називатимемо імпульсними. Розгляд активності імпульсних нейронів методом диференціальних рівнянь виявляється заскладним, або й неможливим, і вимагає залучення інших математичних засобів, зокрема, елементів комбінаторики [88]. Дана робота представляє собою першу спробу такого розгляду нейрону із затриманим зворотнім зв'язком.

1.2 Математичне підгрунтя

Апарат теорії ймовірностей [89, 90, 91] становить основне математичне підгрунтя цієї роботи.

Крім цього, в роботі також буде використано поняття пуассонівського процесу, див., наприклад, [90, 91]. Уявімо, що у випадкові моменти часу відбувається деяка подія (в нашому випадку такою подією буде прихід вхідного імпульсу). Нехай нас цікавить ймовірність $P_k(t)$ реалізації заданої кількості подій k на певному проміжку часу t.

Визначення 1. *Випадковий процес називається пуассонівським, якщо функція $P_k(t)$ для нього задана виразом:*

$$P_k(t) = \frac{(\lambda t)^k}{k!} e^{-\lambda t}, \qquad k \geq 0. \tag{1.2.1}$$

де λ –стала, яка має назву інтенсивності пуассонівського процесу. Причому вираз (1.2.1) не залежить від того, чи відомо щось про історію реалізації розглядуваних подій до початку проміжку t.

Зокрема, на нескінченно малому проміжку часу $\Delta t \to 0$ з (1.2.1) знаходимо

$$P_1(\Delta t) = \lambda \Delta t + o(\Delta t). \tag{1.2.2}$$

Цікаво, що якщо деякий випадковий процес одночасно (i) точковий, (ii) стаціонарний, (iii) без післядії, для нього можна отримати ймовірність $P_k(t)$ у вигляді (1.2.1) [90]. Це означає, що ознаки (i)–(iii) можна використовувати як альтернативне визначення пуассонівського процесу. Таким чином, пуассонівський процес – це точковий стаціонарний випадковий процес без післядії.

Нехай проміжок часу, що минув між двома послідовними подіями, позначено за t'. Тоді ймовірність того, що цей проміжок більший за задане значення t,

знаходимо, підставляючи $k = 0$ до (1.2.1):

$$\text{Prob}\{t' > t\} = e^{-\lambda t}. \tag{1.2.3}$$

В дисертації послідовність імпульсів, що подаються на вхід нейрону зі зворотнім зв'язком, моделюється як пуассонівський процес. Вирази (1.2.1) – (1.2.3) будуть неодноразово застосовані нижче при розрахунку ймовірностей різних сценаріїв реалізації цього процесу.

Крім цього, важливим математичним поняттям в роботі є поняття марківського процесу порядку n (див., наприклад, [92]):

Визначення 2. *Послідовність випадкових змінних* $\{t_j\}$*, що набувають значень в області* Ω*, називається марківським ланцюгом порядку* $n > 0$*,* $n \in \mathbb{Z}$*, якщо*

$$\forall_{m>n}\forall_{t_0\in\Omega}\ldots\forall_{t_m\in\Omega}\ P(t_m \mid t_{m-1},\ldots,t_0) = P(t_m \mid t_{m-1},\ldots,t_{m-n}), \tag{1.2.4}$$

і це твердження не виконується для жодного $n' < n$*,* $n' \in \mathbb{Z}$*.*

У випадку довжин вихідних МІІ слід розуміти $\Omega =]0, \infty[$.

1.3 Концептуальне підгрунтя. Модель зв'язуючого нейрону

Генерація потенціалу дії мембраною збудливої клітини описується системою нелінійних диференціальних рівнянь Ходжкіна-Хакслі [55, 57]. Протягом довгого часу вивчалався процес генерації ПД у відповідь на певні стандартні (і водночас – неприродні) стимули – тимчасова фіксація мембранного потенцаілу на певному рівні або постійний деполяризуючий струм. В дослідах з фіксацією потенціалу було з'ясовано, що генерація спайку відбувається при досягненні мембранною напругою певного значення – критерій порогу за напругою [93].

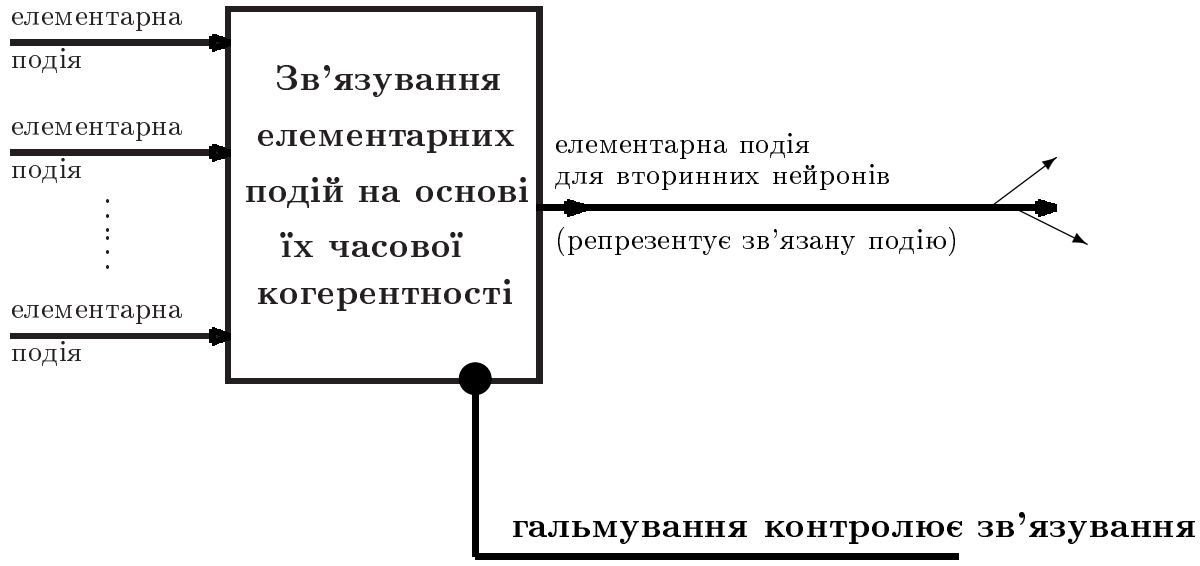

Рис. 1.4 Концепція зв'язування елементарних подій на основі їх часової когерентності.

Разом з тим, динаміка нелінійної системи може бути суттєво різною – в залежності від того, який вхідний стимул система отримує. В роботі [94] було здійснено чисельне моделювання нейрону типу Ходжкіна-Хакслі під дією стимулів, наближених до природніх. На вхід нейрону подавався набір ЗПСП, часовий хід яких був відтворений на основі експериментальних даних, а часи початку ЗПСП були рівнорозподілені в межах певного часового вікна (пуассонівський потік). Виявилося, що ймовірність генерації ПД як функція ширини часового вікна, W, до якого потрапляє дана кількість вхідних імпульсів, має сходинкоподібну форму, Рис. 1.5, ліворуч, стор. 25. Це дозволило зформулювати новий критерій генерації ПД для стимулів, наближених до природніх – критерій за ступенем часової когерентності між вхідними імпульсами [95]. Мірою TC часової когернтності є обернена ширина часового вікна, до якого вхідні імпульси потрапляють: $TC = \frac{1}{W}$, див. Рис. 1.4.

Концепція зв'язування елементарних подій на основі їх часової когерентності

дозволила зформулювати модель зв'язуючого нейрону (ЗН) [96]. В зв'язуючому нейроні слід вхідного імпульсу зберігається протягом фіксованого проміжку часу, після чого повністю зникає. Це відрізняє ЗН від моделі інтегратор з втратами [97, 98, 99], в якому ЗПСП спадають експоненційно і можуть бути забуті лише після пострілу (див. підрозділ 2.4). Скінченність пам'яті ЗН дозволяє отримання точних математичних виразів для статистичних характеристик нейронної активності, не залучаючи дифузійне наближення. Нещодавно, цю властивість ЗН було використано для точного математичного опису вихідного стохастичного процесу ЗН, стимульованого пуассонівським потоком вхідних імпульсів, у випадках без зворотнього зв'язку [88] та з миттєвим ЗЗ [100].

Зв'язуючий нейрон діє наступним чином. Всі збуджуючі вхідні імпульси мають однакову величину. Кожен з них зберігається у *внутрішній пам'яті* нейрону протягом фіксованого проміжку часу τ, після чого – зникає. Нейрон стріляє, тобто генерує вихідний імпульс, коли кількість Σ збуджуючих імпульсів у внутрішній пам'яті досягає значення порогу N_0. За виключенням розділу 5, де це буде зазначено окремо, скрізь вважаємо, що одразу після генерації вихідного імпульсу ЗН очищує внутрішню пам'ять і одразу ж стає знову здатен до прийняття та генерації сигналів. Це означає нехтування рефрактерним періодом в моделі ЗН.

Таким чином, стан після пострілу відповідає стану спокою збудливої мембрани реального нейрону, а наявність імпульсів у внутрішній пам'яті ЗН – її частково деполяризованому стану. В дисертації для аналітичних розрахунків ми беремо ЗН з порогом $N_0 = 2$. ЗН з вищими порогами досліджено чисельно, див. підрозділ 2.4.

Зазвичай, нейрон має численні входи від інших нейронів – численні вхідні лінії. Ми розглядаємо випадок, коли довжини вхідних міжімпульсних інтервалів

в кожній з ліній розподілено за законом Пуассона, див. попередній підрозділ, формула (1.2.1). В такому разі всі вони можуть бути формально об'єднані в одну лінію з пуассонівським потоком інтенсивністю, що дорівнює сумі інтенсивностей окремих вхідних потоків, див. Рис. 2.1, стор. 27, без лінії ЗЗ.

В дисертації, в ході дослідження статистичних характеристик ЗН із затриманим зворотнім зв'язком, виникне необхідність скористатись результатами, отриманими раніше для ЗН без ЗЗ. Зокрема, нам знадобиться вираз для густини ймовірностей для довжин вихідних міжімпульсних інтервалів (МІІ) $P^0(t)$, де $t > 0$ позначає тривалість вихідного МІІ. Функцію $P^0(t)$ для $N_0 = 2$ було отримано в роботі [88] у вигляді

$$P^0(t) = y_m(t) \quad \text{при} \quad m\tau \le t \le (m+1)\tau, \qquad m = 0, 1, \ldots, \tag{1.3.5}$$

де $y_m(t)$ визначені згідно наступного рекурентного співвідношення:

$$y_0(t) = e^{-\lambda t}\lambda^2\, t, \tag{1.3.6}$$

$$\begin{aligned} y_{m+1}(t) = y_m(t) + \frac{\lambda^{m+3}}{(m+2)!}\,(t-(m+1)\tau)^{m+2}e^{-\lambda t} - \\ - \frac{\lambda^{m+2}}{(m+1)!}\,(t-(m+1)\tau)^{m+1}e^{-\lambda t}, \qquad m = 0, 1, \ldots, \end{aligned} \tag{1.3.7}$$

де λ позначає інтенсивність вхідної пуассонівської стимуляції. Густина ймовірностей $P^0(t)$ – неперервна унімодальна функція, що досягає свого максимуму в точці $t = \min(1/\lambda; \tau)$, Рис. 1.5, праворуч. Можна пересвідчитись, що густина $P^0(t)$ нормована на 1: $\int_0^\infty P^0(t')\, dt' = 1$.

Перший момент $\langle t\rangle^0$ густини ймовірностей (1.3.5) було отримано в [88] у вигляді

$$\langle t\rangle^0 \equiv \int_0^\infty t\, P^0(t)\, dt = \frac{1}{\lambda}\left(2 + \frac{1}{e^{\lambda\tau}-1}\right), \tag{1.3.8}$$

що також буде використано нижче.

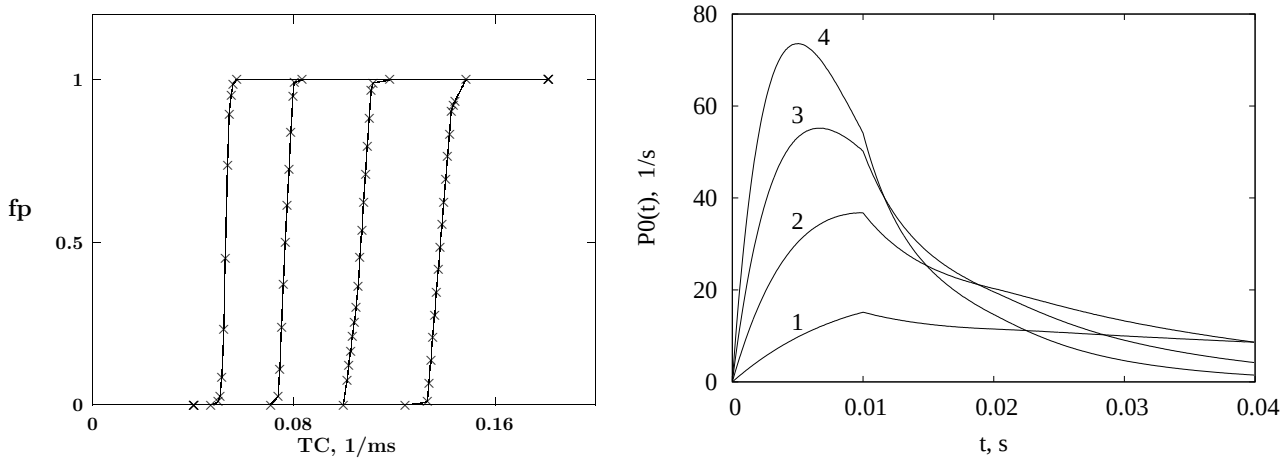

Рис. 1.5 Ліворуч: ймовірність генерації потенціалу дії як функція взаємної часової когерентності TC між вхідними імпульсами, відтворено з [101]. Праворуч: густина ймовірностей $P^0(t)$, с^{-1}, довжин вихідних МІІ для зв'язуючого нейрону без ЗЗ. $\tau = 10$ мс. Криві 1, 2, 3, 4 відповідають $\lambda = 50$ с^{-1}, 100 с^{-1}, 150 с^{-1}, 200 с^{-1}.

Крім цього, нам також знадобиться ймовірність $\Pi^0(t)$ отримати від ЗН без ЗЗ вихідний МІІ, триваліший за t:

$$\Pi^0(t) \equiv \text{Prob}\{t' > t\} = \int_t^\infty P^0(t')\, dt' = 1 - \int_0^t P^0(t')\, dt'. \qquad (1.3.9)$$

Явний вираз для $\Pi^0(t)$ на різних областях значень t – різний. Ми потребуватимемо виразу для $\Pi^0(t)$ лише в області $0 \le t \le \tau$, де він може бути знайдений підстановкою $y_0(t')$ з виразу (1.3.6) до останньої формули замість $P^0(t')$:

$$\Pi^0(t) = (1 + \lambda t)\, e^{-\lambda t}, \qquad 0 \le t \le \tau. \qquad (1.3.10)$$

РОЗДІЛ 2
ЗАГАЛЬНА МЕТОДОЛОГІЯ РОБОТИ

2.1 Вступ. Лінія зворотнього зв'язку

В реальних нейронних системах нейрон може формувати синапси між власними аксонними гілками та власним же дендритним деревом [102, 103, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 110, 111, 112]. Синапси такого типу мають назву аутапсів. Частина нейронів, що формують аутапси, є збуджуючими (експериментальне підтвердження див. в [102, 105, 107, 108, 111]), частина – гальмівними [106, 109, 103, 104, 110, 112]. В результаті нейрон стимулює сам себе, отримуючи збуджуючий або гальмівний імпульс після кожного вихідного пострілу з деякою затримкою в часі. Ми моделюємо цю ситуацію, вважаючи, що вихідні імпульси ЗН направляються до нього ж на вхід з деякою фіксованою затримкою Δ. Цю модель ми називатимемо ЗН із затриманим ЗЗ, Рис. 2.1.

В наступних розділах ми окремо розглядатимемо випадки $\Delta < \tau$ і $\Delta \geq \tau$, де τ позначає тривалість внутрішньої пам'яті ЗН. Для зручності введемо для цих випадків окремі назви:

$$\begin{aligned} \Delta < \tau \quad &- \textbf{швидкий зворотній зв'язок,} \\ \Delta \geq \tau \quad &- \textbf{повільний зворотній зв'язок.} \end{aligned} \tag{2.1.1}$$

Ми звертатимемось до цих назв, коли буде потреба конкретизувати співвідношення між параметрами τ і Δ.

Вважатимемо, що лінія ЗЗ або містить один імпульс, або не містить жодного, і не може проводити 2 або більше імпульсів одночасно. Біологічним підгрунтям такого твердження може бути подовжений рефрактерний період та/або синаптична депресія. Остання може мати характерний час аж до 20 с [113].

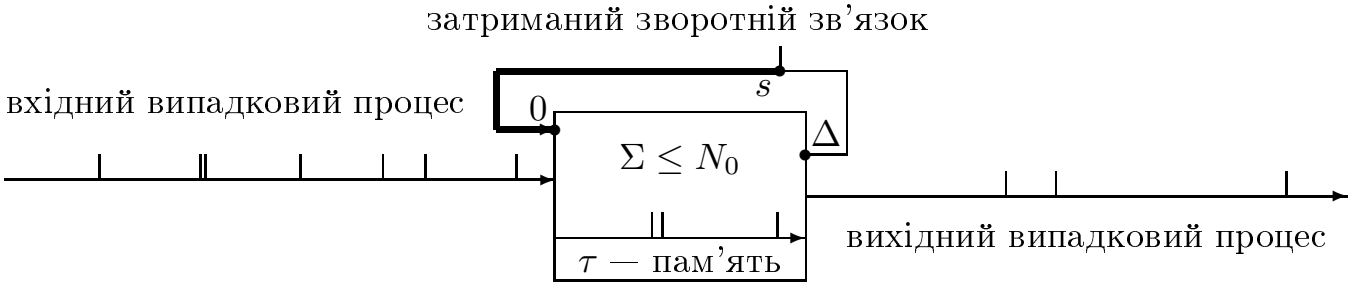

Рис. 2.1 Зв'язуючий нейрон із затриманим зворотнім зв'язком. Численні вхідні лінії з пуассонівськими потоками формально об'єднано в одну, див. підрозділ 1.3. Δ – затримка імпульсу в лінії, s – час життя, див. Визначення 3.

Для характеристики стану лінії ЗЗ ми вводимо змінну s, яка має назву час життя імпульсу в лінії і визначається наступним чином:

Визначення 3. *Час життя імпульсу в лінії ЗЗ, s, дорівнює часу, що лишився імпульсу до досягнення входу нейрону, див. Рис. 2.1.*

Це визначення не має сенсу, якщо лінія не містить імпульсу. З іншого боку, якщо лінія вільна в момент пострілу, вихідний імпульс заходить в лінію і через Δ одиниць часу досягає входу нейрону. Якщо в момент пострілу лінія вже містить один імпульс, вона не прииймає новий і продовжує проводити той, що був. Це означає, що *у момент початку* будь-якого вихідного МІІ лінія ЗЗ ніколи не буває порожньою, а завжди містить імпульс з часом життя $s \in]0; \Delta]$. Надалі ми говоритимемо про змінну s, маючи на увазі значення часу життя саме в момент початку вихідного МІІ (одразу після пострілу).

Зрозуміло, що в умовах, коли нейрон стимулюється випадковим процесом, час життя s, за своєю математичною природою, буде випадковою змінною. Можна також розглядати змінну s як внутрішню, неспостережувану, на відміну від довжин вхідних і вихідних міжімпульсних інтервалів, які можна виміряти експериментально. Саме наявність в розглядуваних системах внутрішньої змін-

ної, яка характеризує стан системи і, властиво, суттєво впливає на її подальшу еволюцію, і зумовлює появу далекосяжних кореляцій та проявляється в немарківському характері послідовностей вихідних міжімпульснх інтервалів розглядуваних систем, див. підрозділи 3.4 та 4.3, а також розділ 5.

2.2 Розрахунок густини ймовірностей

Зрозуміло, що як дія ЗН, так і дія лінії ЗЗ є детерміністичними. Тим не менш, вихідний потік ЗН зі зворотнім зв'язком вимагає ймовірнісного опису через стохастичну природу вхідного пуассонівського процесу.

Нехай $P(t)$ позначає густину ймовірностей довжин вихідних інтервалів t, $t \in]0, \infty]$, для зв'язуючого нейрону, збуджуючого чи гальмівного, із затриманим ЗЗ. Тобто $P(t)dt$ дає ймовірність отримати вихідний МІІ довжиною в межах $[t; t + dt[$. Виявляється, що розрахунок $P(t)$ для випадків збуджуючого та гальмівного нейронів можна здійснити за однією і тією самою процедурою. Перш за все, визначимо густину умовних ймовірностей $F(t \mid s)$, а саме $F(t \mid s)dt$ дає ймовірність отримати вихідний МІІ довжиною в межах $[t; t + dt[$ за умови, що на початку цього самого інтервалу час життя імпульсу в лінії ЗЗ складав s. Введемо також стаціонарну густину ймовірностей $f(s)$ для часів життя $s \in]0; \Delta]$ імпульсу в лінії ЗЗ на початку довільного вихідного інтервалу.

Густина довжин вихідних МІІ може бути розрахована на основі виразів для $F(t \mid s)$ та $f(s)$, а саме:

$$P(t) = \int_0^{\Delta} F(t \mid s) f(s)\, ds. \tag{2.2.1}$$

Підінтегральний вираз тут є густиною ймовірностей спільної реалізації пари (s, t).

Для знаходження $f(s)$, розглянемо спочатку густину перехідних ймовірностей $P(s' \mid s),\ s, s' \in]0; \Delta]$, що визначає ймовірність того, що на початку деякого МІІ час життя імпульсу в лінії ЗЗ набуває значення в межах $[s'; s' + ds'[$, якщо на початку попереднього МІІ час життя імпульсу в лінії ЗЗ складав s. Для кожного конкретного випадку, – гальмівного нейрону, збуджуючого нейрону, гальмівного нейрону з рефракцією, – функції $F(t \mid s)$ та $P(s' \mid s)$ буде знайдено в розділах 3, 4 та 5, відповідно, з перших принципів шляхом обрахунку ймовірностей реалізації різних сценаріїв для вхідного пуассонівського процесу. Коли $P(s' \mid s)$ відоме, $f(s)$ може бути знайдена як нормований на 1 розв'язок наступного рівняння:

$$\int_0^{\Delta} P(s' \mid s)\, f(s)\, ds = f(s'). \tag{2.2.2}$$

В розділах 3 та 4 густину ймовірностей $P(t)$ буде знайдено згідно формул (2.2.1) і (2.2.2), а також конкретних виразів для $F(t \mid s)$ та $P(s' \mid s)$ для збуджуючого та гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ.

2.3 Доведення немарковості

2.3.1 Постановка задачі

Як було зазначено у попередньому підрозділі, потік вхідних імпульсів має стохастичну природу, тому вихідна активність розглядуваної системи вимагає ймовірнісного опису, не зважаючи та той факт, что і ЗН, і лінія ЗЗ діють детерміністично. Ми розглядаємо вихідний потік ЗН із затриманим ЗЗ як стаціонарний процес[1]. Для статистичного опису вихідного потоку введемо наступні основні функції:

[1]Стаціонарність вихідного потоку є наслідком стаціонарності вхідного разом з відсутністю залежних від часу параметрів в моделі ЗН, див. розділ 1.3. Для забезпечення стаціонарності ми також очікуємо, що система розглядається після початкового періоду, достатнього для забування початкових умов.

- спільна густина ймовірностей $P(t_m, t_{m-1}, \ldots, t_0)$ для $(m+1)$ довжини послідовних МІІ, де t_0 стосується найбільш раннього МІІ;

- густина умовних ймовірностей $P(t_m \mid t_{m-1}, \ldots, t_0)$ для довжин вихідних МІІ; $P(t_m \mid t_{m-1}, \ldots, t_0)dt_m$ дає ймовірність отримати вихідний МІІ довжиною в межах $[t_m; t_m + dt_m[$ за умови, що довжини попередніх m вихідних МІІ складали відповідно $t_{m-1}, t_{m-2}, \ldots, t_0$.

В підрозділі 1.2 було наведено визначення марківського процесу порядку n, див. Визначення 2. Зокрема, покладаючи в цьому визначенні $m = n+1$, маємо необхідну умову

$$P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0) = P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1), \tag{2.3.1}$$

того, що випадковий процес $\{t_j\}$ є макрівським ланцюгом n-го порядку.

В розділах 3, 4, 5 для випадків збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН і для гальмівного ЗН з рефракцією буде доведено наступну теорему:

Теорема 1. *Послідовність довжин вихідних МІІ нейрону зі зворотнім зв'язком під дією пуассонівського потоку не може бути представлена як марківський ланцюг деякого скінченного порядку.*

2.3.2 Схема доведення

Для доведення Теореми 1, ми покажемо аналітично, що умова (2.3.1) не виконується для жодного скінченного значення n. А саме, буде отримано точні аналітичні вирази для густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0)$ та показано, що $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0)$ залежить від t_0 для будь-якого скінченного значення n. Зрозуміло, що вирази для $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0)$ для збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН та гальмівного ЗН з рефракцією будуть різними. Однак схема доведення для цих випадків багато в чому спільна. В цьому підрозділі

буде викладено спільні вузлові моменти доведення. Більш детальні викладки та конкретні аналітичні вирази див. в розділах 3, 4 та 5 відповідно.

Отже, розглянемо послідовність **ts** подій (t, s)

$$\mathbf{ts} = \{\dots, (t_i, s_i), \dots\},$$

де s_i позначає час життя імпульсу в лінії ЗЗ в момент початку вихідного інтервалу t_i. В цей момент лінія обов'язково містить імпульс, див. підрозділ 2.1.

Введемо спільну густину ймовірностей $P(t_{n+1}, s_{n+1}; t_n, s_n; \dots; t_0, s_0)$ для реалізації $(n+2)$ послідовних подій (t, s), та відповідну густину умовних ймовірностей $P(t_{n+1}, s_{n+1} \mid t_n, s_n; \dots; t_0, s_0)$ для цих подій.

В подальших розрахунках нам знадобиться наступна лема:

Лема 1. *Послідовність* **ts** *є марківським ланцюгом 1-го порядку:*

$$\forall_{n\geq 0}\forall_{t_0>0}\forall_{s_0\in]0;\Delta]}\dots\forall_{t_{n+1}>0}\forall_{s_{n+1}\in]0;\Delta]}$$
$$P(t_{n+1}, s_{n+1} \mid t_n, s_n; \dots; t_0, s_0) = P(t_{n+1}, s_{n+1} \mid t_n, s_n), \quad (2.3.2)$$

де $\{t_0, \dots, t_{n+1}\}$ *позначає набір довжин послідовних МІІ, а* $\{s_0, \dots, s_{n+1}\}$ *– часи життя на початку відповідних МІІ.*

Доведення. Доведення цієї леми однакове для збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН та гальмівного ЗН з рефракцією. Воно полягає в наступному В складеній події (t_{n+1}, s_{n+1}), час життя s_{n+1} завжди набуває свого значення раніше за t_{n+1}. Значення s_{n+1} може бути визначене однозначно з пари (t_n, s_n) (див. підрозділ 2.1):

$$s_{n+1} = \begin{cases} s_n - t_n, & t_n < s_n, \\ \Delta, & t_n \geq s_n, \end{cases} \qquad n = 0, 1, \dots \quad (2.3.3)$$

Факторами, що визначають значення t_{n+1} довжини наступного МІІ, є (i) значення s_{n+1}, та (ii) поведінка вхідного пуассонівського процесу після моменту θ

початку інтервалу t_{n+1} за умови $(t_n, s_n; \ldots; t_0, s_0)$. Значення s_{n+1} не залежить від умов $(t_{n-1}, s_{n-1}; \ldots; t_0, s_0)$, див. вище. Що ж стосується пуассонівського потоку, умова $(t_n, s_n; \ldots; t_0, s_0)$ накладає певні обмеження на його поведінку до моменту θ. Але для визначення $P(t_{n+1}, s_{n+1} \mid t_n, s_n; \ldots; t_0, s_0)$ нам необхідні умовні ймовірності отримання вхідних імпульсів в певні моменти після θ. Для пуассонівського потоку ці умовні ймовірності не залежать від умов, накладених на поведінку потоку до θ, див. підрозділ 1.2. Наприклад, умовна ймовірність отримати перший після θ імпульс в момент $\theta + t$ складає $e^{-\lambda t}\lambda dt$, незалежно від умов, накладених на потік до моменту θ. Це доводить (2.3.2). □

Для знаходження густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0)$, слід здійснити наступні кроки:

- *Крок 1.* Використовуючи властивість (2.3.2), отримати спільну густину ймовірностей для подій (t, s):

$$P(t_{n+1}, s_{n+1}; t_n, s_n; \ldots; t_0, s_0) = \\ P(t_{n+1}, s_{n+1} \mid t_n, s_n) \ldots P(t_1, s_1 \mid t_0, s_0) P(t_0, s_0), \quad (2.3.4)$$

  де $P(t, s)$ та $P(t_n, s_n \mid t_{n-1}, s_{n-1})$ позначають відповідно стаціонарну густину ймовірностей та густину умовних ймовірностей (перехідні ймовірності) для подій (t, s).

- *Крок 2.* Знайти вираз для $P(t_{n+1}, t_n, \ldots, t_0)$ шляхом інтегрування за всіма змінними s_i, $i = 0, 1, \ldots, n+1$:

$$P(t_{n+1}, t_n, \ldots, t_0) = \\ \int_0^\Delta ds_0 \int_0^\Delta ds_1 \ldots \int_0^\Delta ds_{n+1} P(t_{n+1}, s_{n+1}; t_n, s_n; \ldots; t_0, s_0). \quad (2.3.5)$$

- *Крок 3.* За означенням, знайти явний вираз для шуканої густини умовних ймовірностей:

$$P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0) = \frac{P(t_{n+1}, t_n, \ldots, t_0)}{P(t_n, \ldots, t_0)}. \tag{2.3.6}$$

Об'єднуючи Кроки 1 та 2, можна отримати наступний вираз для спільної густини ймовірностей:

$$P(t_{n+1}, t_n, \ldots, t_0) \;=\; \int_0^{\Delta} ds_0 \ldots \int_0^{\Delta} ds_{n+1} P(t_0, s_0) \;\prod_{k=1}^{n+1} P(t_k, s_k \;\mid\; t_{k-1}, s_{k-1}). \tag{2.3.7}$$

В наступному підрозділі буде отримано вирази для густин ймовірностей $P(t, s)$ і $P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1})$ в термінах введених вище функцій $f(s)$ та $F(t \mid s)$ (див. підрозділ 2.2). В свою чергу, точні аналітичні вирази для $f(s)$ та $F(t \mid s)$ буде отримано окремо для випадків збуджуючого ЗН (розділ 3), гальмівного ЗН (розділ 4) і гальмівного ЗН з рефракцією (розділ 5) Після цього, в кожному з трьох випадків буде виконане інтегрування в (2.3.7) для отримання явних виразів для $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$, а також зроблено Крок 3 для знаходження густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$. Буде показано, що для будь-якого скінченного $n > 0$ густина $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0)$ залежить від t_0, а отже – необхідна умова (2.3.1) марковості порядку n не виконується за жодних значень n. Так буде доведено немарковість вихідного потоку нейрону зі зворотнім зв'язком для збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН та гальмівного ЗН з рефракцією.

2.3.3 Густини ймовірностей для подій (t, s)

Розглянемо густину ймовірностей $P(t, s)$, що задає ймовірність реалізації події (t, s) з точністю $dtds$. Функція $P(t, s)$ може бути отримана як результат добутку

$$P(t, s) = F(t \mid s) f(s), \tag{2.3.8}$$

де $f(s)$, як і раніше, позначає стаціонарну густину ймовірностей для часів життя імпульсу в лінії на момент початку вихідного інтервалу, $F(t \mid s)$ позначає густину умовних ймовірностей для довжин вихідних МІІ t за умови, що на момент початку цього вихідного МІІ час життя імпульсу в лінії ЗЗ складає s.

Знайдемо тепер густину умовних ймовірностей $P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1})$ для подій (t_k, s_k), що визначає ймовірність отримати подію (t_k, s_k), з точністю $dt_k ds_k$ за умови, що попередня подія була (t_{k-1}, s_{k-1}). За визначенням умовних ймовірностей, функція $P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1})$ може бути представлена у вигляді добутку

$$P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}) = F(t_k \mid s_k, t_{k-1}, s_{k-1}) f(s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}), \tag{2.3.9}$$

де $F(t_k \mid s_k, t_{k-1}, s_{k-1})$ позначає густину умовних ймовірностей для довжин вихідних МІІ, t_k, за умови, що і) цей МІІ почався з часом життя імпульсу в лінії ЗЗ, рівним s_k, та іі) попередня подія (t, s) була (t_{k-1}, s_{k-1}); а $f(s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1})$ позначає густину умовних ймовіронстей для часів життя імпульсу в лінії за умови іі). Очевидно, що

$$F(t_k \mid s_k, t_{k-1}, s_{k-1}) = F(t_k \mid s_k), \tag{2.3.10}$$

оскільки за відомого значення s_k знання попередньої пари (t_{k-1}, s_{k-1}) не додає жодної інформації, корисної для передбачення значення t_k (порівн. з доведенням Леми 1).

Для знаходження густини ймовірностей $f(s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1})$, розглянемо можливі співвідношення між t_{k-1} та s_{k-1}. Якщо $t_{k-1} \geq s_{k-1}$, лінія встигне звільнитися від імпульсу протягом МІІ t_{k-1}. Тому на початку МІІ t_k, вихідний імпульс зайде до лінії та матиме час життя $s_k = \Delta$ з ймовірністю 1, див. формулу 2.3.3. Отже, густина ймовірностей містить відповідну δ-функцію:

$$f(s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}) = \delta(s_k - \Delta), \qquad t_{k-1} \geq s_{k-1}. \tag{2.3.11}$$

Якщо $t_{k-1} < s_{k-1}$, тоді МІІ t_{k-1} скінчиться раніше, ніж імпульс залишить лінію ЗЗ. На початку МІІ t_k, лінія міститиме той самий імпульс, що й на початку t_{k-1}. Цей імпульс матиме час життя, що точно дорівнює $s_k = s_{k-1} - t_{k-1}$, отже

$$f(s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}) = \delta(s_k - s_{k-1} + t_{k-1}), \qquad t_{k-1} < s_{k-1}. \tag{2.3.12}$$

Збираючи все разом, для густини умовних ймовірностей $P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1})$ отримаємо

$$P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}) = \begin{cases} F(t_k \mid s_k)\delta(s_k - \Delta), & t_{k-1} \geq s_{k-1}, \\ F(t_k \mid s_k)\delta(s_k - s_{k-1} + t_{k-1}), & t_{k-1} < s_{k-1}. \end{cases} \tag{2.3.13}$$

Міркування, розвинені в цьому підрозділі, однаковою мірою справедливі для збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН і гальмівного ЗН з рефракцією. Справді, ніде в цих міркуваннях не було використано збуджуючого (гальмівного) характеру імпульсів з лінії ЗЗ, а лише наявність самої лінії ЗЗ та можливість вичерпного опису її стану за допомогою часу життя імпульсу в ній, а ці риси є спільними для збуджуючого і гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ, незалежно від наявності рефракції.

Разом з тим, явні вирази для функцій $F(t \mid s)$ та $f(s)$ істотньо залежатимуть від того, яку дію чинять імпульси з лінії ЗЗ на нейрон та/або від наявності рефракції, і, властиво, відрізнятимуться для випадків збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН і гальмівного ЗН з рефракцією. Такі явні вирази для кожного з трьох випадків буде отримано в наступних розділах.

2.4 Чисельна перевірка

Для чисельної перевірки отриманих аналітичних результатів, а також для дослідження питання, чи для іншої моделі нейрону буде отримано якісно по-

дібні результати, було створено комп'ютерну програму мовою C++ на платформі лінукс. Програма містить декілька класів, що відтворюють відповідно дію збуджуючого ЗН, дію гальмівного ЗН та дію гальмівного ЗН з рефракцією. На вхід об'єкту обраного класу подається послідовність псевдовипадкових чисел, що розподілені за законом Пуассона, яка імітує послідовність вхідних міжімпульсних інтервалів. Бажаний розподіл ймовірностей отриманий з використанням утиліт з бібліотеки GNU Scientific Library[2] за допомогою генератора псевдовипадкових чисел типу Mersenne Twister.

Програма містить функцію, – "часовий двигун", – що переносить систему в момент, що безпосередньо передує отриманню наступного вхідного імпульсу, пропускаючи моменти, коли не надходять ані пуассонівський імпульс, ані імпульс з лінії ЗЗ. Таким чином, враховуються лише суттєві події. Це дозволяє зробити точні розрахунки швидшими, порівняно з алгоритмами, де приріст часу відбувається поступово, маленькими часовими кроками.

Густини ймовірностей $P(t)$, $P(t_1 \mid t_0)$ та $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ знайдено шляхом підрахунку вихідних МІІ різної довжини та нормування. Очевидно, для обчислення густин умовних ймовірностей $P(t_1 \mid t_0)$ та $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ відібрано лише ті МІІ, яким передували 1 чи 2 МІІ фіксованої тривалості: t_0 для $P(t_1 \mid t_0)$ та $\{t_1, t_0\}$ для $P(t_2 \mid t_1, t_0)$. Густини ймовірностей, отримані чисельно для збуджуючого ЗН, гальмівного ЗН та гальмівного ЗН з рефракцією для порогу 2, співставлено зі знайденими аналітично для відповідних значень параметрів. В усіх випадках чисельні дані співпадають (в межах статистичної похибки) з тими, що були отримані аналітично.

Для $N_0 > 2$, густини ймовірностей $P(t)$, $P(t_1 \mid t_0)$ та $P(t_2 \mid t_1, t_0)$, знайдені чисельно, якісно подібні до тих, що були отримані для порогу N_0=2. Зокре-

[2] http://www.gnu.org/software/gsl/

ма, наявність та положення δ-функцій і розривів співпадають з тими, що були отримані аналітично у всіх розглянутих випадках, порівн., наприклад, Рис. 3.4, ліворуч і праворуч, стор. 51, або Рис. 3.18 з Рис. 3.17 на стор. 88.

З метою пересвідчитись, що знайдені особливості в розподілах ймовірностей спричинені саме присутністю лінії ЗЗ, а не специфікою моделі ЗН, було також проведено серію комп'ютерних експериментів для моделі інтегратор з втратами (ІВ). Аналогічно до того, як це зроблено для моделі ЗН, було розглянуто випадки збуджуючого ІВ із затриманим ЗЗ, гальмівного ІВ із затриманим ЗЗ та гальмівного ІВ з рефракцією із затриманим ЗЗ.

Для симуляції було обрано модель ІВ в її найпростішому варіанті [97, 98, 99]. А саме, в деякий момент часу ϑ стан нейрону повністю визначається напругою на мембрані в цей момент, $V(\vartheta)$. За відсутності вхідної стимуляції, $V(\vartheta)$ експоненційно спадає до стану спокою, в якому $V = 0$:

$$V(\vartheta + t) = e^{-t/\tau_M} V(\vartheta),$$

де τ_M – час релаксації мембрани. Вхідний імпульс миттєво збільшує V на фіксовану величину y_0:

$$V \quad \to \quad V + y_0,$$

де y_0 відповідає максимальному значенню ЗПСП. Якщо в результаті такого стрибку мембранний потенціал задовільняє нерівність $V + y_0 > V_0$, де V_0 – поріг ІВ, тоді нейрон генерує вихідний стайк та опиняється у стані спокою. Тобто модель ІВ працює за принципом порогу за напругою, підрозд. 1.3.

При моделюванні нейрону з рефракцією на основі моделі ІВ, так само, як і для зв'язуючого нейрону, вважалося, що протягом часу рефрактерності $r > 0$ нейрон не здатен до прийняття будь-яких вхідних сигналів. Після закінчення рефрактерного періоду нейрон опинявся в стані спокою: $V = 0$.

Результати, отримані для моделі ІВ, якісно подібні до тих, що були отримані для моделі ЗН, порівн., наприклад, Рис. 3.6, ліворуч і праворуч, на стор. 53. Детальніше див. у відповідних підрозділах.

2.5 Висновки

В цьому розділі викладено загальну методологію роботи. Ця методологія, що грунтується на теорії ймовірностей, є точною і дозволяє знаходження точних аналітичних виразів для одноінтервальної та багатоінтервальної густин ймовірностей для довжин вихідних МІІ нейрону із затриманим ЗЗ. Розроблена схема розрахунків може бути застосована як до випадку збуджуючого, так і до випадку гальмівного нейрону. Більше того, вона не зв'язана рамками якоїсь конкретної нейронної моделі і в принципі може бути застосована до будь-якої детерміністичної моделі нейрону. Разом з тим, не всі нейронні моделі дозволяють розв'язок інтегрального рівняння (2.2.2), а отже – і знаходження остаточних виразів для одноінтервальної та багатоінтервальної густин ймовірностей. Такі моделі є швидше виключенням, ніж правилом. Як буде видно з наступних розділів, до таких приємних виключеннь належить і модель зв'язуючого нейрону. Розроблена схема розрахунків буде застосована в наступних розділах до випадків збуджуючого нейрону, гальмівного нейрону і гальмівного нейрону з рефракцією.

Крім цього, в цьому розділі описано комп'ютерну програму, яку було створено для чисельної перевірки отриманих аналітичних результатів, а також для отримання результатів в тих випадках, коли аналітичні розрахунки пов'язані зі значними математичними складностями. Чисельну перевірку буде застосовано до результатів всіх наступних розділів.

РОЗДІЛ 3
ЗБУДЖУЮЧИЙ НЕЙРОН ЗІ ЗВОРОТНІМ ЗВ'ЯЗКОМ

3.1 Вступ

В цьому розділі ми маємо на меті дослідити вплив затриманого зворотнього зв'язку на статистику імпульсів збуджуючих нейронів. Для цього розглянемо ситуацію, коли збуджуючий нейрон посилає власні вихідні імпульси до себе ж на вхід із деякою затримкою в часі Δ, Рис. 2.1 на стор. 27. Вважаємо, що імпульси з лінії ЗЗ чинять таку саму збуджуючу дію на нейрон, як ті, що надійшли від пуассонівського потоку. Тобто кожен з них перебуває в пам'яті ЗН протягом часу τ, після чого зникає, якщо не був задіяний у генерації вихідного пострілу, див. підрозділ 1.3.

Стан лінії зворотнього зв'язку параметризується значеннями змінної s, $s \in]0; \Delta]$, що позначає час життя імпульсу в лінії, див. підрозділ 2.1.

Статистику генерації вихідних імпульсів досліджуємо в термінах одноінтервальної та умовної багатоінтервальної густини ймовірностей для довжин вихідних міжімпульсних інтервалів. Знаходження явних виразів для цих функцій є основною задачею цього підрозділу.

Матеріали цього розділу опубліковано в роботах [27, 28, 30].

3.2 Одноінтервальна густина ймовірностей, швидкий зворотній зв'язок

Головною метою цього підрозділу є знаходження одноінтервальної густини ймовірностей $P(t)$ для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ у випадку швидкого

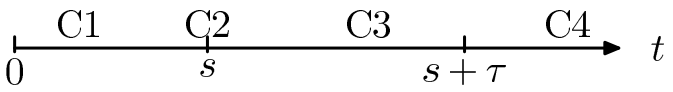

Рис. 3.1 Домени значень t, що використовуються для отримання $F(t|s)$.

зворотнього зв'язку:

$$\Delta < \tau. \tag{3.2.1}$$

Для цього ми притримуватимемось загальної процедури, описаної в підрозділі 2.2. Зокрема, користуючись правилами дії збуджуючого ЗН і затриманого ЗЗ, ми спершу отримаємо явні вирази для функцій $F(t \mid s)$ і $P(s' \mid s)$. Після цього, розв'язуючи рівняння (2.2.2), знайдемо густину ймовірностей $f(s)$. І нарешті, здійснивши інтегрування в (2.2.1), отримаємо точний аналітичний вираз для одноінтервальної густини ймовірностей $P(t)$.

Наприкінці підрозділу будуть також отримані вирази для першого і другого моменту густини $P(t)$, а також для коефіцієнту варіації довжин вихідних інтервалів.

3.2.1 Розрахунок $F(t|s)$

Знайдемо функцію $F(t|s)$, що позначає густину ймовірностей для довжин t вихідних МІІ за умови, що час життя імпульсу в лінії ЗЗ на момент початку цього МІІ складає s. Позначимо через S_1 стан ЗН з одним імпульсом в пам'яті і через S_0 – стан без імпульсів. Для знаходження $F(t|s)$ слід розділити множину можливих значень t довжини вихідного МІІ на декілька областей (доменів), як показано на Рис. 3.1.

У випадку С1, маємо $t < s$. В цьому випадку вихідний імпульс буде згенерований без участі лінії ЗЗ, виключно під дією імпульсів від вхідного пуассонівського потоку. Тому густина розподілу для таких довжин МІІ буде такою

самою, що й для ЗН без ЗЗ:

$$F(t|s) = P^0(t), \quad t < s, \tag{3.2.2}$$

де $P^0(t)$ позначає густину ймовірностей для довжин вихідних МІІ для ЗН без ЗЗ, визначену у виразах (1.3.5) – (1.3.7).

Розглянемо випадок С2. Ймовірність отримати вихідний ймпульс рівно через s одиниць часу після останнього пострілу не є нескінченно малою. Це еквівалентно події $A_{S_1}(s)$, коли порожній ЗН починає приймати імпульси в момент 0 та опиняється без жодного пострілу в стані S_1 в момент s. Справді, якщо в момент s нейрон вже містить один імпульс, імпульс з лінії своїм приходом спричинить досягнення порогу ЗН і генерацію вихідного пострілу рівно через s одиниць часу після попереднього. Для знаходження ймовірності $P\{A_{S_1}(s)\}$ цієї події, звернімо увагу на те, що $P^0(s)\,ds$ може бути виражене як добуток $P\{A_{S_1}(s)\}$ та ймовірності отримати вхідний імпульс протягом нескінченно малого інтервалу ds, яка для пуассонівського потоку складає $\lambda\,ds$, де λ – інтенсивність потоку, див. вираз (1.2.1). Таким чином,

$$P\{A_{S_1}(s)\} = \frac{P^0(s)}{\lambda}, \tag{3.2.3}$$

що разом з рівнянням (1.3.5) дає вагу δ-функції в точці $t = s$ у виразі для $F(t|s)$.

Розглянемо випадок С3. Для швидкого ЗЗ, коли $s \le \Delta < \tau$, для отримання МІІ, довжиною в межах $s < t \le s + \tau$, необхідне виконання наступних умов: (i) проміжок $]0; s[$ вільний від вхідних імпульсів, (ii) проміжок $]s; t[$ вільний від вхідних імпульсів, (iii) перший вхідний імпульс від пуассонівського потоку буде отримано на проміжку $[t; t + dt[$. Справді, умова (i) гарантує, що в момент s нейрон порожній і прихід збуджуючого імпульсу з лінії ЗЗ не викличе постріл. Після моменту s ЗН перебуває в стані S_1 (з одним імпульсом в пам'яті) і перший

же вхідний імпульс викликає спайк (умови (ii) та (iii)). Тому:

$$F(t|s) = e^{-\lambda t}\lambda, \quad s < t \le s + \tau, \tag{3.2.4}$$

де було використано формули (1.2.2) і (1.2.3).

Розглянемо випадок C4, коли $t \ge s + \tau$. Такий МІІ буде реалізовано, якщо матимуть місце такі три незалежні події: (i) $A_{S_0}(s)$; (ii) проміжок $]s; s+\tau[$ вільний від вхідних імпульсів; (iii) порожній ЗН без ЗЗ починає приймати імпульси в момент $s+\tau$ і стріляє вперше в момент t. Ці події є незалежними, оскільки їх реалізація визначається поведінкою пуассонівського потоку на інтервалах, що не перекриваються.

У випадку швидкого ЗЗ, $\Delta < \tau$, ймовірність спільної реалізації подій (i) та (ii) дорівнює ймовірності отримати від пуассонівського потоку МІІ, довший за $s + \tau$, формула (1.2.3), а подія (iii) має ймовірність $P^0(t - s - \tau)\, dt$. Отже,

$$F(t|s) = e^{-\lambda(\tau+s)} P^0(t - s - \tau) \quad t \ge s + \tau\,. \tag{3.2.5}$$

Беручи до уваги вирази (3.2.2), (3.2.3), (3.2.4), (3.2.5), отримаємо функцію $F(t|s)$ у вигляді суми сингулярної та регулярної частин:

$$F(t|s) = F^{\text{sing}}(t|s) + F^{\text{reg}}(t|s), \tag{3.2.6}$$

де

$$F^{\text{sing}}(t|s) = e^{-\lambda s}\lambda s\, \delta(t - s), \tag{3.2.7}$$

$$F^{\text{reg}}(t|s) = \begin{cases} e^{-\lambda t} t\lambda^2, & t \in]0; s], \quad (**) \\ \lambda\, e^{-\lambda t}, & t \in]s; s+\tau], (*)\ , \\ e^{-\lambda(\tau+s)} P^0(t - s - \tau), & s + \tau \le t, \quad (*) \end{cases} \tag{3.2.8}$$

де враховано припущення $\Delta < \tau$.

За допомогою виразів (3.2.6), (3.2.7) та (3.2.8) легко переконатись у тому, що функція $F(t|s)$ є нормованою: $\int_0^\infty F(t|s)\ dt = 1$.

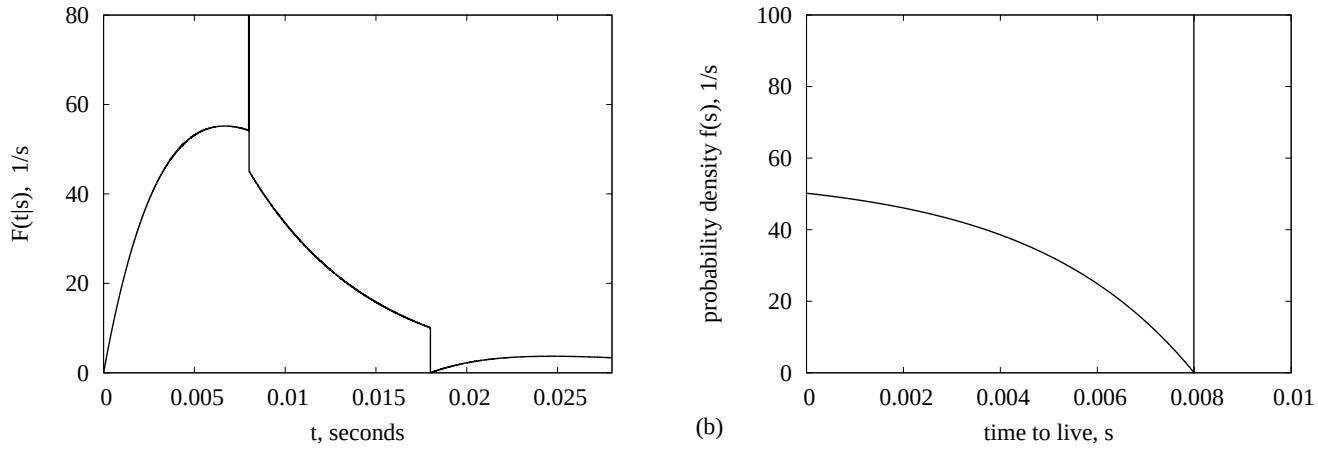

Рис. 3.2 Густини ймовірностей $F(t \mid s)$ (ліворуч) та $f(s)$ (праворуч), отримані аналітично, формули (3.2.6)–(3.2.8) та (3.2.12)–(3.2.14). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 150$ с$^{-1}$, N_0=2. Наявність δ-функцій в обох густинах ймовірностей чітко видно.

Наявність δ-функції в густині ймовірностей $F(t \mid s)$ можна додатково пояснити наступним чином. Ймовірність отримати вихідний МІІ довжиною t, що точно дорівнює s, не є нескінченно малою. У випадку (3.2.1) вона дорівнює ймовірності отримати один імпульс від пуассонівського потоку на проміжку $]0; s[$, яка складає $\lambda s e^{-\lambda s}$. Другий імпульс приходить з лінії і викликає постріл рівно через s одиниць часу після попереднього. Тож маємо ненульову ймовірність отримати вихідний МІІ, тривалість якого точно рівна s. Це дає δ-функцію в точці $t = s$ в густині ймовірностей $F(t \mid s)$.

Графік функції $F(t|s)$ представлено на Рис. 3.2, ліворуч.

3.2.2 Розподіл часів життя імпульсу в лінії $f(s)$

Розрахуємо густину ймовірностей $f(s)$ для часів життя імпульсу в лінії ЗЗ на момент початку вихідного МІІ. Для цього, згідно підрозділу 2.2, знайдемо спершу густину перехідних ймовірностей $P(s \mid s')$ для часів життя імпульсу в лінії.

3.2.2.1 Густина перехідних ймовірностей

Зі змісту функції $F(t|s)$ випливає, що вираз (3.2.8)(**) дозволяє розрахувати $P(s \mid s')$ для $s < s'$:

$$P(s \mid s') = e^{-\lambda(s'-s)}\lambda^2(s'-s), \quad s < s' \in]0;\Delta].$$

Рівняння (3.2.8) та (3.2.8)(*) описують ситуацію, коли один МІІ починається з часом життя імпульсу в лінії ЗЗ, рівним s, а на початку наступного МІІ час життя імпульсу в лінії складає Δ. Отже, $P(s \mid s')$ має сингулярність типу δ-функції в точці $s = \Delta$. Для розрахунку ваги цієї сингулярності, необхідно скористатись виразами (3.2.7) та (3.2.8)(*) із s' замість s та проінтегрувати за всіма допустимими значеннями t:

$$e^{-\lambda s'}\lambda s' + \int\limits_{s'}^{s'+\tau} e^{-\lambda t}\lambda\, dt + \int\limits_{s'+\tau}^{\infty} e^{-\lambda(\tau+s')}P^0(t-s'-\tau)\, dt = \lambda\, s'\, e^{-\lambda\, s'} + e^{-\lambda\, s'}.$$

Тут використано $\int\limits_0^\infty P^0(t)\, dt = 1$.

Отже, в результаті отримаємо $P(s \mid s')$ у вигляді суми двох функцій

$$P(s \mid s') = P^{\text{reg}}(s \mid s') + P^{\text{sing}}(s \mid s'), \tag{3.2.9}$$

де

$$P^{\text{reg}}(s \mid s') = \begin{cases} e^{-\lambda(s'-s)}\lambda^2(s'-s), & s < s' \in]0;\Delta] \\ 0, & s \geq s' \end{cases}, \tag{3.2.10}$$

$$P^{\text{sing}}(s \mid s') = \delta(s-\Delta)\left(\lambda\, s'\, e^{-\lambda\, s'} + e^{-\lambda\, s'}\right). \tag{3.2.11}$$

Густина перехідних ймовірностей $P(s \mid s')$ нормована: $\int_0^\Delta P(s \mid s')\, ds = 1$.

3.2.2.2 Розподіл часів життя імпульсу в лінії

Для знаходження функції $f(s)$ звернімо увагу на те, що вона має містити сингулярність у вигляді δ-функції Дірака в точці $s = \Delta$. Справді, ймовірність

отримати час життя s, що точно дорівнює Δ на момент початку МІІ, не є нескінченно малою. Кожен раз, коли лінія вільна в момент початку вихідного МІІ, імпульс заходить в лінію і має час життя, рівний Δ. Для того, щоб лінія була вільною в момент пострілу, необхідно, щоб для попереднього МІІ виконувалась нерівність $t > s$. Множина реалізацій вхідного пуассонівського процесу, для яких виконується $t > s$, має ненульову міру, і це дає δ-функцію в точці $s = \Delta$ в густині ймовірностей $f(s)$.

Тому шукатимемо $f(s)$ у вигляді

$$f(s) = a\,\delta(s-\Delta) + g(s) = a\,\delta(s-\Delta) + e^{\lambda s}\varphi(s), \tag{3.2.12}$$

де a – безрозмірна стала, $g(s), \varphi(s)$ – звичайні (регулярні) функції, що визначені на інтервалі $]0;\Delta]$. Зі змісту $f(s)$ безпосередньо випливає, що a дає ймовірність знайти імпульс з часом життя, що точно дорівнює Δ, на початку довільного МІІ, а $g(s)$ дає густину ймовірностей для $s < \Delta$.

Після підстановки виразів (3.2.9) та (3.2.12) до (2.2.2) та відокремлення доданків без δ-функції отримаємо

$$a\,e^{-\lambda\Delta}\lambda^2(\Delta - s) + \lambda^2 \int_s^\Delta (s' - s)\varphi(s')\,ds' = \varphi(s).$$

Це рівняння може бути легко розв'язане відносно $\varphi(s)$, що для $g(s)$ дає

$$g(s) = \frac{a\,\lambda}{2}\left(1 - e^{-2\lambda(\Delta - s)}\right). \tag{3.2.13}$$

Враховуючи, що $f(s)$ має бути нормована: $a + \int_0^\Delta g(s)\,ds = 1$, отримаємо

$$a = \frac{4e^{2\lambda\Delta}}{(2\lambda\Delta + 3)e^{2\lambda\Delta} + 1}. \tag{3.2.14}$$

Графік функції $f(s)$ можна бачити на Рис. 3.2, праворуч, на стор. 43.

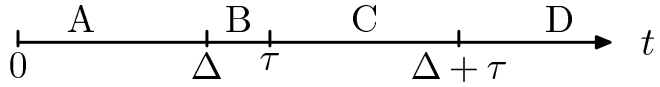

Рис. 3.3 Домени значень t, використані для обчислення інтегралу в (3.2.15).

3.2.3 Одноінтервальна густина ймовірностей $P(t)$

Для отримання явного виразу $P(t)$ для збуджуючого ЗН зі зворотнім зв'язком підставимо вирази (3.2.6), (3.2.7), (3.2.8), (3.2.12) та (3.2.13) до (2.2.1). Це дає

$$P(t) = e^{-\lambda t}\lambda t \cdot a\delta(t-\Delta) + e^{-\lambda t}\lambda t g(t) + aF^{\mathrm{reg}}(t \mid \Delta) + \int_0^{\Delta} F^{\mathrm{reg}}(t \mid s)g(s)ds. \tag{3.2.15}$$

Подальше перетворення виразу (3.2.15) залежить від області, до якої належить t. Основні області (домени) значень t показані на Рис. 3.3.

Розглянемо випадок A. Тут область інтегрування, $s \in]0;\Delta]$, має бути розбита на дві точкою $s = t$. Це дає

$$P(t) = e^{-\lambda t}\lambda t g(t) + a\lambda^2 t e^{-\lambda t} + \int_0^t \lambda e^{-\lambda t}\, g(s)\, ds + \int_t^{\Delta} \lambda^2 t e^{-\lambda t}\, g(s)\, ds, \tag{3.2.16}$$

що після перетворення набуває вигляду

$$P(t) = \frac{\lambda\, e^{-\lambda t}}{(2\,\lambda\Delta + 3)\; e^{2\,\lambda\Delta} + 1} \cdot \Big((2\,\lambda\Delta + 7)\lambda t\, e^{2\lambda\Delta} + + 1 - (\lambda t + 1)e^{2\lambda t} - 2\,\lambda^2\, t^2\, e^{2\,\lambda\Delta} \Big), \qquad t < \Delta. \tag{3.2.17}$$

З виразу (3.2.15) можна бачити, що густина ймовірностей $P(t)$ містить δ-подібну особливість в точці $t = \Delta$:

$$P(t) = \frac{4\,\lambda\,\Delta\, e^{\lambda\Delta}}{(2\lambda\Delta + 3)\; e^{2\lambda\Delta} + 1} \cdot \delta(t-\Delta), \qquad t \in]\Delta - \epsilon; \Delta + \epsilon[. \tag{3.2.18}$$

Наявність δ-подібної особливості при $t = \Delta$ може бути додатково пояснена наступним чином. Якщо в момент попереднього пострілу лінія була вільна, імпульс заходить в лінію і після часу, що точно дорівнює Δ, досягає входу нейрону. Якщо протягом часу Δ ЗН отримає один імпульс від пуассонівського процесу, тоді імпульс з лінії викличе постріл рівно через час Δ після попереднього. Ця подія не залежатиме від точного часу приходу пуассонівського імпульсу, тож ціла множина реалізацій вхідного пуассонівського процесу зробить внесок до її (події) ймовірності. В результаті, ймовірність отримати МІІ тривалістю Δ не буде нескінченно малою, а густина ймовірностей міститиме δ-подібну особливість в точці $t = \Delta$ (порівн. з міркуваннями на початку попереднього підрозділу).

Розглянемо випадок В. Тут інтегрування в (3.2.15) може бути проведене одразу за всією областю $]0; \Delta]$, що дає

$$P(t) = e^{-\lambda t}\lambda \int_0^{\Delta} f(s)\, ds = e^{-\lambda t}\lambda, \qquad \Delta < t < \tau. \tag{3.2.19}$$

Розглянемо випадок С. Тут область інтегрування має бути розділена на дві точкою $s = t - \tau$, в результаті чого вираз (3.2.15) набуває вигляду:

$$P(t) = \int_0^{t-\tau} e^{-\lambda(\tau+s)} P^0(t-s-\tau) g(s)\, ds + e^{-\lambda t}\lambda \int_{t-\tau}^{\Delta} g(s)\, ds + a\, e^{-\lambda t}\lambda.$$

Тут в першому інтегралі $(t - s - \tau) \in [0; t - \tau] \subset [0; \Delta] \subset [0; \tau]$. Це дозволяє, за допомогою рівностей (1.3.5) та (1.3.6), отримати явний вираз для $P^0(t - s - \tau)$, а саме $y_0(t - s - \tau) = \lambda^2(t - s - \tau) \cdot e^{-\lambda(t-s-\tau)}$:

$$P(t) = \int_0^{t-\tau} e^{-\lambda t}\lambda^2 (t-s-\tau) g(s)\, ds + e^{-\lambda t}\lambda \int_{t-\tau}^{\Delta} g(s)\, ds + a\, e^{-\lambda t}\lambda.$$

Після перетворень отримаємо

$$P(t) = \frac{(K_0 + K_1 t + K_2 t^2 + e^{2\lambda(t-\tau)})\lambda e^{-\lambda t}}{(4\lambda\Delta + 6)\ e^{2\lambda\Delta} + 2}, \qquad \tau < t < \Delta + \tau, \tag{3.2.20}$$

де

$$K_0 = \left(2\lambda^2\tau^2 + 4\lambda\tau + 4\lambda\Delta + 6\right) e^{2\lambda\Delta} - 2\lambda\tau + 1,$$
$$K_1 = (2 - 4e^{2\,\lambda\Delta}(1 + \lambda\tau))\lambda, \quad K_2 = 2\,\lambda^2\, e^{2\,\lambda\Delta}.$$

Розглянемо випадок D. Тут вираз (3.2.15) перетворюється на

$$P(t) = a\, e^{-\lambda(\tau+\Delta)} P^0(t - \Delta - \tau) \; + \int_0^{\Delta} e^{-\lambda(\tau+s)} P^0(t - s - \tau) g(s)\, ds.$$

Введемо нову змінну інтегрування, $u = t - s - \tau$:

$$P(t) = a\, e^{-\lambda(\tau+\Delta)} P^0(t - \Delta - \tau) + \int_{t-\Delta-\tau}^{t-\tau} e^{-\lambda(t-u)} P^0(u) g(t - \tau - u)\, du. \quad (3.2.21)$$

З останнього виразу бачимо, що для обчислення інтегралу необхідно взяти вираз (1.3.5) для $P^0(u)$ або з одним, або з двома послідовними значеннями m. А саме, якщо для деякого m виконується $m\tau \le t - \Delta - \tau < t - \tau \le (m+1)\tau$, тоді до (3.2.21) слід підставити замість $P^0(u)$ таке $y_m(t)$, що відповідає цьому m, з виразу (1.3.6). В протилежному випадку існує таке m, що $m\tau < t - \Delta - \tau < (m+1)\tau < t - \tau$. Тоді область інтегрування в (3.2.21) слід розділити на дві точкою $(m+1)\tau$, а замість $P^0(u)$ підставити або $y_m(t)$, або $y_{m+1}(t)$. Таким чином, якщо $t \in [\Delta + \tau; \infty[$, то всі можливі ситуації параметризуються згаданим вище числом m в такий спосіб, що, якщо $t \in B_m$, де $B_m \equiv [\Delta + (m+1)\tau; (m+2)\tau]$, то слід підставити $y_m(t)$ з виразу (1.3.6), а якщо $t \in C_m$, де $C_m \equiv](m+2)\tau; \Delta + (m+2)\tau[$, – розділити область інтегрування і підставити відповідно $y_m(t)$ та $y_{m+1}(t)$. Розглянемо окремо два згаданих випадки і знайдемо явний вираз для $P(t)$ в кожному з них.

3.2.3.1 Густина розподілу для MII довжиною $t \in B_m$

З урахуванням сказаного вище, у випадку, коли існує таке ціле m, що $m\tau \le t - \tau - \Delta < t - \tau \le (m+1)\tau$, інтегрування виразу (3.2.21) дає

$$P(t) = a\; e^{-\lambda t} \cdot \sum_{k=1}^{m+1} \frac{\lambda^{k+1}}{k!} \Bigg((t - \Delta - k\tau)^k +$$

$$+\frac{\lambda}{2(k+1)}\Big((t-k\tau)^{k+1}-(t-\Delta-k\tau)^{k+1}\Big)+$$
$$+\frac{\lambda\ e^{-2\lambda\Delta}}{2}\sum_{j=0}^{k}\frac{k!}{(k-j)!\cdot(2\lambda)^{j+1}}\ (t-k\tau)^{k-j}-$$
$$-\frac{\lambda}{2}\sum_{j=0}^{k}\frac{k!}{(k-j)!\cdot(2\lambda)^{j+1}}\ (t-\Delta-k\tau)^{k-j}\Big)-$$
$$-a\ e^{-\lambda t}\cdot\sum_{k=1}^{m}\frac{\lambda^{k+1}}{k!}\Bigg((t-\Delta-(k+1)\tau)^{k}+$$
$$+\frac{\lambda}{2(k+1)}\Big((t-(k+1)\tau)^{k+1}-(t-\Delta-(k+1)\tau)^{k+1}\Big)+$$
$$+\frac{\lambda\ e^{-2\lambda\Delta}}{2}\sum_{j=0}^{k}\frac{k!}{(k-j)!\cdot(2\lambda)^{j+1}}(t-(k+1)\tau)^{k-j}-$$
$$-\frac{\lambda}{2}\sum_{j=0}^{k}\frac{k!}{(k-j)!\cdot(2\lambda)^{j+1}}(t-\Delta-(k+1)\tau)^{k-j}\Bigg),$$
$$t\in[(m+1)\tau+\Delta;(m+2)\tau]. \qquad (3.2.22)$$

3.2.3.2 Густина ймовірностей для МІІ довжиною $t\in C_m$

Розглянемо такий МІІ, що $m\tau<t-\tau-\Delta<(m+1)\tau<t-\tau<(m+2)\tau$, або $t\in](m+2)\tau;\Delta+(m+2)\tau[$. Враховуючи вирази (1.3.5) та (1.3.6), можна переписати (3.2.21) наступним чином:

$$P(t)\Big|_{t\in](m+2)\tau;\Delta+(m+2)\tau[}=a\ e^{-\lambda(\Delta+\tau)}y_m(t-\Delta-\tau)+$$
$$+\int_0^{t-(m+2)\tau}e^{-\lambda(s+\tau)}y_{m+1}(t-s-\tau)g(s)ds+$$
$$+\int_{t-(m+2)\tau}^{\Delta}e^{-\lambda(s+\tau)}y_m(t-s-\tau)g(s)ds=$$
$$=a\ e^{-\lambda(\Delta+\tau)}y_m(t-\Delta-\tau)+\int_0^{\Delta}e^{-\lambda(s+\tau)}y_m(t-s-\tau)g(s)ds+$$
$$+\frac{\lambda^{m+3}}{(m+2)!}\ e^{-\lambda t}\int_0^{t-(m+2)\tau}(t-s-(m+2)\tau)^{m+2}g(s)ds-$$

$$- \frac{\lambda^{m+2}}{(m+1)!}\, e^{-\lambda t} \int_0^{t-(m+2)\tau} (t-s-(m+2)\tau)^{m+1} g(s)ds =$$
$$= P(t)\Big|_{t\in[\Delta+(m+1)\tau;(m+2)\tau]} + \rho_m^{\Delta}(t),$$

де

$$\rho_m^{\Delta}(t) = \frac{\lambda^{m+3}}{(m+2)!}\, e^{-\lambda t} \int_0^{t-(m+2)\tau} (t-s-(m+2)\tau)^{m+2} g(s)ds -$$
$$- \frac{\lambda^{m+2}}{(m+1)!}\, e^{-\lambda t} \int_0^{t-(m+2)\tau} (t-s-(m+2)\tau)^{m+1} g(s)ds,$$
$$m = 0, 1, \ldots \qquad (3.2.23)$$

Здійснюючи інтегрування в (3.2.23), для густини ймовірностей $P(t)$ довжнин вихідних МІІ отримаємо

$$P(t)\Big|_{t\in](m+2)\tau;\Delta+(m+2)\tau[} = P(t)\Big|_{t\in[\Delta+(m+1)\tau;(m+2)\tau]} + \rho_m^{\Delta}(t), \qquad (3.2.24)$$

де

$$\rho_m^{\Delta}(t) = \frac{a\lambda}{2}\, e^{-\lambda t}\Bigg(\frac{x^{m+3}}{(m+3)!} - \frac{x^{m+2}}{(m+2)!} + \frac{1}{2^{m+3}}\, e^{-2\lambda\Delta} +$$
$$+ e^{-2\lambda\Delta} \sum_{j=0}^{m+1} \frac{x^{m+1-j}}{(m+1-j)!\cdot 2^{j+1}} \Big(\frac{x}{m+2-j} - 1\Big) +$$
$$+ \frac{1}{2^{m+3}}\, e^{-2(\lambda\Delta - x)}\Bigg), \qquad \text{де} \qquad x = \lambda\Big(t-(m+2)\tau\Big). \qquad (3.2.25)$$

Звернімо увагу на те, що у випадку $\Delta = 0$, густина ймовірностей для $t > \tau$ цілком визначається виразом (3.2.22), що перетворюється на

$$P(t)\Big|_{\Delta=0} = e^{-\lambda\tau}\, P^0(t-\tau), \qquad t \geq \tau. \qquad (3.2.26)$$

Вираз (3.2.26) співпадає з відповідним результатом для ЗН з миттєвим ЗЗ, отриманим раніше (див. [100]), і має прозорий зміст. Для отримання вихідного МІІ $t \geq \tau$ на виході ЗН з миттєвим ЗЗ необхідне виконання двох наступних

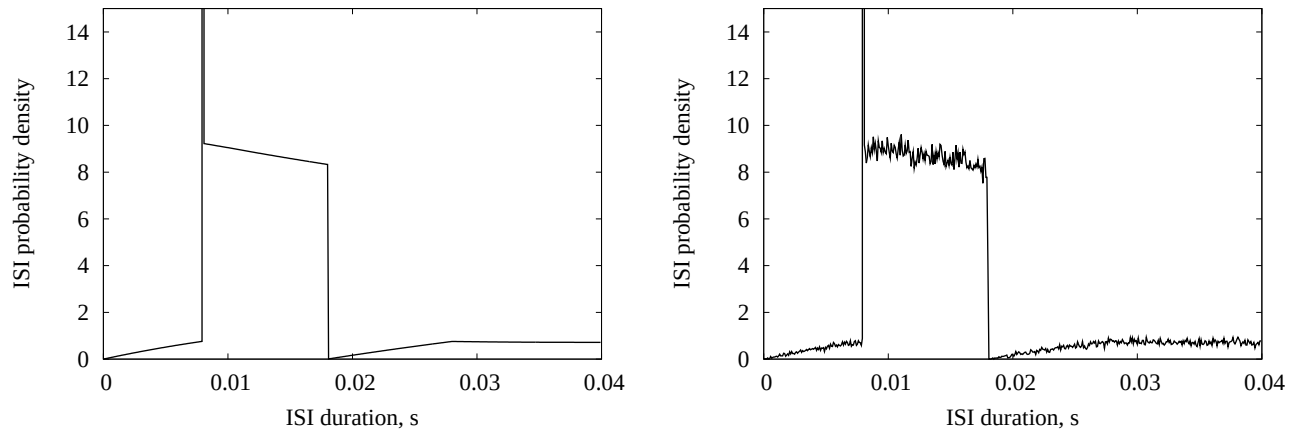

Рис. 3.4 Густина ймовірностей довжин вихідних МІІ, розрахована згідно виразів (3.2.17), (3.2.18) – (3.2.20), (3.2.22), (3.2.24), ліворуч, та чисельно шляхом моделювання методом Монте-Карло, праворуч. Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 10$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$. В чисельному експерименті згенеровано $1 \cdot 10^6$ вихідних імпульсів. Крива, отримана чисельно, збігається з тією, що показана ліворуч.

незалежних подій: і) проміжок $]0; \tau[$ вільний від вхідних імпульсів; іі) ЗН без ЗЗ, що стартує порожнім в момент часу τ, вперше стріляє в проміжку $[t; t+dt[$. Ймовірності цих подій складають відповідно $e^{-\lambda\tau}$ та $P^0(t-\tau)dt$.

Графік функції $P(t)$ показано на Рис. 3.4. Густина ймовірностей $P(t)$ є полімодальною функцією (має декілька максимумів), містить стрибки, злам та δ-подібну особливість. Форма густини ймовірностей $P(t)$ та кількість її мод (максимумів) залежить від параметрів моделі (N_0, τ, Δ) та від інтенсивності λ вхідної пуассонівської стимуляції. Наявність зламу зумовлена скінченністю внутрішньої пам'яті ЗН τ і була раніше виявлена для ЗН без ЗЗ [101] та для ЗН з миттєвим ЗЗ [100]. Розриви, або стрибки, функції $P(t)$ зумовлені стрибком кількості імпульсів від пуассонівського процесу, необхідних для пострілу. Зокрема, коли імпульс з лінії ЗЗ досягає нейрону, ця кількість зменшується на одиницю, і знову зростає через час τ, коли імпульс з лінії забувається. Подібні розриви

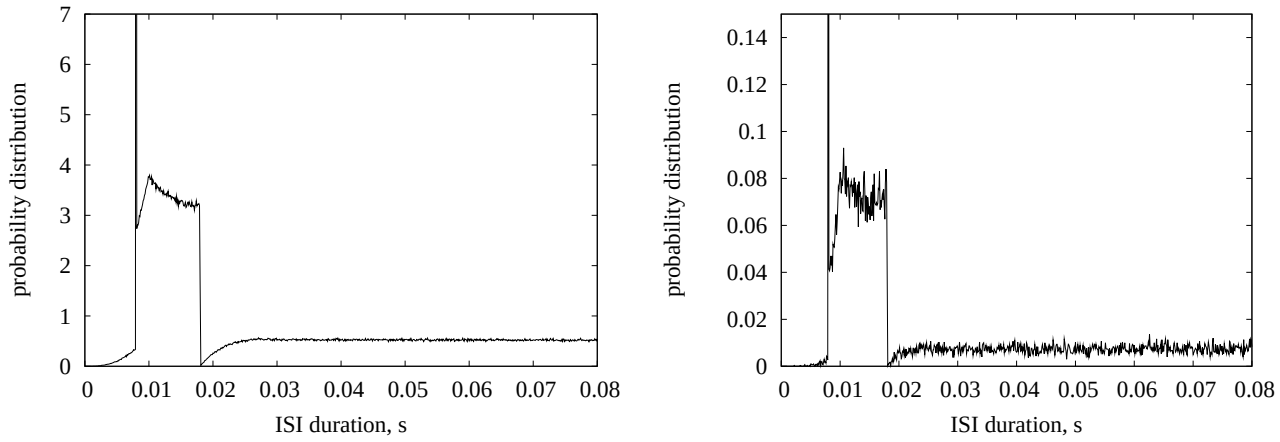

Рис. 3.5 Густина ймовірностей довжин вихідних МІІ $P(t)$, с^{-1}, отримана чисельно для $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 50$ с^{-1}. Ліворуч — $N_0 = 4$, праворуч — $N_0 = 6$. В обох випадках було згенеровано 30 000 000 вихідних імпульсів.

$P(t)$ було раніше спостережено для ЗН з миттєвим ЗЗ [100]. Наявність δ-подібної особливості пов'язана з приходом збуджуючого імпульсу з лінії ЗЗ, див. вище в цьому підрозділі.

Всі зазначені особливості наявні і за вищих значень порогу ЗН $N_0 > 2$, див. Рис. 3.5.

Наявність сингулярностей типу δ-функцій Дірака в одноінтервальній густині ймовірностей зумовлена фіксованістю затримки імпульсу в лінії ЗЗ і не залежить від конкретної моделі нейрону, порівн. Рис. 3.6, ліворуч і праворуч. Чисельне моделювання для моделі ІВ із затриманим ЗЗ густини ймовірностей якісно подібні до тих, що знайдені тут аналітично для моделі ЗН. Зокрема, функція $P(t)$ є полімодальною і містить δ-функцію, див. Рис. 3.6, праворуч.

Природньо очікувати наявності подібного різкого піку в густині ймовірностей для довжин вихідних МІІ реального збуджуючого нейрону з аутапсом. Справді, оскільки довжина даного конкретного аксону та його швидкість проведення імпульсів фіксовані, затримка імпульсу в аксоні теж буде фіксованою, і цього

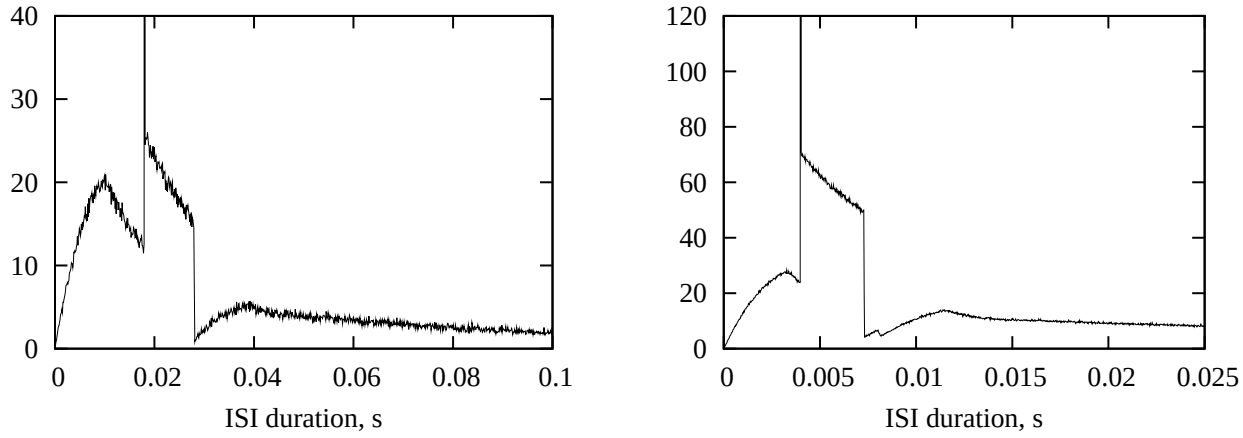

Рис. 3.6 Густина ймовірностей довжин вихідних МІІ, в с^{-1}, знайдена чисельно. Ліворуч: ЗН із затриманим ЗЗ для $N_0 = 2$, $\tau = 10$ мс, $\Delta = 18$ мс, $\lambda = 50$ с^{-1}, згенеровано $5 \cdot 10^5$ вихідних імпульсів; праворуч: ІВ із затриманим ЗЗ для $C = 20$ мВ, $\tau_M = 3$ мс, $\Delta = 4$ мс, $y_0 = 15$ мВ, $\lambda = 100$ с^{-1}, $1 \cdot 10^7$ вихідних імпульсів.

достатньо для отримання піку у вихідній густині ймовірностей.

Що ж стосується впливу ЗЗ на обробку сигналів в ширших нейронних мережах, її математичний опис наврядчи можна здійснити точно, і вимагає залучення наближень, наприклад як в теорії лінійного відгуку. Наявні дані свідчать про те, що за наявності збуджуючих і гальмівних зворотніх зв'язків в мережі зі стохастично активних ІВ подібні піки справді з'являються [114, 115].

3.2.4 Властивості розподілу

3.2.4.1 Середній міжспайковий інтервал

Знайдемо середній міжспайковий інтервал, $\langle t \rangle$. Вихідна інтенсивність, λ_{out}, визначена як середня кількість спайків в одиницю часу, для точкового процесу дорівнюватиме оберненому $\langle t \rangle$. За визначенням,

$$\langle t \rangle = \int_0^\infty tP(t)\,dt.$$

Використаємо тут вираз (2.2.1):

$$\langle t\rangle = \int_0^\infty t\,dt \int_0^\Delta F(t|s)f(s)\,ds = \int_0^\Delta ds\,f(s)\int_0^\infty tF(t|s)\,dt.$$

Далі, використаємо тут вирази (3.2.6)–(3.2.8) та формулу (1.3.8):

$$\begin{aligned}\langle t\rangle &= \int_0^\Delta ds\,f(s)\left(\int_0^s t^2e^{-\lambda t}\lambda^2\,dt + e^{-\lambda s}\lambda s^2 + \int_s^{s+\tau} t\lambda e^{-\lambda t}\,dt\right) + \\ &+ \int_0^\Delta ds\,f(s)\,e^{-\lambda(\tau+s)}\int_{s+\tau}^\infty tP^0(t-s-\tau)\,dt = \\ &= \int_0^\Delta ds\,f(s)\frac{2-(1+\lambda s)e^{-\lambda s}-(1+\lambda\tau+\lambda s)e^{-\lambda(\tau+s)}}{\lambda} + \\ &+ \int_0^\Delta ds\,f(s)\,e^{-\lambda(\tau+s)}\left(s+\tau+\frac{1}{\lambda}\left(2+\frac{1}{e^{\lambda\tau}-1}\right)\right).\end{aligned}$$

Підставимо сюди (3.2.12), (3.2.13), (3.2.14) і після перетворень отримаємо:

$$\langle t\rangle = \frac{2\left(\left(2\lambda\Delta+e^{-2\lambda\Delta}+1\right)-2\lambda\Delta e^{-\lambda\tau}\right)}{\lambda\left(2\lambda\Delta+e^{-2\lambda\Delta}+3\right)\left(1-e^{-\lambda\tau}\right)}. \tag{3.2.27}$$

Звернімо увагу на те, що у випадку $\Delta = 0$ вираз (3.2.27) набуває вигляду:

$$\langle t\rangle\big|_{\Delta=0} = \frac{1}{\lambda(1-e^{-\lambda\tau})},$$

що співпадає з виразом, отриманим раніше для середнього МІІ на виході ЗН з миттєвим ЗЗ [100].

Вихідна інтенсивність дорівнює $\lambda_{\text{out}} = 1/\langle t\rangle$. За великих значень вхідної інтенсивності з виразу (3.2.27) можна отримати наступне граничне співвідношення:

$$\lim_{\lambda\to\infty}\left(\lambda_{\text{out}}-\frac{\lambda}{2}\right) = \frac{1}{2\Delta}. \tag{3.2.28}$$

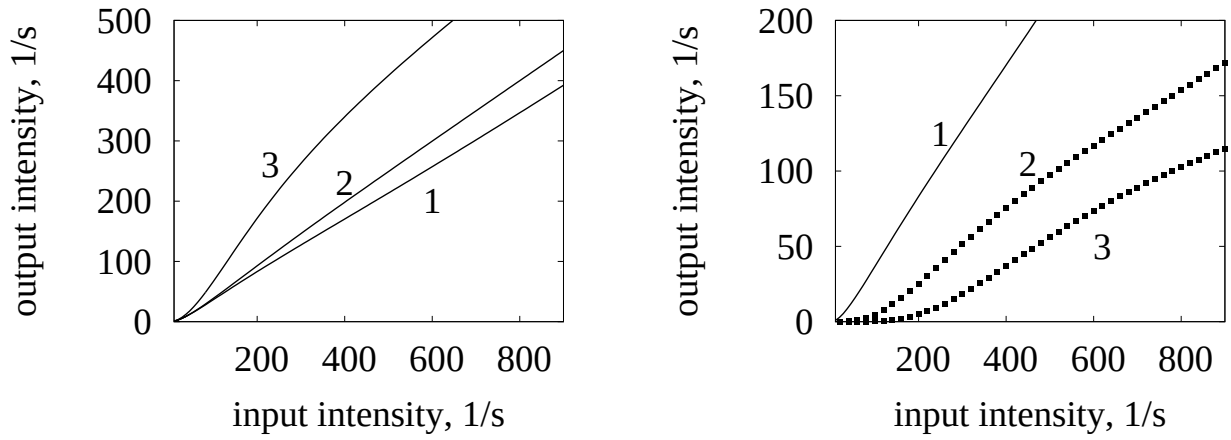

Рис. 3.7 Ліворуч: Середня вихідна інтенсивність λ_{out} як функція інтенсивності λ вхідної стимуляції для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ, підрозділ 4.2.4 (крива **1**), ЗН без ЗЗ [100] (крива **2**) та для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ (крива **3**), знайдені аналітично для $N_0 = 2$. Праворуч: λ_{out} як функція λ для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ для порогу $N_0 = 2$ (крива **1**), знайдена аналітично, та для $N_0 = 4$ (крива **2**) і $N_0 = 6$ (крива **3**), отримані чисельно. Тут $\tau = 10$ мс для всіх кривих; $\Delta = 2$ мс для кривих **1** і **3**, ліворуч, та кривих **1**, **2**, **3**, праворуч.

Це граничне співвідношення може бути пояснене наступним чином. За помірної стимуляції деякі вхідні імпульси втрачаються, не вплинувши на вихідний процес, через високу ймовірність довготривалого вхідного інтервалу. За великих інтенсивностей кожні 2 послідовні вхідні імпульси викликатимуть постріл і посилатимуть імпульс до лінії ЗЗ, якщо вона порожня. Тож вихідна інтенсивність повинна складати $\lambda/2$ плюс інтенсивність, зумовлена додатковою стимуляцією з лінії. Максимальна частота цієї додаткової стимуляції складає $1/\Delta$, що пояснює (3.2.28).

Графіки λ_{out} як функції λ для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ, гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ та ЗН без ЗЗ представлено на Рис. 3.7, ліворуч. Як і

слід було очікувати, наявність збуджуючого зворотнього зв'язку призводить до збільшення середньої вихідної інтенсивності відносно випадку без ЗЗ. Це збільшення відбувається на всіх частотах і зростає зі збільшенням вхідної частоти, поки не досягає насичення, див. формулу (3.2.28). Це пов'язано з тим, що зі збільшенням інтенсивності вхідної стимуляції імпульс з лінії матиме все менше шансів зникнути без впливу на нейрон. При надзвичайно високих інтенсивностях фактично всі вхідні імпульси використовуються для генерації вихідних пострілів, і це пояснює насичення додаткової імпульсації, спричиненої лінією ЗЗ, порівн. з міркуваннями попереднього абзацу.

3.2.4.2 Коефіцієнт варіації

Розрахуємо коефіцієнт виріації (КВ) c_v для довжин вихідних МІІ, що визначається як обезрозмірена дисперсія:

$$c_v \equiv \sqrt{\frac{\langle t^2 \rangle}{\langle t \rangle^2} - 1},$$

де $\langle t^2 \rangle$ позначає другий момент густини вихідного розподілу:

$$\langle t^2 \rangle \equiv \int_0^\infty t^2 \; P(t) dt = \int_0^\Delta ds \; f(s) \int_0^\infty t^2 \; F(t|s) dt.$$

Здійснюючи інтегрування і враховуючи вираз (1.3.8), отримаємо:

$$(c_v)^2 = \frac{-B_1 \; e^{2\lambda\tau} + 2 \; B_2 \; e^{\lambda\tau} - B_3}{2\Big(\Big(2\lambda\Delta + e^{-2\lambda\Delta} + 1\Big) \; e^{\lambda\tau} - 2\lambda\Delta\Big)^2} - 1, \tag{3.2.29}$$

де

$$\begin{aligned} B_1 = {} & e^{-4\lambda\Delta} - 8 \; e^{-3\lambda\Delta} - 2(2\lambda\Delta - 3) \; e^{-2\lambda\Delta} - \\ & - 8(2\lambda\Delta + 3) \; e^{-\lambda\Delta} - (12\lambda^2\Delta^2 + 12\lambda\Delta - 9), \end{aligned} \tag{3.2.30}$$

$$\begin{aligned} B_2 = {} & (\lambda\tau + 2) \; e^{-4\lambda\Delta} - 8 \; e^{-3\lambda\Delta} + 2(\lambda^2\Delta\tau - \lambda\Delta + 2\lambda\tau + 6) \; e^{-2\lambda\Delta} - \\ & - 8(2\lambda\Delta + 3) \; e^{-\lambda\Delta} - (12\lambda^2\Delta^2 - 2\lambda^2\Delta\tau + 6\lambda\Delta - 3\lambda\tau - 18), \end{aligned} \tag{3.2.31}$$

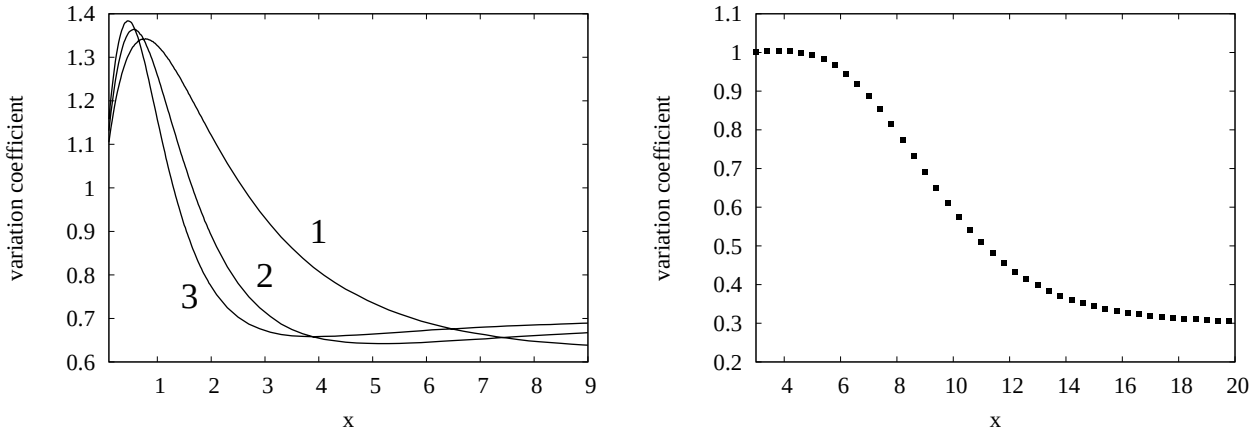

Рис. 3.8 Коефіцієнт варіації як функція добутку $x = \lambda\tau$ для $N_0 = 2$, $\tau = 10$ мс, $\Delta = 2$ мс (1), $\Delta = 5$ мс (2), $\Delta = 8$ мс (3), знайдена аналітично (ліворуч); та для $N_0 = 10$, $\tau = 20$ мс, $\Delta = 8$ мс, отримана чисельно після 50 000 000 спайків для кожної точки (праворуч).

$$B_3 = e^{-4\lambda\Delta} - 8\ e^{-3\lambda\Delta} - 2(2\lambda\Delta - 5)\ e^{-2\lambda\Delta} - \\ - 8(2\lambda\Delta + 3)\ e^{-\lambda\Delta} - (12\lambda^2\Delta^2 + 4\lambda\Delta - 21). \qquad (3.2.32)$$

Слід зазначити, що у випадку $\Delta = 0$ вираз (3.2.29) набуває вигляду:

$$c_v^{\Delta=0} = \sqrt{2\lambda\tau\ e^{-\lambda\tau} + 1},$$

що співпадає з виразом, отриманим раніше для випадку миттєвого ЗЗ [100].

Коефіцієнт варіації, визначений у виразі (3.2.29), є немонотонною функцією вхідної інтенсивності, див. Рис. 3.8. На Рис. 3.8, ліворуч, представлено графіки КВ як функції $\lambda\tau$ для $N_0 = 2$ та різних значень затримки в лінії Δ. Для малих значень затримки максимум спостерігається поблизу точки $\lambda\tau = 1$, коли середній інтервал між вхідними імпульсами від пуассонівського потоку дорівнює тривалості внутрішньої пам'яті ЗН τ. Для більших Δ положення максимуму зміщується в сторону нижчих вхідних інтенсивностей, а найвищий максимум спостерігається при $\Delta = \tau$. Очевидно, слід очікувати, що у випадку $\Delta >> \tau$

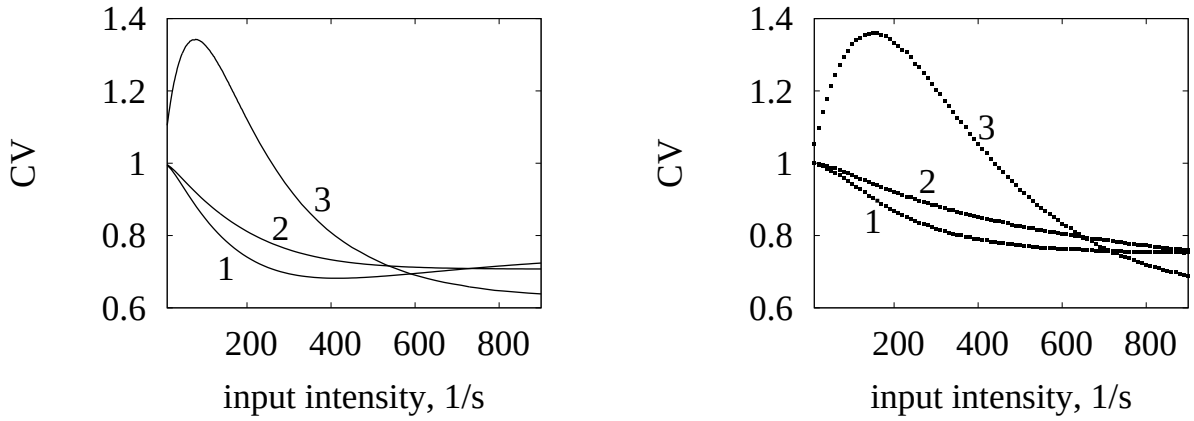

Рис. 3.9 Ліворуч – коефіцієнт варіації як функція λ для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ (крива **1**), ЗН без ЗЗ [100] (крива **2**) та збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ [27] (крива **3**), отримані аналітично. Тут $N_0 = 2$, $\tau = 10$ мс. Праворуч – коефіцієнт варіації як функція λ для гальмівнонго ІВ із затриманим ЗЗ (крива**1**), без ЗЗ (крива **2**) та збуджуючого ІВ зі затриманим ЗЗ (крива **3**), отримані чисельно. $\Delta = 2$ мс для кривих **1** і **3** ліворуч і праворуч.

отримана крива наближатиметься до графіку КВ для ЗН без ЗЗ, який є монотонно спадним, Рис. 3.9. Чисельні дані підтверджують такі очікування.

За високих значень вхідної інтенсивності згадані залежності стабілізуються і КВ перестає залежати від інтенсивності вхідного пуассонівського процесу, оскільки доля втрачених вхідних імпульсів прямує до 0.

Для вищих порогів висота максимуму кривої КВ спадає, але завжди є більшою за одиницю (дані не показано). Асимптотичне значення КВ також спадає зі зростанням N_0, що є цілком зрозумілим. Справді, варіативність ширини часового вікна, що містить N_0 вхідних імпульсів менша за вищих значень N_0. У випадку значної вхідної інтенсивності майже жоден вхідний імпульс не буде втрачено, тож кожні N_0 послідовних імпульсів призводитимуть до пострілу. Якщо вони надходять регулярно, вихідна активність також буде регулярною.

В граничному випадку $N_0 \to \infty$ за високих значень вхідної інтенсивності слід очікувати строго регулярного вихідного потоку з нульовим коефіцієнтом варіації.

Рис. 3.8, праворуч, містить криву КВ у випадку $N_0 = 10$ для фізіологічно реалістичних значень інтенсивності вхідної і вихідної активності: в межах від 10 до 1000 s^{-1} для вхідного і від 1 до 100 s^{-1} для вихідного потоку. Значна варіативність довжин МІІ узгоджується з експериментальними результатами [23, 116], де було отримано високі значення КВ, в межах від 0.5 до 1, для активності нейронів первинної зорової кори живої діючої мавпи.

3.3 Одноінтервальна густина ймовірностей, повільний зворотній зв'язок

Цей підрозділ присвячений знаходженню густини ймовірностей $P(t)$ для збуджуючого нейрону зі затриманим ЗЗ для випадку повільного зворотнього зв'язку:

$$\Delta \geq \tau. \tag{3.3.1}$$

При цьому ми користуватимемось загальною процедурою, яка була розвинена в підрозділі 2.2.

3.3.1 Розрахунок $F(t|s)$

Знайдемо спершу густину ймовірностей $F(t|s)$, яка визначає ймовірність отримати вихідний МІІ довжиною в межах $[t; t + dt[$ за умови, що час життя імпульсу в лінії ЗЗ на момент початку цього МІІ складає s.

Явний вираз для $F(t|s)$ залежить від домену, до якого належить t. Основні домени для $F(t|s)$ показано на Рис. 3.1, стор. 40.

Розглянемо випадок С1 з Рис. 3.1. Тут $t < s$, тобто імпульс ще проходить

лінію зворотнього зв'язку, а отже – не впливає на статистику пострілів, забезпечуючи

$$F(t|s) = P^0(t), \qquad t < s. \tag{3.3.2}$$

Тут $P^0(t)$ позначає густину ймовірностей для довжин вихідних МІІ для ЗН без ЗЗ, визначену у виразах (1.3.5)–(1.3.7).

Розглянемо випадок С2. Ймовірність отримати вихідний ймпульс рівно через s одиниць часу після останнього пострілу не є нескінченно малою. Це еквівалентно події $A_{S_1}(s)$, коли порожній ЗН починає приймати імпульси в момент 0 та опиняється без жодного пострілу в стані S_1 (з одним імпульсом) в момент s. Для знаходження ймовірності $P\{A_{S_1}(s)\}$ цієї події, звернімо увагу на те, що $P^0(s)\,ds$ може бути представлене як добуток $P\{A_{S_1}(s)\}$ та ймовірності отримати вхідний імпульс протягом нескінченно малого інтервалу ds, яка для пуассонівського потоку складає $\lambda\,ds$, порівн. з міркуваннями підрозділу 3.2.1. Таким чином,

$$P\{A_{S_1}(s)\} = \frac{P^0(s)}{\lambda}, \tag{3.3.3}$$

та

$$F(t|s) = \frac{P^0(s)}{\lambda} \cdot \delta(t-s), \qquad t \in]s-\varepsilon; s+\varepsilon[. \tag{3.3.4}$$

Для отримання вихідного МІІ в межах $s < t < s+\tau$, випадок С3, мусять статися наступні події: і) імпульс з лінії ЗЗ, що надходить в момент s, не призводить до вихідного пострілу; іі) інтервал $]s;t[$ вільний від вхідних імпульсів, а перший вхідний імпульс надходить в межах проміжку $[t;t+dt[$. Оскільки ЗН отримає на вхід пуассонівський потік, події і) та іі) взаємно незалежні.

Подія і) еквівалентна події $A_{S_0}(s)$, коли порожній ЗН починає приймати імпульси в момент 0 і, без вихідних пострілів, опиняється в момент s в стані S_0 (не містить імпульсів). Для знаходження ймовірності цієї події $P\{A_{S_0}(s)\}$ слід врахувати, що в довільний момент часу s ЗН або, не вистреливши жодного разу,

опиняється в стані S_0 чи S_1, або він вже згенерував спайк. Таким чином,

$$P\{A_{S_0}(s)\} = 1 - P\{A_{S_1}(s)\} - (1 - \Pi^0(s)) = \Pi^0(s) - \frac{P^0(s)}{\lambda}, \tag{3.3.5}$$

де $\Pi^0(t)$ позначає ймовірність отримати МІІ, довший за t, на виході ЗН без ЗЗ, див. (1.3.9).

Ймовірність події ii) складає для пуассонівського потоку $e^{-\lambda(t-s)}\lambda dt$, що разом з (3.3.5) дозволяє отримати

$$F(t|s) = e^{-\lambda(t-s)}(\lambda\Pi^0(s) - P^0(s)), \qquad t \in]s; s+\tau[. \tag{3.3.6}$$

У випадку С4 розглядаються $t \geq s + \tau$. Для отримання такого МІІ необхідна реалізація наступних незалежних подій: i) $A_{S_0}(s)$; ii) проміжок $]s; s+\tau[$ вільний від вхідних пуассонівських імпульсів; iii) порожній ЗН без ЗЗ, що починає приймати імпульси в момент $s + \tau$, стріляє вперше протягом інтервалу $[t; t + dt[$. Ймовірність події iii) складає $P^0(t - s - \tau)\, dt$. Отже, використовуючи вираз (3.3.5), знаходимо

$$F(t|s) = \frac{1}{\lambda}\, e^{-\lambda\tau}\, (\lambda\Pi^0(s) - P^0(s))\; P^0(t - s - \tau), \qquad t \geq s + \tau. \tag{3.3.7}$$

Зрештою, враховуючи вирази (3.3.2), (3.3.4), (3.3.6) та (3.3.7), отримаємо $F(t|s)$ у вигляді суми сингулярної та регулярної частин:

$$F(t|s) = F^{\text{sing}}(t|s) + F^{\text{reg}}(t|s), \tag{3.3.8}$$

де

$$F^{\text{sing}}(t|s) = \frac{P^0(s)}{\lambda} \cdot \delta(t - s), \tag{3.3.9}$$

$$F^{\text{reg}}(t|s) = \begin{cases} P^0(t), & t \in]0; s], \\ e^{-\lambda(t-s)}(\lambda\Pi^0(s) - P^0(s)), & t \in]s; s+\tau], \\ \frac{1}{\lambda}\, e^{-\lambda\tau}\, (\lambda\Pi^0(s) - P^0(s))\; P^0(t - s - \tau), & s + \tau \leq t. \end{cases} \tag{3.3.10}$$

За допомогою виразу (1.3.9) легко переконатись у тому, що функція $F(t|s)$ є нормованою: $\int_0^\infty F(t|s)\ dt = 1$.

У частинному випадку $\Delta < \tau$ формули (3.3.9) і (3.3.10) переходять у вирази (3.2.7) і (3.2.8) для $F(t|s)$ для швидкого ЗЗ, отримані в підрозділі 3.2.1. Для $\Delta > \tau$ замість $\Pi^0(s)$ до (3.3.10) слід підставити вже не вираз (1.3.10), а більш складну формулу, отриману в [101], стор. 103.

3.3.2 Розподіл часів життя імпульсу в лінії $f(s)$

Знайдемо густину ймовірностей $f(s)$ для часів життя імпульсу в лінії ЗЗ на момент початку вихідного МІІ. Для цього, згідно методу, описаного в підрозділі 2.2, отримаємо спочатку вираз для густини перехідних ймовірностей $P(s_2 \mid s_1)$ для часів життя.

3.3.2.1 Густина перехідних ймовірностей $P(s_2 \mid s_1)$

З метою знаходження явних виразів для функції $P(s_2 \mid s_1)$, розглянемо спочатку випадок $s_2 < s_1$. В цьому випадку постріл, яким скінчився МІІ $t_1 = s_1 - s_2$, було спричинено пуассонівським потоком, без жодного впливу лінії ЗЗ. Тож при $s_2 < s_1$ вираз для $P(s_2 \mid s_1)$ співпадатиме з густиною ймовірностей $P^0(t_1)$:

$$P(s_2 \mid s_1) = P^0(s_1 - s_2), \qquad s_2 < s_1 \in]0; \Delta]. \tag{3.3.11}$$

Якщо імпульс покинув лінію протягом першого МІІ, на початку наступного лінія міститиме новий імпульс з часом життя $s_2 = \Delta$. Будь-який вихідний МІІ, довший за s_1, призводитиме до цього результату. Тож доходимо висновку, що $P(s_2 \mid s_1)$ містить δ-функцію з вагою $\Pi(s_1)$:

$$P(s_2 \mid s_1) = \Pi^0(s_1)\ \delta(s_2 - \Delta), \qquad s_2 \in]\Delta - \epsilon; \Delta]. \tag{3.3.12}$$

Остаточно, густину перехідних ймовірностей $P(s_2 \mid s_1)$ отримаємо у вигляді

$$P(s_2 \mid s_1) = P^{\text{sing}}(s_2 \mid s_1) + P^{\text{reg}}(s_2 \mid s_1),$$

$$P^{\text{sing}}(s_2 \mid s_1) = \Pi^0(s_1)\ \delta(s_2 - \Delta),$$

$$P^{\text{reg}}(s_2 \mid s_1) = \begin{cases} P^0(s_1 - s_2), & s_2 < s_1 \in (0; \Delta], \\ 0, & s_2 \geq s_1. \end{cases} \tag{3.3.13}$$

Легко пересвідчитись в тому, що функція $P(s_2 \mid s_1)$ також є нормованою: $\int_0^\Delta P(s_2 \mid s_1) ds_2 = 1$.

В частинному випадку $\Delta < \tau$ отримаємо вирази (3.2.10) та (3.2.11), знайдені в підрозділі 3.2.2 для випадку швидкого ЗЗ.

3.3.2.2 Розподіл часів життя $f(s)$

Виходячи з міркувань, аналогічних тим, що були викладені в підрозділі 3.2.2, шукатимемо густину ймовірностей $f(s)$ у вигляді:

$$f(s) = a\delta(s - \Delta) + g(s) = a\delta(s - \Delta) + e^{\lambda s}\varphi(s), \tag{3.3.14}$$

де a – деяка безрозмірна стала, а $g(s)$ та $\varphi(s)$ – невідомі функції, що зникають поза межами інтервалу $s \in]0; \Delta]$. Підставляючи формули (3.3.13) та (3.3.14) до рівняння (2.2.2) та відокремлюючи частину, що не містить δ-функції, отримаємо

$$aP^0(\Delta - s_2) + \int_{s_2}^{\Delta} P^0(s_1 - s_2) g(s_1) ds_1 = g(s_2), \tag{3.3.15}$$

або, враховуючи (1.3.5)–(1.3.7),

$$a\ e^{-\lambda\Delta}\left(\sum_{k=1}^{m_{\Delta - s_2}+1} \frac{\lambda^{k+1}}{k!} (\Delta - s_2 - (k-1)\tau)^k - \sum_{k=1}^{m_{\Delta - s_2}} \frac{\lambda^{k+1}}{k!} (\Delta - s_2 - k\tau)^k \right) +$$

$$+ \int_{s_2}^{\Delta} \left(\sum_{k=1}^{m_{s_1 - s_2}+1} \frac{\lambda^{k+1}}{k!} (s_1 - s_2 - (k-1)\tau)^k - \sum_{k=1}^{m_{s_1 - s_2}} \frac{\lambda^{k+1}}{k!} (s_1 - s_2 - k\tau)^k \right) \varphi(s_1) ds_1 = \varphi(s_2), \tag{3.3.16}$$

де $m_{\Delta - s_2}$ і $m_{s_1 - s_2}$ позначають відповідно $\left[\frac{\Delta - s_2}{\tau}\right]$ і $\left[\frac{s_1 - s_2}{\tau}\right]$. Оцевидно, що $m_{s_1 - s_2}$ з виразу (3.3.16) набуває цілочисельних значень в проміжку $0, 1, \ldots, m_{\Delta - s_2}$, а значення $m_{\Delta - s_2}$ знаходяться в межах від 0 до $m_\Delta \equiv \left[\frac{\Delta}{\tau}\right]$ включно.

Розглянемо рівняння (3.3.16) за деякого фіксованого значення $m_{\Delta-s_2}$. Це означає, що функція $\varphi(s)$ та рівняння, якому вона задовольняє, мають розглядатися окремо на різних областях значень s:

$$\varphi^0(s) \equiv \varphi(s), \quad s \in]0;\delta[, \tag{3.3.17}$$

$$\varphi^j(s) \equiv \varphi(s), \quad s \in [\delta+(j-1)\tau;\delta+j\tau[, \quad j=1,2,\ldots,m_\Delta, \tag{3.3.18}$$

де

$$\delta = \Delta - m_\Delta \cdot \tau.$$

Якщо $\varphi^0(s)$ з виразу (3.3.17) поставити у відповідність значення $j=0$, $m_{\Delta-s}$ в межах j-ї області може бути знайдене за формулою

$$m_{\Delta-s} = m_\Delta - j. \tag{3.3.19}$$

В термінах функцій $\varphi^j(s)$ рівняння (3.3.16) можна записати у вигляді

$$\begin{aligned}
&a\ e^{-\lambda\Delta}\left(\sum_{k=1}^{m_\Delta-j+1}\frac{\lambda^{k+1}}{k!}\left(\Delta-s_2-(k-1)\tau\right)^k-\sum_{k=1}^{m_\Delta-j}\frac{\lambda^{k+1}}{k!}\left(\Delta-s_2-k\tau\right)^k\right)+\\
&+\sum_{n=0}^{m_\Delta-j-1}\int_{\delta+(j+n)\tau}^{s_2+(n+1)\tau}\left(\sum_{k=1}^{n+1}\frac{\lambda^{k+1}}{k!}\left(s_1-s_2-(k-1)\tau\right)^k-\right.\\
&\qquad\left.-\sum_{k=1}^{n}\frac{\lambda^{k+1}}{k!}\left(s_1-s_2-k\tau\right)^k\right)\cdot\varphi^{j+n+1}(s_1)ds_1+\\
&+\sum_{n=0}^{m_\Delta-j-1}\int_{s_2+(n+1)\tau}^{\delta+(j+n+1)\tau}\left(\sum_{k=1}^{n+2}\frac{\lambda^{k+1}}{k!}\left(s_1-s_2-(k-1)\tau\right)^k-\right.\\
&\qquad\left.-\sum_{k=1}^{n+1}\frac{\lambda^{k+1}}{k!}\left(s_1-s_2-k\tau\right)^k\right)\cdot\varphi^{j+n+1}(s_1)ds_1+\\
&+\int_{s_2}^{\delta+j\tau}\lambda^2(s_1-s_2)\ \varphi^j(s_1)\ ds_1=\varphi^j(s_2).
\end{aligned}\tag{3.3.20}$$

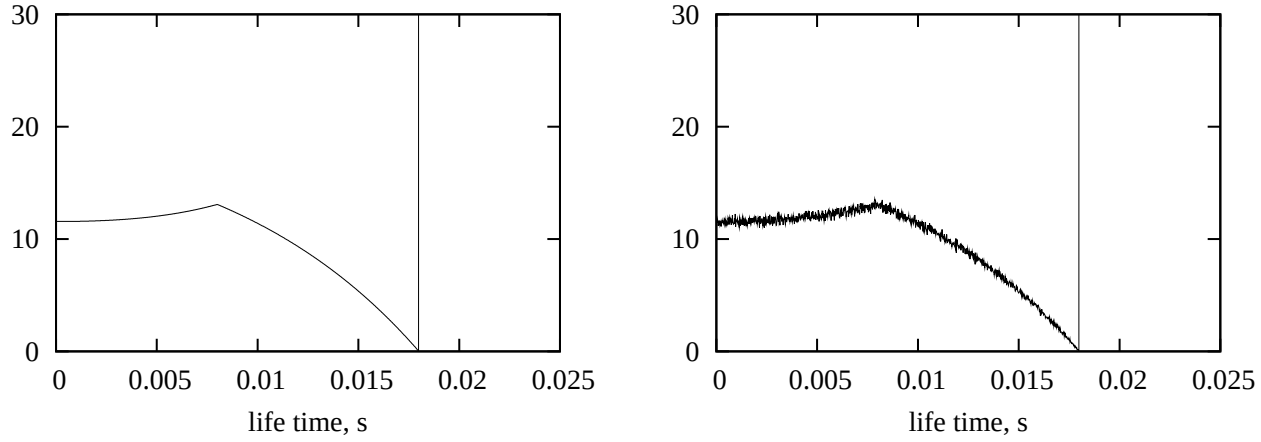

Рис. 3.10 Густина ймовірностей $f(s)$, с^{-1}, для випадку $\Delta > \tau$, отримана аналітично за формулами (3.3.14), (3.3.28) та (3.3.29) (ліворуч) та знайдена чисельно (праворуч). Тут $N_0 = 2$, $\tau = 10$ мс, $\Delta = 18$ мс, $\lambda = 50$ с^{-1}, кількість вихідних імпульсів, згенерованих в чисельному експерименті, $N = 1 \cdot 10^7$.

Двічі диференціюючи вираз (3.3.20) за змінною s_2, отримаємо диференціальне рівняння другого порядку для $\varphi^j(s)$:

$$\frac{d^2\varphi^j(s)}{ds^2} - \lambda^2\varphi^j(s) = \Phi^j(s), \tag{3.3.21}$$

де

$$\begin{aligned}\Phi^j(s) = a\ e^{-\lambda\Delta}\Bigg(&\sum_{k=2}^{m_\Delta - j+1} \frac{\lambda^{k+1}}{(k-2)!}\,(\Delta - s - (k-1)\tau)^{k-2} - \\ &- \sum_{k=2}^{m_\Delta - j} \frac{\lambda^{k+1}}{(k-2)!}\,(\Delta - s - k\tau)^{k-2}\Bigg) - \lambda^2 \cdot \varphi^{j+1}(s+\tau) + \\ &+ \sum_{n=0}^{m_\Delta - j-1} \Bigg(\sum_{k=2}^{n+1} \frac{\lambda^{k+1}}{(k-2)!} \int_{\delta+(j+n)\tau}^{\delta+(j+n+1)\tau} (s' - s - (k-1)\tau)^{k-2}\varphi^{j+n+1}(s')ds' - \\ &- \sum_{k=2}^{n} \frac{\lambda^{k+1}}{(k-2)!} \int_{\delta+(j+n)\tau}^{\delta+(j+n+1)\tau} (s' - s - k\tau)^{k-2}\varphi^{j+n+1}(s')ds' +\end{aligned}$$

$$+\frac{\lambda^{n+3}}{n!}\int\limits_{s+(n+1)\tau}^{\delta+(j+n+1)\tau}(s'-s-(n+1)\tau)^n\varphi^{j+n+1}(s')ds'\Big)-$$

$$-\sum_{n=1}^{m_\Delta-j-1}\frac{\lambda^{n+2}}{(n-1)!}\int\limits_{s+(n+1)\tau}^{\delta+(j+n+1)\tau}(s'-s-(n+1)\tau)^{n-1}\varphi^{j+n+1}(s')ds'. \qquad (3.3.22)$$

Таким чином, отримано систему з $(m_\Delta+1)$-го диференціального рівняння другого порядку для функцій $\varphi^j(s)$:

$$\begin{cases}\frac{d^2\varphi^{m_\Delta}(s)}{ds^2}-\lambda^2\varphi^{m_\Delta}(s)=0,\\ \frac{d^2\varphi^{m_\Delta-1}(s)}{ds^2}-\lambda^2\varphi^{m_\Delta-1}(s)=a\lambda^3e^{-\lambda\Delta}-\lambda^2\varphi^{m_\Delta}(s+\tau)+\lambda^3\int_{s+\tau}^{\Delta}\varphi^{m_\Delta}(s')ds',\\ \dots,\\ \frac{d^2\varphi^{j}(s)}{ds^2}-\lambda^2\varphi^{j}(s)=\Phi^j(s),\\ \dots,\\ \frac{d^2\varphi^{0}(s)}{ds^2}-\lambda^2\varphi^{0}(s)=\Phi^0(s).\end{cases} \qquad (3.3.23)$$

З виразу (3.3.22) можна бачити, що система диференціальних рівнянь (3.3.23) має рекурентну структуру. Для розв'язку цієї системи необхідно послідовно розглянути області з номером j, що спадає від значення $j=m_\Delta$ до $j=0$. Розв'язком для $j-$ї області тоді буде

$$\varphi^j(s)=e^{\lambda s}\Big(\frac{1}{2\lambda}\int_{\delta+(j-1)\tau}^{s}e^{-\lambda s'}\Phi^j(s')\,ds'+D_1^j\Big)+$$
$$+e^{-\lambda s}\Big(-\frac{1}{2\lambda}\int_{\delta+(j-1)\tau}^{s}e^{\lambda s'}\Phi^j(s')\,ds'+D_2^j\Big),$$
$$s\in[\delta+(j-1)\tau;\delta+j\tau[,\qquad j=1,2,\dots,m_\Delta,$$

та

$$\varphi^0(s)=e^{\lambda s}\Big(\frac{1}{2\lambda}\int_{0}^{s}e^{-\lambda s'}\Phi^0(s')\,ds'+D_1^0\Big)+$$
$$+e^{-\lambda s}\Big(-\frac{1}{2\lambda}\int_{0}^{s}e^{\lambda s'}\Phi^0(s')\,ds'+D_2^0\Big),\qquad s\in]0;\delta[, \qquad (3.3.24)$$

де $\Phi^j(s)$ визначене формулою (3.3.22), а D_1^j та D_2^j позначають невідомі константи інтегрування. Для знаходження D_1^j та D_2^j як функцій λ, τ і Δ необхідно підставити вираз (3.3.24) до рівняння (3.3.16) та відокремити доданки з різними ступенями s.

Наприклад, коли $j = m_\Delta$, отримаємо $\varphi^{m_\Delta}(s) = \frac{a\lambda}{2} \cdot e^{-\lambda s}\Big(1 - e^{-2\lambda(\Delta - s)}\Big)$.

Після цього сталу a з (3.3.14) знаходимо з умови нормування:

$$a + \int_0^\Delta g(s)ds = 1. \tag{3.3.25}$$

В частинному випадку $\Delta < \tau$ (швидкий ЗЗ) існує одна єдина область s, а саме $s \in]0; \delta] =]0; \Delta]$. Для $\varphi(s)$ тоді отримаємо:

$$\varphi(s) = \frac{a\lambda}{2} \cdot e^{-\lambda s}\Big(1 - e^{-2\lambda(\Delta - s)}\Big), \qquad s \in]0; \Delta], \tag{3.3.26}$$

$$a = \frac{4\ e^{2\lambda\Delta}}{(3 + 2\lambda\Delta)\ e^{2\lambda\Delta} + 1}, \tag{3.3.27}$$

які, як і має бути, співпадають з виразами (3.2.13) і (3.2.14), отриманими вище для швидкого ЗЗ.

Найпростіший випадок нерівності $\Delta > \tau$ (повільний ЗЗ) реалізується, коли $\Delta \in [\tau; 2\tau[$. Тут необхідно розглянути дві області: $s \in]0; \Delta - \tau]$ та $s \in]\Delta - \tau; \Delta]$. Розв'язуючи систему (3.3.23) для $m_\Delta = 1$, отримаємо

$$\begin{aligned}\varphi^0(s) &= \frac{a\lambda}{2}\ e^{-2\lambda\Delta + \lambda\tau}\Big(\lambda s - \lambda(\Delta - \tau) + \frac{1}{2} - e^{-\lambda\tau}\Big) \cdot e^{\lambda s} \\ &\quad + \frac{a\lambda}{2}\Big(-\frac{1}{2}e^{-\lambda\tau} + 1\Big) \cdot e^{-\lambda s}, \qquad s \in]0; \Delta - \tau]. \\ \varphi^1(s) &= \frac{a\lambda\ e^{-\lambda s}}{2}\Big(1 - e^{-2\lambda(\Delta - s)}\Big), \qquad s \in]\Delta - \tau; \Delta],\end{aligned} \tag{3.3.28}$$

Підставляючи вираз (3.3.28) до умови нормування (3.3.25), знаходимо

$$a = \frac{4\ e^{2\lambda\Delta}}{(3 + 2\lambda\tau)\ e^{2\lambda\Delta} + 1 + \lambda(\Delta - \tau)\ e^{\lambda\tau} - \lambda(\Delta - \tau)\ e^{2\lambda\Delta - \lambda\tau} + 2\lambda(\Delta - \tau)\ e^{2\lambda\Delta}}. \tag{3.3.29}$$

Графіки функцій $f(s)$, що відповідають випадкам $\Delta < \tau$ та $\Delta \in [\tau; 2\tau[$, представлено на Рис. 3.2 на стор. 43 та Рис. 3.10 на стор. 65.

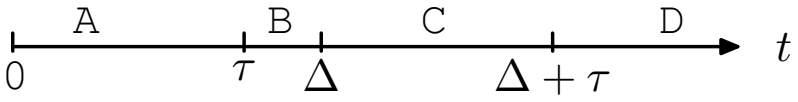

Рис. 3.11 Домени значень t, що використовуються для обчислення інтегралу в (3.3.30).

3.3.3 Одноінтервальна густина ймовірностей $P(t)$

Для розрахунку одноінтервальної густини ймовірностей $P(t)$ для довжин вихідних МІІ підставимо формули (3.3.8) і (3.3.9) до виразу (2.3.5). Це дає

$$P(t) = \frac{1}{\lambda}\, P^0(t)\, f(t) + \int_0^{\Delta} F^{\mathrm{reg}}(t|s) f(s) ds. \tag{3.3.30}$$

Подальше перетворення формули (3.3.30) залежить від домену, до якого належить значення t. Основні домени значень t для випадку $\Delta > \tau$ представлені на Рис. 3.11, стор. 68.

Розглянемо випадок A, $t \in]0, \tau]$. Тут область інтегрування, тобто інтервал $s \in]0; \Delta]$, має бути розділений на два точкою $s = t$:

$$\begin{aligned} P(t) = &\int_0^t e^{-\lambda(t-s)} (\lambda\, \Pi^0(s) - P^0(s))\, f(s)\, ds + \\ &+ \frac{1}{\lambda}\, P^0(t)\, g(t) + \int_t^{\Delta} P^0(t)\, f(s)\, ds. \end{aligned} \tag{3.3.31}$$

Тут враховано вираз (3.3.14).

Розглянемо випадок B, в якому $t \in [\tau; \Delta[$. Тут область інтегрування у виразі (3.3.30) має бути розділена на 3 точками $s = t - \tau$ та $s = t$:

$$\begin{aligned} P(t) = &\int_0^{t-\tau} \frac{1}{\lambda}\, e^{-\lambda\tau} (\lambda\, \Pi^0(s) - P^0(s))\, P^0(t - s - \tau)\, f(s)\, ds + \\ &+ \int_{t-\tau}^{t} e^{-\lambda(t-s)} (\lambda\, \Pi^0(s) - P^0(s))\, f(s)\, ds + \\ &+ \frac{1}{\lambda}\, P^0(t)\, g(t) + \int_t^{\Delta} P^0(t)\, f(s)\, ds. \end{aligned} \tag{3.3.32}$$

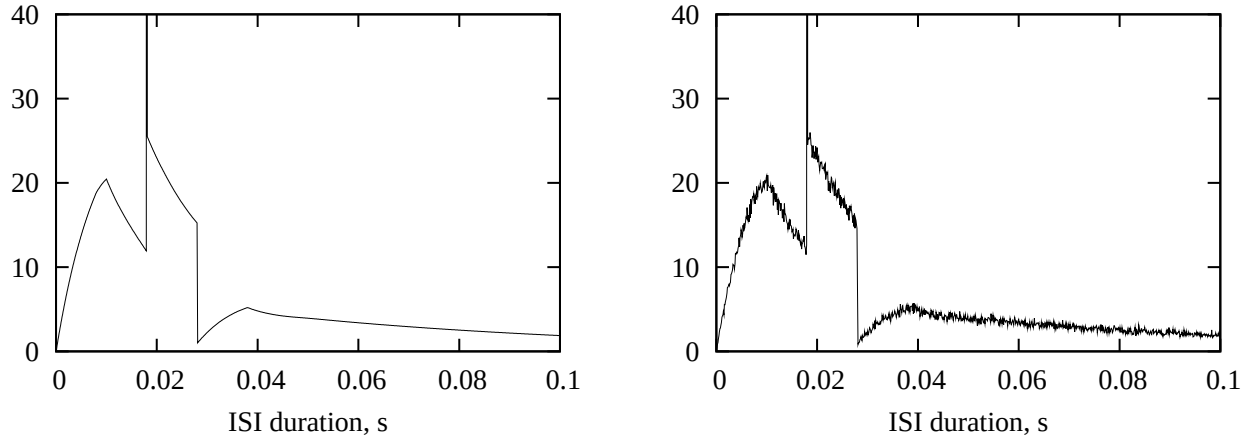

Рис. 3.12 Густина ймовірностей $P(t)$, c^{-1}, для випадку $\Delta > \tau$, отримана аналітично (ліворуч) та чисельно (праворуч). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 18$ мс, $\lambda = 50\ \mathrm{s}^{-1}$, $N_0 = 2$, в чисельному експерименті згенеровано $N = 5 \cdot 10^5$ вихідних імпульсів.

Як видно з формули (3.3.30), густина ймовірностей $P(t)$ містить сингулярність типу δ-функції Дірака в точці $t = \Delta$:

$$P(t) = \frac{a}{\lambda}\, P^0(\Delta)\, \delta(t - \Delta), \qquad t \in]\Delta - \epsilon; \Delta + \epsilon[. \tag{3.3.33}$$

Розглянемо випадок C. Тут область інтегрування розбивається на дві точкою $s = t - \tau$, а вираз (3.3.30) набуває вигляду:

$$\begin{aligned} P(t) = &\int_0^{t-\tau} \frac{1}{\lambda}\, e^{-\lambda\tau} (\lambda\, \Pi^0(s) - P^0(s))\, P^0(t - s - \tau)\, f(s)\, ds + \\ &+ \int_{t-\tau}^{\Delta} e^{-\lambda(t-s)} (\lambda\, \Pi^0(s) - P^0(s))\, f(s)\, ds. \end{aligned} \tag{3.3.34}$$

Розглянемо випадок D. Тут інтегрування в (3.3.30) має здійснюватись одразу на всьому проміжку $s \in]0; \Delta]$:

$$P(t) = \int_0^{\Delta} \frac{1}{\lambda}\, e^{-\lambda\tau} (\lambda\, \Pi^0(s) - P^0(s)) \cdot P^0(t - s - \tau)\, f(s)\, ds. \tag{3.3.35}$$

Інтегрування у виразах (3.3.31), (3.3.32), (3.3.34) та (3.3.35) було виконано у найпростішому випадку нерівності $\Delta > \tau$, тобто для $\Delta \in [\tau; 2\tau[$. Автор не

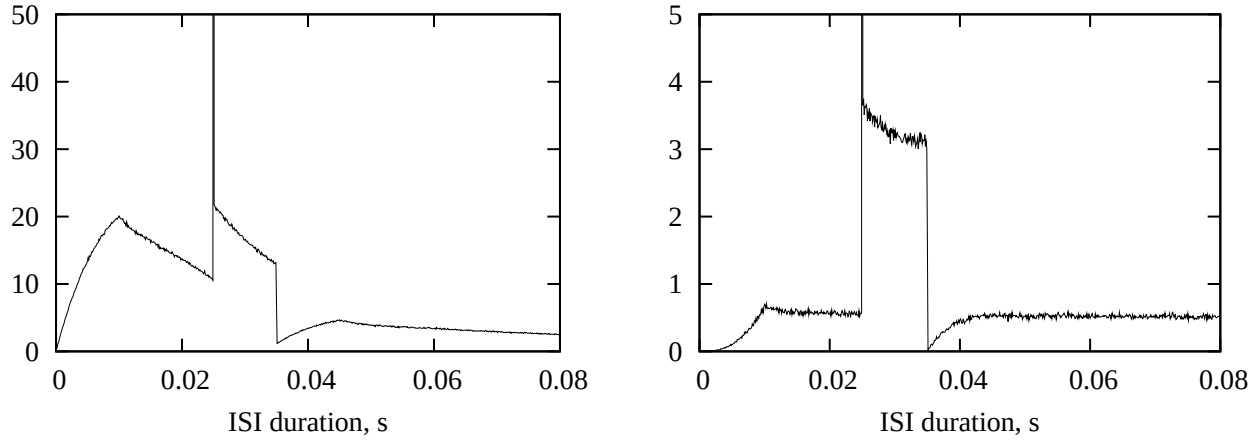

Рис. 3.13 Густина ймовірностей $P(t)$, с^{-1}, для випадку $\Delta > 2\tau$, отримана чисельно для $N_0 = 2$ (ліворуч) та $N_0 = 4$ (праворуч). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 25$ мс, $\lambda = 50\ \text{s}^{-1}$, кількість згенерованих імпульсів $N = 5 \cdot 10^4$.

приводить тут остаточних формул через їх надзвичайну громіздкість. Отримані результати для $P(t)$ графічно представлено на Рис. 3.12. Загалом функція $P(t)$ для повільного ЗЗ якісно подібна до тієї, яку було отримано вище для випадку швидкого ЗЗ. Так, одноінтервальна густина ймовірностей містить розриви, стрибок першої похідної та δ-побідну особливість в точці $t = \Delta$. Якісно подібну картину було отримано також і для $\Delta > 2\tau$, і більших порогів ЗН, див. Рис. 3.13. Наявність δ-функції пов'язана з приходом збуджуючого імпульсу з лінії ЗЗ і пояснюється аналогічно випадку швидкого ЗЗ, див. підрозділ 3.2.3.

3.4 Багатоінтервальна густина ймовірностей. Немарковість

В цьому підрозділі буде отримано явні вирази для спільної $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ та умовної $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ густин ймовірностей для швидкого зворотнього зв'язку (умова (3.2.1)) і доведено немарковість вихідного потоку (Теорема 1)

збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ. Для цього ми застосуємо загальну процедуру, розвинену в підрозділах 2.3.2, 2.3.3. Зокрема, вираз (2.3.7) для $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ містить розподіли $P(t, s)$ і $P(t_k, s_k | t_{k-1}, s_{k-1})$ для подій (t, s). В свою чергу, в підрозділі 2.3.3 було отримано вирази для $P(t, s)$ і $P(t_k, s_k | t_{k-1}, s_{k-1})$ в термінах функцій $F(t \mid s)$ та $f(s)$, формули (2.3.8) і (2.3.13). Нарешті, явні вирази для густин $F(t \mid s)$ та $f(s)$ для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ було знайдено в підрозділах 3.2.1 та 3.2.2, див. формули (3.2.6)–(3.2.8) та (3.2.12)–(3.2.14).

Поєднуючи ці вирази, ми маємо намір здійснити інтегрування в (2.3.7) і отримати багатоінтервальну густину ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ на одному з доменів значень $(t_{n+1}, \ldots, t_0)$. Виявиться, що отриманий вираз містить сингулярну частину у вигляді суми зсунутих дельта-функцій Дірака. Для доведення немарковості виявляється достатнім обмежитись розглядом лише цієї сингулярної частини. У зв'язку з цим, нам знадобиться лише сингулярна частина виразів для $F(t \mid s)$ та $f(s)$, що складає:

$$F^{\text{sing}}(t \mid s) = \lambda s \mathrm{e}^{-\lambda s} \delta(t - s), \tag{3.4.1}$$

$$f^{\text{sing}}(s) = a \cdot \delta(s - \Delta), \quad \text{де} \quad a = \frac{4\mathrm{e}^{2\lambda\Delta}}{(3 + 2\lambda\Delta)\mathrm{e}^{2\lambda\Delta} + 1}, \tag{3.4.2}$$

де a дає ймовірність того, що на момент початку вихідного MII лінія ЗЗ містить імпульс з часом життя $s = \Delta$, λ – інтенсивність вхідної пуассонівської стимуляції. Нагадаємо, що графіки функцій $F(t \mid s)$ та $f(s)$ було представлено на Рис. 3.2, стор. 43.

3.4.1 Багатоінтервальна густина ймовірностей

Шукатимемо вираз для спільної густини ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ на наступному домені:

$$D_1 = \left\{ (t_0, \ldots, t_n) \;\middle|\; \sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta \right\}. \tag{3.4.3}$$

Слід зазначити, що має місце наступна лема:

Лема 2. *Набір* $\{t_0, \ldots, t_n\}$ *довжин* $(n+1)$*-го послідовного МІІ має ненульову ймовірність,* $p^{\Delta} > 0$*, потрапити до домену (3.4.3).*

Доведення. Справді, ЗН з порогом $N_0 = 2$ потребує $2(n+1)$ вхідних імпульсів в межах часового вікна $]0;\Delta[$, щоб вистрелити $(n+1)$ разів в цьому часовому вікні (завдяки умові (3.2.1) жоден вхідний імпульс не буде втрачено). Збуджуючий ЗН зі ЗЗ отримує збуджуючі імпульси як від пуассонівського потоку, так і від лінії ЗЗ. Але не більше одного імпульсу з лінії може встигнути досягнути нейрону протягом часу, меншого за Δ. Отже, решта $(2n+1)$ імпульсів мають бути отримані від пуассонівського потоку. З іншого боку, якщо від пуассонівського потоку буде отримано принаймні $2(n+1)$ імпульсів на проміжку $]0;\Delta[$, нерівність (3.4.3) буде забезпечено незалежно від того, чи надходив імпульс з лінії, чи ні. Таким чином, $p^{\Delta} > p_{2n+2}(\Delta) > 0$, де $p_i(\Delta)$ дає ймовірність отримати i імпульсів від пуассонівського потоку протягом часу Δ, див. вираз (1.2.1). $\square$

Для фіксованого набору $(t_0, \ldots, t_n) \in D_1$, розіб'ємо в (2.3.7) область інтегрування за змінною s_0 наступним чином:

$$]0;\Delta] =]0;t_0] \cup]t_0;t_0+t_1] \cup]t_0+t_1;t_0+t_1+t_2] \cup \cdots \cup]t_0+t_1+\cdots+t_n;\Delta],$$

або

$$\int_0^{\Delta} ds_0 = \int_0^{t_0} ds_0 + \sum_{i=1}^{n} \int_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} ds_0 + \int_{\sum_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} ds_0,$$

та введемо наступні позначення:

$$I_i = \int\limits_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} ds_0 \int\limits_0^{\Delta} ds_1 \ldots \int\limits_0^{\Delta} ds_{n+1} P(t_0, s_0) \prod_{k=1}^{n+1} P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}),$$

$$i = 0, 1, 2, \ldots, n, \quad (3.4.4)$$

$$I_{n+1} = \int\limits_{\sum\limits_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} ds_0 \int\limits_0^{\Delta} ds_1 \ldots \int\limits_0^{\Delta} ds_{n+1} P(t_0, s_0) \prod_{k=1}^{n+1} P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}), \qquad (3.4.5)$$

де вважаємо $\sum_{j=j_1}^{j_2} = 0$ для $j_1 > j_2$. Тоді спільна густина ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ на домені D_1 може бути отримана у вигляді

$$P(t_{n+1}, \ldots, t_0) = \sum_{i=0}^{n+1} I_i. \qquad (3.4.6)$$

Тож ми спочатку знайдемо вирази для всіх I_i, $i = 0, \ldots, n+1$, та проаналізуємо їх на наявність сингулярної частини, а потім просумуємо за i та знайдемо $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$.

Область значень змінної s_0, що дає внесок до I_i, $i = 0, \ldots, n$, відповідає сценарію, коли імпульс, що був в лінії ЗЗ на початку МІІ t_0 (з часом життя s_0), досягне нейрону протягом інтервалу t_i, див. Рис. 3.14. В цьому процесі після кожного пострілу, яким починається МІІ t_k, $k \leq i$, час життя імпульсу в лінії ЗЗ зменшується на t_{k-1}. Це означає, що змінні інтегрування $\{s_0, \ldots, s_{n+1}\}$ в (3.4.4) та (3.4.5), насправді не є незалежними, а задовільняють наступним співвідношенням:

$$s_k = s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j, \qquad k = 1, \ldots, i, \qquad (3.4.7)$$

що також можуть бути отримані з використанням δ-функції у нижньому рядку в (2.3.13). Наступний за s_i час життя має бути рівним Δ:

$$s_{i+1} = \Delta, \qquad (3.4.8)$$

і це забезпечується δ-функцією у верхньому рядку виразу (2.3.13). Наступні за s_{i+1} часи життя знову зменшуються на відповідні МІІ з кожним пострілом.

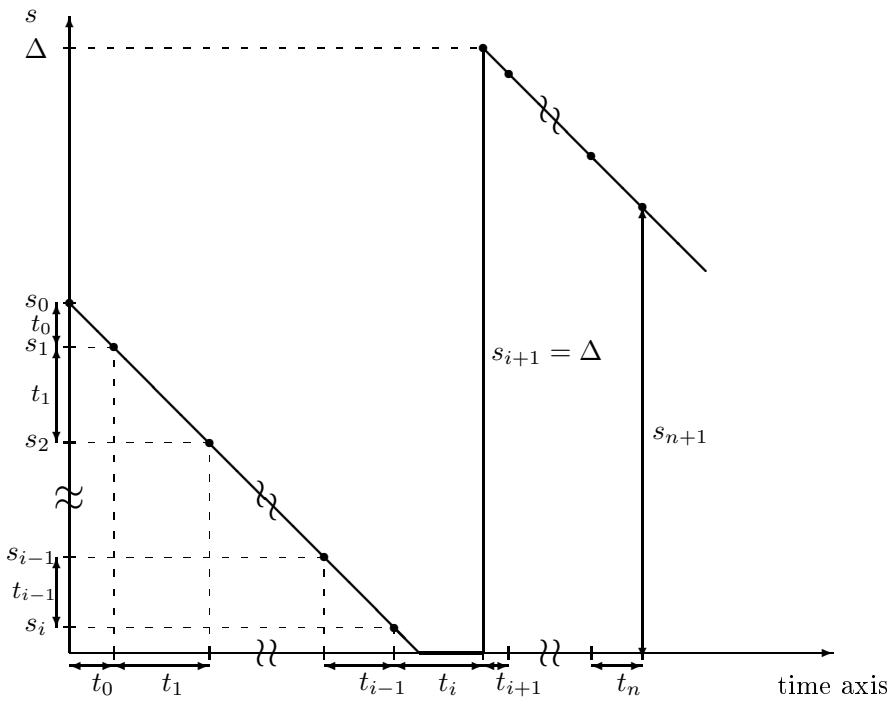

Рис. 3.14 Іллюстрація співвідношень між наборами значень $(t_0, \ldots, t_n)$ та $(s_0, \ldots, s_{n+1})$ що дають внесок до I_i: $s_0 \in \left]\sum_{j=0}^{i-1} t_j; \sum_{j=0}^{i} t_j\right]$, $\sum_{j=0}^{n} t_j < \Delta$. Час життя s_k поступово спадає з кожним вихідним імпульсом для $k = 0, ..., i-1$, поки не стає $s_i < t_i$. Тоді, протягом МІІ t_i лінія звільняється від старого імпульсу і на початку МІІ t_{i+1} починає проводити новий з часом життя $s_{i+1} = \Delta$. Після цього часи життя s_k знову зменшуються на відповідні t_k з кожним пострілом, $k = i+1, ..., n$.

Разом з (3.4.3) це призводить до наступного набору співвідношень:

$$s_k = \Delta - \sum_{j=i+1}^{k-1} t_j, \qquad k = i+2, \ldots, n+1, \tag{3.4.9}$$

які знову забезпечуються δ-функцією в нижньому рядку в (2.3.13).

Співвідношення (3.4.7), (3.4.8) та (3.4.9) разом з межами інтегрування за s_0

в (3.4.4) забезпечують на домені D_1 справедливість наступних співвідношень:

$$\begin{aligned} &s_k > t_k, \qquad k = 0, \ldots, i-1, \\ &s_i \le t_i, \\ &s_k > t_k, \qquad k = i+1, \ldots, n. \end{aligned} \tag{3.4.10}$$

Нерівності (3.4.10) дозволяють визначити, який рядок виразу (2.3.13) слід підставити заміть густини перехідних ймовірностей $P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1})$ до (3.4.4). В результаті в (3.4.4) залишається лише одна незалежна змінна інтегрування:

$$\begin{aligned} I_i = &\int\limits_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} ds_0 \int\limits_0^{\Delta} ds_1 \cdot \ldots \cdot \int\limits_0^{\Delta} ds_{n+1} \prod_{k=1}^{i} F(t_k \mid s_k)\delta(s_k - s_0 + \sum_{j=0}^{k-1} t_j) \times \\ &\times F(t_{i+1} \mid s_{i+1})\ \delta(s_{i+1} - \Delta) \prod_{k=i+2}^{n+1} F(t_k \mid s_k)\delta(s_k - \Delta + \sum_{j=i+1}^{k-1} t_j) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) = \\ &= F(t_{n+1} \mid \Delta - \sum_{j=i+1}^{n} t_j) \cdot \ldots \cdot F(t_{i+2} \mid \Delta - t_{i+1}) F(t_{i+1} \mid \Delta) \times \\ &\times \int\limits_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} F(t_i \mid s_0 - \sum_{j=0}^{i-1} t_j) \cdot \ldots \cdot F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0, \\ &\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad\qquad i = 0, 1, \ldots, n. \end{aligned} \tag{3.4.11}$$

Останній вираз також можна було отримати шляхом послідовної підстановки верхнього чи нижнього рядків виразу (2.3.13) до (3.4.4), без попереднього встановлення істинності нерівностей (3.4.7) – (3.4.10).

Нарешті, інтеграл I_{n+1} відповідає випадку, коли на початку МІІ t_{n+1} лінія досі містить той самий імпульс, що й на початку інтервалу t_0. Таким чином, I_{n+1} покриває решту сценаріїв, що дають внесок до $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ в (2.3.5).

Аналогочно до того, як це було зроблено для I_i, для внеску I_{n+1} знаходимо:

$$I_{n+1} = \int_{\sum_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} ds_0 \int_0^{\Delta} ds_1 \ldots \int_0^{\Delta} ds_{n+1} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) \times$$
$$\times \prod_{k=1}^{n+1} F(t_k \mid s_k) \delta(s_k - s_0 + \sum_{j=0}^{k-1} t_j) =$$

$$= \int_{\sum_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} F(t_{n+1} \mid s_0 - \sum_{j=0}^{n} t_j) F(t_n \mid s_0 - \sum_{j=0}^{n-1} t_j) \cdot \ldots$$
$$\ldots \cdot F(t_1 \mid s_0 - t_0) \times F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0. \qquad (3.4.12)$$

Враховуючи (3.4.11), (3.4.12) (3.4.6), отримаємо наступний вираз для спільної густини ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$:

$$P(t_{n+1}, \ldots, t_0) = \sum_{i=0}^{n} F(t_{i+1} \mid \Delta) \prod_{k=i+2}^{n+1} F(t_k \mid \Delta - \sum_{j=i+1}^{k-1} t_j) \times$$
$$\times \int_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} F(t_0 \mid s_0)\ f(s_0) \prod_{k=1}^{i} F(t_k \mid s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j) ds_0 +$$
$$+ \int_{\sum_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} F(t_0 \mid s_0)\ f(s_0) \prod_{k=1}^{n+1} F(t_k \mid s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j) ds_0,$$
$$\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta, \qquad n = 0, 1, ..., \qquad (3.4.13)$$

де покладаємо $\sum_{j=j_1}^{j_2} = 0$ та $\prod_{j=j_1}^{j_2} = 1$ для $j_1 > j_2$.

Вираз (3.4.13) дає спільну густину ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ для довжин послідовних МІІ на домені D_1 для довільного n. Тож густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ на D_1 може бути одразу отримана за визначенням (2.3.6).

3.4.2 Сингулярна частина $P(t_{n+1},\dots,t_0)$. Немарковість

Для отримання сингулярної частини виразу (3.4.13), знайдемо спочатку окремо сингулярні частини всіх I_i, $i=0,\dots,n$ та I_{n+1}. Для компактизації виразів представимо I_i у вигляді

$$I_i(t_0,\dots,t_{n+1}) = X_i(t_0,\dots,t_i)\cdot Y_i(t_{i+1},\dots,t_{n+1}), \qquad i=0,1,\dots,n, \quad (3.4.14)$$

де

$$X_i \equiv \int\limits_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} F(t_i|s_0-\sum_{j=0}^{i-1} t_j)F(t_{i-1}|s_0-\sum_{j=0}^{i-2} t_j)\dots F(t_1|s_0-t_0)F(t_0|s_0)f(s_0)ds_0, \quad (3.4.15)$$

$$Y_i \equiv F(t_{n+1}\mid \Delta-\sum_{j=i+1}^{n} t_j)F(t_n\mid \Delta-\sum_{j=i+1}^{n-1} t_j)\dots F(t_{i+2}\mid \Delta-t_{i+1})F(t_{i+1}\mid \Delta). \quad (3.4.16)$$

На розглядуваному домені, тобто при $\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta$, вирази для $F(t_n \mid \Delta - \sum_{j=i+1}^{n-1} t_j)$, …, $F(t_{i+2} \mid \Delta - t_{i+1})$ та $F(t_{i+1} \mid \Delta)$ не мають сингулярностей, див. (3.2.7). Отже,

$$Y_i^{\text{sing}} = F^{\text{sing}}(t_{n+1}|\Delta-\sum_{j=i+1}^{n} t_j)F(t_n|\Delta-\sum_{j=i+1}^{n-1} t_j)\dots F(t_{i+2}|\Delta-t_{i+1})F(t_{i+1}|\Delta). \quad (3.4.17)$$

Разом з тим, межі інтегрування в (3.4.15) забезпечують справедливість рівності $X_i^{\text{sing}}=0$. Справді, кожен інтеграл X_i (та, початково, самі I_i), $i=0,1,\dots,n$, покриває напів-відкритий інтервал $s_0 \in \left]\sum_{j=0}^{i-1} t_j; \sum_{j=0}^{i} t_j\right]$. Єдина сингулярність підінтегрального виразу в (3.4.15) на цьому інтервалі забезпечується множником $F(t_i \mid s_0 - \sum_{j=0}^{i-1} t_j)$ і має вигляд $\delta(\sum_{j=0}^{i} t_j - s_0)$, див. (3.2.7). Після інтегрування ця сингулярність зникне, тому

$$I_i^{\text{sing}} = F^{\text{sing}}(t_{n+1}|\Delta-\sum_{j=i+1}^{n} t_j)\dots F(t_{i+2}|\Delta-t_{i+1})F(t_{i+1}|\Delta)\times$$

$$\times \int_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} F(t_i \mid s_0 - \sum_{j=0}^{i-1} t_j) \dots F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0,$$

$$i = 0, 1, \dots, n. \qquad (3.4.18)$$

Розглянемо тепер сингулярну частину I_{n+1}, вираз (3.4.12). На проміжку інтегрування підінтегральний вираз має дві сингулярності: одна в $F(t_{n+1}|s_0 - \sum_{j=0}^{n} t_j)$ в точці $t_{n+1} = s_0 - \sum_{j=0}^{n} t_j$, а інша – в $f(s_0)$ в точці $s_0 = \Delta$, див. (3.2.7) та (3.2.12). Після інтегрування за s_0, виживе одна δ-функція, забезпечена множником $F(t_{n+1}|\Delta - \sum\limits_{j=0}^{n} t_j)$ та розташована в точці $t_{n+1} = \Delta - \sum\limits_{j=0}^{n} t_j$:

$$I_{n+1}^{\text{sing}} = a \cdot F^{\text{sing}}(t_{n+1} \mid \Delta - \sum_{j=0}^{n} t_j) F(t_n \mid \Delta - \sum_{j=0}^{n-1} t_j) \dots F(t_1 \mid \Delta - t_0) F(t_0 \mid \Delta), \qquad (3.4.19)$$

де a – це вага δ-функції в $f(s)$, див. (3.2.12).

Враховуючи вирази (3.2.7), (3.4.6), (3.4.18) та (3.4.19), для сингулярної частини багатоінтервальної густини ймовірностей $P(t_{n+1}, \dots, t_0)$ отримаємо

$$\begin{aligned} P^{\text{sing}}(t_{n+1}, t_n, \dots, t_0) &= \sum_{i=0}^{n+1} I_i^{\text{sing}} = \\ &= \sum_{i=0}^{n} A_i(t_{i+1}, \dots, t_{n+1}) \cdot \delta\Big(\sum_{j=i+1}^{n+1} t_j - \Delta \Big) + \\ &+ A_{n+1}(t_0, \dots, t_{n+1}) \cdot \delta(t_0 + \dots + t_{n+1} - \Delta), \\ &\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta, \qquad (3.4.20) \end{aligned}$$

де A_i та A_{n+1} позначають регулярні множники, визначені згідно виразів:

$$\begin{aligned} A_i(t_{i+1}, \dots, t_{n+1}) &= \lambda t_{n+1} \, \mathrm{e}^{-\lambda t_{n+1}} \times \\ &\times F(t_n \mid \Delta - \sum_{j=i+1}^{n-1} t_j) \cdot \dots \cdot F(t_{i+2} \mid \Delta - t_{i+1}) F(t_{i+1} \mid \Delta) \times \end{aligned}$$

$$\times \int_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} F(t_i \mid s_0 - \sum_{j=0}^{i-1} t_j) \dots F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0,$$

$$i = 0, 1, \dots, n, \tag{3.4.21}$$

$$A_{n+1}(t_0, \dots, t_{n+1}) = a \cdot \lambda t_{n+1} \, \mathrm{e}^{-\lambda t_{n+1}} \times$$

$$\times F(t_n \mid \Delta - \sum_{j=0}^{n-1} t_j) \dots F(t_1 \mid \Delta - t_0) F(t_0 \mid \Delta). \tag{3.4.22}$$

Наявність δ-функцій в спільній густині ймовірностей $P(t_{n+1}, \dots, t_0)$ може бути додатково пояснена наступним чином. Якщо на початку $(i+1)$-го МІІ імпульс входить в лінію, тоді на початку МІІ t_{n+1} лінія ЗЗ все ще міститиме той самий імпульс з часом життя $s_{n+1} = \Delta - \sum_{j=i+1}^{n} t_j$ (тут ми використовуємо умову $\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta$ з 3.4.3). Для генерації вихідного пострілу рівно через s_{n+1} одиниць часу після цього, необхідно отримати один імпульс від пуассонівського потоку протягом часу s_{n+1}. Ця подія має ненульову ймовірність, тобто маємо ненульову ймовірність отримання вихідного МІІ, що точно рівний s_{n+1}: $t_{n+1} = \Delta - \sum_{j=i+1}^{n} t_j$. Це дає відповідну δ-функцію в густині ймовірностей. Доданок з $\delta(t_{n+1} + \ldots + t_0 - \Delta)$ відповідає випадку, коли імпульс заходить в лінію на початку МІІ t_0.

З виразів (2.3.6) та (3.4.20) можна легко отримати наступний вираз для сингулярної частини густини ймовних ймовірностей:

$$P^{\mathrm{sing}}(t_{n+1} \mid t_n, \dots, t_0) = \frac{1}{P(t_n, \dots, t_0)} \sum_{i=0}^{n} A_i \cdot \delta\Big(\sum_{j=i+1}^{n+1} t_j - \Delta \Big) +$$

$$+ \frac{A_{n+1}}{P(t_n, \dots, t_0)} \cdot \delta(t_0 + \ldots + t_{n+1} - \Delta), \qquad \sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta, \tag{3.4.23}$$

де A_i та A_{n+1} визначені у виразах (3.4.21) та (3.4.22). Слід підкреслити, що спільна густина ймовірностей $P(t_n, \dots, t_0)$, що стоїть в знаменнику (3.4.23), є

строго додатньою і не містить сингулярностей в області $t_n < \Delta - \sum_{i=0}^{n-1} t_i$, див. (3.4.20) з $(n-1)$ замість n.

Як видно з виразу (3.4.23), функція $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$, зокрема, містить сингулярність в точці $t_{n+1} = \Delta - t_n - t_{n-1} - \ldots - t_0$. Залежність сингулярної частини функції $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ від t_0 не може бути зкомпенсована жодними регулярними доданками, а отже – вся густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ залежить від t_0. Це означає, що умова (2.3.1) не виконується за жодних значень n. Теорему 1 для вихідного потоку збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ доведено.

3.5 Приклади розрахунку густини умовних ймовірностей

В попередньому підрозділі було доведено, що послідовність довжин вихідних МІІ збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ не може бути представлена як марківський ланцюг деякого скінченного порядку. Зокрема, послідовність довжин вихідних МІІ не є ані послідовністю незалежних випадкових змінних (т.т. не є процесом відновлення), ані марківським процесом першого порядку.

При доведенні Теореми 1 (див. підрозділи 2.3 та 3.4), було отримано точний аналітичний вираз для багатоінтервальної густини ймовірностей $P(t_{n+1}, t_n, \ldots, t_0)$ на домені $\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta$ в загальному випадку довільного n, див. (3.4.13). Це дозволяє розрахувати густину умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ для $\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta$ та $n = 0, 1, \ldots$. В цьому підрозділі буде розглянуто два частинних випадки функції $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$: з $n = 0$ та з $n = 1$, а саме густини ймовірностей з однією $P(t_1 \mid t_0)$ та з двома умовами $P(t_2 \mid t_1, t_0)$, та отримано точні аналітичні вирази для цих густин на домені (3.4.3) та на всіх інших можливих доменах, що не були розглянуті при доведенні Теореми 1.

3.5.1 З однією умовою

Для отримання густини умовних ймовірностей $P(t_1 \mid t_0)$ виконаємо Кроки 1–3, описані в підрозділі 2.3, для $n = 0$. У випадку функції $P(t_1 \mid t_0)$ існує лише три домени, яких вирази мають бути отримані окремо, а саме випадки $t_0 < \Delta$, $t_0 > \Delta$ та $t_0 = \Delta$. Виконуючи інтегрування в (2.3.7), для спільної густини ймовірностей $P(t_1, t_0)$ для довжин двох сусідніх МІІ на цих доменах отримаємо:

$$P(t_1, t_0) = F(t_1 \mid \Delta)P(t_0), \qquad t_0 \geq \Delta, \tag{3.5.1}$$

$$= F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 +$$

$$+ \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0, \qquad t_0 < \Delta. \tag{3.5.2}$$

Далі, за визначенням умовних ймовірностей, маємо:

$$P(t_1 \mid t_0) = F(t_1 \mid \Delta), \qquad t_0 > \Delta, \tag{3.5.3}$$

$$= \frac{1}{P(t_0)} \Big(F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 +$$

$$+ \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 \Big), \qquad t_0 < \Delta. \tag{3.5.4}$$

Слід підкреслити, що одноінтервальна густина ймовірностей $P(t_0)$ довжин вихідних МІІ є строго додатньою і не містить сингулярностей в області $t_0 < \Delta$. Справді, згідно виразів підрозділу 3.2.3, єдина δ-функція, що міститься в $P(t_0)$ розташована в точці $t_0 = \Delta$, див. Рис. 3.4, ліворуч, на стор. 51.

В околі точки $t_0 = \Delta$, шукана густина умовних ймовірностей може бути розрахована як

$$P(t_1 \mid t_0 = \Delta) = \lim_{\epsilon \to 0} \frac{\int_{\Delta - \epsilon}^{\Delta + \epsilon} dt_0 P(t_1, t_0)}{\int_{\Delta - \epsilon}^{\Delta + \epsilon} dt_0 P(t_0)} =$$

$$= \lim_{\epsilon\to 0} \frac{\int\limits_{\Delta-\epsilon}^{\Delta+\epsilon} dt_0 P(t_1,t_0)}{\int\limits_{\Delta-\epsilon}^{\Delta+\epsilon} dt_0\ a\lambda\Delta \mathrm{e}^{-\lambda\Delta}\delta(t_0-\Delta)}. \tag{3.5.5}$$

Завдяки множнику $P(t_0)$ в (3.5.1), підінтегральний вираз в чисельнику (3.5.5) також містить сингулярність в точці $t_0 = \Delta$. Інтегрування в (3.5.5) просто дає вагу δ-функцій в чисельнику та знаменнику, і в результаті отримаємо:

$$P(t_1 \mid t_0) = F(t_1 \mid \Delta), \qquad t_0 = \Delta. \tag{3.5.6}$$

Вирази (3.5.3), (3.5.4) та (3.5.6) можна зрозуміти наступним чином. Оскільки $t_0 \geq \Delta$, лінія ЗЗ встигне звільнитися від імпульсу протягом МІІ t_0, тож в момент наступного пострілу (на початку t_1) імпульс зайде в лінію та матиме час життя, рівний Δ. У випадку $t_0 < \Delta$, див. (3.5.4), існують дві можливості. Перший доданок відповідає сценарію, коли лінія ЗЗ звільняється від імпульсу протягом МІІ t_0, а другий – випадку, коли на початку t_1 лінія все ще містить той самий імпульс, що й на початку t_0.

Легко пересвідчитись, що мають місце наступні умови нормування:
$\int\limits_0^\infty dt_1 P(t_1 \mid t_0) = 1$, та $\int\limits_0^\infty dt_0 P(t_1,t_0) = P(t_1)$.

Виділимо з $P(t_1 \mid t_0)$ сингулярну частину:

$$P^{\mathrm{sing}}(t_1 \mid t_0) = \mathrm{e}^{-\lambda\Delta}\lambda\Delta \cdot \delta(t_1-\Delta), \qquad t_0 \geq \Delta, \tag{3.5.7}$$

$$= \frac{\lambda t_1\ \mathrm{e}^{-\lambda t_1}}{P(t_0)} \Big(\int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 \cdot \delta(t_1-\Delta) + \\ + a\ F(t_0 \mid \Delta) \cdot \delta(t_0+t_1-\Delta) \Big), \qquad t_0 < \Delta. \tag{3.5.8}$$

Очевидно, вираз (3.5.8) можна було отримати напряму з (3.4.21)–(3.4.23), підставивши $n = 0$.

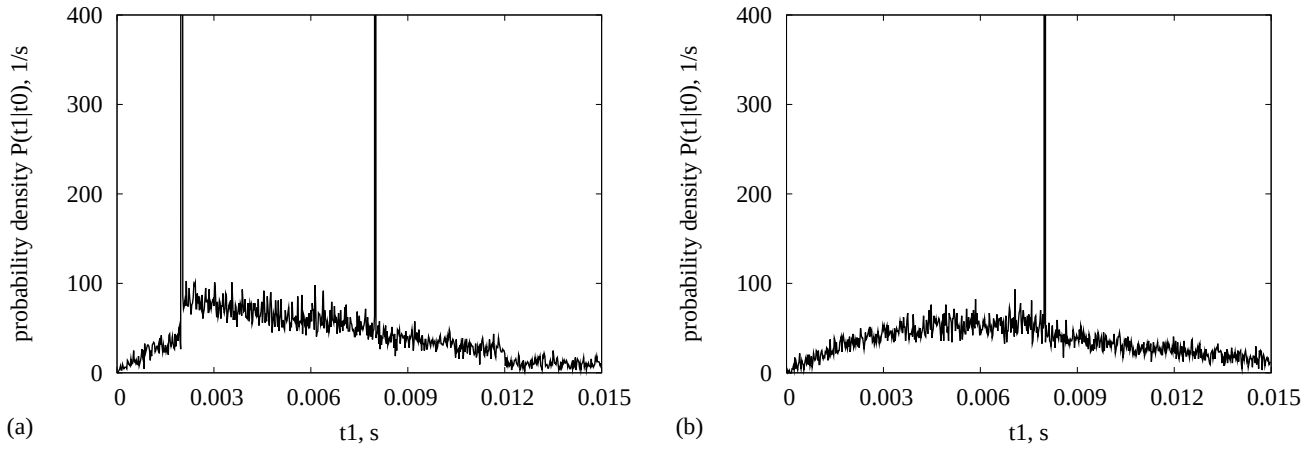

Рис. 3.15 Густина умовних ймовірностей $P(t_1 \mid t_0)$ як функція довжини t_1 вихідного МІІ для $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 150$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$, t_0=6 мс (ліворуч) та t_0= 11 мс (праворуч), отримані чисельно шляхом моделювання методом Монте Карло. Кількість згенерованих вихідних імпульсів $N = 3 \cdot 10^4$. Чітко видно відмінність ходу $P(t_1 \mid t_0)$ за різних значень умови t_0.

Як видно з виразів (3.5.7) та (3.5.8), кількість та положення δ-функцій в $P(t_1 \mid t_0)$ залежить від t_0, тож густина умовних ймовірностей $P(t_1 \mid t_0)$ не може бути зведена до одноінтервальної густини ймовірностей $P(t_1)$. Таким чином, довжини сусідніх МІІ збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ скорельовані, як і очікувалось.

На Рис. 3.15 представлено приклади функції $P(t_1 \mid t_0)$, знайдені для двох доменів чисельно методом Монте-Карло (деталі див. в підрозділі 2.4).

3.5.2 З двома умовами

Для отримання густини умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ для довжин послідовних МІІ, виконаємо Кроки 1–3, описані в підрозділі 2.3, для $n = 1$. У випадку $P(t_2, t_1, t_0)$, існує 6 доменів, на яких вирази мають бути отримані окремо, а саме домен

$$D_1 = \{t_1, t_0 \mid t_1 + t_0 < \Delta\},$$

який вже було розглянуто в підрозділі 3.4, та решта 5 доменів:

$$D_2 = \{t_1, t_0 \mid \quad t_0 \geq \Delta \quad \text{та} \quad t_1 \geq \Delta\},$$
$$D_3 = \{t_1, t_0 \mid \quad t_0 < \Delta \quad \text{та} \quad t_1 \geq \Delta\},$$

$$D_4 = \{t_1, t_0 \mid \quad t_0 \geq \Delta \quad \text{та} \quad t_1 < \Delta\},$$
$$D_5 = \{t_1, t_0 \mid \quad t_0 < \Delta \quad \text{та} \quad \Delta - t_0 < t_1 < \Delta\},$$
$$d = \{t_1, t_0 \mid \quad t_0 + t_1 = \Delta\}.$$

У випадку, коли виконується точна рівність $t_0 + t_1 = \Delta$, тобто якщо $(t_1, t_0) \in d$, добуток $P(t_2 \mid t_1, t_0)dt_2$ дає ймовірність отримати вихідний МІІ тривалістю в межах $[t_2; t_2 + dt_2[$ за умови, що загальна тривалість двох попередніх МІІ складала Δ одиниць часу.

Користуючись означаними вище Кроками, можна легко знайти вирази для $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ на кожному з доменів:

$$P(t_2 \mid t_1, t_0) = F(t_2 \mid \Delta), \qquad (t_0, t_1) \in D_2, \tag{3.5.9}$$
$$= F(t_2 \mid \Delta) \qquad (t_0, t_1) \in D_3, \tag{3.5.10}$$
$$= F(t_2 \mid \Delta), \qquad (t_0, t_1) \in d, \tag{3.5.11}$$
$$= F(t_2 \mid \Delta - t_1), \qquad (t_0, t_1) \in D_4, \tag{3.5.12}$$
$$= \frac{1}{P(t_1, t_0)} \Big(F(t_2 \mid \Delta - t_1)\, F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 +$$
$$+ F(t_2|\Delta) \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1|s_0 - t_0)\ \ F(t_0|s_0) f(s_0) ds_0 \Big),$$
$$(t_0, t_1) \in D_5, \tag{3.5.13}$$

$$= \frac{1}{P(t_1,t_0)} \Big(F(t_2 \mid \Delta - t_1) F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 +$$
$$+ F(t_2 \mid \Delta) \int_{t_0}^{t_0+t_1} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0\,) ds_0 +$$
$$+ \int_{t_0+t_1}^{\Delta} F(t_2 | s_0 - t_0 - t_1) F(t_1 | s_0 - t_0) F(t_0 | s_0)\ f(s_0) ds_0 \Big),$$
$$(t_0, t_1) \in D_1. \qquad (3.5.14)$$

де $P(t_1,t_0) = F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 + \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0$, відповідно до (3.5.4).

Густина ймовірностей $P(t_1,t_0)$ містить δ–функцію на домені d, див. (3.5.8). У виразі (3.5.11), функцію $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ було отримано аналогічно до (3.5.5):

$$P(t_2 \mid t_1, t_0) = \lim_{\epsilon \to 0} \frac{\int\limits_{\Delta - t_0 - \epsilon}^{\Delta - t_0 + \epsilon} dt_1 P(t_2, t_1, t_0)}{\int\limits_{\Delta - t_0 - \epsilon}^{\Delta - t_0 + \epsilon} dt_1 P(t_1, t_0)} \qquad (t_0, t_1) \in d. \qquad (3.5.15)$$

Можна показати, що чисельник виразу (3.5.15) також містить сингулярність в точці $t_0 + t_1 = \Delta$. Інтегрування (3.5.15) просто дає вагу δ-функцій в чисельнику та знаменнику, в результаті чого отримується (3.5.11).

Слід зазначити, що $P(t_1,t_0)$ є регулярною функцією на доменах D_1 та D_5, див. знаменники у формулах (3.5.13) та (3.5.14). Справді, з виразів (3.5.7) та (3.5.8) видно, що $P(t_1,t_0)$ може містити сингулярності лише в точках $t_1 = \Delta$ та $t_1 = \Delta - t_0$. Жодна з цих точок не належить доменам D_1 та D_5.

Можна показати, що мають місце наступні умови нормування:
$\int\limits_0^{\infty} dt_2 P(t_2 \mid t_1, t_0) = 1$, та $\int\limits_0^{\infty} dt_0 P(t_2, t_1, t_0) = P(t_2, t_1)$.

Виділяючи сингулярну частину $P(t_2 \mid t_1, t_0)$, отримаємо:

$$P^{\text{sing}}(t_2 \mid t_1, t_0) = \mathrm{e}^{-\lambda t_2} \lambda t_2 \cdot \delta(t_2 - \Delta), \qquad (t_0, t_1) \in D_2 \cup D_3 \cup d, \qquad (3.5.16)$$
$$= \mathrm{e}^{-\lambda t_2} \lambda t_2 \cdot \delta(t_1 + t_2 - \Delta), \qquad (t_0, t_1) \in D_4. \qquad (3.5.17)$$

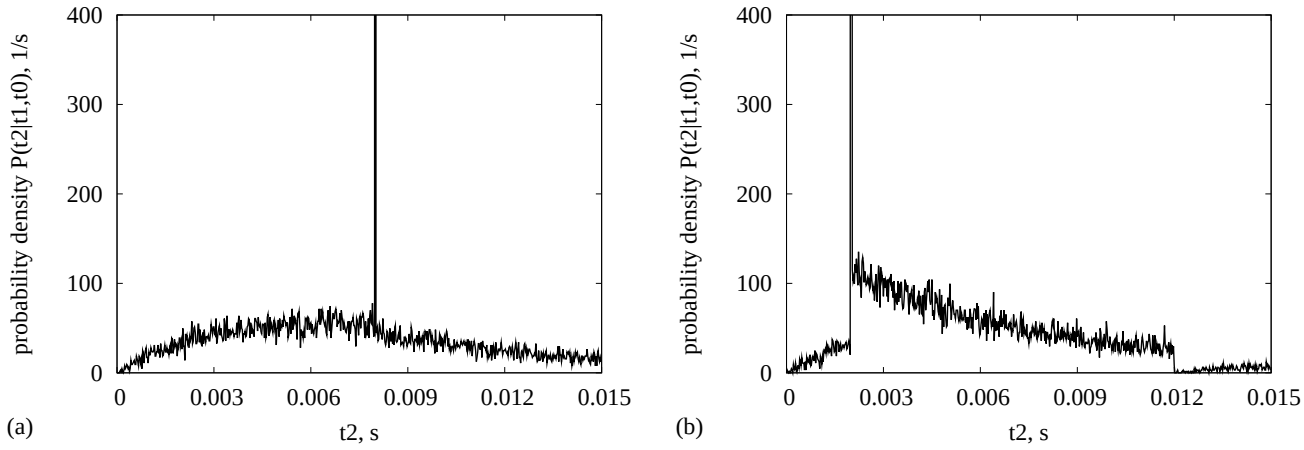

Рис. 3.16 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ як функція довжини t_2 вихідного МІІ для $(t_1, t_0) \in D_2$ (ліворуч) і $(t_1, t_0) \in D_4$ (праворуч), знайдені чисельно методом Монте-Карло. Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 150$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$, $N = 30\,000$, t_0=13 мс, t_1=13 мс (ліворуч) і $t_1 = 6$ мс (праворуч).

$$= \frac{\mathrm{e}^{-\lambda t_2}\lambda t_2}{P(t_1,t_0)} \cdot \Big(F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 + \cdot\delta(t_1 + t_2 - \Delta) +$$

$$+ \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 \cdot \delta(t_2 - \Delta) \Big), \qquad (t_0, t_1) \in D_5, \quad (3.5.18)$$

$$= \frac{\mathrm{e}^{-\lambda t_2}\lambda t_2}{P(t_1,t_0)} \Big(\int_{t_0}^{t_0+t_1} F(t_1|s_0 - t_0) F(t_0|s_0) f(s_0) ds_0 \cdot \delta(t_2 - \Delta) +$$

$$+ F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 + \cdot\delta(t_1 + t_2 - \Delta) +$$

$$+ a \cdot F(t_1 \mid \Delta - t_0) F(t_0 \mid \Delta) \cdot \delta(t_0 + t_1 + t_2 - \Delta) \Big), \qquad (t_0, t_1) \in D_1. \quad (3.5.19)$$

Очевидно, вираз (3.5.19) можна було отримати напряму з формул (3.4.21)–(3.4.23), підставивши $n = 1$.

З формул (3.5.16)–(3.5.19) бачимо, що сингулярна частина функції $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ залежить від t_0, тож $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ не може бути зведена до $P(t_2 \mid t_1)$. Це означає, що вихідний потік не є марківським процесом першого порядку.

Приклади $P(t_2 \mid t_1, t_0)$, отримані чисельно на різних доменах, розташовано

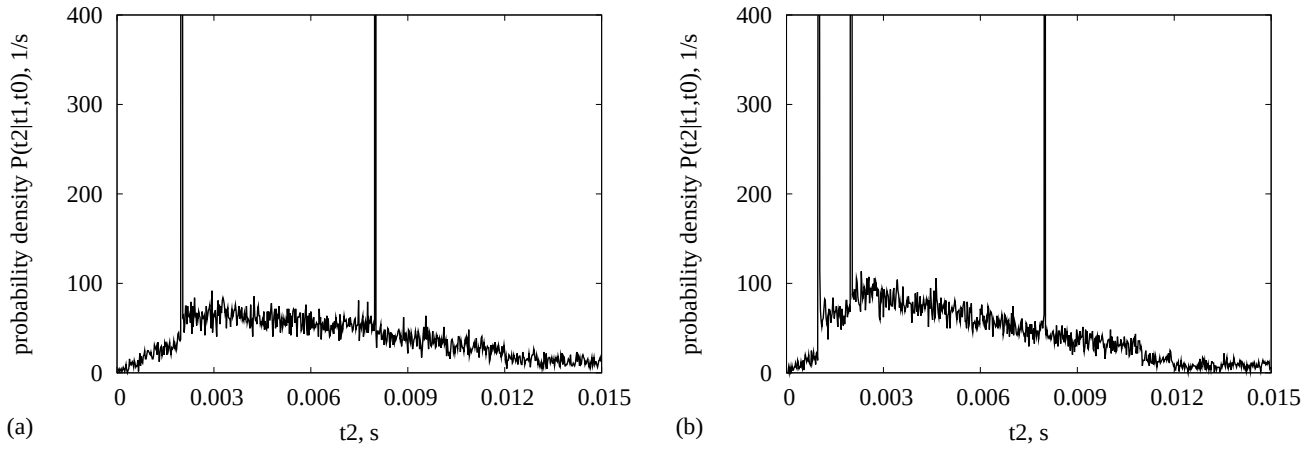

Рис. 3.17 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ як функція довжини t_2 вихідного MII для $(t_1, t_0) \in D_5$ (ліворуч) і $(t_1, t_0) \in D_1$ (праворуч), отримані чисельно методом Монте-Карло. Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 150$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$, $N = 30\,000$, t_1=6 мс, t_0=3 мс (ліворуч) і $t_0 = 1$ мс (праворуч). Чітко видно відмінність ходу $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ за різних значень умови t_0.

на Рис. 3.16 та 3.17. В усіх комп'ютерних експериментах кількість, положення та амплітуда δ-функцій співпали з тими, що були отримані аналітично.

Результати, отримані чисельно для вищих порогів ЗН, $N_0 > 2$, якісно подібні до тих, що були знайдені для $N_0 = 2$. Зокрема, кількість на положення δ-функцій в $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ не залежить від порогу ЗН, а визначається виключно затримкою імпульсу в лінії Δ та значеннями умов t_0 і t_1, порівн. Рис. 3.18 і Рис 3.17.

3.6 Висновки

В цьому розділі було досліджено вплив присутності затриманого зворотнього зв'язку на статистику активності збуджуючих нейронів. Зокрема, розраховано одноінтервальну $P(t)$ та умовну багатоінтервальну $P(t_{m+1} \mid t_m, \ldots, t_0)$ густини

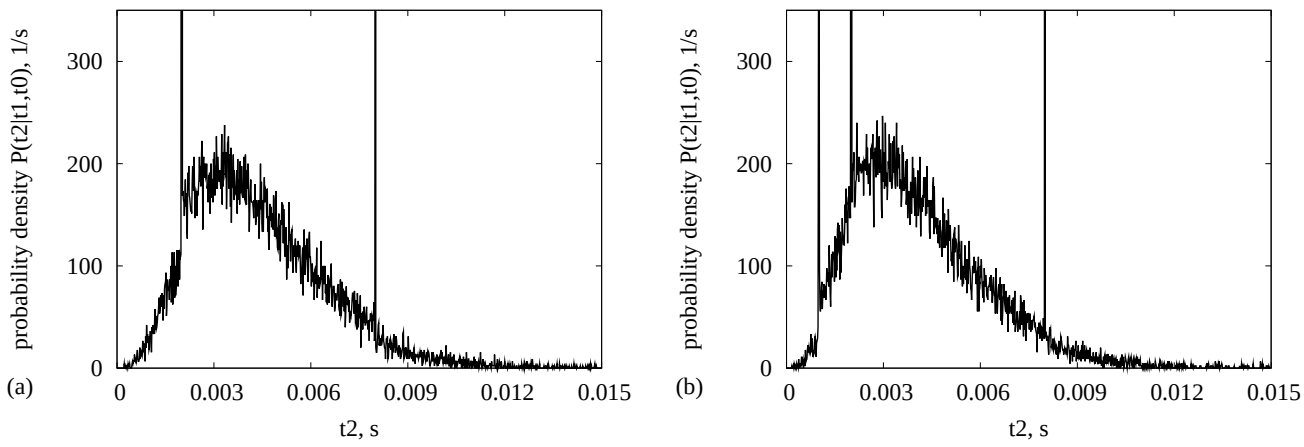

Рис. 3.18 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ як функція довжини t_2 вихідного МІІ для $(t_1, t_0) \in D_5$ (ліворуч) і $(t_1, t_0) \in D_1$ (праворуч), знайдені чисельно методом Монте-Карло. Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 800$ с$^{-1}$, $N_0 = 4$, $N = 30\,000$, t_1=6 мс, t_0=3 мс (ліворуч) і $t_0 = 1$ мс (праворуч). Чітко видно відмінність ходу $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ за різних значень умови t_0.

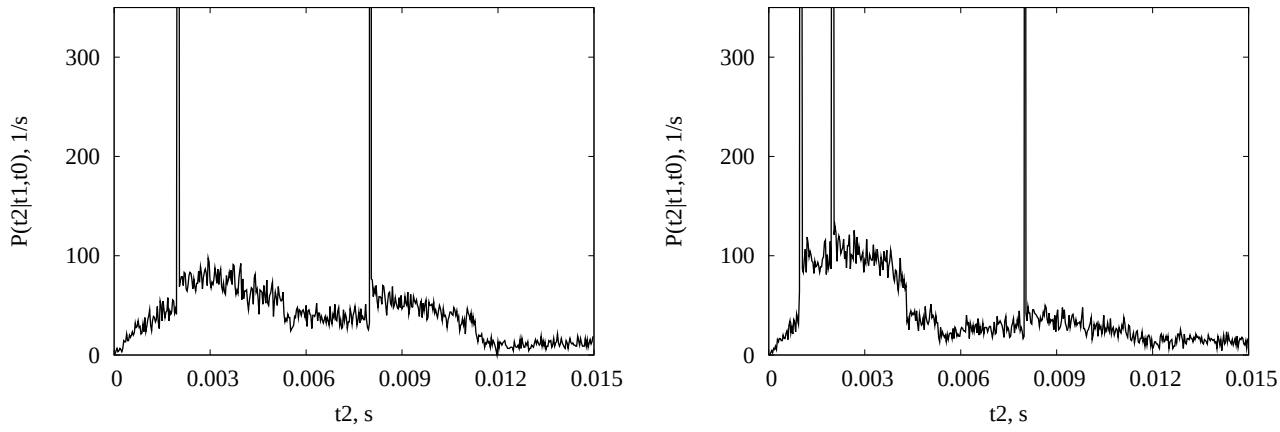

Рис. 3.19 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ як функція t_2 для ІВ із затриманим ЗЗ для $(t_1, t_0) \in D_5$ (ліворуч) і $(t_1, t_0) \in D_1$ (праворуч), знайдені чисельно. Тут $C = 20$ мВ, $\tau_M = 3$ мс, $y_0 = 15$ мВ, $\lambda = 200$ с$^{-1}$, $\Delta = 8$ мс, $N = 30\,000$, t_1=6 мс, t_0=3 мс (ліворуч) і $t_0 = 1$ мс (праворуч). Чітко видно відмінність ходу $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ за різних значень умови t_0.

ймовірностей для довжин вихідних МІІ.

Для ЗН з порогом 2 густини ймовірностей отримано аналітично та чисельно, для вищих порогів – чисельно. Досліджено випадки швидкого та повільного зворотнього зв'язку. Отримані функції містять суттєві особливості, які свідчать про те, що може статися зі статистикою активності окремих нейронів, якщо з них утворити мережу із затриманими зворотніми зв'язками.

Так, наявність затриманого ЗЗ призводить до появи δ-подібних особливостей та стрибків одноінтервальної густини ймовірностей $P(t)$ як функції довжини вихідного інтервалу t. Положення δ-функції визначається часом Δ затримки імпульсу в лінії ЗЗ і пов'язане з приходом збуджуючого імпульсу з лінії через Δ одиниць часу після попереднього пострілу.

В реальних нейронних мережах замість δ-функції слід очікувати появи різкого піку. Наявність δ-функції (піку) в густині ймовірностей $P(t)$ свідчить про можливість виникнення режиму, в якому активність нейрону є строго періодичною. Період таких осциляцій дорівнюватиме часу проходження імпульсом лінії зворотнього зв'язку. Аналогічного явища слід очікувати і в ширшій нейронній мережі, де зворотній зв'язок опосередкований проміжними нейронами. В цьому випадку період осциляцій дорівнюватиме сумарному часу, що необхідний імпульсу для проходження всієї петлі зворотнього зв'язку. Виникнення осциляцій в різних структурах ЦНС (зокрема, існування α-, β, δ-, γ-ритмів головного мозку) є широко відомим фізіологічним фактом (див., наприклад, [117]).

Крім цього, отримано точні вирази для середньої тривалості вихідного МІІ, середньої вихідної інтенсивності та коефіцієнту варіації. Для фізіологічно реалістичних значень інтенсивності вхідної стимуляції було отримано високі значення КВ, в межах від 0.5 до 1, що узгоджується з експериментальними результатами [23] для активності нейронів кори головного мозку мавп. Тоді як

розрахунки для нейрону без ЗЗ дають значно нижчі значення КВ і не можуть пояснити згадані експериментальні дані (див., наприклад, [23, 118]).

Ці результати дозволяють зробити висновок про те, що наявність затриманого зворотнього зв'язку може суттєвим чином змінити статистику нейронної активності, порівнянно з випадками без ЗЗ та з миттєвим ЗЗ.

Цей висновок набуває додаткового змісту в термінах багатоінтервальних густин ймовірностей. Так, на основі отриманих точних виразів для густини умовних ймовірностей $P(t_1 \mid t_0)$, ми доводимо, що наявність затриманого ЗЗ призводить до появи кореляцій в послідовності довжин вихідних МІІ. Це означає, що, на відміну від випадків без ЗЗ та з миттєвим ЗЗ, вихідна стохастична активність нейрону із затриманим зворотнім зв'язком не є процесом відновлення. Більше того, розглядаючи багатоінтервальну густину ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ для довільного $n = 0, 1, \ldots$, ми доводимо, що послідовність довжин вихідних МІІ ЗН із затриманим ЗЗ не є марківським процесом якогось скінченного порядку. Таким чином, наявність затриманого ЗЗ призводить до немарківської статистики вихідного потоку нейрону.

Оскільки в розглянутій системі з одного нейрону із затриманим ЗЗ немарківська поведінка виникає виключно завдяки затриманому самовпливу нейрону, природньо припустити наявність подібної поведінки в будь-якій системі із затриманими зворотніми зв'язками. В ширшій нейронній мережі затриманий зворотній зв'язок може бути опосередкований проміжними нейронами, і отримані результати свідчать про те, що поведінка такої мережі теж буде немарківською.

Нарешті, ми ставили собі за мету перевірити, чи отримані результати для ЗН із затриманим ЗЗ чутливі до конкретних правил нейронної моделі. З цією метою було здійснено комп'ютерне моделювання збуджуючого ІВ-нейрону із затриманим ЗЗ, стимульованого пуассонівським потоком (див. підрозділ 2.4). Отримані

густини ймовірностей $P(t)$ та $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ розташовано на Рис. 3.6, праворуч, стор. 53, та Рис. 3.19, стор. 88. Очевидно, наявна значна подібність між результатами, знайденими для моделей ЗН та ІВ, порівн. Рис. 3.6, праворуч, з Рис. 3.6, ліворуч, та Рис. 3.19 з Рис. 3.17. Це підштовхує до висновку, що в мережі збуджуючих нейронів статистичні характеристики вихідного сигналу зумовлені в основному сруктурою мережі (архітектурою її зв'язків) та статистикою вхідного сигналу, і в значно меншій мірі – індивідуальними кількісними характеристиками окремих нейронів.

РОЗДІЛ 4
ГАЛЬМІВНИЙ НЕЙРОН ЗІ ЗВОРОТНІМ ЗВ'ЯЗКОМ

4.1 Вступ

В цьому підрозділі ми досліджуємо вплив наявності затриманого зворотнього зв'язку на статистику імпульсів гальмівних нейронів. З цією метою розглядаємо ситуацію, коли вихідні (гальмівні) імпульси ЗН направляються на його ж вхід із деякою затримкою в часі Δ. Час затримки Δ імпульсу в лінії ЗЗ вважатимемо фіксованим та меншим від тривалості внутрішньої пам'яті ЗН τ (швидкий ЗЗ):

$$\Delta < \tau. \tag{4.1.1}$$

Це дозволить отримати компактніші аналітичні вирази.

Аналогічно до того, як це було зроблено для збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ, стан лінії ЗЗ характеризуватимемо за допомогою змінної s, $s \in]0; \Delta]$, що позначає час життя імпульсу в лінії, див. підрозділ 2.1. Гальмівну дію імпульсів з лінії ЗЗ моделюватимемо наступним чином. Коли гальмівний імпульс досягає входу нейрону, він знищує всі збуджуючі імпульси в його внутрішній пам'яті – аналогічно тому, як хлорне гальмування шунтує деполяризацію нейронної мембрани, див. [119]. Якщо в момент приходу гальмівного імпульсу ЗН виявився порожнім, такий імпульс миттєво зникає без всякої дії – аналогічно до того, як хлорне гальмування не змінює мембранної напруги в стані спокою. Таке гальмування є "швидким" в тому сенсі, що гальмівні імпульси діють миттєво і не запам'ятовуються нейроном.

Як і у випадку збуджуючого нейрону, основною задачею тут є знаходження одноінтервальної та умовної багатоінтервальної густин ймовірностей для довжин вихідних МІІ. Матеріали цього підрозділу опубліковано в роботах [29, 31].

4.2 Одноінтервальна густина ймовірностей

Для знаходження одноінтервальної густини ймовірностей $P(t)$ для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ знову скористаємось загальним методом, описаним в підрозділі 2.2.

4.2.1 Розрахунок $F(t|s)$

Знайдемо спочатку густину ймовірностей $F(t|s)$ довжин вихідних МІІ гальмівного нейрону зі зворотнім зв'язком за умови, що час життя імпульсу в лінії ЗЗ на момент початку цього МІІ складає s.

Для знаходження $F(t|s)$, слід окремо розглянути області $t < s$ та $t \geq s$.

У випадку $t < s$, вихідний імпульс має бути згенерований без участі лінії ЗЗ. Отже, густина ймовірностей для довжин таких МІІ буде такою самою, що й для ЗН без ЗЗ:

$$F(t|s) = P^0(t), \qquad t < s. \tag{4.2.1}$$

Тут $P^0(t)$ позначає густину ймовірностей для довжин МІІ на виході ЗН без ЗЗ, вираз (1.3.5).

В момент $t = s$, гальмівний імпульс досягає входу ЗН, і нейрон стає порожнім. Для генерації вихідного пострілу протягом нескінченно малого інтервалу $[s; s + dt[$, необхідно отримати два вхідних імпульси протягом цього інтервалу. Ймовірність цієї події має величину порядку $(dt)^2$. Отже, $F(t|s) = 0$ в точці $t = s$.

Для отримання МІІ довжиною $t > s$, повинні відбутися дві незалежних події: (i) ЗН без ЗЗ не стріляє на проміжку $]0; s]$; (ii) ЗН без ЗЗ, що стартує порожнім в момент s та вперше стріляє в момент t. Ці події незалежні, оскільки їх реалізація визначається поведінкою пуассонівського процесу на часових проміжках $]0; s]$ та $]s; t]$, що не перетинаються, див. підрозділ 1.2. За визначенням $\Pi^0(t)$, ви-

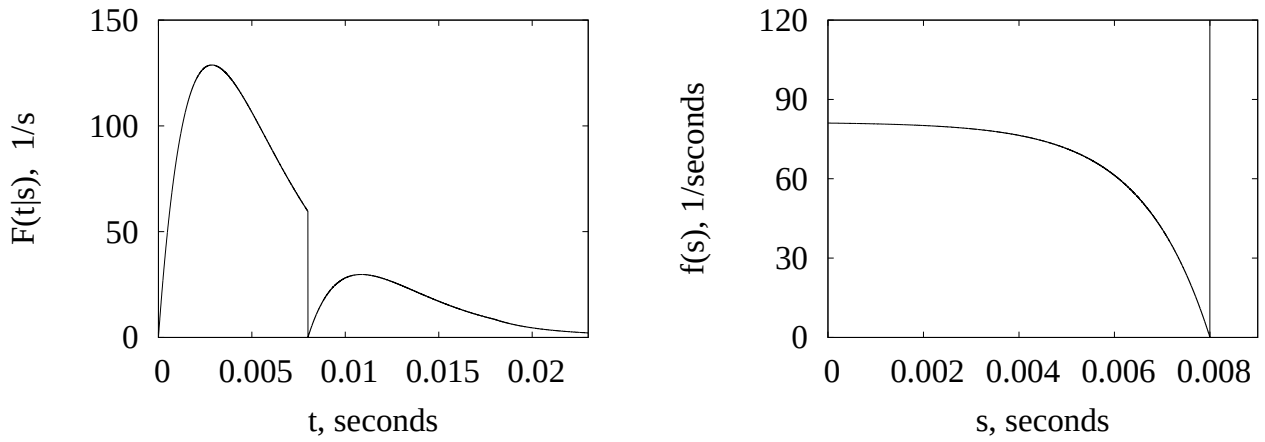

Рис. 4.1 Густини ймовірностей $F(t|s)$ (ліворуч) та $f(s)$ (праворуч). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 350$ с$^{-1}$, N_0=2.

раз (1.3.9), ймовірність події (i) є $\Pi^0(s)$, а подія (ii) має ймовірність $P^0(t-s)\,dt$. Таким чином,

$$F(t|s) = \Pi^0(s)\ P^0(t-s), \qquad t > s. \tag{4.2.2}$$

Враховуючи формули (1.3.10), (4.2.1) та (4.2.2) у випадку $\Delta < \tau$ для $F(t|s)$ отримаємо:

$$F(t \mid s) = \begin{cases} \lambda^2 t\ e^{-\lambda t}, & t \in]0; s[, \\ \\ (1+\lambda s)\ e^{-\lambda s} P^0(t-s), & t \geq s. \end{cases} \tag{4.2.3}$$

Густина умовних ймовірностей $F(t|s)$, задана в (4.2.3), є нормованою: $\int_0^\infty F(t|s)\,dt = 1$. Крім цього, функція $F(t|s)$ містить розрив висотою $\lambda^2 s\ e^{-\lambda s}$ в точці $t = s$ і є неперервною на решті області визначення.

На Рис. 4.1, ліворуч, зображено графік функції $F(t|s)$, що задана виразом (4.2.3).

4.2.2 Розподіл часів життя імпульсу в лінії $f(s)$

Розрахуємо густину ймовірностей $f(s)$ для часів життя імпульсу в лінії ЗЗ на момент початку вихідного МІІ у випадку гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ.

Для цього, згідно процедури, описаній в підрозділі 2.2, спочатку знайдемо вираз для густини перехідних ймовірностей $P(s' \mid s)$.

4.2.2.1 Густина перехідних ймовірностей $P(s' \mid s)$

З визначення функції $P(s' \mid s)$, що було дане в останньому абзаці підрозділу 2.2 випливає, що

$$s' \geq s \quad \text{та} \quad s' \neq \Delta \quad \Rightarrow \quad P(s' \mid s) = 0.$$

Множина значень (s', s), для яких $P(s' \mid s)$ є ненульовою, визначається наступними нерівностями:

$$s' < s \quad \text{або} \quad s' = \Delta.$$

Зі змісту функції $F(t|s)$ випливає, що (4.2.1) дозволяє розрахувати $P(s' \mid s)$ для $s' < s$, тобто:

$$P(s' \mid s) = F(t|s)\Big|_{t=s-s'} = P^0(s-s') = e^{-\lambda(s-s')}\lambda^2(s-s'), \qquad s' < s \in]0;\Delta], \tag{4.2.4}$$

де було використано формули (1.3.5), (1.3.6) та (4.1.1).

Розглянемо точну рівність $s' = \Delta$. Вона матиме місце кожного разу, коли для попереднього МІІ виконується нерівність $t \geq s$, яка має ненульову ймовірність. Таким чином, густина ймовірностей $P(s' \mid s)$ містить сингулярність типу δ-функції Дірака в точці $s' = \Delta$. Для обрахунку ваги цієї δ-функції досить використати умову нормування:

$$\int_0^{\Delta} P(s' \mid s)ds' = 1, \qquad s \in]0;\Delta],$$

що дає

$$P(s' \mid s) = \begin{cases} e^{-\lambda(s-s')}\lambda^2(s-s'), & s' < s \in]0;\Delta], \\ (\lambda\, s + 1)\; e^{-\lambda\, s}\; \delta(s'-\Delta), & s' \geq s \in]0;\Delta]. \end{cases} \tag{4.2.5}$$

Цікаво, що вираз (4.2.5) для гальмівного ЗН співпадає з виразом (3.2.9) для збуджуючого ЗН.

4.2.2.2 Розподіл часів життя

Для знаходження функції $f(s)$, слід підставити $P(s' \mid s)$ з формули (4.2.5) до (2.2.2) та розв'язати отримане рівняння. Оскільки формула для $P(s' \mid s)$, отримана у попередньому підрозділі, співпадає з виразом (3.2.9), знайденим в підрозділі 3.2.2 для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ, то рівняння для $f(s)$ та сама функція $f(s)$ теж будуть такими самими, що й для збуджуючого ЗН:

$$f(s) = a\,\delta(s-\Delta) + g(s), \tag{4.2.6}$$

де $g(s)$ – регулярна функція, що зникає поза інтервалом $]0;\Delta]$:

$$g(s) = \frac{a\,\lambda}{2}\left(1 - e^{-2\lambda(\Delta - s)}\right), \qquad s \in]0;\Delta], \tag{4.2.7}$$

де a – безрозмірна константа:

$$a = 4e^{2\lambda\Delta} / \left((2\lambda\Delta + 3)e^{2\lambda\Delta} + 1\right), \tag{4.2.8}$$

що дає ймовірність знайти імпульс в лінії ЗЗ з часом життя Δ на початку довільного вихідного МІІ.

На Рис. 4.1, праворуч, стор. 94, зображено графік функції $f(s)$.

Наявність δ-подібної сингулярності в $f(s)$ можна пояснити аналогічно до того, як це було зроблено для випадку збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ, див. міркування на початку підрозділу 3.2.2.2.

4.2.3 Одноінтервальна густина ймовірностей $P(t)$

Для отримання виразу для $P(t)$, слід підставити формули (4.2.3) та (4.2.6) до виразу (2.2.1). В результаті отримаємо:

$$P(t) = aF(t \mid \Delta) + \int_0^{\Delta} F(t \mid s)g(s)ds. \tag{4.2.9}$$

Явний вираз для $P(t)$, що може бути отриманий подальшими перетвореннями формули (4.2.9), буде різний для значень t, що належать різним доменам, через те, що вирази для $F(t|s)$ на різних доменах різні, див. верхній і нижній рядок формули (4.2.3) та вираз (1.3.5). Границі доменів, на яких для $P(t)$ справедлива одна й та сама формула, диктуються обома доданками в (4.2.9). А саме, беручи (4.2.3) з $s = \Delta$ та використовуючи (1.3.5), приходимо до висновку, що перший доданок виразу (4.2.9) описується однією і тією самою формулою на доменах, розділених точками

$$t = 0,\ \Delta,\ \tau + \Delta,\ 2\tau + \Delta,\ 3\tau + \Delta, \ldots. \tag{4.2.10}$$

Виявляється, другий доданок в (4.2.9) також описується однією формулою на домені, обмеженому двома першими точками з (4.2.10). Це дозволяє отримати точну формулу на цьому домені. А саме, якщо $t \in]0; \Delta]$, то перший доданок в (4.2.9) перетворюється на

$$aF(t \mid \Delta) = a\lambda^2 t\ e^{-\lambda t}, \tag{4.2.11}$$

тоді як область інтегрування в другому доданку має бути розділена на дві точкою $s = t$, а замість $F(t|s)$ слід підставити або верхній, або нижній рядок формули (4.2.3):

$$\int_0^\Delta F(t \mid s) g(s) ds = \int_0^t (1 + \lambda s)\ e^{-\lambda s} \lambda^2 (t - s) e^{-\lambda(t-s)}\, g(s)\, ds + \\ + \int_t^\Delta \lambda^2 t e^{-\lambda t}\, g(s)\, ds. \tag{4.2.12}$$

Об'єднуючи формули (4.2.11) та (4.2.12), після перетворень отримаємо

$$P(t) = \frac{2\lambda\ e^{-\lambda t}}{2\,\lambda\Delta + 3 + e^{-2\,\lambda\Delta}} \cdot \left(\frac{1}{6}\lambda^3 t^3 - \frac{1}{2}\lambda^2 t^2 + \right. \\ \left. + \lambda t \Big(\frac{3}{2} + \frac{1}{4} e^{-2\lambda\Delta} + \frac{1}{4} e^{-2\lambda(\Delta - t)} \Big) + \lambda^2 t \Delta \right), \qquad t < \Delta. \tag{4.2.13}$$

Коли $t \geq \Delta$, для розрахунку $P(t)$ необхідно скористатись лише нижнім рядком формули (4.2.3), і вираз (4.2.9) набуває вигляду:

$$P(t) = a\,(1+\lambda\Delta)\; e^{-\lambda\Delta} P^0(t-\Delta) + \\ + \int_0^{\Delta} (1+\lambda s)\; e^{-\lambda s} P^0(t-s) g(s)\, ds, \qquad t \geq \Delta. \quad (4.2.14)$$

Введемо нову змінну інтегрування $u = t - s$ у виразі (4.2.14):

$$P(t) = a\,(1+\lambda\Delta)\; e^{-\lambda\Delta} P^0(t-\Delta) + \\ + \int_{t-\Delta}^{t} (1+\lambda(t-u)) e^{-\lambda(t-u)} P^0(u) g(t-u)\, du. \quad (4.2.15)$$

Тут, завдяки (1.3.5)–(1.3.7), явний вираз для першого доданку змінюється кожного разу, коли $t-\Delta$ перетинає значення, отримані як добуток τ на цілі числа. Це дає граничні точки (4.2.10). Явний вираз для другого доданку в (4.2.15) може змінитися кожного разу, коли або значення t, або значення $t-\Delta$ перетинає добуток τ на цілі. Це дає наступні граничні точки:

$$t = 0,\ \Delta,\ \tau,\ \tau+\Delta,\ 2\tau,\ 2\tau+\Delta,\ 3\tau,\ 3\tau+\Delta, \ldots. \quad (4.2.16)$$

Якщо значення t змінюється в межах між двома послідовними точками з (4.2.16), кожен з двох доданків в (4.2.14) чи (4.2.15) описується певною алгебраїчною формулою, яка не змінює свого вигляду в цих межах. Для знаходження таких явних формул для всіх областей зміни t, визначених границями (4.2.16), введемо дві групи доменів, B_m та C_m, згідно виразів:

$$B_m = [m\tau + \Delta; (m+1)\tau]\,, \qquad m = 0, 1, \ldots,$$
$$C_m =](m+1)\tau; (m+1)\tau + \Delta[\,, \qquad m = 0, 1, \ldots.$$

Слід зауважити, що домени B_m та C_m, $m = 0, 1, \ldots$, чергуючись між собою, разом з доменом $]0; \Delta[$ (на якому вже отримано явний вираз (4.2.13)), покривають всю множину $]0; \infty[$ можливих значень довжини вихідного МІІ.

Якщо $t \in B_m$, тоді $m\tau \le t-\Delta < t \le (m+1)\tau$, і слід замість $P^0(u)$ в (4.2.15) підставити $y_m(t)$ з (1.3.7), яке відповідає цьому m. Якщо ж $t \in C_m$, тоді $m\tau < t-\Delta < (m+1)\tau < t$. Тож область інтегрування у виразі (4.2.15) має бути розділена на дві точкою $(m+1)\tau$, а замість $P^0(u)$ слід підставити відповідно $y_m(t)$ та $y_{m+1}(t)$. Розглянемо окремо вирази для $P(t)$ на доменах B_m та C_m.

4.2.3.1 Одноінтервальна густина ймовірностей на доменах B_m

Таким чином, у випадку $t \in B_m$, для $P(t)$ отримаємо:

$$P(t) = a\,(1+\lambda\Delta)\; e^{-\lambda\Delta} y_m(t-\Delta) + \\ + \int_0^{\Delta} (1+\lambda s)\; e^{-\lambda s} y_m(t-s) g(s) ds, \qquad t \in B_m, \quad (4.2.17)$$

що після інтегрування дає:

$$P(t) = \; a\,(1+\lambda\Delta)\; e^{-\lambda\Delta} \cdot y_m(t-\Delta) - \frac{a}{2}\; e^{\lambda(\Delta-\tau)} \cdot y_{m+1}(t-\Delta+\tau) + \\ + \frac{a}{2}\; e^{\lambda\tau} \cdot y_{m+1}(t+\tau) + \frac{a\lambda}{2}\; e^{-\lambda t} \sum_{k=1}^{m+1} \sum_{l=0}^{k} K_{kl} \lambda^{k-l} (t-(k-1)\tau)^{k-l} - \\ - \frac{a\lambda}{2}\; e^{-\lambda t} \sum_{k=1}^{m} \sum_{l=0}^{k} K_{kl} \lambda^{k-l} (t-k\tau)^{k-l}, \qquad t \in B_m, \quad (4.2.18)$$

де

$$K_{kl} = \frac{1}{2^{l+2}(k-l)!} \Bigg(\frac{l+1}{(l+2)!} (-2\lambda\Delta)^{l+2} + l + 1 - \\ - (l-1)\, e^{-2\lambda\Delta} - 2 \sum_{i=0}^{l} \frac{(-2\lambda\Delta)^{l-i}}{(l-i)!} \left(1 + \frac{l+1}{l+1-i} \cdot \lambda\Delta \right) \Bigg).$$

4.2.3.2 Одноінтервальна густина ймовірностей на доменах C_m

Розглянемо тепер випадок $t \in C_m$. Беручи до уваги вирази (1.3.5)–(1.3.7), можна представити формулу (4.2.15) у вигляді

$$P(t)\Big|_{t\in C_m} = \\ = a\,(1+\lambda\Delta)\; e^{-\lambda\Delta} y_m(t-\Delta) + \int_0^{t-(m+1)\tau} (1+\lambda s)\; e^{-\lambda s} y_{m+1}(t-s) g(s) ds +$$

$$+\int_{t-(m+1)\tau}^{\Delta}(1+\lambda s)\;e^{-\lambda s}y_m(t-s)g(s)ds=$$

$$=\;a\,(1+\lambda\Delta)\;e^{-\lambda\Delta}y_m(t-\Delta)+\int_0^{\Delta}(1+\lambda s)\;e^{-\lambda s}y_m(t-s)g(s)ds+$$

$$+\frac{\lambda^{m+3}}{(m+2)!}\;e^{-\lambda t}\int_0^{t-(m+1)\tau}(1+\lambda s)\,(t-s-(m+1)\tau)^{m+2}g(s)ds-$$

$$-\frac{\lambda^{m+2}}{(m+1)!}\;e^{-\lambda t}\int_0^{t-(m+1)\tau}(1+\lambda s)\,(t-s-(m+1)\tau)^{m+1}g(s)ds.$$

Для зручності позначимо за $P_{B,m}(t)$ праву частину виразу (4.2.17), яка визначена для всіх t:

$$P_{B,m}(t)=a\,(1+\lambda\Delta)\;e^{-\lambda\Delta}y_m(t-\Delta)+\int_0^{\Delta}(1+\lambda s)\;e^{-\lambda s}y_m(t-s)g(s)ds,\quad t>0.$$

З використанням цього позначення можна записати:

$$P(t)\Big|_{t\in C_m}=P_{B,m}(t)+\frac{a\lambda}{2}\;e^{-\lambda t}\cdot\rho_m^{\Delta}\left(\lambda\left(t-(m+1)\tau\right)\right),\tag{4.2.19}$$

де

$$\rho_m^{\Delta}(x)=\frac{2}{a\lambda}\frac{1}{(m+2)!}\int_0^x(1+v)\,(x-v)^{m+2}g\left(\frac{v}{\lambda}\right)dv-$$

$$-\frac{2}{a\lambda}\frac{1}{(m+1)!}\int_0^x(1+v)\,(x-v)^{m+1}g\left(\frac{v}{\lambda}\right)dv,\qquad m=0,1,\ldots.\tag{4.2.20}$$

Тут було введено безрозмірну змінну інтегрування $v=\lambda s$.

Виконуючи інтегрування в формулі (4.2.20), отримаємо:

$$\rho_m^{\Delta}(x)=\sum_{l=0}^{m+4}K_l\;x^l-e^{-2\lambda\Delta+2x}\cdot\sum_{l=0}^{m+3}D_l\;x^l,\tag{4.2.21}$$

де

$$D_l=\frac{1}{2^{m+4-l}}\cdot\sum_{i=0}^{l}\frac{(-1)^{l-i}\cdot(m-1-i)}{i!\;(l-i)!},$$

$$K_l = \frac{(m-1-l)}{2^{m+4-l}\cdot l!}\, e^{-2\lambda\Delta}, \quad l = 0, \dots m+1,$$
$$K_{m+2} = \frac{1}{4\cdot(m+2)!}\, e^{-2\lambda\Delta} - \frac{1}{(m+2)!},$$
$$K_{m+3} = \sum_{i=1}^{m+2} \frac{(-1)^i\ i}{(m+2-i)!\ (i+1)!} + \frac{1}{(m+3)!},$$
$$K_{m+4} = \sum_{i=0}^{m+2} \frac{(-1)^i\ (i+1)}{(m+2-i)!\ (i+2)!},$$
$$D_{m+2} = \frac{1}{4}\sum_{i=0}^{m+2} \frac{(-1)^i\cdot(i+1)}{i!\ (m+2-i)!}, \qquad D_{m+3} = \frac{1}{2}\sum_{i=0}^{m+2} \frac{(-1)^i}{i!\ (m+2-i)!}\,. \tag{4.2.22}$$

Слід зазначити, що у випадку $\Delta = 0$ густина ймовірностей для довжин вихідних МІІ цілком визначається виразом (4.2.18), що перетворюється на густину ймовірностей для ЗН без ЗЗ, визначену в (1.3.5):

$$P(t)|_{\Delta=0} = P^0(t), \quad t > 0. \tag{4.2.23}$$

Так і має бути, оскільки при $\Delta = 0$ гальмівний імпульс завжди надходить до порожнього нейрону і зникає без всякої дії, тож лінія ЗЗ не має змоги вплинути на вихідний потік. Тому природньо, що густина ймовірностей для $\Delta = 0$ співпадає з тією, що була знайдена для ЗН без лінії ЗЗ.

Одноінтервальна густина ймовірностей, визначена формулами (4.2.13), (4.2.18), (4.2.19)–(4.2.22), містить розрив в рочці $t = \Delta$ і є неперервною функцією на решті області визначення. Наявність розриву в $P(t)$ при $t = \Delta$ прозоро видно вже з виразу (4.2.9). Справді, оскільки $F(t|s)$ містить розрив в точці $t = s$, див. вираз (4.2.3), перший доданок виразу (4.2.9) матиме розрив при $t = \Delta$. Другий доданок в (4.2.9) є неперервною функцією.

Приклад графіку функції $P(t)$ для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ представлено на Рис. 4.2. Аналітичні результати узгоджуються з чисельними, порівн. Рис. 4.2, ліворуч та праворуч. Чітко видно наявність розриву в точці

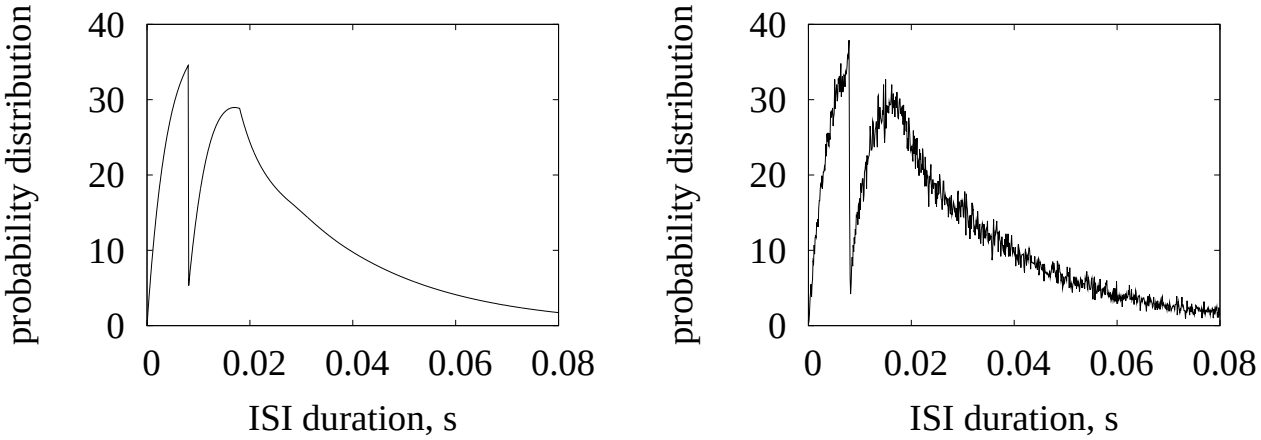

Рис. 4.2 Густина ймовірностей для довжин вихідних МІІ. Ліворуч – розрахована згідно (4.2.13), (4.2.18), (4.2.19). Праворуч – результат чисельного моделювання, $N = 1 \cdot 10^5$. Для обох графіків $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 10$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$.

$t = \Delta$. Густина ймовірностей $P(t)$ має бімодальну форму (містить 2 максимуми). Аналогічні особливості спостерігаються і за вищих порогів ЗН, Рис. 4.3.

На Рис. 4.4, ліворуч, представлено графік функції $P(t)$, знайденої чисельно для випадку $\Delta > \tau$. Як і очікувалося, результат якісно подібний до того, що його було отримано аналітично для $\Delta < \tau$, Рис. 4.2: отримана густина ймовірностей є бімодальною функцією тривалості вихідного МІІ t та містить розрив в точці $t = \Delta$.

Для з'ясування питання про те, чи знайдені особливості (бімодальність та розрив) спричинені затриманим гальмівним самовпливом нейрону, чи зумовлені застосуванням конкретної нейронної моделі, цікаво замінити модель ЗН якоюсь іншою та порівняти отримані результати. Приклад графіку густини ймовірностей $P(t)$ для гальмівного ІВ-нейрону із затриманим ЗЗ представлено на Рис. 4.4, праворуч. Виходячи з того, що отримана картина якісно подібна до тієї, що була знайдена для моделі ЗН, див. Рис. 4.4, ліворуч, можна дійти висновку, що саме наявність лінії ЗЗ призводить до появи розриву та виникнення бімодальності в густині ймовірностей для довжин вихідних МІІ гальмівних нейронів.

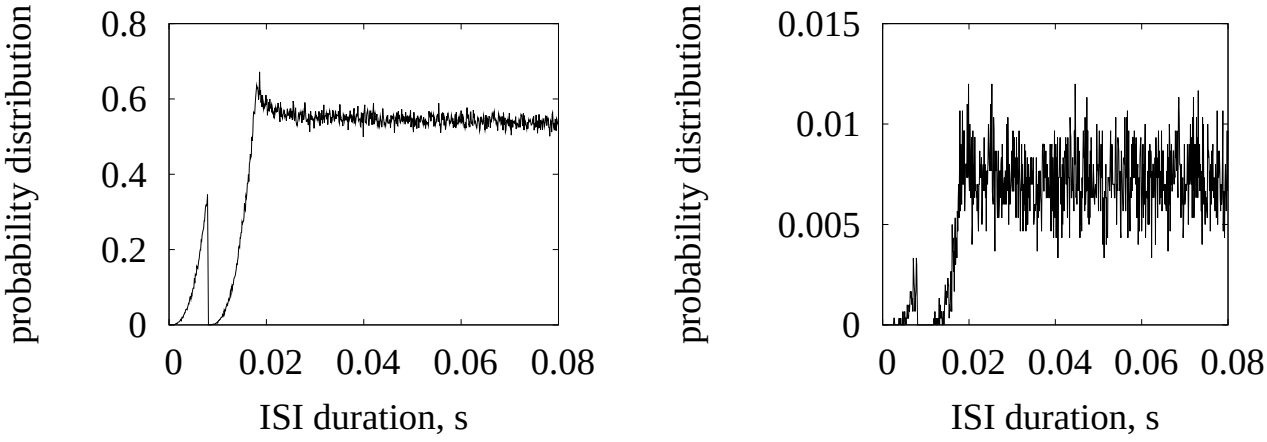

Рис. 4.3 Густина ймовірностей для довжин вихідних МІІ $P(t)$, с$^{-1}$, отримана чисельно для вищих порогів ЗН: ліворуч – $N_0 = 4$, праворуч – $N_0 = 6$. Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 8$ мс, $\lambda = 50$ с$^{-1}$, в обох випадках згенеровано по $N = 3 \cdot 10^7$ вихідних імпульсів.

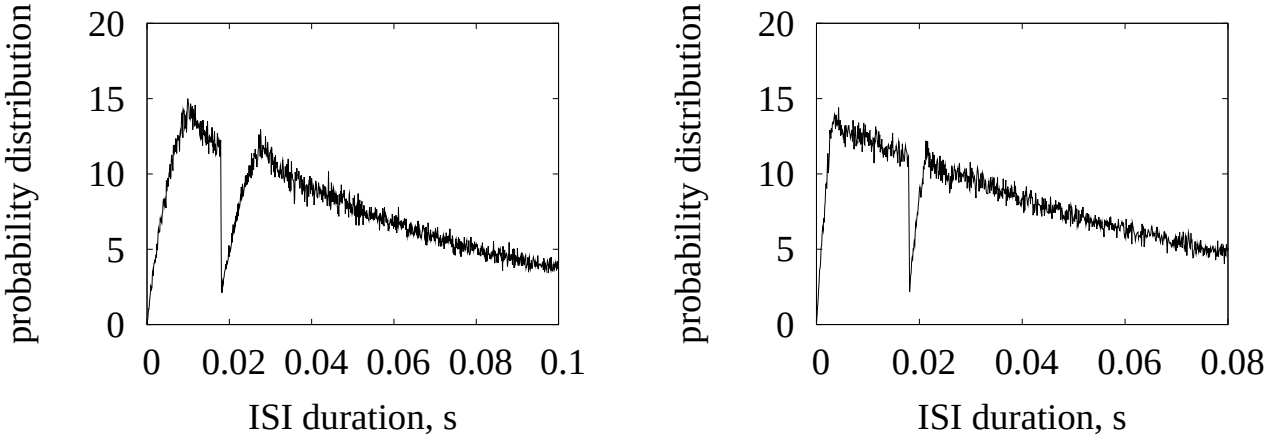

Рис. 4.4 Густина ймовірностей для довжин вихідних МІІ, с$^{-1}$, знайдена чисельно. Ліворуч – гальмівний ЗН із затриманим ЗЗ для $N_0 = 2$, $\tau = 10$ мс, $\lambda = 50$ с$^{-1}$; праворуч – гальмівний ІВ із затриманим ЗЗ для $C = 20$ мВ, $\tau_M = 3$ мс, $y_0 = 15$ мВ, $\lambda = 75$ с$^{-1}$. $\Delta = 18$ мс, $N = 5 \cdot 10^5$ на обох графіках.

4.2.4 Властивості розподілу

В попередньому підрозділі було отримано одноінтервальну густину ймовірностей для довжин вихідних МІІ, що визначає розподіл ймовірностей отримання МІІ певної довжини на виході гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ. В цьому підрозділі буде знайдено вирази для декількох інших статистичних характеристик вихідного потоку. Так, буде розраховано середню тривалість МІІ, середню вихідну інтенсивність та коефіцієнт виріації (КВ) довжин вихідних інтервалів.

Слід наголосити, що явні вирази для $P(t)$, знайдені вище, тут не використовуються. Натомість формули цього підродзілу отримано на основі представлення (2.2.1) та виразів (4.2.3), (4.2.6)–(4.2.8). Це зроблено з міркувань зручності – з метою уникнення громіздкіших виразів.

4.2.4.1 Середній міжімпульсний інтервал

Знайдемо середній міжспайковий інтервал, $\langle t\rangle$, як перший момент вихідного розподілу:

$$\langle t\rangle = \int_0^\infty tP(t)\,dt.$$

Беручи до уваги вираз (2.2.1), отримаємо:

$$\langle t\rangle = \int_0^\infty t\,dt \int_0^\Delta F(t \mid s)f(s)\,ds = \int_0^\Delta ds\, f(s) \int_0^\infty t\cdot F(t \mid s)\,dt,$$

що разом із формулою (4.2.3) дає:

$$\langle t\rangle = \int_0^\Delta ds\, f(s)\left(\int_0^s t^2 e^{-\lambda t}\lambda^2\,dt + (1+\lambda s)\; e^{-\lambda s} \int_s^\infty tP^0(t-s)\,dt \right) =$$

$$= \frac{1}{\lambda}\int_0^\Delta ds\, f(s)\left(2 + \; e^{-\lambda s}\left(\lambda\langle t\rangle^0 - 2 + (\lambda\langle t\rangle^0 - 1)\,\lambda s\right)\right),$$

де $\langle t\rangle^0$ позначає середній МІІ для ЗН без ЗЗ, і визначається виразом (1.3.8). Використавши тут вирази (4.2.6) та (4.2.7), після перетворень отримаємо:

$$\langle t\rangle = a\,(\Delta + \langle t\rangle^0), \tag{4.2.24}$$

де a визначене формулою (4.2.8).

Слід звернути увалу, що при $\Delta = 0$ вираз (4.2.24) набуває вигляду:

$$\langle t \rangle \Big|_{\Delta=0} = \langle t \rangle^0 .$$

Це узгоджується з тим фактом, що для $\Delta = 0$ функція $P(t)$ перетворюється на густину ймовірностей $P^0(t)$ для ЗН без ЗЗ, визначену виразами (1.3.5)–(1.3.7), див. формулу (4.2.23).

Вихідну інтенсивність λ_{out}, що визначається як середнє число імпульсів за одиницю часу, знайдемо як обернене $\langle t \rangle$:

$$\lambda_{\text{out}} = \frac{1}{\langle t \rangle} = \frac{(2\lambda\Delta + 3 + e^{-2\lambda\Delta})(1 - e^{-\lambda\tau})}{4(\lambda\Delta + 2 - (\lambda\Delta + 1)e^{-\lambda\tau})}\,\lambda\,, \tag{4.2.25}$$

де ми використали вирази. (1.3.8), (4.2.8) та (4.2.24). За великих значень інтенсивності вхідної стимуляції має місце наступне співвідношення:

$$\lim_{\lambda\to\infty} \left(\frac{\lambda}{2} - \lambda_{\text{out}} \right) = \frac{1}{4\Delta}. \tag{4.2.26}$$

Це граничне співвідношення, що напряму випливає з формули (4.2.25), можна зрозуміти наступним чином. При помірній стимуляції деякі вхідні імпульси втрачаються, не спричинивши впливу на вихідний потік, через високу ймовірність довгого вхідного інтервалу. За великих вхідних інтенсивностей, кожні два послідовних вхідних імпульси призводять до генерації вихідного пострілу і входження імпульсу до лінії ЗЗ, якщо вона порожня. Тож вихідна інтенсивність складатиме $\lambda/2$ мінус постріли, що були загальмовані лінією. Максимальна частота, з якою лінія може поставляти імпульси на вхід нейрону, дорівнює $1/\Delta$, і ця частота досягається при $\lambda \to \infty$. Кожен гальмівний імпульс або знищує збуджуючий імпульс в нейроні, або нічого не робить, якщо нейрон виявиться порожнім на момент його приходу. Для великих вхідних інтенсивностей ймовірності знайти нейрон в деякий момент часу порожнім та в стані з одним

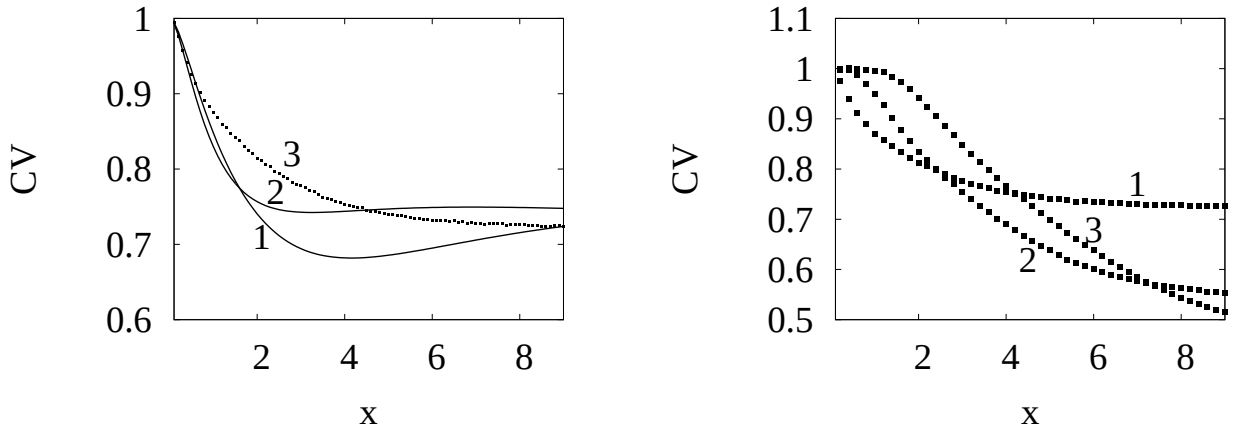

Рис. 4.5 Ліворуч – коефіцієнт варіації як функція добутку $x = \lambda\tau$ для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ для $\Delta = 2$ мс (крива **1**), $\Delta = 5$ мс (крива **2**), отримані аналітично, та для $\Delta = 20$ мс (крива **3**), знайдена чисельно. Тут $N_0 = 2$, $\tau = 10$ мс, $N = 1 \cdot 10^6$. Праворуч – коефіцієнт варіації як функція x для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ для $N_0 = 2$ (крива **1**), $N_0 = 4$ (крива **2**) та $N_0 = 6$ (крива **3**), отримані чисельно. Тут $\Delta = 18$, $\tau = 10$ мс, $N = 1 \cdot 10^6$.

імпульсом в пам'яті наближаються до 0.5. Тож, внаслідок активності лінії ЗЗ, порядку $1/(2\Delta)$ збуджуючих імпульсів вилучатимуться щосекунди з вхідного потоку, і приблизна половина цієї кількості – з вихідного, що й пояснює (4.2.26).

Графіки λ_{out} як функції λ представлено на Рис. 3.7, стор. 55. Як і слід було очікувати, наявність гальмівного зворотнього зв'язку призводить до зменшення середньої вихідної інтенсивності відносно випадку без ЗЗ, Рис. 3.7, ліворуч. Це зменшення відбувається на всіх частотах і зростає зі збільшенням вхідної частоти, поки не досягає насичення, див. формулу (4.2.26). Це пов'язано з тим, що зі збільшенням інтенсивності вхідної стимуляції ймовірність знаходження збуджуючого імпульсу в пам'яті ЗН в довільний момент часу зростає, поки не досягає значення 0.5 (порівн. з міркуваннями попереднього абзацу). Тож гальмівний імпульс матиме більше шансів на погашення збуджуючого імпульсу, а

отже – і до ефективного зменшення середньої вихідної інтенсивності за високих частот вхідної стимуляції.

Для вищих порогів ЗН криві набувають більш вираженої сигмоїдної форми, що характерна для відомих експериментальних даних щодо залежності вихідної інтенсивності від вхідної (див., наприклад, [120]), Рис. 3.7, праворуч.

4.2.4.2 Коефіцієнт варіації

Коефіцієнт варіації (КВ) c_v довжин вихідних МІІ визначається як їх обезрозмірена дисперсія:

$$c_v \equiv \sqrt{\frac{\langle t^2 \rangle}{\langle t \rangle^2} - 1},$$

де $\langle t^2 \rangle$ позначає другий момент вихідного розподілу:

$$\langle t^2 \rangle \equiv \int_0^\infty t^2 \; P(t) dt = \int_0^\Delta ds \; f(s) \int_0^\infty t^2 \; F(t \mid s) dt.$$

Обчислюючи інтеграли в цьому виразі та враховуючи (1.3.8), знаходимо:

$$(c_v)^2 = \frac{B_1 \; e^{2\lambda\tau} + 2 \; B_2 \; e^{\lambda\tau} + B_3}{8\Big((2 + \lambda\Delta) \; e^{\lambda\tau} - \lambda\Delta - 1\Big)^2} - 1, \tag{4.2.27}$$

де

$$\begin{aligned} B_1 =& 3 \; e^{-4\lambda\Delta} - 8 \; e^{-3\lambda\Delta} + 2(6\lambda\Delta + 13) \; e^{-2\lambda\Delta} - \\ & - 8(2\lambda\Delta + 3) \; e^{-\lambda\Delta} + 12\lambda^2\Delta^2 + 52\lambda\Delta + 51, \\ B_2 =& - 2 \; e^{-4\lambda\Delta} + 4 \; e^{-3\lambda\Delta} + 2(-5\lambda\Delta + \lambda\tau - 7) \; e^{-2\lambda\Delta} + \\ & + 4(2\lambda\Delta + 3) \; e^{-\lambda\Delta} - 12\lambda^2\Delta^2 + 4\lambda^2\Delta\tau - 34\lambda\Delta + 6\lambda\tau - 24, \\ B_3 =& e^{-4\lambda\Delta} + 2(4\lambda\Delta + 3) \, e^{-2\lambda\Delta} + 12\lambda^2\Delta^2 + 24\lambda\Delta + 9, \end{aligned} \tag{4.2.28}$$

див. Рис. 4.5, ліворуч, на стор. 106 та Рис. 3.9 на стор. 58.

Зрозуміло, що для $\Delta = 0$ вирази (4.2.27) і (4.2.28) повинні давати результат, рівний коефіцієнту варіації c_v^0 для ЗН без ЗЗ. Справді, підставляючи $\Delta = 0$ до

(4.2.27) та (4.2.28), отримаємо

$$c_v^2\Big|_{\Delta=0} = \frac{1}{(2e^{\lambda\tau}-1)^2}\cdot\Big(2\ e^{2\lambda\tau}+2(\lambda\tau-1)\ e^{\lambda\tau}+1\Big) = \big(c_v^0\big)^2,$$

де c_v^0 було знайдено в роботі [100].

4.3 Багатоінтервальна густина ймовірностей. Немарковість

Цей підрозділ присвячений доведенню Теореми 1, тобто немарковості вихідного потоку, для гальмівного нейрону зі зворотнім зв'язком. З цією метою ми діятимемо аналогічно тому, як діяли в підроділі 3.4 при доведенні немарковості для збуджуючого нейрону зі зворотнім зв'язком. Зокрема, ми збираємось здійснити інтегрування в (2.3.7) для знаходження багатоінтервальної густини ймовірностей $P(t_{n+1},\dots,t_0)$. Для цього ми скористаємось виразами (2.3.8) і (2.3.13) підрозділу 2.3.3, що пов'язують густини ймовірностей $P(t,s)$ і $P(t_k,s_k|t_{k-1},s_{k-1})$ для подій (t,s) з функціями $F(t\mid s)$ та $f(s)$.

Явні вирази для густин $F(t|s)$ та $f(s)$ для випадку гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ було отримано в підрозділах 4.2.1 та 4.2.2, формули (4.2.3) та (4.2.6)–(4.2.8), див. також Рис. 4.1 на стор. 94. Зокрема, формула (4.2.3) для $F(t|s)$ містить густину ймовірностей $P^0(t)$ для довжин вихідних МІІ для ЗН без ЗЗ, вирази (1.3.5)–(1.3.7). Важливою для нас властивістю функції $P^0(t)$ є неперервність на всій області визначення: $t\in]0;\infty[$, [88].

При доведенні немарковості буде суттєвим, що густина $F(t\mid s)$ як функція змінної t містить стрибок в точці $t=s$. Справді, використовуючи (4.2.3) та

(1.3.6), отримаємо

$$\lim_{t\to s-0} F(t \mid s) = \lambda^2 s\, e^{-\lambda s} > 0, \qquad s \in]0;\Delta],$$
$$\lim_{t\to s+0} F(t \mid s) = 0,$$

звідки видно, що стрибок в $F(t \mid s)$ має строго від'ємне значення. Важливо підкреслити, що функція $F(t \mid s)$ є неперервною скрізь, крім точки $t = s$. Це випливає з (3.4.1) та з неперервності функції $P^0(t)$. Неперервність функції $F(t \mid s)$ на проміжках $t \in]0; s[$ та $t \in]s; \infty[$, та наявність в неї стрибку в точці $t = s$ буде використано в підрозділі 4.3.2 для аналізу неперервності функції $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$.

4.3.1 Багатоінтервальна густина ймовірностей

Шукатимемо вираз для багатоінтервальної густини ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ на наступному домені:

$$D_1 = \left\{ (t_0, \ldots, t_n, t_{n+1}) \;\middle|\; \sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta \right\}. \tag{4.3.1}$$

Слід підкреслити, що координата t_{n+1} в останній нерівності не міститься.

Лема 3. *Набір* $\{t_0, \ldots, t_n, t_{n+1}\}$ *довжин* $(n+2)$*-х послідовних МІІ має ненульову ймовірність* $p^{\Delta} > 0$ *потрапити до домену (4.3.1).*

Доведення. Справді, ЗН з порогом $N_0 = 2$ потребує $2(n+1)$ вхідних імпульсів в межах часового вікна $]0;\Delta[$, щоб вистрелити $(n+1)$ разів в цьому вікні (завдяки умові (4.1.1) жоден вхідний імпульс не буде втрачено). ЗН отримує збуджуючі імпульси від пуассонівського потоку та гальмівні – з лінії ЗЗ. Але не більше одного імпульсу з лінії може встигнути досягнути входу нейрону протягом часового інтервалу, меншого за Δ. Тож, якщо щонайменше $(2n+3)$ вхідні імпульси буде отримано від пуассонівського потоку в межах часового вікна

$]0;\Delta[$, виконання нерівності (4.3.1) буде гарантовано незалежно від того, чи була задіяна лінія ЗЗ (порівн. з аналогічними міркуваннями підрозділу 3.4.1). Отже, $p^{\Delta} > p_{2n+3}(\Delta) > 0$, де $p_i(\Delta)$ дає ймовірність отримати i імпульсів від пуассонівського потоку протягом часу Δ, див. вираз (1.2.1). $\square$

Аналогічно до того, як це було зроблено для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ, див. підрозділ 3.4.1, для фіксованого набору $(n+2)$-х довжин $(t_0, \ldots, t_n, t_{n+1}) \in D_1$ розіб'ємо область інтегрування за змінною s_0 в (2.3.7) наступним чином:

$$]0;\Delta] =]0;t_0] \cup]t_0;t_0+t_1] \cup]t_0+t_1;t_0+t_1+t_2] \cup \cdots \cup]t_0+t_1+\cdots+t_n;\Delta],$$

або

$$\int_0^{\Delta} ds_0 = \int_0^{t_0} ds_0 + \sum_{i=1}^{n} \int_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} ds_0 + \int_{\sum_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} ds_0,$$

та введемо наступні позначення:

$$I_i = \int\limits_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} ds_0 \int\limits_0^{\Delta} ds_1 \ldots \int\limits_0^{\Delta} ds_{n+1} P(t_0, s_0) \prod_{k=1}^{n+1} P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}),$$

$$i = 0, 1, 2, \ldots, n, \quad (4.3.2)$$

$$I_{n+1} = \int\limits_{\sum\limits_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} ds_0 \int\limits_0^{\Delta} ds_1 \ldots \int\limits_0^{\Delta} ds_{n+1} P(t_0, s_0) \prod_{k=1}^{n+1} P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1}), \quad (4.3.3)$$

що співпадають з відповідними позначеннями підрозділу 3.4.1 для випадку збуджуючого ЗН. В останніх виразах ми покладаємо $\sum_{j=j_1}^{j_2} = 0$ для $j_1 > j_2$.

Згідно виразів (2.3.7), (4.3.2) та (4.3.3), багатоінтервальна густина ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ може бути отримана як

$$P(t_{n+1}, \ldots, t_0) = \sum_{i=0}^{n+1} I_i. \quad (4.3.4)$$

Підставляючи $P(t_0, s_0)$ та $P(t_k, s_k \mid t_{k-1}, s_{k-1})$ з виразів (2.3.8) та (2.3.13) до (4.3.2) і (4.3.3) та виконуючи інтегурвання за змінними $s_1, \ldots, s_{n+1}$, отримаємо

$$I_i = \prod_{k=i+1}^{n+1} F(t_k \mid \Delta - \sum_{j=i+1}^{k-1} t_j) \int\limits_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} \prod_{k=0}^{i} F(t_k \mid s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j) g(s_0) ds_0,$$

$$i = 0, 1, 2, \ldots, n. \quad (4.3.5)$$

$$I_{n+1} = \int\limits_{\sum_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} \prod_{k=0}^{n+1} F(t_k \mid s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j) g(s_0) ds_0 + a \prod_{k=0}^{n+1} F(t_k \mid \Delta - \sum_{j=0}^{k-1} t_j), \quad (4.3.6)$$

що співпадають з виразами (3.4.11) і (3.4.12) для збуджуючого ЗН. Слід, однак, підкреслити, що це співпадіння формальне, оскільки явні вирази для $F(t|s)$ для випадків збуджуючого та гальмівного нейронів різні, порівн. формули (3.2.6)–(3.2.8) з (4.2.3), і ця відмінність зумовлена відмінністю в дії збуджуючих і гальмівних імпульсів. Таке формальне співпадіння зумовлене наявністю в розглядуваних системах спільних рис: присутністю лінії ЗЗ і можливістю вичерпного опису її стану в термінах часу життя імпульсу в ній. І поки ми працюємо в термінах функцій $F(t|s)$ та $g(s)$, не підставляючи їх явних виразів, всі формули підрозділу 3.4.1 будуть справедливі також і для гальмівного ЗН. Тож, подумки повторюючи міркування підрозділу 3.4.1, для гальмівного ЗН отримаємо багатоінтервальну густину ймовірностей у вигляді, що формально співпадає з (3.4.13):

$$P(t_{n+1}, \ldots, t_0) = \sum_{i=0}^{n} F(t_{i+1} \mid \Delta) \prod_{k=i+2}^{n+1} F(t_k \mid \Delta - \sum_{j=i+1}^{k-1} t_j) \times$$

$$\times \int_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} F(t_0 \mid s_0)\ f(s_0) \prod_{k=1}^{i} F(t_k \mid s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j) ds_0 +$$

$$+\int_{\sum_{j=0}^{n} t_j}^{\Delta} F(t_0 \mid s_0)\ f(s_0)\ \prod_{k=1}^{n+1} F(t_k \mid s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j) ds_0,$$

$$\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta, \qquad n = 0, 1, ..., \tag{4.3.7}$$

де покладаємо $\sum_{j=j_1}^{j_2} = 0$ та $\prod_{j=j_1}^{j_2} = 1$ для $j_1 > j_2$.

Вираз (4.3.7) дає багатоінтервальну густину ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ для довжин послідовних МІІ на домені D_1 для довільного n. Густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ на D_1 може бути знайдена за допомогою виразу (2.3.6).

4.3.2 Немарковість

4.3.2.1 Розриви функції $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$

В цьому підрозділі ми ставимо собі за мету з'ясувати наступні питання: (i) чи містить функція $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ розриви на домені D_1? та (ii) якщо містить, то в яких точках ці розриви розташовані?

Для з'ясування питання про неперервність виразу (4.3.7), проаналізуємо спочатку окремо поведінку всіх його складових частин I_i, $i = 0, \ldots, n$, та I_{n+1}.

Розглянемо вираз I_i, визначений формулою (4.3.5). Оскільки на домені D_1 для всіх $k = i+1, \ldots, n$ має місце нерівність $t_k < \Delta - \sum_{j=i+1}^{k-1} t_j$, функції $F(t_k \mid \Delta - \sum_{j=i+1}^{k-1} t_j)$ тут є неперервними, див. (4.2.3). Множник $F(t_{n+1} \mid \Delta - \sum_{j=i+1}^{n} t_j)$ зазнає розриву (стрибку), коли точка $(t_0, \ldots, t_{n+1})$ перетинає гіперплощину

$$\sum_{j=i+1}^{n+1} t_j = \Delta, \qquad i = 0, \ldots, n, \tag{4.3.8}$$

і є неперервною функцією на решті області визначення.

Що ж стосується інтегрального множнику в I_i, для нього справедлива наступна Лема:

Лема 4. *Інтегральний множник в (4.3.5) є неперервною функцією на* D_1.

Доведення. Неперервність на домені D_1 інтегрального множнику

$$\int\limits_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} \prod_{k=0}^{i} F(t_k \mid s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j) g(s_0) ds_0, \qquad i = 0, 1, \ldots, n, \tag{4.3.9}$$

у виразі (4.3.5) може бути доведена після математичного спрощення. По-перше, слід звернути увагу на те, що на проміжку інтегрування справедливі наступні нерівності:

$$s_0 - \sum_{j=0}^{k-1} t_j > t_k, \quad k = 0, 1, \ldots, i-1, \qquad s_0 - \sum_{j=0}^{i-1} t_j < t_i,$$

які разом з формулою (4.2.3) дозволяють переписати (4.3.9) у вигляді

$$\prod_{k=0}^{i-1} \left(\lambda^2 t_k e^{-\lambda t_k}\right) \int\limits_{\sum_{j=0}^{i-1} t_j}^{\sum_{j=0}^{i} t_j} (1 + \lambda s_1)\, e^{-\lambda s_1} P^0\left(t_i - s_1\right) g(s_0) ds_0,$$

де $s_1 = s_0 - \sum_{j=0}^{i-1} t_j$. Неперервність останнього виразу визначається неперервністю його другого множнику, оскільки перший є неперервним на $\mathbb{R}^{n+2}$. Другий ж множник після заміни змінної інтегрування може бути переписаний як

$$\int\limits_0^{t_i} (1 + \lambda s_0) e^{-\lambda s_0} P^0(t_i - s_0) g\left(s_0 + \sum_{j=0}^{i-1} t_j\right) ds_0. \tag{4.3.10}$$

Для подальшого спрощення останнього виразу слід скористатись формулами (3.2.1), (4.3.1) та (1.3.5), в результаті чого, замість (4.3.10), отримаємо

$$\int\limits_0^{t_i} (1 + \lambda s_0) e^{-\lambda s_0} \lambda^2 (t_i - s_0) e^{-\lambda(t_i - s_0)} g\left(s_0 + \sum_{j=0}^{i-1} t_j\right) ds_0 =$$

$$= e^{-\lambda t_i} t_i \int\limits_0^{t_i} (1 + \lambda s_0) \lambda^2 g\left(s_0 + \sum_{j=0}^{i-1} t_j\right) ds_0 - \tag{4.3.11}$$

$$- e^{-\lambda t_i} \int\limits_0^{t_i} (1 + \lambda s_0) \lambda^2 s_0\, g\left(s_0 + \sum_{j=0}^{i-1} t_j\right) ds_0. \tag{4.3.12}$$

Неперервність виразу (4.3.9) в свою чергу визначається неперервністю інтегральних множників у формулах (4.3.11) та (4.3.12). Тепер врахуємо явний вигляд для $g(s)$, отриманий в підрозділі 4.2.2. Для доведення Леми 4 досить знати, що $g(s) = A+Be^{2\lambda s}$, де A і B – сталі. Беручи це до уваги, інтегральний множник виразу (4.3.11) може бути замінений на

$$A\int_0^{t_i}(1+\lambda s_0)\lambda^2 ds_0 + Be^{2\lambda\sum_{j=0}^{i-1}t_j}\int_0^{t_i}(1+\lambda s_0)\lambda^2 e^{2\lambda s_0}ds_0,$$

що робить неперервність самоочевидною. Те саме можна сказати і про інтегральний множник в (4.3.12). Лему 4 доведено. □

Таким чином, на домені D_1, кожен доданок I_i містить один розрив типу стрибку на гіперплощині, яка визначається виразом (4.3.8).

Тепер розглянемо питання про неперервність виразу (4.3.6) для I_{n+1}. Перший доданок є неперервною функцією на D_1, що доводиться аналогічно доведенню Леми 4. Єдиний на D_1 розрив в другому доданку забезпечується множником $F(t_{n+1} \mid \Delta - \sum_{j=0}^{n} t_j)$ і розташований на гіперплощині

$$\sum_{j=0}^{n+1} t_j = \Delta, \tag{4.3.13}$$

тоді як всі $F(t_k \mid \Delta - \sum_{j=0}^{k-1} t_j)$, $k = 0, \ldots, n$, є неперервними функціями на цьому домені, див. (4.2.3).

Згідно виразу (4.3.4), багатоінтервальна густина ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ може бути знайдена як сума всіх I_i, $i = 0, \ldots, n$ та I_{n+1}. Звідси випливає, що вона наслідує всі розриви, що містяться в I_i та I_{n+1}. Таким чином, на домені D_1, густина ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ містить розриви (стрибки, провали) ненульової висоти на $(n+2)$-х гіперплощинах, визначених виразами (4.3.8) та (4.3.13), і є неперервною функцією на решті домену. При цьому слід зверну-

ти увагу, що всі гіперплощини, визначені в (4.3.8) та (4.3.13) є різними. Тому стрибки не можуть випадково скомпенсуватися при сумуванні.

4.3.2.2 Розриви функції $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$. Немарковість

Густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ легко може бути знайдена з виразу (4.3.7), згідно означення (2.3.6). Слід підкреслити, що спільна густина ймовірностей $P(t_n, \ldots, t_0)$ є строго додатньою для будь-якого набору $(n+1)$ позитивних значень $(t_n, \ldots, t_0)$, що легко бачити з формули (4.3.7). Більше того, функція $P(t_n, \ldots, t_0)$ є неперервною на домені

$$\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta. \tag{4.3.14}$$

Справді, на домені (4.3.14), маємо також $\sum_{i=0}^{n-1} t_i < \Delta$, що означає, що розриви функції $P(t_n, \ldots, t_0)$ розташовані на гіперплощинах, які визначаються умовами (4.3.8) та (4.3.13) з $(n-1)$ замість n. Але ті умови ніколи не виконуються завдяки (4.3.14). Тож, ділення функції $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ на строго додатню неперервну функцію $P(t_n, \ldots, t_0)$ не призводить ані до появи нових розривів, ані до зникнення тих, що були знайдені для $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ на домені D_1.

Таким чином, на D_1 функція $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ містить $(n+2)$ розриви типу стрибку, розташованих так само, як і в $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$, вирази (4.3.8) та (4.3.13), і є неперервною функцією на решті області D_1. Положення розриву (4.3.13) залежить від t_0. Ця залежність не може бути зкомпенсована жодними доданками, неперервними на гіперплощині (4.3.13), тож вся густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ залежить від t_0. Це означає, що умова (2.3.1) не виконується за жодних значень n. Теорему 1 для гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ доведено. □

4.4 Приклади розрахунку густини умовних ймовірностей

У попередніх підрозділах було доведено неможливість представлення послідовності довжин вихідних МІІ гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ як марківського ланцюга деякого скінченного порядку. Зокрема, послідовність довжин вихідних МІІ не є ані послідовністю незалежних випадкових змінних (т.т. не є процесом відновлення), ані марківським процесом першого порядку.

В ході довевення Теореми 1, було отримано вираз для багатоінтервальної густини ймовірностей $P(t_{n+1}, t_n, \ldots, t_0)$ на домені $\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta$ в загальному випадку довільного n, див. (4.3.7). Це дозволяє розрахувати густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ при $\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta$ для всіх $n = 0, 1, \ldots$.

В наступних підрозділах буде розглянуто два частинних випадки функції $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ при $n = 0$ та $n = 1$, а саме густини умовних ймовірностей з однією $P(t_1 \mid t_0)$ та з двома умовами $P(t_2 \mid t_1, t_0)$, та отримано точні вирази для $P(t_1 \mid t_0)$ і $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ не лише на домені $\sum_{i=0}^{n} t_i < \Delta$, але і на всіх інших можливих доменах, які не було розглянуто в попередніх підрозділах при доведенні немарковості.

4.4.1 З однією умовою

Для отримання виразу для густини умовних ймовірностей $P(t_1 \mid t_0)$ для довжни сусідніх МІІ, виконаємо Кроки 1–3, описані в підрозділі 2.3.2, для випадку $n = 0$. Коли йдеться про $P(t_1 \mid t_0)$, існує лише 2 домени, на яких вирази мають бути отримані окремо, а саме випадки $t_0 < \Delta$ та $t_0 \geq \Delta$. Виконуючи інтегрування в (2.3.7), отримаємо на цих доменах наступні вирази для спільної густини ймовірностей $P(t_1, t_0)$:

$$P(t_1, t_0) = F(t_1 \mid \Delta) P(t_0), \qquad t_0 \geq \Delta,$$

$$= F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) g(s_0) ds_0 +$$

$$+ \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0, \qquad t_0 < \Delta. \tag{4.4.1}$$

Вирази (4.4.1) слід розуміти наступним чином. При $t_0 \geq \Delta$ лінія ЗЗ гарантовано встигне звільнитися від імпульсу протягом МІІ t_0, тож в момент наступного пострілу (яким починається МІІ t_1) імпульс зайде в лінію і матиме час життя, рівний Δ. У випадку $t_0 < \Delta$, див. другу рівність (4.4.1), існує дві можливості. Перший доданок відповідає сценарію, коли лінія ЗЗ звільняється від імпульсу протягом МІІ t_0, а другий представляє випадок, коли на початку t_1 лінія все ще містить той самий імпульс, що й на початку t_0, порівн. з міркуваннями підрозділу 3.5.1 для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ.

Густину умовних ймовірностей з однією умовою отримаємо з останнього виразу, використовуючи формули (2.3.6) та (4.2.6):

$$P(t_1 \mid t_0) = F(t_1 \mid \Delta), \qquad t_0 \geq \Delta,$$

$$= \frac{1}{P(t_0)} \Big(F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) g(s_0) ds_0 + a F(t_1 \mid \Delta - t_0) F(t_0 \mid \Delta) +$$

$$+ \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) g(s_0) ds_0 \Big), \qquad t_0 < \Delta. \tag{4.4.2}$$

Слід підкреслити, що одноінтервальна густина ймовірностей $P(t_0)$, що міститься в знаменнику останнього виразу, є строго додатньою неперервною функцією на домені $0 < t_0 < \Delta$. Справді, див. підрозділ 4.2.3, єдиний стрибок, що його зазнає функція $P(t_0)$, розташований в точці $t_0 = \Delta$, див. Рис. 4.2 на стор. 102.

Можна легко пересвідчитись, що мають місце наступні умови нормування: $\int_0^{\infty} dt_1 P(t_1 \mid t_0) = 1$, та $\int_0^{\infty} dt_0 P(t_1, t_0) = P(t_1)$.

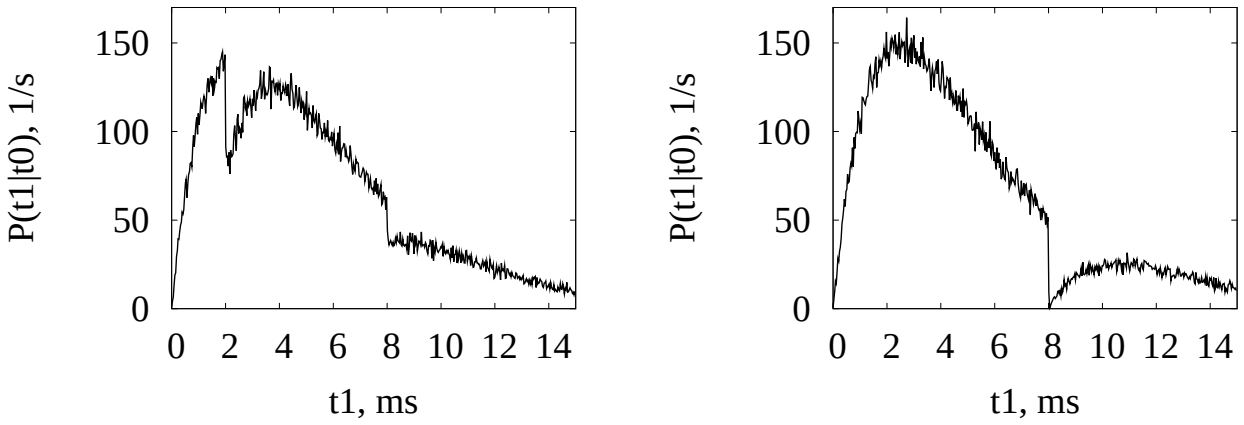

Рис. 4.6 Густина умовних ймовірностей $P(t_1 \mid t_0)$ для t_0=6 мс (ліворуч) та t_0= 11 мс (праворуч), знайдена чисельно. Тут τ=10 мс, Δ=8 мс, λ=400 с$^{-1}$, $N_0 = 2$, згенеровано $N = 1.5 \cdot 10^5$ вихідних імпульсів.

Застосовуючи вирази (4.2.3) та (4.4.2), знаходимо положення розривів функції $P(t_1 \mid t_0)$:

$$t_1 = \Delta, \qquad \text{при} \quad t_0 \geq \Delta, \tag{4.4.3}$$

$$t_1 = \Delta, \qquad t_0 + t_1 = \Delta, \qquad \text{при} \quad t_0 < \Delta. \tag{4.4.4}$$

Очевидно, формулу (4.4.4) можна було отримати і напряму з виразів (4.3.8) та (4.3.13), підставивши до них $n = 0$.

Як видно з формул (4.4.3) та (4.4.4), кількість та положення розривів функції $P(t_1 \mid t_0)$ залежить від t_0. Тобто густина умовних ймовірностей з однією умовою $P(t_1 \mid t_0)$ не може бути зведена до одноінтервальної густини $P(t_1)$. Це ще раз свідчить про зкорельованість довжин сусідніх МІІ.

Приклади графіків $P(t_1 \mid t_0)$, отриманих чисельно на двох доменах шляхом комп'ютерного моделювання методом Монте-Карло (детально про комп'ютерне моделювання див. в підрозділі 2.4), розташовані на Рис. 4.6. Випадки ліворуч та праворуч відрізняються лише значенням умови t_0. Відмінність між графіками чітко видно. Кількість та положення розривів співпадає з тими, що визначені

формулами (4.4.3) і (4.4.4).

4.4.2 З двома умовами

Для знаходження густини умовних ймовірностей з двома умовами $P(t_2 \mid t_1, t_0)$, виконаємо Кроки 1–3, описані в підрозділі 2.3.2, для випадку $n = 1$. Коли йдеться про функцію $P(t_2, t_1, t_0)$, існує 5 доменів, на яких вирази мають бути отримані окремо, а саме: домен

$$D_1 = \{(t_0, t_1, t_2) \mid t_1 + t_0 < \Delta\},$$

який вже було використано в підрозділах 4.3.1, 4.3.2 при доведенні немарковості, та решта 4 домени:

$$\begin{aligned}
D_2 &= \{(t_0, t_1, t_2) \mid \quad t_0 \geq \Delta \quad \text{та} \quad t_1 \geq \Delta\},\\
D_3 &= \{(t_0, t_1, t_2) \mid \quad t_0 < \Delta \quad \text{та} \quad t_1 \geq \Delta\},\\
D_4 &= \{(t_0, t_1, t_2) \mid \quad t_0 \geq \Delta \quad \text{та} \quad t_1 < \Delta\},\\
D_5 &= \{(t_0, t_1, t_2) \mid \quad t_0 < \Delta \quad \text{та} \quad \Delta - t_0 \leq t_1 < \Delta\},
\end{aligned}$$

Вирази для $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ можуть бути отримані точно на кожному з доменів:

$$\begin{aligned}
P(t_2 \mid t_1, t_0) &= F(t_2 \mid \Delta), && (t_0, t_1, t_2) \in D_2,\\
&= F(t_2 \mid \Delta) && (t_0, t_1, t_2) \in D_3,\\
&= F(t_2 \mid \Delta - t_1), && (t_0, t_1, t_2) \in D_4,
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{1}{P(t_1, t_0)} \Big(F(t_2 \mid \Delta - t_1) F(t_1 | \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) g(s_0) ds_0 +\\
&+ F(t_2 | \Delta) \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 | s_0 - t_0) F(t_0 | s_0) g(s_0) ds_0 + a\ F(t_2 | \Delta) F(t_1 | \Delta - t_0) F(t_0 | \Delta) \Big),\\
&\qquad\qquad (t_0, t_1, t_2) \in D_5,\\
&= \frac{1}{P(t_1, t_0)} \Big(F(t_2 \mid \Delta - t_1) F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) g(s_0) ds_0 +\\
&+ F(t_2 \mid \Delta) \int_{t_0}^{t_0 + t_1} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) g(s_0) ds_0 +
\end{aligned}$$

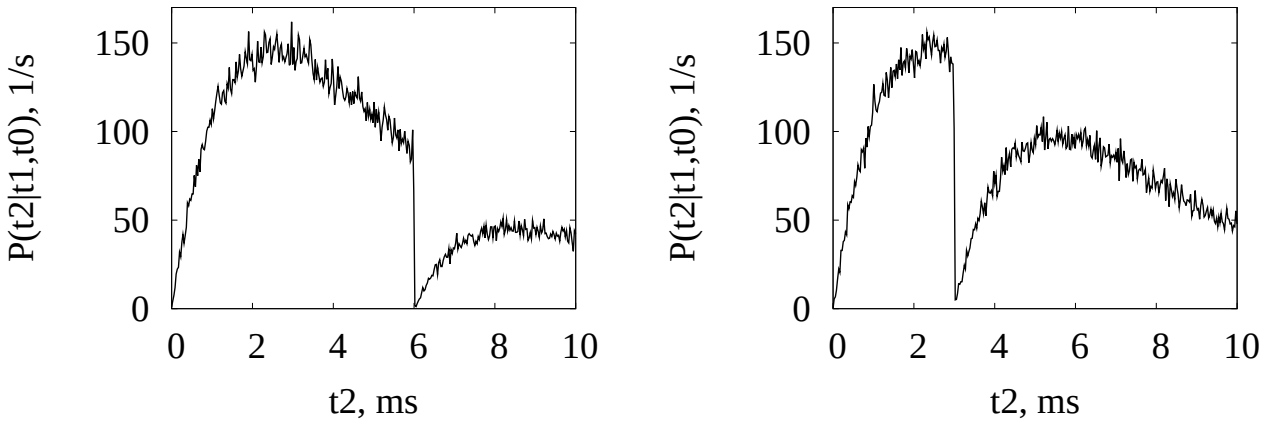

Рис. 4.7 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ для $(t_0, t_1) \in D_2$ (ліворуч) та $(t_0, t_1) \in D_4$ (праворуч), знайдена чисельно. Тут t_1=8 мс (ліворуч) та $t_1 = 3$ мс (праворуч), t_0=8 мс, $\tau = 10$ мс, $\Delta = 6$ мс, $\lambda = 400$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$, згенеровано $N = 1.5 \cdot 10^5$ вихідних імпульсів.

$$+ \int_{t_0+t_1}^{\Delta} F(t_2|s_0 - t_0 - t_1)F(t_1|s_0 - t_0)F(t_0|s_0)g(s_0)ds_0 +$$
$$+ a\ F(t_2|\Delta - t_0 - t_1)F(t_1|\Delta - t_0)F(t_0|\Delta)\Big), \qquad (t_0, t_1, t_2) \in D_1. \quad (4.4.5)$$

де $P(t_1, t_0) = F(t_1 \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0)g(s_0)ds_0 + \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0)F(t_0 \mid s_0)f(s_0)ds_0$, згідно формули (4.4.2).

Слід зазначити, що густина $P(t_1, t_0)$ є строго додатньою неперервною функцією як на домені D_1, так і на домені D_5, див. знаменники виразів (4.4.5). Справді, з формул (4.4.3) та (4.4.4) можна бачити, що функція $P(t_1, t_0)$ може містити розриви лише в точках $t_1 = \Delta$ та $t_1 = \Delta - t_0$. Жодна з цих точок не належить ані до D_1, ані до D_5.

Можна показати, що мають місце наступні умови нормування:
$\int_0^{\infty} dt_2 P(t_2 \mid t_1, t_0) = 1$, та $\int_0^{\infty} dt_0 P(t_0, t_1, t_2) = P(t_2, t_1)$.

Користуючись формулами (4.2.3) і (4.4.5), можна знайти положення розривів

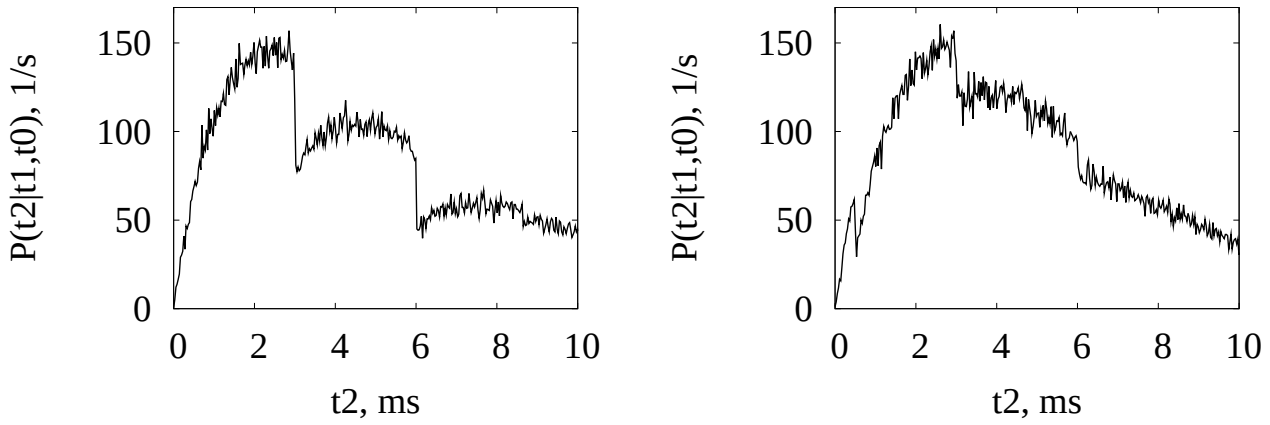

Рис. 4.8 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ для $(t_0, t_1) \in D_5$ (ліворуч) та $(t_0, t_1) \in D_1$ (праворуч), знайдена чисельно. Тут $t_0 = 3.5$ мс (ліворуч) та $t_0 = 2.5$ мс (праворуч), t_1=3 мс, $\tau = 10$ мс, $\Delta = 6$ мс, $\lambda = 400$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$, $N = 150\,000$.

функції $P(t_2 \mid t_1, t_0)$:

$$t_2 = \Delta, \qquad (t_0, t_1, t_2) \in D_2 \cup D_3, \tag{4.4.6}$$

$$t_1 + t_2 = \Delta, \qquad (t_0, t_1, t_2) \in D_4. \tag{4.4.7}$$

$$t_2 = \Delta, \quad t_1 + t_2 = \Delta \qquad (t_0, t_1, t_2) \in D_5, \tag{4.4.8}$$

$$t_2 = \Delta, \quad t_1 + t_2 = \Delta, \quad t_0 + t_1 + t_2 = \Delta, \qquad (t_0, t_1, t_2) \in D_1. \tag{4.4.9}$$

Оцевидно, вираз (4.4.9) можна було отримати напряму з формул (4.3.8) і (4.3.13), підставивши $n = 1$.

З останньої формули чітко видно, що кількість та положення стрибків в густині умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ залежить від t_0, тож функція $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ не може бути зведена до $P(t_2 \mid t_1)$. Це чисельне підтвердження того, що вихідний потік не є марківським ланцюгом першого порядку.

Приклади графіків функції $P(t_2 \mid t_1, t_0)$, отримані чисельно на різних доменах, представлено на Рис. 4.7 та 4.8. Кількість та положення розривів співпадає

з тими, що визначені формулами (4.4.6) – (4.4.9). Зокрема, на Рис. 4.8 графіки відрізняються лише значенням умови t_0. Відмінність між цими графіками є додатковим підтвердженням немарковості вихідного потоку.

Для вищих порогів ЗН було отримано якісно подібні результати, див. Рис. 4.9 для $N_0 = 4$. Кількість та положення розривів функції $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ у випадку вищих порогів, $N_0 > 2$, співпадає з тими, що визначені формулами (4.4.6) – (4.4.9) для $N_0 = 2$. Справді, наявність розривів в густині $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ пов'язана з ненульовою ймовірностю приходу гальмівного імпульсу з лінії ЗЗ. Точки (моменти часу), в яких зконцентрована ця ненульова ймовірність, визначаються виключно співвідношенням між часом затримки імпульсу в лінії Δ та значеннями умов t_0 і t_1. Тому положення розривів функції $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ не залежатиме не лише від значення порогу ЗН, а й взагалі від вибору моделі нейрону. Це означає, що слід очікувати немарковості вихідного потоку гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ і за застосування інших нейронних моделей, а також для реальних нейронів.

4.5 Висновки

В цьому розділі було досліджено статистичні характеристики вихідного потоку гальмівного зв'язуючого нейрону із затриманим зворотнім зв'язком. Нейрон було стимульовано точковим випадковим процесом – пуассонівським потоком сталої інтенсивності. Було знайдено точні аналітичні вирази для одноінтервальної $P(t)$ та умовної багатоінтервальної $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ густин ймовірностей для довжин вихідних міжімпульсних інтервалів цієї системи. Отримані результати свідчать про вплив присутності затриманого зворотнього зв'язку на статистику нейронної активності.

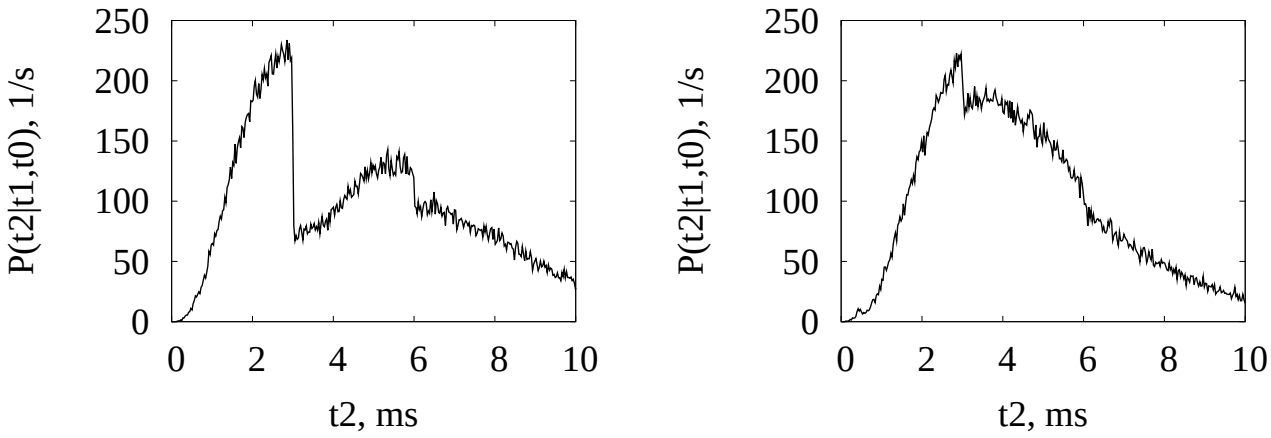

Рис. 4.9 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ для $(t_0, t_1) \in D_5$ (ліворуч) та $(t_0, t_1) \in D_1$ (праворуч), знайдена чисельно. Тут t_0=3.5 мс (ліворуч) та t_0 = 2.5 мс (праворуч), t_1=3 мс, τ = 10 мс, Δ = 6 мс, $\lambda = 1000$ с$^{-1}$, $N_0 = 4$, кількість згенерованих вихідних імпульсів $N = 150\,000$.

Одноінтервальну густину ймовірностей $P(t)$ знайдено як точну функцію вхідної інтенсивності λ, затримки імпульсу в лінії Δ та тривалості внутрішньої пам'яті ЗН τ для випадку, коли поріг нейрону $N_0 = 2$. Випадки вищих порогів досліджено чисельно. З'ясовано, що отримана густина ймовірностей $P(t)$ є бімодальною функцією довжини вихідного інтервалу t і має провал (від'ємний стрибок) в точці $t = \Delta$, див Рис. 4.2, 4.3, 4.4 на стор. 102 і 103. Наявність цього провалу пов'язана з приходом гальмівного імпульсу з лінії ЗЗ.

Одноінтервальну густину ймовірностей також знайдено чисельно для моделі інтегратор з втратами із затриманим зворотнім зв'язком гальмівної дії. Отримана таким чином густина $P(t)$ якісно подібна до тієї, яку було знайдено аналітично для моделі ЗН. Зокрема, вона є бімодальною функцією і містить розрив в точці $t = \Delta$. І навпаки, для нейрону без ЗЗ розрив відсутній для обох нейронних моделей, а одноінтервальна густина ймовірностей має єдиний максимум, Рис. 1.5, праворуч, стор. 25. На основі викладених фактів можна дійти

висновку, що наявність розриву в одноінтервальній густині ймовірностей та її бімодальна форма зумовлені наявністю гальмівного зворотнього зв'язу.

Точні аналітичні вирази отримано також для середньої довжини МІІ, вихідної інтенсивності та коефіцієнту варіації. За фізіологічно реалістичних значень інтенсивності вхідної стимуляції значення коефіцієнту варіації отримано в межах від 0.5 до 1.0, що узгоджується з експериментальними даними щодо високої варіативності довжин МІІ в ЦНС ссавців [23].

Умовну густину ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ на одному з доменів значень довжин МІІ $(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ отримано точно для довільного $n = 0, 1, \ldots$. Крім цього, знайдено точці вирази для функцій $P(t_1 \mid t_0)$ і $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ на всіх можливих доменах. Аналіз отриманих результатів свідчить про те, що, на відміну від випадків без ЗЗ [22] та з миттєвим ЗЗ [100], довжини сусідніх МІІ гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ зкорельовані. Це означає, що навіть у найпростішій системі із затриманим ЗЗ послідовність МІІ не є процесом відновлення.

Кореляції в експериментально зареєстрованих послідовностях імпульсів було спостережено для нейронної активності в різних областях ЦНС ссавців [16, 19, 18] і риб [15, 17]. Найпростішими випадковими процесами, що не є відновлювальними, є марківські процеси різних порядків. Порядок марковості для експериментальних послідовностей спайків було оцінено в [17] для активності в електросенсорній системі слабкоелектричної риби. В роботі [17] було з'ясовано, що для деяких волокон порядок марковості складає не менше 7, що не виключає можливості того, що справжній порядок вищий, або що активність є немарківською.

В цьому розділі, на основі отриманого загального виразу для $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ ми строго доводимо, що послідовність вихідних МІІ гальмівного ЗН із затриманим ЗЗ не є марківським процесом деякого скінченного порядку. По-

рівняння цього результату з розглянутими раніше випадками без ЗЗ та з миттєвим ЗЗ дозволяє зробити висновок, що саме наявність затриманого зворотнього зв'язку прозводить до немарковості послідовності довжин вихідних МІІ. Цей факт має бути врахований при аналізі нейронної активності в будь-якій системі зі зворотними зв'язками.

РОЗДІЛ 5
НАЯВНІСТЬ РЕФРАКЦІЇ НЕ ПОРУШУЄ НЕМАРКОВОСТІ

5.1 Вступ

В розділах 3 і 4 було розглянуто випадок, коли рефрактерний період нейрону r дорівнює нулю, $r = 0$, що дозволяє отримувати та генерувати імпульси одразу ж після попереднього пострілу. В розділі 3 було доведено, що послідовність довжин вихідних МІІ збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ не є марківським процесом якогось скінченного порядку. В розділі 4 аналогічне твердження було доведено для гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ. В цьому розділі, ми перевіряємо, чи цей результат залишається справедливим за наявності ненульового рефрактерного періоду, $r > 0$, тобто чи наявність рефракції не порушує немарковості. Але слід спочатку пояснити, чому таке порушення може відбутися.

Лінія ЗЗ діє як свого роду запам'ятовуючий пристрій. А саме, прихід імпульсу з лінії ЗЗ інформує нейрон про те, що в минулому, Δ одиниць часу тому, був вихідний постріл. За відсутності рефракції МІІ може бути як завгодно коротким:

$$t > 0,$$

тож номер вихідного імпульсу, про який сигналізує лінія ЗЗ, може бути як завгодно далекий від поточного номеру імпульсу.

За наявності рефракції, будь-який МІІ t має бути довший за r:

$$t > r,$$

тож номер минулого МІІ, на початку якого імпульс зайшов в лінію, може відрізнятись від номеру МІІ, на початку якого лінія все ще містить той самий імпульс, не більше ніж на $n_{\max}$,

$$n_{\max} = [\Delta/r]\,, \tag{5.1.1}$$

де $[x]$ дає цілу частину x. Тож здатність імпульсу з лінії надавати інформацію про попередні постріли є обмеженою порівняно з випадком без рефракції. Виходячи з таких міркувань, можна очікувати існування скінченного порядку марковості для послідовності довжин вихідних МІІ за наявності рефракції. Метою цього розділу є перевірка справедливості таких очікувань.

Згідно нашої моделі, нейрон зазнає рефракції протягом r одиниць часу після кожного пострілу. Протягом рефрактерного періоду нейрон не здатен до прийняття та генерації імпульсів.

Для скорочення ми користуватимемось позначенням ЗНр для зв'язуючого нейрону з ненульовою рефракцією, $r > 0$. Як і раніше, в цьому розділі ми вживаємо абревіатуру ЗН для позначення зв'язуючого нейрону без рефракції.

Дія лінії ЗЗ моделюється тут аналогічно тому, як це було зроблено в розділі 4. Вихідні (гальмівні) імпульси ЗН направляються йому ж на вхід з фіксованою затримкою в часі Δ. Коли гальмівний імпульс з лінії прибуває на вхід нейрону, він знищує всі збуджуючі імпульси, наразі наявні в цій пам'яті. Протягом рефрактерного періоду нейрон ігнорує всі вхідні імпульси – і збуджуючі, і гальмівні.

В цьому розділі ми обмежимось розглядом швидкого ЗЗ, коли час Δ затримки імпульсу в лінії ЗЗ менший за тривалість внутрішньої пам'яті ЗН τ:

$$\Delta < \tau. \tag{5.1.2}$$

Це дозволить отримати компактніші аналітичні вирази. Крім цього, припущення (5.1.2) узгоджується з випадком прямого ЗЗ, не опосередкованого іншими нейронами.

Для якомога повнішого виділення впливу рефракції на статистику активності нейрону із затриманим ЗЗ, ми розглядаємо наступний випадок:

$$r < \Delta < 2r, \tag{5.1.3}$$

коли не більше одного вихідного пострілу може відбутися протягом часу проходження імпульсу лінією ЗЗ, див. (5.1.1). В цьому випадку рефрактерний період, займаючи більше половини часу затримки імпульсу в лінії, найсильніше зменшує кореляції та ефекти пам'яті в послідовності МІІ.

Матеріали цього розділу опубліковано в роботі [32].

5.2 Обчислення допоміжних функцій

5.2.1 Розрахунок $F(t|s)$

Знайдемо явні вирази для густини умовних ймовірностей $F(t|s)$. Для цього розглянемо окремо випадки $s \leq r$ та $s > r$.

Почнемо з $s \leq r$. В цьому випадку гальмівний імпульс з лінії не діє на нейрон, оскільки надходить протягом рефрактерного періоду. Згідно нашої моделі, ЗНр не здатен до прийняття та генерації будь-яких сигналів протягом рефрактерного періоду, тому $F(t \mid s) = 0$ при $t < r$. Якщо на момент виходу нейрону зі стану рефрактерності лінія ЗЗ вже звільнилася, ймовірність отримати вихідний

МІІ певної довжини $t > r$ буде така сама, що й для ЗН без ЗЗ, що почав приймати імпульси в момент r. Тож вираз для $F(t \mid s)$ може бути записаний наступним чином:

$$F(t \mid s) = \begin{cases} 0, & t \leq r \ \text{ та } \ s \leq r, \\ P^0(t-r), & t > r \ \text{ та } \ s \leq r, \end{cases} \tag{5.2.1}$$

де $P^0(t)$ позначає густину ймовірностей для довжин вихідних МІІ для ЗН без ЗЗ, вираз (1.3.5).

Тепер розглянемо випадок, коли $s > r$. Знову ж таки, отримання МІІ тривалістю, меншою за r, неможливе, тому $F(t \mid s) = 0$ при $t < r$. До моменту приходу імпульсу з лінії ЗЗ лінія не чинить на нейрон жодного впливу, тож $F(t \mid s) = P^0(t-r)$ при $t \in]r; s[$.

Нарешті, для отримання МІІ довжиною $t > s$, необхідне виконання наступних умов: і) ЗН без ЗЗ, що почав приймати імпульси в момент r, на стріляє жодного разу до моменту s, іі) ЗН без ЗЗ, що почав приймати імпульси в момент s, вперше стріляє в момент t. Ймовірність події і) складає $\Pi^0(s-r)$, де $\Pi^0(t)$ дає ймовірність отримати МІІ, тривалішого за t, на виході ЗН без ЗЗ, див. визначення (1.3.9) та вираз (1.3.10). Ймовірність події іі) складає просто $P^0(t-s)dt$.

Збираючи все докупи, для випадку $s > r$ отримаємо:

$$F(t \mid s) = \begin{cases} 0, & t \leq r, \\ P^0(t-r), & t \in]r; s[, \\ \Pi^0(s-r)P^0(t-s), & t \geq s. \end{cases} \tag{5.2.2}$$

Легко пересвідчитись, що густина ймовірностей $F(t \mid s)$, визначена формулами (5.2.1) та (5.2.2), є нормованою: $\int\limits_0^\infty F(t \mid s)dt = 1$.

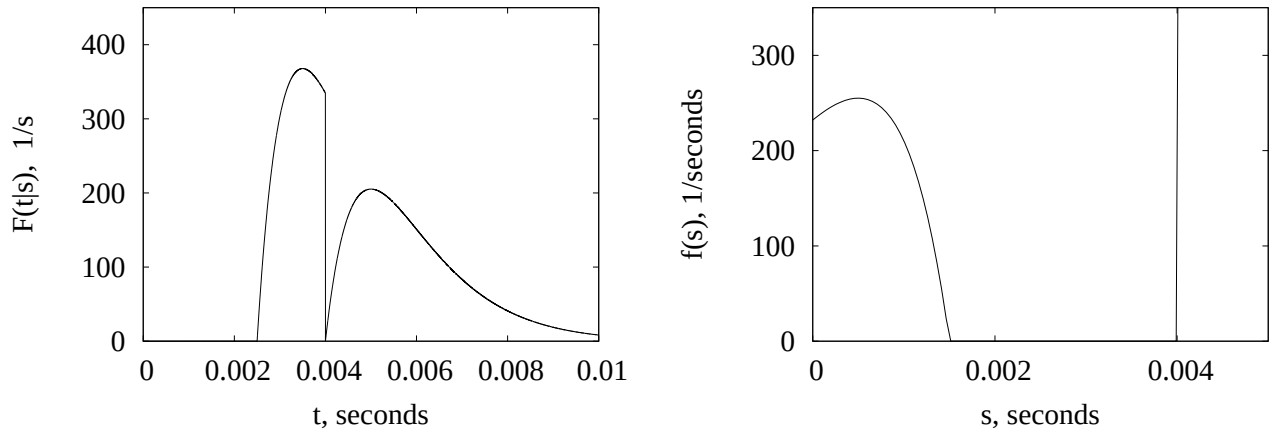

Рис. 5.1 Густини ймовірностей $F(t \mid s)$ (ліворуч) та $f(s)$ (праворуч). Тут $\tau =$ 10 мс, $\Delta = 4$ мс, r=2.5 мс, $\lambda = 1000$ с$^{-1}$, N_0=2, ліворуч $s = 4$ мс.

Для подальших досліджень важливо, що при $s > r$ густина $F(t \mid s)$, розглядувана як функція змінної t, має розрив типу стрибку в точці $t = s$. Справді, використовуючі (5.2.2), (1.3.5), (1.3.6) і (1.3.10) отримаємо

$$\lim_{t \to s-0} F(t \mid s) = \lambda^2 (s - r)\, e^{-\lambda(s-r)} > 0, \qquad 0 < r < s \leq \Delta,$$
$$\lim_{t \to s+0} F(t \mid s) = 0.$$

Важливо підкреслити, що функція $F(t \mid s)$ є неперервною скрізь, крім точки $t = s$, де вона має строго від'ємний стрибок. Це випливає з виразу (5.2.2) та з неперервності функції $P^0(t)$. Неперервність функції $F(t \mid s)$ на проміжках $t \in]0; s[$ і $t \in]s; \infty[$ та її стрибок в точці $t = s$ буде використано пізніше при аналізі властивостей густини умовних ймовірностей $P(t_{m+1} \mid t_m, \ldots, t_0)$. Графік густини ймовірностей $F(t \mid s)$ як функції довжини вихідного MII t представлено на Рис. 5.1, ліворуч.

5.2.2 Розрахунок $P(s'|s)$ та $f(s)$

Перейдемо до знаходження виразів для густини ймовірностей $f(s)$ для часів життя імпульсу в лінії ЗЗ. Згідно загального рецепту, описаного в підрозділі 2.2,

знайдемо спочатку густину перехідних ймовірностей $P(s' \mid s)$ для часів життя імпульсу в лінії.

5.2.2.1 Густина перехідних ймовірностей $P(s' \mid s)$

Для знаходження $P(s' \mid s)$ розглянемо окремо різні області значень змінних s та s'.

Розглянемо спершу випадок, коли на початку деякого МІІ $s < \Delta$. Залежно від тривалості t цього МІІ, час життя s' на початку наступного МІІ може набувати різних значень:

$$s' = \begin{cases} s - t, & t < s, \\ \Delta, & t \geq s. \end{cases} \tag{5.2.3}$$

Тобто, якщо $t < s$, то $s' = s - t$ і МІІ t згенеровано без участі лінії ЗЗ. Оскільки ймовірність отримати МІІ тривалістю $t \leq r$ дорівнює 0, то

$$P(s' \mid s) = 0 \quad \text{при} \quad 0 < s - s' \leq r.$$

Для отримання МІІ довжиною $t = s - s' > r$ необхідно, щоб ЗН без ЗЗ, що почав приймати імпульси в момент r, вперше вистрелив в момент t. Ймовірність цієї події складає $P^0(t - r)$, тому

$$P(s' \mid s) = P^0(s - s' - r), \quad \text{при} \quad 0 < s' < s - r.$$

З іншого боку, якщо $t \geq s$, тоді лінія ЗЗ встигне звільнитися від імпульсу протягом МІІ t. Отже на початку наступного МІІ, новий імпульс зайде в лінію і матиме час життя, точно рівний $s' = \Delta$. Це зумовлює наявність δ-фукнції в густині перехідних ймовірностей $P(s' \mid s)$ в точці $s' = \Delta$. Вага цієї δ-функції дорівнює сумарній ймовірності отримання МІІ тривалості $t \geq s$ за умови, що на початку цього МІІ час життя імпульсу в лінії ЗЗ складав s. Ця ймовірність

може бути розрахована наступним чином:

$$\text{Prob}\{t \geq s|s\} \equiv \int_s^\infty F(t \mid s)dt = \begin{cases} 1, & s \leq r, \\ \Pi^0(s-r), & s > r, \end{cases}$$

де ми підставили $F(t \mid s)$ з виразів (5.2.2) і (5.2.1) та скористались умовою нормування $\int_0^\infty P^0(t)dt = 1$.

Нарешті, як випливає з правил дії лінії ЗЗ та умов рефрактерного стану, а також може бути отримане з (5.2.3), виконання нерівності $s \leq s' < \Delta$ неможливе.

Збираючи все докупи, отримаємо:

$$P(s' \mid s) = \begin{cases} 0, & s \leq s' < \Delta, \\ 0, & 0 < s - s' \leq r, \\ P^0(s - s' - r), & 0 < s' < s - r, \\ A(s,r) \cdot \delta(s' - \Delta), & s' \in]\Delta - \epsilon; \Delta], \end{cases} \tag{5.2.4}$$

де

$$A(s,r) = \begin{cases} 1, & s \leq r, \\ \Pi^0(s-r), & s > r. \end{cases}$$

Зауважимо, що густина $P(s' \mid s)$, визначена виразом (5.2.4), також є нормованою: $\int_0^\Delta P(s' \mid s)ds' = 1$.

5.2.2.2 Розподіл часів життя, $f(s)$

Для розв'язку рівняння (2.2.2), як і в попередніх розділах, шукатимемо $f(s)$ в наступному вигляді:

$$f(s) = g(s) + a \cdot \delta(\Delta - s), \tag{5.2.5}$$

де $\delta(\cdot)$ – дельта-функція Дірака, $g(s)$ – регулярна функція, що зникає поза межами інтервалу $s \in]0; \Delta]$, a – деяка стала, яку буде визначено з умови нормування.

Підставляючи вираз (5.2.5) до рівняння (2.2.2) та відокремлюючи доданки, що не містять δ-функції, отримаємо рівняння для регулярної частини $g(s)$ густини ймовірностей $f(s)$:

$$g(s') = a \cdot F(s' \mid \Delta) + \int_r^{\Delta} P^{\text{reg}}(s' \mid s) g(s) ds,$$

де $P(s' \mid s)$ визначена виразом (5.2.4), а верхній індекс "reg"позначає регулярну частину (без δ-функції).

Оскільки вирази для функції $P(s' \mid s)$ є різними на різних доменах, випадки $0 < s' < \Delta - r$ та $\Delta - r \leq s' \leq \Delta$ слід розглядати окремо. Почнемо з випадку $s' \in [\Delta - r; \Delta]$. Підставляючи $P(s' \mid s)$ з виразу (5.2.4), знаходимо тривіальний розв'язок:

$$g(s') = 0, \qquad s \in [\Delta - r; \Delta], \tag{5.2.6}$$

що відображає неможливість отримання MII тривалістю меншою за r.

Тепер розглянемо випадок $0 < s' < \Delta - r$. Підставляючи відповідні вирази для $P(s' \mid s)$ з формули (5.2.4), знаходимо

$$g(s') = a \cdot \lambda^2 (\Delta - s' - r) e^{-\lambda(\Delta - s' - r)} + \lambda^2 \int_r^{\Delta} (s - s' - r) e^{-\lambda(s - s' - r)} g(s) ds, \tag{5.2.7}$$

де було використано (1.3.5), (1.3.6). Для розв'язку цього рівняння, представимо $g(s)$ у вигляді

$$g(s') = e^{\lambda s'} \phi(s'), \qquad 0 < s' < \Delta. \tag{5.2.8}$$

Підставляючи (5.2.8) до рівняння (5.2.7), отримаємо

$$\phi(s') = a \cdot \lambda^2 (\Delta - s' - r) e^{-\lambda(\Delta - r)} + \lambda^2 e^{\lambda r} \int_r^{\Delta} (s - s' - r) \phi(s) ds, \qquad 0 < s' < \Delta - r, \tag{5.2.9}$$

або, після подвійного диференціювання за s'

$$\frac{d^2}{ds'^2}\,\phi(s') = \phi(s'+r), \qquad 0 < s' < \Delta - r.$$

Але при $s' + r \in [r; \Delta[$ тотожньо $\phi(s'+r) \equiv 0$ (тут враховано вираз (5.2.6) та нерівність $\Delta - r < r$, яка випливає з (5.1.3)). Тому для $g(s)$ отримаємо:

$$g(s') = a \cdot \lambda^2(\Delta - s' - r)e^{-\lambda(\Delta - s' - r)}, \qquad 0 < s' < \Delta - r, \tag{5.2.10}$$

де було використано (5.2.9). Збираючи докупи вирази (5.2.5), (5.2.6) та (5.2.10), маємо:

$$f(s) = \begin{cases} g(s), & 0 < s < \Delta - r, \\ 0 & \Delta - r \le s < \Delta, \\ a \cdot \delta(\Delta - s), & s \in]\Delta - \epsilon; \Delta], \end{cases} \tag{5.2.11}$$

Згідно (5.2.5) та (5.2.10), умову нормування можна записати у вигляді

$$\int_0^{\Delta - r} g(s)ds + a = 1, \tag{5.2.12}$$

що дає

$$a = \frac{e^{\lambda(\Delta - r)}}{2\ e^{\lambda(\Delta - r)} - 1 - \lambda(\Delta - r)}. \tag{5.2.13}$$

Аналізуючи вираз (5.2.13) та враховуючи, що $\lambda(\Delta - r) > 0$, доходимо висновку, що константа a набуває значень в межах інтервалу

$$\frac{1}{2} < a < 1. \tag{5.2.14}$$

Графік функції $f(s)$ представлено на Рис. 5.1, праворуч, стор. 129.

Наявність сингулярності у вигляді δ-функції Дірака в $f(s)$ можна додатково пояснити аналогічно до того, як це було зроблено в підрозділі (3.2.2.2) для збуджуючого ЗН із затриманим ЗЗ.

Слід зазначити, що у випадку (5.1.3) в момент початку деякого МІІ лінія ЗЗ може перебувати лише в одному з двох функціональних станів. А саме,

на початку МІІ лінія або містить імпульс з часом життя, точно рівним Δ, або взагалі не впиває на нейрон протягом цього МІІ. Справді, згідно виразу (5.2.11), густина ймовірностей для часів життя s є додатньою лише на проміжку $]0; \Delta - r[$ та в точці $s = \Delta$. Але з умови (5.1.3) випливає, що

$$\Delta - r < r.$$

Це означає, що у випадку $s \in]0; \Delta - r[$ імпульс з лінії ЗЗ досягне нейрону протягом рефрактерного періоду і, отже, зникне без всякого впливу. Цей факт знайде прозоре відображення в остаточному виразі для $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$, див. нижче.

5.3 Багатоінтервальна густина ймовірностей. Немарковість

Задачею цього підрозділу є знаходження багатоінтервальної густини ймовірностей $P(t_{n+1}, \ldots, t_0)$ на двох наступних доменах:

$$D_{\mathrm{l}} = \left\{ (t_0, \ldots, t_n, t_{n+1}) \;\middle|\; t_1 < \Delta, \ldots, t_n < \Delta,\ t_0 < \Delta, \right\}, \tag{5.3.1}$$

$$D_{\mathrm{m}} = \left\{ (t_0, \ldots, t_n, t_{n+1}) \;\middle|\; t_1 < \Delta, \ldots, t_n < \Delta,\ t_0 \geq \Delta, \right\}. \tag{5.3.2}$$

Слід звернути увагу на те, що координату t_{n+1} не включено до умови тут. Позначення D_{l} та D_{m} введено у відповідності до знаку між t_0 і Δ, – "l"для $t_0 < \Delta$ (від англійського less) і "m"для $t_0 \geq \Delta$ (від англійського more). Також слід зазначити, що в рамках розглядуваної моделі, неможливо отримати МІІ тривалістю $t < r$. Це напряму випливає зі змісту рефрактерності і може бути формально отримано з (5.2.2). Тож умови $t_i < \Delta$ у виразах (5.3.1) та (5.3.2) насправді означають відповідно $r < t_i < \Delta$, $i = 0, 1, \ldots, n$ та $i = 1, \ldots, n$. Надалі ми завжди матимемо це на увазі, розглядаючи домени D_{l} та D_{m}.

Для послідовності довжин вихідних МІІ справделива наступна Лема, аналогічна відповідним лемам для збуджуючого і гальмівного ЗН без рефракції:

Лема 5. *Набір довжин* $(n+2)$*-х послідовних МІІ* $t_0, \ldots, t_n, t_{n+1}$ *має ненульову ймовірність потрапити до домену* D_**, де* $*$ *означає або* l*, або* m*,*

Доведення. Розглянемо домен D_{m}. Умова $t_0 \geq \Delta$ в (5.3.2) гарантує, що лінія ЗЗ звільниться від імпульсу протягом МІІ t_0. Тому при наступному пострілі новий імпульс увійде до лінії і матиме час життя $s_1 = \Delta$. Але на домені D_{m}, має місце нерівність $t_1 < \Delta$, яка означає, що МІІ t_1 було згенеровано без участі лінії ЗЗ. На початку наступного МІІ лінія міститиме той самий імпульс з часом життя $s_2 = \Delta - t_1 < \Delta - r < r$, де було використано умови (5.1.3) та $t_1 > r$, див. Рис. 5.2. Нерівність $s_2 < r$ означає, що лінія ЗЗ не матиме впливу на ЗН протягом МІІ t_2. Продовжуючи такі міркування, дійдемо висновку, що МІІ $t_1, t_2, \ldots, t_n$ згенеровано без участі лінії ЗЗ (виключно під дією пуассонівського потоку).

ЗН з порогом $N_0 = 2$ потребує 2 вхідних імпульси від пуассонівського потоку в межах часового вікна $]r;\Delta[$, щоб згенерувати імпульс в цьому вікні (завдяки умові (5.1.2) жоден вхідний імпульс не буде втрачений). Ця подія має ймовірність $\lambda^2(\Delta - r)^2 \cdot \mathrm{e}^{-\lambda(\Delta-r)}/2$, див. вираз (1.2.1). Тому ймовірність отримати n МІІ, тривалістю в межах $]r;\Delta[$ кожен, дається виразом $\lambda^{2n}(\Delta - r)^{2n} \cdot \mathrm{e}^{-n\lambda(\Delta-r)}/2^n$.

Стан лінії ЗЗ на початку інтервалу t_0 є невідомим. Але, незалежно від того, який був цей стан, можна стверджувати, що через Δ одиниць часу після початку цього МІІ, гальмівний імпульс вже буде використано і ЗН перебуватиме виключно під дією пуассонівського процесу до моменту генерації наступного пострілу. Нижня границя ймовірності отримання $t_0 \geq \Delta$ може бути оцінена як $\Pi^0(\Delta - r) \int\limits_{\Delta}^{\infty} P^0(t - \Delta)dt = \Pi^0(\Delta - r) = (1 + \lambda(\Delta - r))\mathrm{e}^{-\lambda(\Delta-r)}$.

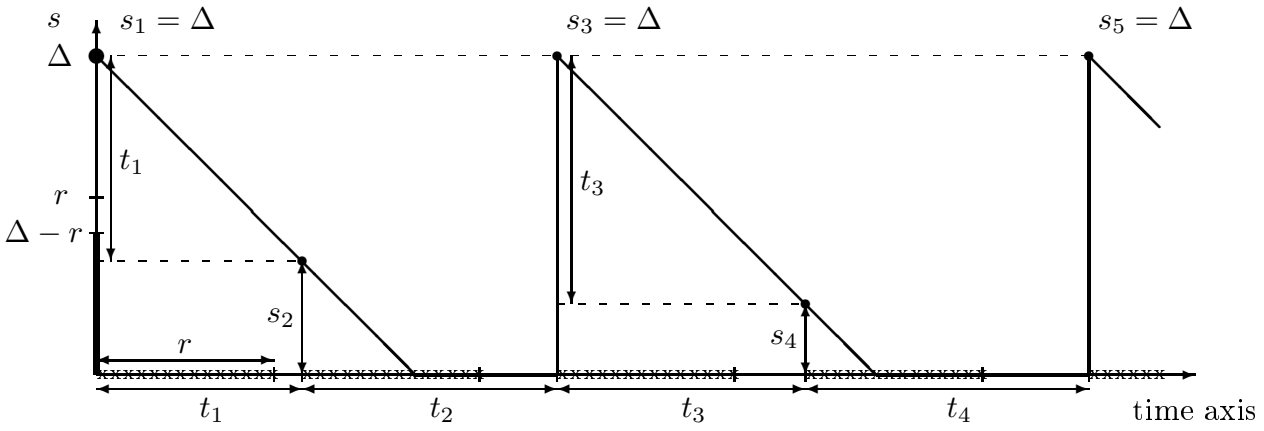

Рис. 5.2 Співвідношення між $s_1, s_2, \ldots$ та $t_1, t_2, \ldots$ на домені D_{m}, (5.3.2). Кожен МІІ починається з рефрактерного періоду r, позначеного "xxxxxx"на часовій вісі. Значення, що їх може набувати змінна s на початку довільного МІІ, позначено жирною лінією і жирною точкою на вісі s. Стани лінії ЗЗ на початку інтервалів $t_1, t_2, \ldots$ чергуються: лінія містить імпульс з часом життя або рівним Δ, або меншим за r. В останньому випадку гальмівний імпульс досягає нейрону протягом рефрактерного періоду і тому не впливає на нього.

Таким чином, набір довжин $(n+2)$-х послідовних МІІ $t_0, \ldots, t_n, t_{n+1}$ має ненульову ймовірність,

$$\mathrm{Prob}\{(t_0, \ldots, t_{n+1}) \in D_{\mathrm{m}}\} > \frac{\lambda^{2n}(\Delta - r)^{2n}}{2^n} \cdot \mathrm{e}^{-(n+1)\cdot\lambda(\Delta - r)} > 0$$

потрапити до домену D_{m}.

Тепер розглянемо домен D_{l}. Застосовуючи міркування, аналогічні тим, які були використані для домену D_{m}, доходимо висновку, що на D_{l} всі МІІ $t_0, t_1, \ldots, t_n$ згенеровано без участі лінії ЗЗ. Тож нижня границя для ймовірності потрапляння набору $t_0, \ldots, t_n, t_{n+1}$ до цього домену може бути оцінена як

$$\mathrm{Prob}\{(t_0, \ldots, t_{n+1}) \in D_{\mathrm{l}}\} > \frac{\lambda^{2(n+1)} \cdot (\Delta - r)^{2(n+1)}}{2^{n+1}} \cdot \mathrm{e}^{-(n+1)\cdot\lambda(\Delta - r)} > 0$$

Це доводить Лему 5. □

5.3.1 $P(t_{n+1},\dots,t_0)$ в області D_{l}

Перед тим, як перейти до розрахунку $P(t_{n+1},\dots,t_0)$, слід зазначити, що у випадку (5.1.3), який тут розглядається, мають місце наступні співвідношення:

$$\Delta - t_i < r, \qquad i \in \mathbb{Z}^+, \tag{5.3.3}$$

$$t_i + t_j > \Delta, \qquad i,j \in \mathbb{Z}^+. \tag{5.3.4}$$

Справді, $t_j > r$, $j = 0,1,\dots$, та завдяки співвідношенню (5.1.3), $r \le \Delta < 2r$. Поєднуючи ці нерівності, отримаємо (5.3.3), (5.3.4). Ми матимемо на увазі співвідношення (5.3.3), (5.3.4), виконуючи інтегрування в (2.3.7).

Тож розглянемо фіксований набір $(t_0,\dots,t_n,t_{n+1}) \in D_{\text{l}}$. Підставляючи $P(t_0,s_0)$ та $P(t_k,s_k \mid t_{k-1},s_{k-1})$ з виразів (2.3.8) та (2.3.13) до (2.3.7) та виконуючи інтегрування за змінними $s_1,\dots,s_{n+1}$ з урахуванням (5.3.4), знаходимо

$$\begin{aligned}
P(t_{2k},\dots,t_0) = {} & \prod_{i=1}^{k} F(t_{2i} \mid \Delta - t_{2i-1}) F(t_{2i-1} \mid \Delta) \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 + \\
& + F(t_{2k} \mid \Delta) \prod_{i=1}^{k-1} F(t_{2i+1} \mid \Delta - t_{2i}) F(t_{2i} \mid \Delta) \times \\
& \times \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0, \qquad k = 0,1,\dots,
\end{aligned} \tag{5.3.5}$$

$$\begin{aligned}
P(t_{2k+1},\dots,t_0) = {} & F(t_{2k+1} \mid \Delta) \prod_{i=1}^{k} F(t_{2i} \mid \Delta - t_{2i-1}) F(t_{2i-1} \mid \Delta) \times \\
& \times \int_0^{t_0} F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0 + \\
& + \prod_{i=1}^{k} F(t_{2i+1} \mid \Delta - t_{2i}) F(t_{2i} \mid \Delta) \times \\
& \times \int_{t_0}^{\Delta} F(t_1 \mid s_0 - t_0) F(t_0 \mid s_0) f(s_0) ds_0, \qquad k = 0,1,\dots,
\end{aligned} \tag{5.3.6}$$

де $F(t \mid s)$ та $f(s)$ було визначене у виразах (5.2.2) та (5.2.11). Ми покладаємо тут, що $\prod_i^j = 1$, коли $j < i$. Слід зазначити, що формула (5.3.5) з $k = 0$ дає вираз (2.2.1) для $P(t_0)$.

На домені D_1 всі різниці $(\Delta - t_i)$, $i = 0, \ldots, n$, набувають значень в межах проміжку $]0; r[$, див. (5.3.3). Тому, згідно виразу (5.2.2), замість всіх $F(t_{2i} \mid \Delta - t_{2i-1})$ та $F(t_{2i+1} \mid \Delta - t_{2i})$ до формул (5.3.5) і (5.3.6) слід підставити відповідно $P^0(t_{2i} - r)$ і $P^0(t_{2i+1} - r)$.

Аналогічним чином, на домені D_1 всі $t_i < \Delta$, $i = 0, \ldots, n$, див. (5.3.1). Тому, згідно (5.2.2), замість всіх $F(t_j \mid \Delta)$, $j = 2k, 2k+1$, до виразів (5.3.5) та (5.3.6) слід підставити $P^0(t_j - r)$.

Тепер розглянемо інтеграл в перших доданках формул (5.3.5) та (5.3.6). Густина ймовірностей $f(s)$ дорівнює 0 на інтервалі $[\Delta - r; \Delta[$, див. (5.2.11). Тому область інтегрування в першому доданку може бути звужена до $s_0 \in]0; \Delta - r[$. В цій області справедлива нерівність $s_0 < r$, що випливає зі співвідношення (5.1.3). Тому замість $F(t_0 \mid s_0)$ слід підставити $P^0(t_0 - r)$ і винести цей множник з-під знаку інтегралу. Нарешті, скористаємось тим, що функція $f(s)$ нормована:

$$\int_0^{\Delta - r} ds_0 f(s_0) = 1 - a,$$

де стала a була визначена в (5.2.11) та (5.2.13).

Беручи до уваги наведені вище міркування та користуючись виразом (5.2.11) для інтегрування в другому доданку, отримаємо:

$$P(t_{n+1}, \ldots, t_0) = P^0(t_{n+1} - r) \prod_{i=0}^{n} P^0(t_i - r) \cdot (1 - a) + \\ + F(t_{n+1} \mid \Delta) \prod_{i=0}^{n} P^0(t_i - r) \cdot a, \qquad n = 2k + 1,$$

$$P(t_{n+1},\dots,t_0) = F(t_{n+1} \mid \Delta)\prod_{i=0}^{n} P^0(t_i - r)\cdot(1-a) + \\ + P^0(t_{n+1}-r)\prod_{i=0}^{n} P^0(t_i - r)\cdot a, \qquad n = 2k, \quad k = 0,1,\dots \tag{5.3.7}$$

5.3.2 $P(t_{n+1},\dots,t_0)$ в області D_{m}

Розглянемо фіксований набір $(t_0,\dots,t_n,t_{n+1}) \in D_{\mathrm{m}}$. Застосовуючи міркування, аналогічні тим, що були викладені в попередньому підрозділі, для проведення інтегрування в (2.3.7) для домену D_{m}, отримаємо

$$P(t_{n+1},\dots,t_0) = \begin{cases} \prod\limits_{i=1}^{n+1} P^0(t_i - r)\cdot P(t_0), & n = 2k+1, \\ F(t_{n+1} \mid \Delta)\prod\limits_{i=1}^{n} P^0(t_i - r)\cdot P(t_0), & n = 2k, \end{cases} \tag{5.3.8}$$

де $P(t_0)$ визначено виразом (2.2.1) і в цьому випадку складає $P(t_0) = a\cdot F(t|\Delta) + (1-a)\cdot P^0(t_0 - r)$.

5.3.3 Густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n\dots,t_0)$ в областях D_{l} та D_{m}

Вирази (5.3.7) і (5.3.8) дають багатоінтервальну густину ймовірностей $P(t_{n+1},\dots,t_0)$ для довжин послідовних МІІ за довільного значення n на доменах D_{l} і D_{m}. Згідно визначення (2.3.6), з цих формул легко можна отримати вирази і для густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n,\dots,t_0)$ на D_{l} і D_{m}. Для цього необхідно знайти $P(t_n,\dots,t_0)$, взявши (5.3.7) та (5.3.8) з $(n-1)$ замість n та використати той факт, що $F(t_n \mid \Delta) = P^0(t_n)$ на D_{l} і на D_{m}. Підставивши отримані вирази для функцій $P(t_{n+1},\dots,t_0)$ і $P(t_n,\dots,t_0)$ до (2.3.6), отримаємо

$$P(t_{n+1} \mid t_n\dots,t_0)\Big|_{D_{\mathrm{l}}} = \begin{cases} P^0(t_{n+1}-r)\cdot a + F(t_{n+1} \mid \Delta)\cdot(1-a), & n = 2k, \\ F(t_{n+1} \mid \Delta)\cdot a + P^0(t_{n+1}-r)\cdot(1-a), & n = 2k+1, \end{cases} \tag{5.3.9}$$

	$(t_0, \ldots, t_n) \in D_{\text{l}}$	$(t_0, \ldots, t_n) \in D_{\text{m}}$
$n = 2k,$ $k = 0, 1, \ldots$	$P^0(t_{n+1} - r) \cdot a + F(t_{n+1} \mid \Delta) \cdot (1 - a)$	$F(t_{n+1} \mid \Delta)$
$n = 2k + 1,$ $k = 0, 1, \ldots$	$F(t_{n+1} \mid \Delta) \cdot a + P^0(t_{n+1} - r) \cdot (1 - a)$	$P^0(t_{n+1} - r)$

Таблиця 5.1

Вирази для $P(t_{n+1} \mid t_n \ldots, t_0)$ на доменах D_{l} та D_{m}.

$$P(t_{n+1} \mid t_n \ldots, t_0)\Big|_{D_{\text{m}}} = \begin{cases} F(t_{n+1} \mid \Delta), & n = 2k, \\ P^0(t_{n+1} - r), & n = 2k + 1, \end{cases} \tag{5.3.10}$$

де $k = 0, 1, \ldots$, а стала a може набувати значень в межах від 0.5 до 1, див. (5.2.14). Вирази для густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$, задані формулами (5.3.9) та (5.3.10), наведено разом в Таблиці 5.1.

Можна бачити, що для $t_1 < \Delta, \ldots, t_n < \Delta$ густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ може бути представлена у вигляді лінійної комбінації функцій $P^0(t_{n+1} - r)$ та $F(t_{n+1} \mid \Delta)$ з коефіцієнтами, що залежать від того, чи $t_0 < \Delta$, чи $t_0 \geq \Delta$, а також від парності числа n. Функції $P^0(t_{n+1} - r)$ і $F(t_{n+1} \mid \Delta)$ – різні і мають різні властивості. Зокрема, функція $P^0(t_{n+1} - r)$ неперервна на всій області визначення, а функція $F(t_{n+1} \mid \Delta)$ містить стрибок в точці $t_{n+1} = \Delta$, див. приклад графіку $P^0(t_{n+1} - r)$ на Рис. 5.6, праворуч, а приклад графіку

$F(t_{n+1} \mid \Delta)$ – на Рис. 5.3, праворуч[1]. Це означає, що $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0)$ змінює своє значення, коли значення t_0 перетинає точку $t_0 = \Delta$. Таким чином, густина умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_1, t_0)$ справді залежить від умови t_0. Це означає, що для послідовності довжин вихідних МІІ умова (2.3.1) не виконується за жодних значень n. Теорему 1 для ЗНр із затриманим ЗЗ доведено. □

Графіки функції $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ на доменах D_{l} та D_{m} для $n = 0$ і $n = 1$ представлено на Рис. 5.3 – 5.6. Результати, отримані чисельно цілком відповідають знайденим тут аналітичним формулам. Чисельні розрахунки, виконані для вищих порогів ЗН, $N_0 > 2$, та для моделі ІВ, дають результати, якісно подібні до тих, які були тут отримані аналітично для ЗН з порогом 2, див. Рис. 5.7 та 5.8. Зокрема, наявність та положення розривів (провалів) в густині умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ співпадають з тими, що їх було знайдено для ЗН з порогом 2, порівн. Рис. 5.7, ліворуч, і 5.8, ліворуч, з Рис. 5.5, а також Рис. 5.7, праворуч, і 5.8, праворуч, з Рис. 5.6. Це дозволяє дійти висновку про те, що наявність і положння розривів функції $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ визначаються виключно затримкою імпульсу в лінії Δ та її співвідношенням зі значеннями умов $t_n, \ldots, t_0$. Отже, немарківської поведінки вихідного потоку нейрону із затриманим ЗЗ слід очікувати і для ЗН з вищими порогами, а також для інших нейронних моделей та для реальних нейронів.

5.3.4 Трактовка результату для $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$

Цей підрозділ цілком присвячений додатковому роз'ясненню того, як слід розуміти отримані вирази (5.3.9) та (5.3.10) для густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$.

Спершу розглянемо функцію $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ на D_{m}, формула (5.3.10).

[1]Ми тут використовуємо, що $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0) = P^0(t_{n+1} - r)$ при $n = 2k + 1$ і $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0) = F(t_{n+1} \mid \Delta)$ при $n = 2k$ в області D_{m}, вираз (5.3.10).

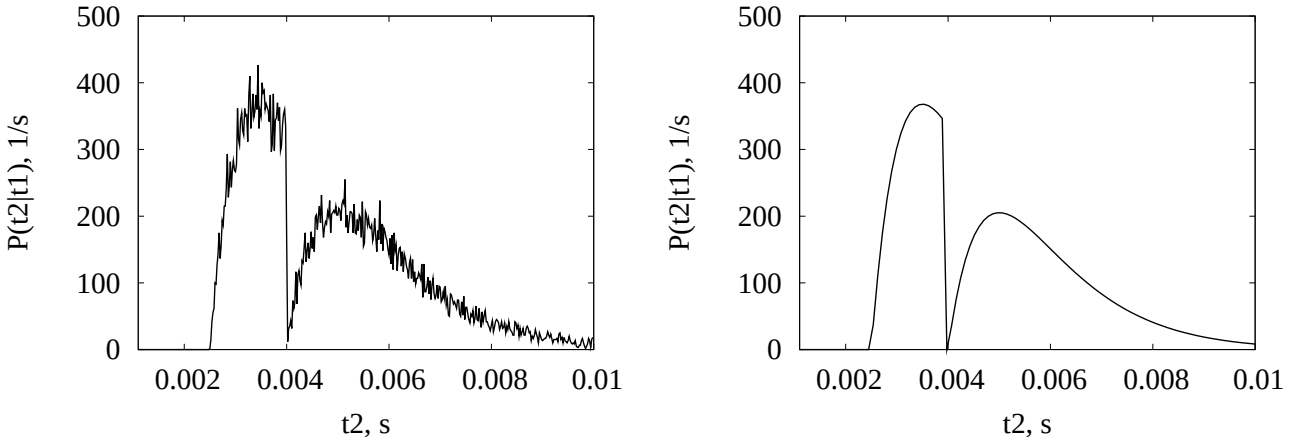

Рис. 5.3 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1)$ для $t_1 \in D_{\mathrm{m}}$, знайдена чисельно методом Монте-Карло (ліворуч) і розрахована аналітично за формулою (5.3.10) (праворуч). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 4$ мс, $\lambda = 1000$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$, r=2.5 мс, t_1=5 мс, кількість врахованих вихідних імпульсів $N = 30\,000$.

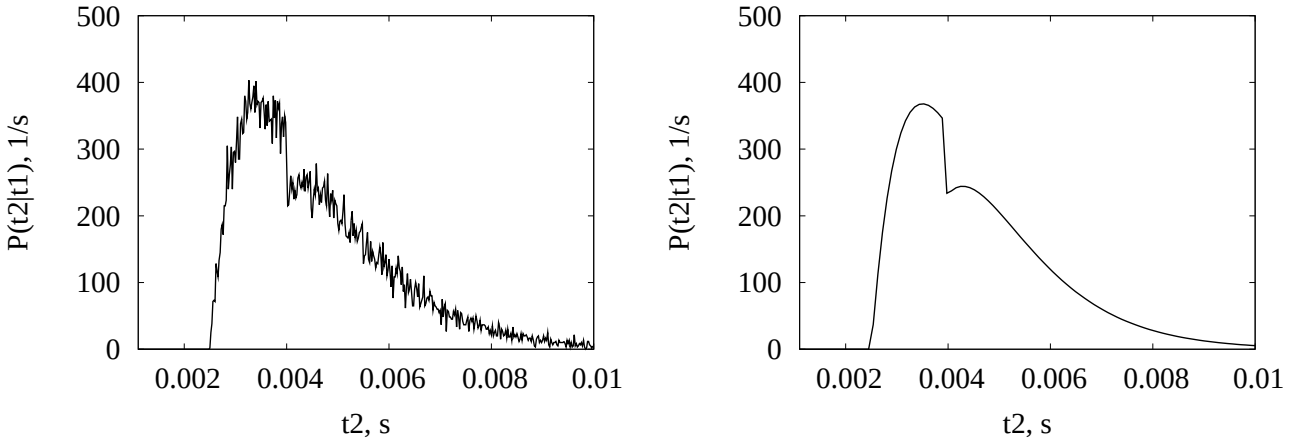

Рис. 5.4 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1)$ для $t_1 \in D_{\mathrm{l}}$, знайдена чисельно методом Монте-Карло (ліворуч) і розрахована аналітично за формулою (5.3.9) (праворуч). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 4$ мс, $\lambda = 1000$ с$^{-1}$, $N_0 = 2$, r=2.5 мс, t_1=3.5 мс, кількість врахованих вихідних імпульсів $N = 30\,000$.

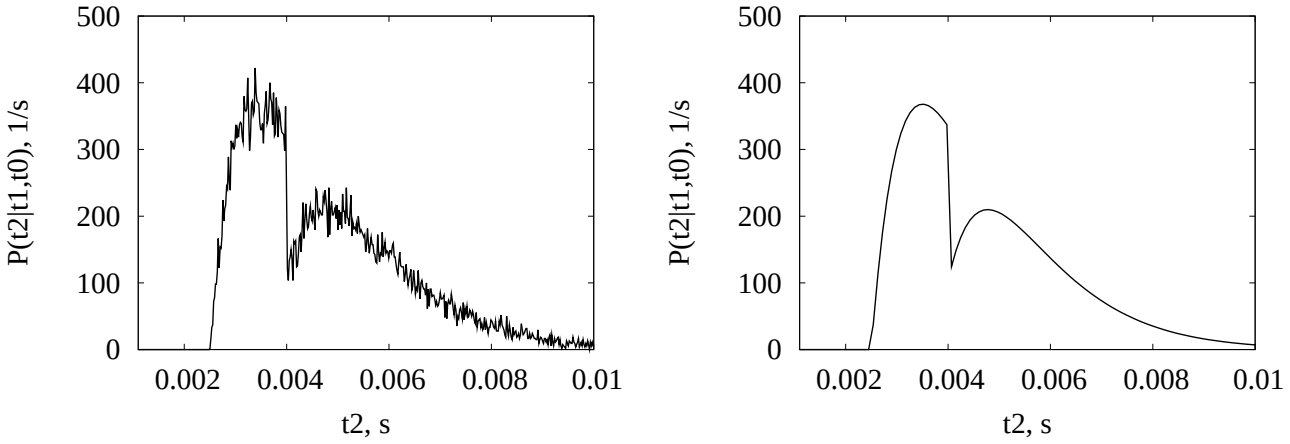

Рис. 5.5 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ для $(t_0, t_1) \in D_{\text{l}}$, знайдена чисельно методом Монте-Карло (ліворуч) і розрахована аналітично за формулою (5.3.9) (праворуч). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 4$ мс, $\lambda = 1000\ \text{с}^{-1}$, $N_0 = 2$, r=2.5 мс, t_1=3.5 мс, t_0=3 мс, кількість врахованих вихідних імпульсів $N = 30\,000$.

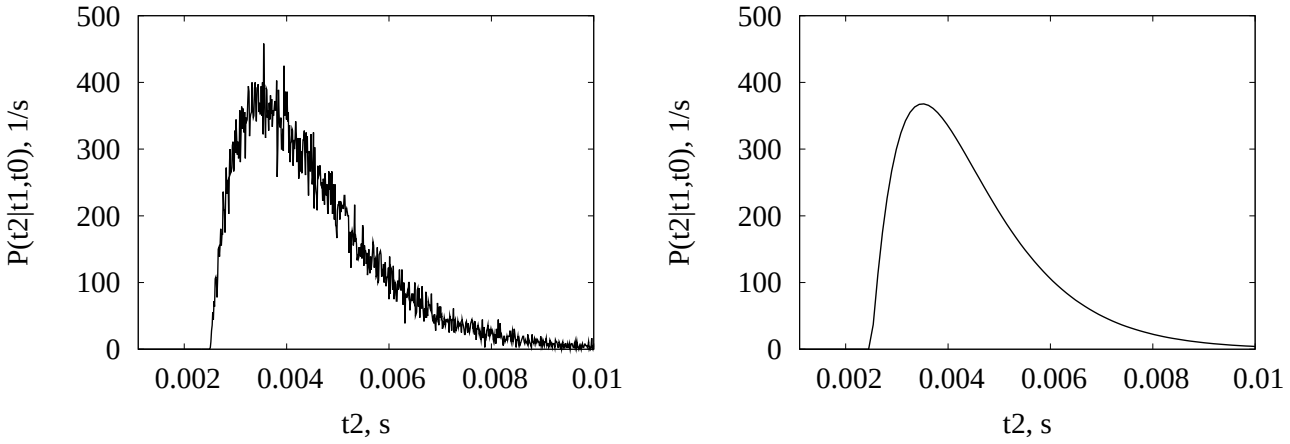

Рис. 5.6 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ для $(t_0, t_1) \in D_{\text{m}}$, знайдена чисельно методом Монте-Карло (ліворуч) і розрахована аналітично за формулою (5.3.10) (праворуч). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 4$ мс, $\lambda = 1000\ \text{с}^{-1}$, $N_0 = 2$, r=2.5 мс, t_1=3.5 мс, t_0=5 мс, кількість врахованих вихідних імпульсів $N = 30\,000$.

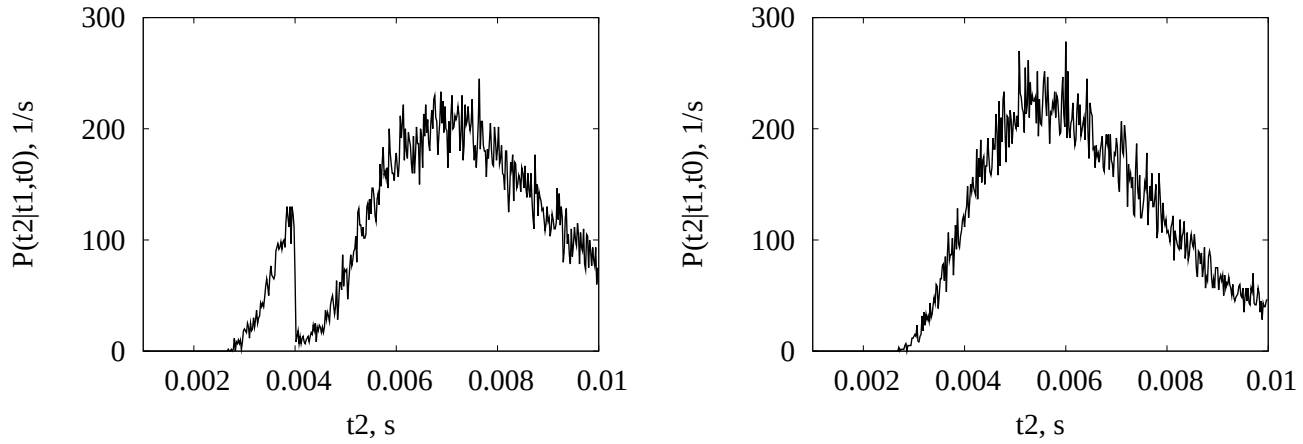

Рис. 5.7 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$, знайдена чисельно для $(t_0, t_1) \in D_{\rm l}$ (ліворуч) і $(t_0, t_1) \in D_{\rm m}$ (праворуч). Тут $\tau = 10$ мс, $\Delta = 4$ мс, $\lambda = 1000$ с$^{-1}$, $N_0 = 4$, r=2.5 мс, кількість згенерованих імпульсів $N = 30\,000$, ліворуч: t_1=3.5 мс, t_0=3 мс; праворуч: $t_1 = 3.5$ мс, $t_0 = 5$ мс.

Умова $t_0 \geq \Delta$ в (5.3.2) гарантує, що імпульс залишить лінію ЗЗ протягом МІІ t_0 незалежно від того, який був його час життя на початку t_0 (порівн. з міркуваннями, наведеними при доведенні Леми 5, стор. 135). Тож при наступному пострілі лінія почне проводити новий імпульс з часом життя $s_1 = \Delta$. Оскільки на $D_{\rm m}$ справедливе $t_1 < \Delta$, то на початку наступного МІІ лінія ще міститиме той самий імпульс з часом життя $s_2 = \Delta - t_1 < \Delta - r < r$, де ми використали нерівності (5.1.3) та $t_1 > r$. При наступному пострілі лінія почне проводити новий імпульс з часом життя $s_3 = \Delta$, і, завдяки умові $t_3 < \Delta$, досі міститиме цей імпульс на початку МІІ t_4, при чому тоді його час життя складатиме $s_4 = \Delta - t_3 < r$, див. Рис. 5.2 на стор. 136.

Продовжуючи такі міркування, можна дійти висновку, що стани лінії ЗЗ в моменти початку інтервалів $t_1, \ldots, t_n$ чергуються між собою; а саме, $s_i = \Delta$ для непарних і $s_i < r$ для парних значень i. Отже, якщо взяти, наприклад, $n = 2k$, $k = 0, 1, \ldots$, в (5.3.10), тоді МІІ t_{n+1} почнеться з часом життя $s_{n+1} = \Delta$. Коли s_{n+1} стало відоме, умови $t_1, \ldots, t_n$ не додають вже більше жодної інфор-

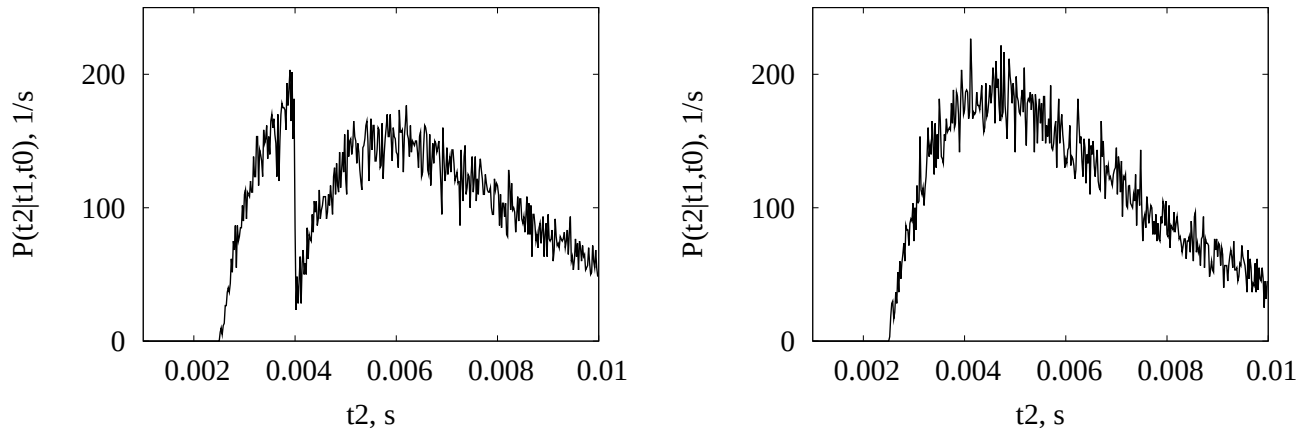

Рис. 5.8 Густина умовних ймовірностей $P(t_2 \mid t_1, t_0)$ для гальмівного ІВ з рефракцією і затриманим ЗЗ, знайдена чисельно для $(t_0, t_1) \in D_{\rm l}$ (ліворуч) і $(t_0, t_1) \in D_{\rm m}$ (праворуч). Тут $\lambda = 500$ с$^{-1}$, r=2.5 мс, $\tau_M = 10$ мс, $y_0 = 4$ мВ, $V_0 = 5$ мВ, $\Delta = 4$ мс, ліворуч: t_1=3.5 мс, t_0=3 мс; праворуч: $t_1 = 3.5$ мс, t_0=5 мс.

мації, яка би могла бути корисна для передбачення значення t_{n+1}, порівн. з доведенням Леми 1, стор. 31. Формально це означає, що всі умови $t_n, \ldots, t_0$ в $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ можуть бути замінені єдиною умовою $s_{n+1} = \Delta$, що дає верхній рядок формули (5.3.10).

Далі, якщо взяти $n = 2k + 1$, $k = 0, 1, \ldots$, в (5.3.10), МІІ t_{n+1} почнеться з часом життя $s_{n+1} < r$. Нерівність $s_{n+1} < r$ гарантує, що гальмівний імпульс досягне нейрону протягом рефрактерного періоду, а отже – зникне без всякої дії. Таким чином, ймовірність отримати вихідний МІІ певної довжини для ЗНр із затриманим ЗЗ буде такою самою, що і для ЗН без ЗЗ, який почав приймати імпульси в момент r (після закінчення рефрактерного періоду). Це пояснює нижній рядок формули (5.3.10).

Тепер розглянемо вирази для $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ на домені $D_{\rm l}$, формула (5.3.9). Застосовуючи міркування, подібні тим, які було викладено вище для домену $D_{\rm m}$, можна дійти висновку, що стани лінії ЗЗ в моменти початку вихідних МІІ $t_0, t_1, \ldots, t_n$ також чергуються між собою. Але у випадку $D_{\rm l}$, умова

$t_0 < \Delta$ залишає невідомим стан лінії на початку інтервалу t_1, а тому – і на початку будь-якого пізнішого МІІ, бо мають місце нерівності $t_1 < \Delta, \ldots, t_n < \Delta$. Отже, на початку t_0 лінія або містить імпульс з часом життя $s_0 = \Delta$, з ймовірністю a, або вона містить імпульс з часом життя $s_0 < r$, з ймовірністю $(1 - a)$. Тут ми використали вираз (5.2.11) та умову нормування (5.2.12). Якщо $s_0 = \Delta$, тоді $s_{n+1} = \Delta$ для $n = 2k + 1$ і $s_{n+1} < r$ для $n = 2k$, $k = 0, 1, \ldots$, що пояснює перші доданки у верхньому і нижньому рядках виразу (5.3.9). В протилежному випадку, т.т. якщо $s_0 < r$, тоді $s_{n+1} < r$ для $n = 2k + 1$ і $s_{n+1} = \Delta$ для $n = 2k$, що відповідає другим доданкам у верхньому і нижньому рядках (5.3.9).

Відносна простота виразів для $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$, див. (5.3.9), (5.3.10) і Таблицю 5.1, стор. 140, зумовлена специфічним співвідношенням (5.1.3) між часом затримки імпульсу в лінії ЗЗ Δ і часом рефракції r. Завдяки цьому співвідношенню лінія ЗЗ може діяти лише в бінарному режимі. Зокрема, єдиний стан лінії ЗЗ на початку довільного МІІ, який може вплинути на подальшу активність нейрону, – це стан з $s = \Delta$. Всі інші значення s, $0 < s < \Delta$ (насправді, $0 < s < \Delta - r < r$, див. вираз (5.2.6)), однаково неспроможні вплинути на нейрон, тож можуть розглядатись як притаманні одному і тому самому (єдиному) стану. В протилежній до (5.1.3) ситуації, коли $\Delta > 2r$, серед станів з $s < \Delta$ з'являється континуум станів з $r < s < \Delta - r$, здатних вплинути на нейронну активність, причому – кожен по-різному. В цьому разі імпульс з лінії ЗЗ зможе надати значно більш детальну інформацію щодо попередніх подій, а кореляції та ефекти пам'яті в послідовності МІІ будуть потужніші. Тому, оскільки немарківська поведінка була доведена для випадку (5.1.3), слід тим більше очікувати її для $\Delta > 2r$.

5.4 Висновки

В розділах 3 і 4 для дослідження впливу затриманого ЗЗ на статистику нейронної активності було застосовано модель нейрону, яка не враховувала рефрактерний період – короткий час, необхідний на відновлення нервового волокна після пострілу. В розділі 3 було доведено, що послідовність довжин вихідних МІІ збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ не є марківським процесом якогось скінченного порядку. В розділі 4 аналогічне твердження було доведено для гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ. Метою цього розділу було перевірити, чи цей результат залишається справедливим за наявності ненульового рефрактерного періоду, тобто чи наявність рефракції не порушує немарковості.

Для цього було досліджено статистичні характеристики вихідного потоку гальмівного зв'язуючого нейрону із затриманим зворотнім зв'язком і ненульовим рефрактерним періодом. Зокрема, отримано точний аналітичний вираз для густини умовних ймовірностей $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ на двох доменах, що відрізняються лише значеннями змінної t_0. Показано, що вирази на цих двох доменах є різними, тобто густина $P(t_{n+1} \mid t_n, \ldots, t_0)$ з довільної кількістю умов завжди залежить від найбільш ранньої умови t_0. Так доведено немарковість послідовності вихідних МІІ. Таким чином, не зважаючи на те, що наявність рефракції призводить до зменшення кореляцій та ефектів пам'яті в послідовності міжімпульсних інтервалів, вона все ж таки не здатна якісно змінити немарківського характеру нейронної активності системи зі зворотнім зв'язком.

Ми доходимо висновку, що саме наявність затриманого зворотнього зв'язку призводить до немарківської статистики нейронної активності, і вважаємо, що подібної поведінки в системі зі зворотніми зв'язками слід очікувати також при застосуванні інших нейронних моделей та для реальних нейронів.

Разом з тим, для доведення на основі експериментальних даних того, що стохастична активність є марківським процесом порядку m, необхідна тим більша кількість даних, чим більшим є m. Коли так, видається неможливим довести експериментально, що стохастична активність є немарківською. Так само, як неможливо експериментально довести, що деяке число не є раціональним. Ми доводимо тут, що вихідний потік гальмівного ЗНр із затриманим ЗЗ є немарківським на основі вичерпного знання механізму, що генерує вихідний потік. В певному сенсі, мати таке знання еквівалентно володінню нескінченною кількістю експериментальних даних.

ВИСНОВКИ

В дисертації досліджено вплив наявності затриманого зворотнього зв'язку (ЗЗ) на статистику активності імпульсних нейронів. Розглянуто випадки збуджуючого нейрону із затриманим ЗЗ (i), гальмівного нейрону із затриманим ЗЗ (ii) та гальмівного нейрону з рефракцією із затриманим ЗЗ (iii).

• Знайдено явний вигляд та чисельно досліджено одноінтервальну густину ймовірностей для довжин вихідних міжімпульсних інтервалів (МІІ). У випадку (i) знайдена густина ймовірностей має ряд особливостей, зокрема, вона є полімодальною функцією (має декілька максимумів) та містить сингулярність у вигляді зсунутої δ-функції Дірака. Положення δ-функції визначається часом затримки імпульсу в лінії ЗЗ. Порівняння з аналогічним результатом для нейрону без ЗЗ дозволяє зробити висновок про те, що саме наявність затриманого ЗЗ призводить до появи вказаних особливостей в одноінтервальній густині ймовірностей.

• У випадку (ii) одноінтервальна густина ймовірностей також має ряд специфічних особливостей: вона є бімодальною функцією довжини вихідного інтервалу та містить розрив, положення якого визначається часом затримки імпульсу в лінії ЗЗ. Бімодальність одноінтервальної густини ймовірностей означає, що довжини МІІ будуть переважно концентруватися навколо двох значень, що відповідають пікам в густині ймовірностей. Наявність розриву та виникнення бімодальності слід трактувати як результат дії лінії ЗЗ.

• Для випадків (i) і (ii) знайдено явні вирази для довжини середнього вихідного інтервалу та для коефіцієнту варіації (КВ). Показано, що наявність затриманого ЗЗ призводить до збільшення варіативності довжин МІІ збуджуючих та гальмівних нейронів, порівняно з випадком без зворотнього зв'язку.

Отримані значення КВ узгоджуються з експериментальними даними щодо високої варіативності міжімпульсних інтервалів нейронів кори головного мозку ссавців [23].

• Для випадків (i) та (ii) досліджено багатоінтервальну густину ймовірностей для довжин вихідних МІІ. Шляхом аналізу отриманих аналітичних результатів доведено, що довжини сусідніх вихідних МІІ в обох випадках зкорельовані, і, більше того, що послідовність довжин вихідних МІІ не може бути представлена як марківський процес деякого скінченного порядку. Це узгоджується з експериментальними даними для нейронів головного мозку [16, 19, 18, 15, 17].

• Вплив наявності рефракції на статистичні властивості нейрону зі зворотнім зв'язком досліджено на прикладі (iii). Доведено, що і в цьому випадку послідовність довжин вихідних МІІ не є марківським процесом якогось скінченного порядку. Таким чином, не зважаючи на те, що рефракція зменшує ефекти пам'яті в послідовності МІІ, відновити властивість марковості в цій послідовності вона все ж таки не здатна.

• Якісно подібні результати отримано чисельно в результаті заміни моделі зв'язуючого нейрону на модель інтегратор з втратами. Це підштовхує до висновку, що статистичні характеристики вихідного сигналу зумовлені, в основному, сруктурою мережі (архітектурою її зв'язків) і тим, чи є нейрони в ній збуджуючими, чи гальмівними, і в значно меншій мірі – індивідуальними кількісними характеристиками окремих нейронів, чи деталями їх функціонування.

Порівнюючи описані результати з тими, що були раніше отримані для нейрону без ЗЗ, ми доходимо висновку, що наявність затриманого зворотнього зв'язку чинить суттєвий вплив на статистичні властивості активності збуджуючих та гальмівних нейронів. Це має бути враховано при аналізі експериментальних даних щодо активності нейронів в будь-якій рекурентній нейронній мережі.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Adrian E.D. The inpulses produced by sensory nerve endings: Part 1 / E.D. Adrian // J. Physiol. (Lond.) – 1926. – Vol. 61, 49–72.

2. Segundo J.P. Sensitivity of neurons in Aplysia to temporal pattern of arriving impulses / J.P. Segundo, G.P. Moore, L.J. Stensaas, T.H. Bullock // J. Exp. Biol. – 1963. – Vol. 40, 643–667.

3. MacLeod K. Who reads temporal information contained across synchronized and oscillatory spike trains? / K. MacLeod, A. Bäcker, G. Laurent // Nature. – 1998. – Vol. 395, 693–698.

4. Moore J.W. On the site of impulse initiation in a neurone / J.W. Moore, N. Stockbridge, M. Westerfield // J. Physiol. – 1983. – Vol. 336, 301–311.

5. Moore B.C.J. Coding of sounds in the auditory system and its relevance to signal processing and coding in cochlear implants / B.C.J. Moor //, Otology & Neurotology. – 2003. – Vol. 24, 243-254.

6. Hebb D.O. The Organization of Behaviour / D.O. Hebb. – Wiley, New York. – 1949.

7. Eckhorn R. Coherent oscillations: a mechanism for feature linking in the visual cortex? / R. Eckhorn, R. Bauer, W. Jordan, M. Brosch, W. Kruse, M. Munk, H.J. Reitboeck // Biological Cybernetics. – 1988. – Vol. 60, № 2, 121–130.

8. Engel A.K. Temporal coding by coherent oscillations as a potential solution to the binding problem: physiological evidence / A.K. Engel, P. König, A.K. Kreiter, C.M. Gray, W. Singer // Nonlinear Dynamics and Neuronal Networks. – 1991. – Ed. by Schuster H.G., Singer W., VCH Weinheim, p. 3-25.

9. Engel A. K. Direct physiological evidence for scene segmentation by temporal coding / A.K. Engel, P. König, W. Singer // PNAS. – 1991. – Vol. 88, 9136–9140.

10. Damasio A.R. The brain binds entities and events by multiregional activation from convergence zones / A.R. Damasio // Neural Computation. – 1989. – Vol. 1, № 1, 123–132.

11. Leonards U. The influence of temporal phase differences on texture segmentation / U. Leonards, W. Singer, M. Fahle // Vision Research. – 1996. – Vol. 36, № 17, 2689–2697.

12. Llinás R. Content and Context in Temporal Thalamocortical Binding / R. Llinás, U. Ribary, M. Joliot, X.-J. Wang // Temporal Coding in the Brain. – 1994. – Ed. by Buzsáki G., Llinás R., Singer W., Berthoz A., Christen, Y., Springer-Verlag, Berlin, p. 251–272.

13. Cariani P. Temporal codes, timing nets, and music perception / P. Cariani // Journal of New Music Research. – 2001. – Vol. 30, 107–135.

14. Eggemont J.J. Rate and synchronization measures of periodicity coding in cat primary auditory cortex / J.J. Eggemont // Hearing Research. – 1991. –Vol. 56, 153–167.

15. Levine M.W. Firing rates of a retinal neuron are not predictable from interspike interval statistics / M.W. Levin // Biophys. J. – 1980. – Vol. 30, 9–26.

16. Lowen S.B. Auditory-nerve action potentials form a nonrenewal point process over short as well as long time scales / S.B. Lowen, M.C. Teich // J. Acoust. Soc. Am. – 1992. – Vol. 92, 803–806.

17. Ratnam R. Nonrenewal statistics of electrosensory afferent spike trains: Implications for the detection of weak sensory signals / / R. Ratnam, M.E. Nelson // J. Neurosci. – 2000. – Vol. 20, 6672–6683.

18. Nawrot M.P. Serial interval statistics of spontaneous activity in cortical neurons in vivo and in vitro / M.P. Nawrot, C. Boucsein, V. Rodriguez-Molina, A. Aertsen, S. Grün, S. Rotter // Neurocomputing. – 2007. – Vol. 70, 1717–1722.

19. Farkhooi F. Serial correlation in neural spike trains: Experimental evidence, stochastic modelling, and single neuron variability / F. Farkhooi, M. F. Strube-Bloss, M. P. Nawrot // Phys. Rev. E. – 2009. – Vol. 79, 021905.

20. Andersen P. Excitatory synaptic integration in hippocampal pyramids and dentate granule cells / P. Andersen, M. Raastad, J.F. Storm // Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. – Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, 1990. – P. 81–86.

21. Gerstner W. Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity / W. Gerstner, W. Kistler. – Cambridge University Press. – 2002.

22. Vidybida A.K. Input-output relations in binding neuron / A.K. Vidybida // BioSystems – 2007. – Vol. 89, 160–165.

23. Softky W.R. The highly irregular firing of cortical cells is inconsistent with temporal integration of random EPSPs / W.R. Softky, C. Koch // J. Neurosci. – 1993. – Vol. 13, 334–350.

24. Britvina T. A Markov model for interspike interval distributions of auditory cortical neurons that do not show periodic firings / T. Britvina, J.J. Eggermont // Formal Aspects of Computing. – 2007. – Vol. 96, 245–264.

25. Holden A.V. Models of the Stochastic Activity of Neurons / A. V. Holden // Lecture Notes in Biomathematics. – 1976. – Vol. 12, Springer-Verlag, Berlin-New York.

26. Froyland G. Estimating statistics of neural dynamics via Markov chains / G. Froyland, K. Aihara // Biological Cybernetics. – 2001. – Vol. 84, 31–40.

27. Vidybida A.K. Output stream of binding neuron with delayed feedback / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // Eur. Phys. J. B. – 2009. – Vol. 72, 279–287.

28. Vidybida A.K. Output Stream of Binding Neuron with Feedback / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // Knowledge-Based Intelligent System Advancements: Systemic and Cybernetic Approaches, Chapter 10. – 2011. – Ed. by Jozefczyk J., Orski D., Information Science Reference, Hersey, New York, p. 182-215.

29. Vidybida A.K. Firing statistics of inhibitory neuron with delayed feedback. I. Output ISI probability density / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // BioSystems. – 2013. – Vol. 112, № 3, 224–232.

30. Vidybida A.K. Delayed feedback causes non-Markovian behavior of neuronal firing statistics / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // Ukrainian Mathematical Journal. – 2012. – Vol. 64, 1587–1609; Ukrainian Mathematical Journal (Springer). – 2013. – Vol. 64, № 12, 1793-1815.

31. Kravchuk K.G. Firing statistics of inhibitory neuron with delayed feedback. II: Non-Markovian behavior / K.G. Kravchuk, A.K. Vidybida // BioSystems. – 2013. – Vol. 112, № 3, 233–248.

32. Kravchuk K. Non-Markovian spiking statistics of a neuron with delayed feedback in presence of refractoriness / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Mathematical Biosciences and Engineering. – 2014. – Vol. 11, № 1, 81-104.

33. Kravchuk K. Non-markovian property of the output stream of neuron with delayed feedback // K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Modern Problems of Theoretical Physics, Bogolyubov Kyiv Conference, December 22-26: Program & Abstracts. – Ukraine, Kyiv, 2009. – P. 53.

34. Vidybida A.K. Output stream of binding neuron with delayed feedback is non-markovian / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // The 2nd International Biophysics Congress and Biotechnology at GAP (Southeastern Anatolian Project) & the 21st National Biophysics Congress, October 05-09: Book of Abstracts. – Turkey, Diyarbakır, 2009. – P. OP-20.

35. Кравчук К. Немарковість вихідного потоку зв'язуючого нейрону зі збуджуючим затриманим зворотнім зв'язком / Кравчук К., Відибіда О.К. // Матеріали XI конференції з біоніки, біокібернетики та прикладної біофізики, 4–6 листопада. – Україна, Київ, 2010. – Стор. 54.

36. Відибіда О.К. Вихідний потік зв'язуючого нейрону з гальмівним затриманим зворотнім зв'язком / О.К. Відибіда, К.Г. Кравчук // Матеріали XI конференції з біоніки, біокібернетики та прикладної біофізики, 4–6 листопада. – Україна, Київ, 2010. – Стор. 20.

37. Kravchuk K. The influence of shunting inhibitory feedback on the output stream of a single neuron / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Modern Problems of Theoretical Physics: Young Scientists Conference, December 22-24: Program & Abstracts. – Ukraine, Kyiv, 2010. – P. 47.

38. Кравчук К. Немарковість вихідного потоку збуджуючого зв'язуючого нейрону із затриманим зворотнім зв'язком / Кравчук К., Відибіда О.К. // 11-та Всеукраїнська школа-семінар та конкурс молодих вчених зі статистичної

фізики та теорії конденсованої речовини, 1–3 червня: збірка тез. – Україна, Львів, 2011. – Стор. 28.

39. Відибіда О.К. Вихідний потік гальмівного зв'язуючого нейрону із затриманим зворотнім зв'язком / О.К. Відибіда, К.Г. Кравчук // 11-та Всеукраїнська школа-семінар та конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 1–3 червня: збірка тез. – Україна, Львів, 2011. – Стор. 48.

40. Kravchuk K. Delayed feedback results in non-Markovian statistics of neuronal firing / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // 8-th European Conference on Mathematical and Theoretical Biology and Annual Meeting of the Society for Mathematical Biology, June 28 — July 2: Book of abstracts. – Poland, Krakow, 2011. – P. 536.

41. Kravchuk K. Output stream of excitatory binding neuron with delayed feedback is non-Markovian / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // XI Харківська конференція молодих вчених з радіофізики, електроніки, фотоніки та біофізики, 29 листопада — 1 грудня: збірка тез. – Україна, Харків, 2011. – P. BIO-13.

42. Vidybida A.K. Output stream of inhibitory binding neuron with delayed feedback / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // XI Харківська конференція молодих вчених з радіофізики, електроніки, фотоніки та біофізики, 29 листопада — 1 грудня: збірка тез. – Україна, Харків, 2011. – P. BIO-12.

43. Kravchuk K. Output stream of inhibitory binding neuron with delayed feedback is not a Markovian one / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Modern Problems of Theoretical Physics: III Young Scientists Conference, December 21-23: Program & Abstracts. – Ukraine, Kyiv, 2011. – P. 24.

44. Кравчук К. Немарковість вихідного потоку гальмівного зв'язуючого нейрону із затриманим зворотнім зв'язком / К. Кравчук, О.К. Відибіда // 12-та Всеукраїнська школа-семінар та конкурс молодих вчених зі статистичної фізики та теорії конденсованої речовини, 30 травня – 1 червня: збірка тез. – Україна, Львів, 2012. – Стор. 35.

45. Kravchuk K. Delayed feedback results in non-Markovian statistics of neural firing – Generalization to high-order Markov processes / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // BIOCOMP2012 Mathematical Modeling and Computational Topics in Biosciences, June 4–8: Abstracts. – Italy, Vietri sul Mare, 2012. – P.116-117.

46. Vidybida A.K. Output stream of inhibitory neuron with delayed feedback / A.K. Vidybida, K.G. Kravchuk // BIOCOMP2012 Mathematical Modeling and Computational Topics in Biosciences, June 4–8: Abstracts. – Italy, Vietri sul Mare, 2012. – P.173-175.

47. Kravchuk K. Non-markovian spiking statistics of a neuron with delayed feedback in the presence of refraction / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Neural Coding 2012: 10th International workshop, September 2–7: Book of Abstracts. – Czech Republic, Prague, 2012. – P. 69–70.

48. Kravchuk K. Effect of delayed feedback presence on spiking statistics of a neuron with refraction / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // Modern Problems of Theoretical Physics: IV Young Scientists Conference, October 23-26: Program & Abstracts. – Ukraine, Kyiv, 2012. – P. 45–46.

49. Kravchuk K. Delayed feedback results in non-Markov statistics of neuronal activity / K. Kravchuk, A.K. Vidybida // 29-th European Meeting of Statisticians, 20-25 July: Abstract Book. – Hungary, Budapest, 2013. – P.312-313.

50. Ramón y Cajal S. Histologie du systéme nerveux de l'homme et des vertébrés / S. Ramón y Cajal. – Maloine, Paris, 1909–1911.

51. Nicholls J.G. From Neuron to Brain / J.G. Nicholls, A.R. Martin, B.G. Wallace P.A. Fuchs. – Sinauer Associates, Sunderland, Massachusets, 2001. – 672 p.

52. Kettenmann H. Neuroglia / H. Kettenmann, B.R. Ransom. – Oxford Univ. Press, New York, 1995.

53. Newman E. The Müller cell: A functional element of the retina / E. Newman, A. Reichenbach // Trends Neurosci. – 1996. – Vol. 19, 307–312.

54. Kuffler S.W. Glia in the leech central nervious system: Physiological properties and neuron-glia relashionship / S.W. Kuffler, D.D. Potter // J. Neurophysiol. – 1964. – Vol. 27, 290–320.

55. Hodgkin A.L. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve/ A.L. Hodgkin, A.F. Huxley// J. of Physiology. – 1952. – Vol. 117, № 4, 500–544.

56. Hodgkin A.l. Measurement of current-voltage relations in the membrane of the giant axon of Loligo / A.L. Hogdkin, A.F. Huxley, B. Katz // J. Physiol. – 1952. – Vol. 116, 424–448.

57. Hodgkin A.L. The Conduction of the Nervous Impulse / A.L. Hodgkin. – Liverpool University Press, Liverpool, 1971.

58. Brannstrom T. Quantitative synaptology of functionally different types of cat medial gastrocnemius α-motoneurons / T. Brannstrom // J. Compar. Neurol. – 1993. – Vol. 330, №3, 439–454.

59. Rossant C. Fitting neuron models to spike trains / C. Rossant, D.F.M. Goodman, B. Fontaine, G. Platkiewicz, A.K. Magnusson, R. Brette // Front. Neurosci. – 2011. – Vol. 5, № 9, DOI: 10.3389/fnins.2011.00009.

60. Miles R. Synaptic excitation of inhibitory cells by single CA3 hippocampal pyramidal cells of the guinea-pig in vitro / R. Miles // J. Physiol. – 1990. – Vol. 428, 61–77.

61. Barbour B. Synaptic currents evoked in Purkinje cells by stimulating individual granule cells / B. Barbour // Neuron. – 1993. – Vol. 11, 759-769.

62. Andersen P. Synaptic integration in hippocampal neurons / P. Andersen // Fidia Research Foundation Neuroscience Award Lectures. – Raven Press Ltd, New York, 1991. – P. 51-71.

63. Langley J.N. / On the Mechanism of the Movements of the Iris J.N. Langley, H.K. Anderson // J. Physiol. – 1892. – Vol. 13, № 6, 554–597.

64. Elliott T.R. / Antiperistalsis and other muscular activities of the colon // T.R. Elliott // J. Physiol. – 1904. – Vol. 31, 272–304.

65. Katz B. A study of synaptic transmission in the absence of nerve impulses/ B. Katz, R. Miledi // J. Physiol. – 1967. – Vol. 192, 407–436.

66. Coombs J.S. / The specific ionic conductances and the ionic movements across the motoneuronal membrane that produce inhibitory post-synaptic potential/ J.S. Coombs, J.C. Eccles, P. Fatt // J. Physiol. – 1955. – Vol. 130, 326–373.

67. Ghosh-Dastidar S. Spiking neural networks / S. Ghosh-Dastidar, H. Adeli // International Journal of Neural Systems. – 2009. – Vol. 19, 295–308.

68. Staras K. Electrophysiological and behavioral analysis of lip touch as a component of the food stimulus in the snail Lymnaea / K. Staras, G. Kemenes, P.R. Benjamin // J. Neurophysiol. – 1999. – Vol. 81, №3, 1261–1273.

69. Garcia U. Excitatory action of γ-aminobutyric acid, (GABA) on crustacean neurosecretory cells / U. Garcia, C. Onetti, R. Valdiosera, H. Aréchiga // Cell. Mol. Neurobiol. – 1994. – Vol. 14, 71–88.

70. Borisyuk R. / Modelling the connectome of a simple spinal cord / R. Borisyuk A.K. Al Azad, D. Conte, A. Roberts, S.R. Soffe // Front. Neuroinform. – 2011. – Vol. 5, № 20, DOI: 10.3389/fninf.2011.00020.

71. Kistler W. M. Dynamical working memory and timed responses: the role of reverberating loops in the olivo-cerebellar system / W.M. Kistler, C.I. De Zeeuw // Neural Computation. – 2002. – Vol. 14, 2597–2626.

72. Yeo B.T. The organization of the human cerebral cortex estimated by intrinsic functional connectivity / B.T. Yeo, F.M. Krienen, J. Sepulcre, M.R. Sabuncu, D. Lashkari, M. Hollinshead, J.L. Roffman, J.W. Smoller, L. Zollei, J.R. Polimeni, B. Fischl, H. Liu, R.L. Buckner // Journal of Neurophysiology. – 2011. – Vol. 106, №3, 1125–1165.

73. Takahashi E. Developing Neocortex Organization and Connectivity in Cats Revealed by Direct Correlation of Diffusion Tractography and Histology / E. Takahashi, G. Dai, G.D. Rosen, R. Wang, K. Ohki, R.D. Folkerth, A.M. Galaburda, V.J. Wedeen, P.E. Grant // Cerebellar Cortex. – 2010. – Vol. 21, №1, 200–211.

74. Takahashi E. Development of Cerebral Fiber Pathways in Cats Revealed by Diffusion Spectrum Imaging / E. Takahashi, G. Dai, R. Wang, K. Ohki, G.D.

Rosen, A.M. Galaburda, P.E. Grant, V.J. Wedeen // Neuroimage. – 2010. – Vol. 49, №2, 1231–1240.

75. Augustinack J.C. Direct visualization of the perforant pathway in the human brain with ex vivo diffusion tensor imaging / J.C. Augustinack, K. Helmer, K.E. Huber, S. Kakunoori, L. Zöllei, B. Fischl // Frontiers in Human Neuroscience. – 2010. – Vol. 4, № 42, 1–13.

76. Gluss B. A model for neuron firing with exponential decay of potential resulting in diffusion equations for probability density/ B. Gluss // Bull. Math. Biophys. – 1967. – Vol. 29, 233–243.

77. Johannesma P.I.M. Diffusion models for the stochastic activity of neurons / P.I.M. Johannesma // Neural networks – 1968. – Ed. by Caianiello R., Springer, Berlin, 116–144.

78. Ricciardi L.M. Diffusion Processes and Related Topics in Biology / L.M. Ricciardi. – 1977. – In Lecture Notes in Biomathematics, 14. Berlin: Springer.

79. Buonocore A. A simple algorithm to generate firing times for leaky integrate-and-fire neuronal model / A. Buonocore, L. Caputo, E. Pirozzi, M.F. Carfora // Mathematical Biosciences and Engineering – 2014. – Vol. 11, № 1, 1–10.

80. Burkitt A.N. A review of the integrate-and-fire neuron model: I. Homogeneous synaptic input / A.N. Burkitt // Biological Cybernetics. – 2006. – Vol. 95, 1–19.

81. Cupera J. Diffusion approximation of neuronal models revisited / J. Cupera // Mathematical Biosciences and Engineering – 2014. – Vol. 11, №1, 11–25.

82. Ditlevsen S. The Morris–Lecar neuron model embeds a leaky integrate-and-fire model / S. Ditlevsen, P. Greeenwood // J. Math. Biol. – 2013. – Vol. 67, № 2, 239–259.

83. Lánský P. The stochastic diffusion models of nerve membrane depolarization and interspike interval generation / P. Lánský, S. Sato / Journal of the Peripheral Nervous System. – 1999. – Vol. 4, 27–42.

84. Benedetto E. A first passage problem for a bivariate diffusion process: Numerical solution with an application to neuroscience when the process is Gauss-Markov / E. Benedetto, L. Sacerdote, C. Zucca // J. Comput. Appl. Math. – 2013. – Vol. 242, 41–52.

85. Capicelli R.M. Diffusion approximation and the first passage time for a model neuron / R.M. Capochelli, L.M. Ricciardi // Kybernetik– 1971. – Vol. 8, 214–223.

86. Tuckwell H.C. Introduction to theoretical neurobiology / H.C. Tuckwell. – Cambrigde University Press, Cambridge, UK. – 1988.

87. Tuckwell, H.C. Stochastic processes in the neurosciences / H.C. Tuckwell. – Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia. – 1989.

88. Відибіда О.К. Вихідний потік зв'язуючого нейрона / О.К. Відибіда // Український математичний журнал. – 2007. – Vol. 59, №12, 1619–1638.

89. Колмогоров А.Н. Основные понятия теории вероятностей / А.Н. Колмогоров. – ГНТИ, Москва. – 1936.

90. Гнеденко Б.В. Курс теории вероятностей / Б.В. Гнеденко. – Шестое издание, Наука, Москва. – 1988.

91. Feller W. An introduction to probability theory and its applications / W. Feller. – Wiley, New York. – 1968. – p. 464–466.

92. Doob J.L. Stochastic Processes / J.L. Doob. – John Wiley & Sons, Inc., New York; Chapman & Hall, Limited, London, 1953.

93. Noble D. The threshold conditions for initiation of action potentials by excitable cells / D. Noble, R.B. Stein // J. Physiol. – 1966. – Vol. 187, 129–162.

94. Vidybida A.K. Neuron as time coherence discriminator / A.K. Vidybida // Biol. Cybern. – 1996. – Vol. 74, 539–544.

95. Vidybida A.K. Information processing in a pyramidal-type neuron / A.K. Vidybida // BioNet'96 - Biologieorientierte Informatik und pulspropagierende Netze, 3-d Workshop 14-15 Nov. – Ed. by Heinz G., Berlin: GFaI, Germany ISBN 3-00-001107-2, 1996. – P. 96–99.

96. Vidybida A.K. Inhibition as binding controller at the single neuron level / A.K. Vidybida // BioSystems. – 1998. – Vol. 48, 263–267.

97. Knight B.W. Dynamics of encoding in a population of neurons / B.W. Knight // J. Gen. Physiol. – 1972. – Vol. 59, 734–766.

98. Stein R.B. A theoretical analysis of neuronal variability / R.B. Stein // Biophys. J. – 1965. – Vol. 5, 173–194.

99. Segundo J.P. Input-output relations in computer-simulated nerve cell / J.P. Segundo, D. Perkel, H. Wyman, H. Hegstad, G.P. Moore // Kybernetic. – 1968, – Vol. 4, 157–171.

100. Vidybida A.K. Output stream of binding neuron with instantaneous feedback / A.K. Vidybida // Eur. Phys. J. B. – 2008. – Vol. 65, 577–584; Erratum: Eur. Phys. J. B – 2009. – Vol. 69, 313.

101. Vidybida A. K. Stochastic models / A.K. Vidybida. – NAS of Ukraine, Kyiv. – 2006.

102. Aroniadou-Anderjaska V. Dendrodendritic recurrent excitation in mitral cells of the rat olfactory bulb / V. Aroniadou-Anderjaska, M. Ennis, M.T. Shipley // J. Neurophysiol. – 1999. – Vol. 82, 489–494.

103. Bacci A. Functional autaptic neurotransmission in fast-spiking interneurons: A novel form of feedback inhibition in the neocortex / A. Bacci, J.R. Huguenard and D.A. Prince // J. Neurosci. – 2003. – Vol. 23, 859–866.

104. Bacci A. Long-lasting self-inhibition of neocortical interneurons mediated by endocannabinoids / A. Bacci, J.R. Huguenard, D.A. Prince // Nature. – 2004. – Vol. 431, 312–316.

105. Bekkers J.M. Excitatory and inhibitory autaptic currents in isolated hippocampal neurons maintained in cell culture / J.M. Bekkers, C.F. Stevens // PNAS. – 1991. – Vol. 88, 7834–7838.

106. Chan-Palay V. The recurrent collaterals of Purkinje cell axons: A correlated study of rat's cerebellar cortex with electron microscopy and the Golgi-method / V. Chan-Palay // Z. Anat. Entwicklungsgesch. – 1971. – Vol. 134, 210–234.

107. Lübke J. Frequency and dendritic distribution of autapses established by layer 5 pyramidal neurons in the developing rat neocortex: Comparison with synaptic innervation of adjacent neurons of the same class / J. Lübke, H. Markram, M. Frotscher, B. Sakmann // J. Neurosci. – 1996. – Vol. 16, 3209–3218.

108. Nicoll R.A. Self-excitation of olfactory bulb neurones / R.A. Nicoll, C.E. Jahr // Nature. – 1982. – Vol. 296, 441–444.

109. Park M.R. Recurrent inhibition in the rat neostriatum / M.R. Park, J.W. Lighthall, S.T. Kitai // Brain Res. – 1980. – Vol. 194, 359–369.

110. Tamás G. Massive autaptic self-innervation of GABAergic neurons in cat visual cortex / G. Tamás, E.H. Buhl, P. Somogyi // J. Neurosci. – 1997. – Vol. 17, 6352–6364.

111. Van der Loos H. Autapses in neocortex cerebri: Synapses between a pyramidal cell's axon and its own dendrites // H. Van der Loos, E.M. Glaser // Brain Res. – 1972. – Vol. 48, 355–360.

112. Smith T.C. Self-inhibition of olfactory bulb neurons / T.C. Smith, C.E. Jahr // Nature Neuroscience. – 2002. – Vol. 5, № 8, 760–766.

113. Wu Y. Properties of short-term synaptic depression at larval neuromuscular synapses in wild-type and temperature-sensitive paralytic mutants of drosophila / Y. Wu, F. Kawasaki, R.W. Ordway // J. Neurophysiol. – 2005. – Vol. 93, 2396–2405.

114. Chacron M.J. Delayed excitatory and Inhibitory feedback shape neural information transmission / M.J. Chacron, A. Longtin, L. Maler// Phys. Rev. E. – 2004. – Vol. 72, 051917.

115. Doiron B. Oscillatory activity in Electrosensory Neurons Increases with the Spatial Correlation of the Stochastic Input Stimulus/ B. Doiron, B. Lindner, A. Longtin, L. Maler, J. Bastian // Phys. Rev. Lett. – 2004. – Vol. 93, № 4, 048101.

116. Nawrot M.P. Measurement of variabiility dynamics in cortical spike trains/ M.P. Nawrot, C. Boucsein, V. Rodriguez-Molina, A. Riehle, A. Aertsen, S. Rotter// Journal of Neuroscience Methods. – 2008. – Vol. 169, 374–390.

117. Buszáki G. Rhythms of the Brain / G. Buszáki. – Oxford University Press, New York, 2006.

118. Stevens C.F. Input synchrony and the irregular firing of cortical neurons / C.F. Stevens, A.M. Zador // Nature Neuroscience. – 1998. – Vol. 1, 210–216.

119. Schmidt R.F. Fundamentals of Neurophysiology / R.F. Schmidt – Springer, 1981.

120. Devanne H. Input-output properties and gain changes in the human corticospinal pathway / H. Devanne, B.A. Lavoie, C. Capaday // Experimental Brain Research. – 1997. – Vol. 114, №2, 329–338.