

# AZ INGERÜLETÁTVITEL VALÓSZÍNŰSÉGE EGY EGYSZERŰ KONVERGENS KAPCSOLÁSÚ INTERNEURONÁLIS SYNOPSIS-MODELLBEN

(Előzetes közlemény)

RÉNYI ALFRÉD és SZENTÁGOTHAJ JÁNOS<sup>1)</sup>

## Bevezetés

A jelen dolgozat az idegrendszer működésével kapcsolatos egyes problémákat próbál valószínűségi számítási módszerekkel tárgyalni. Mindenekelőtt ismertetjük a problémák ideganatómiai vonatkozásait.

Az idegelemek jelzéseket továbbítanak. A terjedő idegingerület „minden vagy semmi”-jellege folytán az egyes idegelemre vonatkoztatva egy adott pillanatban csak kétféle jelzés lehetséges: az idegelem vagy ingerületi állapotban lehet, vagy nem. Az ilyen elemi jelzés információs értékét az határozza meg, vajon a láncszerűen egymás után kapcsolt idegelemek közötti *interneuronális synapsisokon* az ingerület átvezetődik-e vagy nem. Ismerünk olyan idegelem közötti kapcsoló berendezéseket, melyeknél az egyik ingerületi állapota gyakorlatilag biztosan átterjed a vele összefüggésben levő másik idegelemre, tehát 100%-os valószínűséggel. Ezeket a synapsisokat az érintkezési felszín speciális alakulása mellett anatómiaiilag az jellemzi, hogy egy idegelem láncszerűen kapcsolódik a másikhoz, a kapcsolás tehát lineáris (1. ábra). Ez az eset azonban aránylag ritka. Sokkal gyakoribb és az idegrendszer elemi működésének egy fontos alapelvét mutatja a neuronok *konvergens* kapcsolódása. Ez esetben a 2. A ábrán látható módon több neuron idegnyúlványa *konvergál* egy következő neuron felé és így ehhez több odavezető neuron kapcsolódik.

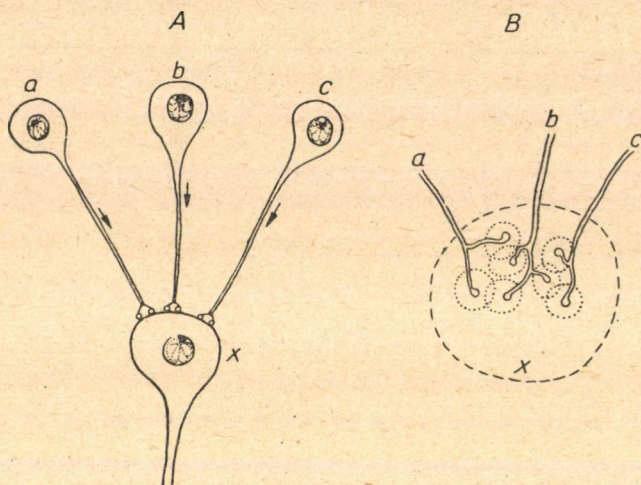


1. ábra

Élettani észleletek alapján ma az a felfogás, hogy ilyen konvergens neuronkapcsolás mellett egyetlen odavezető elem ingerületi hulláma, például sémánkban az „a” neuroné egymaga nem képes terjedő ingerületi hullámot

<sup>1)</sup> A Pécsi Orvostudományi Egyetem Anatómiai Intézetének igazgatója.

keltetni a synapsisutáni „ $x$ ” neuronban. A jelzés tehát elakad. Annak, hogy „ $x$ ”-neuron ingerületbe kerüljön (egyéb feltételek között, melyekről itt nem szólunk) különleges tér- és időbeli feltételei vannak. Egyrészt az, hogy felületének legalább bizonyos kritikus méretű összefüggő része legyen érintkezésben ingerületben levő odavezető idegelemekkel. Másrészt, ez közel egyidőben vagy legfeljebb 0,2 msec időhatáron belül történjen. Ennek ma általánosan elfogadott magyarázata az, hogy az odavezető neuron idegnyúlványának ingerületi állapota a synapsis utáni neuron (esetünkben „ $x$ ”) felületén a kettő érintkezési pontjai körül csupán kis területre kiterjedő és igen rövid ideig tartó helyi ingerületi állapotot kelt. Terjedő jellegű idegingerület az „ $x$ ” neuronban akkor keletkezik, ha elégséges számú és felületű lokális ingerületi állapot területei egybefolynak [1].



2. ábra

Ebből a 2. ábrán bemutatott egyszerű példa esetében az következik, hogy még „ $a$ ” és „ $c$ ” odavezető neuron egyidejű ingerülete sem képes ingerületre bírni „ $x$ ” neuront, mert, bár az időbeli feltételek megválnának, de a térbeli feltételek nincsenek meg. A két odavezető neuron által keltett lokális ingerületi állapot felszíni összege ugyan elégséges volna, de az egymás közötti távolság túl nagy. Ezt a 2. ábra B része illusztrálja, mely felülnézetben mutatja „ $x$ ” neuron felületének egy részét. Az odavezető neuronok érintkezési felszínei körül rájzolt pontozott körök jelzik a lokális ingerületi állapot kiterjedését, melyek „ $a$ ” és „ $c$ ” részéről nem, de „ $a-b$ ” vagy „ $b-c$ ” synapsis-előtti neuronok egyidejű ingerülete esetében összeolvadnak és így a térbeli feltételt kielégítik. Ez a folyamat az idegműködésben alapvető „*spatialis summatio*”, mely a legtöbb esetben eldönti azt, hogy egy adott jelzés a következő kapcsoláson továbbhalad vagy nem. Minthogy a legtöbb neuron nem egy érintkezéssel bír, hanem több ága révén több más neuronnal való kapcsolódásban résztvesz (*divergencia*) és a terjedő jellegű idegingerület egy neuron minden ágában egyformán szétterjed, az idegingerület útját az dönti el, hogy mely synapsisokban vannak meg a feltételek az ingerület átvezetésére.

A valóságban a helyzet rendszerint nem oly egyszerű, mint sematikus ábráinkon feltüntettük. Erre jellemző adat, hogy a legjobban ismert működésű gerincvelői mozgató neuronok mindegyikének felületén többszáz odavezető neuron ér véget egy-egy gömbalakú érintkezéssel. Az ingerület átvezetésének vizsgálatát nagymértékben le lehet egyszerűsíteni azzal, hogy az átvezetés időbeli feltételét biztosítjuk. Ez aránylag egyszerűen elérhető azáltal, hogy az odavezető neuronokat egyidőben ingereljük elektromosan, vagy ha ezek vezetési sebessége nem egyforma, a vizsgált neuronrendszerre konvergáló különböző odavezető rendszereket külön-külön oly időpontokban ingereljük, hogy az ingerületek egyidőben érkezzenek be a vizsgált synapsishoz. Ezután meg lehet vizsgálni a térbeli összegeződés („spatialis summatio”) feltételeit annak felhasználásával, hogy még azonos pályarendszer különböző idegelemei is különböző ingerküszöbvel bírnak. Az elektromos inger erősségének igen fokozatos emelésével előbb az odavezető rendszer egyetlen vagy néhány leg-alacsonyabb ingerküszöbű tagját hozzuk ingerületbe, majd fokozatosan emelve erősségét, mind több és végül egy bizonyos erősségnél valamennyi odavezető elemet egyidejűleg ingerületbe hozzuk. Ugyanekkor a synapsis utáni „x” neuronok elvezető idegnyúlványai által alkotott köteg akciós áramának elvezetésével és regisztrálásával a keletkező feszültségből követni lehet az ingerületbe jutott synapsis utáni (elvezető — esetünkben „x”) neuronok számának emelkedését. Így tapasztalati függvényt nyerünk, mely az odavezető egyidőben ingerületben levő neuronok mennyisége és azon elvezető neuronok mennyisége közötti összefüggést adja meg, melyekre az ingerület átvezetést nyert. Különböző synapsisrendszerek közötti ilyen tapasztalati függvények alakja más és más lehet [2]. Feltételezzük, hogy ezt a szereplő odavezető (synapsis előtti) és elvezető (synapsis utáni) neuronok számaránya, a synapsis előtti neuronok elágazódási foka, tehát a konvergencia mértéke és az dönti el, hogy a különböző synapsis előtti neuronok végződéseinek alakja (mérete, stb.), valamint főleg elrendeződése a synapsis utáni neuron sejttestén milyen. Ezen adatok nagy részét szövettani vizsgálattal meg lehet állapítani.

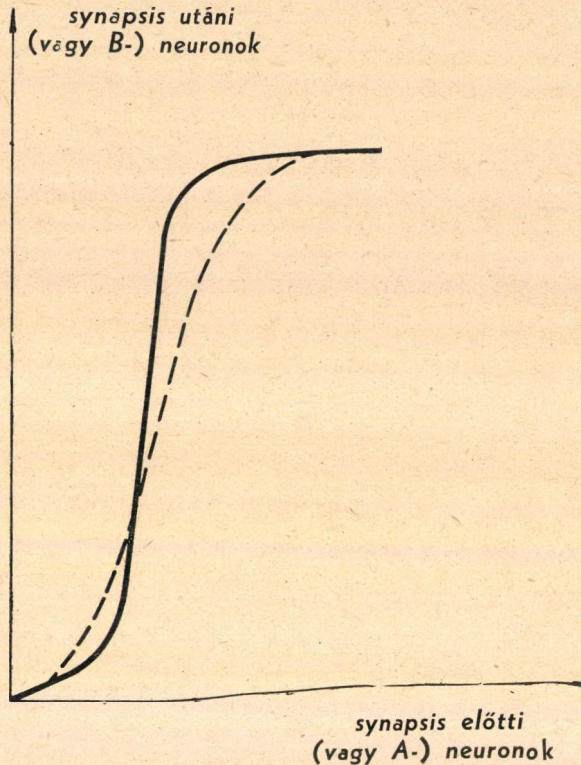
Az egyetlen lényeges adat, melyet eddig még megközelítőleg sem sikerült megállapítani, az, hogy a synapsis utáni sejt felületének mely hányadán, vagy abszolút értelemben mekkora és milyen alakú felületrészen az érintkezések milyen hányadának kell egyidőben ingerületben lenni ahhoz, hogy az ingerület átvitelének „spatialis” feltételei biztosítottak legyenek. Ezért az idegingerület synaptikus átviteléről alkotott fentebb kifejtett elképzeléseink mindmáig hypothetikusak maradtak.

Úgy véljük, hogy a valószínűségszámítás ez esetben egy lépéssel közelebb vihet bennünket a kérdés megoldásához. Ha valamely konkrét synapsisrendszer anatómiai adataiból (konvergencia foka, végzések száma, elrendeződése stb.) valószínűségi modellt szerkesztünk, és egyelőre (életteni támpontok alapján) önkényesen felvesszük azokat a „spatialis” feltételeket, melyekkel kísérletet kívánunk tenni, egy valószínűségi függvényt nyerünk, *mely megadja, hogy az adott anatómiai szerkezetű synapsisrendszer az általunk önkényesen felvett „spatialis” feltételek mellett a synapsis előtti neuronok ingerületének átvezetését miként biztosítja*. Igaz, hogy a felvehető „spatialis” feltételek különböző formáinak száma elméletileg végtelen, mégis, a gyakorlatban aránylag kevés alapesetet kell csupán figyelembe vennünk. Amennyiben valamely ily módon nyert valószínűségi függvény közeli hasonlóságot mutatna a modellünk alapját képező rendszer fent elmondott módon élettani észleletek

alapján nyert tapasztalati függvényével, ez arra utal, hogy az egyelőre önkényesen felvett „spatialis” feltételek lényegében megegyeznek a tényleges feltételekkel. Ily módon ellenőrizhetjük a synaptikus ingerületi átvezetésről alkotott mai elképzeléseink helyességét.

### 1. §. A gerincevelő motorikus neuronjai

Első megközelítésben egy aránylag egyszerű konvergens típusú synapsis-rendszer modelljét vesszük fel, mely elvben hasonlít a gerincevelői mozgató neuronok synapsisrendszeréhez. Természetesen nem az egész gerincevelő



3. ábra

valamennyi mozgató neuronját vehetjük tekintetbe, hanem csupán egy körülírt magvát. Legyen a mozgató neuronokhoz vezető synapsiselőtti  $A$ -neuronok száma  $N$  ( $\approx 50\,000$ ), a synapsisutáni (gerincevelői mozgató)  $B$ -neuronok száma  $n$  ( $\approx 1000$ ).

Minden  $A$  neuronból  $l$  számú kollaterális ágazik le, és mindegyik más-más  $B$  neuronhoz vezet; a  $B$  neuronokat első közelítésként hengeralakúnak tekintjük, amely henger palástjához a végágak egy gömbalakú „talpacskával” csatlakoznak ( $l$  értéke kb. 10). Egy  $B$ -neuronra tehát átlagban  $Nl/n$  „talp” jut ( $\approx 500$ ). A kérdés mármost az, hogy ha az  $A$  neuronok  $q$  hányada, tehát  $M = qN$  számú  $A$  neuron közvetít ingert, a  $B$  neuronok

hányadrésze jön ingerületbe és továbbítja az ingert (ezt a hányadot a következőkben  $f(q)$ -val jelöljük és az  $f(q)$ -t mint  $q$  függvényét ábrázoló görbét átvitel-görbének nevezzük), ha ahhoz, hogy egy  $B$  neuron ingerületbe jöjjön, az szükséges, hogy a palástjának legalább  $\beta$ -adrésze ( $\beta \approx 0,1$ ) befutó talpak legalább  $\gamma$ -adrésze ( $\gamma \approx 0,3$ ) ingert közvetítsen.

A probléma matematikai tárgyalásának leegyszerűsítése érdekében a következő, megengedhetőnek tűnő feltevéseket tesszük:

1. Feltesszük, hogy az  $A$  neuronoknak a  $B$  neuronokkal való összekötése úgy történik, hogy minden  $A$  neuronhoz egymástól függetlenül taláalomra kiválasztunk  $l$  számú  $B$  neuront, és azzal kötjük össze. Ily módon annak a valószínűsége, hogy egy  $B$  neuron palástjához  $k$  számú talpacska csatlakozik,

$$(1) \quad P_k = \binom{N}{k} \left(\frac{l}{n}\right)^k \left(1 - \frac{l}{n}\right)^{N-k}.$$

Mivel  $\frac{l}{n}$  kicsiny, a Poisson-közelítést alkalmazhatjuk:

$$(1') \quad P_k \sim \frac{(Nl/n)^k e^{-Nl/n}}{k!}.$$

Mivel  $Nl/n$  nagy szám, a normális eloszlással való közelítés alkalmazható és így

$$(1'') \quad P_k \sim \frac{1}{\sqrt{2\pi Nl/n}} e^{-\frac{(k - Nl/n)^2}{2Nl/n}}.$$

Ennélfogva az egy  $B$  neuronon végződő talpacsák száma a neuronok túlnyomó többségénél (1000 közül kb. 997 esetben)  $Nl/n - 3\sqrt{Nl/n}$  és  $Nl/n + 3\sqrt{Nl/n}$  közé esik. Feltehetjük tehát, hogy egy neuron palástján  $T = Nl/n + 3\sqrt{Nl/n}$  talpacska számára van hely, ezen helyeknek azonban egy törtrésze nincs feltétlenül betöltve. A reális adatok mellett a talphelyek száma kereken  $T = 570$ , ebből azonban átlagban csak 500 hely van „betöltve”.

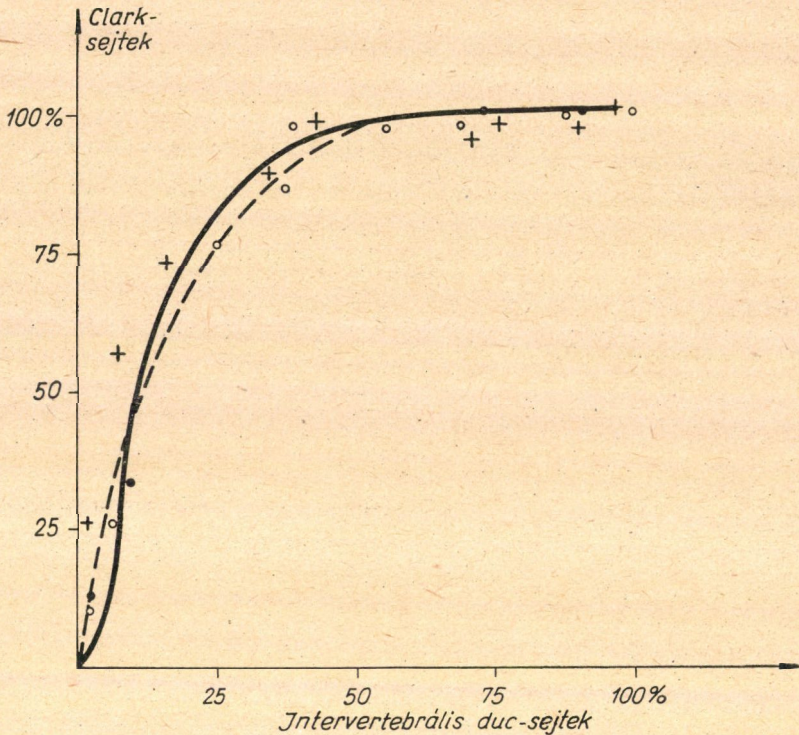
2. Feltesszük, hogy a  $T$  talphely a hengerpaláston  $r$  alkotó menti „sáv”-ban helyezkedik el, és minden sávban  $s$  talphely van. Az egyszerűség kedvéért legyen  $r = 1/\beta$ , és így, mivel  $rs = T$ ,  $s = T\beta$ . Feltesszük, hogy egy  $B$  neuron akkor jön ingerületbe, ha van olyan sáv a palástján, amelynek talpacskaik közül legalább  $T\beta\gamma$  számú ingert közvetít.

Az 1. és 2. feltevések mellett mármost a probléma a következőképpen oldható meg. Ha az  $A$  neuronok közül  $M = Nq$  közvetít ingert ( $0 < q \leq 1$ ), akkor annak a valószínűsége, hogy tetszőleges  $B$  neuronhoz csatlakozó talpacsák közül pontosan  $k$ -hoz érkezzék inger

$$(2) \quad P_k(M) = \binom{M}{k} \left(\frac{l}{n}\right)^k \left(1 - \frac{l}{n}\right)^{M-k},$$

és így a Poisson-közelítéssel

$$(2') \quad P_k(M) \sim \frac{(Ml/n)^k e^{-Ml/n}}{k!}.$$



4. ábra

Mármint, ha  $W_k$  jelenti annak a valószínűségét, hogy a  $k$  talpon érkező inger a  $B$  sejtet ingerületbe hozza, akkor feltevésünk szerint

$$(3) \quad W_k = 1 - \sum_{\substack{0 \leq k_i \leq T\beta\gamma, \\ \sum_{i=1}^{1/\beta} k_i = k}} \frac{1}{k_1! k_2! \dots k_{1/\beta}!} \beta^k$$

(Ha  $1/\beta$  és  $T\beta\gamma$  nem egész számok, természetesen a legközelebbi egész számmal helyettesítendők; a jelölésben ezt nem tüntetjük fel. Ha  $T\gamma < k$ , az összeg üres és értékeként 0-t kell venni.)

Ennélfogva annak a valószínűsége, hogy egy  $B$  neuron ingerületbe jöjjön, ha az  $A$  neuronok  $q$ -adrésze közvetít ingert

$$(4) \quad f(q) = \sum_{k=0}^{\infty} P_k(M) W_k = 1 - \sum_{\substack{0 \leq k_i \leq T\beta\gamma, \\ \sum_{i=1}^{1/\beta} k_i = k, \\ 0 \leq k \leq T\gamma}} \frac{\left(\frac{Ml\beta}{n}\right)^k e^{-\frac{Ml}{n}}}{k_1! k_2! \dots k_1! \frac{1}{\beta}}$$

és így

$$(4') \quad f(q) = 1 - \left[ e^{-\alpha} \left( 1 + \frac{\alpha}{1!} + \frac{\alpha^2}{2!} + \dots + \frac{\alpha^{T\beta\gamma}}{(T\beta\gamma)!} \right) \right]^{\frac{1}{\beta}}$$

ahol  $\alpha = Ml\beta/n$ .

Mivel a normális eloszlással való közelítés megengedett, ha  $\alpha$  nem túl kicsiny (pl. ha  $q \geq 0,2$ , akkor  $\alpha \geq 10$  és így a közelítés még jó) tehát

$$(5) \quad e^{-\alpha} \left( 1 + \frac{\alpha}{1!} + \frac{\alpha^2}{2!} + \dots + \frac{\alpha^{T\beta\gamma}}{(T\beta\gamma)!} \right) \sim \Phi \left( \frac{T\beta\gamma - \alpha}{\sqrt{\alpha}} \right).$$

ahol

$$(6) \quad \Phi(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x e^{-\frac{y^2}{2}} dy,$$

a Gauss-féle függvény, tehát

$$(4'') \quad f(q) \sim 1 - \left[ \Phi \left( \frac{T\beta\gamma - \alpha}{\sqrt{\alpha}} \right) \right]^{\frac{1}{\beta}};$$

figyelembevéve  $\alpha$  definícióját

$$(4''') \quad f(q) \sim 1 - \left\{ \Phi \left( \sqrt{\beta} \frac{T\gamma - Nlq/n}{\sqrt{Nlq/n}} \right) \right\}^{\frac{1}{\beta}}$$

ahol  $T = Nl/n + 3\sqrt{Nl/n}$ .

1. táblázat

$$f(q) = 1 - \left[ \Phi \left( \frac{15,41 - 45q}{\sqrt{45q}} \right) \right]^{10}$$

$q$	0,15	0,20	0,25	0,30	0,35
$f(q)$	0,005	0,15	0,68	0,933	0,999

Látható, hogy egy elég éles ingerküszöb létezik, amelyen áthaladva az ingerelt  $B$  neuronok száma rohamosan megnő. Ha  $q^*$  jelöli azt az értéket, amelynél  $f(q^*) = 0,5$ , akkor

$$q^* \sim \frac{T\gamma n}{Nl} \left( 1 - \frac{\delta}{\sqrt{T\beta\gamma}} \right),$$

ahol  $\delta = \Phi^{-1}(1/2^\beta)$  és  $x = \Phi^{-1}(y)$  az  $y = \Phi(x)$  függvény inverzét jelöli. Ahhoz, hogy összehasonlítsuk a fenti elméleti megfontolások eredményeit a tapasztalati adatokkal, tekintetbe kell vennünk, hogy amíg az  $N$ ,  $n$  és  $l$  számok hozzávetőleges értéke anatómiai vizsgálatokkal megállapítható, addig  $\beta$  és  $\gamma$  értéke teljesen hipotétikus.  $\beta$  értékét még a számítások megkezdése előtt bizonyos anatómiai megfontolások alapján rögzítettük, míg  $\gamma$  értékét éppen a tapasztalati adatokhoz való illesztés érdekében választottuk 0,3-nak. A tapasztalati adatokkal való összehasonlítás alapján  $l$  értékét utólag 10-ről 9-re korrigáltuk. Az 3. ábrán a szaggatott vonal a tapasztalati átvitel-görbét, a kihúzott vonal az így számított átvitel-görbét ábrázolja; az utóbbi képletét és néhány értékét az 1. táblázat tartalmazza. A megegyezés nem teljes, de ez a modell rendkívüli mértékben leegyszerűsített voltát figyelembevéve érthető. Megjegyezzük, hogy a közelítés a hipotétikus kiindulási adatok értékének variálásával még lényegesen javítható lesz. Erre azért nem fektettünk súlyt, mert a választott modellel nem tartjuk véglegesnek és azzal elsősorban azt akarjuk csak bizonyítani, hogy a „spatialis summatio”-ra vonatkozó kiinduló feltevés kvalitatíve, nagy vonalakban helyes, továbbá, hogy a valószínűségszámítási vizsgálat alkalmas arra, hogy a probléma megoldásához közelebb vigyen.

## 2. §. Clarke-sejtek

Ellenőrzésül még egy, az előbb tárgyaltaktól lényegesen különböző esetre is alkalmaztuk a kapott matematikai eredményeket; arra az esetre, amikor az  $A$  sejtek intervertebrális dúccok sejtjei és a  $B$  sejtek a Clarke-sejtek. Itt az eltérés a fentebb tárgyalt gerincvelői mozgató neuronok esetével szemben, hogy egy neuron egy Clarke-sejttel nem egy, hanem több, kb. 10 ponton érintkezik; ennek következtében ahhoz, hogy egy Clarke-sejt ingerületbe jöjjön, elegendő, hogy egy-két hozzávezető  $A$  neuron ingerületet közvetítsen, mert ez már azt jelenti, hogy kb. 10–20 „talp” közvetít ingert. Az egyszerűség kedvéért csak egyetlen intervertebrális dúcból (pl.  $L_4$ ) kifutó neuronokat vizsgáltunk. Ez esetben  $Nl/n$  értékét 13,5-nek vettük (ez teljesül pl., ha  $l = 9$ ,  $n = 1000$ ,  $N = 1500$ ). A Clarke-sejtek kapcsolódásának specialitását úgy vettük figyelembe, hogy  $\beta$ -nak a  $\beta = 1$  értéket adtuk. Mivel egy Clarke-sejthez átlag  $Nl/n = 13,5$   $A$ -neuron vezet (mindegyik kb. 10 érintkezési ponttal), tehát összesen kb. 135 talp jut egy Clarke-sejtre.  $\gamma$  értékét 0,064-nek vettük. A 4. ábrán a számított átvitel-görbe kihúzott vonallal, a tapasztalati görbe szaggatott vonallal van ábrázolva. Az  $f(q)$  függvény néhány értékét a 2. táblázat mutatja. A megegyezés ez esetben megnyugtatónak mondható. A nyert eredményekből elsősorban azt a következtetést vontuk le, hogy a vizsgálatokat ebben az irányban feltétlenül érdemes folytatni, mert ezúton az ingerület-átvitel mechanizmusára vonatkozó ismereteink lényeges tovább fejlesztésére nyílik lehetőség. A további vizsgálatok egyik célkitűzése annak tisztázása: mi az oka az elméleti görbéknek a tapasztalatiaknál nagyobb meredekségének?



## 2. táblázat

$$f(q) = 1 - \Phi \left( \frac{1,57 - 13,5 q}{\sqrt{13,5 q}} \right)$$

$q$	0,05	0,10	0,15	0,20	0,25	0,30	0,35	0,40	0,45	0,50	0,55	0,60	0,65	0,70	0,75
$f(q)$	0,14	0,42	0,63	0,75	0,84	0,89	0,93	0,95	0,97	0,98	0,984	0,99	0,9826	0,9949	0,9965

Köszönetet mondunk JUVANCZ IRÉNEUSZNAK, akivel a kérdést ismételten megvitattuk, a matematikai modell felállításához nyújtott segítségért, továbbá TAMÁSSY JÓZSEFNÉNEK a numerikus számítások gondos és önálló elvégzéséért.

## IRODALOM

- [1] R. LORENTE DE NÓ: „Synaptic stimulation of motoneurons as a local process.” *Journal of Neurophysiology* **1** (1938) 195—206.
- [2] D. P. C. LLOYD—A. K. MCINTYRE: „Dorsal column conduction of group I muscle afferent impulses and their relay through Clarke’s column.” *Journal of Neurophysiology* **13** (1950) 39—54.
- [3] SZENTÁGOTHAJ J.—ALBERT Á.: „The synaptology of Clarke’s column.” *Acta Morphologica Hungarica* **5** (1955) 43—51.
- [5] J. C. ECCLES: *The neurophysiological basis of mind: the principles of neurophysiology*. Oxford, at the Clarendon Press, 1953.

(Beérkezett: 1956. II. 11.)

ВЕРОЯТНОСТЬ ПЕРЕНОСА РАЗДРАЖЕНИЯ В СЛУЧАЕ ПРОСТОЙ МОДЕЛИ  
ИНТЕРНЕУРОННОГО СИНАПСИСА СО СХОДЯЩЕЙСЯ СВЯЗЬЮ

A. РЕНЬИ и Я. СЕНТАГОТАИ

## Резюме

Работа занимается вопросами, связанными с деятельностью нервной системы, а именно математическим путем определяет для двигательных нейронов спинного мозга и для нейронов колонны Кларка функцию переноса, т. е. функцию  $f(q)$ , показывающую, какая часть нейронов раздражится после синапсиса, если одновременно раздражать  $q$ -ую часть нейронов до синапсиса. Авторы сравнивают результаты вычислений с эмпирическими данными.

THE PROBABILITY OF SYNAPTIC TRANSMISSION  
IN SIMPLE MODELS OF INTERNEURONAL SYNAPSES  
WITH CONVERGENT COUPLING

A. RÉNYI and J. SZENTÁGOTHAJ

## Summary

The paper considers the probability of synaptic transmission in models based on histological data concerning synapses of spinal motoric and Clarke neurons. The probability of synaptic transmission is expressed by the function  $f(q)$  giving the proportion of postsynaptic neurons discharged, when a  $q$ -th fraction of the presynaptic neurons is simultaneously excited. The results of probability calculations are compared with empirical data on input-output relations of the same synapses.