



## ДИНАМИКА МАЛОГО АНСАМБЛЯ НЕЙРОНОВ ХИНДМАРШ – РОЗЕ ПРИ ИМПУЛЬСНОМ ВОЗДЕЙСТВИИ

*Д.Г. Захаров*

В работе рассмотрено влияние импульсной последовательности на динамику ансамбля нейронов Хиндмарш-Розе с нелинейными связями. Изучена синхронизация нейрона периодическим импульсным сигналом. Исследованы динамические и информационные аспекты генерации берстов нейроном, находящимся в режиме спайковой активности, под действием импульсного сигнала с нерегулярными межимпульсными интервалами. Показано, что возможно обратное преобразование берстов в спайки нейроном, находящимся в состоянии покоя. Дано качественное объяснение возникающей в результате преобразования спайков в берсты ненадежности.

### Введение

В последнее время проявляется значительный интерес к моделированию процессов, происходящих в нейронных ансамблях и изучению свойств нейроноподобных сред [1–3]. Проводятся работы по созданию электронных нейроноподобных элементов и построению на их основе систем передачи и обработки информации [4, 5]. Это объясняется уникальными свойствами нейронных систем. Имея в своем составе ненадежные элементы (хорошо известна, например, ненадежность химических синаптических связей) они успешно справляются с передачей и обработкой большого количества информации, обеспечивая выживаемость живых существ. Использование подобных принципов передачи и обработки информации позволит повысить надежность управления в радиофизических системах.

При изучении информационных свойств нейроноподобных систем необходимо выбрать кодовое пространство, которое состоит из носителя информации и способа кодирования. Носителями информации в нейронных ансамблях являются уединенные импульсы (спайки) и пачки импульсов (берсты). Кодирование может осуществляться по частоте следования носителей информации (частотное кодирование) и паттерном расположения импульсов в последовательности (пространственно-временное

кодирование) [6]. Известно, что у людей разные отделы коры головного мозга используют различные носители информации. Следовательно возникает задача преобразования одного типа носителей информации в другой. Как это было показано в [7], такое преобразование не всегда проходит надежно.

В этой статье мы более подробно остановимся на динамических и информационных аспектах процессов, происходящих в малых нейронных ансамблях под действием импульсного сигнала. В качестве базового элемента была выбрана модель нейрона Хиндмарш – Розе как одна из самых распространенных феноменологических моделей, обладающих богатой динамикой. Другим основанием для выбора послужило наличие электронного прототипа нейрона Хиндмарш – Розе, который успешно справлялся с работой «живого» нейрона в центральном генераторе ритма калифорнийского лобстера [4].

Статью можно условно разбить на три части. В первой части кратко описаны некоторые особенности динамики нейрона Хиндмарш – Розе и синаптической связи, которые впоследствии понадобятся для качественной трактовки результатов. Во второй части представлены результаты по синхронизации нейрона периодической последовательностью импульсов. В третьей части рассмотрены динамические и информационные аспекты преобразования носителей информации и возникающей при этом «динамической» ненадежности.

## 1. Модель

Феноменологическая модель нейрона Хиндмарш – Розе представляет собой систему обыкновенных дифференциальных уравнений 3-го порядка

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= y + ax^2 - bx^3 - z + j_{dc}, \\ \frac{dy}{dt} &= c - dx^2 - y, \\ \frac{dz}{dt} &= \mu(s(x - x_0) - z),\end{aligned}\tag{1}$$

где  $a, b, c, d, s, x_0, j_{dc}$  – параметры,  $\mu$  – малый параметр. Первое уравнение качественно описывает мембранный потенциал нейрона, второе и третье – быстрые и медленные ионные токи, соответственно. В силу наличия малого параметра  $\mu$  систему (1) можно разделить на быструю и медленную подсистемы. Для определенности зафиксируем параметры следующим образом:  $a = 3, b = 1, c = 1, d = 5, s = 4, x_0 = -1.6, \mu = 0.00215$  и рассмотрим динамику системы (1) при изменении управляющего параметра  $j_{dc}$ .

**1.1. Быстрая подсистема.** Быструю подсистему составляют уравнения для переменных  $x$  и  $y$

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= y + ax^2 - bx^3 - z^*, \\ \frac{dy}{dt} &= c - dx^2 - y,\end{aligned}\tag{2}$$

где  $z^* = z - j_{dc}$ ,  $z = \text{const}$  и  $z^*$  можно рассматривать как новый управляющий параметр. При его уменьшении фазовая плоскость системы (2) меняется следующим образом: сначала на фазовой плоскости существует единственное устойчивое состояние равновесия (рис. 1, а), затем вследствие седло-узловой бифуркации появляются еще два состояния равновесия – устойчивый узел и седло (рис. 1, б). Далее устойчивый узел становится устойчивым фокусом, и от него через бифуркацию Андронова – Хопфа мягко рождается устойчивый предельный цикл (рис. 1, в), амплитуда которого увеличивается с уменьшением управляющего параметра, пока он не исчезает в результате нелокальной бифуркации петли сепаратрисы седла (рис. 1, д). При последующем уменьшении управляющего параметра происходит рождение предельного цикла из петли сепаратрисы седла (рис. 1, е). Затем, в результате седло-узловой бифуркации исчезают два состояния равновесия – седло и устойчивый узел (рис. 1, ж). Далее предельный цикл мягко исчезает через обратную бифуркацию Андронова – Хопфа (рис. 1, з).

В трехмерном пространстве  $(x, y, z^*)$  можно проследить описанную выше эволюцию фазовой плоскости быстрой подсистемы (рис. 2). Состояния равновесия находятся на кривой  $\xi_0$ , заданной следующими уравнениями:

$$\begin{cases} -bx^3 + (a-d)x^2 + c - z^* = 0, \\ 1 - 5x^2 - y = 0. \end{cases} \quad (3)$$

Ее ветвь  $\xi_0^n$  отвечает устойчивому узлу  $N_1$ , ветвь  $\xi_0^{nf}$  ( $Z_{a2} < z^* < Z_{sl1}$ ) – устойчивому состоянию равновесия (узлу  $N_2$  или фокусу  $F$ ), ветвь  $\xi_0^f$  ( $Z_{a1} < z^* < Z_{a2}$ ) – неустойчивому фокусу, вокруг которого при  $Z_{a1} < z^* < Z_{sl1}$  и  $Z_{sl2} < z^* < Z_{a2}$  находятся поверхности устойчивых периодических решений  $L_1$  и  $L_2$ . Ветвь  $\xi_0^s$  соответствует седлу  $S$ , сепаратрисы которого разделяют устойчивые решения быстрой подсистемы при  $Z_{a1} < z^* < Z_{sl1}$  и  $Z_{sl2} < z^* < Z_{sn2}$ .

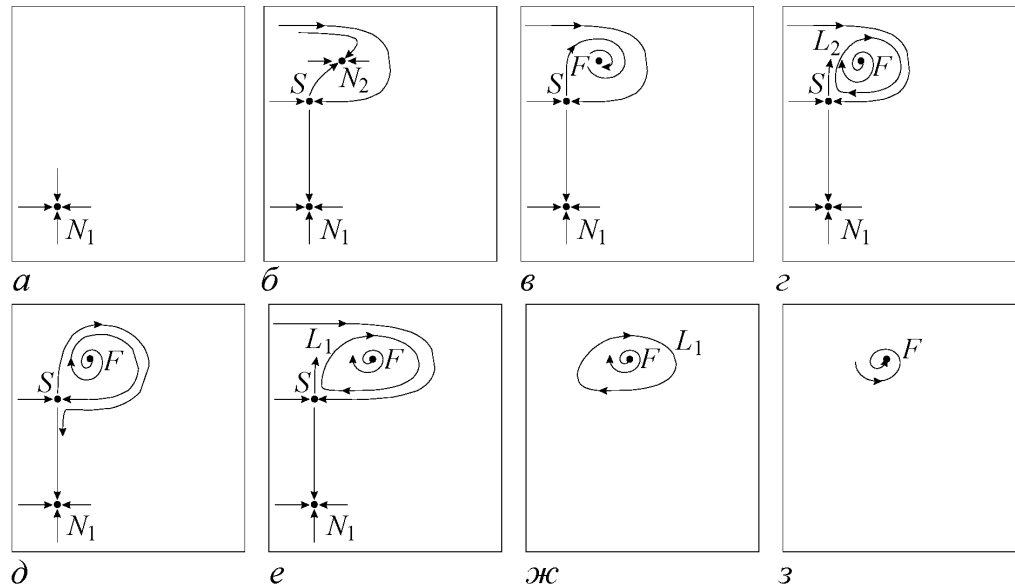


Рис. 1. Фазовые портреты быстрой подсистемы (2)

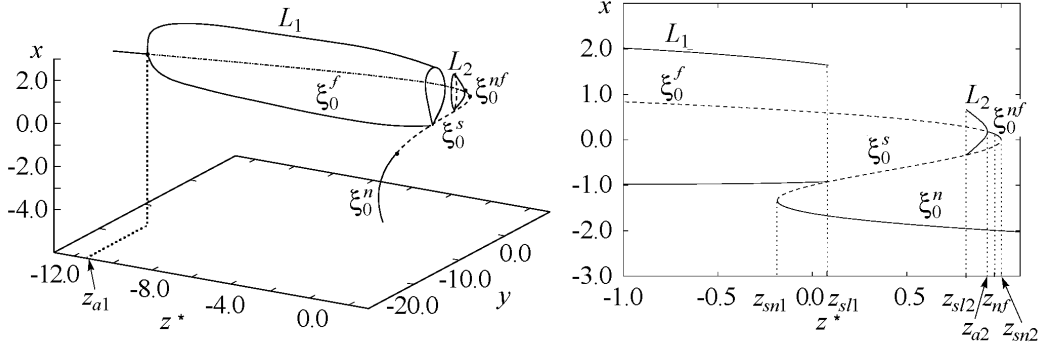


Рис. 2. Эволюция фазового портрета быстрой подсистемы (2)

**1.2. Медленная подсистема.** Медленная подсистема задается следующей системой уравнений:

$$\begin{aligned}
 y + ax^2 - bx^3 - z + j_{dc} &= 0, \\
 c - dx^2 - y &= 0, \\
 \frac{dz}{dt} &= (s(x - x_0) - z).
 \end{aligned}
 \tag{4}$$

Это динамическая система на кривой  $\xi_0$ . Состояние равновесия определяется пересечением кривой  $\xi_0$  и изоклиной  $v : s(x - x_0) - z = 0$ . Это состояние равновесия является неустойчивым при  $1.272 < j_{dc} < 5.42$  (ветвь  $\xi_0^s$ ) и устойчивым при всех остальных значениях параметра  $j_{dc}$ .

Рассмотрим, как будет устроено фазовое пространство полной системы (1) в зависимости от управляющего параметра  $j_{dc}$ . Если изоклина  $v$  пересекает кривую  $\xi_0^n$ , решением системы (1) будет являться устойчивое состояние равновесия. Такое решение отвечает состоянию покоя нейрона.

Когда изоклина  $v$  пересекает поверхность периодических решений быстрой подсистемы  $L_1$ , в системе (1) существует устойчивый предельный цикл в окрестности поверхности  $L_1$ , который соответствует режиму генерации спайков.

Более интересный случай представляет пересечение плоскостью  $v$  кривой  $\xi_0^s$ . В зависимости от начальных условий изображающая точка попадет на поверхность  $L_1$  или кривую  $\xi_0^n$ . Предположим, что изображающая точка оказалась на кривой  $\xi_0^n$ . В силу третьего уравнения на этой кривой переменная  $z$  будет уменьшаться. В результате при достижении критической величины переменной  $z = z_{sn1}$  произойдет переход изображающей точки на поверхность  $L_1$ , на которой переменная  $z$  будет расти. Накручиваясь вокруг этой поверхности, траектория при достижении переменной  $z^*$  значения  $z_{sl1}$  перескочит назад на кривую  $\xi_0^n$  и т.д. Этот процесс, характеризующийся переходами траектории между полуустойчивыми многообразиями, отвечает режиму генерации берстов. Отметим, что режимы генерации спайков и берстов могут быть как периодическими, так и хаотическими [8].

Более подробно система исследовалась численно. При увеличении управляющего параметра  $j_{dc}$  динамика нейрона будет изменяться следующим образом:

- состояние покоя ( $j_{dc} < 1.176$ );
- периодическая генерация берстов (с увеличивающимся числом импульсов в берсте при росте управляющего параметра);
- хаотическая генерация берстов (число импульсов в берсте является случайной величиной);
- хаотическая и периодическая генерация спайков ( $j_{dc} < 3.325$ ).

**1.3. Нелинейная связь.** В качестве связи мы выбрали простейшую модель химического синапса, основанную на кинетике 1-го порядка [9]

$$\begin{aligned}
 j_{si} &= \pm g_0 n(t) (x_{post} - x_{rev}), \\
 \frac{dn}{dt} &= \beta \Theta(x_{pre}) (1 - n) - \alpha n, \\
 \Theta(x) &= \frac{1}{1 + e^{-\frac{x - x_{th}}{K_p}}},
 \end{aligned} \tag{5}$$

где  $x_{rev} = -1.5$ ,  $K_p = 0.05$  – фиксированные параметры,  $x_{th}$  – порог срабатывания связи, параметр  $g_0$  – сила связи, а параметры  $\beta = 5$  и  $\alpha$  ( $\beta \gg \alpha$ ) – характерные времена нарастания и спадания воздействия, соответственно. Функция  $\Theta(x)$  представляет из себя гладкий аналог функции Хевисайда, который дает значение близкое к 0 при  $x_{pre} < x_{th}$  и значение близкое к 1 при  $x_{pre} > x_{th}$ . Плюс соответствует возбуждающей связи, а минус – подавляющей.

После превышения порога срабатывания  $x_{th}$  приходящим импульсом  $x_{pre}$  переменная  $n$ , а вместе с ней и переменная  $j_{si}$ , начинает расти пропорционально  $e^{(\beta - \alpha)t}$ . Максимальное значение, которое может достичь переменная  $n$ , определяется соотношением  $\beta / (\beta + \alpha)$ . После окончания импульса значения переменных  $n$  и  $j_{si}$  спадают пропорционально  $e^{-\alpha t}$ .

## 2. Синхронизация нейрона периодическим импульсным сигналом

Рассмотрим синхронизацию нейрона (1) с подавляющей синаптической связью (5) периодическим импульсным сигналом. Отметим, что полная синхронизация  $x_1 = x_{in}$  в нашем случае невозможна. Под синхронизацией здесь будем понимать частотную синхронизацию или захват частоты:  $nw_1 = mw_2$ , где  $w_1$  и  $w_2$  – частоты импульсных сигналов на входе и выходе нейрона, соответственно, а  $m$  и  $n$  – целые числа.

В силу того, что функция связи носит пороговый характер, важной характеристикой является не форма входного импульса (и динамическая система его порождающая), а время превышения входным сигналом порогового значения  $x_{th}$ . Поэтому моделируя однонаправленную связь между нейронами мы можем без нарушения общности взять входной сигнал в виде меандра

$$x_{in} = \begin{cases} 1, & \text{если } iT_{in} < t < iT_{in} + t_{pulse}, \\ 0, & \text{если } iT_{in} + t_{pulse} < t < (i + 1)T_{in}, \end{cases} \quad i = 1, 2, \dots \tag{6}$$

Зафиксируем длительность импульса входного сигнала  $t_{pulse} = 0.55$  и будем исследовать следующую систему уравнений:

$$\frac{dx_1}{dt} = y_1 + 3x_1^2 - x_1^3 - z_1 + j_{dc1} - g_{01}n_1(x_1 - x_{rev}),$$

$$\frac{dy_1}{dt} = 1 - 5x_1^2 - y_1,$$

$$\frac{dz_1}{dt} = \mu(4x_1 + 6.42 - z_1),$$

$$\frac{dn_1}{dt} = \beta\Theta(x_{in})(1 - n_1) - \alpha_1 n_1,$$

$$\Theta(x_{in}) = \frac{1}{1 + e^{-\frac{x_{in} - x_{th}}{K_p}}},$$

где  $j_{dc1}$  – параметр нейрона, а  $g_{01}$  и  $\alpha_1$  – параметры связи.

Функция связи входит со знаком «–» непосредственно в правую часть уравнения для переменной  $x_1$  аддитивно с управляющим параметром  $j_{dc1}$ . Это означает, что при увеличении значений силы связи  $g_{01}$  и частоты входного сигнала  $w_{in}$  значение «эффективного» управляющего параметра нейрона  $j_{dc1} + j_{si1}$  будет уменьшаться, что приведет к снижению его частоты. Тем не менее, в зависимости  $w_1(w_{in})$  будут наблюдаться нарастающие участки – это области захвата частоты  $nw_1 = mw_{in}$ , где  $m$  и  $n$  – целые числа (рис. 3). При дальнейшем увеличении параметров  $g_{01}$  и  $w_{in}$  нейрон может перейти в режим генерации берстов, а затем и в состояние покоя – произойдет подавление колебаний.

Выберем время действия импульсов много меньше периода колебаний – зафиксируем значение параметра связи  $\alpha_1 = 2$ . Основные области захвата частоты для

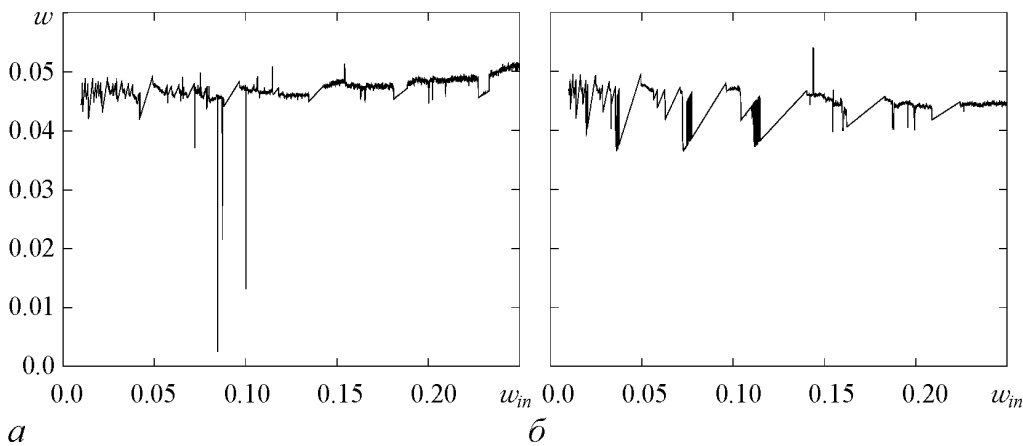


Рис. 3. Зависимость частоты нейрона от частоты входного сигнала при силе связи  $g_{01} = 1.0$  (а),  $g_{01} = 2.0$  (б)

этого случая приведены на рис. 4. При малой силе связи области захвата частоты не велики. С увеличением силы связи области захвата частоты увеличиваются, и после

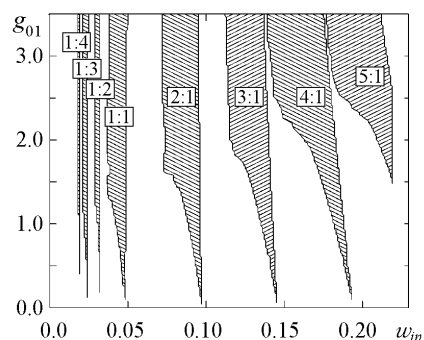


Рис. 4. Основные области захвата частоты

превышения некоторых значений параметра  $g_{01}$  они могут перекрываться.

Здесь мы не будем останавливаться на бифуркационных сценариях выхода из областей синхронизации – они могут быть разными: каскад удвоений периода, касательная бифуркация предельных циклов, рождение инвариантного тора. Этому в будущем будет посвящена отдельная статья.

### 3. Генерация берстов под действием импульсного входа

Кроме синхронизации нейрон (1) под действием импульсов входного сигнала может демонстрировать генерацию берстов. Такой процесс можно рассматривать как преобразование сигнала, при котором в соответствие одному событию на входе нейрона, спайку, на выходе ставится в соответствие другое, начало берста. С точки зрения теории информации происходит преобразование носителей информации и, следовательно, спайкового кодового пространства в берстовое. Такое явление уже изучалось в работе [7]. В результате исследования выяснилось, что такое преобразование не всегда имеет высокую эффективность, и часть спайков может теряться. Ситуацию частично можно исправить добавлением еще одного нейрона с подавляющей нелинейной связью, на выходе которого «потерянная» информация будет восстановлена. Для количественной оценки в этой работе использовалась взаимная информация, вычисляемая в предположении пространственно-временного кодирования информации.

В нашей работе мы более подробно остановимся на механизме генерации берстов под действием входных импульсов и надежности этого преобразования на примере нейрона Хиндмарш – Розе (1) с подавляющей нелинейной связью (5). Обычно в качестве количественной оценки эффективности процесса передачи информации используется взаимная информация сигналов на входе и выходе системы. Однако ее вычисление осложняют громоздкость алгоритма вычисления и выбор приемлемых значений технических параметров, а трактовку полученных результатов затрудняет необходимость предположения о способе кодирования информации. Поэтому мы предложили другой путь. На основе находящегося в покое нейрона Хиндмарш – Розе с возбуждающей связью был построен «декодер» для обратного преобразования берстов в спайки. В случае успеха можно будет говорить, что преобразование берстов в спайки обратимо, и мы можем вернуться к сигналу, аналогичному входному, и сравнить их, например, с помощью такой количественной характеристики как отношение частоты появления импульсов на входе и выходе нейронного канала. Эта характеристика имеет следующий физический смысл. Если мы имеем две бинарные последовательности (0 и 1 соответствуют отсутствию и наличию события в окне

ожидания) на входе и выходе элемента, то при соответствующем выборе величины окна ожидания события (больше времени инерционности каскада) коэффициент линейной корреляции этих последовательностей будет равен отношению частот появления событий на выходе и входе. Если частоты событий на входе и выходе нейронного ансамбля будут совпадать, то мы будем говорить о том, что информация, закодированная во входном сигнале, сохранилась. В случае потери носителей информации будем говорить о частичной потере информации.

Таким образом, здесь мы рассмотрим динамику нейронного ансамбля, состоящего из нейронов (1) с нелинейными связями, под действием импульсного сигнала

$$x_{in} = x_0 \sum_i \Theta(t - t_i) \left( \frac{t - t_i}{\tau} \right) e^{-\frac{t-t_i}{\tau}},$$

где  $t_i$  – времена появления импульсов,  $x_0 = 4$ ,  $\tau = 0.5$ , и  $\Theta(t)$  – функция Хевисайда. Времена межимпульсных интервалов  $\Delta t_i = t_{i+1} - t_i$  имеют плотность вероятности

$$W(\Delta t_i) = \frac{(\Delta t_i - t_0)}{\tau_0^2} e^{-\frac{(\Delta t_i - t_0)}{\tau_0}},$$

где  $t_0 = 150$  и  $\tau_0 = 225$  – фиксированные параметры.

Подавляющая нелинейная связь

$$\begin{aligned} j_{si1} &= -g_{01}n_1(t)(x_1 - x_{rev}), \\ \frac{dn_1}{dt} &= \beta_1\Theta(x_{in})(1 - n_1) - \alpha_1n_1, \\ \Theta(x) &= \frac{1}{1 + e^{-\frac{x - x_{th1}}{K_p}}}, \end{aligned} \quad (7)$$

где  $x_{th1} = 0.5$  – фиксированный параметр,  $g_{01}$  и  $\alpha_1$  – управляющие параметры.

Первый нейрон

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= y_1 + 3x_1^2 - x_1^3 - z_1 + j_{dc1} + j_{si1}, \\ \frac{dy_1}{dt} &= 1 - 5x_1^2 - y_1, \\ \frac{dz_1}{dt} &= \mu(4x_1 + 6.42 - z_1), \end{aligned} \quad (8)$$

где  $j_{dc1}$  – управляющий параметр.

Возбуждающая нелинейная связь

$$\begin{aligned} j_{si2} &= g_{02}n_2(t)(x_2 - x_{rev}), \\ \frac{dn_2}{dt} &= \beta_2\Theta(x_1)(1 - n_2) - \alpha_2n_2, \\ \Theta(x) &= \frac{2}{1 + e^{-\frac{x - x_{th2}}{K_p}}}, \end{aligned} \quad (9)$$

где  $x_{th2} = 0.5$  – фиксированный параметр,  $g_{02}$  и  $\alpha_2$  – управляющие параметры.



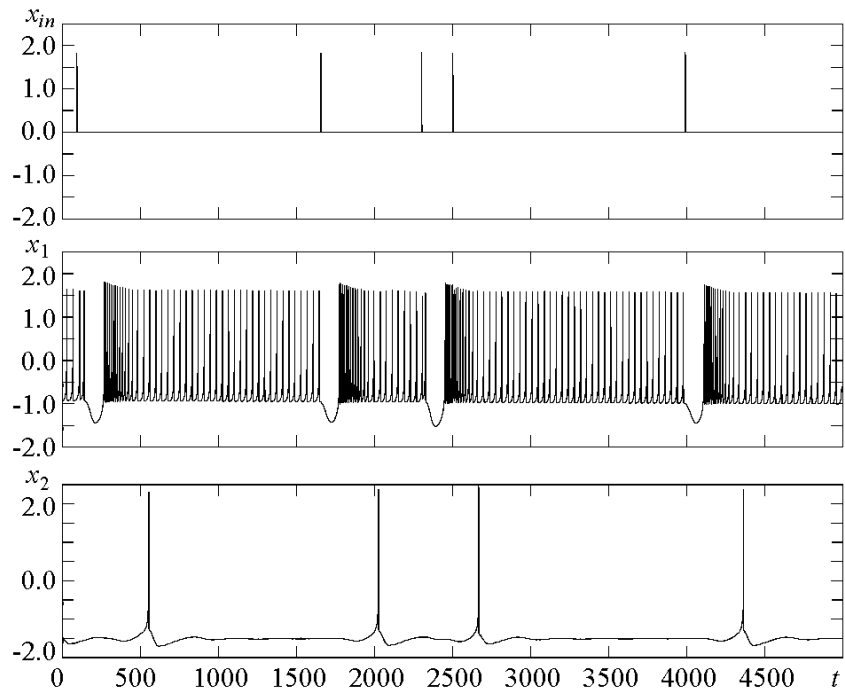


Рис. 5. Осциллограммы переменных  $x_{in}, x_1, x_2$  соответственно

Второй нейрон

$$\begin{aligned}
 \frac{dx_2}{dt} &= y_2 + 3x_2^2 - x_2^3 - z_2 + j_{dc2} + j_{si2}, \\
 \frac{dy_2}{dt} &= 1 - 5x_2^2 - y_2, \\
 \frac{dz_2}{dt} &= \mu(4x_2 + 6.42 - z_2),
 \end{aligned}
 \tag{10}$$

где  $j_{dc2}$  – управляющий параметр.

Осциллограмма работы такого нейронного ансамбля приведена на рис. 5.

**3.1. Преобразование спайков в берсты.** Преобразование спайков в берсты осуществляется первым нейроном. Он находится в режиме постоянной генерации спайков ( $j_{dc1} > 3.325$ ), а приходящие на его вход импульсы могут приводить к гиперполяризации нейрона. В этом случае спайку на входе канала можно поставить в соответствие начало нового берста в сигнале первого нейрона.

Рассмотрим зависимость эффективности данного преобразования от параметров связи  $\alpha_1$  и  $g_{01}$  и параметра первого нейрона  $j_{dc1}$ . Параметр  $\alpha_1$  является величиной обратно пропорциональной характерному времени спада действия на нейрон. Зависимость отношения частот появления входных импульсов и берстов на выходе первого нейрона приведена на рис. 6, а. При больших значениях параметра  $\alpha_1$  преобразование спайков в берсты происходит неэффективно – большая часть входных импульсов, а вместе с ними и закодированная в них информация, теряется. При уменьшении  $\alpha_1$  эффективность повышается и при соответствующих значениях остальных параметров может достигать 1.

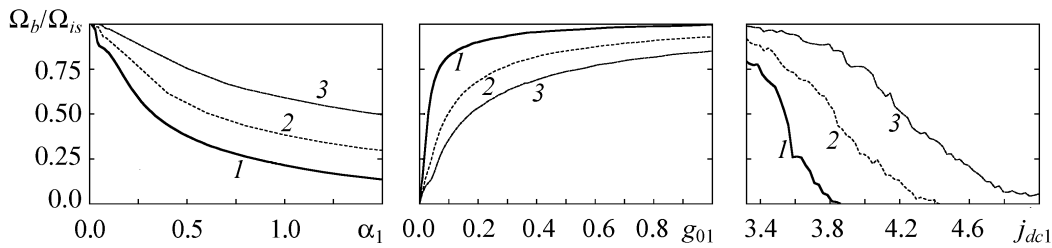


Рис. 6. Зависимость отношения частот берстов и входных импульсов от параметров связи  $\alpha_1$ ,  $g_{01}$  и параметра первого нейрона  $j_{dc1}$ : а -  $j_{dc1} = 3.4$ , 1 -  $g_{01} = 0.1$ , 2 -  $g_{01} = 0.2$ , 3 -  $g_{01} = 0.5$ ; б -  $j_{dc1} = 3.4$ , 1 -  $\alpha = 0.1$ , 2 -  $\alpha = 0.3$ , 3 -  $\alpha = 0.5$ ; в - 1 -  $g_{01} = 0.1$ ,  $\alpha_1 = 0.1$ , 2 -  $g_{01} = 0.3$ ,  $\alpha_1 = 0.1$ , 3 -  $g_{01} = 0.5$ ,  $\alpha_1 = 0.05$

Параметр  $g_{01}$  определяет силу связи. С его увеличением растет эффективность преобразования (рис. 6, б). Можно заметить, что она растет тем быстрее, чем меньше параметр  $\alpha_1$ . Т.е. чем дольше длится воздействие на нейрон, тем менее сильная связь нужна для надежного преобразования носителей информации. В области больших значений  $g_{01}$  при малых значениях  $\alpha_1$  и значениях  $j_{dc1}$  близких к бифуркационному эффективность преобразования может достигать 1.

Параметр  $j_{dc1}$  – управляющий параметр нейрона, задающий режим его работы. Здесь мы рассматриваем область  $j_{dc1} > 3.325$ , в которой нейрон генерирует спайки (хаотически или периодически). При сильной связи генерация берстов под действием импульсов входного сигнала возможна в широком интервале значений параметра  $j_{dc1}$ . Несмотря на то, что эффективность генерации берстов вдали от критического значения  $j_{dc1} = 3.325$  будет мала, такое явление стоит учитывать, так как подобная генерация может быть сильным паразитным эффектом. Отметим особенности вида зависимости, приведенной на рис. 6, в, а именно, плавное спадание эффективности преобразования при увеличении параметра  $j_{dc1}$  и ее значения меньше 1 вблизи критического значения параметра  $j_{dc1} = 3.325$ , где, казалось бы, даже малое воздействие должно было привести к желаемому результату. Причина такой ненадежности кроется в наличии у нейрона собственной динамики. Здесь близость к бифуркационной границе имеет другой смысл, нежели это было бы при адиабатическом воздействии. Поэтому такой вид ненадежности мы условно назвали «динамическим». Возможность или невозможность преобразования зависит от фазы генерируемых спайков в момент прихода входных импульсов. Импульсы, пришедшие в «удачные» моменты времени, вызывают генерацию берста, а импульсы, пришедшие в «неудачные» моменты времени, приводят к уширению межимпульсного интервала, часто незначительному.

**3.2. Преобразование берстов в спайки.** Преобразование берстов в спайки производится с помощью второго нейрона, находящегося в состоянии покоя ( $j_{dc2} < 1.176$ ), и возбуждающей нелинейной связи. Ее параметры выбираются таким образом, чтобы она интегрировала импульсы берстов, приходящих с первого нейрона при превышении ими некоторой частоты следования. Другими словами, с помощью связи будет осуществляться селекция сигнала по частоте следования импульсов. При достижении переменной  $j_{si2}$  некоторого порогового значения, достаточного для возбуждения, находившийся до этого в состоянии покоя нейрон генерирует одиночный импульс, после чего снова возвращается в состояние покоя.

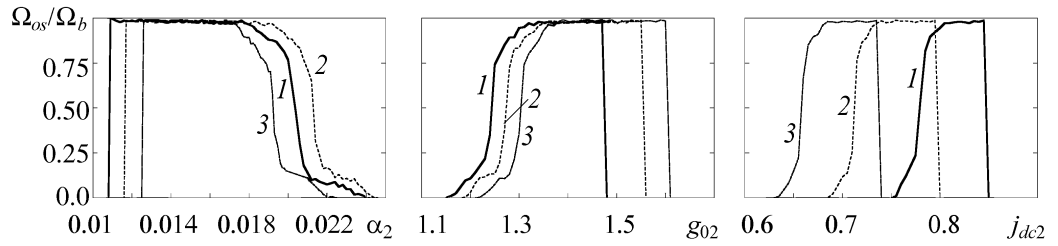


Рис. 7. Зависимость отношения частот выходных импульсов и берстов от параметров связи  $\alpha_2$ ,  $g_{02}$  и управляющего параметра второго нейрона  $j_{dc2}$ : а -  $1 - j_{dc2} = 0.83$ ,  $g_{02} = 1.0$ ,  $2 - 0.77$ ,  $1.2$ ,  $3 - 0.7$ ,  $1.4$ ; б -  $j_{dc2} = 0.7$ ,  $1 - \alpha_2 = 0.014$ ,  $2 - 0.15$ ,  $3 - 0.16$ ; в -  $\alpha_2 = 1.4$ ,  $1 - g_{02} = 1.0$ ,  $2 - 1.2$ ,  $3 - 1.4$

Данная схема, в отличие от рассмотренного выше первого каскада, имеет ярко выраженный порог срабатывания. После преодоления порога преобразование осуществляется с эффективностью близкой к единице в широкой области значений этих параметров. Соответствующие зависимости эффективности данного преобразования от параметров связи  $\alpha_2$ ,  $g_{02}$  и управляющего параметра нейрона  $j_{dc2}$  приведены на рис. 7. С одной стороны, эти зависимости ограничиваются порогом срабатывания каскада, а с другой – началом генерации двух импульсных берстов. Следует отметить, что области эффективного преобразования по параметру  $j_{dc2}$  для каждой пары значений параметров связи  $\alpha_2$ ,  $g_{02}$  смещены друг относительно друга, что требует особой аккуратности при выборе или изменении параметров.

Таким образом, надежное преобразование спайков в берсты (с эффективностью близкой к единице) может в простейшем случае быть осуществлено с помощью находящегося в покое нейрона с возбуждающей нелинейной связью.

**3.3. Динамическая ненадежность.** В силу того, что преобразование берстов в спайки надежно в широкой области параметров возбуждающей связи и второго нейрона, зависимости отношения частот носителей информации на входе и выходе первого каскада с хорошей степенью точностью будут совпадать с аналогичными зависимостями для всего ансамбля в целом. Как уже отмечалось выше, будем говорить, что если число носителей информации на входе и выходе ансамбля совпадает, информация в них закодированная не теряется. Потеря носителей информации, а вместе с ней и потеря информации происходит, в основном, в первом каскаде при преобразовании спайков в берсты. Это связано с наличием у первого нейрона собственной динамики (устойчивого предельного цикла или хаотического аттрактора) и со специфическим устройством фазового пространства нейрона. Для простоты рассмотрим случай, когда в фазовом пространстве первого нейрона находится единственный аттрактор – устойчивый предельный цикл, отвечающий генерации спайков. Он находится в окрестности поверхности устойчивых периодических решений быстрой подсистемы  $L_1$  (см. рис. 2). Входной импульс вызывает быстрое изменение переменной  $z^*$  (в данном случае  $z^* = z_1 - j_{dc1} - j_{si1}$ ) за счет переменной  $j_{si}$  (медленная переменная  $z_1$  за время действия импульса практически не успевает измениться). Для генерации берста необходим переход траектории на кривую  $\xi_0^n$ , который может произойти в двух случаях:

– при достаточно сильном воздействии, когда значение «эффективного» контрольного параметра быстрой подсистемы  $z^*$  становится меньше  $Z_{sl1}$ ;

– при переходе траектории за неустойчивое многообразие неперiodической седловой траектории  $\xi_0^s$ .

В первом случае можно обеспечить высокую надежность преобразования, но, в то же время, требуется сильная связь. Во втором случае генерация берста будет осуществляться при меньшей силе связи, но не всегда надежно. Остановимся на втором случае более подробно. В силу того, что переменная  $z$  является медленной и почти не меняется при движении по предельному циклу, дадим качественную трактовку процессу генерации берстов с помощью эволюции фазовой плоскости быстрой подсистемы при изменении переменной  $z^*$ . В начальный момент времени на фазовой плоскости существуют предельный цикл (на котором находится изображающая точка) и устойчивый узел, области притяжения которых разделяет сепаратриса седла, с трех сторон охватывающая предельный цикл. Быстрое изменение переменной  $z^*$  вследствие внешнего воздействия приводит к быстрому изменению фазовой плоскости быстрой подсистемы (смещению положений предельного цикла, состояний равновесия и сепаратрисы седла), в результате чего изображающая точка может оказаться за сепаратрисой седла. Это приведет к тому, что траектория уйдет в окрестность устойчивого узла  $N_1$  быстрой подсистемы. В пространстве  $(x, y, z^*)$  этому будет соответствовать переход траектории на кривую  $\xi_0^n$ . Со временем траектория вернется на поверхность периодических решений быстрой подсистемы  $L_1$  и сойдется к предельному циклу. Таким образом, мы получим процесс генерации берста, вызванный входным импульсом. Однако такое преобразование не всегда будет осуществляться надежно – при некоторых значениях параметров связи результат воздействия зависит от фазы генерируемых спайков. Другими словами, в этом случае на предельном цикле можно выделить области «пропускания» и «непропускания» (рис. 8). Если входной импульс приходит, когда фаза автоколебаний находится в зоне пропускания, то он вызывает генерацию берста. Если импульс приходит, когда фаза

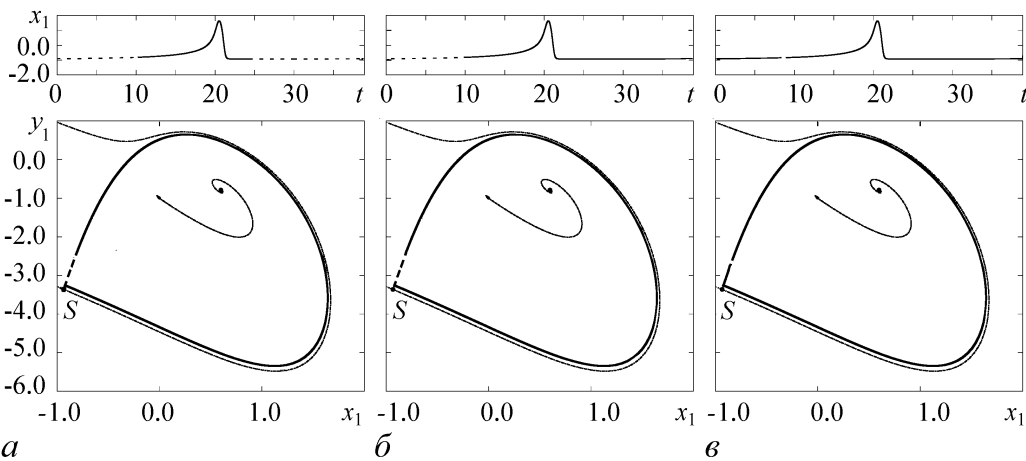


Рис. 8. Осциллограмма переменной  $x_1$  системы (1) на одном периоде колебаний (вверху) и фазовая плоскость быстрой подсистемы  $(x_1, y_1)$  системы (1) при фиксированном значении медленной переменной  $z_1 = 3.47$  с проекцией предельного цикла исходной системы (1):  $a - j_{dc1} = 3.4, g_{01} = 0.1, \alpha_1 = 0.5$ ;  $b - j_{dc1} = 3.4, g_{01} = 0.5, \alpha_1 = 0.1$ ;  $v - j_{dc1} = 3.4, g_{01} = 0.5, \alpha_1 = 0.1$ . Пунктирной линией на предельном цикле и осциллограмме переменной  $x_1$  показаны области «непропускания», а сплошной – области, при действии в которой импульс вызывает генерацию нового берста

находится в зоне непропускания, то траектория остается в малой окрестности предельного цикла, что приводит к незначительному уширению межимпульсного интервала. Отметим, что область пропускания находится в той части предельного цикла, где он охватывается сепаратрисой седла, а область непропускания – на участке, где она отсутствует. Величина областей пропускания и непропускания зависит от параметров связи и управляющего параметра нейрона. Как показало исследование, для уменьшения области непропускания, а вместе с ней увеличения надежности преобразования, более эффективным является уменьшение параметра  $\alpha_1$  (увеличение времени воздействия на нейрон) при относительно небольшом значении параметра силы связи  $g_{01}$  (см. рис. 7).

### Заключение

В данной статье были рассмотрены динамические и информационные аспекты импульсного воздействия на нейрон Хиндмарш – Розе. Как и любой пейсмейкерный нейрон, он может демонстрировать синхронизацию под действием периодического импульсного сигнала. С другой стороны, под действием непериодической последовательности импульсов нейрон может генерировать последовательность берстов. При этом наличие у него собственной динамики (предельного цикла или хаотического аттрактора) может приводить к ненадежной работе нейрона. В данном случае эффективность импульсного воздействия на нейрон будет зависеть от фазы автоколебаний нейрона. Другими словами, на аттракторе есть два типа «областей»: области, в которых траектория быстро возвращается на аттрактор после сбоя, вызванного входным импульсом, и области, в которых входной импульс вызывает длительный переходный процесс, отвечающий гиперполяризации нейрона. В статье дана качественная трактовка такой «динамической» ненадежности. Показано, что преобразование спайков в берсты обратимо и может быть осуществлено с помощью находящегося в покое нейрона и возбуждающей нелинейной связи. В заключение отметим, что наличие электронного прототипа позволяет перенести полученные теоретические результаты на практику.

Автор выражает свою благодарность В.И. Некоркину, В.В. Матросову и В.Б. Казанцеву за полезное обсуждение.

*Работа поддержана Российским Фондом фундаментальных исследований (гранты РФФИ 03-02-17135 и 05-02-17441).*

### Библиографический список

1. *Zakharov D.G.* Influence of inhibitory pulse train on a pacemaker Hindmarsh-Rose neuron // In the Proceedings of the International Symposium «Topical Problems of Nonlinear Wave Physics» (NWP-2003), 2003. P. 133.
2. *Сконженко А.Л., Красичков Л.Б.* Распространение импульсов в цепочке элементов с нейроноподобной динамикой // Известия Академии наук. Серия физическая. 2003. Т. 67, № 12. С. 1697.
3. *Kazantsev V.B., Nekorkin V.I.* Dynamic of oscillatory neurons. Information aspects // In book «Nonlinear waves 2002» / Edited by A.V. Gaponov-Grekhov and V.I. Nekorkin. 2003. P. 9.

4. *Pinto R.D. et. al.* Synchronous behavior of two coupled electronic neurons // *Phys. Rev. E.* 2000. Vol. 62. P. 2644.
5. *Binczak S., Kazantsev V.B., Nekorkin V.I., and Bilbault J.M.* Experimental study of bifurcations in a modified FitzHugh-Nagumo cell // *Electronic Letters.* 2003. Vol. 39, № 13. P. 961.
6. *Борисюк Г.Н., Борисюк Р.М., Казанович Я.Б. и Иваницкий Г.Р.* Модели динамики нейронной активности при обработке информации мозгом - итоги десятилетия // *Успехи физ. наук.* 2002. Vol. 172, № 10. P. 1189.
7. *Eguia M.C., Rabinovich M.I., and Abarbanel H.D.I.* Recovery of hidden information // *Phys. Rev. E.* 2000. Vol. 62. P. 7111.
8. *Wang X.-J.* Genesis of bursting oscillations in the Hindmarsh-Rose model and homoclinicity to a chaotic saddle // *Physica D.* 1993. Vol. 62. P. 263.
9. *Destexhe A., Mainen Z.F., and Sejnowski T.J.* An efficient method for computing synaptic conductances based on a kinetic model of receptor binding // *Neural Computation.* 1994. Vol. 6. P. 14.

*Институт прикладной физики РАН,  
Нижний Новгород*

*Поступила в редакцию 24.09.2004  
После доработки 24.06.2005*

## DYNAMICS OF A SMALL ENSEMBLE OF HINDMARSH – ROSE NEURONS UNDER THE ACTION OF A PULSE TRAIN

*D.G. Zakharov*

The influence of a pulse train on the dynamics of unidirectionally nonlinearly coupled Hindmarsh-Rose neurons is investigated. The synchronization of the spike-generating neuron by the periodical pulse train is studied. Information and dynamical aspects of burst generation under the action of a pulse train with irregular interpulse intervals are analyzed. It is shown that the backward burst-to-spike transformation by the neuron at rest is possible. Dynamic unreliability during the spike-to-burst transformation is explained qualitatively.



*Захаров Денис Геннадьевич* – родился в Горьком (1976). Окончил Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (1999). По окончании поступил в аспирантуру Института прикладной физики РАН. С 1997 года работает в том же институте в должности младшего научного сотрудника. Область научных интересов - исследования нелинейной динамики ансамблей активных элементов в приложении к нейробиологическим и медицинским задачам. Опубликовал 9 научных работ.