Изв.вузов «ПНД», т.4, № 1, 1996 УДК 517.9 : 612

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ НЕЙРОНА, ОБЛАДАЮЩЕГО СЛОЖНОЙ ОСЦИЛЛЯТОРНОЙ АКТИВНОСТЬЮ

М.В. Баженов, М.И. Рабинович, Л.Л. Рубчинский

Предлагается и исследуется простая модель нейрона, демонстрирующего колебательную активность. Эта модель в виде трех обыкновенных дифференциальных уравнений описывает регулярное поведение и хаотическую динамику различных паттернов во временной реализации электрического потенциала клеточной мембраны. Обсуждаются свойства нейронных сетей, составленных из таких элементов.

Введение

Модели нейронов, используемые в настоящее время в исследованиях нейронных сетей, могут быть разделены на три группы. Первая группа состоит из моделей, использующих детальную информацию о токах, текущих через клеточную мембрану. Эта группа, в частности, включает в себя ставшую классической модель Ходжкина - Хаксли [1,2] и ее многочисленные обобщения, учитывающие большое число различных ионных каналов, воздействие нейромедиаторов и так далее (см., например, [3]). Ко второй группе относятся очень простые модели, основанные на уравнениях типа Ван-дер-Поля или Фитц Хью - Нагумо [4,5]. Простейший вариант таких моделей - модель Хопфилда [6]. В этой модели нейрон может находиться только в двух различных состояниях. Такие модели естественно использовать для исследования явлений в нейронных сетях, состоящих из очень большого числа нейронов, при этом большое значение имеет топология и тип связей между нейронами, а индивидуальная динамика нейрона отступает на второй план. Третья группа (занимающая промежуточное положение между двумя предыдущими) включает в себя феноменологические модели, основанные на относительно простых уравнениях, но в то же время, дающие качественно правильную картину поведения нейронов и некоторых его бифуркаций. К этой группе можно отнести модели типа Розе - Хиндмарша [7] и Чэя [8]. Они получены из уравнений Ходжкина - Хаксли путем большого числа упрощений и замечательны тем, что описывают генерацию релаксационных колебаний, медленные колебания и хаотическую активность нейрона.

Модель, предлагаемая в этой работе, относится к третьей группе. Она дает качественно правильное описание двух различных типов колебаний электрического мембранного потенциала нейрона, наблюдаемых в ряде экспериментов с определенными типами нервных клеток. Мы полагаем, что подобного рода модели выглядят весьма обещающими для моделирования принципов работы небольших нейронных сетей, например, ответственных за моторную активность живых организмов. Может быть, использование таких моделей поможет найти ответы на очень важные и тяжелые вопросы: почему коллективная динамика небольших нейронных сетей зачастую проще индивидуальной динамики отдельного нейрона? Каким образом феномен мультистабильности появляется в небольших нейронных сетях, состоящих из хаотических элементов? И др.

1. Построение модели

Существует большое число экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что колебательная активность нейронов (или же колебательное поведение пассивных нейронов) является их неотъемлемым свойством. Очень часто временная зависимость электрического потенциала клеточной мембраны представляет собой колебания (в том числе и хаотические), в которых легко выделить участки различные по форме, частоте и проч., - паттерны, как нередко говорят биологи (см., например, [9], где рассматриваются различные эксперименты). Экспериментальные данные убеждают, что эти два свойства - существование колебаний с различными временными масштабами и наличие области хаотического режима в пространстве параметров - характерны практически для всех нейронов и поэтому их естественно учитывать при построении моделей нейронов и нейронных сетей. При построении нейронных сетей, например, конкретные особенности нейрона не очень существенны, гораздо важнее тип связи между нейронами.

Из общих соображений следует, что простейшая модель нейрона из обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ), удовлетворяющая указанным выше свойствам, должна быть трехмерной. Форма колебаний позволяет сделать некоторые утверждения о структуре фазового пространства системы, в частности, можно предположить, что разным паттернам могут соответствовать особые точки типа седлофокус.

Мы предлагаем следующую систему из трех ОДУ:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= z - 2y^2 + (\delta - \alpha z)y + \gamma x, \\ \dot{y} &= 2xy - (\delta - \alpha z)x, \\ \dot{z} &= -2z\,(x + 1). \end{aligned} \qquad (1)$$

Эта система является модификацией системы уравнений, предложенной для описания возникновения стохастичности в распадных процессах [10]. Похожие системы известны в биологии. Это, например, математические модели мембранной регуляции клеточного цикла [11] и так далее. При построении этой модели мы ориентировались на эксперименты, проведенные с нейроном из центра нервной системы краба, управляющего пищеварением [12-14]. Но наша цель - не построение модели, точно описывающей динамику конкретного нейрона, а создание модельной системы, обладающей некоторыми характерными свойствами нервных клеток, для исследования процессов в нейронных сетях (см. Заключение). Решение $x(t)$ системы (1), при достаточно больших t соответствующее устойчивому предельному циклу (см.ниже), для значений параметров $\alpha = \alpha_0 = 2.5$, $\beta = \beta_0 = 2.5$ и $\gamma = \gamma_0 = 0.25$ (рис.1) качественно совпадает с экспериментальными данными [12-14].

2. Исследование модели

Численный эксперимент показал, что в фазовом пространстве системы (1) существует устойчивый предельный цикл сложной формы (рис. 2). Траектория, соответствующая циклу, проходит относительно недалеко от особых точек (1) и, следовательно, ее форма существенно зависит от структуры векторного поля в их окрестности, которое может быть рассмотрено в линейном приближении.

Система (1) обладает тремя состояниями равновесия.

1. S_1 (x=0, y=0, z=0) - раскручивающийся седлофокус с собственными значениями $\lambda_1 = 2$ и $\lambda_{2,3} = \gamma \pm (\gamma^2 - 4\delta^2)^{1/2}/2$;

2. S_2 (x=0, y=δ/2, z=0) - седло с собственными значениями $\lambda_1 = \gamma$, $\lambda_2 = 0$ и $\lambda_3 = -2$;

3. S_3 (x=1, y=(δ- $\gamma\alpha$)/2, z=γ) - закручивающийся седлофокус.

Два седлофокуса, обладающие различными мнимыми частями собственных значений (то есть различными частотами колебаний вблизи особых точек), соответствуют различным паттернам (типам колебаний) в зависимости x от t.

В фазовом пространстве системы (1) существует инвариантное множество - поверхность z=0. Это значит, что решение уравнений (1), принадлежащее этой поверхности при t=0 будет принадлежать ей и далее для любого $t > 0$. Более того, легко показать, что $z(t) > 0$ для любого $t \in (0,\infty)$, если $z(0) > 0$, и условие z=0 может быть выполнено только при $t \to \infty$. На многообразии z=0 система (1) сводится к системе двух ОДУ

$$\dot{x} = -2y^2 + \delta y + \gamma x,$$
$$\dot{y} = 2xy - \delta x. \qquad (2)$$

Нетрудно заметить, что функция $V = x^2 + y^2$ также, как и производная в силу системы (1) $\dot{V} = \gamma x^2$ положительно определены, если $\gamma > 0$ (множество x=0 не является траекторией системы (2)) и, следовательно, любое решение (2) стремится к бесконечности при $t \to \infty$. Можно заметить, что прямая $y = \delta/2$ - инвариантное множество (2) и простой анализ фазовой плоскости (2) показывает, что $y \to \delta/2$, $x \to -\infty$ при $t \to \infty$.

Представленные выше соображения позволяют качественно описать поведение фазовых траекторий системы (1) следующим образом. Любая траектория, для которой выполняется условие 1+ $x > 0$ (мы рассматриваем

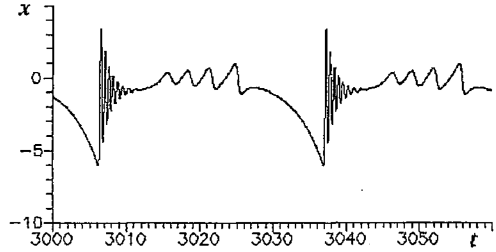

Рис. 1. Решение $x(t)$ системы (1) при α=2.5, δ=2.5,γ=0.25, соответствующее предельному циклу. Хорошо видны периодические колебания сложной формы с двумя типами временных паттернов

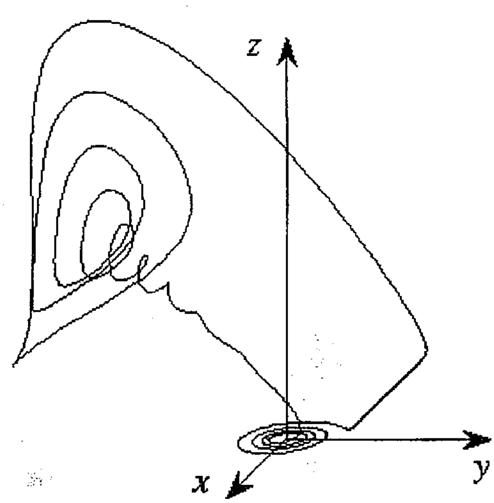

Рис. 2. Предельный цикл системы (1) при α=2.5, δ=2.5 и γ=0.25

инвариантное подпространство $z \geq 0$), асимптотически стремится к поверхности z=0. Это происходит достаточно быстро из-за сильного сжатия фазового потока вдоль направления 0z в окрестности точки S_1 (так как λ_1 =-2). Затем траектория медленно раскручивается на плоскости z=0 в ε-окрестности S_1 (значение ε тем меньше, чем траектория ближе к одномерному многообразию, соединяющему S_1 и S_3). Этот участок траектории может быть приближенно описан двумерной системой (2). Однако, как только условие $1+x > 0$ нарушается, траектория покидает окрестность многообразия z=0 и ее дальнейшее поведение описывается только системой (1). Численное моделирование показывает, что далее траектория попадает в окрестность S_3 и, следовательно, условие $1+x > 0$ выполняется опять. Так траектория остается ограниченной, хотя это утверждение трудно доказать аналитически. В частности, можно заметить, что для любого $R > 0$ существуют начальные условия внутри сферы радиуса R ($x_0^2+y_0^2+z_0^2 < R^2$), для которых $x^2(t) + y^2(t) + z^2(t) > R^2$ при $t > t_1 > 0$, где t_1 зависит от R и начальных условий.

В системе (1) может существовать хаос. При возрастании γ до γ=0.77 происходит бифуркация удвоения периода и далее через каскад удвоений периода образуется странный аттрактор при $\gamma \approx 0.88$. Аксонометрическая проекция странного аттрактора при $\gamma = 1$ и соответствующая зависимость $x(t)$ представлены на рис. 3, 4.

Существование простого и сложного периодических и хаотического режимов в одной системе (а для этого ее фазовое пространство должно быть, как минимум, трехмерно) является естественным для многомерных динамических систем, но представляется весьма важным в свете биологических приложений.

Введением в систему (1) дополнительных параметров можно управлять положением особых точек, то есть средними значениями колебаний в соответствующих временных паттернах в $x(t)$. Запишем третье уравнение (1) в виде

$$\dot{z} = -2z(x + \beta). \tag{3}$$

Выбирая β меньшим единицы, например, β = 0.6, мы получим, что координата точки S_3 и, следовательно, среднее значение колебаний x около этой точки будет равно -0.6. Однако, изменение β влечет за собой изменение и числа осцилляций около соответствующего среднего значения, и их формы; при большом уменьшении β структура фазового пространства существенно изменится. Так, у собственных значений особых точек S_1 и S_2 не будет отрицательных действительных частей при $\beta < 0$.

Следует отметить, что система (1) не является структурно устойчивой в классе систем общего положения. Это обстоятельство обусловлено наличием в

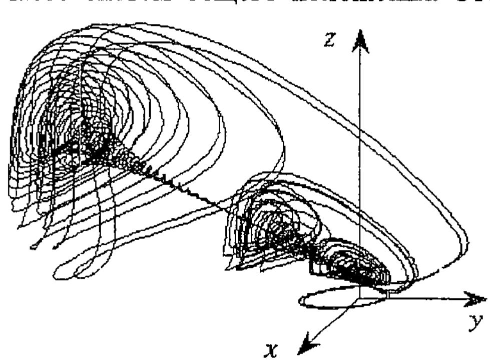

Рис. 3. Странный аттрактор системы (1) при α=2.5, δ=2.5 и γ=1

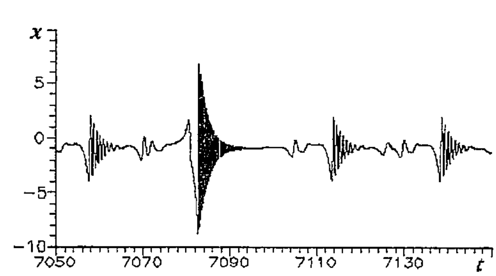

Рис. 4. $x(t)$ в хаотическом режиме при α=2.5, δ=2.5 и γ=1

системе (1) вырождения - плоскость z=0 является инвариантным множеством. Последнее приводит к тому, что в системе (1) не могут существовать грубые гетероклинические траектории, а единственной негрубой является траектория, идущая из S_3 и S_1. Снять указанное вырождение можно, записав последнее уравнение системы (1) в виде

$$\dot{z} = -2(z - ax)(x + \beta), \tag{4}$$

где $0 < a \ll 1$. При малых a качественно поведение фазовых траекторий системы не изменяется, однако, вырождение исчезает. В модифицированной системе устойчивое и неустойчивое двумерные многообразия особых точек S_1 и S_3 будут пересекаться грубым образом. Если предположить, что при некоторых значениях параметров в системе с $a \neq 0$ существует негрубая гетероклиническая траектория, идущая из S_3 и S_1, то возникает гетероклинический контур, при разрушении которого и происходит рождение устойчивого периодического решения, описанного выше.

Заключение

Как уже упоминалось в первой части, эксперименты показали, что в одной клетке могут существовать и периодические колебания сложной формы с несколькими характерными временными масштабами, и хаос [9,12-15]. Может быть, в свете этого появление упорядоченных структур в нейронных сетях выглядит совсем нетривиальным. Представляется весьма перспективным использовать модели в виде элементов нейронных сетей, одна из которых описана выше. Существует большое число различной литературы, посвященной исследованию хаоса, синхронизации, формированию структур и проч. в цепочках, сетях и других системах связанных осцилляторов и их непрерывных аналогов. Но большинство работ, посвященных изучению осцилляторных нейронных сетей, рассматривают в виде структурного элемента нейронных сетей двумерные динамические системы (см., например, обзор [16]) или же, редко, сложные многомерные системы. Мы считаем, что исследования динамики осцилляторных сетей, состоящих из структурных элементов, обладающих аттракторами сложной формы (при некоторых значениях параметров - сложный предельный цикл, при других - странный аттрактор) и с разными типами связей между ними (электрическими и химическими - возбуждающими и тормозящими), позволят промоделировать новые феномены в нейронных сетях [17].

Наши численные эксперименты с цепочками диссипативно связанных систем (1) показали наличие таких явлений, как синхронизация и хаос при параметрах, когда несвязанные системы ведут себя нехаотически. Естественно предположить и наличие хаотической синхронизации в таких системах. Мы надеемся, что удастся выяснить, существенно ли использование в виде элементов нейронной сети простых, но не двумерных осцилляторных систем со сложным периодическим и хаотическим поведением для построения математических моделей явлений в ансамблях нервных клеток, в частности, центральной нервной системе и мозге.

Авторы хотят выразить свою признательность коллегам Peter Rowat и Alan Selverston из Калифорнийского университета в Сан-Диего за обсуждение экспериментов по осцилляторной электрической активности нейронов.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 94-02-03263а) и Международного научного фонда (грант NOU 000).

Библиографический список

1. *Hodzhkin A.L. and Huxley A.F.* A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // J.Physiol.(London). 1952. Vol.117. P.500.

2. *Ходоров Б.И.* Общая физиология возбудимых мембран. М.: Наука, 1975.

3. *Bochholtz P., Golowasch J., Epstein I.R., and Morder E.* Mathematical model of an identified stomatogastric ganglion neuron // J.Neurophysiol. 1992. Vol.67. P.332.

4. *Fitz Hugh R.* Impulses and physiological states in models of nerve membrane // Biophys.J. 1961. Vol.1. P.445.

5. *Nagumo J., Arimoto S., and Yoshizawa S.* An active pulse transmission line simulating nerve axon // Proc.IRE. 1962. Vol.50. P.2061.

6. *Hopfield J.J.* Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities//Proc.Natl.Acad.Sci. USA. 1982. Vol.79. P.2554.

7. *Hindmarsh J.L. and Rose R.M.* A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations // Proc.R.Soc.London B. 1984. Vol.221. P.87.

8. *Chay T.R.* Chaos in a three-variable model of excitable cell // Phys.D. 1985. Vol.16. P.233.

9. *Llinas R.R.* The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neuron: insight into central nervous system function // Science. 1988. Vol.242. P.1654.

10. *Рабинович М.И.* Стохастические автоколебания и турбулентность // УФН. 1978. Т.125, № 1. С.123.

11. *Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С.* Математическая биофизика. М.: Наука, 1984.

12. *Abarbanel H.D.I., Huerta R., Rabinovich M.I., Rulkov N.F., Rowat P.F., and Selverston A.I.* Synchronized action of synapticaly coupled chaotic neurons//Preprint University of California, San-Diego, 1995, to appear in Biol. Cybernetics.

13. *Rowat P.F. and Selverston A.I.* Modelling the gastric mill central pattern generator of the lobster with a relaxation-oscillator network // S.Neurophysiol. 1993. Vol.70. P.1030.

14. *Rowat P.F. and Selverston A.I.* Experiments with neurons from lobsterstomatogastric ganglion. Unpublished data. 1994.

15. *Hayashi H. and Ishizuka S.* Chaotic nature of bursting discharges in Onchidium pacemaker neuron // J.Theor.Biol. 1992. Vol.156. P.269.

16. *Борисюк Г.Н., Борисюк Р.М., Казакович Я.Б., Лузянина Т.Б., Турова Т.С., Цымбалюк Г.С.* Осцилляторные нейронные сети. Математические результаты и приложения // Математическое моделирование. 1992. Т.4, № 1. С.3.

17. *Абарбанель Г.Д.И., Баженов М.В., Рабинович М.И., Рубчинский Л.Л., Сущик М.М., Хуэрта Р.* Синхронизация в нейронных ансамблях (готовится к печати в УФН).

Институт прикладной физики РАН

Поступила в редакцию 14.04.95
после переработки 27.07.95

A SIMPLE MODEL FOR A NEURON WITH COMPLEX OSCILLATORY ACTIVITY

M.V. Bazhenov, M.I. Rabinovich, L.L. Rubchinsky

A simple mathematical model of a neuron describing its oscillatory activity is constructed and investigated. This model in the form of a system of three ordinary differential equations describes both regular behaviour of different patterns in the time dependence of electric membrane potential and their chaotic dynamics. The features of the neural networks consisting of such elements are discussed.

Баженов Максим Владимирович родился в 1967 году в Горьком, научный сотрудник отдела нелинейной динамики Института прикладной физики РАН. Окончил радиофизический факультет Нижегородского университета (1989). Кандидат физ.-мат. наук (1994). Область научных интересов: качественная теория дифференциальных уравнений, теория пространственно-временного хаоса и структурообразования в распределенных неравновесных системах. Автор ряда работ в отечественной и зарубежной печати.

Рабинович Михаил Израилевич родился в 1941 году, доктор физ.-мат. наук, член-корр. РАН, зав. отделом нелинейной динамики Института прикладной физики РАН. Область научных интересов: динамическая теория жидкости, проблемы хаоса и структурообразования, нелинейные волны в неравновесных средах. Общее число публикаций - более 200, из них 5 книг, около 10 обзоров, учебные пособия и курсы лекций, статьи в отечественных и зарубежных журналах.

Рубчинский Леонид Львович родился в 1974 году в Горьком. Окончил Высшую школу общей и прикладной физики Нижегородского университета (1995). С 1993 года работает в отделе нелинейной динамики Института прикладной физики РАН. Соросовский студент-стипендиат(1994), Стипендиат президента России (1995). В настоящее время - аспирант Калифорнийского университета, Сан-Диего. Область научных интересов: пространственно-временной хаос и образование структур, осцилляторные нейронные сети, приложения нелинейной динамики в биологии. Имеет публикации.