

Изв. вузов «ПНД», т. 12, № 6, 2004

УДК 621.373.1

## ДИНАМИЧЕСКОЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЕ ИМПУЛЬСНЫХ СИГНАЛОВ В НЕЙРОННЫХ СИСТЕМАХ\*

*В.Б. Казанцев*

В работе изучается динамика модели нейрона с импульсным внешним воздействием в виде ограниченных серий импульсов. Исследуются процессы преобразования входного импульсного сигнала в зависимости от характеристик стимула и состояния самого нейрона. В качестве модели нейрона используется модифицированная система ФитцХью – Нагумо с пороговым многообразием. Показано, что отклик модели обладает селективными свойствами как по числу входных импульсов (интегрирующий отклик), так и по интервалу следования импульсов (резонансный отклик). Сигналы отклика формируются в зависимости от параметров модели и представляют собой как одиночные импульсы, так и серии импульсов с определенным числом составляющих импульсов.

### Введение

Вопрос о том, как нейроны кодируют и преобразовывают информацию, является одним из ключевых при исследовании и моделировании различных нейронных систем [1–6]. Согласно представлениям нейрофизиологов нейронные ансамбли формируют пространственно-временные структуры (паттерны) активности определенной пространственной конфигурации. Во времени такие структуры представляют собой последовательности импульсов (спайков) с изменяющимися межимпульсным (межспайковым) интервалом. Сенсорные сигналы, поступающие в мозг по различным каналам, модифицируют текущий паттерн активности, что соответствует отклику нейронной системы на изменяющиеся условия внешней среды. Так, например, формируются моторные паттерны в оливо-мозжечковой системе, процессы ассоциативного восприятия и пространственно-временного связывания в таламо-кортикалной системе и др. Ключевым моментом здесь является наличие у нейронов собственной

\*Статья написана по материалам доклада на VII Международной школе «Хаотические автоколебания и образование структур», 1–6 октября 2004, Саратов, Россия.

динамики. Сенсорные сигналы лишь определенным образом модулируют текущее состояние нейронной системы [5].

На уровне отдельных нейронов задача о «нейронном коде» сводится к формированию отклика нейрона на стимулирующий (сенсорный) импульсный сигнал. Одним из основных свойств этого отклика является способность «интегрировать» входящие сигналы [3]. Нейрон генерирует отклик в ответ на определенное число входных импульсов. Каждый последующий импульс вызывает скачок потенциала нейрона (постсинаптический потенциал), приближающий нейрон к порогу возбуждения. Роль собственной динамики нейрона сводится здесь к процессам релаксации к потенциальному покоя. Более интересный случай связан с наличием у нейронов собственной колебательной активности [5]. В этом случае отклик обладает резонансными свойствами и нейроны способны осуществлять фазово-частотную селекцию сигналов [7]. Такие свойства имеют, например, нейроны нижних олив, обладающие спонтанными квазисинусоидальными колебаниями ниже порога возбуждения. Известны также более сложные варианты отклика, включающие генерацию импульса отклика на тормозящее (подавляющее) воздействие, генерацию серий (берстов) импульсов и др. [7, 8].

С точки зрения нелинейной динамики, задача о нейронном отклике сводится к изучению динамических режимов нелинейной системы с неавтономным импульсным воздействием [9–12]. В классическом случае периодического воздействия на автоколебательную систему возможна вынужденная synchronization системы внешним сигналом. В неавтономном фазовом пространстве она соответствует замкнутым обмоткам на инвариантном торе. Разрушение инвариантного тора может сопровождаться возникновением сложных предельных множеств (хаотических) аттракторов, соответствующих хаотическому отклику системы [10, 11]. Для простейших нейроно-подобных систем, например, классической модели ФитцХью – Нагумо [13], обладающей порогом возбуждения, также широко изучались режимы стимул-индуцированной synchronization и хаотического отклика [12, 14–16]. Исследование динамических режимов таких систем сводится, как правило, к одномерным отображениям фазы (окружности). Возможность вынужденной synchronization и хаоса показана и для более сложных нейронных моделей (модель Ходжкина – Хаксли, модель Хиндмарш – Розе) [17, 18]. В большинстве работ по неавтономной динамике нейронных систем внешнее воздействие выбирается, как правило, периодическим, и изучаются устойчивые установившиеся динамические режимы. Вопрос о динамическом преобразовании (отклике) нейронов на отдельные импульсы, ограниченные серией импульсов (берсты), серии с изменяющимся межимпульсным интервалом – динамические режимы, которые можно рассматривать как переходные процессы, изучался сравнительно мало. Здесь, кроме упомянутых выше интегрорезонансных свойств, исследовались фазовые свойства отклика, эффекты фазовой переустановки за счет импульсного воздействия.

В этой работе рассматриваются процессы преобразования импульсов и серий импульсов в модели нейрона с пороговым многообразием и устанавливается динамическая связь между нейронным «входом» и «выходом». Показывается, что, кроме интегрорезонансных свойств отклика, нейрон за счет собственной динамики способен формировать серии импульсов отклика с заданным числом импульсов в серии и межимпульсным интервалом.

## 1. Модель

Для моделирования процессов преобразования нейронами импульсных сигналов рассмотрим следующую динамическую систему, являющуюся модификацией классических уравнений ФитцХью – Нагумо [7, 13, 19]

$$\begin{cases} \dot{u} = f(u) - v + I_{st}(t), \\ \dot{v} = \varepsilon(g(u) - v - I). \end{cases} \quad (1)$$

Переменная  $u$  качественно описывает динамику мембранныго потенциала нейрона, переменная  $v$  – динамику трансмембранных ионных токов [2, 4]. Нелинейная функция  $f$  имеет вид  $f(u) = u - u^3/3$  и качественно характеризует нелинейные свойства ионных каналов, параметр  $I > 0$  задает уровень деполяризации мембраны постоянным внешним смещением, параметр  $\varepsilon > 0$  характеризует емкостные свойства мембраны. Функцию  $g(u)$  выберем кусочно-линейной следующего вида:

$$g(u) = \begin{cases} \alpha u, & \text{при } u < 0, \\ \beta u, & \text{при } u \geq 0. \end{cases}$$

Она качественно описывает зависимость медленной переменной  $v$  от потенциала мембранны  $u$  и, фактически, определяет нелинейный характер ионных токов, восстанавливающих потенциал мембранны. Заметим, что введение функции  $g(u)$ , отличающее уравнения (1) от классических уравнений ФитцХью – Нагумо, обеспечивает при определенных параметрах расположение  $u, v$  – изоклин, качественно согласующееся с моделью Морриса – Лекара [7, 20]. Функция  $I_{st}(t)$  описывает импульсный сигнал стимула и будет определена ниже.

**1.1. Автономная динамика модели.** Рассмотрим сначала основные черты собственной (автономной) динамики системы (1) при  $I_{st}(t) = 0$ . В зависимости от параметров она может иметь от одного до трех состояний равновесия. Наиболее интересным для нашего рассмотрения является случай возбудимой динамики с тремя состояниями равновесия. Его иллюстрирует качественный фазовый портрет системы на рис. 1. Состояние равновесия  $O_1(u^{(1)}, v^{(1)})$  является устойчивым

фокусом и соответствует потенциальному покоя нейрона. Состояния равновесия  $O_3(u^{(3)}, v^{(3)})$  и  $O_2(u^{(2)}, v^{(2)})$  – неустойчивый фокус и седло, соответственно. Входящая сепаратриса  $W_1(O_2)$  последнего формирует порог возбуждения нейрона. При превышении этого порога нейрон генерирует импульс возбуждения, в противном случае – релаксирует к состоянию покоя. Сепаратрисы седла  $O_2$  в зависимости от параметров

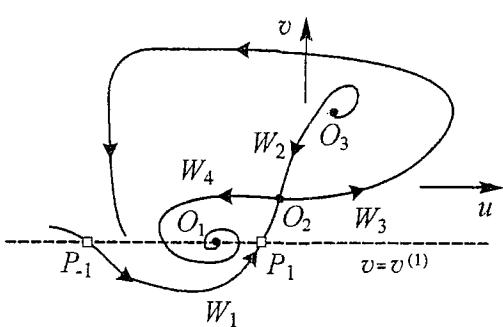


Рис. 1. Качественный фазовый портрет системы (1)

могут изменять взаимное расположение, что соответствует бифуркациям петель сепаратрис. Детальный бифуркационный анализ системы (1) был проведен в работе [21]. Было показано, в частности, что на плоскости параметров  $(\varepsilon, I)$  существует кривая, отвечающая бифуркации «большой петли» сепаратрис  $W_3(O_2) \rightarrow W_1(O_2)$ ,

в результате которой в системе рождается устойчивый предельный цикл, охватывающий все три состояния равновесия. Динамика системы в этом случае становится бистабильной. При превышении порога нейрон переходит в режим периодической генерации импульсов возбуждения (спайков).

**1.2. Аппроксимация синаптической связи.** Получение нейроном входных сигналов осуществляется через синаптическую связь. С функциональной точки зрения действие такой связи (химический синапс) можно аппроксимировать следующим образом. Каждый приходящий импульс за счет различных биохимических механизмов создает так называемый постсинаптический потенциал (ПСП) [2, 3]. Если его величина сравнительно мала, то нейрон возвращается к состоянию покоя. При достижении порога возбуждения нейрон генерирует отклик. Синаптическая связь может быть возбуждающей и тормозящей (подавляющей). В первом случае постсинаптический потенциал (ВПСП) имеет положительный знак и деполяризует мембрану, во втором случае (ТПСП) - отрицательный и гиперполяризует мембрану (рис. 2). Применимтельно к модели (1) аппроксимируем действие синаптической связи следующим образом. При получении входного импульса в момент времени  $t_0$  величина переменной  $u$  (мембранный потенциал) изменяется на некоторую величину  $u_p$  ( $u_p > 0$  для ВПСП и  $u_p < 0$  для ТПСП). Далее, до прихода следующего импульса в момент времени  $t_0 + \tau$  динамика нейрона определяется автономной системой (1). Таким образом,

$$\begin{aligned} u(t) &= u(t, u_{t_0}, v_{t_0}), \\ v(t) &= v(t, u_{t_0}, v_{t_0}), \\ u_{t_0} &= u(t_0) + u_p, \\ v_{t_0} &= v(t_0). \end{aligned} \tag{2}$$

На фазовой плоскости рис. 1 условия (2) определяют мгновенный скачок переменной  $u$  на величину  $u_p$  в момент прихода импульса  $t_0$ . Предположим, что нейрон получает входной сигнал в форме серии импульсов с межимпульсным интервалом  $\tau$ . Обозначим состояние системы после прихода  $n$ -го импульса  $(u_n, v_n)$ . Тогда для следующего импульса

$$\begin{aligned} u_{n+1} &= u(\tau, u_n, v_n) + u_p, \\ v_{n+1} &= v(\tau, u_n, v_n). \end{aligned} \tag{3}$$

Следовательно, траектории неавтономной системы (1) определяются в трехмерном фазовом пространстве нелинейное двумерное отображение Пуанкаре (3). Пусть в начальный момент времени  $t = 0$  нейрон находится в состоянии покоя  $O_1$ . Тогда состояние нейрона на момент прихода  $n$ -го импульса будет определяться траекторией отображения (3) с начальными условиями  $u_1 = u^{(1)} + u_p, v_1 = v^{(1)}$ . Порог возбужде-

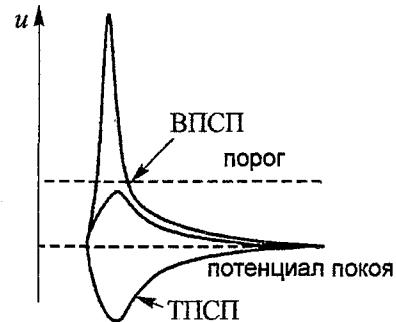


Рис. 2. Синаптическая связь. Возбуждающий и тормозящий постсинаптические потенциалы

ния обозначен горизонтальной линией, называемой 'порог'. Горизонтальная линия, расположенная ниже 'порога', называется 'потенциал покоя'.

При достижении 'порога' возбуждения нейрон генерирует отклик. Синаптическая связь может быть возбуждающей и тормозящей (подавляющей). В первом случае постсинаптический потенциал (ВПСП) имеет положительный знак и деполяризует мембрану, во втором случае (ТПСП) - отрицательный и гиперполяризует мембрану (рис. 2). Применимтельно к модели (1) аппроксимируем действие синаптической связи следующим образом. При получении входного импульса в момент времени  $t_0$  величина переменной  $u$  (мембранный потенциал) изменяется на некоторую величину  $u_p$  ( $u_p > 0$  для ВПСП и  $u_p < 0$  для ТПСП). Далее, до прихода следующего импульса в момент времени  $t_0 + \tau$  динамика нейрона определяется автономной системой (1). Таким образом,

$$\begin{aligned} u(t) &= u(t, u_{t_0}, v_{t_0}), \\ v(t) &= v(t, u_{t_0}, v_{t_0}), \\ u_{t_0} &= u(t_0) + u_p, \\ v_{t_0} &= v(t_0). \end{aligned} \tag{2}$$

На фазовой плоскости рис. 1 условия (2) определяют мгновенный скачок переменной  $u$  на величину  $u_p$  в момент прихода импульса  $t_0$ . Предположим, что нейрон получает входной сигнал в форме серии импульсов с межимпульсным интервалом  $\tau$ . Обозначим состояние системы после прихода  $n$ -го импульса  $(u_n, v_n)$ . Тогда для следующего импульса

$$\begin{aligned} u_{n+1} &= u(\tau, u_n, v_n) + u_p, \\ v_{n+1} &= v(\tau, u_n, v_n). \end{aligned} \tag{3}$$

Следовательно, траектории неавтономной системы (1) определяются в трехмерном фазовом пространстве нелинейное двумерное отображение Пуанкаре (3). Пусть в начальный момент времени  $t = 0$  нейрон находится в состоянии покоя  $O_1$ . Тогда состояние нейрона на момент прихода  $n$ -го импульса будет определяться траекторией отображения (3) с начальными условиями  $u_1 = u^{(1)} + u_p, v_1 = v^{(1)}$ . Порог возбужде-

ния в модели задается входящей сепаратрисой седла  $W_1(O_2)$ :  $v = W(u)$  (см. рис. 1). Тогда условие генерации импульса отклика в ответ на  $n$ -й входной импульс можно записать в виде  $v_n - W(u_n) < 0$ . Заметим, что выражения (3) для интегрирующего отклика могут быть записаны аналитически [19]. В резонансном случае отображение (3) строится численно.

## 2. Результаты

**2.1. Интегрорезонансный отклик.** Рассмотрим особенности интегрорезонансного отклика модели (1) на серии импульсов (дуплеты и триплеты), поступающих через синаптический вход  $I_{st}(t)$  (2). Заметим, прежде всего, что нейрон генерирует

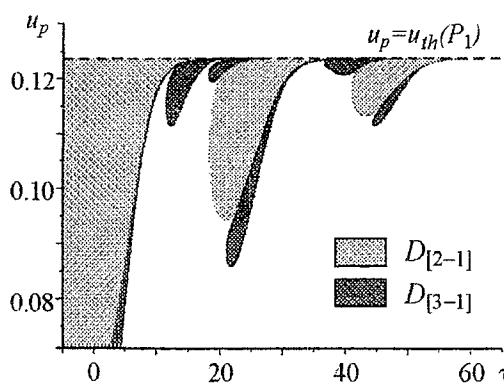


Рис. 3. Области интегрорезонансного отклика на дуплеты ( $D_{[2-1]}$ ) и триплеты ( $D_{[3-1]}$ ) входных импульсов в случае ВПСП. Значения параметров:  $\alpha = 0.5$ ,  $\beta = 2$ ,  $I = 0.21$ ,  $\varepsilon = 0.3491$ . Величина порога для одиночного стимула  $u_{th}(P_1) \approx 0.124$

отклик на одиночный импульс при достаточно сильной амплитуде синаптической связи,  $u_p > u_{th}$ , где  $u_{th}$  - величина порога возбуждения, определяемая первым пересечением сепаратрисы  $W_1(O_2)$  с прямой  $v = v^{(1)}$  (точка  $P_1$  на рис. 1). При  $u_p < u_{th}$  нейрон генерирует отклик на серии из двух и более импульсов при определенном интервале их следования. Области отклика на дуплеты и триплеты, полученные численным интегрированием системы (1) представлены на рис. 3. Расположение этих областей на плоскости  $(\tau, u_p)$  носит резонансный характер. Вследствие затухающего характера подпороговых колебаний

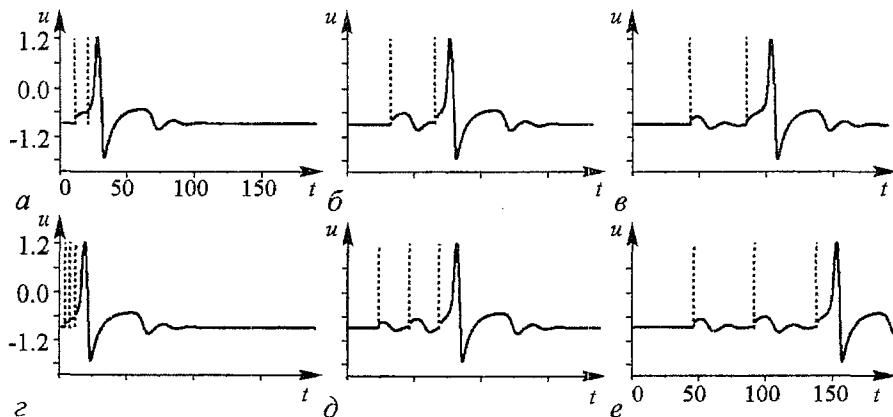


Рис. 4. Временные реализации интегрорезонансного отклика в случае ВПСП при воздействии дуплетом  $a-v$  и триплетом импульсов  $g-e$ . Входные импульсы показаны пунктирными линиями. Значения параметров:  $\alpha = 0.5$ ,  $\beta = 2$ ,  $I = 0.21$ ,  $\varepsilon = 0.3491$ .  $a - u_p = 0.122, \tau = 11$ ;  $b - u_p = 0.123, \tau = 33$ ;  $v - u_p = 0.114, \tau = 43$ ;  $g - u_p = 0.078, \tau = 4.19$ ;  $d - u_p = 0.0931, \tau = 23.24$ ;  $e - u_p = 0.1148, \tau = 46.36$

«амплитуды» этих областей уменьшаются с увеличением межимпульсного интервала в серии. Очевидно также, что при  $\tau \rightarrow 0$  минимальная амплитуда связи для получения отклика  $u_p(0) = u_{th}/M$ , где  $M$  - число импульсов в серии. При увеличении межимпульсного интервала  $\tau \rightarrow \infty$  границы областей отклика асимптотически приближаются к прямой  $u_p = u_{th}$ . Это соответствует перебросу системы после прихода  $(M-1)$ -го импульса в малую окрестность пороговой сепаратрисы, вдоль которой она может эволюционировать сколь угодно долго до прихода следующего импульса в серии. Временные реализации, отвечающие различным областям отклика, представлены на рис. 4.

**2.2. Отклик на подавляющее воздействие.** В случае тормозящего подавляющего воздействия нейрон  $u_p < 0$  также способен генерировать отклик. Это происходит вследствие того, что при выбранных параметрах пороговая сепаратриса  $W_1(O_2)$  имеет вторую точку  $P_{-1}$  (см. рис. 1) пересечения с прямой  $v = v^{(1)}$  при  $u < u^{(1)}$ . Тогда, при достаточно сильной тормозящей связи,  $u_p < u_{th}(P_{-1})$ , приходящий импульс перебрасывает систему за пороговую сепаратрису и генерируется импульс отклика. Аналогично случаю возбуждающей связи при  $u_{th}(P_{-1}) < u_p < 0$  нейрон формирует отклик и на серии импульсов. Области отклика на ТПСП и характерные временные реализации представлены на рис. 5, 6, соответственно.

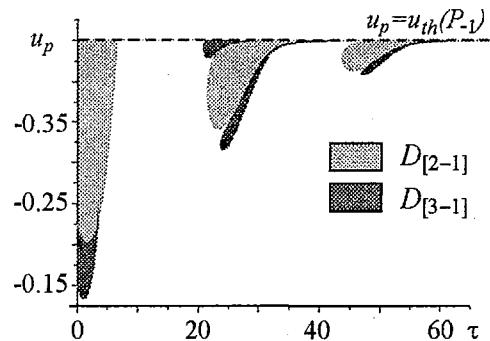


Рис. 5. Области интегрорезонансного отклика на дуплеты ( $D_{[2-1]}$ ) и триплеты ( $D_{[3-1]}$ ) входных импульсов в случае ТПСП. Значения параметров:  $\alpha = 0.5$ ,  $\beta = 2$ ,  $I = 0.21$ ,  $\varepsilon = 0.3491$ . Величина порога для одиночного стимула  $u_{th}(P_{-1}) \approx -0.455$

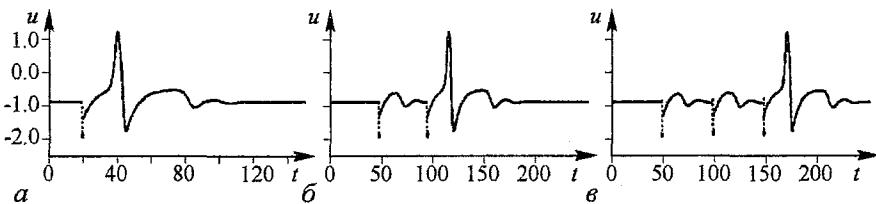


Рис. 6. Характерные временные реализации отклика модели (1) на серии входных импульсов в случае ТПСП. Значения параметров:  $\alpha = 0.5$ ,  $\beta = 2$ ,  $I = 0.21$ ,  $\varepsilon = 0.3491$ . а - отклик на одиночный импульс при  $u_p = -0.5$ ; б - отклик на дуплет импульсов,  $u_p = -0.44$ ,  $\tau = 46.83$ ; в - отклик на триплет,  $u_p = -0.42$ ,  $\tau = 48.97$

**2.3. Берст-отклики.** При приближении параметров модели к бифуркационным значениям «большой» петли пороговая сепаратриса  $W_1(O_2)$  приближается к выходящей сепаратрисе  $W_3(O_2)$  и начинает совершать колебания, охватывая все три состояния равновесия (рис. 7). Это приводит к появлению конечного числа  $N$  точек пересечения  $P_i$  порогового многообразия  $W_1(O_2)$  с прямой  $v = v^{(1)}$  в области воз-

буждающего воздействия  $u_p > 0$  и  $N$  точек пересечения  $P_{-i}$  в области подавляющего воздействия. Таким образом, появляется возможность получения отклика в виде серии импульсов (берст-отклик). Так, например, при воздействии на нейрон одиночным импульсом с амплитудой связи,  $u_{th}(P_i) < u_p < u_{th}(P_{i+1})$ ,  $i = 1, 2, \dots, N$ , нейрон генерирует отклик в виде серии  $i$  импульсов, после чего возвращается в состояние покоя  $O_1$ . Заметим, что при приближении к бифуркационному значению число оборотов сепаратрисы возрастает и при рождении предельного цикла  $N \rightarrow \infty$ . В этом случае отклик нейрона при превышении порога имеет вид периодической незатухающей последовательности импульсов возбуждения. При больших  $N$  точки  $P_i$  расположены очень близко друг от друга (рис. 7, б) и для получения требуемой серии отклика необходима очень точная настройка амплитуды связи  $u_p$ . Изменение максимального числа импульсов в серии  $N$  происходит при изменении параметра в окрестности бифуркационной границы. Отклик на максимальное число импульсов происходит для всех значений амплитуды связи  $u_p > u_{th}(P_N)$  и точной настройки  $u_p$  не требует. Различные варианты отклика по максимальному числу импульсов представлены на рис. 8. Аналогично, берст-отклики можно получить и при подавляющем воздействии одиночным импульсом. Нейрон откликается серией из  $i$  импульсов при значениях амплитуды связи  $u_{th}(P_{-(i+1)}) < u_p < u_{th}(P_{-i})$  (рис. 8, в).

При воздействии на нейрон серией импульсов также можно получить берст-отклики. Если при получении  $M$  входных импульсов система преодолевает порог, попадая в надпороговую область между  $i$ -м и  $(i + 1)$ -м витками пороговой сепаратрисы, то нейрон генерирует отклик в виде серии из  $i$  импульсов. При перестройке параметров можно добиться отклика по максимальному числу  $N$  импульсов в серии, перебрасывая систему в область за последний (внешний) виток пороговой сепаратрисы (см. рис. 7). На плоскости параметров интегрорезонансного отклика ( $\tau, u_p$ ) области берст-отклика расположены внутри соответствующих областей одиночного отклика (см. рис. 3). Примеры динамического преобразования серий импульсов иллюстрирует рис. 9.

Таким образом, модель (1) способна осуществлять динамическое преобразование  $M \rightarrow N$  серий импульсов за счет изменения амплитуды синаптической связ-

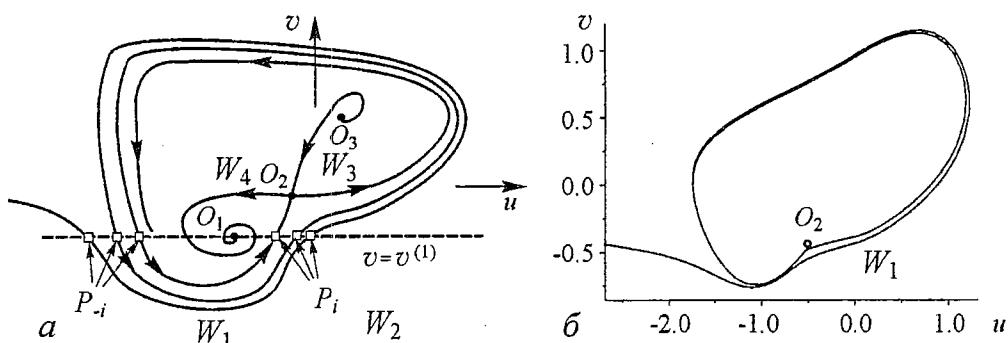


Рис. 7. а – качественный фазовый портрет системы (1) в сложнопороговом режиме. Точки  $P_{\pm i}$  соответствуют пересечениям пороговой сепаратрисы  $W_1$  ( $O_2$ ) с прямой  $v = v^{(1)}$  и определяют пороговые значения берст-откликов на одиночный импульс; б – пороговая сепаратриса  $W_1$ , полученная численным моделированием системы (1). Число оборотов сепаратрисы соответствует максимальному числу импульсов берст-отклика,  $N = 3$ . Значения параметров:  $\alpha = 0.5, \beta = 2, I = 0.21, \varepsilon = 0.34898$

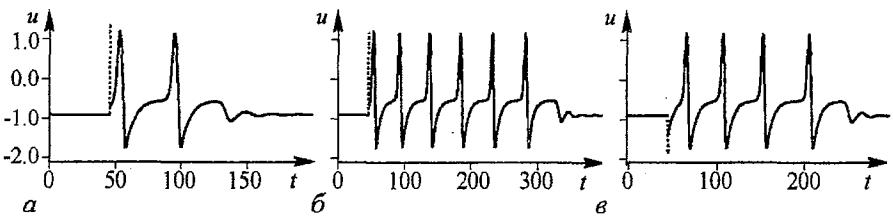


Рис. 8. Временные реализации берст-отклика на одиночный импульс при сложнопороговой динамике модели (1). Отклики получены по максимальному числу импульсов,  $|u_p| > u_{th}(P_{\pm N})$ . Значения параметров:  $\alpha = 0.5$ ,  $\beta = 2$ ,  $I = 0.21$ .  $a$  – серия  $N = 2$ , в случае ВПСП при  $\varepsilon = 0.349$ ;  $b$  –  $N = 6$ , ВПСП отклик при  $\varepsilon = 0.348978$ ;  $c$  –  $N = 4$ , ТПСП отклик при  $\varepsilon = 0.349785$

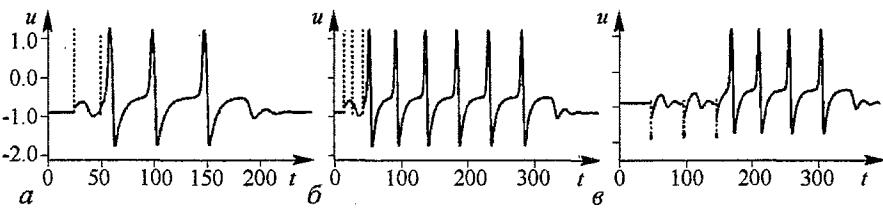


Рис. 9. Динамическое преобразование серий импульсов при сложнопороговом поведении модели (1). Значения параметров:  $\alpha = 0.5$ ,  $\beta = 2$ ,  $I = 0.21$ .  $a$  – преобразование [2 – 3] при интегрорезонансном берст-отклике в случае ВПСП,  $\varepsilon = 0.34898$ ,  $u_p = 0.121$ ,  $\tau = 25$ ;  $b$  – преобразование [3 – 6],  $\varepsilon = 0.348978$ ,  $u_p = 0.12259$ ,  $\tau = 14.46$ ;  $c$  – преобразование [3 – 4] при подавляющем воздействии,  $\varepsilon = 0.348978$ ,  $u_p = -0.42$ ,  $\tau = 48.97$

зи или перестройки параметров системы в окрестности бифуркационной границы. Эта возможность достигается за счет интегрорезонансной подпороговой динамики и сложного поведения пороговой сепаратрисы, обеспечивающего, фактически, мультипороговое возбуждение системы.

**2.4. Временные характеристики отклика.** Исследуем временные характеристики сигналов отклика по отношению к входным сигналам. Заметим, прежде всего, что импульсы отклика всегда следуют с определенной временной задержкой относительно последнего импульса во входной серии (см. рис. 4). Эта задержка не связана с задержкой синаптической связи, так как в используемом приближении действие связи принимается мгновенным. Величина временного запаздывания в модели (1) определяется динамикой системы в окрестности седлового состояния равновесия  $O_2$ . Рассмотрим, для определенности, воздействие одиночным возбуждающим импульсом и одиночный отклик. Время  $T_d$  запаздывания импульса отклика соответствует времени достижения максимума переменной  $u$  при превышении порога на некоторую величину  $z = u_p - u_{th}$ . Положим  $z \ll 1$ . Время  $T_d$  можно условно разделить на два интервала: время движения в малой окрестности седла  $O_2$  и время движения вдоль выходящей сепаратрисы  $W_3(O_2)$  (см. рис. 1, 7, б). Нетрудно видеть, что на втором интервале время движения практически не зависит от  $z$ , так как траектории сравнительно быстро прижимаются к сепаратрисе по устойчивому трансверсальному направлению. Время движения на первом участке легко оценить, построив отображение отрезка  $L_0$  в отрезок  $L_1$  (рис. 10, а), который, фактически, яв-

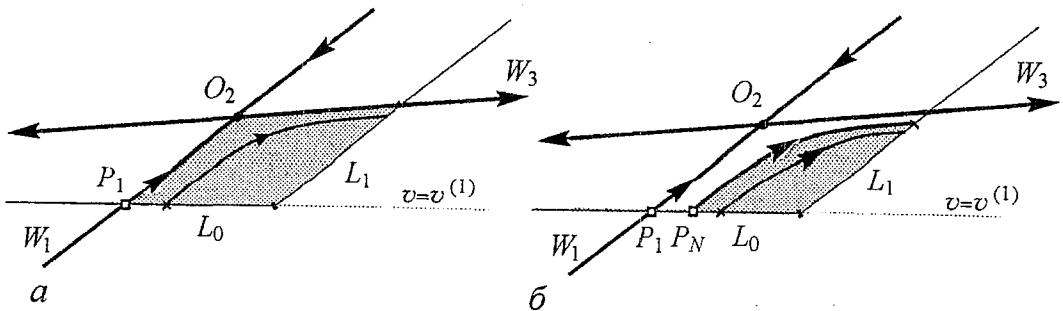


Рис. 10. *a* – качественный вид фазовой плоскости системы (1) в окрестности седла  $O_2$  (линейное приближение). Траектории системы задают отображение отрезка  $L_0$  в отрезок  $L_1$ , определяющее характеристические времена запаздывания при одиночном импульсном отклике; *б* – локальная динамика системы (1) при сложнопороговом возбуждении. Берст-отклик по максимальному числу импульсов  $u_p > u_{th}(P_N)$  обладает конечным временем запаздывания

ляется изохроной для дальнейшего движения. Разница времен для двух различных амплитуд связи  $u_{p1}$  и  $u_{p2}$  определяется выражением

$$T_{d1} - T_{d2} = \frac{1}{\lambda_2} \ln \frac{u_{p2} - u_{th}}{u_{p1} - u_{th}}, \quad (4)$$

где  $\lambda_2 > 0$  корень характеристического уравнения седла  $O_2$ . Таким образом, при  $u_p \rightarrow u_{th}$  задержка отклика начинает неограниченно нарастать согласно (4). Другими словами, выбирая амплитуду связи  $u_p$  можно получить сколь угодно большую задержку возникновения отклика.

Существенно иная ситуация реализуется в случае берст-отклика (рис. 10, б). Максимальное время задержки при отклике в виде  $i$  импульсов конечно и определяется временем движения по  $i$ -му витку пороговой сепаратрисы  $W_1(O_2)$  до достижения ближайшего максимума по  $u$  переменной (пика первого импульса в серии). Далее, поскольку с каждым витком сепаратрисы  $W_1$  все ближе проходит к состоянию равновесия  $O_2$ , межимпульсный интервал с каждым последующим импульсом нарастает согласно оценке (4). Кроме того, при  $u_p \rightarrow u_{th}(P_i)$  межимпульсный интервал двух последних импульсов в серии бесконечно нарастает. Заметим, что при берст-откликах по максимальному числу импульсов и достаточно сильной амплитуде связи  $u_p \gg u_{th}(N)$  межимпульсный интервал слабо зависит от  $u_p$ , и отклик оказывается в некотором смысле стандартизованным, то есть определяется собственной динамикой системы.

### Заключение

Отметим ряд наиболее важных моментов формирования отклика нейроноподобной модели (1) на импульсный сигнал.

- За счет осцилляторно-затухающей подпороговой динамики нейронная система приобретает интегрорезонансные свойства. Такие свойства обеспечивают возможность динамической селекции импульсных сигналов по двум основным характеристикам: числу импульсов в серии и интервалу следования импульсов.

- Наличие порогового многообразия, форма и расположение которого управляется параметрами системы, позволяет получать селективный отклик и при подавляющем синаптическом воздействии ТПСП на нейрон.

- Осцилляторные свойства пороговой сепаратрисы при приближении к бифуркации петли сепаратрис приводят к явлению мультипорогового возбуждения и формирования берст-откликов. Количество импульсов в серии отклика управляет амплитудой синаптического воздействия. Другими словами, «пластичность» синаптической связи способна обеспечить «настройку» нейрона на формирование определенного отклика.

- Показана возможность динамического преобразования  $M \rightarrow N$  импульсных серий. Здесь число входных импульсов  $M$  можно трактовать как некоторую «интенсивность сенсорного сигнала», которая за счет определенной «настройки» нейрона преобразуется в серию  $M = 1, 2, \dots, \infty$  стандартизированных импульсов. Другими словами, система осуществляет классификацию входных сигналов с  $N \times M$  вариантами преобразования.

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 03-02-17135), гранта CRDF (программа BRHE, НОЦ-006) и гранта Президента РФ для молодых ученых (МК-4586.2004.2).*

## Библиографический список

1. Николис Дж., Мартин Р., Валлас Б., Фукс П. От нейрона к мозгу. М.: Изд-во УРСС, 2003. 672 с.
2. Рубин А.Б. Биофизика: В 2 т. М.: Книжный дом «Университет», 2000. 486 с.
3. Principles of Neural Science / Eds Kandel E.R., Schwartz J.H., Jessell T.M. Third Edition. Prentice-Hall Intern. Inc. 1991. 1135 P.
4. Scott A. Neuroscience: a mathematical premier. Springer-Verlag, Berlin, 2002.
5. Llinas R. I of the Vortex. From Neurons to Self. MIT Press, Cambridge, Massachusetts 2002, 302 P.
6. Brenner N., Strong S.P., Koberle R., Bialek W., de Ruyter van Steveninck R.R. Synergy in a neural code // Neural Computation. 2000. Vol. 12. P. 1531.
7. Izhikevich E.M. Neural excitability, spiking and bursting // Int. J. Bifurc. Chaos. 2000. Vol. 10, № 6. P. 1171.
8. Казанцев В.Б., Некоркин В.И. Динамика колебательных нейронов. Информационные аспекты //Нелинейные волны 2002. Нижний Новгород: ИПФ РАН, 2003. 29 с.
9. Андронов А.А., Витт, А.А., Хайкин, С.Э. Теория колебаний. М.: Физматгиз, 1959. 916 с.
10. Кузнецов С.П. Динамический хаос (курс лекций). М.: ФМЛ, 2001. 296 с.
11. Пиковский А., Розенблум М., Куртс Ю. Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. М.: Техносфера, 2003. 496 с.
12. Гласс Л., Мэкки М. От часов к хаосу. Ритмы жизни. М.: Мир, 1991. 248 с.
13. FitzHugh R. Mathematical models of excitation and propagation in nerve. In Biological Engineering (Ed. H.P. Schwan), 1969. 1-85.
14. Kaplan D.T., Clay J.R., Manning T., Glass L., Guevara M.T., Shrier A. // Phys. Rev. Lett. 1996. Vol. 76. P. 4074.

15. Yoshino K., Nomura T., Pakdaman K., Sato S. Synthetic analysis of periodically stimulated excitable and oscillatory membrane models // Phys. Rev. E. 1999. Vol. 59. P. 956.
16. Pakdaman K. Periodically forced leaky integrate-and-fire model // Phys. Rev. E. 2001. Vol. 63. P. 041907.
17. Eguna M.C., Rabinovich M.I., Abarbanel H.D.I. Information transmission and recovery in neuron communication channels // Phys. Rev. E. 2000. Vol. 62. P. 7111.
18. Nowotny T., Zhigulin V.P., Selverston A.I., Abarbanel H.D.I., Rabinovich M.I. Enhancement of synchronization in a hybrid neural circuit by spike-timing dependent plasticity // Journal Neuroscience. 2003. Vol. 23. P. 9776.
19. Kazantsev V.B. Selective communication and information processing by excitable systems // Phys. Rev. E. 2001. Vol. 64. P. 056210.
20. Rinzel J., Ermentrout B.B. in Methods in neuronal modelling / Edited by C. Koch and I. Segev. MIT press, Cambridge Massachusetts, 1998, p. 251.
21. Dmitrichev A.S., Shapin D.S., Kazantsev V.B., Nekorkin V.I. Динамика модели нейрона со сложно-пороговым возбуждением // Математическое моделирование. 2005 (в печати).

*Институт прикладной физики РАН  
Нижний Новгород*

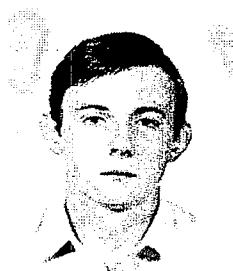
*Поступила в редакцию*

*29.12.2004*

## **DYNAMIC TRANSFORMATION OF PULSE SIGNALS IN NEURONAL SYSTEMS**

*V.B. Kazantsev*

The dynamics of a neuron model with external pulse forcing in the form of bounded bursts is investigated. The processes of transformation of input pulse signal depending on the stimulus characteristics and neuron internal state are studied. A modified FitzHugh-Nagumo system with a threshold manifold is used as the neuron model. It is found the neuron response provides selectivity on the number of acquired pulses (integrate-and-fire response) and on the inter-spike interval value (resonant response). The response signals are formed depending on the model parameters and represent either single pulses or pulse bursts with controllable number of constituent pulses.



*Виктор Борисович Казанцев – родился в Дзержинске Нижегородской области (1973). В 1996 году окончил радиофизический факультет ННГУ. Зашел диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (1999). В настоящее время является старшим научным сотрудником отдела нелинейной динамики Института прикладной физики РАН в Нижнем Новгороде. Область научных интересов – теория колебаний и волн, нелинейная динамика дискретных систем и нейродинамика. Имеет более 60 научных публикаций.*