

Изв. вузов «ПНД», т. 12, № 6, 2004

УДК 621.373.1

ДИНАМИКА СИСТЕМЫ НЕЙРОНОВ С ПОСЛЕДЕПОЛЯРИЗАЦИЕЙ И ИНГИБИТОРНОЙ ОБРАТНОЙ СВЯЗЬЮ*

В.В. Клиньшов, В.И. Некоркин

Проведено исследование динамики модели, описывающей систему нейронов с последеполяризацией и ингибиторной обратной связью, под действием гармонического входного стимула. Показано, что данная система способна осуществлять функции краткосрочной памяти с возможностью хранения как одного, так и двух информационных образов в виде периодической нейронной активности ее элементов. Предложены способы записи, считывания и стирания информации, оценена рабочая область параметров системы.

Введение

Одной из задач современной нейродинамики является изучение процессов обработки информации нейронными сетями головного мозга [1–7]. В частности, большой интерес вызывает проблема моделирования процессов хранения информационных образов в так называемой краткосрочной памяти [6–8]. Краткосрочной памятью (далее КСП, или просто память) принято называть [1] возможность хранения мозгом поступающей от органов чувств информации в течение небольшого периода времени (порядка 1 – 100 с). Современные нейрофизиологи предполагают, что хранение достаточно сложных образов КСП осуществляется в виде кластеров периодической нейронной активности [1, 7]. В [7, 8] описан динамический механизм функционирования краткосрочной памяти, основанный на известном свойстве некоторых нервных клеток коры головного мозга – последеполяризации. Данное свойство заключается во временном повышении возбудимости нейронной мембранны после однократной генерации потенциала действия. В работе [7] представлена функциональная схема нейронной сети, в которой может осуществляться хранение информации в виде кластеров активности, а в [8] приведена математическая модель элемента такой сети и объяснен динамический механизм функционирования КСП.

Важно заметить, что предложенная система памяти состоит из ансамбля нейронов с последеполяризацией, находящихся под воздействием осцилляторного сигнала и коротких информационных импульсов. Если до прихода информационного импульса на какой-либо элемент он совершил подпороговые колебания, то после воздействия начинает периодически генерировать потенциал действия (спайк) на

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

каждом пике осцилляторного сигнала, и тем самым факт поступления импульса «запоминается» элементом. Однократно подав информационные сигналы на некоторую совокупность нейронов сети, можно запомнить в ней произвольный информационный образ в виде кластера периодической нейронной активности. Для стирания записанной информации необходимо подать на все элементы импульсы отрицательной полярности.

Однако подобная схема позволяет запомнить только один информационный образ. В то же время известно, что человек, например, способен одновременно хранить в КСП до 7-9 различных образов. Данная особенность модели связана с тем, что элементы в ней фактически не взаимодействуют, тогда как введение взаимодействия между ними может устраниТЬ указанный недостаток. Оказывается, наличие ингибиторных (подавляющих) обратных связей между нейронами приводит к появлению на пике осцилляторного сигнала нескольких «подциклов», на каждом из которых может возбуждаться определенная группа нейронов. Таким образом, в системе существует несколько различных кластеров активности, периодически сменяющих друг друга [7].

Данная работа посвящена исследованию динамической модели сети нейронов с последеполяризацией и межэлементными ингибиторными обратными связями на примере системы двух нейронов. Мы показываем, что данная система способна хранить в виде кластеров периодической спайковой активности не один, а два информационных образа одновременно. Такая возможность появляется из-за наличия в достаточно широкой области параметров режима поочередного возбуждения элементов. Предложены способы записи, считывания и стирания информации из системы, оценены различные характеристики ее динамики в зависимости от управляющих параметров.

Статья структурирована следующим образом. В разделе 1 вводится динамическая модель системы памяти. Далее для простоты рассматривается только случай двух элементов. В разделе 2 обсуждаются базовые свойства динамики системы, а в разделе 3 более подробно изучаются ее медленные движения. Раздел 4 посвящен режиму, в котором периодически возбуждается один из нейронов, а другой совершает подпороговые колебания. В разделе 5 рассмотрены различные режимы, характеризующиеся периодической активностью обоих элементов, и показано, что они могут возбуждаться с временной задержкой. В разделе 6 проведена оценка рабочей области параметров, в которой система функционирует корректно и способна осуществлять хранение памяти. В Заключении подводятся итоги работы и делаются некоторые заключительные замечания.

1. Модель

В настоящей работе в качестве модели нейрона рассмотрим предложенный в [8] элемент, динамика которого описывается системой следующего вида

$$\begin{aligned} \varepsilon \frac{du}{dt} &= v - f(u), \\ \frac{dv}{dt} &= w - u + x(t), \\ \frac{dw}{dt} &= -\beta w + \gamma [g(u) - p(w)]. \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь u - мембранный потенциал нейрона, переменная v описывает ионные токи, w характеризует возбудимость мембранны, $x(t)$ - входной стимулирующий сигнал, $f(u)$ - нелинейная функция кубического вида, $g(u)$ и $p(w)$ - пороговые функции

$$f(u) = \begin{cases} u, & \text{если } u \leq \sigma, \\ \sigma \left(1 - 2 \frac{u - \sigma}{u_0 - 2\sigma}\right), & \text{если } \sigma \leq u \leq u_0 - \sigma \\ u - u_0, & \text{если } u \geq u_0 - \sigma, \end{cases}$$

$$g(u) = \frac{1}{\exp[\kappa(\frac{1}{2}u_0 - u)] + 1},$$

$$p(w) = \frac{1}{\exp[\kappa(w_0 - w)] + 1},$$

где $\varepsilon, \beta, \gamma, u_0, w_0, \sigma, \kappa$ - постоянные параметры (в дальнейшем положим $u_0 = 5$, $w_0 = 0.2$, $\sigma = 0.2$, $\kappa = 500$). Первые два уравнения (1) аналогичны классической системе ФитцХью – Нагумо [9, 10], третье же позволяет учесть специфические последеполяризационные свойства нейрона.

В отсутствие сигнала ($x(t) \equiv 0$) система (1) в широкой области параметров находится в покое. Если же подействовать на нейрон коротким импульсным сигналом, он возбуждается и генерирует так называемый потенциал действия (спайк), причем после однократного возбуждения его порог временно понижается, что соответствует последеполяризации. При действии же на данную систему гармонического сигнала

$$x(t) = V \cos \frac{2\pi t}{T} \quad (2)$$

в ее фазовом пространстве существуют две устойчивые периодические траектории, одна из которых отвечает подпороговым колебаниям нейрона, а другая - периодической генерации потенциала действия [8]. Обозначим данные режимы через «0» и «1», соответственно.

Пусть система (1), (2) в начальный момент времени находится в режиме «0». Тогда дополнительное действие короткого импульса положительной полярности может перевести ее в режим «1», что соответствует запоминанию информации о поступлении данного стимула. Для приведения элемента в начальное состояние (стирания информации) необходимо подействовать на него импульсом отрицательной полярности, и тогда он будет снова готов к записи последующей информации. Таким образом, система (1) может осуществлять функцию памяти (КСП) емкостью один бит. На рис. 1 представлена схема системы (1) и зависимость от времени мембранныго потенциала $u(t)$ под действием сигнала $x(t)$.

В ансамбле нейронов вида (1), (2), находящихся под действием гармонического сигнала, возможно запоминание больших объемов информации. Так, для записи в систему некоторого образа необходимо подействовать короткими возбуждающими (информационными) импульсами на элементы, отвечающие этому образу. Тогда в сети возникнет кластер периодической нейронной активности, соответствующий данному шаблону, что и будет соответствовать его хранению в памяти.

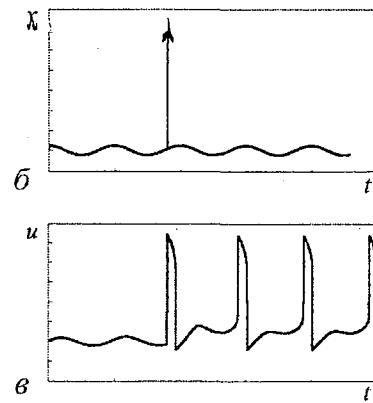
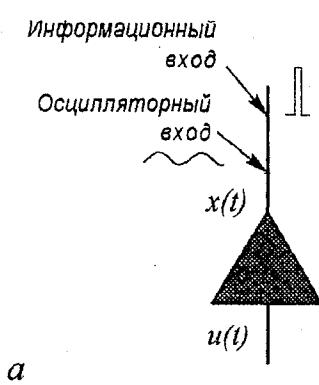


Рис. 1. *a* – схема одного запоминающего элемента, *б* – суммарный сигнал, поступающий на его вход, *в* – временная реализация мембранных потенциала $u(t)$

Рассмотрим подробнее динамику такой нейронной сети, состоящей из N одинаковых нейронов вида (1) под действием гармонического сигнала (2). Прежде всего ответим на принципиальный вопрос: может ли такая система хранить одновременно несколько различных информационных образов? Поскольку элементы идентичны и находятся под действием одного и того же внешнего сигнала, то в режиме «1» они будут генерировать потенциалы действия в одной фазе, то есть в одни и те же моменты времени. Следовательно, даже если информационные импульсы поступают на нейроны в разные моменты, некоторое время спустя они составят *один* кластер периодической нейронной активности. Это значит, что описанная система может хранить только *единственный* информационный образ.

Данный недостаток можно устранить, если ввести в нее еще один элемент – интернейрон, осуществляющий ингибиторную обратную связь между элементами [7]. Пусть это будет нейрон Маллока – Питса [5] с весовыми коэффициентами воздействия от всех элементов, равными единице. Структурная схема сети с обратными связями представлена на рис. 2, а ее модель имеет вид

$$\begin{aligned} \varepsilon \frac{du_j}{dt} &= v_j - f(u_j), \\ \frac{dv_j}{dt} &= w_j - u_j + V \cos \frac{2\pi t}{T} - \lambda F, \\ \frac{dw_j}{dt} &= -\beta w_j + \gamma [g(u_j) - p(w_j)], \\ F &= g \left[\sum_{k=1}^N u_k \right], \end{aligned} \quad (3)$$

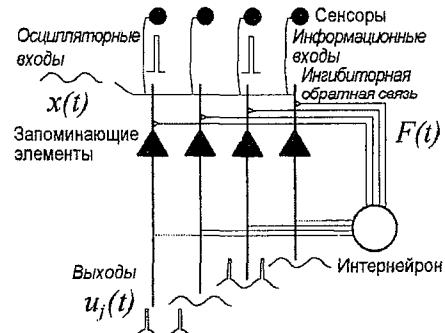


Рис. 2. Структурная схема системы памяти. Запоминающие элементы находятся под действием осцилляторного сигнала, информационные импульсы, поступающие на них, переводят элементы из режима «0» в режим «1». Интернейрон обеспечивает ингибиторную обратную связь между элементами, обеспечивая возможность хранения нескольких образов одновременно

где λ – коэффициент обратной связи, а F – мембранный потенциал интернейрона. Если в некоторый момент времени ни один элемент (3) не возбужден ($u_k \leq \frac{1}{2} u_0$),

то $F \approx 0$, и обратная связь не влияет на динамику нейронов. Если же некоторые из элементов возбуждены ($u_k > \frac{1}{2}u_0$), то $F \approx 1$, и интернейрон ингибит остальные элементы, то есть подавляет возможную генерацию потенциала действия на них.

Введение нового элемента в структуру сети приводит к появлению в ней нового режима динамики, а именно, существования нескольких кластеров периодической нейронной активности, возбуждающихся поочередно с некоторой временной задержкой и состоящих из различных элементов. Данные кластеры могут соответствовать *нескольким* различным информационным образом, которые *одновременно* хранятся в памяти системы. Таким образом, введение обратных связей позволяет повысить емкость системы КСП с одного образа до нескольких.

На рис. 3 проиллюстрирована динамика сети (3) при отсутствии ($\lambda = 0$) и наличии ($\lambda > 0$) ингибиторной обратной связи между ее элементами. В обоих случаях в систему записывается сначала один образ, а через некоторое время другой. Видно, что в первом случае система не способна раздельно сохранять оба образа, и на ее выходе мы получаем кластер периодической активности, соответствующий «смеси» обоих шаблонов. Во втором же случае сеть демонстрирует периодическое возбуждение *двух* групп нейронов с временной задержкой между ними, и введенные образы остаются различимыми.

Указанные свойства сети с обратной связью (3) можно наблюдать уже для $N = 2$. В этом случае уравнения, описывающие ее, принимают вид

$$\begin{aligned} \varepsilon \frac{du_j}{dt} &= v_j - f(u_j), \\ \frac{dv_j}{dt} &= w_j - u_j + V \cos \frac{2\pi t}{T} - \lambda F, \\ \frac{dw_j}{dt} &= -\beta w_j + \gamma [g(u_j) - p(w_j)], \\ F &= g[u_1 + u_2], \end{aligned} \quad (4)$$

где $j = 1, 2$. Тогда существует 4 различных информационных образа, которые в принципе способна хранить такая сеть. Обозначим их последовательностями из двух

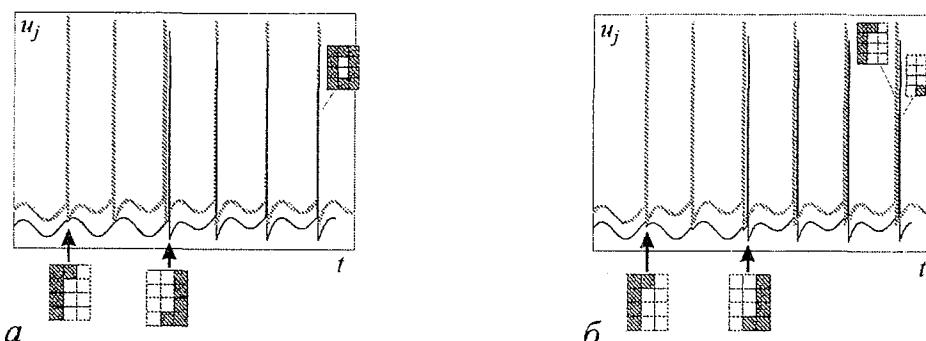


Рис. 3. Динамика запоминающей системы из 12 элементов при записи в нее последовательно двух образов. Стрелочками обозначены моменты подачи информационных импульсов. *a* – случай отсутствия обратной связи ($\lambda = 0$), *б* – обратная связь присутствует ($\lambda = 0.6$). Для удобства изображения графики мембранных потенциалов групп нейронов, соответствующих различным образам, разнесены по вертикали. $\varepsilon = 5 \cdot 10^{-5}$, $\beta = 0.05$, $\gamma = 3$

цифр «0» или «1», каждая из которых характеризует состояние одного из нейронов. Так, если система хранит образ {00}, то это соответствует подпороговым колебаниям обоих элементов; образ {01} соответствует подпороговой динамике первого и периодическому возбуждению второго элементов; если же в сеть записан образ {11}, это значит, что оба нейрона периодически генерируют импульсы действия.

Далее мы покажем, что, наряду с возможностью хранить *один* из образов {00}, {01}, {10}, {11}, сеть (4) может одновременно хранить *два* образа - {01} и {10}. Режим существования двух кластеров периодической активности ассоциируется здесь с режимом поочередного возбуждения двух нейронов с временной задержкой между импульсами действия. Благодаря этому два образа {01} и {10} различаются системой и не «путаются» с образом {11}, которому соответствует режим одновременного возбуждения обоих нейронов.

2. Основные свойства системы

Изучим динамику системы (4) в ее семимерном фазовом пространстве $G = R^6 \times S$, где $S = R(\text{mod } T)$ отражает периодичность сигнала $x(t)$. Из-за наличия в системе малого параметра ε при двух производных в G существуют так называемые быстрые и медленные движения [11–13]. Медленные движения происходят на многообразии медленных движений

$$W = \{(u_{1,2}, v_{1,2}, w_{1,2}, t) \in G \mid u_{1,2} = f(v_{1,2})\}$$

и в его малой (порядка ε) окрестности. Это многообразие состоит как из устойчивых, так и из неустойчивых компонент, следовательно, возможно существование неблуждающих траекторий, имеющих как медленные (движение в окрестности многообразия W), так и быстрые (движение между различными W компонентами вдоль «быстрых» траекторий) движения. Это так называемые релаксационные (разрывные) колебания. Многообразие медленных движений W системы (4) имеет четыре устойчивых компоненты

$$W_{k_1 k_2} = W_1^{k_1} \cap W_2^{k_2}, \quad k_{1,2} = \overline{0, 1}, \quad (5)$$

где W_m^k - следующие множества, вложенные в G :

$$W_m^0 = \{(u_{1,2}, v_{1,2}, w_{1,2}, t) \in G \mid u_m = v_m, v_m \leq \sigma\}, \quad m = \overline{1, 2},$$

$$W_m^1 = \{(u_{1,2}, v_{1,2}, w_{1,2}, t) \in G \mid u_m = v_m + u_0, v_m \geq -\sigma\}, \quad m = \overline{1, 2}.$$

Проекции многообразий $W_{k_1 k_2}$ на плоскость u_1, u_2 представлены на рис. 4. Траектории системы (4) двигаются вблизи устойчивых компонент медленных движений, «перескакивая» между ними за бесконечно малые промежутки времени. Если в

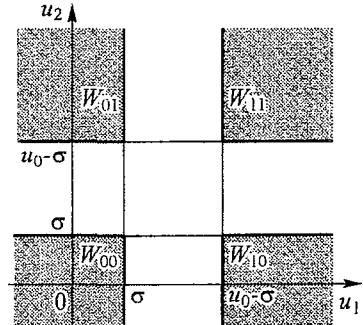


Рис. 4. Многообразия $W_{k_1 k_2}$ в проекции на плоскость u_1, u_2

какой-либо момент времени t изображающая точка находится вблизи многообразия $W_{k_1 k_2}$, то j -й элемент возбужден при $k_j = 1$ и находится ниже порога возбуждения при $k_j = 0$; таким образом, индекс k_j определяет состояние j -го элемента.

Медленные движения траекторий системы (4) в ε -окрестности устойчивого многообразия $W_{k_1 k_2}$ определяются следующей системой:

$$\begin{aligned}\frac{dv_j}{dt} &= w_j - v_j - k_j u_0 + V \cos \frac{2\pi t}{T} - \lambda F, \\ \frac{dw_j}{dt} &= -\beta w_j + \gamma (g(u_j) - p(w_j)), \\ F &= g[v_1 + v_2 + u_0(k_1 + k_2)], \\ u_j &= v_j + k_j u_0,\end{aligned}\tag{6}$$

а быстрые движения между многообразиями – системой:

$$\begin{aligned}\varepsilon \frac{du_j}{dt} &= v_j^0 - f(u_j), \\ v_j &= v_j^0 = \text{const}, \\ w_j &= w_j^0 = \text{const}.\end{aligned}\tag{7}$$

3. Медленные движения системы

Изучим динамику системы (4) в рамках приближения быстрых и медленных движений, то есть при $\varepsilon \rightarrow 0$. Пусть $\kappa \gg 1$, $u_0 \gg \sigma, w_0, V, \lambda$ и $\gamma \gg \beta w_0$. Тогда в (6) можно положить $F = 0$ вблизи многообразия W_{00} и $F = 1$ вблизи других многообразий (5). Аналогично будем считать, что $g(u_j) = 0$ при $u_j < \sigma/2$ и $g(u_j) = 1$ при $u_j > \sigma/2$; $p(w_j) = 0$ при $w_j < w_0$ и $p(w_j) = 1$ при $w_j > w_0$.

Исследуем движения системы (6) на различных многообразиях $W_{k_1 k_2}$.

Многообразие W_{00} . В этом случае оба элемента находятся ниже порога возбуждения, и $F = 0$. Рассмотрим динамику одного из нейронов, например, первого, описываемого системой

$$\begin{aligned}\frac{dv_1}{dt} &= w_1 - v_1 + V \cos \frac{2\pi t}{T}, \\ \frac{dw_1}{dt} &= -\beta w_1.\end{aligned}$$

Решение этой системы записывается в следующем виде:

$$\begin{aligned}w_1(t) &= c_1 e^{-\beta t}, \\ v_1(t) &= \frac{c_1}{1 - \beta} e^{-\beta t} + c_2 e^{-t} + \tilde{V} \cos(\omega t - \varphi),\end{aligned}\tag{8}$$

где $\omega = 2\pi/T$, $\varphi = \arctan \omega$, $\tilde{V} = V/\sqrt{1 + \omega^2}$, а c_1 и c_2 – произвольные константы, определяемые начальными условиями.

Многообразие W_{01} . Пусть теперь первый элемент ниже порога возбуждения, а второй генерирует потенциал действия, $F = 1$. Запишем систему (6) для второго элемента

$$\frac{dv_2}{dt} = w_2 - v_2 - u_0 + V \cos \frac{2\pi t}{T} - \lambda,$$

$$\frac{dw_2}{dt} = -\beta w_2 + \gamma (1 - p(w_j)).$$

Т.к. в первом уравнении $-u_0$ много больше всех остальных слагаемых, а $\gamma \gg \beta w_0$, то приближенно можно записать

$$\begin{aligned} v_2(t) &\approx c_1 - u_0 t, \\ w_2(t) &\approx \min(c_2 + \gamma t, w_0), \end{aligned} \tag{9}$$

где c_1 и c_2 - произвольные константы, определяемые начальными условиями.

Многообразие W_{10} . Динамика системы аналогична случаю W_{01} .

Многообразие W_{11} . Когда оба элемента возбуждены, решение системы (6) описывается формулами, аналогичными (9).

4. Периодическое возбуждение одного элемента

Рассмотрим систему (4), в которой элемент с номером 1 находится в режиме «1», то есть периодически генерирует потенциалы действия, а элемент с номером 2 - в режиме «0», то есть колеблется ниже порога возбуждения. Тогда будут иметь место периодические переходы траектории системы между окрестностями многообразий W_{00} и W_{10} . Пусть в моменты времени $t_n^e = nT + t_0^e$, $n \in \mathbf{Z}$ первый нейрон возбуждается, то есть система (4) осуществляется переход $W_{00} \rightarrow W_{10}$, а в моменты $t_n^e + \tau^* = nT + t_0^e + \tau^*$ происходит обратный переход. Тогда в течение времени от t_n^e до $t_n^e + \tau^*$ траектория системы (4) определяется формулами, аналогичными (9), с начальными условиями $v_1(t_n^e) = \sigma$. Как показано в [8], движение по многообразию W_{10} происходит в течение времени $\tau^* \approx \frac{2\sigma}{w_0}$, и при условии $\gamma > \frac{w_0 u_0}{2\sigma}$ переход в окрестность многообразия W_{00} осуществляется вблизи точки

$$v_1 = -\sigma, \quad w_1 = w_0.$$

Следовательно, константы c_1 и c_2 в системе (8) для промежутка времени от $t_n^e + \tau^*$ до t_{n+1}^e следует выбрать

$$\begin{aligned} c_1 &= e^{\beta t_1}, \\ c_2 &= -e^{t_1} \left[\widetilde{w}_0 + \widetilde{V} \cos(\omega t_1 - \varphi) + \sigma \right], \end{aligned}$$

где $t_1 = t_n^e + \tau^*$, $\widetilde{w}_0 = \frac{w_0}{1 - \beta}$. Тогда динамика первого нейрона в течение данного промежутка времени будет описываться следующим образом:

$$\begin{aligned} w_1(t) &= w_0 e^{-\beta(t-t_1)}, \\ v_1(t) &= \widetilde{w}_0 e^{-\beta(t-t_1)} - \left[\widetilde{w}_0 + \widetilde{V} \cos(\omega t_1 - \varphi) + \sigma \right] e^{t_1 - t} + \widetilde{V} \cos(\omega t - \varphi). \end{aligned} \tag{10}$$

В момент $t_{n+1}^e = t_1 + T - \tau^*$ система (4) достигает границы многообразия W_{00} , следовательно, в формулах (10) $v_1(t_{n+1}^e) = \sigma$. Это условие приводит нас к уравнению для нахождения t_1

$$\widetilde{w}_0 \left[e^{-\beta T^*} - e^{-T^*} \right] + \widetilde{V} \left[\cos(\omega(t_1 - \tau^*) - \varphi) - \cos(\omega t_1 - \varphi) e^{-T^*} \right] - \sigma \left[1 + e^{-T^*} \right] = 0,$$

где $T^* = T - \tau^*$. При $T \gg \tau^*$ решение данного уравнения приближенно имеет вид

$$t_n = \frac{1}{\omega} \arccos \frac{\sigma [1 + e^{-T}] - \widetilde{w}_0 [e^{-\beta T} - e^{-T}]}{\widetilde{V} [1 - e^{-T}]} + \frac{\varphi}{\omega} + \frac{2\pi n}{\omega}. \quad (11)$$

Определим область параметров системы (4), в которой возможно периодическое возбуждение элемента. Выражение (11) имеет смысл только при

$$\widetilde{V} [1 - e^{-T}] > \sigma [1 + e^{-T}] - \widetilde{w}_0 \left[e^{-\beta T} - e^{-T} \right], \quad (12)$$

то есть при достаточно большой амплитуде гармонического сигнала (2).

5. Периодическое возбуждение обоих элементов

Пусть теперь в режиме «1» находятся оба элемента системы (4), и пусть в какой-то момент времени t они находятся в одинаковых состояниях ($u_1 = u_2$, $v_1 = v_2$, $w_1 = w_2$). Тогда из симметрии системы (4) их состояния будут одинаковы в любой момент времени, и колебания нейронов будут осуществляться в одной фазе. Исследуем на устойчивость данный синхронный режим динамики сети. Будем использовать приближение малой длительности спайка $\tau^* \ll T$, тогда производные в (4) в течение времени порядка τ^* можно считать постоянными.

Пусть в момент t_n^e очередного возбуждения первого элемента системы (4) второй элемент «отстал» и возбудился с небольшой задержкой δt_n . Тогда, если $\delta t_n < \tau^*$, система (4) совершил последовательность переходов между окрестностями многообразий $W_{00} \rightarrow W_{10} \rightarrow W_{11} \rightarrow W_{01} \rightarrow W_{00}$, а если $\delta t_n > \tau^*$, то имеет место последовательность переходов между окрестностями многообразий $W_{00} \rightarrow W_{10} \rightarrow W_{00} \rightarrow W_{01} \rightarrow W_{00}$. В любом случае, возвращение в окрестность W_{00} произойдет вблизи точки

$$P_n(v_1 = -\sigma + \delta v_n, w_1 = w_0 + \delta w_n, v_2 = -\sigma, w_2 = w_0),$$

где разности δv_n и δw_n имеют значения

$$\begin{aligned} \delta v_n &= \begin{cases} (w_0 + \sigma + V \cos \omega t_n^e - \lambda) \delta t_n, & \delta t_n \leq \tau^* \\ (w_0 + \sigma + V \cos \omega t_n^e) \delta t_n - \lambda \tau^*, & \delta t_n \geq \tau^* \end{cases}, \\ \delta w_n &= -\beta w_0 \delta t_n. \end{aligned} \quad (13)$$

Изучим динамику системы (4) в течение следующего периода внешнего сигнала до момента возбуждения нейронов. Очевидно, траектория системы будет находиться в течение этого промежутка времени вблизи многообразия W_{00} , причем

стартовать она будет в окрестности точки P_n . Тогда изменение во времени разностей $\delta v = v_1 - v_2$ и $\delta w = w_1 - w_2$ будет подчиняться следующему уравнению:

$$\frac{d\delta v}{dt} = \delta w - \delta v,$$

$$\frac{d\delta w}{dt} = -\beta \delta w,$$

а зависимости от времени $v_1(t)$ и $w_1(t)$ близки к (10), так как величины $|\delta v|$ и $|\delta w|$ малы.

Траектория системы (4) достигнет границы многообразия W_{00} в момент времени, близкий к $t_{n+1}^e = t_n^e + T$. Обозначим $\overline{\delta v_n} = \delta v(t_{n+1}^e)$, тогда, принимая во внимание (13), получаем

$$\overline{\delta v_n} = \delta v_n e^{-T} + \frac{\delta w_n}{1-\beta} (e^{-\beta T} - e^{-T}) = \lambda_1 e^{-T} \delta t_n - \lambda e^{-T} \min(\delta t_n, \tau^*), \quad (14)$$

где

$$\lambda_1 = w_0 + \sigma + V \cos(\omega t_n^e) - \beta \widetilde{w_0} (e^{(1-\beta)T} - 1).$$

Очевидно, что в зависимости от знака $\overline{\delta v_n}$ система будет совершать либо переход $W_{00} \rightarrow W_{10}$ (при $\overline{\delta v_n} > 0$), либо $W_{00} \rightarrow W_{01}$ (при $\overline{\delta v_n} < 0$).

Выберем параметры системы в области, в которой $\lambda < \lambda_1$, тогда $\overline{\delta v_n} > 0$, и в момент времени t_{n+1}^e осуществляется переход $W_{00} \rightarrow W_{10}$, что приведет к появлению ингибиторной обратной связи, то есть $F = 1$. В момент времени t_{n+1}^e значения переменных равны $w_2 = w_0 e^{-\beta T}$, $v_2 = \sigma$, и в силу системы (6) производная

$$\frac{dv_2}{dt} = \lambda_2 - \lambda, \quad (15)$$

где

$$\lambda_2 = w_0 e^{-\beta T} - \sigma + V \cos \omega t_{n+1}^e.$$

В зависимости от знака $\frac{dv_2}{dt}$ в (15) динамика сети будет принципиально различаться. Пусть $\frac{dv_2}{dt} > 0$, то есть $\lambda < \lambda_2$ (слабая обратная связь). Тогда потенциал u_2 второго нейрона продолжает расти несмотря на его ингибирование, и он быстро «догоняет» первый. Если же $\lambda > \lambda_2$ (сильная обратная связь), то в (15) $\frac{dv_2}{dt} < 0$, и второй нейрон может возбудиться только после прекращения генерации импульса действия первым (рис. 5). Задержка между моментами возбуждения в этом случае составит

$$\delta t_{n+1} = \frac{\lambda \tau^* + \overline{\delta v_n}}{\lambda_2}. \quad (16)$$

Далее будем рассматривать систему именно в случае сильной обратной связи.

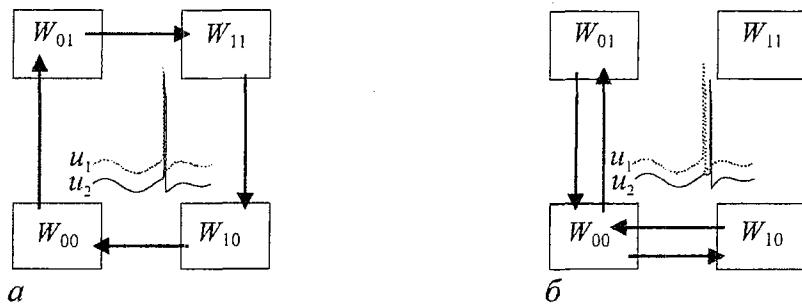


Рис. 5. Последовательности переходов между окрестностями многообразий и соответствующие им временные реализации $u_1(t), u_2(t)$ для случаев: *а* – слабой обратной связи ($\lambda < \lambda_2$), *б* – сильной обратной связи ($\lambda > \lambda_2$). Графики $u_1(t)$ и $u_2(t)$ разнесены по вертикали для удобства

5.1. Динамика системы при учете времени движений вдоль быстрых траекторий. Выше предполагалось, что быстрые движения системы (7) происходят мгновенно. Однако мы покажем, что качественный учет конечности времени этих движений позволит более корректно описать динамику системы (4) в случае сильной обратной связи.

Рассмотрим систему (4) в момент начала возбуждения первого нейрона t_{n+1}^e , то есть когда начинается переход $W_{00} \rightarrow W_{10}$, и $v_1(t_{n+1}^e) = \sigma, v_2(t_{n+1}^e) = \sigma - \delta v_n$. Тогда в силу (7) при $u_1 < u_0 - \sigma$ имеем

$$\varepsilon \frac{du_1}{dt} = \sigma - f(u_1) = 2\sigma \frac{u_1 - \sigma}{u_0 - 2\sigma}.$$

Поскольку это движение начинается из ε -окрестности многообразия W_{00} , то $u_1(t_{n+1}^e) \approx \sigma + \varepsilon$. Тогда решение данного уравнения имеет вид

$$u_1(t) = \sigma + \varepsilon \exp \frac{2\sigma(t - t_n^e)}{\varepsilon(u_0 - 2\sigma)}. \quad (17)$$

Оценим время «включения» обратной связи t_{fb} , то есть время достижения переменной u_1 значения $u_0/2$. Из (17) следует

$$t_{fb} = \frac{\varepsilon(u_0 - 2\sigma)}{2\sigma} \ln \frac{u_0 - 2\sigma}{2\varepsilon}.$$

Очевидно, что даже при сильной обратной связи ($\lambda > \lambda_2$) второй элемент может «уснуть» возбудиться до включения ингибиции. Это произойдет, если он не слишком сильно «отстает» от первого, а именно если выполняется условие

$$\overline{\delta v_n} < \lambda_2 \frac{\varepsilon(u_0 - 2\sigma)}{2\sigma} \ln \frac{u_0 - 2\sigma}{2\varepsilon} = \delta v_0. \quad (18)$$

При выполнении (18) траектория системы (4) перейдет в окрестность W_{11} , и задержка между моментами генерации спайков на нейронах составит

$$\delta t_{n+1} = \frac{\overline{\delta v_n}}{\lambda_2}. \quad (19)$$

Выберем параметры системы в области $\lambda < \lambda_3$, где

$$\lambda_3 = \lambda_1 - \frac{\delta v_0 e^T}{\tau^*}.$$

Тогда условие (18) выполняться тогда и только тогда, когда $\delta t_n < \frac{\delta v_0 e^T}{\lambda_1 - \lambda} < \tau^*$. Заметим, что величину δv_0 можно сделать сколь угодно малой путем уменьшения ε , поэтому в некоторых случаях мы будем этой величиной пренебрегать.

5.2. Точечное отображение S . Из (16), (19) следует, что в области параметров $\lambda_2 < \lambda < \lambda_3$ система (4) порождает точечное отображение $S : \delta t_n \rightarrow \delta t_{n+1}$, связывающее временные задержки между моментами возбуждения элементов на последовательных периодах внешнего сигнала. Принимая во внимание (14), получаем

$$\delta t_{n+1} = \begin{cases} \delta t_n \frac{(\lambda_1 - \lambda)e^{-T}}{\lambda_2}, & \text{если } \delta t_n < \frac{\delta v_0 e^T}{\lambda_1 - \lambda}, \\ \delta t_n \frac{(\lambda_1 - \lambda)e^{-T}}{\lambda_2} + \tau^* \frac{\lambda}{\lambda_2}, & \text{если } \frac{\delta v_0 e^T}{\lambda_1 - \lambda} \leq \delta t_n \leq \tau^*, \\ \delta t_n \frac{\lambda_1 e^{-T}}{\lambda_2} + \tau^* (1 - e^{-T}) \frac{\lambda}{\lambda_2}, & \text{если } \delta t_n \geq \tau^*. \end{cases} \quad (20)$$

Структура отображения (20) имеет ясный физический смысл. Пусть первый элемент на n -ом периоде внешнего сигнала возбудился раньше второго на время δt_n , тогда и на следующем периоде второй элемент немного задержится. Тогда при достаточно большом отставании второй нейрон не может возбудиться до окончания генерации импульса действия на первом, и задержка между ними составляет ненулевое значение, превышающее время возбуждения τ^* . Однако, если отставание невелико, то он успевает возбудиться до включения ингибиции и постепенно догоняет первый.

Проанализируем возможные режимы динамики системы (4), когда оба ее элемента находятся в режиме «1». На рис. 6 представлено отображение S , а также

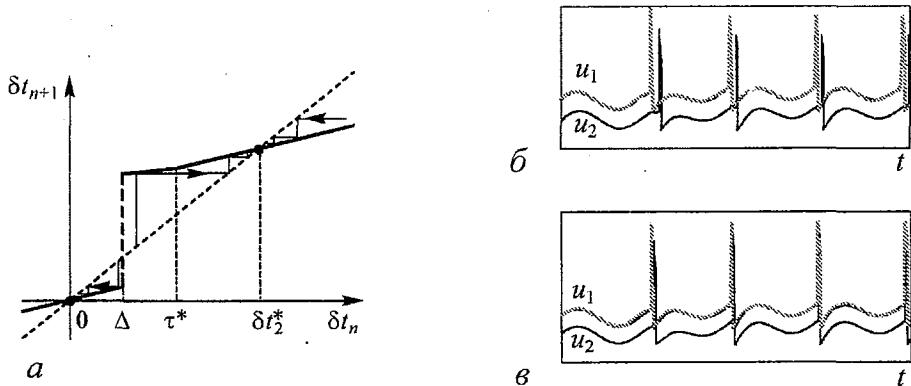


Рис. 6. *a* – Отображение S ; *б* – временные реализации $u_{1,2}(t)$ для траектории системы (4), соответствующей нетривиальной неподвижной точке отображения; *в* – то же для тривиальной неподвижной точки

зависимости $u_{1,2}(t)$, отвечающие различным траекториям этого отображения. Отображения S имеет две устойчивых неподвижных точки, одна из которых тривиальна ($\delta t_1^* = 0$), а вторая соответствует ненулевой задержке между импульсами на элементах

$$\delta t_2^* = \tau^* \frac{\lambda (e^T - 1)}{\lambda_2 e^T - \lambda_1}.$$

Область притяжения тривиальной неподвижной точки отображения (20) определяется неравенством $\delta t < \frac{\delta v_0 e^T}{\lambda_1 - \lambda}$, а точки с координатой δt_2^* - неравенством $\delta t > \frac{\delta v_0 e^T}{\lambda_1 - \lambda}$. Таким образом, если элементы были возбуждены в близкие моменты времени, то они синхронизуются. Если же мы возбудим элементы в системе (4) с достаточной задержкой, то они на всех последующих периодах сигнала будут возбуждаться с задержкой. Заметим, что из симметрии системы задержка может быть как положительной (первый элемент возбуждается раньше), так и отрицательной (первый элемент отстает).

Итак, система (4) характеризуется высокой мультистабильностью: в ней существует шесть устойчивых периодических траекторий. Четыре из них отвечают образам $\{00\}$, $\{01\}$, $\{10\}$, $\{11\}$, а две - одновременному хранению двух образов $\{01\}$ и $\{10\}$. На рис. 7 приведена бифуркационная диаграмма для системы (4), иллюстрирующая возникновение режимов $\{01\}/\{10\}$ и $\{10\}/\{01\}$. Показаны зависимости времени задержки δt от λ для различных периодических траекторий. При $\lambda < \lambda_2$ существует только режим $\{11\}$, которому соответствует $\delta t = 0$. При $\lambda_2 < \lambda < \lambda_3$ существуют все три режима, при $\lambda_3 < \lambda < \lambda_4 = \lambda_1 + \frac{\delta v_0 e^T}{\tau^*}$ режимы возбуждения с задержкой исчезают. При $\lambda > \lambda_4$ появляется режим, в котором на последовательных периодах внешнего сигнала значение δt принимает то положительное, то отрицательное значение, то есть отстает то один, то другой элемент. Данный режим обозначен как $\{01\}/\{10\}/\{10\}/\{01\}$.

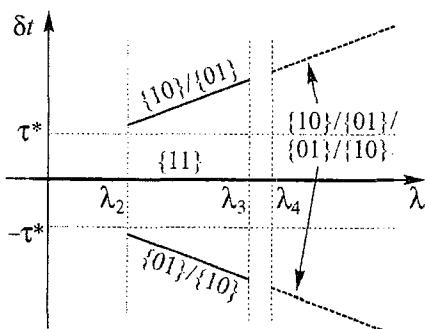


Рис. 7. Зависимость времени задержки от коэффициента обратной связи $\delta t(\lambda)$ для различных режимов динамики системы

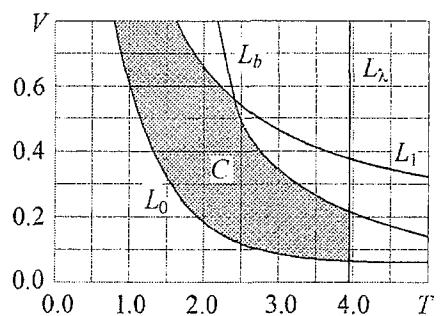


Рис. 8. Область C параметров корректной работы системы и кривые, ограничивающие ее, для параметров $\epsilon = 5 \times 10^{-5}$, $\beta = 0.05$, $\nu = 3$

6. Рабочая область параметров

Выделим область параметров внешнего сигнала $C(T, V)$, в которой реализуется динамика системы (4), описанная выше, то есть возможно хранение в ней как одного, так и двух образов. Будем использовать приближение $\varepsilon \rightarrow 0$, при котором $\lambda_1 \approx \lambda_3 \approx \lambda_4$. Область C ограничена кривыми L_0, L_1, L_b и L_λ (рис. 8), которые имеют следующий смысл:

1. Кривая $L_0 = \left\{ T, V \mid \tilde{V} [1 - e^{-T}] = \sigma [1 + e^{-T}] - \tilde{w}_0 [e^{-\beta T} - e^{-T}] \right\}$. Ниже данной кривой не выполнено условие (12), следовательно, невозможен режим «1».
2. Кривая $L_1 = \left\{ T, V \mid \tilde{V} = \sigma \right\}$. Выше этой кривой невозможен режим «0».
3. Выше кривой L_b в режиме «1» осуществляется генерация нейронами не отдельных спайков, а их пачек (берстов), что обозначает дублирование информации и является нежелательным эффектом.
4. Кривая $L_\lambda = \{T, V \mid T = T_{\max}\}$. Правее этой кривой $\lambda_3 < \lambda_2$, и, следовательно, не существует интервала значений $\lambda \in (\lambda_2, \lambda_3)$. Это означает, что возможен лишь режим поочередного «отставания» элементов. Значение T_{\max} является решением уравнения

$$(e^{-\beta T_{\max}} - 1) + \frac{\beta}{1 - \beta} (e^{(1-\beta)T_{\max}} - 1) = 2 \frac{\sigma}{w_0}.$$

Заключение

Таким образом, в области параметров C в системе (4) возможно хранение как одного, так и двух образов одновременно. Если одному образу соответствует кластер периодической активности сети, то двум образам соответствуют два кластера, возбуждающиеся с временной задержкой.

Подробно изучив динамику сети (3) при $N = 2$, можно понять, каким образом осуществляется хранение нескольких образов и при большем числе элементов. Так, если мы возбудим одну группу нейронов в (3) одновременно (или почти одновременно), а другую - с небольшой временной задержкой, то элементы внутри обоих групп будут стремиться сблизиться по фазе, так как они находятся под действием одного внешнего сигнала, а обратная связь не успевает включаться, чтобы «отдалить» их по фазе. Различные же группы взаимодействуют как два отдельных элемента, и ингибиторная обратная связь приводит к задержке между моментами их возбуждения.

На примере двух элементов становится понятен недостаток системы, проявляющийся и при больших N . Он заключается в невозможности хранения двух различных образов, в которых есть совпадающие элементы, хранящие «1». Так, невозможно в системе (4) хранение образов {01} и {11} одновременно. Если все же записать в систему два таких образа, то элементы, принадлежащие обоим, будут возбуждаться только в кластере, соответствующем последнему записанному образу. Заметим, что

данный недостаток становится несущественным при больших объемах памяти N , если записываемые образы имеют не слишком много единичных элементов (например, это могут быть видеообразы, представленные контурами).

Работа поддержанна грантом РФФИ № 03-02-17135.

Библиографический список

1. *Хакен Г., Хакен-Крэлль М.* Тайны восприятия. М., 2002
2. *Hebb D.O.* The organization of Behavior. Wiley, New York, 1949.
3. *Xiao-Jing Wang.* Synaptic reverberation underlying mnemonic persistent activity // TRENDS in Neuroscience, Vol. 24. № 8. August 2001.
4. *Николлс Дж.Г. , Мартин А.Р., Валлас Б.Дж., Фукс П.А.* От нейрона к мозгу. М., 2003.
5. *Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б.* Современные проблемы нелинейной динамики. М.: Эдиториал УРСС, 2000.
6. *White Olivia L., Lee Daniel D., and Sompolinsky Haim.* Short-term memory in orthogonal neural networks // Phys. Rev. 2004. Vol. 92, № 14.
7. *Lisman John E., Idiart Marco A.* Storage of 7 ± 2 short-term memories in oscillatory subcycles // Science. 1995. Vol. 267, № 1. P. 1512-1514.
8. *Клинишов В.В., Некоркин В.И.* Модель нейрона с последеполяризацией и краткосрочная память // Изв. вузов. Радиофизика (принята к печати).
9. *FitzHugh R.* Impulses and physiological states in model of nerve membrane // Biophys. J. 1961. Vol. 1. P. 445.
10. *Nagumo J.S., Arimoto S., Yoshizawa S.* An active pulse transmission line simulating nerve axon // Proc. of IRF. 1962. Vol 50. P. 2061.
11. *Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.Э.* Теория колебаний. М.: Физматгиз, 1959.
12. *Арнольд В.И., Афраймович В.С., Ильяшенко Ю.С., Шильников Л.П.* Теория бифуркаций // Современные проблемы математики. Фундаментальные направления. ВИНИТИ АН СССР. М., 1986, № 5. С. 165.
13. *Мищенко Е.Ф., Розов Н.Х.* Дифференциальные уравнения с малым параметром и релаксационные колебания. М.: Наука, 1975.

*Институт прикладной физики РАН,
Нижний Новгород*

Поступила в редакцию

24.12.2004

DYNAMICS OF SYSTEM OF NEURONS WITH AFTERDEPOLARIZATION AND INHIBITORY FEEDBACK

V.V. Klinshov, V.I. Nekorkin

The dynamics of a model describing a system of neurons with afterdepolarization and inhibitory feedback is investigated. We show that this system under the influence of an oscillatory stimulus can realize functions of short term memory. One or two different informational images can be stored in the system as the clusters of periodical neural activity. The methods of information input, output and erasing are described. Corresponding parameter regions are estimated.