

Изв.вузов «ПНД», т.8, № 6, 2000

УДК 517.9:612

ИНФОРМАЦИОННАЯ ДИНАМИКА НЕЙРОНОВ¹

М.И. Рабинович

Формулируются первоочередные проблемы «взаимодействия динамики и информации» в биологических нейронных системах, обсуждаются новые экспериментальные результаты.

1. Общие положения

1.1. Сегодня, после ста лет интенсивных исследований больших и малых нервных систем [1,2], ни у экспериментаторов, ни у теоретиков не возникает сомнения, что функциональные элементы, обрабатывающие информацию об окружающей среде и определяющие поведение живого организма – это нейроны и связывающие их синапсы. Причем из самых общих наблюдений можно сделать вывод, что большинство нейронов и нейронных ансамблей, обрабатывающие информацию, следует рассматривать как динамические системы. Экспериментальные данные показывают, что, как правило: а) реакция нейрона или группы нейронов на входную информацию *воспроизведима* (то есть при повторении эксперимента нейроны продуцируют повторяющуюся наблюдаемую); б) функционирование нейронов слабо чувствительно к наличию флюктуаций; и, в то же время, в) качественное изменение входной информации качественно меняет отклик. Учитывая это, естественно предположить, что динамическая модель нейронов и нейронных ансамблей должна удовлетворять определенным требованиям. Ввиду того, что реакция системы на повторяющийся стимул воспроизводится, модель должна быть *сильнодиссипативной* (при этом информация о случайных начальных условиях будет быстро забываться). Поскольку временной отклик нейрона или группы нейронов на сигнал устойчив к действию флюктуаций, естественно предположить, что траектория (в фазовом пространстве модели), описывающая этот отклик, должна иметь достаточно большую область притяжения. В то же время, для того чтобы диссипативная система была в состоянии различать близкие сигналы (воздействия), она должна быть *неравновесной* и *сильнолинейной* и *достаточно сложной*, то есть описываться достаточно большим числом переменных.

Как подобные динамические системы или, более конкретно, нейроны и нейронные группы кодируют информацию, которой обмениваются друг с другом?

¹ Данная статья является кратким конспектом лекций, прочитанной автором на Международном семинаре «Информационные аспекты нелинейной динамики» в Нижегородском университете 10 июля 2000 г.

Каким образом динамика сложной нейронной системы связана с представлением и обработкой информации об окружающей среде? Насколько вообще важна временная компонента в кодировании сенсорной информации, например, о запахе? Полные ответы на эти вопросы в настоящее время отсутствуют, однако уже имеющиеся результаты достаточно интересны сами по себе и кроме того позволяют сформулировать некоторые гипотезы и определяют постановку новых экспериментов.

1.2. Если сенсорную информацию рассматривать как «вход», а, например, поведение организма как «выход», то с информационной точки зрения нервная система, как кажется, ничем не отличается от искусственных систем передачи и обработки информации, традиционно рассматриваемых в теории связи, радиотехнике и теории управления [3–5]. Однако описание «живых информационных систем» лишь с помощью анализа соотношения «вход–выход» оказывается зачастую малосодержательным. В искусственных системах заранее известно, каким способом записана или закодирована информация. В живых нейронных системах это не так. Мы можем только догадываться о том, что такое нейронный код, как устроено кодирующее пространство и на каких этапах обработки и декодирования информации осуществляется перевод с одного языка на другой (то есть переход из одного кодирующего пространства в другое).

Вообще, кодирование сенсорной информации и ее преобразование из одного представления в другое, как и обучение, запоминание и распознавание информации – все это динамические процессы. Другими словами – это «жизнь» нелинейной диссипативной системы (нейронов или нейронных групп) под действием сигналов извне. Выходной сигнал, продуцируемый нейроном, есть результат перестройки динамики нейрона под действием входа, и даже в простейшей «нервной системе» (один нейрон) невозможно установить однозначные соотношения типа «вход–выход». Пример – отклик нейрона, генерирующего в автономном режиме периодическую последовательность потенциалов действия (спайков), на периодический входной сигнал. В зависимости от параметров (например, концентрации нейромедиаторов) реакция нейрона может быть различной и весьма неожиданной в том числе. Допустим, что в автономном режиме нейрон описывается простой моделью с релаксационным предельным циклом, например, уравнением Ван дер Поля – Дуффинга. Под действием периодического сигнала такой нейрон способен генерировать: (1) периодическую последовательность спайков, синхронизованную внешним сигналом; (2) квазипериодическую последовательность; (3) сложные последовательности, отвечающие резонансам типа $pf_H=qf_c$, где f_H и f_c соответственно частоты собственных колебаний и сигнала (p, q – целые числа); и, наконец, (4) хаотические колебания, образом которых в фазовом пространстве служит странный аттрактор.

С информационной точки зрения последний тип неавтономного поведения нейрона особенно нетривиален и интересен. Это ситуация, когда нейрон *создает новую информацию*. Величина этой информации известным образом связана с энтропией генерируемого хаотического сигнала (см., например, [6]). Кажется очевидным, что описание такой информационной системы с помощью соотношений «вход–выход» представляется неадекватным.

Ситуация еще более усложняется, когда речь идет о нейронных ансамблях даже с небольшим числом элементов. Помимо потенциальной сложности отклика индивидуального нейрона здесь становится принципиальной сложность организации нейронной сети. Уже для простого ансамбля с десятком нейронов на входе и десятком нейронов на выходе число комбинаций состояний выходных нейронов, как функций состояния входных, столь велико, что даже неполное их описание на языке «вход–выход» выглядит бессмысленным (см. [7]).

1.3. Благодаря динамическому, а не алгебраическому, поведению нейронов и сложной организации нейронных ансамблей, ключевую роль в процессах восприятия и обработки информации нейронными системами играют

кооперативная динамика переменных, определяющих индивидуальное поведение нейрона (это, в частности, различные ионные токи) и кооперативная динамика нейронов в ансамбле. Таким образом, в построении теории информационных процессов в нейронных системах на первый план выступают обнаружение и осознание динамических принципов, заложенных природой в поведение нейронных систем.

2. Динамическое восстановление «потерянной» информации в минимальных ансамблях [8]

Согласно традиционной точке зрения нейронный код – это модуляция последовательности генерируемых нейроном спайков. Всякая ли модуляция последовательности спайков содержательна с информационной точки зрения (возможна модуляция амплитуды спайков, их формы и т.п.)? Считается, что информация кодируется либо изменением числа спайков в единицу времени, либо изменением межспайковых интервалов. Другими словами, всякая информация, которая записана не во временной последовательности спайков, а как-то по-иному, считается потерянной для последующей обработки [9]. Тот факт, что амплитуды спайков, как правило, постоянны, а их форма универсальна, поддерживает подобную «алгебраическую» точку зрения. При этом «за бортом» соответствующей теории естественным образом остаются вопросы типа: какая часть информации, записанной во временном распределении спайков, переходит в модуляцию «внутренних переменных» нейрона? можно ли эту информацию реконструировать, анализируя лишь спайковую последовательность, выдаваемую нейроном?

2.1. Рассмотрим сравнительно простой пример [8]. Будем интересоваться прохождением информации по нейронному каналу связи, состоящему из трех динамических элементов: связанных ингибиторным или эксайторным синапсом пары нейронов, каждый из которых описывается уравнением вида

$$\begin{aligned} dx/dt &= y + 3x^2 - x^3 - z + J_{dc} + J(t), \\ dy/dt &= 1 - 5x^2 - y + gw, \\ dz/dt &= \mu[-z + 4(x+h)], \\ dw/dt &= v[-w + 3(y+l)], \end{aligned} \tag{1}$$

где g , μ , h , v , l и J_{dc} – параметры, $J(t)$ представляет собой синаптический ток. Динамика синапса описывается простым кинетическим уравнением для нейромедиатора

$$dn/dt = \Theta(x(t) - x_{th})(x(t) - x_{th}) - \alpha n,$$

где $\Theta(x)$ – функция Хевисайда. Синаптический ток при этом записывается в виде

$$J(t) = g_0(x_{rev} - x(t)) / [1 + \exp(-\lambda(n(t) - n_0))]. \tag{2}$$

Для анализа такого двухкаскадного «канала связи» воспользуемся традиционным для классической теории информации описанием, базирующимся на вычислении функции взаимной информации [10]. Напомним здесь основные моменты классической теории.

Энтропия информации, ассоциируемая с последовательностью спайков, представляющей стимул, это

$$H(S) = -\sum_{s_i} p(s_i) \log_2 p(s_i). \tag{3}$$

Здесь $p(s_i)$ – вероятность появления слова или символа s_i во входном сигнале. Соответственно, энтропия сигнала на выходе принимающего сенсорную информацию нейрона

$$H(R) = -\sum_{r_j} p(r_j) \log_2 p(r_j), \quad (4)$$

где $p(r_j)$ – вероятность возникновения специфического символа в отклике. Если ансамбль стимулов известен, то можно записать условную энтропию

$$H(R|S) = -\sum_{s_i} p(s_i) \sum_{r_j} p(r_j|s_i) \log_2 (r_j|s_i), \quad (5)$$

и симметрично, если известен ансамбль откликов, то условная энтропия стимула записывается в виде

$$H(S|R) = -\sum_{r_j} p(r_j) \sum_{s_i} p(s_i|r_j) \log_2 (s_i|r_j). \quad (6)$$

Основываясь на этих выражениях, можно ввести усредненную взаимную информацию

$$I(S,R) = H(S) - H(S|R) \quad (7)$$

и

$$I(R,S) = H(R) - H(R|S). \quad (8)$$

Прямой подстановкой легко убедиться, что

$$I(S,R) = I(R,S). \quad (9)$$

Подобная симметрия означает, что вероятностная связь между «входом» и «выходом» взаимна.

Вернемся теперь к двухкаскадному каналу связи. Если последовательность символов на выходе 1-го канала образует множество R_1 , а на выходе второго – R_2 , то для традиционных каналов связи справедлива классическая теорема «потери информации в процессе обработки»

$$I(S,R_2) \leq I(S,R_1). \quad (10)$$

В работе [8] показано, что для рассматриваемой цепочки нейронов (1), (2) может быть справедливо обратное соотношение

$$I(S,R_2) > I(S,R_1), \quad (11)$$

которое авторы назвали «неравенством восстановления информации». Таким образом, теорема (10) к нейронному ансамблю неприменима. Как это следует интерпретировать?

Детальный анализ временных последовательностей, продуцируемых первым и вторым нейронами в присутствии стимула, проведенный в [8], показал следующее. Информация, закодированная во входном сигнале в межспайковых интервалах, на выходе первого нейрона лишь частично переходит в модуляцию межспайковых интервалов, поэтому нормированная взаимная информация оказывается меньше единицы (например: $I_{\text{норм}}(S,R) \sim 0.3$). На некоторые входные импульсы нейрон не реагирует или, точнее, реагирует другим способом – модуляцией амплитуды и формы выходных спайков. Выходной сигнал первого нейрона через синапс передается на вход второго нейрона. Оказывается, «потерянная» или, точнее, спрятанная в другом кодирующем пространстве информация о стимуле вновь переходит в модуляцию межспайковых интервалов и может быть прочитана (рис. 1). Таким образом, $I_{\text{норм}}(S,R_2) \sim 0.6 > I_{\text{норм}}(S,R_1)$. Эти, на первый взгляд, неожиданные результаты подтвердились и в лабораторном эксперименте [11].

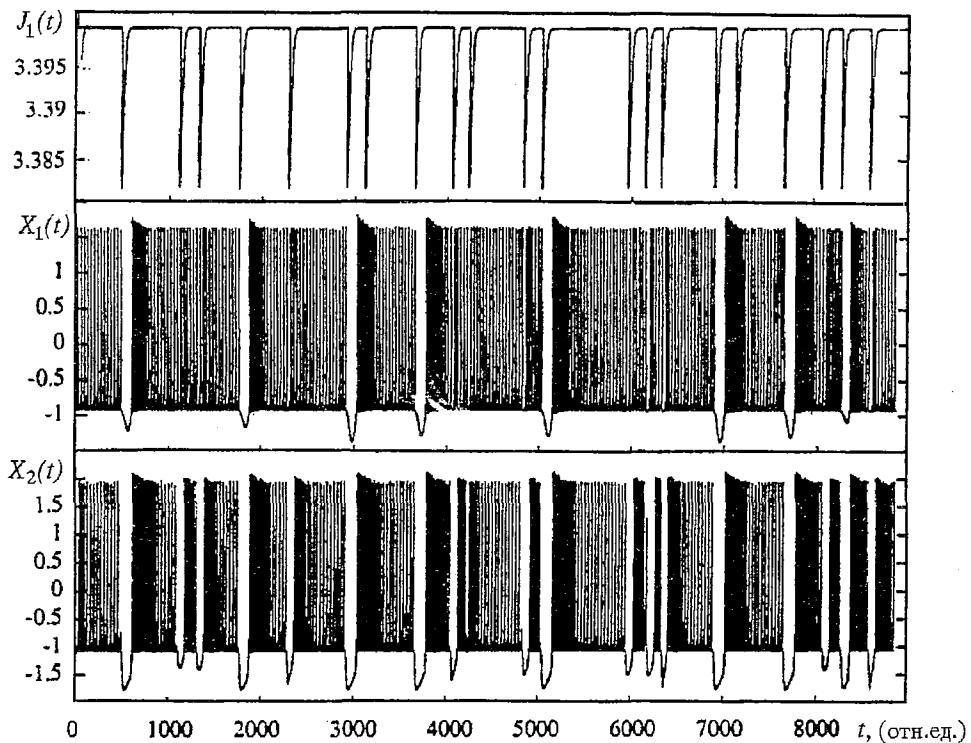


Рис. 1. Временная реализация стимула (входного сигнала), мембранных потенциалов первого нейрона и мембранных потенциалов второго нейрона

3. Роль внутренней динамики ансамбля нейронов в кодировании сенсорной информации

Как показали недавние эксперименты с сенсорной системой, ответственной за восприятие запахов у беспозвоночных (сааранча), динамические процессы играют ключевую роль в восприятии и кодировании информации нейронными ансамблями [12,13]. Одним из наиболее важных механизмов при этом является нелинейная конкуренция между группами взаимно синхронизированных нейронов, ответственных за передачу сенсорной информации для последующего распознавания в высшие отделы мозга.

Подавление активности одних генерирующих нейронов другими (конкуренция) за счет их взаимного ингибиования – типичный динамический феномен, обнаруживаемый в самых различных нейронных ансамблях. При некоторых ограничениях интенсивность осцилляций y_i (или плотность числа спайков) i -й группы синхронизированных нейронов, связанных с другими элементами ансамбля за счет нелинейных ингибирующих связей, можно записать в виде [13]

$$\frac{dy_i}{dt} = y_i [1 - \sum_{j=1}^N \rho_{ij} y_j] + f[S_i(T)], \quad (12)$$

где S_i – стимул, действующий в течение времени T на i -й нейрон (группу), а ρ_{ij} – матричные коэффициенты, определяющие свойства нелинейной конкуренции. При отсутствии сенсорной информации ($S_i=0$) динамика системы типа (12) хорошо известна. Так, если связи симметричны ($\rho_{ij}=\rho_{ji}$), система (12) при $S_i=0$ оказывается градиентной [14]. Такие системы демонстрируют лишь простое поведение, монотонно перемещаясь в состояние равновесия. При $\rho_{ij} < \rho_{ii}$ такое состояние единственное и является глобальным аттрактором, отвечающим совместной генерации всех участников процесса взаимодействия («слабая конкуренция»). Если

$\rho_{ij} > \rho_{ii}$, то свободная энергия для системы из N элементов имеет $M \leq N$ минимумов и ведет себя как мультистабильная сеть Хопфилда [15].

Если же связи несимметричны, следует различать два качественно различных случая. Когда несимметрия только частичная, например для $N=3$, $\rho_{12} \sim \rho_{21} > 1$, $\rho_{31}, \rho_{32} < 1$, существует аттрактор, отвечающий активности только определенного элемента. Такую ситуацию обычно называют «один побеждает всех» (winner takes all). Если асимметрия ингибиторных связей циклична ($\rho_{ij} > \rho_{ii}$, но $\rho_{ji} < \rho_{ii}$, то есть для $N=3$: $\rho_{12}, \rho_{23}, \rho_{31} > 1$ и $\rho_{21}, \rho_{32}, \rho_{13} < 1$), то в системе существует также лишь один глобальный аттрактор, каковым является гетероклинический контур, составленный из седловых состояний равновесия и соединяющих их сепаратрис. Такой контур устойчиво существует в довольно широкой области параметров нейронного ансамбля. Данный вид конкуренции естественно назвать «конкуренция без победителей» [13]. В социологических моделях подобное поведение имеет также название «парадокс голосования» [16].

Каким образом нелинейная динамика «конкурирующих нейронов» может быть использована для кодирования и обработки сенсорной информации? Какой из рассмотренных видов конкуренции предпочтительнее с информационной точки зрения? Чтобы ответить на эти вопросы, нужно понимать, что происходит с системой под действием информационного сигнала. При этом естественно считать, что символы, представляющие информацию о входном сигнале, – это стационарные или квазистационарные состояния нейронов. Рассмотрим с этой точки зрения различные варианты «конкурентной динамики».

Следует сразу подчеркнуть, что когда речь идет о кодировании сенсорной информации с помощью аттракторов («слабая конкуренция», «один побеждает всех», или системы типа Хопфилда), время, фактически, не включается в кодирующее пространство. Представление информации оказывается чисто позиционным. При этом сенсорный сигнал определяет положение системы в области притяжения одного из аттракторов.

Совершенно по-иному обстоит дело в ансамблях, работающих по принципу «конкуренция без победителя». В таких нейронных системах действие даже слабого специфического стимула (разным запахам отвечают разные воздействия на разные нейроны) разрушает гетероклиническую траекторию, организуя в ее окрестности предельный цикл. Этот предельный цикл наследует глобальную устойчивость гетероклинической петли [17] и, что для нас принципиально, для разных стимулов он опирается на разные вершины в окрестности бывших седловых точек. В результате сенсорная информация представляется в виде пространственно–временных паттернов. Специфика этих паттернов определяется спецификой избранных стимулом нейронов, которые представляют наверх информацию, и спецификой последовательности их переключения во времени (рис. 2). Помимо того, что такое представление оказывается «воспроизводимым», устойчивым по отношению к флуктуациям и чувствительным к изменению стимула, то есть удовлетворяет всем требованиям, сформулированным в начале лекции, оно обладает еще и большой емкостью. Действительно, воспользуемся выражением для информации в виде $I_T = N_T \log_2(N_r)$, где $N_r = \text{const}$ – отвечает числу представляющих нейронов, а N_T – число разных переключений, которые система успевает сделать за интервал времени T . Тогда можно заметить, что ввиду линейной зависимости от N_T совсем не обязательно иметь большое число представляющих нейронов (вершин гетероклинической петли), но можно представить много разной информации, используя разные временные последовательности переходов.

Сформулируем в заключение основную идею лекции.

Если в традиционных системах передачи и обработки информации кодирующее пространство выбирается извне, то есть код, тип модуляции несущей и т.п. запрограммирован, то в нейронных ансамблях система сама выбирает и формирует код. Этот код, как и его преобразование, то есть переход из одного кодирующего пространства в другое, есть результат нелинейных динамических процессов, происходящих под действием стимула, как в индивидуальном нейроне,

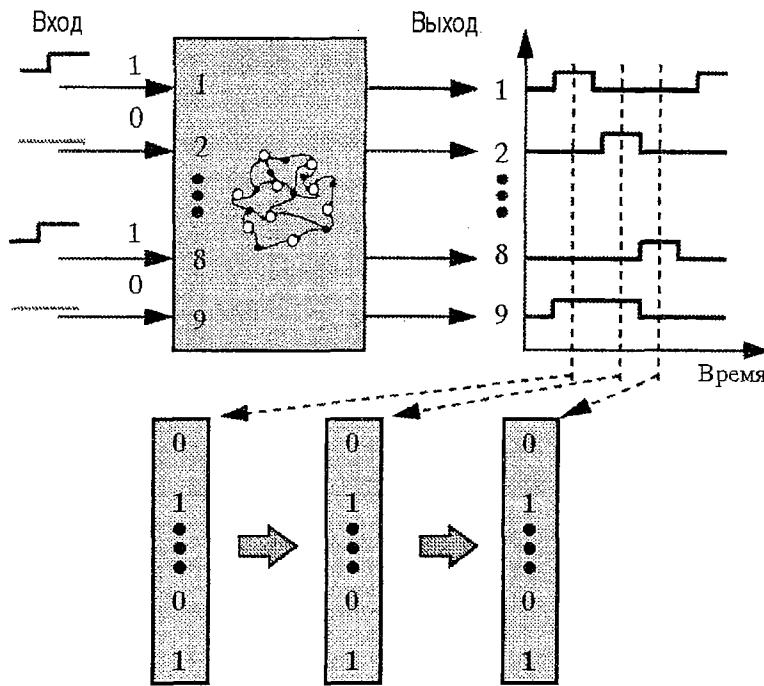


Рис. 2. Схема работы нейронного ансамбля, кодирующего информацию по принципу «конкуренция без победителя»

так и в нейронном ансамбле. И в том, и в другом случае следует принимать во внимание динамику внутренних переменных.

Естественно, что в процессе обучения, в частности, в процессе обучения нервной системы характер динамических процессов в общем случае меняется. При этом может измениться не только характер подаваемого «наверх» сигнала, но и сам способ кодирования. Например, как показали последние эксперименты [18], «наивная» нейронная система, представляющая информацию о запахе в мозг насекомого, работает неорганизованно. Нейроны, ответственные за передачу информации (PN-нейроны), «зажигаются» в некоррелированные моменты времени, и средний электрический потенциал нейронного ансамбля не содержит регулярной компоненты. Напротив, в результате обучения, то есть повторного восприятия стимула, активность многих PN-нейронов оказывается синхронизованной. Динамика частично синхронизированного ансамбля нейронов гораздо богаче, чем несинхронизированного, и способы кодирования сенсорной информации такими ансамблями более разнообразны.

Мы затронули в лекции только малую долю видимой части айсберга, называемого информационной динамикой живых нейронов. Сейчас появляются эксперименты по связи нелинейных динамических процессов с распознаванием зрительной информации в высших отделах мозга [19] с представлением аудио-информации [9], строятся нелинейные динамические модели памяти [20], обсуждается роль динамических процессов в согласовании и объединении различной сенсорной информации, влияющей на поведение животных [21,22]. Однако мы еще очень далеки от понимания того, как у животного рождается видение окружающего мира. Вот уж, действительно,

Себя познать пытаясь, мысль клубится,
Взбухая жилкой на виске,
И с нами хочет объясниться,
Но на своем, нам непонятном языке. ²

² Четверостишие автора.

Однако с уверенностью можно сказать, что этот, пока непонятный, язык принадлежит нелинейно-динамической группе языков.

Библиографический список

1. *Barlow H.* The neuron doctrine in perception // *Cognitive Neurosciences* / Ed. M.S.Gazzaniga. Cambridge, MA: MITPress, 1995. P. 415.
2. *Abeles M.* *Corticonix*, Cambridge, MA: Cambridge University Press, 1990.
3. *Shannon C., Weaver W.* The mathematical theory of communication. Urbana, IL: University of Illinois Press, 1963.
4. *Kullback S.* Information theory and statistics. Wiley, New York, 1959.
5. *Touchette H., Lloyd S.* Information-theoretic limits of control// *Phys. Rev. Lett.* 2000. Vol. 84. P. 1156.
6. *Ruelle D.* Chaotic evolution and strange attractors. Cambridge University Press, Cambridge, England, 1989.
7. *Hopfield J.S.* Physics, biological computation and complementarity // *Lesson of Quantum Theory* / Eds de Boer, E.Dahl and O.Ulfbeck, North-Holland, 1986. P. 295.
8. *Eguia M.C., Rabinovich M.I., Abarbanel H.D.I.* Information transmission and recovery in neural communications channels// *Phys. Rev. E.* 2000. Vol. 62 (November, in press).
9. *Eggermont J.J.* Is there a neural code?// *Neuroscience and Biobehavioral Rev.* 1998. Vol. 22. P. 355.
10. *Gallager R.G.* Information theory and reliable communication. New York: John Wiley and Sons, 1968.
11. *Pinto R.D., Eguia M.C., Rabinovich M.I., Abarbanel H.D.I.* Dynamical encoding by neural circuit for information transmission (in preparation).
12. *Laurent G., Davidowitz H.* Encoding of olfactory information with oscillating neural assemblies// *Science*. 1994. Vol. 265. P. 1872.
13. *Laurent G., Stopfer M., Friedrich R.W., Rabinovich M., Volkovskii A., Abarbanel H.D.I.* Odor encoding as an active dynamical process // *Annual Review of Neuroscience*, 2001 (in press).
14. *Рабинович М.И., Езерский А.Б.* Динамическая теория формообразования. М.: 1998.
15. *Hopfield J.J.* Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities//*Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1982. Vol. 79. P. 2554.
16. *May R.M., Leonard W.I.* Nonlinear aspects of competition between tree species // *SIAM J. Appl. Math.* 1975. Vol. 29. P. 243.
17. *Афраймович В.С., Рабинович М.И.* (частное сообщение).
18. *Stopfer M., Bhagavan S., Smith B.H., Laurent G.* Impaired odor discrimination on desynchronization of odor-encoding neural assemblies // *Nature*. 1997. Vol. 390. P. 70.
19. *Gray C.M., Konig P., Engel A.K., Singer W.* Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties // *Nature*. 1989. Vol. 338. P. 334.
20. *Neelakanta P.S., De Groff D.F.* Neural network modeling. CRC Press, Boca Raton, 1994.
21. *Abeles M., Bergman H., Gat I., Meilijson I., Seidemann E., Tishby N., Vaadia E.* Cortical activity flips among quasi-stationary states// *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1995. Vol. 92. P. 8616.
22. *Dinse H.R., Kruger K., Best J.* A temporal structure of cortical information processing // *Concepts in Neuroscience*. 1990. Vol. 1. P. 199.

INFORMATIONAL DYNAMICS OF NEURONS

M.I. Rabinovich

Actual problems of «interaction between dynamics and information» in biological systems are formulated and new experimental results are discussed in this paper.



Рабинович Михаил Израилевич – родился в Горьком, (1941), окончил радиофизический факультет Горьковского университета (1962). Работает в Институте прикладной физики РАН и Нижегородском государственном университете. Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (1967) и доктора физико-математических наук (1973) в области теории колебаний и волн. Автор монографий «Введение в теорию колебаний и волн», «Oscillations and Waves in Linear and Nonlinear Systems», «Nonlinearities in Action: Oscillations, Chaos, Order, Fractals», «Introduction to Nonlinear Dynamics for Physicists», более двухсот статей и обзоров в областях динамической теории турбулентности в жидкости, хаотической динамики радиофизических систем, пространственно-временного хаоса и порядка, нелинейных волн в неравновесных средах и др. Член редколлегии журналов «International Journal of Bifurcation and Chaos», «International Journal of Nonlinear Science Today», «International Journal of Nonlinear Science», «International Journal of Statistical Physics», «Радиофизика». Член Американского физического общества.