



## САМООРГАНИЗАЦИЯ КОЛЕБАНИЙ В КОЛЬЦЕВОЙ СИСТЕМЕ ИЗ ОДНОРОДНЫХ НЕЙРОННЫХ МОДУЛЕЙ

### Часть 2. Модель кольцевой системы из однородных модулей

*В.В. Майоров*

В работе моделируется формирование волновых пакетов в кольцевых структурах из однородных нейронных модулей, содержащих возбудительные и тормозные элементы. Во второй части показано, что внутри каждого модуля определенные группы возбудительных элементов синхронно генерируют импульсы, а остальные заторможены. Временные рассогласования между группировками импульсов соседних модулей определяются числом незаторможенных нейронов, а состав групп - начальными условиями.

### Введение

В работе [1] предложено уравнение, описывающее эволюцию мембранного потенциала  $u$  нейрона,

$$\dot{u} = \lambda[-1 - f_{Na}(u) + f_K(u(t-1))]u. \quad (1)$$

Здесь  $f_{Na}(u)$  и  $f_K(u)$  - положительные функции, монотонно стремящиеся к нулю при  $u \rightarrow \infty$  быстрее, чем  $O(u^{-1})$ ;  $\lambda$  - положительный и большой параметр. Считается, что выполнено условие:  $\alpha = f_K(0) - f_{Na}(0) - 1 > 0$ .

Для уравнения (1) в [2] показано существование аттрактора, состоящего из решений, имеющих общую асимптотику при  $\lambda \rightarrow \infty$  на любом конечном промежутке времени. Она повторяется через интервал времени, близкий к  $T_2 = 2 + \alpha_1 + \alpha_2/\alpha$ , где  $\alpha_1 = f_K(0) - 1$ ,  $\alpha_2 = f_{Na}(0) + 1$ . Для решений характерно наличие высокоамплитудных импульсов (спайков). Начало спайка и его окончание условно свяжем с моментами времени, когда решение пересекает единичное значение соответственно с положительной и отрицательной производной. Продолжительность спайка при  $\lambda \rightarrow \infty$  близка к  $T_1 = 1 + \alpha_1$ .

Спайк рождается в центральной части нейрона - в теле. Он распространяется по центробежному отростку - аксону и его разветвлениям. Окончания последних образуют синаптические контакты с другими нейронами. Под действием пришедшего импульса в синапсах вырабатываются химические посредники - медиаторы, оказывающие возбуждающее или тормозное влияние на

нейроны - приемники. Каждый нейрон-передатчик образует синапсы одного типа - возбуждающего или тормозного. По типу синапсов будем делить нейроны на возбуждающие и тормозные. Считаем, что медиатор присутствует только во время импульса, где его количество неизменно. В течение спайка и некоторое время после него нейрон невосприимчив к воздействию. Промежуток называется периодом рефрактерности и занимает две-три продолжительности спайка.

На основе уравнения (1) можно рассмотреть модель нейрона, находящегося под синаптическим влиянием  $m$  других нейронов

$$\dot{u} = \lambda[-1 - f_{Na}(u) + f_K(u(t-1)) + \alpha H(u) \sum_{k=1}^m g_k V(t-t_k)]u, \quad (2)$$

где  $t_k$  ( $k = 1, \dots, m$ ) - время начала выделения медиатора в  $k$ -ом синапсе; функция  $V(t)$  указывает на его присутствие:  $V(t) = 1$  при  $t \in [0, T_1]$  и  $V(t) = 0$  при  $t \notin [0, T_1]$ , где  $T_1$  - асимптотическая продолжительность спайка; числа  $g_k$  - синаптические веса, если  $g_k > 0$ , то речь идет о возбуждающем синапсе, а если  $g_k < 0$  - о тормозном; функционал  $H(u)$  обеспечивает наличие периода рефрактерности.

$$H(u) = \theta(1 - u(t)) \theta(1 - u(t-1 - (1 - \varepsilon)T_1)) \theta(1 - u(t-1 - 2(1 - \varepsilon)T_1)), \quad (3)$$

здесь  $\theta^*$  - функция Хевисайда, а  $0 < \varepsilon < 1$ . Функционал  $H(u)$  обращается в нуль во время спайка и в течение времени  $h = 2(1 - \varepsilon)T_1$  спустя него. Длительность рефрактерного периода  $T_R = (3 - 2\varepsilon)T_1$ . Считаем, что  $T_R < T_2$ .

Введем множество  $S_h$ , состоящее из непрерывных при  $s \in [-h, 0]$  функций  $\varphi(s)$ , для которых  $\varphi(0) = 1$  и  $0 < \varphi(s) \leq \exp(\lambda \alpha s/2)$ . Рассмотрим решение  $u(t, \varphi)$  уравнения (2) с начальным условием  $u(s, \varphi) \in S_h$ .

Пусть все синапсы являются возбуждающими и веса одинаковы:  $g_k = g$  ( $k = 1, \dots, m$ ). Рассмотрим ситуацию, когда  $T_R < t_1 \leq t_2 \leq \dots \leq t_m < T_2$  и  $t_m < t_1 + T_1$ . Это означает, что на вышедший из рефрактерного состояния нейрон пришла группа (пачка) спайков. При этом последний спайк в пачке начался раньше, чем окончился первый. Такое воздействие назовем пачечным. Присутствие медиатора приблизит начало  $t^{sp}$  спайка нейрона ( $t^{sp} < T_2$ ). Будем говорить, что нейрон непосредственно реагирует на пачку импульсов, если  $t_m < t^{sp} < t_1 + T_1$ , то есть его спайк начался раньше, чем закончился первый импульс. Введем величины  $Q = t^{sp} - t_m$  и  $\xi_k = t_k - t_{k-1}$  ( $k = 2, \dots, m$ ).

**Лемма 1.** Пусть нейрон непосредственно реагирует на пачечное воздействие. Тогда при  $\lambda \rightarrow \infty$  имеет место приближение

$$Q = (T_2 - t_m - g \sum_{k=2}^m (k-1)\xi_k)/(1 + mg) + o(1),$$

при этом  $u(t^{sp} + s, \varphi) \in S_h$ .

По-другому влияет на нейрон пачка спайков, если он несет на себе возбуждающие и тормозные синапсы. Пусть  $m_1$  и  $m_2$  - соответственно их количество, и все синаптические веса равны по модулю ( $|g_k| = g$ ). Введем  $P_\gamma$  - класс непрерывных при  $s \in [-h, 0]$  функций  $\psi(s)$ , для которых  $0 < \psi(s) < \exp(-\lambda \gamma)$ . Фиксируем момент времени  $T_* > t_m + T_1 + h$ .

**Лемма 2.** Пусть  $t_m + T_1 + h < t_* < T_*$ ,  $\beta = gT_1(m_2 - m_1) - T_* > 0$  и для решения  $u(t, \varphi)$  уравнения (2) начальное условие  $u(s, \varphi) \in P_\gamma$ , где  $\gamma > \alpha(T_* + gm_1T_1)$ . Тогда при  $\lambda \rightarrow \infty$  выполнено неравенство  $0 < u(t, \varphi) < 1$  для  $t \in [0, t_*]$  и справедливо включение  $u(t_* + s, \varphi) \in P_{\gamma_*} \subset P_\gamma$ , где  $\gamma_* = \gamma + \alpha\beta$ .

Рассмотрим систему двух нейронов, на которые действует пачка из  $m$  спайков. При этом первый нейрон воздействует на второй. Все синапсы считаем

ОДИНАКОВЫМИ И ВОЗБУЖДАЮЩИМИ. Нейронные образования описывают уравнения

$$\dot{u}_1 = \lambda[-1 - f_{Na}(u_1) + f_K(u_1(t-1)) + \alpha g H(u_1)(\sum_{k=1}^m V(t-t_k))] u_1, \quad (4)$$

$$\dot{u}_2 = \lambda[-1 - f_{Na}(u_2) + f_K(u_2(t-1)) + \alpha g H(u_2)(\sum_{k=1}^m V(t-t_k) + \theta(u_1(t) - 1))] u_2. \quad (5)$$

Здесь  $u_1$  и  $u_2$  - мембранные потенциалы нейронов;  $\theta(u_1(t) - 1)$  указывает на присутствие медиатора, выделяемого в результате спайка первого нейрона;  $g > 0$  - синаптические веса.

Пусть спайк первого нейрона начался в нулевой момент времени, а второго - в момент  $\xi \in [0, T_1]$ , и  $u_1(s)$ ,  $u_2(\xi+s) \in S_h$ . Обозначим через  $t^{sp_1}$ ,  $t^{sp_2}$  моменты начала следующих спайков и положим  $\xi' = t^{sp_2} - t^{sp_1}$ .

**Лемма 3.** Пусть нейроны непосредственно реагируют на пачечное воздействие. Тогда при  $\lambda \rightarrow \infty$  имеет место приближение:  $\xi' = \xi/(1 + g(m+1)) + o(1)$ , при этом  $u_1(t^{sp_1} + s) \in S_h$  и  $u_2(t^{sp_2} + s) \in S_h$ .

## 1. Архитектура и уравнения нейронной сети с модульной организацией

Нейронная сеть - это популяция сходных нейронов, связанных друг с другом. По мнению Ф. Блюма и др. [3], один из возможных способов организации нейронных сетей - иерархический. Нейронная популяция делится на уровни. Любой нейрон уровня (многие из них) воспринимает сигналы от нейронов предыдущего уровня. В свою очередь, нейроны уровня действуют на элементы следующего уровня. Точка зрения Ф. Блюма созвучна с идеями В. Маунткастла и Дж. Эделмена [4] о модульной организации мозга, когда нейроны распадаются на ансамбли. Дж. Экклс [5] придает большое значение тормозным нейронам, которые должны входить в состав любой нейронной ассоциации. Отметим, наконец, что в мозге давно обнаружены кольцевые нейронные образования.

Рассмотрим сеть, состоящую из  $N$  нейронных модулей (ассоциаций). Пусть каждый из модулей содержит  $n$  возбудительных и  $q$  тормозных нейронов. Считаем, что внутри каждого модуля любой возбудительный нейрон оказывает влияние на любой другой нейрон. Однако, каждый тормозный нейрон действует только на возбудительные элементы, не имея доступа к тормозным.

Предположим, что нейронные модули образуют ориентированную кольцевую структуру. Каждый возбудительный элемент  $i$ -ого модуля действует на любой возбудительный нейрон  $i+1$ -ого модуля, но не имеет синапсов на тормозных нейронах  $i+1$ -ого модуля. Ассоциации с номерами  $i + kN$  ( $k=0, \pm 1, \dots$ ) отождествляются. Параметры всех нейронов и абсолютные значения синаптических весов считаются одинаковыми.

Будем нумеровать возбудительные и тормозные элементы по отдельности парой индексов  $(i, j)$ , где  $i$  - номер модуля, а  $j$  - нейрона. Обозначим через  $u_{ij}$  и  $v_{i,m}$  значения мембранных потенциалов  $(i, j)$ -ого и  $(i, m)$ -ого возбудительного и тормозного нейронов. Эти величины удовлетворяют системе уравнений

$$\dot{u}_{ij} = \lambda[-1 - f_{Na}(u_{ij}) + f_K(u_{ij}(t-1)) + \alpha g H(u_{ij})[\sum_{r=1}^n (\theta(u_{i-1,r}-1) + \theta(u_{i,r}-1)) - \sum_{r=1}^q \theta(v_{i,r}-1)]] u_{ij}, \quad (6)$$

$$\dot{v}_{i,m} = \lambda[-1 - f_{Na}(v_{i,m}) + f_K(v_{i,m}(t-1)) + \alpha g H(v_{i,m}) \sum_{r=1}^n \theta(u_{i,r}-1)] v_{i,m}, \quad (7)$$

где  $i = 1, \dots, N$ ;  $j = 1, \dots, n$ ;  $m = 1, \dots, q$ . Функционал  $H(*)$  задается (3),  $g$  - общее по абсолютной величине значение синаптических весов. Функции  $\theta(u-1)$  указывают на присутствие медиатора, выделившегося в результате спайка соответствующего нейрона.

Ниже речь идет о динамике системы (6), (7). Вопросу исследования

нелинейных цепочек, решеток, кольцевых систем, в том числе с задержкой, посвящена значительная литература [6-12]. Отличительной особенностью подхода, использованного в данной работе, является то, что для исследования системы уравнений (6), (7) применяется специальный асимптотический метод, базирующийся на работах [13, 14]. С его помощью удастся доказать существование сложных (нелокальных) релаксационных колебаний.

## 2. Алгоритм интегрирования системы уравнений нейронной сети с кольцевой модульной организацией

Будем считать, что число нейронов тормозного типа в модулях удовлетворяет условию:  $\beta_0 = gT_1(q - 2n) - T_2 > 0$ , то есть достаточно велико. При асимптотическом интегрировании системы (6), (7) используется описанный в [15] прием задания начальных условий для уравнений в различные моменты времени. Отсчет модулей будем вести с некоторого произвольно фиксированного номера  $k$ . Зададим начальные условия для уравнений, описывающих возбудительные нейроны. Внутри  $i$ -ого модуля ( $i=k, \dots, k+N-1$ ) выберем  $n_i \leq n$  первых возбудительных нейронов. Обозначим через  $t_{ij}$  моменты начала их спайков. Пусть  $t_{i,j+1} \geq t_{ij}$  ( $i=k, \dots, k+N-1$ ;  $j=1, \dots, n_i$ ),  $t_{i+1,1} > t_{i,n_i}$  ( $i=k, \dots, k+N-2$ ), то есть спайки начинаются в порядке возрастания номеров нейронов внутри модуля, и спайк первого возбудительного нейрона модуля следует за спайком последнего из выбранных возбудительных нейронов предыдущего модуля. Будем считать, что в модулях спайки образуют пачки:  $t_{ij} \leq t_{i,1} + T_1$  ( $i=k, \dots, k+N-1$ ). В качестве начальных функций для уравнений (6) возьмем:  $u_{ij}(t_{ij}+s) = \varphi_{ij}(s) \in S_h$  при  $i=k, \dots, k+N-1$ ;  $j=1, \dots, n_i$ . Для остальных уравнений возбудительных нейронов положим:  $u_{ij}(t_{i,1}+s) = \varphi_{ij}(s) \in P^{\gamma_0}$  при  $i=k, \dots, k+N-1$ ;  $j=n_i+1, \dots, n$ . Здесь число  $\gamma_0 = \alpha(T_2 + 2nT_1) > 0$ .

Зададим начальные условия для уравнений тормозных нейронов. Обозначим моменты начала их спайков через  $\tau_{ij}$  ( $i=k, \dots, k+N-1$ ;  $j=1, \dots, q$ ). Будем считать, что  $\tau_{ij} > t_{i,n_i}$ , но  $\tau_{ij} < t_{i,1} + T_1$ . Это означает, что в  $i$ -ом модуле тормозные нейроны непосредственно реагируют на пачку спайков первых  $n_i$  возбудительных элементов. Пусть начальные функции для уравнений (7) удовлетворяют условиям:  $v_{ij}(\tau_{ij}+s) = \psi_{ij}(s) \in S_h$  при ( $i=k, \dots, k+N-1$ ;  $j=1, \dots, q$ ). Спайки тормозных элементов в  $i$ -ом модуле завершаются до того, как его первые  $n_i$  возбудительные нейроны выйдут из рефрактерного состояния.

Структура взаимодействия нейронов такова, что каждое из уравнений (6), (7) для  $u_{ij}$  и  $v_{ij}$  может быть проинтегрировано независимо от других во время генерации спайка соответствующим нейроном и на интервале времени продолжительностью  $h$ , следующим за моментом окончания импульса. Одновременно, функции  $u_{ij}$  и  $v_{ij}$ , описывающие  $(i, j)$ -ые возбудительные и тормозные нейроны, входят в уравнения других нейронов только на интервалах времени, где  $u_{ij} \geq 1$  и  $v_{ij} \geq 1$ , то есть на промежутках генерации импульсов.

Доопределим непрерывно начальные функции для уравнений возбудительных нейронов последнего  $k+N-1$ -ого модуля на интервалах  $t \in [t_{k,1}, t_{k+N-1,j}]$  ( $j=1, \dots, n_{k+N-1}$ ), соблюдая условия  $u_{k+N-1,j}(t) < 1$ . В силу выбора моментов  $\tau_{kj}$  спайки тормозных элементов  $k$ -ого модуля не действуют на его первый возбудительный нейрон. Уравнение для  $u_{k,1}$  интегрируется на интервале  $t \in [t_{k,1}, t_{k+N-1,1}]$  независимо от других. Для  $t > t_{k+N-1,1}$  оно представляет собой задачу о внешнем воздействии на нейрон пачки импульсов  $n_{k+N-1}$  первых возбудительных элементов  $k+N-1$ -ого модуля. Пусть первый нейрон  $k$ -ого модуля непосредственно реагирует на пачечное воздействие. Лемма 1 позволяет найти момент  $t_{k,1}'$  начала его нового спайка, при этом  $u_{k,1}(t_{k,1}'+s) \in S_h$ .

Спайки тормозных нейронов  $k$ -ого модуля не действуют также на второй сгу возбуждательный элемент. Уравнение для второго возбуждательного элемента  $k$ -ого модуля представляет собой задачу о внешнем воздействии пачки спайков возбуждательных нейронов  $k+N-1$ -ого модуля, к которой присоединяется спайк первого возбуждательного нейрона. Если второй нейрон непосредственно реагирует на пачечное воздействие, то момент  $t_{k,2}'$  начала его нового спайка определяется по лемме 3 и  $u_{k,2}(t_{k,2}'+s) \in S_h$ . Подчеркнем, что второй нейрон не действует на первый. Ситуация для уравнений, описывающих в  $k$ -ом модуле возбуждательные нейроны с номерами  $j = 3, \dots, n_k$ , аналогична.

Для всех уравнений (7), описывающих тормозные нейроны  $k$ -ого модуля, имеет место задача о пачечном воздействии со стороны первых  $n_k$  возбуждательных элементов данного модуля. Если все эти нейроны непосредственно реагируют на воздействие, то моменты начала спайков  $\tau_{k,j}'$  ( $j=1, \dots, q$ ) определяются по лемме 1, при этом  $v_{k,2}(\tau_{k,j}'+s) \in S_h$ .

В рамках принятых априорных предположений новые спайки первых  $n_k$  возбуждательных элементов  $k$ -ого модуля образуют пачку. Спайки тормозных нейронов успевают завершиться до того, как данные возбуждательные элементы выйдут из рефрактерного состояния.

Обратимся к уравнениям возбуждательных нейронов  $k$ -ого модуля с номерами  $j > n_k$ . На промежутке времени  $t \in [t_{k,1}, t_{k,1}']$  на данные нейроны действуют возбуждательные нейроны  $k$ -ого и  $n+N-1$ -ого модулей и тормозные нейроны  $k$ -ого модуля. Общее число действующих возбуждательных элементов  $n_k + n_{k+N-1} < 2n$ . Напомним, что число  $\beta_0 = gT_1(q - 2n) - T_2 > 0$ . По лемме 2 возбуждательные нейроны  $k$ -ого модуля с номерами  $j > n_k$  не генерируют спайков и  $u_{1,j}(t_{i,1}+s) \in P^{\gamma_0+\alpha\beta_0}$ .

Далее, в системе (6), (7) рассматриваются уравнения для нейронов, принадлежащих модулям с номерами  $i=k+1, \dots, k+N-1$ . После анализа уравнений  $k+N-1$ -ого модуля мы вернемся к первоначальной ситуации. Вначале вычисляемые функции не удовлетворяют системе уравнений (6), (7). Начиная с момента полного обхода кольцевой структуры, метод дает классическое решение системы.

Используя леммы 1 и 3, выпишем формулы для  $t_{k,i}'$  ( $i=1, \dots, n_k$ ) и  $\tau_{k,j}'$  ( $j=1, \dots, q$ ) - моментов начала спайков возбуждательных и тормозных нейронов  $k$ -ого модуля

$$t_{k,1}' = t_{k-1,n_{k-1}} + [T_2 - (t_{k-1,n_{k-1}} - t_{k,1}) - g \sum_{r=2}^{n_{k-1}} (r-1)(t_{k-1,r} - t_{k-1,r-1})] / (1 + gn_{k-1}) + o(1), \quad (8)$$

$$t_{k,j}' = t_{k,j-1}' + [t_{k,j} - t_{k,j-1}] / (1 + g(n_{k-1} + j - 1)) + o(1) \quad (j=2, \dots, n_k), \quad (9)$$

$$\tau_{k,j}' = t_{k,n_k}' + [T_2 - (t_{k,n_k}' - \tau_{k,j}) - g \sum_{r=2}^{n_k} (r-1)(t_{k,r}' - t_{k,r-1}')] / (1 + gn_k) + o(1) \quad (j=1, \dots, q). \quad (10)$$

При переходе к  $k+1$ -ому модулю в выражениях (8)-(10) следует положить  $t_{k,j} = t_{k,j}'$  ( $j = 1, \dots, n_k$ ), где  $t_{k,j}'$  - найденные ранее моменты начала спайков нейронов  $k$ -ого модуля.

### 3. Динамика нейронной сети с кольцевой модульной организацией

Из алгоритма вытекает, что одним из способов организации колебаний в модульной структуре является циклическое распространение волны спайков. Выберем первый модуль за начальный. Процесс последовательной генерации спайков в модулях с первого по  $N$ -ый назовем тактом распространения волны. Пусть нулевой такт волны, открывающийся спайком первого возбуждательного нейрона первого модуля, начался в момент времени  $t_w = t_{1,1} = 0$ . Составим векторы

$$\mathbf{t} = (t_{1,1}, \dots, t_{1,m}, \dots, t_{2,1}, \dots, t_{2,m}, \dots, t_{N,1}, \dots, t_{N,n}),$$

$$\mathbf{\tau} = (\tau_{1,1}, \dots, \tau_{1,q}, \dots, \tau_{2,1}, \dots, \tau_{N,1}, \dots, \tau_{N,q})$$

из моментов начала спайков на нулевом такте. Будем считать, что

$$t_{i,j} \leq t_{i,j+1} \leq t_{i,1} + T_1 \quad (i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, n_i - 1), \quad (11)$$

$$t_{i,n} \leq t_{i+1,j} \leq t_{i,1} + T_1 \quad (i = 1, \dots, N-1; j = 1, \dots, n_{i+1}), \quad (12)$$

$$t_{1,m} + T_R < t_{N,1}, \quad t_{1,1} + T_2 > t_{N,n}, \quad (13)$$

$$t_{i,n} \leq \tau_{i,j} \leq t_{i,1} + T_1 \quad (i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, q). \quad (14)$$

На первоначальном такте спайки нейронов образуют пачки. Спайки нейронов  $N$ -ого модуля начинаются после того, как незаторможенные возбудительные нейроны первого модуля вышли из рефрактерного состояния, но раньше, чем успели спонтанно сгенерировать спайки.

Составим из начальных функций векторы:  $\phi = (\phi_{1,1}, \dots, \phi_{1,n}, \dots, \phi_{N,1}, \dots, \phi_{N,n})$ ,  $\psi = (\psi_{1,1}, \dots, \psi_{1,q}, \dots, \psi_{N,1}, \dots, \psi_{N,q})$ . Здесь  $\phi_{i,j} \in S_h$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, n_i$ ),  $\phi_{i,j} \in P^0$ , где  $\gamma_0 = \alpha(T_2 + 2nT_1) > 0$ , ( $i = 1, \dots, N; j = n_i + 1, \dots, n$ ). Наконец,  $\psi_{i,j} \in S_h$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, q$ ). Множество наборов векторов  $(\mathbf{t}, \mathbf{\tau}, \phi, \psi)$  обозначим через  $W$ . Рассмотрим решения системы (6), (7) с начальными условиями из  $W$ , то есть решения, для которых  $u_{i,j}(t_{i,j} + s) = \phi_{i,j}(s)$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, n$ ),  $v_{i,j}(t_{i,j} + s) = \psi_{i,j}(s)$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, q$ ).

По формуле (8) находится момент  $t_w'$  начала следующего такта прохождения волны. Он совпадает с началом нового спайка первого возбудительного нейрона первого модуля. Моменты начала спайков возбудительных и тормозных нейронов на новом такте будем отсчитывать от времени  $t_w'$  и обозначим через  $t_{i,j}'$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, n_i$ ) и  $\tau_{i,j}'$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, q$ ). Используя (8)-(10) и леммы 1 и 3, получим:

$$t_w' = t_{N,n} + [T_2 - t_{N,n} - g \sum_{r=2}^{n_N} (r-1)(t_{N,r} - t_{N,r-1})]/(1 + gn_N) + o(1), \quad (15)$$

$$t_{1,1}' = 0, \quad (16)$$

$$t_{1,j}' = t_{1,j-1}' + (t_{1,j} - t_{1,j-1})/(1 + g(n_1 + j - 1)) + o(1) \quad (j = 2, \dots, n_1), \quad (17)$$

$$t_{i,1}' = t_{i-1,n_{i-1}}' + [T_2 - (t_w' + t_{i-1,n_{i-1}}' - t_{i,1}) - g \sum_{r=2}^{n_{i-1}} (r-1)(t_{i-1,r}' - t_{i-1,r-1}')]/(1 + gn_{i-1}) + o(1) \quad (i=2, \dots, N), \quad (18)$$

$$t_{i,j}' = t_{i,j-1}' + (t_{i,j} - t_{i,j-1})/(1 + g(n_{i-1} + j - 1)) + o(1), \quad (i=2, \dots, N; j = 2, \dots, n_i), \quad (19)$$

$$\tau_{i,j}' = t_{i,n_i}' + [T_2 - (t_w' + t_{i,n_i}' - \tau_{i,j}) - g \sum_{r=2}^{n_i} (r-1)(\tau_{i,r}' - \tau_{i,r-1}')]/(1 + gn_i) + o(1) \quad (i=1, \dots, N; j=1, \dots, q), \quad (20)$$

$$u_{i,j}(t_{i,j}' + s) = \phi_{i,j}'(s) \in S_h \quad (i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, n_i), \quad (21)$$

$$v_{i,j}(\tau_{i,j}' + s) = \psi_{i,j}'(s) \in S_h \quad (i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, q). \quad (22)$$

Формулы (8)-(10) применимы, когда нейроны непосредственно реагируют на пачечное воздействие. При этом пачки поступают после того, как нейроны вышли из рефрактерного состояния, но не успели спонтанно сгенерировать спайки. Возникают дополнительно к (11)-(14) косвенные ограничения на векторы  $\mathbf{t}$  и  $\boldsymbol{\tau}$ . Это неравенства (11)-(14), в которых  $t_{ij}$  и  $\tau_{ij}$  меняются на  $t'_{ij}$  и  $\tau'_{ij}$  соответственно:

$$t'_{ij} \leq t'_{ij+1} \leq t'_{i1} + T_1 \quad (i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, n_i - 1), \quad (23)$$

$$t'_{i,n_i} \leq t'_{i+1,j} \leq t'_{i1} + T_1 \quad (i = 1, \dots, N-1; j = 1, \dots, n_{i+1}), \quad (24)$$

$$t'_{1,n_1} + T_R < t'_{N,1}, \quad t'_{1,1} + T_2 > t'_{N,n_N}, \quad (25)$$

$$t'_{i,n_i} \leq \tau'_{ij} \leq t'_{i1} + T_1 \quad (i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, q). \quad (26)$$

Далее, необходимо требовать:

$$t'_{N,n_N} \leq t'_w + t'_{1,j} < t'_{N,1} + T_1 \quad (j = 1, \dots, n), \quad (27)$$

$$t'_{i+1,n_{i+1}} + T_R < t'_w + t'_{i,1} \quad (i = 1, \dots, N-1), \quad (28)$$

$$t'_{i+1,1} + T_2 > t'_w + t'_{i,n_i} \quad (i = 1, \dots, N-1). \quad (29)$$

Класс  $W$  сузим, чтобы выполнялись одновременно все перечисленные условия. Введем множество  $W_1$ , состоящее из векторов  $(\mathbf{t}, \boldsymbol{\tau})$ .

Формулы (15)-(22) задают оператор  $\Pi: W \rightarrow W$ , описывающий такты прохождения волны спайков по кольцевой системе. Выражения (15)-(20) определяют его конечномерную, а (21) и (22) - бесконечномерную составляющие. Главная часть конечномерной составляющей получается из (15)-(20), если подставить (15) в (16)-(20) и отбросить слагаемые  $o(1)$ . Она представляет собой отображение  $\Pi_1: W_1 \rightarrow W_1$ .

Ниже будут сформулированы условия, при которых отображение  $\Pi_1$  имеет устойчивую неподвижную точку. Обозначим ее через  $(\mathbf{t}_*, \boldsymbol{\tau}_*)$ . Существование неподвижной точки означает, что в классе  $W$  присутствуют начальные условия решений системы (6), (7), образующих аттрактор. Для этих решений на каждом такте прохождения волны моменты начала спайков удовлетворяют соотношениям:  $t_{ij} = t_{ij}^* + o(1)$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, n_i$ ),  $\tau_{ij} = \tau_{ij}^* + o(1)$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, q$ ).

Для доказательства существования неподвижной точки отображения  $\Pi_1$  введем новые переменные. Для первоначального такта волны обозначим через  $\xi_{i,1} = t_{i,1} - t_{i-1,n_{i-1}} > 0$  ( $i = 2, \dots, N$ ) - запаздывание начала спайка первого возбудительного элемента  $i$ -ого модуля относительно начала спайка последнего  $n_{i-1}$ -ого незаторможенного возбудительного нейрона  $i-1$ -ого модуля. Пусть  $\xi_{i,j} = t_{i,j} - t_{i,j-1} > 0$  ( $i = 1, \dots, N; j = 2, \dots, n_i$ ) - время между началами спайков  $j-1$ -ого и  $j$ -ого возбудительных нейронов  $i$ -ого модуля, а  $\eta_{i,j} = \tau_{i,j} - t_{i,n_i} > 0$  ( $i = 1, \dots, N; j = 1, \dots, q$ ) - рассогласование начала спайков  $n_i$ -ого возбудительного и  $j$ -ого тормозного нейронов. Обозначим через  $\xi_{1,1}' = t'_w - t'_{N,n_N} > 0$  время между началом спайка последнего  $n_N$  незаторможенного возбудительного нейрона  $N$ -ого модуля и началом следующего такта. Пусть  $\xi'_{i,j}$ ,  $\eta'_{i,j}$  - значения описанных переменных на новом такте волны.

Введенные переменные позволяют записать отображение  $\Pi_1$  в виде:

$$\xi'_{1,1} = [T_2 - \sum_{v=2}^{n_1} \xi_{1,v} - \sum_{\mu=2}^N \sum_{v=1}^{n_\mu} \xi_{\mu,v} - g \sum_{v=2}^{n_N} (v-1) \xi_{N,v}] / (1 + g n_N), \quad (30)$$

$$\xi'_{1,j} = \xi_{1,j} / (1 + g(n_N + j - 1)) \quad (j = 2, \dots, n_1), \quad (31)$$

$$\xi_{i,1}' = [T_2 - \sum_{v=2}^{n_i} \xi_{i,v} - \sum_{\mu=i+1}^N \sum_{v=1}^{n_\mu} \xi_{\mu,v} - \sum_{\mu=1}^{i-1} \sum_{v=1}^{n_\mu} \xi_{\mu,v}' - g \sum_{v=2}^{n_{i-1}} (v-1) \xi_{i-1,v}] / (1 + g n_{i-1}) \quad (i=2, \dots, N), \quad (32)$$

$$\xi_{i,j}' = \xi_{i,j} / (1 + g(n_{i-1} + j - 1)) \quad (i = 2, \dots, N; j = 2, \dots, n_i), \quad (33)$$

$$\eta_{i,j}' = [T_2 - (\sum_{\mu=i+1}^N \sum_{v=1}^{n_\mu} \xi_{\mu,v} - \eta_{i,j} + \sum_{\mu=1}^i \sum_{v=1}^{n_\mu} \xi_{\mu,v}') - g \sum_{v=2}^{n_i} (v-1) \xi_{i,v}'] / (1 + g n_i) \quad (i=1, \dots, N; j=1, \dots, q), \quad (34)$$

Для исследования сходимости итерационного процесса (30)-(34) достаточно рассмотреть процесс для переменных  $\xi_{i,1}$  ( $i = 1, \dots, N$ ), задаваемый формулами (30) и (32), полагая в них  $\xi_{i,j} = \xi_{i,j}' = 0$  для  $j = 2, \dots, n_i$ . Возникающие итерационные формулы имеют вид

$$(1 + g n_N) \xi_{1,1}' + \sum_{j=2}^N \xi_{j,1} = T_2,$$

$$\sum_{j=1}^{i-1} \xi_{j,1}' + (1 + g n_{i-1}) \xi_{i,1}' + \sum_{j=i+1}^N \xi_{j,1} = T_2 \quad (i = 2, \dots, N-1),$$

$$\sum_{j=1}^{N-1} \xi_{j,1}' + (1 + g n_{N-1}) \xi_{N,1}' = T_2.$$

Данные соотношения - метод Зейделя решения линейной системы с положительно определенной симметрической матрицей, который сходится. Координаты предельной точки  $(\xi_1^0, \dots, \xi_N^0)$  легко находятся:

$$\xi_i^0 = T_2 / [n_{i-1} (g + \sum_{j=1}^N n_j^{-1})] \quad (i = 1, \dots, N). \quad (35)$$

Возвращаясь к отображению  $\Pi_1$ , заданному в форме (30)-(34), можно утверждать, что итерационный процесс, начинающийся из некоторой окрестности точки  $\xi_{i,1} = \xi_i^0$  ( $i=1, \dots, N$ ),  $\xi_{i,j} = 0$  ( $i=1, \dots, N; j=1, \dots, n_i$ ),  $\eta_{i,j} = \xi_{i+1}^0$  ( $i=1, \dots, N; j=1, \dots, q$ ), сходится к ней.

Полученная неподвижная точка отображения  $\Pi_1$  в терминах исходных переменных  $(t, \tau)$  должна принадлежать области его определения  $W_1$ , то есть для нее должны быть выполнены неравенства (11)-(14) и (23)-(29). Эти условия в терминах переменных  $\xi_i^0$  приобретают совершенно простой вид:  $0 < \xi_i^0 < T_1$ ,

$T_R < \sum_{j=1}^N \xi_j^0 - \xi_i^0 < T_2$  ( $i = 1, \dots, N$ ). Используя явный вид величин  $\xi_i^0$ , получим

$$0 < T_2 / [n_{i-1} (g + \sum_{j=1}^N n_j^{-1})] < T_1 \quad (i = 1, \dots, N), \quad (36)$$

$$T_R < (T_2 \sum_{k \neq i}^N n_k^{-1}) / (g + \sum_{j=1}^N n_j^{-1}) < T_2 \quad (i = 1, \dots, N). \quad (37)$$

Проведенные построения гарантируют существование инвариантной области у оператора  $\Pi$ . Для системы уравнений (6), (7) это означает существование аттрактора, состоящего из специфических решений.

**Утверждение.** Выделим в каждом модуле по  $n_i$  возбудительных нейронов, соблюдая неравенства (36) и (37). Будем считать число  $q$  тормозных нейронов большим:  $\beta_0 = g T_1 (q - 2n) - T_2 > 0$ . Тогда при  $\lambda \rightarrow \infty$  система (6), (7) имеет аттрактор, состоящий из решений, обладающих следующими свойствами. Временные промежутки между началами спайков выбранных возбудительных нейронов внутри каждого модуля разнятся на величину  $o(1)$ . Интервалы между началами спайков



возбудительных нейронов  $i-1$ -ого и  $i$ -ого модулей близки к числам  $\xi_i^0$ , задаваемым формулой (35). Спайки тормозных нейронов  $i$ -ого модуля запаздывают относительно импульсов возбудительных элементов на величину, близкую к  $\xi_{i+1}^0$ . Оставшиеся возбудительные элементы не генерируют спайков.

Описанные аттракторы состоят из решений, которые естественно назвать волнами возбуждения. Эти волны не исчерпывают всех аттракторов уравнений (6), (7). Например, возможны ситуации, когда по кольцевой системе распространяется друг за другом несколько волн.

В сформулированном утверждении предложено решение задачи о синтезе нейронной системы, по которой, в зависимости от начального состояния, распространяются волны наперед заданной структуры. Выбирая число незаторможенных возбудительных нейронов в модулях, можно регулировать промежутки между началами пачек импульсов соседних модулей. Может быть информативной пространственная структура незаторможенных возбудительных элементов внутри модулей. Для теории нейронных сетей данные задачи важны и связаны с вопросами моделирования кратковременной памяти. Согласно волновой гипотезе [16,17] о природе памяти, сведения записываются и хранятся в ней в виде устойчивых, незатухающих волн нейронной активности.

Таким образом, на модели продемонстрирована принципиальная возможность хранения информации в динамическом виде. Пространственное распределение спайков в модуле можно интерпретировать как образ. Кольцевая система из нейронных модулей может бесконечно долго хранить заданную последовательность образов.

## Библиографический список

1. Майоров В.В., Мышкин И.Ю. Математическое моделирование нейронов сети на основе уравнений с запаздыванием // Математическое моделирование. 1990. Т.2, № 11. С. 64.
2. Кащенко С.А., Майоров В.В. Об одном дифференциально-разностном уравнении, моделирующем импульсную активность нейрона // Математическое моделирование. 1993. Т.5, № 112. С. 13.
3. Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстефер Л. Мозг, разум и поведение. М.: Мир, 1988.
4. Эделмен Дж., Маунткастл В. Разумный мозг. М.: Мир, 1981.
5. Экклс Дж. Тормозные пути центральной нервной системы. М.: Мир, 1971.
6. Рабинович М.И., Трубецков Д.И. Введение в теорию колебаний и волн. М.: Наука, 1984.
7. Заславский Г.М., Сагдеев Р.З. Введение в нелинейную физику. М.: Наука, 1988.
8. Дмитриев А.С., Кислов В.Я. Стохастические колебания в радиофизике и электронике. М.: Наука, 1989.
9. Chua L.O., Yang L. Cellular neural networks: Theory // IEEE Trans. on Circuits and Systems. 1998. Vol. 35. P. 1257.
10. Chua L. O., Yang L. Cellular neural networks: Applications // IEEE Trans. on Circuits and Systems. 1998. Vol. 35. P. 1273.
11. Osipov G.V., Rabinovich M.I., Shalfeev V.D. Dynamics of nonlinear synchronization networks: International Seminar «Nonlinear circuits and systems». June 16-18, 1992, Moscow, Russia. Vol.2. P. 88.
12. Анищенко В.С., Арансон И.С., Постнов Д.Э., Рабинович М.И. Пространственная синхронизация и бифуркации развития хаоса в цепочке связанных генераторов // Докл. АН СССР. 1986. Т. 28, № 5. С. 1120.
13. Кащенко С.А. Асимптотический анализ динамики системы из двух связанных автогенераторов с запаздывающей обратной связью // Изв. вузов. Радиофизика. 1990. Т.33, № 3. С. 308.

14. Каценко С.А. Пространственно-неоднородные структуры в простейших моделях с запаздыванием и диффузией // Математическое моделирование. 1990. Т.2, № 9. С. 49.

15. Каценко С.А., Майоров В.В., Мышкин И.Ю. Исследование колебаний в кольцевых нейронных системах // Докл. РАН. 1993. Т. 333, № 5. С. 594.

16. Лебедев А.Н. О физиологических основах восприятия и памяти // Психол. журн. 1992. Т.13, №2. С. 30.

17. Лебедев А.Н. Память человека, ее механизмы и границы // Исследование памяти. М.: Наука, 1990. С. 104.

Ярославский государственный  
университет

Поступила в редакцию 25.10.94  
после переработки 24.01.95

## SELFORGANIZATION OF OSCILLATIONS IN RING SYSTEM OF HOMOGENOUS NEURON MODULES

### Part 2. Model of ring structure of homogenous modules

*V.V.Mayorov*

In this paper the appearance of wave batches in ring structures of homogenous neuron modules, which contain exciting and inhibiting elements, is modelled. In the second part it is shown that inside of each module the certain groups of exciting elements simultaneously generate impulses, others are inhibited. Time misconcordance between groups of impulses of neighbouring modules is defined by number of excited neurons, and group structure - by starting conditions.



*Майоров Вячеслав Владимирович* - родился в 1948 году в Ярославле, окончил Ярославский государственный педагогический институт (1971). После окончания ЯГПИ работает в Ярославском государственном университете. Кандидат физико-математических наук (1974), доцент (1985). Область интересов: теория нелинейных колебаний, нейронные системы. Опубликовал более 30 научных статей по указанной тематике.