УДК 004.93:007.52

А.В. Волик, С.Н. Герасин

МОДЕЛИ ДИНАМИКИ НЕЙРОННОЙ СЕТИ С КОЛЛЕКТИВНЫМИ ЭФФЕКТАМИ

Введение

Особенность развития нейронаук в последнее десятилетие состоит в получении детализованных данных на уровне отдельных нейронов. Эти данные включают динамику мембранного потенциала в различных состояниях, свойства и вклад структурных компонент нейрона, ионные механизмы генерации импульсов и так далее. С другой стороны, механизмы интеграции активности отдельных нейронов являются предметом разнообразных гипотез, проверка которых ограничена возможностями современных нейробиологических методов. Важную роль в преодолении этих ограничений выполняют методы математического моделирования. Синтез математических методов и подходов, а именно: математического моделирования, теории информации, формальных нейронных сетей и нейробиологии породил новое научное направление – вычислительные нейронауки, общей идеей которого является тезис «изучение через моделирование» [1, 11].

При этом в имитационных экспериментах на моделях, аккумулирующих тот или иной набор известных параметров и свойств реальных нейронов, воспроизводятся некоторые феномены их активности, анализируются возможные механизмы и формулируются предположения, доступные экспериментальной проверке. Одним из направлений исследований в данной области является изучение организации нейронных структур как многомерных рекуррентных сетей и определение влияния свойств отдельных клеток на динамику активности и свойства всей сети. Существует несколько подходов к построению моделей нейронных сетей с различной степенью детализации свойств элементов и связей, необходимых и достаточных для исследования механизмов конкретных нейробиологических процессов, которые можно объединить в три группы. Первая группа (модели типа Ходжкина-Хаксли) [2] используется при детальном моделировании и исследовании внутриклеточных процессов. Вторая группа включает модели импульсных нейронов и применяется при исследовании межнейронных взаимодействий [3]. Третью группу образуют популяционные модели, которые служат для изучения статистически усредненных свойств множества нейронов [4]. Однако задача моделирования нейронных сетей средней и большой размерности с множественными обратными связями, позволяющими оценивать вклад кратковременной динамики активности отдельных нейронов в поведение целостной сети, до настоящего времени не имеет эффективного решения.

Целью данной работы является разработка и исследование математической модели единичной клетки, имитирующей кратковременную динамику мембранного потенциала реального нейрона, и создание на основе таких элементов нейронных сетей средней и большой размерности с множественными обратными связями.

Таким образом, актуальной задачей является разработка эффективной модели единичного нейрона, способной адекватно формализовать свойства отдельных реальных клеток и структуру связей между ними для исследования вклада этих свойств в механизмы интеграции активности в локальных нейронных сетях, имеющих среднюю (более сотни клеток) и большую (более 1000 клеток) размерности.

1. Динамические макрохарактеристики нейронной сети

В дальнейшем к описанию активности нейронной сети будем исходить из макроподхода. Это означает, что основными изучаемыми переменными являются величины, которые описывают активность нейронной сети в целом или же достаточно большой ее подпопуляции. Динамическое поведение таких интегральных макрохарактеристик имеет большое значение для электрофизиологии. В последнее время показано, что в качестве структурно-функциональных единиц могут рассматриваться не отдельные нейроны, а их объединения — нейронные ансамбли [5]. Рассмотрение макрохарактеристик позволяет изучить динамическое поведение таких ансамблей. В качестве экспериментальных аналогов макрохарактеристик могут рассматриваться усредненный уровень активности при микроэлектродном отведении или электроэнцефалограмма (ЭЭГ), представляющая собой суммарный потенциал всех нейронов в окрестности места регистрации. При нашем рассмотрении не будут учитываться пространственные свойства нервной ткани, мы будем интересоваться точечными моделями нейронных популяций, описываемых обыкновенными дифференциальными уравнениями.

Рассмотрим вопрос об изменении динамики макрохарактеристик сети в условиях изменения величин связей между элементами (макрохарактеристик). На модельных нейронных сетях, в предполо-

жении их однородности, мы изучим динамику макрохарактеристик, соответствующую определенным величинам связи, а также изменение этой динамики в условиях варьирования связей.

При решении этой задачи мы будем исходить из теории А.М. Молчанова о роли критических режимов для функционирования биологических систем [5]. Такие критические режимы возникают, как правило, на границе, разделяющей области с различным динамическим поведением. Поэтому определение критических линий на плоскости параметров (построение структурного портрета в терминологии А.М. Молчанова) позволяет ответить на многие интересные вопросы, возникающие в нейрофизиологии.

Известно, что в нейронной сети из возбуждающих элементов со связями типа «все на всех» возможно существование лишь нескольких устойчивых стационарных состояний. В.И. Крюков рассмотрел сеть из возбуждающих элементов, но с локальными связями и по аналогии с моделью Изинга предсказал существование нетривиального критического режима в такой сети [6]. В дальнейшем этот режим был обнаружен на имитационной модели. Критический режим в сети с локальными связями является результатом сложного коллективного поведения элементов и характеризуется «метастабильным» состоянием среднего уровня активности.

Для математического описания возникновения критического режима мы рассмотрели две макрохарактеристики сети — средний уровень и дисперсию уровня активности. Средний уровень активности недостаточен для моделирования критического режима. Для этих характеристик получена система уравнений, результаты исследования которой хорошо согласуются с данными имитационных экспериментов.

Изучение критического режима представляет собой большой интерес в связи с моделированием кратковременной памяти [7]. В этом режиме сеть способна долго хранить информацию о начальном уровне активности и не выходит на стационарный уровень фоновой активности. Обычно для моделирования кратковременной памяти используются длительные реверберации активности в сети, содержащей и тормозные элементы. Поэтому критический режим в сети с возбуждающими локальными связями обеспечивает наличие нового, нетривиального эффекта в поведении сети. Представляет большой интерес экспериментальное обнаружение и изучение этого режима.

Полученные результаты по описанию критического режима применяются для моделирования процесса выработки условного рефлекса. Получено хорошее соответствие с экспериментальными данными ЭЭГ экспериментов.

2. Динамика активности нейронной сети из возбуждающих элементов при различной величине параметров взаимосвязи элементов

Рассмотрим однородную нейронную сеть, состоящую из возбуждающих элементов — нейронов. Элемент называется возбуждающим, если его воздействие на соседний с ним элемент приводит к деполяризации, и тормозным, если его воздействие приводит к гиперполяризации мембраны соседнего элемента.

Сформулируем основные предположения об элементах сети. Нейроном мы будем называть вероятностный элемент с постоянным порогом, который может либо находиться в состоянии покоя, либо срабатывает («загорается»). Момент срабатывания, как обычно, мы считаем точкой на оси времени. После срабатывания нейрон находится в состоянии абсолютной рефрактерности длительностью r. Нейрон суммирует все приходящие на него воздействия, которые со временем экспоненциально затухают. Все элементы соединены с соседними элементами таким образом, что образуют однородную нейронную сеть, причем каждый из элементов получает достаточно большое число связей от соседей.

Перейдем теперь к описанию динамики нейронной сети. Пусть $n_E(t, h)$ — число нейронов возбуждающей популяции, сработавших («загоревшихся») за время от t до $t+h$. Переходя к пределу при $h \downarrow O$ и нормируя на общее число нейронов возбуждающей популяции N_E, получаем долю нейронов возбуждающей популяции, которые сработали в момент t. Эту величину мы обозначим $e(t)$.

Итак:

$$e(t) = \frac{1}{N_E} \lim_{h \downarrow O} \frac{n_E(t,h)}{h}.$$

Для фиксированного момента времени t величина $e(t)$ является случайной величиной. Математическое ожидание этой величины обозначим $E(t)$:

$$E(t) = M\{e(t)\}.$$

Эта величина, определяющая динамику среднего уровня активности, является макрохарактеристикой. Ее изменение во времени характеризует изменение доли горящих нейронов. Величина $E(t)$ удовлетворяет следующему дифференциальному уравнению:

$$\frac{dE}{dt} = -(1 - r_E E) S_E(aE + P), \qquad (1)$$

где r_E — величина абсолютной рефрактерности; a — величина, характеризующая силу связи возбуждающих элементов $a \geq 0$; P — величина внешнего воздействия на сеть; $S_E(x)$ — сигмоидная функция, имеющая вид, изображенный на рис. 1.

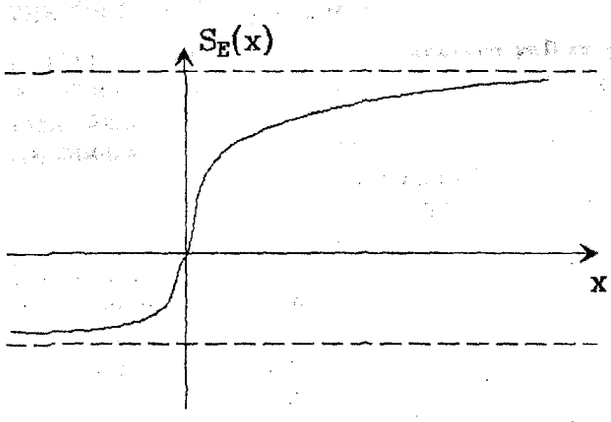

Рис. 1. График функции $S_E(x)$

В работах [8-10] приведен вывод системы двух дифференциальных уравнений, описывающих динамику средних уровней активности возбуждающей и тормозной популяций нейронов в модели Вилсона и Кована, и получены аналогичные уравнения. Чтобы перейти к уравнению (1) для активности одной популяции, достаточно положить равными нулю параметры взаимодействия между популяциями.

Проведем исследование уравнения (1). Стационарные состояния этого уравнения определяются из соотношения

$$-E+(1-r_E E)S_E(aE+P)=0$$

или

$$\frac{E}{1-r_E E}=S_E(aE+P). \qquad (2)$$

На рис. 2 приведены графики функций, стоящих в левой и правой части, точки пересечения этих графиков являются стационарными состояниями системы.

На рисунке видно, что при больших по абсолютной величине значениях параметра P, уравнение имеет единственное, причем устойчивое, стационарное решение. При изменении $t(t\to\infty)$ средний уровень активности сети стремится к этому стационарному значению. Причем, если $P>0$ (то есть внешнее воздействие увеличивает вероятность загорания элементов), то стационарное состояние характеризуется высоким уровнем (ВУ) активности. Если же $P<0$, то стационарное состояние характеризуется низким уровнем (НУ) активности сети. При отсутствии внешнего воздействия $(P=0)$ система всегда имеет устойчивое стационарное состояние $E=0$, соответствующее фоновой активности сети. При некоторых соотношениях между параметрами P и a, в системе (1) могут одновременно существовать три стационарных состояния. При этом два (крайние) состояния устойчивы, а одно неустойчиво (рис. 2). Такой режим функционирования сети иногда называют триггерным.

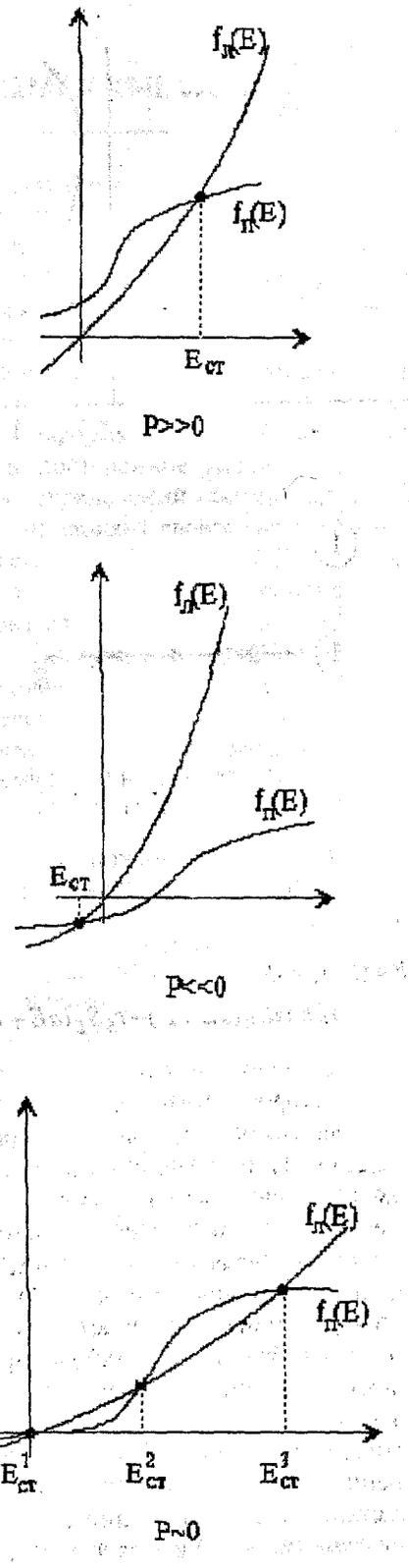

Рис. 2. Графики функций из уравнения (2) — стационарные состояния среднего уровня активности сети при различной величине внешнего воздействия

На рис. 3 приведена кривая на плоскости параметров (P, a), которая служит границей области существования трех стационарных состояний.

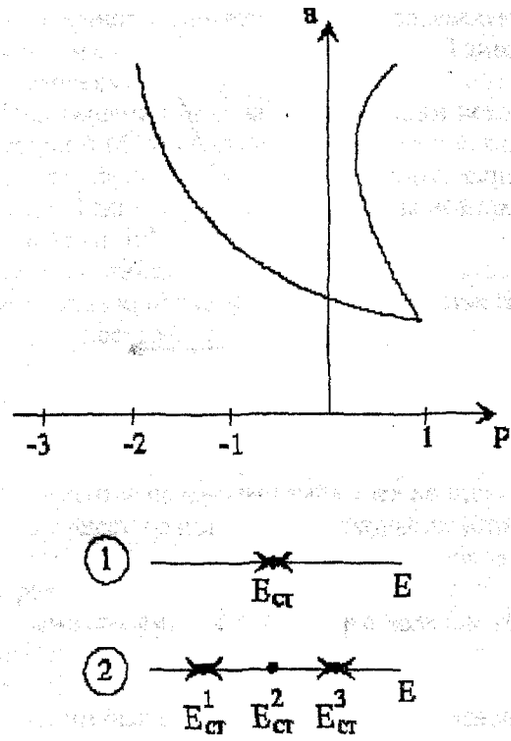

Рис. 3. Области существования одного и трех стационарных состояний на плоскости (P, a)

Эта кривая является плоской проекцией кривой в пространстве (E, P, a), удовлетворяющей уравнениям:

$$\begin{cases} -E+(1-r_E E)S_E(aE+P)=0; \\ -1+(1-r_E E)aS'_E(aE+P)-r_E S_E(aE+P)=0. \end{cases}$$

Первое уравнение — условие существования стационаров, второе условие их кратности.

Итак, в зависимости от значений параметров a и P уравнение (1), описывающее динамику среднего уровня активностисети из возбуждающих элементов, может иметь либо одно стационарное состояние, которое является устойчивым, либо три стационарных состояния, из которых два устойчивы и одно неустойчиво. Активность сети стремится (при $t \to \infty$) либо к одному, либо к другому стационарному состоянию в зависимости от начального уровня «горения».

Заметим, что при другом выборе функции S_E (x) уравнение (1) может иметь пять, семь, девять и так далее стационарных состояний. Для этого нужно, чтобы функция S_E (x) имела две, три, четыре и так далее точек перегиба.

Выводы

Для различных однородных моделей нейронных сетей проведено исследование динамики макрохарактеристик при различных значениях параметров взаимодействия элементов и внешних воздействий. Построены границы в пространстве параметров (микрохарактеристик), разделяющие области различного динамического поведения макрохарактеристик. Тем самым получены всевозможные режимы функционирования нейронной сети и описаны их взаимные переходы. Дано математическое описание возникновения критического режима в сети из возбуждающих элементов с локальными связями. Для этого получено уравнение, описывающее динамику среднего уровня активности сети. Показано, что критический режим существует в целой области изменения параметров и характеризуется «метастабильностью» среднего уровня активности.

В дальнейшем предполагается изучить поведение таких характеристик сети как математическое ожидание и дисперсия числа активных нейронов и проанализировать на имитационной модели качественные особенности поведения нейронной сети.

Список литературы: 1. *Эндрю А.* Искусственный интеллект. М., 1985. 2. *Albertini F., Sontag E.* For Neural Networks Function Determines Form // Neural Networks. 1993. Vol. 6. P. 975-990. 3. *Hopfield J.J.* Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities // Proc. Nat. Acad. Sci. 1988. Vol. 79. P. 2554-2558. 4. *Ф.Уоссермен* Нейрокомпьютерная техника. М.: Мир, 1992. С. 340. 5. *Молчанов А. М.* Критические точки биологических систем (математические модели)// В сб. Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975. С. 142-153. 5. *Дунин-Барковский В.Л.* Информационные процессы в нейронных структурах. М.: Наука, 1978. 166 с. 6. *Крюков В.И.* Марковские процессы взаимодействия и нейронная активность //В сб. Взаимодействующие марковские процессы п биологии. Пущино, 1977. С. 127-145. 7. *Коваленко Е.И., Крюков В.И., Борисюк Р.М., Борисюк Г.Н., Кириллов А.Б.* Нейронная память: имитационная модель поля CA_3 гиппокампа // В сб. Взаимодействующие марковские процессы и их применение к математическому моделированию биологических систем. Пущино, 1982. С. 77-107. 8. *Кащенко С.А., Майоров В.В.* Об одном дифференциально-разностном уравнении, моделирующим импульсную активность нейрона // Математическое моделирование. 1993. Т. 5. № 12. С. 13-25. 9.*Майоров В.В., Мышкин И.Ю.* Математическое моделирование нейронов сети на основе уравнений с запаздыванием // Математическое моделирование. 1990. Т. 2. № 11. С. 64-76. 10. *Кащенко С.А., Майоров В.В.* Волновые структуры в клеточной сети из формальных нейронов Хатчинсона // Радиотехника и электроника. 1995. Вып. 6. С. 925-936. 11. *Интеллектуальные* процессы и их моделирование. М.: Мир, 1987.

Поступила в редколлегию 25.04.2005