

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

На правах рукописи



Ковалева Наталья Сергеевна

**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ И КОЛЛЕКТИВНАЯ ДИНАМИКА ВОЗБУДИМЫХ
ЭЛЕМЕНТОВ С ИМПУЛЬСНЫМИ АДАПТИВНЫМИ СВЯЗЯМИ**

1.3.4. - радиофизика

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени

кандидата физико-математических наук

Научный руководитель
кандидат физ.-мат. наук,
Мищенко Михаил Андреевич

Нижегород 2023

Оглавление

Введение.....	4
Глава 1. Исследование возбудимости нейроподобного генератора	14
1.1 Генератор на базе системы ФАПЧ в качестве модели нейрона	14
1.2 Уравнения и описание модели нейроподобного генератора	16
1.3 Возбуждение нейроподобного генератора импульсным воздействием	20
1.3.1 Состояния равновесия нейроподобного генератора	20
1.3.2. Возбуждение нейроподобного генератора.....	26
1.4 Возбуждение нейроподобного генератора периодической импульсной последовательностью	35
1.5 Выводы по главе 1	44
Глава 2. Формирование конкурентной динамики в сети нейроподобных генераторов	46
2.1 Взаимодействие двух нейроподобных генераторов	46
2.2. Конкурентная динамика в сети нейроподобных генераторов	48
2.2.1 Динамика двух кластеров в сети нейроподобных генераторов с отрицательной межкластерной силой связей	49
2.2.2 Динамика двух кластеров в сети нейроподобных генераторов с отрицательной межкластерной силой связей и сторонними элементами	55
2.2.3 Динамика двух кластеров в сети нейроподобных генераторов с положительной межкластерной силой связей	57
2.3 Выводы по главе 2	58
Глава 3. Коллективная динамика импульсной нейронной сети с частотной зависимостью связей.....	59
3.1 Модель нейронной сети с частотной зависимостью связей.....	59
3.2 Рабочая память сети	65
3.3 Архитектура сети рабочей памяти	68
3.4 Построение и настройка модели сети нейроподобных генераторов с частотной зависимостью связей.	70
3.5 Построение и настройка модели сети нейронов – пороговых интеграторов с частотной зависимостью связей.....	75
3.5.1 Обнаружение условий существования коллективных режимов	75
3.5.2 Модель нейронной сети с перекрывающимися частотно-зависимыми связями	82

3.5.3 Исследование емкости рабочей памяти сети	84
3.6 Выводы по главе 3	91
Глава 4. Коллективная динамика импульсной нейронной сети с фазовой и частотной зависимостями связей	92
4.1 Модель нейронной сети с фазовой зависимостью связей (STDP).....	92
4.2 Построение и настройка модели сети с фазовой зависимостью связей (STDP)	97
4.3. Модель сети с учетом двух типов пластичности связей	102
4.4 Выводы по главе 4	107
Заключение	108
Список литературы	110

Введение

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности

На сегодняшний день интерес к теории сложных сетей проявляется в самых разных областях науки, таких как физика, биология, экономика, социология, информационные технологии. Сложные сети описывают широкий спектр систем в природе и обществе, например, различные биологические и химические системы, нейронные сети, электрические сети, интернет, автомагистрали, системы метро. Исследованием сложных сетей занимаются группы S. Boccaletti, J. Kurths, A. Pikovski, В.И. Некоркина, А.Е. Храмова, Г.В. Осипова, В.Б. Казанцева и др. Основные концепции и результаты, достигнутые в исследовании структуры и динамики сложных сетей, а также обобщение соответствующих приложений этих идей различных дисциплинах приведены в ряде обзоров [1-5]. Несмотря на значительные успехи в изучении структурных свойств сложных сетей, раскрытие универсальных свойств взаимодействия между топологией и динамикой сложных систем остается актуальной для исследований [6-8]. Как отмечено в работе [9], посвященной синхронизации сложной сети осцилляторов Курамото, «много было сделано с момента выхода первых работ о синхронизации в сложных сетях. Но многое остается неисследованным, поскольку количество комбинаций топологий и динамических моделей элементов бессчётно».

В качестве элементов узлов сложных сетей могут находиться динамические элементы [10, 11]. Такие сети могут проявлять различные интересные динамические эффекты, такие как синхронизация [1, 3, 12], кластеризация [13], конкуренция [14], образование хабов [15], самоорганизованная критичность.

Важный класс динамических систем представляют возбудимые динамические системы, находящиеся в отсутствие внешнего воздействия в состоянии покоя и способные в ответ на достаточно слабое воздействие генерировать колебание большой амплитуды и возвращаться в состояние покоя. Исследование таких

динамических систем является на сегодняшний день одной из наиболее интересных и актуальных проблем современной науки. Характерным примером возбудимой динамической системы является нейрон. Исследованию нелинейных динамических процессов, лежащих в основе возбудимости нейронов, посвящено достаточно большое количество исследований как теоретических, так и экспериментальных. Задачами нейродинамики и исследованием математических моделей нейронов и их сетей занимаются исследователи во всем мире (L. Abbot, J. Kurths, S. Dana, I. Segev, S. Boccaletti, G. Deco, W. Gerstner, E. Izhikevich, P.M. Борисюк, Я.Б. Казанович, В.И. Некоркин, Д.Г. Захаров, И.В. Сысоев, В.В. Клиньшов и др.). В работах [16, 17] экспериментально исследована возбудимость гигантского аксона кальмара в ответ на периодическую импульсную токовую стимуляцию и изучены бифуркационные механизмы перехода от фазовой синхронизации к квазирегулярным и хаотическим откликам. Подобные исследования по импульсной стимуляции проводились и для различных математических моделей нейрона, таких как модель Бонхоффера-ван дер Поля [18, 19], модель ФитцХью-Нагумо [20, 21], модель Ижикевича [22] и модель со сложно-пороговым возбуждением [23, 24]. Для всех моделей исследовались как механизмы возникновения колебаний, так и особенности синхронизации с периодической стимуляцией.

Сложные сети могут обладать свойством адаптивности, что означает возможность перестроения топологии связей сети вследствие динамики узлов [25]. Динамика нейронных сетей мозга обусловлена не только динамикой нейронов, но и динамическим изменением силы взаимодействия между нейронами за счет эффектов пластичности связей. За счёт динамически меняющихся весовых коэффициентов связей может происходить адаптация сети под внешнее воздействие, что считается возможным механизмом обучения нейронной сети. Исследованиями динамики нейронных сетей с учетом различных механизмов синаптической пластичности занимаются группы М. Tsodyks, W. Gerstner, V. Makarov, В.Б. Казанцева, С.А. Лобова,

В.И. Некоркина, В.А. Демина, В.Л. Дунина-Барковского и др. Неизученным остается одновременное влияние нескольких типов пластичности связей на динамику.

Показано, что кратковременная пластичность, которая представляет по своей сути частотную зависимость эффективности связей от активности узлов [26], способна приводить к повторяющейся синхронной активации в рекуррентной сети возбудимых элементов, что может лежать в основе механизмов генерации ритмов мозга [27, 28], а так же отвечать, например, за возникновение феномена рабочей памяти [29, 30]. Такой тип пластичности носит временный эффект и восстанавливает исходные значения силы связи в отсутствии активности на этой связи. Задачами исследования рабочей памяти занимаются группы ученых А. Baddeley, М. Tsodyks, G. Mongillo, М.Р. Riley, М. D'Esposito, С.Ю. Гордлеевой, С.А. Лобова и др.

Другой вид пластичности, отражающий более долговременные изменения, зависит от фазовых соотношений между импульсами взаимодействующих нейронов, а точнее – от времен этих импульсов, поэтому получил название пластичности, зависящей от времен импульсов – STDP (spike-timing-dependent plasticity) [31-33]. Этот тип пластичности является воплощением постулированного Хэббом правила усиления связи при многократном повторении причинно-следственных связей в возникновении импульсов двух взаимодействующих нейронов, и ослабления – в обратном случае [34]. Такой тип пластичности приводит к долговременным изменениям в силе взаимодействия между узлами и способен перестраивать архитектуру связей в сети [35].

В настоящей диссертационной работе исследуется динамика возбудимых динамических систем. Исследуется динамика одиночного нейроподобного генератора на основе системы фазовой автоподстройки частоты (ФАПЧ), предложенного в качестве модели нейрона в [36], в ответ на внешнее импульсное воздействие. Изучается влияние архитектуры связей и параметров их адаптивной перестройки на возникающие режимы коллективной динамики сети. Отличительной особенностью является использование в качестве элементов сети нейроподобных генераторов на

основе системы ФАПЧ [36-38] и нейронов – пороговых интеграторов, а также различных механизмов пластичности связей. Исследованию роли различных механизмов пластичности в динамике сети посвящено достаточное количество работ, однако их совместный эффект изучен недостаточно. Получены новые данные о влиянии топологии связей и их временной перестройки на коллективные эффекты, возникающие в динамических сетях, такие как синхронизация, образование кластеров, конкуренция, эффекты рабочей памяти сети.

Цели и задачи работы

Целями данной диссертационной работы являются исследование возбудимости нейроподобного генератора и изучение механизмов формирования режимов коллективной динамики в сетях взаимодействующих нейроподобных генераторов с адаптивными импульсными связями.

Для достижения заявленных целей решены следующие задачи:

1. Анализ состояний равновесия нейроподобного генератора на основе системы фазовой автоподстройки частоты. Исследование возбудимости рассматриваемого генератора в ответ на импульсное воздействие.

2. Исследование формирования конкурентной динамики в сети рассматриваемых возбудимых генераторов с различной топологией связей.

3. Исследование роли кратковременной пластичности в коллективной динамике сети. Определение условий возникновения коллективных динамических эффектов: синхронизации, конкуренции, эффектов рабочей памяти сети.

4. Исследование емкости рабочей памяти импульсной нейронной сети с пластичными связями в зависимости от параметров синаптической пластичности и фонового шумового воздействия.

5. Исследование возможности формирования заданной топологии за счет механизмов фазо-зависимой пластичности. Исследование динамики нейронной сети с двумя типами пластичности: частотно-зависимой и фазо-зависимой. Оценка вклада

каждого из типов пластичности в возникновение известных типов коллективной динамики.

Научная новизна

Впервые исследована возбудимость нейроподобного генератора на основе системы ФАПЧ в ответ на внешнее импульсное воздействие. Определены параметры импульсного воздействия, необходимые для появления колебаний большой амплитуды (надпорогового отклика) и рассмотрено влияние параметров периодической импульсной стимуляции на ответ исследуемого генератора.

В изучении коллективной динамики нейронной сети является оригинальным одновременный учет двух типов пластичности: частотной зависимости эффективности связей (кратковременная пластичность, которая связана с расходом ресурса нейротрансмиттера в нейронной сети), а также фазовой зависимости, связанной с соотношением времен импульсов взаимодействующих генераторов (STDP). Показано, что в синаптической модели рабочей памяти кластеры, которые кодируют объекты, могут быть сформированы за счет STDP. Предложена гибкая модель рабочей памяти с двумя типами пластичности, которая может поддерживать любой входной объект благодаря механизму STDP.

Впервые получены зависимости емкости рабочей памяти нейронной сети с импульсными связями от параметров внешнего шумового воздействия. Получены новые результаты влияния синаптических параметров на емкость рабочей памяти при различном уровне потенцированных соединений внутри кластеров.

Теоретическая и практическая значимость работы

Теоретическая значимость исследований, проведенных в данной работе, обусловлена широким спектром актуальных проблем, связанных с коллективной динамикой сложных сетей. Полученные в работе результаты по исследованию возбуждения нейроподобного генератора внешним импульсным воздействием

представляют особый интерес при использовании предложенного генератора в качестве модели нейрона. В таком случае перспективным приложением результатов будет построение сложных сетей из предложенных генераторов, например, для задач обработки информации и построения нейроморфных вычислительных систем. Последовательность импульсов, поступающая на вход генератора, будет соответствовать сигналам от других элементов сети. А различная реакция на импульсы разной амплитуды может быть трактована как основа обучения такой сети за счет настройки силы взаимодействия между элементами. Результаты исследований коллективной динамики возбудимых элементов в данной диссертационной работе имеют значимую роль в задаче исследования эффектов рабочей памяти нейронной сети – системе кратковременного хранения и обработки информации.

Практическая значимость, кроме фундаментальных вопросов о влиянии архитектуры и динамики связей на динамику нейронных сетей и их роли в формировании когнитивных феноменов и обработке информации, связана с созданием искусственных нейронных сетей (в том числе аппаратных) и методов их обучения, за которое, в сущности, и отвечает пластичность связей. Все эти вопросы требуют скорейшего решения для развития нейроморфных технологий.

Методология и методы исследования

Методы построения модельных динамических систем основаны на четкой классификации динамических режимов отдельных генераторов и выделения соответствующих этим режимам областей параметров, анализу характеристик межэлементной связи, включая синаптические (возбуждающие и тормозные) взаимодействия. Такой последовательный подход, с учетом особенностей наблюдаемых экспериментально сигналов, позволяет эффективно выработать наиболее оптимальную (с точки зрения качественного и количественного соответствия наблюдаемым) конфигурацию модели и осуществить численное моделирование в полученной динамической системе.

В качестве элементов сети рассматривались модели нейроподобного генератора на основе системы ФАПЧ [36-38] и нейрона – порогового интегратора. Для исследования динамики сети с пластичными связями использовалась модель кратковременной пластичности [27] и модель пластичности, зависящая от времени спайка (STDP) [35].

Используемые методы включают теорию колебаний для исследования базовых принципов динамических систем, методы статистической физики. Для разработки программ использовалась программная среда Matlab. Для численного решения систем дифференциальных уравнений, описывающих динамику элементов сети и связей, применялся модифицированный метод Эйлера, для численного решения уравнения, описывающего внешние шумовые токи, использовалась схема Эйлера-Маруямы.

Достоверность полученных результатов

Достоверность полученных результатов подтверждается использованием качественно-численных методов теории нелинейных колебаний, а также непротиворечивостью с известными в литературе результатами.

Основные положения, выносимые на защиту

1. На появление отклика нейроподобного генератора на основе системы ФАПЧ оказывает влияние амплитуда и длительность стимулирующего импульса. При этом ключевым фактором является площадь стимулирующего воздействия, которая может быть разделена на несколько импульсов. Требуемая площадь стимулирующего воздействия существенно зависит от начальных условий нейроподобного генератора – его расположения на устойчивом диапазоне фазовой переменной.

2. Отклики нейроподобного генератора на периодическую импульсную стимуляцию синхронизируются с различными частотными отношениями в зависимости от амплитуды стимуляции. При этом значения межимпульсного

интервала откликов не сосредоточены только в окрестности рациональных соотношений с периодом стимуляции.

3. Увеличение общей активности импульсной нейронной сети с пластичными связями за счет увеличения параметров среднего значения и дисперсии фонового воздействия приводит к увеличению емкости рабочей памяти нейронной сети. Значение емкости рабочей памяти импульсной нейронной сети с учетом кратковременной пластичности увеличивается в среднем при увеличении параметра времени восстановления уровня кальция или при уменьшении параметра времени восстановления нейротрансмиттера.

4. Формирование кластеров в синаптической модели рабочей памяти, кодирующие элементы, может происходить при внешней стимуляции группы нейронов в течение некоторого времени за счет механизмов STDP.

Апробация результатов работы и публикации

Диссертационная работа выполнена на кафедре теории колебаний и автоматического регулирования радиофизического факультета Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. Основные результаты диссертационной работы опубликованы в работах [39-64]. Материалы научно-квалификационной работы были представлены на следующих конференциях:

- XXI - XXVI научные конференции по радиофизике на базе радиофизического факультета ННГУ им. Н.И. Лобачевского (г. Нижний Новгород, 2017-2023 г.)
- XXII, XXIII Нижегородские сессии молодых ученых (2017-2018 г.)
- XVIII, XIX, XX научные школы «Нелинейные волны - 2018, 2020, 2022», (г. Нижний Новгород 2018, 2020, 2022 г.)
- XII, XV Всероссийские научные конференции молодых ученых «Нанoeлектроника, нанофотоника и нелинейная физика» (г. Саратов, 2017, 2020 г.)
- 11th FENS, Forum of Neuroscience (г. Берлин, 2018 г.)
- XII международная школа-конференция ХАОС - 2019 (г. Саратов, 2019 г.)

-VI Международная конференция «Динамика, бифуркации и хаос» (г. Нижний Новгород, 2020 г.)

- XX международная конференция «Математическое моделирование и суперкомпьютерные технологии» (г. Нижний Новгород, 2020 г.)

- II, III международные конференции «Volga Neuroscience Meeting - 2018, 2021» (г. Нижний Новгород, 2021 г.)

- VI Научная школа «Динамика сложных сетей и их приложения» (г. Калининград, 2022)

- Международная конференция «Shilnikov Workshop - 2022» (г. Нижний Новгород, 2022 г.)

- XXX Всероссийская научная конференция «Нелинейные дни в Саратове для молодых» (г. Саратов, 2023).

Результаты диссертационной работы использованы при выполнении научно-исследовательских работ по следующим темам: РФФИ 20-32-90157, 18-29-23001-мк; государственных заданий Министерства науки и высшего образования 0729-2020-0040, FSWR-2023-0031; программы развития региональных научно-образовательных математических центров № 075-02-2020-1483 «Математика технологий будущего»; гранта Президента РФ МК-2726.2017.2.

Личный вклад автора

Все полученные результаты диссертационной работы получены лично автором. Подготовка к публикации полученных результатов проводилась совместно с соавторами, причем вклад диссертанта был определяющим. Автором работы самостоятельно были выполнены аналитические исследования, проведено численное моделирование, выполнены обработка и анализ результатов. Постановка задачи и обсуждение полученных результатов проводилось совместно с научным руководителем.

Благодарности

Автор выражает признательность и благодарность научному руководителю Мищенко Михаилу Андреевичу и заведующему кафедрой теории колебаний и автоматического регулирования, декану радиофизического факультета ННГУ Матросову Валерию Владимировичу за помощь и поддержку в научной работе.

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения и списка литературы. Общий объем составляет 123 страницы. В диссертации 51 рисунок, 22 формулы, 5 таблиц. Количество цитированных источников – 129, в том числе публикаций диссертанта – 26.

Глава 1. Исследование возбудимости нейроподобного генератора

1.1 Генератор на базе системы ФАПЧ в качестве модели нейрона

С точки зрения нелинейной динамики, нейрон представляет собой нелинейную возбудимую динамическую систему, способную в зависимости от параметров внешнего воздействия демонстрировать различные динамические режимы. Под возбудимой системой будем понимать динамическую систему, имеющую устойчивое состояние равновесия и периодическую псевдоорбиту большой амплитуды, проходящую в окрестности состояния равновесия [65]. Периодическая псевдоорбита представляет собой траекторию большой амплитуды, которая начинается и заканчивается в окрестности состояния равновесия. Термин «псевдо» при этом подчеркивает, что начало и конец траектории не обязательно совпадают. Бифуркационные механизмы, отвечающие за переход из состояния покоя в колебательный режим и обратно, определяют характеристики наблюдаемых колебаний [66, 67].

В качестве внешнего возбудителя нейронной сети мозга обычно рассматриваются сенсорные сигналы, которые позволяют адаптировать нейрональную активность под текущие внешние условия. Такие процессы лежат в основе многих функций мозга, таких как ассоциативная память, обучение, восприятие, контроль движений и т.д. То, каким образом нейрон отвечает на внешнее воздействие, во многом определяет его вычислительные особенности.

На сегодняшний день известно большое количество различных типов нейронов – электрических клеток мозга. Каждый из этих типов имеет свои особенности электрической активности, важнейшим показателем которой является мембранный потенциал. Одной из наиболее важных черт реальных нейронов является способность генерировать потенциал действия. Для теоретического изучения и численного исследования динамики мембранного потенциала существует большое количество

моделей различной степени детализации, описывающих необходимые динамические режимы [67]. Классической моделью нейрона, демонстрирующей, в том числе, возникновение потенциала действия, является модель Ходжкина–Хаксли [68]. Однако в силу большого количества динамических переменных и параметров эта модель довольно сложна для анализа.

Для изучения больших ансамблей нейронов часто используются более простые модели – фазовые модели первого порядка [67, 69–71]. Однако область применения таких фазовых моделей нейронов очень ограничена, поскольку кроме регулярных периодических колебаний, описываемых такими моделями, в реальных нейронах встречаются и более сложные режимы: нерегулярные колебания и пачечные разряды.

Для описания таких режимов можно предложить более сложный вариант фазовой модели нейрона на базе схемы автогенератора с фазовым управлением – системы фазовой автоподстройки частоты (ФАПЧ) [36-38]. Системы фазовой синхронизации получили широкое распространение в радиотехнике и связи. Эти системы изначально разрабатывались для решения задач синхронизации, стабилизации частоты, управления частотой и фазой радиокосебаний, фильтрации, демодуляции, формирования и обработки сигналов, а также ряда других задач. К настоящему времени теория систем фазовой синхронизации достаточно хорошо развита [72-74]. В данной главе исследуется возбуждение модели нейроподобного генератора на основе системы ФАПЧ импульсным воздействием.

Использование фазовых моделей для описания динамики нейрона не является новым. В качестве известных моделей могут быть рассмотрены «каноническая модель Ermentrout-Kopell» [75] и модель VCON [76]. Преимуществом рассматриваемой модели над указанными является возможность генерации пачечных колебаний с различным количеством импульсов в пачке, а также хаотических импульсных колебаний [37-38]. При этом области существования указанных динамических режимов в пространстве параметров рассматриваемой модели являются достаточно большими, что позволяет легко переключаться между динамическими режимами при

изменении параметров. Подтверждением этого является экспериментальное наблюдение аналогичных колебаний в аппаратной модели рассматриваемой системы [77].

1.2 Уравнения и описание модели нейроподобного генератора

Динамика модели нейроподобного генератора на основе системы фазовой автоподстройки частоты описывается системой дифференциальных уравнений третьего порядка, определенной в цилиндрическом фазовом пространстве ($\varphi \bmod 2\pi$, y , z):

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi}{d\tau} &= y, & \frac{dy}{d\tau} &= z \\ \varepsilon_1 \varepsilon_2 \frac{dz}{d\tau} \frac{d\varphi}{d\tau} &= \gamma - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2)z - (1 + \varepsilon_1 \cos\varphi)y + I_{ext} \end{aligned} \tag{1}$$

где φ – текущая разность фаз опорного и подстраиваемого генераторов, y – текущая разность частот, γ – начальная частотная расстройка, I_{ext} – внешнее воздействие, ε_1 и ε_2 – параметры инерционности фильтров.

Подробное исследование динамики модели (1) представлено в работе [37]. В такой системе при $\gamma \neq 0$ отсутствует состояние равновесия, но существует предельный цикл, который при изменении параметров системы может менять период, кратность и превращаться в хаотический аттрактор. Как установлено в [37], реализующиеся в такой системе режимы качественно отображают некоторые режимы изменения мембранного потенциала нейрона, например, регулярную импульсную активность и пачечные разряды с различным числом импульсов в пачке, а также хаотические импульсные колебания.

Применительно к описанию динамики нейрона: y – переменная мембранного потенциала, ε_1 , ε_2 и γ – параметры, позволяющие задавать динамический режим, I_{ext}

описывает воздействие внешнего тока. Различные режимы в модели (1) можно получить путем изменения параметров ε_1 , ε_2 и γ , в результате чего есть возможность регулировки количества импульсов в пачке, интервалов между пачками, амплитуды импульсов. Разбиение пространства параметров модели (1) на области с различным динамическим поведением представлено в работах [37, 38].

На рисунке 1 представлены примеры аттракторов и осциллограмм модели (1), характеризующие различные динамические режимы. Периодическую квазигармоническую активность нейрона иллюстрирует рисунок 1 *a*, пачечную активность – рисунки 1 *b–e*. Для регулярных движений количество импульсов в пачке совпадает с кратностью предельного цикла. Пачечные режимы соответственно обозначены $\langle 1 \rangle$, $\langle 2 \rangle$, $\langle 3 \rangle$ и т.д., а отвечающие им предельные циклы – $L_1, L_2, L_3 \dots$. На рисунке 1, *e* представлен режим пачечной активности, когда вместо предельного цикла имеет место хаотический аттрактор. В этом случае число импульсов в пачке есть случайная величина.

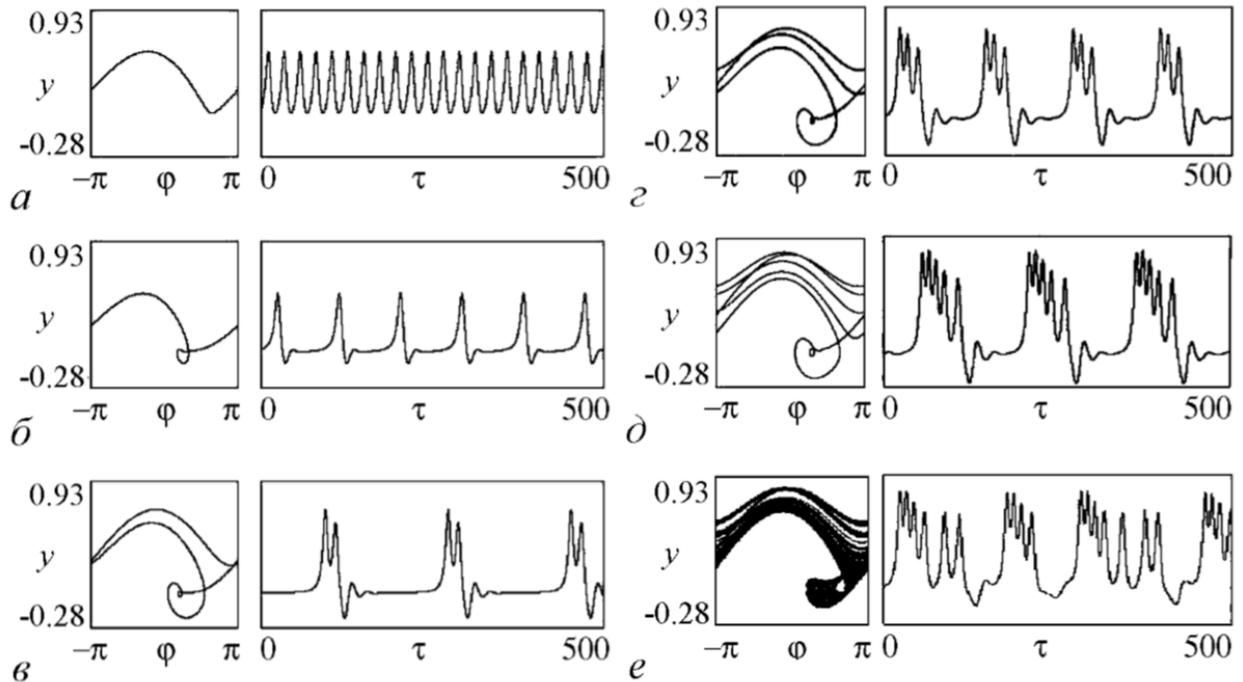


Рисунок 1. Примеры проекций (φ, y) и осциллограмм (τ, y) аттракторов модели (1) [37].

Из сравнительного анализа осциллограмм (рисунок 1) и примеров активности мембранного потенциала реального нейрона (рисунок 2) можно сделать вывод, что движения, описываемые моделью (1), качественно похожи на колебания мембранного потенциала как реальных нейронов, так и нейронов, описываемых другими моделями.

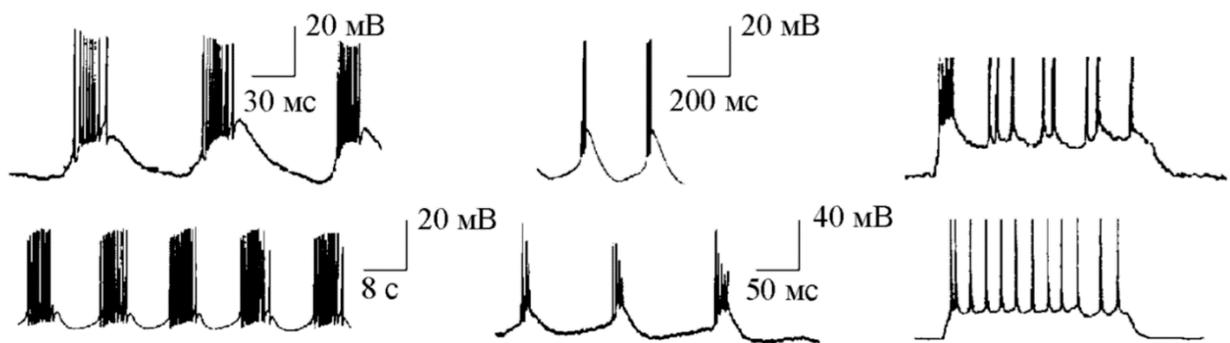


Рисунок 2. Примеры активности мембранного потенциала нейрона [67, 78].

Все приведенные режимы реализуются в данной модели при изменении параметров γ , ε_1 , ε_2 в результате чего имеется возможность регулировать количество импульсов в пачке, интервалы между пачками, амплитуду импульсов. На рисунке 3 представлены разбиения сечений (ε_1, γ) и $(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ пространства параметров модели (1) на области с различным динамическим поведением

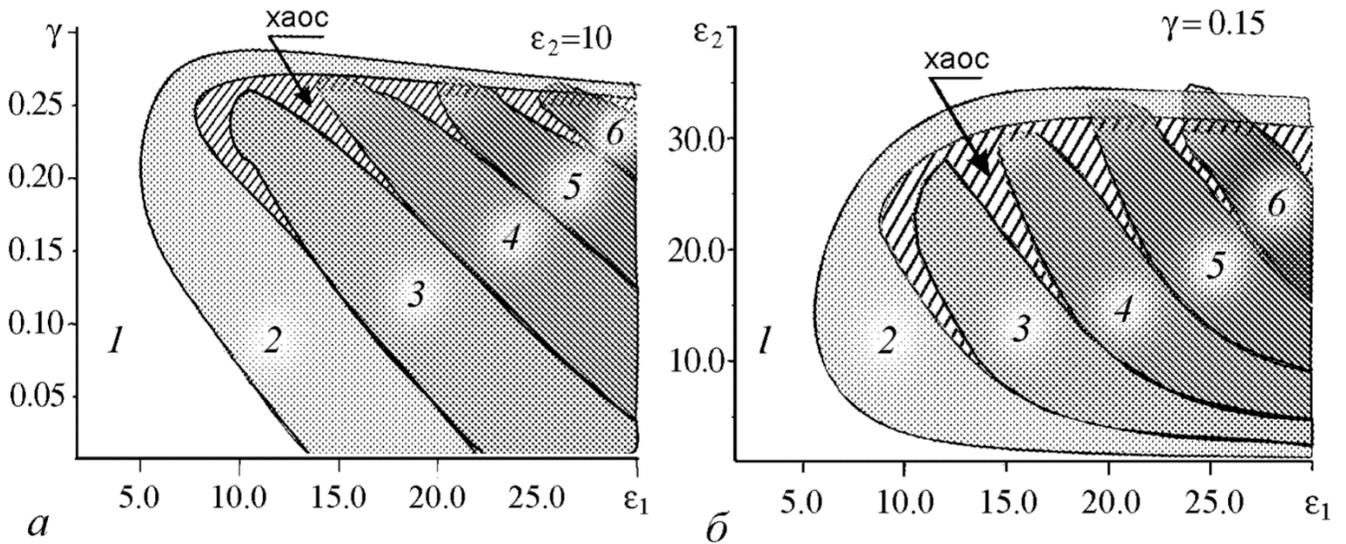


Рисунок 3. Структуры сечений пространства параметров модели (1); $a - \epsilon_2 = 10$; $b - \gamma = 0.15$ [37].

Внутри каждой области, в основном, реализуется один из возможных режимов. В области 1 реализуется режим периодической активности (рисунок 1 a) и пачечный режим $\langle 1 \rangle$ с одним импульсом в пачке (рисунок 1 b), в области 2 – режим $\langle 2 \rangle$ (рисунок 1 $в$), в области 3 – режим $\langle 3 \rangle$ (рисунок 1 $г$) и так далее. Области параметров, где реализуются хаотические режимы (рисунок. 1 $е$), на рис. 3 отмечены штриховкой. При изменении параметров модели внутри области тип режима сохраняется, меняются только характеристики колебаний (интервал между пачками, амплитуда и т.д.). Из рисунка 3 видно, что области существования различных режимов могут перекрываться, порождая области мультистабильного поведения. Установлены перекрытия области 4 с областью хаотических колебаний, области 5 с областью хаотических колебаний и областью 2, области 6 с областью хаотических колебаний и областями 2 и 1 [37, 38].

1.3 Возбуждение нейроподобного генератора импульсным воздействием

1.3.1 Состояния равновесия нейроподобного генератора

Поскольку нервные клетки большую часть времени находятся в состоянии покоя и генерируют отклик в ответ на входное импульсное воздействие, поступившее от других клеток, то большой интерес представляет подробное изучение механизмов возбуждения колебаний в нейроне, находящемся под импульсным воздействием.

Как указано выше, в модели (1) при $\gamma \neq 0$ отсутствуют состояния равновесия, поскольку производные нигде не обращаются в ноль. Однако состояние равновесия возможно при $\gamma = 0$ и при отсутствии внешнего воздействия I_{ext} . Далее подробно рассмотрим этот случай.

Для нахождения состояния равновесия системы (1) необходимо производные приравнять к нулю, таким образом получим систему уравнений (2):

$$\begin{aligned} y &= 0 \\ z &= 0 \\ \frac{\gamma}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} - \frac{(\varepsilon_1 + \varepsilon_2)z}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} - \frac{(1 + \varepsilon_1 \cos \varphi) y}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} &= 0 \end{aligned} \tag{2}$$

Из системы уравнений (2) при $\gamma=0$ получаем, что в системе (1) существует непрерывное множество состояний равновесия $(\varphi, 0, 0)$, то есть равновесие возможно при любых значениях φ .

Исследуем устойчивость данного множества состояний равновесия. Необходимое и достаточное условие определения области устойчивости линеаризованной системы будет состоять в отрицательности вещественных корней характеристического уравнения системы.

Разложив определитель системы (2)

$$\begin{aligned}
& \begin{vmatrix} 0 - \lambda & 1 & 0 \\ 0 & 0 - \lambda & 1 \\ \frac{y \sin \varphi}{\varepsilon_2} & -\frac{1 + \varepsilon_1 \cos \varphi}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} & -\frac{\varepsilon_1 + \varepsilon_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} - \lambda \end{vmatrix}_{(\varphi, 0, 0)} = \\
& = \begin{vmatrix} -\lambda & 1 & 0 \\ 0 & -\lambda & 1 \\ -\varepsilon_1 \sin \varphi y & \frac{-(\varepsilon_1 \cos \varphi + 1)}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} & \frac{-(\varepsilon_1 + \varepsilon_2) - \lambda}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} \end{vmatrix} = 0
\end{aligned}$$

по первому столбцу, получим характеристическое уравнение для определения устойчивости состояний равновесия (3):

$$-\lambda \left(\lambda^2 + \frac{\varepsilon_1 + \varepsilon_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} \lambda + \frac{1 + \varepsilon_1 \cos \varphi}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} \right) = 0 \quad (3)$$

Из (3) получим следующие значения собственных чисел:

$$\begin{aligned}
& \lambda_0 = 0 \\
& \lambda_- = -\frac{\varepsilon_1 + \varepsilon_2}{2\varepsilon_1 \varepsilon_2} - \frac{1}{2} \sqrt{\left(\frac{\varepsilon_1 + \varepsilon_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} \right)^2 - \frac{4(1 + \varepsilon_1 \cos \varphi)}{\varepsilon_1 \varepsilon_2}} \\
& \lambda_+ = -\frac{\varepsilon_1 + \varepsilon_2}{2\varepsilon_1 \varepsilon_2} + \frac{1}{2} \sqrt{\left(\frac{\varepsilon_1 + \varepsilon_2}{\varepsilon_1 \varepsilon_2} \right)^2 - \frac{4(1 + \varepsilon_1 \cos \varphi)}{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}
\end{aligned}$$

Наличие среди корней характеристического уравнения нулевого говорит о том, что существующие состояния равновесия являются негрубыми.

Определим знаки действительной части оставшихся корней характеристического уравнения. По теореме Виета, для уравнения (3) корни λ_+ и λ_- будут действительными и иметь разные знаки при условии

$$1 + \varepsilon_1 \cos \varphi < 0.$$

То есть при $\varepsilon_1 > 1$ негрубые состояния равновесия из интервала

$$\pi - \arccos 1/\varepsilon_1 < \varphi < \pi + \arccos 1/\varepsilon_1$$

имеют двумерное седловое многообразие, что соответствует негрубому состоянию равновесия седло-седло, возникающему при слиянии двух седловых состояний (рисунок 4 *а*).

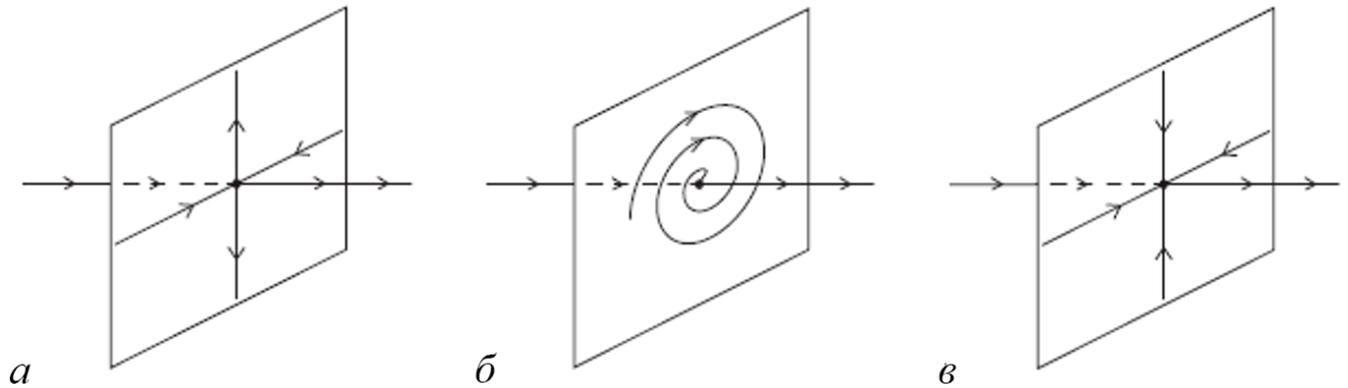


Рисунок 4. Схематичное изображение типов состояний равновесия, возможных в системе (1); *а* - негрубое состояние равновесия, возникающее в результате слияния устойчивого фокуса и седлофокуса с двумерным устойчивым многообразием; *б* - негрубое состояние равновесия, возникающее в результате слияния устойчивого узла и седла с двумерным устойчивым многообразием; *в* - негрубое состояние равновесия седло-седло, возникающее при слиянии двух седловых состояний.

В противном случае корни λ_- и λ_+ будут иметь одинаковый знак действительной части. Поскольку параметры ε_1 и ε_2 строго положительные по их физическому смыслу [37], то выражение $-(\varepsilon_1 + \varepsilon_2)/(2\varepsilon_1\varepsilon_2)$ принимает только действительные значения и строго отрицательно. Таким образом, действительная часть λ_- и λ_+ будет строго отрицательна, что, учитывая $\lambda_0=0$, соответствует негрубому состоянию равновесия, возникающему при слиянии устойчивого фокуса и седло-фокуса с двумерным устойчивым многообразием (рисунок 4 *б*), или при слиянии устойчивого узла и седла с двумерным устойчивым многообразием (рисунок 4 *в*).

Тип негрубого состояния равновесия, существующего в фазовом пространстве, зависит как от параметров ε_1 и ε_2 , так и от координаты состояния равновесия φ . На

рисунке 5 представлена зависимость значений действительных частей корней характеристического уравнения (3) λ_0 , λ_- и λ_+ от координаты состояния равновесия φ , при фиксированных $\varepsilon_1 = 12$, $\varepsilon_2 = 10$.

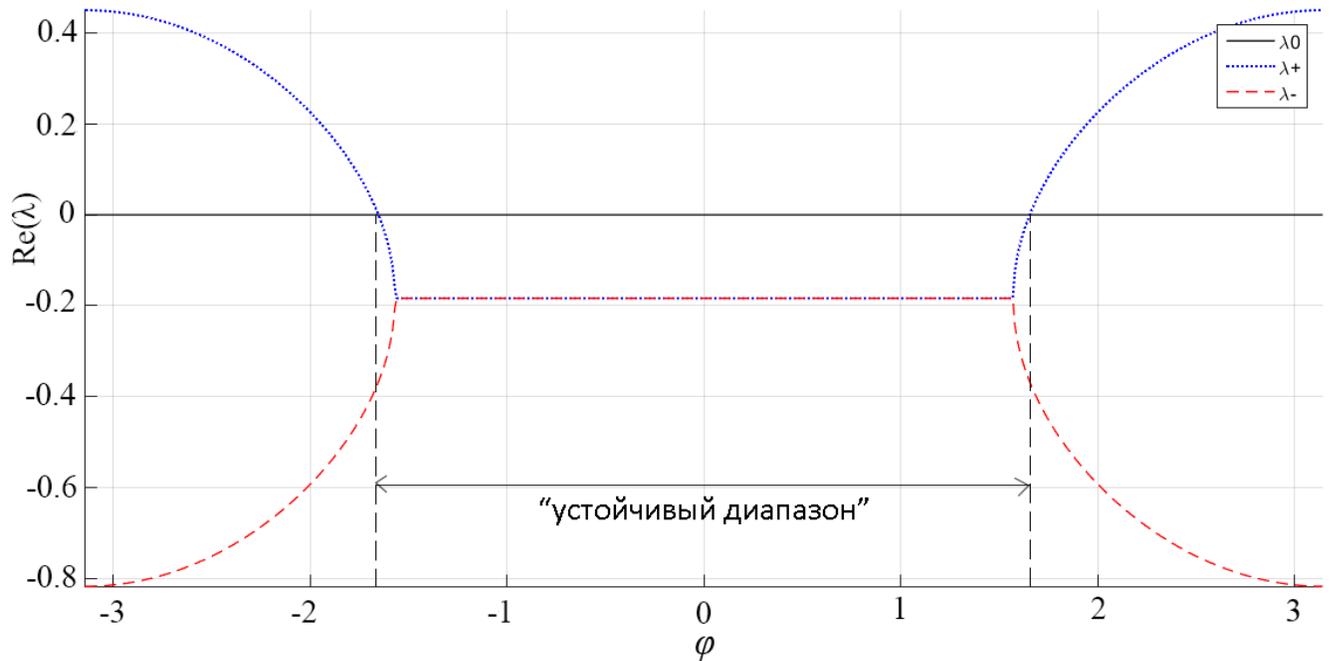


Рисунок 5. Зависимость значений действительных частей корней характеристического уравнения от состояния равновесия φ , $\varepsilon_1 = 12$, $\varepsilon_2 = 10$.

Из рисунка 5 можно увидеть, что существует интервал значений координаты φ , на котором два собственных числа имеют отрицательную действительную часть, а одно нулевое, что соответствует существованию двумерного устойчивого многообразия и одномерного центрального многообразия. Будем называть такой диапазон значений φ устойчивым при фиксированных значениях параметров ε_1 и ε_2 . Траектории в окрестности оси φ в устойчивом диапазоне асимптотически приближаются по устойчивому многообразию к некоторому негрубому состоянию равновесия на центральном многообразии. Если во время приближения к центральному многообразию траектория покидает устойчивый диапазон значений φ

не достигнув состояния равновесия, то она продолжает движение до тех пор, пока не попадет на устойчивое многообразие какой-либо из особых точек в устойчивом диапазоне.

Проведено численное моделирование фазовых траекторий переходных процессов системы (1) из различных начальных условий. На рисунке 6 представлены проекции на плоскость $(\varphi \bmod 2\pi, y)$ фазовых траекторий, соответствующих переходным процессам системы (1) из различных начальных условий, а также осциллограммы $y(\tau)$, соответствующие приведенным фазовым траекториям. На рисунке 6 а траектории, начинающиеся на интервале $\pi - \arccos 1/\varepsilon_1 < \varphi < \pi + \arccos 1/\varepsilon_1$ ($y_0 = 0.01, z_0 = 0$), покидают данный интервал вдоль сепаратрис негрубых седловых состояний, асимптотически приближаясь к негрубым состояниям из устойчивого диапазона φ . Траектории с начальными условиями $\varphi = 0, z_0 = 0, y_0 = 0.15 + 0.125 \cdot N$ ($N = 0 : 4$), изображенные пунктирными кривыми, приближаются к оси φ . При этом, если траектория приближается к оси φ на интервале $\pi - \arccos 1/\varepsilon_1 < \varphi < \pi + \arccos 1/\varepsilon_1$, то она продолжает движение до попадания на устойчивый диапазон, порождая колебание по переменной y .

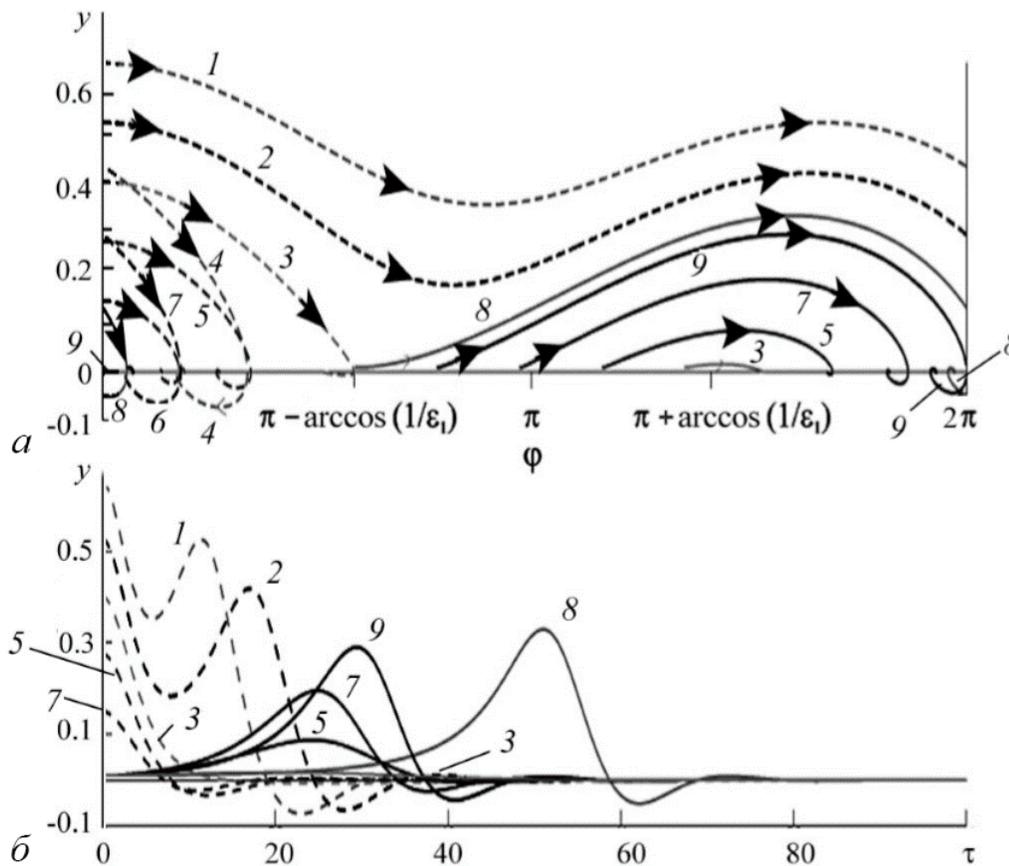


Рисунок 6. *a* – проекции фазовых траекторий переходных процессов системы (1) из различных начальных условий на плоскость $(\varphi \bmod 2\pi, y)$; *б* – осциллограммы $y(\tau)$, соответствующие приведенным фазовым траекториям.

Таким образом, при $\gamma=0$ и $I_{\text{ext}}=0$, нейроподобный генератор, описываемый системой дифференциальных уравнений (1), имеет континуум негрубых состояний равновесия $(\varphi, 0, 0)$, часть из которых, удовлетворяющая условию $-\pi + \arccos 1/\varepsilon_1 < \varphi < \pi - \arccos 1/\varepsilon_1$, имеет двумерное устойчивое многообразие («устойчивый диапазон» φ), а другая часть, удовлетворяющая условию $\pi - \arccos 1/\varepsilon_1 < \varphi < \pi + \arccos 1/\varepsilon_1$, – двумерное седловое многообразие («неустойчивый диапазон» φ). При отсутствии внешнего воздействия по завершении переходных процессов система (1) приходит в одно из негрубых состояний равновесия из устойчивого диапазона φ .

1.3.2. Возбуждение нейроподобного генератора

Для того, чтобы траектория покинула состояние равновесия из устойчивого диапазона φ , необходимо оказать воздействие на нейроподобный генератор. Данное воздействие может быть направлено на изменение устойчивости состояния равновесия, что может осуществлено путем изменения значения параметров ε_1 , ε_2 и γ , либо на исчезновение данного состояния равновесия, что легко достигается с помощью подачи внешнего импульсного воздействия I_{ext} .

Поскольку в рассматриваемой модели нейроподобного генератора внешняя токовая стимуляция является основным способом как внешнего воздействия на нейрон, так и взаимодействия нейронов друг с другом, то далее рассматривается именно этот способ воздействия.

В качестве модели внешнего воздействия на рассматриваемый генератор положена временная зависимость параметра $I_{ext}(\tau)$:

$$I_{ext}(\tau) = \begin{cases} A_{st}, & \text{если } \tau_0 \leq \tau < \tau_0 + \omega, \\ 0, & \text{в остальное время,} \end{cases} \quad (4)$$

где A_{st} – амплитуда стимулирующего импульса, τ_0 – момент подачи импульса, ω – длительность импульса. То есть для системы (1) $I_{ext}(\tau)$ всюду равна нулю, кроме промежутка времени $\tau_0 \leq \tau < \tau_0 + \omega$, где $I_{ext}(\tau) = A_{st}$, что соответствует подаче одиночного прямоугольного импульса на невозбужденный генератор.

Исследовано, как влияют параметры стимула на возбуждение генератора (1), а именно, какой должна быть амплитуда и длительность стимулирующего импульса для получения одиночного и двойного откликов. Надпороговый отклик генератора означает одиночное колебание, сравнимое по амплитуде с известными автоколебательными режимами модели (1) и связанное с оборотом траектории вокруг фазового цилиндра. Аналогично, надпороговый двойной отклик означает двойное колебание и связано с двойным оборотом траектории вокруг фазового цилиндра.

Проведено численное моделирование процесса возбуждения нейроподобного генератора под воздействием импульсной стимуляции. Для численного моделирования использовался самостоятельно разработанный программный пакет в среде Matlab. Численное интегрирование дифференциальных уравнений осуществлялось методом Рунге-Кутты 4 порядка с постоянным шагом интегрирования $\Delta\tau = 0.01$.

Иллюстрация подпорогового и надпороговых одиночного и двойного откликов представлена на рисунке 7. На рисунке 7 показана динамика системы (1) при значении параметров $\varepsilon_1 = 12$, $\varepsilon_2 = 10$, в ответ на стимуляцию одиночным прямоугольным импульсом $I_{\text{ext}}(\tau)$ длительностью 10 единиц модельного времени. В качестве начальных условий для модели (1) выбрана точка из устойчивого диапазона негрубых состояний равновесия $(0, 0, 0)$.

При $I_{\text{ext}}(\tau) = 0$ система остается в состоянии равновесия до поступления внешнего стимула в момент времени $\tau_0 = 1000$. В момент поступления стимула значение $I_{\text{ext}}(\tau)$ становится отличным от нуля, что приводит к исчезновению всех состояний равновесия и рождению вращательного аттрактора в фазовом пространстве системы (1), к которому стремится фазовая траектория [37]. Поскольку стимулирующий импульс ограничен по длительности, то по его окончании параметр γ снова обращается в ноль, что приводит к исчезновению вращательного аттрактора и восстановлению континуума негрубых состояний равновесия. Положение изображающей точки в момент окончания стимула определяет дальнейшее поведение фазовой траектории: если изображающая точка находится на устойчивом многообразии негрубого состояния равновесия из устойчивого диапазона (рисунок 6), то траектория вернется в состояние равновесия. В этом случае в генераторе наблюдается подпороговый отклик, осциллограмма которого изображена на рисунке 7 а, полученный при стимуляции прямоугольным импульсом с амплитудой $A_{\text{st}} = 0.7$ (красная кривая на рисунке 7 а). Проекция фазового портрета системы (1) на плоскость $(\varphi \bmod 2\pi, y)$ в случае подпорогового отклика представлена на рисунке 7 б.

В результате действия стимула изображающая точка системы сместилась вправо, ближе к границе устойчивого диапазона негрубых состояний равновесия.

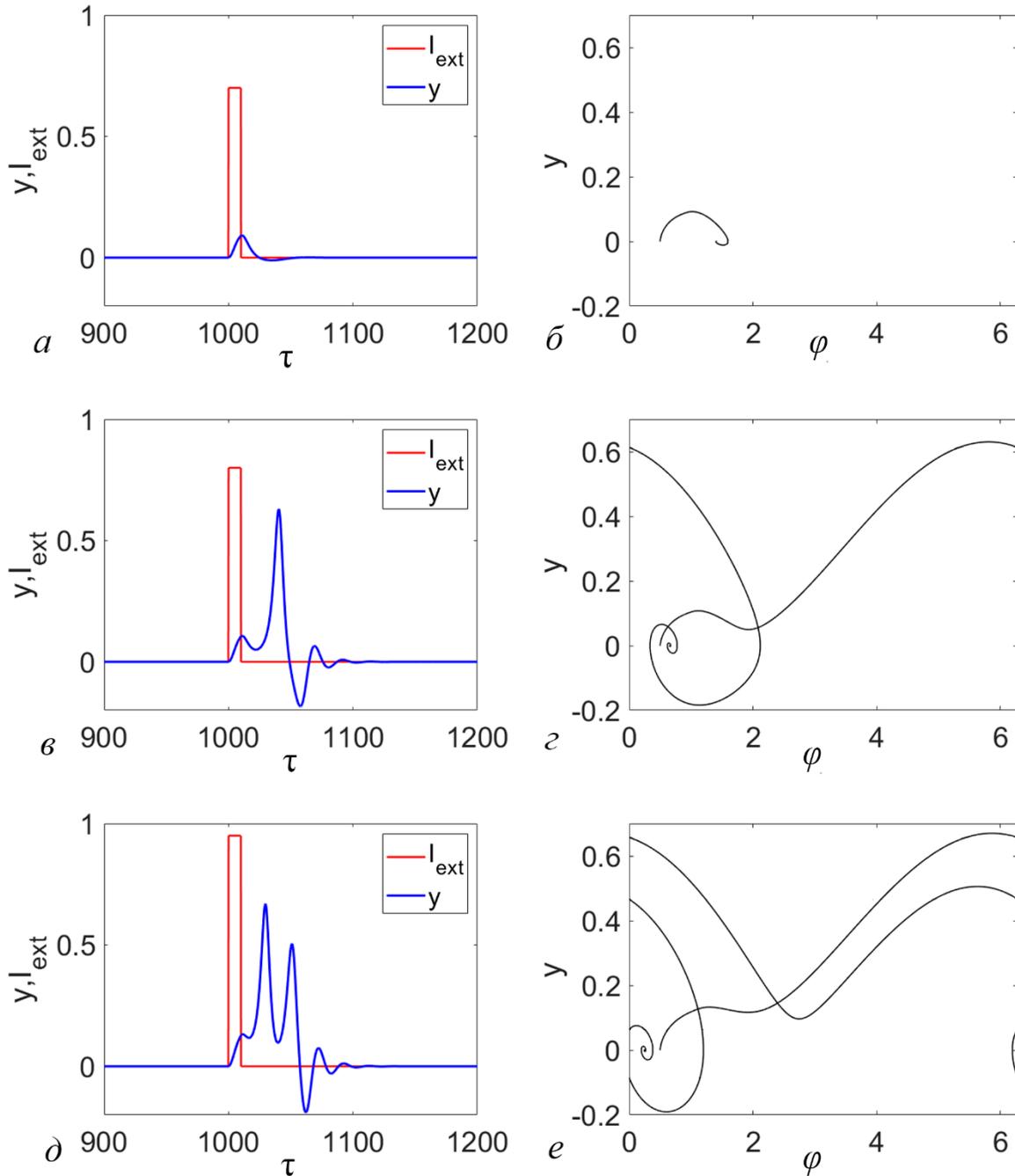


Рисунок 7. Динамика системы (1) в ответ на стимуляцию одиночным импульсом, $\varphi_0 = 0.5$, $\varepsilon_1 = 12$, $\varepsilon_2 = 10$; *a*, *б* – подпороговый отклик, $A_{st} = 0.7$; *в*, *з* – одиночный отклик $A_{st} = 0.8$; *д*, *е* – двойной отклик, $A_{st} = 0.95$.

Если по окончании стимула изображающая точка оказалась вне области притяжения состояний равновесия из устойчивого диапазона, то фазовая траектория продолжает движение вдоль неустойчивого многообразия негрубого состояния равновесия типа седло-седло (рисунок 4 а), совершая оборот вокруг цилиндра до тех пор, пока не достигнет состояния равновесия из устойчивого диапазона. В данном случае на выходе генератора наблюдается надпороговый отклик, осциллограмма которого в ответ на стимул с амплитудой $A_{st} = 0.8$ представлена на рисунке 7 в. Соответствующая проекция фазового пространства на плоскость $(\varphi \bmod 2\pi, y)$ изображена на рисунке 7 г.

В случае двойного надпорогового отклика по окончании стимула изображающая точка оказывается в области неустойчивых состояний равновесия, и фазовая траектория продолжает движение вдоль неустойчивого многообразия негрубого состояния равновесия типа седло-седло (рисунок 4 а), совершая два оборота вокруг цилиндра до тех пор, пока не достигнет состояния равновесия из устойчивого диапазона. Осциллограмма двойного надпорогового отклика в ответ на стимул с амплитудой $A_{st} = 0.95$ представлена на рисунке 7 д. Соответствующая проекция фазового пространства на плоскость $(\varphi \bmod 2\pi, y)$ изображена на рисунке 7 е.

Поскольку при воздействии стимула положительной амплитуды на генератор (1) изображающая точка в фазовом пространстве двигается в направлении увеличения переменной φ , от значения которой зависит появление надпорогового отклика, то очевидно, что на возбудимость генератора влияет начальное значение переменной $\varphi(0) = \varphi_0$. Для различных значений φ_0 будет необходима различная амплитуда стимула, позволяющая получить надпороговый отклик. Зависимость минимальной амплитуды A_{st} стимула, вызывающего надпороговый отклик генератора, от координаты φ_0 начального состояния равновесия представлена на рисунке 8.

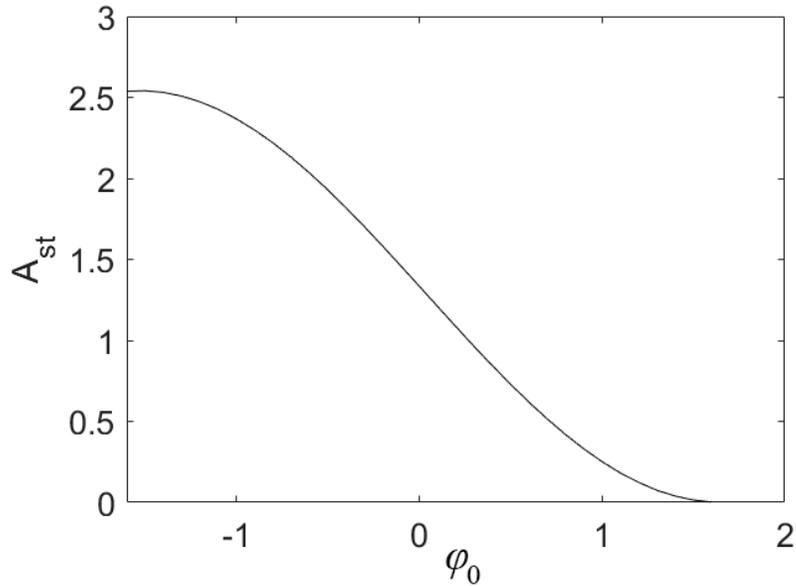


Рисунок 8. Зависимость минимальной амплитуды A_{st} стимула, вызывающего надпороговый отклик, от координаты начального состояния равновесия φ_0 при $\varepsilon_1 = 12$ и $\varepsilon_2 = 10$.

Поскольку появлению надпорогового отклика соответствует попадание фазовой траектории на неустойчивый диапазон переменной φ , где одно из собственных чисел негрубых состояний равновесия имеет положительную действительную часть, то минимальная амплитуда стимула для появления надпорогового отклика тем больше, чем дальше координата начального состояния φ от верхней (на интервале $[-\pi, \pi]$) границы устойчивого диапазона. При $\varepsilon_1 = 12$ и $\varepsilon_2 = 10$ верхняя граница устойчивого диапазона располагается в точке $\varphi \approx 1.652$, что соответствует обращению в ноль корня характеристического уравнения λ_+ . С учетом симметрии устойчивого диапазона негрубых состояний равновесия относительно $\varphi = 0$, максимальная амплитуда стимула, необходимая для получения отклика в ответ на одиночную импульсную стимуляцию, будет соответствовать начальному состоянию вблизи нижней границы устойчивого диапазона ($\varphi_0 = -\pi + \arccos 1/\varepsilon_1$). В то же время, чем ближе начальное состояние к верхней границе устойчивого диапазона, тем меньше требуемая

амплитуда стимула, что можно увидеть из рисунка 8, где минимальная требуемая амплитуда асимптотически стремится к нулю при φ_0 , стремящемся к значению $\pi - \arccos 1/\varepsilon_1$.

Исследовано влияние длительности стимулирующего импульса ω на его минимальную амплитуду A_{st} , требуемую для появления одиночного и двойного отклика при фиксированной начальной фазе $\varphi_0 = 0.5$. На рисунке 9 отмечены значения амплитуды стимула A_{st} , полученные в результате численного моделирования системы (1) под воздействием одиночного импульса $I_{ext}(\tau)$, синими точками – для получения одиночного отклика, красными точками – для получения двойного отклика.

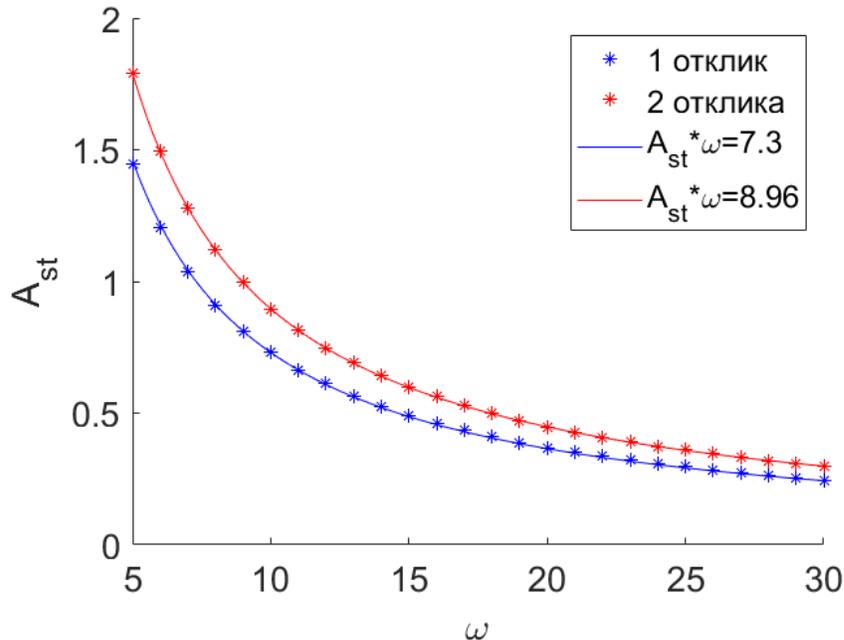


Рисунок 9. График зависимости амплитуды стимула A_{st} , необходимой для получения отклика, от его длительности ω при $\varphi_0 = 0.5$, $y_0 = 0$, $z_0 = 0$, $\varepsilon_1 = 12$ и $\varepsilon_2 = 10$.

Как видно из рисунка 9, чем больше длительность входного импульса, тем меньше амплитуда, необходимая для получения одиночного или двойного отклика. Замечено, что между длительностью импульса и его минимальной амплитудой для получения отклика существует зависимость: их произведение постоянно. Для

проверки данной гипотезы представлены графики функции $A_{st} \cdot \omega = 7.3$ и $A_{st} \cdot \omega = 8.96$ (синяя и красная сплошные линии на рисунке 9 соответственно). Поскольку все значения A_{st} , полученные из численного моделирования, укладываются на предполагаемой гиперболе, то указанная гипотеза о связи амплитуды и длительности стимула справедлива. Таким образом, обнаружено, что при стимуляции нейроподобного генератора (1) одиночным прямоугольным импульсом появление надпорогового отклика определяется не амплитудой или длительностью импульса по отдельности, а их произведением, то есть площадью стимулирующего импульса.

Требуемая для получения отклика амплитуда в зависимости от начального состояния φ_0 может быть большой по сравнению с амплитудой самого отклика нейроподобного генератора. Большие амплитуды внешнего воздействия в биологических нейронных сетях практически не встречаются, поскольку они соответствуют либо чрезвычайно сильному сенсорному входу, опасному для нормального функционирования нейронов, либо синхронному воздействию от очень большого количества других нейронов, что также является редким явлением в рамках нормального функционирования нейронных сетей мозга. Поэтому те начальные состояния φ_0 , для которых требуются значительные амплитуды стимула для получения отклика, в ряде случаев не позволяют получить отклик в ответ на одиночный стимул. Решением данного ограничения является либо увеличение длительности импульса в соответствии с зависимостью, представленной на рис. 9, либо последовательное воздействие нескольких импульсов меньшей амплитуды.

Исследовано воздействие нескольких последовательных идентичных прямоугольных стимулов на генератор (1). Пример динамики генератора (1) в ответ на последовательную стимуляцию пятью импульсами длительностью 10, разделенными межимпульсными интервалами в 20 единиц модельного времени, представлен на рисунке 10.

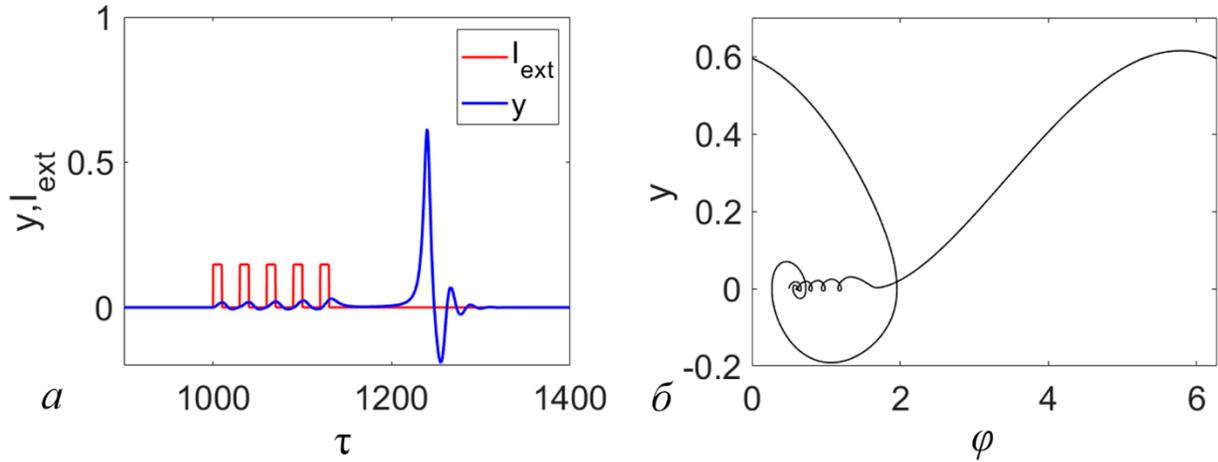


Рисунок 10. Иллюстрация отклика системы (1) на стимуляцию последовательностью из трех импульсов, $\omega = 10$, $\delta\omega = 20$, $A_{\text{st}} = 0.148$, $\varphi_0 = 0.5$, $y_0 = 0$, $z_0 = 0$, $\varepsilon_1 = 12$ и $\varepsilon_2 = 10$.

На рисунке 10 *a* изображена осциллограмма переменной y модели (1) под воздействием последовательности из пяти импульсов $I_{\text{ext}}(\tau)$ со следующими параметрами: длительность каждого импульса $\omega = 10$, межимпульсный интервал $\delta\omega = 20$, амплитуда $A_{\text{st}} = 0.148$, начальное состояние $\varphi_0 = 0.5$, $\varepsilon_1 = 12$ и $\varepsilon_2 = 10$. Как можно увидеть из зависимости минимальной амплитуды одиночного импульса длительностью $\omega = 10$ от начального состояния φ_0 , представленной на рисунке 8, для получения надпорогового отклика из начального состояния $\varphi_0 = 0.5$ необходима амплитуда стимула $A_{\text{st}} = 0.729$, то есть каждый импульс из представленной последовательности по отдельности не способен вызвать отклик генератора. Из осциллограммы на рисунке 10 *a* можно увидеть, что отклик появляется в ответ на пятый импульс последовательности, в то время как первые четыре дают лишь подпороговый отклик. Проекция фазового портрета на плоскость $(\varphi \bmod 2\pi, y)$ для описываемого случая, представленная на рисунке 10 *б*, раскрывает механизм возникновения отклика. Каждый из стимулов порождает подпороговый отклик, который переводит начальное состояние $(\varphi_0, 0, 0)$ в новое негрубое состояние равновесия $(\varphi_0^1, 0, 0)$, $(\varphi_0^2, 0, 0)$ и так далее, до тех пор, пока координата негрубого

состояния равновесия φ_0^i не окажется такой, что амплитуда стимула будет достаточной для возникновения надпорогового отклика в соответствии с зависимостью, приведенной на рисунке 8.

Исследовано влияние количества импульсов в последовательности N_{st} на их амплитуду A_{st} , необходимую для появления надпороговых одиночного и двойного откликов генератора (1). Результаты численного моделирования при следующих значениях параметров: длительность каждого импульса $\omega = 10$, межимпульсный интервал $\delta\omega = 20$, начальное состояние $\varphi_0 = 0.5$, $\varepsilon_1 = 12$ и $\varepsilon_2 = 10$, представлены на рисунке 11.

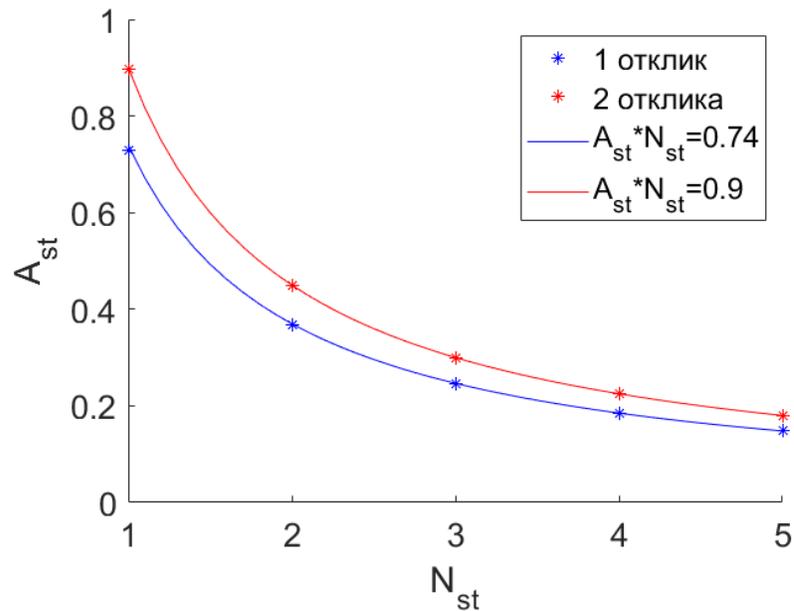


Рисунок 11. Зависимость минимальной амплитуды A_{st} стимула, вызывающего надпороговый отклик, от количества импульсов в последовательности N_{st} при $\omega = 10$, $\delta\omega = 20$, $\varphi_0 = 0.5$, $\varepsilon_1 = 12$ и $\varepsilon_2 = 10$.

Аналогично зависимости, представленной на рисунке 9, на рисунке 11 точками отмечены значения, полученные в результате численного моделирования системы (1). Обнаружено, что при увеличении количества импульсов амплитуда снижается

пропорционально, то есть сохраняется суммарная амплитуда импульсов, что подтверждается расположением рассчитанных точек на гиперболах $N_{st} \cdot A_{st} = 0.74$ для одиночного отклика (синяя сплошная линия на рисунке 11) и $N_{st} \cdot A_{st} = 0.9$ и двойного отклика (красная сплошная линия на рисунке 11).

Таким образом, обобщая результаты, представленные на рисунках 9 и 11, ключевым фактором, влияющим на появление надпорогового отклика генератора (1) при воздействии прямоугольным импульсом, является площадь импульса, которая может быть разделена между несколькими импульсами. Требуемая интенсивность воздействия в зависимости от начального состояния может быть определена из рисунка 8, полученного для одиночного стимула длительностью $\omega = 10$.

1.4 Возбуждение нейроподобного генератора периодической импульсной последовательностью

Ранее рассмотрена динамика нейроподобного генератора, находящегося в возбуждимом состоянии, в ответ на внешний стимул в виде одиночного импульса или конечной последовательности импульсов. Теперь рассмотрим динамику нейроподобного генератора, когда $I_{ext}(\tau)$ - внешнее периодическое импульсное воздействие с фиксированным периодом:

$$I_{ext}(\tau) = \begin{cases} A_{st}, & 0 + nT_{st} < \tau \leq \omega + nT_{st}, \\ 0, & \omega + nT_{st} < \tau < T_{st} + nT_{st}, \end{cases} \quad (5)$$

где A_{st} – амплитуда стимулирующего импульса, ω – длительность входного импульса, T_{st} – период стимуляции.

Исследовано влияние параметров периодического импульсного воздействия (5) с различными амплитудой A_{st} и периодом T_{st} и постоянной длительностью ω на

динамику нейроподобного генератора. При этом параметры ε_1 и ε_2 зафиксированы и имеют значения $\varepsilon_1 = 4$ и $\varepsilon_2 = 10$.

Проведено численное моделирование процесса возбуждения нейроподобного генератора периодическим импульсным воздействием $I_{\text{ext}}(\tau)$. Пример генерации импульсов генератором в ответ на периодический стимул $I_{\text{ext}}(\tau)$ при амплитуде $A_{\text{st}} = 0.26$ и постоянной длительностью $\omega = 10$ представлен на рисунке 12, когда для возникновения одного надпорогового отклика необходимо некоторое количество стимулов. Как видно из рисунка 12, период следования откликов непостоянен и меняется в некотором диапазоне, при этом отклики могут возникать в ответ на различное количество входных импульсов. Это связано с тем, что отклик генератора на внешний стимул зависит от значений φ в момент прихода внешнего стимула, при этом если стимул не вызвал отклик генератора, то он изменяет значение φ . В случае, как на рисунке 12, отклик возникает в ответ на три или два входных импульса.

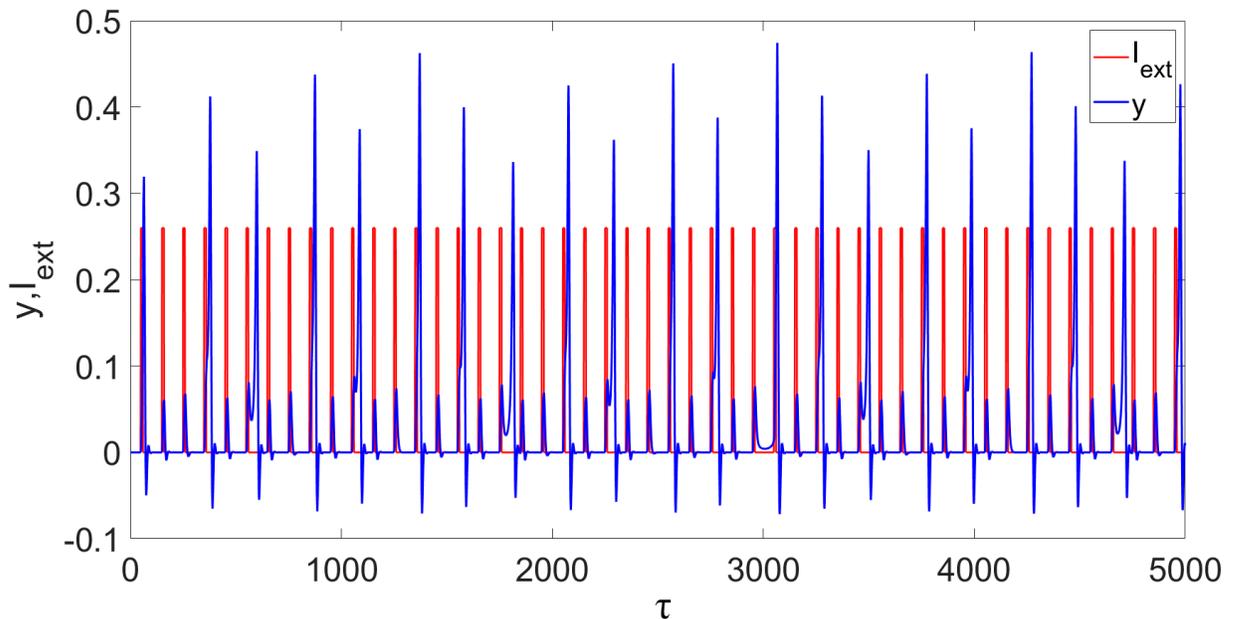


Рисунок 12. Генерация импульсов нейроном в ответ на периодический стимул $I_{\text{ext}}(\tau)$, $\gamma = 0$, $T_{\text{st}} = 100$, $A_{\text{st}} = 0.26$, $\varepsilon_1 = 4$, $\varepsilon_2 = 10$.

Для анализа динамики нейроподобного генератора в ответ на периодическую импульсную стимуляцию введены следующие характеристики: r_i – относительная частота следования откликов, и T_i – межимпульсный интервал.

Относительную частоту следования откликов определена как отношение количества надпороговых откликов генератора (1) к количеству импульсов внешней стимуляции (2) за время симуляции (за исключением переходного процесса в начале симуляции): $r = n/m$. Полученная зависимость относительной частоты следования откликов от амплитуды внешнего импульсного воздействия представлена на рисунке 13.

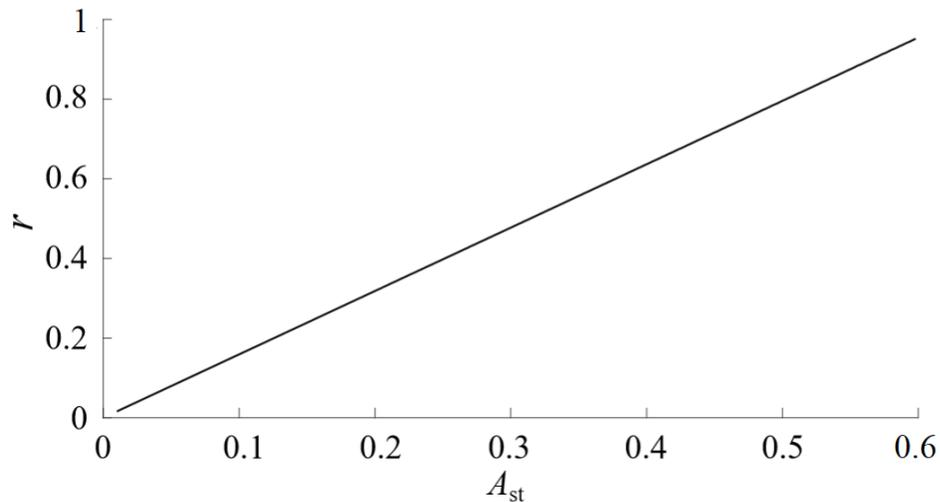


Рисунок 13. Зависимость относительной частоты следования откликов нейроподобного генератора от амплитуды внешнего воздействия при $T_{st} = 100$, $\gamma = 0$, $\varepsilon_1 = 4$, $\varepsilon_2 = 10$.

Шаг по параметру A_{st} равен 0.002. Для оценки соотношения m/n использовался ряд длительностью $n = 1500$ внешних импульсов после $n = 2000$ внешних импульсов переходного процесса, что необходимо для исключения влияния начальных условий, особенно при малых амплитудах внешнего воздействия. Полученная зависимость на рисунке 13 показывает практически линейный рост при увеличении амплитуды

входного воздействия. При этом анализ осциллограмм на рисунке 12 говорит о наличии дискретности в соотношении откликов и стимулов: на рисунке 12 наблюдается случай, когда отклик возникает в ответ на три или два стимула, при этом чередование является нерегулярным. Очевидно, что представленная на рисунке 13 зависимость не отображает все детали наблюдаемого процесса. Для увеличения информационной емкости вычисляемой зависимости введена другая характеристика относительной частоты следования откликов. Временная последовательность была разбита на блоки по следующему принципу: i -й блок начинается в момент начала импульса внешнего сигнала, следующего за надпороговым откликом генератора и не вызывающего надпороговый отклик, и заканчивается с началом следующего блока. Пример разбиения сигнала на блоки представлен на рисунке 14.

Определенные таким способом временные блоки позволяют найти относительную частоту следования откликов внутри одного блока следующим образом:

$$r_i = \frac{n_i}{m_i} \quad (6)$$

где m_i - количество входных импульсов, необходимых для получения n_i откликов, i – номер блока, в котором существует m_i входных импульсов и n_i откликов.

При малых амплитудах стимуляции в ответ на периодический стимул $I_{\text{ext}}(\tau)$ не следует более одного надпорогового отклика исследуемого генератора подряд, поэтому $n_i = 1$ и относительная частота следования откликов r_i определяется формулой $r_i = 1/m_i$. На рисунке 14 *а* показан пример генерации импульсов нейроподобным генератором в ответ на периодический стимул $y(\tau)$, когда исследуемый генератор не отвечает более, чем один раз подряд.

При больших амплитудах воздействия отклики начинают появляться не реже, чем на каждый второй входной стимул, и могут возникать серии из нескольких надпороговых откликов подряд, причем эти серии разделяются одним подпороговым откликом, как это представлено на рисунке 14 *б*. Таким образом, в каждом блоке

надпороговых откликов на один меньше, чем стимулов, то есть $n_i = m_i - 1$, и относительная частота следования откликов будет определяться формулой $r_i = (m_i - 1)/m_i$.

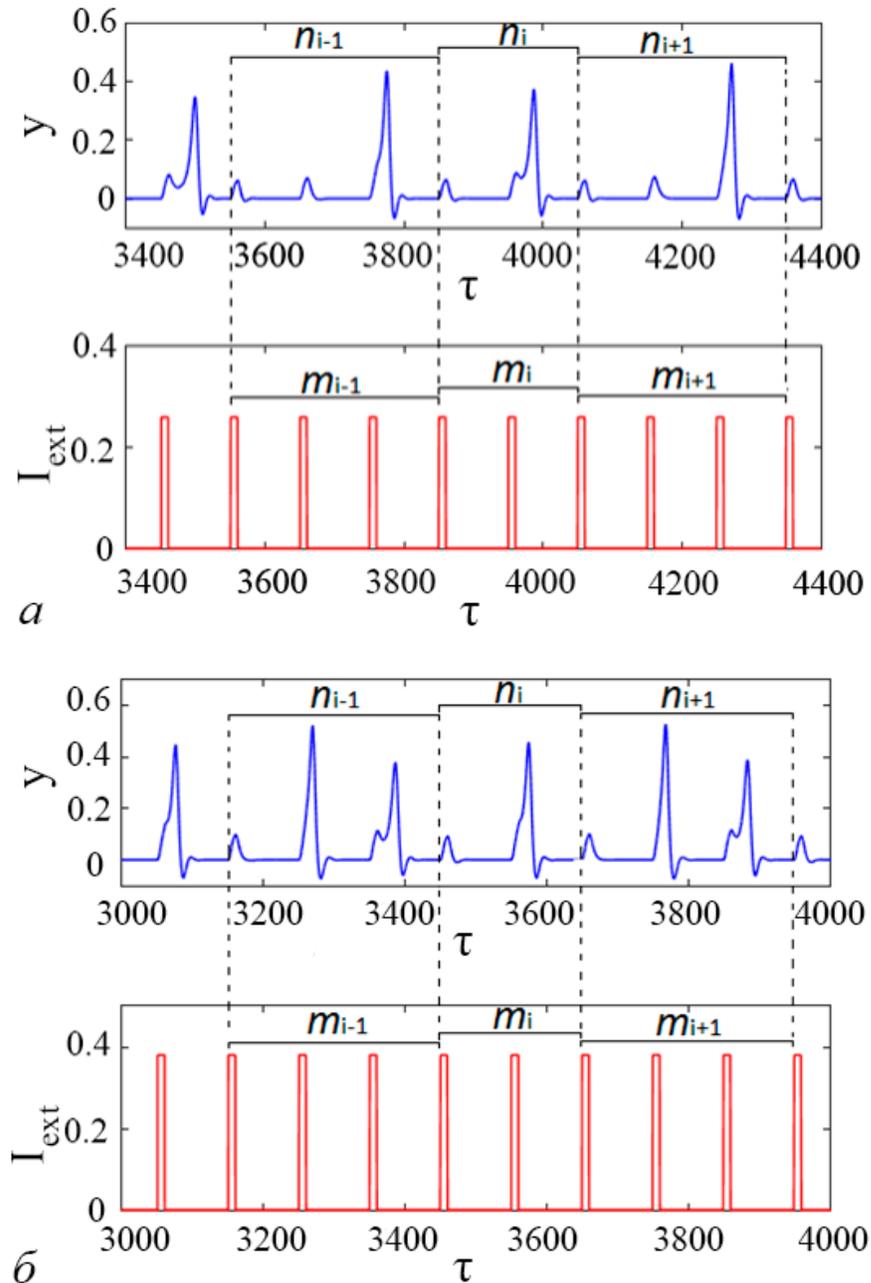


Рисунок 14. Генерация импульсов генератором (1) в ответ на периодический стимул $I_{\text{ext}}(\tau)$, $T_{\text{st}} = 100$, $\varepsilon_1 = 4$, $\varepsilon_2 = 10$; а - $A_{\text{st}} = 0.26$; б - $A_{\text{st}} = 0.38$.

Рассмотрено, как влияет амплитуда периодической импульсной стимуляции A_{st} на относительную частоту следования откликов r при использовании разбиения временной последовательности импульсов на блоки. Получена зависимость относительных частот следования откликов r от амплитуды стимула A_{st} при $T_{st} = 100$, изображенная на рисунке 15.

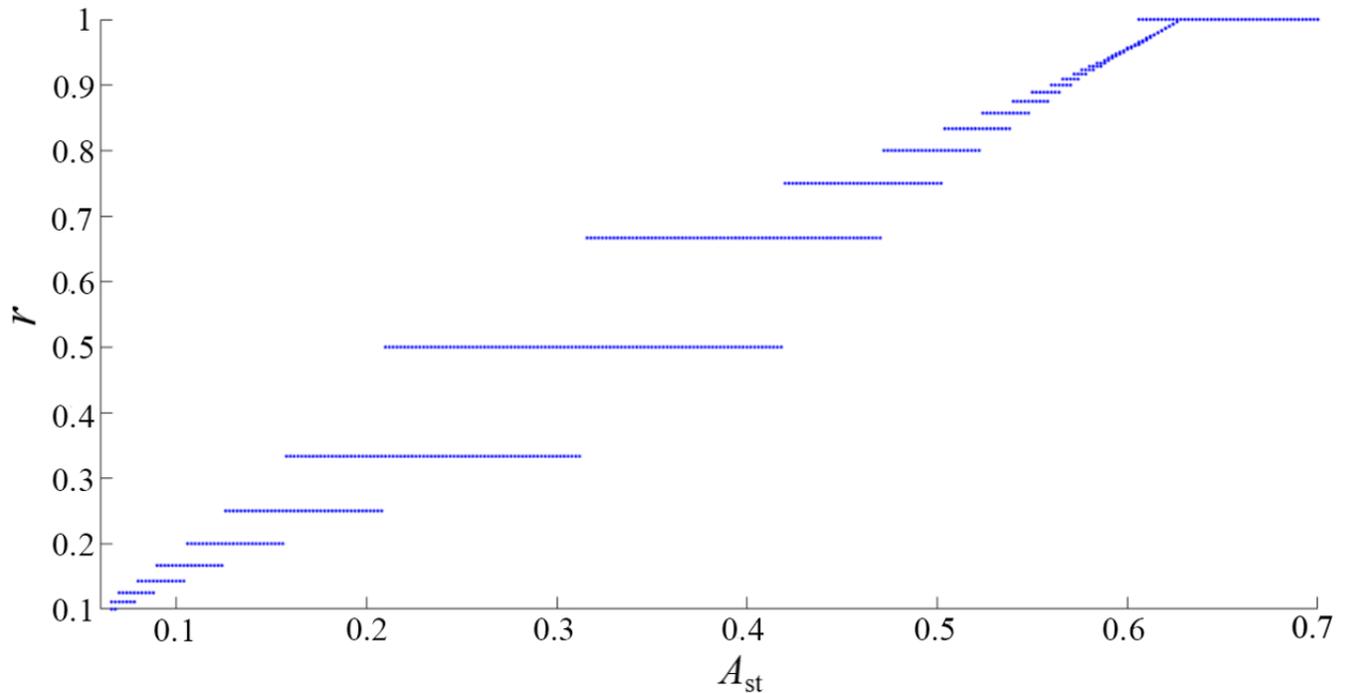


Рисунок 15. Зависимость относительных частот следования откликов r от амплитуды стимула A_{st} ; $T_{st} = 100$, $\varepsilon_1 = 4$, $\varepsilon_2 = 10$.

Из рисунка 15 видно, что при увеличении амплитуды стимуляции одни относительные частоты перестают существовать и сменяются другими, затем устанавливается захват частоты внешнего сигнала нейрподобным генератором. При данных параметрах, когда $A_{st} \leq 0.314$, относительные частоты принимают значения вида $r = 1/m$. При $A_{st} = 0.314$ отклики появляются на каждый второй импульс входной периодической последовательности. Когда $A_{st} \geq 0.314$, относительные частоты принимают значения вида $r = (m-1)/m$.

Полученная зависимость согласуется с зависимостью, представленной на рисунке 13. Переход между «ступенями» с различными соотношениями частот на рисунке 15 происходит при тех же значениях амплитуд, что и на рисунке 13.

Для более детального изучения процесса смены относительной частоты следования импульсов генератора при изменении амплитуды стимуляции A_{st} определен межимпульсный интервал T_i , который представляет собой временной интервал между надпороговыми откликами нейрноподобного генератора, следующими в ответ на периодический стимул $I_{ext}(\tau)$. Пример определения межимпульсного интервала представлен на рисунке 16.

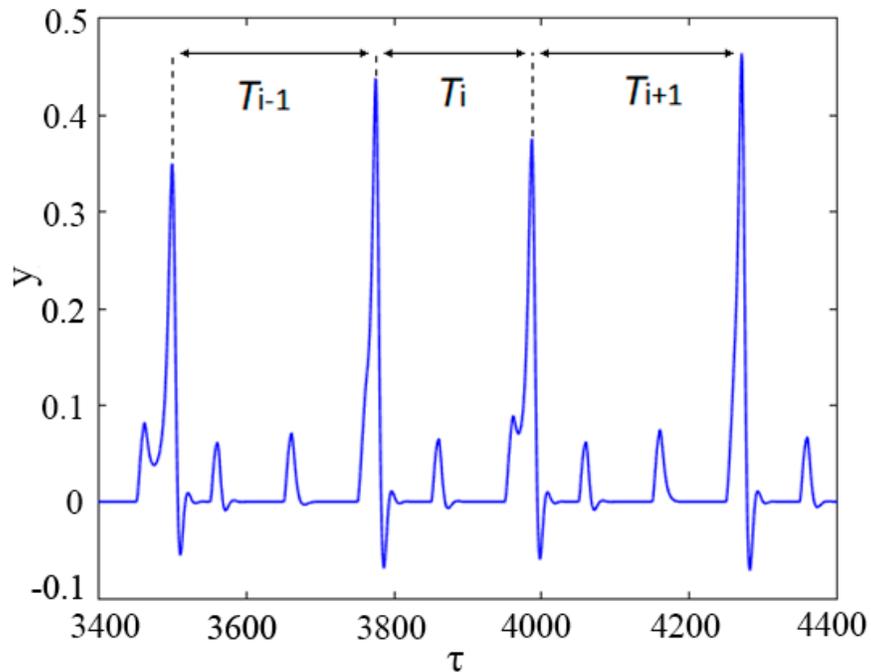


Рисунок 16. Определение межимпульсного интервала при генерации нейрноподобным генератором надпороговых откликов в ответ на периодический стимул $I_{ext}(\tau)$, $T_{st} = 100$, $A_{st} = 0.26$, $\varepsilon_1 = 4$, $\varepsilon_2 = 10$.

Из рисунка 16 видно, что межимпульсный потенциал непостоянен и меняется в некотором диапазоне. Рассмотрено, как влияет изменение амплитуды периодической

стимуляции A_{st} на разброс межимпульсных интервалов T_i . На рисунке 17 представлена зависимость соотношений периодов на входе и выходе нейрона T_{st}/T от амплитуды стимула A_{st} , где для каждого значения амплитуды стимула построены отношения периода стимула к межимпульсным интервалам T_i .

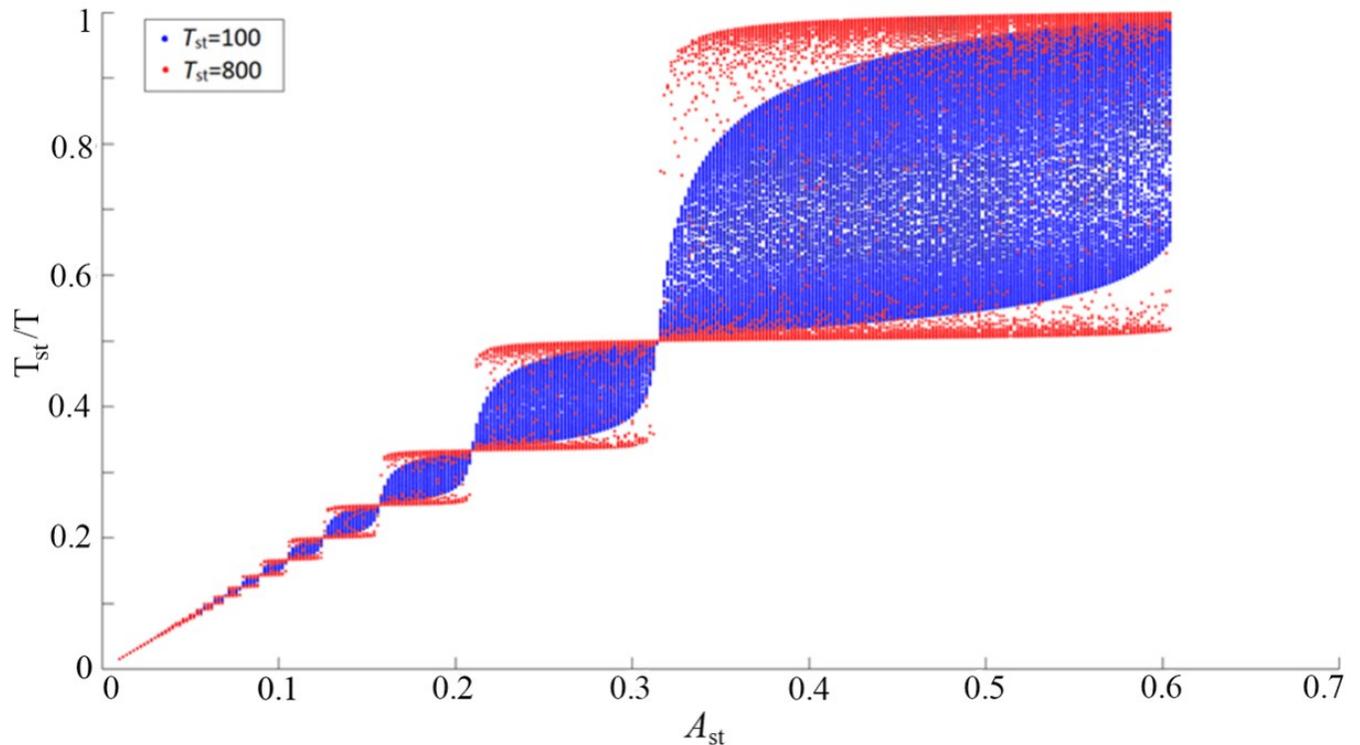


Рисунок 17. Зависимость соотношений межимпульсных интервалов на входе и выходе нейроподобного генератора T_{st}/T при $T_{st} = 100$ и $T_{st} = 800$ от амплитуды стимула A_{st} ; $\varepsilon_1 = 4$, $\varepsilon_2 = 10$.

Как видно из рисунка 17, при увеличении амплитуды стимула увеличивается соотношение T_{st}/T . При этом формируются определенные области: при определенном диапазоне амплитуд возможно получение откликов с некоторым ограниченным соотношением T_{st}/T . Переход к области с более высокими соотношениями периодов осуществляется при тех же значениях амплитуды стимуляции, что и на рисунке 15. Однако видно, что, в отличие от зависимости на рисунке 15, значения

межимпульсного интервала не сосредоточены только в окрестности рациональных соотношений.

При малых периодах внешнего воздействия области на рисунке 17 имеют более плавные границы, то есть происходит более плавный переход к синхронизации с другим соотношением частот. При больших периодах стимула переход осуществляется резко.

Из анализа диаграмм на рисунке 15 и рисунке 17 видно, что при одном значении амплитуды внешнего стимула возможны отклики с различными значениями относительной частоты следования. Для оценки вероятности возникновения надпорогового отклика нейроподобного генератора с определенной относительной частотой построены гистограммы распределения соотношений межимпульсных интервалов при постоянном значении амплитуды внешнего воздействия (рисунок 18).

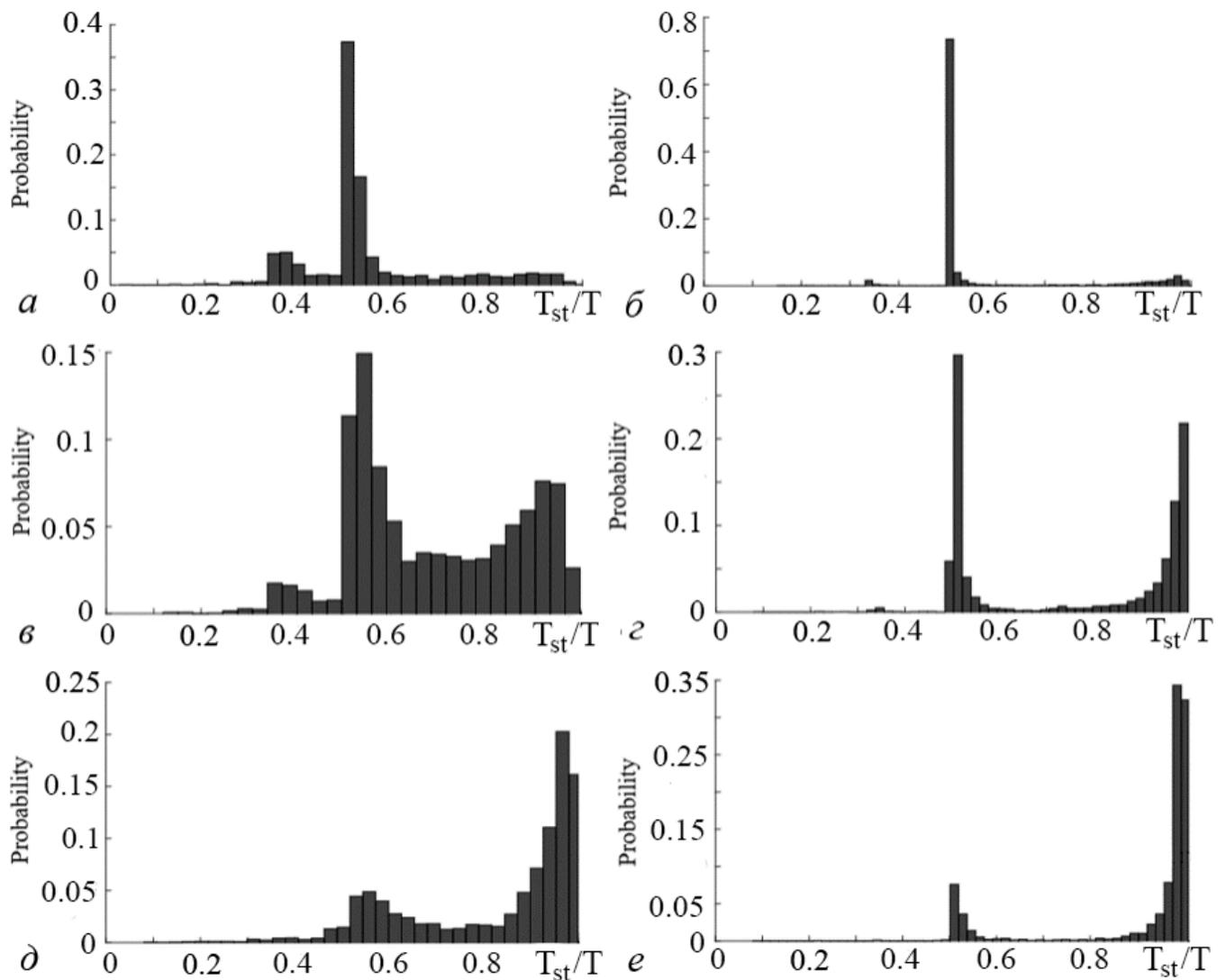


Рисунок 18. Гистограммы распределения соотношений межимпульсных интервалов при постоянных значениях амплитуды внешнего воздействия при $\varepsilon_1 = 4$, $\varepsilon_2 = 10$; $a - T_{st} = 100, A_{st} = 0.328$; $b - T_{st} = 800, A_{st} = 0.328$; $c - T_{st} = 100, A_{st} = 0.442$; $d - T_{st} = 800, A_{st} = 0.442$; $e - T_{st} = 100, A_{st} = 0.558$; $f - T_{st} = 800, A_{st} = 0.558$.

1.5 Выводы по главе 1

1. Проведен анализ состояний равновесия нейроподобного генератора и показано, что при $\gamma = 0$ существует континуум негрубых состояний равновесия при любых значениях циклической фазовой переменной φ . Существует интервал

значений φ с двумерным устойчивым многообразием, названный “устойчивым диапазоном”.

2. Показано, что требуемая амплитуда стимула, необходимая для появления на генераторе надпорогового отклика, существенно зависит от начальных условий – его расположения на устойчивом диапазоне переменной. При этом ключевым фактором является площадь стимулирующего воздействия, которая может быть результатом воздействия нескольких импульсов.

3. При увеличении амплитуды стимула увеличивается значение отношения периода стимуляции к межимпульсным интервалам T_{st}/T . При этом значения межимпульсного интервала не сосредоточены только в окрестности рациональных соотношений и при определенном диапазоне амплитуд возможно получение откликов с некоторым ограниченным соотношением T_{st}/T . При малых периодах внешнего воздействия происходит более плавный переход к синхронизации с другим соотношением частот. При больших периодах стимула переход осуществляется резко.

Глава 2. Формирование конкурентной динамики в сети нейроподобных генераторов

Фундаментальные вопросы о влиянии архитектуры и динамики связей на динамику сложных сетей на сегодняшний день являются крайне актуальными. Каждая сложная сеть имеет определенные топологические особенности, которые сильно влияют на динамику процессов, выполняемых в сети, и характеризуют ее связность. Топология сети часто играет решающую роль в определении ее динамических особенностей [12]. В данной главе исследуется взаимодействие двух нейроподобных генераторов с однонаправленной синаптической связью и кластерная динамика сети нейроподобных генераторов с различной топологией. Рассматривается наличие конкурентной динамики сети и подавления активности одного кластера другим.

2.1 Взаимодействие двух нейроподобных генераторов

Модель двух однонаправленно связанных нейроподобных элементов описывается системой дифференциальных уравнений шестого порядка, определенной в цилиндрическом фазовом пространстве $(\varphi \bmod 2\pi, y, z)$ с двумя циклическими координатами:

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi_1}{d\tau} &= y_1, & \frac{dy_1}{d\tau} &= z_1 \\ \varepsilon_{21}\varepsilon_{22} \frac{dz_1}{d\tau} &= \gamma_1 - (\varepsilon_{11} + \varepsilon_{12})z_1 - (1 + \varepsilon_{11} \cos \varphi_1)y_1 \\ \frac{d\varphi_2}{d\tau} &= y_2, & \frac{dy_2}{d\tau} &= z_2 \\ \varepsilon_{21}\varepsilon_{22} \frac{dz_2}{d\tau} &= \gamma_2 - (\varepsilon_{21} + \varepsilon_{22})z_2 - (1 + \varepsilon_{21} \cos \varphi_2)y_2 + J_{syn}I_{syn} \end{aligned} \tag{7}$$

где φ_1 и φ_2 – текущие фазовые рассогласования первого и второго генераторов относительно опорного сигнала; γ_1 и γ_2 – начальные расстройки частот первого и второго генераторов относительно опорного сигнала; ε_{11} , ε_{12} и ε_{21} , ε_{22} – параметры фильтров в цепях управления ФАПЧ 1 и ФАПЧ 2 соответственно; J_{syn} – абсолютная синаптическая эффективность связи или сила связи, I_{syn} – функция связи.

Функция связи I_{syn} аналогична нелинейной функции однонаправленной связи, описывающей кинетику химического синапса, представленной в работе [79], и описывается уравнением:

$$I_{syn} = \frac{(-y_2 + 0.3)}{1 + e^{\frac{-(y_1 - \theta_{syn})}{K_{syn}}}} \quad (8)$$

где θ_{syn} – порог активации, K_{syn} – крутизна активационной функции.

При установленных параметрах $\varepsilon_{11} = \varepsilon_{21} = 4$ и $\varepsilon_{12} = \varepsilon_{22} = 10$, когда нейроны (6) при $\gamma \neq 0$ может иметь режим периодической активности и пачечный режим с одним импульсом в пачке, рассмотрено воздействие нейроподобного генератора на второй аналогичный генератор в состоянии покоя при различных γ_1 и J_{syn} .

На рисунке 19 представлена зависимость соотношений периодов на входе и выходе нейрона T_{st}/T от силы синаптической связи J_{syn} .

Результаты исследования возбудимости модели при стимуляции импульсами другого нейроподобного генератора через синаптическую связь схожи с поведением в ответ на прямоугольные импульсы. Как видно из рисунка 19, при увеличении силы синаптической связи между генераторами увеличивается соотношение T_{st}/T . При этом формируются определенные области: при определенном диапазоне амплитуд возможно получение откликов с некоторым ограниченным соотношением T_{st}/T .

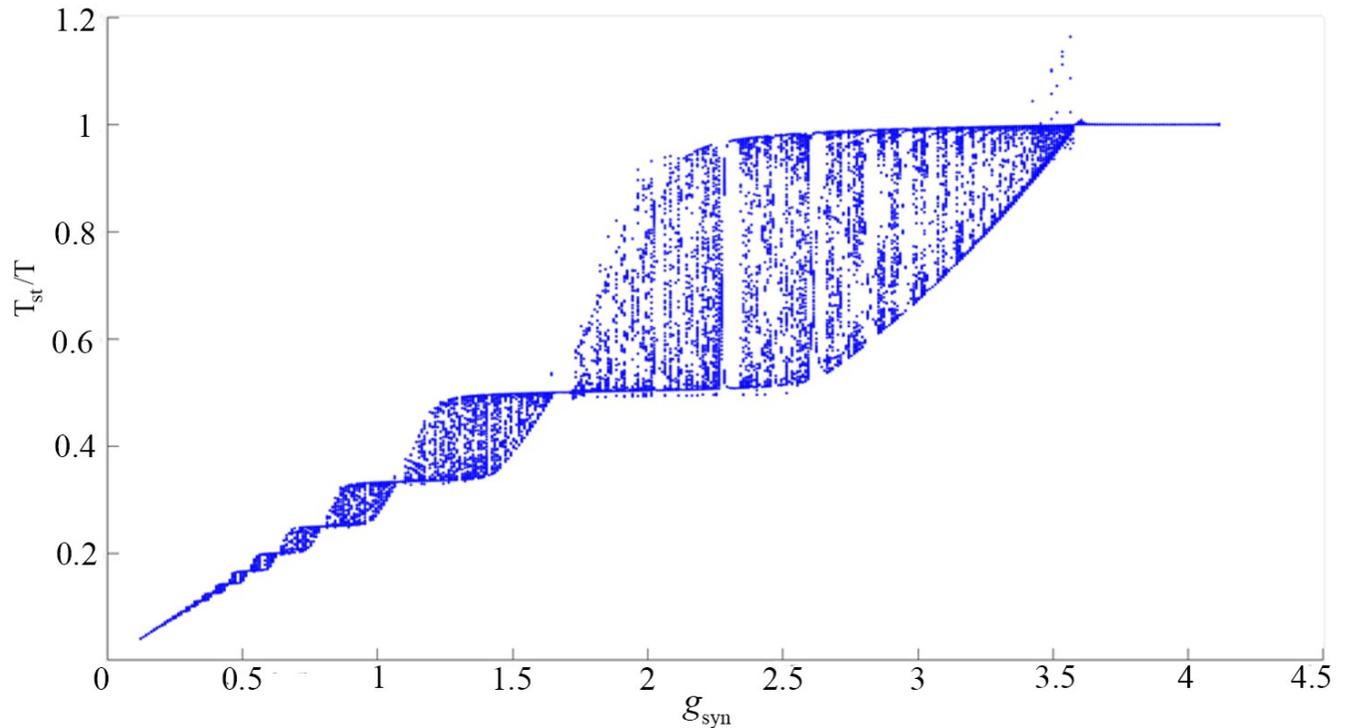


Рисунок 19. Графики зависимостей значений соотношений периодов на входе и выходе нейрона T_{st}/T при $T_{st} = 800$ от силы синаптической связи J_{syn} , $\theta_{syn} = 0.3$, $K_{syn} = 0.001$.

2.2. Конкурентная динамика в сети нейроподобных генераторов

В случае сети нейроподобных генераторов, состоящей из N элементов, модель описывается системой дифференциальных уравнений, определенной в цилиндрическом фазовом пространстве $(\varphi \bmod 2\pi, y, z)$:

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi_i}{d\tau} &= y_i, \quad \frac{dy_i}{d\tau} = z_i \\ \varepsilon_1 \varepsilon_2 \frac{dz_i}{d\tau} &= \gamma_i - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2)z_i - (1 + \varepsilon_1 \cos \varphi_i)y_i + I_i^{(ext)}(t) + J_{ij}^{(syn)} \sum_j I_{ij}^{(syn)} \end{aligned} \quad (9)$$

где $j = 1, N$ - номер элемента, $I_i^{(ext)}$ – внешнее воздействие, $J_{ij}^{(syn)}$ – сила связи между i и j элементами, $I_{ij}^{(syn)}$ – функция связи между i и j элементами. Функция связи $I_{ij}^{(syn)}$ аналогична нелинейной функции (8), представленной ранее в работе [79]:

$$\sum_j I_{ij}^{syn} = \frac{(-y_i + 0.3)}{1 + e^{\frac{-(y_j - \theta_{syn})}{K_{syn}}}} \quad (10)$$

где θ_{syn} – порог активации, K_{syn} – крутизна активационной функции.

Характер связей сети определяется матрицей связности, имеющей заданный процент связности и матрицей, определяющей силу связей между каждым элементом сети.

Все элементы сети изначально находятся в состоянии покоя, активация происходит за счет внешнего воздействия шума. В качестве внешнего шума используется последовательность импульсов с заданными минимальным средним периодом T_{min} , амплитудой A_{st} и длительностью ω , которая воздействует одновременно на 20% случайно выбранных нейронов сети. Параметры функции связи имеют значения $\theta_{syn} = 0.3$, $K_{syn} = 0.001$.

2.2.1 Динамика двух кластеров в сети нейроподобных генераторов с отрицательной межкластерной силой связей

Проведено исследование динамики сети, имеющей процент связности 20% и состоящей из двух кластеров, каждый из которых составляет 50% сети под воздействием заданной шумовой последовательности. Рассмотрено влияние силы связи внутри кластеров J_{1syn} и силы связи между ними J_{2syn} на их конкурентное взаимодействие. При этом матрица связности сети и воздействующая на нее шумовая последовательность фиксированы.

На рисунке 20 показан пример взаимодействия кластеров при различной внутрикластерной силе связи. Сила связи между кластерами J_{2syn} отрицательна и фиксирована, размер сети $N=100$. На рисунке 20 *а, в, д* показана активация нейроподобных элементов в зависимости от времени, точками отмечено существование откликов на определенном элементе сети, N – номер элемента. На рисунке 20 *б, г, е* отображена активность кластеров за фиксированный интервал времени $\Delta t=100$ в зависимости от времени, красными и черными точками отмечено количество нейронов N_{int} , которое активируется в двух различных кластерах соответственно за интервал времени $\Delta t=100$. Соответствующие пикам активности на рисунке 20 *б, г, е* интервалы времени и отклики элементов отмечены на рисунке 20 *а, в, д*.

При небольшой внутрикластерной силе связи (рисунок 20 *а, б*) кластеры по очереди демонстрируют пики активности и слабо конкурируют между собой. По мере увеличения J_{1syn} время доминирующей активности каждого кластера увеличивается (рисунок 20 *в, г*). При большой силе связи внутри кластеров (рисунок 20 *д, е*) один из кластеров обладает наибольшей активностью и полностью подавляет другой.

Исследование влияния межкластерной силы связи на динамику сети показало, что чем больше модуль отрицательной силы связи, тем больше различие между динамикой в конкурирующих кластерах в одинаковое время. На рисунке 21 *а, б* отображена активность сети при большом модуле межкластерной силе связи, $J_{1syn} = -0.17, J_{2syn} = 0.22$.

В сравнении с рисунком 20 *а, б*, когда $J_{1syn} = -0.1, J_{2syn} = 0.22$, видно, что разница между динамикой кластеров возросла, время доминирующей активности кластеров увеличивается.

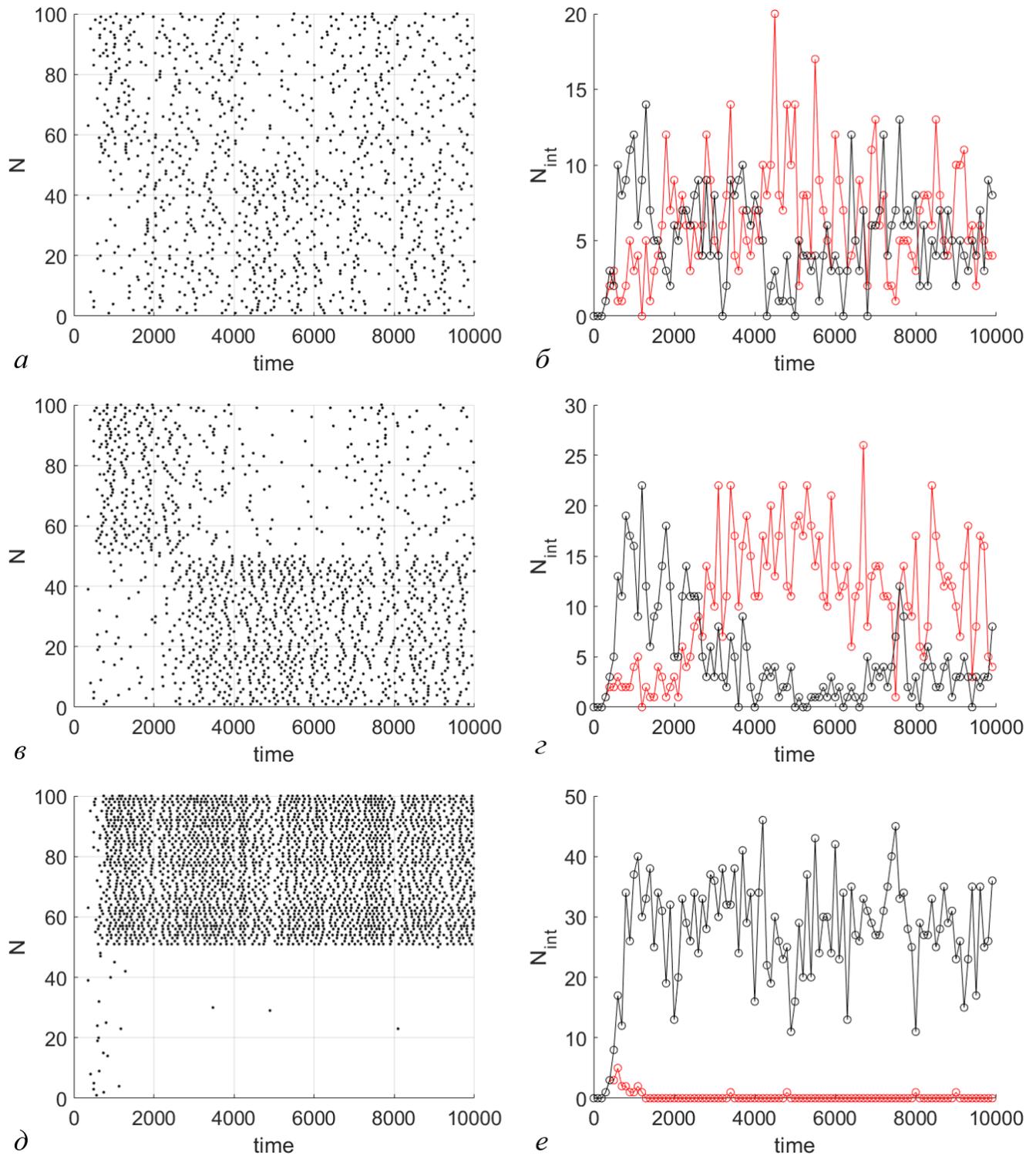


Рисунок 20. Динамика двух связанных кластеров нейроподобных элементов, $T_{st} = 60$, $\omega = 5$, $A_{st} = 0.5$, $J_{2syn} = -0.1$; $a, б - J_{1syn} = 0.22$; $в, з - J_{1syn} = 0.29$; $д, e - J_{1syn} = 0.35$.

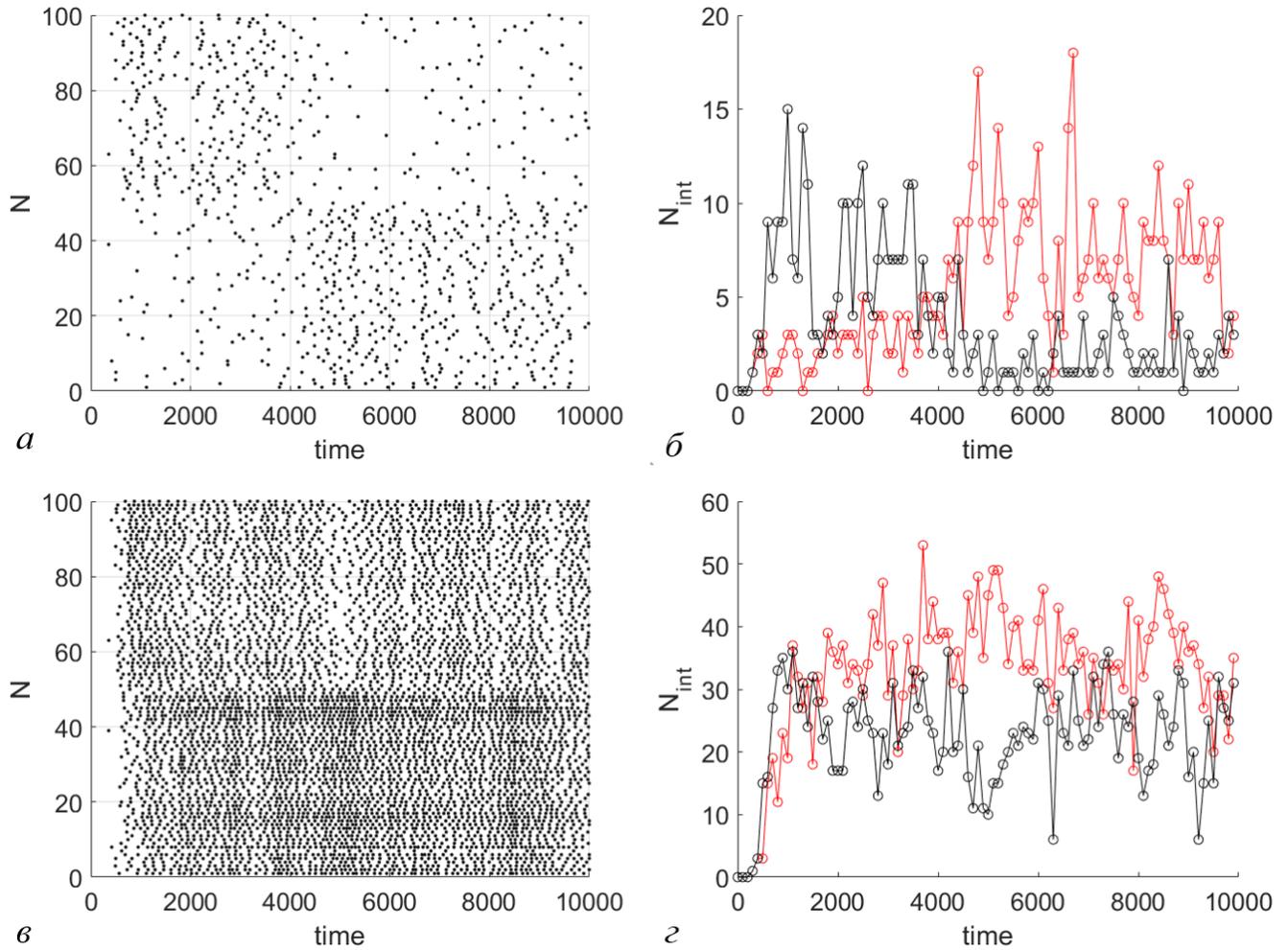


Рисунок 21. Динамика двух связанных кластеров нейроподобных элементов, $T_{st} = 60$, $\omega = 5$, $A_{st} = 0.5$; а, б - $J_{1syn} = -0.17$, $J_{2syn} = 0.22$; в, г - $J_{1syn} = -0.01$, $J_{2syn} = 0.35$.

На рисунке 21 в, г показана динамика кластеров при $J_{1syn} = -0.01$. В сравнении с рисунком 20 д, е, где модуль межкластерной связи больше, видно, что разница между активностями кластеров стала меньше и активность одного из кластеров меньше подавляется другим.

Исследовано влияние параметров T_{min} и A_{st} воздействующей шумовой последовательности на два взаимодействующих кластера нейроподобных генераторов. По мере увеличения параметра амплитуды A_{st} увеличивается общая активность сети, и увеличивается время доминирующей активности кластеров

(рисунок 22 *а, б, в*). Однако, при очень больших значениях A_{st} внешнее воздействие сильно увеличивает активность в обоих кластерах, конкуренция сохраняется, но активность подавляемого кластера не опускается до нуля, и время доминирующей активности кластеров уменьшается (рисунок 22 *г*).

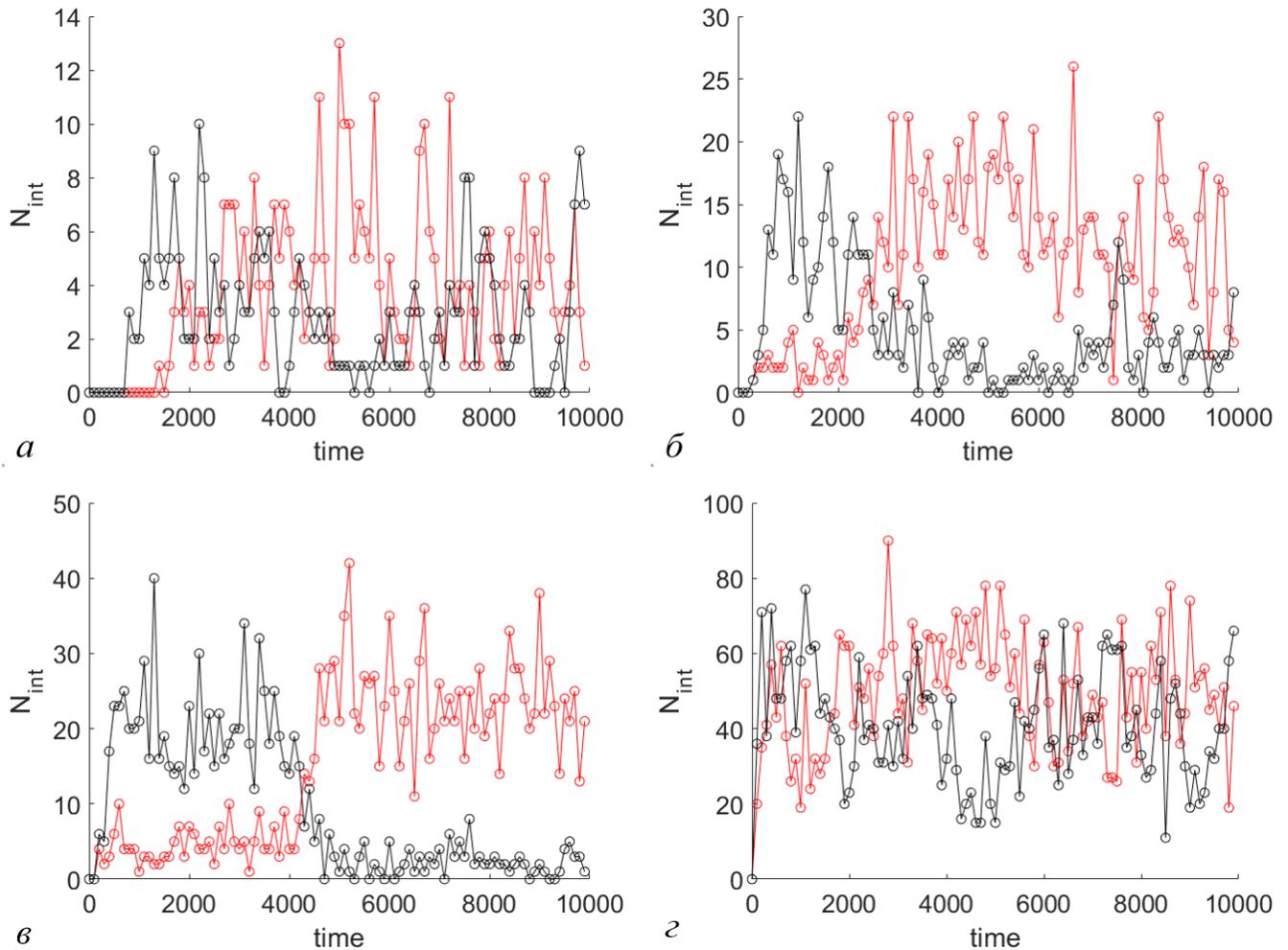


Рисунок 22. Динамика двух связанных кластеров нейроподобных элементов под воздействием шумовой последовательности различной амплитуды A_{st} , $T_{st} = 60$, $\omega = 5$, $J_{1syn} = -0.1$, $J_{2syn} = 0.29$; *а* – $A = 0.25$; *б* – $A = 0.5$; *в* – $A = 0.75$; *г* – $A = 3$.

При частом воздействии шума, т.е. при маленьком среднем минимальном периоде T_{min} , происходит высокая активность откликов сети. Отклик элемента

обуславливается воздействием определенной величины, которая может складываться из отдельных стимулов. Чем чаще стимуляция, тем быстрее элемент выйдет из состояния покоя. При этом, при частой стимуляции, нейроподобный элемент может не успеть вернуться в состояние покоя, когда на него придет следующий стимул. Это создаст интенсивную активность откликов на элементе, а также и во всей сети. На рисунке 23 показано, как изменяется активность кластеров при увеличении T_{\min} .

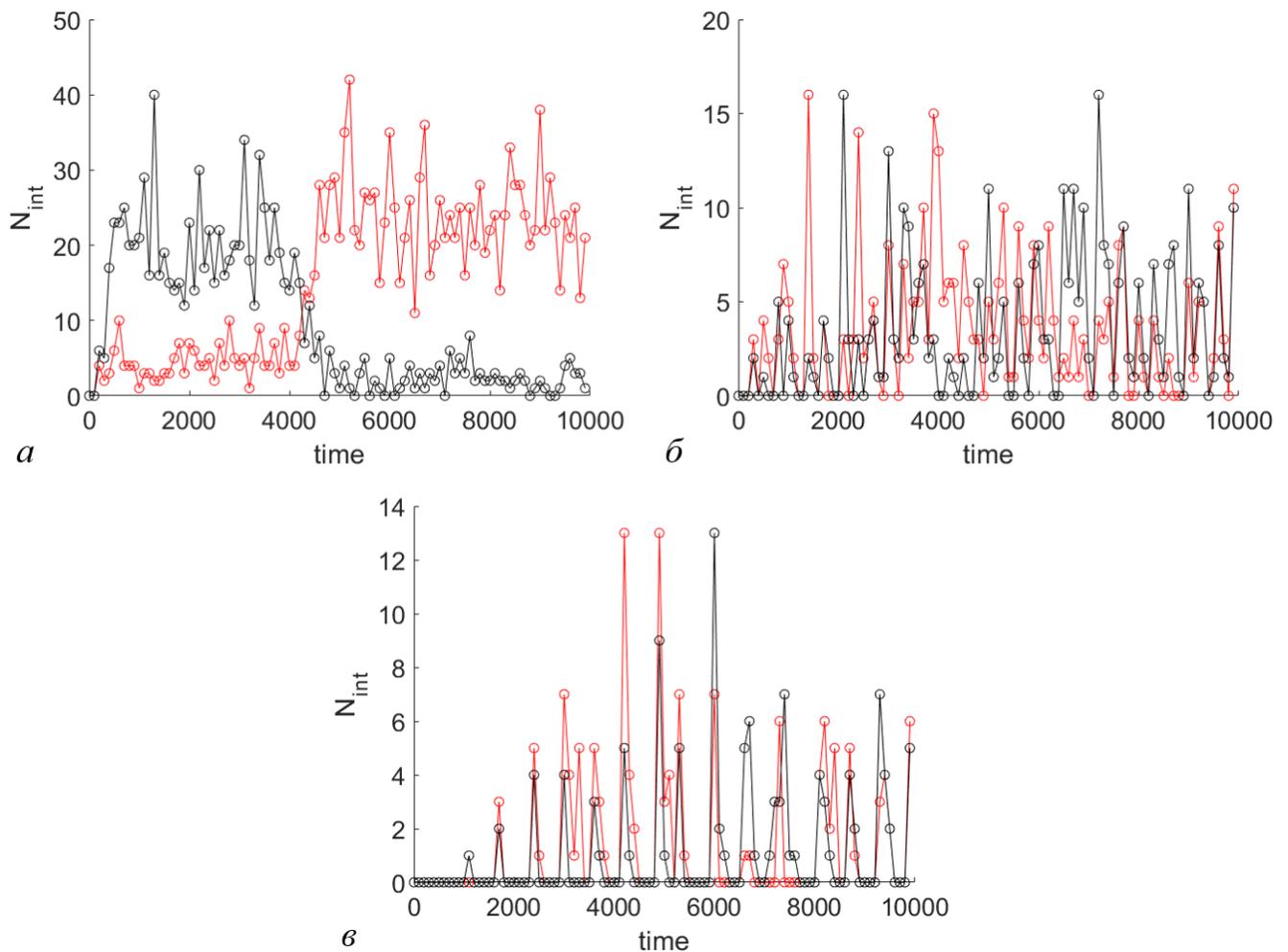


Рисунок 23. Динамика двух связанных кластеров нейроподобных элементов под воздействием шумовой последовательности с различным средним минимальным периодом T_{\min} , $\omega = 5$, $A_{\text{st}} = 0.75$, $J_{1\text{syn}} = -0.1$, $J_{2\text{syn}} = 0.29$; *a* - $T_{\min} = 60$; *б* - $T_{\min} = 180$; *в* - $T_{\min} = 400$.

При больших T_{\min} активность сети уменьшается, образуются участки времени, когда сеть приходит в состояние покоя, даже при больших амплитудах A_{st} .

2.2.2 Динамика двух кластеров в сети нейроподобных генераторов с отрицательной межкластерной силой связей и сторонними элементами

Рассмотрена динамика сети, состоящей из двух кластеров, каждый из которых составляет 33% сети, а остальные 33% - сторонние элементы, не входящие ни в один из кластеров. Сторонние элементы имеют положительную силу связи $J_{3syn}=0.1$ во всей сети. Полная активность сети при различных параметрах отображена на рисунке 24 *а, в*, где видно образование двух кластеров и присутствие остальных сторонних элементов. На рисунке 24 *б, г* показана динамика кластеров в отдельности.

Внешние положительно воздействующие элементы воздействуют на элементы каждого кластера, что увеличивает общую активность сети. Такая архитектура сети приводит к усилению активности ведущего кластера.

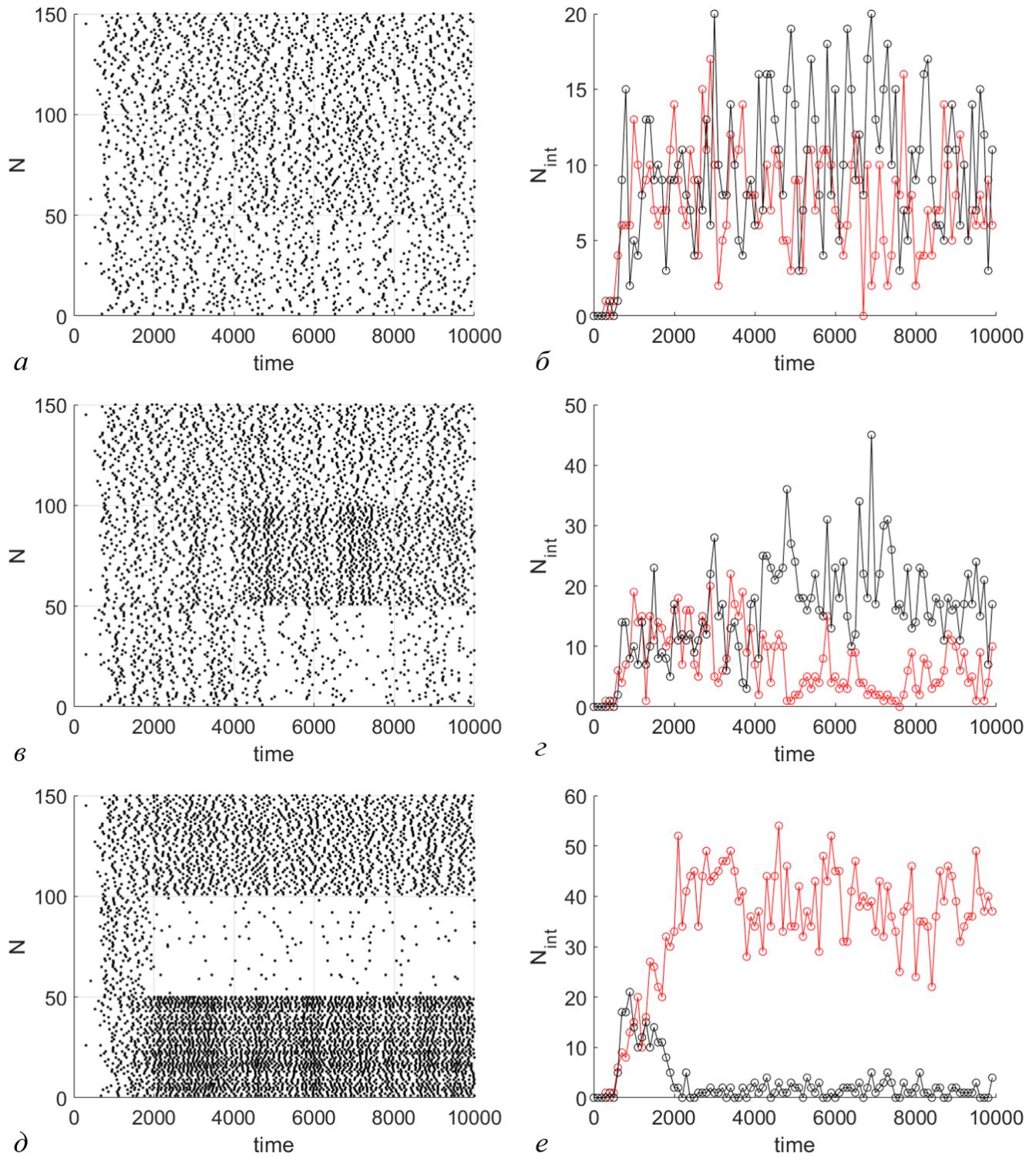


Рисунок 24. Динамика сети нейроподобных элементов с двумя связанными кластерами и сторонними элементами, $T_{min} = 60$, $\omega = 5$, $A_{st} = 0.5$, $J_{1syn} = -0.1$, $J_{3syn} = 0.1$; $a, б - J_{2syn} = 0.22$; $в, в - J_{2syn} = 0.29$; $д, е - J_{2syn} = 0.35$.

2.2.3 Динамика двух кластеров в сети нейроподобных генераторов с положительной межкластерной силой связей

Показана возможность наличия конкурентной динамики кластеров с положительной межкластерной силой связи. Рассмотрена динамика сети, состоящая из двух кластеров, каждый из которых составляет 30% сети, случайные положительно воздействующие сторонние нейроны составляют 30%, 10% – случайные сторонние тормозные элементы, которые воздействуют на сеть посредством отрицательной силы связи J_{4syn} , но элементы сети воздействуют на них возбуждающе посредством положительной силы связи J_{5syn} .

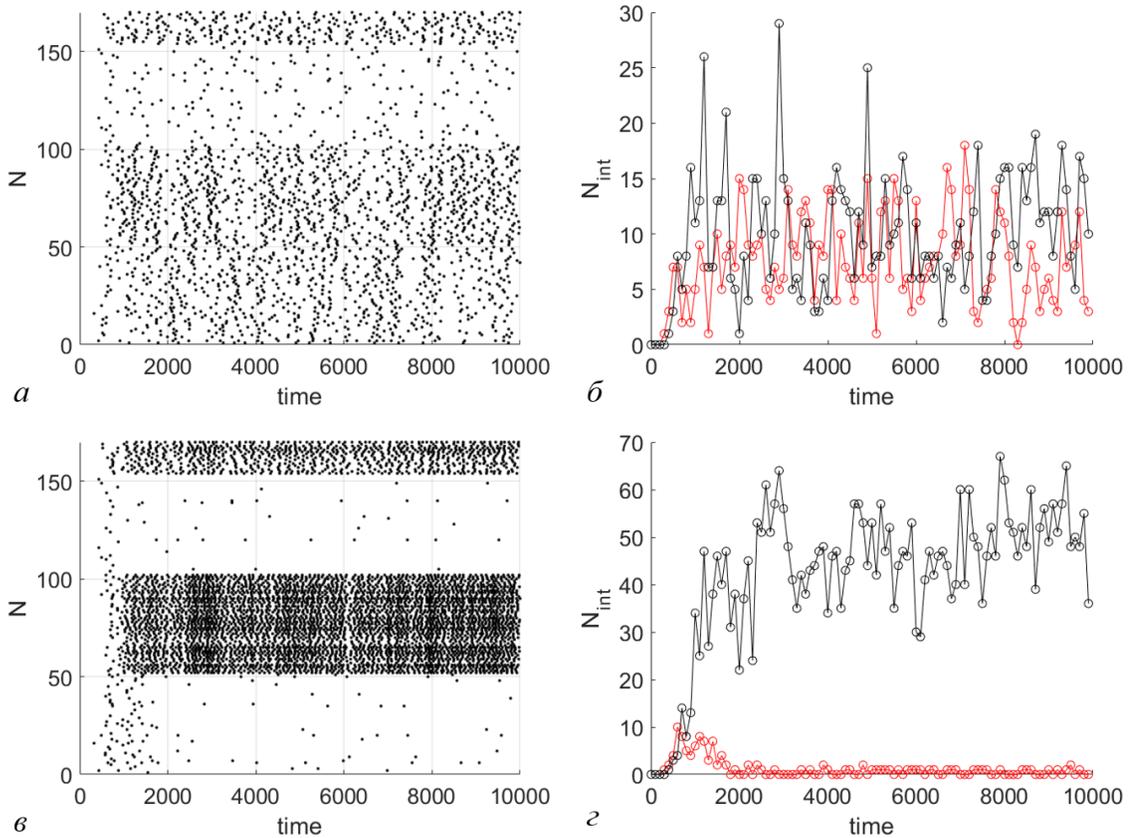


Рисунок 25. Динамика сети нейроподобных элементов с двумя связанными кластерами и сторонними тормозными нейронами, $T_{min} = 60$, $\omega = 5$, $A_{st} = 0.5$, $J_{1syn} = 0.01$, $J_{2syn} = 0.35$, $J_{3syn} = 0.01$, $J_{4syn} = -0.3$, $J_{5syn} = 0.2$; а, б – 20% связности сети; в, г - 25% связности сети.

На рисунке 25 *а, б* показана конкурентная динамика такой сети с 20% связей. Отмечено, что при заданной конфигурации при увеличении процента связи матрицы связности активность сети возрастает и один из кластеров становится полностью доминирующим. (рисунок 25 *в, г*).

2.3 Выводы по главе 2

1. Характер конкурентной динамики в сети с двумя связанными кластерами и отрицательной межкластерной силой связи изменяется в зависимости от параметров сил связей и фонового воздействия: изменяется время доминирования кластеров и различие между силой их активности. При увеличении внутрикластерной силы связей или амплитуды внешней шумовой последовательности время доминирующей активности каждого кластера увеличивается. Однако при очень больших значениях амплитуды внешнего воздействия сильно увеличивается активность в обоих кластерах, конкуренция сохраняется, но активность подавляемого кластера не опускается до нуля, и время доминирующей активности каждого кластера уменьшается. Чем больше модуль отрицательной межкластерной силы связи, тем больше различие между динамикой в конкурирующих кластерах в одинаковое время.

2. Показана возможность наличия конкурентной кластерной динамики в сети с более реалистичной топологией: с положительной межкластерной силой связей с подсетью сторонних возбуждающих и тормозных элементов. При изменении параметров сети изменяется характер конкуренции между кластерами. При увеличении процента связи матрицы связности активность сети возрастает и один из кластеров становится полностью доминирующим.

Глава 3. Коллективная динамика импульсной нейронной сети с частотной зависимостью связей

Некоторые топологические свойства узла могут оказывать влияние на его динамические атрибуты, однако узловая динамика также может изменить интенсивность связей, тем самым формируя топологию. Сложные сети могут обладать свойством адаптивности, что означает возможность перестроения топологии связей сети вследствие динамики узлов [25]. Особый интерес механизмы адаптивных связей представляют в исследовании нейронных сетей по причине их предполагаемой роли в формировании когнитивных феноменов и обработки информации.

В данной главе архитектура исследуемых нейронных сетей с частотной зависимостью связей строится таким образом, чтобы их динамика в том числе воспроизводила эффекты рабочей памяти. Развиваются результаты более ранних исследований в рамках синаптической теории рабочей памяти [29, 30] и представляются результаты исследования емкости рабочей памяти в импульсной нейронной сети в зависимости от синаптической пластичности и параметров фонового возбуждения.

3.1 Модель нейронной сети с частотной зависимостью связей

Кратковременная пластичность, которая представляет по своей сути частотную зависимость эффективности связей от активности узлов [26], относится к феномену, при котором синаптическая эффективность изменяется с течением времени, отражая историю пресинаптической активности. Существует два типа кратковременной пластичности: депрессия и фасилитация. На рисунке 26 представлены механизмы депрессии и фасилитации, где u – синаптическая эффективность, x – синаптический ресурс, I – мгновенная эффективность связи, дельта импульсы – времена, когда поступают спайки с пресинаптического нейрона. Депрессия обусловлена истощением

ресурса нейротрансмиттера x , потребляемого на пресинаптическом окончании во время процесса синаптической передачи сигналов (рисунок 26 а). Фасилитация вызвана притоком кальция в терминаль аксона после генерации импульса, синаптическая эффективность u растет, что увеличивает вероятность высвобождения нейротрансмиттера, как показано на рисунке 26 б. На рисунке 26 б видно, что с каждым импульсом ресурс истощается, кальций накапливается, а общая эффективность кратковременно повышается [80].

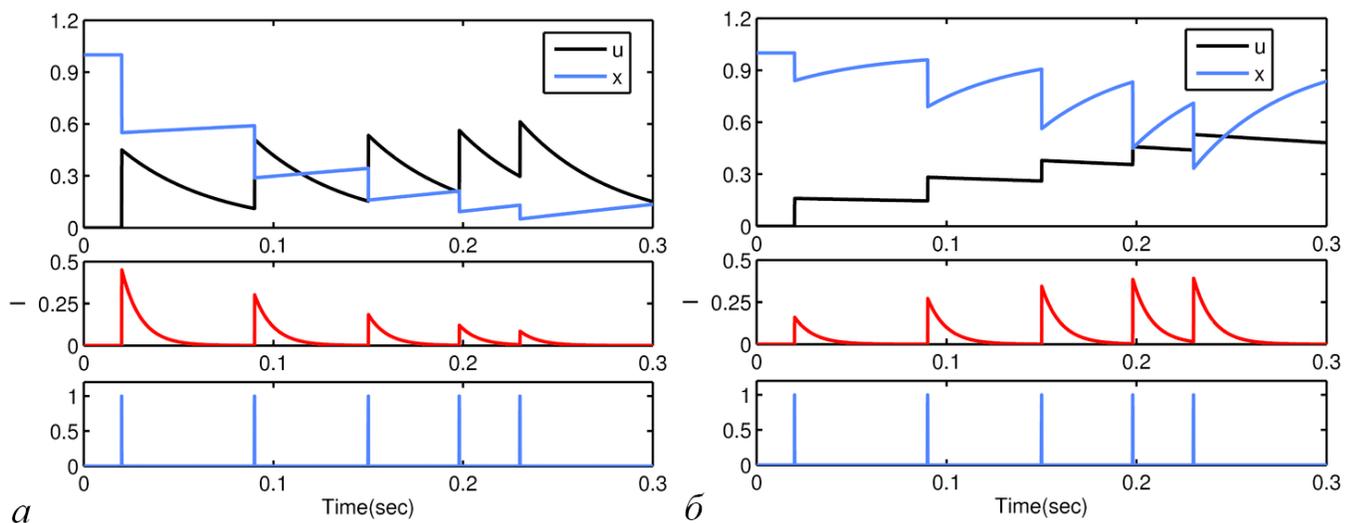


Рисунок 26. Феноменологическая модель кратковременной пластичности; а - депрессия; б – фасилитация [80].

Уравнения, отражающие пластичность, выглядят следующим образом:

$$\begin{aligned} \dot{u}_j(t) &= \frac{U - u_j(t)}{\tau_F} + U[1 - u_j(t)] \sum_k \delta(t - t_k^{(j)}), \\ \dot{x}_j(t) &= \frac{U - x_j(t)}{\tau_D} + u_j(t) x_j(t) \sum_k \delta(t - t_k^{(j)}), \end{aligned} \quad (11)$$

где u – синаптическая эффективность, x – синаптический ресурс, τ_F – время восстановления уровня кальция, τ_D – время восстановления нейротрансмиттеров, U – базовый коэффициент синаптической эффективности.

Механизм частотной зависимости связей продемонстрирован на двух возбуждающих нейронах – пороговых интеграторах. Подпороговая динамика мембранного потенциала нейронов – пороговых интеграторов описывается уравнением (12):

$$\tau_m \dot{V}_i = V_r - V_i + I_i^{(rec)}(t) + I_i^{(ext)}(t), \quad (12)$$

где $i = 1, N$ – номер нейрона, τ_m – постоянная времени мембраны, $I_i^{(ext)}$ – внешний ток, поступающий из отдаленных зон мозга. Сопротивление мембраны учитывается в уравнении (12) при определении токов. Каждый раз, когда деполяризация достигает определенного порога θ (т.е. $V_i(t) \geq \theta$), нейрон генерирует импульс и становится невосприимчивым в течение рефрактерного периода $\tau_{ар}$, после чего снова восстанавливается со значения потенциала V_r .

В случае одиночного нейрона динамика полностью определяется подаваемым внешним током $I^{(ext)}$. В случае достаточно слабого тока значение мембранного потенциала V в модели (1) не достигает порога генерации θ и генерация надпорогового импульса (спайка) не происходит. При увеличении внешнего тока мембранный потенциал V достигает порога и происходит генерация импульса. При этом частота генерации увеличивается при увеличении внешнего тока.

Опишем модель нейронной сети с частотной зависимостью связей. В случае, когда связи демонстрируют кратковременную пластичность, рекуррентный ток $I_i^{(rec)}(t)$, являющийся суммой постсинаптического тока от всех других нейронов, связанных с нейроном i , описывается уравнением (13):

$$I_i^{(rec)}(t) = \sum_j \widehat{J}_{ij}(t) \sum_k \delta(t - t_k^{(j)}), \quad (13)$$

где $\widehat{J}_{ij}(t)$ – мгновенная эффективность синапса, соединяющего нейрон j с нейроном i ; сумма по k – все времена импульсов $t_k^{(j)}$ пресинаптического нейрона j . Для упрощения, пренебрегаем временами нарастания и затухания постсинаптических токов.

Синапсы, связывающие возбуждающие нейроны, демонстрируют кратковременную пластичность [26]. Мгновенная эффективность синапса $\widehat{J}_{ij}(t)$, называемая также весом связи, которая используется в уравнении (13), вычисляется следующим образом:

$$\widehat{J}_{ij}(t) = J_{ij} u_j(t) x_j(t), \quad (14)$$

где J_{ij} – абсолютная синаптическая эффективность. Для остальных нейронных связей, соединяющих тормозные нейроны и возбуждающие с тормозными, наблюдается линейная синаптическая передача, т.е. $\widehat{J}_{ij} = J_{ij}$.

Внешние токи моделируются как белый гауссов шум:

$$I_i^{(ext)}(t) = \mu_{ext} + \sigma_{ext} \eta_i(t) \quad (15)$$

при $\langle \eta_i(t) \rangle = 0$, $\langle \eta_i(t) \eta_j(t') \rangle = \delta_{ij} \delta(t - t')$, так что μ_{ext} и σ_{ext}^2 являются соответственно средним значением и дисперсией внешних токов.

Проведено математическое моделирование двух нейронов-пороговых интеграторов с двунаправленной связью, связи между ними имеют частотную зависимость и динамика сети из двух возбуждающих нейронов описывается системой уравнений (11-15), $\mu_{ext} = 12$, $\sigma_{ext} = 0.05$, $\tau_F = 2.9$, $\tau_D = 0.43$, $J_{ij} = 2.7$, $U = 0.1$. Параметры одиночных нейронов представлены в таблице 1.

Таблица 1- Параметры одиночного нейрона-порогового интегратора

Параметры одиночных нейронов	Возбуждающие нейроны	Тормозные нейроны
Θ – пороговое значение	20мВ	
$V(r)$ – потенциал сброса	16 мВ	13 мВ
τ – постоянная времени мембраны	15 мс	10 мс
$\tau(\text{арр})$ – абсолютный рефрактерный период	2 мс	

На рисунке 27 показаны графики изменения мембранного потенциала первого (синим) и второго (красным) нейронов. При достижении потенциалами значения порога $\theta = 20$ нейроны генерируют импульсы, и становятся невосприимчивыми в течение рефрактерного периода $\tau_{\text{арр}}$.

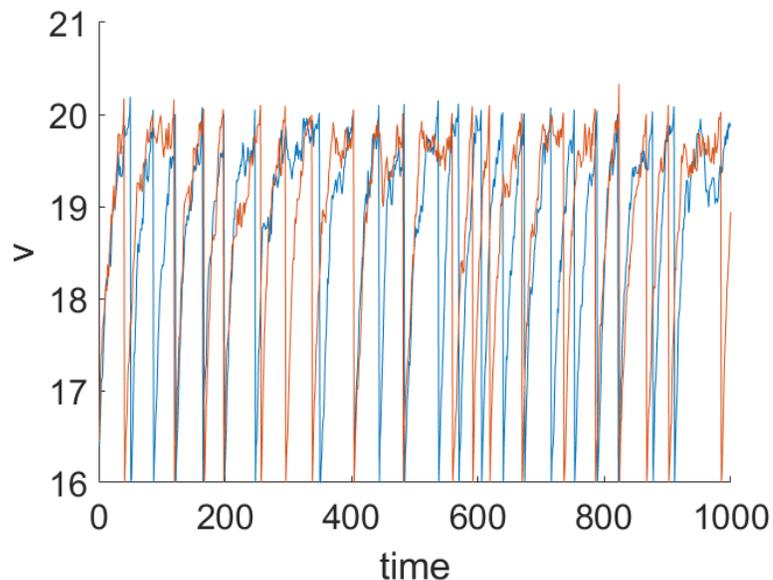


Рисунок 27. Изменения мембранных потенциалов двух взаимодействующих нейронов.

На рисунке 28 показаны графики изменения синаптического ресурса x и синаптической эффективности u для первого (рисунок 28 а) и второго (рисунок 28 б) нейронов.

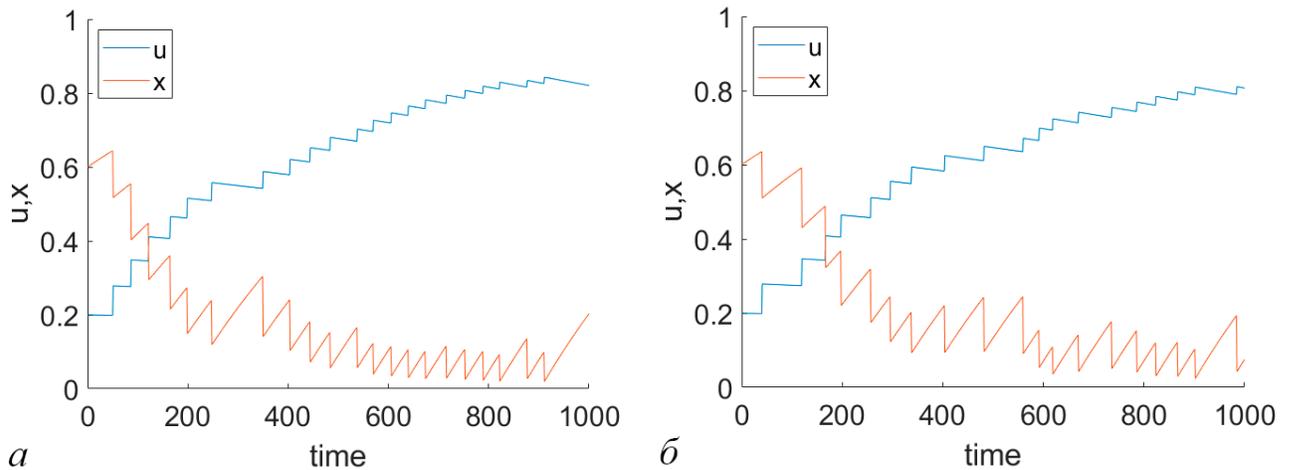


Рисунок 28. Изменения синаптических параметров для первого (а) и второго (б) нейронов.

По мере взаимодействия нейронов значение синаптической эффективности u растет в среднем, а значение синаптического ресурса x падает в среднем. На рисунке 29 показаны графики изменения мгновенной эффективности связей ux во времени для первого (рисунок 29 а) и второго (рисунок 29 б) нейронов. Мгновенная эффективность синапса или падает, что означает депрессию, или растет, что означает фасилитацию.

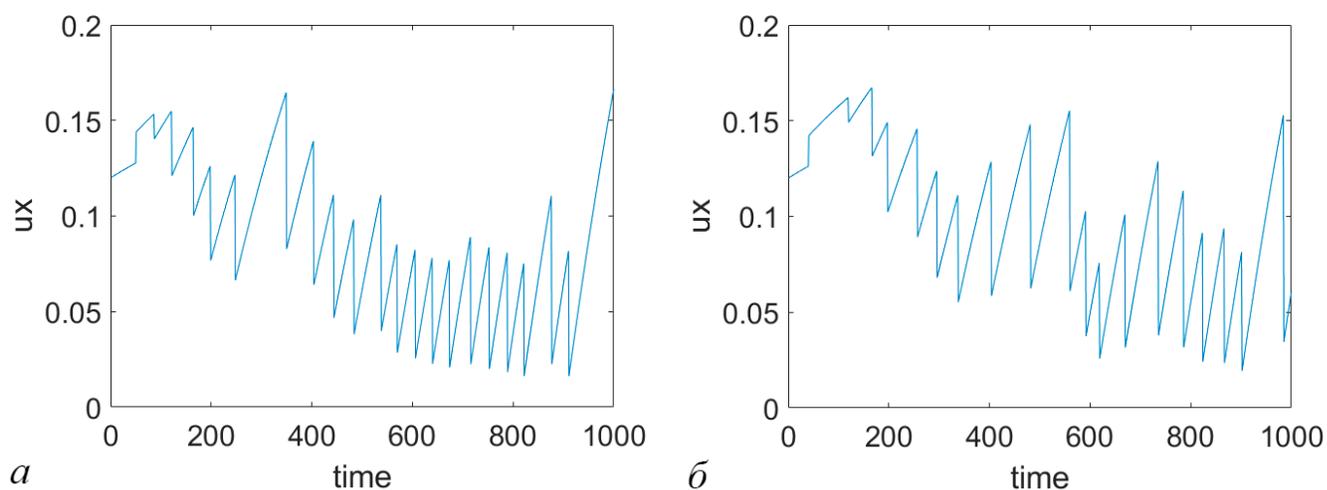


Рисунок 29. Изменения мгновенных эффективностей связей для первого (а) и второго (б) нейронов.

Такое изменение эффективности связей влияет на силу взаимодействия двух нейронов, тем самым регулируя распространение сигнала по сети. Таким образом, кратковременная пластичность позволяет избегать неограниченного нарастания активности в сети за счет эффекта синаптической депрессии.

3.2 Рабочая память сети

Рабочая память (РП) – это система кратковременного хранения и обработки информации [81-83]. РП способна обрабатывать информацию в масштабах времени от нескольких секунд до минут и играет важную роль в умственных рассуждениях, планировании и, например, расчетах [84]. Рабочая память стоит на перекрестке между памятью, вниманием и восприятием [81, 85]. Простой пример задачи рабочей памяти — запоминание последовательности слов, произнесенных собеседником в диалоге. РП также важна для выполнения и удержания в памяти цепочки новой информации или серии движений [86]. В зрительно-пространственной рабочей памяти испытуемый на короткое время удерживает, например, расположение, цвет или ориентацию предъявляемых зрительных стимулов [87, 88]. Как правило, в таких

экспериментах испытуемым на короткое время предъявляются сенсорные данные, которые затем удаляются. Через некоторое время, называемое периодом задержки, испытуемых просят оценить по памяти какую-либо характеристику входных данных.

У приматов визуальная РП изучалась в задачах с отложенным ответом, которые требуют хранить в памяти образы в течение короткого периода времени, длящегося несколько секунд [89]. Записи в префронтальной коре обезьян в задачах с отложенным ответом показали, что некоторые нейроны проявляли постоянную и стимульно-специфическую активность во время периода задержки [90–93]. Такая активность считается нейронным коррелятом РП [94, 95]. Это означает, что информация в РП представлена самоподдерживающимися состояниями активности. Активность в течение периода задержки в специфичных нейронных ансамблях отражает сохранение запомненного образа «онлайн».

Нейронные механизмы рабочей памяти остаются неясными и дискуссионными. В классической концепции предполагается, что за реализацию РП отвечают нейронные сети префронтальной коры (ПФК) головного мозга [94, 96]. Электрофизиологические записи нейронной активности во время задач РП демонстрируют, что некоторые нейроны префронтальной коры остаются активными в течение периода задержки. Предполагается, что эта «постоянная активность» является нейронным коррелятом удержания запомненного стимула в РП [97–99]. Эта концепция имеет свои экспериментальные доказательства и математические модели [100–103]. Однако стоит отметить, что есть свидетельства того, что в процессах РП участвуют широко распространенные области мозга, такие как сенсорная и теменная доли [85, 104, 105]. Ведутся споры о том, какая область наиболее необходима или единственно необходима для поддержки рабочей памяти.

Важно отметить, что постоянная спайковая (импульсная) активность, наблюдаемая в экспериментах, может быть результатом классического подхода к усреднению данных во времени и между испытаниями. В этом случае постоянная активность является артефактом этого усреднения, несмотря на то что в режиме

реального времени, например, в одиночных испытаниях, зарегистрированная активность нейронных ансамблей нейронов является разреженной [106].

Другие исследования находят свидетельства существования другого механизма хранения информации в рабочей памяти [107, 108]. Некоторые исследователи предполагают, что информация в РП может быть представлена в виде сложных последовательностей различных паттернов активности, так называемых переходных траекторий [108–111]. В задачах рабочей памяти были зарегистрированы короткие, редкие всплески активности сети, называемые популяционными спайками или бёрстами, а не постоянная активность. Информация о запомненных образах сохраняется между бёрстами за счет изменений весов связей, вызванных активностью сети [29, 112]. В работе [113] показано, что спайки в префронтальной коре могут вызвать быстрое усиление связей, которое длится сотни миллисекунд. На самом деле усиление зависит от редких популяционных спайков. Поскольку время, в течение которого стимульно-специфическая нейронная популяция находится в активном состоянии, сведено к минимуму, элементы рабочей памяти менее подвержены нарушениям, например, из-за нового сенсорного ввода, применяемого к другой нейронной популяции. Несколько элементов могут одновременно храниться в РП в виде не активной, но усиленной нейронной популяции. Кратковременные разделенные во времени реактивации нейронных популяций обновляют усиление связей внутри популяций и позволяют дольше удерживать элементы в памяти [106].

Другой интересный динамический механизм образования РП предложен в [114]. Обнаружено, что астроциты, работающие во временном масштабе в десятки секунд, могут успешно сохранять следы активации нейронов, соответствующие информационным паттернам. На этапе извлечения астроцитарная сеть избирательно модулирует синаптические связи в нейронных сетях, что приводит к успешному воспроизведению хранящегося в РП образа.

Неясно, какие динамические механизмы на самом деле лежат в основе нейронной реализации рабочей памяти, поскольку как гипотеза постоянной

активности, так и гипотеза переходной динамики имеют экспериментальное подтверждение [88]. Этот факт оставляет нейронные механизмы РП открытым вопросом.

В работе [29] предположено, что запоминаемый образ сохраняется в рабочей памяти за счет кратковременного усиления сил связей между нейронами, кодирующими этот элемент. Информация о запомненных образах удерживается в РП путем изменения синаптических весов, «отпечатков», оставшихся в сети после предъявления стимула. Поскольку утечка остаточного кальция, способствующая синаптической передаче, является относительно медленным процессом, память может сохраняться около одной секунды без постоянной импульсной активности. В то время как связи между нейронами остаются усиленными, даже слабый стимул или шум могут повторно активировать кодирующие нейроны и извлечь запомненный образ.

3.3 Архитектура сети рабочей памяти

Большинство моделей формирования рабочей памяти используют рекуррентную сетевую архитектуру. В синаптической теории рабочей памяти рекуррентная нейронная сеть состоит из возбуждающих и тормозных нейронов, связанных случайным образом. Низкая вероятность соединений (около 20%) позволяет формировать разреженно связанные сети. Некоторые возбуждающие нейроны случайным образом сгруппированы в подсети, называемые кластерами, селективными к определенному стимулу (рисунок 30). Связи между нейронами в одном кластере сильнее, чем связи между разными кластерами, имитируя предварительное формирование нейронных сетей [115] или динамическое долговременное формирование сети с адаптивными связями [116]. Кластеры имитируют группы нейронов, например, с похожими рецептивными полями. Тормозные нейроны образуют неспецифический ансамбль, связанный с возбуждающими кластерами неструктурированным образом, что приводит к

динамической конкуренции между различными селективными популяциями (рисунок 1).

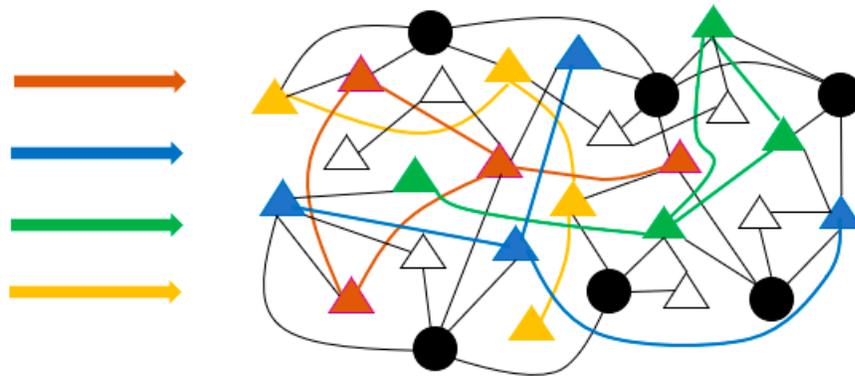


Рисунок 30. Архитектура сети рабочей памяти.

На рисунке 30 схематически представлена архитектура сети. Цветные треугольники — возбуждающие нейроны, кодирующие различные воспоминания. Белые треугольники — неселективные возбуждающие нейроны. Черные круги — тормозные нейроны с неструктурированными связями со всей сетью.

Вся сетевая динамика формируется в результате взаимодействия возбуждения и торможения. Когда некоторые нейроны одного и того же кластера испускают спайки почти одновременно (в результате локальной стимуляции или шумовой спонтанной активности), они возбуждают другие нейроны кластеров через сильные связи, а также часть тормозных нейронов, что тормозит активность других нейронов сети, что приводит к динамической конкуренции между различными кластерами. При затухании активности в возбужденном кластере активность тормозных нейронов также затухает и «освобождает» от подавления другие нейроны.

3.4 Построение и настройка модели сети нейроподобных генераторов с частотной зависимостью связей.

Проведено математическое моделирование динамики сети нейроподобных генераторов с частотной зависимостью связей. В этом случае динамика одиночного элемента описывается уравнением (16):

$$\frac{d\varphi_i}{d\tau} = y_i, \quad \frac{dy_i}{d\tau} = z_i \quad (16)$$

$$\varepsilon_1 \varepsilon_2 \frac{dz_i}{d\tau} = \gamma_i - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2)z_i - (1 + \varepsilon_1 \cos \varphi_i)y_i + I_i^{(ext)}(t) + I_i^{(rec)}(t)$$

где $j = 1, N$ - номер элемента, $I_i^{(ext)}(t)$ – внешнее воздействие, $I_i^{(rec)}(t)$ – рекуррентный ток, описываемый уравнением (13). Мгновенная эффективность синапса в уравнении (13) для возбуждающих нейронов описывается уравнением (17):

$$\widehat{J}_{ij}(t) = J_{ij} I_{ij}^{(syn)} u_j(t) x_j(t), \quad (17)$$

где J_{ij} – абсолютная синаптическая эффективность связи, $I_{ij}^{(syn)}$ - функция связи, описываемая уравнением (10), u и x – параметры синаптической пластичности, описываемые уравнениями (11). Для остальных нейронных связей – $\widehat{J}_{ij} = J_{ij} I_{ij}^{syn}$. Таким образом, динамика сети нейроподобных генераторов с частотной зависимостью связей описывается системой уравнений (10, 11, 13, 16, 17).

В работе [29] рассматривалась модель рабочей памяти сети с нейронами – пороговыми интеграторами, в которой в качестве внешнего фонового воздействия использовался гауссов белый шум. Ввиду отличия модели нейроподобного генератора от нейрона-порогового интегратора, в том числе из-за отсутствия подпороговой динамики, модель нейроподобного генератора имеет отличную

динамику в ответ на белый гауссов шум. Например, модель может отвечать перевернутыми спайками на значения шума ниже среднего. Это затрудняет подбор параметров модели для воспроизведения эффектов рабочей памяти сети, поэтому динамика исследуемой сети рассмотрена под внешним шумовым воздействием, в качестве которого используется модуль белого гауссова шума, описанный уравнением (15), или последовательность импульсов с заданными минимальным средним периодом T_{\min} , амплитудой A_{st} и длительностью ω , которая воздействует одновременно на 20% случайно выбранных нейронов сети.

Параметры синаптических связей представлены в таблице 2, где J_p означает силу связей между нейронами, принадлежащими к одному кластеру (потенцированный уровень соединений), между остальными возбуждающими нейронами сила связей равна J_b . Параметры функции связи имеют значения $\theta_{syn} = 0.3$, $K_{syn} = 0.001$, базовый коэффициент синаптической эффективности $U = 0.1$.

Таблица 2 - Параметры синаптических связей в сети нейроподобных генераторов с частотной зависимостью связей (кратковременная пластичность)

Синаптические параметры	Под воздействием шумовой последовательности	Под воздействием гауссова шума
J_{IE} – синаптическая эффективность от тормозного нейрона к возбуждающего	1.3 мВ	0.44 мВ
J_{EI} – синаптическая эффективность от возбуждающего нейрона к тормозному	0.64 мВ	0.6 мВ

J_{II} – синаптическая эффективность от тормозного нейрона к тормозному	0.6 мВ	0.6 мВ
J_b – базовый уровень соединений от возбуждающего нейрона к возбуждающему	0.02 мВ	0.06 мВ
J_p – потенцированный уровень соединений от возбуждающего нейрона к возбуждающему	2.7 мВ	1.5 мВ

Архитектура моделируемой сети аналогична архитектуре, описанной в разделе 3.3. Сеть состоит из 170 элементов. Сеть содержит 4 кластера, в каждом из которых содержится 25 возбуждающих нейронов (1-100 нейроны), 20% сети – тормозные нейроны (137-170 нейроны), остальные элементы сети – возбуждающие нейроны, не входящие в кластеры, вероятность установления синаптического контакта – 60%. Все соединения от возбуждающего к возбуждающему нейрону показывают эффект фасилитации, описываемый феноменологической моделью кратковременной пластичности [26]. Начиная с 10000 единиц модельного времени на каждый кластер последовательно в течение 1500 единиц модельного времени воздействует внешняя стимуляция с амплитудой 0.062.

На рисунке 31 показана временная динамика сети, где каждая точка обозначает возникновение спайка на определенном нейроне, когда в случае внешнего шума используется модуль белого гауссова шума, $\mu_{ext}=0$, $\sigma_{ext}^2=0.002$. Для каждого кластера синим цветом изображены графики изменения средних значений синаптической эффективности u в кластерах, красным – изменения средних значений синаптического ресурса x в кластерах. За счет кратковременной пластичности после последовательной стимуляции кластеров в последнем из них наблюдается синхронная активность отдельных нейронов – возникают популяционные спайки (бёрсты).

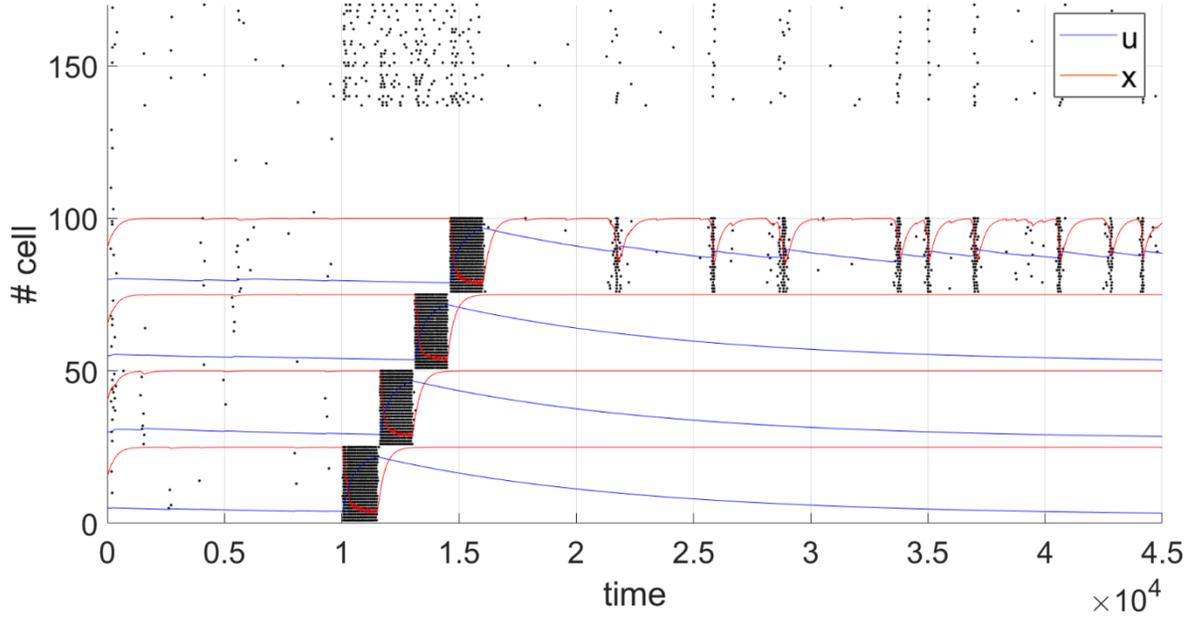


Рисунок 31. Синхронная активность в сети нейроподобных генераторов с частотно-зависимыми связями под воздействием модуля белого гауссова шума, $\tau_F = 10800$, $\tau_D = 300$, $\mu_{ext}=0$, $\sigma_{ext}^2 = 0.002$.

Аналогично, на рисунке 32 показана временная динамика сети, когда в случае внешнего шума используется шумовая последовательность, $\tau_F = 10800$, $\tau_D = 300$, $T_{min} = 60$, $A_{st} = 0.51$. После последовательной стимуляции кластеров за счет кратковременного усиления связей наблюдается синхронная активность некоторых кластеров, или воспроизведение образов сетью.

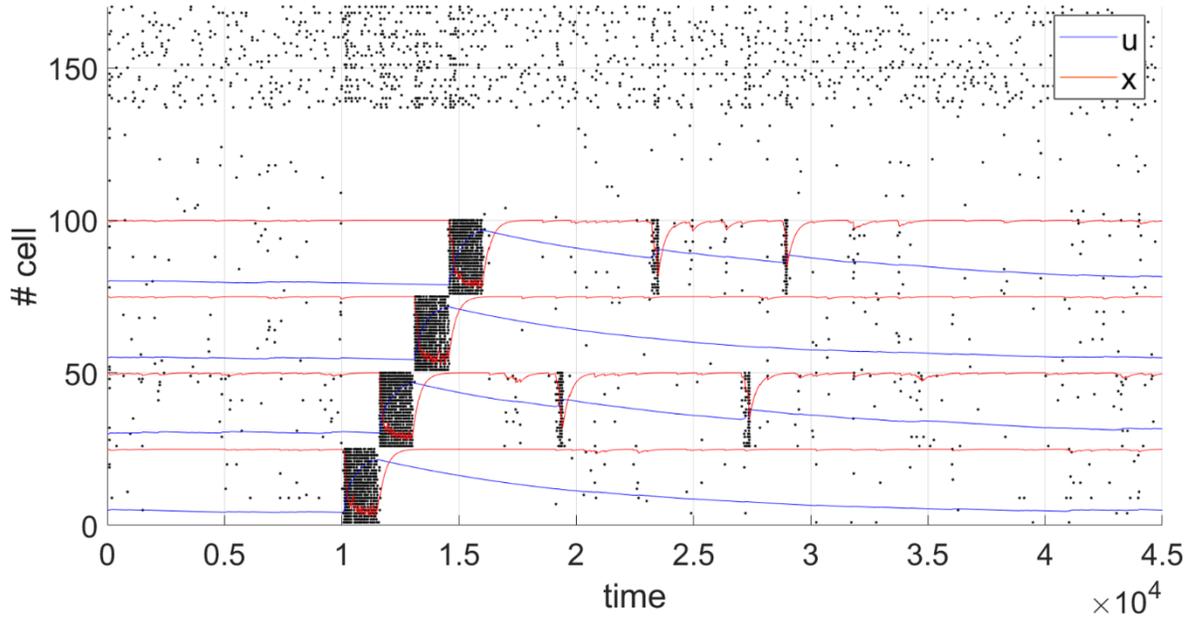


Рисунок 32. Синхронная активность в сети нейроподобных генераторов с частотно-зависимыми связями под воздействием шумовой последовательности, $\tau_F = 10800$, $\tau_D = 300$, $T_{\min} = 60$, $A_{st} = 0.51$.

Информация о запомненных объектах удерживается в РП путем изменения синаптических весов, «впечатлений», оставшихся в сети после предъявления стимула. Элемент памяти может быть реактивирован слабой стимуляцией сетевого входа благодаря механизмам кратковременной пластичности, даже если нейронная активность носит спонтанный характер [29]. Реактивация элемента в РП выражается в виде короткого периода синхронной активности, когда почти каждый нейрон в популяции генерирует спайк. Нейроны, соответствующие нагруженному элементу, генерируют спайк популяции, остальные неспецифические нейроны остаются на уровне подпороговой или спонтанной активности. Происходит кратковременное усиление связей внутри популяции за счет популяционного всплеска, что приводит к возможности последовательной реактивации этого образа в памяти. Тормозные нейроны связаны с возбуждающими кластерами неструктурированным образом, что приводит к конкуренции между различными хранимыми элементами, которые

кодируются кластерами. Отмечено, баланс сил связей и силы внешнего воздействия важен для воспроизведения эффектов РП, а баланс возбуждения и торможения сети имеет решающее значение для формирования синхронной активности кластеров. Подробнее влияние параметров сети на эффекты РП рассмотрено в подразделе 3.5.1.

Таким образом показано, что сеть нейроподобных генераторов с кратковременной пластичностью воспроизводит известные для других моделей нейронов сетевые эффекты: синхронизация, конкуренция, эффекты рабочей памяти. Кратковременная пластичность способна приводить к повторяющейся синхронной активации в рекуррентной сети возбудимых элементов, что может лежать в основе механизмов генерации ритмов мозга, а также отвечать, например, за возникновение феномена рабочей памяти. Так как кратковременная пластичность позволяет избежать неограниченного нарастания активности в сети за счет эффекта синаптической депрессии, это позволяет наблюдать временное разделение синхронной активности нескольких популяций в глобальной сети.

3.5 Построение и настройка модели сети нейронов – пороговых интеграторов с частотной зависимостью связей.

3.5.1 Обнаружение условий существования коллективных режимов

Модель нейроподобного генератора на основе системы ФАПЧ описывается системой дифференциальных уравнений третьего порядка, и моделирование больших сетей таких генераторов требует больших затрат времени и ресурсов, чем при моделировании сетей с более простыми моделями, например моделью нейрона – порогового интегратора, используемой в модели синаптической рабочей памяти в работах [29, 30]. Также, более сложная динамика модели усложняет подбор баланса параметров для сетей с различным количеством элементов для воспроизведения эффектов рабочей памяти сети, поэтому далее исследуемые коллективные

динамические эффекты подробнее рассмотрены в сетях, состоящих из нейронов-пороговых интеграторов.

Проведено математическое моделирование динамики сети нейронов – пороговых интеграторов с частотной зависимостью связей под внешним воздействием белого гауссова шума, динамика которой описывается системой уравнений (11-15), параметры синаптических связей представлены в таблице 3.

Таблица 3 - Параметры синаптических связей в сети нейронов – пороговых интеграторов с частотной зависимостью связей (кратковременная пластичность)

Синаптические параметры	
J_{IE} – синаптическая эффективность от тормозного нейрона к возбуждающего	0.6 мВ
J_{EI} – синаптическая эффективность от возбуждающего нейрона к тормозному	0.2 мВ
J_{II} – синаптическая эффективность от тормозного нейрона к тормозному	0.6 мВ
J_b – базовый уровень соединений от возбуждающего нейрона к возбуждающему	0.02 мВ
J_p – потенцированный уровень соединений от возбуждающего нейрона к возбуждающему	2.7 мВ, 2.3 мВ

Архитектура моделируемой сети аналогична архитектуре, описанной в п. 3.3. Сеть состоит из 1000 элементов. Сеть содержит 8 кластеров, в каждом из которых

содержится 70 возбуждающих нейронов (1-560 нейроны), 20% сети – тормозные нейроны (801-1000 нейроны), остальные элементы сети – возбуждающие нейроны, не входящие в кластеры, вероятность установления синаптического контакта – 20%. Все соединения от возбуждающего к возбуждающему нейрону показывают эффект фасилитации, описываемый феноменологической моделью кратковременной пластичности [117]. Начиная с 5 секунды реализации на каждый кластер последовательно в течении 0.3 секунд воздействует внешняя стимуляция с амплитудой 30 мВ.

Синхронная активность в кластерах сети нейронов-пороговых интеграторов с частотно-зависимыми связями показано на рисунке 33 при $\tau_F = 3$, $\tau_D = 0.6$, $\mu_{ext} = 10$, $\sigma_{ext}^2 = 0.12$, где каждая точка обозначает возникновение спайка на определенном нейроне. Для каждого кластера синим цветом изображены графики изменения средних значений синаптической эффективности u в кластерах, красным – изменения средних значений синаптического ресурса x в кластерах. Аналогично, как при моделировании сети нейроподобных генераторов с частотно-зависимыми связями, за счет кратковременного усиления связей после последовательной стимуляции кластеров в них наблюдается синхронная активность отдельных нейронов – возникают популяционные спайки (бёрсты).

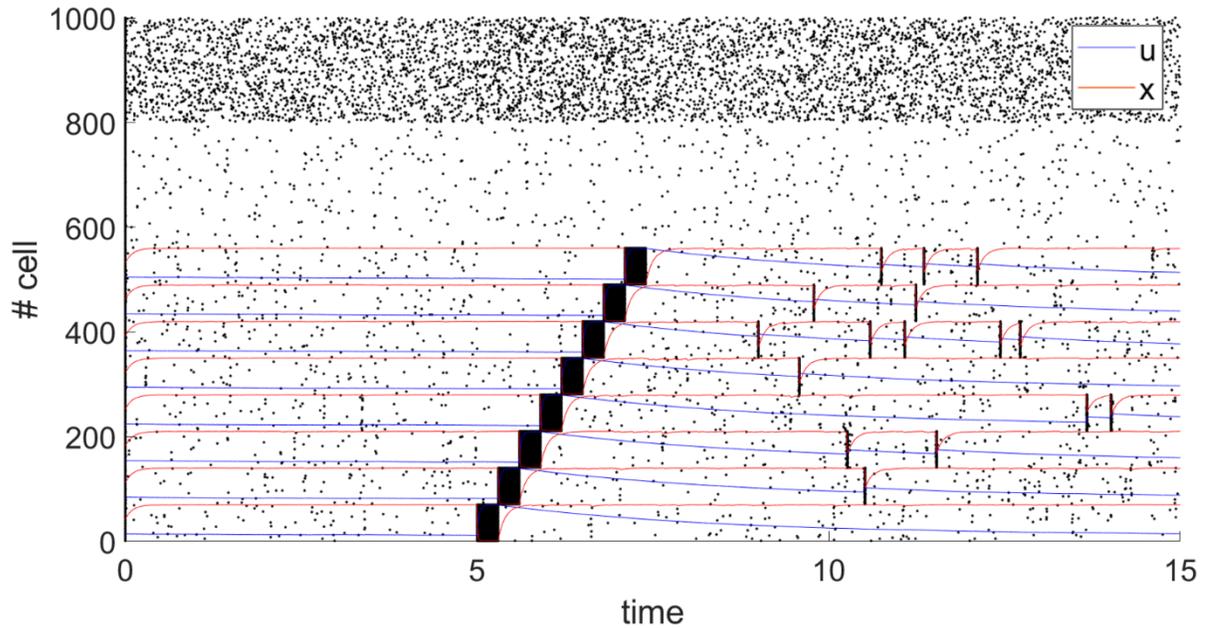


Рисунок 33. Синхронная активность в кластерах сети нейронов – пороговых интеграторов с частотно-зависимыми связями, $\tau_F = 3$, $\tau_D = 0.6$, $\mu_{ext} = 10$, $\sigma_{ext}^2 = 0.12$.

Подобранные параметры для рассматриваемой сети представлены в таблицах 1, 3. Для воспроизведения наблюдаемых коллективных эффектов необходимо соблюдать баланс сил связей в сети и параметров внешнего шумового воздействия. Небольшие отклонения параметров могут привести к отсутствию популяционных спайков, т.е. предъявляемые стимулы не будут храниться в сети, к объединению нескольких образов, или, например, к излишней спонтанной синхронной активности кластеров в сети до подачи образов в сеть. Например, популяционные спайки не появляются после последовательной стимуляции кластеров при меньшей силе связей внутри кластеров (рисунок 34) или при недостаточном среднем значении внешнего фонового воздействия (рисунок 35).

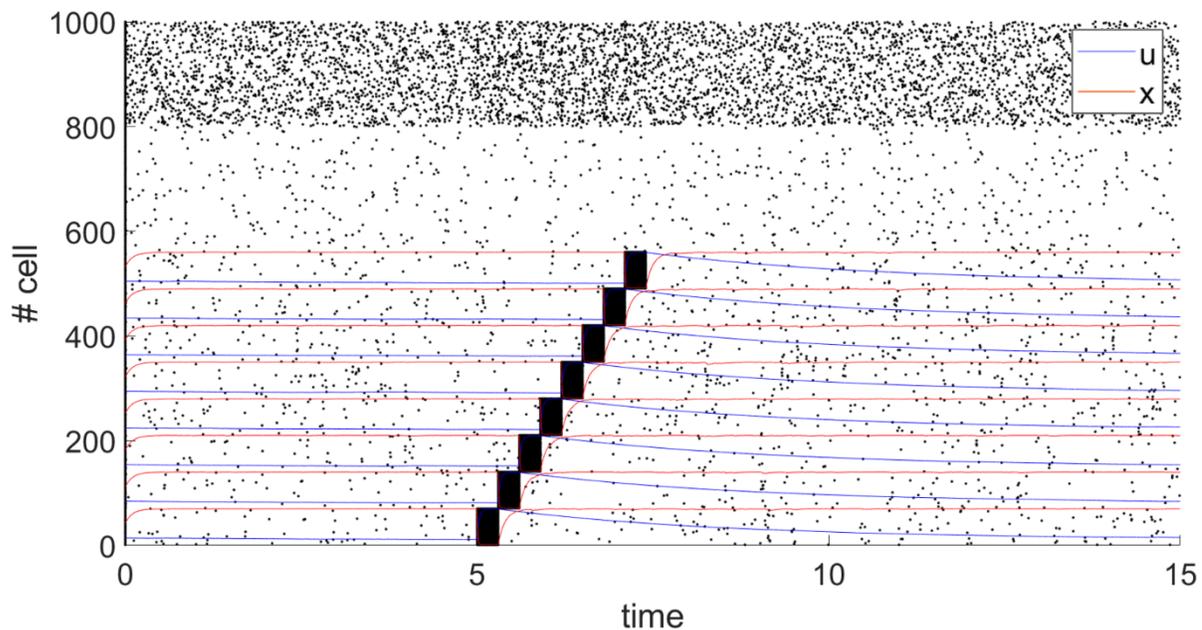


Рисунок 34. Отсутствие воспроизведения образов при меньшей связи внутри кластеров, $J_p = 2$.

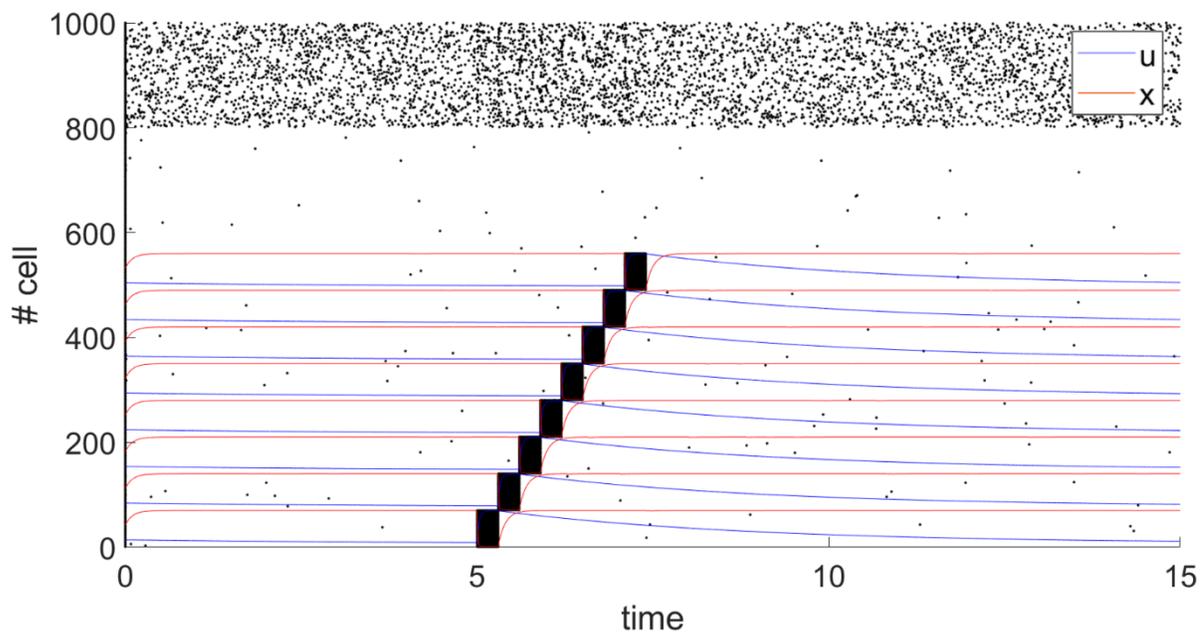


Рисунок 35. Отсутствие воспроизведения образов при недостаточном среднем значении внешнего шума, $\mu_{\text{ext}} = 9.4$.

Объединение нескольких предъявляемых стимулов в единый образ в памяти возникает за счет неправильных соотношений сил связи между возбуждающими нейронами, не принадлежащими одному кластеру, что также может приводить к спонтанной синхронной активности до подачи стимулов, как показано на рисунке 36.

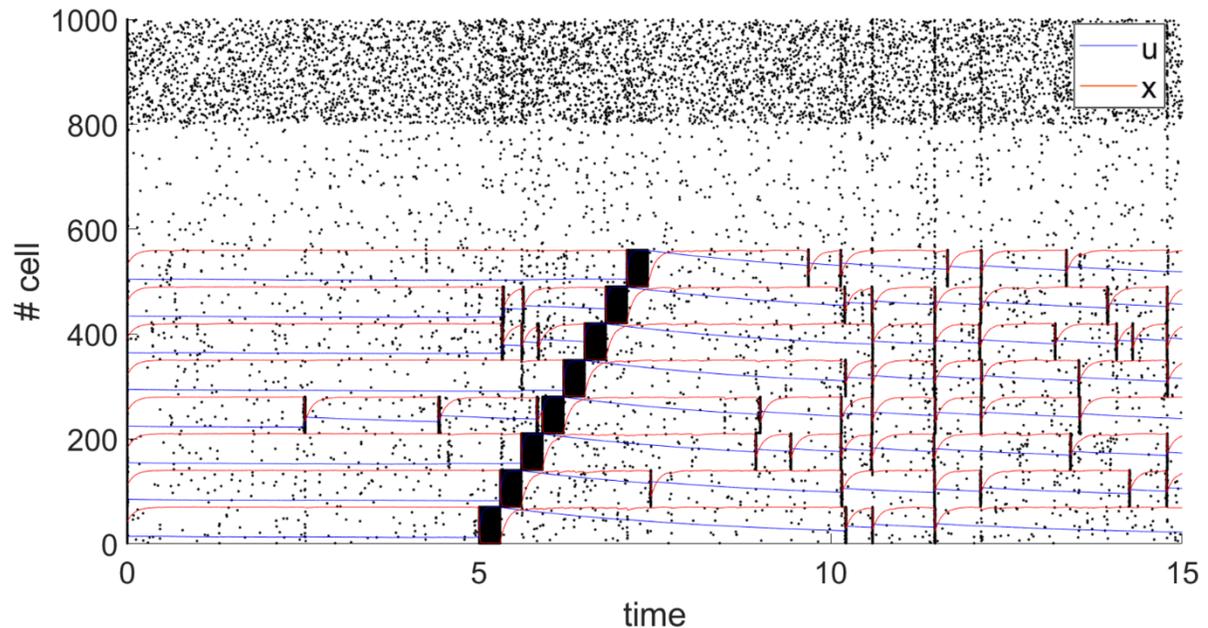


Рисунок 36. Объединение образов в памяти и спонтанная синхронная активность до подачи стимулов при большей силе связи между возбуждающими нейронами, не принадлежащими одному кластеру, $J_b = 0.14$.

При большем среднем значении внешнего шума наблюдается спонтанная синхронная активность в кластерах до подачи стимулов, как показано на рисунке 37.

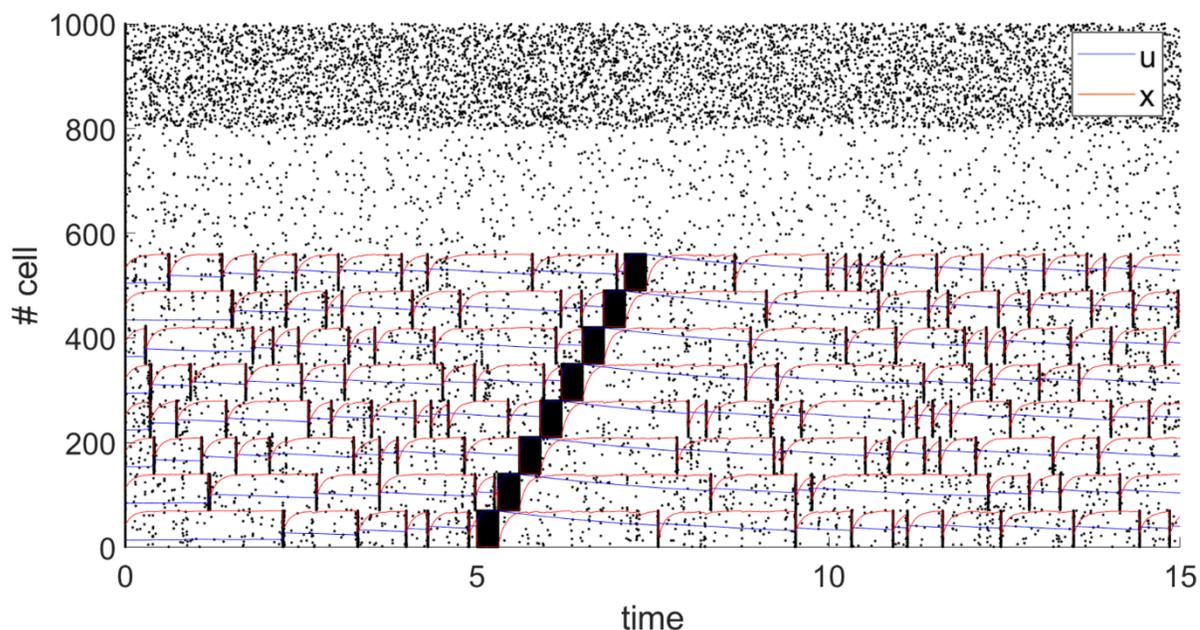


Рисунок 37. Появление спонтанной синхронной активности при большем среднем значении внешнего шума, $\mu_{\text{ext}} = 10.2$.

Это означает, что в такой сети синхронная активность кластеров появляется не за счет воздействия на кластер (загрузки образа в память), а за счет сильного воздействия внешнего шума. Дисперсия шума также влияет на активность сети и ее не отбалансированное значение может приводить как к избыточной активности, когда появляется спонтанная синхронная активность кластеров, так и к отсутствию синхронной активности кластеров после загрузки образов. Также, при большем среднем значении внешнего шума можно наблюдать одновременную синхронную активность соседних кластеров, что означает объединение образов в памяти. На рисунках 36, 37 остальные параметры зафиксированы и имеют значения, использованные ранее, как на рисунке 33.

Таким образом, что для воспроизведения синхронных коллективных режимов за счет механизмов кратковременной пластичности необходимо соблюдать баланс между параметрами сил связей и внешнего шума, при этом все соотношения важны.

3.5.2 Модель нейронной сети с перекрывающимися частотно-зависимыми связями

Одна из особенностей рассмотренной модели синаптической рабочей памяти – строгое разделение нейронной сети на кластеры, соответствующие представлениям разных элементов памяти, что является нереалистичным. Модель была модифицирована таким образом, чтобы некоторые возбуждающие нейроны одних кластеров имели потенцированные связи с нейронами других кластеров, т. е. репрезентации памяти перекрывались. Пример динамики сети с перекрывающимися кластерами, включая спонтанную активность и рабочую память, запускаемую загрузкой двух стимулов, представлен на рисунке 38, $J_p=2.3$, $\mu_{ext}=9.63$, $\sigma_{ext}^2 = 0.12$, $\tau_F = 3$, $\tau_D = 0.6$. Спайки 600 нейронов показаны точками; нейроны расположены в таком порядке, что первые 560 нейронов кодируют два элемента, хранящихся в сети. Серая заштрихованная область отмечает 4 нейрона, принадлежащих к обоим кластерам.

Сеть на рисунке 38 содержит два кластера возбуждающих нейронов, в том числе по 4 нейрона, принадлежащих обоим кластерам (1.4% от размера кластера).

Для каждого кластера усредненные значения переменных кратковременной синаптической пластичности u и x показаны синим и красным цветом соответственно. Серым цветом отмечена область пересечения кластеров. Через 5 секунд спонтанной активности от начала моделирования каждый кластер последовательно стимулируется внешним током 30 мВ в течение 0.3 секунды. После загрузки двух элементов в рабочую память они представляются как временная фасилитация в кластерах и их синхронная активность.

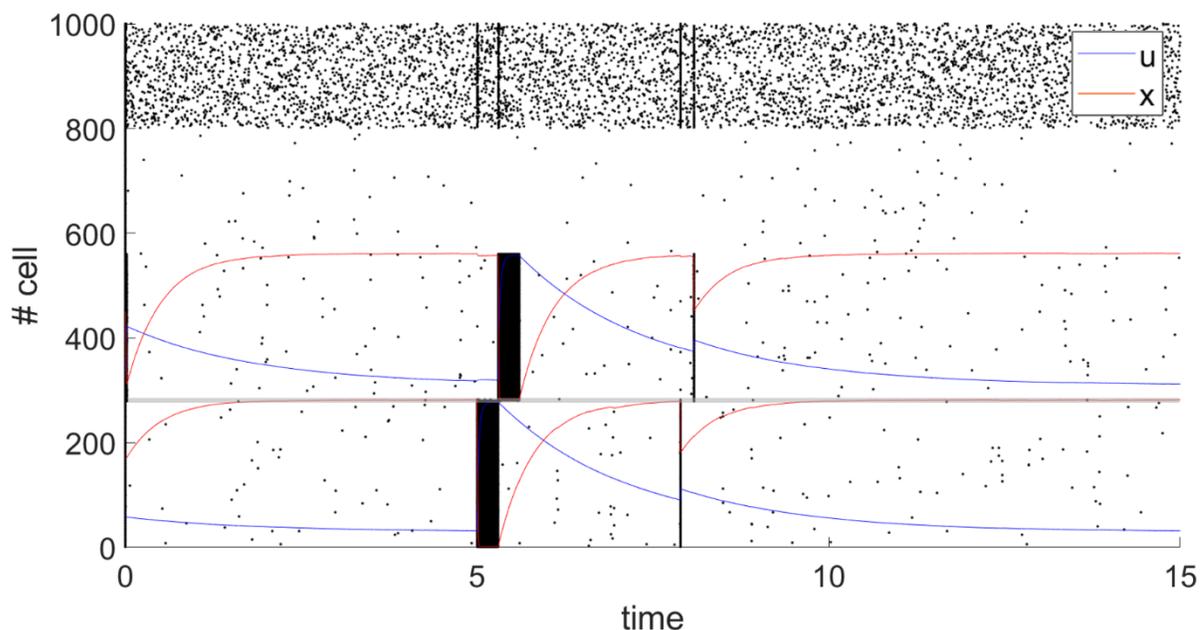


Рисунок 38. Синхронная активность в кластерах сети нейронов-пороговых интеграторов с частотно-зависимыми перекрывающимися связями.

Несмотря на наличие сильных связей нейронов одного кластера с нейронами из другого кластера, различие между кластерами сохраняется, и популяционные спайки одного кластера не активируют нейроны другого кластера через перекрывающиеся связи. Таким образом, модель является грубой и не требует жесткого разграничения кластеров. Следовательно, все результаты для непересекающихся представлений памяти можно адаптировать к перекрывающимся.

3.5.3 Исследование емкости рабочей памяти сети

Объем рабочей памяти сильно ограничен, и ограничивается всего несколькими элементами [118], а точность извлечения из памяти ухудшается, когда набор элементов, подлежащих запоминанию, слишком велик [119]. Часто предполагается, что мозг обладает специальным буфером, называемым «фокусом внимания», где элементы памяти могут временно храниться в течение коротких периодов времени, и емкость РП соответствует размеру этого буфера [120–122].

Емкость рабочей памяти в мозге нелегко определить экспериментально, потому что информация сохраняется несколькими механизмами. Эксперименты должны быть тщательно спланированы, чтобы предотвратить или контролировать стратегии обработки (например, молчаливое повторение элементов, которые необходимо запомнить, или объединение нескольких элементов в один элемент памяти по любому мнемоническому правилу) [81, 120, 123]. Другим способом определения емкости РП в психологическом эксперименте являются непрерывные процедуры, когда испытуемый не знает, когда закончится предъявляемый набор, и должен вспомнить как можно больше объектов из конца списка [124]. Экспериментальная оценка пропускной способности рабочей памяти до сих пор остается проблемой [125].

В математическом моделировании также широко обсуждается определение емкости рабочей памяти. Максимальная емкость модели рабочей памяти с постоянной активностью зависит от характеристик сети, но, по-видимому, не имеет фундаментального верхнего предела [102]. В работе [101] предположено, что емкость рабочей памяти оценивается как отношение гамма- и тета-частот, что согласуется с более ранними психофизическими оценками [118]. В рамках синаптической теории рабочей памяти, предложенной в [29], пропускная способность РП анализировалась с точки зрения основных синаптических параметров сети [30].

В качестве оптимального показателя, характеризующего сетевую динамику и синхронность, выбрана емкость сети, а именно количество кластеров, в которых

наблюдается синхронная активность в период задержки после предъявления стимула. Рассмотрено влияние параметров сети на емкость РП.

Емкость определялась как количество кластеров, в которых наблюдается синхронная активность в течение 5 секунд после полного прекращения внешней стимуляции и спустя секунду для каждой популяции, чтобы устранить эффекты переходных процессов. При этом рассматриваемая сеть не имела спонтанной реактивации синхронных разрядов в течение периода до стимуляции. Для заданных параметров среднего значения и дисперсии фонового шума моделировалось 10 различных реализаций, затем считалось среднее значение емкостей реализаций, в которых отсутствовала синхронная активность кластеров в течение периода до стимуляции и в которых популяционный разряд активировался только в одном кластере. Например, в приведенной симуляции на рисунке 33 емкость составляет 7.

На рисунках 39, 40 показаны полученные зависимости емкости памяти сети от времен синаптической пластичности при силах связи внутри кластеров $J_p = 2.7$ (рисунок 12) и $J_p = 2.3$ (рисунок 13) и параметрах внешнего воздействия: среднего значения $\mu_{ext} = 10$ и дисперсии фонового воздействия $\sigma_{ext}^2 = 12$.

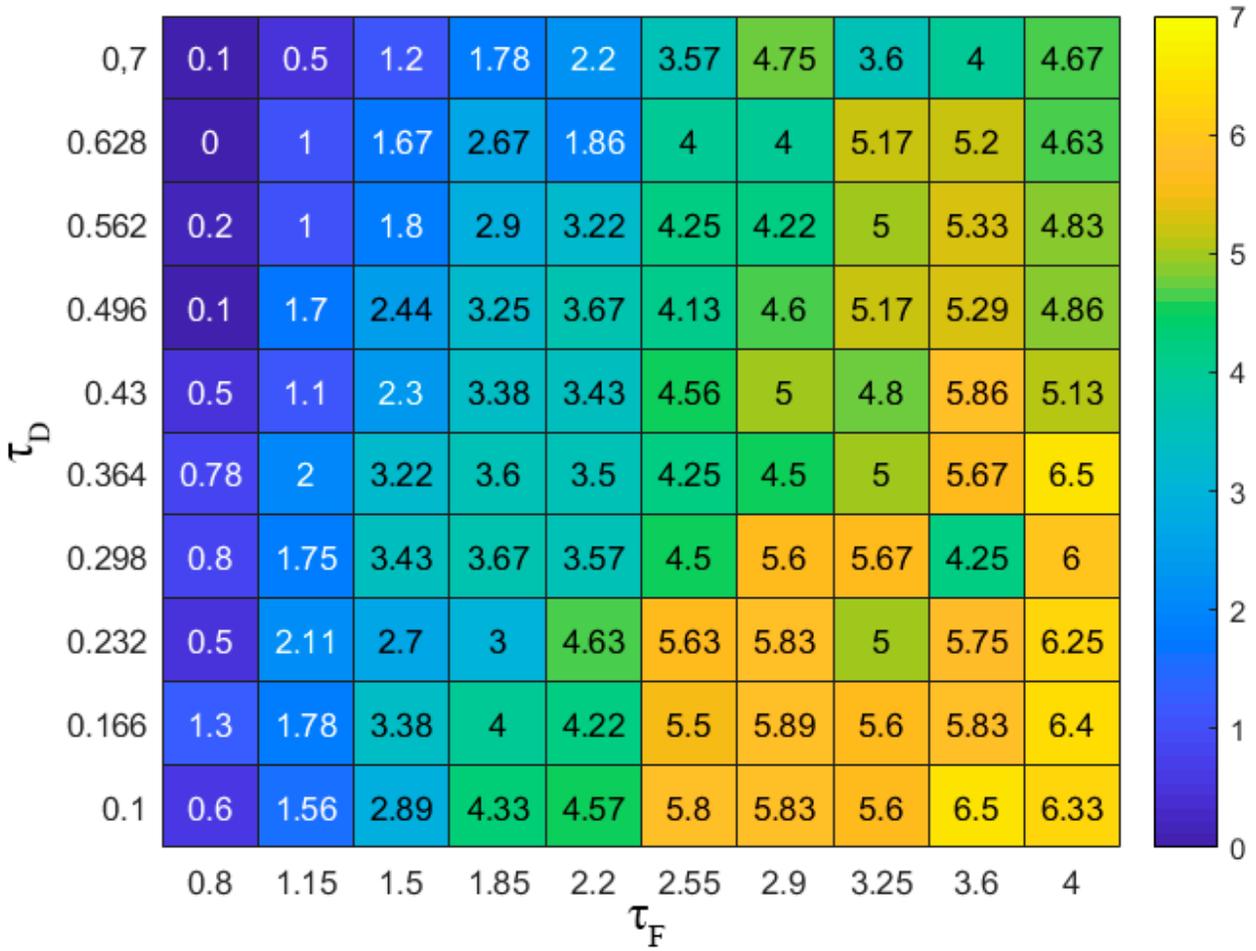


Рисунок 39. Зависимость емкости рабочей памяти сети от времен синаптической пластичности, $J_p = 2.7$.

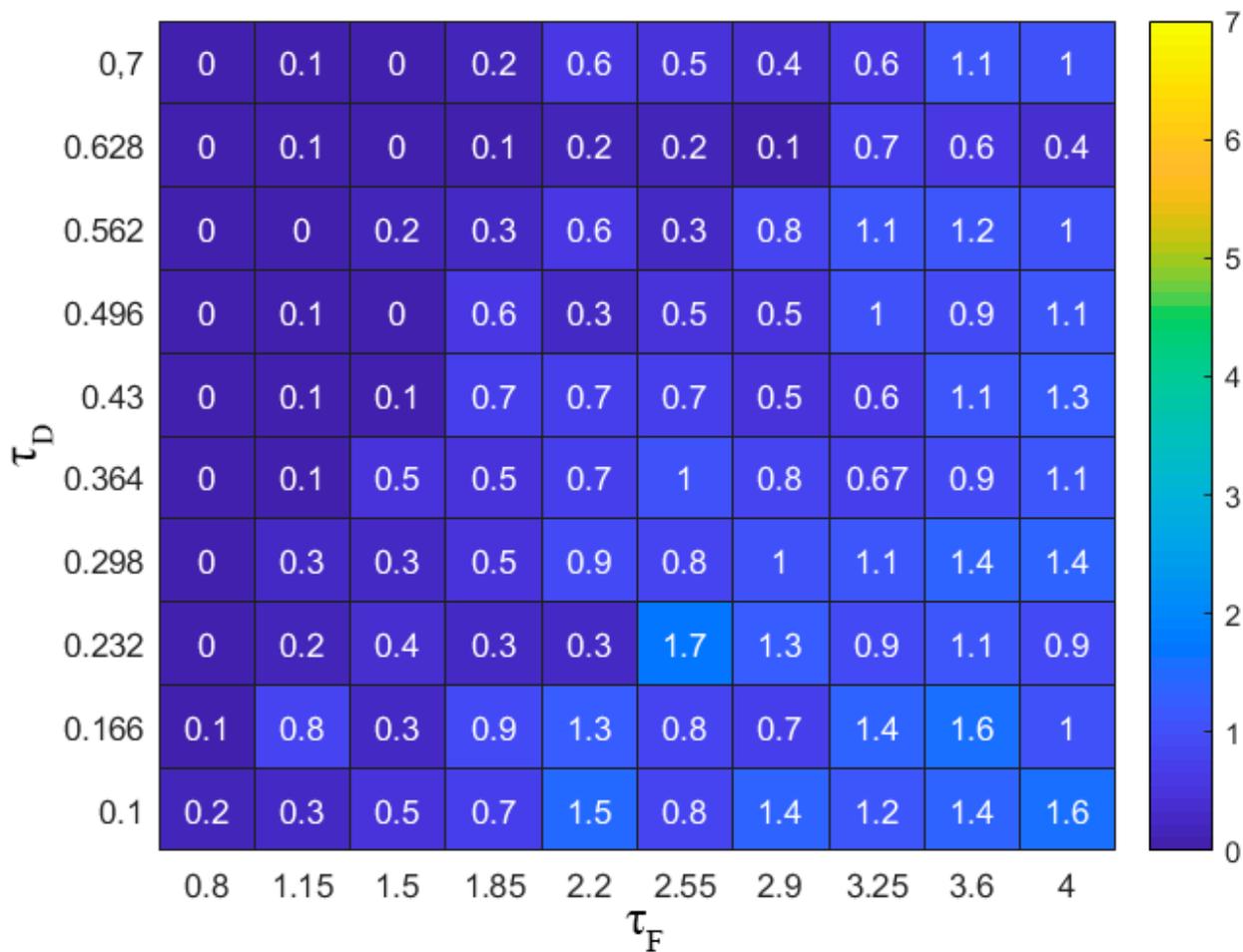


Рисунок 40. Зависимость емкости рабочей памяти сети от времен синаптической пластичности, $J_p = 2.3$.

Из рисунков 39, 40 видно, что при увеличении параметра времени восстановления уровня кальция τ_F значение емкости увеличивается в среднем. Время восстановления нейротрансмиттеров τ_D показывает противоположную роль в полученных результатах: при фиксированном τ_F емкость увеличивается, а τ_D становится ниже. Этот результат частично противоречит выводам, приведенным в работе [30]: «емкость РП в основном увеличивается с постоянной времени синаптической депрессии», но «увеличение постоянной времени синаптической депрессии выше определенного значения приводит сеть в режим, при котором

невозможны никакие популяционные спайки и, следовательно, РП разрушается». Наши результаты показывают, что такого противоречия в роли времени синаптической депрессии τ_D нет.

Увеличение потенцированного уровня соединений J_p от возбуждающего нейрона к возбуждающему приводит к увеличению емкости в среднем, при этом зависимость от времен синаптической пластичности сохраняется. Небольшие изменения параметров сил связей между остальными нейронами также приводят к изменению емкости сети в среднем.

Проведено исследование влияния среднего значения, дисперсии фоновой активности в моделируемой сети на емкость сети. Получены зависимости емкости памяти сети при различных комбинациях среднего значения μ_{ext} и дисперсии фонового воздействия σ_{ext}^2 при фиксированных значениях параметров времен синаптической пластичности $\tau_F = 3.6$, $\tau_D = 0.1$ (рисунок 41).

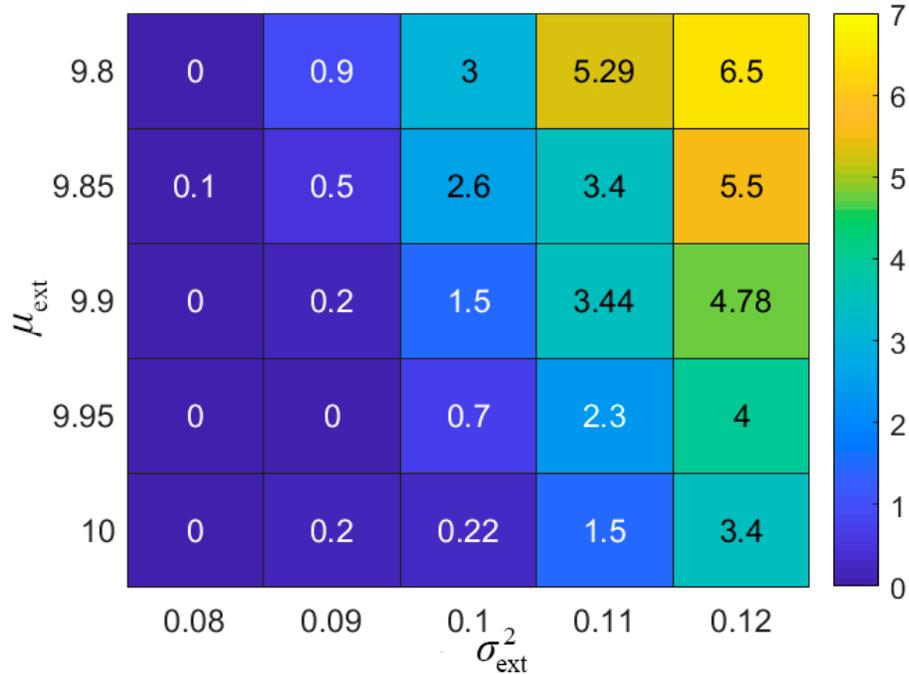


Рисунок 41. Зависимость емкости памяти сети от параметров внешнего шумового воздействия.

Результаты исследования показали, что уменьшение общей активности сети за счет уменьшения параметров среднего значения и дисперсии фонового воздействия шума приводит к уменьшению емкости в среднем, при этом зависимость от времени восстановления уровня кальция τ_F и времени восстановления нейропередатчиков τ_D , приведенная на рисунках 39, 40, сохраняется. Емкость уменьшается до нуля при снижении глобальной сетевой активности в результате более низких значений как среднего значения, так и дисперсии фонового шумового возбуждения. Зависимость емкости рабочей памяти от фонового возбуждения позволяет эффективно «настроить» систему на требуемую емкость.

Рассмотрена емкость сети, имеющая 5,5% перекрытия кластеров в исследуемой модели с восемью элементами, загружаемыми в память. Рассчитанная емкость в зависимости от τ_F и τ_D получена для перекрывающихся кластеров при $J_p = 2.3$, $\mu_{ext}=10$, $\sigma_{ext}^2 = 0.12$ (рисунок 42), все остальные параметры как на рисунке 40.

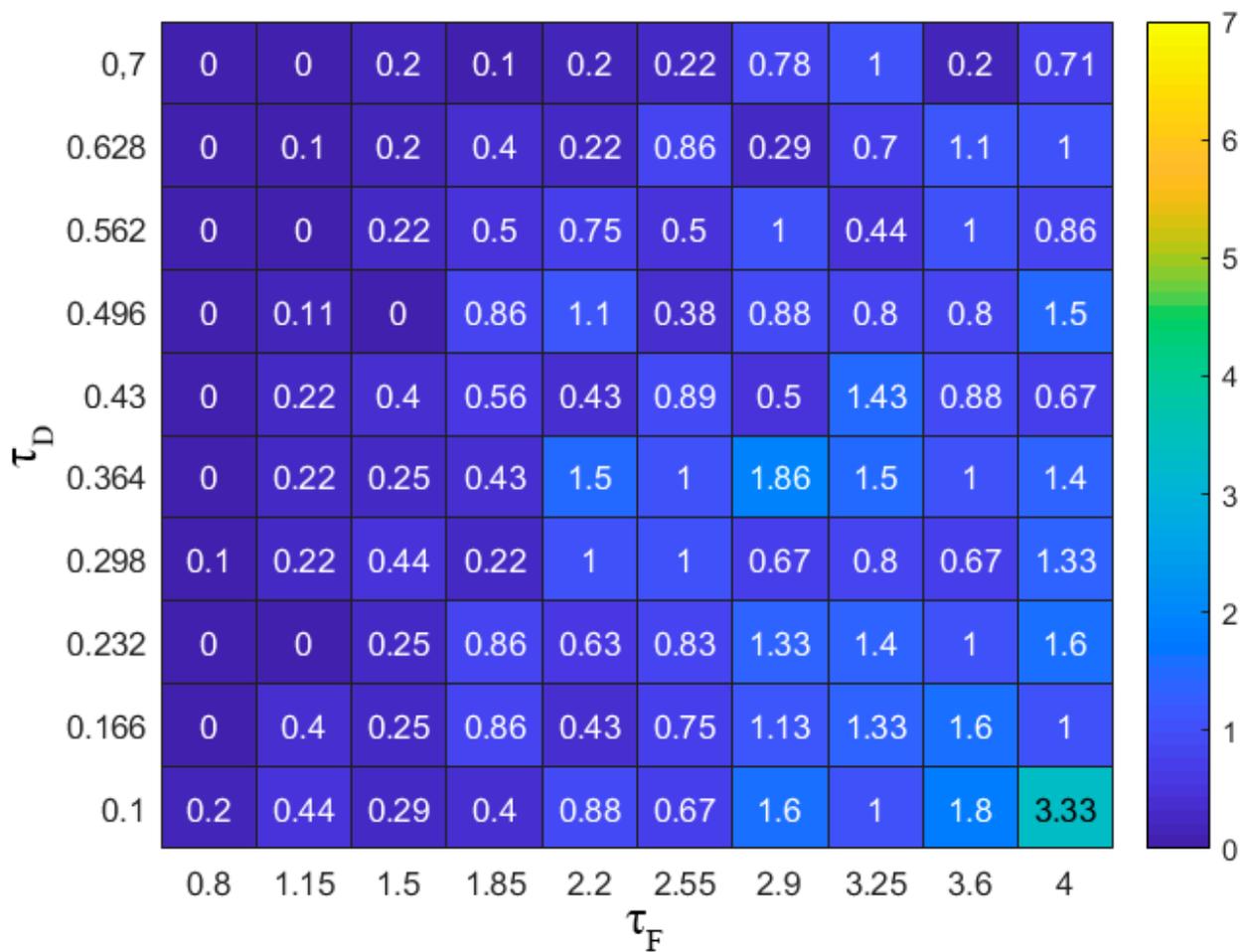


Рисунок 42. Емкость рабочей памяти сети с перекрывающимися связями, $J_p = 2.3$.

Зависимость емкости рабочей памяти для перекрывающихся кластеров от параметров синаптической пластичности качественно похожа на зависимости, полученные без перекрытия (рисунки 39, 40).

3.6 Выводы по главе 3

1. Для воспроизведения синхронных коллективных режимов в сети необходимо соблюдать соотношения между параметрами сил связей и внешнего шума, при этом все соотношения важны. Баланс возбуждения и торможения сети имеет решающее значение для формирования синхронной активности кластеров.

2. Кратковременная пластичность способна приводить к повторяющейся синхронной активации в рекуррентной сети возбудимых элементов, что может лежать в основе механизмов генерации ритмов мозга, а также отвечать, например, за возникновение феномена рабочей памяти. Кратковременная пластичность позволяет избегать неограниченного нарастания активности в сети за счет эффекта синаптической депрессии, это позволяет наблюдать временное разделение синхронной активности нескольких популяций в глобальной сети.

3. Значение емкости рабочей памяти импульсной нейронной сети увеличивается в среднем при увеличении параметра времени восстановления уровня кальция или при уменьшении параметра времени восстановления нейротрансмиттеров. Увеличение фонового воздействия шума за счет увеличения параметров среднего значения и дисперсии также приводит к увеличению емкости в среднем.

4. Исследована аналогичная модель, с перекрывающимися кластерами, т.е. когда нейроны одного кластера имеют потенцированные связи с нейронами других кластеров. Показано, что модель является грубой и не требует жесткого разграничения кластеров и все результаты для непересекающихся представлений памяти можно адаптировать к перекрывающимся. Зависимость емкости рабочей памяти для перекрывающихся кластеров от параметров синаптической пластичности качественно совпадает с зависимостями, полученные без перекрытия.

Глава 4. Коллективная динамика импульсной нейронной сети с фазовой и частотной зависимостями связей

4.1 Модель нейронной сети с фазовой зависимостью связей (STDP)

Процессы кодирования памяти в нейронных сетях связаны с формированием пространственно-временных структур [126, 127]. Для отражения процессов формирования связей при кодировании информации Хэбб постулировал правила усиления связи при многократном повторении причинно-следственных связей в возникновении импульсов двух взаимодействующих нейронов, и ослабления – в обратном случае [34]. Модель пластичности, отражающая более долговременные изменения и основанная на правиле Хэбба, отражает зависимость от фазовых соотношений между импульсами взаимодействующих нейронов, а точнее – от времен этих импульсов, поэтому получила название модели пластичности, зависящей от времен импульсов – STDP (spike-timing-dependent plasticity) [31-33]. Такой тип пластичности приводит к долговременным изменениям в силе взаимодействия между узлами и способен перестраивать архитектуру связей в сети [35]. Механизмы STDP, которая представляет собой фазовую зависимость связей, позволяют формировать такие структуры. STDP показывает изменение синаптических связей в зависимости от относительного времени пресинаптических и постсинаптических импульсов (спайков). При STDP повторный пресинаптический импульс за несколько миллисекунд до постсинаптического импульса приводит к усилению синаптической передачи между двумя нейронами, при обратном порядке импульсов связь между нейронами ослабевает. При этом величина изменения веса связи зависит от временной задержки [128]. Схема представлена на рисунке 43.

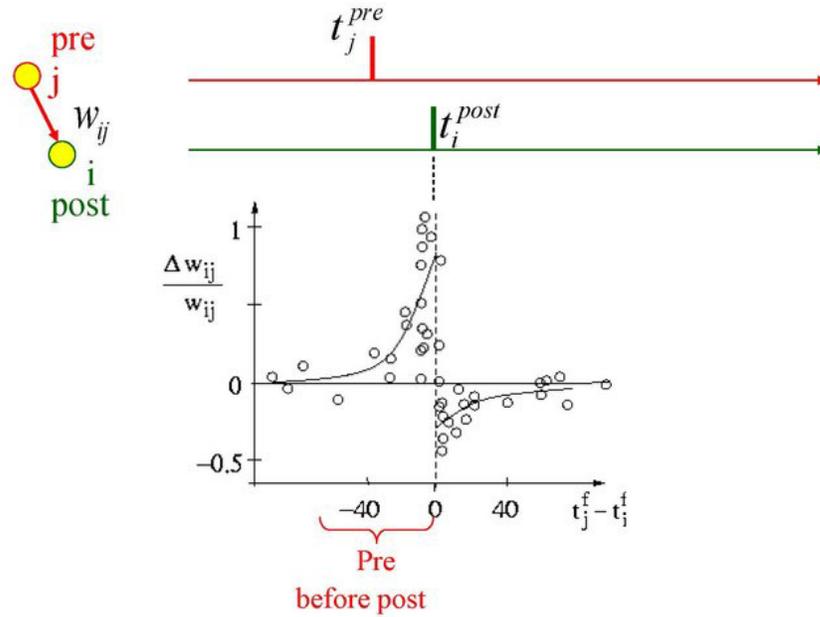


Рисунок 43. Схема фазовой зависимости связей (STDP) [128].

В модели с фазовой зависимостью связей рекуррентный ток $I_i^{(rec)}(t)$ – сумма постсинаптического тока от всех других нейронов, связанных с нейроном i , описывается уравнением (18):

$$I_i^{(rec)}(t) = \sum_j \widehat{J}_{ij}(t) \quad (18)$$

где $\widehat{J}_{ij}(t)$ – мгновенная эффективность синапса, соединяющего нейрон j с нейроном i .

Мгновенная эффективность синапса:

$$\widehat{J}_{ij}(t) = J_{ij} \omega_{ij}(t), \quad (19)$$

где J_{ij} – абсолютная синаптическая эффективность между возбуждающими нейронами, для остальных нейронных связей - $\widehat{J}_{ij} = J_{ij}$, ω_{ij} – вес связи, направленной от пресинаптического нейрона j к постсинаптическому нейрону i .

В работах [35, 129] динамика синаптического веса ω_{ij} регулируется STDP с двумя локальными переменными и описывается уравнениями (20):

$$\begin{aligned}\frac{ds_i}{dt} &= -\frac{s_i}{\tau_s} + \sum_i \delta(t - t_i), \\ \frac{ds_j}{dt} &= -\frac{s_j}{\tau_s} + \sum_j \delta(t - t_j - \tau_{ij}), \\ \frac{d\omega_{ij}}{dt} &= \lambda[(1 - \omega_{ij})s_j \delta(t - t_i) - \alpha \omega_{ij} s_i \delta(t - t_j - \tau_{ij})],\end{aligned}\quad (20)$$

где s_i и s_j – переменные, отслеживающие импульсы на постсинаптическом и пресинаптическом нейроне соответственно, $\tau_s=10$ мс – характерное время спада локальных переменных, $\lambda=0,001$ – скорость обучения, $\alpha=5$ – параметр асимметрии, τ_{ij} – это временная задержка передачи спайка между нейронами j и i . Пресинаптический импульс, срабатывающий в момент времени t_j и достигающий нейрона i в момент времени $t_j + \tau_{ij}$, вызывает уменьшение веса, пропорциональное величине постсинаптического следа s_i . Точно так же постсинаптический импульс в t_i вызывает усиление веса, пропорциональное значению пресинаптического следа s_j . Весовые функции подчиняются правилу мультипликативного обновления [26, 67].

Для упрощения в работе используются уравнения (21), полученные из уравнений (20) посредством пренебрежения временной задержкой передачи импульса между нейронами j и i :

$$\begin{aligned}\frac{ds_i}{dt} &= -\frac{s_i}{\tau_s} + \sum_i \delta(t - t_i), \\ \frac{ds_j}{dt} &= -\frac{s_j}{\tau_s} + \sum_j \delta(t - t_j), \\ \frac{d\omega_{ij}}{dt} &= \lambda[(1 - \omega_{ij})s_j \delta(t - t_i) - \alpha \omega_{ij} s_i \delta(t - t_j)].\end{aligned}\quad (21)$$

Внешние токи моделируются как гауссовский белый шум (15).

Механизм фазовой зависимости связей продемонстрирован на двух нейронах-пороговых интеграторов с двунаправленной связью. Проведено математическое моделирование двух взаимодействующих нейронов – пороговых интеграторов, связи которых описаны моделью долговременной пластичности STDP, т.е. динамика сети из двух возбуждающих нейронов описывается системой (12, 15, 18, 19, 21). Расчетное время моделирования – 100 секунд, $\mu_{ext} = 12$, $\sigma_{ext} = 0.05$, $\tau_F = 2.9$, $\tau_D = 0.43$, $J_{ij} = 10$. Параметры одиночных нейронов и кратковременной динамики сети представлены в таблице 1.

На рисунке 44 представлен график изменения весов связи между двумя нейронами (синим - от 1 нейрона ко 2 нейрону, ω_{12} и красным - от 2 нейрона к 1 нейрону, ω_{21}). Из рисунка 44 видно, что по мере взаимодействия нейронов значения весов связей между ними увеличиваются в среднем, при этом поочередно становятся больше другого.

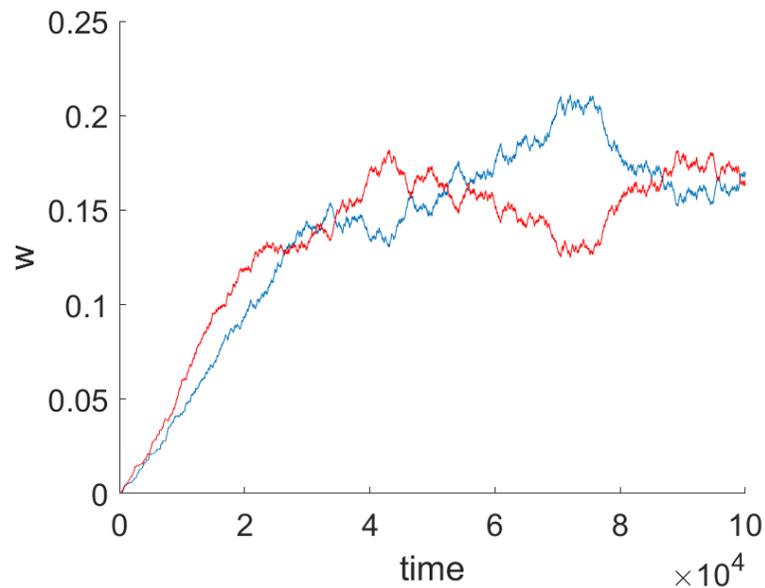


Рисунок 44. Изменения весов связи между нейронами.

На рисунке 45 изображены осциллограммы потенциалов на первом (синим) и втором (красном) нейронах в интервале расчетного времени с 1 по 2 секунду (рисунок

45 *a*) и с 99 по 100 секунду (рисунок 45 *б*). Колебания первого и второго нейрона становятся синхронными (рисунок 45 *б*) за счет усиления связей между ними.

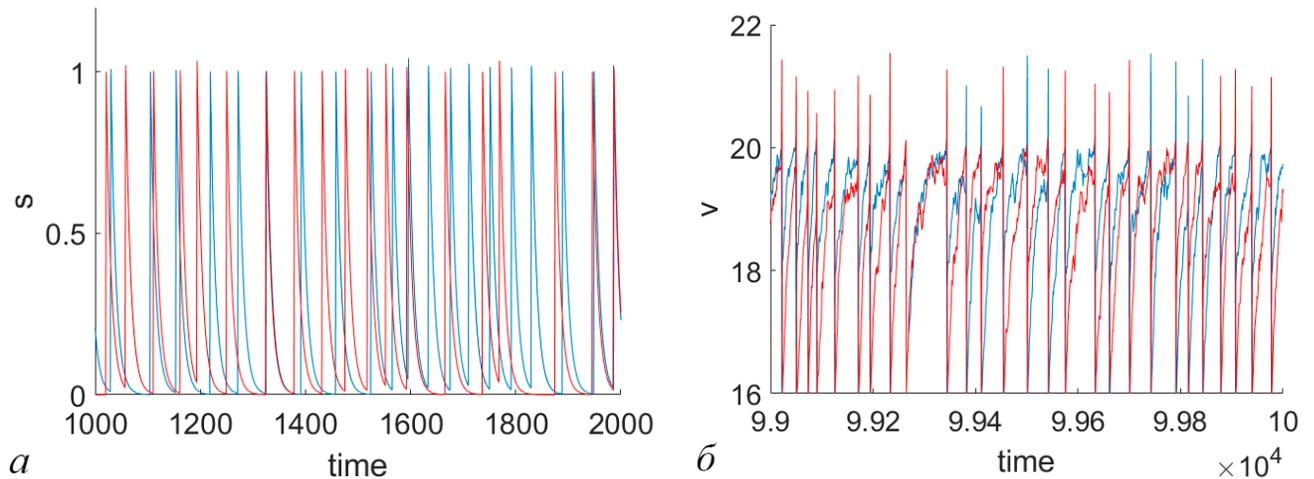


Рисунок 45. Изменения потенциалов на нейронах в интервале расчетного времени; *a* - с 1 по 2 секунду; *б* - с 99 по 100 секунду.

На рисунке 46 изображены графики изменения переменных, отслеживающих импульсы на первом (синим) и втором (красном) нейронах в интервале расчетного времени с 1 по 2 секунду (рисунок 46 *a*) и с 99 по 100 секунду (рисунок 46 *б*).

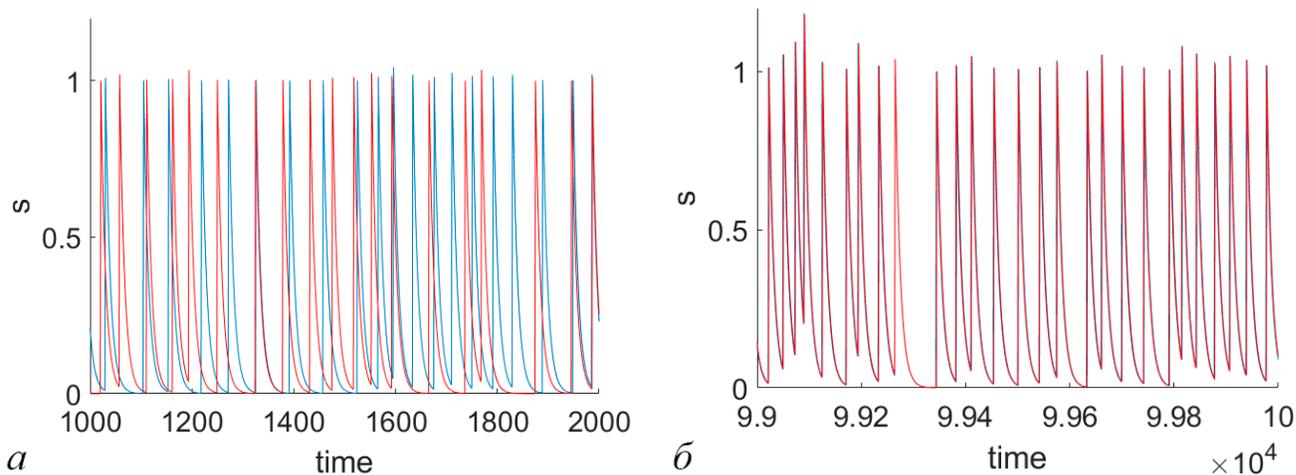


Рисунок 46. Изменения переменной s в интервале расчетного времени; a - с 1 по 2 секунду; b - с 99 по 100 секунду.

В начале взаимодействия импульсы происходят в разное время (рисунок 46 a), однако со временем за счет усиления связей устанавливается синхронизация между нейронами (рисунок 46 b).

4.2 Построение и настройка модели сети с фазовой зависимостью связей (STDP)

Продемонстрировано формирование кластеров за счет механизмов STDP с помощью рекуррентной сети, состоящей из возбуждающих и тормозных нейронов-пороговых интеграторов в возбуждимом режиме. Тормозные нейроны связаны с возбуждающими нейронами вероятностным образом (рисунок. 47 a). Все связи между возбуждающими нейронами проявляют усиленную передачу, описанную феноменологической моделью STDP.

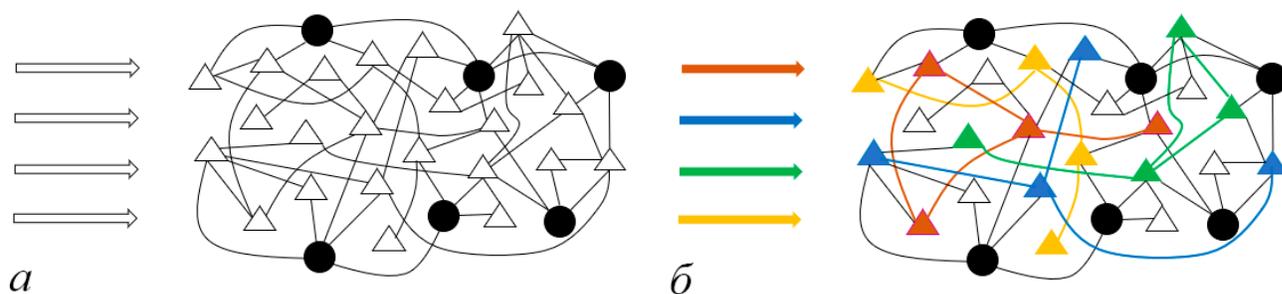


Рисунок 47. Процесс формирования кластеров за счет механизмов STDP посредством синхронной стимуляции в течение некоторого времени группы возбуждающих случайно связанных нейронов; *а* - архитектура сети до стимуляции. Белые треугольники — возбуждающие нейроны, связанные случайным образом. Черные круги — тормозные нейроны с неструктурированными связями со всей сетью; *б* - архитектура сети после стимуляции. Цветные треугольники — возбуждающие нейроны, образующие кластеры, каждый цвет соответствует одному сформированному кластеру. Белые треугольники — неселективные возбуждающие нейроны. Черные кружки — тормозные нейроны с неструктурированными связями со всей сетью.

Некоторые группы возбуждающих нейронов через несколько секунд спонтанной активности последовательно стимулируются постоянным внешним током (рисунок 47 *а*) до тех пор, пока средний вес в каждой стимулируемой группе не увеличится за счет усиления взаимодействия между нейронами при стимуляции. Нейроны в одной и той же стимулируемой группе сильно влияют друг на друга за счет внешней стимуляции, а веса связей между нейронами увеличиваются за счет механизмов STDP. Увеличение силы связей между нейронами с общим стимулом сильнее, чем с остальными нейронами, что приводит к образованию популяций, что соответствует запоминанию (рисунок. 47 *б*). Таким образом, кластеры формируются путем увеличения весов в стимулируемых группах.

Проведено математическое моделирование динамики сети, которая описывается системой уравнений (12, 15, 18, 19, 21). Параметры синаптических связей представлены в таблице 4.

Таблица 4 - Параметры синаптических связей в сети нейронов – пороговых интеграторов с фазовой зависимостью связей (STDP)

Синаптические параметры	
J_{IE} – синаптическая эффективность от тормозного нейрона к возбуждающего	2.4 мВ
J_{EI} – синаптическая эффективность от возбуждающего нейрона к тормозному	0.2 мВ
J_{II} – синаптическая эффективность от тормозного нейрона к тормозному	0.6 мВ
J_{EE} – синаптическая эффективность от возбуждающего нейрона к возбуждающему	2 мВ

Моделируемая сеть состоит из 100 нейронов. 80% сети – возбуждающие нейроны (1-80 нейроны), 20% сети – тормозные нейроны (81-100 нейроны), вероятность установления синаптического контакта – 80%. На рисунке 48 показана динамика сети в зависимости от времени при $\tau_F = 4000$ мс, $\tau_D = 298$ мс, $\mu_{ext} = 10$, $\sigma_{ext}^2 = 0.12$, где каждая точка обозначает возникновение спайка на определенном нейроне. С 5 секунды реализации в течение 0.376 секунды на группу из 27 возбуждающих нейронов (28-54 нейроны) действует стимул с амплитудой 30 мВ. Далее, через 15

секунд после окончания действия стимула, происходит аналогичное воздействие стимула на другую группу возбуждающих нейронов размером 27 (1-27 нейроны).

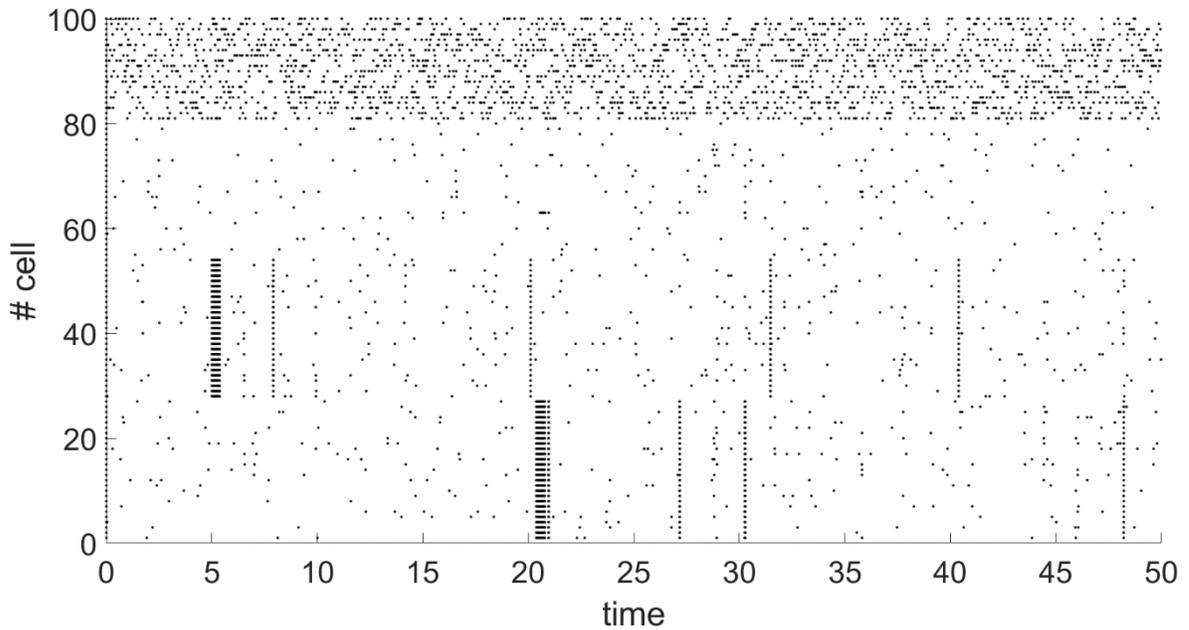


Рисунок 48. Формирование кластеров в нейронной сети с фазовой зависимостью связей и их синхронная активность, $\tau_F = 2.9$, $\tau_D = 0.43$, $\mu_{ext} = 10$, $\sigma_{ext}^2 = 0.12$.

За счет воздействия одного внешнего стимула на группу нейронов, нейроны демонстрируют почти идентичную активность. За счет того, что импульсы на различных нейронах происходят одновременно, происходит усиление связей между ними. При этом связи внутри группы с одинаковым стимулом усиливаются быстрее, чем с нейронами вне группы, что приводит к формированию кластеров. После окончания стимуляции наблюдается синхронная активность в кластерах за счет усиления связей, как видно на рисунке 48. При этом для остальных возбуждающих нейронов, не принадлежащих к сформированным кластерам (55-80), отсутствует синхронная активность. Отмечено, что для возникновения синхронной активности сформированных кластеров важны соотношения сил связей и уровень фонового шумового воздействия. Синхронная активность в сформированных кластерах может

не возникнуть, если связи в каждом сформированном кластере недостаточно усилились или амплитуда внешнего шума недостаточна.

Рассчитаны средние значения синаптических весов в зависимости от времени в группах нейронов, одновременно стимулируемых внешним током, и в группе остальных возбуждающих нейронов, не стимулируемых одновременно. На рисунке 49, б черным цветом показан график изменения среднего значения синаптического веса в группе нейронов 1-27, синим цветом – в группе нейронов 28-54, красным – в группе нейронов 55-80.

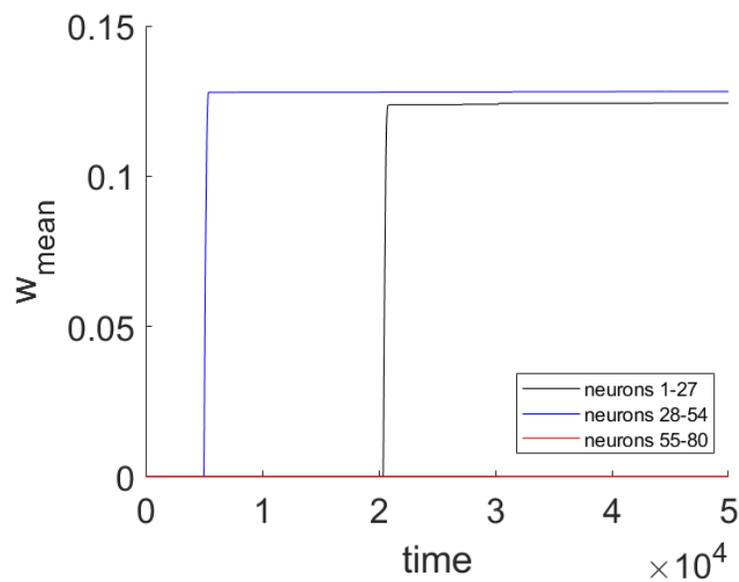


Рисунок 49. Графики изменения среднего значения синаптического веса для групп нейронов, одновременно стимулированных внешним током (черным цветом - нейроны 1-27, синим цветом - нейроны 27-54) и для возбуждающих нейронов, не стимулированных внешним током (красным цветом - нейроны 55-80).

Внутри стимулируемых групп нейронов происходит быстрое увеличение значения синаптического веса в момент подачи внешнего стимула (нейроны 1-27, 28-54), как показано на рисунке 49, что приводит к образованию кластеров. Как показано на рисунке 49, синаптические веса между возбуждающими нейронами, которые не

были одновременно стимулированы внешним током (нейроны 55-80), пренебрежимо мало изменились со временем. Таким образом, продемонстрировано, что за счет механизмов долговременной пластичности кластеры могут быть сформированы посредством синхронного воздействия стимула на группы нейронов.

4.3. Модель сети с учетом двух типов пластичности связей

Исследовано возникновение коллективных динамических эффектов в модели сети нейронов-пороговых интеграторов, учитывающей два типа пластичности: частотную и фазовую. В этом случае, рекуррентный ток описывается уравнением (13), а мгновенная эффективность синапса описывается уравнением (22):

$$\widehat{J}_{ij}(t) = J_{ij}u_j(t)x_j(t)\omega_{ij}, \quad (22)$$

где J_{ij} – абсолютная синаптическая эффективность связи между возбуждающими нейронами. Для остальных нейронных связей $\widehat{J}_{ij} = J_{ij}$. Внешние токи описываются уравнением (15).

В рассмотренной ранее в главе 3 нейронной сети с кратковременной пластичностью, которая представляет собой модель синаптической рабочей памяти, кластеры изначально сформированы. В модели нейронной сети с двумя типами пластичности кластеры, кодирующие запоминаемые элементы, предварительно не сформированы и могут формироваться при синхронной стимуляции группы нейронов за счет механизмов STDP. Таким образом, мы развиваем предыдущие исследования и предлагаем гибкую модель РП, основанную на синаптической теории, которая не требует предварительной настройки в отношении хранимого объекта.

Проведено математическое моделирование динамики сети случайно связанных возбуждающих и тормозных нейронов, синапсы возбуждающих нейронов демонстрируют два типа пластичности: долговременную (STDP) и кратковременную.

Динамика сети описывается системой уравнений (11-13, 15, 21, 22), параметры синаптической пластичности представлены в таблице 5.

Таблица 5. Параметры синаптических связей в сети нейронов – пороговых интеграторов с учетом частотной и фазовой зависимостью связей (кратковременная пластичность и STDP)

Синаптические параметры	
J_{IE} – синаптическая эффективность от тормозного нейрона к возбуждающего	0.6 мВ
J_{EI} – синаптическая эффективность от возбуждающего нейрона к тормозному	0.2 мВ
J_{II} – синаптическая эффективность от тормозного нейрона к тормозному	0.6 мВ
J_{EE} – синаптическая эффективность от возбуждающего нейрона к возбуждающему	15 мВ

Моделируемая сеть состоит из 1000 нейронов. 80% сети – возбуждающие нейроны (1-800 нейроны), 20% сети – тормозные нейроны (801-1000 нейроны), вероятность установления синаптического контакта – 20%. На рисунке 50 показана динамика сети в зависимости от времени при $\tau_F = 4000$ мс, $\tau_D = 298$ мс, среднее значение шума, воздействующего на возбуждающие нейроны $\mu_{ext_e} = 10.15$, среднее значение шума, воздействующего на тормозные нейроны $\mu_{ext_i} = 10$, $\sigma_{ext}^2 = 0.12$, где каждая точка обозначает возникновение спайка на определенном нейроне. Для каждого кластера синим цветом изображены графики изменения средних значений синаптической эффективности u в кластерах, красным – изменения средних значений

синаптического ресурса x в кластерах. С 5 секунды реализации последовательно на разные группы нейронов, в каждой из которой содержится 70 нейронов, в течение 0.3 секунд воздействует внешняя стимуляция с амплитудой 30 мВ.

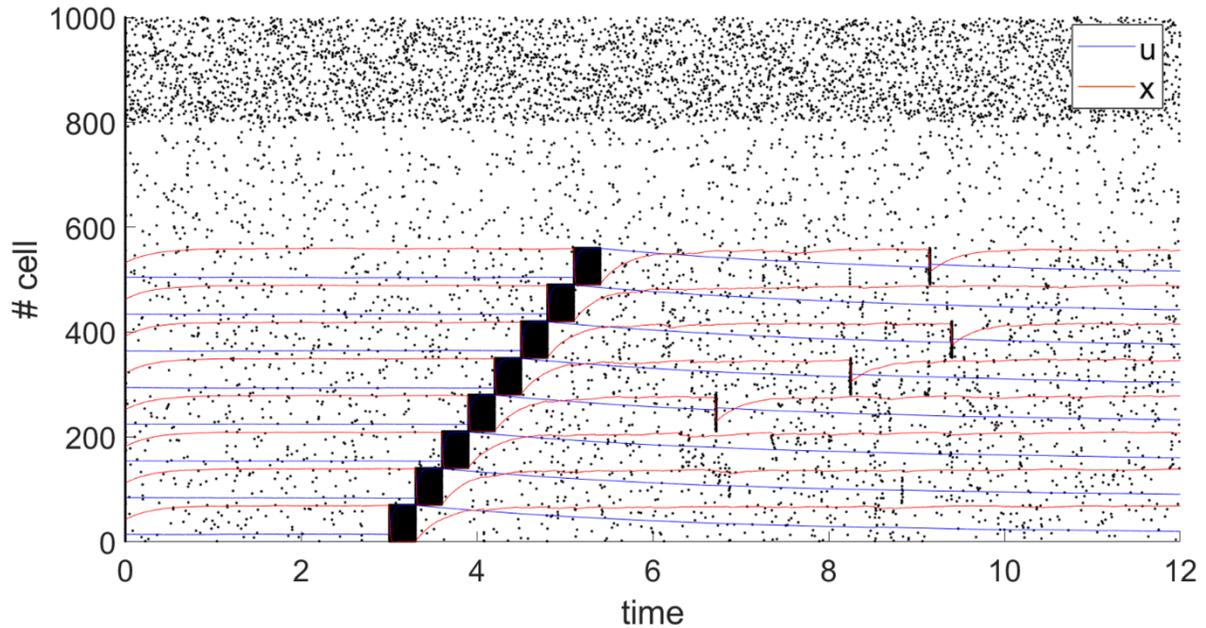


Рисунок 50. Формирование кластеров в нейронной сети с двумя типами пластичности связей и их синхронная активность, $\tau_F = 4$, $\tau_D = 0.298$, $\mu_{ext_e} = 10.15$, $\mu_{ext_i} = 10$, $\sigma_{ext}^2 = 0.12$.

Элементы загружаются в РП посредством внешней последовательной стимуляции определенных групп возбуждающих нейронов. Веса связей между нейронами в стимулируемых группах увеличиваются за счет усиления взаимодействия и механизмов STDP, при этом формируются кластеры, кодирующие запоминаемые элементы.

Рассчитаны средние значения синаптических весов в зависимости от времени некоторых группах нейронов, одновременно стимулированных внешним током, и в группе остальных возбуждающих нейронов, не стимулируемых одновременно. На рисунке 51 черным цветом показан график изменения среднего значения

синаптического веса в группе нейронов 1-70, синим – в группе нейронов 211-280, зеленым – в группе нейронов 491-560, красным — в группе нейронов 561-800.

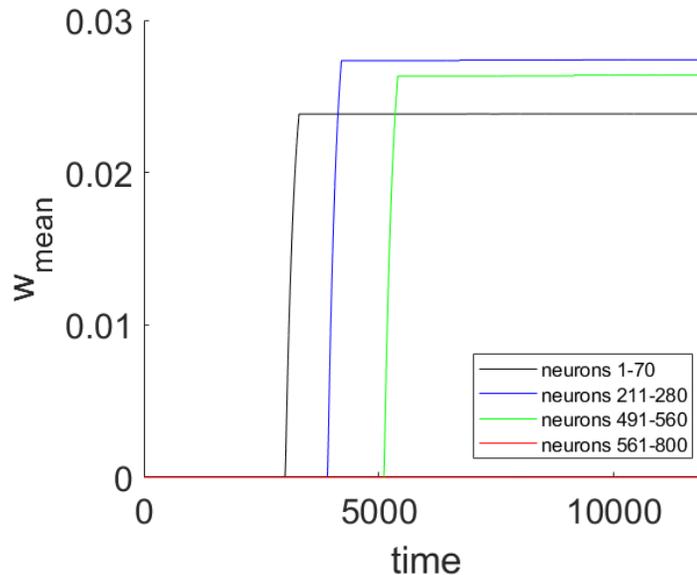


Рисунок 51. Графики изменения средней величины синаптического веса для некоторых групп нейронов, одновременно стимулированных внешним током (синим цветом - нейроны 1-70, черным цветом - нейроны 211-280, зеленым цветом - нейроны) и для возбуждающих нейронов, не стимулируемых внешним током (красным цветом - нейроны 561-800).

Быстрое увеличение значения синаптического веса связей внутри групп нейронов происходит в момент стимуляции внешним током (нейроны 1-70, 211-280, 491-560), как показано на рисунке 51. Для остальных возбуждающих нейронов 561-800 возбуждающих нейронов, которые не были одновременно стимулированы внешним током, синаптический вес при моделировании увеличивается незначительно, как показано на рисунке 51.

Отмечается увеличение веса связей внутри групп нейронов, которые последовательно стимулировались внешним током за счет механизмов STDP. Формируются кластеры нейронов, что соответствует запоминанию стимула. Таким

образом, кластеры, кодирующие загруженные элементы в сети в модели РП, могут быть предварительно сформированы путем синхронной стимуляции группы нейронов за счет механизмов STDP. Модель может запоминать любой внешний ввод, что делает ее гибкой.

Периодическая спонтанная реактивация хранимых элементов происходит за счет кратковременной пластичности после загрузки элементов в память, при этом синхронная активность вне сформированных кластеров отсутствует, как мы видим на рисунке 50.

Синхронная активность сформированных кластеров в сети с типом пластичности STDP возникает, если связи внутри кластеров становятся достаточно прочными. В сети с двумя типами пластичности сформированные кластеры, кодирующие запоминаемый образ, обладают синхронной активностью за счет кратковременной пластичности. При этом синхронная активность длится несколько секунд, что соответствует механизмам РП. Отмечено, что в сети с двумя типами пластичности баланс силы связи и внешнего шума также важен для воспроизведения эффектов РП, как и в сети с кратковременной пластичностью, а баланс возбуждения и торможения сети имеет решающее значение для формирования синхронной активности кластеров.

Таким образом, кластеры нейронной сети могут быть сформированы при синхронном воздействии стимула на группу элементов сети за счет механизмов пластичности, зависящей от времен импульсов (STDP). Далее, после загрузки образов в память, за счет кратковременной пластичности происходит периодическая спонтанная синхронная активность кластеров, то есть реактивация запомненных образов.

4.4 Выводы по главе 4

1. Фазовая зависимость связей (STDP) позволяет формировать долговременную структуру сети динамически во время работы сети. Кластеры в импульсной нейронной сети могут быть сформированы при синхронном воздействии стимула на группу нейронов за счет механизмов STDP.

2. Показано, что кластеры в синаптической модели рабочей памяти, кодирующие элементы, могут образовываться при внешней стимуляции группы нейронов в течение некоторого времени за счет механизмов STDP. После формирования кластеров за счет кратковременной пластичности происходит периодическая спонтанная синхронная активность кластеров, то есть реактивация запомненных образов. Таким образом, предложена гибкая синаптическая модель рабочей памяти с двумя типами пластичности – частотной и фазовой, которая не требует предварительной настройки в отношении хранимого объекта.

Заключение

Основные результаты, полученные в диссертационной работе, можно сформулировать следующим образом:

1. Проведен анализ состояний равновесия нейроподобного генератора на основе системы ФАПЧ. Показано, что в исследуемой системе при $\gamma = 0$ существует континуум негрубых состояний равновесия при любых значениях циклической фазовой переменной φ . Существует интервал значений φ с двумерным устойчивым многообразием, названный “устойчивым диапазоном”. Исследована возбудимость рассматриваемого генератора в ответ на одиночные импульсы и периодическое импульсное воздействие. Показано, что требуемая амплитуда стимула, необходимая для появления на генераторе надпорогового отклика, существенно зависит от начальных условий – его расположения на устойчивом диапазоне переменной. При этом ключевым фактором является площадь стимулирующего воздействия, которая может быть результатом воздействия нескольких импульсов.

2. Исследована сеть рассматриваемых возбудимых генераторов и формирование конкурентной динамики в сети с различной топологией. Характер конкурентной динамики в сети с двумя связанными кластерами и отрицательной межкластерной силой связи изменяется в зависимости от параметров сил связей и фонового воздействия: изменяется время доминирования кластеров и различие между силой их активности. Показана возможность наличия конкурентной кластерной динамики в сети с более реалистичной топологией: с положительной межкластерной силой связей с подсетью сторонних возбуждающих и тормозных элементов. При изменении параметров рассматриваемой сети изменяется характер конкуренции между кластерами.

3. Исследована роль кратковременной пластичности в коллективной динамике сети. Определены условия возникновения коллективных динамических эффектов: синхронизации, конкуренции, эффектов рабочей памяти сети. Кратковременная

пластичность способна приводить к повторяющейся синхронной активации в рекуррентной сети возбудимых элементов, что может лежать в основе механизмов генерации ритмов мозга, а также отвечать, например, за возникновение феномена рабочей памяти. Кратковременная пластичность позволяет избегать неограниченного нарастания активности в сети за счет эффекта синаптической депрессии, это позволяет наблюдать временное разделение синхронной активности нескольких популяций в глобальной сети.

4. Исследована емкость рабочей памяти импульсной нейронной сети с пластичными связями в зависимости от параметров синаптической пластичности и фонового шумового воздействия. Значение емкости рабочей памяти импульсной нейронной сети увеличивается в среднем при увеличении параметра времени восстановления уровня кальция или при уменьшении параметра времени восстановления нейротрансмиттеров. Увеличение фонового воздействия шума за счет увеличения параметров среднего значения и дисперсии также приводит к увеличению емкости в среднем.

5. Исследована возможность формирования заданной топологии за счет механизмов фазо-зависимой пластичности. Фазовая зависимость связей (STDP) позволяет формировать долговременную структуру сети динамически во время работы сети. Кластеры в импульсной нейронной сети могут быть сформированы при синхронном воздействии стимула на группу нейронов за счет механизмов STDP. Разработана модель нейронной сети с двумя типами пластичности: частотно-зависимой и фазо-зависимой, которая не требует предварительной настройки в отношении хранимого объекта. Проведена оценка вклада каждого из типов пластичности в возникновение известных типов коллективной динамики.

Список литературы

1. Barrat, A. Dynamical processes on complex networks / A. Barrat, M. Barthelemy, A. Vespignani. – Cambridge university press, 2008.
2. Albert, R. Statistical Mechanics of Complex Networks / R. Albert, A.L. Barabási // Reviews of modern physics. – 2002. – V. 74. – №. 1. – P. 47.
3. Boccaletti, S. Complex networks: Structure and dynamics / S. Boccaletti, V. Latora, Y. Moreno, M. Chavez, D.-U. Hwang // Physics reports. – 2006. – V. 424. – №. 4-5. – P. 175-308.
4. Costa, L. da F. Characterization of complex networks: A survey of measurements / L. da F. Costa, F.A. Rodrigues, G. Travieso, P.R. Villas Boas // Advances in physics. – 2007. – V. 56. – №. 1. – P. 167-242.
5. Dorogovtsev, S.N. Evolution of Network / S.N. Dorogovtsev, J.F.F. Mendes // Advances in physics. – 2002. – V. 51. – №. 4. – P. 1079-1187.
6. Bashan, A. Network physiology reveals relations between network topology and physiological function / A. Bashan, R.P. Bartsch, J.W. Kantelhardt, S. Havlin, P.Ch. Ivanov // Nature communications. – 2012. – V. 3. – №. 1. – P. 702.
7. Barzel, B. Universality in network dynamics / B. Barzel, A.L. Barabási // Nature physics. – 2013. – V. 9. – №. 10. – P. 673-681.
8. Shandilya, S.G. Inferring network topology from complex dynamics / S.G. Shandilya, M. Timme // New Journal of Physics. – 2011. – V. 13. – №. 1. – P. 013004.
9. Rodrigues, F.A. The Kuramoto model in complex networks / F. A. Rodrigues, T.K.D.M. Peron, P. Ji, J. Kurths // Physics Reports. – 2016. – V. 610. – P. 1-98.
10. Strogatz, S.H. Exploring complex networks / S.H. Strogatz // Nature. – 2001. – V. 410. – №. 6825. – P. 268-276.

11. Дмитриев, А.С. Моделирование ансамблей динамических систем в активных беспроводных сетях / А.С. Дмитриев, М.Е. Герасимов, Р.Ю. Емельянов, В.В. Ицков // Радиотехника и электроника. – 2015. – Т. 60. – №. 1. – С. 72.
12. Wang, X.F. Complex networks: topology, dynamics and synchronization / X.F. Wang // International journal of bifurcation and chaos. – 2002. – V. 12. – №. 05. – P. 885-916.
13. Kaneko, K. Relevance of Dynamic Clustering to Biological Networks / Kaneko K. // Physica D: Nonlinear Phenomena. – 1994. – V. 75. – №. 1-3. – P. 55-73.
14. Bianconi, G. Competition and multiscaling in evolving networks / G. Bianconi, A.L. Barabási // Europhysics letters. – 2001. – V. 54. – №. 4. – P. 436.
15. Hill, S.A. A dynamic model of time-dependent complex networks / S.A. Hill, D. Braha // Physical Review E. – 2010. – V. 82. – №. 4. – P. 046105.
16. Takahashi, N. Global bifurcation structure in periodically stimulated giant axons of squid / N. Takahashi, Y. Hanyu, T. Musha, R. Kubo, G. Matsumoto // Physica D: Nonlinear Phenomena. – 1990. – V. 43. – №. 2-3. – P. 318-334.
17. Kaplan, D.T. Subthreshold dynamics in periodically stimulated squid giant axons / D.T. Kaplan, J.R. Clay, T. Manning, L. Glass, M.R. Guevara, A. Shrier // Physical Review Letters. – 1996. – V. 76. – №. 21. – P. 4074.
18. Sato, S. Response characteristics of the BVP neuron model to periodic pulse inputs / S. Sato, S. Doi // Mathematical Biosciences. – 1992. – V. 112. – №. 2. – P. 243-259.
19. Doi, S. The global bifurcation structure of the BVP neuronal model driven by periodic pulse trains. / S. Doi, S. Sato // Mathematical Biosciences. – 1995. – V. 125. – №. 2. – P. 229-250.
20. Yoshino, K. Synthetic analysis of periodically stimulated excitable and oscillatory membrane models. / K. Yoshino, T. Nomura, K. Pakdaman, S. Sato // Physical Review E. – 1999. – V. 59. – №. 1. – P. 956.
21. Croisier, H. Continuation and bifurcation analyses of a periodically forced slow-fast system: diss. / Huguette Croisier. – Academie Wallonie-Europe, University de Liege, 2009.

22. Farokhniaee, A.A. Mode-locking behavior of Izhikevich neurons under periodic external forcing / A.A. Farokhniaee, E.W. Large // *Physical Review E*. – 2017. – V. 95. – №. 6. – P. 062414.
23. Kazantsev, V.B. Active spike transmission in the neuron model with a winding threshold manifold / V.B. Kazantsev, A.S. Tchakoutio, S. Jacquir, S. Binczak, J.M. Bilbault // *Neurocomputing*. – 2012. – V. 83. – P. 205-211.
24. Tchakoutio, A.S. Experimental active spike responses of analog electrical neuron: Beyond «integrate-and-fire» transmission / A.S. Tchakoutio, S. Binczak, V.B. Kazantsev, S. Jacquir, J.M. Bilbault // *Nonlinear Dynamics*. – 2015. – V. 82. – №. 3. – P. 1595-1604.
25. Maslennikov, O.V., Adaptive dynamical networks / O.V. Maslennikov, V.I. Nekorkin // *Uspekhi Fiz. Nauk*. – 2017. – V. 187. – № 07. – P. 745–756.
26. Tsodyks, M. V. The neural code between neocortical pyramidal neurons depends on neurotransmitter release probability / M. V. Tsodyks, H. Markram // *Proceedings of the national academy of sciences*. – 1997. – V. 94. – №. 2. – P. 719-723.
27. Tsodyks, M. Synchrony generation in recurrent networks with frequency-dependent synapses / M. Tsodyks, A. Uziel, H. Markram // *The Journal of neuroscience*. – 2000. – V. 20. – №. 1. – P. RC50.
28. Buzsaki, G. *Rhythms of the Brain*. / G. Buzsaki. – New York: Oxford University Press, 2006.
29. Mongillo, G. Synaptic Theory of Working Memory / G. Mongillo, O. Barak, M. Tsodyks // *Science*. – 2008. – V. 319. – №. 5869. – P. 1543-1546.
30. Mi, Y. Synaptic Correlates of Working Memory Capacity / Y. Mi, M. Katkov, M. Tsodyks // *Neuron*. – 2017. – V. 93. – №. 2. – P. 323-330.
31. Bi, G. Synaptic Modifications in Cultured Hippocampal Neurons: Dependence on Spike Timing, Synaptic Strength, and Postsynaptic Cell Type / G. Bi, M. Poo // *Journal of neuroscience*. – 1998. – V. 18. – №. 24. – P. 10464-10472.
32. Bi, G. Synaptic Modification by Correlated Activity: Hebb's Postulate Revisited / G. Bi, M. Poo // *Annual review of neuroscience*. – 2001. – V. 24. – №. 1. – P. 139-166.

33. Sjöström, P.J. Dendritic Excitability and Synaptic Plasticity / P. J. Sjöström, E. A. Rancz, A. Roth, M. Häusser // *Physiological reviews*. – 2008. – V. 88. – №. 2. – P. 769-840.
34. Hebb, D.O. The organization of behavior: a neuropsychological theory / D.O. Hebb. – Chapman & Hall, 1949.
35. Morrison, A., Phenomenological models of synaptic plasticity based on spike timing / A. Morrison, M. Diesmann, W. Gerstner // *Biological cybernetics*. – 2008. – V. 98. – P. 459-478.
36. Мищенко, М.А. Нейроподобная модель на основе системы фазовой автоподстройки частоты / М.А. Мищенко // *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского*. – 2011. – №. 5-3. – С. 279-282.
37. Мищенко, М. А. Нейроподобная динамика в системе фазовой синхронизации / М.А. Мищенко, В.Д. Шалфеев, В.В. Матросов // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. – 2012. – Т. 20. – №. 4. – С. 122-130.
38. Matrosov, V.V. Neuron-like dynamics of a phaselocked loop / V.V. Matrosov, M.A. Mishchenko, V.D. Shalfeev // *The European Physical Journal Special Topics*. – 2013. – V. 222. – №. 10. – P. 2399-2405.
39. Мищенко, М.А. Возбуждение фазоуправляемого генератора импульсным воздействием / М.А. Мищенко, Н.С. Жукова, В.В. Матросов // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. – 2018. – Т. 26. – №. 5. – С. 6-19.
40. Мищенко, М. А. Возбуждение фазоуправляемого генератора импульсной последовательностью / Н.С. Ковалева, А.В. Половинкин, В.В. Матросов // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. – 2021. – Т. 29. – №. 2. – С. 240-253.
41. Ковалева, Н.С. Емкость рабочей памяти: роль параметров импульсной нейронной сети / Н.С. Ковалева, В.В. Матросов, М.А. Мищенко // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. – 2023. – Т. 31. – №. 1. – С. 86-102.

42. Жукова, Н.С. Возбуждение нейроподобного генератора на базе системы фазовой автоподстройки частоты импульсной последовательностью / Н.С. Жукова, М.А. Мищенко // Труды XXI научной конференции по радиофизике. – 2017. – С. 143-144.
43. Жукова, Н.С. Возбудимость нейроподобного генератора в ответ на периодическую импульсную стимуляцию / Н.С. Жукова, М.А. Мищенко // Тезисы докладов XXII Нижегородской сессии молодых ученых. Естественные, математические науки. – 2017. – С. 26.
44. Жукова, Н.С. Возбуждение нейроподобного генератора периодической импульсной последовательностью / Н.С. Жукова, М.А. Мищенко // Тезисы докладов XII Всероссийской конференции молодых ученых «Нанoeлектроника, нанофотоника и нелинейная физика». – 2017. – С. 63.
45. Жукова, Н.С. Возбуждение нейроподобного генератора импульсным воздействием / Жукова Н.С., Мищенко М.А. // Тезисы докладов XXIII Нижегородской сессии молодых ученых. Технические, естественные, математические науки. – 2018. – Т. 2. – С.17.
46. Жукова, Н.С. Возбудимость нейроподобного генератора в ответ на импульсное воздействие / Жукова Н.С., Мищенко М.А. // Труды XXII научной конференции по радиофизике, посвященной 100-летию Нижегородской радиолaborатории. – 2018. – С. 209-211.
47. Жукова, Н.С. Возбудимость нейроноподобного генератора на базе системы фазовой автоподстройки частоты в ответ на периодическую импульсную стимуляцию / Н.С. Жукова, М.А. Мищенко // Тезисы докладов XVIII научной школы «Нелинейные волны - 2018». ИПФ РАН. – 2018. – С. 50.
48. Mishchenko, M.A. Excitability and Synchronization of Phase-Controlled Neuron-Like Generator / M.A. Mishchenko, N.S. Zhukova, D.I. Bolshakov, V.V. Matrosov // Opera Medica et Physiologica. – 2018. – V. 4. – S. S1. – P. 62.

49. Bolshakov, D.I. Experimental Investigation of Hardware Neuron Model / D.I. Bolshakov, N.S. Zhukova, M.A. Mishchenko, V.V. Matrosov // *Opera Medica et Physiologica*. – 2018. – V. 4. – S. S1. – P. 100.
50. Mishchenko, M.A. Hardware neuron model: excitation and bursting / M.A. Mishchenko, D.I. Bolshakov, N.S. Zhukova, V.V. Matrosov // *International Conference Dynamics, Bifurcations and Chaos: Book of Abstract*. – 2018. – P. 7.
51. Жукова, Н.С. Конкурентная динамика сети нейроподобных генераторов / Жукова, Н.С., М.А. Мищенко, В.В. Матросов // *Труды XXIII научной конференции по радиофизике, посвященной 100-летию со дня рождения НА Железцова*. – 2019. – С. 254-256.
52. Ковалева, Н.С. Конкурентная динамика в сети нейроподобных генераторов / Н.С. Ковалева, В.В. Матросов, М.А. Мищенко // *Материалы XII международной школы-конференции ХАОС*. – 2019. – С. 77.
53. Ковалева, Н.С. Исследование эффектов рабочей памяти сети с перекрывающимися связями / Н.С. Ковалева, В.В. Матросов, М.А. Мищенко // *Тезисы докладов XIX научной школы «Нелинейные волны - 2020»*. ИПФ РАН. – 2020. – С. 137.
54. Ковалева, Н.С. Эффекты рабочей памяти сети с перекрывающимися связями / Н.С. Ковалева, М.А. Мищенко, В.В. Матросов // *Труды XXIV научной конференции по радиофизике, посвященной посвящённой 75-летию радиофизического факультета*. – 2020. – С. 179-181.
55. Ковалева, Н.С. Исследование рабочей памяти сети с перекрывающимися связями / Н.С. Ковалева, М.А. Мищенко, В.В. Матросов // *Сборник трудов XV Всероссийской научной конференции молодых ученых «Наноэлектроника, нанофотоника и нелинейная физика»*. Саратов. – 2020. – С. 105.
56. Ковалева, Н.С. Исследование емкости рабочей памяти нейронной сети / Н.С. Ковалева, М.А. Мищенко, В.В. Матросов // *Труды XX международной конференции «Математическое моделирование и суперкомпьютерные технологии»*. – 2020. – С. 192-193.

57. Ковалева, Н.С. Емкость рабочей памяти спайковой нейронной сети / Н.С. Ковалева, В.В. Матросов, М.А. Мищенко // Труды XXV научной конференции по радиофизике. – 2021. – С. 179-182.
58. Kovaleva, N.S. Investigation of working memory capacity in spiking neural network / N.S. Kovaleva, V.V. Matrosov, M.A. Mishchenko // Abstract book. Volga Neuroscience Meeting. – 2021. – P. 67-68.
59. Ковалева, Н.С. Моделирование спайковых нейронных сетей с учетом двух типов пластичности / Н.С. Ковалева, В.В. Матросов, М.А. Мищенко // Труды XXVI научной конференции по радиофизике, посвященной 120-летию МТ Греховой. – 2022. – С. 215-218.
60. Kovaleva, N.S. Working memory capacity of spiking neural network model / N.S. Kovaleva, V.V. Matrosov, M.A. Mishchenko // 6th Scientific School Dynamics of Complex Networks and their Applications (DCNA). – IEEE, 2022. – P. 158-159.
61. Mishchenko, M.A. The role of connections topology on synchronization in neural network / M.A. Mishchenko, N.S. Kovaleva, D.I. Bolshakov, V.V. Matrosov // 6th Scientific School Dynamics of Complex Networks and their Applications (DCNA). IEEE, 2022. - P. 200-201.
62. Ковалева, Н.С. Формирование рабочей памяти в нейронной сети с учетом двух типов пластичности / Н.С. Ковалева, В.В. Матросов, М.А. Мищенко // Тезисы докладов XX научной школы «Нелинейные волны - 2022». ИПФ РАН. – 2022. – С. 131.
63. Kovaleva, N. S. Working memory formation in a spiking neural network with two types of plasticity / N.S. Kovaleva, V.V. Matrosov, M.A. Mishchenko// Book of Abstracts. International Conference-School «Shilnikov workshop 2022». – 2022. – P. 22-23.
64. Ковалева Н.С. Гибкая модель рабочей памяти нейронной сети с двумя типами пластичности / Н.С. Ковалева, М.А. Мищенко, В.В. Матросов // Материалы XXX Всероссийской научной конференции «Нелинейные дни в Саратове для молодых». – 2023. - №. 17. - С. 103-104.

65. Izhikevich, E.M. Neural excitability, spiking and bursting / E.M. Izhikevich // International journal of bifurcation and chaos. – 2000. – V. 10. – №. 06. – P. 1171-1266.
66. Izhikevich, E.M. Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting / E.M. Izhikevich. – Cambridge: The MIT Press, 2007.
67. Rabinovich, M.I. Dynamical principles in neuroscience / M.I. Rabinovich, P. Varona, A.I. Selverston // Reviews of modern physics. – 2006. – V. 78. – №. 4. – P. 1213–1265.
68. Hodgkin, A.L. A Quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve / A.L.Hodgkin, A.F. Huxley // Journal of Physiology. – 1952. – V. 117. – №. 4. – P. 500-544.
69. Cohen, A.H. The nature of the coupling between segmental oscillators of the lamprey spinal generator for locomotion: A mathematical model / A.H. Cohen, P.J. Holmes, R.H. Rand // Journal of mathematical biology. – 1982. – V. 13. – P. 345-369.
70. Kazanovich, Y.B. Synchronization and Phase Locking in Oscillatory Models of Neural Networks in Neurocomputers and Attention. Vol. I: Neurobiology, synchronisation and chaos / Y.B. Kazanovich, V.I. Krukov, T.B. Lyuzyanina. – Manchester: Manchester University Press, 1991.
71. Абарбанель, Г.Д. Синхронизация в нейронных ансамблях / Г.Д. Абарбанель, М.И. Рабинович, А. Селверстон, М.В. Баженов, Р. Хуэрта, М.М. Сущик, Л.Л. Рубчинский // Успехи физических наук. – 1996. – Т. 166. – №. 4. – С. 363-390.
72. Шахгильдян, В.В. Системы фазовой автоподстройки частоты / В.В. Шахгильдян, А.А. Ляховкин А.А. – М.: Связь, 1972.
73. Линдсей, В. Системы синхронизации в связи и управлении / В. Линдсей; Пер. с англ. под ред. Ю.Н. Бакаева, М.В. Капранова. – М.: Сов. Радио, 1978.
74. Капранов, М.В. Элементы теории систем фазовой синхронизации. Учебное пособие по курсу теории колебаний / М.В. Капранов. – М.: Изд-во МЭИ, 2006.
75. Ermentrout, B. Ermentrout–Kopell canonical model [Electronic resource] / B. Ermentrout // Scholarpedia. – 2008. – 3(3):1398.

76. Hoppensteadt, F. Voltage-controlled oscillations in neurons [Electronic resource] / F. Hoppensteadt // Scholarpedia. – 2006. – 1(11):1599.
77. Mishchenko, M.A. Instrumental implementation of a neuronlike generator with spiking and bursting dynamics based on a phase-locked loop / M.A. Mishchenko, D.I. Bolshakov, V.V. Matrosov // Technical Physics Letters. – 2017. – V. 43. – P. 596-599.
78. Zhu, J.J., Intrinsic firing patterns and whisker-evoked synaptic responses of neurons in the rat barrel cortex / J.J. Zhu, B.W. Connors // Journal of neurophysiology. – 1999. – V. 81. – №. 3. – P. 1171-1183.
79. Simonov, A.Y. Synchronization with an arbitrary phase shift in a pair of synaptically coupled neural oscillators / A.Yu. Simonov, S.Y. Gordleeva, A.N. Pisarchik, V.B. Kazantsev //JETP letters. – 2014. – V. 98. – P. 632-637.
80. Tsodyks, M. Short-term synaptic plasticity [Electronic resource] / M. Tsodyks, S. Wu // Scholarpedia. – 2013. – 8(10):3153.
81. Baddeley, A. Working memory / A. Baddeley // Science. – 1992. – V. 255. – №. 5044. – P. 556-559.
82. Baddeley, A. Working memory: looking back and looking forward / A. Baddeley // Nature reviews neuroscience. – 2003. – V. 4. – №. 10. – P. 829-839.
83. Baddeley A. Working memory / A. Baddeley // Current biology. – 2010. – V. 20. – №. 4. – P. R136-R140.
84. Diamond, A. Executive Functions / A. Diamond // Annual review of psychology. – 2013. – V. 64. – P. 135-168.
85. Pasternak, T. Working memory in primate sensory systems / T. Pasternak, M.W. Greenlee // Nature Reviews Neuroscience. – 2005. – V. 6. – №. 2. – P. 97-107.
86. Afraimovich, V. Sequential memory: Binding dynamics / V. Afraimovich, X. Gong, M. Rabinovich // Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science. – 2015. – V. 25. – №. 10. – P. 103118.
87. Kilpatrick, Z.P. Synaptic mechanisms of interference in working memory / Z.P. Kilpatrick // Scientific Reports. – 2018. – V. 8, – №. 7879. – P. 1-20.

88. Nachstedt, T. The Processing and Storage of Information in Neuronal Memory Systems Across Time Scales: diss. / Timo Nachstedt. – Georg-August-Universität Göttingen, 2017.
89. Miller, E.K. Neural mechanisms of visual working memory in prefrontal cortex of the macaque / E.K. Miller, C.A. Erickson, R. Desimone // *Journal of neuroscience*. – 1996. – V. 16. – №. 16. – P. 5154-5167.
90. Fuster, J.M. Neuron Activity Related to Short-Term Memory / J.M. Fuster, G.E. Alexander // *Science*. – 1971. – V. 173. – №. 3997. – P. 652-654.
91. Funahashi, S. Mnemonic coding of visual space in the monkey's dorsolateral prefrontal cortex / S. Funahashi, C.J. Bruce, P.S. Goldman-Rakic // *Journal of neurophysiology*. – 1989. – V. 61. – №. 2. – P. 331-349.
92. Spaak, E. Stable and Dynamic Coding for Working Memory in Primate Prefrontal Cortex / E. Spaak, K. Watanabe, S. Funahashi, M.G. Stokes // *Journal of neuroscience*. – 2017. – V. 37. – №. 27. – P. 6503-6516.
93. Barak, O. Working models of working memory / O. Barak, M. Tsodyks // *Current opinion in neurobiology*. – 2014. – V. 25. – P. 20-24.
94. Riley, M.R. Role of prefrontal persistent activity in working memory / M.R. Riley, C. Constantinidis // *Frontiers in systems neuroscience*. – 2016. – V. 9. – №. 181. – P.1-14.
95. Goldman-Rakic, P.S. Cellular basis of working memory / P.S. Goldman-Rakic // *Neuron*. – 1995. – V. 14. – №. 3. – P. 477-485.
96. Curtis, C.E. Persistent activity in the prefrontal cortex during working memory / C.E. Curtis, M. D'Esposito // *Trends in cognitive sciences*. – 2003. – V. 7. – №. 9. – P. 415-423.
97. Bray, N. Working memory: Persistence is key / N. Bray // *Nature Reviews Neuroscience*. – 2017. – V. 18. – P. 385.
98. Guo, Z.V. Maintenance of persistent activity in a frontal thalamocortical loop / Z.V. Guo, H.K. Inagaki, K. Daie, S. Druckmann, C.R. Gerfen, K. Svoboda // *Nature*. – 2017. – V. 545. – №. 7653. – P. 181-186.
99. Bolkan, S.S. Thalamic projections sustain prefrontal activity during working memory maintenance / S.S. Bolkan, J.M. Stujenske, S. Parnaudeau, T.J. Spellman, C. Rauffenbart,

A.I. Abbas, A.Z. Harris, J.A. Gordon, C. Kellendonk // *Nature neuroscience*. – 2017. – V. 20. – №. 7. – P. 987-996.

100. Constantinidis, C. Persistent Spiking Activity Underlies Working Memory / C. Constantinidis, S. Funahashi, D. Lee, J.D. Murray, X.-L. Qi, M. Wang, A.F.T. Arnsten // *Journal of neuroscience*. – 2018. – V. 38. – №. 32. – P. 7020-7028.

101. Lisman, J.E. Storage of 7 ± 2 short-term memories in oscillatory subcycles / J.E. Lisman, M.A.P. Idiart // *Science*. – 1995. – V. 267. – №. 5203. – P. 1512-1515.

102. Rolls, E.T. Holding Multiple Items in Short Term Memory: A Neural Mechanism / E.T. Rolls, L. Dempere-Marco, G. Deco // *PloS one*. – 2013. – V. 8. – №. 4. – P. e61078.

103. Dempere-Marco, L. Effective Visual Working Memory Capacity: An Emergent Effect from the Neural Dynamics in an Attractor Network / L. Dempere-Marco, D.P. Melcher, G. Deco // *PLoS One*. – 2012. – Vol. 7. – №. 8. – P. e42719.

104. Christophel, T. B. The distributed nature of working memory / T.B. Christophel, P.C. Klink, B. Spitzer, P.R. Roelfsema, J.-D. Haynes // *Trends in cognitive sciences*. – 2017. – V. 21. – №. 2. – P. 111-124.

105. Constantinidis, C. A neural circuit basis for spatial working memory / C. Constantinidis, X. J. Wang // *The Neuroscientist*. – 2004. – V. 10. – №. 6. – P. 553-565.

106. Miller, E.K. Working Memory 2.0 / E.K. Miller, M. Lundqvist, A.M. Bastos // *Neuron*. – 2018. – V. 100. – №. 2. – P. 463-475.

107. Lundqvist, M. Working Memory: Delay Activity, Yes! Persistent Activity? Maybe Not / M. Lundqvist, P. Herman, E.K. Miller // *Journal of neuroscience*. – 2018. – V. 38. – №. 32. – P. 7013-7019.

108. Jun, J.K. Heterogenous Population Coding of a Short-Term Memory and Decision Task / J.K. Jun, P. Miller, A. Hernández, A. Zainos, L. Lemus, C.D. Brody, R. Romo // *Journal of Neuroscience*. – 2010. – V. 30. – №. 3. – P. 916-929.

109. Hussar, C.R. Memory-Guided Sensory Comparisons in the Prefrontal Cortex: Contribution of Putative Pyramidal Cells and Interneurons / C.R. Hussar, T. Pasternak // *Journal of Neuroscience*. – 2012. – V. 32. – №. 8. – P. 2747-2761.

110. Rabinovich, M.I. Dynamical bridge between brain and mind / M.I. Rabinovich, A.N. Simmons, P. Varona // Trends in cognitive sciences. – 2015. – V. 19. – №. 8. – P. 453-461.
111. Rabinovich, M.I. Neuroscience. Transient dynamics for neural processing / M.I. Rabinovich, R. Huerta, G. Laurent // Science. – 2008. – V. 321. – №. 5885. – P. 48-50.
112. Lundqvist, M., Rose J., Herman P., Brincat S.L.L., Buschman T.J.J., Miller E.K.K. Gamma and Beta Bursts Underlie Working Memory / M. Lundqvist, J. Rose, P. Herman, S.L.L. Brincat, T.J.J. Buschman, E.K.K. Miller // Neuron. – 2016. – V. 90. – №. 1. – P. 152-164.
113. Wang, Y. Heterogeneity in the pyramidal network of the medial prefrontal cortex / Y. Wang, H. Markram, P.H. Goodman, T.K. Berger, J. Ma, P.S. Goldman-Rakic // Nature neuroscience. – 2006. – V. 9. – №. 4. – P. 534-542.
114. Gordleeva, S.Y. Modeling Working Memory in a Spiking Neuron Network Accompanied by Astrocytes / S.Y. Gordleeva, Y.A. Tsybina, M.I. Krivonosov, M.V. Ivanchenko, A.A. Zaikin, V.B. Kazantsev, A.N. Gorban A.N. // Frontiers in Cellular Neuroscience. – 2021. – V. 15. – P. 631485.
115. Hopfield, J.J. Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities / J.J. Hopfield // Proceedings of the national academy of sciences. – 1982. – V. 79. – №. 8. – P. 2554-2558.
116. Song, S. Highly Nonrandom Features of Synaptic Connectivity in Local Cortical Circuits / S. Song, P.J. Sjöström, M. Reigl, S. Nelson, D.B. Chklovskii // PLoS biology. – 2005. – V. 3. – №. 3. – P. e68.
117. Tsodyks, M. Neural networks with dynamic synapses / M. Tsodyks, K. Pawelzik, H. Markram // Neural computation. – 1998. – V. 10. – №. 4. – P. 821-835.
118. Miller, G.A. The magical number seven, plus or minus two: some limits on our capacity for processing information / G.A. Miller // Psychological review. – 1956. – V. 63. – №. 2. – P. 81-97.

119. Koyluoglu, O.O. Fundamental bound on the persistence and capacity of short-term memory stored as graded persistent activity / O.O. Koyluoglu, Y. Pertzov, S. Manohar, M. Husain, I.R. Fiete // *Elife*. – 2017. – V. 6. – P. e22225.
120. Cowan, N. On the capacity of attention: Its estimation and its role in working memory and cognitive aptitudes / N. Cowan, E.M. Elliott, S.J. Saults, C.C. Morey, S. Mattox, A. Hismjatullina, A.R.A. Conway // *Cognitive psychology*. – 2005. – V. 51. – №. 1. – P. 42-100.
121. Conway, A.R.A. The cocktail party phenomenon revisited: The importance of working memory capacity / A.R.A. Conway, N. Cowan, M.F. Bunting // *Psychonomic bulletin & review*. – 2001. – V. 8. – P. 331-335.
122. Oberauer, K. Access to information in working memory: Exploring the focus of attention / K. Oberauer // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*. – 2002. – V. 28. – №. 3. – P. 411-421.
123. Cowan, N. The Magical Mystery Four / N. Cowan // *Current directions in psychological science*. – 2010. – V. 19. – №. 1. – P. 51-57.
124. Cowan, N. The magical number 4 in short-term memory: A reconsideration of mental storage capacity / N. Cowan // *Behavioral and brain sciences*. – 2001. – V. 24. – №. 1. – P. 87-114.
125. Frost, A. Is the n-back task a measure of unstructured working memory capacity? Towards understanding its connection to other working memory tasks / A. Frost, S. Moussaoui, J. Kaur, S. Aziz, K. Fukuda, M. Niemeier // *Acta Psychologica*. – 2021. – V. 219. – P. 103398.
126. Jensen, O. Hippocampal sequence-encoding driven by a cortical multi-item working memory buffer / O. Jensen, J.E. Lisman // *Trends in neurosciences*. – 2005. – V. 28. – №. 2. – P. 67-72.
127. Haken, H. Principles of Brain Functioning. A Synergetic Approach to Brain Activity, Behavior and Cognition / H. Haken. – Berlin: Springer-Verlag. 2000.

128. Sjöström, J. Spike-timing dependent plasticity [Electronic resource] / J. Sjöström, W. Gerstner // Scholarpedia. – 2010. – 5(2):1362.
129. Song, S. Competitive Hebbian learning through spike-timing-dependent synaptic plasticity / S. Song, K.D. Miller, L.F. Abbott // Nature neuroscience. – 2000. – V. 3. – №. 9. – P. 919-926.