

01

Моделирование электрической активности нейрона с помощью кусочно-непрерывных отображений

© К.В. Андреев, Л.В. Красичков

Саратовский государственный университет
E-mail: kandreev@cas.ssu.runnet.ru, lvk@cas.ssu.runnet.ru

Поступило в Редакцию 30 июля 2002 г.

Предложены кусочно-линейное стохастическое и кусочно-непрерывное динамическое отображения, моделирующие электрическую активность уединенного нейрона. Отображения построены на основе феноменологических представлений о динамике нейрона. Показано, что модели позволяют получить временные реализации, качественно похожие на реализации, наблюдаемые в ходе экспериментов с биологическими нейронами. Обсуждается возможность построения систем связанных модельных нейронов на основе предложенных отображений.

В последние десятилетия наблюдается значительный интерес к исследованию поведения ансамблей нейронов. Особое внимание уделяется проблеме математического моделирования динамики таких ансамблей (см., например, обзор [1]). Для проведения эффективного численного моделирования поведения больших ансамблей нейронов представляет интерес рассматривать простые модели, построенные на основе систем с дискретным временем (отображений). Известны попытки качественного описания поведения уединенного нейрона в рамках модели с дискретным временем и переменной состояния, принимающей дискретный набор значений [2,3]. В то же время для проведения детального анализа поведения нейронных ансамблей необходимо, чтобы переменная состояния отображения принимала вещественные значения [4-6]. Однако к настоящему времени окончательно не сформулированы методы построения подобных отображений. В данной работе предложен метод построения отображений, основанный на феноменологических представлениях об электрической активности нейронов центрального генератора ритма (ЦГР) [1,2].

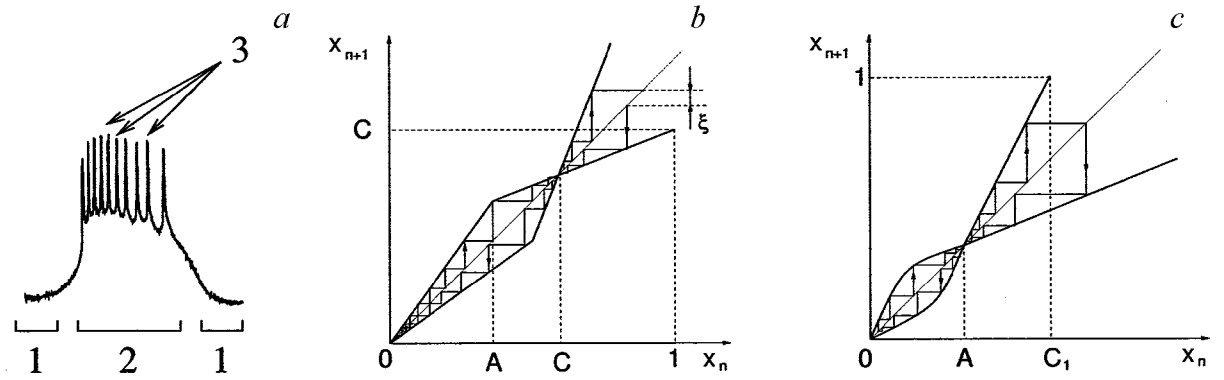


Рис. 1. Фрагмент временной реализации уединенного биологического нейрона, где 1 — состояние покоя, 2 — берст, 3 — спайки (a), итерационная диаграмма кусочно-линейного отображения (b), итерационная диаграмма кусочно-непрерывного отображения (c).

Согласно данным натуральных экспериментов (см., например, [7]), во временной реализации, характеризующей динамику нейрона, можно выделить три качественно различных участка (рис. 1, *a*). При построении отображений эти участки описываются различными ветвями кусочно-непрерывной функции, а перемещение с одной ветви на другую определяется специально подобранными условиями перехода.

Предложенное кусочно-линейное стохастическое отображение состоит из двух кусочно-линейных функций (рис. 1, *b*). Переменная состояния $x \in [0, 1]$ по физическому смыслу сопоставима с мембранным потенциалом нейрона. Переменная состояния $d = -1, 1$ определяет выбор одной из двух кусочно-линейных функций, N_s используется для подсчета количества спайков, генерируемых в течение данного берста. Отображение ($x' \rightarrow x$) можно записать в следующем виде:

при $d = 1$ происходит увеличение значения переменной состояния x

$$x' = \begin{cases} \alpha x, & x \in [0, A), \\ \beta(x - B) + B, & x \in [a, B - \delta_1), \\ 2B - x, & x \in [B - \delta_1, B), \\ \gamma(x - B) + B, & x \in [B, C), \\ x + \xi, & x \in [C, 1]; \end{cases} \quad (1)$$

при $d = -1$ происходит уменьшение значения переменной состояния x

$$x' = \begin{cases} \frac{1}{\gamma}(x - B) + B, & x \in [B + \delta_2, 1], \\ 2B - x, & x \in [B, B + \delta_2), N_s < N_s^0, \\ \frac{1}{\beta}(x - B) + B, & x \in [aA, B), \\ \frac{1}{\alpha}x, & x \in [\delta_3, aA). \end{cases} \quad (2)$$

Дополнительные условия: $d = -1$ при $x \in [C, 1]$; $d = 1, N_s = N_s + 1$ при $x \in [B, B + \delta_2)$ и $N_s < N_s^0, N_s = 0$, при $x \in [B, B + \delta_2)$ и $N_s = N_s^0$; $d = 1$ при $x \in [0, \delta_3)$.

В уравнениях (1) и (2) $A, \alpha, \beta, \gamma, \delta_1, \delta_2, \delta_3$ — параметры, на которые налагаются условия, вытекающие из принципа построения отображения: $0 < A < 1; \alpha > 1; 0 < \beta \leq 1; \gamma > 1; \delta_1, \delta_2, \delta_3 \ll 1; N_s^0 = 1, 2, 3, \dots$ — количество спайков в берсте; ξ — случайная величина, равномерно распределенная на интервале $[0, 0.01]$; $B = A(\alpha - \beta)/(1 - \beta); C = (1 + B(\gamma - 1))/\gamma$.

На рис. 2,а представлены временные реализации, полученные с помощью предлагаемого отображения для модели уединенного нейрона. Следует отметить, что наличие шумовой добавки ξ является принципиальным, так как при отсутствии ξ поведение системы будет регулярным.

При построении кусочно-непрерывного отображения линейные участки, описывающие движение между берстами, заменены одним гладким (рис. 1,с). При построении такого отображения считается, что берст заканчивается, если в течение этого берста были сгенерированы спайки с минимальной и максимальной амплитудой, находящиеся в диапазоне $[C_1, h_1]$ и $[h_2, 1]$ соответственно. Поведение системы описывается следующими переменными: x — переменная состояния ($x \in [0, 1]$); d — переменная, которая определяет выбор верхней или нижней ветвей отображения ($d = \{-1, 1\}$); s_1, s_2 — „переключатели“, определяющие выполнение условий окончания берста ($s_1, s_2 = \{0, 1\}$).

Кусочно-непрерывное отображение задается условиями:

при $d = 1$ происходит увеличение значения переменной состояния x

$$x' = \begin{cases} \alpha_1 \arctg(k_1 x), & x \in [0, A - \delta_1), \\ 2A - x, & x \in [A - \delta_1, A), \\ \gamma_1(x - A) + A, & x \in [A, C_1); \end{cases} \quad (3)$$

при $d = -1$ происходит уменьшение значения переменной состояния x

$$x' = \begin{cases} \frac{1}{\gamma_2}(x - A) + A, & x \in [A + \delta_2, 1], \\ 2A - x, & x \in [A, A + \delta_2), s_1 s_2 = 1, \\ \frac{1}{\alpha_2} \arctg(k_2 x), & x \in [\delta_3, A). \end{cases} \quad (4)$$

Дополнительные условия: $d = -1$ при $x \in [C_1, 1]$; $d = 1$ при $x \in [A, A + \delta_2)$ и $s_1 s_2 = 0$; $s_1 = \{1, x \in [C_1, h_1]; 0, x \in [0, A]\}$;

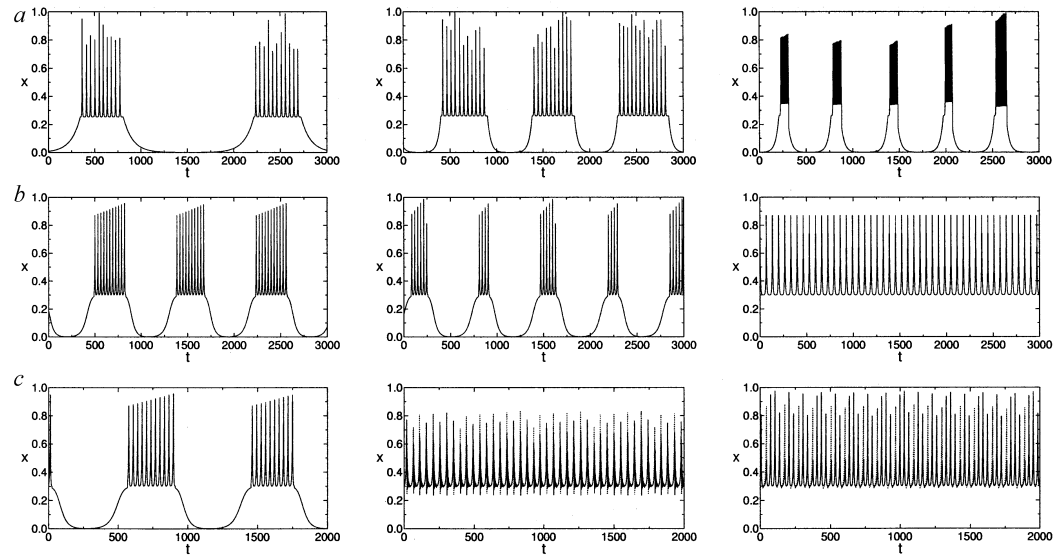


Рис. 2. Временные реализации, полученные при моделировании поведения уединенного нейрона с помощью *a* — кусочно-линейного отображения ($A = 0.3$, $\beta = 0.3$, $\gamma = 1.6$, $\delta_1 = \delta_3 = 10^{-4}$, $N_s^0 = 10$) при $\alpha = 1.01$, $\delta_2 = 10^{-6}$ (левая колонка), при $\alpha = 1.03$, $\delta_2 = 10^{-6}$ (средняя колонка), при $\alpha = 1.03$, $\delta_2 = 10^{-1}$ (правая колонка) и *b* — кусочно-непрерывного отображения ($A = 0.3$, $k_1 = 0.9$, $k_2 = 1.0$, $h_2 = 0.95$, $\delta_1 = 10^{-2}$, $\delta_3 = 10^{-3}$) при $\delta_2 = 10^{-3}$, $h_1 = 0.88$, $\gamma_1 = 1.4$, $\gamma_2 = 1.75$ (левая колонка), $\delta_2 = 10^{-3}$, $h_1 = 0.88$, $\gamma_1 = 1.402$, $\gamma_2 = 1.75$ (средняя колонка), $\delta_2 = 10^{-4}$, $h_1 = 0.92$, $\gamma_1 = 1.3$, $\gamma_2 = 1.3$ (правая колонка). Временные реализации, полученные при моделировании поведения двух связанных нейронов с помощью кусочно-непрерывных отображений (*c*) ($A = 0.3$, $k_1 = 0.9$, $k_2 = 1.0$, $\gamma_2 = 1.75$, $\delta_1 = 10^{-2}$, $\delta_2 = 10^{-3}$, $\delta_3 = 10^{-3}$, $h_2 = 0.95$) при $\varepsilon = 0.50$, $\gamma_1 = 1.40$ (левая колонка), $\varepsilon = 0.95$, $\gamma_1 = 1.70$ (средняя колонка), $\varepsilon = 0.24$, $\gamma_1 = 1.427$ (правая колонка).

$s_2 = \{1, x \in [h_2, 1]; 0, x \in [0, A]\}$; $d = 1$ при $x \in [0, \delta_3)$. В уравнениях (3) и (4) $A, k_1, k_2, \gamma_1, \gamma_2, \delta_1, \delta_2, \delta_3, C_1 = (1 - A)/\gamma_1 + A, \alpha_1 = A/\arctg(k_1A), \alpha_2 = A/\arctg(k_2A), h_2, \Delta h, h_1 = C_1 + \Delta h$ — постоянные параметры.

На рис. 2, *b* изображены временные реализации, полученные с помощью кусочно-непрерывного отображения. Используя два кусочно-непрерывных отображения, можно провести моделирование поведения связанных нейронов. Электрическая связь записывалась по аналогии со связью, заданной в модели Розе–Хиндмарш для двух связанных нейронов [1], с учетом порогового характера взаимодействия. Связь учитывается добавлением к переменной состояния первого отображения x_1 слагаемого $\varepsilon\Theta(x_2 - A)(x_1 - x_2)$ и слагаемого $\varepsilon\Theta(x_1 - A)(x_2 - x_1)$ к переменной состояния x_2 второго отображения, где $\Theta(x)$ — функция Хевисайда, ε — параметр связи. Результаты моделирования поведения двух связанных нейронов представлены на рис. 2, *c*. Следует отметить, что временные реализации, полученные при моделировании поведения уединенного нейрона и двух связанных нейронов с помощью предложенных отображений качественно совпадают с временными реализациями, полученными для уединенного биологического нейрона и связанных биологических нейронов [7].

Предложенные отображения могут быть использованы при моделировании поведения ансамблей нейронов. Реализованный в работе подход к моделированию с помощью кусочно-непрерывных отображений поведения нейрона на основе феноменологических представлений можно распространить на моделирование колебательных процессов в системах различной природы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 02-02-16351, 00-15-96673, Министерства образования РФ № E00-3.5-196 и CRDF REC-006.

Список литературы

- [1] Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Селверстоун А. и др. // УФН. 1996. Т. 166. № 4. С. 363–390.
- [2] Rabinovich M.I., Selverston A.I., Rubchinsky L. et al. // CHAOS. 1996. V. 6. N 3. P. 288–296.
- [3] Huerta R. // Int. J. of Bifurcation and Chaos. 1996. V. 6. N 4. P. 705–714.

- [4] *Белых И.В.* // Изв. вузов. Радиофизика. 1998. Т. 41. № 12. С. 1572–1580.
- [5] *Hayakawa Y., Sawada Y.* // Phys. Rev. E. 2000. V. 61. N 5. P. 5091–5097.
- [6] *Rulkov N.F.* // Phys. Rev. Lett. 2001. V. 86. N 1. P. 183–186.
- [7] *Elson R.C., Selverston A.I., Huerta R.* et al. // Phys. Rev. Lett. 1998. V. 81. N 25. P. 5692–5695.