

*На правах рукописи*

**Парамонов Илья Вячеславович**

**МОДЕЛИРОВАНИЕ НЕЙРОННЫХ АССОЦИАЦИЙ.  
ОЦЕНКА ПАРАМЕТРОВ И ЯВЛЕНИЕ СИНХРОНИЗАЦИИ**

Специальность 05.13.18 — математическое моделирование,  
численные методы и комплексы программ

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата физико-математических наук

Ярославль – 2011

Работа выполнена на кафедре компьютерных сетей  
Ярославского государственного университета им. П. Г. Демидова

**Научный  
руководитель** — доктор физико-математических наук,  
профессор Глызин Сергей Дмитриевич

**Официальные  
оппоненты:** доктор физико-математических наук,  
профессор Дмитриев Михаил Геннадьевич  
доктор технических наук,  
профессор Бытев Донат Олегович

**Ведущая  
организация** — Петрозаводский государственный  
университет

Защита состоится «\_\_» января 2012 г. в \_\_ часов \_\_ минут  
на заседании диссертационного совета Д 212.002.05 при Ярослав-  
ском государственном университете имени П. Г. Демидова по адресу:  
150000, г. Ярославль, ул. Советская, д. 14.

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке Яро-  
славского государственного университета имени П. Г. Демидова по ад-  
ресу: 150003, г. Ярославль, ул. Полушкина роща, д. 1.

Автореферат разослан «\_\_» декабря 2011 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета



Глызин С. Д.

# Общая характеристика работы

## Актуальность работы

Биологические системы традиционно представляют существенную сложность при исследовании в силу их многокомпонентности и комплексного характера связей. В силу этой сложности основным методом исследования в области нейрофизиологии является построение и анализ математических моделей. Такие модели рассматривают нервную систему на различных уровнях организации: от отдельных клеток и даже их мембран до мозга в целом. Если первые модели основаны на данных физиологии и молекулярной биологии, то для последних характерно привлечение широкого спектра биологических и психологических данных. Это подчёркивает существенно разноплановый и междисциплинарный характер проводимых в данной области исследований.

Одной из актуальных проблем современной нейронауки является феномен синхронизации в нейронных ассоциациях<sup>1</sup>. Исследования мозга указывают на исключительную важность данного явления для обработки информации в центральной нервной системе<sup>2</sup>. Понимание роли механизмов синхронизации осуществляется посредством построения математических моделей (как правило, феноменологических) и анализа их динамики. Данным вопросам посвящены работы таких авторов, как Г. Д. Абарбанель, М. Рабинович<sup>1</sup>, Р. М. Борисюк, Я. Б. Казанович<sup>3</sup>, Е. М. Ижикевич<sup>4</sup> и многих других.

Помимо выявления качественного соответствия между динамикой в исследуемых моделях и соответствующих им биологических системах, важной представляется также задача количественной оценки параметров функционирования моделей нейронных ассоциаций. Решение данной задачи в существенной степени осложняется тем фактом, что нейрофизиологические данные, составляющие основу исследова-

---

<sup>1</sup>Dynamical principles in neuroscience / M. Rabinovich, P. Varona, A. Selverston, H. Abarbanel // *Reviews of modern physics*. — 2006. — Vol. 78, no. 4. — P. 1213.

<sup>2</sup>От нейрона к мозгу / Д. Г. Николлс, А. Р. Мартин, Б. Д. Валлас, П. А. Фукс. — М.: Едиториал УРСС, 2003. — 672 с.

<sup>3</sup>Kazanovich, Y. An Oscillatory Neural Model of Multiple Object Tracking / Y. Kazanovich, R. Borisjuk // *Neural Computation*. — 2006. — Vol. 18, no. 6. — Pp. 1413–1440.

<sup>4</sup>Izhikevich, E. *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability And Bursting* / E. Izhikevich. — MIT Press, 2007.

ний любых биологических процессов, часто получены в различных, не оговоренных заранее, условиях и допускают множественные интерпретации.

В то же время, достижение как качественного, так и количественного соответствия в моделях нейронных ассоциаций представляется актуальной задачей, поскольку открывает новые возможности понимания сложных процессов, и служит основой для выхода существующих знаний о нервной системе на качественно новый уровень.

## Цель работы

Целью работы является построение и исследование моделей нейронов и нейронных ассоциаций, а также сопоставление их с биологическими прототипами. Для достижения данной цели были поставлены и решены следующие задачи:

- построена модель базовых элементов нейронных ассоциаций на основе моделей нейронов Ходжкина—Хаксли<sup>5</sup> и Майорова—Мышкина<sup>6</sup>;
- разработана модель нейронной ассоциации, описываемая фазовыми переменными;
- аналитически исследованы периодические режимы и режимы синхронизации в моделях нейронов и их ассоциаций;
- для моделей, описываемых уравнениями баланса токов, поставлены и численно решены задачи оценки параметров в виде оптимизационных задач.

## Методы исследования

Применяемые в работе методы исследования включают в себя как асимптотический анализ, так и численное моделирование, реализованное средствами проблемно-ориентированных программ для проведения вычислительного эксперимента.

---

<sup>5</sup>*Hodgkin, A.* A quantitative description of membrane current and its application to conductance and excitation in nerve / A. Hodgkin, A. Huxley // *J. Physiol.* — 1952. — Vol. 117. — Pp. 500–544.

<sup>6</sup>*Майоров, В. В.* Об одной модели функционирования нейронной сети / В. В. Майоров, И. Ю. Мышкин // Моделирование динамики популяций. — Н. Новгород, 1990. — 70–78 с.

## Научная новизна

Научная новизна работы состоит в следующем:

- доказаны существование и устойчивость периодического решения дифференциально-разностного уравнения с двумя запаздываниями, описывающего модель импульсного нейрона, построено асимптотическое разложение этого решения;
- предложен фазовый подход для анализа нейросетевых структур, состоящих из нейронов, сходных по динамике с импульсными; с использованием данного подхода исследованы нейронные ассоциации из двух и трёх нейронов: сформулированы условия существования различных режимов в сети, а также условия сходимости сети к указанным режимам;
- предложена модификация базовой модели импульсного нейрона В. В. Майорова и И. Ю. Мышкина, предложен подход к оценке параметров в ней, а также в сходных моделях, описывающих процессы обработки информации во внутренних слоях сетчатки глаза.

## Положения, выносимые на защиту

1. Доказано утверждение о существовании и устойчивости релаксационного периодического решения дифференциально-разностного уравнения с двумя запаздываниями, моделирующего динамику импульсного нейрона.
2. Доказаны утверждения о существовании и локальной устойчивости синхронного периодического режима в фазовой модели ассоциации из двух нейронов, а также о бассейне притяжения данного режима.
3. Доказаны утверждения об условиях существования режимов без синхронизации и режимов с частичной синхронизацией, зависящих от начальных условий, в ассоциации из трёх нейронов.
4. Предложена методика оценки параметров модели нейрона-детектора, основанная на решении задачи минимизации функционала расстояния между модельной и экспериментальной функциями мембранного потенциала.

## **Теоретическая и практическая ценность**

Работа в основном носит теоретический характер, однако, содержит существенное количество прикладных аспектов, в основном обусловленных привлечением экспериментальных данных для построения и обоснования разрабатываемых моделей. Последнее открывает перспективы использования результатов работы в ходе нейрофизиологических исследований. Диссертация предоставляет базовое модельное описание протекающих процессов, которое, благодаря прозрачности используемых параметров, допускает усовершенствование с целью учёта конкретных особенностей проводимых исследований.

## **Апробация работы**

Результаты работы были представлены на Всероссийских научно-технических конференциях «Нейроинформатика-2003», «Нейроинформатика-2004», «Нейроинформатика-2006», Всероссийских семинарах «Нейроинформатика и её приложения» (Красноярск, 2003, 2005, 2009), Всероссийской научной конференции, посвящённой 200-летию Ярославского государственного университета им. П. Г. Демидова (Ярославль, 2003), 62-ой региональной научно-технической конференции студентов, магистрантов и аспирантов (Ярославль, 2007), XX международной научной конференции «Математические методы в технике и технологиях: ММТТ-20» (Ярославль, 2007).

## **Публикации**

По теме диссертации опубликовано 16 научных работ. Из них 3 опубликованы в ведущих рецензируемых научных журналах, определённых ВАК.

## **Структура и объём работы**

Работа состоит из введения, четырёх глав, заключения и списка литературы. Объём работы составляет 123 страницы, она содержит 11 иллюстраций.

## Краткое содержание работы

Исследование математических моделей в работе построено в соответствии с принципом «от простого к сложному». Сначала производится анализ моделей динамики отдельных нейронов, описываемых уравнениями баланса токов с запаздыванием. Затем рассматриваются ассоциации из двух и трёх нейронов, описываемые более простыми фазовыми моделями, тем не менее включающими в себя многие особенности, характерные для моделей с запаздыванием. Наконец, рассматриваются модели ассоциаций клеток сетчатки глаза, также описываемые уравнениями баланса токов. Для данных моделей аналитическое исследование является затруднительным, поэтому задачи оценки параметров в них решаются численно.

**Во введении** приводится краткая характеристика текущего состояния предметной области, формулируется цель и ставятся задачи диссертационной работы, обосновываются актуальность и новизна проводимых исследований, излагается краткое содержание работы.

**Первая глава** содержит анализ существующих математических моделей, относящихся к теме диссертационной работы. В фокусе проведённого анализа в том числе находятся такие характеристики рассмотренных моделей, как биологическое правдоподобие, прозрачность используемых параметров. Главная задача данной главы — обозначить контекст проводимых в настоящей диссертационной работе исследований и проанализировать модели, которые представляются в этом контексте ключевыми.

В этой главе рассматриваются базовые модели нейронов, в том числе классическая модель нейрона Ходжкина—Хаксли, основные идеи которой являются чрезвычайно популярными в нейробиологических исследованиях, а также перечислены наиболее существенные её модификации, упрощения и усовершенствования. Упомянуты также другие, более схематичные модели, используемые преимущественно для анализа коллективного поведения нейронов в ансамблях. Также в первой главе приведена информация о некоторых существующих моделях синаптического взаимодействия, указаны актуальные феномены, моделированию которых (на уровне отдельных клеток сетчатки) посвящены существующие работы.

**Вторая глава** посвящена разработке и анализу моделей базовых элементов динамики нейронов и их ассоциаций.

В ней рассматривается модификация базовой модели нейрона В. В. Майорова и И. Ю. Мышкина, в которой помимо запаздывания калиевой проводимости относительно трансмембранного потенциала предложено ввести аналогичное запаздывание натриевой проводимости. Рассматриваемая модель описывается следующим уравнением:

$$\frac{du}{dt} = \lambda \cdot [-1 + f_K(u(t-1)) - f_{Na}(u(t-h))] \cdot u(t). \quad (1)$$

Здесь  $u(t)$  — трансмембранный потенциал нейрона,  $f_K(u)$  и  $f_{Na}(u)$  — функции, характеризующие калиевую и натриевую проводимости мембраны,  $\lambda \gg 1$  — большой параметр, определяющий скорость протекания электрических процессов. В соответствии с биологическим смыслом предполагается, что

$$f_K(u) = \alpha f_1(u), \quad f_{Na}(u) = \beta f_2(u), \quad \gamma = \alpha - \beta - 1, \quad \alpha, \beta, \gamma > 0, \quad (2)$$

$$f_i(0) = 1, \quad f_i(u) = \sum_{k=1}^{\infty} \frac{a_{ik}}{u^k} \text{ при } u \rightarrow \infty, \quad i = 1, 2. \quad (3)$$

Считаем также, что ряд в (3) можно дифференцировать по  $u$  любое число раз, и что  $h$  удовлетворяет условию  $0 < h < 1$  и не зависит от  $\lambda$ . Для анализа уравнения (1) выполняется замена переменной

$$u(t) = \exp(x(t)/\varepsilon), \quad \text{где } \varepsilon = 1/\lambda \ll 1.$$

После замены с учётом соотношений (2) получаем:

$$\frac{dx}{dt} = -1 + \alpha f_1 \left( \exp \left( -\frac{x(t-1)}{\varepsilon} \right) \right) - \beta f_2 \left( \exp \left( -\frac{x(t-h)}{\varepsilon} \right) \right). \quad (4)$$

Далее в работе доказаны существование, единственность и устойчивость периодического решения уравнения (4) при начальных условиях, характерных для инициации потенциала действия, а именно: множество начальных функций определено как

$$S(\sigma_0, q_1, q_2) = \{\varphi \in C[-1 - \sigma_0, -\sigma_0], -q_2 \leq \varphi(t) \leq -q_1 < 0 \\ \text{при } t \in [-1 - \sigma_0, -\sigma_0] \text{ и } \varphi(-\sigma_0) = -\gamma\sigma_0\},$$

где  $\sigma_0 < \frac{1}{2} \min \left\{ h, 1-h, \frac{1+\beta(1-h)}{\gamma} \right\}$ ,  $q_1 > 0$ ,  $q_2 \geq \gamma(1+\sigma_0)$ , и доказана следующая теорема.



**Теорема 1.** Пусть выполнены условия (3). Тогда для всех достаточно малых положительных  $\varepsilon$  уравнение (4) с начальными условиями из множества функций  $S(\sigma_0, q_1, q_2)$  имеет единственный экспоненциально устойчивый цикл  $x_*(t, \varepsilon)$  с периодом  $T_*(\varepsilon)$ , удовлетворяющий следующим предельным соотношениям:

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \max_t |x_*(t, \varepsilon) - x_0(t)| = 0, \quad \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} T_*(\varepsilon) = T_0.$$

Здесь  $x_0(t)$  — периодическая кусочно-линейная функция, определяющая главную часть асимптотики релаксационного предельного цикла уравнения (4) с периодом  $T_0$ .

Автором также рассмотрена модель нейрона-автогенератора, учитывающая запаздывание только калиевого тока, причём это запаздывание является переменным — равным некоторой функции мембранного потенциала. Для данной модели получены результаты, сходные с результатами исследования модели Майорова—Мышкина.

В п. 2.3 предпринята попытка достижения не только качественного, но и количественного соответствия модели нейрона В. В. Майорова и И. Ю. Мышкина данным нейрофизиологических исследований. Применительно к этой модели данная задача ранее не ставилась в связи с особенностью интерпретации функций проводимости, затрудняющей использование экспериментальных данных для оценки параметров.

Для преодоления данного недостатка был произведён синтез моделей Ходжкина—Хаксли и Майорова—Мышкина, в результате которого была построена новая модель нейрона. Модель описывается одним уравнением баланса токов, аналогичным первому уравнению системы Ходжкина—Хаксли, однако, в отличие от последней, вводит запаздывание калиевой проводимости относительно натриевой явно (как в модели Майорова—Мышкина). Соответствующее уравнение имеет вид:

$$C \cdot \dot{u}(t) = -g_{Na}(u(t)) \cdot (u(t) - u_{Na}^*) - g_K(u(t - \tau)) \cdot (u(t) - u_K^*) - g_\ell \cdot (u(t) - u_\ell^*). \quad (5)$$

Здесь функции  $g_{Na}(u)$  и  $g_K(u)$  — натриевая и калиевая проводимости мембраны соответственно;  $u_{Na}^*$  и  $u_K^*$  — равновесные потенциалы для тех же ионов.  $g_\ell$ ,  $u_\ell^*$  — проводимость и равновесный потенциал для ионов, формирующих ток утечки. Зависимости проводимостей от величины потенциала  $u$  обусловлены потенциалзависимостью соответствующих ионных каналов и имеют вид положительных S-образных

функций. В соответствии с работой Ходжкина и Хаксли<sup>7</sup> в качестве аппроксимации натриевой и калиевой проводимостей в уравнении (5) использованы функции вида

$$g_x(u) = \bar{g}_x(1 + \exp(-\alpha_x(u - u_c)))^{-1}, \quad (6)$$

где под  $x$  понимаются символы Na и K.

Для определения параметров модели в работе была поставлена задача на минимизацию функционала, выражающего отклонение решения модельного уравнения от осциллограммы, полученной в ходе нейрофизиологических исследований Ходжкина и Хаксли:

$$\int_0^T (u(t, \alpha_{\text{Na}}, \alpha_{\text{K}}, \bar{g}_{\text{Na}}, \bar{g}_{\text{K}}, u_c) - \bar{u}(t))^2 dt \rightarrow \min_{\alpha_{\text{Na}}, \alpha_{\text{K}}, \bar{g}_{\text{Na}}, \bar{g}_{\text{K}}, u_c}.$$

Здесь  $\bar{u}(t)$  — функция, определяющая экспериментально измеренное значение потенциала нейрона на промежутке  $0 \leq t \leq T$ ;  $u(t, \alpha_{\text{Na}}, \alpha_{\text{K}}, \bar{g}_{\text{Na}}, \bar{g}_{\text{K}}, u_c)$  — решение уравнения (5), в котором функции проводимости имеют вид (6), значения параметров  $\alpha_{\text{Na}}, \alpha_{\text{K}}, \bar{g}_{\text{Na}}, \bar{g}_{\text{K}}, u_c$  определяются аргументами указанной функции, а начальное условие задаётся равенством  $u(t, \alpha_{\text{Na}}, \alpha_{\text{K}}, \bar{g}_{\text{Na}}, \bar{g}_{\text{K}}, u_c) = \bar{u}(0)$  при  $-\tau \leq t \leq 0$ .

Для снижения размерности пространства параметров были использованы естественные биологические соображения. Оптимизационная задача была решена численно методами покоординатного спуска и золотого сечения. График оптимального решения приведён на рисунке 1 справа. На том же рисунке слева приведена осциллограмма, полученная в ходе эксперимента Ходжкиным и Хаксли. Видно, что полученные результаты хорошо согласуются с данными нейрофизиологии.

Отметим, что предложенный способ описания потенциала нейрона с явным введением запаздывания позволяет рассматривать процессы в нейроне на более высоком уровне, чем уровень ионных каналов, поскольку динамика нейрона в этом случае зависит лишь от предыстории потенциала и не требует определения состояния воротных переменных, необходимых в модели Ходжкина—Хаксли.

**В третьей главе** рассматриваются простейшие ассоциации из нейронов-автогенераторов, описываемых фазами. Автором диссертации

<sup>7</sup>Hodgkin, A. The dual effect of membrane potential on sodium conductance in the giant axon of Loligo / A. Hodgkin, A. Huxley // *J. Physiol.* — 1952. — Vol. 116. — Pp. 497–506.

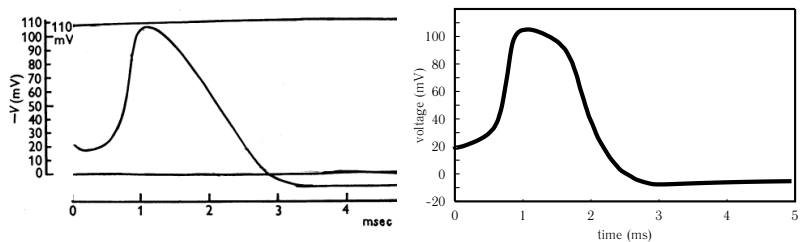


Рис. 1: Генерация спайка нейроном-детектором. Слева — осциллограмма из работы Хождина и Хаксли, справа — результат моделирования

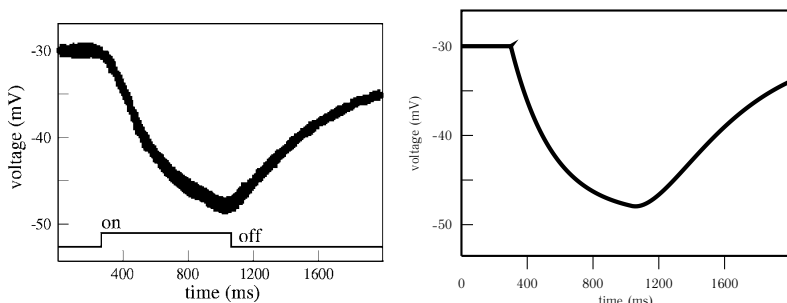


Рис. 2: Ответ горизонтальной клетки на одиночную вспышку света. Слева — наблюдаемая реакция, справа — результат моделирования

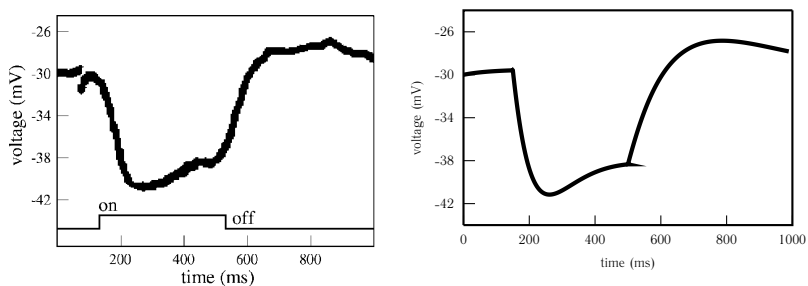


Рис. 3: Реакция off-биполярной клетки. Слева — наблюдаемая реакция, справа — результат моделирования

разработана следующая модель ассоциации. Состояние  $i$ -го нейрона сети ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) в момент времени  $t$  описывается величиной  $\varphi_i(t)$ :  $0 \leq \varphi_i(t) < 1$ . Будем считать, что фазовое пространство системы представляет собой  $n$ -мерный тор  $T_n = \{0 \leq \varphi_i < 1 | i = 1, 2, \dots, n\}$ . Ассоциацию нейронов можно описать следующей системой обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\dot{\varphi}_i = 1 + \Theta(\varphi_i - T_R) \sum_{j=1}^n w_{ij} (1 - \Theta(\varphi_j - T_M)). \quad (7)$$

Здесь  $T_M$  — константа, определяющая длительность спайка,  $T_R$  — длительность промежутка рефрактерности (нечувствительности). В силу биологических соображений, считаем, что  $0 < T_M < T_R < 1$ . Функция  $\Theta(u)$  определена соотношением:

$$\Theta(u) = \begin{cases} 1, & \text{при } u \geq 0, \\ 0, & \text{при } u < 0. \end{cases}$$

Через  $w_{ij} > 0$  обозначена сила воздействия  $j$ -го нейрона на  $i$ -й. Из уравнения (7) следует, что  $j$ -й нейрон воздействует на  $i$ -й в момент времени  $t$  тогда и только тогда, когда выполнены два условия:

- 1) нейрон-передатчик генерирует спайк ( $0 \leq \varphi_j(t) < T_M$ );
- 2) нейрон-приемник не находится в состоянии рефрактерности ( $T_R < \varphi_i(t) < 1$ ).

Легко видеть, что для нейрона, не находящегося под воздействием,  $\varphi_i(t) = \{\varphi_i(0) + t\}$ , где через  $\{x\}$  обозначена дробная часть  $x$ .

В п. 3.3 исследуется частный случай системы (7) для двух нейронов ( $n = 2$ ):

$$\begin{aligned} \dot{\varphi}_1 &= 1 + w_{12} \Theta(\varphi_1 - T_R) (1 - \Theta(\varphi_2 - T_M)), \\ \dot{\varphi}_2 &= 1 + w_{21} \Theta(\varphi_2 - T_R) (1 - \Theta(\varphi_1 - T_M)), \end{aligned} \quad (8)$$

Доказана следующая теорема.

**Теорема 2.** *Траектория  $\varphi_1 = \varphi_2$  системы (8) является орбитально асимптотически устойчивой.*

Траектория  $\varphi_1 = \varphi_2$  соответствует синхронному предельному режиму, когда нейроны генерируют свои спайки одновременно. Также

проведена оценка бассейна притяжения данного режима и доказана следующая теорема.

**Теорема 3.** Пусть  $0 < \varphi^0 \leq T_R - T_M$ . Если выполнено неравенство

$$\varphi^0 \geq 1 - T_R + T_M, \quad (9)$$

то все решения системы (8) с начальными условиями  $\varphi(0) = (0, \varphi^0)$  или  $\varphi(0) = (\varphi^0, 0)$  являются периодическими.

Если же условие (9) не выполнено, то для решений с теми же начальными условиями справедливо равенство

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \rho_s(\varphi_1(t), \varphi_2(t)) = 0.$$

В п. 3.4 в ассоциации из трёх нейронов рассматриваются векторы рассогласований, описывающие фазы второго и третьего нейронов в моменты, когда первый нейрон генерирует спайк. Пусть первый момент генерации импульса первым нейроном сети совпадает с началом отсчёта ( $t = 0$ ).  $t_1^0, t_1^1, t_1^2, \dots$  — последовательные моменты начала генерации спайка первым нейроном:  $\varphi_1(t_1^k) = 0, k = 0, 1, \dots$ . Обозначим  $\varphi_i^0 = \varphi_i(0), i = 2, 3$ . Векторы  $(\varphi_2^k, \varphi_3^k)$  будем называть векторами фазовых рассогласований ( $k = 0, 1, \dots$ ), вектор  $(\varphi_2^0, \varphi_3^0)$  будем называть вектором начального состояния ассоциации.

Введём в рассмотрение величины  $\varphi_i^* = \lim_{k \rightarrow \infty} \varphi_i(t_1^k), i = 2, 3$ . В том случае, когда указанные величины существуют, определим предельный режим ассоциации (в терминах фазовых рассогласований) как вектор  $(\varphi_2^*, \varphi_3^*)$ .

Исследование модели заключается в нахождении предельных режимов функционирования нейронной сети, условий на весовые коэффициенты, при выполнении которых рассматриваемые режимы существуют, а также областей, из каждой точки которых сеть сходится к рассматриваемым режимам. В частности, доказаны следующие теоремы, определяющие условия существования режима без синхронизации и его бассейна притяжения.

**Теорема 4.** Если синаптические веса удовлетворяют условиям

$$\begin{aligned} A/\omega_{21} < T_M, & \quad A/\omega_{21} + A/\omega_{32} > T_R, \\ A/\omega_{32} < T_M, & \quad A/\omega_{32} + A/\omega_{13} > T_R, \\ A/\omega_{13} < T_M, & \quad A/\omega_{13} + A/\omega_{21} > T_R, \end{aligned} \quad (10)$$

то существует предельный режим работы сети  $\varphi^* = (\varphi_2^*, \varphi_3^*)$ , где

$$\varphi_2^* = 1 - \frac{(1 + \omega_{21})A}{\omega_{21}}, \quad \varphi_3^* = 1 - \frac{A}{\omega_{21}} - \frac{(1 + \omega_{32})A}{\omega_{32}}, \quad (11)$$

$$A = \frac{1}{1 + \omega_{21}^{-1} + \omega_{32}^{-1} + \omega_{13}^{-1}}.$$

Если синаптические веса удовлетворяют условиям

$$\begin{aligned} B/\omega_{31} < T_M, & \quad B/\omega_{31} + B/\omega_{23} > T_R, \\ B/\omega_{23} < T_M, & \quad B/\omega_{23} + B/\omega_{12} > T_R, \\ B/\omega_{12} < T_M, & \quad B/\omega_{12} + B/\omega_{31} > T_R, \end{aligned} \quad (12)$$

то существует предельный режим работы сети  $\varphi^{**} = (\varphi_2^{**}, \varphi_3^{**})$ , где

$$\varphi_2^{**} = 1 - \frac{B}{\omega_{31}} - \frac{(1 + \omega_{23})B}{\omega_{23}}, \quad \varphi_3^{**} = 1 - \frac{(1 + \omega_{31})B}{\omega_{31}}, \quad (13)$$

$$B = \frac{1}{1 + \omega_{31}^{-1} + \omega_{23}^{-1} + \omega_{12}^{-1}}.$$

**Теорема 5.** Если синаптические веса удовлетворяют условиям (10) и для начального состояния сети выполнены условия

$$\begin{aligned} \varphi_2^0 > T_R, \quad \varphi_3^0 > T_R - \frac{1 - \varphi_2^0}{1 + \omega_{21}}, \\ \frac{\omega_{32}}{1 + \omega_{21}} + \varphi_3^0 < \frac{1 + \omega_{21} + \omega_{32}}{1 + \omega_{21}} - (1 + \omega_{32})T_R. \end{aligned}$$

то сеть сходится к предельному режиму  $\varphi^* = (\varphi_2^*, \varphi_3^*)$ , где  $\varphi_2^*$  и  $\varphi_3^*$  определяются по формулам (11).

Если синаптические веса удовлетворяют условиям (12) и для начального состояния сети выполнены условия

$$\begin{aligned} \varphi_2^0 > T_R - \frac{1 - \varphi_3^0}{1 + \omega_{31}}, \quad \varphi_3^0 > T_R, \\ \varphi_2^0 + \frac{\omega_{32}}{1 + \omega_{31}} < \frac{1 + \omega_{23} + \omega_{31}}{1 + \omega_{31}} - (1 + \omega_{23})T_R. \end{aligned}$$

то сеть сходится к предельному режиму  $\varphi^{**} = (\varphi_2^{**}, \varphi_3^{**})$ , где  $\varphi_2^{**}$  и  $\varphi_3^{**}$  определяются по формулам (13).

Помимо рассмотренных существуют также другие режимы функционирования сети, в частности, режимы с частичной синхронизацией (когда два из трёх нейронов синхронизируются), о чём была доказана соответствующая теорема.

**Теорема 6.**

1. Если для начального состояния сети выполнено условие

$$1 - T_R < \varphi_2^0 < T_R - \frac{1 - \varphi_3^0}{1 + \omega_{31}},$$

то сеть сходится к предельному режиму  $(\varphi_2^0, 0)$ .

Если для начального состояния сети выполнено условие

$$1 - T_R < \varphi_3^0 < T_R - \frac{1 - \varphi_2^0}{1 + \omega_{21}},$$

то сеть сходится к предельному режиму  $(0, \varphi_3^0)$ .

2. Если для начального состояния сети выполнено условие

$$1 - T_R + \varphi_3^0 < \varphi_2^0 < T_R,$$

то сеть сходится к предельному режиму  $(\varphi_2^0 - \varphi_3^0, 0)$ .

Если для начального состояния сети выполнено условие

$$1 - T_R + \varphi_2^0 < \varphi_3^0 < T_R,$$

то сеть сходится к предельному режиму  $(0, \varphi_3^0 - \varphi_2^0)$ .

3. Если для начального состояния сети выполнены условия

$$\begin{aligned} \varphi_3^0 < \varphi_2^0 < T_R, \\ \omega_{32}\varphi_2^0 + \varphi_3^0 > (1 + \omega_{32})(1 - T_R). \end{aligned}$$

то сеть сходится к предельному режиму  $(\varphi_2^0, \varphi_2^0)$ .

Если для начального состояния сети выполнены условия

$$\begin{aligned} \varphi_2^0 < \varphi_3^0 < T_R, \\ \varphi_2^0 + \omega_{23}\varphi_3^0 > (1 + \omega_{23})(1 - T_R). \end{aligned}$$

то сеть сходится к предельному режиму  $(\varphi_3^0, \varphi_3^0)$ .

Особенностью рассматриваемых режимов является то, что, в отличие от случая, в котором синхронизация отсутствует, вектор  $\varphi^*$ , характеризующий предельное поведение сети, зависит от начального вектора  $\varphi^0$ .

Предельный режим сети, существование которого доказывается в теореме 4, также имеет место в случае кольцевой структуры, состоящей из  $n$  нейронов ( $n \geq 2$ ).

**В четвёртой главе** проводится оценка параметров моделей горизонтальных и биполярных клеток сетчатки глаза с использованием описанной ранее методики, основанной на решении оптимизационных задач. Для описания горизонтальной клетки сетчатки предлагается уравнение:

$$C_h \frac{du_h}{dt} = -\alpha_h \cdot (u_h(t) - u_h^*) + I_p(t). \quad (14)$$

Здесь  $u_h(t)$  — потенциал горизонтальной клетки в момент времени  $t$ ,  $u_h^*$  — равновесный потенциал при отсутствии воздействия,  $\alpha_h$  — скорость восстановления потенциала,  $C_h$  — ёмкость мембраны,  $I_p(t)$  — суммарный фоторецепторный ток по всем синапсам данной горизонтальной клетки:

$$I_p(t) = \begin{cases} I_0, & \text{при } 0 \leq t \leq t_1, \\ I_1, & \text{при } t_1 < t < t_2, \\ I_0 + (I_1 - I_0)e^{-\varkappa(t-t_2)}, & \text{при } t_2 \leq t \leq T. \end{cases} \quad (15)$$

Здесь  $I_0$  — суммарный фоторецепторный ток горизонтальной клетки в темноте,  $I_1$  — тот же ток при наличии воздействия. Моменты времени  $t_1$  и  $t_2$  соответствуют началу и окончанию воздействия.

Оценка параметров модели проводится в два этапа. На первом этапе решается оптимизационная задача

$$\int_{t_1}^{t_2} (u_h(t, \alpha_h, u_h^*, I_0, I_1) - \bar{u}_h(t))^2 dt \rightarrow \min_{\alpha_h, u_h^*, I_0, I_1}, \quad (16)$$

$$\alpha_h = \frac{I_0}{\bar{u}_h - u_h^*}, \quad I_1 = \frac{\alpha_h \cdot (\bar{u}_h(t_2) - u_h^*) - I_0 e^{-\alpha_h(t_2-t_1)}}{1 - e^{-\alpha_h(t_2-t_1)}},$$

а на втором этапе — задача

$$\int_{t_2}^T (u_h(t, \alpha_h, u_h^*, I_0, I_1, \varkappa) - \bar{u}_h(t))^2 dt \rightarrow \min_{\varkappa}. \quad (17)$$



Здесь  $\bar{u}_n(t)$  — функция, получаемая трассировкой осциллограммы<sup>8</sup>, изображённой на рисунке 2 слева,  $\hat{u}_n$  — неподвижная точка уравнения (14) при  $I(t) \equiv I_0$ .

Оптимизационные задачи (16), (17) решались численно. При решении этих задач сначала осуществлялся перебор по сетке для сужения области изменения управляемых переменных. Затем для задачи (16) использовался метод покоординатного спуска, а для задачи (17) — метод золотого сечения.

График оптимального решения приведён на рисунке 2 справа. Осциллограмма, отражающая наблюдаемую реакцию, приведена на том же рисунке вверху. Видно, что найденное решение хорошо согласуется с экспериментальными данными (рисунок слева).

Аналогичный подход применялся для решения задачи оценки параметров модели off-биполярной клетки. В качестве входного сигнала модели использован сигнал, генерируемый моделью горизонтальной клетки, приведённой выше. Эталонная осциллограмма, взятая из того же источника, что и в случае горизонтальной клетки, приведена на рисунке 3 слева. Справа на том же рисунке приведён график найденного оптимального решения. Количественное и качественное соответствие между результатами моделирования и данными эксперимента легко видеть из сопоставления двух рисунков.

**В заключении** подводятся основные итоги работы.

## Список публикаций по теме диссертации

### Статьи в ведущих журналах, включенных в перечень ВАК:

1. *Парамонов, И. В.* Построение асимптотического разложения решения уравнения нейрона, описываемого дифференциальным уравнением с переменным запаздыванием / И. В. Парамонов // *Моделирование и анализ информационных систем.* — 2007. — Т. 14, № 2. — С. 36–39.
2. *Майоров, В. В.* Поправка к периоду решения уравнения, моделирующего динамику мембранного потенциала нейрона / В. В. Майоров, М. Л. Мячин, И. В. Парамонов // *Моделирование и анализ информационных систем.* — 2008. — Т. 15, № 2. — С. 3–10.

---

<sup>8</sup>*Werblin, F. S.* Organization of the Retina of the Mudpuppy, *Necturus macubsus*. II. Intracellular Recording / F. S. Werblin, J. E. Dowling // *Journal of Neurophysiology.* — 1969. — Vol. 32. — Pp. 339–355.

3. *Парамонов, И. В.* Релаксационные циклы обобщённого уравнения импульсного нейрона / И. В. Парамонов // *Моделирование и анализ информационных систем.* — 2011. — Т. 18, № 1. — С. 106–115.

#### **Другие публикации:**

4. *Парамонов, И. В.* Моделирование импульсной активности нейрона с помощью дифференциального уравнения с запаздывающим аргументом с переменной величиной запаздывания / И. В. Парамонов // *Моделирование и анализ информационных систем.* — 2002. — Т. 9, № 2. — С. 12–15.
5. *Парамонов, И. В.* Моделирование импульсной активности нейрона с помощью дифференциального уравнения с запаздывающим аргументом с переменной величиной запаздывания / И. В. Парамонов // V Всероссийская научно-технич. конф. «Нейроинформатика-2003». Сборник научных трудов. Часть 2. — М.: МИФИ, 2003. — С. 36–40.
6. *Лагутина, Н. С.* Численное моделирование импульсных нейронных сетей, основанных на уравнениях с запаздыванием / Н. С. Лагутина, И. В. Парамонов // *Материалы IX Всероссийского семинара «Нейроинформатика и ее приложения».* Сборник научных трудов. — Красноярск: ИПЦ КГТУ, 2003. — С. 139–140.
7. *Майоров, В. В.* Об уточнении периода колебаний периодического решения уравнения с запаздыванием, описывающего динамику нейрона / В. В. Майоров, М. Л. Мячин, И. В. Парамонов // *Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 200-летию Ярославского государственного университета им. П. Г. Демидова.* Информатика и вычислительная техника. — Ярославль: ЯрГУ, 2003. — С. 45–46.
8. *Лагутина, Н. С.* Задача о хранении периодической последовательности импульсной нейронной сетью кольцевой структуры / Н. С. Лагутина, И. В. Парамонов // VI Всероссийская научно-технич. конф. «Нейроинформатика-2004». Сборник научных трудов. Часть 1. — М.: МИФИ, 2004. — С. 61–66.
9. *Парамонов, И. В.* Уточнение асимптотики нейрона, описываемого дифференциальным уравнением с переменным запаздыванием / И. В. Парамонов // *Современные проблемы математики и информатики: Сборник научных трудов молодых ученых, аспирантов, студентов.* Вып. 6. — Ярославль: ЯрГУ, 2004. — С. 110–115.
10. *Лагутина, Н. С.* Моделирование и анализ распространения возбуждения по сети импульсных нейронов, организованных в кольцо / Н. С. Лагутина, И. В. Парамонов // *Современные проблемы математики и информатики: Сборник научных трудов молодых ученых, аспирантов, студентов.* Вып. 7. — Ярославль: ЯрГУ, 2005. — С. 62–67.

11. *Парамонов, И. В.* Исследование сходимости кольцевой нейронной сети из трёх элементов, описываемых дифференциальными уравнениями с запаздыванием / И. В. Парамонов // *Материалы XIII Всероссийского семинара «Нейроинформатика и её приложения»*. Сборник научных трудов. — Красноярск: ИВМ СО РАН, 2005. — С. 69–70.
12. *Лагутина, Н. С.* Исследование предельных режимов работы нейронной сети с использованием вспомогательной модели / Н. С. Лагутина, И. В. Парамонов // VIII Всероссийская научно-технич. конф. «Нейроинформатика-2006». Сборник научных трудов. Часть 3. — М.: МИФИ, 2006. — С. 9–15.
13. *Парамонов, И. В.* Анализ динамики импульсных нейронных сетей с использованием фазового подхода / И. В. Парамонов // *Актуальные проблемы математики и информатики: Сборник статей к 20-летию факультета ИВТ*. — Ярославль: ЯрГУ, 2007. — С. 62–69.
14. *Парамонов, И. В.* Асимптотическое исследование дифференциального уравнения, описывающего динамику нервной клетки / И. В. Парамонов // *Математические методы в технике и технологиях — ММТТ-20: Сборник трудов XX Междунар. науч. конф. В 10 т. Т. 1. Секция 1*. — Ярославль: Изд-во Яросл. гос. техн. ун-та, 2007. — С. 33–35.
15. *Парамонов, И. В.* О моделировании процесса обработки информации в горизонтальных и биполярных клетках сетчатки глаза / И. В. Парамонов // 62 региональная научно-техническая конференция студентов, магистрантов и аспирантов: Сборник трудов. — Ярославль: Изд-во Яросл. гос. техн. ун-та, 2009. — С. 221.
16. *Парамонов, И. В.* Построение биологически правдоподобной модели сетчатки глаза / И. В. Парамонов // *Нейроинформатика, её приложения и анализ данных: Материалы XVII Всеросс. семинара*. — Красноярск: ИПК СФУ, 2009. — С. 83–85.