

УДК 534.1

АНАЛИЗ ПЕРЕДАЧИ ИМПУЛЬСНЫХ СИГНАЛОВ В СИСТЕМЕ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ НЕЙРОННЫХ ГЕНЕРАТОРОВ С ЧАСТОТНО-ЗАВИСИМЫМИ СВЯЗЯМИ

И. С. Прокин^{1,2}, В. Б. Казанцев^{1,2}

¹ Нижегородский госуниверситет им. Н. И. Лобачевского, г. Нижний Новгород;

² Институт прикладной физики РАН, г. Нижний Новгород, Россия

В работе исследуется влияние частотно-зависимой связи на передачу сигналов в системе двух взаимодействующих импульсных нейронных генераторов. Система представляет собой модель двух нейронов с синаптической связью, обладающей свойством синаптической пластичности — изменением параметров синапса в зависимости от частотных характеристик сигнала. В работе показано, что пластичная связь способна регулировать эффективность передачи сигналов в зависимости от частоты следования импульсов и обеспечивает устойчивые режимы синхронизации импульсных последовательностей с различным соотношением частот выходных и входных импульсов. Получены аналитические оценки для областей параметров, соответствующих генерации импульсного отклика на нейроне-детекторе, в зависимости от частоты следования импульсов на нейроне-генераторе.

ВВЕДЕНИЕ

Задача о принципах кодирования, передачи и преобразования информации в мозге является едва ли не ключевой проблемой современной науки, привлекающей исследователей из самых различных областей. Считается, что передача сигналов в мозге происходит посредством нервных импульсов с длительностью 1÷2 мс и амплитудой порядка 100 мВ. Нервные клетки (нейроны) объединяются в сети посредством синаптических связей, обеспечивающих передачу импульсов и импульсных последовательностей от клетки к клетке. Поскольку синаптические связи, как правило, являются однонаправленными, с точки зрения радиофизики задача о синаптической передаче сигнала, по сути, представляет собой задачу о вынужденных колебаниях в системе однонаправленно связанных импульсных генераторов со сложным типом связи.

В первом приближении нейрон представляет собой специфический генератор нервных импульсов стандартной формы (потенциалов действия). При отсутствии внешних воздействий клетка находится в состоянии покоя. Если входной сигнал превышает определённый порог (порог возбуждения), то происходит генерация импульса отклика или последовательности импульсов. Принято считать, что информация кодируется в частоте следования импульсов (частотное кодирование) и в фазе возникновения импульса относительно некоторого опорного периодического сигнала (фазовое кодирование). В этом аспекте преобразование сигнала при прохождении через синаптическую связь должно характеризоваться соотношением частот входного и выходного сигналов, а также фазовыми сдвигами выходных импульсов относительно входных. Это, по существу, составляет классическую задачу теории нелинейных колебаний [1–4]. Известно, в частности, что в зависимости от силы связи в такой системе возможны различные режимы вынужденных колебаний с возможностью синхронизации с различным соотношением частот, режимы захвата фазы импульса, квазипериодические и хаотические колебания [5]. Для нейронных моделей с различной степенью биофизической детализации такие режимы широко изучались в работах [6–12].

В последние несколько десятилетий при изучении клеточной сигнализации в мозге большой интерес вызывают эффекты так называемой синаптической пластичности [13–17]. Синаптическая

пластичность в простейшем случае означает, что сила связи между нейронами не является постоянной, а в зависимости от различных условий может либо усиливаться (синаптическая потенция), либо уменьшаться (синаптическая депрессия). Другими словами, задача о передаче сигналов усложняется за счёт динамического характера взаимодействия между генераторами [18–20]. Одним из типов синаптической пластичности является кратковременная частотно-зависимая пластичность, при которой эффективность передачи импульсов зависит от частоты проводимой через синапс последовательности импульсов. Модель такой пластичности была предложена в работе [21]. Она описывает кинетику выброса нейромедиатора (синаптического ресурса) с помощью динамической системы 4-го порядка. Краткосрочная пластичность зависит от входных импульсов на временных масштабах порядка десятков миллисекунд. С помощью такой модели, в частности, удалось описать механизм возникновения популяционных разрядов в виде пакетов импульсов в нейронных сетях [21, 22]. В различных аспектах нейродинамики предлагались и другие модели краткосрочной пластичности, имеющие различную степень биофизической детализации [23]. Опираясь, как правило, на описание конкретных экспериментальных явлений, модели пластичности остаются по существу неизученными с точки зрения нелинейной динамики передачи и преобразования импульсных возбуждений между нейронами через пластичные синаптические связи.

В данной работе мы проводим анализ эффектов передачи импульсных сигналов в модели двух односторонне связанных нейронных генераторов с частотно-зависимой связью. Получены аналитические оценки условий прохождения сигнала через такую связь, возникновения вынужденных колебаний и их синхронизации. Показано, что введение пластичности позволяет существенно изменить динамический диапазон импульсных сигналов и обеспечить устойчивые режимы импульсной передачи с различным соотношением входных и выходных импульсов.

1. МОДЕЛЬ

Рассмотрим простейшую модель передачи сигнала через частотно-зависимую связь. Она состоит из нейрона-передатчика (пресинаптический нейрон), канала связи (синаптическая связь)

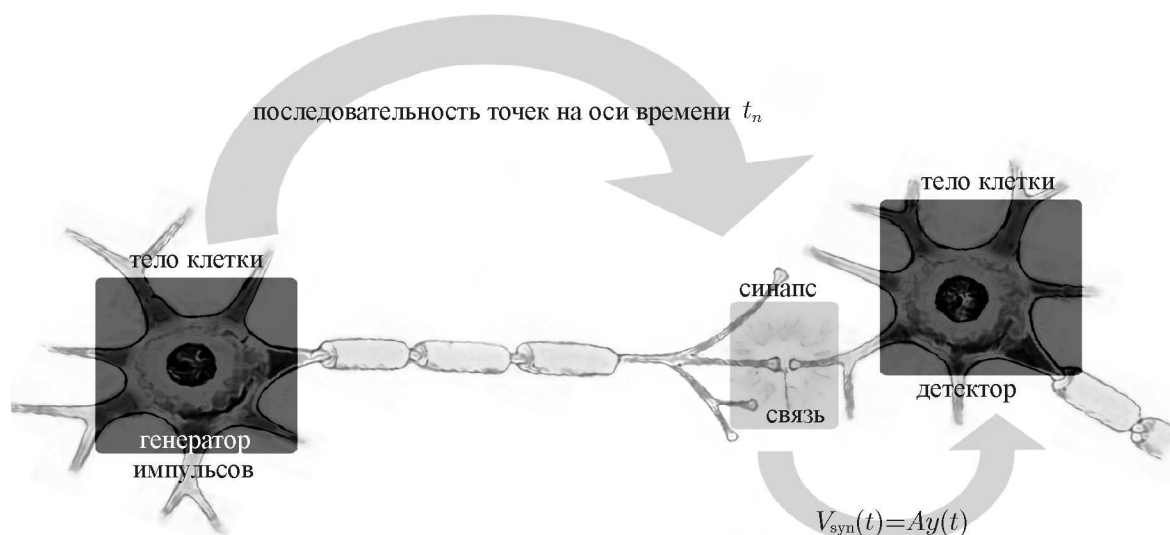


Рис. 1. Схематическое представление импульсной передачи сигналов через пластичную синаптическую связь

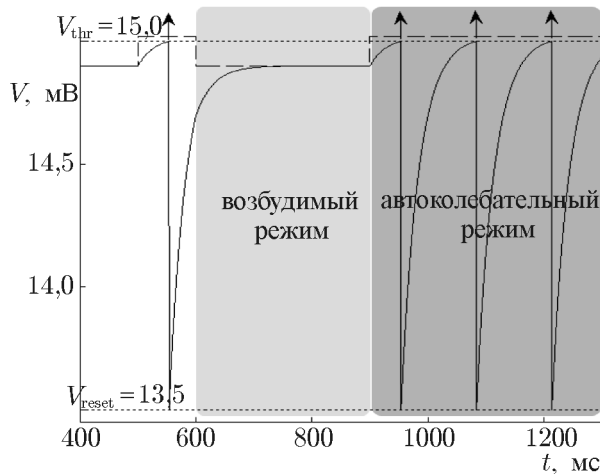


Рис. 2. Динамика одного нейрона при $V_{\text{syn}} = 0$. Штриховой линией показано изменение параметра деполяризации $V_b(t)$. Сплошной линией показано соответствующее изменение $V(t)$. Стрелочками отмечены моменты спайков. При значении $V_b \leq V_{\text{thr}} = 15$ мВ наблюдается релаксация мембранного потенциала к состоянию равновесия $V = V_b$, нейрон оказывается в возбудимом режиме. При значении $V_b \geq V_{\text{thr}}$ нейрон находится в автоколебательном режиме с частотой, определяемой значением V_b .

и нейрона-приёмника (постсинаптический нейрон) (см. рис. 1). Собственную динамику нейронов будем описывать с помощью «порогового интегратора» [24–27]:

$$\begin{aligned} \tau \frac{dV}{dt} &= -V + V_{\text{syn}} + V_b, & V_{\text{reset}} \leq V(t) \leq V_{\text{thr}}, & t \neq t_i + \xi; \\ V(t_i) &= V_{\text{thr}}, & V(t_i + \xi) &= V_{\text{reset}}, & 0 < \xi < \tau_{\text{ref}}, \end{aligned} \quad (1)$$

где V — текущее значение мембранного потенциала нейрона, V_{syn} — произведение синаптического тока на входное сопротивление нейрона, V_b — параметр деполяризации, или произведение входного сопротивления нейрона на фоновый (приложенный) ток, обеспечиваемый внешними воздействиями, τ — характерное время релаксации мембранного потенциала, τ_{ref} — время рефрактерности, в течение которого нейрон не отвечает на внешние воздействия, V_{thr} — пороговый уровень и V_{reset} — уровень сброса, t — время, t_i — моменты времени, соответствующие достижению мембранным потенциалом порога.

Динамика системы (1) относительно проста. Каждый раз, когда V достигает порогового уровня V_{thr} , производится сброс к уровню V_{reset} . После этого в течение рефрактерного периода потенциал V удерживается равным V_{reset} , а затем экспоненциально эволюционирует к состоянию равновесия линейного дифференциального уравнения первого порядка из системы (1). Достижение мембранным потенциалом порога отождествляется с генерацией импульса (см. рис. 2). Собственную динамику нейронного генератора (1) при отсутствии синаптических сигналов на входе ($V_{\text{syn}} = 0$) характеризуют два основных режима: возбудимый (устойчивое состояние равновесия на прямой, описываемое первым уравнением (1)) при $V_b \leq V_{\text{thr}}$ и автоколебательный (устойчивое периодическое движение, возникающее за счёт «сшивки» решений уравнений (1)) при $V_b > V_{\text{thr}}$.

Будем предполагать, что время рефрактерности τ_{ref} мало по сравнению с характерным периодом следования входных импульсов: $\tau_{\text{ref}} \ll \Delta t$. В этом случае легко записать аналитическое решение для $V_{\text{reset}} \leq V(t) \leq V_{\text{thr}}$:

$$V(t) = G[V(0), t] = [V(0) - V_b] \exp(-t/\tau) + V_b. \quad (2)$$

В численных расчётах зафиксируем для определённости следующие значения параметров: $\tau = 30$ мс, $V_{\text{reset}} = 13,3$ мВ, $V_{\text{thr}} = 15$ мВ, $\tau = 30$ мс. Мы также предполагаем, что пресинаптический генератор находится в автоколебательном режиме, а постсинаптический — в возбудимом.

Рассмотрим теперь модель синаптической связи [19]:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= \frac{z}{\tau_{\text{rec}}} - \sum_{i=1}^N ux\delta(t - t_i); & \frac{dy}{dt} &= -\frac{y}{\tau_1} + \sum_{i=1}^N ux\delta(t - t_i); \\ \frac{dz}{dt} &= \frac{y}{\tau_1} - \frac{z}{\tau_{\text{rec}}}; & \frac{du}{dt} &= -\frac{u}{\tau_{\text{fac}}} + \sum_{i=1}^N U(1 - u)\delta(t - t_i).\end{aligned}\quad (3)$$

Здесь t_i — время возникновения i -го пресинаптического импульса, N — общее число импульсов, x , y , z — переменные, описывающие доли синаптических ресурсов в восстановленном, активном и неактивном состояниях соответственно, u — переменная, отвечающая за синаптическую депрессию или усиление, u — константа динамики, τ_1 , τ_{rec} , τ_{fac} — некоторые характерные времена динамики синапса, $\delta(x)$ — дельта-функция Дирака. В данной работе связь предполагалась возбуждающей, и параметры синапса имели следующие значения: $U = 0,5$, $\tau_{\text{rec}} = 800$ мс, $\tau_{\text{fac}} = 0$ мс, $\tau_1 = 3$ мс [21].

Взаимодействие между генераторами осуществляется через переменную y :

$$V_{\text{syn}} = Ay(t), \quad (4)$$

где A — весовой коэффициент синапса, имеющий размерность напряжения. Взвешенная переменная y определяет вклад синаптического тока в динамику мембранного потенциала постсинаптического нейрона. Таким образом, каждый пресинаптический импульс вызывает резкое изменение переменной y , после которого y спадает до нуля за сравнительно короткое время. Эффект синаптической депрессии (уменьшения эффективной силы связи) проявляется в том, что с каждым следующим входным импульсом величина изменения переменной y уменьшается, если интервал между пресинаптическими импульсами не достаточно велик для того, чтобы синапс восстановился к исходному состоянию. Следовательно, чем выше частота пресинаптических импульсов, тем сильнее и быстрее уменьшается сила связи. При этом для случая периодического входного воздействия стационарная амплитуда скачков определяется нелинейной функцией частоты входного воздействия.

2. ПЕРЕДАЧА СИГНАЛОВ

Исследуем теперь основные механизмы передачи сигналов в системе (1)–(4). Пресинаптический генератор в автоколебательном режиме генерирует бесконечную последовательность входных импульсов, поступающих через канал связи на постсинаптический нейрон. Получим условия возникновения режима регулярных ответов при установлении целых соотношений между частотами входной и выходной последовательностей импульсов.

2.1. Случай фиксированной связи

Рассмотрим сначала случай фиксированной связи без пластичности. Для этого в уравнении постсинаптического нейрона сделаем замену

$$V_{\text{syn}} = Ay(t) = M[\text{мВ} \cdot \text{мс}] \sum_{i=1}^N \delta(t - t_i),$$

где M — некоторая постоянная. Эта подстановка разбивает решение для $V(t)$ на межимпульсные интервалы, на которых существует непрерывное и гладкое решение. Разрывы возникают

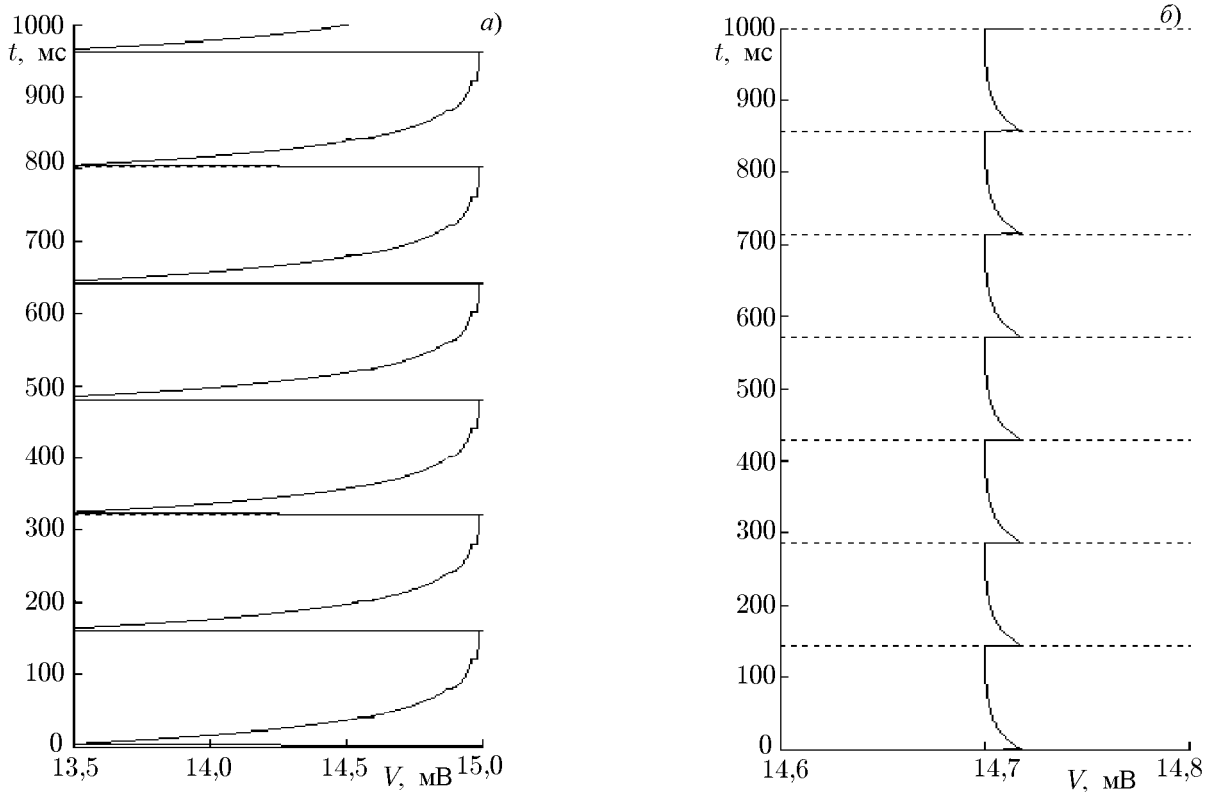


Рис. 3. Расширенное фазовое пространство одного нейрона: режим регулярных ответов (а) и режим подпороговых колебаний (б). Сплошной линией показана фазовая траектория мембранного потенциала. Штриховой линией показано положение секущих Пуанкаре (при смещении секущей $t' = 0$)

только в моменты возникновения импульсов. Отметим, что при этом величина скачка мембранного потенциала постсинаптического нейрона с каждым пресинаптическим импульсом является постоянной и равной M/τ . Это постоянство разности является условием сшивки решений до и после пресинаптического импульса.

Выберем константу M таким образом, чтобы увеличение переменной V под действием одиночного входного импульса в системе с пластичным синапсом с начальными условиями $V(0) = V_b$, $x(0) = 1$, $y(0) = 0$, $z(0) = 0$, $u(0) = 0$ и в системе с непластичным синапсом с начальными условиями $V(0) = V_b$ были одинаковыми:

$$AU \frac{\tau_1}{\tau_1 - \tau} \left[\left(\frac{\tau}{\tau_1} \right)^{-\tau/(\tau - \tau_1)} - \left(\frac{\tau}{\tau_1} \right)^{-\tau_1/(\tau - \tau_1)} \right] = \frac{M}{\tau}.$$

Отсюда получаем

$$A = M / \left\{ U \frac{\tau \tau_1}{\tau_1 - \tau} \left[\left(\frac{\tau}{\tau_1} \right)^{-\tau/(\tau - \tau_1)} - \left(\frac{\tau}{\tau_1} \right)^{-\tau_1/(\tau - \tau_1)} \right] \right\}. \quad (5)$$

Периодическое входное воздействие порождает точечное отображение для мембранного потенциала постсинаптического нейрона (см. рис. 3):

$$V_{n+1}(t') = G[V_{n+1}(0), t'],$$

$$V_{n+1}(0) = \begin{cases} f[V_n(0)], & V_{\text{reset}} \leq f[V_n(0)] < V_{\text{thr}}; \\ V_{\text{reset}}, & f[V_n(0)] \geq V_{\text{thr}}. \end{cases} \quad (6)$$

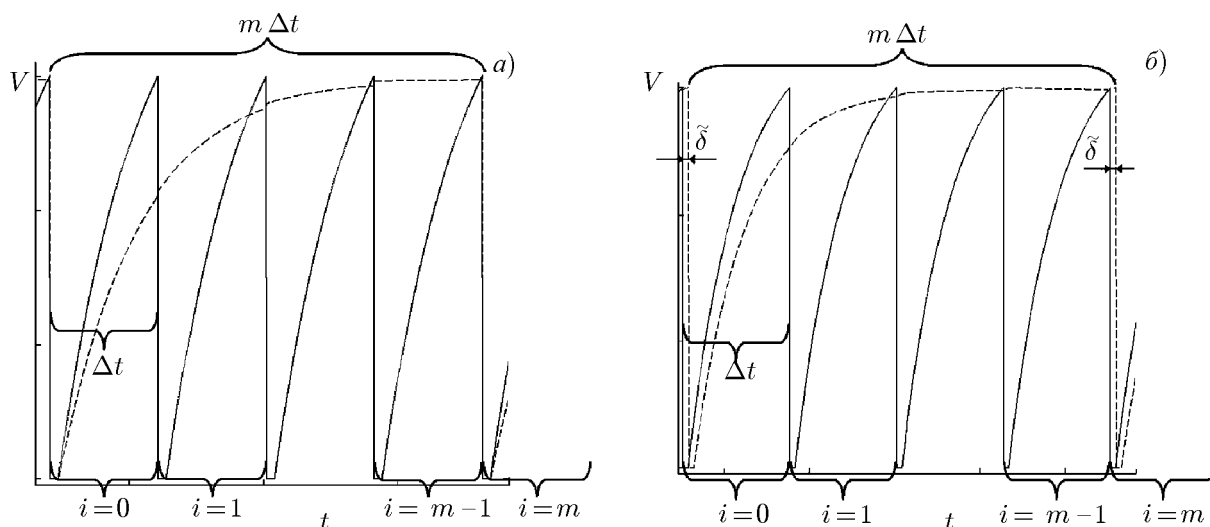


Рис. 4. Пояснение к выводу условия регулярных ответов для непластичного (а) и пластичного (б) случаев. Сплошной линией изображён мембранный потенциал пресинаптического нейрона, используемого в качестве генератора, штриховой линией изображён мембранный потенциал постсинаптического нейрона

Здесь

$$f(x) = M/\tau + G(x, \Delta t), \quad (7)$$

функция G — решение системы уравнений (1) на межимпульсном интервале при условии $V_{\text{reset}} \leq V \leq V_{\text{thr}}$, Δt — межимпульсный интервал, $V_i(t')$ — решение для мембранного потенциала на промежутке между i -м и $(i+1)$ -м импульсами пресинаптического генератора, при этом время t' предполагается отсчитываемым от i -го импульса (т.е. определяет сдвиг секущей Пуанкаре).

Исследуем динамику этого отображения в случае, когда частота входного воздействия в m раз превышает частоту выходного (см. рис. 4а). Неподвижные точки отображения (6), (7) порядка m определяются условием $V_{n+m}(t') = V_n(t')$. Они соответствуют регулярным периодическим решениям с m -кратным соотношением частот входного и выходного сигналов (один период типичной реализации показан на рис. 4а). Такие режимы разделяются на два класса: режим регулярных ответов (периодическое движение имеет фиксированные пределы по V ($V_{\text{reset}} \leq V \leq V_{\text{thr}}$) и амплитуду $V_{\text{thr}} - V_{\text{reset}}$, см. рис. 3а) и режим подпороговых колебаний (в этом случае m всегда равно ∞ , что соответствует отсутствию отклика, а периодическое движение имеет амплитуду порядка M/τ , см. рис. 3б).

Будем интересоваться режимом регулярных ответов. Условие его реализации может быть записано в виде

$$V_b + \frac{M}{\tau [1 - \exp(-\Delta t/\tau)]} = \bar{V} > V_{\text{thr}}, \quad (8)$$

где $\bar{V}$ — неподвижная точка отображения $x_{n+1} = f(x_n)$, определяемого функцией (7). Она существует при всех конечных Δt и τ и всегда устойчива, поскольку её мультипликатор равен $\exp(-\Delta t/\tau) < 1$, а в случае $\bar{V} \leq V_{\text{thr}}$ она совпадает с неподвижной точкой отображения (6), (7).

При этом соотношение частот m определяется минимальным числом итераций отображения $x_{n+1} = f(x_n)$, необходимых для отображения точки V_{reset} в точку выше порога генерации. Другими словами, это минимальное число итераций, необходимых для того, чтобы отображение (6),

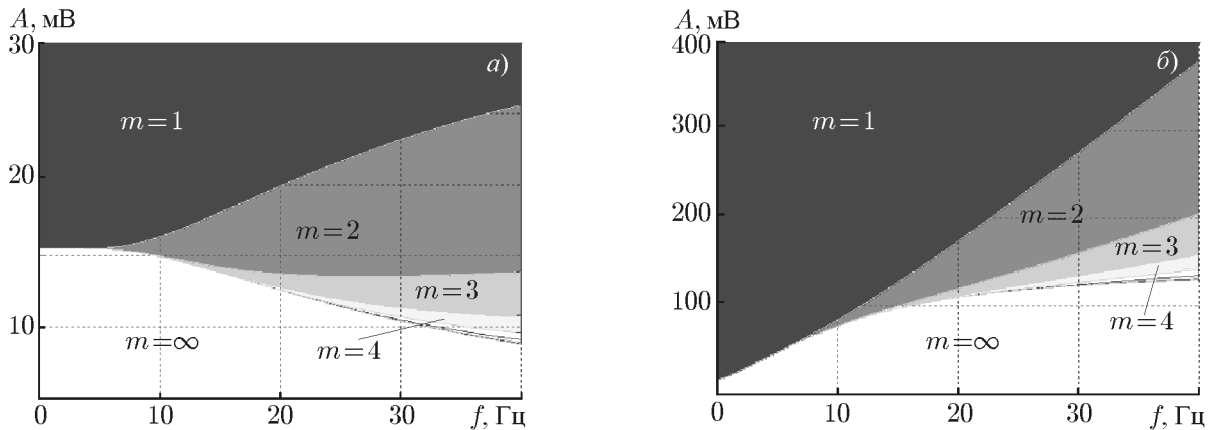


Рис. 5. Области регулярных ответов на плоскости (A, f) при значении $V_b = 14,4$ мВ для непластичного (а) и пластичного (б) синапсов

(7) при $t' = 0$:

$$V_{n+1}(0) = \begin{cases} f[V_n(0)], & V_{\text{reset}} \leq f[V_n(0)] < V_{\text{thr}}; \\ V_{\text{reset}}, & f[V_n(0)] \geq V_{\text{thr}}, \end{cases}$$

перевело точку V_{reset} саму в себя.

Применение совместно точечного отображения (6), (7) и условия регулярных ответов (8), а также условия связи (5) констант M и A позволяет получить следующее соотношение:

$$A = \left\{ U \frac{\tau \tau_1}{\tau_1 - \tau} \left[\left(\frac{\tau}{\tau_1} \right)^{-\tau/(\tau - \tau_1)} - \left(\frac{\tau}{\tau_1} \right)^{-\tau_1/(\tau - \tau_1)} \right] \right\}^{-1} \times \\ \times \tau [1 - \exp(-\Delta t / \tau)] \left[\frac{V_{\text{thr}} - \exp(-m \Delta t / \tau) V_{\text{reset}}}{1 - \exp(-m \Delta t / \tau)} - V_b \right], \quad (9)$$

где Δt — период следования входных импульсов $\Delta t = t_{i+1} - t_i$.

Условие (9) для различных m позволяет получить на плоскости параметров (A, f) области, соответствующие различным динамическим режимам отклика (см. рис. 5а). На рис. 5а область, ограниченная кривыми, полученными для m и $m - 1$, соответствует режиму с m -кратным откликом. Кривая, построенная при фиксированном m , соответствует максимальной частоте следования входных импульсов $f = 1/\Delta t$ при заданных двух других параметрах, при которых возможна реализация режима с откликом на m -й импульс. При увеличении частоты стимуляции и переходе за эту границу к моменту прихода m -го импульса мембранный потенциал постсинаптического нейрона за счёт собственной динамики и воздействия на него предыдущих $m - 1$ пресинаптических импульсов не успевает приблизиться к порогу генерации на достаточную величину. Потенциал приближается к порогу достаточно близко лишь за счёт m -го пресинаптического импульса и последующей автономной динамики, так, что с $(m + 1)$ -ым пресинаптическим импульсом оказывается за порогом, и постсинаптический нейрон генерирует выходной импульс.

Все остальные области соответствуют режиму отсутствия отклика. Численный эксперимент показывает справедливость полученной аналитической оценки (9). При переходе через границу между областями m и $m - 1$ на плоскости параметров (A, f) изменение динамического режима происходит скачком.

2.2. Случай пластичной связи

Рассмотрим теперь пластичную синаптическую связь (3). В этом случае разрывы в моменты прихода пресинаптических импульсов возникают в синаптической переменной y . При этом зависимость мембранного потенциала от времени будет иметь скачки по первой производной за счёт интегрирования уравнения с $V_{\text{syn}} = Ay$ в правой части.

Аналогично случаю фиксированной связи нетрудно показать, что входной периодический импульсный сигнал порождает четырёхмерное точечное отображение для синаптических ресурсов сразу после n -го и $(n+1)$ -го входных импульсов, которое имеет вид

$$\begin{aligned} u_{n+1} &= U + u_n (1 - U) \exp(-\Delta t / \tau_{\text{fac}}), \\ y_{n+1} &= y_n \exp(-\Delta t / \tau_1) + [U + u_n (1 - U) \exp(-\Delta t / \tau_{\text{fac}})] \times \\ &\quad \times \left[C_1 - z_n \exp(-\Delta t / \tau_{\text{rec}}) - \frac{y_n \tau_{\text{rec}}}{\tau_{\text{rec}} - \tau_1} \exp(-\Delta t / \tau_{\text{rec}}) + \frac{y_n \tau_1}{\tau_{\text{rec}} - \tau_1} \exp(-\Delta t / \tau_1) \right], \\ z_{n+1} &= z_n \exp(-\Delta t / \tau_{\text{rec}}) + \frac{y_n \tau_{\text{rec}}}{\tau_{\text{rec}} - \tau_1} \left[\exp(-\Delta t / \tau_{\text{rec}}) - \exp(-\Delta t / \tau_1) \right], \\ x_{n+1} &= C_1 - y_{n+1} - z_{n+1}, \end{aligned} \quad (10)$$

где $C_1 = x(t) + y(t) + z(t) = x(0) + y(0) + z(0)$ определяет условие нормировки.

Условие сшивки решения для мембранного потенциала постсинаптического нейрона до и после $(n+1)$ -го пресинаптического импульса задаётся условием непрерывности:

$$V_{n+1}(0) = V_n(\Delta t), \quad (11)$$

где $V_i(t')$ — решение для мембранного потенциала на интервале между i -м и $(i+1)$ -м входными импульсами, Δt — период следования входных импульсов, t' — время, отсчитываемое от i -го входного импульса.

Будем интересоваться условием возникновения регулярных ответов при отношении частот входа и выхода, равном m . Обозначим через $\tilde{\delta}$ время запаздывания импульса отклика по отношению к импульсу пресинаптического генератора. Это время, за которое мембранный потенциал постсинаптического нейрона достигает порогового уровня после прихода m -го пресинаптического импульса (см. рис. 4б).

Условие существования такого отклика можно записать в виде

$$V_0(t' = \tilde{\delta} + 0) = V_{\text{reset}}, \quad V_m(t' = \tilde{\delta}) = V_{\text{thr}}. \quad (12)$$

Используя (10) и (11) и предполагая $\tilde{\delta} \ll \tau$, $\tilde{\delta} \ll \Delta t$, условие (12) можно переписать в виде (при $m \geq 1$)

$$A = \left[\frac{V_{\text{thr}} - \exp(-m \Delta t / \tau) V_{\text{reset}}}{1 - \exp(-m \Delta t / \tau)} - V_b \right] / \left\{ \left[\frac{\exp(-\Delta t / \tau_1) - 1}{1 - \exp(-\Delta t / \tau)} + \exp(-\tilde{\delta} / \tau_1) \right] \bar{y}(\Delta t) \frac{\tau_1}{\tau_1 - \tau} \right\}, \quad (13)$$

где $\bar{y}(\Delta t)$ — координата y неподвижной точки отображения (10) при данном Δt . Отметим, что величина запаздывания $\tilde{\delta}$ в численном эксперименте составляла не более 3 мс. Пренебрегая частотной зависимостью этого параметра и полагая его равным 3 мс, получаем из (13) приближённое разбиение плоскости параметров (A, f) на области регулярных ответов и область отсутствия ответов (см. рис. 5б). При этом для значений параметров в окрестности границ областей регулярных ответов количество импульсов отклика чередуется между m и $m-1$. Период колебаний

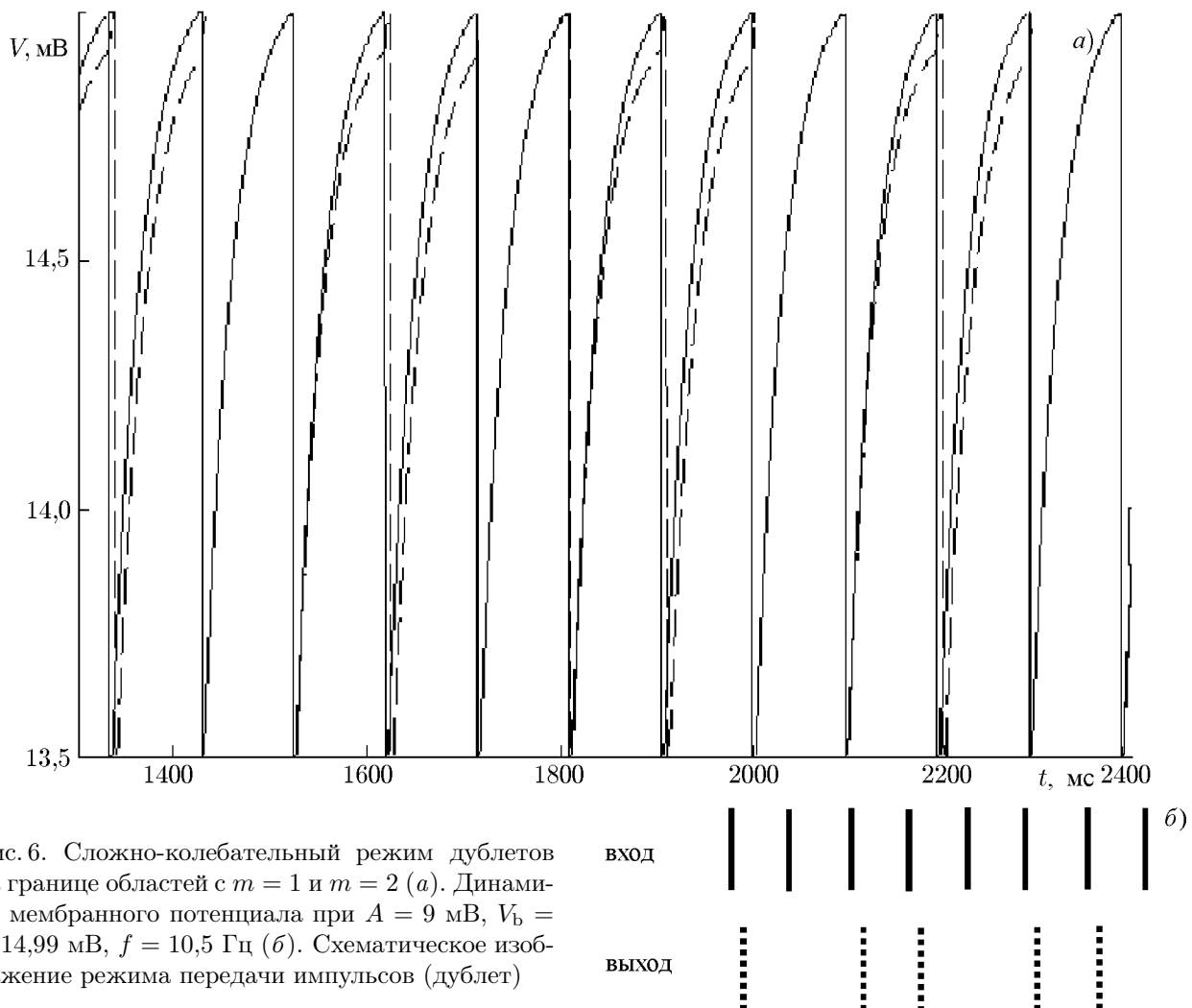


Рис. 6. Сложно-колебательный режим дублетов на границе областей с $m = 1$ и $m = 2$ (а). Динамика мембранного потенциала при $A = 9$ мВ, $V_b = 14,99$ мВ, $f = 10,5$ Гц (б). Схематическое изображение режима передачи импульсов (дублет)

сигнала таких откликов становится равным $[(m-1)p + mq] \Delta t$, где p и q — натуральные числа. На рис. 6 представлен пример преобразования входного периодического импульсного сигнала в периодическую последовательность дублетов импульсов отклика с периодом $3 \Delta t$ вблизи границы $m = 2$ и $m = 1$. Отметим, что в окрестности этой границы возможны и другие значения p и q , что может соответствовать режиму триплетов и пачек импульсов более высокого порядка. Отметим также, что режим ответов в виде пакетов импульсов реализуется только в случае пластичной связи за счёт возникновения дополнительного временного масштаба в динамике синаптических ресурсов. Этот масштаб в аналитических оценках (10)–(13) определяется временем запаздывания $\tilde{\delta}$, которое, по сути, соответствует задержке передачи сигнала через синапс. На границах перехода между соседними областями регулярных откликов разность времён достижения порога для соседних импульсов входной последовательности становится сравнимым с $\tilde{\delta}$, что приводит к возникновению сложной колебательной динамики.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе проведено исследование механизмов передачи импульсных сигналов в простейшей модели нейронной системы, состоящей из пресинаптического генератора, частотно-зависимого канала связи (синапса) и постсинаптического генератора — детектора импульсных сигналов. Процесс передачи периодических импульсных последовательностей можно описать с помощью нелинейных точечных отображений, неподвижные точки которых определяют периодические последовательности отклика с различным соотношением чисел выходных и входных импульсов (захвата частоты). Установлено, что в зависимости от величины коэффициента связи в системе реализуются различные варианты такого отклика.

В отличие от случая фиксированной связи, в случае учёта эффекта пластичности увеличение частоты входного сигнала приводит к увеличению порогового коэффициента связи, необходимого для генерации отклика (см. рис. 5). Это, фактически, означает, что пластичный синапс способен регулировать восприимчивость клетки к высокочастотным воздействиям, подавляя эффективность отклика при увеличении частоты (синаптическая депрессия).

Введение пластичного канала связи добавляет в систему дополнительный временной масштаб, что приводит к возможности реализации сложных импульсных ответов на границах перехода между различными режимами отклика.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ (МД-096.2011.2), РФФИ (грант 11-04-12144-офи-м-2011), Программы МКБ РАН, ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 годы (контракт 02.740.11.0075).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андронов А. А., Витт А. А., Хайкин С. Э. Теория колебаний. 1959.
2. Рабинович М. И., Трубецков Д. И. Введение в теорию колебаний и волн. М.: Наука, 1984.
3. Бутенин Н. В., Неймарк Ю. И., Фужаев Н. А. Введение в теорию нелинейных колебаний. М.: Наука, 1987.
4. Кузнецов А. П., Кузнецов С. П., Рыскин Н. М. Нелинейные колебания. Сер. Современная теория колебаний и волн. М.: Физматлит, 2006.
5. Пиковский А., Розенблюм М., Куртс Ю. Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. М.: Техносфера, 2003. 496 с.
6. Гласс Л., Мэкки М. От часов к хаосу. Ритмы жизни. М.: Мир, 1991. 248 с.
7. Kopell N., Ermentrout G. B. // Handbook of Dynamical Systems II: Toward Applications. Amsterdam: Elsevier, 2002. P. 3.
8. Lin J. K., Pawelzik K., Ernst U., Sejnowski T. J. // Network: Comput. Neural Syst. 1998. V. 9. P. 333.
9. Glass L., Mackey M. C. // J. Math. Biol. 1979. V. 7. P. 339.
10. Mackey M. C., Glass L. // Science. 1977. V. 197. P. 287.
11. Zou F., Nossek J. A. // IEEE Trans. Circuits Syst. I. Fundam. Theory Appl. 1993. V. 40. P. 166.
12. Kawato M., Suzuki R. // J. Theor. Biol. 1980. V. 86, No. 3. P. 547.
13. Morrison A., Diesmann M., Gerstner W. // Biol. Cybern. 2008. V. 98. P. 459.
14. Hebb D. O. The organization of behavior: a neuropsychological theory. New York: Wiley, 1949.
15. Tsodyks M. V., Markram H. // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1997. V. 94. P. 719.
16. Markram H., Wang Y., Tsodyks M. // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95, No. 9. P. 5323.
17. Dayan P., Abbott L. F. Theoretical neuroscience. Cambridge: MIT Press, 2001.

18. Кузнецов А. П., Паксютов В. И. // Изв. вузов. Прикл. нелин. динам. 2003. Т. 11, № 6. С. 48.
19. Кузнецов А. П., Паксютов В. И. // Изв. вузов. Прикл. нелин. динам. 2005. Т. 13, № 4. С. 3.
20. Кузнецов А. П., Паксютов В. И., Роман Ю. П. // Изв. вузов. Прикл. нелин. динам. 2007. Т. 15, № 4. С. 3.
21. Tsodyks M., Uziel A., Markram H. // J. Neuroscience. 2000. V. 20. P. RC1.
22. Chiappalone M., Bove M., Vato A., et al. // Brain Res. 2006. V. 1093. P. 41.
23. Abbott L. F., Varela J. A., Sen K., Nelson S. B. // Science. 1997. V. 275. P. 220.
24. Lapique L. // J. Physiol. Pathol. Gen. 1907. V. 9. P. 620.
25. Tuckwell H. C. Introduction to theoretical neurobiology. Cambridge University Press, 1988.
26. Gerstner W., Kistler W. Spiking neuron models: single neurons, populations, plasticity. Cambridge University Press, 2002.
27. Izhikevich E. M. Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting. MIT Press, 2007.

Поступила в редакцию 20 октября 2011 г.; принята в печать 27 ноября 2011 г.

ANALYSIS OF PULSED-SIGNAL TRANSMISSION IN A SYSTEM OF INTERACTING NEURAL GENERATORS WITH FREQUENCY-DEPENDENT COUPLINGS

I. S. Prokin and V. B. Kazantsev

In this paper, we study the influence of the frequency-dependent connection on the signal transmission in a system of two interacting pulsed neural generators. The system is a model of two neurons with a synaptic connection having the synaptic-plasticity feature, i.e., synaptic-parameter variation as a function of the frequency characteristics of the signal. It is shown that plastic connection can control the signal-transmission efficiency depending on the pulse-repetition rate and ensures stable synchronization modes of the pulse trains with different ratio between the output- and input-pulse frequencies. Analytical estimates for the parameter ranges corresponding to generation of the pulse response at the detector neuron depending on the pulse-repetition rate at the generator neuron were obtained.