

Култышева Людмила Михайловна (Пермь, Россия) – кандидат физикоматематических наук, доцент кафедры «Прикладная математика», Пермский национальный исследовательский политехнический университет
(614990, Пермь, Комсомольский пр., 29)

Култышев Сергей Юрьевич (Пермь, Россия) – нештатный научный сотрудник
ПНИПУ, Пермский национальный исследовательский политехнический университет
(614990, Пермь, Комсомольский пр., 29)

ЕЩЁ РАЗ О ПОСТРОЕНИИ ПРОСТОЙ ПРИБЛИЖЁННОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ РЕАЛЬНОГО НЕЙРОНА С СИНАПСАМИ

Предлагается простой алгоритм, моделирующий работу мультиполярного ассоциативного нейрона с химическими синапсами, и простая приближённая математическая модель химического синапса. Решена задача параметрической идентификации предлагаемых моделей.

Ключевые слова: мультиполярный ассоциативный нейрон, химический синапс, спайк, потенциал действия, пороговый принцип, постсинаптический потенциал, математическая модель, алгоритм, входной и выходной сигналы, задача идентификации.

A simple discrete algorithm is proposed that simulates the operation of a multipolar associative neuron with chemical synapses and simple approximate mathematical model of chemical synapse. The problem of parametric identification of the proposed models has been solved.

Keywords: multipolar associative neuron, chemical synapse, spike, action potential, threshold principle, postsynaptic potential, mathematical model, algorithm, input and output signal, identification problem.

Как известно мозг человека состоит из клеток, основными из которых являются нейроны и синапсы (см. [1-4]). Нейроны – это клетки, которые генерируют и пропускают электрические импульсы (спайки), а синапсы – это клетки, через которые осуществляется связь между нейронами и которые участвуют в процессе генерации и передачи этих импульсов. Передача импульсов происходит по нервным волокнам, которые могут быть для нейрона входными (дендриты) и выходными (аксоны). Нейроны подразделяются на три основных класса – это чувствительные (афферентные), которые принимают электрические сигналы от рецепторов зрения, слуха и других чувствительных органов; двигательные (эфферентные), которые посылают управляющие сигналы в мышцы, связки, хрящи и другие исполнительные органы; и промежуточные (ассоциативные), которые принимают и передают сигналы нейронов между собой. Мы будем рассматривать в основном ассоциативные нейроны. Кроме того, в зависимости от числа входов и выходов, нейроны бывают однополярные (у которых только один выход, а входов нет), биполярные (у которых один вход и один выход) и мультиполярные (у которых много входов и один выход).

Наибольший интерес (судя по многочисленным публикациям) представляет собой мультиполярный нейрон с химическими синапсами, рассмотрением которого мы и займёмся.

Схематически вид мультиполярного нейрона с синапсами изображен на Рис.1.

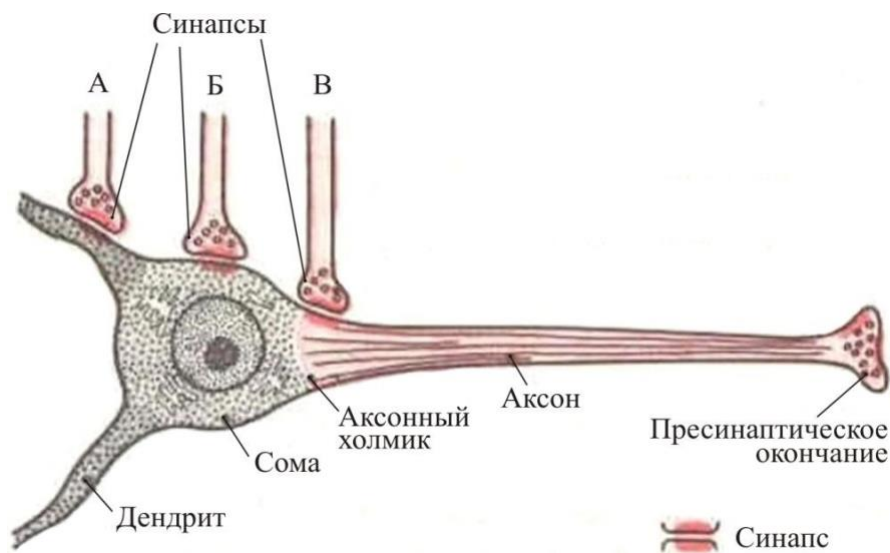


Рис.1. Внутреннее строение нейрона с синапсами. Изображение создано на основе [3]. Здесь через А, Б, В обозначены аксоны предшествующих нейронов.

Общую структуру мультиполярного нейрона с химическими синапсами можно изобразить следующим образом:

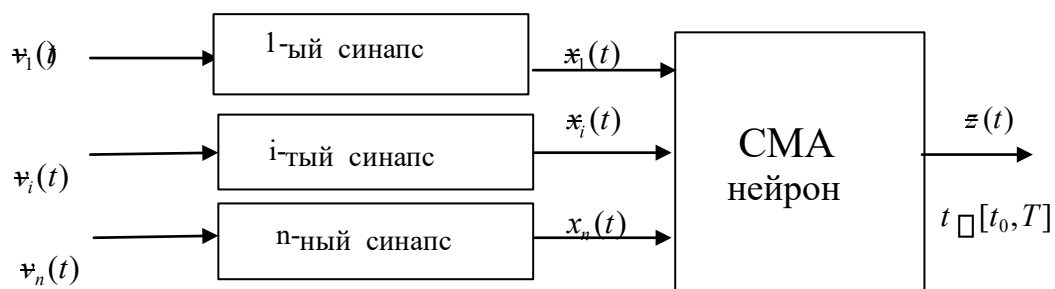


Рис.2. Общая структура нейрона с синапсами.

Здесь $\varphi_i(t)$ и $x_i(t)$ - входной и выходной сигналы i -того синапса соответственно, $z(t)$ - выходной сигнал нейрона, $[t_0, T]$ - отрезок времени существования нейрона, СМА нейрон – собственно мультиполярный ассоциативный нейрон.

Приближённую математическую модель i -того синапса можно строить в виде дифференциального уравнения:

$$\dot{x}_{ti}(t) = a x_{ti}(t) + b v_{ti}(t - h_i), t \in [t_0, T_i], \quad (1)$$

с начальным условием $x_{ti}(t) = 0, t \in [t_0, t_0 + h_i]$, где

$v_{ti}(t) = \varphi_i(t - z_{x_{t_0, i}}) + \varphi_i(t - z_{z_{t_0}})$, $\varphi_i(t) = \xi(t) - z_0$, z_0 - потенциал покоя, а t_0 - начальный момент работы пресинаптического нейрона.

Или, в силу формулы Коши, в виде оператора

$$x_{ti}(t) = b_i \int_{t_0}^t e^{a(t-s)} v_{si}(s - h) ds, t \in [t_0, T_i], \quad (2)$$

$t_0 \leq h_i$

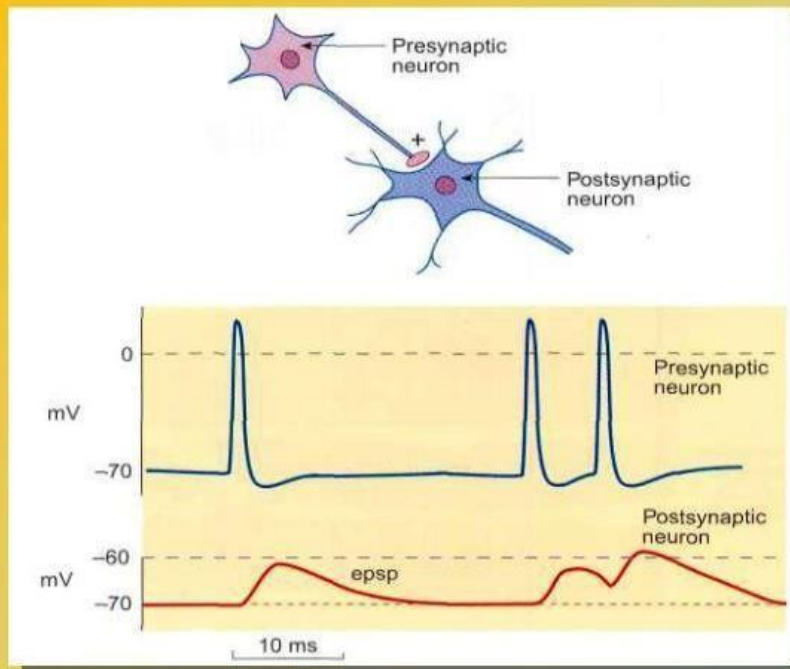
где $v_i \in S[t_0, T]$, $\varphi_i \in S[t_0, T]$; a, b, h_i, i, i - постоянные коэффициенты,

значения которых зависят от того является синапс возбуждающим или тормозящим, а $S[t_0, T]$ - пространство ограниченных на $[t_0, T]$ функций.

Возбуждающий синапс это такой, выходной сигнал которого может привести к возбуждению спайка, а тормозящий – такой, что его выходной сигнал может затормозить это возбуждение.

Замечание 3. Приближённая модель (1), (2) получена в результате анализа моделей синапса, представленных в [5], и вида входного и выходного сигналов синапса (см.Рис.3 и Рис.4). В таком виде модель химического синапса в доступной литературе не встречается, поэтому мы считаем, что в этом состоит её новизна.

Механизм генерации возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП).

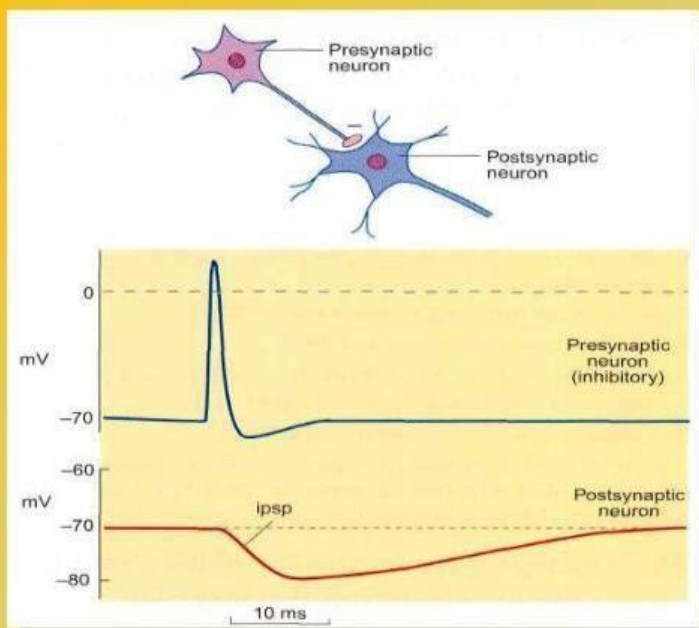


Выделение возбуждающего медиатора
↓
Открытие Na^+ каналов
↓
Локальная деполяризация постсинаптической мембраны (ВПСП)
↓
Возбуждение

16

Рис.3. Входные и выходные сигналы возбуждающего химического синапса [6].

Механизм генерации тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП).



Выделение тормозного медиатора
↓
Открытие K^+ или Cl^- каналов
↓
Локальная гиперполяризация постсинаптической мембраны (ТПСП)
↓
Торможение

17

Рис.4. Входной и выходной сигналы тормозящего химического синапса [7].

Математическую модель собственно мультиполярного ассоциативного (СМА) нейрона предлагается строить в виде

n

$$z(t) = \sum_{i=1}^n (A y_i)(t), \quad y_i(t) = \sum_{j=1}^n c_{ji} x_j(t), \quad t \in [t_0, T],$$

$i=1$

где $A: S[t_0, T] \rightarrow S[t_0, T]$ - непрерывный, ограниченный оператор.

Оператор A должен отражать свойства нейрона и соответствовать результатам измерений входа и выхода, а коэффициенты c_{ji} ищутся тоже по результатам измерений входа и выхода путём решения задачи идентификации (см.[8-10]).

Выходной сигнал СМА-нейрона представляет собой серии импульсов следующего вида:

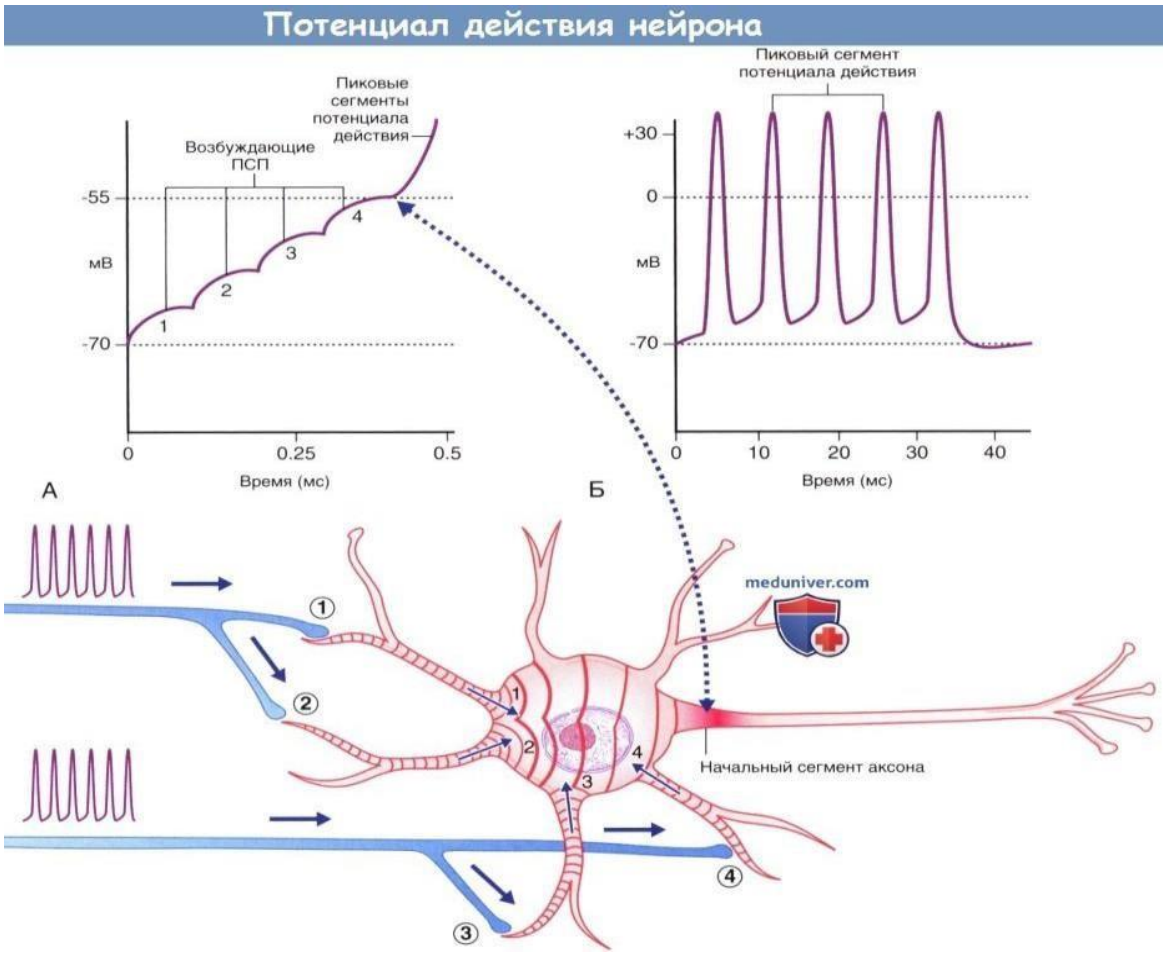
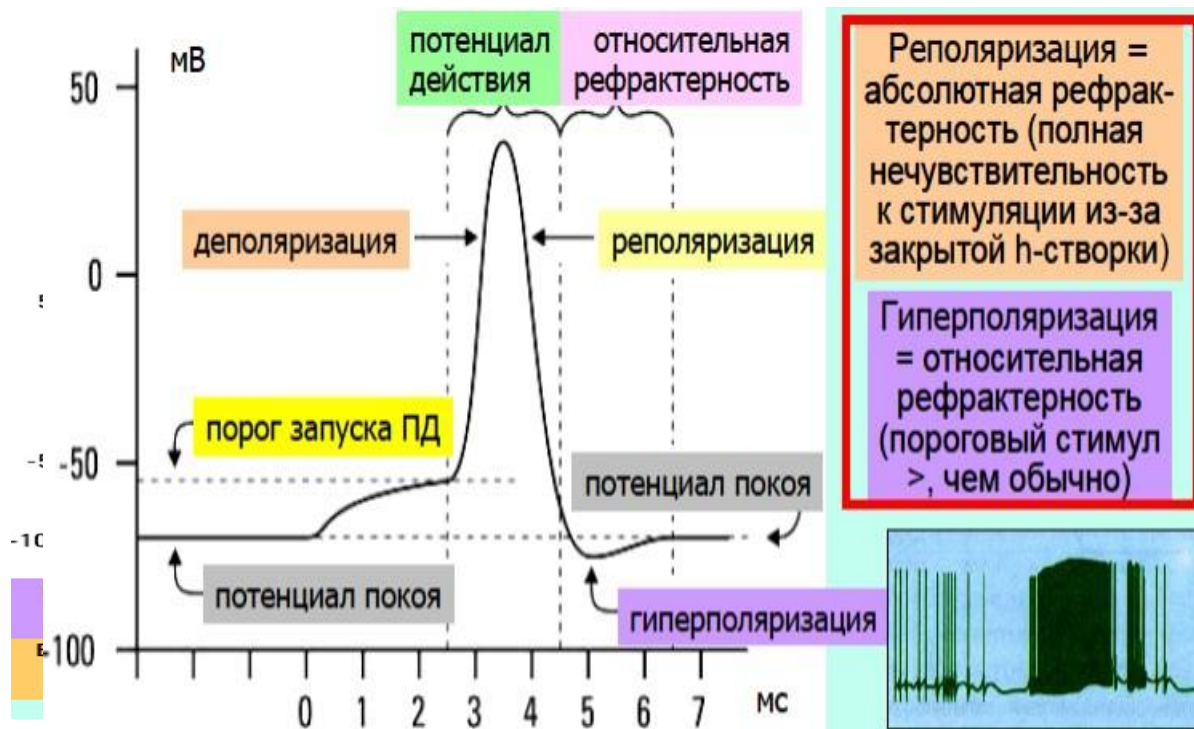


Рис.5. Выходной сигнал СМА-нейрона [11].

Одиночный импульс выходного сигнала имеет вид:



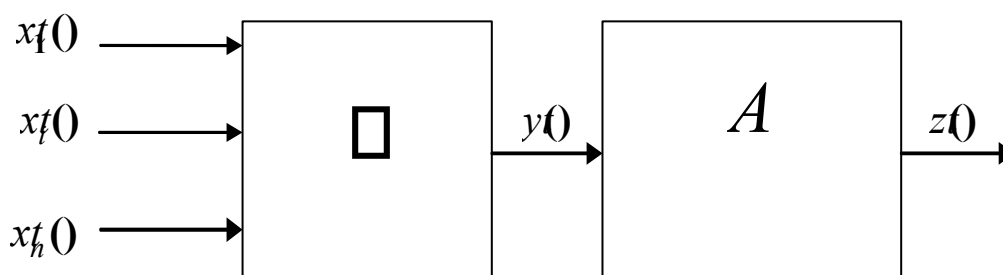
Поскольку K^+ -каналы начинают закрываться довольно поздно (вслед за проходом уровня -50 мВ), заряд нейрона после ПД нередко опускается ниже ПП (следовая гиперполяризация, относит. рефрактерность).

Вершина ПД – момент равенства токов натрия и калия; она не м.б. выше равновесного потенциала для натрия, который составляет 61.5 мВ при соотношении $Na^+_{out} : Na^+_{in} = 10 : 1$ (см. уравнение Нернста).

Рис.6. Выходной импульс типичного СМА-нейрона [12].

На этом рисунке, на участке под названием «потенциал действия, относительная рефрактерность», изображен спайк. Функцию зависимости этого потенциала от времени, сдвинутую в начало координат и определённую на отрезке времени $[0, \tau]$, где $\tau \approx 4$ миллисекунды, обозначим через $z(t)$, то есть $z(t) = \varphi(t - z_0)$ соответственно.

Имея результаты измерений этой функции, нетрудно приближённо построить её в виде кусочно-линейной, степенной, тригонометрической или какой-нибудь другой полиномиальной аппроксимации с помощью обычных методов интерполяции или метода наименьших квадратов (МНК).



Структурную схему модели СМА-нейрона (согласно вышесказанному) можно представить в виде:

Рис.7. Структурная схема модели СМА-нейрона.

n

Здесь $y(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t)$ - выходной сигнал блока \square , а $z(t)$ - выходной сигнал $i=1$

нейрона, который описывается равенством $z(t) = (Ay)(t)$, где A - упомянутый выше оператор.

Для построения оператора A нужно перечислить свойства нейрона, которые должен отражать этот оператор. Согласно [1-7] основными свойствами нейрона являются следующие:

- 1) сигнал $y(t)$ является взвешенной суммой выходных сигналов синапсов, поэтому он может иметь «произвольный» вид (в некоторых амплитудно-частотных границах);

- 2) пороговый принцип возникновения спайка:

если $z(t)$ меньше некоторого порогового значения p , то на выходе спайка нет

t

и выходной потенциал равен $z(t) = \int_{t_0}^t y(s) ds$ (см. Рис.5 и Рис.6),

t_0

а если $z(t)$ больше или равно пороговому значению p , то на выходе появляется стандартный импульс $z^{\square}(t)$ (спайк) длительностью \square независимо от того какое значение принимает $y(t)$ после перехода $z(t)$ через порог (см. Рис.5 и Рис.6);

- 3) чем больше амплитуда входного сигнала $y(t)$, тем больше частота выходных импульсов;
- 4) нейрон обладает памятью, то есть выходной сигнал в момент времени t зависит от предыстории.

Явный вид оператора A вообще говоря неизвестен, но известны некоторые математические модели, которые приближённо определяют его с той или иной степенью точности (адекватности).

Самой простой и широко используемой является модель МакКалока-Питтса [13]: $z(t) \square \square f[y(t)], t \square [t_0, T]$,

где $f \square \square$ функция активации, которая в простейшем случае имеет вид

$\square 0$, если $y \square p$,

$f y() \square \square$.

$\square 1$, если $y \square p$,

При построении искусственных нейросетей обычно заменяют эту функцию на более гладкую (дифференцируемую), которая аппроксимирует её, например, на функцию

$$f(y) \square \square \frac{1}{1 + \exp[-\square(y - p)]}, \square \square \square \square const, p \square \square const, \square \square \square \square 0, \text{ или другие [14].}$$

Но модель МакКалока-Питтса не обладает свойствами 2),3),4) реального нейрона, поэтому она используется только в искусственных нейросетях (ИНС).

Более «адекватные» модели описаны в [1]. Среди них наиболее подробной и адекватной считается модель Ходжкина-Хаксли [15], представляющая собой нелинейную систему четырёх обыкновенных

дифференциальных уравнений, описывающих динамику потенциала мембраны, с которой отождествляется нейронная клетка. Там же даётся описание моделей ФитцХью-Нагумо, Моррис-Лекара и других (см. [16]), которые являются упрощениями модели Ходжкина-Хаксли.

Кроме того, есть модели динамики мембранного потенциала нейрона в виде системы дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом (см. [17] и [18]).

Но для построения оператора A эту систему нужно приближённо решать, что является довольно трудоёмкой задачей. Поэтому желательно иметь простую модель типа вход-выход, для которой оператор A определялся бы достаточно простым алгоритмом и, обладая перечисленными выше свойствами, соответствовал измерениям входа и выхода реального нейрона.

Рассмотрим процедуру построения модели Ходжкина-Хаксли.

Как уже было сказано, нейронная клетка отождествляется с электрической мембраной. Потенциал $V(t)$ этой мембраны находится по законам электротехники согласно следующим рассуждениям: Пусть $J(t)$ - входной ток в момент времени t , тогда $J(t) = C_M \frac{dV(t)}{dt}$, где C_M - ёмкость мембраны. Входной ток представляет собой сумму

синаптических токов $J_i(t)$, где $i = 1, n$, а n - количество синапсов, то есть $n \times J_i(t)$, где

$J_i(t) = \frac{V_i(t) - V(t)}{R_i}$, где R_i -

$J_i(t) = \sum_{i=1}^n J_i(t)$. Далее $J_i(t) = \frac{V_i(t) - V(t)}{R_i}$

сопротивление

а, и $C_M \frac{dV(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{V_i(t) - V(t)}{R_i}$

$$\frac{dV(t)}{dt} = \frac{1}{C_M} \sum_{i=1}^n \frac{V_i(t) - V(t)}{R_i}$$

Далее $\frac{dV(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{R C_i}{M} x_{t_i}(t)$, где $c_i = \frac{R C_i}{M}$.

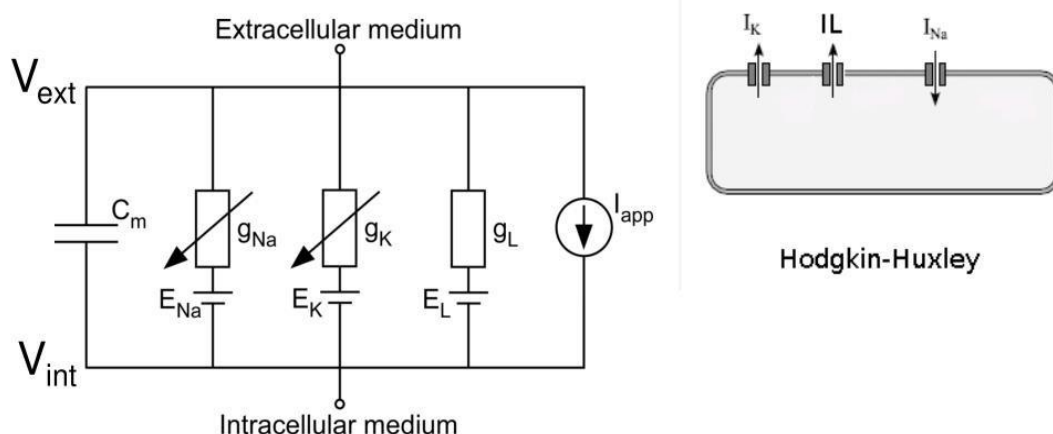
Таким образом получаем дифференциальное уравнение $dV(t) =$

$\sum_{i=1}^n dt \cdot c_i x_{t_i}(t)$, $t \in [t_0, t_1]$, где $t_1: V(t_1) = p$, а p - упомянутый ранее порог срабатывания механизма возникновения спайка. Это уравнение с начальным условием $V(t_0) = 0$ (при постоянных $R C_i, M$) имеет единственное решение вида

$$V(t) = \sum_{i=1}^n c_i \int_{t_0}^t x_{t_i}(s) ds, \quad t \in [t_0, t_1].$$

Далее в момент времени t_1 возникает спайк, который определяется следующей электрической схемой:

Hodgkin-Huxley model



$$V_{mem} = V_{int} - V_{ext}$$

$$C_m \frac{dV_{mem}}{dt} + I_{Na} + I_K + I_L = I_{app}$$

7

Рис.8. Эквивалентная схема нейрона [15].

Здесь $V_{mem} \square V$, $C_m \square C_M$, а I_{Na}, I_K, I_L - токи, которые образуются в результате открытия каналов для ионов натрия (Na), калия (K) и других ионов (в основном хлора). Эти каналы открываются при достижении потенциалом V порога p , а токи обусловлены источниками E_{Na}, E_K, E_L и проводимостями g_{Na}, g_K, g_L (величинами обратными к соответствующим сопротивлениям).

$d V^2$

Ток I_{app} - это внешний ток, который определяется равенством $I_{app} \square c_0 \frac{dV}{dt}$, в силу волновых свойств нейрона и «кабельного» уравнения, где c_0 - некоторая константа, зависящая от волнового сопротивления и размеров кабеля.

Таким образом, получается уравнение второго порядка, (см. ур-е (30) в [15]):

dV

$$c_0 \frac{dV}{dt} \square \square C_M \frac{dV}{dt} \square \square (V E_{Na}) g_{Na} \square \square (V E_K) g_K \square \square (V E_L) g_L. \quad (3)$$

Здесь проводимости ε_{Na} и ε_K зависят от V , а ε_L считается постоянным. Эти зависимости нелинейны и имеют вид $g_{Na} = g_1 m^3 h^3$, $g_K = g_2 n^4$, где m, h, n , определяются уравнениями

$$\frac{dm}{dt} = \frac{1}{\tau_m} (1 - m) - m V, \quad (4)$$

$$\frac{dh}{dt} = \frac{1}{\tau_h} (1 - h) - h V, \quad (5)$$

$$\frac{dn}{dt} = \frac{1}{\tau_n} (1 - n) - n V, \quad (6)$$

а τ_1 и τ_2 - константы (максимальные проводимости каналов).

Функции m, h, n определены экспериментально и имеют вид:

$$m(V) = 0.1(V + 25) / (1 + \exp(\frac{V}{10})), \quad h(V) = 4 \exp(\frac{V}{18}),$$

$$h(V) = 0.07 \exp(\frac{V}{20}), \quad n(V) = 1 / (1 + \exp(\frac{30V}{10})),$$

$$n(V) = 0.01(10 + V) / (1 + \exp(\frac{10V}{10})), \quad n(V) = 0.125 \exp(\frac{V}{80}).$$

Система обыкновенных дифференциальных уравнений (3), (4), (5), (6) с соответствующими начальными условиями имеет единственное решение, график которого почти совпадает с графиком экспериментально полученной кривой напряжения мембраны (см. Рис.6).

Если считать все проводимости $\varepsilon_{Na}, \varepsilon_K, \varepsilon_L$ постоянными и поделить обе части уравнения на ε_0 , то переходя к соответствующим обозначениям, получим дифференциальное уравнение второго порядка с постоянными коэффициентами

$$z''(t) + az'(t) + bz(t) = c, \quad [t \in [t_1, t_2]],$$

(7) с начальными условиями $z(t_1) = p, z'(t_1) = q$, где $a \geq 0, b \geq 0, c \geq 0$.

Решение этого уравнения имеет вид $z(t) = c_1 e^{-(t-t_1)} \sin(t-t_1) + c_2 e^{-(t-t_1)} \cos(t-t_1) + c_3 e^{-at}$

где $\omega = \sqrt{a^2 - b^2}$, а константы c_1, c_2, c_3 определяются из

линейной алгебраической системы

$$\begin{cases} z(t_1) = c_1 c_3 = p, \\ z'(t_1) = c_2 \omega - c_3 = q, \end{cases} \quad (9) \quad z(t) = c_1 e^{-(t-t_1)} \sin(t-t_1) + c_2 e^{-(t-t_1)} \cos(t-t_1) + c_3 e^{-at} = 0.$$

Числовые значения этих коэффициентов в соответствии с графиком типичного спайка, который изображен на Рис.6, имеют вид:

$$a = 2.303, b = 3.790, c = 5.168, p = 15, q = 402.491, \omega = 1.151,$$

$$\omega = 1.571, c_1 = 1.364, c_2 = 270.011, c_3 = 13.636, t_1 = 1, \tau = 4.$$

При этом график спайка, рассчитанного по формуле (8), довольно хорошо отражает характер выходного импульса, изображенного на Рис.6, (см. Рис.9).

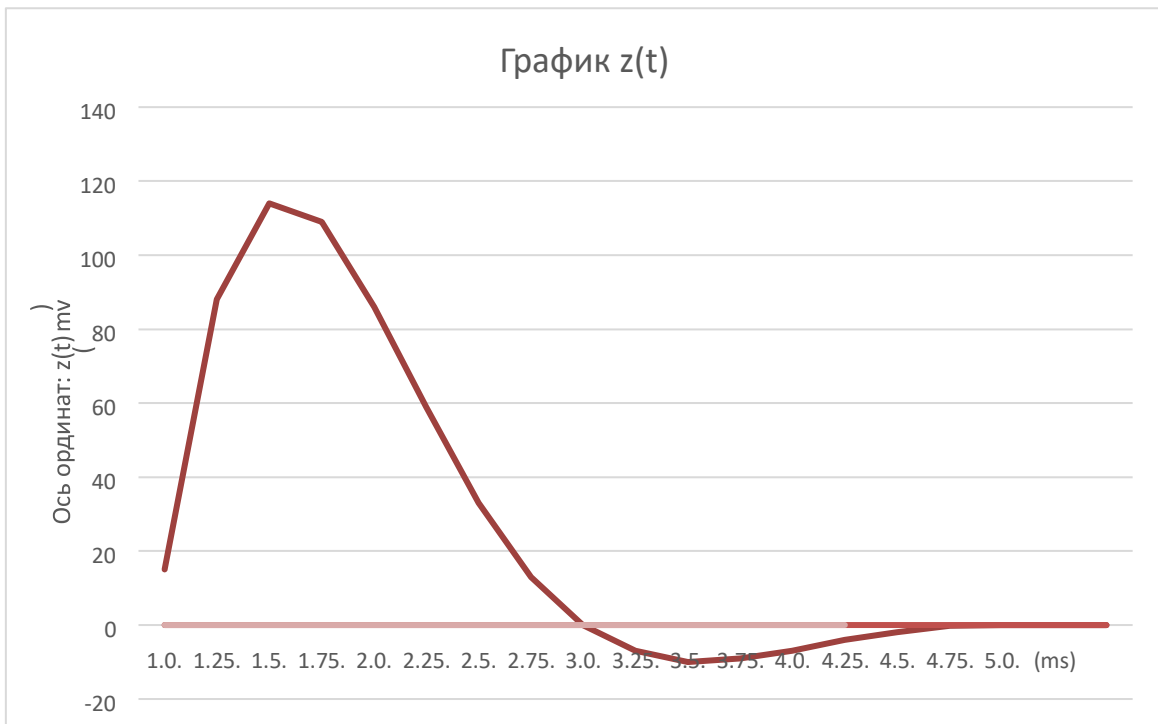


Рис.9. Приближённый график спайка по формуле (8).

Исходя из свойств 1),2),4) можно определить оператор A с помощью следующего алгоритма.

Алгоритм №1.

t_1

1. Найти $t_1 \in [t_0, 1]$, при котором выполняется равенство $\int_{t_0}^{t_1} y(t) dt = p$.

t_0

2. Положить $z(t) = \int_{t_0}^t y(s) ds$ для всех $t \in [t_0, t_1]$.

t_0

3. Положить $z(t) = z(t_1)$ для всех $t \in [t_1, 1]$.

t_2

4. Найти $t_2 \leq t_1$, при котором выполняется равенство $\int_{t_1}^{t_2} y(t) dt = p$.

$$t_1 \leq t$$

5. Положить $z(t) = \int_{t_1}^t y(s) ds$ для всех $t \in [t_1, t_2]$.

$$t_1 \leq t$$

6. Положить $z(t) = z(t_2) - \int_t^{t_2} y(s) ds$ для всех $t \in [t_2, 2T]$.

$$t \geq t_2$$

7. Найти $t_3 \leq t_2$, при котором выполняется равенство $\int_{t_2}^{t_3} y(t) dt = p$.

$$t_2 \leq t$$

8. И так далее аналогично предыдущим пунктам пока выполняется неравенство $t \leq T$, а если $t > T$, то перейти к пункту 9. 9. Закончить выполнение алгоритма.

Этот алгоритм можно проиллюстрировать на примере.

Пример 1. Если сигнал $y(t)$ имеет вид, который показан на Рис.10, то выходной сигнал $z(t)$ предлагаемой модели имеет вид, который показан на Рис.11. При этом функция $z^*(t)$ имеет вид, указанный на Рис.12.

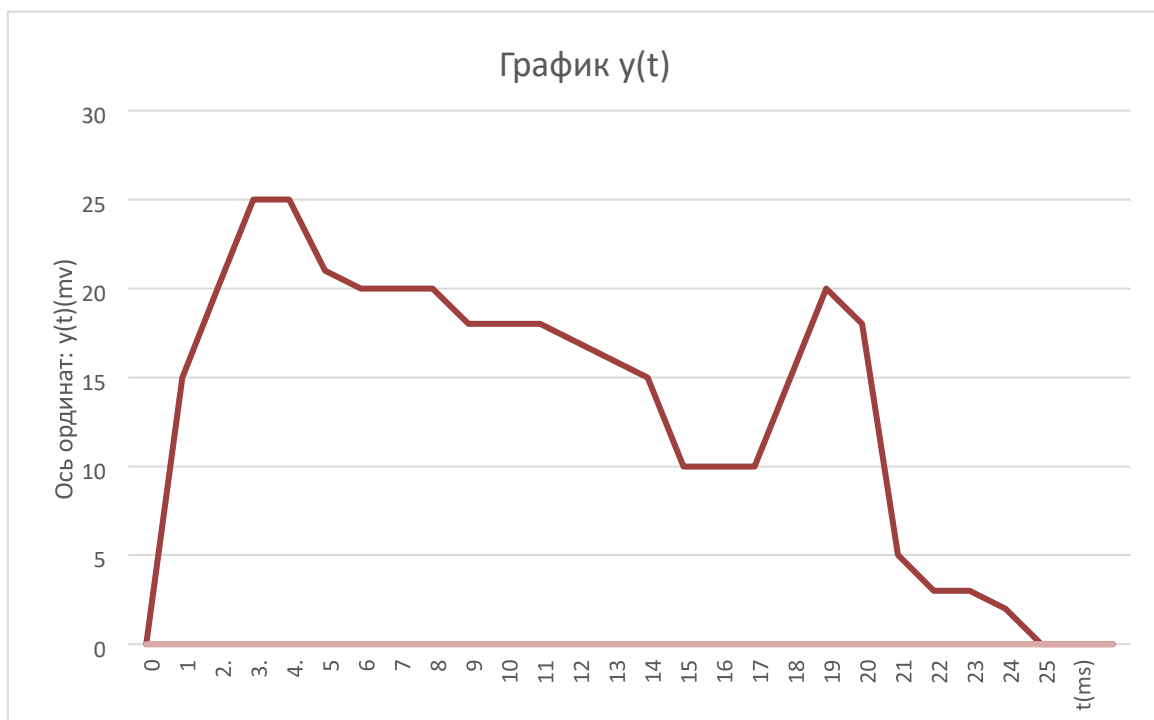


Рис.10. График $u(t)$ (вход блока А).

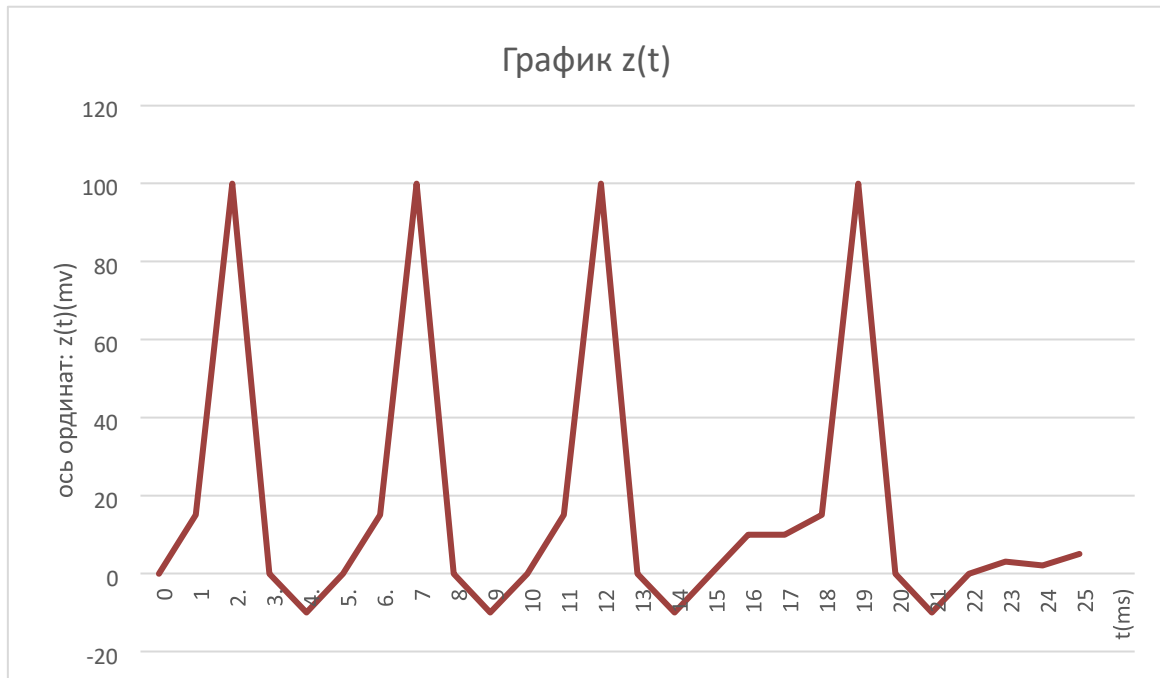


Рис.11. График $z(t)$ (выход СМА нейрона).

Здесь $z_0 = 70(\text{mv})$, $z_{\text{max}} = 100(\text{mv})$, $z_{\text{min}} = 10(\text{mv})$, $p = 15(\text{mv})$,
 $\tau = 4(\text{ms})$, (mv – милливольт, ms – миллисекунда).

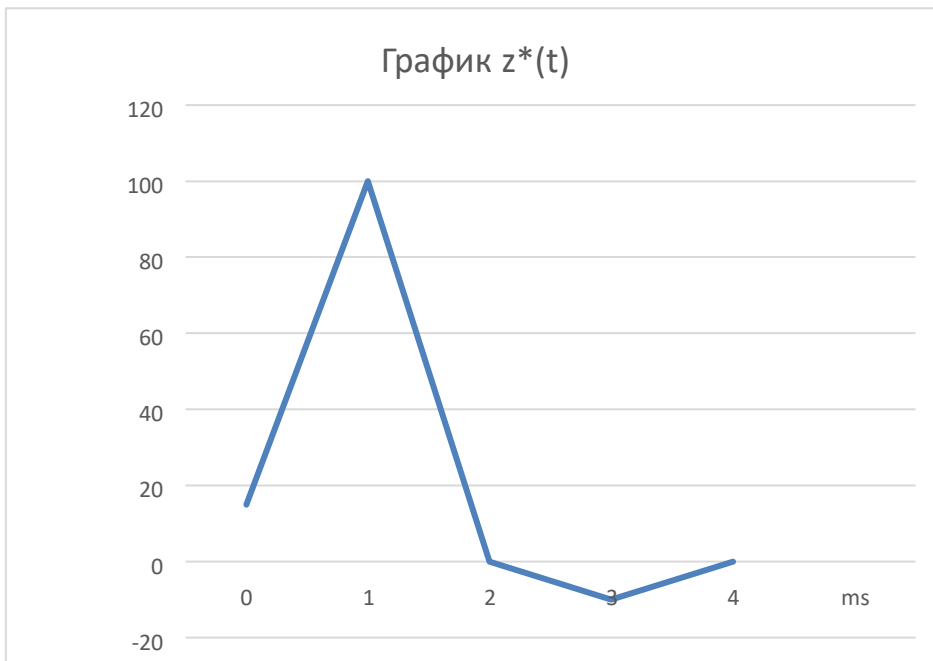


Рис.12. Примерный график спайка.

Оператор A действует согласно Алгоритму №1, который определяет его в непрерывном времени. Но для того, чтобы реализовать этот оператор на компьютере, надо записать его в дискретном виде, т.е. перейти к дискретному времени. Соответствующий алгоритм можно записать следующим образом.

Алгоритм №2.

1. Положить $t_i = t_0 + i \Delta t$, $y_i = y(t_i)$, $z_i = z(t_i)$, $z_i^* = z^*(t_i)$, $m = \dots$, $N = \dots$, T , $z_0 = \dots$, $i = 1$.
2. Проверить неравенство $y_j \leq p$. Если оно выполняется, то положить $j = 0$
 i
 $z_i^* = y_j$ и перейти к пункту 3, а если – нет (т.е. если $y_j > p$), то $j = 0$ $j = 0$ положить $i_1 = i$ и перейти к пункту 4.
3. Положить $i = i_{np} + 1$, где i_{np} - предыдущее значение i и перейти к пункту 2.

4. Проверить условие $i_1 \leq i_1^1 \leq m$. Если оно выполняется, то положить $z_i = 1$ и перейти к пункту 5, а если – нет (т.е. если $i \leq i_1 \leq m$), то перейти к пункту 6.
5. Положить $i = i_{np} + 1$ и перейти к пункту 4.
6. Проверить неравенство $y_j \leq p$. Если оно выполняется, то положить $z_i = 1$ и перейти к пункту 7, а если – нет (т.е. если $y_j \leq p$), то положить $z_i = 1$ и перейти к пункту 8.
7. Положить $i = i_{np} + 1$ и перейти к пункту 6.
8. Проверить условие $i_2 \leq i_2^1 \leq m$. Если оно выполняется, то положить $z_i = 2$ и перейти к пункту 9, а если – нет (т.е. если $i \leq i_2 \leq m$), то перейти к пункту 10.
9. Положить $i = i_{np} + 1$ и перейти к пункту 8.
10. И так далее, аналогично предыдущим пунктам, пока не выполнится неравенство $i \leq N$, после чего перейти к пункту 11.
11. Закончить выполнение алгоритма.

Здесь $t_i \in [t_0, T]$, а Δt – достаточно малое положительное число (шаг дискретизации), причём t_0 , Δt и T должны быть кратными числу Δt . Таким образом, получается дискретная модель СМА-нейрона вида:

$$\begin{aligned}
 \dot{z}_i &= -\lambda z_i + \sum_{j=1}^m y_j \sigma_j(z_i) - \theta_i \\
 z_i &= \sum_{j=1}^m y_j \sigma_j(z_i) - \theta_i \\
 z_i &= \sum_{j=1}^m y_j \sigma_j(z_i) - \theta_i \\
 z_i &= \sum_{j=1}^m y_j \sigma_j(z_i) - \theta_i
 \end{aligned}
 \tag{10}$$

Зная $z(t)$, тип синапса (возбуждающий или тормозящий), и имея результаты измерений выходного сигнала синапса, можно найти параметры модели (1), решая задачу идентификации с помощью стандартных методов интерполяции и аппроксимации (например, МНК). Для типичного возбуждающего химического синапса, определяемого моделью

$$\dot{x}(t) = ax(t) - bv(t-h), t \in [t_0, t_0 + h], \quad (11) \quad x(t) = 0, t \in [t_0, t_0 + h],$$

коэффициенты a, b, h имеют приближённые значения: $a \approx 0.5, b \approx 0.125, h \approx 0.1$. А для тормозящего синапса при этой же модели:

$$a \approx 0.3, b \approx 0.109, h \approx 0.2.$$

Эти значения получены при следующих параметрах типичных сигналов $v(t)$ и $x(t)$:

- 1) для возбуждающего синапса: $x_{\max} \approx 100$ (mv), $x_{\min} \approx 0$ (mv);
- 2) для тормозящего синапса: $x_{\max} \approx 0$ (mv), $x_{\min} \approx -10$ (mv);
- 3) для предшествующего нейрона: $v_{\max} \approx 100$ (mv), $v_{\min} \approx -10$ (mv), $z_0 \approx 70$ (mv), $\tau \approx 4$ (ms), $p \approx 15$ (mv).

Если в результате измерений входа — и выхода синапса известны значения $v(t_i)$ и $x(t_i)$, где $t_i = t_0 + i\Delta t$ - дискретные моменты времени, а Δt - малый шаг дискретизации, то от непрерывной модели (11) можно перейти к приближённой дискретной модели следующим образом. Запишем дифференциальное уравнение в момент t_i , тогда

$$\dot{x}(t)_i = ax(t)_i - bv(t_{i-h})$$

$$x(t_{i+1}) \approx x(t)_i + \Delta t \dot{x}(t)_i$$

Далее, заменив производную $\dot{x}(t)_i$ на её дискретный аналог $\frac{x(t_{i+1}) - x(t)_i}{\Delta t}$ и

вводя обозначения $x_i = x(t)_i, v_i = v(t_{i-h})$, получаем равенство

$$\frac{x_{i+1} - x_i}{\Delta t} = ax_i - bv_i.$$

□

приходим к приближённой дискретной математической модели синапса

$$x_{i+1} - x_i = \Delta t (ax_i - bv_i), \quad i = 0, N-1, \quad (12)$$

□

Коэффициенты a и b этой модели можно найти с помощью МНК

$$(\dot{x} - ax - bvi - i), \text{ где } i$$

минимизируя сумму квадратов $\sum_{i=0}^N \dot{x}_i - xi + xi$.

□

Приближённую дискретную модель синапса можно получить другим способом, используя формулу (2). Для этого её нужно представить в виде: $x(t) = b + e^{at} \int_{t_0}^t v(s) e^{-as} ds$, $t \in [t_0, T]$, $t_0 = h$, $t_0 = h$ а затем положить $t = t_i$, $t_0 = t_0$, тогда $x(t)_i = b e^{at_i} + \int_{t_0}^{t_i} v(s) e^{a(t_i-s)} ds$, $i = 0, \dots, N$, где $n_0 = \lfloor h \rfloor$, $N = \lfloor T/h \rfloor$.

Далее: заменить интеграл в правой части на интегральную сумму, тогда

$$x(t)_i = b e^{at_i} + \sum_{j=n_0}^i v(t_j) e^{a(t_i-t_j)}, i = n_0, \dots, N, \text{ то есть}$$

$x_i = b e^{at_i} + \sum_{j=n_0}^i v_j e^{a(t_i-t_j)}$, где $x_i = x(t)_i$, $v_j = \tilde{v}(t_j)$.

□

Таким образом, искомая приближённая дискретная модель синапса имеет вид:

$$x_i = b e^{at_i} + \sum_{j=n_0}^i v_j e^{a(t_i-t_j)}, i = n_0, \dots, N, \quad (13)$$

с начальным условием $x_i = 0$ при $i = 0, n_0$.

Далее приведём результаты расчётов выходного сигнала синапса по модели (12).

Если на входе возбуждающего синапса с указанными выше параметрами $a = 0.5, b = 0.125$ возникает импульс вида, указанного на Рис.9, то его выходной сигнал имеет вид:

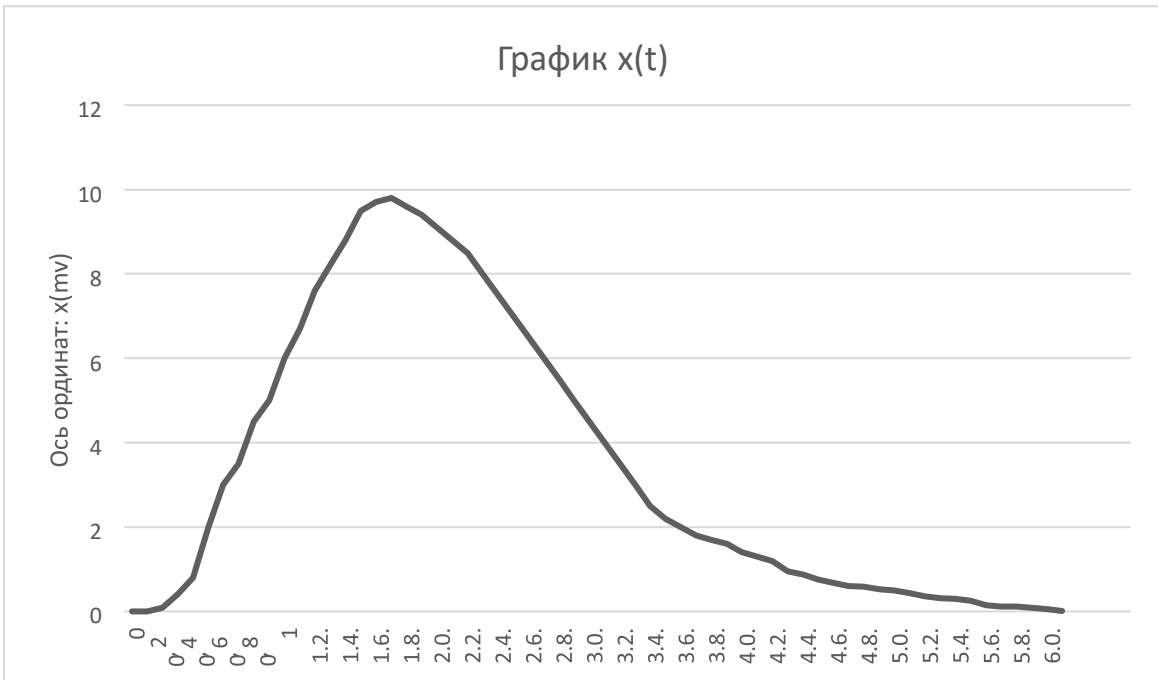


Рис.14. Выходной сигнал возбуждающего синапса.

А выходной сигнал тормозящего синапса с параметрами $a = 0.3, b = 0.109$ имеет вид:

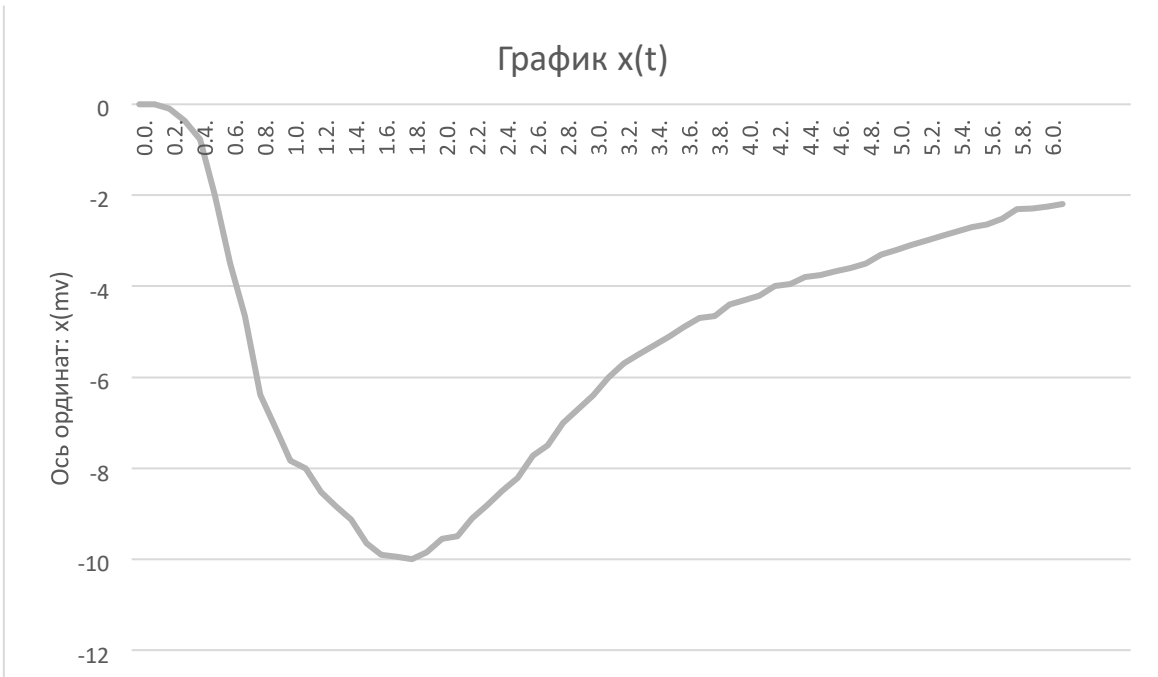


Рис.15. Выходной сигнал тормозящего синапса.

Величина параметра h была определена по графикам (см. Рис.3 и Рис.4) – это величина запаздывания сигнала $x(t)$ относительно сигнала $v(t)$.

То есть величины a, b, h , являются решением задачи идентификации модели (12) по результатам измерений входного и выходного сигнала синапса.

Для того, чтобы построить полную дискретную модель нейрона, надо ещё решить задачу нахождения коэффициентов c_i .

Общая математическая модель нейрона с непрерывным временем имеет вид:

$$\begin{aligned}
 & \dot{z}(t) = -n z(t) + \sum_{i=1}^n c_i v_i(t-h) + s, \quad t \in [t_0, t_1], \quad z(t_0) = p, \\
 & z(t) = e^{-n(t-t_0)} \left(\sum_{i=1}^n c_i v_i(t_0-h) + s \right) + p, \quad t \in [t_0, t_1], \\
 & \dot{z}(t) = -n z(t) + \sum_{i=1}^n c_i v_i(t-h) + s, \quad t \in [t_1, t_2], \quad z(t_1) = p, \\
 & z(t) = e^{-n(t-t_1)} \left(\sum_{i=1}^n c_i v_i(t_1-h) + s \right) + p, \quad t \in [t_1, t_2], \\
 & \dot{z}(t) = -n z(t) + \sum_{i=1}^n c_i v_i(t-h) + s, \quad t \in [t_2, T], \quad z(t_2) = p, \\
 & z(t) = e^{-n(t-t_2)} \left(\sum_{i=1}^n c_i v_i(t_2-h) + s \right) + p, \quad t \in [t_2, T],
 \end{aligned} \tag{14}$$

А общая дискретная модель (с использованием формулы (13)) имеет вид:

$$\begin{aligned}
 & x_{kj} = 0, \quad j = 0, \dots, n_k, \quad k = 1, \dots, n, \quad h_{kj} = h_{k,j}, \\
 & x_{kj} = b_{ek} a_{tkj} \tilde{v}_{jk} e^{-a_{tkl} v_{kl}}, \quad j = 0, \dots, n_k, \\
 & \sum_{k=1}^n n_k N_k = n N, \quad T = t_0, \\
 & \dots, \quad 1,
 \end{aligned}$$

СМА нейрона (см.Рис.6), и идентифицировать коэффициенты c_i по результатам измерений входов x_i и выхода z .

Предлагаемая приближённая модель нейрона (14) и (15) обладает свойствами 1),2),4). Но свойству 3) она удовлетворяет частично (не в полной мере), так как частота импульсов зависит только от того превосходит выходной сигнал $z(t)$ величину p или нет. Поэтому эту модель можно использовать только как некоторое приближение к реальному нейрону. Но она вполне пригодна для построения ИНС, имитирующих функции мозга человека.

Замечание 4. Математическая модель нейрона с синапсами в дифференциальной форме с непрерывным временем имеет вид:

$$\begin{aligned}
& z(t) = \sum_{i=1}^n c_{xi} t_{ii}(\cdot), \quad t \in [t_{01}, t_1], t_1: (\cdot) z_{t_1} = p, \\
& z(t) = z(t_1) + \sum_{i=1}^n c_{xi} t_{ii}(\cdot), \quad t \in [t_1, t_2], \\
& z(t) = z(t_2) + \sum_{i=1}^n c_{xi} t_{ii}(\cdot), \quad t \in [t_2, t_3], \dots, \\
& z(t) = z(t_k) + \sum_{i=1}^n c_{xi} t_{ii}(\cdot), \quad t \in [t_k, T].
\end{aligned}
\tag{18}$$

где $z(t) = y(t)$ при $t \in [t_{01}, t_1], t \in [t_1, t_2], t \in [t_2, t_3], \dots, t \in [t_k, T]$,

а $y(t) = \sum_{i=1}^n c_{xi} t_{ii}(\cdot)$, или $y(t) = \sum_{i=1}^n x_{ti}(\cdot)$, ($x_{ti}(\cdot)$ - выходной сигнал i -того синапса, который определяется моделью (1)).

Такая упрощенная модель построена в [21]. Но она недостаточно «физична», т.е. имитирует поведение нейрона, не имея достаточного физического обоснования.

Заключение.

Предлагаемая модель нейрона (17), (15), получена в результате упрощения модели Ходжкина-Хаксли. Она проще моделей Ижикевича, ФитцХью-Нагумо, Моррис-Лекара и многих других моделей, полученных тоже упрощением модели Ходжкина-Хаксли, потому что модель (17) состоит из линейных обыкновенных дифференциальных уравнений с постоянными коэффициентами, которые легко интегрируются и дают явный вид операторов вход-выход соответствующих блоков структурной модели нейрона с синапсами. Но в то же время модель (17), (15), неплохо отражает основные свойства реального нейрона в отличие от самой простой модели МакКалока-Питса. Поэтому модель (17), (15), можно рекомендовать для построения искусственных нейросетей, моделирующих функции мозга человека и животных или некоторых частей упомянутого мозга.

Список источников

1. Прокин И.С., Симонов А.Ю., Казанцев В.Б. Математическое моделирование нейродинамических систем: электронное учебное пособие.-- Нижний Новгород: НГУ им. Н.И.Лобачевского, 2012.- 41 с. (Asim_prokin <https://docviewer.yandex.ru/view/0/>). 2. Lapicque M.L. Recherches quantitatives sur l'excitation Electrique des Nerfs Traitee comme une Polarisation // Journal de Physiologie et Pathologie General.- 1907.Vol.9.- P.620-635.
3. Зайцев В.Г. Биохимия нервной ткани. Курс лекций.- Владивосток: ТГМУ.- 2007.
4. Rabinovich M. Dynamical principles in neuroscience // Reviews of Modern Physics.2006.-Vol.78.- №4.- P.1213-1265.
5. Некоркин В.И. Сложные динамические сети.- Нижний Новгород: ИПФ РАН.-

2018г. 6. Механизм генерации возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП).

Картинки в Яндексе: <https://ct.ppt-online.org> slide-15.ipg . 7. Механизм генерации тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП).

Картинки в Яндексе: <https://ct.ppt-online.org> slide-16.ipg .

8.Култышев С.Ю., Култышева Л.М. Идентификация математических моделей реальных объектов: теория и приложения.- Saarbrucken: Lambert Academic Publishing, 2017.- 330 с.

9.Култышев С.Ю., Култышева Л.М., Милюша М.В. Идентификация математической модели при наличии неизмеряемых внешних воздействий на моделируемый объект // Дифференциальные уравнения и процессы управления.- 2018.- №3.- С.124-142.

10. Култышев С.Ю., Култышева Л.М. Задача идентификации математической модели при наличии неизмеряемых внешних воздействий на моделируемый объект // Прикладная математика и вопросы управления.- 2020.- №1.- С.37-55.

11. Милевски И. Возбуждение нейрона.Потенциал действия нейрона.- 2018 (статья в интернете под редакцией Искандера Милевски <https://meduniver.com>).

12. Дубынин В.А. Химия мозга: курс лекций.- М.: МГУ.-2020 (конспект лекций на сайте <teach-in.ru>).

13. McCulloch W.S., Pitts W. A logical Calculus of ideas immanent in Nervous Activity. // Bull.Mathematical Biophysics, 1943.

14. Клюкин В.П., Николаенков Ю.К. Электрические модели нейрона.Математические модели нейрона. Учебное пособие для вузов.- Воронеж: ВГУ.- 2008.

15. Hodgkin A.L., Huxley A.F. A quantitative description of membrane current and excitation in nerve // The Journal of physiology.- 1952.- Vol.117.- №4.- P.500-544.

16. Izhikevich E.M. Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting // Dynamical Systems. The MIT press.- 2007.
17. Майоров В.В., Мышкин И.Ю. Математическое моделирование нейронной сети на основе уравнений с запаздыванием. // Математическое моделирование.- 1990.- №1.- С.64-76.
18. Анофриенко С.Е., Коновалов Е.В. Нейронные модели на основе импульсного нейрона.- Учебное пособие- Ярославль, Яр. гос. ун-т им. П.Г. Демидова,- 2012г.- 80 с. 19. Передача сигнала в химическом синапсе. Картинки в Яндексе: <https://present5.com> image-44.jpg .
20. Модель ФитцХью-Нагумо <ru.wikipedia.org>.
21. Култышев С.Ю., Култышева Л.М. О построении простой приближённой математической модели реального нейрона.- Журнал «Прикладная математика и вопросы управления».-2025.-№1, С.23-34, (Пермь: ПНИПУ).