

Култышева Людмила Михайловна (Пермь, Россия) – кандидат физико-математических наук, доцент кафедры «Прикладная математика», Пермский национальный исследовательский политехнический университет (614990, Пермь, Комсомольский пр., 29, e-mail;

Култышев Сергей Юрьевич (Пермь, Россия) – нештатный научный сотрудник ПНИПУ, Пермский национальный исследовательский политехнический университет (614990, Пермь, Комсомольский пр., 29, e-mail;
Пермский национальный исследовательский политехнический университет, Пермь, Российская Федерация

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.

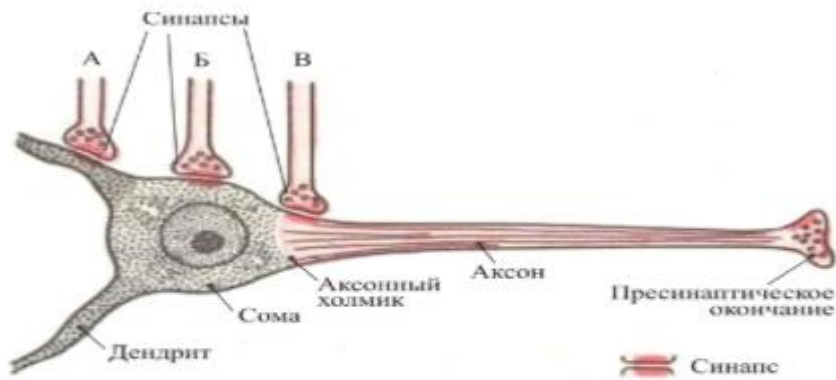


Рис.1. Внутреннее строение нейрона с синапсами. Изображение создано на основе [3]. Здесь через А, Б, В обозначены аксоны предшествующих нейронов.

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

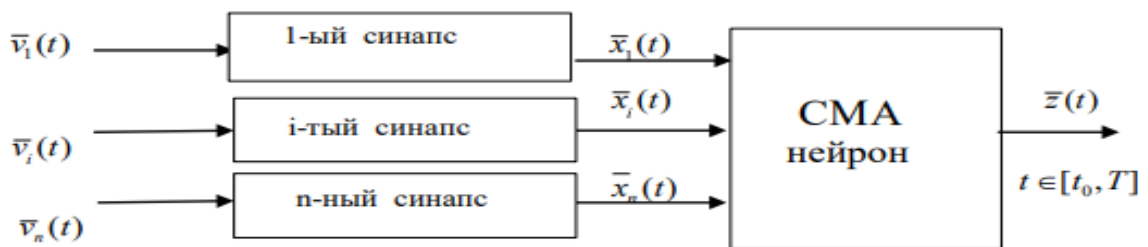


Рис.2. Общая структура нейрона с синапсами.

Здесь $\bar{v}_i(t)$ и $\bar{x}_i(t)$ - входной и выходной сигналы i -того синапса соответственно, $\bar{z}(t)$ - 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:

$$\dot{x}_i(t) = a_i x_i(t) + b_i v_i(t - h_i), t \in [t_0 + h_i, T], \quad (1)$$

с начальным условием $x_i(t) = 0, t \in [t_0, t_0 + h_i]$, где

$$v_i(t) = \bar{v}_i(t) - z_0, x_i(t) = \bar{x}_i(t) - z_0, z(t) = \bar{z}(t) - z_0, z_0 - \text{потенциал покоя,}$$

а t_0 - начальный момент работы пресинаптического нейрона.

Или, в силу формулы Коши, в виде оператора

$$x_i(t) = b_i \int_{t_0+h_i}^t e^{a_i(t-s)} v_i(s-h_i) ds, t \in [t_0 + h_i, T], \quad (2)$$

где $v_i \in S[t_0, T], x_i \in S[t_0, T]$; a_i, b_i, h_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.

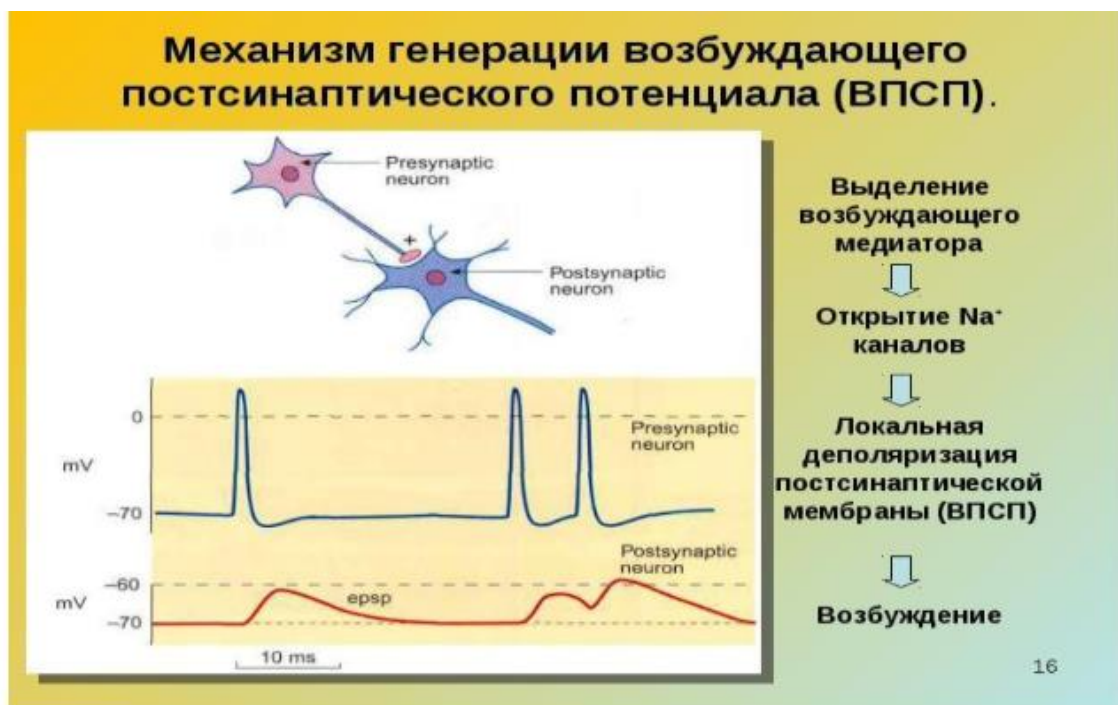


Рис.3. Входные и выходные сигналы возбуждающего химического синапса [6].

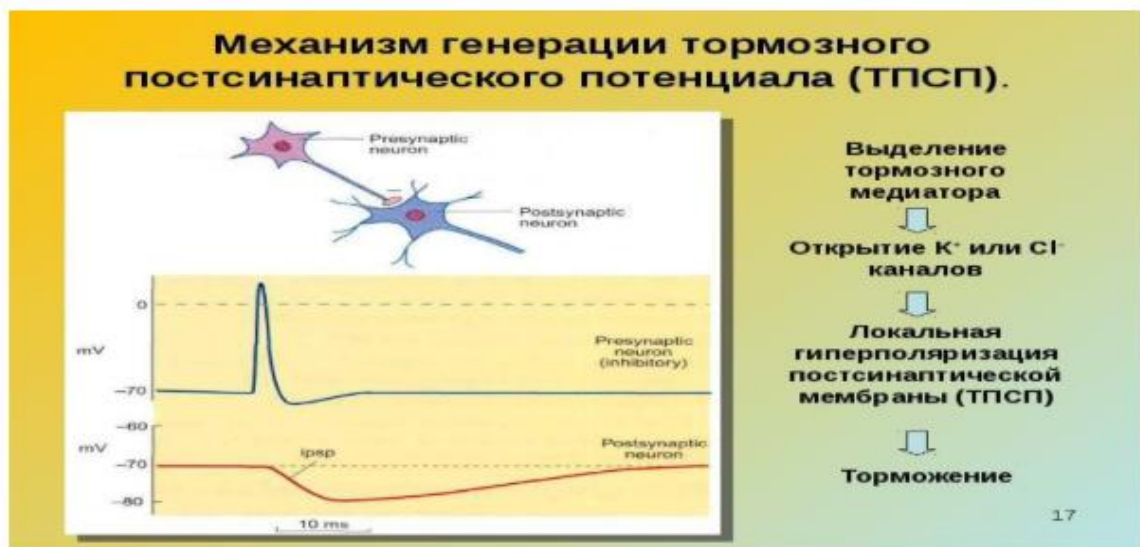


Рис.4. Входной и выходной сигналы тормозящего химического синапса [7].

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

$$z(t) = (Ay)(t), \quad y(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t), t \in [t_0, T],$$

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_i 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:

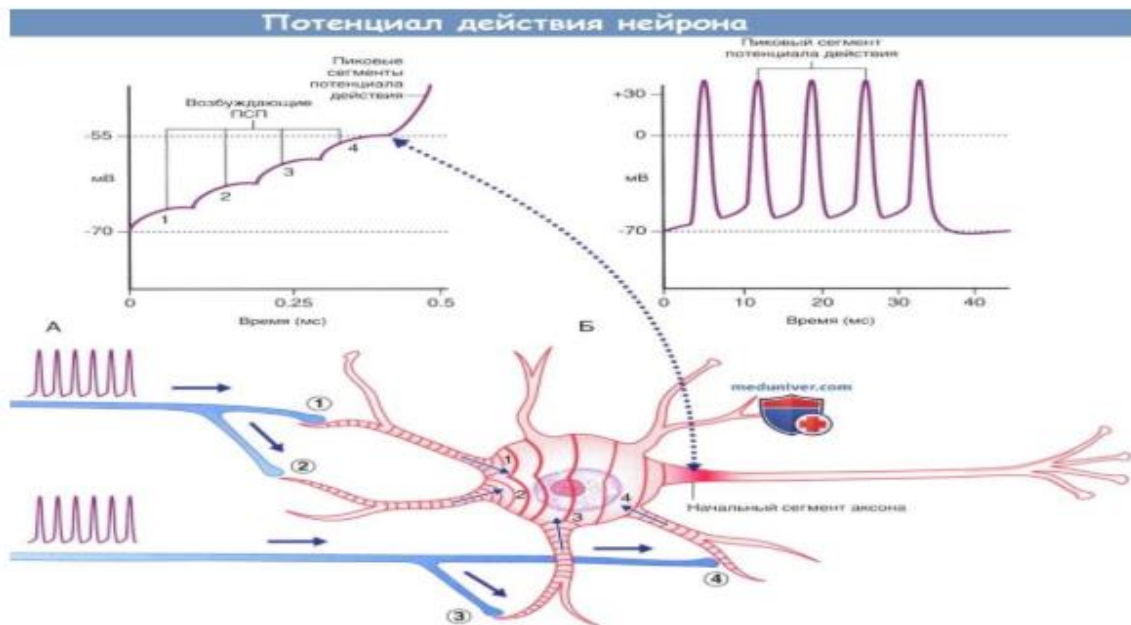


Рис.5. Выходной сигнал СМА-нейрона [11].

Одиночный импульс выходного сигнала имеет вид

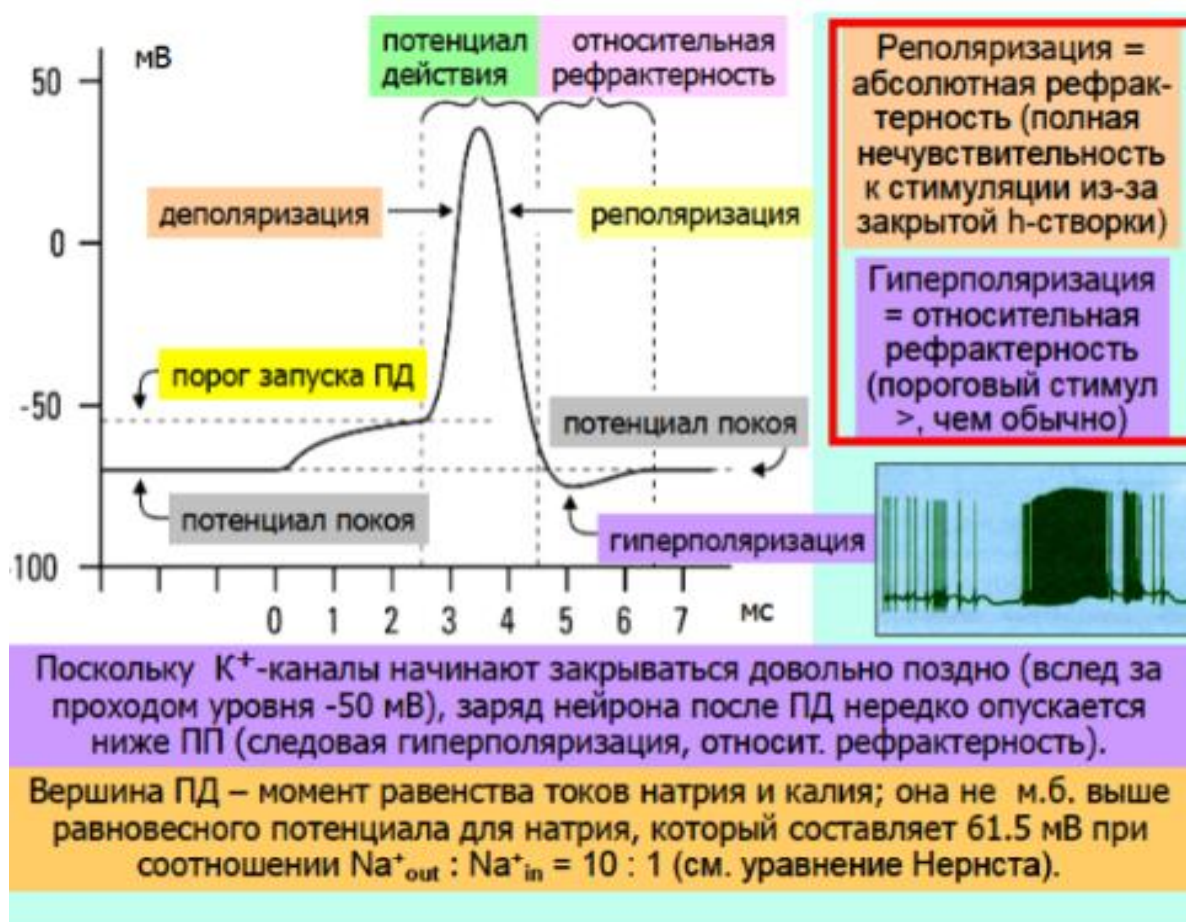


Рис.6. Выходной импульс типичного СМА-нейрона [12].

На этом рисунке, на участке под названием «потенциал действия,

относительная рефракторность», изображен спайк. Функцию зависимости этого потенциала от времени, сдвинутую в начало координат и определённую на отрезке времени $[0, \tau]$, где $\tau = 4$ миллисекунды, обозначим через $z^*(t)$, то есть $z^*(t) = \bar{z}^*(t) - z_0$ 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:

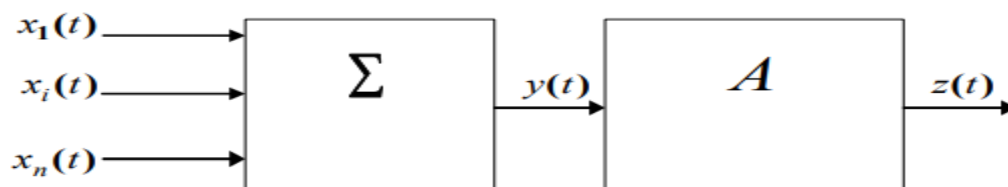


Рис.7. Структурная схема модели СМА-нейрона

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

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

а если $z(t)$ больше или равно пороговому значению P , то на выходе появляется стандартный импульс $z^*(t)$ (спайк) длительностью τ

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]: $z(t) = f[y(t)], t \in [t_0, T]$,

где f – функция активации, которая в простейшем случае имеет вид

$$f(y) = \begin{cases} 0, & \text{если } y < p, \\ 1, & \text{если } y \geq p, \end{cases}$$

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

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

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 $i = \overline{1, n}$, а n - количество синапсов, то есть

$J(t) = \sum_{i=1}^n J_i(t)$. Далее $J_i(t) = \frac{x_i(t)}{R_i}$, $J(t) = \sum_{i=1}^n \frac{x_i(t)}{R_i}$, где R_i - сопротивление

перехода синапс-нейрон для i -того синапса, и $C_M \frac{dV(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{x_i(t)}{R_i}$.

Далее $\frac{dV(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n \frac{x_i(t)}{R_i C_M} = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t)$, где $c_i = \frac{1}{R_i C_M}$. Таким образом получаем дифференциальное уравнение

$\frac{dV(t)}{dt} = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t), t \in [t_0, t_1]$, 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_i, C_M) имеет единственное решение вида

$V(t) = \sum_{i=1}^n c_i \int_{t_0}^t x_i(s) ds, t \in [t_0, t_1]$, то есть. Далее в момент времени t_1 возникает спайк, который определяется следующей электрической схемой:

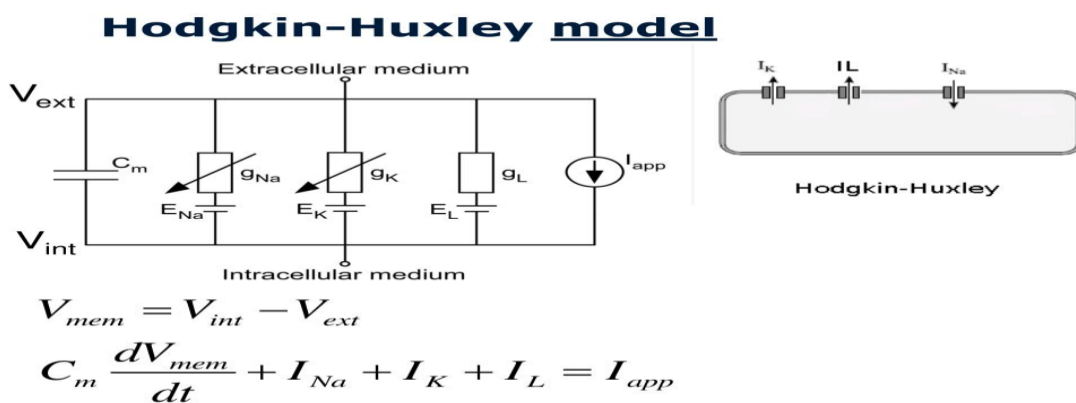


Рис.8. Эквивалентная схема нейрона [15].

Здесь $V_{mem} = V, C_m = C_M$, 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).

Ток I_{app} - это внешний ток, который определяется равенством $I_{app} = c_0 \frac{d^2V}{dt^2}$,

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]):

$$c_0 \frac{d^2V}{dt^2} = -C_M \frac{dV}{dt} - (V - E_{Na})g_{Na} - (V - E_K)g_K - (V - E_L)g_L. \quad (3)$$

Здесь проводимости g_{Na} и g_K зависят от V , а g_L считается постоянным.

Эти зависимости нелинейны и имеют вид $g_{Na} = \bar{g}_1 m^3 h$, $g_K = \bar{g}_2 n^4$, где m, h, n определяются уравнениями

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

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

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

а \bar{g}_1 и \bar{g}_2 - константы (максимальные проводимости каналов).

Функции $\alpha_m, \beta_m, \alpha_h, \beta_h, \alpha_n, \beta_n$ определены экспериментально и имеют вид:

$$\alpha_m(V) = 0.1(V - 25) / (1 - \exp(\frac{25 - V}{10})), \beta_m(V) = 4 \exp(\frac{-V}{18}),$$

$$\alpha_h(V) = 0.07 \exp(\frac{-V}{20}), \beta_h(V) = 1 / (1 + \exp(\frac{30 - V}{10})),$$

$$\alpha_n(V) = 0.01(10 - V) / (1 + \exp(\frac{10 - V}{10})), \beta_n(V) = 0.125 \exp(\frac{-V}{80}).$$

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 g_{Na}, g_K, g_L постоянными и поделить обе части уравнения на c_0 , то переходя к соответствующим обозначениям, получим дифференциальное уравнение второго порядка с постоянными коэффициентами

$$\dot{z}(t) = az(t) + bz(t) + c, t \in [t_1, t_1 + \tau], \quad (7)$$

с начальными условиями $z(t_1) = p, \dot{z}(t_1) = q$, где $a < 0, b < 0, c > 0$.

Решение этого уравнения имеет вид

$$z(t) = c_1 + c_2 e^{\mu(t-t_1)} \text{Sin } \omega(t-t_1) + c_3 e^{\mu(t-t_1)} \text{Cos } \omega(t-t_1), \quad (8)$$

где $\mu = \frac{a}{2}, \omega = \sqrt{-\frac{a^2}{4} - b}$, а константы c_1, c_2, c_3 определяются из линейной алгебраической системы

$$z(t_1) = c_1 + c_3 = p,$$

$$\dot{z}(t_1) = c_2 \omega + c_3 \mu = q,$$

$$z(t_1 + \tau) = c_1 + c_2 e^{\mu\tau} \text{Sin}(\omega\tau) + c_3 e^{\mu\tau} \text{Cos}(\omega\tau) = 0.$$

(9)

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

$$a = -2.303, b = -3.790, c = 5.168, p = 15, q = 402.491, \mu = -1.151, \\ \omega = 1.571, c_1 = 1.364, c_2 = 270,011, c_3 = 13.636, t_1 = 1, \tau = 4.$$

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

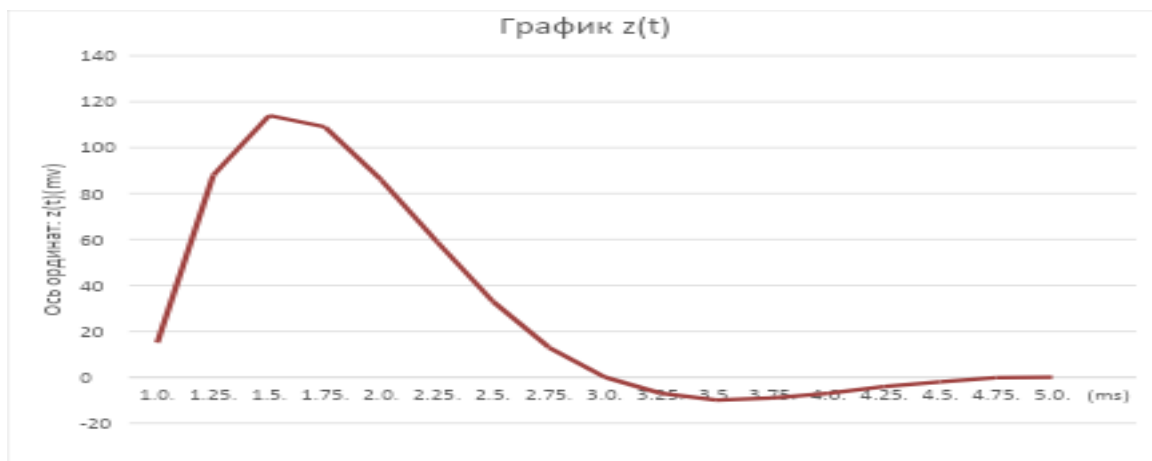


Рис.9. Приближённый график спайка по формуле (8).

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

Алгоритм

№1

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

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

3. Положить $z(t) = z^*(t - t_1)$ для всех $t \in [t_1, t_1 + \tau]$

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

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

6. Положить $z(t) = z^*(t - t_2)$ для всех $t \in [t_2, t_2 + \tau]$.

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

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 y(t) (вход блока А).

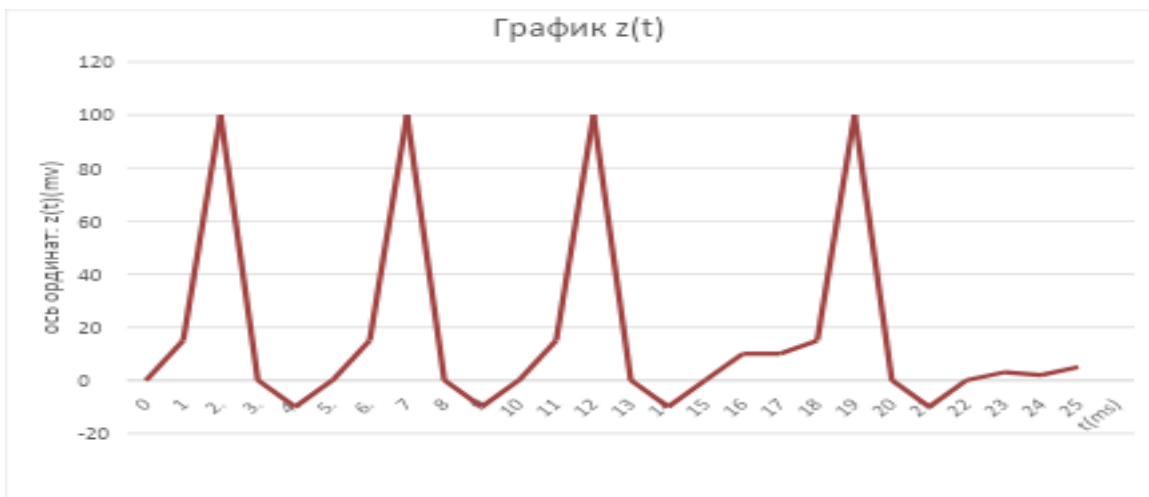


Рис.11. График z(t) (выход СМА нейрона).

Здесь $z_0 = -70(\text{mV})$, $z_{\max} = +100(\text{mV})$, $z_{\min} = -10(\text{mV})$,

$p = +15(\text{mV})$, $\tau = 4(\text{ms})$, (mV – милливольт, ms – миллисекунда).

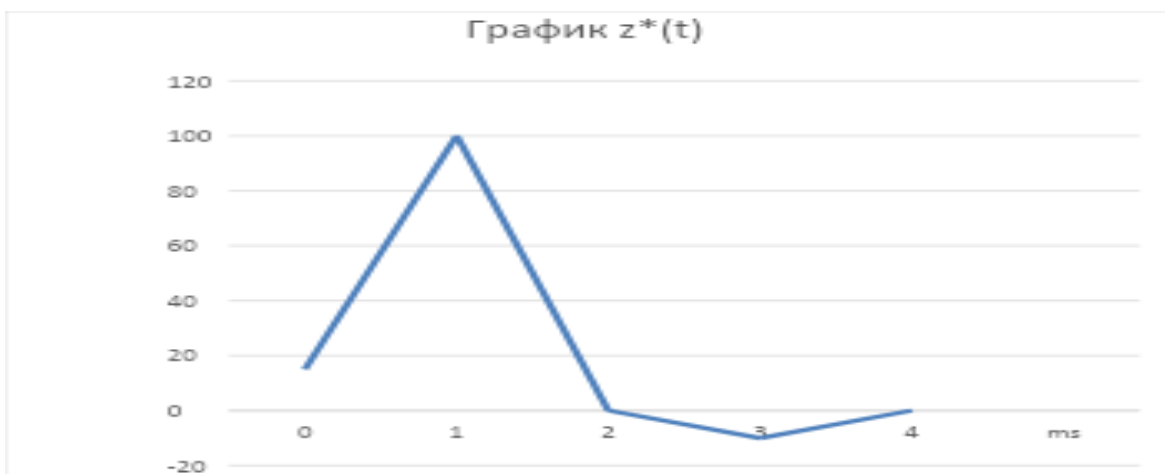


Рис.12. Примерный график спайка.

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

$$t_i = t_0 + i\Delta, y_i = y(t_i), z_i = z(t_i), z_i^* = z^*(t_i), m = \frac{\tau}{\Delta}, N = \frac{T}{\Delta}, z_0 = 0, i = 1.$$

2. Проверить неравенство $\sum_{j=0}^i y_j \Delta < P$. Если оно выполняется, то положить

$$z_i = \sum_{j=0}^i y_j \Delta \text{ и перейти к пункту 3, а если – нет (т.е. если } \sum_{j=0}^i y_j \Delta \geq P \text{), то положить}$$

$i_1 = i$ 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 $i_1 \leq i \leq i_1 + m$. Если оно выполняется, то положить

$$z_i = z_{i-i_1}^* \text{ и перейти к пункту 5, а если – нет (т.е. если } i > i_1 + m \text{), то}$$

перейти к пункту 6.

5. Положить $i = i_{np} + 1$ и перейти к пункту 4.

6. Проверить неравенство $\sum_{j=i_1+m}^i y_j \Delta < P$. Если оно выполняется, то положить

$$z_i = \sum_{j=i_1+m}^i y_j \Delta \text{ и перейти к пункту 7, а если – нет (т.е. если } \sum_{j=i_1+m}^i y_j \Delta \geq P \text{), то}$$

положить $i_2 = i$ и перейти к пункту 8.

7. Положить $i = i_{np} + 1$ и перейти к пункту 6.

8. Проверить условие $i_2 \leq i \leq i_2 + m$. Если оно выполняется, то положить

$$z_i = z_{i-i_2} \text{ и перейти к пункту 9, а если – нет (т.е. если } i > i_2 + m \text{), то}$$

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 $i > N$, после чего перейти к пункту 11.

11. Закончить выполнение алгоритма.

Здесь $t_i \in [t_0, T]$, а Δ достаточно малое положительное число (шаг дискретизации), причём t_0 , τ и T должны быть кратными числу Δ .

Таким образом, получается дискретная модель СМА-нейрона вида:

$$z_i = \begin{cases} \sum_{j=0}^i y_j \Delta, i = \overline{0, i_1}, \\ z_{i-i_1}^*, i = \overline{i_1, i_1 + m}, \\ \sum_{j=i_1+m}^i y_j \Delta, i = \overline{i_1 + m, i_2}, \\ z_{i-i_2}^*, i = \overline{i_2, i_2 + m}, \\ \dots \\ \sum_{j=i_k+m}^i y_j \Delta, i = \overline{i_k + m, N}, \end{cases} \quad \text{где } y_j = \sum_{k=1}^n c_k x_k(t_j). \quad (10)$$

Далее, чтобы построить полную модель нейрона с синапсами, нужно найти параметры модели синапса (1).

Входным сигналом синапса для СМА-нейрона является выходной сигнал предыдущего (пресинаптического) нейрона, а выходным – постсинаптический потенциал последующего (постсинаптического) нейрона (см. Рис.13).



Рис.13. Химический синапс с предшествующим и последующим нейронами [19].

Графики входного и выходного сигналов возбуждающего и тормозящего синапса показаны на Рис.3 и Рис.4 соответственно.

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

$$x(t) = ax(t) + bv(t - h), t \in [t_0 + h, T], \quad (11)$$

$$x(t) = 0, t \in [t_0, t_0 + h],$$

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

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

$$\dot{x}(t_i) = ax(t_i) + bv(t_i - h)$$

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

и вводя обозначения $x_i = x(t_i), v_i = v(t_i - h)$, получаем равенство

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

После элементарных арифметических действий приходим к приближённой дискретной математической модели синапса

$$x_{i+1} = x_i + (ax_i + bv_i)\Delta, i = \overline{0, N}, N = \frac{T}{\Delta}. \quad (12)$$

Коэффициенты a и b этой модели можно найти с помощью МНК

минимизируя сумму квадратов $\sum_{i=0}^N (x_i - ax_i - bv_i)^2$, где

Приближённую дискретную модель синапса можно получить другим способом, используя формулу (2). Для этого её нужно представить в виде:

$$x(t) = b \int_{t_0+h}^t e^{a(t-s)} v(s-h) ds = be^{at} \int_{t_0+h}^t e^{-as} v(s-h) ds, t \in [t_0 + h, T],$$

а затем положить $t = t_i = t_0 + i\Delta$, тогда

$$x(t_i) = be^{at_i} \int_{t_0+h}^{t_i} e^{-as} v(s-h) ds, i = \overline{n_0, N}, \quad \text{где } n_0 = \frac{h}{\Delta}, N = \frac{T-t_0}{\Delta}.$$

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

$$x(t_i) \approx be^{at_i} \sum_{j=n_0}^i e^{-at_j} v(t_j - h)\Delta, i = \overline{n_0, N}, \quad \text{то есть}$$

$$x_i \approx be^{at_i} \sum_{j=n_0}^i e^{-at_j} v_j \Delta, \quad \text{где } x_i = x(t_i), \tilde{v}_j = v(t_j - h).$$

Таким образом, искомая приближённая дискретная модель синапса имеет вид:

$$x_i = be^{at_i} \sum_{j=n_0}^i e^{-at_j} v_j \Delta, i = \overline{n_0, N}, \quad (13)$$

с начальным условием $x_i = 0$ при $i = \overline{0, n_0}$.

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:

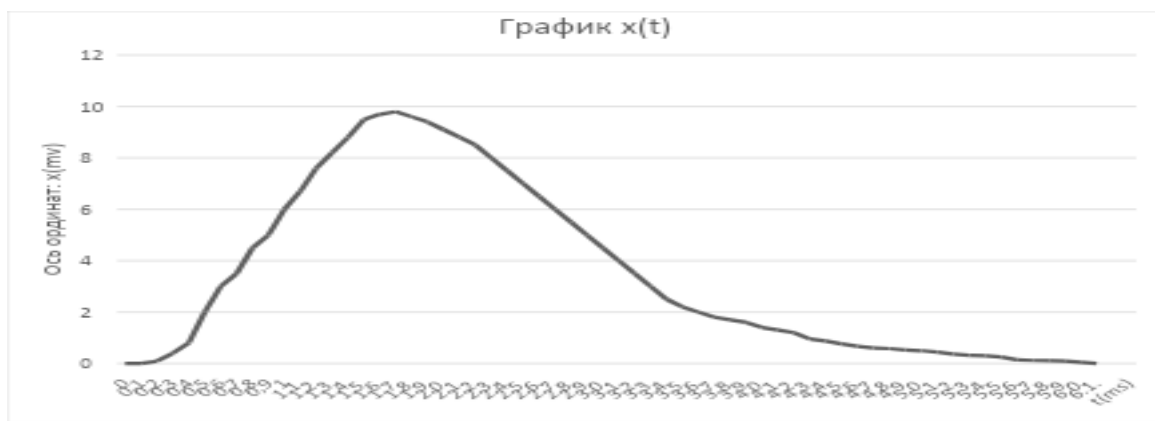


Рис.14. Выходной сигнал возбуждающего синапса.

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

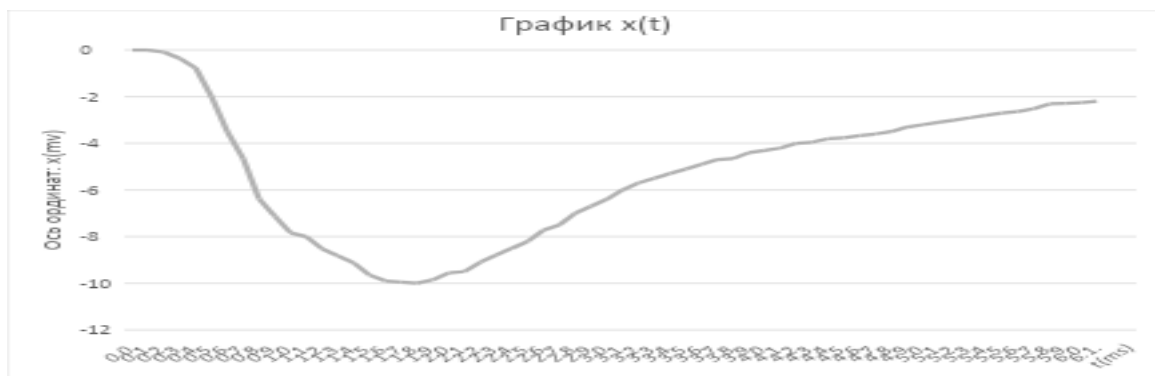


Рис.15. Выходной сигнал тормозящего синапса.

Величина параметра h была определена по графикам (см. Рис.3 и Рис.4) – это величина 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:

$$\left\{ \begin{array}{l} z(t) = \sum_{i=1}^n c_i b_i \int_{t_0}^t \int_{t_0+h_i}^s e^{a_i(s-r)} v_i(r-h_i) dr ds, t \in [t_0, t_1], t_1 : z(t_1) = p, \\ z(t) = z^*(t-t_1), t \in [t_1, t_1 + \tau], \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i b_i \int_{t_1+\tau}^t \int_{t_0+h_i}^s e^{a_i(s-r)} v_i(r-h_i) dr ds, t \in [t_1 + \tau, t_2], t_2 : z(t_2) = p, \\ z(t) = z^*(t-t_2), t \in [t_2, t_2 + \tau], \\ \text{-----} \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i b_i \int_{t_k+\tau}^t \int_{t_0+h_i}^s e^{a_i(s-r)} v_i(r-h_i) dr ds, t \in [t_k + \tau, T], \end{array} \right. \quad (14)$$

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

$$\left\{ \begin{array}{l} x_{k,j} = 0, j = \overline{0, n_k}, k = \overline{1, n}, n_k = \frac{h_k}{\Delta}, \\ x_{k,j} = b_k e^{a_k t_j} \sum_{l=n_k}^j e^{-a_k \tilde{v}_{k,l}} \tilde{v}_{k,l} \Delta, j = \overline{n_k, N}, k = \overline{1, n}, N = \frac{T-t_0}{\Delta}, \\ z_i = \sum_{k=1}^n c_k \sum_{j=0}^i x_{k,j} \Delta, i = \overline{0, i_1}, \\ z_i = z_{i-i_1}^*, i = \overline{i_1, i_1 + m}, \\ z_i = \sum_{k=1}^n c_k \sum_{j=i_1+m}^i x_{k,j} \Delta, i = \overline{i_1 + m, i_2}, \\ z_i = z_{i-i_2}^*, i = \overline{i_2, i_2 + m}, \\ \text{-----} \\ z_i = \sum_{k=1}^n c_k \sum_{j=i_q+m}^i x_{k,j} \Delta, i = \overline{i_q + m, N}, \end{array} \right. \quad (15)$$

где $x_{k,j} = x_k(t_j), \tilde{v}_{k,l} = v_k(t_l - h_k)$, а остальные величины обозначены в

Алгоритме №2 и формулах (10).

Если удалось измерить $x_{k,j}$ для $j = \overline{0, i_1}, k = \overline{1, n}$, и z_i для $i = \overline{0, i_1}$, то

можно искать c_k , при которых минимальна сумма квадратов

$$\sum_{i=0}^{i_1} (z_i - \sum_{k=1}^n c_k \sum_{j=0}^i x_{k,j} \Delta)^2, \text{ т.е. с помощью МНК.}$$

Таким образом, чтобы построить предлагаемую математическую модель нейрона, достаточно найти параметры a_i, b_i, h_i для каждого синапса, решая задачу идентификации модели (12) по результатам измерений его входа и выхода, затем построить функцию $z^*(t)$ по результатам измерений выхода 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:

$$\left\{ \begin{array}{l} x_i(t) = 0, t \in [t_0, t_0 + h_i], i = \overline{1, n}, \\ x_i(t) = a_i x_i(t) + b_i v_i(t - h_i), t \in [t_0 + h_i, T], i = \overline{1, n}, \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t), t \in [t_0, t_1], t_1 : z(t_1) = p, \\ z(t) = \dot{a}z(t) + bz(t) + c, t \in [t_1, t_1 + \tau], \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t), t \in [t_1 + \tau, t_2], t_2 : z(t_2) = p, \\ z(t) = \dot{a}z(t) + bz(t) + c, t \in [t_2, t_2 + \tau], \\ \text{-----} \\ z(t) = \dot{a}z(t) + bz(t) + c, t \in [t_k, t_k + \tau], t_k : z(t_k) = p, \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t), t \in [t_k + \tau, T]. \end{array} \right. \quad (16)$$

Эта модель состоит из линейных обыкновенных дифференциальных уравнений, но она, вообще говоря, нелинейная, так как имеет точки бифуркации (точки, в которых решение достигает порога P).

А если записать решения этих уравнений в явном виде, то получим окончательный вид модели с непрерывным временем:

$$\left\{ \begin{array}{l} x_i(t) = 0, t \in [t_0, t_0 + h_i], \\ x_i(t) = b_i \int_{t_0+h_i}^t e^{a_i(t-s)} v_i(s-h_i) ds, t \in [t_0 + h_i, T], i = \overline{1, n}, \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i \int_{t_0}^t x_i(s) ds, t \in [t_0, t_1], t_1 : z(t_1) = p, \\ z(t) = z^*(t - t_1), t \in [t_1, t_1 + \tau], \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i \int_{t_1+\tau}^t x_i(s) ds, t \in [t_1 + \tau, t_2], t_2 : z(t_2) = p, \\ \text{-----} \\ z(t) = z^*(t - t_k), t \in [t_k, t_k + \tau], t_k : z(t_k) = p, \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i \int_{t_k+\tau}^t x_i(s) ds, t \in [t_k + \tau, T]. \end{array} \right. \quad (17)$$

Аналогично можно записать дискретную приближённую модель нейрона с синапсами (см. формулы (15)).

Замечание 5. Предложенную модель (17) можно ещё упростить, т.е. строить модель нейрона в виде:

$$\left\{ \begin{array}{l} x_i(t) = \mathbf{0}, t \in [t_0, t_0 + h_i], i = \overline{1, n}, \\ x_i(t) = b_i e^{a_i t} \int_{t_0+h_i}^t e^{-a_i s} v(s-h_i) ds, t \in [t_0 + h_i, T], i = \overline{1, n}, \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t), t \in [t_0, t_1], t_1 : z(t_1) = p, \\ z(t) = z^*(t - t_1), t \in [t_1, t_1 + \tau], \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t), t \in [t_1 + \tau, t_2], t_2 : z(t_2) = p, \\ z(t) = z^*(t - t_2), t \in [t_2, t_2 + \tau], \\ \text{-----} \\ \text{-----} \\ z(t) = z^*(t - t_k), t \in [t_k, t_k + \tau], \\ z(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t), t \in [t_k + \tau, T]. \end{array} \right. \quad (18)$$

где $z(t) = y(t)$ при $t \in [t_0, t_1], t \in [t_1 + \tau, t_2], t \in [t_2 + \tau, t_3], \dots, t \in [t_k + \tau, T]$,

а $y(t) = \sum_{i=1}^n c_i x_i(t)$, или $y(t) = \sum_{i=1}^n x_i(t)$, ($x_i(t)$ - 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. Lapique M.L. Recherches quantitatives sur l'excitation Electrique des Nerfs Traitec 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).