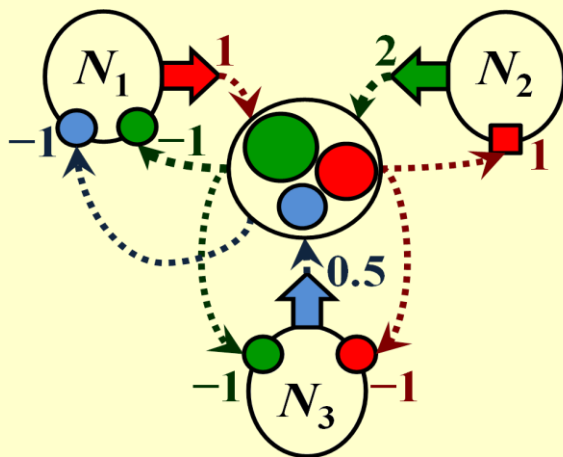


АСИНХРОННЫЕ ДИСКРЕТНЫЕ МОДЕЛИ



ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
**ИНСТИТУТ
ПРОБЛЕМ
УПРАВЛЕНИЯ**
ИМ. В.А. ТРАПЕЗНИКОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



О.П. Кузнецов

ПЛАН

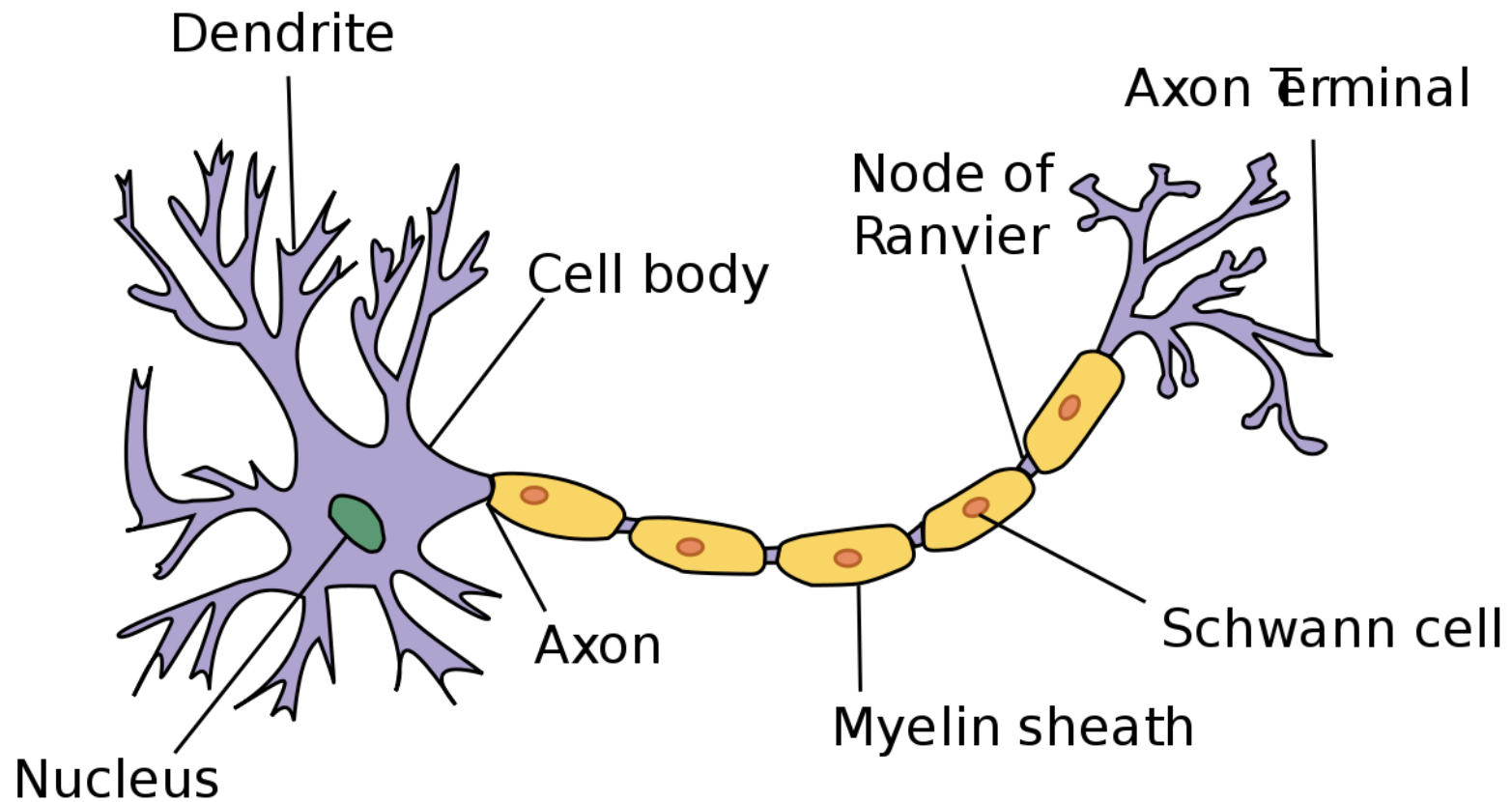
1. Наш проект и его биологические основания

**2. Дискретная асинхронная модель
мультитрансмиттерных взаимодействий**

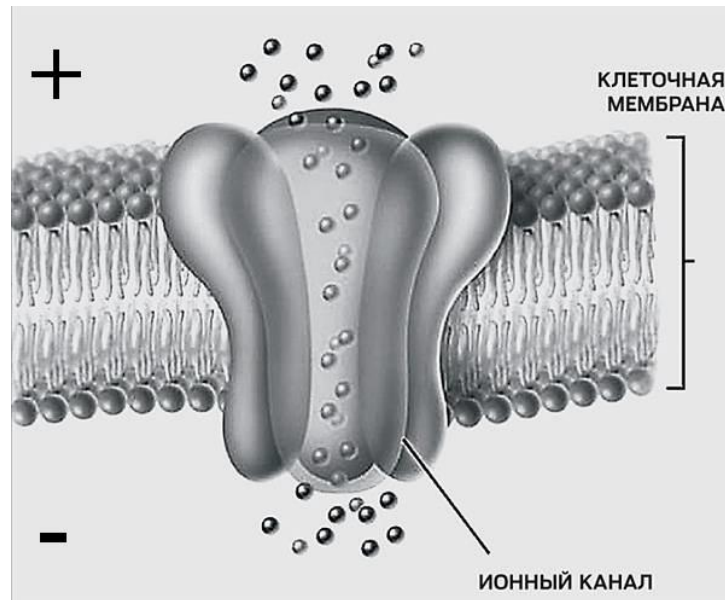
- Основные определения
- Асинхронное время
- Параметры модели
- Динамика модели – вычисление поведения

**3. Небиологические обобщения. Анализ репертуара
поведений.**

БИОЛОГИЧЕСКИЙ НЕЙРОН



МЕМБРАНА



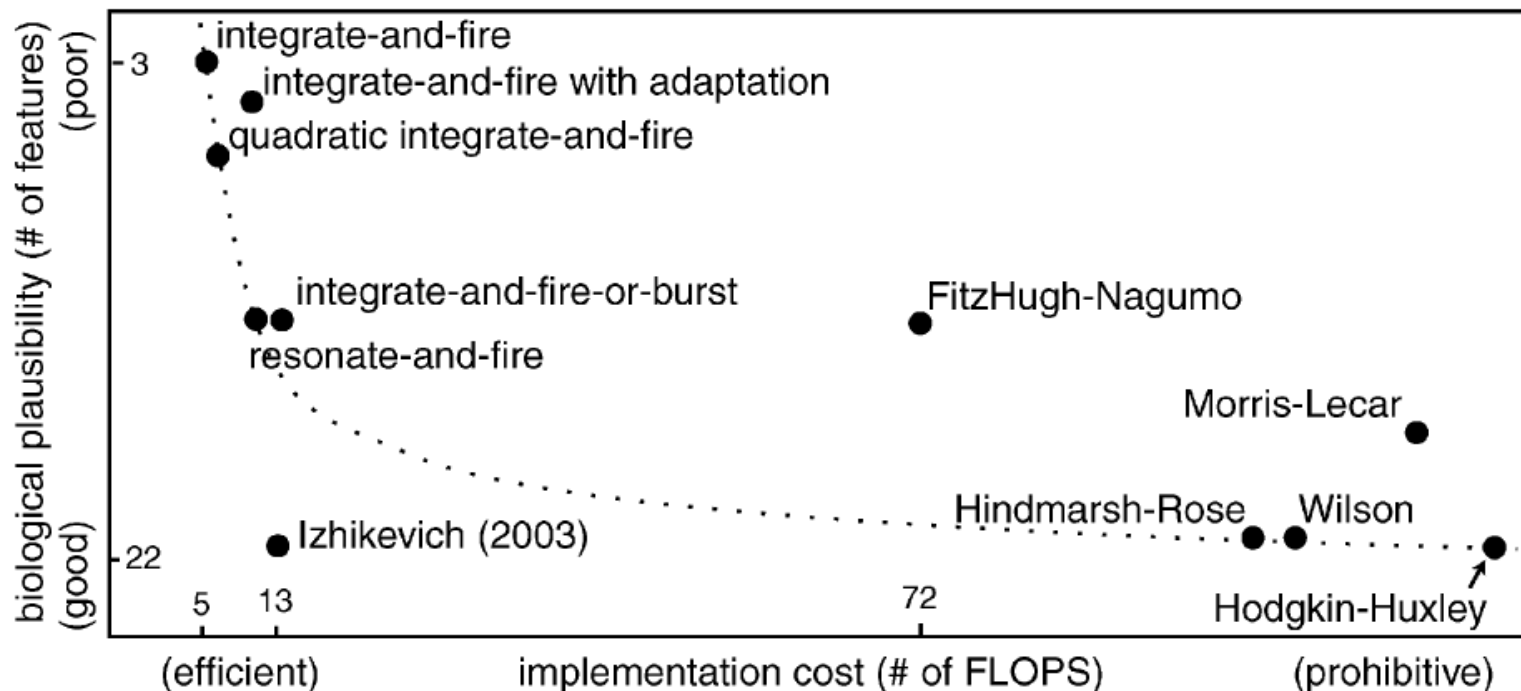
Мембрана нейрона - пограничный слой, отделяющий тело нейрона от внеклеточного пространства. Он содержит ионные каналы, которые могут открываться и закрываться в зависимости от внешних воздействий. Токи, возникающие при открытии ионных каналов, изменяют разность потенциалов между наружной и внутренней поверхностью мембраны.

МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ

Насколько сложной должна быть модель, чтобы адекватно описывать поведение нейрона? Два взгляда на адекватность: физический и информационный.

В существующих моделях доминирует физический взгляд. Эти модели ориентированы на адекватное описание электродинамических процессов в нейроне. Соответствующий математический аппарат – системы дифференциальных уравнений.

Информационный взгляд (уровень передачи сигналов) представлен слишком бедными моделями типа нейрона Маккаллока-Питтса и используется в основном в искусственных нейронных сетях.



МОДЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ НЕРВНЫХ СЕТЕЙ

1. Сложные модели нейронов – малые сети.

Детальное описание электродинамических механизмов.

2. Простые модели нейронов – большие сети.

Популяции нейронов при простых моделях связности – полный граф, случайный граф и т.д.

3. Коннектом: мозг как сложная сеть (граф с числом вершин $> 10^5$).

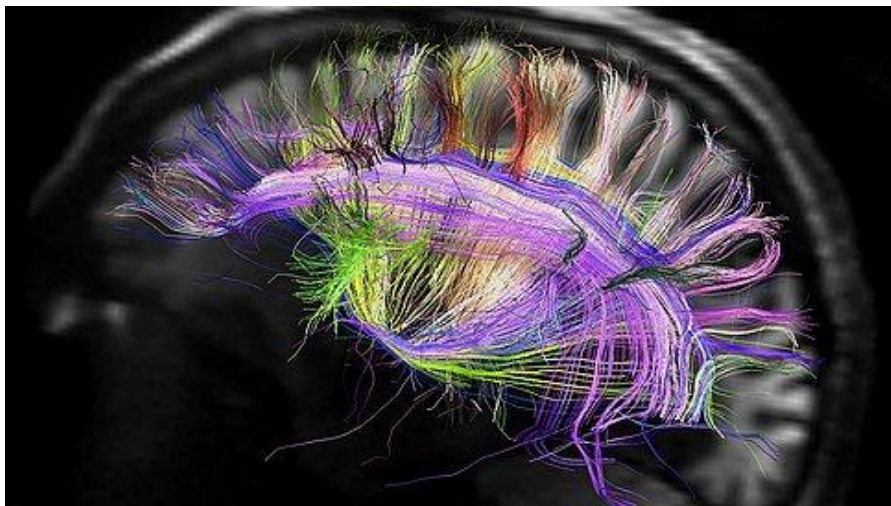
Коннектомом, по аналогии с геномом, называют полную структуру связей в нервной системе. Впервые полный коннектом был описан для червя *C. elegans*, у которого насчитывается всего 302 нейрона. В человеческом же мозге общее число нейронов - около 100 миллиардов.

КОННЕКТОМ

Концепция коннектома пока не является моделью в математическом смысле слова, а лишь обозначает рамки будущей модели. Она опирается на систему понятий теории сложных сетей, описывающую глобальные (усредненные) характеристики сети:

- k – средняя степень вершины;
- L – средняя (характеристическая) длина пути;
- распределение степеней вершин;
- C – коэффициент кластеризации;
- хабы – вершины сети с наибольшими степенями.

Отдельные нейроны в такой модели отсутствуют.

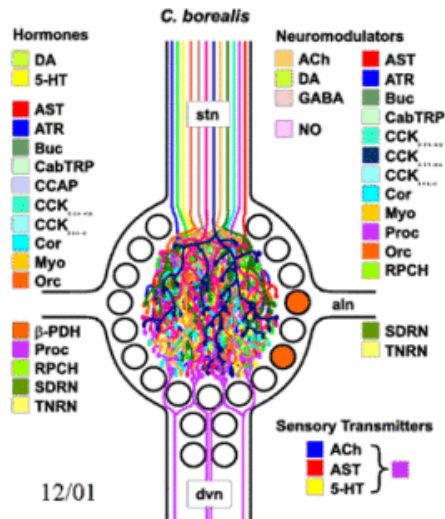
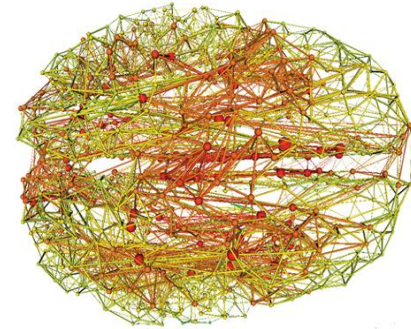


Разные подходы к моделированию нервных систем

Коннекционизм (большие однородные сети)

Почти все известные модели – от искусственных нейронных сетей до структурной коннектомики - объединяет идея «проводочного мозга», представляющая мозг как электрическую сеть с жестко заданной топологией, образованной «проводами» (аксонами), соединяющими простые элементы (нейроны), причем все нейроны одинаковы.

- Схема проводных соединений однородных элементов недостаточна для понимания поведения даже простых организмов [Bargmann 2012]



Нейротрансмиттерные взаимодействия

Функционирование нервной системы описывается с помощью комбинации нейротрансмиттерных взаимодействий

- + Неоднократно подтверждено экспериментами
- + Возможность моделирования нейромодуляции, учета трансмиссерной специфичности нейронов, etc.
- Нет модели, аналогичной модели Маккаллока-Питтса, позволяющей отражать информационную сторону трансмиссерных взаимодействий.

Роль нейротрансмиттеров в передаче и обработке информации

Что известно о роли нейротрансмиттеров в передаче и обработке информации?

Традиционно считается, что их роль заключается в обеспечении синаптической передачи сигналов через синаптическую щель.



Роль нейротрансмиттеров в передаче и обработке информации

Нейроны взаимодействуют как посредством синапсов, так и путем **диффузии молекул и нейроактивных субстанций во внеклеточном пространстве** (ECS). Кроме того, нейроны выделяют химические субстанции не только в месте своих синаптических контактов, но также и из внесинаптических областей своих мембран. Так как глиальные клетки не имеют синапсов, их связь с нейронами осуществляется только путем диффузии ионов и нейроактивных субстанций в ECS, и их выдача химических сигналов – только несинаптическая. Следовательно, и нейроны, и глия выделяют ионы, трансммиттеры и различные другие нейроактивные субстанции, которые диффундируют в ECS и присоединяются к внесинаптическим, обычно сильно родственным местам, размещенным на нейронах, аксонах и глиальных клетках. Этот тип внесинаптической передачи называется также **объемной передачей** (нейроактивные субстанции перемещаются по всему объему ECS).

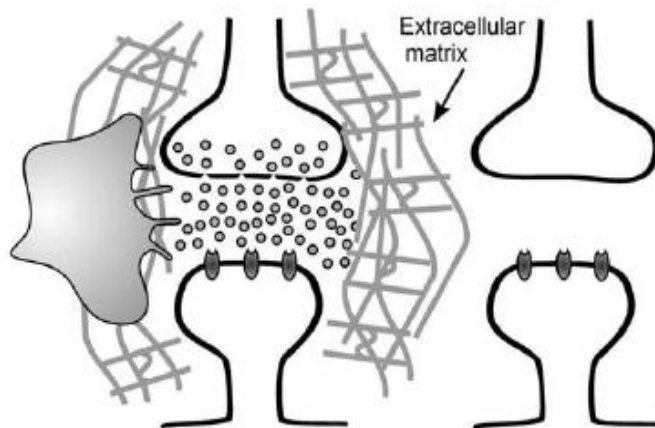
E.Sykova. Extrasynaptic volume transmission and diffusion parameters of the extracellular space.

Neuroscience 129 (2004) 861–876

Роль нейротрансмиттеров в передаче и обработке информации

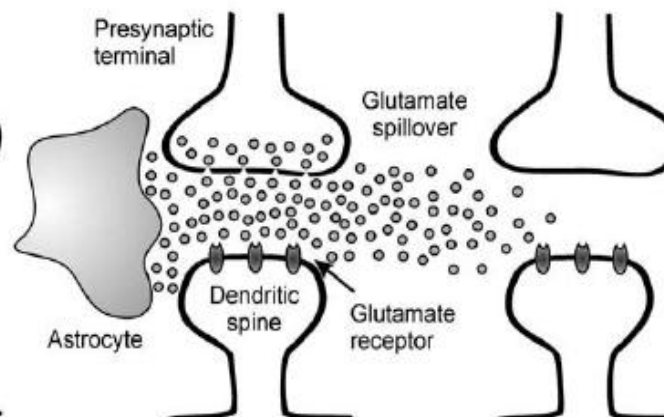
E.Syкова. *Neuroscience* 129 (2004) 861–876 Экстрасинаптические передаточные и диффузионные параметры внеклеточного пространства

SYNAPTIC TRANSMISSION (WT)

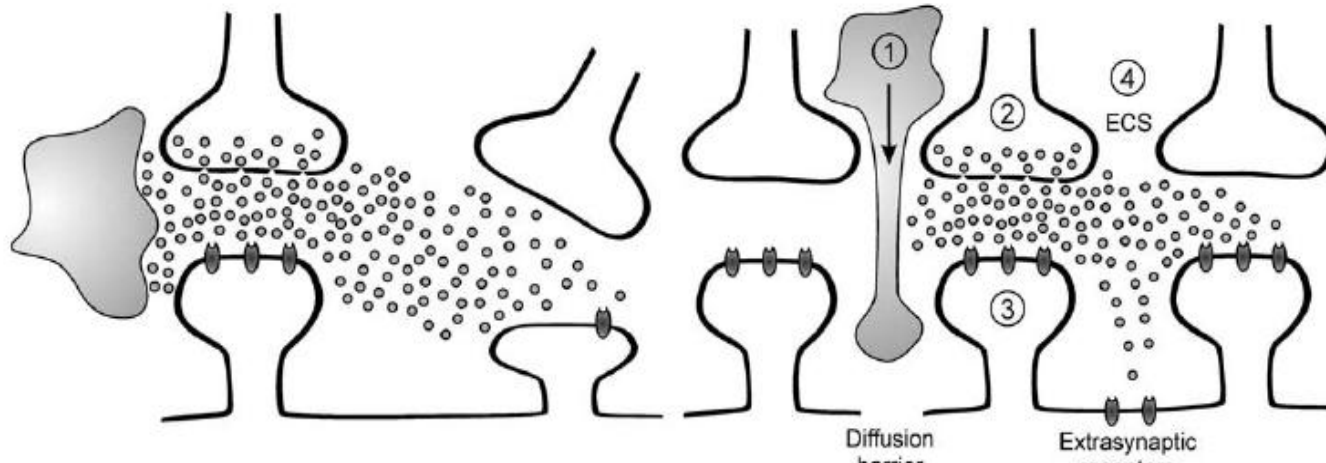


SYNAPTIC PLASTICITY

"VOLUME" TRANSMISSION (VT)



QUADRUPARTITE SYNAPSE



Объемная
передача

Роль нейротрансмиттеров. Нейромодуляция

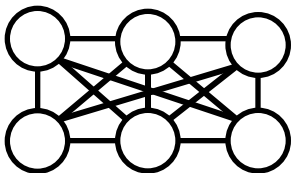
Другая важная роль трансммиттеров – нейромодуляция.

Исследования анатомически описанных сетей ракообразных и *C.elegans* показывают, что *анатомические связи* представляют собой множество *потенциальных связей*, которые формируются контекстом и внутренними состояниями для создания путей потоков информации.



Контекст и внутренние состояния часто представляются нейромодуляторами. Эти модуляторы существенно изменяют композицию нейронной сети, вовлекая новые нейроны и исключая прежних участников.

Cornelia I. Bargmann (2012). Beyond the connectome: How neuromodulators shape neural circuits. *BioEssays* 34(6):458–465.



Роль нейротрансмиттеров. Нейромодуляция

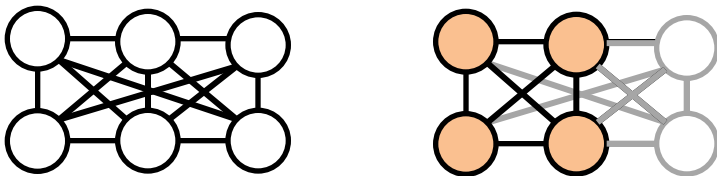
Другая важная роль трансммиттеров – нейромодуляция.

Исследования анатомически описанных сетей ракообразных и *C.elegans* показывают, что *анатомические связи* представляют собой множество *потенциальных связей*, которые формируются контекстом и внутренними состояниями для создания путей потоков информации.



Контекст и внутренние состояния часто представляются нейромодуляторами. Эти модуляторы существенно изменяют композицию нейронной сети, вовлекая новые нейроны и исключая прежних участников.

Cornelia I. Bargmann (2012). Beyond the connectome: How neuromodulators shape neural circuits. *BioEssays* 34(6):458–465.



Роль нейротрансмиттеров. Нейромодуляция

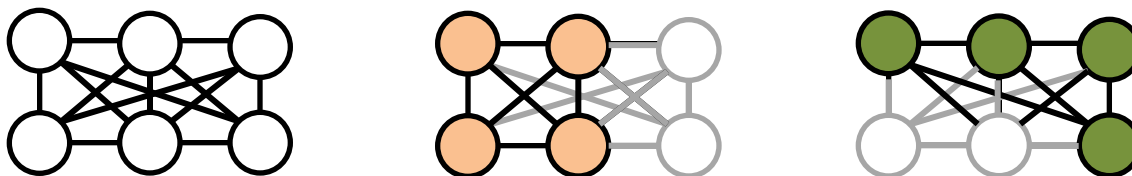
Другая важная роль трансммиттеров – нейромодуляция.

Исследования анатомически описанных сетей ракообразных и *C.elegans* показывают, что *анатомические связи* представляют собой множество *потенциальных связей*, которые формируются контекстом и внутренними состояниями для создания путей потоков информации.



Контекст и внутренние состояния часто представляются нейромодуляторами. Эти модуляторы существенно изменяют композицию нейронной сети, вовлекая новые нейроны и исключая прежних участников.

Cornelia I. Bargmann (2012). Beyond the connectome: How neuromodulators shape neural circuits. *BioEssays* 34(6):458–465.



НАШ ПРОЕКТ

Участники:

- лаборатория 11 ИПУ РАН;
- лаборатория нейробиологии развития Института биологии развития РАН.

Совместный грант РФФИ офи-м 17-29-07029.

Цели проекта:

- а) разработка математического аппарата для дискретного моделирования мультитрансмиттерных (химических) взаимодействий между неоднородными нейронами в биологических нервных системах;
- б) экспериментальная проверка разработанного аппарата на реальных биологических объектах и формулирование биологически значимых гипотез с его использованием.

НАШ ПРОЕКТ

Методологические принципы

1. Дискретное моделирование информационно значимых процессов.

Дискретные методы информатики и искусственного интеллекта игнорируют множество деталей, несущественных для моделирования информационных процессов (подобно тому, как при описании архитектуры компьютера и принципов его работы игнорируются физические механизмы работы его чипов), и потому позволяют описывать структуру и функционирование достаточно сложных фрагментов нервных систем.

2. Принцип эволюционного консерватизма.

Он утверждает, что базовые механизмы нервных систем, существующие в простых нервных системах беспозвоночных, сохраняются в процессе эволюции и тем самым присутствуют в мозге позвоночных и человека. Именно благодаря этому принципу были сделаны все основные открытия нейрофизиологии – от открытия Гальвани электрической активности до современных работ нобелевских лауреатов Ходжкина, Хаксли, Эклса и Канделя.

Объект моделирования

Мультитрансмиттерная нейронная система:

$$S = \langle N, C, X(t) \rangle$$

Множество нейронов

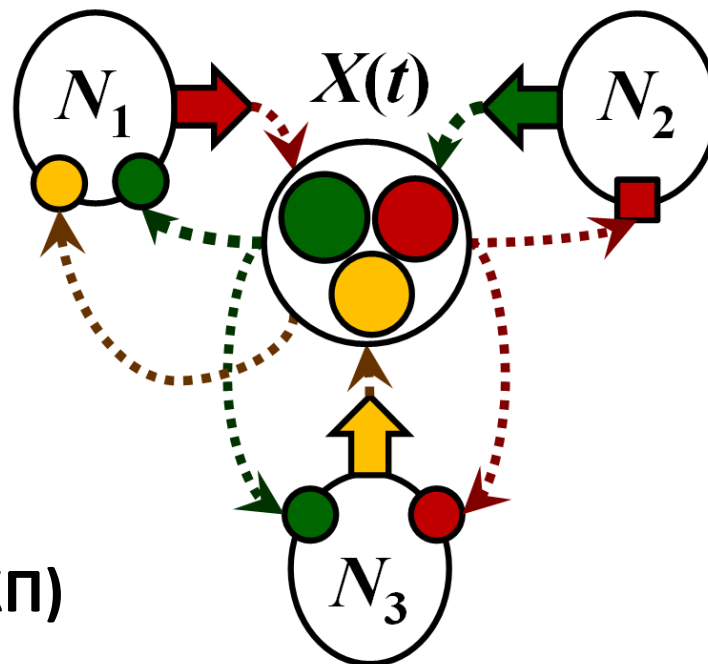
$$N = \{N_1, \dots, N_n\}$$

Множество трансммиттеров

$$C = \{c_1, \dots, c_m\} \quad C : \begin{matrix} \text{green} & \text{blue} & \text{yellow} & \text{red} & \text{light yellow} \\ c_1 & c_2 & c_3 & c_4 & c_5 \end{matrix}$$

Внеклеточное пространство (ВКП)

$$X(t) = (x_1(t), \dots, x_m(t))$$

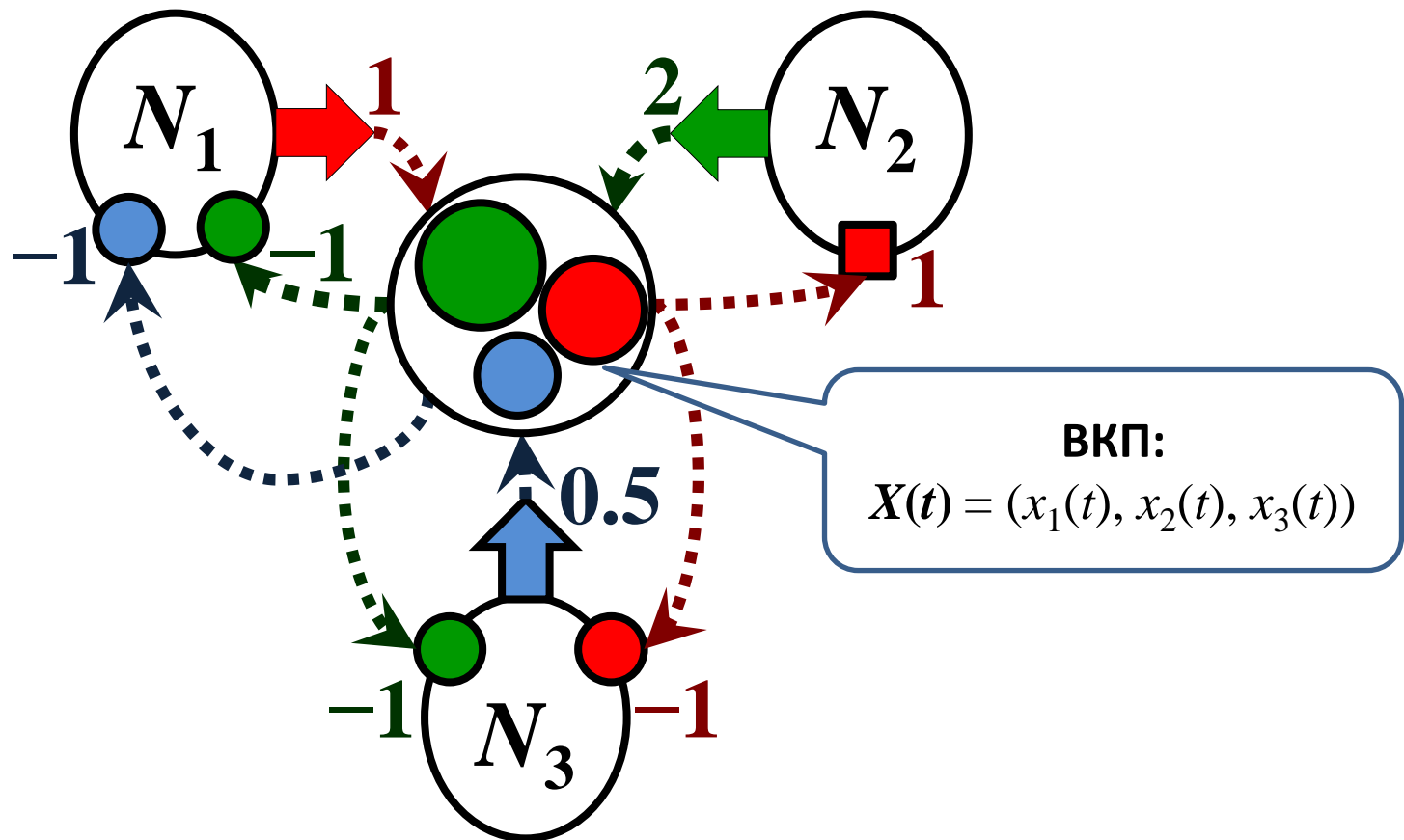


Объект моделирования

Нейронные взаимодействия

Нейроны взаимодействуют, выбрасывая транмиттеры в общее ВКП и принимая их из ВКП.

$$S = \langle N, C, X(t) \rangle$$



Объект моделирования

Эндогенная активность и типы нейронов

Нейроны обладают одним из трех заданных типов активности: осциллирующий, тонический и реактивный. Каждый тип имеет свой закон изменения мембранного потенциала.

Осциллятор

осциллирующий, или пачечный (bursting) нейрон N_i обладает способностью периодически генерировать пачку спайков.



Реактивный нейрон (follower)

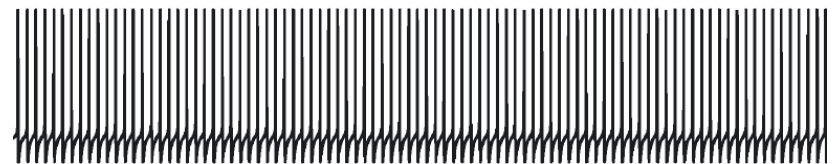
активируется только за счет внешних возбуждающих воздействий

Возбуждение



Тонический нейрон

активен постоянно, если его не тормозят

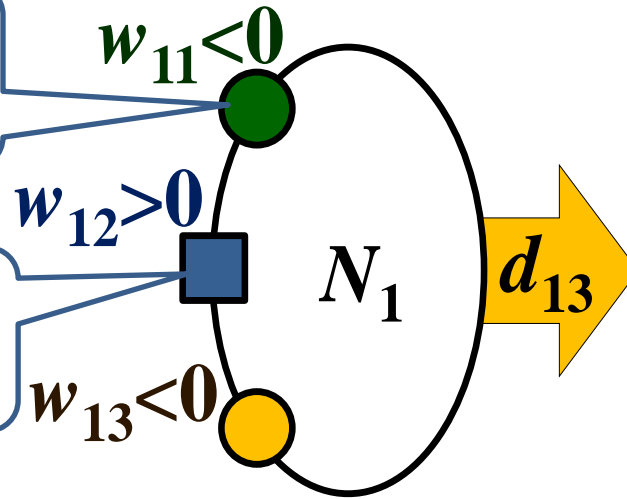


Основные определения

Входы нейронов

Тормозный рецептор
и его вес w_{ij}

Возбуждающий
рецептор и его вес w_{ij}



Входы нейронов

$\mathbf{W} = (w_{ij})_{n \times m}$, $w_{ij} \in \mathbb{R}$ – матрица суммарных весов рецепторов нейрона.

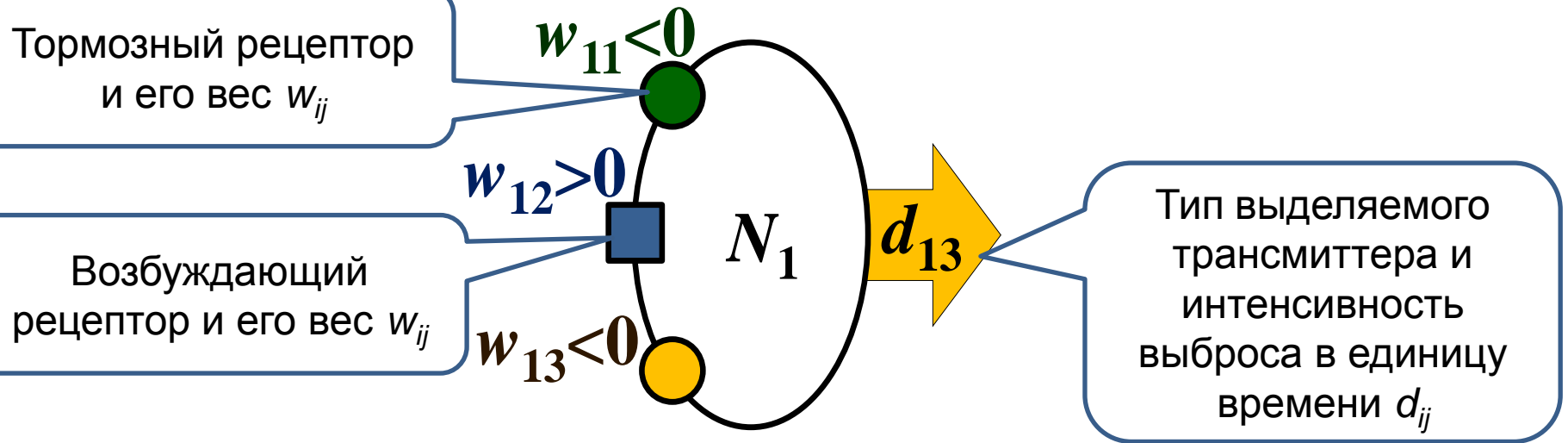
$w_{ij} > 0$ – трансммиттер c_j возбуждает нейрон N_i

$w_{ij} < 0$ – трансммиттер c_j тормозит нейрон N_i

$w_{ij} = 0$ – трансммиттер c_j не влияет на нейрон N_i

Основные определения

Выходы нейронов



Выходы нейронов

Активность нейрона N_i задается величиной $y_i(t) \in \{0, 1\}$;
 $y_i(t) = 1$ означает, что на такте t нейрон активен;
 $y_i(t) = 0$ означает, что на такте t нейрон пассивен.

$D = (d_{ij})_{n \times m}$ – матрица выделяемых нейронами транмиттеров.

d_{ij} – уровень концентрации (доза) транмиттера s_j выделяемого нейроном N_i .
Предполагается, что на протяжении выброса величина d_{ij} не меняется.

Основные определения

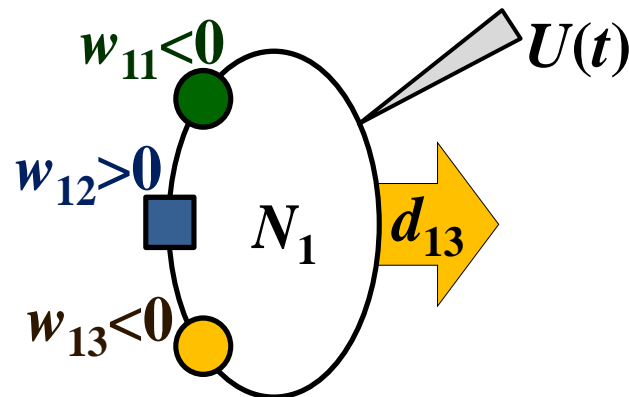
Мембранный потенциал

Нейрон N_i имеет мембранный потенциал (МП) $U_i(t)$, который может изменяться в интервале $U_{i0} \leq U_i(t) \leq U_{imax}$.

Нейрон в модели активен, если величина его МП $U_i(t)$ не меньше порогового значения P_i , который, как правило, меньше U_{imax} .

МП изменяется как за счет внешних воздействий, так и за счет внутренних процессов, происходящих в нейроне.

Значения U_{imax} и P_i специфичны для каждого нейрона.



Параметры модели

Время

Система функционирует в *непрерывном времени*, в котором происходят *события*.

Событием в системе считается:

- 1) момент изменения состояния любого нейрона (переход из активного состояния в пассивное и наоборот) или изменения его эндогенной скорости;
- 2) появление в ВКП нового трансммитера или дискретное изменение концентрации (включая исчезновение) существовавшего трансммитера.

Параметры модели

События. Такты

События – это точки на непрерывной шкале времени.

Эта шкала разбивается событиями на отрезки – **такты**.

Границы тактов (точки на шкале) последовательно нумеруются числами 0, 1, 2, ... и называются дискретными моментами времени.

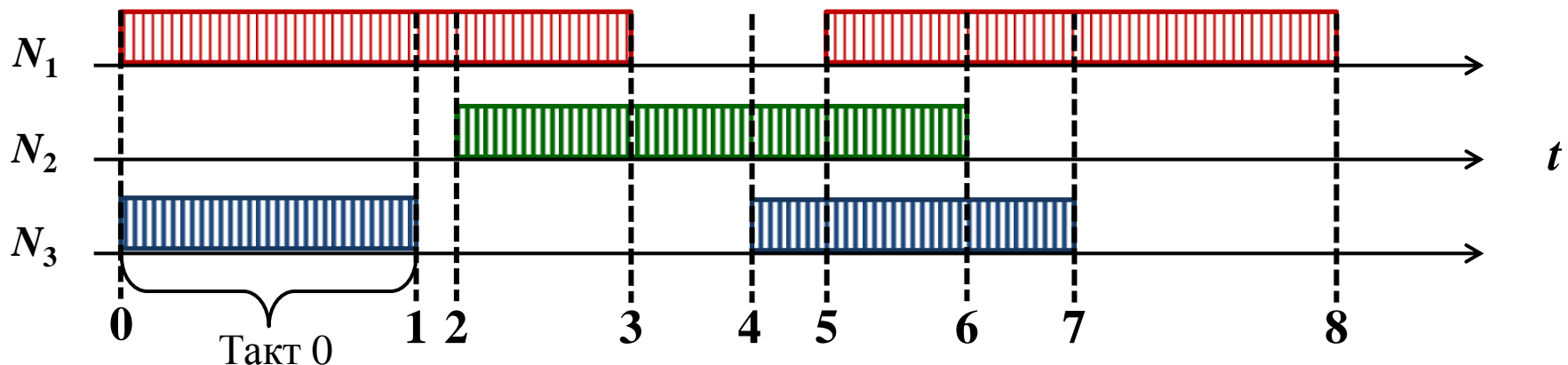
Номера тактов совпадают с номерами моментов их начала: такт t – это интервал между моментами t и $t + 1$. Внутри такта событий не происходит.

Внешним состоянием системы в момент t называется вектор

$$Z(t) = (Y(t), X(t)) = (y_1(t), \dots, y_n(t), x_1(t), \dots, x_m(t)).$$

Внутренним состоянием системы в момент t называется вектор

$$Q(t) = (Y(t), U(t), X(t)) = (y_1(t), \dots, y_n(t), U_1(t), \dots, U_n(t), x_1(t), \dots, x_m(t)).$$



Параметры модели

Длительность тактов

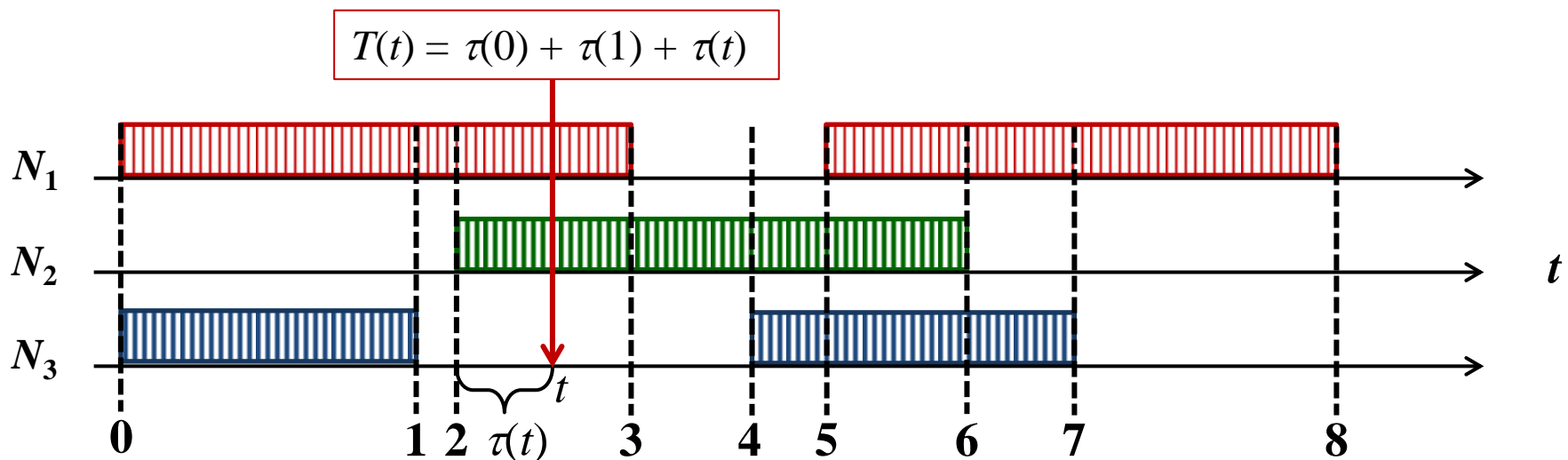
Такты имеют разную длину (длительность) в единицах непрерывного времени. Длительность такта t будем обозначать $\tau(t)$.

Длительности, используемые в модели, – это положительные рациональные числа.

Положение момента t на шкале непрерывного времени обозначим через $T(t)$.

Нетрудно видеть, что

$$T(t) = \sum_{i=0}^{t-1} \tau(i) + \tau(t)$$



Статические параметры модели

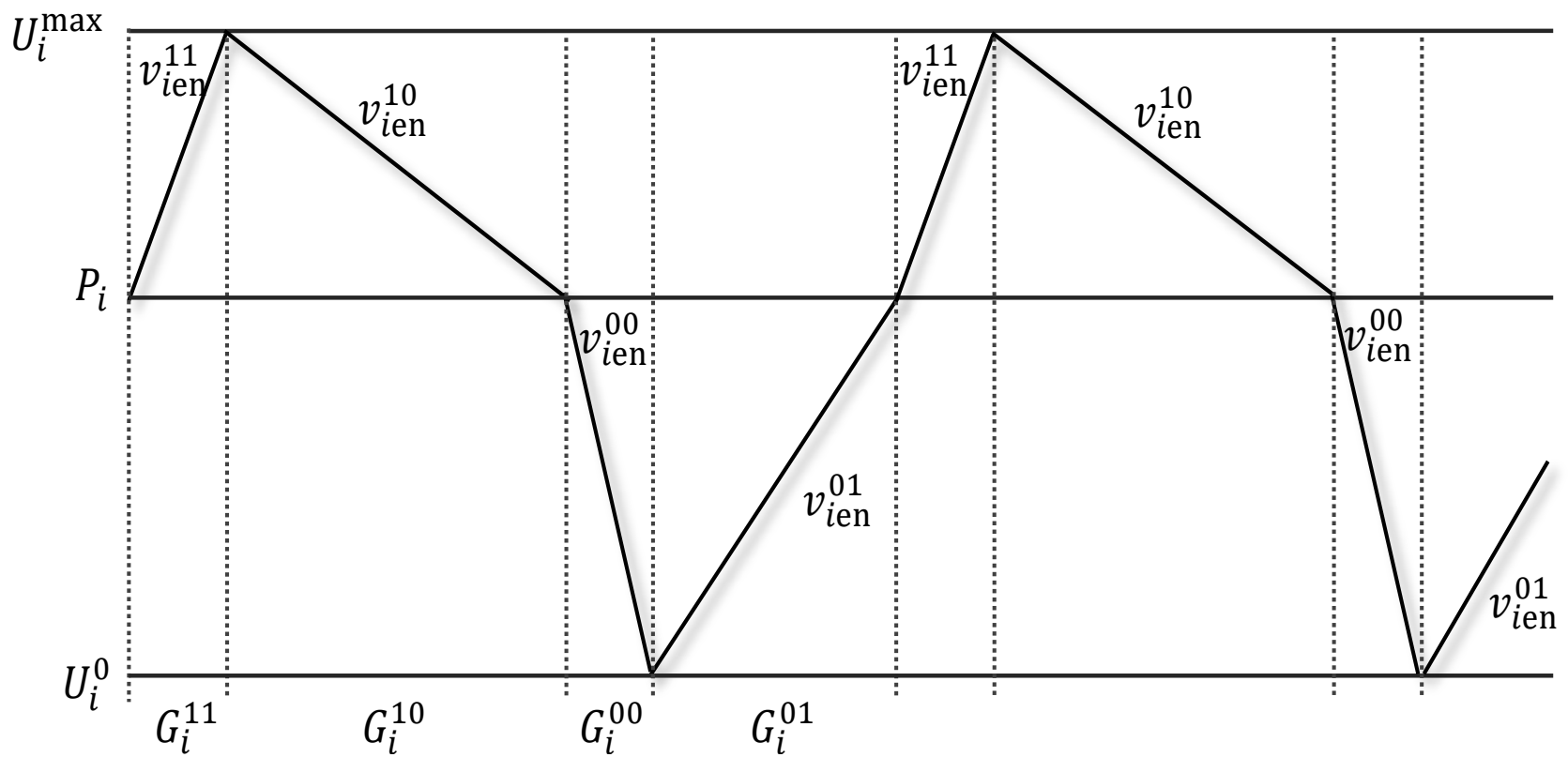
Множество нейронов $\mathbf{N} = \{N_1, \dots, N_n\}$.

Множество транмиттеров $\mathbf{C} = \{c_1, \dots, c_m\}$

Статические (неизменяемые) параметры нейрона N_i , $i = 1, \dots, n$:

- Порог активации P_i .
- Максимальный потенциал U_{imax} .
- Потенциал покоя U_{i0} .
- Величина выброса (доза или уровень концентрации) d_{ij} транмиттера c_j .
- Время жизни τ_{ij} транмиттера c_j после окончания его выброса нейроном N_i .
- Веса рецепторов w_{ik} .
- Эндогенная скорость роста $v_{en}^{11} \geq 0$ (скорость подъема МП от P_i до U_{imax}).
- Эндогенная скорость разрядки $v_{en}^{10} \leq 0$ (скорость убывания МП от U_{imax} до P_i).
- Эндогенная скорость падения $v_{en}^{00} \leq 0$ (скорость убывания МП от P_i до U_{i0}).
- Эндогенная скорость зарядки $v_{en}^{01} \geq 0$ (скорость подъема МП от U_{i0} до P_i).

Динамика осциллятора



Параметры модели - скорости

Скорости

У реактивного нейрона нет положительных эндогенных скоростей – без внешнего возбуждения он не активируется.

У тонического нейрона нет отрицательных эндогенных скоростей – без внешнего торможения он остается активным.

У осциллятора все 4 эндогенных скорости – ненулевые.

Суммарная скорость $v_i(t)$ изменения МП равна сумме двух скоростей – эндогенной и внешней, которая пропорциональна внешней силе воздействия $s_i(t)$; в примере полагаем коэффициент пропорциональности равным 1.

Направление изменения МП (рост или падение) определяется знаком $v_i(t)$.

Динамические параметры модели

Динамические (вычисляемые) параметры

- Состояние нейронов системы $Y(t) = (y_1(t), \dots, y_n(t))$
- Состояние ВКП системы (концентрации трансммиттеров)
 $X(t) = (x_1(t), \dots, x_m(t))$
- Текущий потенциал $U_i(t)$.
- Внешние силы воздействия $s_i(t) = \sum_{j=1}^m w_{ij} x_j(t)$
- Остаточный потенциал $\Delta U_i(t)$.
- Суммарные скорости изменения потенциала $v_i(t)$.
- Остаточные времена $\tau_{ri}(t)$ (для нейронов) и $\tau_{xij}(t)$ (для трансммиттеров).
- Длительность $\tau(t)$ такта t .

Параметры модели.

Основные допущения

1. Величина дозы d_{ij} трансммиттера c_j , выброшенной нейроном N_i на протяжении всего выброса плюс остаточное время жизни τ_{cj} не меняется, а затем эта доза мгновенно исчезает.
2. Одной дозы любого трансммиттера достаточно, чтобы на них отреагировали все чувствительные к нему рецепторы.
3. Мембранные потенциалы растут от 0 до порога P_i и падают от U_{imax} до P_i с постоянными скоростями, т.е. линейно.

Динамика модели.

Вычисление поведения системы

Задача вычисления поведения системы заключается в том, чтобы по вычисленному состоянию системы $Q(t)$ вычислить состояние $Q(t + 1)$.

Для этого нужно определить, какое событие после момента t будет следующим.

У каждого элемента нейронной системы – нейрона или трансммиттера – есть свое «ближайшее событие».

Для нейрона N_i – это изменение активности, т.е. величины $y_i(t)$, для трансммиттера c_j – изменение его концентрации $x_j(t)$.

Время, оставшееся до этого события, называется **остаточным временем**.

Ближайшее событие системы состоит в изменении состояния элемента системы, у которого остаточное время – *наименьшее*.

Это время будет длительностью $\tau(t)$ такта t .

Динамика модели.

Вычисление поведения системы

Вычисление поведения системы происходит по следующему алгоритму.

Пусть в момент t заданы потенциалы $U_i(t)$ и эндогенные скорости v_{ien}^α .

1. По потенциалам вычисляется вектор активности нейронов системы $Y(t) = (y_1(t), \dots, y_n(t))$.

2. По вектору активности вычисляется вектор концентрации $X(t)$:

$$x_j(t) = \sum_{i=1}^n d_{ij} \cdot y_i(t)$$

3. Вычисляются внешние силы воздействия

$$s_i(t) = \sum_{j=1}^m w_{ij} x_j(t)$$

и суммарные скорости $v_i(t) = s_i(t) + v_{ien}^\alpha(t)$.

Динамика модели.

Вычисление поведения системы

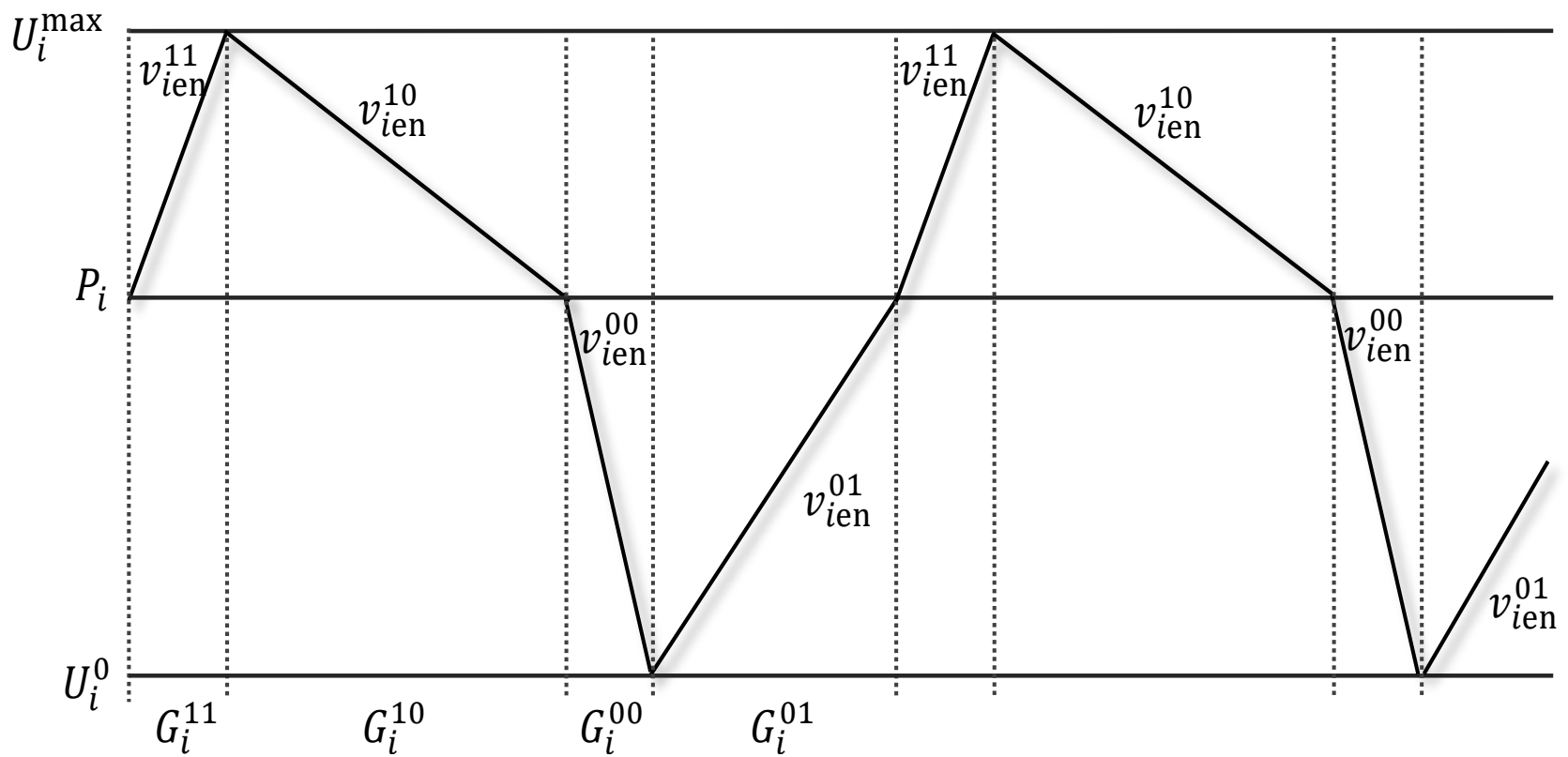
4. Вычисление остаточных потенциалов $\Delta U_i(t)$ – «пути», который должен пройти потенциал нейрона N_i , чтобы достичь события. Формулы для этого вычисления имеют 4 варианта, определяемые знаком скорости $v_i(t)$ и состоянием нейрона $y_i(t)$. Они указаны в *таблицах переходов*.

Таблица переходов для осциллятора

G^{kl} , $k, l \in \{0, 1\}$, где $k = y_i(t)$; $l = 1$, если U_i растет, иначе $l = 0$.

	Ситуация	Знак $v_i(t)$	Ближайшее событие	$\Delta U_i(t)$
1	$G_i^{00} = (0, v_{ien}^{00})$	+	$y_i = 1$	$P_i - U_i(t)$
2	$G_i^{00} = (0, v_{ien}^{00})$	–	Достижение U_i^0	$U_i(t) - U_i^0$
3	$G_i^{01} = (0, v_{ien}^{01})$	+	$y_i = 1$	$P_i - U_i(t)$
4	$G_i^{01} = (0, v_{ien}^{01})$	–	Достижение U_i^0 – ситуация не меняется, события нет	∞
5	$G_i^{11} = (1, v_{ien}^{11})$	+	Достижение U_i^{\max}	$U_i^{\max} - U_i(t)$
6	$G_i^{11} = (1, v_{ien}^{11})$	–	$y_i = 0$	$U_i(t) - P_i$
7	$G_i^{10} = (1, v_{ien}^{10})$	+	Достижение U_i^{\max} – ситуация не меняется, события нет	∞
8	$G_i^{10} = (1, v_{ien}^{10})$	–	$y_i = 0$	$U_i(t) - P_i$

Динамика осциллятора



Динамика модели.

Вычисление поведения системы

5. Вычисление остаточных времен:

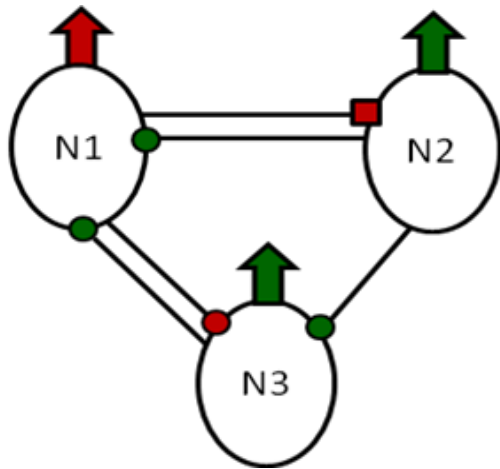
для нейрона N_i по формуле $\tau_{ri}(t) = \Delta U_i(t) / |v_i(t)|$.

6. Нахождение минимального из остаточных времен и определение события.

7. Вычисление следующих потенциалов $U_i(t)$ по формуле

$$U_i(t + 1) = U_i(t) + \tau(t) \cdot v_i(t).$$

Пример: построение трехфазного ритма



N_1 – осциллятор, N_2 – реактивный нейрон, N_3 – осциллятор.

Все статические параметры нейронов приведены в матрице, в которой величины d_{ij} , $i = 1, \dots, n, j = 1, \dots, m$ лежат на пересечении строк N_i и столбцов c_j .

	P_i	U_{imax}	v_{ien}^{00}	v_{ien}^{01}	v_{ien}^{10}	v_{ien}^{11}	c_1	c_{22}	c_{23}	w_{i1}	w_{i2}
N_1	0,6	0,9	- 0,6	0,85	- 0,2	0,95	0,7	0	0	0	-1
N_2	0,6	0,7	- 0,2	0	- 0,2	0	0	0,6	0	1	0
N_3	0,4	0,6	- 0,2	0,8	- 0,2	0,9	0	0	0,7	-1	-1

Времена жизни τ_{c_j} транмиттеров c_j : $\tau_{c1} = \tau_{c2} = 0,1$;

c_{22} обозначает дозу транмиттера c_2 , выбрасываемую нейроном N_2 ;

c_{23} обозначает дозу транмиттера c_2 , выбрасываемую нейроном N_3 .

Пример: построение трехфазного ритма

Момент $t = 0$:

Начальное внешнее состояние $Z(0) = (1, 0, 0; 0,7; 0)$

Текущие потенциалы:

$$U_1(0) = 0,9.$$

$$U_2(0) = 0.$$

$$U_3(0) = 0.$$

Силы воздействия:

$$s_1(0) = 0; s_2(0) = x_1(0) = 0,7, s_3(0) = -x_1(0) = -0,7.$$

Скорости:

$$v_1(0) = v_{ien0} = -0,3$$

$$v_2(0) = s_2(0) = 0,7$$

$$v_3(0) = v_{3en1} + s_3(0) = 0,8 - 0,7 = 0,1.$$

Остаточные потенциалы:

$$\Delta U_1(0) = U_{1max} - P_1 = 0,9 - 0,6 = 0,3.$$

$$\Delta U_2(0) = P_2 = 0,6.$$

$$\Delta U_3(0) = P_3 = 0,4.$$

Остаточные времена:

$$\tau_{r1}(0) = (U_{1max} - P_1)/|v_1(0)| = 0,3/0,3 = 1 \text{ (длина пачки)}$$

$$\tau_{r2}(0) = P_2/v_2(0) = 0,6/0,7 = 0,8571.$$

$$\tau_{r3}(0) = P_3/v_3(0) = 0,4/0,1 = 4$$

$$\tau_{x1}(0) = 1 + 0,1 = 1,1.$$

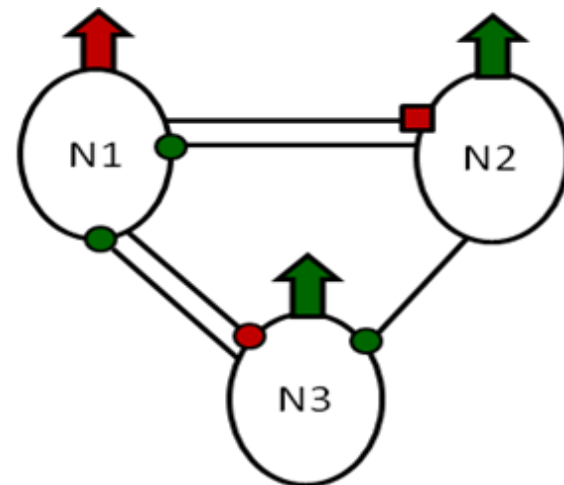
$$\tau_{x22}(0) = 0,8571.$$

$$\tau_{x23}(0) = 4.$$

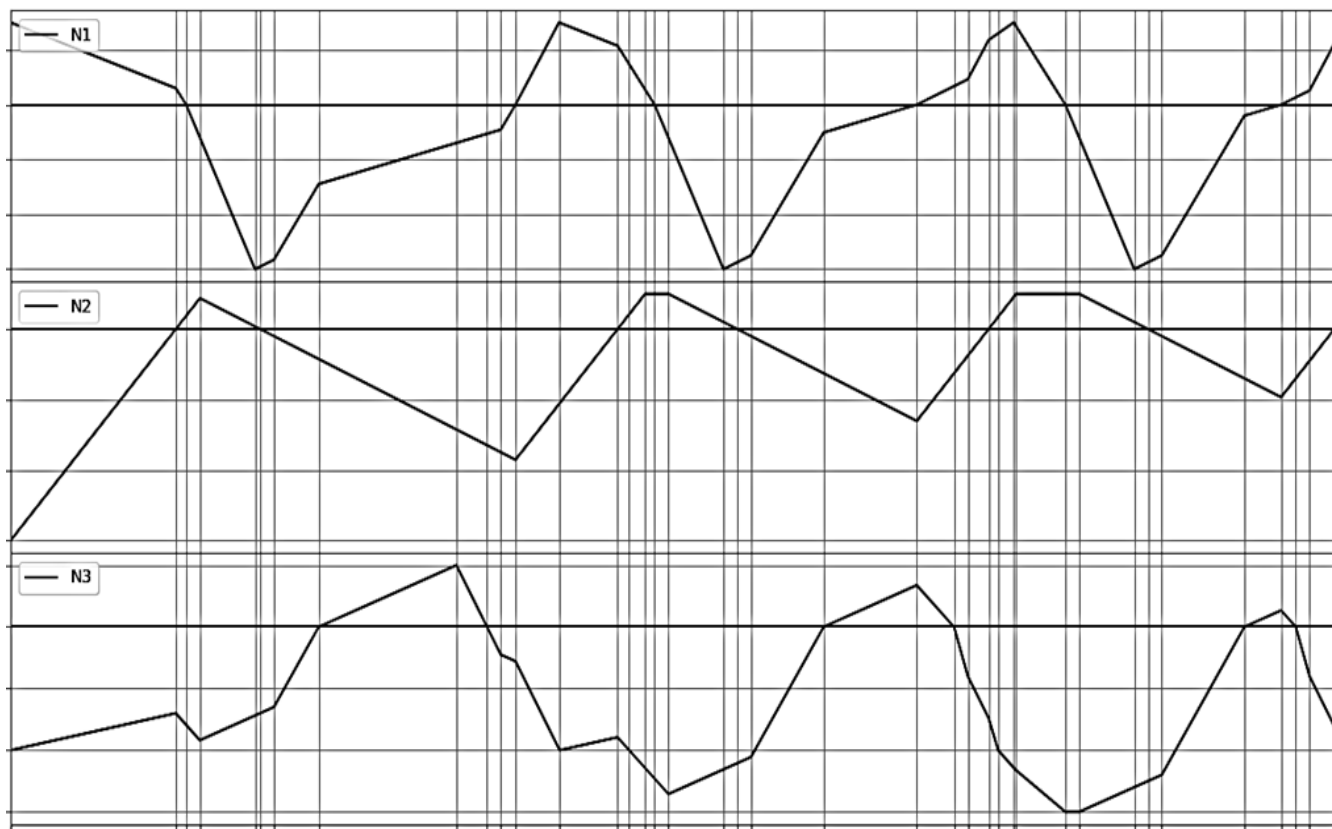
Внутреннее состояние системы: $Q(0) = ((1; 1), (0; 0,8571), (0; 4), (0,7; 1,1), (0; 0,8571), (0; 4)).$

Минимальное остаточное время $\tau_{min}(0) = 0,8571$. Соответственно, длина такта $[0, 1] \quad \tau(0) = 0,8571$.

Событие, произошедшее в момент 1, – возбуждение N_2 , который начинает тормозить N_1 ; N_3 остается заторможенным.



Программная реализация модели



«Преобладание химических синапсов над электрическими в нервной системе животных может быть связано с принципиальным преимуществом химической передачи над электрической – ее способностью обеспечивать разнообразные формы обучения и хранения памяти».

Э.Кандель. В поисках памяти. 2006, М.: Астрель.

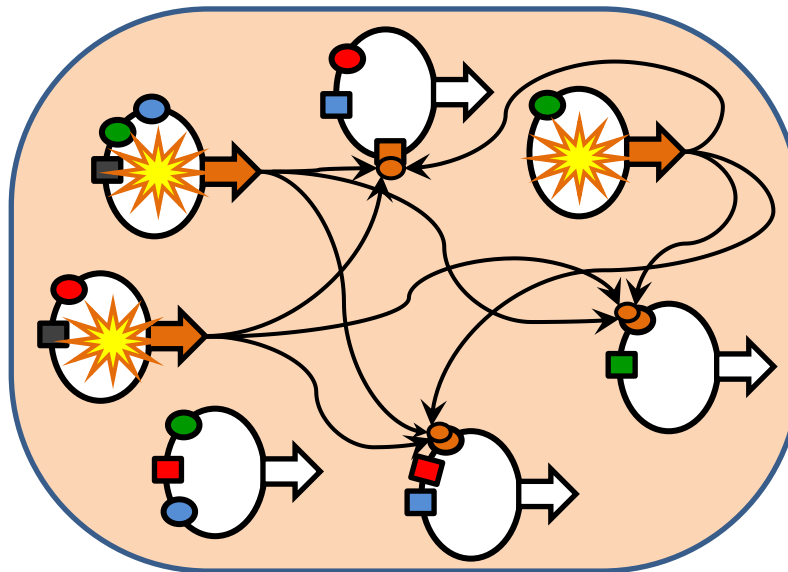
Основные модельные преимущества:

- Разнообразие видов нейротрансмиттеров: многозначность алфавита сообщений в отличие от бинарного алфавита «проводочных моделей».
- Концентрация каждого трансммиттера как дополнительный параметр.
- Широковещательность сигнала: трансммиттерное сообщение, поступившее в ВКП, доступно всем нейронам, имеющим рецепторы к этому трансммиттеру

НЕБИОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ 2

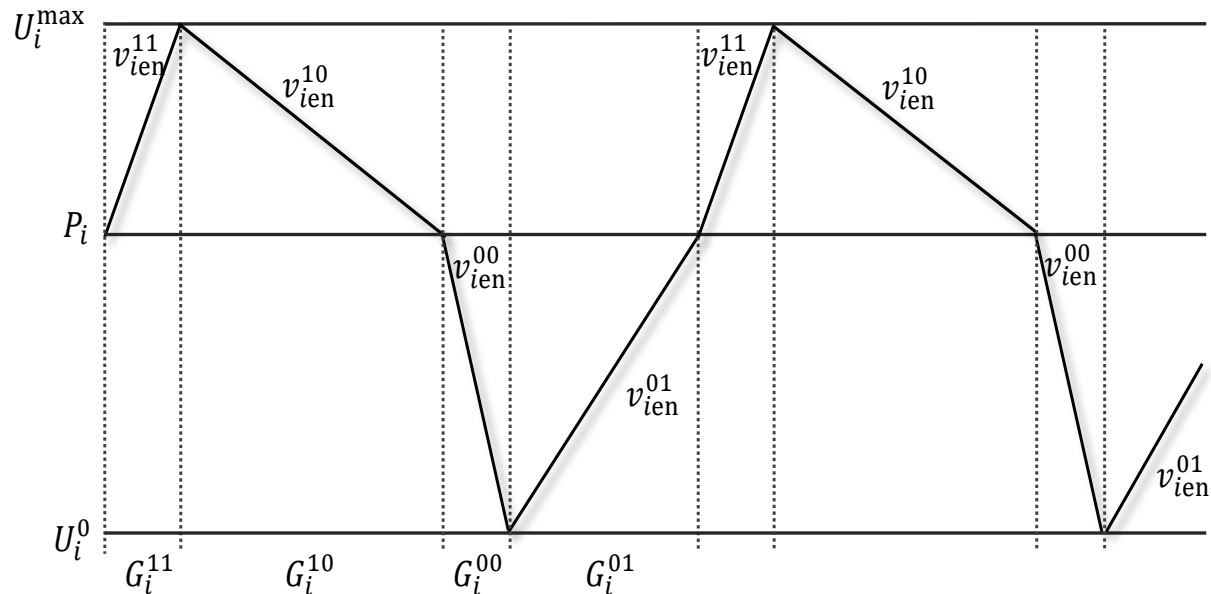
Исходные изменения

- - удален осциллятор;
- - вместо трансммиттеров – цвета входов, выходов и сигналов;
- - соответственно, удалены времена жизни трансммиттеров;
- - вместо ВКП – динамическое пространство цветных сигналов;
- - основные обозначения остались прежними, но теперь d_{ij} не доза выброса, а мощность сигнала; $X(t)$ – состояние не ВКП, а пространства сигналов.
- Нейрон называется **размеченным**, если кроме типа указаны цвета выходов и входов (рецепторов) и знаки рецепторов.



МОДЕЛЬ 2 – РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗМЕНЕНИЙ

- сократилось число видов событий: здесь события – это только переходы через порог, т.е. изменения активности;
- теперь любые два соседних такта отличаются внешними состояниями;
- остались только две эндогенные скорости: выше и ниже порога; для тонического нейрона обе скорости положительны; для реактивного нейрона обе скорости отрицательны.



МОДЕЛЬ 2 – РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗМЕНЕНИЙ

Благодаря сокращению видов событий вместо громоздких таблиц переходов для каждого типа нейронов появилась одна простая (всего 4 строки) таблица переходов, общая для обоих типов:

	$U_i(t)$	Знак $v_i(t)$	Ближайшее событие	$\Delta U_i(t)$
1	$U_i(t) \geq P_i$	+	Движение вверх, активность не меняется, события нет	∞
2	$U_i(t) \geq P_i$	–	$y_i = 0$	$U_i(t) - P_i$
3	$U_i(t) < P_i$	+	$y_i = 1$	$P_i - U_i(t)$
4	$U_i(t) < P_i$	–	Движение вниз, активность не меняется, события нет	∞

Знак ∞ означает, что нейрон не стремится к порогу и события от него не ожидается.

МНОГОАГЕНТНАЯ ПОРОГОВАЯ СИСТЕМА

Вместо нейронов – агенты.

Вместо тонических нейронов – инициативные агенты.

Вместо реактивных нейронов – реактивные агенты

Теорема 1. Вектор текущих потенциалов $U(t)$ однозначно определяет следующее внешнее состояние $Y(t + 1)$ и вектор потенциалов $U(t + 1)$; поэтому $U(t)$ будем называть **внутренним состоянием**.

Компоненты многоагентной системы

- Сеть Σ : размеченные агенты + связи, определяемые разметками агентов (без конкретизации параметров);
- набор статических параметров \mathbf{H} , задаваемый таблицей

	P_i	U_i^{\max}	U_i^0	v_{ien}^0	v_{ien}^1	d_{i1}	...	d_{1m}	w_{i1}	...	w_{im}
N_1	P_1	U_1^{\max}	U_1^0	v_{1en}^0	v_{1en}^1	d_{11}	...	d_{1m}	w_{11}	...	w_{1m}
...
N_i	U_i^0
...
N_n	P_n	U_n^{\max}	U_n^0	v_{nen}^0	v_{nen}^1	d_{n1}	...	d_{nm}	w_{n1}	...	w_{nm}

Такое разделение позволяет говорить об изменениях параметров без изменения сети. Две пороговые системы, имеющие одну и ту же сеть Σ , но отличающиеся наборами параметров \mathbf{H}_k и \mathbf{H}_l , будем называть **конфигурациями** сети Σ и обозначать $\Sigma(\mathbf{H}_k)$ и $\Sigma(\mathbf{H}_l)$.

Поведения и ритмы

Поведение – это последовательность внешних состояний (состояний активности) $Y(0), Y(1), (Y(2), \dots$, например, 100, 110, 010, ... В этой последовательности любые два вектора отличаются друг от друга, так как переход к следующему такту обязательно связан с наступлением события, т.е. изменением активности какого-то агента.

Ритм – это последовательность внешних состояний + длительности тактов, т.е. последовательность $(Y(0), \tau(0)), (Y(1), \tau(1)), (Y(2), \tau(2)), \dots$. Последовательность называется *периодической*, если она имеет вид $a(0), a(1), \dots, a(k-1), (\mathbf{a(k)}, \dots, \mathbf{a(l-1)})$, где отрезок $a(k), \dots, a(l-1)$ повторяется бесконечное число раз. Этот отрезок называется *периодом*, а отрезок $a(0), a(1), \dots, a(k-1)$ – *предпериодом*. Длиной предпериода является целое число $k \geq 0$, а длиной периода – целое число $l - k \geq 1$:

Поведение пороговой системы называется **стационарным**, если $k = 1$. В этом случае, после момента k никаких событий не происходит. Поэтому такое поведение конечно

Поведения и ритмы

Заключительное внешнее состояние $Y(k)$ также будем называть *стационарным*. В этом состоянии все нейроны удовлетворяют условиям строки 1 или 4 таблицы переходов, т.е.

- 1) для всех инициативных агентов их МП выше порога, скорости положительны;
- 2) для всех реактивных агентов их МП ниже порога, скорости отрицательны.

	$U_i(t)$	Знак $v_i(t)$	Ближайшее событие	$\Delta U_i(t)$
1	$U_i(t) \geq P_i$	+	Движение вверх, активность не меняется, события нет	∞
2	$U_i(t) \geq P_i$	–	$y_i = 0$	$U_i(t) - P_i$
3	$U_i(t) < P_i$	+	$y_i = 1$	$P_i - U_i(t)$
4	$U_i(t) < P_i$	–	Движение вниз, активность не меняется, события нет	∞

Поведения и ритмы

Начальное состояние сети $U(0)$ будем называть *естественным*, если для любого инициативного агента N_i $U_i(0) > P_i$, а для любого реактивного агента N_j $U_j(0) < P_j$.

Теорема 2. Для любой автономной АПС Σ и любого ее естественного состояния $U(0)$ существует такой набор параметров \mathbf{H} , при котором в конфигурации $\Sigma(\mathbf{H})$ $U(0)$ является стационарным.

Эта теорема следует из того, что искомый набор параметров должен удовлетворять следующим условиям:

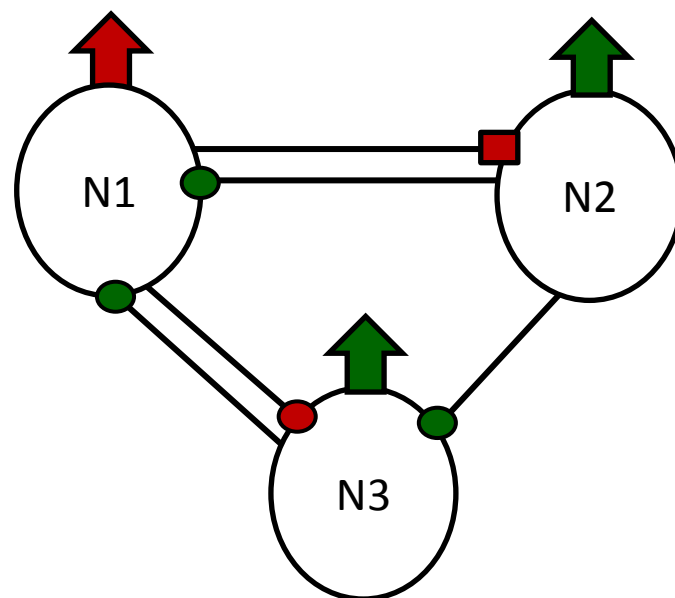
$$\sum_{j=1}^m w_{ij} x_j(0) + v_{ien}^1 > 0, \text{ если } N_i \text{ — инициативный агент;}$$

$$\sum_{j=1}^m w_{ij} x_j(0) + v_{ien}^0 < 0, \text{ если } N_i \text{ — реактивный агент.}$$

Пример стационарной последовательности

	P_i	U_{imax}	U_{i0}	v_{ien}^{01}	v_{ien}^{11}	v_{ien}^{10}	v_{ien}^{00}	c_1	c_2	w_{i1}	w_{i2}
N_1	0,6	0,9	0	0,5	0,8	-	-	0,7	-	0	-1
N_2	0,6	0,9	0	-	-	-0,5	-0,8	-	0,7	2	0
N_3	0,6	0,9	0	0,5	0,8	-	-	-	0,7	-1	-1

№ t	0	1	2	3	4
$Y(t)$	101	100	110		
$U_1(t)$	0,9	0,9	0,9		
$U_2(t)$	0	0,3	0,6		
$U_3(t)$	0,9	0,6	0,5		
$\tau(t)$	0,5	0,5			
v_1	0,1	0,8	0,1		
v_2	0,6	0,6	0,9		
v_3	0,6	-0,2	-0,9		
x_1	0,7	0,7	0,7		
x_2	0,7	0	0,7		



N_1 и N_3 – тонические нейроны, N_2 – реактивный нейрон. Два транмиттера – красный и зеленый. Состояние $Y(2)$ стационарно.

Пример – область устойчивости поведения

Область устойчивости этого поведения определяется следующими неравенствами:

$$v_1(0) \geq 0, s_1(0) + v_{1en}^1 \geq 0, \text{ т.е. } s_1(0) \geq -0,8$$

$$v_2(0) \leq 0, s_2(0) + v_{2en}^0 < 0, \text{ т.е. } s_2(0) < 0,8$$

$$v_3(0) \geq 0, s_3(0) + v_{3en}^1 \geq 0, \text{ т.е. } s_3(0) \geq -0,8.$$

Раскрывая суммарные скорости через статические параметры, получим:

$$w_{12} \cdot x_2(0) \geq -0,8, \text{ или } w_{12} \cdot d_{32} \geq -0,8 \quad (1)$$

$$0,8 \geq w_{21} \cdot x_1(0), \text{ или } 0,8 \geq w_{21} \cdot d_{11}, \quad (2)$$

$$w_{31} \cdot x_1(0) + w_{32} \cdot x_2(0) \geq -0,8, \text{ или } w_{31} \cdot d_{11} + w_{32} \cdot d_{32} \geq -0,8. \quad (3)$$

Если зафиксировать веса и d_{32} ,

	P_i	U_{imax}	U_{i0}	v_{ien}^0	v_{ien}^1	d_{i1}	d_{i2}	w_{i1}	w_{i2}
N_1	0,6	0,9	0	0,5	0,8	0,3	-	0	-1
N_2	0,6	0,9	0	-0,5	-0,8	-	1,0	2	0
N_3	0,6	0,9	0	0,5	0,8	-	0,3	-0,5	-1

то из (1) – (3) получим:

$$d_{32} \leq 0,8 \quad (4)$$

$$d_{11} \leq 0,4 \quad (5)$$

$$0,5d_{11} + d_{32} \leq 0,8 \quad (6)$$

Из (6) получаем $d_{11} \leq 1$; d_{22} не имеет значения, так как N_2 пассивен. Остается (5).

Точка переключения поведения: $d_{11} = 0,4$.

Пример – новое поведение при $d_{11} > 0,4$

№ t	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$Y(t)$	101	111	110	010	000	100	101	111			
$U_1(t)$	0,9	0,9	0,6887	0,6	0,3	0,6	0,9	0,9			
$U_2(t)$	0	0,6	0,7408	0,9	0,6	0,12	0,1614	0,6			
$U_3(t)$	0,9	0,9	0,6	0,285	0	0,3	0,6	0,9			
x_1	0,42	0,42	0,42	0	0	0,42	0,42				
x_2	0,3	1,3	1	1	0	0	0,3				
v_1	0,5	-0,5	-0,2	-0,5	0,5	0,8	0,5				
v_2	0,04	0,34	0,34	-0,5	-0,8	0,04	0,04				
v_3	0,29	-0,71	-0,71	-0,5	0,5	0,29	0,29				
$\tau(t)$	15	0,4225	0,4437	0,6	0,6	1,0345	10,945				

Протокол при $d_{11} = 0,42$

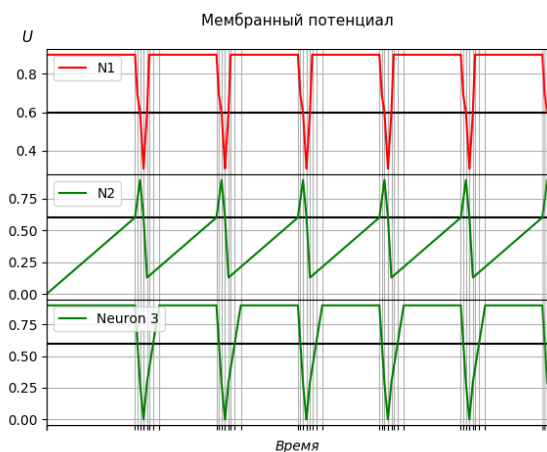


График при $d_{11} = 0,42$

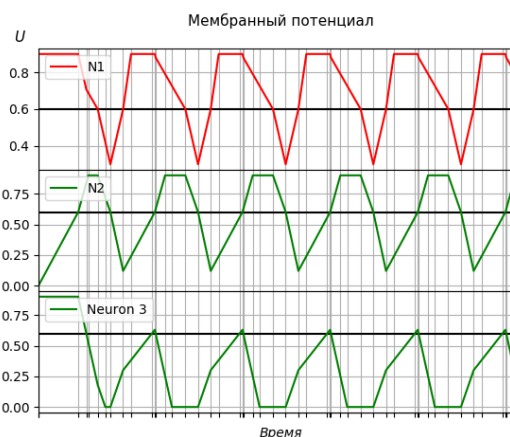


График при $d_{11} = 0,50$

Пример: ε -метод для поиска правой границы

Ищем правую границу поведения d42.

$$X(0) = (0,42 + \varepsilon; 0,3)$$

Суммарные скорости:

$$v_1(0) = s_1(0) + = -0,3 + 0,8 = 0,5.$$

$$v_2(0) = s_2(0) + = 0,84 + 2\varepsilon - 0,5 = 0,34 + 2\varepsilon.$$

$$v_3(0) = s_3(0) + = -0,51 - 0,5\varepsilon + 0,8 = 0,29 - 0,5\varepsilon.$$

Остаточные потенциалы:

$$\Delta U_1(0) = \infty.$$

$$\Delta U_2(0) = P_2 - U_2(0) = 0,6.$$

$$\Delta U_3(0) = \infty.$$

Для сохранения последнего равенства необходимо условие $0,29 - 0,5\varepsilon \geq 0$, откуда

$$\varepsilon \leq 0,58.$$

...

6. Остаточные времена:

$$\tau_{r1}(5) = \infty.$$

$$\tau_{r2}(5) = \Delta U_2(5) / |v_2(5)| = 0,48 / (0,04 + 2\varepsilon) = 0,24 / (0,02 + \varepsilon).$$

$$\tau_{r3}(5) = 0,3 / (0,29 - 0,5\varepsilon) = 0,6 / (0,58 - \varepsilon).$$

Для сохранения поведения d42 нужно выполнение условия $\tau_{r3}(5) < \tau_{r2}(5)$, т.е.

$0,6 / (0,58 - \varepsilon) < 0,24 / (0,02 + \varepsilon)$. Далее получаем $0,02 + \varepsilon < 0,4(0,58 - \varepsilon)$, откуда $\varepsilon < 0,1514$ и $0,42 + \varepsilon < 0,5714$.

Таким образом, **верхняя граница поведения d42 для d₁₁ равна 0,5714.**

Пример: графики по обе стороны границы

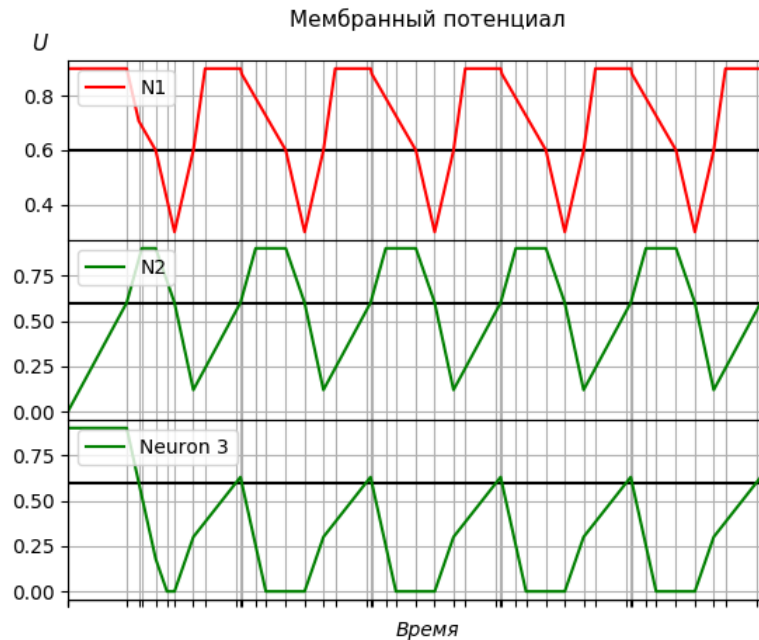


График при $d_{11} = 0,56$

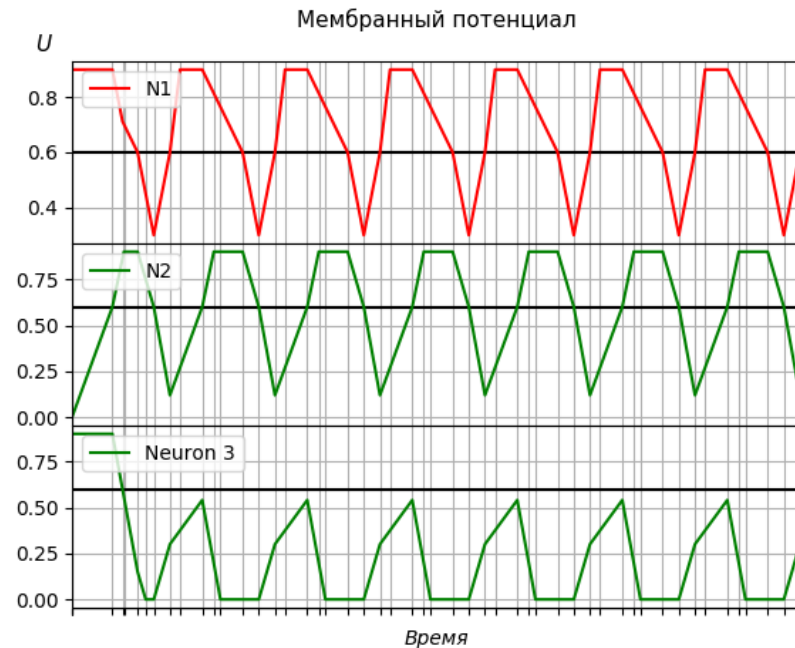


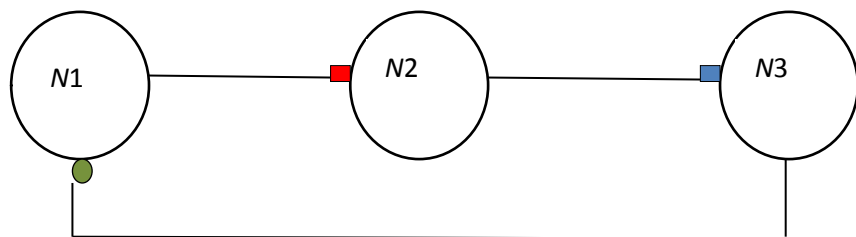
График при $d_{11} = 0,60$

Сети без конкуренции

Конкуренция в такте – ситуация, когда к порогу стремится более чем один агент. Событие произойдет, когда переключится агент с минимальным остаточным временем.

Поведение без конкуренции – это поведение, в котором конкуренции нет ни в одном такте.

Гипотеза: если в сети существует конфигурация, генерирующая бесконечное поведение без конкуренции, то в репертуаре поведений этой сети других бесконечных поведений нет.



N_1 – инициативный агент, N_2 , N_3 – реактивные агенты.

Поведение:

100, 110, 111, 011, 001, 000, 100, 110

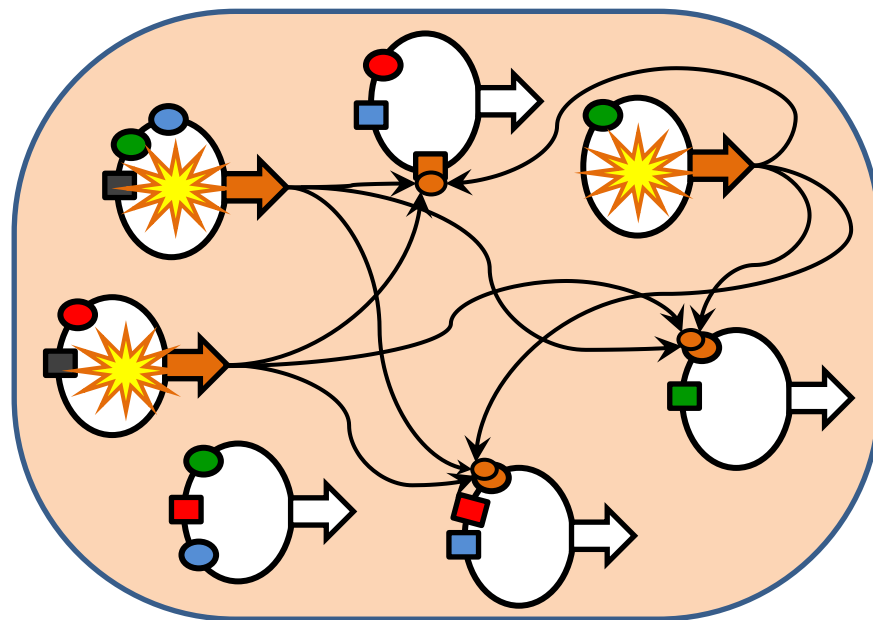
Теорема 3. Существуют сети, все поведения которых стационарны.

Таковыми сетями являются все ациклические сети (сети, граф которых – ациклический).

Основные публикации

- Кузнецов О.П., Н.И. Базенков, Б.А.Болдышев, Л.Ю. Жилякова, С.Г.Куливец, И.А.Чистопольский. Асинхронная дискретная модель химических взаимодействий в простых нейронных системах // Искусственный интеллект и принятие решений. 2018, № 2, с. 3-20. DOI 10.14357/20718594180201.
- O.P. Kuznetsov, N.I. Bazenkov, B.A. Boldyshev, L.Yu. Zhilyakova, S.G. Kulivets, I.A. Chistopolsky. Discrete Model of Asynchronous Multitransmitter Interactions in Biological Neural Networks. // In: Kuznetsov S., Osipov G., Stefanuk V. (eds) Artificial Intelligence. RCAI 2018. Communications in Computer and Information Science, vol. 934. Springer, Cham, pp. 190-205.
- Кузнецов О.П., Жилякова Л.Ю., В.Е. Дьяконова, Д.А.Сахаров Н.И. Базенков, С.Г.Куливец. О дискретном моделировании мультитрансмиттерных взаимодействий в простых нервных системах // XIX Международная научно-техническая конференция «Нейроинформатика-2017». Сборник научных трудов. В 2-х частях.Ч.2. М: НИЯУ МИФИ, 2017. Ч.2. С.74-81.
- Н.И. Базенков, Д.Д. Воронцов, В.Е. Дьяконова, Л.Ю. Жилякова, И.С. Захаров, О.П.Кузнецов, С.Г.Куливец, Д.А.Сахаров. Дискретное моделирование межнейронных взаимодействий в мультитрансмиттерных сетях // Искусственный интеллект и принятие решений. 2017, № 2, с.55-73.
- N. Bazenkov, V. Dyakonova, O. Kuznetsov, D. Sakharov, D. Vorontsov, L.Zhilyakova. Discrete Modeling of Multi-transmitter Neural Networks with Neuronal Competition. Springer International Publishing AG. 2018. Biologically Inspired Cognitive Architectures (BICA) for Young Scientists, Advances in Intelligent Systems and Computing V.636. P. 10 – 16.

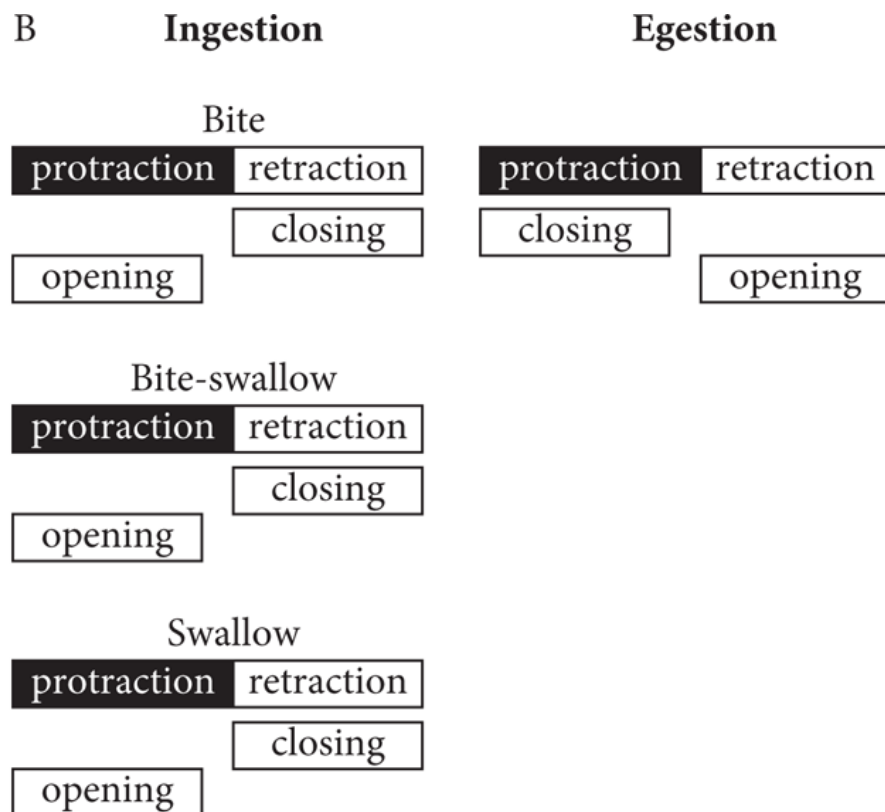
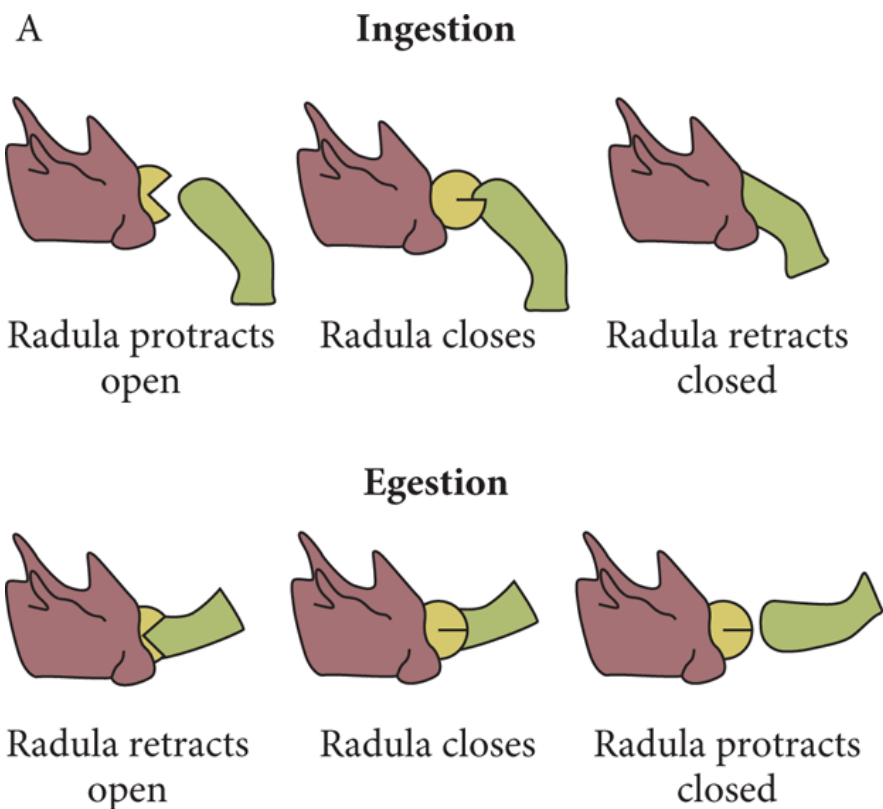
Спасибо за внимание!

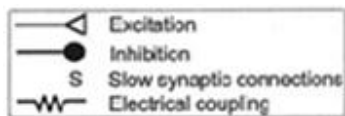


Aplysia californica ползают по дну на мелководье и питаются водорослями. Пищевой центральный генератор паттерна аплии порождает две моторные программы: поглощение (ingestion) и выплевывание (egestion). Эти программы содержат два типа движений радулы: выдвижение (protraction)/втягивание (retraction) и открытие/закрытие. Радула, или тёрка, — аппарат, служащий для соскребания и измельчения пищи у моллюсков. Если радула закрывается при начале втягивания – аплия поглощает пищу, если радула открыта при выдвижении и закрывается при втягивании – выплевывает. Таким образом, различие моторных программ обусловлено лишь сдвигом фазы закрытия радулы по отношению к выдвижению/втягиванию:

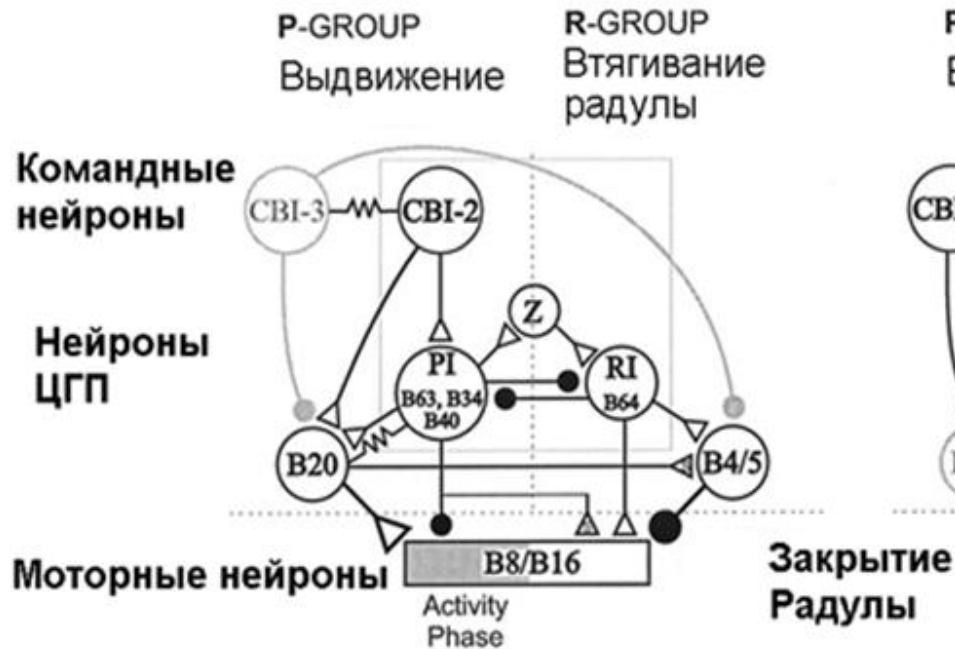
Выплевывание: выдвижение – втягивание – закрытие

Поглощение: выдвижение – закрытие - втягивание





A. EGESTION Выплевание



B. INGESTION Поглощение

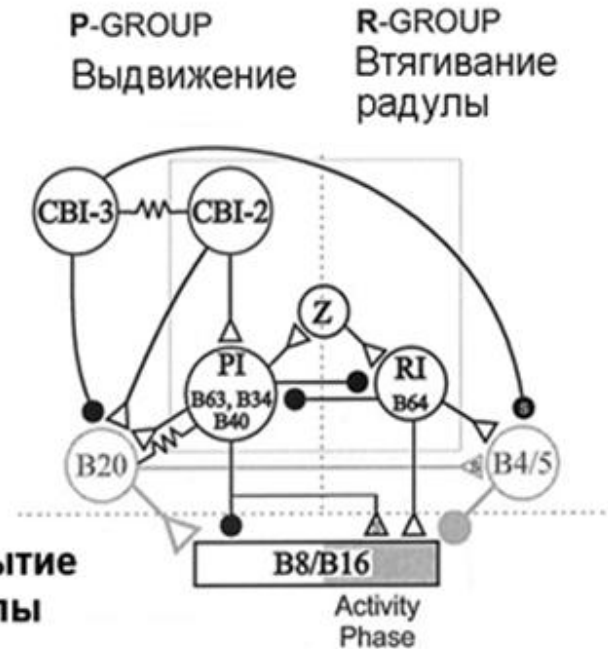


Схема центрального генератора, управляющего поглощением/ выплевыванием.

Группа нейронов PI (B63, B34, B40) управляет выдвижением радулы; группа нейронов RI (основной B64) управляет втягиванием радулы. Группы нейронов выдвижения и втягивания радулы взаимно тормозят друг друга.

Командный нейрон CBI-2 имеет возбуждающие синапсы на B20. Командный нейрон CBI-3 имеет тормозные синапсы на B20 (быстрые) и B4/5 (медленные).

Экспериментаторам не удалось идентифицировать нейроны, активирующие группу втягивания, поэтому на схеме отражена гипотетическая группа Z, которая с задержкой передает на нее возбуждение от группы выдвижения.

Мотонейроны закрытия радулы B8 и B16 получают сильный возбуждающий вход от B20 и сильный тормозящий от B4/5. Вход от B40 сочетает быстрое торможение с медленным возбуждением.

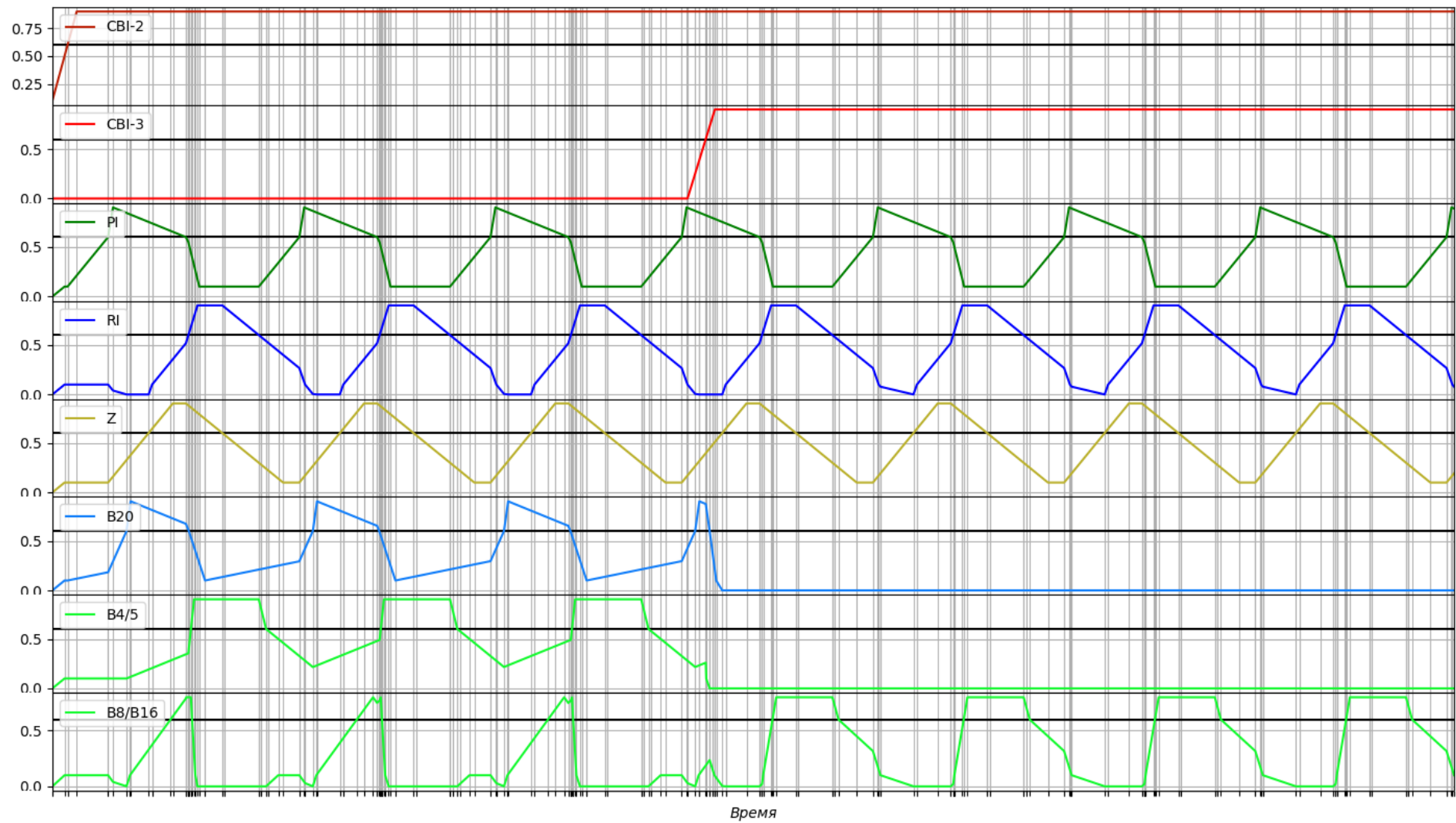
Выплевывание. При молчащем CBI-3 активность CBI-2 сильно возбуждает B20 и B4/5, имеющие сильные входы на B8 и B16, заглушающие воздействия от B40 и B64, что приводит к закрытию радулы в фазе выдвижения.

Поглощение. Активность CBI-3 тормозит нейроны B20 и B4/5, позволяя воздействиям B40 и B64 на B8/B16 закрыть радулу в фазе втягивания.

1. Jing J., Weiss K. R. Neural Mechanisms of Motor Program Switching in Aplysia //Journal of Neuroscience. – 2001. – Т. 21. – №. 18. – С. 7349-7362.

2. Morgan P. T. et al. Interneuronal and peptidergic control of motor pattern switching in Aplysia //Journal of Neurophysiology. – 2002. – Т. 87. – №. 1. – С. 49-61.

Мембранный потенциал



Функции активации

