

脑神经活动中的异宿等值线及竞争原则

VALENTIN S. AFRAIMOVICH

加州大学圣地亚哥分校瓦罗纳研究所非线性科学，拉霍亚吉尔曼博士。

马德里，西班牙

2003年1月6收到；2003年2月11日修订

非线性动力系统的处理输入信息的能力是许多基础和应用科学的一个关键问题。信息通过计算与吸引（稳定状态，极限周期和奇异吸引子）加工已成为许多出版物的主题。在本文中，我们讨论的基础上，可以在活的生物系统和新的范式在神经计算的设计可以应用于许多现象的解释和预测神经生理学实验信息动态的新方向。这个新概念是比赛

(WLC) 的原则。这一原则的主要点是基于神经系统的固有开关动力学传入身份或空间投入身份 - 时间输出的转化。在刺激物的存在下的切换，其几何图像中的相空间的序列是异轮廓，唯一地依赖于输入信息。在实现的 WLC 原理的关键问题是对噪声的鲁棒性，同时，在切换到传入的输入的灵敏度。在本文中我们证明有关顺序切换的稳定性两个定理并给出说明的灵敏度和鲁棒性的共存 WLC 网络的几个例子。

关键词：神经计算；时空编码；异乱；嗅觉；混沌运动活动。

1. 引言

计算与动力系统意味着该系统依赖于输入信息的质量和数量改变其行为。这是一个巨大的领域，我们将在这里只集中在 Winnerless 大赛 (WLC) 说，因为我们认为，是动力系统信息处理的一般原则的概念。与 WLC 动态信息处理是理论研究的新领域。然而，WLC 它自身已经在许多知名的实验中观察到流体力学 [布塞 1980 年]，种群生物学 5 月和伦纳德，1975 和激光动力学 [罗伊，1999]。例如，在旋转平面层对流辊模式演示方向的顺序改变为不同的辊 ORI 可变方向之间的竞争的结果 (当旋转速度足够大，例如 Koppers-LORTZ 不稳定 [Kup & LORTZ, 1969])。对于大型数关键

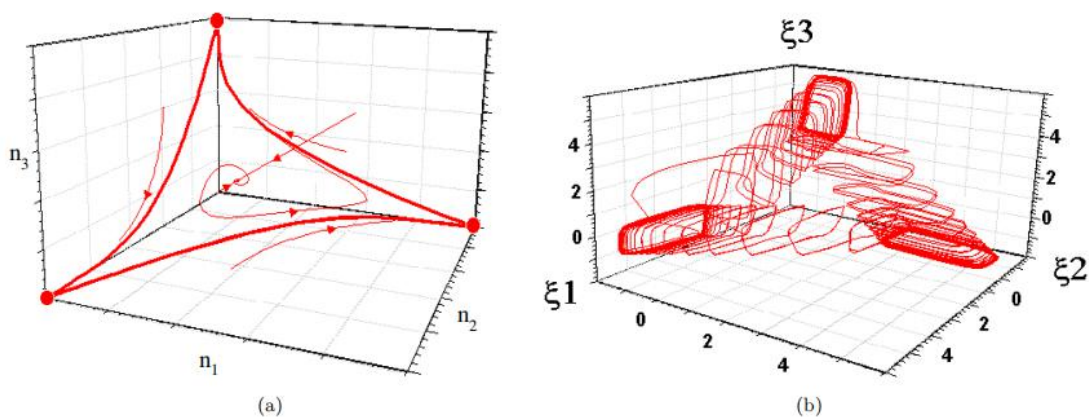


图 1 的 (a) 对应于一个三维盒的自主 WLC 动力学相图。(b) 以三维空间中的三个抑制耦合耦合 FitzHugh-N 云尖峰神经元的九维异宿轨道的投影 (变量系统 [拉比诺维奇等人的实际相位变量的线性组合])。

120)。由于新的轧辊，同时也是不稳定的外观，没有图案变为优胜者和作为竞争的结果，它们顺序地切换。小的效果能够做出这样的序列的周期性[拉比诺维奇等人，2000]。所讨论的方法可以由在群体生物学熟知的，并且可以解释3种香料[五月&伦纳德，1975]之间的竞争Lottka-Volterra方程来描述：在生物学中，在对流的是竞争性的模式的强度，并且我们假定的垂直分量对字段是（小振幅的限制），其中 z 是在垂直方向上的位置矢量 r 的COMPONENT和 KJ 是波矢量[布塞&Heikes，1980;拉比诺维奇等人，2000]。系数的不对称性，以保证所讨论的动力系统的WLC行为。这种行为图像是在相空间。与对称情况下的结果已被重新搬运工较早[阿什温&领域，1999年]和[阿什温，1998]。我们会在下面讨论的问题是：

（一）什么是WLC的竞争机制，即扰动和原异轮廓的拓扑相似的条件；和（ii）如何与彼此WLC行为间行为子系统。

本文是通过以下方式进行组织。首先，我们描述的一类使用WLC的原则为表示和过程荷兰国际集团的来电信息（二段）模型。然后，我们用一些讨论杂诊所轮廓的存在性和稳定性（秒3），以及鲁棒性，即，在被破坏的异环的扰动系统附近的稳定的极限循环的出生从计算机模拟的例子。网络应受，我们讨论使用神经的生活系统来执行复杂的信息操作处理（第5节）几个决策。

2. 模型

许多不同的神经网络[镛等人，2001年。瓦罗纳等人，2001; Abeles等人，1995;科恩和格罗斯伯格，1983]，可与下面的动态定性刻划：略。在的情况下 $\delta = 1, H(T) = S(T) = 0$ ，的动力系统（1）是Lottka-Volterra模型。该系统的动力学当毫安是对称的是公知的（ $\rho_{ii} = \rho_{ii}$ ）。在这种情况下，自治系统有一个全球性的李亚普诺夫FUNC重刑[科恩和格罗斯伯格，1983; HOPFIELD等1982]每轨迹接近众多可能的平衡点之一。例如，如果在该连接抑制菌是相同的， $\rho_{ii} = \rho_{ii} = 1$ ，该系统只有一个全局吸引，例如 $A_1 = A_0 = 1$ 。如果 $\rho > 1$ 。无其它吸引，例如极限周期，或奇异吸引子是存在于系统中。的情况更为复杂和有趣，当抑制RIC： $\rho_{ii} = \rho_{ii} = 1$ 。的详细分析是唯一可能的情况下 $N = 3$ （见[Afraimovich等人，2001; Chi等人，1998;拉比诺维奇等人，2001]）。当 $\rho_{ii} > 1$ ， $\rho_{ii} < 1$ 存在着一个由鞍点和连接它们的一维separatrices的系统的相位空间中的异游。在参数空间 $\{\rho_{ii}\}$ ，例如异轮廓（在其附近或极限周期）的一些区域是一个全球性的吸引子。如果 ρ_{ii} 取决于刺激，例如作为学习机甲NISM的结果，该系统（1）可以生成用于不同的刺激不同HETE轮廓[拉比诺维奇等人，2001]。

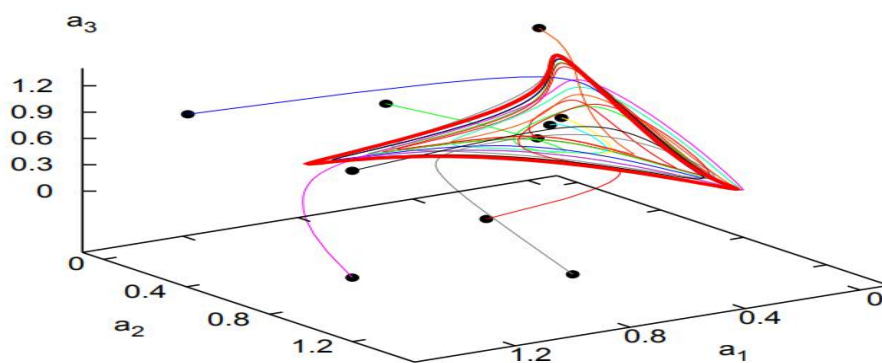


图2 六维系统（30）示出的轨迹落入从不同的初始条件的极限周期的例子的3D投影。当计算结果表明，在原异轮廓附近这个极限周期是一个全球性的吸引。

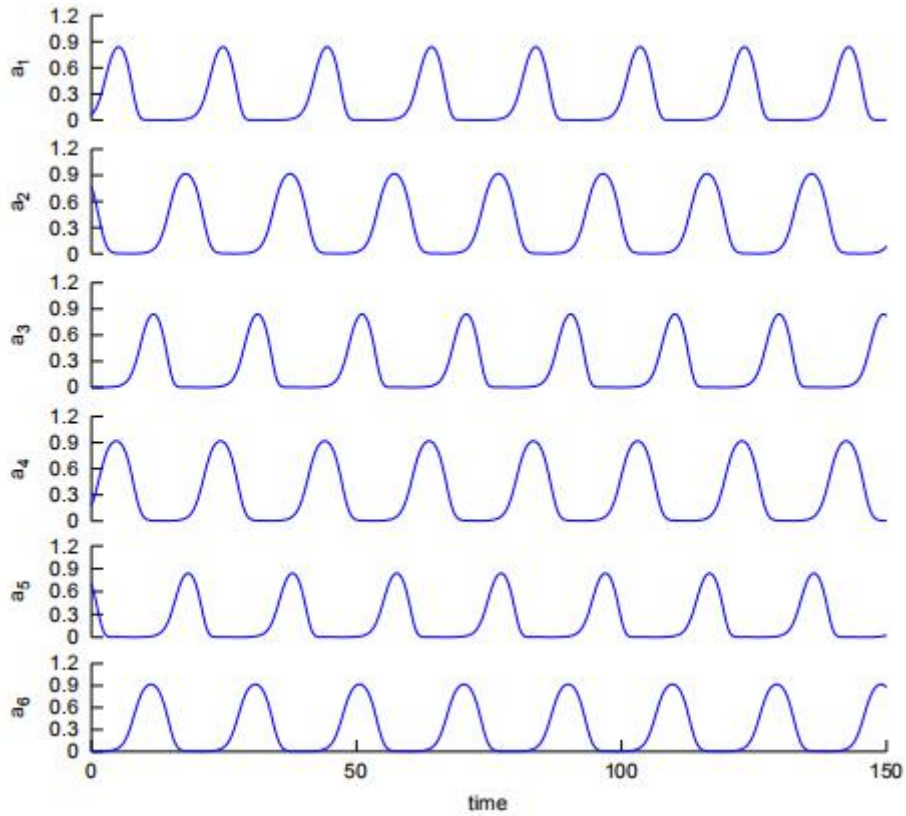


图 3 的时间序列示出的活动切换的 AI 由等式描述 6 个的神经网络中。单位是无量纲。见文本中使用的参数。

3 结果

3.1 WLC 在嗅觉处理网络

[WEHR & 劳伦, 1996 的嗅觉处理观察到的特征; Laurent 等, 2001] 可以引导使用有竞争力的网络计算的研究。在图 5, 我们显示的三种不同的投影 neu 的罗恩 (PNS) 的蝗虫嗅觉系统同时记录的活动, 即, tennal 叶 (AL), 由两个不同的气味诱发: 尽管刺激发病前相似 PN 活动 (噪声各气味的) 作用的结果唤起特定时空活动模式, 从这些和其它的神经元之间的相互作用的结果在网络中的 [Laurent 等, 2001; 巴热诺夫等人, 2001; 拉比诺维奇等人, 2000b]。

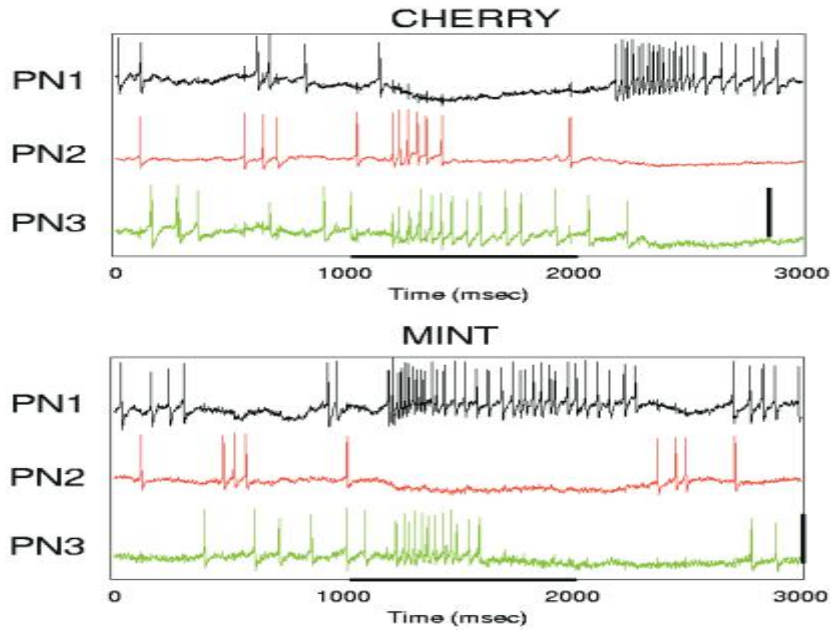


图4. 通过在蝗虫触角叶三个同时采样的 PN 产生当两个不同的的气味的时间间隔期间被呈现 1000 至 2000 年毫秒时间模式。水平条表示的时间间隔当刺激提出（见 [WEHR & 劳伦, 1996] 的详细信息）。

从实验结果 [WEHR 与刘租金, 1996; Laurent 等, 2001] 我们推断的刺激作用以两种主要方式：（1）它激发神经元投影机的子集；（2）它修改投影机的神经元为连接不同的 PN 的抑制性的活化的结果之间的抑制连接中这些神经元的动力学由对应于离子通道和细胞内过程许多变量的约束。这样的详细描述但不需要以示出“分离编码”的原则。我们只需要盖自命的（波纳恩特）神经元的“点火”或“不烧”状态。因此，我们简化了我们的模型到

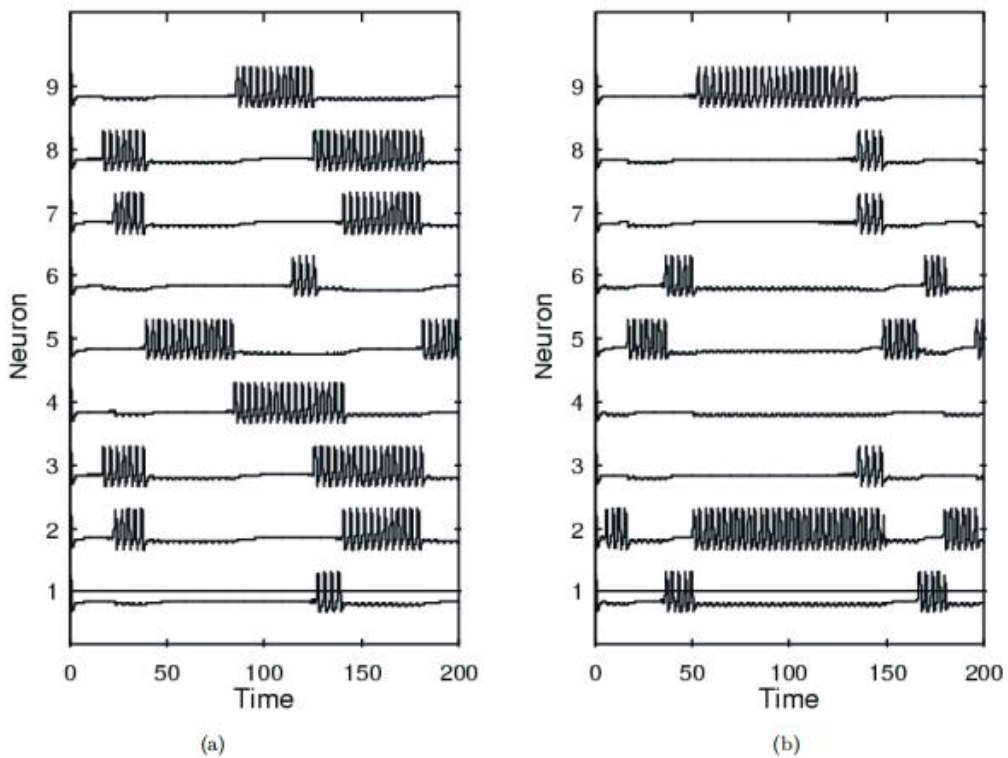


图 5. 由 9 耦合 FitzHugh-南云神经元抑制连接的网络生成的时空图案。我们所用的外部刺激： $S_1 = 0.1, S_2 = 0.15, S_3 = 0, S_4 = 0, S_5 = 0.15, S_6 = 0.1, S_7 = 0, S_8 = 0, S_9 = 0, \tau_2 = 3.1$ (a) 中，并 $S_1 = 0.01, S_2 = 0.03, S_3 = 0.05, S_4 = 0.04, S_5 = 0.06, S_6 = 0.02, S_7 = 0.03, S_8 = 0.05, S_9 = 0.04, \tau_2 = 4.1$ (b)。我们绘制喜 (T) 与时间的关系。

3.2 WLC 在软体动物神经网络的动态

WLC 的重量神经元能够产生新的信息来回答一个简单的 EXTER 最终信号。这些信息可用于复杂的活动的组织，并尤其在一些动物的混沌行为。让我们代尔现在海洋软体动物的狩猎活动。这种软体动物是缺乏系统中的捕食者。它滋生于一个小型软体动物，蛭螺属。狩猎行为是猎物随机搜索：为了找到并抓住猎物“扫描”周围的空间。这种行为是由蛭螺属的气味开启。在这种运动的组织的主要作用是由器官内部的感觉神经网络播放：所述（参见图 7）。这些特殊的感觉器官是负责在引力场方向 [Arshavsky 等，1993]。

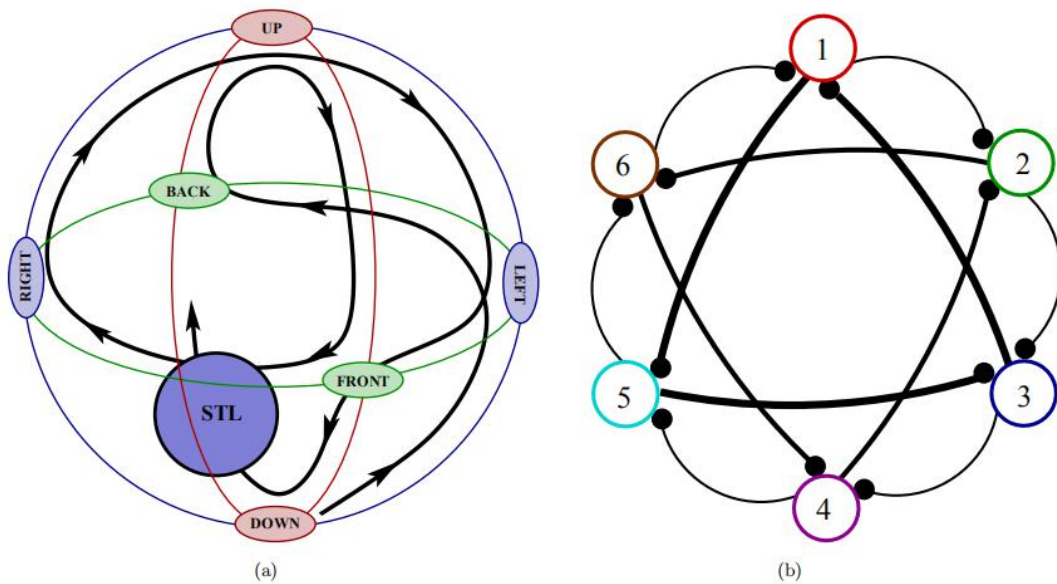


图 6 (a) 该平衡囊内部的耳石运动的示意图，软体动物的重量器官。(b) 中在平衡囊受体神经元的网络模型（较厚迹线平均抑制更强）用于抑制连接。

大家都从生理数据，所述 statocysts 最多有被耦合与抑制性突触 12 个受体神经元 (的 SRN) [Arshavsky 等人，1993] 公知的。这些神经元由耳石施加的压力，位于石回应

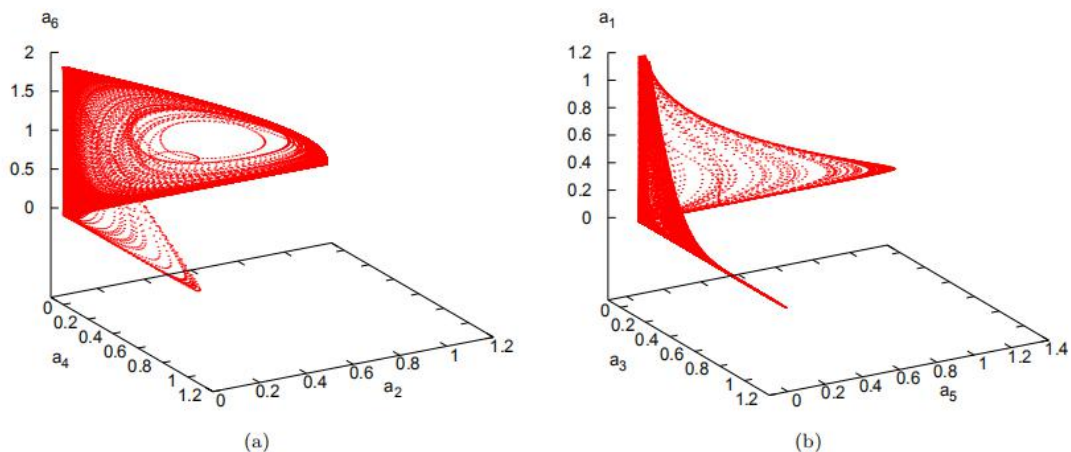


图7. 从平衡囊受体网络的六维相空间的吸引的预测，以两个不同的三维空间。

在这样的动力系统混沌的起源可以在下面的人NER解释[瓦罗纳等, 2001]: 由于抑制连接的优势的多样性, 我们可能会考虑整个网络的两个弱湊PLED WLC三角形网络。独立地它们中的每具有封闭的异轮廓(参见图7), 其中小的扰动的作用下变成极限周期(见4)。对应于这些限制周期的周期性震荡有, 在对无扰动系统中的异环的距离极其敏感一般, 不同的频率(例如振荡强烈非同步)。正如我们发现, 这些WLC三角形(非线性振子)的弱相互作用产生在控制参数空间的宽区域的混乱。新的实验已经证实了模型的有效性和预测[李维等人, 2004]。

4. 讨论

神经元或神经元(簇状物)的基团的刺激依赖的顺序切换, 命名无赢家竞争, 是能够解决感官识别的灵敏度和鲁棒性之间的根本矛盾。在其上WLC网络基于关键点: (i) 对应于切换的序列的异轮廓具有大的盆的吸引力, 即一个特定的序列是稳定的; 和(ii) 所述异轮廓SEN的拓扑取决于输入信号, 即, 高分辨率或灵敏度。这两种功能只在壳体是ACTU烯丙基基本如果扰动所讨论的异游, 这是结构不稳定的作用下, 被转换到极限周期在其附近具有相同的拓扑结构的轮廓。在本文中, 我们已经讨论了这样的拓扑STA相容性的条件下, 我们已经表明, 基于该原理WLC计算分离是在现实神经系统的信息一个非常自然和强大的战略。任何种类活性可以通过用刺激依赖非对称抑制网络进行编程。它可以是运动活动, 进入时空的信息成功的认可和许多其他的计算空间信息化改造的时空模式的创建。此外, 我们要提及的是两个重要的计算功能可以成功通过计算与国家环保总局实现。它们是: (i) 顺序存储器存储, 以及(ii) 功能结合。在[谢利格尔等人, 2003]作者认为这是基于WLC原则的顺序温泉基内存中的新生物动力模型。每个刺激事件(可视图像, 气味等)是代表由系统中的相位空间中的鞍点不满, 和一维引线系统的沿事件在特定集的序列的网络。学习过程之后, 这样的

系统是能够空间模式的预先记录的序列的关联检索的。发生的结合问题，当两个（或更多）不同的事件，例如场景，功能或行为是由不同的神经元代表乐团，出于某种原因，他们都是相互链接。最终，这些相干特征由动物的神经系统集成到感知对象，即使特征不同感觉系统或子系统之间分散。结合是无处不在，无论何时发生同时纪念或塔季翁是很重要的。在结合造型最常见的方法是涉及 OPER 通货膨胀（冯明镜和其他人）的时间。我们的想法是利用某些事件的巧合在不同的神经单元的动态绑定。

这是一个动态绑定。通常，动态绑定 ING 是由是在共振与外部场同步的神经元或 Neu 罗恩表示。然而，象相位或频率变化动态事件通常不是非常可重复的和鲁棒性。这是合理的假设，显示 neu 的 RAL 活性的顺序切换该大脑回路[Abeles 等人，1995]使用该开关的重合实现动态不同 WLC 网络的结合。

在最后，我们要强调的是，对于大的抑制神经合奏它不是 NEC 埃森有符合上述的 WLC 动态的存在性和稳定性制定了具体条件的连接。如果连接是随机的，在合奏的神经元可被月 arated 在三组：（i）该被弱耦合与他人神经元（它们的行为像几乎在从属元素），（ii）的神经元具有较强但接近对称连接（它们形成的 Hopfield 等只是简单吸引网络），和（iii）与该演示 WLC 动力学非对称连接的神经元。因为 WLC 动力学是结构稳定的现象，这是合理的假设，第三组由前两个扰动不破坏开关活动。最近电脑实验[Zhigulin, 2002]已经证实这一假说。

致谢

支持这项工作的来自美国国立卫生研究院资 2R01 NS38022-05A1，能源补助 DE-FG03-96ER14592 和 NSF / EIA-0130708 部。被国家科学技术委员会授予 485100-3-36445-E 和 UC MEXUS，国家科学技术委员会资助 BFI20000157 支持。

References

- Abeles, M., Bergman, H., Gat, I., Meilijson, I., Seidemann, E., Tishby, N. & Vaadia, E. [1995] "Cortical activity flflips among quasi-stationary states," Proc. Nat. Acad. Sci. USA 92, 8616–8620.
- Afraimovich, V. S. & Hsu, S.-B. [1998] Lectures on Chaotic Dynamical Systems, National Tsing-Hua University, Hsinchu, Taiwan.
- Afraimovich, V. S., Hsu, S. B. & Lin, H. E. [2001] "Chaotic behavior of three competing

- species of May–Leonard model under small periodic perturbations,” *Int. J. Bifurcation and Chaos* 11, 435–447.
- Arshavsky, Y. I., Orlovsky, G. N., Panchin, Y. V., Roberts, A. & Soffffe, S. R. [1993] “Neuronal control of swimming locomotion: Analysis of the pteropod mollusc *Clione* and embryos of the amphibian *Xenopus*,” *Trends Neurosci.* 16, 227–233.
- Arshavsky, Y., private communication. Ashwin, P. & Chossat, P. [1998] “Attractors for robust heteroclinic cycles with continua of connections,” *J. Nonlin. Sci.* 8, 103–129.
- Ashwin, P. & Field, M. [1999] “Heteroclinic network in coupled cell systems,” *Arch. Rat. Mech. Anal.* 148, 107–143.
- Bazhenov, M., Stopfer, M., Rabinovich, M. I., Abarbanel, H. D. I., Sejnovski, T. J. & Laurent, G. [2001] “Model of cellular and network mechanisms for odorevoked temporal patterning in the locust antennal lobe,” *Neuron* 30, 553–567.
- Busse, F. H. & Heikes, K. E. [1980] “Convection in a rotating layer: A simple case of turbulence,” *Science* 208, 173–177.
- Chi, C. W., Hsu, S. B. & Wu, L. I., [1998] “On the asymmetric May–Leonard model of three competing species,” *SIAM J. Appl. Math.* 58, 211–226.
- Cohen, M. A. & Grossberg, S. [1983] “Absolute stability of global pattern formation and parallel memory storage by competitive neural networks,” *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.* SMC-13, 815–826.
- Hopffield, J. J. [1982] “Neural networks and systems with emergent selective computational abilities,” *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 79, 2554–2558.
- Kuppers, G. & Lortz, D. [1969] “Transition from laminar convection to thermal turbulence in a rotating fluid layer,” *J. Fluid Mech.* 35, 609–620.
- Laurent, G., Stopfer, M., Freidrich, R. W., Rabinovich, M. I., Volkovskii, A. & Abarbanel, H. D. I. [2001] “Odor encoding as an active, dynamical process: Experiments, computation and theory,” *Ann. Rev. Neurosc.* 24, 263–297.
- Levi, R., Varona, P., Arshavsky, Y. I., Rabinovich, M. I. & Selverston, A. I. [2004] “Dual sensory-motor function for a molluskan statocyst network,” *J. Neurophysiol.* 91, 336–345.
- May, R. M. & Leonard, W. J. [1975] “Nonlinear aspects of competition between three species,” *SIAM J. Appl. Math.* 29, 243–253.
- Orlovsky, G. N., Deliagina, T. G. & Grillner, S. [1999] *Neuronal Control of Locomotion. From Mollusc to Man* (Oxford University Press).
- Rabinovich, M. I., Ezersky A. B. & Weidman, P. D. [2000a] *The Dynamics of Patterns* (World Scientific, Singapore), 329 pp.
- Rabinovich, M. I., Huerta, R., Volkovskii, A., Abarbanel, H. D. I., Stopfer, M. & Laurent, G. [2000b] “Dynamical coding of sensory information with competitive networks,” *J. Physiol. (Paris)* 94, 465–471.
- Rabinovaich, M. I., Volkovskii, A., Lecanda, P., Huerta, R., Abarbanel, H. D. I. & Laurent, G. [2001] “Dynamical encoding by networks of competing neuron groups: Winnerless competition,” *Phys. Rev. Lett.* 87, 068102-4–068102-8.
- Roy, R. [1999] private communication. Seliger, F., Tsimring, L. & Rabinovich, M. I. [2003] “Dynamical model of sequential spatial memory: Winnerless competition of patterns,” *Phys. Rev.* 67, 011905-1–011905-4.
- Shilnikov, P., Shilnikov, A. L., Turaev, D. V. & Chua, L. O. [2001] *Methods of Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics. Part II* (World Scientific, Singapore).

Varona, P., Rabinovich, M. I., Selverston, A. I. & Arshavsky, Y. I. [2002] “Winnerless competition between sensory neurons generates chaos: A possible mechanism for molluscan hunting behavior,” *Chaos* 12, 672–677.

Waltman, P. [1983] *Competition Models in Population Biology* (SIAM, PA). Wehr, M. & Laurent, G. [1996] “Odour encoding by temporal sequences of firing in oscillating neural assemblies,” *Nature* 384, 162–166.

Zhigulin, V. [2002] private communication.