

感觉神经元之间的无赢家竞争产生混乱：对软体动物狩猎行为的可能机制

Pablo Varona

研究所非线性科学，美国加州大学圣地亚哥分校，9500，美国加利福尼亚州拉霍亚

Mikhail I. Rabinovich, Selverston, Yuri I. Arshavsky

马德里大学马德里，西班牙米哈伊尔拉比诺维奇

研究所非线性科学，圣地亚哥，美国加利福尼亚州拉霍亚

摘要

在猎物的存在下，海洋软体动物裸海蝶展品搜索行为，即，圆周运动，其平面和半径变化在混沌状的方式。我们制定基于生理体内和体外实验的乱猎行为的动力学模型。该模型包括中间神经元的重力感觉器官的受体神经元，所述平衡囊对脑狩猎的操作的描述。6个受体神经元模型与洛特卡-沃尔泰拉型动态和非对称抑制相互作用的网络有没有简单的静态吸引对应的赢家通吃的现象。相反，无赢家竞争引起的用两个正指数狩猎神经元显示超混沌。混乱的原点与受体神经元的两个群集的与在相位空间中的两个异环描述的相互作用。我们推测这种受体神经元的活动混乱可以驱动的复杂行为的狩猎过程中观察到。物理学©2002年美国研究所。 @DOI: 10.1063.1.1498155

海洋软体动物流冰天使是缺乏视觉系统中的捕食者。如何才能找到它的猎物？期间狩猎行为表明，移动流冰天使随机覆盖所述三维空间中，直到它满足一个猎物实验观察。如何在小流冰天使神经系统组织这样的搜索？我们猜测，这种狩猎行为的起源是关系到软体动物的方位感官神经网络的复杂，即混沌动力学。在猎物的存在，一个专门的狩猎神经元的激励这个网络，在没有猎物的，只是将消息发送到所述马达系统围绕相对于重力场的物体的位置。我们提出在其中一个模型中，这样的激发下，传感网络产生混沌时空模式，在重力场的方向的模拟随机变化。如接收到这些乱纹的结果，流冰天使的马达系统可以产生随机状狩猎行为。据我们所知，这是在与混乱的活动有竞争力的神经网络被用于驱动一个复杂的电机行为的第一份报告。

引言

流冰天使是一种海洋软体动物，生活在冰冷的海水。它游由一对翅膀图节奏的运动。如图1所示，上面板！游泳的方向由尾部的弯曲来确定。流冰天使运动通过由五对基底²的运动神经元供给机翼和尾部肌肉位于踏板基底^{1,2}当游泳，流冰天使保持垂直，平视姿势^{1,3}神经系统控制从垂直取向的任何偏差产生一个弯曲尾部和引导至初始位置图11的恢复在翼跳动的变化。如图1所示，上面板！在引力场中流冰天使方向由信号来自引力感觉器官中，平衡器确定。从平衡器输入取消后，流冰天使不能承受任何明确的方向。

平衡囊是含有石状结构，所述耳石，其在积分球内的重力图11的作用下移动的球体。²所述平衡囊内壁衬有9-11平衡囊受体神经元的SRN¹0.4的SRN是机械性响应由耳石所施加的压力。所述的SRN发出轴突，在那里它们影响脑的中间神经元踏板控制翼和尾部马达神经元^{3,5}细胞内从对SRNS重电生理记录的活性表明，约30其中%的耦合的抑制非对称连接的脑神经节不同强度³因此，我们可以得出这样的结论的SRN形成的感官神经网络。

流冰天使是食肉动物；它在一个小软体动物，蛸螺属⁶在狩猎饲料，流冰天使空间定位从根本上改变。狩猎行为似乎是猎物的搜索。流冰天使游在小半径的圆圈。尾部屈曲方向不恒定时狩猎但是以不规则的方式，这导致在循环图4平面不可预测的变化的变化时间。如图1所示，底部面板！这种搜索行为由蛸螺属的存在而触发。在狩猎行为的组织的重要作

用，是由一对位于大脑神经中枢，大脑的神经元猎.5,6 的 CHNS 控制参与狩猎行为不同的神经网络的活动，大脑神经元的播放。尤其是，他们发挥的一个的 SRN 兴奋作用。因此，SRNS 重活动性被确定不仅通过外部感官信号软体动物的取向在重力场！但也通过经由 CHNS 从中枢神经系统来的内部信号。

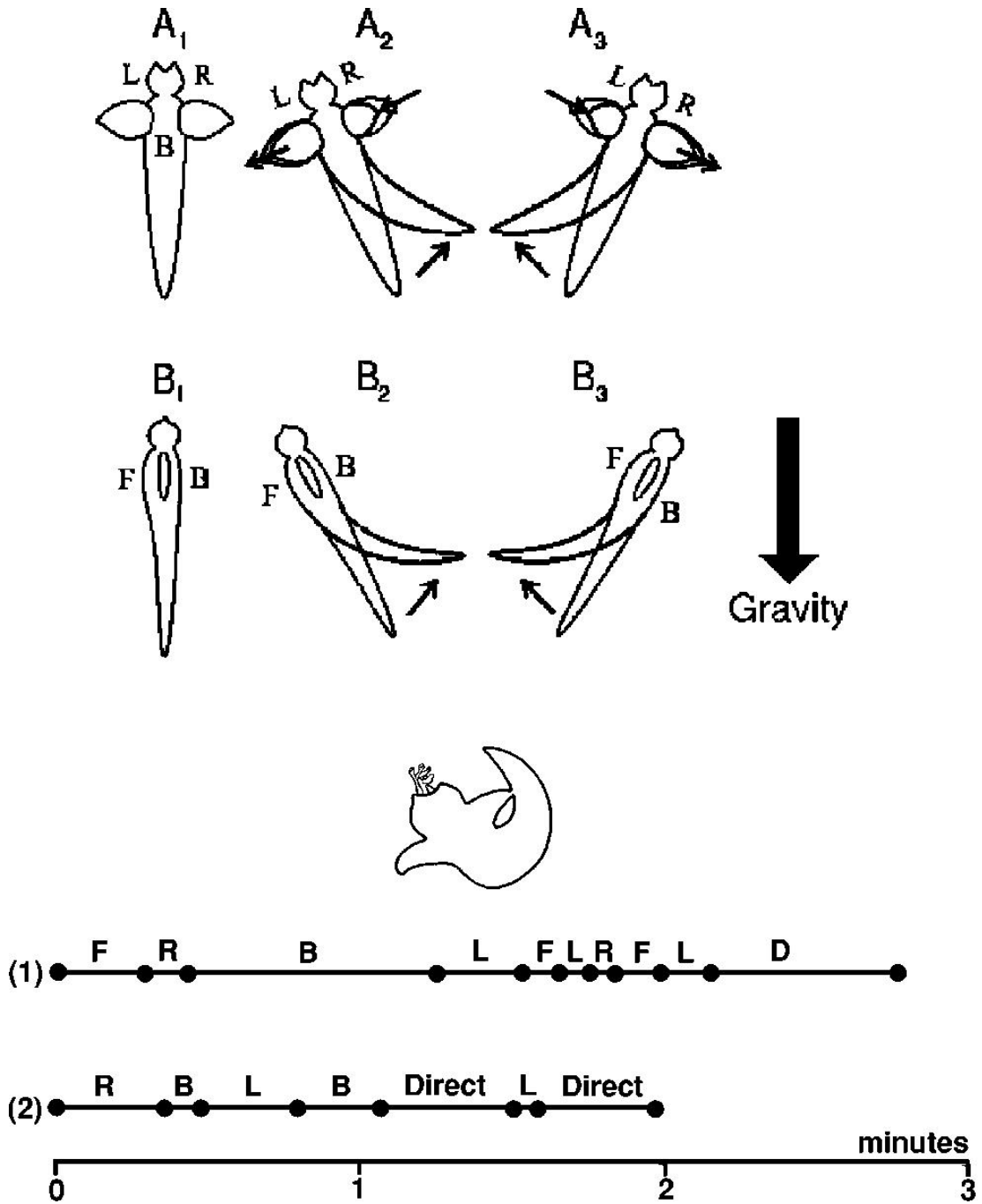


图 1. 上图：姿势取向和在流冰天使平衡控制的行为特征。A1, B1：最常见的取向是垂直之一，与头部向上，B, F, L 和 R 表示的后面，前面，左侧和右侧本体的方面！从这个取向偏离都会勾起修正用马达响应~A2, A3, B2, B3！在尾部的位置和在翼打浆的强度的变化用箭头标记。从奥尔洛夫斯基等人. 交互参照修改。下图：两个流冰天使 1 和 2 的空间方位自发开关！狩猎通过接触与所述猎物激发期间显示以上！沿着时间轴，我们表示与尾部弯曲到前 F 循环的周期。黑点表示在游泳方向从 Panchin 等人交互参照改性的变化时刻。

体外实验已经表明，特定药物应用的制剂分离的神经系统的到可产生所谓的假想随机行为。6 在假想行为神经系统产生像那些命令的实际信号狩猎运动，尽管实现这些运动的肌肉是不存在的。特别是，在“假想狩猎行为”的分离的神经系统可产生混乱状马达输出到尾肌肉。7 这一事实对于模型的建立关键狩猎行为。由于混沌行为是分离的神经系统的固有活性的结果是，没有必要考虑到该模型中的软体动物身体的运动和从外围电机系统的反馈。这是正确的，至少如果我们要回答第一个基本问题：什么是明显的随机性的狩猎行为在原点？在这种情况下，考虑到该问题的机械部分的完整模型的构建是第二步。

本文的主要目标是表明，狩猎期间，通过 CHNS 激发的平衡囊受体神经元竞争彼此之间，并且作为结果，他们产生混沌输出信号。这些时空信号控制运动神经元，并且可以产生方向的在重力场中混乱的变化。

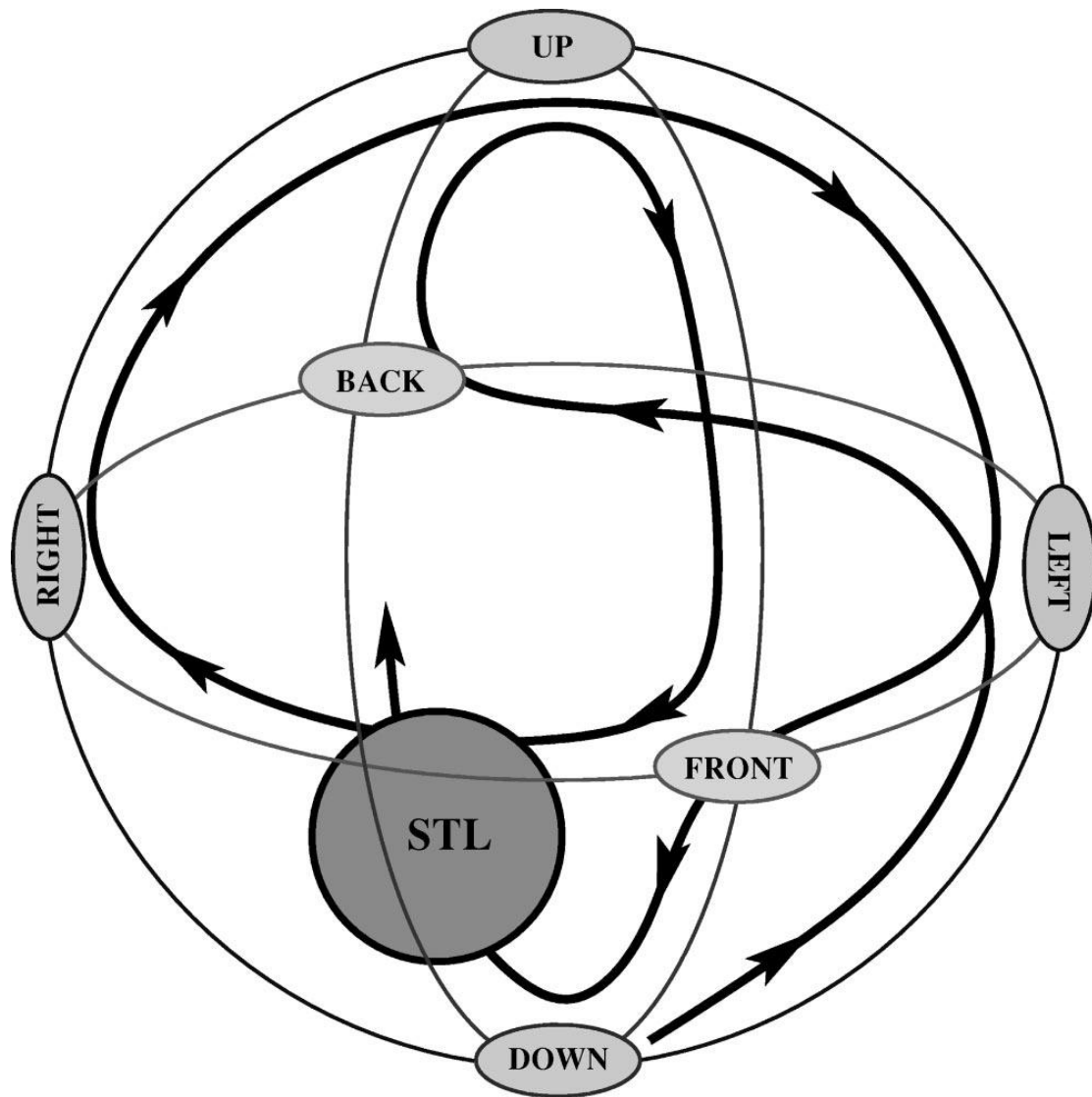


图 2. 耳石 STL 的示意图！的平衡囊内部运动，流冰天使的重力感应器官。受体神经元记为上，下，左，右，后，眼前！由耳石所施加的压力响应重力场下，其轨迹由箭头线表示！在模型中的文字说明，在给定时间由耳石兴奋的受体具有活性的最高速度。然而，在狩猎行为受体接收来自狩猎神经元的附加激发，并且这触发了细胞间的无赢家竞争。

II 狩猎动力学地：

模型中的耳石上的 SRN 的动作在图中示意性表示 2.如果关于猎物由化学受体没有接收到信息! 存在, 并且流冰天使是不是在“头了”位置, 受体神经元除了“下来”由耳石兴奋。通过此 SRN 生成的信息到达该控制尾部和机翼的运动对应的运动神经元。这些运动神经元重建习惯性“把头抬起”流冰天使的身体位置。然而, 如果中央狩猎神经元接收从约猎物的存在下化学传感器的消息, 则发送 CHN 兴奋性输入到的 SRN。行为在这种情况下流冰天使的不依赖于引力场的方向。对于平衡囊'狩猎“动态”现象建模的目的, 我们可以忽略的耳石惯性动力学如前所讨论。因此, 我们考虑到关键点: 软体动物的身体的位置唯一地依赖于的 SRN 被发送到产生该电机命令的中枢神经元的消息。作为一个起点, 我们认为有六个神经元的单 CHN 激励的作用下 SRN 网络平衡囊。基于生理 3 我们假设, 由于 CHN 刺激的结果, 当激活后, 所有的 SRN, 左, 右, 回, 前, 下, 发送和接收两个抑制信号到网络参照图 3 的其余部分。

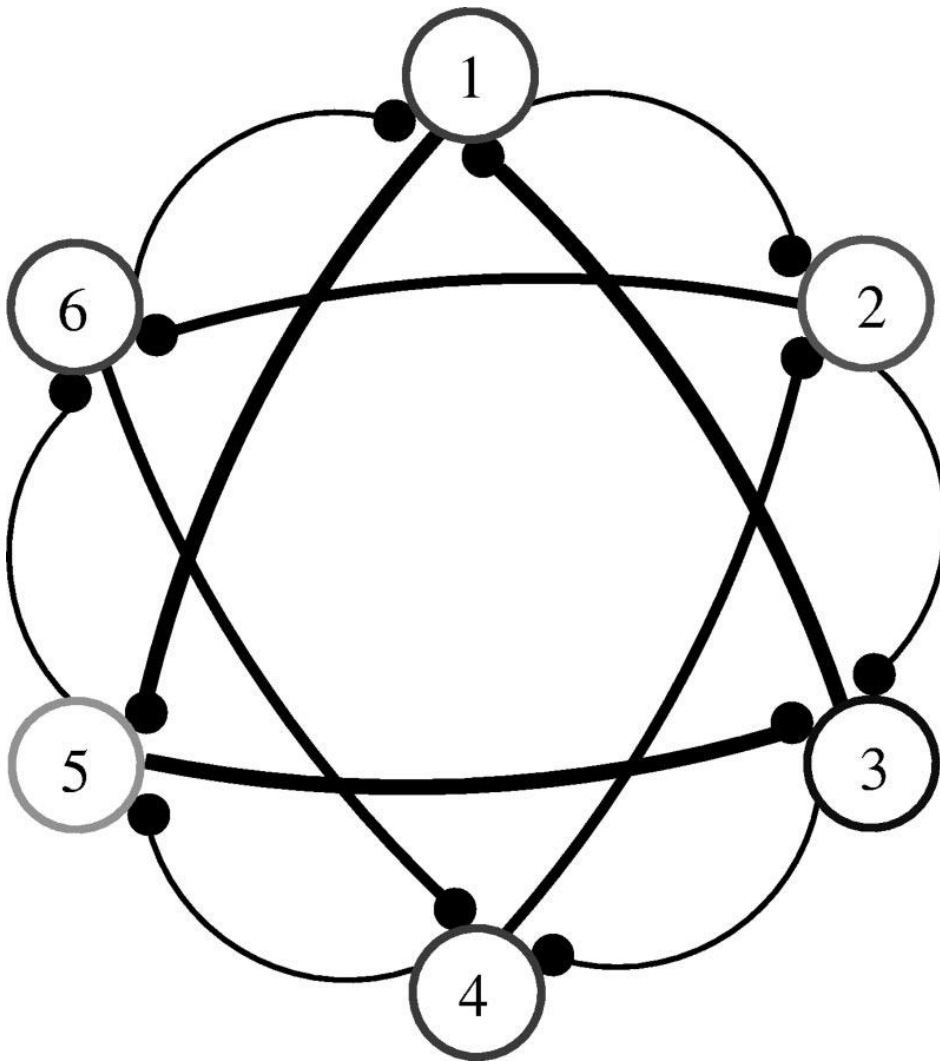


图 3. 6 个平衡囊受体神经元较厚迹线平均抑制更强的网络中使用的抑制性的连接, 见基质 2

我们选择了以下洛特卡 - 沃尔泰拉型动态描述 SRN 网络的活动:

$$\dot{a}_i = a_i(\sigma(H, S) - \sum_{j=1}^N \rho_{ij} a_j + H_i(t)) + S_i(t) \quad (1)$$

其中 $a_i > 0$ 表示神经元的瞬时尖峰率, $H_i(t)$ 表示从神经元狩猎的刺激神经元 i , 和 $S_i(t)$ 表示耳石上被按压受体的作用。当没有从狩猎神经刺激 ($H_i = 0, \forall i$) 或所述 $\sigma(H, S) = -1$, 则 $S_i(t)$ 和所有神经元都沉默; $\sigma(H, S) = 1$ 时的狩猎神经元是活性和/或耳石被按压受体之一。

该动力系统 1! 在的情况下 $\sigma(H, S) = 1$ 是大家熟悉的 Lotka-Volterra 方程. 8 该系统的动力学是公当矩阵 $\rho_{ij} = \rho_{ji}$ 是对称的是已知的。在这种情况下, 自治系统有一个全球性的李亚普诺夫函数 9,10 和每一个轨迹接近众多可能的平衡点之一。例如, 如果抑制连接是相同的, $\rho_{ij} = \rho_{ji}$, 该系统具有仅一个全局吸引, 例如, $a_i = a_0 = 1/[1 + \rho(N-1)], \rho < 1$.

$\rho_{ij} \neq \rho_{ji}$ 。没有其他的吸引, 例如, 极限周期, 或奇异吸引子是存在于系统中。的情况更加复杂和有趣时抑制是不对称: $\rho_{ij} > 1, \rho_{ji} < 1$ 参见, 例如, 图详细分析, 才可能见参考文献的情况。11-13! 存在于一个由鞍点和连接它们的一维分离的系统的相位空间中的异轨道。在参数空间 ρ_{ji} 的一些地区, 例如异宿轨道 \sim 或限制循环在其附近是一个全球性的吸引。假设

$$\rho_{ij} = \begin{pmatrix} 1 & \alpha_1 & \beta_1 \\ \beta_1 & 1 & \alpha_1 \\ \alpha_3 & \beta_3 & 1 \end{pmatrix}$$

和 $0 < \alpha_i < 1 < \beta_i, \kappa_i = (\beta_i - 1)/(1 - \alpha_i)$ 。然后将异轨道是一个全局吸引如果 $\kappa_1 \kappa_2 \kappa_3 > 1$, 和非平凡固定点 A 为一个鞍点。若 $\kappa_1 \kappa_2 \kappa_3 = 1$, 这个定点变为中性稳定并且存在在相空间中性稳定的周期解决方案的家庭。当 $\kappa_1 \kappa_2 \kappa_3 < 1$, A 成为一个全球性的吸引。该异宿轨道存在, 但失去了它的稳定性。需要强调的是, 在字母 $\kappa_1 \kappa_2 \kappa_3 > 1$ 小扰动能够摧毁异宿轨道, 然后一个稳定的极限周期出现在其附近是很重要的。此限制循环的特征在于, 在沿着所述循环异, 例如运动的无限时间对比度的有限时间周期, 见参考文献 14。

当 $N > 3$, 即使是自治系统动力学可能是非常复杂的。特别是, 它很容易想象的是, 取决于抑制性连接的强度的分布, 该系统可以有几个不同的异轨线。13 最简单的例子是, 由几个独立的或弱连接的三联体之间具有强的相互作用的系统每一三元因为我们在这里使用了一个内部的神元。在我们的例子 $N=6$ 和一组可能的连接矩阵值的 $\rho_{ij} \neq 0$ 被

$$\rho_{1,3} = \rho_{3,5} = \rho_{5,1} = 5,$$

$$\rho_{4,6} = \rho_{2,4} = \rho_{6,2} = 2,$$

$$\rho_{1,6} = \rho_{2,1} = \rho_{3,2} = \rho_{4,3} = \rho_{5,4} = \rho_{6,5} = 1.5,$$

$$\rho_{1,1} = \rho_{2,2} = \rho_{3,3} = \rho_{4,4} = \rho_{5,5} = \rho_{6,6} = 1,$$

关于平衡囊网络中的抑制性连接一个合理的假设，即证明该选择值的 ρ_{ij} 是如下。我们已经提到，只有约 30% 记录 SRN 对有抑制的连接。由于已知的抑制连接是不对称的，有不同的强度看看，让我们假设他们三个都很强，他们三个都适中，连接其余的都是弱。如果是这样，我们就可以描绘出平衡囊内部的连接的拓扑如图 3。

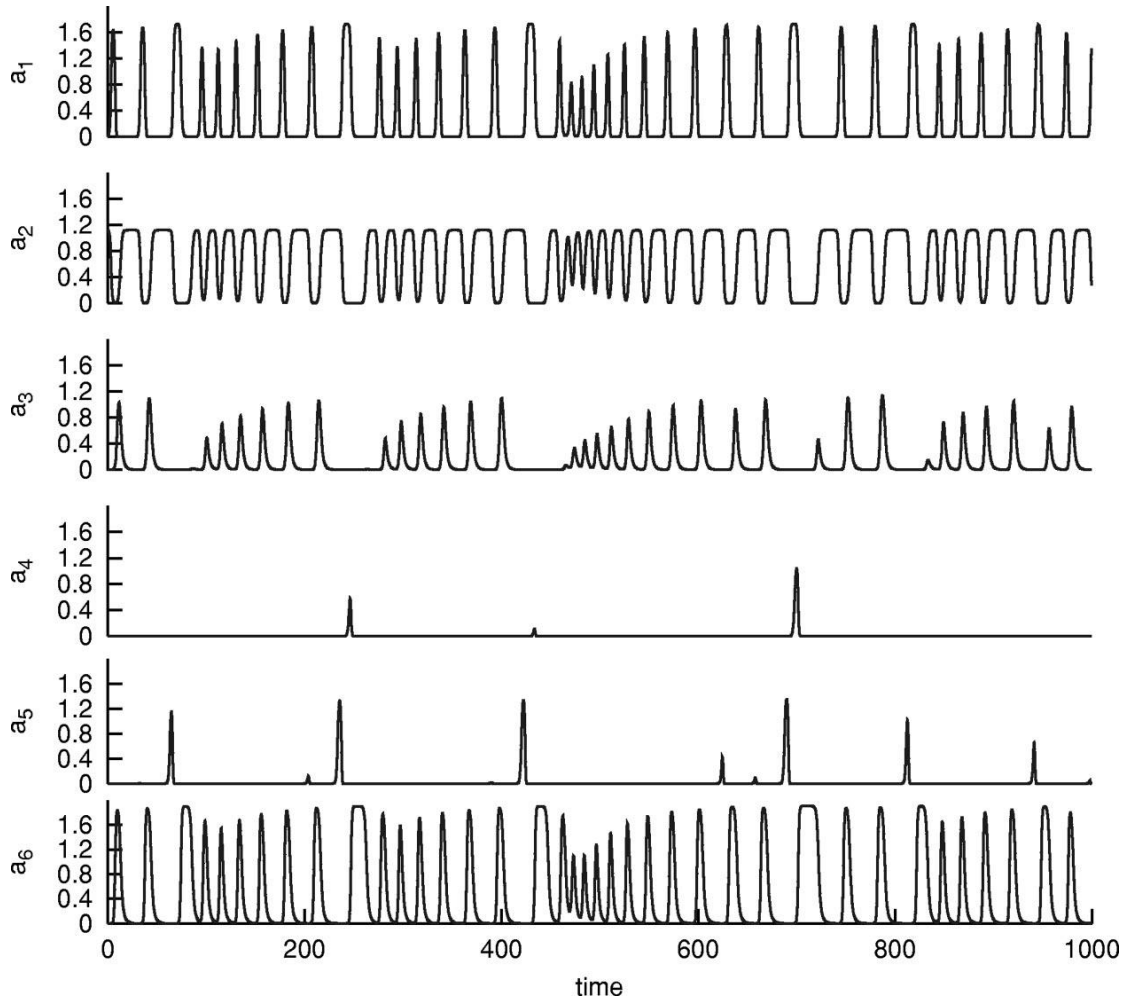


图 4. 时间系列示出了活动的混沌开关，可以狩猎神经元的作用诱导的六个受体神经元之间。单位是在这个模型中无量纲。见文本中使用的参数。

III 结果

当没有从狩猎神经感觉神经元的激活时，耳石在这个模型中的效果是诱导神经元上的一个活动率较高流冰天使神经元我在那里停留了一个足够大的 $S_i \neq 0$ 值！我们假设这一活动率较高影响运动神经元的行为组织的头位置。其他神经元要么是沉默或者有活动率较低，我们可以假设它们不影响的姿势。当狩猎神经元被激活一个完全不同的行为出现。我们假设狩猎神经元的动作覆盖耳石因此 $S_i \approx 0$ 的效果；也就是该动力系统也与上述特定的 ρ_{ij} 值见图 3！

并与来自狩猎神经刺激一个给定的，例如，通过了 $H_i = 0.730, 0.123, 0.301, 0.203, 0.458, 0.903!$ 显示混乱的行为。该受体的活性之间的混沌切换的图示可以在图中看到。4.注意如何，其中，每个神经元是活性进化周期。神经元保持激活的，其中它们是活性的在时间上连续地改变序列，但时间间隔。对于每个神经元的功率谱描绘在图 5 中。

在相位空间中的吸引子的两个三维投影示于图 6，我们计算从矢量场李雅普诺夫指数！发现两个正李雅普诺夫指数 1150.016 和 1250.004，和一个零指数。在正指数的计算中演化示于图 7。因此，在猎物的存在下 SRN 网络产生新的信息，即混沌信号正柯尔莫哥洛夫 - 西奈熵，我们假设驱动器的运动神经元，事实上，组织流冰天使的随机喜欢狩猎的行为。

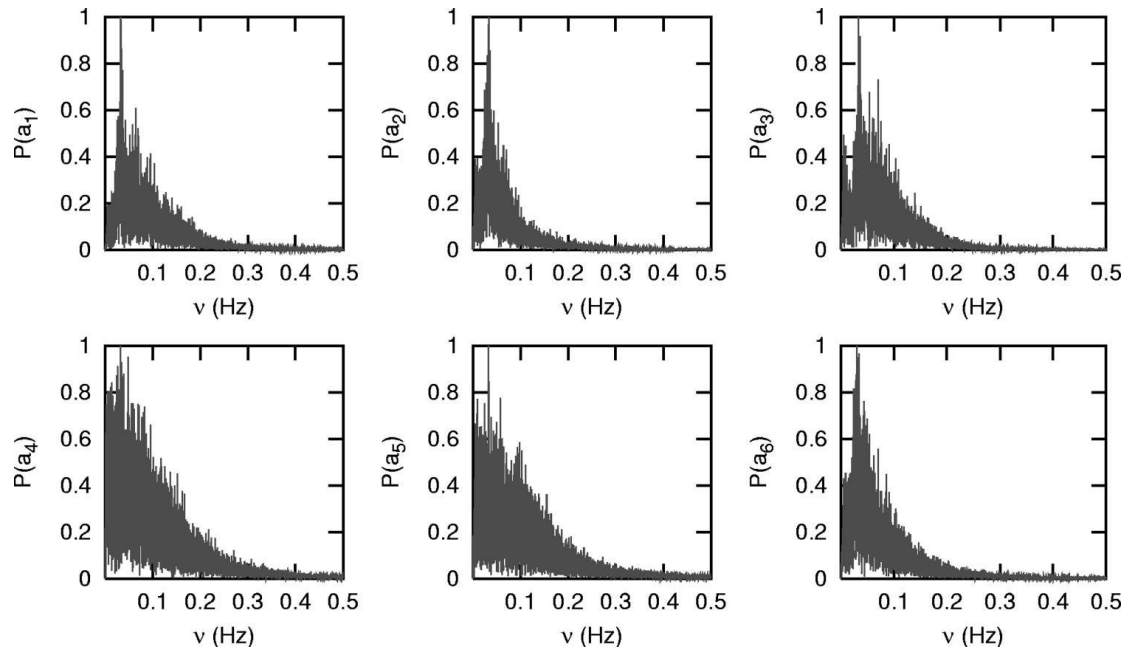


图 5. 功率谱对于每个神经元狩猎的作用下的六个受体网络中的神经元。

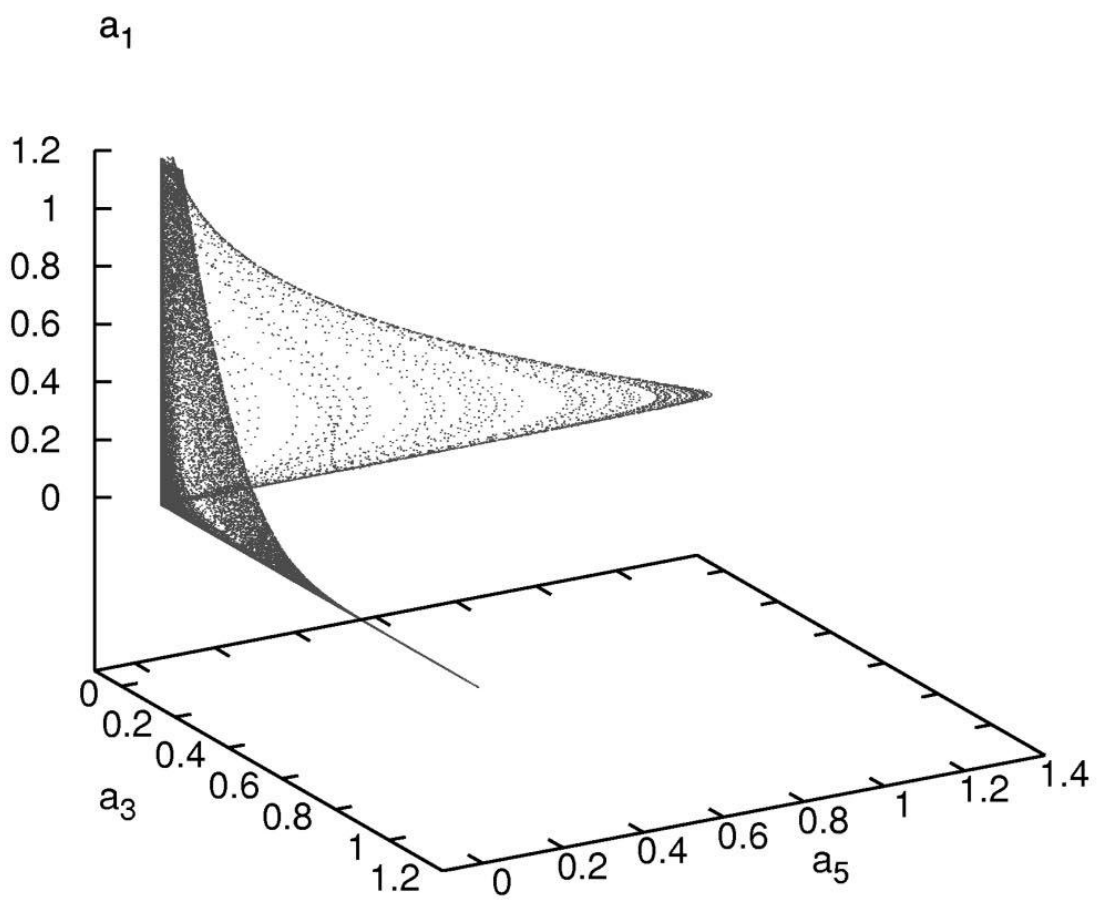
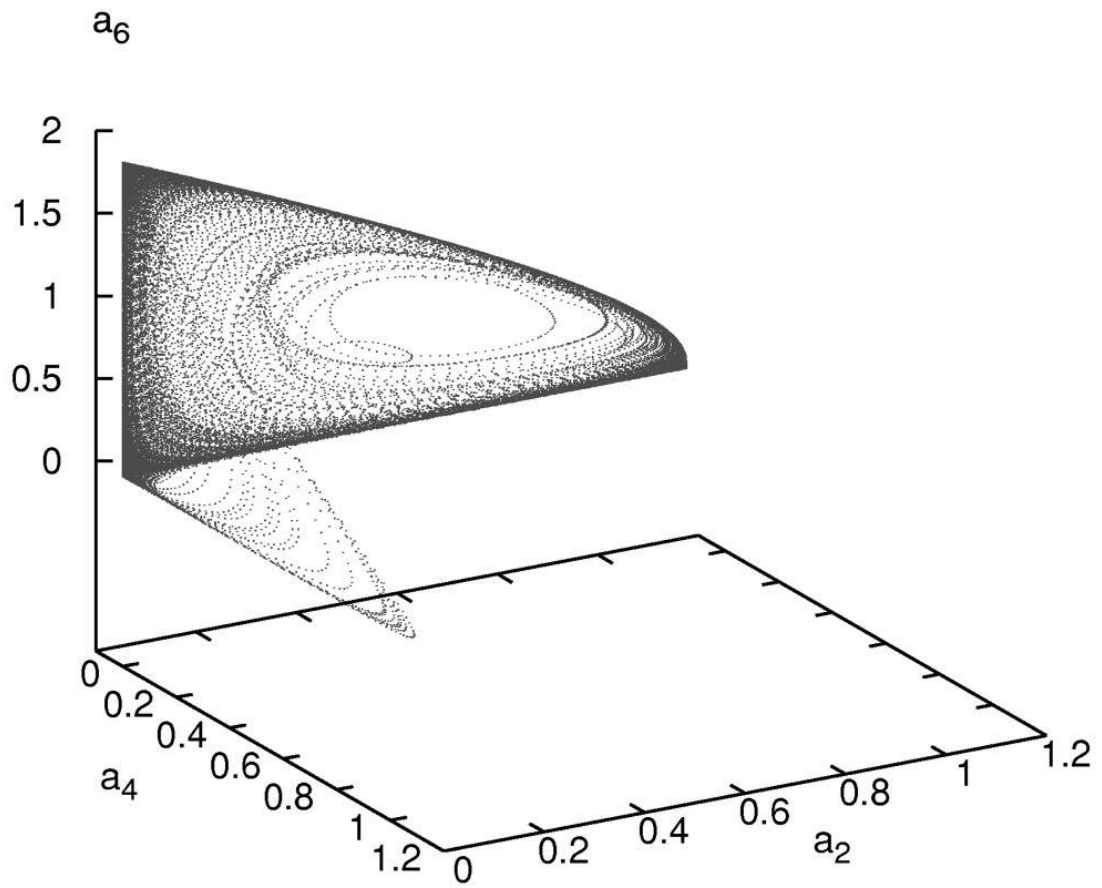


图 6. 活性在两个最强连接三角形的受体神经元。上图：相空间的投影。下图：投影。

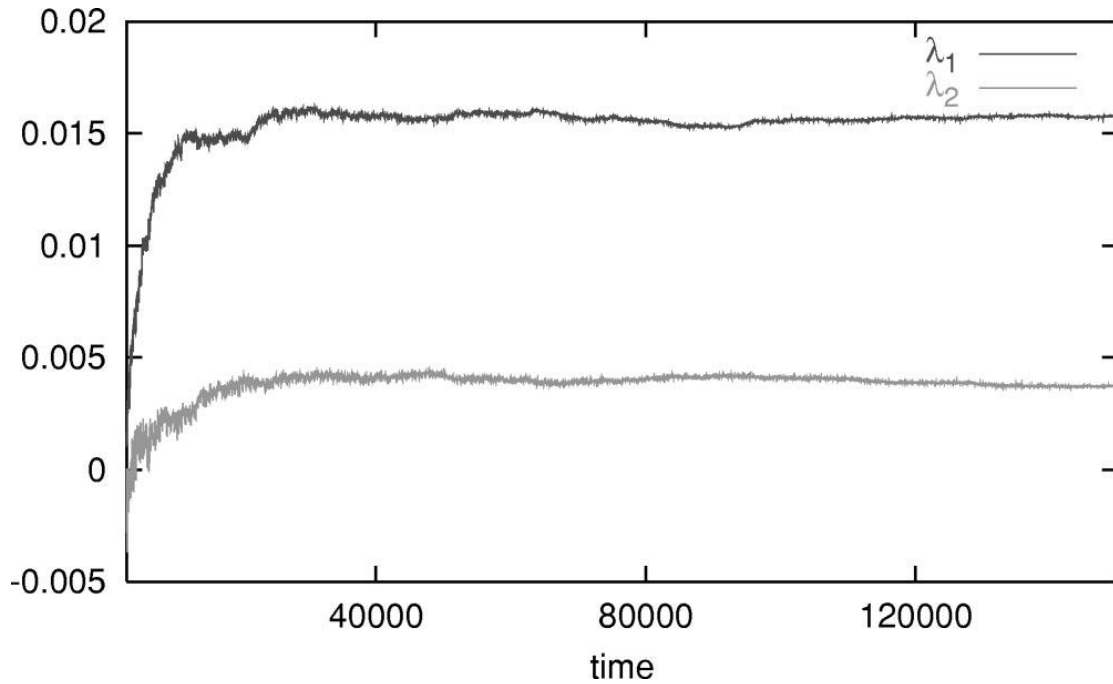


图 7. 演变的两个正 Lyapunov 指数的六个受体神经元的系统中的神经元狩猎的作用下的计算。

在这个动力系统的起源可以通过以下方式解释：由于多样性的抑制连接的优势看到矩阵 2 和前面的讨论！我们可以考虑整个网络为两个弱耦合三角形网络。独立地，他们每个人都有其变成小扰动作用下极限周期或一个奇异吸引例如，任何刺激 11 封闭异宿轨道！正如我们测试，这两项的弱相互作用无赢家竞争力的三角形非线性振荡器！产生超过参数的宽区域观察到的超混沌提供 IJ 神经元之间的连接 i 和 j 是强烈的不可逆。例如，在的情况下，否则，在个别三角形异轨道是不是吸引和系统的动态特性是完全不同的。然而，分析混乱的政权结构稳定和值的连接矩阵一组特定的并不重要。

IV 讨论

所讨论的神经合奏是不对称复发性网络，这是典型的用于在脊椎动物和无脊椎动物的大脑许多基本神经回路的一个例子。在流冰天使的 SRN 网络示出了非对称的电路来产生控制行为的来自环境的感测到的信号的功能复杂的时空模式的重要能力。这样的时空模式是不是一个神经网络活动的方式编程是先验的，而是依赖于实时刺激的活动。具有竞争力的动态神经网络是能够产生新的信息来回答一个简单的外部信号。这些信息可用于复杂的活动的组织，尤其是混乱的，像动物的行为，作为一个狩猎过程中显示的流冰天使。这种信息的定量值是（其中 K 是在我们的情况下，动力系统产生的混沌时间序列的柯尔莫哥洛夫-西奈熵！在本文中，我们用一个简单的模型来描述重力感觉器官的受体神经元的活动。尽管它的简单的，该模型表明，由神经元狩猎激发受体之间的竞争产生混乱的活动，可以组织在此软体动物中观察到的复杂的运动。请注意，在这个模型中神经元的协作动力是混乱的，但他们保持激活序列时。这是一个有趣的功能，可用于运动的协调。

在我们的模型，我们忽略了结构的两个特点：SRN 神经元的具体内在动力，并在耳石惯性动力。关键的问题是：如何将这些因素狩猎神经元的激发下，影响网络动态，例如，

的的 SRN 的混沌行为的出现? 正如我们以前表明, 在 SRN 网络中的原点相关的通断的受体神经元, 这是通过由神经元狩猎激发的神经元之间的非对称连接抑制保证的合作动力学的切换。我们必须指出的是, 如果网络元素的内在动力是一个比这里所分析, 即使是对称的网络可能会产生混乱的时空格局更加复杂。例如, 偶数振荡器具有足够强的非线性环已报产生的内在神经动力学 chaos.^{15,16} 细节可为的混沌时间序列的数量特征, 但计算很重要, 因为我们与霍奇赫胥黎神经节目初步建模, 合作的 SRN 动力学的定性特征不会改变。如果的 SRN 低于扣球门槛~超极化的耳石的作用可能是至关重要的! 在这种情况下, 特定的神经元 SRN ~大约一到三个单元的激励! 由耳石意味着约流形天使的相对于重力场的体的位置信息的编码。当所有的 SRN 神经元由神经元狩猎激发的情况变得完全不同。一些神经元由耳石的附加激励不能改变的 SRN 定性, 因为非对称的抑制之间的竞争相互作用。因此, 该运动耳石具有确定在控制参数空间中的混乱区域的详细边界时要考虑进去。

神经合奏混沌动力学已被广泛最近讨论: 从它在不同的神经系统存在~孤立的神经元和网络的仅仅是报告! 在混乱的起源的分析和脑函数.¹⁷⁻²⁰ 有趣内的职能作用, 混乱的活动并不经常出现在经常性网络的集体行为, 并且它通常被认为要么是细胞的复杂性不良的副作用, 或神经元的复杂动态的证明, 显示了在短暂的行为和不正常的活动中。在这里, 我们曾报道有竞争力的神经网络如何组织混乱的活动, 可能是驾驶复杂的行为非常有用。

致谢

感谢 Ramo'n 韦尔塔, 拉斐尔列维和亨利·阿巴伯内尔关于模型的许多有益的讨论。对这项工作的支持来自 NIH 批准号: 2R01 NS3802205A1。 P.V. 确认来自 MCT BFI2000-0157 支持。 M.R. 确认来自能源批准号: DE-FG03-96ER14592 的美国能源部的支持。

- 1 G. N. Orlovsky, T. G. Deliagina, and S. Grillner, *Neuronal Control of Locomotion. From Mollusc to Man* ~Oxford University Press, New York, 1999!.
- 2 Y. I. Arshavsky, I. N. Beloozerova, G. N. Orlovsky, Y. V. Panchin, and G.A. Pavlova, "Control of locomotion in marine mollusc *Clione limacina*. I. Efferent activity during actual and fictitious swimming," *Exp. Brain Res.* **58**, 255–262 ~1985!.
- 3 Y. V. Panchin, Y. I. Arshavsky, T. G. Deliagina, L. B. Popova, and G. N. Orlovsky, "Control of locomotion in marine mollusk *Clione limacina*. IX. Neuronal mechanisms of spatial orientation," *J. Neurophysiol.* **75**, 1924–1936 ~1995!.
- 4 T. P. Tsirulidze, "The fine structure of the statocyst in the gastropod mollusc *Clione limacina*," *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.* **10**, 181–188 ~1974! ~in Russian!.
- 5 Y. V. Panchin, L. B. Popova, T. G. Deliagina, G. N. Orlovsky, and Y. I. Arshavsky, "Control of locomotion in marine mollusk *Clione limacina*. VIII. Cerebro-pedal neurons," *J. Neurophysiol.* **73**, 1912–1923 ~1995!.
- 6 Y. I. Arshavsky, T. G. Deliagina, G. N. Gamkrelidze, G. N. Orlovsky, Y. V. Panchin, and L. B. Popova, "Pharmacologically-induced elements of feeding behavior in the pteropod mollusc *Clione limacina*. II. Effect of physostigmine," *J. Neurophysiol.* **69**, 522–532 ~1993!.
- 7 M. I. Rabinovich, P. Varona, Y. I. Arshavsky, and A. I. Selverston, "Dynamical origin of the random-like hunting behavior of the marine mollusk *Clione*," *Soc. Neurosci. Abs.* **27**, 943.13 ~2001!.
- 8 N. MacDonald, *Trees and Networks in Biological Models* ~Wiley, New York, 1983!.
- 9 M. A. Cohen and S. Grossberg, "Absolute stability of global pattern formation and parallel memory storage by competitive neural networks," *IEEE Trans. Syst. Man Cybern.* **5**, 815–826 ~1983!.
- 10 J. J. Hopfield, "Neural networks and systems with emergent selective computational abilities," *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **79**, 2554–2558 ~1982!.

- 11 V. S. Afraimovich, S. B. Hsu, and H. E. Lin, "Chaotic behavior of three competing species of May–Leonard model under small periodic perturbations," *Int. J. Bifurcation Chaos Appl. Sci. Eng.* **11**, 435–447 ~2001 ! .
- 12 C. W. Chi, S. B. Hsu, and L. I. Wu, "On the asymmetric May–Leonard model of three competing species," *SIAM ~Soc. Ind. Appl. Math. ! J. Appl. Math.* **58**, 211–226 ~1998 ! .
- 13 M. I. Rabinovich, A. Volkovskii, P. Lecanda, R. Huerta, H. D. I. Abarbanel, and G. Laurent, "Dynamical encoding by networks of competing neuron groups: Winnerless competition," *Phys. Rev. Lett.* **87**, 068102~2001 ! .
- 14 M. I. Rabinovich, A. B. Ezersky, and P. D. Weidman, *The Dynamics of Patterns* ~World Scientific, Singapore, 2001 ! .
- 15 J. J. Collins and I. Stewart, "Hexapodal gaits and coupled nonlinear oscillator models," *Biol. Cybern.* **68**, 287–298 ~1993 ! .
- 16 A. V. Gaponov-Grekhov and M. I. Rabinovich, *Nonlinearities in Action*~Springer, Berlin, 1992 ! .
- 17 T. Elbert, W. J. Ray, Z. J. Kowalik, J. E. Skinner, E. E. Graf, and N. Birbaumer, "Chaos and physiology: Deterministic chaos in excitable cell assemblies," *Physiol. Rev.* **74**, 1–47 ~1994 ! .
- 18 H. Hayashi and S. Ishizuka, "Chaotic nature of bursting discharges in the Onchidium Pacemar neuron," *J. Theor. Biol.* **156**, 269–291 ~1992 ! .
- 19 P. Varona, J. J. Torres, R. Huerta, H. D. I. Abarbanel, and M. I. Rabinovich, "Regularization mechanisms of spiking-bursting neurons," *Neural Networks* **14**, 865–875 ~2001 ! .
- 20 R. Huerta, P. Varona, M. I. Rabinovich, and H. D. I. Abarbanel, "Topology selection by chaotic neurons of a pyloric central pattern generator," *Biol. Cybern.* **84**, L1–L8 ~2001 ! .

Chaos, Vol. 12, No. 3, 2002 Winnerless competition generates chaos 677

Downloaded