

**В.А. ВАСИЛЬКОВ, Р.А. ТИКИДЖИ – ХАМБУРЬЯН**  
НИИ Нейрокибернетики им. А.Б. Когана, Южный Федеральный Университет  
vva@nisms.krinc.ru, rth@nisms.krinc.ru

## **ИССЛЕДОВАНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ДЕТЕКТИРОВАНИЯ КОРОТКИХ ВРЕМЕННЫХ ЗАДЕРЖЕК ПОПУЛЯЦИЕЙ I-E НЕЙРОНОВ ПРИ НАЛИЧИИ ФАЗОВОГО ШУМА ВО ВХОДНОМ СИГНАЛЕ**

Представлены результаты исследования способности нейронной сети, имитирующей поведение двух конкурирующих популяций специфических E-I нейронов слуховой системы, детектировать короткую временную задержку (КВЗ). Рассмотрена стабильность детекции КВЗ при наличии биполярного белого фазового шума во входном сигнале и стохастических компонент в активности единичного элемента сети. Показана устойчивая работа предложенной модели нейронной сети в присутствии во входном сигнале фазового шума, сопоставимого по величине с детектируемой КВЗ.

Введение. Хорошо известно, что одним из ключевых источников информации об азимутальном расположении источника звука в пространстве является интерауральная временная задержка между звуковыми сигналами, приходящими в левое и правое ухо [1 - 10]. Данные тестов, проведенных в психофизических исследованиях, показывают возможность определения местонахождения звукового источника человеком с точностью приблизительно 1-4 градуса [11]. Такая высокая точность локализации источника звука обеспечивается способностью слуховой системы детектировать междушумную временную задержку во входном сигнале порядка нескольких десятков микросекунд (до 40 мкс) [2].

На данный момент существует несколько гипотез, объясняющих возможность нейронной системы с характеристическими постоянными времени единичных элементов не менее 1 мс [2, 6] детектировать столь короткие временные задержки. Доминирующей, в настоящее время, гипотезой и достаточно хорошо подтвержденной экспериментально, является предположение о существовании в слуховой системе детекторов совпадения [2 - 4, 6, 9]. Наряду с этим в слуховых отделах мозга экспериментально выделяют три класса специфических нейронов, так называемых E-E, E-0 и E-I [1, 10], причем E-I нейроны являются наиболее

широко представленными в коре. Эти клетки имеют слабую реакцию на изменение азимута звукового источника и рассматривались, до настоящего момента, лишь как грубые детекторы левой или правой стороны расположения источника звука [1]. Однако результаты исследования биологически обоснованной модели популяции E-I нейронов показали способность относительно большой популяции таких клеток детектировать межшумные временные задержки с высокой точностью [12, 13].

Проведенные ранее исследования базировались на предположении, что при передаче по слуховым путям к нейронам коры звуковой сигнал не претерпевает существенных изменений. Однако, при распространении ипси- и контралатеральных сигналов возможно внесение в КВЗ значительной фазовой шумовой компоненты, вследствие чего, результаты проведенных ранее исследований, могут быть в значительной степени искажены. В представленной работе проведено исследование влияния амплитудного шума в активности единичной клетки и фазового шума во входном сигнале на способность популяция E-I нейронов детектировать КВЗ.

Модель нейронной сети. Исследования базируются на ранее предложенной модели (см. [12, 13]), имитирующей поведение двух конкурирующих популяций E-I нейронов слуховой коры млекопитающих. Обе популяции, как и элементы внутри каждой из них, не имеют между собой прямых взаимодействий [13]. Каждая единичная модель нейрона обеих популяций образует тормозной синапс с ипсилатеральным входным элементом и возбуждающий - с контралатеральным [13]. Параметры единичных элементов в обеих популяциях гомогенные, в то время как сила входных воздействий (т.е. вес тормозного и возбуждающего синапсов) может иметь как существенную вариабельность в пределах заданного интервала, так и задаваться постоянным значением. Модель строится из предположения, что сигнал с фиксированной временной задержкой (соответствующий определенному углу азимутального расположения источника звука) мгновенно появляется на входных элементах и до этого не претерпевает изменений ни по амплитуде, ни по длительности, а возможность детектирования определяется лишь свойствами популяции в целом [12, 13]. Для исследования влияния фазового шума во входном сигнале на способность предложенной модели детектировать КВЗ, в модель вводились генераторы биполярного белого шума, импортируемого в единичную модель синапса.

Модель нейрона и синаптической передачи. В качестве единичного элемента сети использовалась нелинейная модель нейрона Ижикевича [14]. Выбранная модель позволяет биологически адекватно имитировать поведение реального нейрона, одновременно обеспечивая относительно низкую ресурсоемкость вычислительного эксперимента, что позволяет варьировать размерность исследуемой сети при поиске количества элементов, минимально достаточного для детектирования КВЗ с заданной точностью [12].

Для модели Ижикевича характерны несколько режимов активности, каждому из которых соответствует определенный набор значений параметров [14]. В данном исследовании модель Ижикевича использовалась в режиме “regular spiking” [14], что обеспечивало наглядность визуального анализа импульсной активности нейронной популяции (см. [12]).

С целью получения наиболее биологически адекватного результата использовалась реверсная модель синапса [15]. При проведении вычислительного эксперимента для параметров синаптической модели были заданы следующие значения: для возбуждающего синапса величина  $E_{syn} = 55$  мВ,  $\alpha = 1$ ,  $\tau = 5$  мс, для тормозного -  $E_{syn} = -100$  мВ,  $\alpha = 5$ ,  $\tau = 40$  мс [15].

Вычислительный эксперимент. Исследуемая модель нейронной сети состояла из двух конкурирующих популяций, каждая из которых содержала не менее ста элементов (при меньшем количестве элементов точность детектирования значительно снижается). Все единичные модели нейронов образовывали два синапса разной полярности с каждым входным элементом (см. [12, 13]). Вычислительный эксперимент проводился как для случая распределения проводимости синапсов по линейному закону в пределах заданного интервала (для возбуждающего синапса:  $7.0 \pm 0.1$  мСм, тормозного:  $67.5 \pm 1.6$  мСм) [12], так и для случая постоянных значений проводимости (для возбуждающего синапса:  $7.0$  мСм, тормозного:  $69.0$  мСм).

В эксперименте рассматривалась активность популяции нейронов при стимуляции короткими входными стимулами по аналогии с психофизическими исследованиями [11]. При этом каждый входной стимул состоял из пары импульсов (возбуждающего и тормозного), подаваемых с различной фазовой задержкой (от  $-4$  мс до  $+4$  мс). Отрицательные значения КВЗ соответствуют более раннему достижению

единичной модели нейрона возбуждающим импульсом, положительные - тормозным. Ответ нейронной популяции анализировался в течение 200 мс после предъявления стимула, затем модель инициализировалась заново.

Для исследования устойчивости детектирования КВЗ нейронной сетью при наличии шума в модель вводились генераторы амплитудного шума активности единичной модели нейрона [12], а также генераторы биполярного белого фазового шума во входном сигнале. Значения фазового шума имитировали величину рассогласования при передачи ипси- и контралатерального сигналов по слуховым путям от волосковых клеток к I-E нейронам.

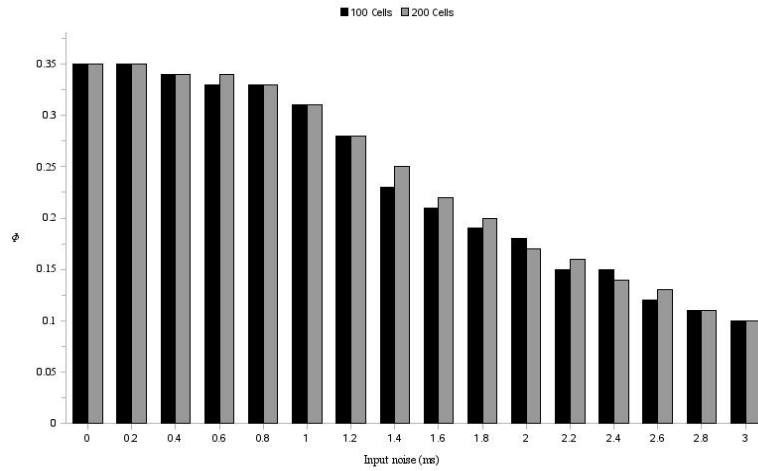
Для решения системы дифференциальных уравнений, описывающих единичный элемент нейронной сети, в соответствии с [14], был использован двухшаговый метод Эйлера, с шагом равным половине минимальной временной задержки во входном сигнале, что эквивалентно 10 мкс. При решении уравнений, описывающих кинетику синаптических токов [15], использовался одношаговый метод Эйлера с экспоненциальной аппроксимацией. Вычислительный эксперимент проводился с применением пакета прикладных программ NeuroCAD [16].

*Результаты.* Визуальный анализ ответа каждой из популяций при предъявлении единичного стимула проводился с помощью растровых диаграмм импульсной активности каждого нейрона (см. [12]). Для интегральной оценки определялось количество импульсов у всех нейронов в каждой из популяций в заданном временном интервале после предъявления стимула и строилось распределение этой величины в зависимости от задержки  $\Delta t$  (см. [12]).

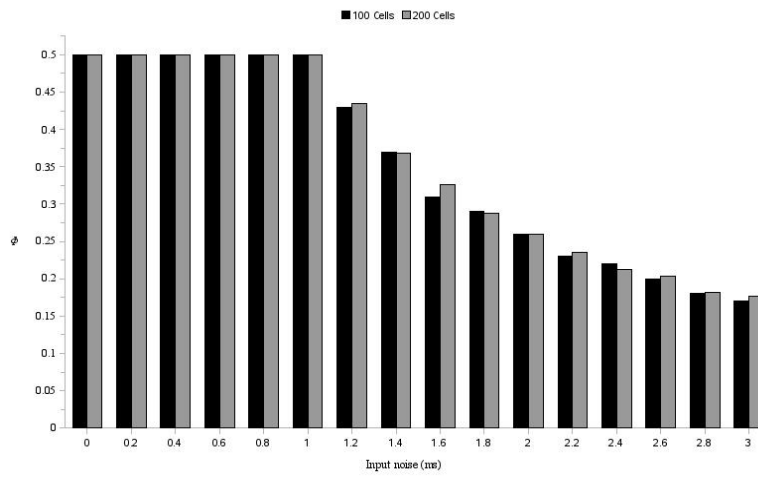
Для количественной оценки способности модели нейронной сети детектировать КВЗ использовался численный критерий качества детектирования  $\Phi$  (Рис. 1, 2), определяемый как отношение среднего изменения количества импульсов в популяции нейронов к общему количеству нейронов и изменению величины фазовой задержки [12]:

$$\Phi = \frac{1}{m \times k} \sum_{i=1}^{m \times k} \frac{\Delta N_i}{N \times \Delta T_i},$$

где  $N$  – количество элементов сети,  $\Delta N$  – изменение количества импульсов в популяции нейронов при изменении временной задержки  $\Delta t$  на величину  $\Delta T$ ,  $m$  – количество предъявляемых стимулов с данными значениями  $\Delta t$  в одном тесте,  $k$  – общее число тестов (численных экспериментов).



а.



б.

Рис. 1. Гистограммы (для модели, содержащей 100 и 200 единичных элементов) зависимости значения численного критерия качества детектирования  $\Phi$  (отн. ед.) от величины фазового шума во входном сигнале (мс). а.) при наличии существенной вариабельности весов синапсов по популяции; б.) при постоянной проводимости синапсов.

Данный критерий описывает среднюю величину прироста импульсной активности популяции к изменению  $\Delta t$ . Уменьшение его абсолютной величины свидетельствует о снижении способности модели детектировать КВЗ (см. [12]). В представленном исследовании критерий качества  $\Phi$  использовался для оценки устойчивости детектирования моделью КВЗ при равномерном изменении  $\Delta t$  в интервале  $[-1..1]$  мс.

На Рис. 1а. представлены гистограммы зависимости критерия качества детектирования  $\Phi$  от величины биполярного белого фазового шума во входном сигнале при наличии существенной вариабельности весов синапсов по популяции. Из графика (Рис. 1а.) видно значительное влияние фазового шума на величину критерия качества  $\Phi$ . Увеличение силы шума приводит к существенному уменьшению абсолютной величины критерия  $\Phi$ , что иллюстрирует снижение способности предложенной модели нейронной сети детектировать КВЗ.

Однако, при исследовании модели нейронной сети с постоянными значениями весов синапсов, были получены качественно иные результаты. График зависимости значения критерия  $\Phi$  от величины фазового шума во входном сигнале для модели сети с постоянными значениями проводимости синапсов представлен на Рис 1б. Характерной особенностью гистограмм, изображенных на Рис.1б., является постоянство величины критерия качества детектирования  $\Phi$  на участке значений фазового шума  $[0..1]$  мс. Однако, уменьшение величины фазового шума во входном сигнале приводит к существенному сужению диапазона величины КВЗ, детектируемой моделью нейронной сети с постоянными весами синапсов. Исходя из этого, в представленном исследовании работа нейронной сети рассматривалась в присутствии фазового шума в интервале  $[1..3]$  мс, что обеспечивало необходимое разрешение для детекции  $\Delta t \in [-1..1]$  мс. Таким образом, из Рис. 1б. видна возможность устойчивой работы предложенной модели нейронной сети (на базе идентичных единичных элементов и постоянных значений входных воздействий для всех моделей нейронов по популяции) при условии наличия во входном сигнале биполярного белого фазового шума сопоставимого по величине с детектируемой КВЗ.

Представленные выше результаты получены для модели нейронной сети при отсутствии стохастических компонент в активности единичной модели нейрона. На Рис. 2а. и Рис. 2б. представлена зависимость величины критерия качества детектирования  $\Phi$  от амплитуды биполярного белого шума единичной модели нейрона и значения фазового шума во входном сигнале. Из Рис. 3 видно влияние изменения

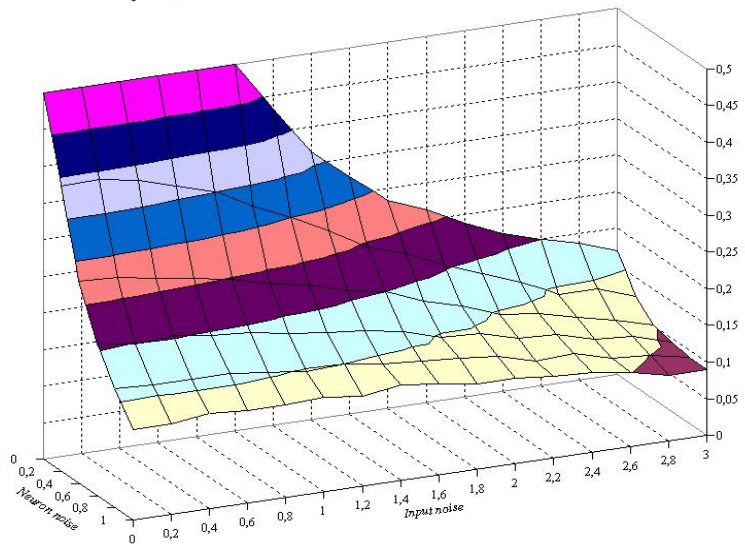
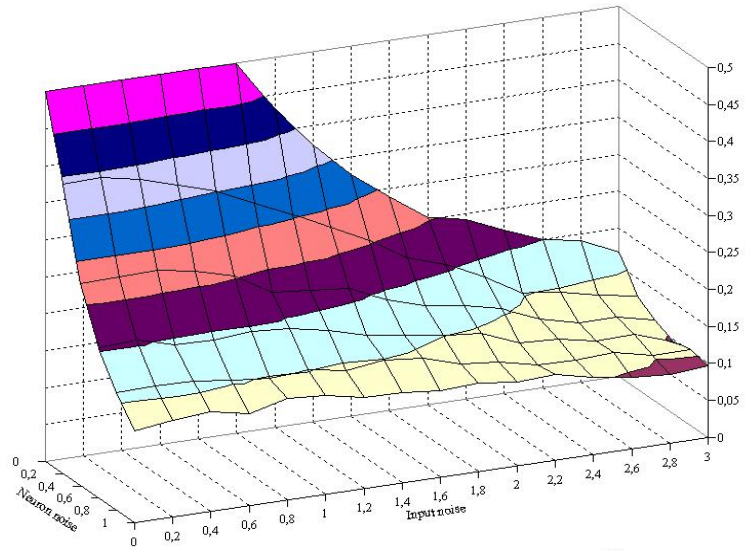


Рис. 2. График зависимости величины численного критерия качества детектирования  $\Phi$  (отн. ед.) от амплитуды биполярного белого шума единичной модели нейрона (пА) и фазового шума во входном сигнале (мс). а) для модели, содержащей 100 единичных элементов; б) для модели из 200 нейронов.

силы шума в активности единичной нейронной модели на величину критерия  $\Phi$ . Увеличение амплитудного шума приводит к уменьшению  $\Phi$  и, следовательно, к снижению способности предложенной модели нейронной сети детектировать КВЗ, и, как следствие, локализовать источник звука в пространстве.

*Заключение.* В работе представлены результаты исследования способности модели нейронной сети на базе двух конкурирующих популяций детектировать КВЗ при дихотической стимуляции. Показана возможность устойчивой работы исследуемой модели при постоянных значениях ипси- и контралатеральных входных воздействий на единичную модель нейрона. Оценено влияние фазового шума во входном сигнале и амплитудного шума в активности единичного элемента сети на способность предложенной модели детектировать КВЗ. Проиллюстрирована стабильная работа представленной модели при наличии биполярного белого фазового шума во входном сигнале равного по величине детектируемой КВЗ.

Вероятно, что представленный механизм обработки коротких временных задержек нейронной сетью, содержащей две конкурирующие популяции E-I нейронов, вследствие достаточно высокой точности и устойчивости к воздействию шума, может вносить определенный вклад в способность реальной слуховой системы локализовать источник непродолжительного звука в пространстве, дополняя хорошо известную систему на базе детекторов совпадения [2 - 4].

Можно предположить, что подобные механизмы обработки коротких временных задержек могут участвовать и в процессах, протекающих в других отделах нервной системы, например, в зрительной коре (при детектировании движения) или в коре мозжечка (для коррекции ошибок в управлении движениями).

#### *Список литературы*

1. Liu W., Suga N. Binaural and commissural organization of the primary auditory cortex of the mustached bat. - J. Comp. Physiol., 1997, pp. 599-605.
2. Gerstner W., Kistler W.M. Spiking Neuron Models. Single Neurons, Populations, Plasticity. - Cambridge University Press, 2002.
3. Saberi K., Farahbod H., Konishi M. How do owls localize interaurally phase-ambiguous signals? - Neurobiology, 1998, vol. 95, pp. 6465-6468.
4. Joris P.X., Smith P.H., Yin T. Coincidence Detection in the Auditory System: 50 Years after Jeffress. - Neuron, 1998, vol. 21, pp. 1235-1238.



5. Viete S., Pena J.L., Konishi M. Effects of Interaural Intensity Difference on the Processing of Interaural Time Difference in the Owl's Nucleus Laminaris. - J. Neuroscience, 1997, pp. 1815–1824.
6. Gold J.I., Knudsen E.I. A Site of Auditory Experience-Dependent Plasticity in the Neural Representation of Auditory Space in the Barn Owl's Inferior Colliculus. - J. Neuroscience, 2000, pp. 3469-3486.
7. Burger R.M., Cramer K.S., Pfeiffer J.D., Rubel E.W. Avian Superior Olivary Nucleus Provides Divergent Inhibitory Input to Parallel Auditory Pathways. - J. Comparative Neurology, 2005, pp. 6-18.
8. Fitzpatrick D.C., Kuwada S. Tuning to Interaural Time Differences across Frequency. - J. Neuroscience, 2001, pp. 4844-4851.
9. Kuba H., Ishii T.M., Ohmori H. Axonal site of spike initiation enhances auditory coincidence detection. - Nature, 2006, vol. 444, pp. 1069-1072.
10. Grothe B., Park T.J., Sensitivity to Interaural Time Differences in the Medial Superior Olive of a Small Mammal, the Mexican Free-Tailed Bat, The Jour. of Neuroscience 18(16) (August 15, 1998) 6608-6622.
11. С.А. Полевая, Е.В. Еремин. Компьютерные технологии для исследования структуры субъективного сенсорного пространства человека. - Нижегородский медицинский журнал, 2003, т.1, с. 17 – 21.
12. В.А. Васильков, Р.А. Тикиджи–Хамбурьян. Исследование возможных механизмов детектирования коротких временных задержек популяцией E-I нейронов. - Нейрокомпьютеры: разработка и применение, 2008, вып. 5-6, с. 46-53.
13. Р.А. Тикиджи-Хамбурьян, С.А. Полевая. Локализация источника звука искусственной нейронной сетью, основанной на модифицированных импульсных нейронах со следовой поляризацией. - Нейрокомпьютеры: разработка, применение, 2004, № 11, с. 41-45.
14. Izhikevich E.M. Simple Model of Spiking Neurons. - IEEE Transactions on Neural Networks, 2003, vol. 14, № 6, pp. 1569 – 1572.
15. Compte A., Sanchez-Vives M.V., McCormick D.A., Wang X.-J. Cellular and Network Mechanisms of Slow Oscillatory Activity (<1 Hz) and Wave Propagations in a Cortical Network Model. - J. Neurophysiol, 2003, pp. 2707-2725.
16. Р.А. Тикиджи-Хамбурьян, С.Н. Маркин. Универсальный пакет прикладных программ для имитационного биологически адекватного нейромоделирования. - Научная сессия МИФИ-2007, IX Всероссийская научно-техническая конференция «Нейроинформатика-2007», 2007, т.3, с. 24-31.