



ОСОБЕННОСТИ ПЕРЕХОДА К РЕЖИМУ ПОЛНОЙ СИНХРОНИЗАЦИИ В СЕТЯХ ЭЛЕМЕНТОВ ХОДЖКИНА–ХАКСЛИ

Е.В. Панкратова, В.Н. Белых

В работе рассматриваются различные ансамбли диффузионно связанных идентичных элементов, динамика которых моделируется системой уравнений Ходжкина–Хаксли. Проводится теоретическое и численное исследование особенностей перехода к режиму полной синхронизации в условиях наложения надпорогового периодически изменяющегося во времени и случайного полей. В рамках метода покрытия цепями графа связи получены условия глобальной устойчивости полной синхронизации в сетях, содержащих структуры типа «звезда». Рассмотрены различные сценарии развития таких сетей. Исследуется влияние шумового воздействия на характер изменения сил связи, достаточных для установления синхронного поведения элементов в сети.

Введение

В настоящее время исследование коллективной динамики ансамблей, состоящих из систем, демонстрирующих хаотическое поведение, является одним из актуальных направлений нелинейной физики. При этом к одному из наиболее важных эффектов коллективного поведения относят эффект синхронизации. Проблема синхронного поведения структурных элементов интенсивно исследуется в контексте различных физических [1], химических [2], биологических систем [3]. В частности, изучению проблемы синхронной генерации электрических импульсов нейронными популяциями посвящен целый ряд как теоретических [3–5], так и экспериментальных научных работ [6–8]. В рамках экспериментальных работ было показано, что синхронное поведение нервных клеток – явление, наблюдающееся в различных областях мозга. В частности, синхронное возбуждение различных нейронных популяций является типичным механизмом восприятия зрительных образов [6], обонятельной [7] или тактильной [8] информации. В связи с этим проблема исследования синхронной активности клеток в различных, в том числе изменяющихся во времени, нейронных структурах представляет собой одну из центральных проблем нейробиологии.

При проведении аналитических исследований вопросов синхронного поведения элементов в сетях используют различные математические модели, демонстрирующие разнообразие и сложность динамики отдельных нервных клеток. Определяемые на разных уровнях сложности описания такие модели воспроизводят различные

аспекты деятельности нейронных систем. Выбор определенной модели связан с типом решаемой задачи. Это могут быть модели, способные качественно воспроизвести то или иное поведение клетки. В число таких систем входят модели ФитцХью–Ринцеля, система Хиндмарш–Розе и др. Также могут быть использованы модели количественного описания, так называемые *conductance-based* модели, среди которых, к примеру, система Моррис–Лекара, описывающая колебания в гигантских мышечных волокнах ракообразных, модель Уилсона для корковых нервных клеток и др. (см. [3, Приложение]).

В настоящей работе рассматриваются сети, поведение элементов которых описывается системой уравнений Ходжкина–Хаксли [9]. Эта модель изначально была предложена для описания экспериментально наблюдаемой кинетики изменений натриевой и калиевой проводимости при различных смещениях мембранного потенциала в аксоне кальмара. Однако ввиду того, что у самых различных животных сигналы, передаваемые по нервам, имеют много общих черт, результаты, полученные в рамках формализма Ходжкина–Хаксли, часто приобретают гораздо более общее значение [10]. В связи с этим модель Ходжкина–Хаксли, являясь классической моделью математического описания поведения нервной клетки, часто используется при исследовании нейронной активности. В данной работе рассматриваются ансамбли диффузионно связанных элементов Ходжкина–Хаксли, содержащие структуры типа «звезда»* [11]. Исследование синхронного поведения элементов в сетях такого типа вызывает особый интерес. С одной стороны, так называемые «звезды» могут рассматриваться как модели дивергентных сетей с одним входом – одного из наиболее распространенных в центральной нервной системе типов межнейронных связей [12]. С другой стороны, сети, в которых один нейрон оказывает влияние сразу на множество нервных клеток, могут выступать согласующим элементом в сложном сочетании нейросетевых систем. В частности, организованные по иерархическому принципу двигательные или сенсорные системы также могут содержать структуры такого типа. В многослойных сетях, моделирующих структуру иерархических систем, информация передается от слоя к слою. В общем случае число нейронов в слое, как и число связей с нейронами соседних слоев, может быть любым. При этом нейроны одного слоя между собой никак не связаны. Рассмотренные в данной работе сети, содержащие две связанные цепочкой «звезды», представляют собой один из вариантов многослойных структур, внутренние слои которых содержат по одному нейрону. В таких сетях анализ глобальной устойчивости режима полной синхронизации проводится в рамках метода покрытия цепями графа связи. Рассмотрены различные сценарии их расширения. Получены условия, определяющие закон изменения значений коэффициентов связи, достаточных для поддержания режима синхронного поведения элементов в ансамбле. Исследованы особенности влияния случайных полей, описываемых в данной работе гауссовым случайным процессом, на установление режима синхронной генерации.

1. Метод покрытия цепями графа связи

Рассмотрим сеть, состоящую из n взаимосвязанных идентичных осцилляторов,

$$\dot{\mathbf{x}}_i = F(\mathbf{x}_i) + \sum_{j=1}^n \varepsilon_{ij}(t) \mathcal{P} \mathbf{x}_j, \quad i = 1, \dots, n. \quad (1)$$

* Структура типа «звезда» представляет собой сеть, один из осцилляторов которой связан со всеми $(n - 1)$ несвязанными между собой элементами.

Здесь $\mathbf{x}_i = (x_i^1, x_i^2, \dots, x_i^d)$ – d -вектор, содержащий координаты i -го осциллятора; $\mathbf{F}(\mathbf{x}_i)$ – нелинейная вектор-функция, определяющая динамику элемента сети. Ненулевые элементы $(d \times d)$ -матрицы $\mathcal{P} = \text{diag}(p_1, p_2, \dots, p_d)$, где $p_h = 1$ для $h = 1, 2, \dots, s$ и $p_h = 0$ для $h = s + 1, \dots, d$, определяют переменные, по которым связаны индивидуальные системы.

Матрица связи $\mathcal{G} = \{\varepsilon_{ij}(t)\}$ – $(n \times n)$ симметричная матрица с неотрицательными недиагональными элементами. Диагональные элементы матрицы связи выбираются из условия существования синхронного многообразия $M = \{\mathbf{x}_1(t) = \mathbf{x}_2(t) = \dots = \mathbf{x}_n(t)\}$ (диффузионности), то есть полагаются равными $\varepsilon_{ii} = -\sum_{j=1; j \neq i}^n \varepsilon_{ij}$, $i = \overline{1, n}$. Многообразие M представляет собой d -мерную гиперплоскость в $(d \times n)$ -мерном пространстве системы (1). Глобальная асимптотическая устойчивость многообразия M соответствует процессу установления синхронизации в сети. При этом любая траектория системы (1) неограниченно приближается к какому-либо аттрактору, расположенному на M .

Матрица \mathcal{G} определяет связный граф с n вершинами и m ребрами, где число ребер m равно числу ненулевых элементов ε_{ij} , лежащих над главной диагональю. При этом i -й вершине графа поставлен в соответствие i -й осциллятор. Таким образом, если l -й и k -й осцилляторы связаны, то есть $\varepsilon_{lk} = \varepsilon_{kl} > 0$, то граф имеет ребро, соединяющее l -ю и k -ю вершины. Через это ребро проходит путь P_{lk} единичной длины. В общем случае длина пути $z(P_{ij})$ равна числу ребер, содержащихся в простой цепи P_{ij} , соединяющей согласно матрице связи \mathcal{G} i -ю и j -ю вершины графа.

В ансамблях хаотических систем, как известно, явление полной синхронизации носит пороговый характер и наблюдается при превышении некоторого критического значения силы связи. В основе метода покрытия цепями графа связи лежит теорема, согласно которой для ансамбля n идентичных линейно связанных диссипативных элементов синхронное многообразие $M = \{\mathbf{x}_1(t) = \mathbf{x}_2(t) = \dots = \mathbf{x}_n(t)\}$ глобально асимптотически устойчиво при выполнении следующего условия на коэффициенты связи [11]:

$$\varepsilon_k(t) > \varepsilon_k^* = \frac{a}{n} b_k(n, m). \quad (2)$$

Здесь $b_k(n, m) = \sum_{j>i; k \in P_{ij}}^n z(P_{ij})$ – сумма длин всех цепей P_{ij} , проходящих через k -е ребро связного графа. Параметр a определяется особенностями динамики индивидуального элемента сети и в общем случае может быть получен различными способами. В частности, в работах [11], [13] и [14] значение этого параметра получено в рамках метода функций Ляпунова на примерах ансамблей систем Лоренца, Хиндмарш–Розе и ФитцХью–Ринцеля, соответственно. Однако, как показывают результаты численного моделирования, определенное таким образом значение a часто бывает завышенным. При изучении эффекта полной синхронизации в сетях, состоящих из большого числа элементов, для получения более точной оценки можно использовать значение параметра a , полученное численно для существенно меньших ансамблей. В частности, для системы двух взаимосвязанных осцилляторов нетрудно показать, что $a = 2\varepsilon^*$. Как показывают результаты численного моделирования, параметр a служит «скейлингом», определяемым особенностями динамики одиночного элемента сети. Этот параметр масштабирует количественный закон роста порогов синхронизации, определяемых суммой $b_k(n, m)$.

2. Переход к режиму полной синхронизации в простейших сетях

2.1. Взаимная синхронизация двух систем Ходжкина–Хаксли. Рассмотрим простейшую сеть, состоящую из двух диффузионно связанных систем Ходжкина–Хаксли [9],

$$\begin{aligned}
 C_m \dot{V}_{1,2} &= I_{ion}(V, m, h, n) + I_{ext}(t) + \varepsilon(V_{2,1} - V_{1,2}), \\
 \dot{m}_{1,2} &= \alpha_m(1 - m_{1,2}) - \beta_m m_{1,2}, \\
 \dot{h}_{1,2} &= \alpha_h(1 - h_{1,2}) - \beta_h h_{1,2}, \\
 \dot{n}_{1,2} &= \alpha_n(1 - n_{1,2}) - \beta_n n_{1,2}.
 \end{aligned} \tag{3}$$

Переменная $V = V_m - V_{eq}$ задает отклонение мембранного потенциала V_m от его равновесного значения V_{eq} [10], $I_{ion}(V, m, h, n) = -G_L(V_{1,2} - V_L) - G_K n_{1,2}^4(V_{1,2} - V_K) - G_{Na} m_{1,2}^3 h_{1,2}(V_{1,2} - V_{Na})$. Последние три уравнения в системе (3) описывают изменение так называемых переменных ворот. При этом m и h отвечают за активацию и инактивацию Na^+ -тока, переменная n контролирует активацию K^+ -тока. При численном моделировании мы использовали те же параметры, что и в работе [15]. Параметры сигнала $I_{ext}(t) = A \sin(2\pi f t)$ выбраны так, что для одиночного элемента наблюдается хаотическая генерация: $A = 4 \mu A / \text{см}^2$, $f = 123.5$ Гц.

Рассмотрим особенности перехода к режиму полной синхронизации на основе анализа изменения спектра показателей Ляпунова (ПЛ) при увеличении силы связи между элементами (рис. 1, а). Динамическая система восьмого порядка (3) имеет восемь ПЛ. При нулевом значении коэффициента связи ($\varepsilon = 0$) система (3) распадается на две несвязанные между собой подсистемы, каждая из которых имеет три отрицательных и один положительный ПЛ. Подсистемы идентичны, поэтому спектры их одинаковы. Так как обе подсистемы подвержены влиянию синусоидального воздействия, то нулевого ПЛ в спектрах нет.

Появление связи между подсистемами приводит к снятию вырождения. При этом генерация системы (3) происходит в режиме гиперхаоса, о чем свидетельствует наличие в спектре двух положительных ПЛ. Увеличение силы связи приводит к уменьшению их значений. При $\varepsilon \approx 0.034$ в спектре остается один положительный ПЛ: режим гиперхаоса сменяется хаотическим поведением, которое, в свою очередь, при $\varepsilon \approx 0.092$ переходит в режим периодической генерации. При $\varepsilon \approx 0.116$ в системе (3) устанавливается синхронное хаотическое поведение подсистем.

На рис. 1, б изображены множества значений межимпульсных интервалов, наблюдаемых в реализациях одной из подсистем при изменении ε . Из рисунка видно, что перед установлением полной синхронизации подсистем при $\varepsilon \approx 0.092$ увеличение силы связи выводит поведение системы (3) из хаотического режима в режим периодической генерации, при которой каждый третий импульс в реализации отсутствует. При этом, как видно из рис. 1, в, происходит синхронизация с задержкой, о чем свидетельствуют нулевые значения минимумов $S_{min} = \min_{\tau} S(\tau)$ так называемой функции подобия (*similarity function*) [16]

$$S^2(\tau) = \frac{\langle [V_2(t + \tau) - V_1(t)]^2 \rangle}{\sqrt{\langle V_1^2(t) \rangle \langle V_2^2(t) \rangle}}, \tag{4}$$

где $V_{1,2}(t)$ – изменение во времени мембранного потенциала соответствующей подсистемы системы (3).

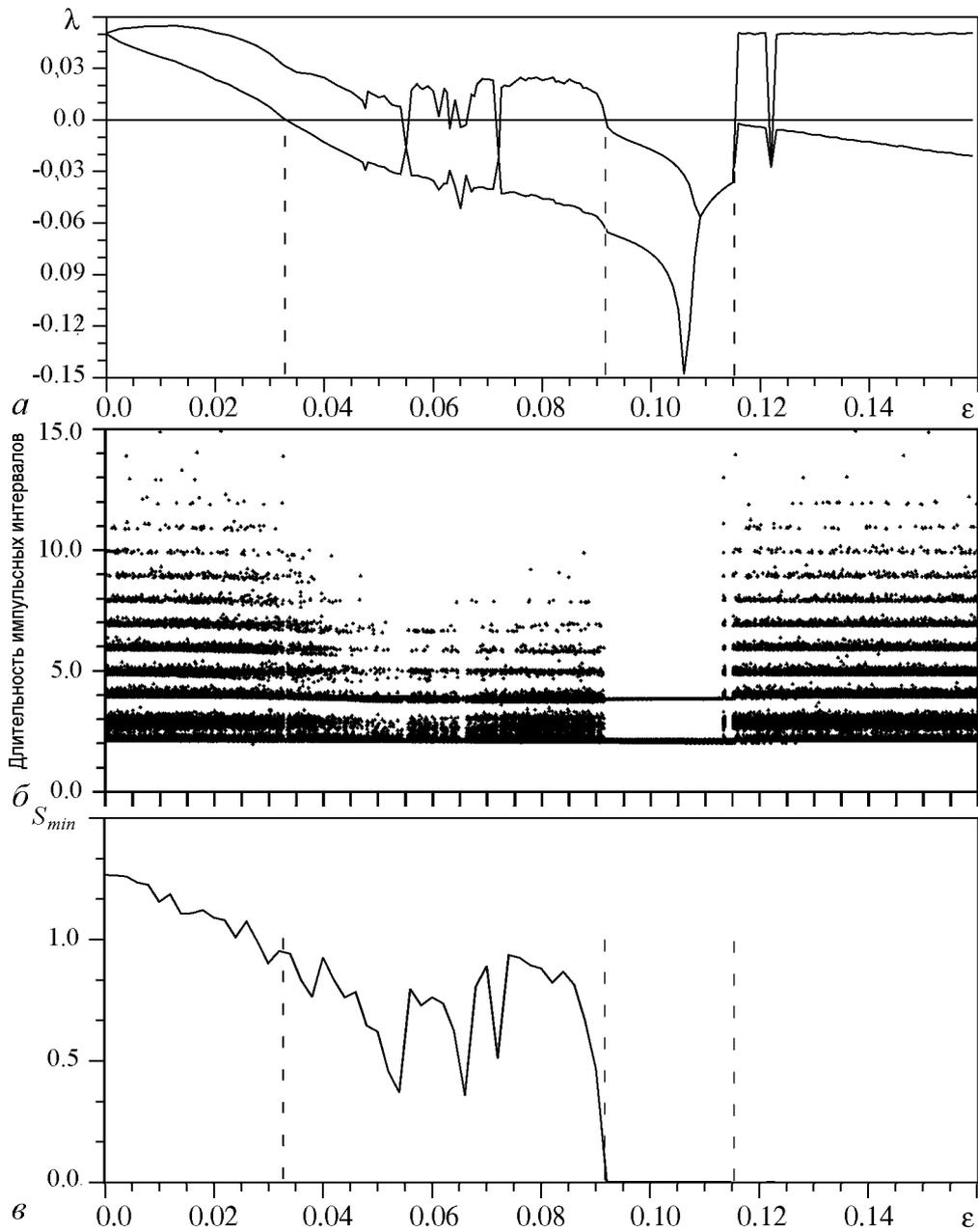


Рис. 1. a – изменение двух максимальных показателей Ляпунова при увеличении силы связи в системе (3); b – наблюдаемые при изменении силы связи множества возможных значений длительностей интервалов между импульсами в реализации $V_1(t)$; c – зависимость минимального значения функции подобия (4) от силы связи

2.2. Синхронизация общим шумом. Как и любые другие живые системы в природе, нервные клетки подвержены влиянию различных случайных воздействий окружающей среды [10]. В частности, при регистрации клеточной активности обнаружены флуктуации мембранного потенциала, объясняемые различными синаптическими шумами.

В связи с этим, при изучении коллективной динамики нейродинамических систем, демонстрирующих хаотическое поведение, широкое распространение получили исследования синхронизационных процессов в условиях наличия различных шумов. В частности, определенный интерес вызывают задачи, связанные с возможностью синхронизации подсистем в результате воздействия на них одного и того же шумового поля в отсутствие каких бы то ни было связей между элементами [5]. В этом случае известно, что полная синхронизация возможна под воздействием шума достаточно большой интенсивности [17,18]. Рассмотрим проявление этого эффекта в системе двух несвязанных между собой ($\varepsilon = 0$) элементов Ходжкина–Хаксли

$$\begin{aligned} C_m \dot{V}_{1,2} &= I_{ion}(V, m, h, n) + I_{ext}(t), \\ \dot{m}_{1,2} &= \alpha_m(1 - m_{1,2}) - \beta_m m_{1,2}, \\ \dot{h}_{1,2} &= \alpha_h(1 - h_{1,2}) - \beta_h h_{1,2}, \\ \dot{n}_{1,2} &= \alpha_n(1 - n_{1,2}) - \beta_n n_{1,2}. \end{aligned} \quad (5)$$

Пусть для обеих систем переменные, отвечающие за изменение мембранного потенциала клетки, подвержены влиянию одного и того же шумового поля. Таким образом, рассматриваемое внешнее воздействие есть $I_{ext}(t) = A \sin(2\pi ft) + \xi(t)$. При этом шумовая компонента рассматриваемого поля $\xi(t)$ моделируется белым гауссовым процессом с нулевым средним $\langle \xi(t) \rangle = 0$ и корреляционной функцией $\langle \xi(t)\xi(t + \tau) \rangle = D\delta(\tau)$.

При численном моделировании в качестве критерия для обнаружения режима полного синхронизма элементов в ансамбле использовалось понятие *относительной ошибки синхронизации* [5]

$$\delta = \frac{\langle |V_1 - V_2| \rangle}{\sigma_V}. \quad (6)$$

Здесь $V_{1,2}$ – переменная, отвечающая за изменение мембранного потенциала соответствующей клетки, σ_V – среднеквадратичное отклонение переменной V .

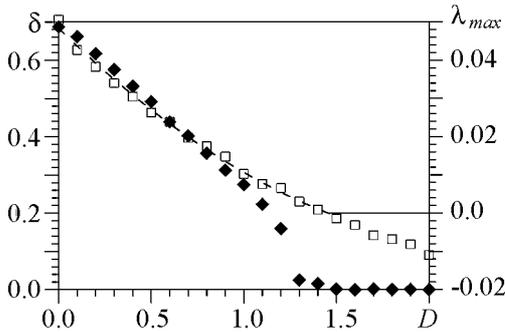


Рис. 2. Зависимость относительной ошибки синхронизации δ (◆) и старшего показателя Ляпунова λ_{max} (□) от интенсивности шума D

На рис. 2 представлена зависимость относительной ошибки синхронизации δ и старшего ПЛ отдельного элемента от интенсивности шума D . Из рисунка видно, что смена знака λ происходит при $D_c \approx 1.5$. Начиная с этого же значения интенсивности шума поведение элементов в рассматриваемом ансамбле становится синхронным, о чем свидетельствуют пренебрежимо малые значения относительной ошибки синхронизации. Иначе говоря, при $D > D_c$ синхронное поведение элементов Ходжкина–Хаксли устанавливается и в

отсутствие каких бы то ни было связей между ними. Таким образом, для установления синхронного поведения элементов, подверженных влиянию одного и того же шумового поля, необходимо, чтобы старший ПЛ стал меньше нуля [19].

3. Синхронизация в сетях, содержащих структуры типа «звезда»

Как было сказано ранее, в методе покрытия цепями графа связи влияние особенностей динамики индивидуального элемента сети на значение порога синхронизации заложено в параметре a выражения (2). Поэтому, учитывая широкий спектр моделей, задающих математическое описание для изменения мембранного потенциала нервной клетки, при дальнейшем теоретическом анализе будем рассматривать силы связи вида

$$\tilde{\varepsilon}_k^* = \frac{\varepsilon_k^*}{a} = \frac{b_k(n, m)}{n}. \quad (7)$$

3.1. Порог синхронизации в рамках метода покрытия цепями графа связи. Детерминированный случай. В данном разделе для коэффициентов связи получим достаточные условия, при которых в ансамбле, изображенном на рис. 3, устанавливается режим полной синхронизации. Введем следующие обозначения: m_c – число элементов, составляющих цепочку, соединяющую центральные узлы «звезд»; m_{st}^l, m_{st}^s – число элементов в «звездах». Индексы l, s введены для того, чтобы можно было различать «звезды» между собой. Таким образом, полное число элементов, входящих в сеть есть $n = m_{st}^l + m_{st}^s + m_c$.

Утверждение 1: В ансамбле, представляющем собой две «звезды», связанные посредством цепочки, порог синхронизации для k -го ребра цепочки ($k = 1, 2, \dots, m_c + 1$) определяется выражением

$$\begin{aligned} \tilde{\varepsilon}_k^* = & -0.5k^2 + \frac{m_c^2 + 2m_c + 2m_cm_{st}^s + 5m_{st}^s - m_{st}^l}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)}k + \\ & + \frac{(m_{st}^l - 1)[m_c(m_c + 3 + 2m_{st}^s) + 6m_{st}^s]}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)}, \end{aligned} \quad (8)$$

а для ребер, которые не принадлежат цепочке (то есть ребер ζ_l или ζ_s) – выражением

$$\tilde{\varepsilon}_{m_{st}^{l,s}}^* = \frac{m_c^2 + 3m_c - 8 + 4m_{st}^{l,s} + 2(m_c + 3)m_{st}^{s,l}}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)}. \quad (9)$$

Доказательство: см. Приложение.

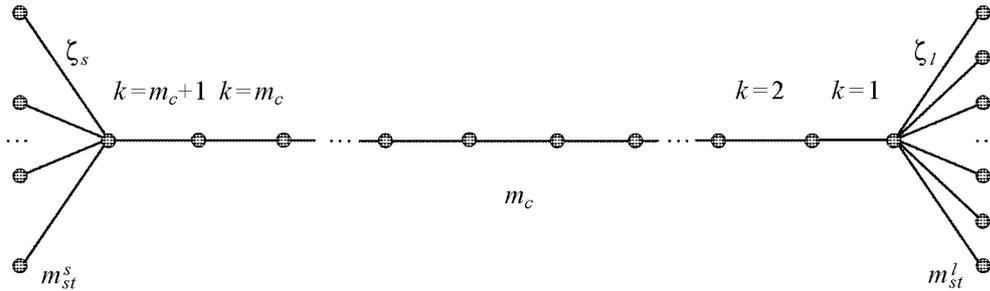


Рис. 3. Структура сети, в которой две «звезды» объединены посредством цепочки последовательно связанных элементов

Выражения (8) и (9) задают детальное распределение сил связи по ребрам структуры. Однако далее рассмотрим характеристику, отражающую изменение суммарных затрат на коэффициенты связи при увеличении числа элементов в сети,

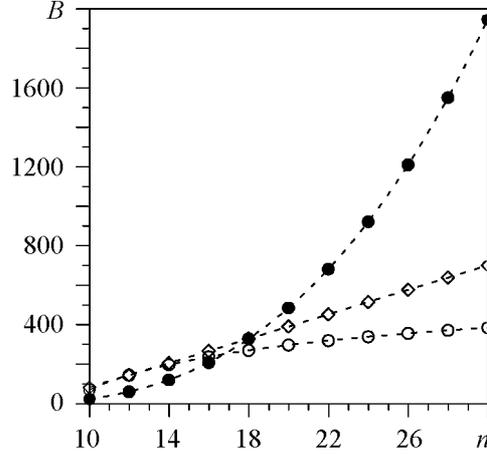


Рис. 4. Изменение суммарной силы связи B при увеличении числа элементов n в неоднородно связанной сети, содержащей структуры «звезды». Рассмотрены случаи, когда увеличивается число элементов в цепочке $m_c, m_{st}^l = m_{st}^s = 5$ (●) и число элементов либо в одной из «звезд» $m_{st}^l, m_{st}^s = 2, m_c = 8$ (○), либо в обеих «звездах» одновременно $m_{st}^l = m_{st}^s, m_c = 8$ (◇)

$$B = \sum_{k=1}^{m_c+1} \tilde{\varepsilon}_k^* + \sum_{\zeta_l=1}^{m_{st}^l-1} \tilde{\varepsilon}_{m_{st}^l}^* + \sum_{\zeta_s=1}^{m_{st}^s-1} \tilde{\varepsilon}_{m_{st}^s}^*. \quad (10)$$

Эта характеристика позволяет оценить увеличение полной «стоимости» сети, достаточной для расширения ансамбля без потери устойчивости синхронного состояния [20]. Так, для цепочки $B = \sum_{k=1}^{n-1} 0.5ak(n-k) = an(n^2-1)/12$ [21]. Следовательно, для поддержания синхронного состояния при увеличении числа элементов в цепочке суммарная сила связи должна увеличиваться пропорционально n^3 . В отличие от цепочки, в структурах типа «звезда», где $\varepsilon^* \sim (2-3/n)$ (вывод см. в работе [11]), $B = \sum_{k=1}^{n-1} (2-3/n) = 2n-5+3/n$. Организация синхронного поведения элементов в сетях такого типа требует существенно меньших затрат.

Зависимость суммарной силы связи B от числа элементов в сети рассматриваемой структуры (см. рис. 3) можно также получить аналитически, а именно:

$$B = \frac{m_c^4 + 4(m_{st}^s + m_{st}^l)m_c^3 + (18m_{st}^s - 25 + 18m_{st}^l + 12m_{st}^s m_{st}^l)m_c^2}{12(m_{st}^l + m_{st}^s + m_c)} + \frac{2m_c(m_{st}^l + m_{st}^s + 36m_{st}^s m_{st}^l - 24)}{12(m_{st}^l + m_{st}^s + m_c)} + \frac{12[2(m_{st}^l - 5)m_{st}^l - 10m_{st}^s + 9m_{st}^l m_{st}^s + 2(m_{st}^s)^2 + 8]}{12(m_{st}^l + m_{st}^s + m_c)}. \quad (11)$$

Изменение B , наблюдаемое при различных сценариях увеличения числа элементов n , представлено на рис. 4. При этом увеличение силы связи $\tilde{\varepsilon}_k^*$ может происходить по любому закону, переводящему точки с кривой одного распределения (задаваемого выражениями (8) и (9)) на кривую распределения, полученного для большего числа элементов.

Ребра, принадлежащие цепочке, изображенной на рис. 3, нагружены больше, чем ребра, непосредственно входящие в «звезды». Из выражения (8) получаем, что

ребро, на которое приходится максимальное значение силы связи, есть

$$k = \frac{m_c^2 + 2m_c + 2m_cm_{st}^s + 5m_{st}^s - m_{st}^l}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)}. \quad (12)$$

Номер этого ребра зависит и от числа элементов в цепочке, и от числа элементов в «звездах». На рис. 5, *a* представлены распределения пороговых значений сил связи $\tilde{\varepsilon}_k^*$ для двух случаев (симметричной и несимметричной сети) при фиксированной длине цепочки ($m_c = \text{const}$).

Из рисунка видно, что увеличение числа элементов в одной из «звезд» приводит к смещению наиболее нагруженного ребра, для которого порог синхронизации максимален. При этом все значения $\tilde{\varepsilon}_k^*$ становятся меньше по сравнению со случаем одинакового увеличения числа элементов в обеих «звездах». Таким образом, нарушение симметрии приводит к понижению порогов синхронизации.

В случае однородной связи (когда $\varepsilon_k = \varepsilon$ для всех ребер сети) порог синхронизации определяется максимальным значением $\tilde{\varepsilon}^* = \max_k \tilde{\varepsilon}_k^*$. В связи с этим номер наиболее «нагруженного» ребра цепочки представляет особый интерес. На рис. 5, *б* представлена поверхность максимальных значений $\tilde{\varepsilon}^*$. Значения $\tilde{\varepsilon}^*$, задаваемые этой поверхностью, являются достаточными для установления режима полной синхронизации в соответствующих ансамблях однородно связанных элементов. В этом случае пороговое значение коэффициента связи определяется следующим образом.

Утверждение 2: Порог синхронизации в ансамбле, представляющем собой две связанные посредством цепочки «звезды» (связь однородная), определяется как

$$\tilde{\varepsilon}^* = \frac{(m_c + 3)(m_{st}^l - 1)(m_c + 2m_{st}^s)}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)} + \frac{[m_{st}^l - 5m_{st}^s - m_c(m_c + 2m_{st}^s + 2)]^2}{8(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)^2}. \quad (13)$$

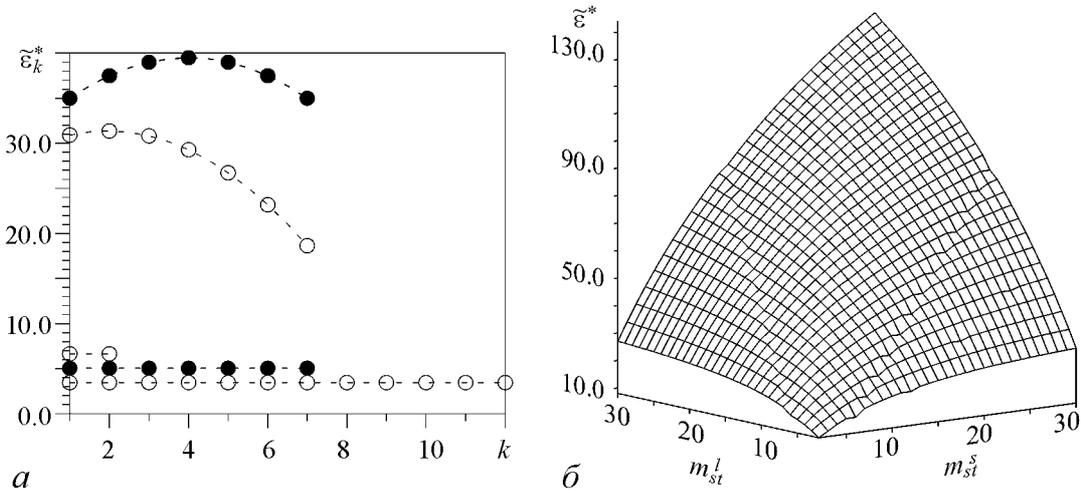


Рис. 5. *a* – распределение пороговых значений сил связи $\tilde{\varepsilon}_k^*$, достаточных для установления режима полной синхронизации в ансамбле, представляющем собой две «звезды», объединенные посредством цепочки последовательно связанных элементов. Рассмотрены случаи, когда «звезды» состоят из различного числа элементов $m_{st}^l = 13, m_{st}^s = 3$ (○), и когда число элементов в «звездах» одинаково $m_{st}^l = m_{st}^s = 8$ (●). Число элементов в цепочке фиксировано $m_c = 6$. Две верхние кривые соответствуют распределениям порогов синхронизации по ребрам цепочки. Пороговые значения сил связи для ребер ζ_l или ζ_s , принадлежащих «звездам», одинаковы. Число таких ребер равно $(m_{st}^l - 1)$ или $(m_{st}^s - 1)$, соответственно. *б* – поверхность максимальных значений порогов синхронизации, $m_c = 6$

Отметим, что порог синхронизации в случае симметричной структуры сети ($m_{st}^s = m_{st}^l$) всегда больше, чем при $m_{st}^s \neq m_{st}^l$.

Рассмотрим три сценария, по которым может происходить увеличение числа узлов n в сети, состоящей из элементов Ходжкина–Хаксли.

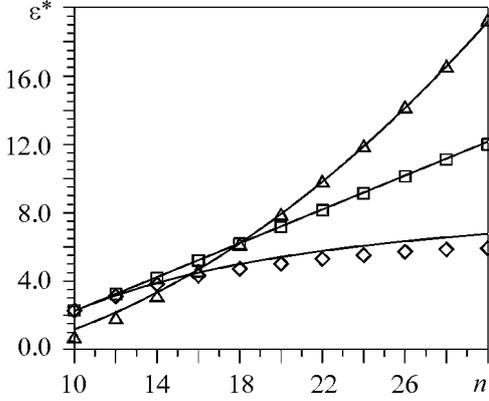


Рис. 6. Зависимость порога синхронизации ε^* ($a = 0.18$) от числа элементов n . Теоретические оценки представлены кривыми, результаты численного счета – символами. Рассмотрены два случая симметричной структуры ($m_c = 8$ – \square ; $m_{st}^l = m_{st}^s = 5$ – \triangle) и случай сильно несимметричной структуры ($m_c = 7$ и $m_{st}^s = 2$ – \diamond ; при этом одна из «звезд» вырождается)

происходит благодаря увеличению числа элементов в одной из «звезд» m_{st}^l . Как и в предыдущих случаях, из формулы (13) получаем

$$\tilde{\varepsilon}^* = \frac{(110 - 21n)^2}{8n^2}. \quad (16)$$

Как видно из рис. 6, теоретические зависимости, полученные для порогов синхронизации в рамках метода покрытия цепями графа связи ($\varepsilon^* = a\tilde{\varepsilon}^*$), дают хорошее согласование с результатами численного моделирования.

3.2. Влияние шумов. Рассмотрим случай, когда во всех подсистемах ансамбля переменные, отвечающие за изменение мембранного потенциала клетки, подвержены влиянию одного и того же шумового поля $\xi(t)$, моделируемого белым гауссовым процессом с нулевым средним $\langle \xi(t) \rangle = 0$ и корреляционной функцией $\langle \xi(t)\xi(t + \tau) \rangle = D\delta(\tau)$.

Полученные в п. 3.1 в рамках метода покрытия цепями графа связи условия на пороги синхронизации позволяют оценить изменение этих порогов и при наличии шумового поля. Флуктуации не влияют на качественную картину поведения сил связи при изменении числа элементов в ансамбле. Так, например, если в детерминированном случае для цепочки n последовательно связанных осцилляторов рост порогов синхронизации происходит пропорционально квадрату n , то и при наличии шумового воздействия такая зависимость сохранится [21]. Необходимо лишь

- *Симметричный случай с $m_c = \text{const}$ ($m_c = 8$).* Пусть увеличивается число элементов в «звездах», при этом ($m_{st}^l = m_{st}^s \equiv m_{st}$). Полное число элементов в таком ансамбле определяется как $n = 8 + 2m_{st}$. Подставляя $m_{st} = 0.5(n - 8)$ в (13), получаем

$$\tilde{\varepsilon}^* = \frac{11n}{4} - 15. \quad (14)$$

- *Симметричный случай с $m_{st}^l = m_{st}^s \equiv m_{st} = \text{const}$ ($m_{st} = 5$).* Пусть увеличивается число элементов в цепочке m_c . Подстановка $m_c = n - 10$ в (13) дает

$$\tilde{\varepsilon}^* = \frac{n^2}{8} - 6. \quad (15)$$

- *Асимметричный случай с $m_c = \text{const}$ и $m_{st}^s = \text{const}$ ($m_c = 7$, $m_{st}^s = 2$).* Пусть расширение сети происходит

определенным образом изменить значение параметра a , входящего в выражение для оценки порогов синхронизации. При этом закон изменения сил связи, достаточных для установления режима полной синхронизации, примет следующий вид:

$$\varepsilon_D^*(n) = \tilde{a} \tilde{\varepsilon}^*(n), \quad \tilde{a} = a \frac{\lambda_{max}^D}{\lambda_{max}^0}, \quad D < D_c. \quad (17)$$

Здесь $\lambda_{max}^0, \lambda_{max}^D$ – значения старшего ПЛ в детерминированном случае и при наличии шума с интенсивностью D , соответственно. В выражении (17) $D_c \approx 1.5$ – значение интенсивности шума, при котором старший ПЛ становится отрицательным. Также, зная характер зависимости $\lambda_{max}(D)$, полученной для индивидуального элемента сети, можно в итоге получить зависимость порога синхронизации от интенсивности шумового поля

$$\varepsilon^*(D) = \frac{\varepsilon^*}{\lambda_{max}^0} \lambda_{max}(D), \quad D < D_c. \quad (18)$$

Здесь ε^* – пороговое значение силы связи, определяемое выражением (13). На рис. 7 изображены зависимости $\varepsilon^*(D)$ для сетей, структуры которых были рассмотрены в п. 3.1 ($n = 30$).

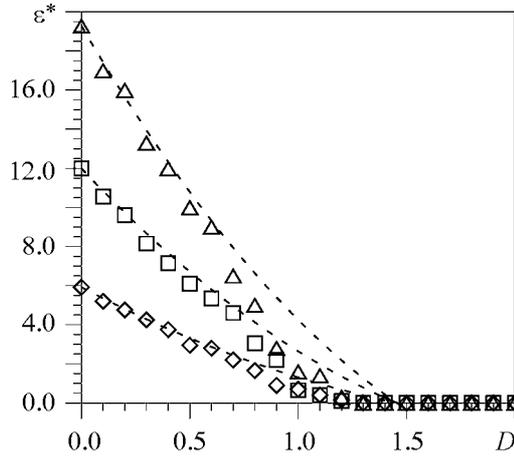


Рис. 7. Зависимость порога синхронизации от интенсивности шума D . Теоретические оценки представлены кривыми, результаты численного счета – символами. Рассмотрены сети, состоящие из $n = 30$ элементов: симметричный случай с $m_c = 8$ (\square), симметричный случай с $m_{st}^l = m_{st}^s \equiv m_{st} = 5$ (\triangle) и асимметричный случай с $m_c = 7$ и $m_{st}^s = 2$ (\diamond)

Заключение

Исследованы особенности установления режима полной синхронизации в сетях диффузионно связанных элементов Ходжкина–Хаксли. В рамках метода покрытия цепями графа связи [11] проводится анализ глобальной устойчивости режима полной синхронизации в сетях, состоящих из структур типа «звезда». Получены условия, определяющие закон изменения значений коэффициентов связи, достаточных для поддержания режима синхронного поведения элементов в таком ансамбле. Показано, что порог синхронизации всегда больше в случае симметричной конфигурации сети, когда число элементов в «звездах» одинаково. Рассмотрены различные сценарии, по которым может происходить развитие рассматриваемой сети. Показано, что при расширении сети за счет увеличения числа элементов в цепочке, нарастание порога синхронизации происходит по квадратичному закону. Этот сценарий развития сети требует максимальных затрат ресурса связи. Исследовано влияние общего шумового воздействия на изменение пороговых сил связи. Оценки, полученные в рамках используемого теоретического подхода, хорошо согласуются с результатами численного моделирования.

Полученные в данной работе результаты позволяют продемонстрировать эффективность использования метода покрытия цепями графа связи для оценки порогов синхронизации в различных сетях. В общем случае конфигурация связей исследуемого ансамбля может быть более сложной. В частности, в работе [20] проведен анализ некоторых аспектов синхронизации в многослойных сетях, используемых при моделировании сенсорно-двигательных систем. В работе [22] рассмотрена модель типа *small-world*, состоящая из кольца осцилляторов, в котором связь между ближайшими соседями жесткая, а между дальними по отношению друг к другу элементами связь возникает в случайные моменты времени (так называемая мерцающая модель). Более того, метод покрытия цепями графа связи позволяет рассматривать сети, коэффициенты связи в которых зависят от времени. Для таких сетей, как известно, методы, основанные на вычислении собственных значений матрицы связи, не могут дать результата. При этом очевидно, что достаточные условия полной синхронизации, полученные в рамках используемого в данной работе подхода, могут быть использованы не только в контексте нейродинамических систем, но и в различных приложениях, где проблема контроля синхронного поведения подсистем является актуальной.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты 05-01-00509 и 07-02-01404), гранта РФФИ-NWO 047-017-018 и гранта фонда «Династия».

Приложение

Вывод Утверждения 1

1. *Ребра, принадлежащие соединяющей «звезды» цепочке.* Записывая сумму длин цепей P_{ij} , проходящих через ребро $k = 1$ рассматриваемого графа (см. рис. 3), получаем

$$\begin{aligned}
 b_{k=1}(n, 1) &= 1 + 2[1 + (m_{st}^l - 1)] + \dots + (m_c + 1)[1 + (m_{st}^l - 1)] + \\
 &+ (m_c + 2)[(m_{st}^s - 1) + (m_{st}^l - 1)] + (m_c + 3)(m_{st}^s - 1)(m_{st}^l - 1) = \\
 &= \underbrace{[1 + \dots + (m_c + 1)]}_{S_1} + (m_{st}^l - 1)[2 + \dots + (m_c + 2)] + \\
 &+ (m_{st}^s - 1)(m_c + 2) + (m_c + 3)(m_{st}^s - 1)(m_{st}^l - 1).
 \end{aligned} \tag{19}$$

Здесь сумма S_1 есть сумма длин цепей, проходящих через крайнее ребро цепочки, состоящей из $m_c + 2$ элементов. Выражение для произвольного ребра цепочки известно [21], поэтому сумма (19) в общем случае может быть переписана в следующем виде:

$$\begin{aligned}
 b_k(n, k) &= 0.5k(m_c + 2)(m_c + 2 - k) + (m_{st}^l - 1) \underbrace{[(k + 1) + \dots + (m_c + 2)]}_{(m_c + 2 - k) \text{ элементов}} + \\
 &+ (m_{st}^s - 1) \underbrace{[(m_c + 3 - k) + \dots + (m_c + 2)]}_{k \text{ элементов}} + (m_c + 3)(m_{st}^s - 1)(m_{st}^l - 1).
 \end{aligned} \tag{20}$$

В результате подсчета сумм S_2 и S_3 , а также дальнейшего упрощения выражения (20) для суммы длин цепей, проходящих через k -е ребро рассматриваемой сети, получаем

$$\begin{aligned} b_k(n, k) = & -0.5k^2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s) + \\ & + k(0.5m_c^2 + m_c + m_c m_{st}^s + 2.5m_{st}^s - 0.5m_{st}^l) + \\ & + 0.5m_c m_{st}^l (m_c + 3 + 2m_{st}^s) - 0.5m_c(m_c + 3 + 2m_{st}^s) + 3m_{st}^l m_{st}^s - 3m_{st}^s. \end{aligned} \quad (21)$$

Учитывая (21), согласно (2), получаем распределение пороговых значений сил связей в цепочке, соединяющей центральные узлы звезд

$$\begin{aligned} \varepsilon_k^* = & -0.5k^2 + \frac{m_c^2 + 2m_c + 2m_c m_{st}^s + 5m_{st}^s - m_{st}^l}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)} k + \\ & + \frac{m_c m_{st}^l (m_c + 3 + 2m_{st}^s) - m_c(m_c + 3 + 2m_{st}^s) + 6m_{st}^s (m_{st}^l - 1)}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)}, \end{aligned} \quad (22)$$

или

$$\begin{aligned} \varepsilon_k^* = & -0.5k^2 + \frac{m_c^2 + 2m_c + 2m_c m_{st}^s + 5m_{st}^s - m_{st}^l}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)} k + \\ & + \frac{(m_{st}^l - 1)[m_c(m_c + 3 + 2m_{st}^s) + 6m_{st}^s]}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)}. \end{aligned} \quad (23)$$

2. Ребра, не принадлежащие соединяющей «звезды» цепочке. Запишем сумму длин цепей, проходящих через ребро ζ_l (см. рис. 3):

$$\begin{aligned} b_{m_{st}^l} = & 1 + 2(m_{st}^l - 1) + [3 + \dots + (m_c + 2)] + (m_c + 3)(m_{st}^s - 1) = \\ = & 0.5m_c^2 + 1.5m_c - 4 + 2m_{st}^l + (m_c + 3)m_{st}^s \end{aligned} \quad (24)$$

Аналогично, для ребра ζ_s получаем

$$b_{m_{st}^s} = 0.5m_c^2 + 1.5m_c - 4 + 2m_{st}^s + (m_c + 3)m_{st}^l. \quad (25)$$

В результате, согласно (2), пороговые значения сил связи определяются как

$$\varepsilon_{m_{st}^{l,s}}^* = \frac{m_c^2 + 3m_c - 8 + 4m_{st}^{l,s} + 2(m_c + 3)m_{st}^{s,l}}{2(m_c + m_{st}^l + m_{st}^s)}. \quad (26)$$

■

Библиографический список

1. Anischenko V.S., Vadivasova T.E., Postnov D.E., and Safonova M.A. Synchronization of chaos // Int. J. Bifurcation Chaos Appl. Sci. Eng. 1992. Vol. 2. P. 633.
2. Parmananda P. Generalized synchronization of spatiotemporal chemical chaos // Phys. Rev. E. 1997. Vol. 56. P. 1595.
3. Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Селверстон А., Баженов М.В., Хуэрта Р., Суцук М.М., Рубчинский Л.Л. Синхронизация в нейронных ансамблях // Успехи физических наук. 1996. Т. 166, № 4. С. 363.

4. *Belykh I., Lange E., and Hasler M.* Synchronization of bursting neurons: what matters in the network topology // *Phys. Rev. Lett.* 2005. Vol. 94. P. 188101.
5. *Zhou C. and Kurths J.* Noise-induced synchronization and coherence resonance of a Hodgkin–Huxley model of thermally sensitive neurons // *Chaos.* 2003. Vol. 13. P. 401.
6. *Gray C.M., König P., Engel A.K., and Singer W.* Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties // *Nature.* 1989. Vol. 338. P. 334.
7. *Stopfer M., Bhagavan S., Smith B.H., and Laurent G.* Impaired odour discrimination on desynchronization of odour-encoding neural assemblies // *Nature.* 1997. Vol. 390. P. 70.
8. *Steinmetz P.N., Roy A., Fitzgerald P.J., Hsiao S.S, Johnson K.O., and Niebur E.* Attention modulates synchronized neuronal firing in primate somatosensory cortex // *Nature.* 2000. Vol. 404. P. 187.
9. *Hodgkin A.L. and Huxley A.F.* A quantitative description of membrane current and its application conduction and excitation in nerve // *J. Physiology.* 1952. Vol. 117. P. 500.
10. *Keener J. and Sneyd J.* *Mathematical Physiology.* Berlin: Springer Verlag, 1998.
11. *Belykh V.N., Belykh I.V., Hasler M.* Connection graph stability method for synchronized coupled chaotic systems // *Physica D.* 2004. Vol. 195. P. 159.
12. *Блум Ф., Лейзерсон А., Хофстедтер Л.* Мозг, разум и поведение Москва: Мир, 1988.
13. *Belykh I.V., Hasler M., Lauret M., Nijmeijer H.* Synchronization and graph topology // *Int. J. Bif. and Chaos.* 2005. Vol. 15. P. 3423.
14. *Белых В.Н., Панкратова Е.В.* Хаотическая синхронизация в ансамблях связанных нейронов, моделируемых системой ФитцХью–Ринцеля // *Изв. вузов. Радиофизика.* 2006. Т. 49. С. 910.
15. *Pankratova E.V., Belykh V.N., and Mosekilde E.* Role of the driving frequency in a randomly perturbed Hodgkin–Huxley neuron with suprathreshold forcing // *Europ. Phys. J. B.* 2006. P. 00401.
16. *Rosenblum M.G., Pikovsky A.S., and Kurths J.* From phase to lag synchronization in coupled chaotic oscillators // *Phys. Rev. Lett.* 1997. Vol.78. P. 4193.
17. *Toral R., Mirasso C.R., Hernandez-Garcia E., and Piro O.* Analytical and numerical studies of noise-induced synchronization of chaotic systems // *Chaos.* 2001. Vol.11. P. 665.
18. *Jensen R.V.* Synchronization of randomly driven nonlinear oscillators // *Phys. Rev. E.* 1998. Vol. 58. P. 6907.
19. *Пиковский А., Розенблум М., Куртс Ю.* Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. Москва: Техносфера, 2003.
20. *Belykh V.N. and Pankratova E.V.* Synchronization and control in ensembles of periodic and chaotic neuronal elements with time dependent coupling // *Proceedings of 3rd IFAC Workshop «Periodic Control Systems» PSYCO-07, 2007.*
21. *Belykh V.N., Pankratova E.V., and Mosekilde E.* Dynamics and synchronization of

noise perturbed ensembles of periodically activated neuron cells // Int. J. Bif. Chaos. 2008 (in press).

22. *Belykh V.N., Belykh I.V., Hasler M.* Blinking model and synchronization in small-world networks with a time-varying coupling // *Physica D.* 2004. Vol. 195. P. 188.

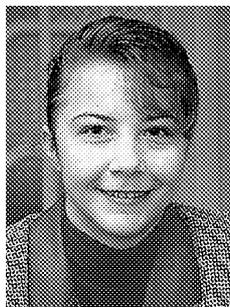
*Волжская государственная
академия водного транспорта,
Нижний Новгород*

*Поступила в редакцию 29.10.2007
После доработки 12.02.2008*

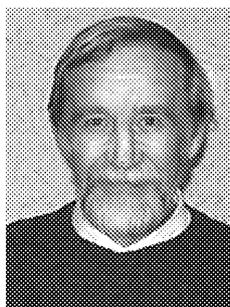
THE PECULIARITIES OF TRANSITION TO COMPLETE SYNCHRONIZATION IN NETWORKS OF HODGKIN–HUXLEY ELEMENTS

E.V. Pankratova, V.N. Belykh

In this paper we consider various networks of mutually coupled identical Hodgkin–Huxley systems. The peculiarities of transition to complete synchronization in networks subjected to suprathreshold periodic driving and common random forcing are examined both theoretically and through numerical simulation. The conditions for global stability of complete synchronization in networks of two «star»-coupled structures are obtained within the framework of connection graph stability method. Various scenarios determining the increase of the number of elements in such ensembles are considered. The behavior of the coupling strength necessary to achieve complete synchronization in the presence of random forcing is examined.



Панкратова Евгения Валерьевна – родилась в 1981 году в Горьком, окончила радиофизический факультет Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского в 2004 году. На данный момент аспирант кафедры математики Волжской государственной академии водного транспорта. Область научных интересов: динамический хаос, бифуркации, случайные процессы, синхронизация.
E-mail: pankratova@aqu.sci-nnov.ru.



Белых Владимир Николаевич – родился в 1943 году в Горьковской области, окончил радиофизический факультет Горьковского университета в 1966 году. Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в ГГУ (1972) и доктора физико-математических наук (1985) по специальности дифференциальные уравнения и математическая физика. Лауреат премии ленинского комсомола (1974). Заслуженный деятель науки Российской Федерации (1993), соросовский профессор (1995). Заведующий кафедрой математики Волжской государственной академии водного транспорта, действительный член Академии транспорта Российской Федерации. Область научных интересов: динамический хаос, теория бифуркаций динамических систем, теория колебаний, синхронизация, радиофизика. Опубликовал более 200 научных работ по указанным выше направлениям.
E-mail: belykh@aqu.sci-nnov.ru