



ЭФФЕКТЫ ФАЗОВОЙ ПЕРЕУСТАНОВКИ В АНСАМБЛЯХ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ НЕЙРОНОВ ФИТЦХЬЮ–НАГУМО

Д.В. Касаткин

Приводятся результаты исследования явления автопереустановки фазы колебаний в ансамблях взаимодействующих модельных нейронов с различной геометрией связей (локальных и глобальных). Показано, что в результате воздействия на один из нейронов ансамбля одиночного стимула-импульса фаза колебаний взаимодействующих нейронов переустанавливается к значению, определяемому амплитудой и длительностью импульса и не зависящему от начальных фаз. Получены условия на параметры внешнего воздействия (амплитуда, длительность импульса), при которых эффект фазовой переустановки реализуется в ансамбле взаимодействующих элементов. Исследовано влияние на параметры внешнего воздействия величины межэлементных связей. Определены зависимости установившейся фазы колебаний элементов ансамбля от параметров стимула.

Ключевые слова: Фазовая авто-переустановка, нейронный ансамбль, локальные и глобальные связи.

Введение

Типичным свойством различных нейронных систем является формирование структур колебательной активности, играющих важную роль в функционировании этих систем. Например, такие структуры в виде фазовых кластеров различной пространственной конфигурации определяют шаблоны мышечных сокращений в системе моторного контроля [1,2] или наблюдаются в сигналах ЭЭГ головного мозга [3–5]. Поэтому исследование ансамблей взаимодействующих модельных нейронов, позволяющих описать и объяснить основные механизмы формирования спонтанных и стимул-индуцированных структур активности, наблюдаемых в живых нейронных системах, является очень интересной и важной задачей. Решение данной задачи позволит лучше понять базовые принципы функционирования таких систем.

Одним из известных в настоящее время механизмов, обеспечивающих формирование и поддержание фазовых кластеров, является эффект фазовой переустановки. Этот эффект был обнаружен нейрофизиологами при исследовании нейронов нижних олив, входящих в оливо-мозжечковую систему. Было показано, что в ответ на воздействие внешнего стимула подпороговые колебания нейронов нижних олив изменяют

свою фазу, переустанавливаясь в синфазные [6]. При этом значение новой установившейся фазы не зависит от момента прихода стимула и определяется только параметрами самого стимула. Динамический механизм данного явления был детально изучен в работах [7–9]. В этих работах предложена математическая модель, позволяющая описать основные режимы активности отдельного нейрона нижних олив, и на основе введенной модели объяснен эффект фазовой переустановки. На основе этого эффекта можно формировать в ансамбле невзаимодействующих нейронов фазовые кластеры заданной пространственной конфигурации [8] благодаря выбору соответствующей амплитуды стимула, который воздействует на каждый конкретный нейрон. Состояние, когда нейроны не связаны, не является постоянным и может смениться на состояние, которое характеризуется наличием взаимодействия нейронов друг с другом. Заметим, что нейроны нижних олив взаимодействуют с другими нейронами посредством электрических синапсов.

В этой статье исследуется влияние связи между нейронами нижних олив на эффект фазовой автоперустановки. Мы рассмотрим характерные особенности данного явления на примере ансамблей электрически связанных модельных нейронов как с локальным (взаимодействие с ближайшими соседями), так и глобальным (каждый взаимодействует с каждым) типами связи. Для моделирования собственной динамики нейронов будем использовать, аналогично [8], модель ФитцХью–Нагумо.

Динамические процессы в рассматриваемых моделях нейронных ансамблей описываются следующими уравнениями:

для случая локального характера взаимодействия между нейронами

$$\begin{aligned}\dot{u}_j &= f(u_j) - v_j + d(u_{j-1} - 2u_j + u_{j+1}), \\ \dot{v}_j &= \varepsilon_j(u_j - I - \delta(j, l)I_{ext}(t))\end{aligned}\quad (1)$$

и для случая ансамблей глобально связанных нейронов

$$\begin{aligned}\dot{u}_j &= f(u_j) - v_j + d \sum_{k=1}^N (u_k - u_j), \\ \dot{v}_j &= \varepsilon_j(u_j - I - \delta(j, l)I_{ext}(t)),\end{aligned}\quad (2)$$

$$j = 1, 2, \dots, N, \quad u_0(t) \equiv u_1(t), \quad u_{N+1}(t) \equiv u_N(t),$$

где

$$f(u_j) = u_j(u_j - a)(1 - u_j), \quad \delta(j, l) = \begin{cases} 0, & j \neq l, \\ 1, & j = l. \end{cases}\quad (3)$$

Здесь j – номер элемента (нейрона); N – число элементов, образующих ансамбль; переменная u_j качественно описывает динамику мембранного потенциала j -го нейрона ансамбля; v_j – совокупность действия всех ионных токов, проходящих через мембрану этого нейрона и отвечающих за восстановление состояния покоя мембраны. Параметр I задает уровень деполяризации нейрона; ε_j – параметр, определяющий характерные временные масштабы импульса возбуждения; d характеризует величину взаимодействия между нейронами. Сигнал $I_{ext}(t)$ описывает действие внеш-

него стимула в виде прямоугольного импульса определенной амплитуды и длительности, а функция $\delta(j, l)$ задает номер элемента l , на который оказывается внешнее воздействие.

Будем рассматривать ансамбли, элементы которых в отсутствие связей ($d = 0$) находятся в режиме так называемых подпороговых колебаний [7]. Парциальный элемент характеризуется простой индивидуальной динамикой [8], определяемой наличием в фазовом пространстве отдельного элемента неустойчивого состояния равновесия и устойчивого предельного цикла. При наличии связей ($d \neq 0$) и в отсутствие внешнего воздействия ($I_{ext}(t) = 0$) элементы ансамбля также демонстрируют колебательную активность в форме подпороговых колебаний. При этом наличие связей приводит к взаимной синхронизации колебаний элементов ансамбля. В ансамбле устанавливается режим, при котором элементы совершают колебания с одинаковой частотой, а разность фаз колебаний элементов ансамбля близка к нулю.

1. Переустановка фазы в ансамбле взаимосвязанных элементов с локальным типом взаимодействия

Исследуем влияние локальных связей между элементами на эффект фазовой переустановки. Для этого рассмотрим динамику неавтономной системы (1), ограничившись случаем малого ансамбля $N = 3$. Зафиксируем для определенности следующие значения параметров системы: $a = 0.01$, $I = 0.01$, $\varepsilon_1 = 0.02$, $\varepsilon_2 = 0.0201$, $\varepsilon_3 = 0.0198$. Параметры системы (1) выбираются таким образом, чтобы элементы ансамбля совершали квазисинусоидальные колебания [8, 9], которые можно интерпретировать как подпороговые колебания нейрона. Заметим, что механизм фазовой переустановки для отдельного элемента связан с сильным сжатием фазового объема вследствие релаксационного характера системы, поэтому и в данном случае выбираем параметры $\varepsilon_i \ll 1$ ($i = 1, 2, 3$). Кроме того, рассмотрим более общий случай, когда объединяемые элементы имеют небольшую расстройку по параметру. Таким образом, мы объединяем в ансамбль элементы не являющиеся идентичными и в отсутствие связи совершающие колебания сравнительно малой амплитуды (подпороговые колебания) с незначительно различающимися периодами. Включение связи приводит к тому, что все элементы начинают совершать колебания (по форме напоминающие колебания отдельного элемента) с одинаковым периодом. В фазовом пространстве данному режиму соответствует устойчивый предельный цикл с некоторым периодом T . Для дальнейшего рассмотрения определимся с методом вычисления относительной фазы колебаний элементов ансамбля. С этой целью введем в рассмотрение в качестве опорного сигнала некоторый периодический сигнал $u_{ref}(t)$, период которого совпадает с периодом предельного цикла T , определяющего режим подпороговых колебаний взаимодействующих элементов ансамбля (1). Относительную фазу колебаний будем определять следующим образом:

$$\vartheta = 2\pi \frac{t_u - t_{u_{ref}}}{T}, \quad (4)$$

где $t_{u_{ref}}$ и t_u – моменты времени, отвечающие максимумам опорного сигнала и одного из элементов ансамбля. Для вычисления фазы можно выбрать колебания любого

из элементов ансамбля, поскольку в системе реализуется режим, когда колебания элементов синфазны. Для определенности будем отсчитывать относительную фазу по колебаниям первого элемента u_1 .

При исследовании влияния связи на эффект автопереустановки фазы на один из нейронов (элемент с номером l) подавался внешний сигнал в виде прямоугольного импульса с амплитудой I_{st} и длительностью τ . Моменты поступления импульса совпадают с максимумом опорного сигнала. После прекращения действия стимула и завершения процесса установления амплитуда и частота колебаний возвращаются к значениям, определяемым невозмущенным предельным циклом, и после этого измеряется фаза колебаний ансамбля способом, изложенным выше. В результате воздействия стимула фаза колебаний изменяет свое значение от начального ϑ_1 к некоторому новому значению ϑ_2 . На рис. 1, *a* представлен этот процесс для ансамбля (1) трех взаимодействующих элементов-нейронов при внешней стимуляции первого элемента ($l = 1$).

Рассмотрим как происходит процесс фазовой переустановки в фазовом пространстве системы (1). Исследуемая система имеет единственное состояние равновесия в точке $O(I, f(I), I, f(I), I, f(I))$, которое при выбранных значениях параметров является неустойчивым. Наличие малых параметров позволяет разделить фазовое пространство системы на области быстрых и медленных движений. В зависимости от параметров, движение системы (1) либо локализовано в области медленных движений, либо состоит из участков, принадлежащих областям быстрых и медленных движений. В отсутствие стимула ($I_{ext}(t) = 0$) существует устойчивый предельный цикл (отвечает подпороговым колебаниям элементов), определяемый медленными движениями системы. Положение изображающей точки на предельном цикле, существующем в системе при $I_{ext}(t) = 0$, отвечает соответствующему значению фазы колебаний элементов ансамбля. Рассмотрим процесс преобразования кривой, представляющей проекцию предельного цикла на плоскость фазовых переменных первого элемента при воздействии на систему прямоугольного импульса (рис. 1, *б*). В течение времени действия стимула динамика ансамбля описывается автономной системой (1) с эффективным параметром деполяризации первого нейрона $I + I_{st}$. Амплитуда импульса I_{st} выбирается таким образом, что динамика системы (1) определяется наличием в фазовом пространстве состояния равновесия $O(I + I_{st}, f(I + I_{st}) - dI_{st}, I, f(I) + dI_{st}, I, f(I))$, которое становится устойчивым. Это условие выполняется как в области положительных, так и отрицательных значений I_{st} при превышении некоторого значения эффективного параметра деполяризации ($I + I_{st}$). За время действия стимула $t \in (0, \tau)$ траектории системы будут стремиться к устойчивому состоянию равновесия. Образ исходной кривой, отвечающей проекции предельного цикла, в момент окончания импульса будет определяться некоторой замкнутой кривой при $t = \tau$. После завершения действия импульса $t > \tau$ динамика системы определяется исходным параметром деполяризации первого нейрона I , и образ кривой продолжает эволюционировать по траекториям невозмущенной системы (1). При движении вдоль устойчивых областей (по отношению к быстрым движениям $v_i = v_i^0 = \text{const}$, $i = 1, 2, 3$) многообразия медленных движений происходит сжатие образа. Об этом свидетельствует вид замкнутых кривых при $t = 1.5T$, $t = 2.4T$, $t = 2.6T$. В результате исходный образ возвращается в окрестность устойчивого предельного цикла ($t = 6T$). Процесс, приведенный на рис. 1, *б*, повторяет поведение одного элемента [9]. Таким образом, механизм фазовой переустановки в

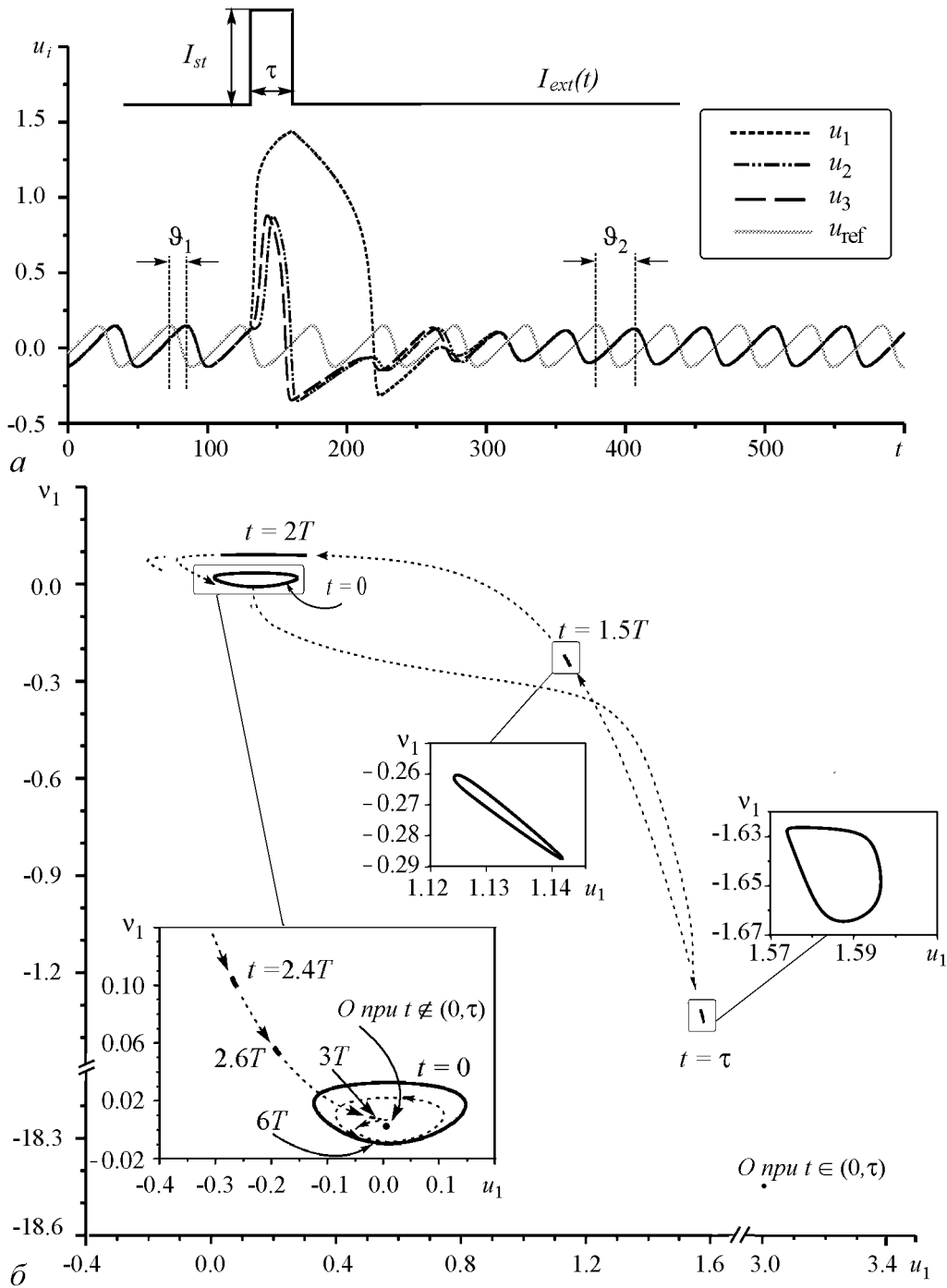


Рис. 1. *a* – временные реализации колебаний трех элементов ансамбля (1) и опорного колебания $u_{ref}(t)$ при воздействии стимула-импульса на первый элемент ансамбля: (----) u_1 , (-.-.-) u_2 , (—) u_3 , (—) u_{ref} . *b* – преобразование замкнутой кривой, отвечающей проекции предельного цикла на плоскость (u_1, v_1) . Последовательность мгновенных снимков 500 начальных условий, равномерно распределенных по предельному циклу при $t = 0$. Параметры: $d = 0.1$, $I_{st} = 3$, $\tau = 0.7T$

ансамблях взаимодействующих элементов, как и в случае парциального элемента, связан с наличием в фазовом пространстве областей с сильным сжатием фазового объема вследствие релаксационного характера системы ($\varepsilon_j \ll 1, j = \overline{1, N}$).

Наличие в системе (1) эффекта фазовой переустановки означает, что при воздействии внешнего стимула на ансамбль, характеризуемый любым значением фазы ϑ_1 , выбранным в интервале $[0, 2\pi]$, фаза установившихся колебаний ϑ_2 будет одинаковой. Для иллюстрации такого поведения построим отображение фазы, полученное в результате действия последовательности импульсов, синхронизованных по времени с максимумом опорного сигнала и с достаточно большим интервалом следования (достаточным, чтобы траектория вернулась к предельному циклу невозмущенной системы (1))

$$\vartheta_{i+1} = \Pi(\vartheta_i), \quad (5)$$

где ϑ_i – фаза колебаний на момент прихода i -го стимула. Отображение (5) является отображением окружности и определено на интервале $[0, 2\pi]$. На рис. 2 приведен ряд кривых фазового отклика, определяемых функцией Π (нормированной на 2π) и построенных для различных значений связи d и элементов ансамбля l , на которые поступает внешнее воздействие.

Каждая кривая отображения (5), приведенная на рис. 2, имеет единственную неподвижную точку. Координаты этих неподвижных точек определяют фазу, установившуюся в системе (1) в результате действия последовательности импульсов, и зависят от параметров стимула. Представленные зависимости демонстрируют, что в результате действия внешнего стимула с фиксированными характеристиками ($I_{st} = 3, \tau = 0.7T$) любые начальные фазы колебаний из интервала $[0, 2\pi]$ отображаются в некоторую окрестность $\delta\vartheta$ неподвижной точки. Величина $\delta\vartheta$ показывает результат действия отображения (5) на интервал $[0, 2\pi]$ и определяет одну из характеристик исследуемого эффекта – точность переустановки фазы. Нетрудно заметить, что интервал $\delta\vartheta$ изменяется в зависимости от величины связи и порядкового номера элемента ансамбля, на который подается внешнее воздействие, и при определенных условиях $\delta\vartheta \rightarrow 0$, а функция фазового отклика близка к константе.

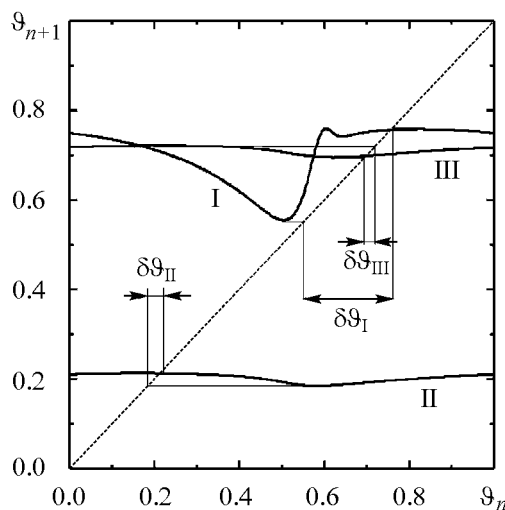


Рис. 2. Отображение фазы при внешней стимуляции системы (1) нормированное на 2π . Стимул: $I_{st} = 3.0, \tau = 0.7T$; I: $d = 0.1, l = 1$; II: $d = 0.2, l = 1$; III: $d = 0.1, l = 2$

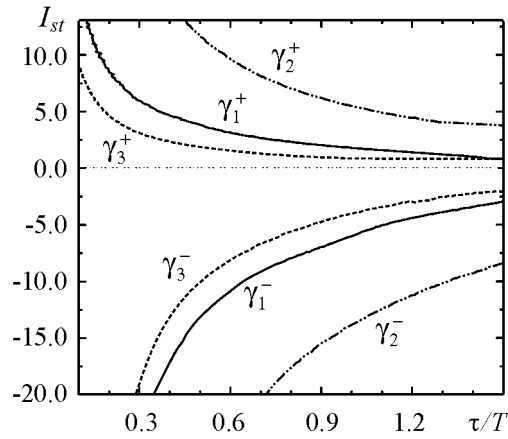


Рис. 3. Границы областей существования фазовой переустановки в ансамбле (1) на плоскости параметров внешнего стимула-импульса: (—) $d = 0.2, l = 1$; (-.-.-) $d = 0.1, l = 1$; (- - - -) $d = 0.1, l = 2$

Рассмотрим более подробно, как влияют на точность переустановки фазы параметры стимула (амплитуда, длительность импульса и номер элемента, на который поступает импульс) и величина связи. На рис. 3 представлен график, определяющий условия на параметры внешней стимуляции, при которых наблюдается эффект фазовой переустановки в системе (1). Кривые определяют границы областей параметров стимула, при воздействии которого на систему (1) разброс значений переустановленных фаз $\delta\vartheta$ не превышает 3% от диапазона изменения значений начальных фаз $[0, 2\pi]$. Выполнение условия $\delta\vartheta \leq 0.03$ будем считать достаточным критерием для существования эффекта фазовой переустановки в рассматриваемых ансамблях. Области параметров стимула, при которых наблюдается фазовая переустановка, расположены выше кривых γ_j^+ и ниже кривых γ_j^- ($j = 1, 2, 3$), отвечающих различным значениям параметров d и l . Анализируя представленные зависимости, можно отметить следующее: исследуемый эффект наблюдается как при стимуляции положительным, так и отрицательным импульсом; однако во втором случае требуется приложить импульс гораздо большей амплитуды и длительности. Кроме того, на требуемые параметры стимула также влияет величина связи между элементами. Увеличение связи приводит к сближению границ областей существования эффекта, то есть переустановка фазы наблюдается при действии импульса меньшей амплитуды и длительности. Данный факт подтверждает расположение границ существования эффекта, построенных для случая воздействия импульса, поступающего на первый элемент ансамбля (1) для различных значений связи. Еще большее влияние на данные характеристики эффекта оказывает выбор элемента ансамбля (1), на который подается внешнее воздействие. Для этого достаточно сравнить взаимное расположение кривых $\gamma_2^{+,-}$ и $\gamma_3^{+,-}$ на рис. 3, отвечающих значению связи $d = 0.1$ и различным значениям l .

Еще одной характеристикой исследуемого эффекта является зависимость установившейся фазы колебаний ансамбля от параметров стимула. На рис. 4 представлены зависимости разброса фаз $\delta\vartheta$ и значения установившейся фазы колебаний от амплитуды импульса (при фиксированной длительности $\tau = 0.5T$), поступающего во второй элемент ($l = 2$) ансамбля (1). Эти зависимости вычислены для 150 временных реализаций с начальными фазами, равномерно распределенными в ин-

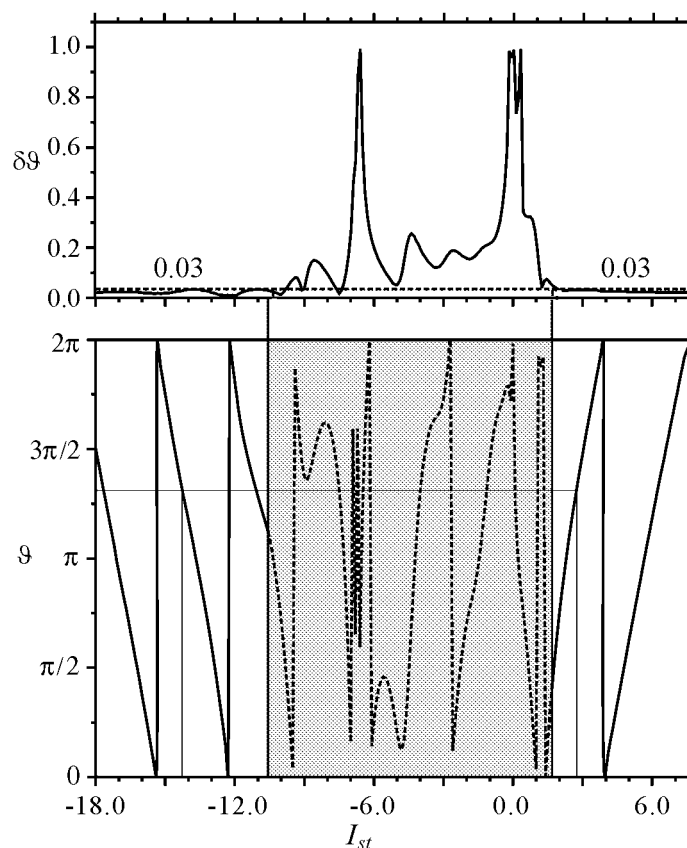


Рис. 4. Зависимости разброса фаз колебаний $\delta\theta$ (верхний график) и значения установившейся фазы колебаний (нижний график) от амплитуды импульса фиксированной длительности $\tau = 0.5T$, воздействующего на второй элемент ($l = 2$) ансамбля (1) при $d = 0.1$

тервале $[0, 2\pi]$. Заметим, что увеличение числа временных реализаций не влияет на результаты исследования характеристик эффекта. Верхний график свидетельствует, что при малой амплитуде импульса фазовой переустановки не происходит (серая область на нижнем графике), фаза остается распределенной в диапазоне значений, превышающем определенные нами 3% от интервала $[0, 2\pi]$. Для значений амплитуды I_{st} вне закрашенной области величины установившихся фаз сосредоточены в малой окрестности некоторого среднего значения, зависимость которого от амплитуды приведена на нижнем графике. Величина установившейся фазы может принимать любые значения в интервале $[0, 2\pi]$ в зависимости от амплитуды импульсного воздействия не зависимо от начальной фазы.

2. Переустановка фазы в ансамбле глобально связанных элементов

Рассмотрим теперь особенности эффекта фазовой переустановки в ансамбле трех глобально связанных элементов, динамика которого в этом случае описывается системой уравнений (2). При рассмотрении ансамбля глобально связанных элементов используется та же методика определения относительной фазы колебаний элементов ансамбля, что и введенная ранее для системы (1). Заметим, что для случая глобальных связей не имеет принципиального значения, на какой элемент посту-

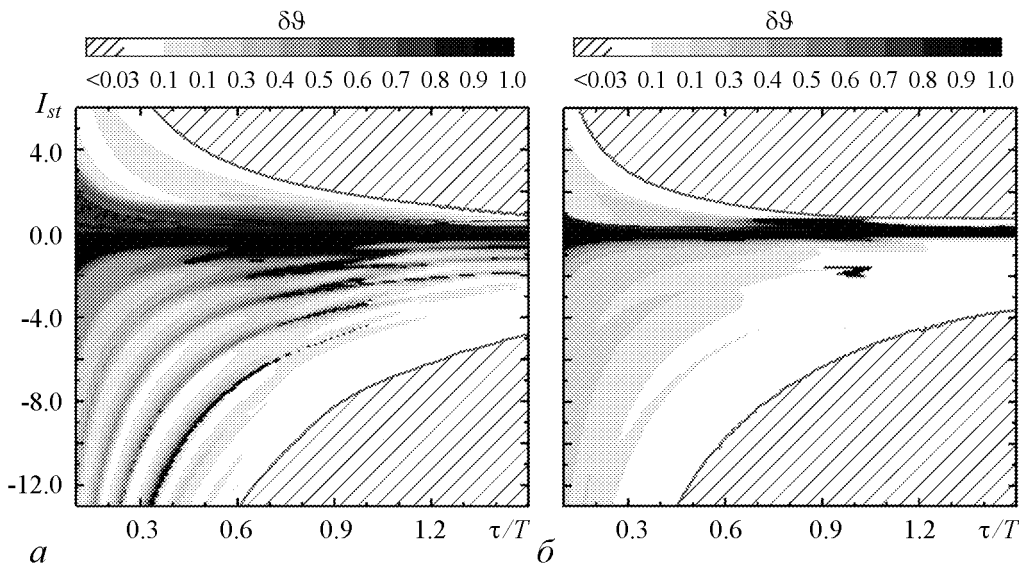


Рис. 5. Двухпараметрические диаграммы зависимости точности фазовой переустановки $\delta\vartheta$ от параметров стимула-импульса, действующего на один из элементов ансамбля (2) при: $d=0.05$ (а) и $d=0.1$ (б)

пает внешний стимул, поэтому далее для определенности считаем, что происходит стимуляция первого элемента $l = 1$. Будем рассматривать систему (2) при тех же значениях параметров, что и систему (1).

На рис. 5 приведены двухпараметрические диаграммы, иллюстрирующие зависимость точности фазовой переустановки ансамбля (2) для $N = 3$ от значений параметров импульса. Цветом задается значение величины $\delta\vartheta$ (точность переустановки) в соответствии со шкалой, приведенной на рисунке. Представленные диаграммы позволяют проследить динамику данной характеристики при изменении величин I_{st} и τ . Построение этих диаграмм проводилось на основе анализа 150 временных реализаций с начальными фазами колебаний элементов, равномерно распределенными в интервале $[0, 2\pi]$. Области существования эффекта, определяемые в соответствии с введенным ранее критерием ($\delta\vartheta < 0.03$), выделены штриховкой. Сравнение рис. 3 с рис. 5, б свидетельствует, что поведение границ этих областей качественно не изменилось по сравнению с системой (1), но поменялось их расположение в пространстве параметров импульса $(\tau/T, I_{st})$. Заметим, что при относительно малой амплитуде импульса фазовой переустановки не происходит, разброс установившихся после действия импульса фаз остается распределенным практически на весь интервал от 0 до 2π . При увеличении амплитуды импульса разброс установившихся фаз $\delta\vartheta$ уменьшается, и начиная с некоторого граничного значения выполняется условие фазовой переустановки ($\delta\vartheta < 0.03$). Причем, это граничное значение амплитуды тем меньше, чем больше длительность импульса и параметр связи d . Как и в случае локальных связей, переустановка может быть осуществлена положительным и отрицательным импульсом, при этом точность также выше для положительного импульса.

Исследуем теперь зависимость установившейся фазы от амплитуды и длительности стимула. На рис. 6 представлены такие зависимости от амплитуды импульса для трех различных значений τ . Нетрудно заметить, что при увеличении длительно-

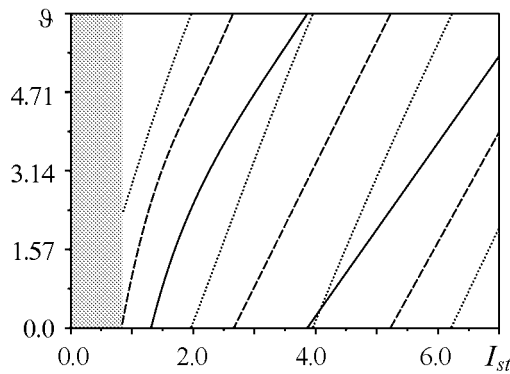


Рис. 6. Зависимость установившейся фазы колебаний элементов системы (2) от амплитуды импульса при $d = 0.1$ для трех различных значений длительности τ : (—) $0.5T$, (---) $0.7T$, (...) $0.9T$; серая область отвечает значениям параметров импульса, где нет фазовой переустановки

сти импульса закон изменения фазы с ростом амплитуды (в области существования эффекта) становится линейным, сужается интервал значений I_{st} , находясь внутри которого можно изменять величину установившейся фазы от 0 до 2π .

Проведем сравнительный анализ характеристик эффекта фазовой переустановки для ансамблей (1)-(2), состоящих из трех взаимодействующих элементов. Рис. 7 дает представление о взаимном расположении границ областей существования эффекта на плоскости параметров внешнего стимула для ансамблей (1)-(2), характеризующихся различными значениями параметра связи d . Анализируя зависимости для ансамблей с различным типом связи, можно отметить одно общее свойство: увеличение параметра связи d позволяет получить фазовую переустановку при стимуляции более слабым и коротким импульсом. Для этого достаточно сравнить взаимное расположение границ существования эффекта $\gamma_1^{+,-}$ и $\gamma_2^{+,-}$ для случая локальных связей, и $\gamma_3^{+,-}$ и $\gamma_4^{+,-}$ для глобально связанных элементов. Это объясняется тем, что при сильных связях система взаимодействующих элементов ведет себя как одно целое. Еще больше такое поведение усиливает наличие глобального типа связи, когда каждый элемент ансамбля взаимодействует с остальными. Данный факт находит свое подтверждение при сравнении взаимного расположения границ эффекта для систем (1) и (2) с одинаковыми значениями параметров (например, кривые $\gamma_1^{+,-}$ и $\gamma_3^{+,-}$ на

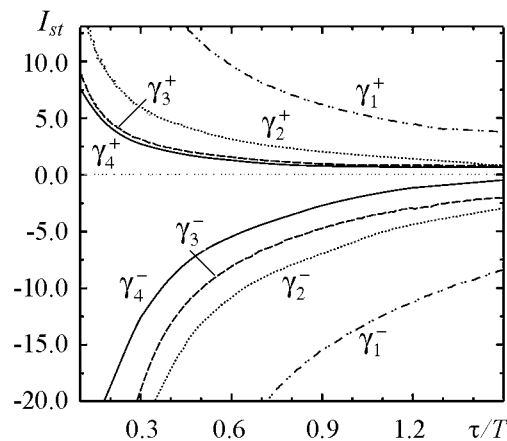


Рис. 7. Границы областей существования фазовой переустановки на плоскости параметров импульса для ансамблей трех локально и глобально связанных нейронов. Глобальные связи: (---) $d = 0.1$, (—) $d = 0.2$. Локальные связи: стимул ($l = 1$), (-.-.-) $d = 0.1$, (...) $d = 0.2$. Области существования эффекта фазовой переустановки: $I_{st} > \gamma_i^+(\tau)$, $I_{st} < \gamma_i^-(\tau)$, $i = \overline{1, 4}$

Рис. 8. Зависимость минимальной амплитуды импульса, обеспечивающего фазовую переустановку при увеличении числа элементов, образующих ансамбль (2) для трех фиксированных значений длительности импульса τ . Параметры: $a = 0.01$, $I = 0.01$, $\varepsilon_j = 0.02$, ($j = \overline{1, N}$), $d = 0.1$

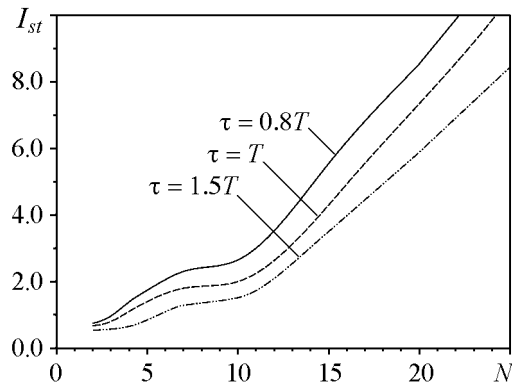


рис. 7). Следовательно, в данном случае при одних и тех же значениях параметров наличие глобальных связей позволяет получить эффект фазовой переустановки при воздействии на систему более слабым и коротким импульсом. Однако, как мы отмечали ранее, для ансамблей с локальными связями существенное значение играет то, на какой элемент подается внешнее воздействие. Так, например, при стимуляции второго элемента ($l = 2$) в ансамбле с локальными связями (при $d = 0.1$) границы областей существования эффекта фазовой переустановки совпадают с границами эффекта для ансамбля глобально связанных элементов при тех же значениях параметров (кривые $\gamma_3^{+, -}$). Таким образом, если воздействие оказывается на второй элемент ($l = 2$), то в случае ансамблей, состоящих из трех элементов, рассматриваемые типы связей являются равнозначными для наблюдаемого эффекта.

До этого все представленные результаты относились к случаю ансамблей, состоящих из трех взаимодействующих элементов. Далее мы рассмотрим, как влияет на характеристики исследуемого эффекта увеличение числа взаимодействующих элементов N , образующих ансамбль. Численное исследование моделей (1) и (2) для различных N показало, что данный эффект наблюдается не только в случае малых ансамблей ($N = 3$), но и в системах, состоящих из большего числа взаимодействующих элементов. Увеличение числа объединяемых элементов приводит к изменению условий на параметры стимула, обеспечивающие существование эффекта фазовой переустановки. Для достижения эффекта в ансамблях, образованных всего из нескольких десятков взаимодействующих элементов требуется существенно увеличить амплитуду и длительность воздействующих импульсов. При этом существенно возрастает время процессов установления исходного режима подпороговых колебаний после прекращения действия стимула. В качестве примера на рис. 8 приведены зависимости минимальной амплитуды возбуждающего стимула ($I_{st} > 0$), обеспечивающего фазовую переустановку, при увеличении числа элементов в ансамбле с глобальными связями. Представленные зависимости демонстрируют, что переход к большим ансамблям требует существенного увеличения амплитуды импульса для достижения исследуемого эффекта. При этом минимальное значение амплитуды воздействующего импульса тем выше, чем короче импульс. Еще большее увеличение параметров стимула (амплитуда, длительность) требуется при подавляющем импульсном воздействии ($I_{st} < 0$). При рассмотрении ансамблей с локальными связями с ростом числа элементов наблюдаются изменения, аналогичные тем, что

имеют место для ансамблей с глобальными связями. Для этих изменений характерно еще большее, по сравнению с глобальным типом взаимодействия, увеличение граничных значений параметров стимула, обеспечивающих эффект. Для больших ансамблей локально связанных элементов ($N > 3$) варьирование номера стимулируемого элемента не позволяет значительно снизить требования на параметры стимула, обеспечивающие наличие эффекта, как это было для случая $N = 3$. Одним из возможных способов достижения эффекта в большом ансамбле, состоящем даже из сотен элементов, является воздействие достаточно длительным импульсом (несколько периодов колебаний), чтобы траектория успела как можно ближе подойти к устойчивому состоянию равновесия (существует в системе на протяжении времени действия стимула).

Заключение

В работе исследовано явление фазовой переустановки в ансамблях взаимодействующих элементов-нейронов ФитцХью–Нагумо с локальным и глобальным типом взаимодействия. Показано, что при воздействии на ансамбль взаимодействующих элементов импульсом наблюдается переустановка фазы колебаний элементов к значению, не зависящему от начальной фазы (на момент прихода стимула-импульса) и определяемому только параметрами самого импульса. Механизм фазовой переустановки в ансамблях взаимодействующих элементов, как и в случае отдельного элемента, связан с наличием в фазовом пространстве областей с сильным сжатием фазового объема вследствие релаксационного характера системы. Изучены зависимости характеристик эффекта – значение установившейся фазы и точность ее установки – от величины взаимодействия и параметров стимула. Фазовая переустановка имеет место как для положительной амплитуды импульса ($I_{st} > 0$), так и для отрицательной ($I_{st} < 0$). Однако во втором случае для достижения необходимой точности эффекта ($\delta\vartheta < 0.03$) требуется импульс с большим значением амплитуды и длительности. Точность фазовой переустановки при фиксированных параметрах внешнего воздействия выше для ансамблей, характеризуемых более высоким значением величины межэлементного взаимодействия. Установлено, что в случае локального характера взаимодействия эта характеристика также зависит от элемента, на который оказывается внешняя стимуляция. Для переустановки фазы не требуется подавать импульс на каждый элемент ансамбля. Достаточно воздействия стимула-импульса на один из элементов ансамбля.

Эффект фазовой автоперустановки позволяет получить синхронизацию и формирование фазовых кластеров в нейронной сети, состоящей из нескольких одинаковых групп взаимодействующих между собой нейронов. Элементы взаимодействуют между собой внутри отдельно взятой группы и не связаны с элементами других групп. При одновременном воздействии на один элемент из каждой группы стимулирующим импульсом одинаковой амплитуды, происходит переустановка фазы колебаний элементов в каждой группе к одному и тому же значению, то есть получаем синхронизацию колебаний элементов всей сети. Благодаря соответствующему подбору параметров импульсов (например, амплитуды) можно переустановить фазу

колебаний элементов каждой группы к требуемому значению, таким образом сформировав в сети фазовые кластеры наперед заданной конфигурации. Для формирования кластеров в этом случае достаточно подать импульсы с соответствующими амплитудами в один из элементов каждой группы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (гранты 06-02-16137, 07-02-01404), гранта Президента РФ для поддержки молодых ученых (МК-4659.2007.2).

Библиографический список

1. *Llina's R. I of the Vortex: From Neurons to Self.* MIT Press. Cambridge, Massachusetts. 2001.
2. *Welsh J.P., Lang E.J., Sugihara I., Llina's R.* Dynamic organization of motor control with the olivocerebellar system // *Nature.* 1995. Vol. 374. P. 453.
3. *Ito J., Nikolaev A.R., van Leeuwen C.* Spatial and temporal structure of phase synchronization of spontaneous alpha EEG activity // *Biological Cybernetics.* 2005. Vol. 92. P. 54.
4. *Bhattacharya J., Petsche H., Feldmann U., Rescher B.* EEG gamma-band phase synchronization between posterior and frontal cortex during mental rotation in humans // *Neuroscience Letters.* 2001. Vol. 311. P. 29.
5. *Gong P., Nikolaev A.R., van Leeuwen C.* Scale-invariant fluctuations of the dynamical synchronization in human brain electrical activity // *Neuroscience Letters.* 2003. Vol. 336. P. 33.
6. *Leznik E., Makarenko V.I., Llina's R.* Electrotonically mediated oscillatory patterns in neuronal ensembles: An in vitro voltage-dependent dye-imaging study in the inferior olive // *J. Neuroscience.* 2002. Vol. 22. P. 2804.
7. *Kazantsev V.B., Nekorkin V.I. et al.* Self-referential phase reset based on inferior olive oscillator dynamics // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. Vol. 101, № 52. P. 18183.
8. *Казанцев В.Б., Некоркин В.И.* Фазово-управляемые колебания в нейродинамике // *Нелинейные волны – 2004 / Ред. А.В. Гапонов-Грехов, В.И. Некоркин.* Нижний Новгород: ИПФ РАН, 2005.
9. *Некоркин В.И., Казанцев В.Б.* Фазовая авто-переустановка и колебательные структуры активности в автогенераторных моделях нейронных систем // *Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика.* 2005. Т. 13, № 4. С. 56.

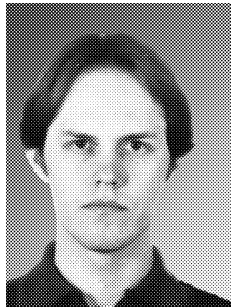
Поступила в редакцию 2.05.2008
После доработки 4.02.2009

THE PHENOMENON OF SELF-REFERENTIAL PHASE RESET IN ENSEMBLES OF INTERACTING FITZHUGH–NAGUMO NEURONS

D.V. Kasatkin

The phenomenon of self-referential phase reset are investigated in ensembles of interacting FitzHugh–Nagumo neurons with different topology of couplings. It is shown that the reset phase of neurons oscillation is independent of the initial phase and is defined by the stimulus parameters. This process does not require direct influence on all elements of the ensemble and takes place when stimulus is applied to one of the interacting neurons only. The influence of inter-neuron couplings and stimulus parameters on ensemble dynamics and phase reset phenomenon is studied.

Keywords: Self-referential phase reset, neural network, local and global couplings.



Касаткин Дмитрий Владимирович – родился в 1978 году в Нижнем Новгороде, окончил радиофизический факультет Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского (2001). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (2004, ННГУ). С 2002 года работает в Институте прикладной физики РАН. Область научных интересов – теория нелинейных колебаний и волн, динамический хаос, нейродинамика. Имеет более 30 научных публикаций по указанным направлениям.

E-mail: kasatkin@neuron.appl.sci-nnov.ru
Институт прикладной физики РАН
603950, Нижний Новгород, ул. Ульянова, 46