



**Влияние электрической связи
на динамику ансамбля нейроноподобных элементов
с синаптическими тормозящими связями**

Т. А. Леванова¹, А. О. Казаков^{2,1}, А. Г. Коротков¹, Г. В. Осипов¹

¹ Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского
Россия, 603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23

² Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики»
Россия, 603155 Нижний Новгород, ул. Большая Печерская, д. 25/12
E-mail: tatiana.levanova@itmm.unn.ru, kazakovdz@yandex.ru,
koralg81@gmail.com, osipov@vmk.unn.ru

Автор для переписки Леванова Татьяна Александровна, tatiana.levanova@itmm.unn.ru
Поступила в редакцию 29.03.2018, принята к публикации 23.05.2018

Тема. Феноменологическая модель ансамбля трех нейронов, связанных химическими (синаптическими) и электрическими связями. Каждый нейрон моделируется одним осциллятором ван дер Поля. **Цель.** Изучение влияния силы электрической связи и частотной расстройки между элементами на режим последовательной активности, наблюдающийся в ансамбле нейроноподобных элементов с химическими тормозящими связями. **Метод.** Исследование проводится с использованием аналитических методов нелинейной динамики и компьютерного моделирования. **Результаты.** Показано, что введение сколь угодно малых электрических связей в ансамбль осцилляторов ван дер Поля с химическими (синаптическими) тормозящими связями приводит к разрушению устойчивого гетероклинического контура между седловыми циклами. Обнаружено, что неидентичность элементов (при отсутствии электрических связей) не приводит к разрушению указанного гетероклинического контура, что, в общем, не характерно для подобных систем. **Обсуждение.** Исследованный ансамбль нейроноподобных элементов предлагается рассматривать в качестве феноменологической модели нейронной сети. Такой подход имеет свои преимущества: здесь возможно исследовать низкоразмерные нейронные модели и воспроизводить основные эффекты, наблюдающиеся в более сложных моделях, например, в биологически реалистичной модели Ходжкина–Хаксли, а также в реальных экспериментах.

Ключевые слова: нейрон, химическая связь, электрическая связь, осциллятор ван дер Поля, гетероклинический контур.

[https://doi.org/ 10.18500/0869-6632-2018-26-5-101-112](https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-5-101-112)

Образец цитирования: Леванова Т.А., Казаков А.О., Коротков А.Г., Осипов Г.В. Влияние электрической связи на динамику ансамбля нейроноподобных элементов с синаптическими тормозящими связями // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2018. Т. 26, № 5. С. 101–112. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-5-101-112>

The impact of electrical couplings on the dynamics of the ensemble of inhibitory coupled neuron-like elements

T. A. Levanova¹, A. O. Kazakov^{2,1}, A. G. Korotkov¹, G. V. Osipov¹

¹ National research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod
23, Gagarin ave., 603950 Nizhny Novgorod, Russia

² National research university «Higher school of economics»
25/12, Bolshaya Pecherskaya str., 603155 Nizhny Novgorod, Russia
E-mail: tatiana.levanova@itmm.unn.ru, kazakovdz@yandex.ru,
koralg81@gmail.com, osipov@vmk.unn.ru

Correspondence should be addressed to Levanova Tatiana A., tatiana.levanova@itmm.unn.ru
Received 29.03.2018, accepted for publication 23.05.2018

Topic. The phenomenological model of ensemble of three neurons coupled by chemical (synaptic) and electrical couplings is studied. Single neuron is modeled by van der Pol oscillator. **Aim** of work is to study of influence of coupling strength and frequency detuning between elements in the case of regime of sequential activity that is observed in ensemble of neuron-like elements with chemical inhibitory couplings. **Method.** The research is made with usage of analytical methods of nonlinear dynamics and computer modeling. **Results.** It was shown that adding of arbitrarily small electrical coupling to ensemble of van der Pol oscillators with chemical synaptic inhibitory couplings leads to the destruction of a stable heteroclinic contour between saddle limit cycles. It was also shown that nonidentity of elements (while electrical couplings are absent) do not lead to destruction of heteroclinic contour. This situation, in general, is not typical for such systems. **Discussion.** We suggest to consider the ensemble of elements as phenomenological model of neuronal network. Such approach has the following advantage: it is possible to study low-dimensional neuronal models and reproduce the main effects that are observed in more complex models, for example, in biologically realistic model of Hodgkin–Huxley and also in real experiments.

Key words: neuron, chemical coupling, electrical coupling, van der Pol oscillator, heteroclinic contour.

[https://doi.org/ 10.18500/0869-6632-2018-26-5-101-112](https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-5-101-112)

Reference: Levanova T.A., Kazakov A.O., Korotkov A.G., Osipov G.V. The impact of electrical couplings on the dynamics of the ensemble of inhibitory coupled neuron-like elements. *Izvestiya VUZ, Applied Nonlinear Dynamics*, 2018, Vol. 26, Issue 5, P. 101–112. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-5-101-112>

Введение

В последние несколько лет активно развивается новая область медицины – биоэлектрическая медицина [1], которая опирается на использование электрического воздействия на организм вместо химического (медикаментозного) воздействия. Мишенью электрического воздействия являются, главным образом, нервные волокна, при этом сигналы доставляются на них с помощью имплантов или носимых устройств. Причины такого интереса к этой области связаны как с быстрым совершенствованием техники (в числе факторов можно отметить появление биосовместимой мягкой электроники, быстрый рост производительности вычислений, малые размеры устройств [2]), так и с ограниченными успехами фармакологии в лечении неврологических расстройств медикаментозными средствами. В этой связи также стоит отметить, что в ближайшие десятилетия проблема лечения заболеваний нервной системы будет становиться все более актуальной, что связано со старением населения и растущей стрессовой нагрузкой в современном мире. По этой причине

ряд исследователей и промышленных компаний сделали ставку на биоэлектрическую медицину. Как показывают последние работы [1, 3], такой подход может быть успешно применен не только при лечении заболеваний нервной системы, но также и при лечении сердечно-сосудистых, воспалительных, метаболических и эндокринных заболеваний, что подтверждается испытаниями на животных и клинической практикой. Нервная система является главным регулятором внутренних процессов в организме, а именно: мышления, пищеварения, моторной активности и т.п. [4]. В связи с этим возрастает интерес к исследованию электрических связей в нервной системе и их роли в генерации различных режимов нейронной активности, а также к механизмам их возникновения и подавления. Для разработки новых медицинских технологий и внедрения их в реальное лечение требуется гораздо более глубокое понимание того, как периферическая нервная система участвует в регуляции различных процессов в организме.

Цель данной работы – изучение влияния силы электрических связей и неидентичности элементов на режим последовательной пачечной активности в модели нейронного ансамбля с химическими (синаптическими) связями. Для этого была рассмотрена феноменологическая модель минимального ансамбля трех неидентичных нейронов с указанными типами связей. Каждый из нейронов моделируется осциллятором ван дер Поля, но с различной собственной частотой. Ранее в работе [5] был подробно изучен ансамбль идентичных осцилляторов ван дер Поля только с химическими тормозящими связями. В частности, были изучены различные динамические режимы, наблюдающиеся в таком ансамбле при изменении параметров сил химических связей, а также сценарии их рождения и исчезновения. В последующих работах [6–8] было показано, что исследованные типы активности, математические образы, лежащие в их основе, а также сценарии переходов от одних типов активности к другим являются универсальными для целого класса систем. Учет влияния электрических связей и эффекта неидентичности элементов ансамбля нейронов позволил получить в настоящей работе результаты, которые по своим характеристикам качественно похожи на то, что наблюдается в реальных биологических экспериментах [9]. Настоящая работа сфокусирована на исследовании эволюции режима последовательной активности, поскольку он является одним из наиболее важных с точки зрения нейродинамики.

1. Модель

Ансамбль трех неидентичных нейроноподобных элементов, связанных друг с другом взаимными химическими (синаптическими) тормозящими и электрическими связями, моделируется системой трех осцилляторов ван дер Поля

$$\begin{cases} \ddot{x}_j - \mu[\lambda(x_j, \dot{x}_j) - x_j^2] \dot{x}_j + \omega_j^2 x_j + d(x_{j+1} - 2x_j + x_{j-1}) = 0, \\ j = 1, 2, 3, \end{cases} \quad (1)$$

где x_j феноменологически описывают изменение мембранного потенциала j -ого нейроноподобного элемента. Электрические связи между элементами ансамбля задаются выражениями $d(x_{j+1} - 2x_j + x_{j-1})$, где параметр d – это коэффициент электрической связи. Химическое (синаптическое) тормозящее взаимодействие между

нейроноподобными элементами в ансамбле феноменологически описывается аналогично тому, как это было сделано для остальных элементов ансамбля в работе [5] с помощью параметра λ , зависящего от значений мембранного потенциала и скорости его изменения, следующим образом:

$$\lambda(x_j, \dot{x}_j) = 1 - g_1 F\left(\sqrt{x_{j+1}^2 + \dot{x}_{j+1}^2}\right) - g_2 F\left(\sqrt{x_{j-1}^2 + \dot{x}_{j-1}^2}\right). \quad (2)$$

Здесь g_1 и g_2 – силы тормозящих связей, направленных по и против часовой стрелки, соответственно (рис. 1); $F(z)$ – активационная функция с пороговым значением z_0 , феноменологически описывающая принцип действия синаптической связи,

$$F(z) = \frac{1}{1 + \exp(-k(z - z_0))}. \quad (3)$$

При выбранных для моделирования значениях параметров $k = 100$ и z_0 нелинейная функция $F(z)$ является близкой к ступенчатой, но при этом гладкой. При достижении аргументом порогового значения, что соответствует генерации пресинаптическим элементом колебаний амплитуды выше некоторой пороговой, функция $F(z)$ растет скачкообразно от 0 до 1 и при дальнейшем увеличении значения аргумента остается равной единице. Это, в свою очередь, приводит к тому, что при наличии связи достаточной силы, пресинаптический нейроноподобный элемент с помощью генерации колебаний большой амплитуды способен подавить активность постсинаптического нейроноподобного элемента. Известно, что в реальных экспериментах регистрируемые частоты различаются для разных нейронов и кластеров нейронов. Это позволяет ввести в систему (1) параметр Δ , где $\omega_2 = \omega_1 - \Delta$, $\omega_3 = \omega_1 + \Delta$. Параметр $\mu \ll 1$ определяет динамику одиночного элемента, в котором в отсутствие связей наблюдаются квазигармонические колебания [10].

В работе [5] было показано, что режим последовательной пачечной активности наблюдается в системе при $d = 0$ и $\Delta = 0$ в случае сильной асимметрии химических связей.

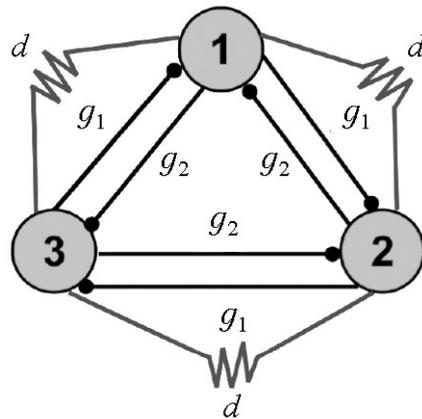


Рис. 1. Топология химических (синаптических) связей g_1 и g_2 , а также электрических связей d в ансамбле нейроноподобных элементов, задаваемых системой (1)

Fig.1. The topology of chemical (synaptic) couplings g_1 and g_2 and electrical couplings d in the ensemble of neuron-like elements described by system (1)

Для изучения того, как введение электрических связей и частотной расстройки между элементами влияет на эволюцию режима последовательной активности, нами были построены (рис. 2) карты двух старших показателей Ляпунова на плоскости параметров (d, Δ) . Для вычисления показателей Ляпунова применён известный алгоритм Бенеттина [11, 12], хорошо описанный, например, в монографии [13]. При этом для вычисления двух старших показателей Ляпунова, помимо основной (опорной) траектории, брались две вспомогательные траектории той же динамической системы с начальными условиями, близкими к опорной траектории, и отслеживалась эволюция во времени рас-

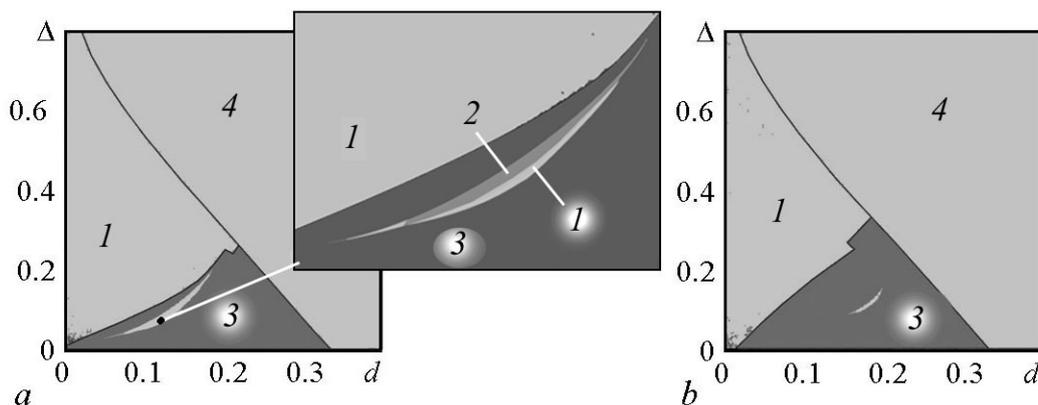


Рис. 2. Карты старшего ляпуновского показателя системы: $a - (g_1, g_2) = (0, 5)$; $b - (g_1, g_2) = (5, 0)$. В области 1 - $\Lambda_1 > 0$; в области 2 - $\Lambda_1 = \Lambda_2 = 0$; в области 3 - $\Lambda_1 = 0$; область 4 соответствует ситуации, когда траектории системы уходят на бесконечность

Fig. 2. Maps of the largest Lyapunov exponent of the system. $a - (g_1, g_2) = (0, 5)$; $b - (g_1, g_2) = (5, 0)$. 1 corresponds to the regions, where $\Lambda_1 > 0$; 2 - $\Lambda_1 = \Lambda_2 = 0$; 3 - $\Lambda_1 = 0$; regions 4 corresponds to the case, when trajectories of the system go to the infinity

стояния между изображающими точками опорной и двух вспомогательных траекторий. На карте (см. рис. 2) отмечены области 1, соответствующие положительному старшему ляпуновскому показателю $\Lambda_1 > 0$, что означает наличие в системе хаоса, который возникает при разрушении устойчивого гетероклинического контура (наблюдавшегося в системе при $d = 0$). Абсолютное значение Λ_1 в этом случае, как правило, не очень велико. Область 2 (см. фрагмент рис. 2, a) соответствует $\Lambda_1 = \Lambda_2 = 0$. В фазовом пространстве системы в этом случае наблюдается тор. Области 3 отвечают периодическим движениям. Как видно из рисунка, в обоих случаях существует пороговое соотношение между d и Δ , при превышении которого траектории системы начинают уходить на бесконечность (области 4). Этот факт хорошо согласуется с данными биологических экспериментов, которые показывают, что в реальных биологических системах невозможно бесконечно увеличивать силу связи. В рамках указанного ограничения в системе при различных соотношениях d и Δ наблюдаются периодические, а также квазипериодические и хаотические режимы, которые не наблюдались при отсутствии электрической связи и частотной расстройки.

2. Эволюция режима последовательной активности

Напомним, что режим последовательной пачечной активности наблюдается в системе при сильной асимметрии связей [5]. Например, когда значение параметра связи g_1 является существенно большим, чем g_2 , которое мало или равно нулю. Главной особенностью этого режима является растущая экспоненциально со временем длительность пачки. Математическим образом режима последовательной активности в фазовом пространстве системы (1) является устойчивый гетероклинический контур, возникающий между седловыми предельными циклами. Фазовая точка, асимптотически приближаясь к указанному гетероклиническому контуру, проводит в окрестности седловых предельных циклов более длительное время, что соответствует увеличению периода активности элементов ансамбля.

Исследуем аналитически вопрос о том, как эволюционирует данный контур при введении электрической связи $d \neq 0$ и неидентичности элементов, то есть при $\Delta \neq 0$. Положим $\omega_1 = 1$, $d = \mu d_1$, $\Delta = \mu \Delta_1$. Перепишем систему уравнений (1) в виде

$$\begin{cases} \ddot{x}_1 + x_1 = \mu[\lambda(x_1, \dot{x}_1) - x_1^2]\dot{x}_1 - \mu d_1(x_2 - 2x_1 + x_3), \\ \ddot{x}_2 + (1 + \mu \Delta_1)x_2 = \mu[\lambda(x_2, \dot{x}_2) - x_2^2]\dot{x}_2 - \mu d_1(x_1 - 2x_2 + x_3), \\ \ddot{x}_3 + (1 - \mu \Delta_1)x_3 = \mu[\lambda(x_3, \dot{x}_3) - x_3^2]\dot{x}_3 - \mu d_1(x_1 - 2x_3 + x_2). \end{cases} \quad (4)$$

Применяя метод ван дер Поля [14] и усредняя по периоду $T = 2\pi$, получаем уравнение для комплексных амплитуд z_1 , z_2 и z_3

$$\begin{cases} \dot{z}_1 = [\lambda(z_1, \dot{z}_1) - z_1 \bar{z}_1]z_1 + id_1(z_2 - 2z_1 + z_3), \\ \dot{z}_2 = [\lambda(z_2, \dot{z}_2) - z_2 \bar{z}_2]z_2 + id_1(z_1 - 2z_2 + z_3) + i\Delta_1 z_2, \\ \dot{z}_3 = [\lambda(z_3, \dot{z}_3) - z_3 \bar{z}_3]z_3 + id_1(z_1 - 2z_3 + z_2) - i\Delta_1 z_3. \end{cases} \quad (5)$$

Перейдем к действительным амплитудам и фазам, используя следующие соотношения:

$$\begin{cases} z_1 = \frac{R_1}{2} e^{-i\phi_1}, \\ z_2 = \frac{R_2}{2} e^{-i\phi_2}, \\ z_3 = \frac{R_3}{2} e^{-i\phi_3}, \end{cases} \quad (6)$$

в результате чего получим систему

$$\begin{cases} \dot{R}_1 = \left[\lambda(R_1, \dot{R}_1) - \frac{R_1^2}{4} \right] R_1 - R_2 d_1 \sin(\phi_1 - \phi_2) - R_3 d_1 \sin(\phi_1 - \phi_3), \\ \dot{R}_2 = \left[\lambda(R_2, \dot{R}_2) - \frac{R_2^2}{4} \right] R_2 - R_1 d_1 \sin(\phi_2 - \phi_1) - R_3 d_1 \sin(\phi_2 - \phi_3), \\ \dot{R}_3 = \left[\lambda(R_3, \dot{R}_3) - \frac{R_3^2}{4} \right] R_3 - R_1 d_1 \sin(\phi_3 - \phi_1) - R_2 d_1 \sin(\phi_3 - \phi_2), \\ R_1 \dot{\phi}_1 = 2d_1 R_1 - R_2 d_1 \cos(\phi_1 - \phi_2) - R_3 d_1 \cos(\phi_1 - \phi_3), \\ R_2 \dot{\phi}_2 = 2d_1 R_2 - \Delta_1 R_2 - R_1 d_1 \cos(\phi_2 - \phi_1) - R_3 d_1 \cos(\phi_2 - \phi_3), \\ R_3 \dot{\phi}_3 = 2d_1 R_3 + \Delta_1 R_3 - R_2 d_1 \cos(\phi_3 - \phi_2) - R_1 d_1 \cos(\phi_3 - \phi_1). \end{cases} \quad (7)$$

В отсутствие электрических связей, то есть при $d = 0$, система (7) распадается на две подсистемы. Первая подсистема содержит уравнения для усредненных амплитуд

$$\begin{cases} \dot{R}_1 = \left[\lambda(R_1, \dot{R}_1) - \frac{R_1^2}{4} \right] R_1, \\ \dot{R}_2 = \left[\lambda(R_2, \dot{R}_2) - \frac{R_2^2}{4} \right] R_2, \\ \dot{R}_3 = \left[\lambda(R_3, \dot{R}_3) - \frac{R_3^2}{4} \right] R_3. \end{cases} \quad (8)$$

Вторая подсистема содержит уравнения для фаз

$$\begin{cases} \dot{\phi}_1 = 0, \\ \dot{\phi}_2 = -\Delta_1, \\ \dot{\phi}_3 = +\Delta_1. \end{cases} \quad (9)$$

Аналитическое исследование подсистемы (8) было проведено ранее в работе [5]. Система (8) была рассмотрена последовательно на инвариантных плоскостях $R_1 = 0$, $R_2 = 0$ и $R_3 = 0$. В частности, для случая асимметричных связей было показано, что на каждой из инвариантных плоскостей существуют три состояния равновесия [неустойчивый узел (0,0), седло (2,0) и устойчивый узел (0,2)]. При этом состояния равновесия (2,0) и (0,2) соединяет устойчивая гетероклиническая траектория. Эти три гетероклинические траектории, обнаруживаемые на каждой из фазовых плоскостей (R_1, R_2) , (R_1, R_3) и (R_2, R_3) , составляют устойчивый гетероклинический цикл системы (8). Из уравнений (8)–(9) легко видеть, что этот результат остается справедливым также для неидентичных элементов (с ненулевой частотной расстройкой $\Delta_1 \neq 0$), однако частоты элементов в этом случае будут отличаться. Здесь следует отметить, что гетероклинические контуры, как правило, возникают в системах с симметрией и при ее разрушении также исчезают. В данном случае неидентичность элементов нарушает симметрию, однако гетероклинический контур существует вследствие того, что амплитудная динамика, задаваемая подсистемой (8), не зависит от фаз, определяемых уравнениями (9).

Теперь исследуем, как введение электрической связи влияет на указанный устойчивый гетероклинический цикл. Для этого рассмотрим систему (7) на плоскости $R_2 = 0$, где она преобразуется к следующему виду, включающему систему обыкновенных дифференциальных уравнений четвертого порядка

$$\begin{cases} \dot{R}_1 = \left[\lambda(R_1, \dot{R}_1) - \frac{R_1^2}{4} \right] R_1 - R_3 d_1 \sin(\phi_1 - \phi_3), \\ \dot{R}_3 = \left[\lambda(R_3, \dot{R}_3) - \frac{R_3^2}{4} \right] R_3 + R_1 d_1 \sin(\phi_1 - \phi_3), \\ R_1 \dot{\phi}_1 = 2d_1 R_1 - R_3 d_1 \cos(\phi_1 - \phi_3), \\ R_3 \dot{\phi}_3 = 2d_1 R_3 - \Delta_1 R_3 - R_1 d_1 \cos(\phi_1 - \phi_3) \end{cases} \quad (10)$$

и два равенства

$$\begin{cases} R_1 \sin(\phi_1 - \phi_2) = R_3 \sin(\phi_2 - \phi_3), \\ R_1 \cos(\phi_1 - \phi_2) = -R_3 \cos(\phi_2 - \phi_3). \end{cases} \quad (11)$$

Из последних двух соотношений (11) получаем, что $\phi_1 = \phi_3$. Тогда система (10) преобразуется к виду, включающему систему обыкновенных дифференциальных уравнений второго порядка

$$\begin{cases} \dot{R}_1 = \left[\lambda(R_1, \dot{R}_1) - \frac{R_1^2}{4} \right] R_1, \\ \dot{R}_3 = \left[\lambda(R_3, \dot{R}_3) - \frac{R_3^2}{4} \right] R_3 \end{cases} \quad (12)$$

и равенство

$$R_3^2 d_1 = \Delta_1 R_1 R_3 + R_1^2 d_1. \quad (13)$$

Легко видеть, что из трех состояний равновесия $(0,0)$, $(2,0)$ и $(0,2)$ системы дифференциальных уравнений (12) соотношению (13) удовлетворяет только состояние равновесия $(0,0)$. В остальных случаях система является несовместной при $d \neq 0$. Таким образом, введение слабой электрической связи между элементами приводит к тому, что в системе остается только неустойчивое состояние равновесия $(0,0)$, и гетероклинический контур между седловыми состояниями равновесия в системе (7) разрушается. Следовательно, введение слабой ненулевой электрической связи между элементами приводит к разрушению существовавшего в исходной системе (1) устойчивого гетероклинического контура между седловыми предельными циклами. Однако из численных экспериментов можно заметить, что при относительно небольших d , соответствующих областям I на картах старшего ляпуновского показателя (см. рис. 2), в окрестности гетероклинического контура остается множество траекторий, которые последовательно посещают области вблизи седловых предельных циклов в течение неограниченного времени (рис. 3, *b*). Поскольку фазовые траектории в этом случае не притягиваются к разрушенным седловым циклам, а лишь попадают в некоторую их окрестность, время активности элементов является постоянным и определяется силой электрической связи и величиной частотной расстройки между элементами (рис. 3, *a*). Старший ляпуновский показатель при этом положителен, $\Lambda_1 > 0$. Этот сценарий похож на описанный в работе [5] сценарий разрушения гетероклинического контура в присутствии шума.

В случае, когда частотная расстройка относительно невелика ($0 \leq \Delta \leq 0.235$), при дальнейшем увеличении силы электрической связи d динамика системы стано-

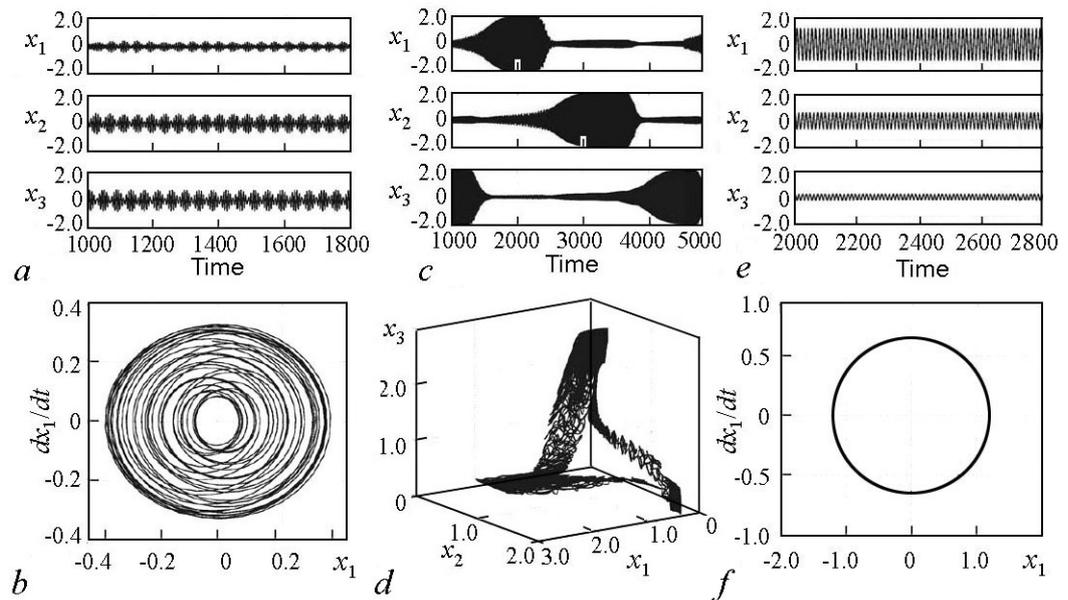


Рис. 3. Временные реализации x_1 , x_2 , x_3 и проекция фазовой траектории системы (1) на 2-мерное подпространство (x_1, x_2) в случае сильной асимметрии связей. Значения параметров химических связей: $(g_1, g_2) = (0, 5)$. Значения параметра электрической связи и частотной расстройки: (*a, b*) – $d = 0.1$, $\Delta = 0.02$; (*c, d*) – $d = 0.1$, $\Delta = 0.4$; (*e, f*) – $d = 0.2$, $\Delta = 0.1$

Fig. 3. Time series x_1 , x_2 , x_3 and projections of the phase trajectories of the system (1) on the 2-dimensional subspace (x_1, x_2) in the case of strong asymmetry in the coupling strengths. Parameter values for chemical couplings: $(g_1, g_2) = (0, 5)$. Parameter value for electrical couplings and frequency mismatch: (*a, b*) – $d = 0.1$, $\Delta = 0.02$; (*c, d*) – $d = 0.1$, $\Delta = 0.4$; (*e, f*) – $d = 0.2$, $\Delta = 0.1$

вится регулярной, а именно, в численном эксперименте наблюдаются режимы периодических (рис. 3, *c*) и квазипериодических колебаний (рис. 3, *b*). При переходе в область квазипериодических колебаний в фазовом пространстве системы возникает тор (рис. 3, *d*). При дальнейшем увеличении силы электрической связи *d* тор разрушается, на его месте рождается устойчивый предельный цикл (рис. 3, *f*) в результате жесткой бифуркации Неймарка–Сакера.

Заключение

Исследованный в настоящей работе ансамбль нейроноподобных элементов мы предлагаем рассматривать в качестве феноменологической модели нейронной сети. Такой подход имеет свои преимущества: здесь возможно исследовать низкоразмерные нейронные модели, и воспроизводить основные эффекты, наблюдающиеся в более сложных моделях, например, в биологически реалистичной модели Ходжкина–Хаксли [15], а также в реальных экспериментах. Проведенное исследование показало, что введение сколь угодно малых электрических связей в ансамбль осцилляторов ван дер Поля с химическими синаптическими тормозящими связями приводит к разрушению устойчивого гетероклинического контура между седловыми циклами. Показано также, что неидентичность элементов (при отсутствии электрических связей) не приводит к разрушению указанного гетероклинического контура, что, в общем, не характерно для подобных систем. Гетероклинический контур существует, как правило, в системах с симметрией и при ее разрушении также исчезает. В данном случае гетероклинический контур не разрушается, поскольку амплитудная динамика системы не зависит от фазовой. Также показано, что при разрушении контура возникает слабая хаотическая активность, однако дальнейшее увеличение силы электрической связи приводит к регуляризации динамики системы.

Полученные результаты дают возможность получить более глубокое понимание работы электрических связей в нервной системе. Изучение их влияния на эволюцию нейронной активности представляет интерес не только с точки зрения нелинейной динамики, но также способствует развитию теоретической базы биоэлектрической медицины и созданию новых методов и подходов для лечения заболеваний нервной системы, плохо поддающихся лечению с помощью фармакологических средств.

Авторы выражают глубокую признательность С.В. Гонченко за ценные советы. Аналитические результаты получены при поддержке гранта РФФИ 16-32-00835. Численные эксперименты были выполнены в рамках гранта РФФИ 14-12-00811. А.О. Казаков также выражает благодарность программе фундаментальных исследований НИУ ВШЭ в 2018 году за поддержку научных исследований.

Библиографический список

1. Birmingham K., Gradinaru V., Anikeeva P., Grill W.M., Pikov V., McLaughlin B., Pasricha P., Weber D., Ludwig K., Famm K. Bioelectronic medicines: A research roadmap // Nature Reviews Drug Discover. 2014. Vol. 13. P. 399.
2. Seo D., Neely R.M., Shen K., Singhal U., Alon E., Rabaey J.M., Carmena J.M., Maharbiz M. Wireless recording in the peripheral nervous system with ultrasonic neural dust // Neuron. 2016. Vol. 91(3). P. 529.

3. Sacramento J.F., Chew D.J., Melo B.F., Doneg M., Dopson W., Guarino M.P., Robinson A., Prieto-Lloret J., Patel S., Holinski B.J., Ramnarain N., Pikov V., Famm K., Conde S.V. Bioelectronic modulation of carotid sinus nerve activity in the rat: A potential therapeutic approach for type 2 diabetes // *Diabetologia*. 2018. Vol. 61(3). P. 700.
4. Afraimovich V.S., Zhigulin V.P., Rabinovich M.I. On the origin of reproducible sequential activity in neural circuits // *Chaos*. 2004. Vol. 14(4). P. 1123.
5. Levanova T.A., Komarov M.A., Osipov G.V. Sequential activity and multistability in an ensemble of coupled Van der Pol oscillators // *Eur. Phys. J. Special Topics*. 2013. Vol. 222. P. 2417.
6. Mikhaylov A. O., Komarov M.A., Levanova T.A., Osipov G.V. Sequential switching activity in ensembles of inhibitory coupled oscillators // *Europhys. Lett*. 2013. Vol. 101(2). P. 20009.
7. Levanova T.A., Kazakov A.O., Osipov G.V., Kurths J. Dynamics of ensemble of inhibitory coupled Rulkov maps // *Eur. Phys. J. Special Topics*. 2016. Vol. 225. P. 147.
8. Михайлов А.О., Комаров М.А., Осипов Г.В. Последовательная переключательная активность в ансамбле неидентичных систем Пуанкаре // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2013. Т. 21, № 5. С. 79.
9. Nicholls J.G., Martin A.R., Brown D.A., Diamond M.E., Weisblat D.A., Fuchs P.A. *From Neuron to brain*. 5th ed. Sinauer Associates, 2011. 621 p.
10. Andronov A.A., Vitt A.A., Khaikin S.E. *Theory of oscillations*. New York: Pergamon Press, 1966.
11. Benettin G., Galgani L., Giorgilli A., Strelcyn J.-M. Lyapunov characteristic exponents for smooth dynamical systems and for Hamiltonian systems. A method for computing all of them. Part 1: Theory // *Meccanica*. 1980. Vol. 15(1). P. 9.
12. Benettin G., Galgani L., Giorgilli A., Strelcyn J.-M. Lyapunov characteristic exponents for smooth dynamical systems and for Hamiltonian systems. A method for computing all of them. Part 2: Numerical application // *Meccanica*. 1980. Vol. 15(1). P. 21.
13. Кузнецов С.П. Динамический хаос // *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2002. Т. 10, № 1–2. С. 189.
14. Zwillinger D. *Handbook of Differential Equations*, 3rd ed. Boston: Academic Press, 1997.
15. Komarov M.A., Osipov G.V., Suykens J.A.K. Sequentially activated groups in neural networks // *Europhys. Lett*. 2009. Vol. 86. P. 60006.

References

1. Birmingham K., Gradinaru V., Anikeeva P., Grill W.M., Pikov V., McLaughlin B., Pasricha P., Weber D., Ludwig K., Famm K. Bioelectronic medicines: A research roadmap. *Nature Reviews Drug Discover*, 2014, vol. 13, p. 399.
2. Seo D., Neely R.M., Shen K., Singhal U., Alon E., Rabaey J.M., Carmena J.M., Maharbiz M. Wireless recording in the peripheral nervous system with ultrasonic neural dust. *Neuron*, 2016, vol. 91(3), p. 529.
3. Sacramento J.F., Chew D.J., Melo B.F., Doneg M., Dopson W., Guarino M.P.,

- Robinson A., Prieto-Lloret J., Patel S., Holinski B.J., Ramnarain N., Pikov V., Famm K., Conde S.V. Bioelectronic modulation of carotid sinus nerve activity in the rat: A potential therapeutic approach for type 2 diabetes. *Diabetologia*, 2018, vol. 61(3), p. 700.
4. Afraimovich V.S., Zhigulin V.P., Rabinovich M.I. On the origin of reproducible sequential activity in neural circuits. *Chaos*, 2004, vol. 14(4), p. 1123.
 5. Levanova T.A., Komarov M.A., Osipov G.V. Sequential activity and multistability in an ensemble of coupled Van der Pol oscillators. *Eur. Phys. J. Special Topics*, 2013, vol. 222, p. 2417.
 6. Mikhaylov A. O., Komarov M.A., Levanova T.A., Osipov G.V. Sequential switching activity in ensembles of inhibitory coupled oscillators. *Europhys. Lett.*, 2013, vol. 101(2), p. 20009.
 7. Levanova T.A., Kazakov A.O., Osipov G.V., Kurths J. Dynamics of ensemble of inhibitory coupled Rulkov maps. *Eur. Phys. J. Special Topics*, 2016, vol. 225, p. 147.
 8. Mikhaylov A.O., Komarov M.A., Osipov G.V. Sequential switching activity in the ensemble of nonidentical Poincare systems. *Izvestiya VUZ, Applied Nonlinear Dynamics*, 2013, vol. 21(5), p. 79 (in Russian).
 9. Nicholls J.G., Martin A.R., Brown D.A., Diamond M.E., Weisblat D.A., Fuchs P.A. From Neuron to brain. 5th ed. Sinauer Associates, 2011. 621 p.
 10. Andronov A.A., Vitt A.A., Khaikin S.E. Theory of Oscillations. New York: Pergamon Press, 1966.
 11. Benettin G., Galgani L., Giorgilli A., Strelcyn J.-M. Lyapunov characteristic exponents for smooth dynamical systems and for Hamiltonian systems. A method for computing all of them. Part 1: Theory. *Meccanica*, 1980, vol. 15(1), p. 9.
 12. Benettin G., Galgani L., Giorgilli A., Strelcyn J.-M. Lyapunov characteristic exponents for smooth dynamical systems and for Hamiltonian systems. A method for computing all of them. Part 2: Numerical application. *Meccanica*, 1980, vol. 15(1), p. 21.
 13. Kuznetsov S.P. Dynamical chaos. *Izvestiya VUZ, Applied Nonlinear Dynamics*, 2002, vol. 10(1–2), p. 189 (in Russian).
 14. Zwillinger D. Handbook of Differential Equations, 3rd ed. Boston: Academic Press, 1997.
 15. Komarov M.A., Osipov G.V., Suykens J.A.K. Sequentially activated groups in neural networks. *Europhys. Lett.*, 2009. vol. 86. P. 60006.



Леванова Татьяна Александровна родилась в Арзамасе (1986). Окончила Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского (2009). Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (2016, СГТУ) по специальности 05.13.18 «Математическое моделирование, численные методы и комплексы программ». Область научных интересов – сложная динамика в нейроноподобных системах.

Россия, 603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
 Национальный исследовательский
 Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского
 E-mail: tatiana.levanova@itmm.unn.ru

Казаков Алексей Олегович родился в 1987 году, окончил Нижегородский государственный университет (2010). Обучался в очной аспирантуре в ННГУ (2010–2012). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (2013, НИУ МИФИ) по направлению 05.13.18 – «Математическое моделирование, численные методы и комплексы программ». Работал младшим научным сотрудником (2011–2013) в лаборатории «Нелинейный анализ и конструирование новых средств передвижения» в УдГУ (Ижевск). С 2013 года работает на кафедре «Теория управления и динамика систем» в ННГУ, а с 2015 года – научным сотрудником в лаборатории ТАПРАДЕСС в НИУ ВШЭ (Нижний Новгород). Опубликовал около 20 научных статей по исследованию динамического хаоса в различных динамических системах.



Россия, 603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского
Россия, 603155 Нижний Новгород, ул. Большая Печерская, д.25/12
Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики»
E-mail: kazakovdz@yandex.ru

Коротков Александр Геннадьевич родился в 1981 году, окончил Нижегородский государственный университет (2014). С 2014 года обучается в очной аспирантуре в ННГУ. С 2014 года работает на кафедре «Теория управления и динамики систем» в ННГУ. Опубликовал 3 научных статьи по исследованию последовательной активности в ансамблях нейроподобных элементов, а также динамического хаоса в различных динамических системах.



Россия, 603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского
E-mail: koralg81@gmail.com

Осипов Григорий Владимирович родился в Нижнем Новгороде (1960), окончил Нижегородский государственный университет (1982). Защитил диссертацию по математическому моделированию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в Научном совете по комплексной проблеме «Кибернетика» (1988) и доктора физико-математических наук по радиофизике (2004, ННГУ). С 1988 года работает в ННГУ, с 2007 года в качестве заведующего кафедрой «Теория управления и динамики машин». Соавтор монографий «Устойчивость. Структуры и хаос в нелинейных сетях синхронизации» и «Synchronization in oscillatory networks». Опубликовал более 140 научных статей (в том числе 2 обзора) по теории колебаний и волн и математическому моделированию.



Россия, 603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет имени Н.И. Лобачевского
E-mail: osipov@vmk.unn.ru