



НЕЙРОПОДОБНАЯ ДИНАМИКА В СИСТЕМЕ ФАЗОВОЙ СИНХРОНИЗАЦИИ

М. А. Мищенко, В. Д. Шалфеев, В. В. Матросов

Обсуждается использование системы фазовой синхронизации в качестве модели нейроподобного элемента. Производится разбиение плоскости параметров рассматриваемой системы на области существования различных режимов, характерных для динамики реальных нейронов. Изучаются бифуркационные механизмы переходов между режимами.

Ключевые слова: Нейроподобная модель, система фазовой синхронизации.

Введение

Исследование динамики больших ансамблей нейронов мозга – одна из наиболее трудных, интересных и актуальных проблем современной науки, привлекающая внимание ученых как в теоретическом плане, так и в области эксперимента. В силу сложности постановки экспериментов с живыми нейронами, особый интерес сейчас приобретают различные приёмы моделирования нейронных сетей. С позиции моделирования, нейрон является сложным нелинейным объектом, способным демонстрировать множество динамических режимов [1, 2]. Обычно за основную характеристику динамики нейрона принимают мембранный потенциал. Для математического исследования динамики нейрона предложено множество моделей различной степени детализации, реализующих те или иные динамические режимы. Наиболее известной является модель нейрона Ходжкина–Хаксли [3], описывающая вклад различных ионных каналов в изменение мембранного потенциала под воздействием приложенного внешнего тока. Однако из-за большого количества динамических переменных и параметров использование данной модели для моделирования ансамблей взаимодействующих нейронов представляет определенные трудности. Для анализа коллективной динамики нейронных ансамблей можно использовать более простые модели – фазовые модели первого порядка [1, 4–6]. Эти модели описывают квазигармонические колебания связанных элементов с взаимодействием, пропорциональным разности фаз колебаний, но, в силу своей простоты, они не способны описывать более сложное поведение нейрона, например пачечную активность живого нейрона.

В данной работе рассматривается модель нейроноподобного элемента на основе системы фазовой синхронизации [7]. Системы фазовой синхронизации получили широкое распространение в радиотехнике и связи. Эти системы изначально разрабатывались для решения задач синхронизации, стабилизации частоты, управления частотой и фазой радиоколебаний, фильтрации, демодуляции, формирования и обработки сигналов, а также ряда других задач. К настоящему времени теория систем фазовой синхронизации достаточно хорошо развита [8–10].

В работах [11, 12] рассматривалась система фазовой синхронизации с фильтрами нижних и верхних частот в цепи управления. В такой системе отсутствует состояние равновесия, но существует предельный цикл, который при изменении параметров системы может менять период, кратность и превращаться в хаотический аттрактор. Как установлено в [7, 12], реализующиеся в такой системе режимы качественно отображают некоторые режимы изменения мембранного потенциала нейрона, например регулярную импульсную активность и пачечные разряды с различным числом импульсов в пачке, а также квазихаотические колебания. Поэтому такую систему фазовой синхронизации можно рассматривать как модель нейрона.

В данной работе исследуется динамика описанной выше системы, изучается влияние параметров на поведение модели, а также строится разбиение пространства параметров на области существования различных режимов.

1. Описание модели

Динамика рассматриваемой модели описывается следующей системой дифференциальных уравнений [7], определенной в цилиндрическом фазовом пространстве $(\varphi(\bmod 2\pi), y, z)$:

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi}{d\tau} &= y, & \frac{dy}{d\tau} &= z, \\ \varepsilon_1 \varepsilon_2 \frac{dz}{d\tau} &= \gamma - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2)z - (1 + \varepsilon_1 \cos \varphi)y, \end{aligned} \quad (1)$$

где φ – текущая разность фаз подстраиваемого и опорного генераторов, γ – начальная частотная расстройка, $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ – параметры инерционности фильтров. Применительно к динамике нейрона, переменную y можно интерпретировать как описывающую изменение мембранного потенциала, параметры ε_1 и ε_2 позволяют задавать необходимый динамический режим, а γ оказывает воздействие, сходное с воздействием внешнего тока в модели Ходжкина–Хаксли.

На рис. 1 представлены примеры аттракторов и осциллограмм модели (1), характеризующие различные динамические режимы. Периодическую активность нейрона иллюстрирует рис. 1, *a*, пачечную активность – рис. 1, *b–e*. Для регулярных движений количество импульсов в пачке совпадает с кратностью предельного цикла. Соответственно обозначим пачечные режимы $\langle 1 \rangle, \langle 2 \rangle, \langle 3 \rangle$ и т.д., а отвечающие им предельные циклы – $L_1, L_2, L_3 \dots$. На рис. 1, *e* представлен режим пачечной активности, когда вместо предельного цикла имеет место хаотический аттрактор. В этом случае число импульсов в пачке есть случайная величина.

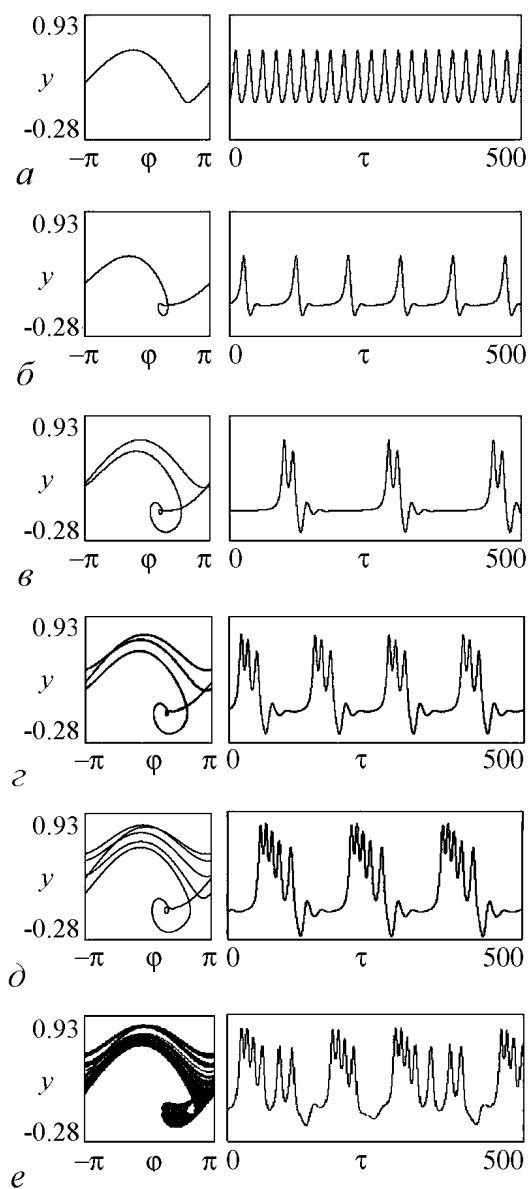


Рис. 1. Примеры проекций (φ, y) и осциллограмм (τ, y) аттракторов модели (1)

Из сравнительного анализа осциллограмм (см. рис. 1) и примеров активности мембранного потенциала реального нейрона (рис. 2) можно сделать вывод, что движения, описываемые моделью (1), качественно похожи на колебания мембранного потенциала как реальных нейронов, так и нейронов, описываемых другими моделями.

Все приведенные режимы реализуются в данной модели при изменении параметров $\gamma, \varepsilon_1, \varepsilon_2$, в результате чего имеется возможность регулировать количество импульсов в пачке, интервалы между пачками, амплитуду импульсов. На рис. 3 представлены разбиения сечений (ε_1, γ) и $(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ пространства параметров модели (1) на области с различным динамическим поведением. Внутри каждой области, в основном, реализуется один из возможных режимов. В области 1 реализуется режим периодической активности (см. рис. 1, а) и пачечный режим $\langle 1 \rangle$ с одним импульсом в пачке (рис. 1, б), в области 2 – режим $\langle 2 \rangle$ (рис. 1, в), в области 3 – режим $\langle 3 \rangle$ (рис. 1, г) и так далее. Области параметров, где реализуются хаотические режимы (рис. 1, е), на рис. 3 отмечены штриховкой. При изменении параметров модели внутри области тип режима сохраняется, меняются только характеристики колебаний (интервал между пачками, амплитуда и т.д.). Из рис. 3

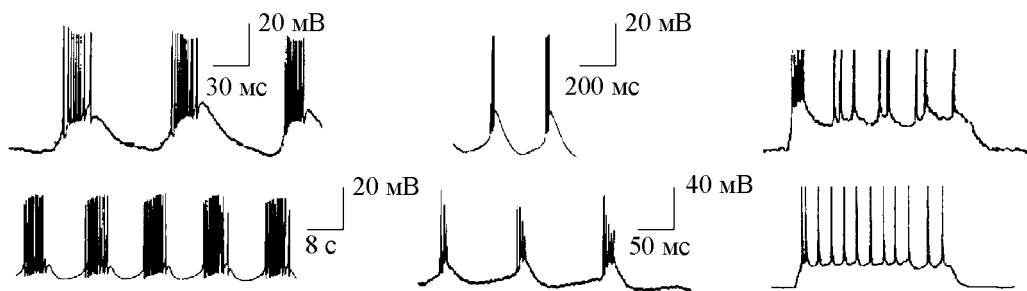


Рис. 2. Примеры активности мембранного потенциала нейрона [1, 13]

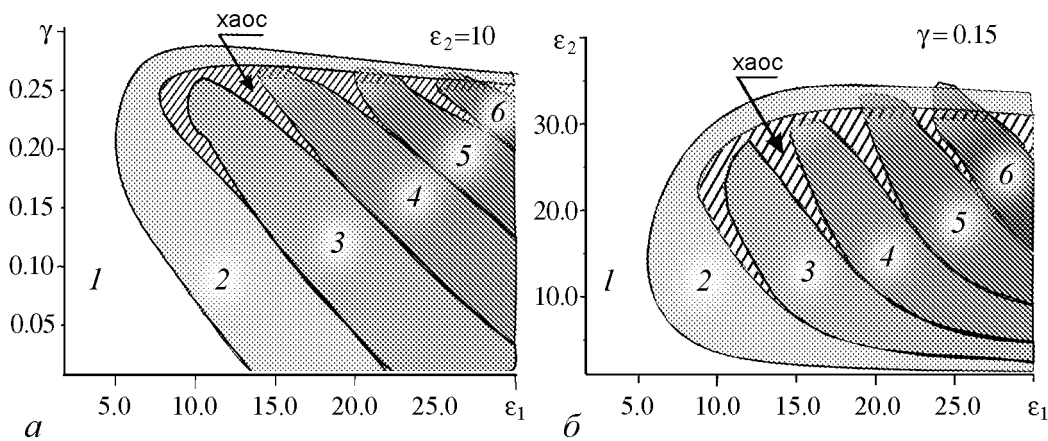


Рис. 3. Структуры сечений пространства параметров модели (1) при $\varepsilon_2 = 10$ (а) и $\gamma = 0.15$ (б)

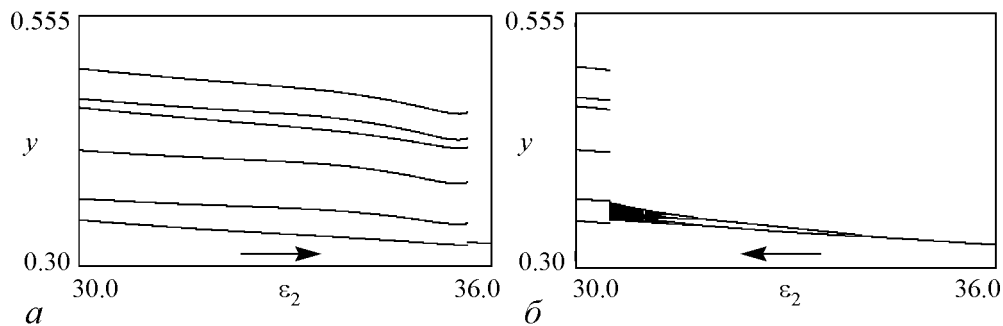


Рис. 4. Пример мультистабильности в системе (1): бифуркационные диаграммы отображения Пуанкаре при $\gamma = 0.15$, $\varepsilon_1 = 24.5$, построенные при увеличении (а) и уменьшении (б) параметра ε_2

видно, что области существования различных режимов могут перекрываться, порождая области мультистабильного поведения. Было установлено перекрытие области 4 с областью хаотических колебаний, области 5 с областью хаотических колебаний и областью 2, области 6 с областью хаотических колебаний и областями 2 и 1. Пример бифуркационной диаграммы отображения Пуанкаре, иллюстрирующей сопутствующее перекрыванию областей явление мультистабильности, приведен на рис. 4.

2. Механизмы переходов между режимами

Рассмотрим подробнее механизмы переходов между режимами. Изменение в поведении динамической системы связано с бифуркациями особых траекторий. Области 1 и 2 (см. рис. 3) разделяет бифуркационная кривая удвоения периода. При переходе из области 1 в область 2 цикл L_1 становится неустойчивым, в фазовом пространстве появляется предельный цикл удвоенного периода L_2 , соответствующий режиму $\langle 2 \rangle$.

Тип бифуркационной кривой, разделяющей области 2, 3, 4, ... на рис. 3, а при малых γ , на рис. 3, б при малых ε_2 или при больших ε_1 , не установлен. При пересечении этих участков границ циклы одного типа исчезают, а другого типа появляются,

в частности, цикл L_2 замещается циклом L_3 , цикл L_3 – циклом L_4 и т.д., при этом модули мультипликаторов соответствующих предельных циклов в единицу не обращаются. Здесь картины перестроек фазового портрета аналогичны картинам, наблюдаемым в модели кольца из двух систем фазовой автоподстройки (ФАП) в окрестности бифуркационных кривых, отвечающих за образование сепаратрисных контуров [15]. Однако в рассматриваемой модели упомянутые бифуркации реализоваться не могут, в силу отсутствия состояний равновесия. Возможно, что рассматриваемые переходы от одного динамического режима к другому происходят через образование сложных структур, области существования которых настолько малы, что мы не смогли их зафиксировать в численном эксперименте.

Наличие разделяющих областей со сложной динамикой обнаружено в модели (1) при не малых γ (рис. 3, *a*) и не малых ε_2 (рис. 3, *б*). Возникновению сложной динамики предшествуют бифуркации соответствующих предельных циклов. В процессе вычислительных экспериментов установлены следующие бифуркации:

- двухкратного предельного цикла (касательная или седло-узловая бифуркации), когда один из мультипликаторов цикла принимает значение $+1$;
- удвоения периода, когда один из мультипликаторов цикла равен -1 ;
- бифуркация Неймарка–Сакера, когда комплексно-сопряженные мультипликаторы по модулю равны 1.

Таким образом, правая граница области существования цикла L_2 и границы областей 3, 4, 5, ... состоят из нескольких бифуркационных кривых; расположение этих кривых на плоскости параметров для различных областей одинаково.

Структуру границ рассмотрим на примере границы области 5 (рис. 5). Внутри области 5 существует единственный предельный цикл L_5 кратности пять (см. рис. 1, *д*). Левая и правая границы области 5 устроены идентично, поэтому рассмотрим поведение системы при выходе из области 5 с увеличением параметра ε_1 , то есть через правую границу, схематическое изображение которой приведено на

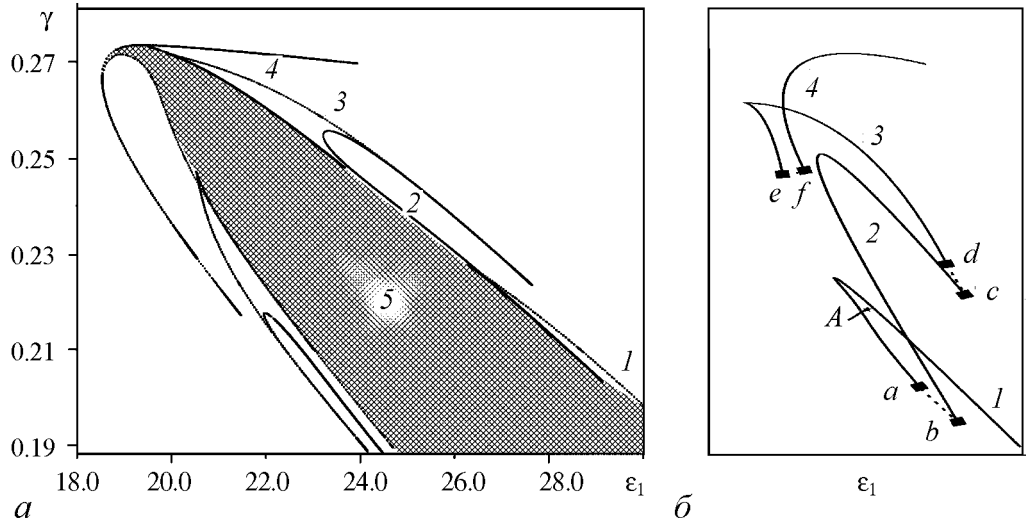


Рис. 5. Структура границы области 5 режима (5) (*a*) и схематическое изображение правой части границы (*б*)

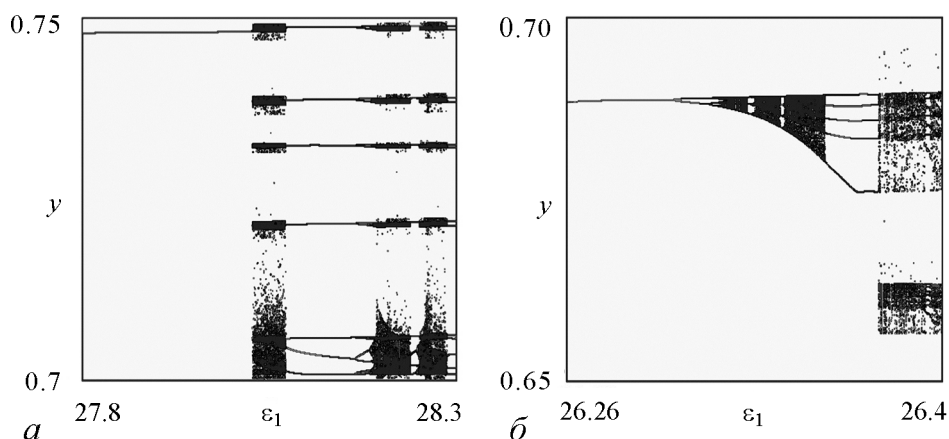


Рис. 6. Бифуркационные диаграммы отображения Пуанкаре кратности 5 системы (1) при $\gamma = 0.2$ (а) и $\gamma = 0.215$ (б), $\varepsilon_2 = 10$

рис. 5, б. Рассматриваемая граница включает в себя участки следующих бифуркационных кривых: двукратного предельного цикла (линии 1 и 3), удвоения периода (линии 2 и 4), Неймарка–Сакера (пунктирные линии, соединяющие точки a и b , c и d , e и f). Точки a , d , e и точки b , c , f есть точки нейтральности, где предельный цикл L_5 имеет два мультипликатора, соответственно равные $+1$ и -1 . Заметим, что при движении вдоль бифуркационной кривой Неймарка–Сакера, например, от точки a к точке b показатель степени ψ мультипликаторов $\mu_{1,2} = e^{\pm i\psi}$ непрерывно меняется от $\psi = 0$ до $\psi = \pi$. В зависимости от значений параметров здесь могут реализоваться случаи рождения как инвариантных торов, так и периодических движений седлового типа с пересекающимися инвариантными многообразиями, а также случаи, когда рождаются устойчивые периодические движения различной кратности. Эти особые бифуркации могут приводить к возникновению хаотических движений [14].

Существуют иные механизмы возникновения хаотической динамики, в частности, через перемежаемость первого рода и через каскад бифуркаций удвоения периода. Эти сценарии иллюстрируют однопараметрические бифуркационные диаграммы отображения Пуанкаре кратности пять, приведенные на рис. 6.

Стартовым состоянием для построения диаграмм служил предельный цикл L_5 . Построенное отображение имеет кратность пять, поэтому на диаграмме предельному циклу L_5 отвечает одна линия. Диаграмма на рис. 6, а показывает поведение системы (1) при выходе из области 5 через линию 1 (см. рис. 5). Здесь предельный цикл L_5 исчезает в результате касательной бифуркации, а на его месте формируется хаотический аттрактор. Диаграмма на рис. 6, б иллюстрирует поведение системы (1) при выходе из области 5 через линию 2 (см. рис. 5). Здесь при увеличении ε_1 наблюдается переход к хаосу по сценарию Фейгенбаума.

Заметим, что бифуркационные кривые, участвующие в формировании границы области 5, имеют неоднозначное определение. Например, при значении $\gamma = 0.215$ кривая 1 (см. рис. 5) имеет две ветви, образуя некоторое подобие «клюва». На левой ветви этой кривой при $\varepsilon_1 = 27.82$ происходит бифуркация рождения устойчивого предельного цикла L'_5 кратности 5, который разрушается при пересечении бифуркационной кривой 2 через бифуркацию удвоения периода. Предельный цикл L_5

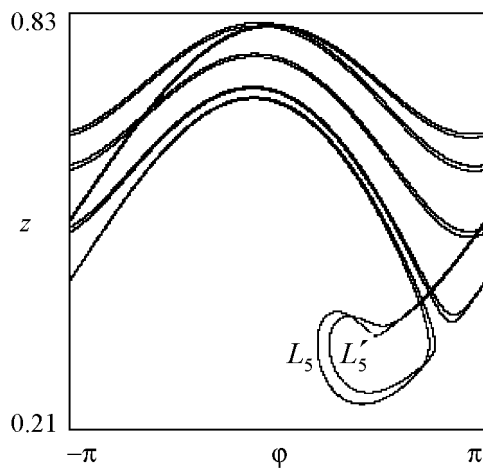


Рис. 7. Проекция предельных циклов L_5 и L'_5 модели (1) при $\gamma=0.215$, $\varepsilon_1 = 27.9$, $\varepsilon_2 = 10$

разрушается через касательную бифуркацию на правой ветви *кривой 1* при $\varepsilon_1 = 28.04$. Таким образом, между *кривыми 1* и *2* в точке *A* (см. рис. 5, б) существует два предельных цикла кратности 5: L_5 и L'_5 , которые имеют одинаковый период, но различимы в фазовом пространстве (рис. 7).

При $\gamma = 0.226$ также происходит рождение предельного цикла L'_5 на левой ветви бифуркационной *кривой 1* при $\varepsilon_1 = 26.51$, но сначала происходит разрушение предельного цикла L_5 на правой ветви *кривой 1* при $\varepsilon_1 = 26.53$, а затем разрушение цикла L'_5 на *кривой 2* при $\varepsilon_1 = 26.54$.

Заключение

В работе была предложена и исследована модель нейроноподобного элемента на основе системы фазовой синхронизации. Данная модель в отличие от простейших фазовых моделей нейрона позволяет демонстрировать не только периодические, но и пачечные типы колебаний, характерные для реальных нейронов. Было построено разбиение плоскостей параметров модели на области существования динамических режимов с различным количеством импульсов в пачке. Исследованы бифуркационные механизмы переходов между режимами модели. Системы фазовой синхронизации и их ансамбли хорошо изучены в радиофизике, что позволяет использовать эти данные при изучении взаимодействия нескольких нейроноподобных элементов. Важным преимуществом данной модели является наличие аппаратной реализации в виде электронной схемы, на основе которой могут быть составлены различные радиотехнические схемы для экспериментального изучения динамики взаимодействующих нейроноподобных элементов.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013гг. (контракт №14.740.11.0075).

Библиографический список

1. Rabinovich M.I., Varona P., Selverston A.I., Abarbanel H.D.I. Dynamical principles in neuroscience // Reviews of Modern Physics. 2006. Vol. 78. P. 1213.
2. Izhikevich E.M. Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting. Cambridge, The MIT Press, 2007.
3. Hodgkin A.L., Huxley A.F. A Quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // Journal of Physiology. 1952. Vol. 117. P. 500.

4. *Cohen A.H., Holmes P.J., Rand R.H.* The nature of the coupling between segmental oscillators of the lamprey spinal generator for locomotion: A mathematical model // *Journal of Mathematical Biology.* 1982. Vol. 13. P. 345.
5. *Kazanovich Ya.B., Krukov V.I., Lyuzuyanina T.B.* Synchronisation and Phase Locking in Oscillatory Models of Neural Networks in Neurocomputers and Attention. Vol. I: Neurobiology, synchronisation and chaos. Manchester: Manchester University Press, 1991.
6. *Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И. и др.* Синхронизация в нейронных ансамблях // *Успехи физических наук.* 1996. Vol. 166, № 4. С. 363.
7. *Мищенко М.А.* Нейроподобная модель на основе системы фазовой автоподстройки частоты // *Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского.* 2011, № 5(3). С. 279.
8. *Шахгильдян В.В., Ляховкин А.А.* Системы фазовой автоподстройки частоты. М.: Связь, 1972.
9. *Линдсей В.* Системы синхронизации в связи и управлении / Пер. с англ. под ред. Ю.Н. Бакаева, М.В. Капанова. М.: Сов. Радио, 1978.
10. *Капанов М.В.* Элементы теории систем фазовой синхронизации. Учебное пособие по курсу теории колебаний. М.: Изд-во МЭИ, 2006.
11. *Шалфеев В.Д.* Исследование динамики системы фазовой автоподстройки частоты с разделительным конденсатором в цепи управления // *Изв. вузов. Радиофизика.* 1968. Т. 11, № 3.
12. *Бакунов Г.М., Матросов В.В.* Сложные и хаотические колебания в системе ФАП с разделительной емкостью в цепи управления // *Труды XIII научной конференции по радиофизике, посвященной 85-летию со дня рождения М.А. Миллера, Нижний Новгород, 7 мая 2009.* С. 65.
13. *Zhu J.J., Connors B.W.* Intrinsic firing patterns and whisker-evoked synaptic responses of neurons in the rat barrel cortex // *Journal of Neurophysiology.* 1999. Vol. 81. P. 1171.
14. *Неймарк Ю.И., Ланда П.С.* Стохастические и хаотические колебания. М.: Наука, 1987.
15. *Матросов В.В., Шмелев А.В.* Нелинейная динамика ансамбля из двух фазоуправляемых генераторов с кольцевым типом объединения // *Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика.* 2010. Т. 18, № 4. С. 67.

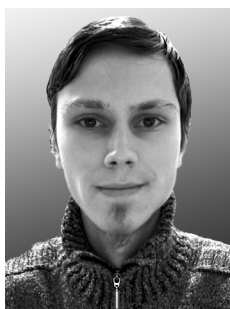
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского *Поступила в редакцию* *30.03.2012*

NEURON-LIKE DYNAMICS IN PHASE-LOCKED LOOP

M. A. Mischenko, V. D. Shalfeev, V. V. Matrosov

Use of phase-locked loop as a model of neuron-like element is discussed. Parameter space of the model is partitioned into areas of different regimes specific for dynamics of real neurons. Bifurcation mechanisms of transitions between regimes are examined.

Keywords: Neuron-like model, phase-locked loop.



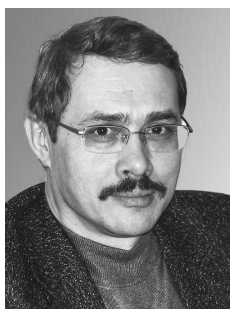
Мищенко Михаил Андреевич – родился в Нижнем Новгороде (1987), окончил радиофизический факультет Нижегородского Государственного Университета им. Н.И. Лобачевского (2010). Аспирант кафедры теории колебаний и автоматического регулирования радиофизического факультета ННГУ. Научные интересы: нелинейная динамика живых систем, нейродинамика.

603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
E-mail: mischenko@neuro.nnov.ru



Шалфеев Владимир Дмитриевич – родился в 1941 году, окончил Горьковский университет в 1963 году. Заведующий кафедрой теории колебаний Нижегородского государственного университета, доктор физико-математических наук, профессор, действительный член Академии инженерных наук РФ. Область научных интересов: динамика нелинейных систем, теория синхронизации, пространственно-временной хаос, структуры. Соавтор монографий «Системы фазовой синхронизации», «Устойчивость, структуры и хаос в нелинейных сетях синхронизации», «Динамический хаос в фазовых системах», «Нелинейная динамика систем фазирования в антенных решетках».

603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
E-mail: shalfeev@rf.unn.ru



Матросов Валерий Владимирович – родился в 1960 году, окончил Горьковский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (1982) по специальности «прикладная математика». Защитил диссертации на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (1994), доктора физико-математических наук (2007). С 1999 года работает на радиофизическом факультете ННГУ, в настоящее время профессор кафедры теории колебаний и автоматического регулирования. Область научных интересов – динамика нелинейных систем, динамический хаос, синхронизация и управление хаосом, математическое моделирование. Имеет более 100 публикаций в отечественных и зарубежных изданиях, является соавтором двух монографий и трех учебных пособий.

603950 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
E-mail: matrosov@rf.unn.ru