



ГЕНЕРАЦИЯ И СИНХРОНИЗАЦИЯ СТОХАСТИЧЕСКИХ КОЛЕБАНИЙ В СВЯЗАННЫХ ВОЗБУДИМЫХ СИСТЕМАХ

Д.Э. Постнов, О.В. Сосновцева, Д.В. Сецинский, В.С. Борисов

В радиофизическом эксперименте исследуются эффекты стохастической генерации квазирегулярных колебаний (когерентный резонанс) и механизмы синхронизации индуцированных шумом колебаний в связанных пороговых устройствах, относящихся к классу возбудимых систем. Обсуждаются возможные приложения полученных результатов для изучения стохастической динамики малых нейронных ансамблей.

Введение

Исследования последних лет убедительно показали, что в нелинейных системах воздействие шума может индуцировать новые упорядоченные режимы, приводить к образованию более регулярных структур, увеличивать степень когерентности, вызывать рост усиления и увеличение отношения сигнал/шум и т.д. Другими словами, шум в нелинейных системах может играть конструктивную роль, вызывая рост степени порядка в системе. Наиболее ярким примером указанного поведения нелинейных систем при воздействии шума является эффект стохастического резонанса, когда отклик системы на слабый внешний периодический сигнал заметно усиливается с ростом интенсивности шума (для обзора см. [1] и ссылки там). Другой нелинейный эффект, так называемый когерентный резонанс, наблюдается в отсутствие внешнего периодического сигнала и выражается в существовании некоторого оптимального значения интенсивности шума, приложенного к нелинейной системе, для которого стохастические колебания наиболее близки к регулярным. Впервые этот эффект попал в поле зрения исследователей при изучении влияния флуктуаций на динамическую систему в окрестности точки седло–узловой бифуркации на предельном цикле [2,3]. Далее, в [4,5] развивался подход, рассматривающий когерентный резонанс как эффект «высвечивания» шумом колебательной динамики, которая в детерминированной системе реализуется за точкой бифуркации (седло–узловой, удвоения периода) и может быть активирована соответствующим выбором параметра. Шум при этом играет вспомогательную роль, а частота индуцированных им колебаний задается свойствами детерминированной системы.

Однако в [6] предложен, а в [7] экспериментально показан другой механизм

данного эффекта, который может реализоваться в возбудимых (не обязательно автоколебательных) системах и основан на изменении соотношения двух характерных времен возбудимой системы. Одно из них (время релаксации) соответствует эволюции системы из возбужденного состояния к состоянию равновесия. Это время слабо зависит от наличия флуктуаций и определяется свойствами самой системы. Другое – время активации – представляет собой, по сути, статистический временной масштаб и описывает процесс «выбрасывания» изображающей точки из состояния равновесия в возбужденный режим. Время активации существенно зависит от интенсивности шума и пропорционально $e^{\lambda/D}$, где D – интенсивность шума, а λ – параметр, определяемый высотой барьера и свойствами системы в соответствии с законом Аррениуса [8]. Баланс двух указанных времен и определяет наличие оптимального диапазона интенсивности шума, в котором регулярность генерируемых импульсов максимальна. Существенно, что при этом не предполагается близости системы к какой-либо точке бифуркации, данный механизм когерентного резонанса не связан с наличием замкнутых траекторий в фазовом пространстве детерминированной системы.

Таким образом, эффект когерентного резонанса может наблюдаться в системах, не имеющих в детерминированном случае осциллирующих решений. Этот факт показывает принципиальное отличие стохастических колебаний в режиме когерентного резонанса от детерминированных автоколебаний в присутствии шума, несмотря на их внешнюю схожесть, и делает актуальным исследование свойств таких колебаний. Так, представляет интерес выяснить, в какой мере приложимо к таким колебаниям явление синхронизации. Влияние флуктуаций на синхронизацию автоколебательных систем было исследовано впервые в [9,10]. Принципиальная возможность синхронизации стохастических систем была недавно показана на примере бистабильных систем [1] и исследована численно для ансамблей возбудимых систем [11–14]. Прикладной аспект подобных исследований определяется тем, что возбудимые системы играют важную роль при математическом описании функционирования живых систем и, в частности, при моделировании различных процессов, протекающих в нервных клетках (нейронах) и их ансамблях [15–17].

В данной работе мы излагаем результаты экспериментального исследования упомянутых выше вопросов. В первом разделе описана исследуемая возбудимая система, роль которой играет электронное пороговое устройство – моновибратор, а также способ количественного измерения степени регулярности стохастических колебаний. Во втором разделе приведены результаты, характеризующие эффект когерентного резонанса в одиночном моновибраторе при воздействии на него внешнего шумового сигнала. Третий раздел посвящен исследованию взаимной и вынужденной синхронизации стохастических колебаний в двух связанных моновибраторах, возбуждаемых независимыми источниками шума. Полученные результаты свидетельствуют о тесной связи режима стохастической синхронизации с достижением максимальной степени регулярности коллективного отклика двух систем на шумовое воздействие. Четвертый раздел содержит результаты по радиофизическому моделированию простейшего нейронного ансамбля – генератора ритма. Показано, что за счет введения дополнительных инерционных возбуждающих и подавляющих связей в системе можно добиться генерации еще одной, низкочастотной моды стохастических колебаний. Итоги работы подведены в заключении.

1. Исследуемая система и методика эксперимента

Моновибратор. Радиофизический эксперимент был построен на базе использования двух разновидностей схемы моновибратора – устройства с одним устойчивым состоянием, генерирующего импульс определенной длительности в ответ на превышение входным напряжением некоторого порогового уровня. Сами схемы приведены на рис. 1, а, б. Они содержат операционный усилитель, напря-

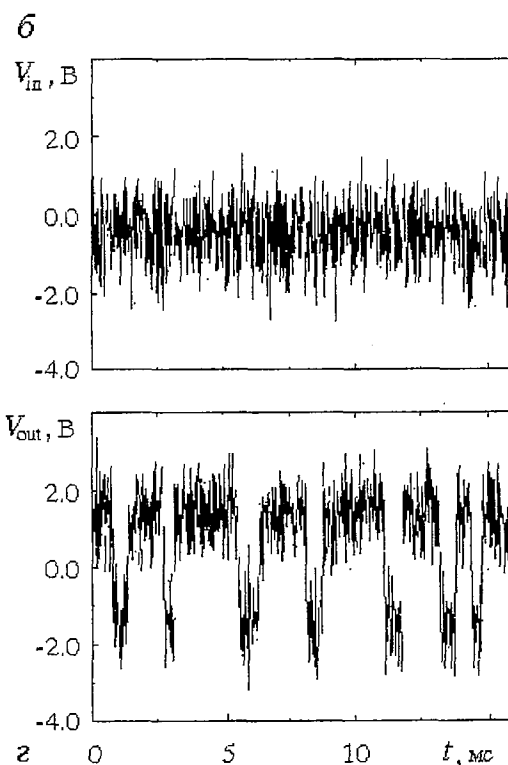
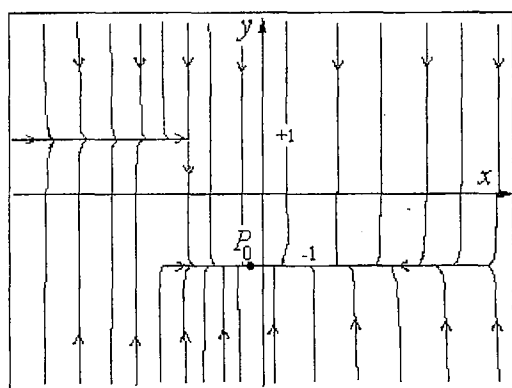
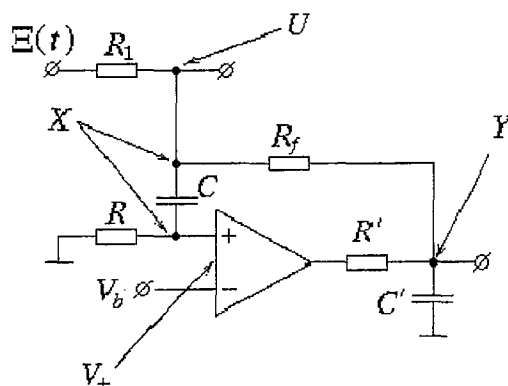
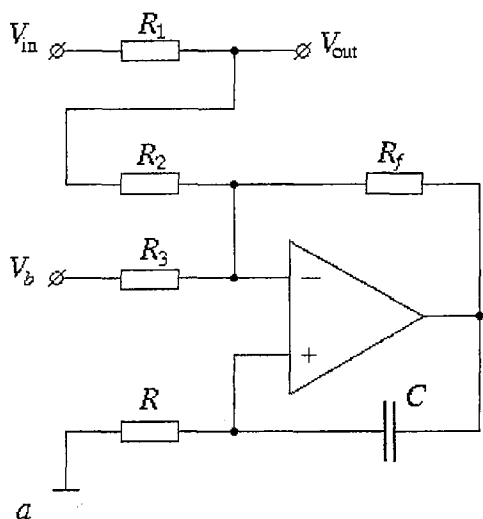


Рис. 1. а и б – две разновидности схемы моновибратора, демонстрирующие сходное поведение. Здесь $\Xi(t)$ – шумовое напряжение на входе системы, $V_b = +2.6$ В – пороговое напряжение; значения величин используемых резисторов и конденсатора: $R_1 = 2.2$ кОм, $R_2 = R_3 = R = 10$ кОм, $R_f = 100$ кОм, $C = 33$ нФ; $E = \pm 15$ В – напряжение питания микросхемы $\mu 741$; в – фазовый портрет системы, описываемой уравнениями (3); з – временная реализация сигнала V_{in} на входе и V_{out} на выходе моновибратора (схема а)

жение на выходе которого меняет знак в зависимости от полярности дифференциального напряжения на его входах. Емкость C включена в цепь положительной обратной связи и совместно с резистором R обеспечивает относительно медленный разряд, определяющий время формирования выходного импульса. Время разряда от напряжения насыщения E_{sat} до порогового напряжения $V_b \leq E_{\text{sat}}$ может быть оценено как $\tau_0 = -RC \ln 0.5(V_b/E_{\text{sat}} + 1)$. Обе схемы демонстрируют идентичное поведение с тем лишь основным отличием, что длительность импульса (время релаксации) моновибратора (б) сильнее флуктуирует под воздействием внешнего шума вследствие непосредственной близости к источнику шума времязадающей RC -цепочки. В результате пик в спектре мощности моновибратора (б) несколько более широкий, чем у моновибратора (а).

Рассмотрим динамическую модель моновибратора. Для схемы (б), обозначая шумовое напряжение на входе как $\Xi(t)$, падение напряжения на C как X и падение напряжения на C' как Y , можно записать

$$\begin{aligned} RCdX/dt &= R/R_f(Y-U) + R/R_1(\Xi(t)-U), \\ R'C'dY/dt &= f(V_+ - V_b) - Y - R'/R_f(Y-U), \\ V_+ &= RCdX/dt, \quad U = V_+ + X, \end{aligned} \quad (1)$$

где $f()$ принимает значения напряжения насыщения $-E_{\text{sat}}$ либо $+E_{\text{sat}}$ в зависимости от знака аргумента. Введем безразмерное время $t_2 = RCt$ и нормируем все напряжения на $\pm E_{\text{sat}}$. Тогда неравенство $-E_{\text{sat}} < f() < +E_{\text{sat}}$ трансформируется в $-1 < \chi() < +1$, $X \Rightarrow x$, $\Xi(t) \Rightarrow \xi(t)$ и т.д. В результате уравнения примут следующую форму:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= (R/R_f)y - R(1/R_1 + 1/R_f)(x+x) + (R/R_1)\xi(t), \\ \varepsilon \dot{y} &= \chi(\dot{x} - v_b) - y - R'/R_f(y - x - \dot{x}), \end{aligned} \quad (2)$$

где $\varepsilon = R'C'/(RC)$, а точкой обозначена производная по t_2 . Вводя безразмерные параметры $\sigma = R(1/R_1 + 1/R_f)$, $\alpha = (R/R_f)/(\sigma + 1)$, $A = (R/R_1)/(\sigma + 1)$, $\gamma = \sigma/(\sigma + 1)$ и пренебрегая членом с малым коэффициентом R'/R_f , приходим к окончательному виду уравнений

$$\begin{aligned} \dot{x} &= \alpha y - \gamma x + A\xi(t), \\ \varepsilon \dot{y} &= \chi(\dot{x} - v_b) - y. \end{aligned} \quad (3)$$

Фазовый портрет для модели (3) изображен на рис. 1, в. Как можно видеть, имеется единственное устойчивое состояние равновесия P_0 . Расчет для него собственных значений в предположении $\xi(t) = \text{const}$ (приближение медленного шума) дает $\lambda_1 = -\gamma$ и $\lambda_2 = -1/\varepsilon$. Эти величины всегда отрицательны, так как γ и ε всегда больше нуля. Последнее справедливо для любых значений электронных компонентов схемы, так как сопротивления и емкости не принимают отрицательных значений. Таким образом, в рассматриваемой системе при вариации как ее собственных параметров σ , ε , γ , α , так и внешнего приложенного напряжения (изменение параметра A), не происходит никаких бифуркаций, а аттрактором всегда является состояние равновесия P_0 – устойчивый узел. По этой причине обсуждаемые ниже результаты по генерации стохастических колебаний не могут быть объяснены активацией шумом каких-либо колебательных свойств детерминированной системы.

Будучи активированным внешним сигналом, моновибратор генерирует один

импульс, после чего возвращается в исходное состояние. В условиях слабого шума на входе (A мало) генерируется случайная последовательность импульсов с длительностью $\tau \approx \tau_0$. Однако при достаточно сильном шуме на входе процесс генерации импульса может быть прерван, и разброс длительности импульсов становится значительным. На рис. 1, 2 приведен пример временной реализации входного шума (вверху) и сигнала на выходе моновибратора (генерируются импульсы отрицательной полярности).

Для проведения экспериментов описанные выше схемы моновибраторов были реализованы на базе микросхем операционных усилителей $\mu 741$ и дополнены вспомогательными блоками. В качестве источников шума использовались специально изготовленные устройства, использующие шум рабочего режима стабилитрона. Такие генераторы обеспечивают близкое к гауссовому распределение и равномерный (в пределах 2 дБ) спектр мощности в интервале 0...50 кГц. Выходной сигнал экспериментальной установки оцифровывался и поступал в компьютер для обработки. Интенсивность шума в радиофизическом эксперименте оценивалась как средний квадрат напряжения $D = \langle E^2(t) \rangle$ на выходе генератора шума. Таким образом, в уравнениях (3) безразмерный параметр A соответствовал $D^{1/2}$.

Методика измерения регулярности. Проявление эффекта когерентного резонанса заключается в том, что поведение системы становится более регулярным, близким к периодическому при оптимальной интенсивности шума. Для количественной характеристики этого эффекта в [4] использовался вариант отношения сигнал/шум, в [6] вычислялась автокорреляционная функция процесса. Эти методы удовлетворяли потребностям качественного рассмотрения эффекта когерентного резонанса в относительно простых ситуациях, когда выходной спектр мощности содержит единственный четко выраженный максимум. Для успешного решения задач о взаимной и вынужденной синхронизации таких систем этого оказалось недостаточно. По этой причине нами предложен более универсальный способ определения регулярности колебаний β , основанный на вычислении энтропии по спектру. Для подсчета β по дискретному временному ряду длиной $2n$ спектр мощности $P(\omega)$ сначала нормируется

$$s_n(\omega_i) = P(\omega_i) / \sum_{i=1}^{i=n} P(\omega_i),$$

затем вычисляется значение энтропии

$$E = -\sum_{i=1}^{i=n} s_n(\omega_i) \ln(s_n(\omega_i)).$$

С учетом того, что максимальное значение энтропии достигается при равномерном спектре (белый шум) и составляет

$$E_{\max} = -\sum_{i=1}^{i=n} 1/n \ln(1/n),$$

регулярность β может быть определена как

$$\beta = 1 - E/E_{\max}. \quad (4)$$

В таком определении значение β реагирует, по сути, на изрезанность спектра, принимая максимальное значение 1 в случае гармонических колебаний и минимальное 0 – для белого шума.

2. Когерентный резонанс в одиночной возбудимой системе

Рассмотрим, что происходит в моновибраторе при увеличении интенсивности шума D . При малых значениях $D \ll 0.2 \text{ В}^2$ моновибратор генерирует относительно редкие импульсы, интервалы между которыми значительно больше, чем их длительность τ . В результате спектр мощности выходного сигнала отвечает суперпозиции набора одиночных импульсов со случайными фазами, чему соответствует плавный подъем спектра в области низких частот (рис. 2, а, кривая 1). Для близкой к оптимальной интенсивности шума $D \approx 0.45 \text{ В}^2$ паузы между импульсами приблизительно равны их длительности. Соответственно, пик в спектре смещается в более высокочастотную область и становится гораздо более четко выраженным (рис. 2, а, кривая 2).

На рис. 2, б приведены зависимости частоты, соответствующей положению пика в спектре мощности, и средней частоты следования импульсов от интенсивности шума D . Как можно видеть, в условиях эксперимента (в исследуемом диапазоне D) они практически совпадают. Ниже будем говорить просто о частоте индуцированных шумом колебаний. При увеличении интенсивности шума положение пика в спектре меняется от 0 до примерно

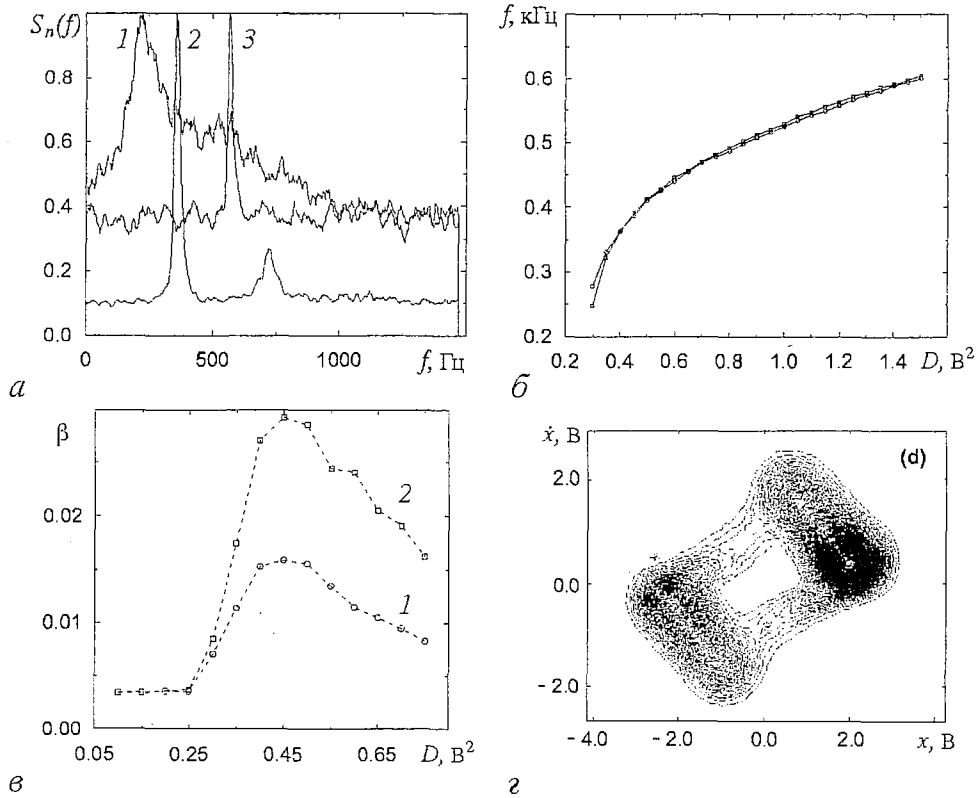


Рис. 2. а – фурье–спектры мощности, соответствующие стохастическим колебаниям одиночного моновибратора, для различной интенсивности шума D на входе: 1 – 0.3 В^2 , 2 – 0.45 В^2 и 3 – 1.5 В^2 (для наглядности сравнения спектры нормированы на максимум); б – зависимость средней частоты следования импульсов и частоты, соответствующей положению пика в спектре мощности, от интенсивности воздействующего шума (видно, что они практически совпадают); в – зависимость регулярности стохастических колебаний двух моновибраторов от интенсивности шума на их входе; г – структура двумерной плотности распределения вероятности в случае оптимального шума

$1.5/(RC)$. Это лишнее подтверждение того, что мы имеем дело с *порожденной* шумом квазирегулярной динамикой, а не с проявленным шумом детерминированным временным масштабом.

Зависимость регулярности β от интенсивности шума D на рис. 2, *в* имеет четко выраженный глобальный максимум примерно при $D=0.45 \text{ В}^2$, что объясняется оптимальным соотношением между длительностью генерируемых импульсов и длительностью пауз между ними. В терминологии работы А. Пиковского и Ю. Куртца [6] это как раз и соответствует балансу между временем активации (activation time) и временем эволюции системы к исходному состоянию (excursion time). Значениям D из оптимального интервала соответствует выраженная кольцевая структура двумерной плотности распределения вероятности на рис. 2, *г*, тогда как в случаях слабого и сильного шума распределение унимодально и качественно близко к гауссовому.

Степень проявления эффекта когерентного резонанса существенно зависит от характеристик воздействующего шумового сигнала. Две кривые на графике рис. 2, *в* соответствуют отклику двух одинаковых устройств, возбуждаемых различными генераторами шума. Различие в значении максимальной регулярности колебаний вызвано тем, что спектр выходного сигнала генератора шума во втором случае спадал быстрее, чем в первом.

При большой интенсивности шума паузы между импульсами становятся все меньше, поскольку система немедленно «выталкивается» шумом из состояния равновесия. Более того, сильный шум может прервать процесс генерации импульса, так что длительность импульсов также меняется случайным образом. Наконец, проявляет себя и аддитивная шумовая компонента в выходном сигнале. Как результат, пик в спектре мощности становится менее выражен на фоне шумового пьедестала (см. рис. 2, *а*, кривая 3), а регулярность вновь падает до близких к нулю значений (см. рис. 2, *в*).

3. Стохастическая синхронизация и достижение максимальной регулярности индуцированных шумом колебаний

Схема введения связи между двумя собранными, как показано на рис. 1, *а*, моновибраторами приведена на рис. 3. Ей соответствуют уравнения

$$\begin{aligned} \epsilon dx_{1,2}/dt &= \chi \{x_{1,2} - y_{1,2} - [D_{1,2} \xi_{1,2}(t) + \alpha x_{1,2} + \gamma v_b]\} - y_{1,2}, \\ dy_{1,2}/dt &= x_{1,2} - y_{1,2} + K(x_{1,2} - y_{1,2} - x_{2,1} + y_{2,1}). \end{aligned} \quad (5)$$

При необходимости обеспечения однонаправленной связи последовательно с резистором R_c включался буферный каскад с высоким входным и низким выходным сопротивлениями. В результате член связи в уравнениях для одной из подсистем выпадал.

Предметом нашего рассмотрения является переход к синхронным сто-

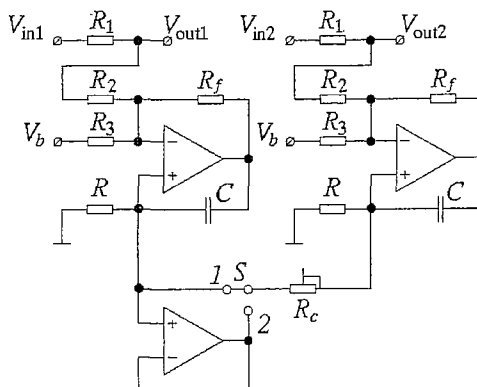


Рис. 3. Принципиальная схема двух резистивно связанных моновибраторов. Связь осуществляется через резистор связи R_c . В зависимости от положения переключателя S реализуется случай взаимной или однонаправленной связи

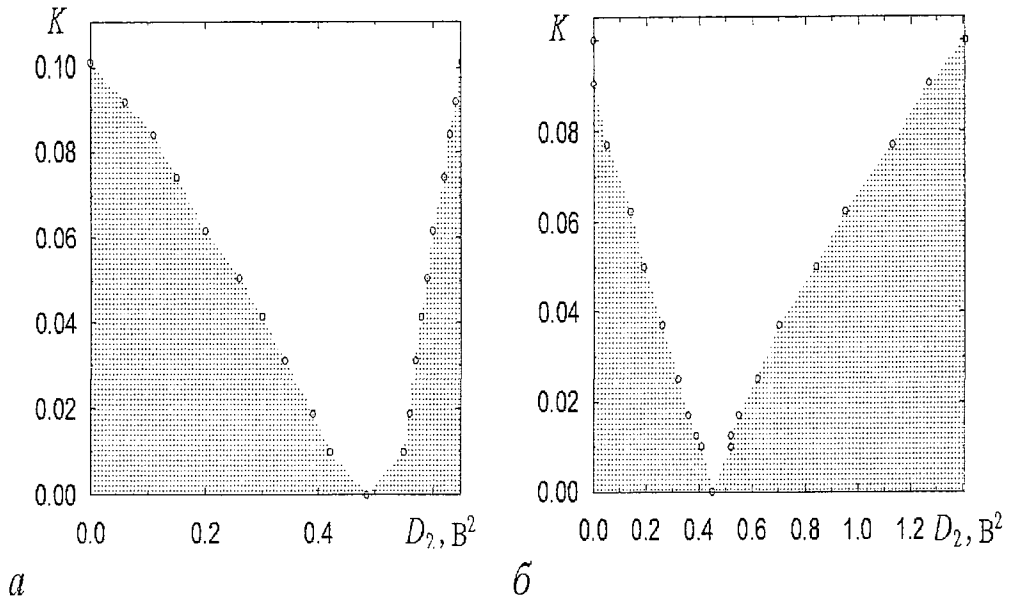


Рис. 4. Области стохастической синхронизации на плоскости параметров (D_2, K) , где D_2 – интенсивность шума на входе второго моновибратора, K – коэффициент связи: *a* – случай однонаправленной связи, *б* – случай взаимной связи; интенсивность шума на входе первого моновибратора установлена оптимальной для проявления эффекта когерентного резонанса

хаотическим колебаниям и выявление соответствующих изменений в степени регулярности генерируемого связанными системами сигнала. Для возбудимой системы интенсивность шума играет роль универсального управляющего параметра, ответственного как за процессы возбуждения колебаний, так и за их частоту. По этой причине режимы связанных систем рассматривались на плоскости параметров (D_2, K) , где K – параметр связи. Интенсивность шума в первой системе D_1 фиксировалась на некотором оптимальном для проявления эффекта когерентного резонанса уровне.

Стохастические колебания считались синхронными, если отношение их средних частот (количество импульсов в единицу времени) лежало в интервале $1 - \Delta < f_1/f_2 < 1 + \Delta$, где Δ определялось точностью эксперимента (временем усреднения) и принималось равным 0.02. На рис. 4 приведены диаграммы, полученные для однонаправленной (*a*) и для взаимной (*б*) связи. Как можно видеть, в обоих случаях область синхронных стохастических колебаний расширяется по мере увеличения коэффициента связи K . В отличие от известных результатов по синхронизации переключений в бистабильной системе в режиме стохастического резонанса [1] данные результаты свидетельствуют об отсутствии порогового значения K , ниже которого синхронизация не наблюдается.

Каковы механизмы перехода к синхронным стохастическим колебаниям? На рис. 5 приведена эволюция фурье-спектров мощности колебаний в двух однонаправленно связанных моновибраторах в зависимости от значения коэффициента связи K для различного соотношения D_1 и D_2 . На серии спектров (*б*) ясно видно, как два пика в спектрах мощности колебаний связанных подсистем сближаются и сливаются по мере увеличения степени связи. В такой эволюции спектров нетрудно узнать эффект захвата частот, практически повторяющий соответствующий механизм для регулярных колебаний. Для серии спектров (*a*) картина качественно иная. Высота пика, соответствующего индуцированным

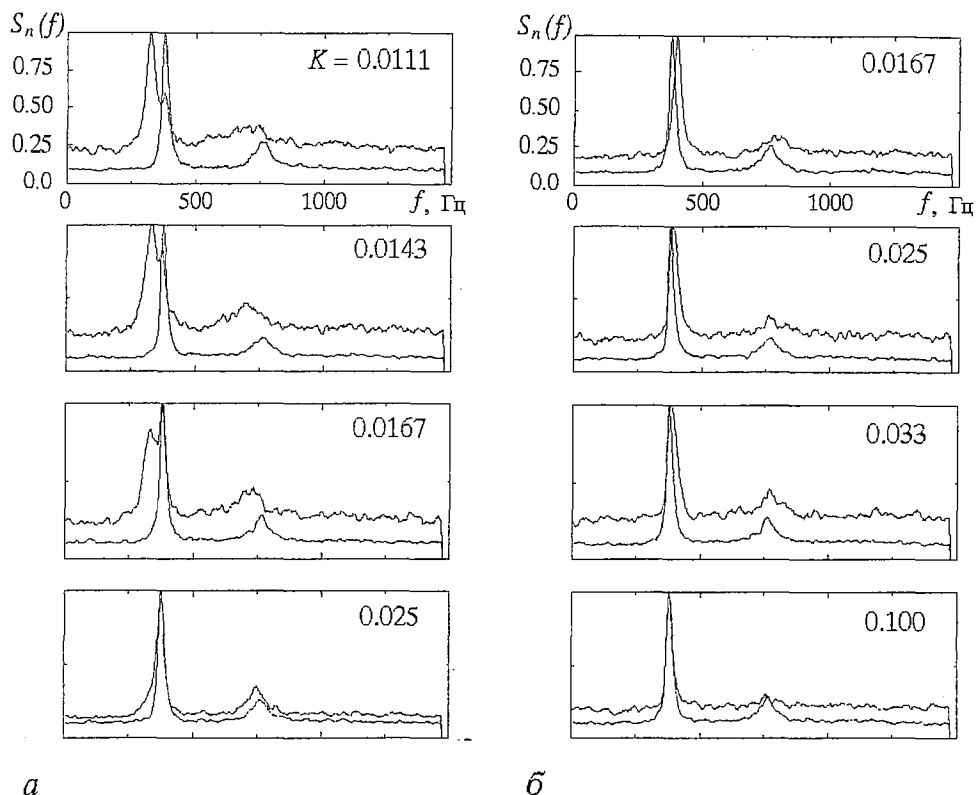


Рис. 5. Эволюция усредненных фурье-спектров мощности для однонаправленно связанных возбудимых систем: *a* – при движении по параметру K слева от основания клюва синхронизации для $D_1=0.45 \text{ В}^2$, $D_2=0.36 \text{ В}^2$ (синхронизация происходит через подавление собственной стохастической динамики одного из моновибраторов); *б* – при движении по параметру K справа от основания клюва синхронизации для $D_1=0.45 \text{ В}^2$, $D_2=0.52 \text{ В}^2$ (синхронизация происходит через захват основной частоты моновибратора). Все спектры нормированы на максимальное значение

шумом колебаниям во второй подсистеме, уменьшается до нуля по мере увеличения K . Однако в то же время появляется и растет новый пик на частоте воздействия первой подсистемы. Как результат, частоты колебаний в обеих подсистемах уже при $K=0.025$ совпадают. Подобная эволюция спектров полностью отвечает другому известному механизму синхронизации регулярных колебаний – через подавление собственной динамики.

Таким образом, можно утверждать, что синхронизация индуцированных шумом колебаний в связанных возбудимых системах подчиняется закономерностям, которые аналогичны известным механизмам синхронизации регулярных колебаний. В спектре мощности при вариации степени связи наблюдается характерная эволюция спектров мощности; график отношения частот имеет типичные «полочки» при вариации параметра, ответственного за расстройку подсистем (см. ниже, рис. 6); явление захвата (на конечных временах) демонстрирует также мгновенная разность фаз стохастических осцилляторов [11].

Немаловажным является вопрос, каким образом эффекты синхронизации могут быть увязаны с изменением степени регулярности выходного сигнала? Иными словами, возможна ли ситуация, когда связанные стохастические осцилляторы совместно производят сигнал более высокой степени регулярности, нежели в автономном режиме?

В случае однонаправленной связи вторая подсистема может рассматриваться

как одиночная, на которую воздействует шумовой сигнал сложного состава. Он содержит как гауссов белый шум интенсивностью D_2 , так и выходной сигнал первой подсистемы. На рис. 6, а приведены результаты измерения отношения частот совместно с графиками регулярности в обеих подсистемах в зависимости от значения параметра связи. Значения регулярности в первой подсистеме меняются слабо, так как ее режим не зависит от величины K . Их разброс иллюстрирует реальную точность измерений при выбранных параметрах оцифровки сигнала. Как можно видеть, ошибки измерения много меньше обсуждаемых изменений в значениях β для второй подсистемы, которые резко увеличиваются при достижении области синхронизации. Достигнутое при этом значение порядка 0.045 примерно на 50% превышает значение оптимума для нее при возбуждении только белым шумом (дано пунктиром).

На рис. 6, б приведены результаты аналогичного эксперимента для взаимно связанных моновибраторов. В этом случае менялся параметр D_2 , что эквивалентно изменению расстройки по частотам. Как можно видеть, области стохастической синхронизации отвечает «полочка» на графике отношения частот (вверху). Этой же области изменения D_2 соответствует заметный прирост регулярности колебаний в обеих связанных подсистемах. Существенно, что несмотря на изначально различные значения β_{\max} для двух подсистем (это иллюстрировалось на рис. 2, в), увеличение максимальных значений β наблюдается в каждой из них.

Итак, результаты радиофизического эксперимента говорят о том, что переход к режиму стохастической синхронизации сопровождается ростом регулярности индуцированных шумом колебаний, причем достигаемые при этом значения β существенно выше, нежели в случае одиночной возбудимой системы.

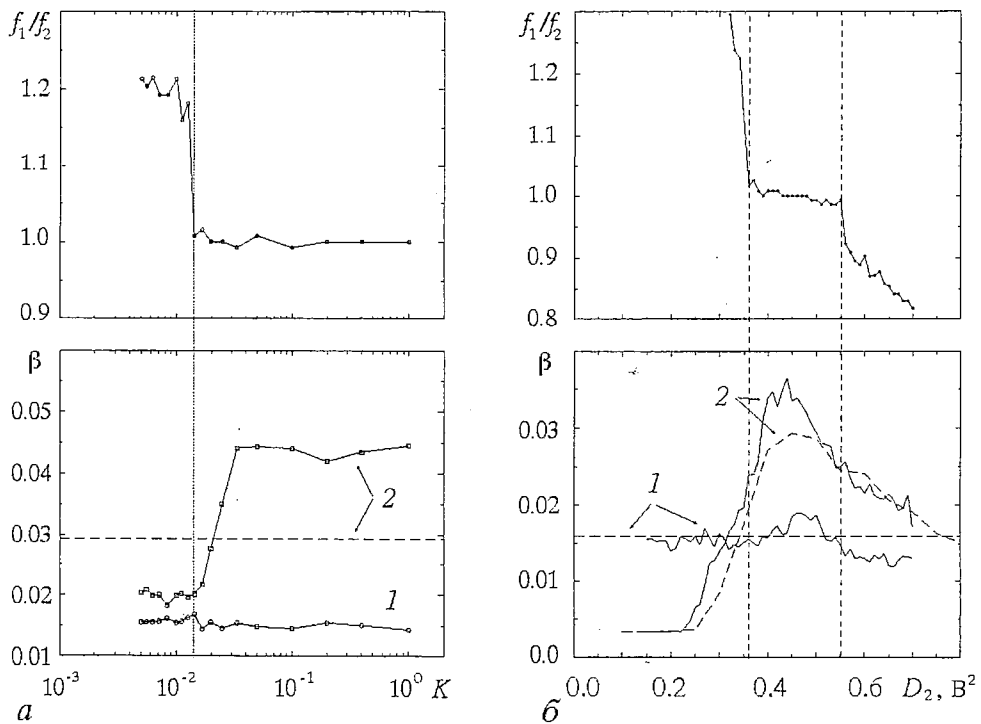


Рис. 6. Соотношение частот и регулярность индуцированных шумом колебаний: а – случай однонаправленного воздействия системы 1 на систему 2 $D_1=0.45 \text{ В}^2$, $D_2=0.36 \text{ В}^2$; б – случай взаимной синхронизации для $K=0.0125$, $D_1=0.45 \text{ В}^2$. Сплошные линии соответствуют регулярности связанных подсистем, а штриховые – несвязанных

4. Моделирование нейронного генератора ритма и генерация двухмодовых стохастических колебаний

Описанные выше результаты по радиофизическому моделированию стохастической динамики возбудимых систем в режиме когерентного резонанса как минимум не противоречат представлениям о функционировании малых нейронных систем, которые представляют собой наиболее очевидный пример возможных практических приложений таких исследований.

Как можно видеть, наличие выраженного ритма в сигнале, который генерирует возбудимая система (либо их ансамбль), *не обязательно* связано с наличием детерминированного источника автоколебаний. Такой ритм может порождаться и стохастическим механизмом.

В этой связи представляет несомненный интерес выяснение, в какой степени подобный механизм генерации стохастических колебаний способен обеспечить функционирование более сложных структур возбудимых систем, таких, например, как нейронные схемы, ответственные за генерацию определенных типов движений – центральные генераторы ритма (ЦГР) [18].

Описанные в этом разделе результаты посвящены моделированию простейшего ЦГР улитки [19] (рис. 7, а), содержащего всего два управляющих нейрона и один исполнительный – мотонейрон. Нейроны А и В продуцируют ритм и воздействуют на мотонейрон С, который управляет разжимающими и сжимающими мышцами, обеспечивая вдох и выдох легких улитки. Нейрон С работает в переключаемом режиме и при отсутствии воздействия на него никакого ритма не генерирует. Принципиально важным для такой нейронной схемы является наличие инерционных взаимо- и самоподавляющих связей нейронов через синапсы, что обуславливает наличие двух метастабильных состояний, последовательно сменяющих друг друга.

Как необходимое условие работы подобных нейронных схем, предполагается либо спонтанная активность управляющих нейронов, что означает наличие у них автоколебательных свойств, либо наличие внешнего возбуждающего сигнала, близкого к периодическому. В рамках нашего исследования, напротив, нейроны полагались неспособными к самопроизвольному возбуждению, а внешнее воздействие считалось шумовым (что согласуется с многочисленными экспериментальными данными и общими представлениями о работе нейронных

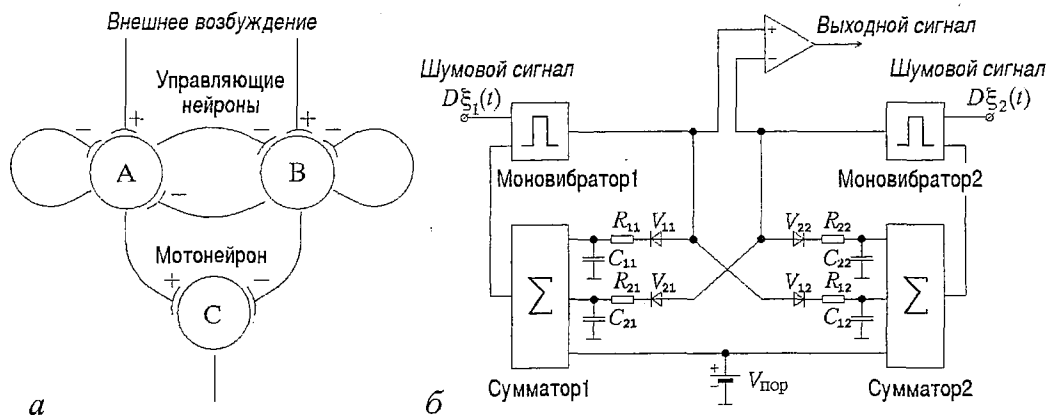


Рис. 7. а – центральный генератор ритма дыхания улитки состоит из трех нейронов А, В и С, охваченных подавляющими и возбуждающими связями [19]; б – экспериментальная установка, моделирующая работу ЦГР, состоит из двух моновибраторов, охваченных цепями взаимоподавляющей и самоподавляющей связи

систем [20]). Целью эксперимента являлось доказательство того, что даже в таком случае может генерироваться квазирегулярный низкочастотный сигнал, характеристики которого зависят от параметров приложенного шумового воздействия.

Для моделирования подобных свойств схема моновибратора (см. рис. 1, б) была модифицирована добавлением суммирующего элемента с несколькими входами, что позволило изменять порог его срабатывания в зависимости от приложенных ко входам потенциалов. Соответствующие напряжения вырабатывались на выходе выпрямительно-фильтрующих цепочек V_{ij}, R_{ij}, C_{ij} (рис. 7, б). Общая структура моделирующей установки строилась из следующих соображений.

- Каждый из двух моновибраторов охвачен цепью обратной связи $V_{ii}, R_{ii}, C_{ii}; i=1,2$. Ее действие проявляется в увеличении порогового напряжения при генерации импульсов, что эквивалентно ослаблению действующего шумового сигнала и направлено на прекращение индуцированных шумом колебаний.

- Цепи воздействия $V_{ij}, R_{ij}, C_{ij}; i=1,2; j=1,2; i \neq j$ увеличивают порог одного моновибратора в результате активности другого, что соответствует их взаимоподавляющей связи.

- Постоянные времени описанных выше цепей само- и взаимоподавляющих связей выбирались много большими, чем собственное время релаксации моновибраторов $RC, R_{ij}, C_{ij} \gg RC$.

Изучение поведения стохастического генератора ритма проводилось при увеличении интенсивности шума D . Было найдено, что в эволюции спектра существует определенный сценарий. Для слабого шума импульсы на выходе моновибратора редки и напряжение на выходе RC -цепочек мало и практически не сдвигает пороговое напряжение. Спектр выходного сигнала соответствует суперпозиции единичных прямоугольных импульсов с различной фазой, гладкий и широкий на низкой частоте (рис. 8, а). Режим работы каждого из моновибраторов близок к случаю одиночной возбудимой системы при уровне шума ниже оптимального, как это обсуждалось в разделе 2.

При увеличении интенсивности шума до $D \approx 0.22 \text{ В}^2$ наблюдается резкое увеличение регулярности выходного сигнала, причем в спектре мощности имеется

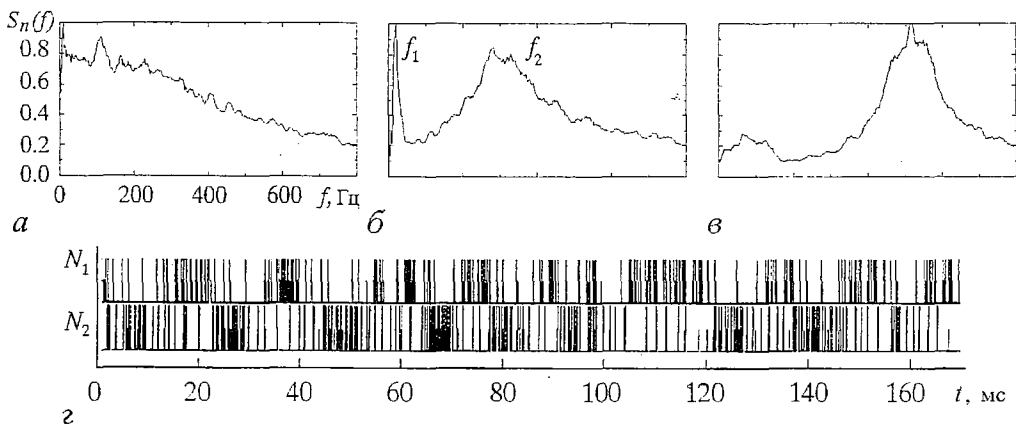


Рис. 8. Спектры мощности выходного сигнала схемы на рис. 7, б для различных значений интенсивности шума D : а – 0.24 В^2 , б – 0.34 В^2 , в – 0.54 В^2 (все спектры нормированы на максимальное значение); з – временная реализация выходного сигнала моновибраторов 1 и 2 для случая оптимальной интенсивности шума

два выраженных пика (рис. 8, б). Более высокочастотный из них f_2 соответствует частоте индуцированных шумом колебаний в одиночной возбудимой системе, тогда как второй пик f_1 отражает появление низкочастотной моды стохастических колебаний. Соответствующие этому режиму работы временные реализации выходных сигналов моновибраторов показаны на рис. 8, г.

Электронная схема при этом работает следующим образом. Предположим, изначально оба моновибратора неактивны и их пороговые напряжения $v_{b1}=v_{b2}=v_{b0}$. Постоянные времени цепочек выбраны так, что $R_{11}C_{11}=R_{22}C_{22} \gg R_{12}C_{12}=R_{21}C_{21} \gg RC$. Пусть в некоторый момент времени приложенный шумовой сигнал вызывает генерацию нескольких импульсов в первом моновибраторе. При этом появляется положительное напряжение на выходе цепочки V_{12}, R_{12}, C_{12} , что увеличивает пороговое напряжение v_{b2} второго моновибратора и резко понижает вероятность его возбуждения. В результате такого дисбаланса первый моновибратор входит в режим генерации стохастических колебаний, тогда как второй находится в режиме молчания. Однако в результате действия цепочки V_{11}, R_{11}, C_{11} генерация импульсов первым моновибратором увеличивает его же собственное пороговое напряжение v_{b1} , что уменьшает вероятность возбуждения его шумовым сигналом. Импульсы становятся более редкими. Это, в свою очередь, создает преимущественные условия для возбуждения второго моновибратора, и процесс продолжается аналогичным образом.

Таким образом, в индуцированных шумом колебаниях, генерируемых схемой рис. 7, б, появляется временной масштаб, определяемый, с одной стороны, параметрами элементов цепочек R_{ij}, C_{ij} , а с другой – амплитудой импульсов и частотой их генерации f_2 каждым из моновибраторов, то есть соотношением интенсивности приложенного шума и порогового напряжения. На рис. 9, а приведены графики зависимости частоты f_1 , соответствующей этому временному масштабу, и частоты f_2 от интенсивности шума D . При вариации D не наблюдается выраженной взаимосвязи изменения f_1 и f_2 , что позволяет говорить о двух независимых модах индуцированных шумом колебаний.

При увеличении интенсивности шума D выше некоторого оптимального значения описанный выше механизм низкочастотных переключений работает все хуже, так как возрастает вероятность произвольного (вне зависимости от

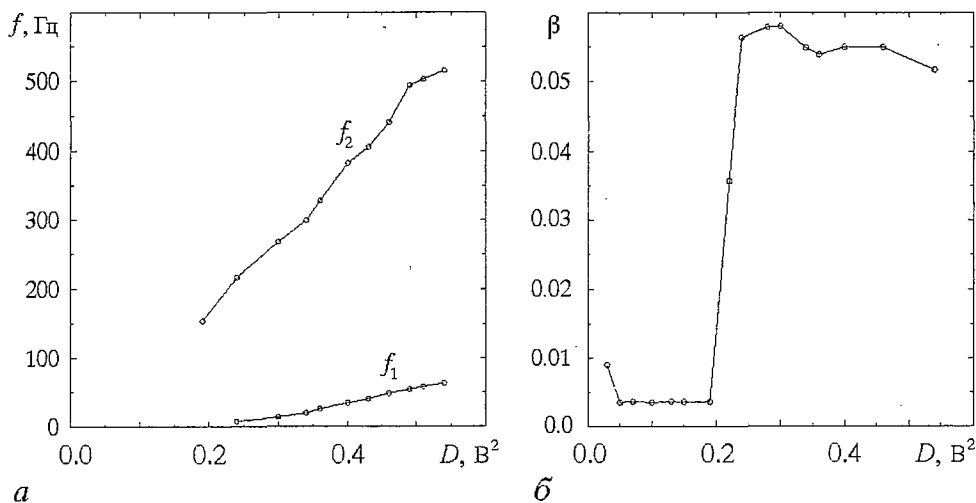


Рис. 9. а – изменение частот, соответствующих пикам в спектре, и б – регулярность выходного сигнала радиophysical модели ЦГР в зависимости от интенсивности шума D

действующих пороговых напряжений) переключения схемы в любой момент времени. Об этом свидетельствует спектр колебаний на рис. 8, в при $D=0.54 \text{ В}^2$. Видно, что вместо выраженного пика в низкочастотной области наблюдается лишь незначительный подъем в спектре.

Отметим еще два важных факта. Во-первых, регулярность этих низкочастотных переключений схемы напрямую связана с регулярностью следования импульсов в каждом из моновибраторов и, таким образом, определяется эффектом когерентного резонанса, обсуждавшимся в разделе 2. Как видно из рис. 9, б, значение регулярности выходного сигнала β испытывает резкий скачок при значении $D \approx 0.22 \text{ В}^2$, которое соответствует появлению низкочастотных переключений. При этом пик на частоте f_2 , соответствующий генерации импульсов в отдельном моновибраторе, оказывается размытым вследствие модуляции порогового напряжения. Во-вторых, несмотря на независимость источников шума в двух моновибраторах, по низкочастотной составляющей колебаний (то есть по огибающей временной реализации) они функционируют в противофазе. Этот факт определяется самой структурой подавляющих связей схемы. Таким образом, при воздействии шумового сигнала генерируются стохастические колебания с *заранее заданными фазовыми соотношениями*.

Возвращаясь к поставленной в начале раздела задаче, описанные выше результаты позволяют с уверенностью утверждать, что функционирование нейронных схем ЦГР, генерирующих низкочастотные ритмы с заданными фазовыми соотношениями, с успехом может моделироваться структурами возбудимых систем, не обладающих автоколебательными свойствами в отсутствие шума. При этом низкочастотная компонента генерируемых стохастических колебаний обладает высокой степенью регулярности и подчиняется фазовым соотношениям, заданным структурой связей.

Заключение

Приведенные выше результаты экспериментального исследования генерации стохастических колебаний в одиночной и связанных возбудимых системах позволяют сделать следующие выводы.

- Возбуждаемое шумом пороговое электронное устройство (моновибратор) в полной мере демонстрирует эффект когерентного резонанса, что проявляется как значительное увеличение степени регулярности выходного сигнала в оптимальном диапазоне интенсивности шума. Как показывает анализ модельных уравнений моновибратора, эта динамическая система не имеет осциллирующих решений в детерминированном варианте. Таким образом, экспериментально подтвержден механизм когерентного резонанса, предложенный Пиковским и Куртцем в работе [6].
- Связанные моновибраторы, каждый из которых возбуждается собственным источником шума, демонстрируют явление стохастической синхронизации, при котором изначально различные частоты индуцированных шумом колебаний становятся равными в некотором диапазоне изменения управляющих параметров. Характер эволюции спектров мощности при переходе к режиму стохастической синхронизации аналогичен известным механизмам синхронизации регулярных колебаний захватом частот и подавлением собственной динамики. Режиму стохастической синхронизации соответствует значительный прирост максимальной степени регулярности индуцированных шумом колебаний.
- Введение инерционных взаимно- и самоподавляющих связей между моновибраторами позволило успешно воспроизвести особенности функциони-

рования нейронной схемы – центрального генератора ритма улитки. Данный эксперимент показывает, что эффект когерентного резонанса может играть принципиальную роль при выработке двигательных ритмов подобными нейронными системами. Иными словами, для генерации низкочастотных квазирегулярных колебаний с определенными фазовыми соотношениями *не обязательны* автоколебательные свойства нейронов либо наличие внешнего ритма. Данный факт открывает широкие перспективы для моделирования и описания динамики малых нейронных ансамблей на языке возбудимых стохастических систем и указывает перспективное направление дальнейших исследований.

Данная работа была частично поддержана грантом CRDF REC-006, а также грантом РФФИ 01-02-16709.

Библиографический список.

1. Анищенко В.С., Нейман А.Б., Мосс Ф., Шиманский–Гайер Л. Стохастический резонанс как индуцированный шумом эффект увеличения степени порядка // УФН 1999. Т. 169, № 1. С. 7.
2. Gang H., Ditzinger T., Ning C.Z., Haken H. Stochastic resonance without external periodic force // Phys. Rev. Lett. 1993. Vol. 71. P. 807.
3. Rappel W.-J., Strogatz S.H. Stochastic resonance in an autonomous system with a nonuniform limit cycle // Phys. Rev. E. 1994. Vol. 50. P. 3249.
4. Neiman A., Sapsin P., Stone L. Coherence resonance at noisy precursors of bifurcations in nonlinear dynamics systems // Phys. Rev. E. 1997. Vol. 56. P. 270.
5. Lee S.-G., Neiman A., Kim S. Coherent resonance in a Hodgkin–Huxley neuron // Phys. Rev. E. 1998. Vol. 57. P. 3292.
6. Pikovsky A., Kurths J. Coherent resonance in a noise driving excitable system // Phys. Rev. Lett. 1997. Vol. 78. P. 775.
7. Postnov D.E., Han S.K., Yim T.G., Sosnovtseva O.V. Experimental observation of coherent resonance in cascaded excitable systems // Phys. Rev. E. 1999. Vol. 59. P. R3791.
8. Kramers H.A. Brownian motion in a field of force and the diffusion model of chemical reaction // Physica. 1940. Vol. 7. P. 284.
9. Малахов А.Н. Флуктуации в автоколебательных системах. М.: Наука, 1968.
10. Стратонович Р.А. Избранные вопросы теории флуктуаций в радиотехнике // М.: Сов. радио, 1961.
11. Han S.K., Yim T.G., Postnov D.E., Sosnovtseva O.V. Interacting coherent resonance oscillators // Phys. Rev. Lett. 1999. Vol. 83. P. 1771.
12. Tanabe S., Shimokawa T., Sato S., Pakdaman K. Response of coupled noisy excitable systems to weak stimulation // Phys. Rev. E. 1999. Vol. 60. P. 2182.
13. Neiman A., Schimansky–Geier L., Cornell–Bell A., and Moss F. Noise-enhanced phase synchronization in excitable media // Phys. Rev. Lett. 1999. Vol. 83. P. 4896.
14. Hu B., Zhou C. Phase synchronization in coupled nonidentical excitable systems and array-enhanced coherent resonance // Phys. Rev. E. 2000. Vol. 61. P. R1001.
15. Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Сильверстон А.И., Баженов М.В., Хуэрта Р., Суцник М.М., Рубчинский Л.Л. Синхронизация нейронных ансамблей // УФН. 1996. Т. 166, № 4. С. 365.
16. Winfree A.T. The geometry of biological time // Springer, Berlin, 1980.
17. Haken J. Principles of brain functioning // Springer–Verlag, Berlin, 1996.

18. *Simmers J., Meyrond P., Moulins M.* Dynamics networks of neurons // American scientist. 1995. Vol. 83(3). P. 262.

19. *Rosenzweig M.R., Leiman A.L., Breedlove S.M.* Biological psychology // Sinauer Associated, Inc. Sunderland, Massachusetts. 1996.

20. *Neiman A., Pei X., Russell D., Wojtenek W., Wilkens L., Moss F., Braun H.A., Huber H.T., Voigt K.* Synchronization of the noisy electrosensitive cells in the paddlefish // Phys. Rev. Lett. 1999. Vol. 82. P. 660.

Саратовский государственный
университет

Поступила в редакцию 5.03.01
после доработки 6.06.01

NOISE INDUCED OSCILLATIONS AND STOCHASTIC SYNCHRONIZATION IN COUPLED EXCITABLE SYSTEMS

D.E. Postnov, O.V. Sosnovtseva, D.V. Setsinsky, V.S. Borisov

We consider the coherence resonance effect and stochastic synchronization in coupled excitable systems. We do the electronic experiment on the monovibrator (threshold device) to study the properties of noise induced oscillations and to simulate the stochastic behavior of simple neural circuit. We show that considered noise induced effects can provide the operation of small neural ensembles like central pattern generators.



Постнов Дмитрий Энгелевич окончил физический факультет Саратовского государственного университета по специальности радиофизика и электроника (1983), до 1987 года – инженер кафедры радиофизики СГУ. Окончил аспирантуру при той же кафедре, защитив кандидатскую диссертацию «Регулярные и хаотические процессы в системах взаимодействующих нелинейных осцилляторов» (1990), защитил докторскую диссертацию (2000). С 1991 года работал старшим преподавателем кафедры радиофизики Саратовского университета, с 1995 года занимает должность доцента на той же кафедре. Опубликовано около 50 научных работ в отечественной и зарубежной печати.



Сосновцева Ольга Владимировна – родилась в 1966 году. Окончила физический факультет Саратовского университета (1989). Работала инженером в НИИ механики и физики при Саратовском университете (1989–1992). Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в СГУ (1996) по структурам и свойствам аттракторов неавтономных и связанных динамических систем. Докторант кафедры радиофизики и нелинейной динамики СГУ. Имеет 10 публикаций в отечественной и зарубежной печати.



Сецинский Дмитрий Вячеславович – родился в 1978 году. Окончил физический факультет СГУ (2000). С 1999 года – инженер, с 2001 – аспирант кафедры радиофизики и нелинейной динамики СГУ. Область научных интересов – нелинейная динамика стохастических систем. Имеет шесть публикаций. Homepage: <http://chaos.ssu.runnet.ru/~dmitriy/dima.html>
E-mail: dmitriy@chaos.ssu.runnet.ru



Борисов Владимир Сергеевич – родился в 1978 году. Окончил физический факультет СГУ (2000). Аспирант кафедры радиофизики и нелинейной динамики СГУ. Автор четырех публикаций. Область научных интересов – радиофизика, электродинамика, нелинейная динамика.



В Издательстве ГосУНЦ «Колледж» вышли в свет Лекции

Трубецков Д.И. «След вдохновений и трудов упорных...»: Лекции. Саратов: Изд-во ГосУНЦ «Колледж», 2001. 104 с. ISBN 5-94409-006-5

В брошюре изложены два небольших курса лекций, прочитанных на традиционных школах Саратовского государственного университета «Нелинейные дни в Саратове для молодых» в 2000 и 2001 годах. Первый курс посвящен описанию жизни великого естествоиспытателя Германа Гельмгольца и его вклада в науку о колебаниях и волнах на примере четырех конкретных задач. Второй курс связан с событиями в естествознании в 1834 году, когда Гамильтон сформулировал канонические уравнения механики и принцип наименьшего действия, Клапейрон опубликовал мемуары Сади Карно, Бэббедж изобрел «аналитическую машину», Фарадей открыл законы электролиза, Ленц сформулировал «правило Ленца», а Скотт Рассел начал свои замечательные наблюдения за солитонами.

Лекции предназначены для школьников старших классов, студентов и аспирантов. Они могут оказаться полезными для учителей и преподавателей высшей школы, а также для всех тех, кто интересуется жизнью естественных наук.

*Заинтересованный читатель может заказать лекции
по телефону: (845-2) 51-38-64
по электронной почте E-mail: and@cas.ssu.runnet.ru*

