



ОТ ПРОТИВОФАЗНОЙ К СИНФАЗНОЙ СИНХРОНИЗАЦИИ В СВЯЗАННЫХ МОДЕЛЯХ НЕЙРОНОВ

Д.Э. Постнов, О.В. Сосновцева, С.К. Хан

На языке бифуркационного анализа описаны наиболее важные переходы от противофазного резонанса, наблюдаемого при слабой связи к синфазной синхронизации при увеличении параметра взаимодействия. Исследована роль мультистабильности в устройстве области основного резонанса. Данная задача рассматривается на примере двух связанных моделей Мориса – Лекара.

Введение

Исследование малых нейронных ансамблей – одно из важных направлений обширной междисциплинарной области исследований по нейронам. В самом деле, первоначально чисто биологическая задача об особенностях функционирования нервной клетки оказалась удачной идеологической основой – парадигмой – для описания поведения самых разнообразных систем в терминах «воздействие – отклик». При этом в зависимости от конкретных задач уровень описания (сложность математической модели) отдельного нейрона варьирует от предельно упрощенных одномерных моделей «накопление – отклик», «integrate and fire» [1], до детально проработанных моделей конкретных типов нейронов. При этом число дифференциальных уравнений модели порой превышает два десятка!

Классической моделью одиночного нейрона принято считать четырехмерную модель Ходжкина – Хаксли [2]. Ее упрощением, а также путем феноменологического описания, было построено несколько различных моделей (для обзора см. [3]), общей чертой которых можно считать представление отдельного нейрона как осциллятора с некоторыми специфичными свойствами. На этом уровне рассмотрения главные свойства отдельного нейрона неплохо описываются двумерными моделями, наиболее известна из которых модель Мориса – Лекара [4].

В настоящей работе мы рассматриваем динамику двух связанных нейронов, базируясь на модели Мориса – Лекара. Рассмотрение динамики двух связанных осцилляторов неизбежно приводит к фундаментальной проблеме теории колебаний – синхронизации. В данном случае главным вопросом является следующий: каким образом особенности нейронного осциллятора (в сравнении, например, с классическим примером – генератором Ван дер Поля) отразятся на общей картине синхронных колебательных режимов и их бифуркаций? На данном этапе мы ограничимся областью основного резонанса 1:1.

1. Нейронный осциллятор

Важнейшей особенностью нейрона является наличие двух режимов функционирования: состояния с постоянным уровнем слабо отрицательного потенциала «resting state» и режима генерации коротких импульсов положительной полярности «spikes». Переход из одного состояния в другое обусловлен воздействием других нейронов посредством как электрической (синаптический ток), так и химической связи. В результате динамика упомянутых выше математических моделей нейронов характеризуется наличием двух сосуществующих аттракторов на фазовой плоскости. А именно, состояния равновесия и предельного цикла, бассейны притяжения которых разделены устойчивым многообразием седлового состояния равновесия. При изменении управляющего параметра (уменьшении синаптического тока) предельный цикл исчезает в результате нелокальной бифуркации – петли сепаратрисы седла [5]. Фазовый портрет описанного выше типа осциллятора приведен на рис. 1 и является типичным для двумерных моделей нейронов в некоторой области управляющих параметров.

Модель Мориса – Лекара демонстрирует несколько более сложную динамику: внутри устойчивого предельного цикла возможно наличие устойчивого состояния равновесия, отделенного неустойчивым предельным циклом. Уравнения модели записаны в переменных, соответствующих потенциалу мембраны и токам, проходящим через нее,

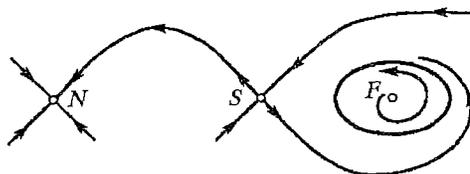


Рис. 1. Типичный фазовый портрет нейронного осциллятора

$$dv/dt = -J_{\text{ион}}(v, w) + J, \quad (1)$$

$$dw/dt = f(w_{\infty}(v) - w)/\tau_w(v), \quad (2)$$

где

$$J_{\text{ион}}(v, w) = \bar{g}_{\text{Ca}} m_{\infty}(v)(v - 1) + \bar{g}_{\text{K}} w(v - v_{\text{K}}) + \bar{g}_{\text{L}}(v - v_{\text{L}}), \quad (3)$$

$$m_{\infty}(v) = 0.5[1 + \tanh\{(v - v_a)/v_b\}], \quad (4)$$

$$w_{\infty}(v) = 0.5[1 + \tanh\{(v - v_c)/v_d\}], \quad (5)$$

$$\tau_w(v) = 1/[\cosh\{(v - v_c)/(2 v_d)\}]. \quad (6)$$

В приведенных уравнениях v обозначает потенциал клеточной мембраны. Ток через мембрану $J_{\text{ион}}(v, w)$ определяется вкладами ионов кальция (индекс Ca), калия (индекс K) и током утечки (индекс L). Выражения (5) и (4) описывают активацию калиевого и кальциевого каналов, соответственно. Уравнение (2) отражает характер релаксации w калиевого тока к стационарному значению $w_{\infty}(v)$. Время релаксации кальциевого тока принимается пренебрежимо малым, поэтому в (3) включено стационарное значение $m_{\infty}(v)$. В данной работе мы использовали стандартный набор параметров $v_a = -0.01$, $v_b = 0.15$, $v_c = 0.1$, $v_d = 0.145$, $\bar{g}_{\text{Ca}} = 1.0$, $\bar{g}_{\text{K}} = 2.0$, $\bar{g}_{\text{L}} = 0.5$, $v_{\text{K}} = -0.7$, $v_{\text{L}} = -0.5$ и $f = 1.15$, меняя лишь J . За исходный режим было принято значение $J = 0.075$, соответствующее сосуществованию состояния равновесия и предельного цикла вблизи точки гомоклинической бифуркации.

Внешний возбуждающий ток J традиционно используется как управляющий параметр. На рис. 2 приведена однопараметрическая бифуркационная диаграмма для системы (1)–(6) в зависимости от J . Как малому ($J < J_A$), так и большому ($J > J_D$) значениям тока отвечает единственный устойчивый режим – состояние равновесия.

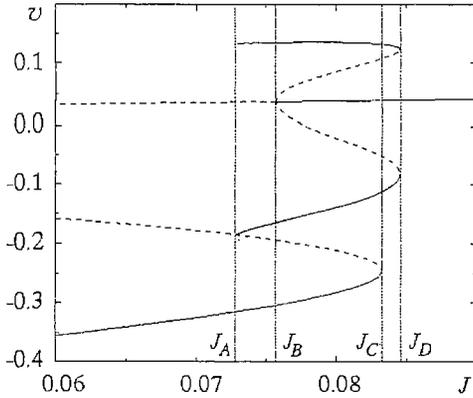


Рис. 2. Однопараметрическая бифуркационная диаграмма для модели Мориса – Лекара. Значению тока J_A соответствует гомоклиническая бифуркация – образование сепаратрисы седла, J_B – субкритическая бифуркация Хопфа, J_C – седло–узловая бифуркация для состояния равновесия, J_D – седло–узловая бифуркация для циклов

При уменьшении J , в точке $J=J_D$ через седло–узловую бифуркацию рождается пара предельных циклов (устойчивый и неустойчивый). При $J=J_B$ неустойчивый цикл касается устойчивого состояния равновесия, реализуя субкритическую бифуркацию Хопфа. Наконец, при достижении $J=J_A$ происходит нелокальная бифуркация, когда устойчивый предельный цикл исчезает с образованием петли сепаратрисы седла. При еще меньших значениях тока в системе продолжают существовать три состояния равновесия, из которых одно устойчиво (узел).

Для исследования динамики двух связанных моделей Мориса – Лекара использовались уравнения

$$\begin{aligned}
 dv_1/dt &= -J_{\text{ион1}}(v_1, w_1) + J_1 + K(v_2 - v_1), \\
 dw_1/dt &= f(w_{\infty 1}(v_1) - w_1)/\tau_w(v_1), \\
 dv_2/dt &= -J_{\text{ион2}}(v_2, w_2) + J_2 + K(v_1 - v_2), \\
 dw_2/dt &= f(w_{\infty 2}(v_2) - w_2)/\tau_w(v_2),
 \end{aligned} \tag{7}$$

соответствующие электрической связи двух нейронов через потенциалы мембран (здесь K – параметр связи).

2. Неустойчивость синфазного режима

Одной из главных отличительных особенностей нейронного осциллятора является наличие седлового состояния равновесия в окрестности устойчивого предельного цикла. Как было обнаружено в [6] и исследовано в [7–9], именно этот факт является причиной неустойчивости синфазных колебаний в системе из двух диффузионно связанных нейронных осцилляторов и во многом определяет своеобразие задачи о синхронизации таких систем.

Влияние седлового состояния равновесия может быть качественно рассмотрено в пределе слабой связи. При этом предполагается, что размер и конфигурация предельного цикла в каждой подсистеме остаются теми же, что и в автономном случае, а влияние связи проявляется как слабое силовое воздействие.

На рис. 3 качественно изображена проекция траекторий в обеих подсистемах на фазовую плоскость (v_i, w_i) в окрестности седла S а также изолинии модуля фазовой скорости $|V_{\phi 1,2}| = (\dot{v}_{1,2}^2 + \dot{w}_{1,2}^2)^{1/2}$.

Очевидно, что самой сингулярной точке S векторного поля соответствует минимум модуля фазовой скорости $|V_{\phi}|=0$, что и отражено концентрическими изолиниями $|V_{\phi}|$. Вводя в рассмотрение невозмущенную (в отсутствие связи) траекторию Γ и рассматривая воздействие связи как слабый сдвиг в направлении, задаваемом способом введения связи, можно заключить: 1) действие связи «сдвигает» точку состояния подсистемы либо в сторону «медленной» траектории Γ_s , либо в сторону быстрой Γ_f . 2) направление сдвига определяется

взаиморасположением точек состояния взаимодействующих подсистем и направлением воздействия связи.

Фактически, окрестность седлового состояния равновесия S действует как некая «линза», в зависимости от характеристик связи «рассеивающая» или же «фокусирующая» первоначально сдвинутые по фазе состояния двух подсистем. На рис. 3 показан случай, когда связь сдвигает траекторию отстающей подсистемы в область еще более медленного движения, тем самым увеличивая фазовый сдвиг. Для системы (7) данная ситуация имеет место при диффузионной связи через переменные мембранного потенциала v_1, v_2 .

Несмотря на локальный (окрестность седловой точки) характер описанного выше эффекта, он может приводить к потере устойчивости синфазного режима колебаний связанных нейронных осцилляторов [6]. При этом устойчивыми оказываются противофазные синхронные колебания связанных подсистем. Кроме того, в [8,9] было показано, что указанный механизм сохраняет свое значение и при конечной степени связи.

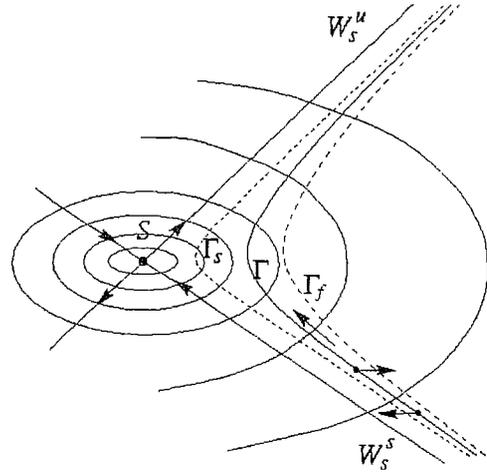


Рис. 3. Иллюстрации того, как диффузионная связь по одной переменной может вызвать увеличение фазового сдвига подсистем. S – седловое состояние равновесия с устойчивым W_s^s и неустойчивым W_s^u многообразиями. Γ, Γ_s и Γ_f обозначают невозмущенную, «медленную» и «быструю» траектории, соответственно

3. От противофазной к синфазной синхронизации

3.1. Общая характеристика динамики в области основного резонанса.

Ниже мы охарактеризуем типы наблюдаемых синхронных режимов и основные закономерности расположения их зон устойчивости на плоскости параметров (J_2, K) с тем, чтобы в дальнейшем сконцентрироваться на конкретных задачах в рамках общей проблемы.

Общий вид разбиения плоскости параметров (J_2, K) для двух связанных моделей Мориса – Лекара приведен на рис. 4. Центральная вертикальная линия $J_2=J_1=0.075$ соответствует симметричному случаю, когда связанные подсистемы идентичны. Поскольку параметр J в модели Мориса – Лекара управляет и частотой колебаний, то именно на точку $J_1=J_2, K=0$ опирается клон синхронизации 1:1. В отличие от сравнительно простого случая, когда взаимодействующие осцилляторы имеют по единственному состоянию равновесия, картина наблюдаемая на рис. 4, выглядит достаточно сложной и запутанной.

Для упрощения описания полезно ввести классификацию возможных синхронных режимов:

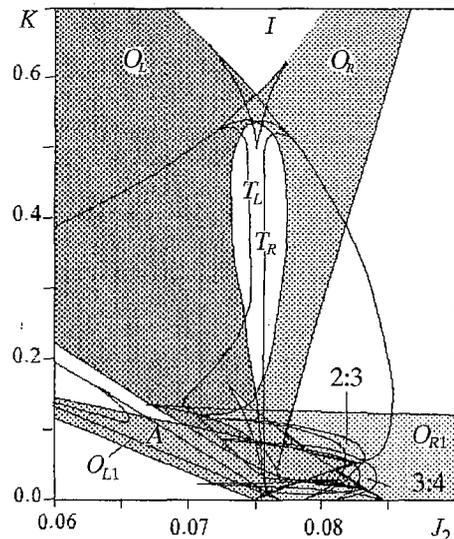


Рис. 4. Двупараметрическая бифуркационная диаграмма для двух связанных моделей Мориса – Лекара

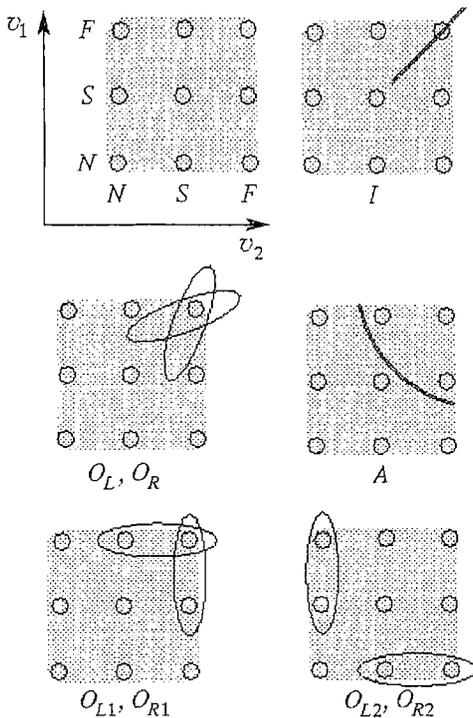


Рис. 5. Наличие девяти состояний равновесия в исследуемой системе и порождаемый ими набор возможных синхронных режимов

риваемой системе достигает 9. По этой причине, возможно дополнительное разнообразие O -циклов, вызванное различным расположением девяти состояний равновесия системы (рис. 5). Эти дополнительные пары циклов обозначены как $O_{L1,2}, O_{R1,2}$.

С использованием введенной классификации можно охарактеризовать эволюцию динамики связанных моделей Мориса – Лекара на рис. 4 по мере увеличения степени связи K . Общей тенденцией является смена противофазной синхронизации (резонансов на торе при $K < 0.1$) на перекрывающиеся зоны устойчивости O -режимов, претерпевающих разнообразные бифуркации, включая переходы к хаосу ($0.1 \leq K \leq 0.5$). Наконец, при $K > 0.5$ наблюдается переход к единственному устойчивому синфазному колебательному режиму.

Описанная картина порождает целый ряд конкретных вопросов – задач бифуркационного анализа.

- Какова структура противофазного резонанса с точки зрения топологии режимов на поверхности инвариантного тора? Каков типичный механизм исчезновения (разрушения) тора по мере увеличения связи?

- Каким образом осуществляется переход от противофазных колебаний к паре устойчивых зеркально-симметричных режимов? Каковы их типичные бифуркации при разрушении и переходе между ними?

- Каковы возможные сценарии перехода к хаосу в рассматриваемой системе? Реализуется ли типичный во многих случаях каскад удвоений периода или же специфика исходной модели (которая обсуждалась в предыдущем разделе) наложит свой отпечаток?

- Наконец, каков бифуркационный характер границы области O -режимов с областью единственного устойчивого синфазного I -режима?

В данной работе мы рассматриваем лишь ту часть проблемы, которая связана с устройством области противофазного резонанса и переходом к синхронному синфазному режиму, оставляя обсуждение путей развития хаоса для последующей публикации.

I – синфазный, «inphase», когда в симметричном случае $J_1 = J_2$ колебания в подсистемах совпадают по фазе и предельный цикл лежит в инвариантном подпространстве $v_1(t) \equiv v_2(t), \omega_1(t) \equiv \omega_2(t)$.

A – противофазный, «antiphase», при $J_1 = J_2$ колебания в подсистемах сдвинуты по фазе строго на половину периода.

O – зеркально-симметричный, «out-of-phase», при $J_1 = J_2$ существует пара периодических решений, сдвинутых по фазе на один и тот же угол вперед и назад относительно синфазного режима.

Разумеется, в общем случае $J_1 \neq J_2$ и указанные режимы в чистом виде не наблюдаются. Однако их основные характерные черты различимы в определенных пределах расстройки по параметрам, что позволяет сохранить за ними указанные названия. Поскольку при $J_1 \neq J_2$ пара O -циклов уже не зеркально симметрична, обозначим указанную пару режимов как O_L, O_R для удобства их различия.

Заметим, что каждая из связанных подсистем имеет по три состояния равновесия. Соответственно, общее число состояний равновесия в рассмат-

3.2. Структура области противофазного резонанса. Для связанных осцилляторов с собственной регулярной динамикой устройство области резонанса было объектом пристального изучения [5,10–16]. Типичная (несколько упрощенная) картина для области 1:1 представлена на рис. 6, где серым цветом дана область нерезонансного тора*, а линии обозначают бифуркации устойчивых и неустойчивых периодических решений.

В формировании области резонанса принимают участие три предельных цикла: устойчивый (синфазный) I , неустойчивый U и седловой A . Для облегчения восприятия картины бифуркаций, в обозначениях циклов будем использовать верхние индексы $()^+$, $()^{++}$, $()^{+++}$, отражающие наличие у него одного, двух или трех неустойчивых многообразий, соответственно.

Левая и правая граница клова образованы седло-узловой бифуркацией, при которой исчезают (рождаются) устойчивый I и седловой A^+ циклы. Сверху область резонанса на торе ограничена линией седло-седло-узловой бифуркации, на которой сливаются и исчезают седловой A^+ и неустойчивый U^{++} (дважды седловой) циклы. Выше линии SSN резонансный тор как инвариантная поверхность в фазовом пространстве уже не существует.

Упомянутые типы границ области синхронизации стыкуются в точках бифуркации коразмерности два – точках Богданова – Такенса (BT). Картину дополняют две точки сборки C (бифуркация коразмерности 2) и сопутствующие отрезки линий гомоклинической бифуркации H . Заметим, что вне области резонанса тор при увеличении параметра связи стягивается к неустойчивому предельному циклу и исчезает на линии T бифуркации Хопфа.

Описанная выше структура является настолько типичной для связанных осцилляторов без каких-либо аномалий векторного поля в окрестности предельного цикла, что представляется удобным все иные варианты описывать с точки зрения отличий от структуры области, изображенной на рис. 6.

На рис. 7 приведена часть бифуркационных линий общей диаграммы рис. 4, непосредственно связанная с областью противофазного 1:1 резонанса. Ключом к пониманию динамики исследуемой системы в пределах основного резонанса могут служить два факта.

- При слабой связи синфазные колебания неустойчивы вследствие описанного выше эффекта «dephasing» и связанные нейроны синхронизируются в противофазе.

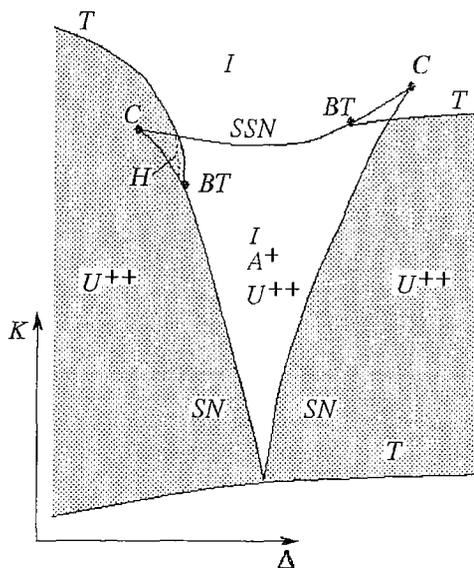


Рис. 6. Типичное устройство области основного резонанса на плоскости (расстройка, связь). Здесь I , A^+ и U^{++} обозначают устойчивый, седловой и неустойчивый (дважды седловой) циклы, соответственно; SN – седло-узловая бифуркация; SSN – седло-седло-узловая бифуркация; T – бифуркация рождения тора (бифуркация Андронова – Хопфа для цикла); BT – точки Богданова – Такена (бифуркация коразмерности 2); C – точки трехкратного состояния равновесия (бифуркация коразмерности 2)

* Согласно строгим математическим результатам, эргодический (нерезонансный) тор структурно неустойчив. Таким образом, при вариации любого параметра мы должны иметь дело с резонансом на торе сколь угодно высокого порядка, но не с эргодическим тором. Однако, с точки зрения физика (конечная точность эксперимента или численного счета, конечный уровень шума), нерезонансный тор есть реальность. При этом неявно эксплуатируется тот факт, что сама инвариантная кривая в сечении тора структурно устойчива – малое шевеление управляющего параметра приводит к малой ее деформации.

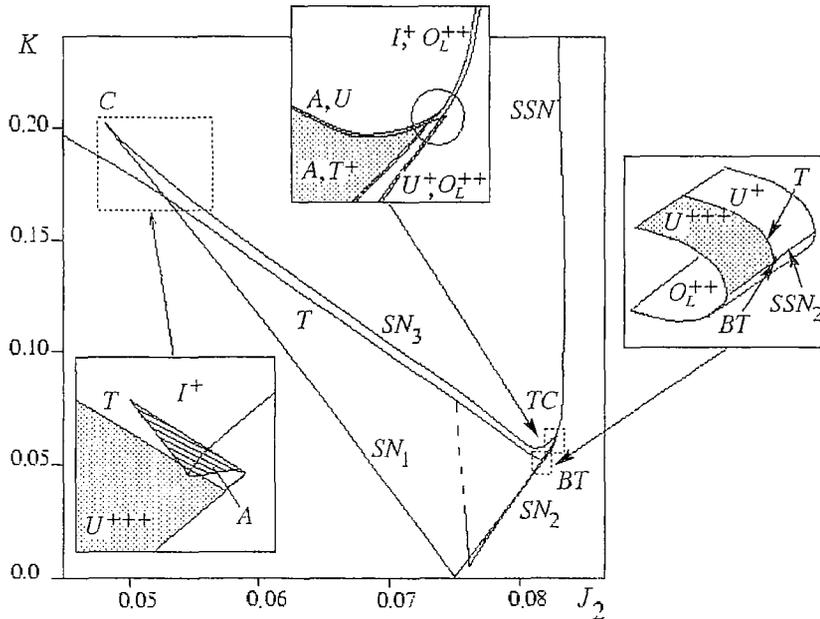


Рис. 7. Линии бифуркаций, формирующие область противофазного 1:1 резонанса

• В силу общих свойств диффузионной связи, стремящейся сблизить колебания связанных подсистем, область устойчивости противофазных колебаний ограничена сверху по связи.

Таким образом, картина бифуркаций, формирующих область основного резонанса, должна быть существенно сложнее классического случая, представленного на рис. 6.

Нижняя часть клова синхронизации, образованная двумя линиями седло-узловых бифуркаций, вполне соответствует классическим представлениям, за исключением того, что синфазный цикл I^+ является седловым, а противофазный A — устойчивым. Неустойчивый цикл U^{+++} также присутствует в этой области. При увеличении степени связи (движение вверх на рис. 7) он претерпевает обратную бифуркацию Хопфа на линии T и становится седловым, $U^{+++} \rightarrow U^+$. При этом он все более приближается по конфигурации и расположению к противофазному A -циклу и сливается с ним на линии седло-узловой бифуркации SN_3 .

Таким образом, в отличие от классического случая, верхняя граница резонансного клова является *кризисом*. При движении по параметру связи, выше линии SN_3 устойчивый противофазный режим колебаний исчезает, и траектория уходит на другой аттрактор. В нашем случае это один из четырех циклов O -семейства, сосуществующих в этой области параметров.

Седловой синфазный цикл I^+ существует и выше линии SN_3 . Справа и слева область его существования ограничена линиями седло-седло-узловой бифуркации SSN (на рис. 7 левая граница не показана). Им соответствует слияние I^+ с дважды седловыми циклами O_L^{++} и O_R^{++} .

Как и в классическом случае, разбиение плоскости параметров на режимы наиболее сложно устроено в верхних углах области синхронизации. Правый верхний угол соответствует точке транскритической бифуркации TC . В ней происходит перераспределение двух пар циклов, участвующих в седло-узловых бифуркациях. Очевидно, что на линиях SN_2 и SN_3 один и тот же противофазный цикл A сливается с различными седловыми циклами I^+ и U^+ . Также очевидно, что для двух линий седло-узловой бифуркации требуется четыре цикла. По этой причине к точке TC подходит также линия седло-седло-узловой бифуркации SSN_2 ,

соответствующая слиянию $O_{L^{++}}$ и U^+ (продолжение этой и связанных с ней линий нас пока не интересует и потому показано на рис. 7 пунктиром). Более детально устройство такой точки отображено на средней вставке рис. 7. Очевидно, что в самой точке TC четыре цикла одновременно сливаются, каждый имея по единичному мультипликатору.

Как упоминалось выше, при увеличении параметра связи K абсолютно неустойчивый цикл U^{+++} претерпевает обратную бифуркацию Хопфа на линии T , превращаясь в седловой цикл U^+ . Пересечению линий T и SSN_2 соответствует точка BT (коразмерности два), в которой каждый из двух циклов имеет по два действительных мультипликатора на единичной окружности (правая вставка на рис. 7).

Левый верхний угол области противофазного резонанса представляет собой классическую катастрофу сборки (по другой терминологии касп, точка трехкратного равновесия), осложненную линией бифуркации Хопфа T на одной из «поверхностей» (левая вставка на рис. 7). В таком строении усматривается определенное сходство с классическим случаем рис. 6, с тем отличием, что и неустойчивый цикл U и синфазный I имеют по одному дополнительному неустойчивому многообразию.

Несмотря на то, что описанная структура области противофазного резонанса получена для конкретной системы (7) – двух связанных моделей Мориса – Лекара, можно ожидать, что все ее элементы должны сохраниться и для иных типов осцилляторов, демонстрирующих синхронизацию в противофазе.

Важным вопросом является выяснение границы существования резонансного тора как инвариантной поверхности в пределах клова синхронизации. Так как цикл A изначально лежал на поверхности тора, то выше линии SN_3 его исчезновения тор существовать не может. Является ли SN_3 искомой границей? Для проверки этого предположения был использован численный метод отыскания замкнутых многообразий, предложенный Kevrekidis в [14]. На рис. 8, *a* изображена замкнутая кривая в сечении резонансного тора при относительно небольшой степени связи $K=0.025$ совместно с точками в сечении синфазного I^+ , противофазного A и неустойчивого U^{+++} циклов. Очевидно полное соответствие с классическими представлениями о гетероклинической поверхности, образующей резонансный тор. Линии неустойчивого многообразия седлового цикла замыкаются на устойчивом цикле, охватывая неустойчивый цикл.

При большем $K=0.080$ (рис. 8, *б*) картина заметно меняется: вместо гладкого замыкания линий, в окрестности точки A имеет место запутанная структура, в которой при увеличении масштаба (вставка на рис. 8, *б*) проявляется все больше и больше деталей. Такое изменение в сечении тора есть наиболее характерный

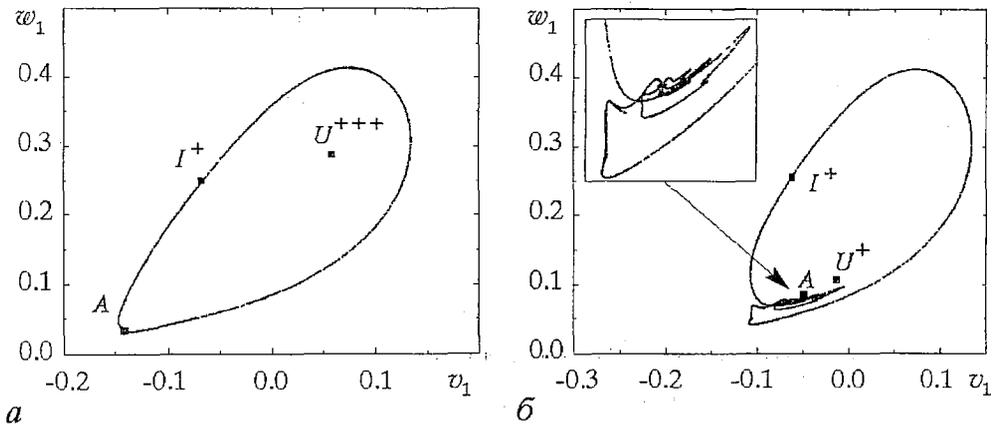


Рис. 8. Инвариантная кривая в сечении резонансного тора при $K = 0.025$ (*a*) и $K = 0.080$ (*б*). Видно образование складок на изначально гладкой гетероклинической поверхности, образованной многообразиями устойчивого A и седлового I^+ циклов

признак *потери гладкости* – одного из наиболее типичных механизмов разрушения тора. По мере увеличения параметра связи многообразия цикла A все более изгибаются в его малой окрестности. Точкой разрушения тора следует считать такое значение K , при котором замкнутая кривая в сечении теряет дифференцируемость. Согласно теореме Афраймовича – Шильникова [17,18], это один из путей разрушения тора, ведущий к возникновению хаоса на базе квазипериодических колебаний. В данном случае, однако, наблюдаются существенные отличия. В частности, при последующем исчезновении цикла A (через седло–узловую бифуркацию с циклом U^+) хаотического множества с возвращаемостью в область складок не образуется, поскольку седловой цикл I^+ все еще лежит на бывшей инвариантной кривой.

3.3. Переход к синфазной синхронизации. Из рис. 4 можно видеть, что область значений параметра связи $K < 0.15$ содержит, помимо клюва противофазной синхронизации, сложное сплетение большого количества бифуркационных линий. Причины такого многообразия уже обсуждались – это наличие 9 состояний равновесия и, как следствие, большое количество возможных синхронных режимов, сосуществующих в фазовом пространстве системы. Детальный анализ того, каким именно образом указанные режимы переходят один в другой и какие неустойчивые режимы участвуют в образовании складок и каспов, не входит в цели данной работы. Помимо очевидной громоздкости анализа и описания конкретное взаиморасположение бифуркационных линий существенно зависит от выбора параметров и едва ли носит общий характер.

Однако для $K > 0.15$ картина резко упрощается и в области $K \in [0.5, 0.6]$ наблюдается переход к единственному устойчивому режиму синфазных колебаний I . Соответствующая карта режимов приведена на рис. 9. Видно, что при относительно сильной связи и небольших отклонениях J_2 от 0.075 диаграмма практически симметрична относительно линии $J_2 = J_1 = 0.075$.

При движении к центру в нижней части диаграммы слева или справа соответствующий режим (O_L или O_R) из пары зеркально симметричных теряет

устойчивость на линии T бифуркации Хопфа, $O_{L,R} \Rightarrow O_{L,R}^{++}$. Родившийся при этом тор существует далее вплоть до линии H , где он разрушается, претерпевая кризис – касание с устойчивым многообразием седлового цикла I^+ . Неустойчивый же цикл существует вплоть до линии седло–седло–узловой бифуркации SSN , где он сливается с I^+ .

При увеличении параметра связи K синфазный режим обретает устойчивость в области звездообразной структуры, образованной четырьмя линиями SN седло–узловых бифуркаций и пятью точками бифуркаций коразмерности два, из которых три точки сборки (каспа) C и две точки BT . В двух верхних точках сборки C сливаются по два устойчивых и одному седловому циклу. Нижняя точка C при движении сверху по K может трактоваться как субкритическая бифуркация потери симметрии – в ней два зеркально симметричных седловых цикла касаются устойчивого синфазного цикла I , превращая его в седловой I^+ . В

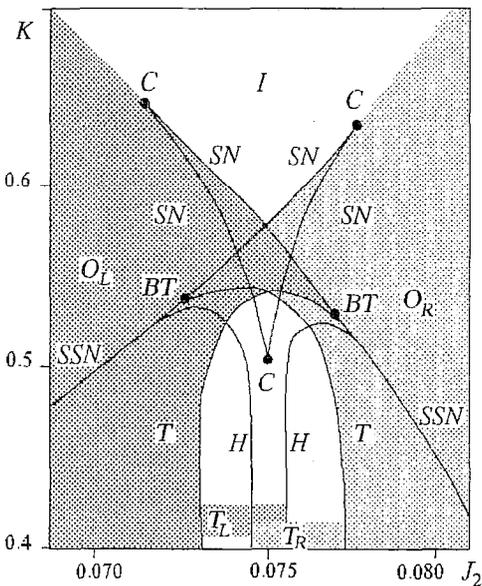


Рис. 9. Бифуркационная диаграмма для области сильной связи. Обозначения соответствуют использованному ранее. T_L и T_R обозначают режимы квазипериодических колебаний, родившихся из O_L и O_R , соответственно

точках Богданова – Такенса происходит смена типа бифуркации с седло–узловой SN на седло–седло–узловую SSN , как это уже разбиралось для рис. 7.

При больших, чем это показано на рис. 9, значениях параметра связи K в системе (7) имеется единственный устойчивый режим с плавно изменяющимся в зависимости от значения J_2 сдвигом фаз.

Заключение

В данной работе рассмотрены особенности, которыми сопровождается синхронизация во взаимно связанных двумерных моделях Мориса – Лекара. Показано, что существенные отличия от классической картины порождаются наличием в фазовом пространстве каждого из нейронных осцилляторов седлового состояния равновесия, «возмущающего» векторное поле в непосредственной окрестности предельного цикла. Это приводит к неустойчивости синфазных колебаний при слабой связи. Как результат связанные системы демонстрируют противофазный резонанс, что и влечет за собой изменения в картине бифуркаций, формирующих область синхронизации. В такой ситуации верхняя граница клюва синхронизации является кризисом, при котором устойчивый резонансный цикл попросту исчезает. Область промежуточных значений связи характеризуется мультистабильным поведением, рождением и кризисами квазипериодических аттракторов *etc.*, и лишь при достаточно сильной связи становится устойчивым синфазный режим колебаний.

Исследования других подобных систем (феноменологическая модель на базе осциллятора Ван дер Поля [8,9], системы типа брюсселятора [19,20]) покажут, насколько общий характер носят выявленные нами (и выделенные из общей сложной картины) структуры из бифуркационных линий для противофазного резонанса вообще.

В данной статье практически не были затронуты вопросы об особенностях перехода к хаосу в исследуемой системе (а их, по меньшей мере, три) и о сопутствующих кризисах квазипериодических аттракторов. Авторы планируют сделать это в следующей публикации.

Со стороны Д.Э. Постнова и О.В. Сосновцевой работа была поддержана грантами РФФИ 98–02–16531 и 99–02–17732. С.К Хан благодарит за поддержку Министерство образования республики Корея, программа BSR(97–2436), а также Академию наук Халлум (Hallum University, Korea).

Библиографический список

1. *Arbib M.A.* // The handbook of brain theory and neural networks. Cambridge: MIT Press, 1995. P. 879.
2. *Hodgkin A.L., Huxley A.F.* A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve// J. Physiol. London. 1952. Vol. 117. P. 500.
3. *Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Селверстон А., Баженов М.В., Хуэрта Р., Сущик М.М., Рубчинский Л.Л.* Синхронизация в нейронных ансамблях// УФН. 1996. Т. 166, № 4. С.365.
4. *Morris C., Lecar H.* Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber// Biophys. J. Vol. 35. 1981. P.193.
5. *Арнольд В.И., Афраймович В.С., Ильяшенко Ю.С., Шильников Л.П.* Теория бифуркаций. В серии: Итоги науки и техники. Современные проблемы математики. Фундаментальные направления. М:ВИНИТИ, 1986.
6. *Sherman A., Rinzel J.* Rhythmogenic effects of weak electronic coupling in neuronal models// Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1992. Vol. 89. P.2471.

7. Han S.K., Kurrer C., Kuramoto Y. Dephasing and Bursting in Coupled Neural Oscillators// Phys. Rev. Lett. 1995. Vol. 75. P.3190.

8. Постнов Д.Э., Хан С.К. Механизм противофазной синхронизации в моделях нейронов// Письма в ЖТФ. 1999. Т. 25, вып.4. С.11.

9. Postnov D., Han S.K., Kook S. Synchronization of diffusively coupled oscillators near the homoclinic bifurcations// Preprint of ABDUS SALAM International Centre for Theoretical Physics, IC/98/154. Available at: www.ictp.trieste.it/pub_off

10. Guckenheimer J., Holmes P. Nonlinear oscillations, dynamical systems, and bifurcations of vector fields. New York: Springer-Verlag, 1983.

11. Rand R.H., Holmes P.J. Bifurcation of periodic motions in two weakly coupled Van der Pol oscillators// Int. J. Nonlin. Mech. 1980. Vol. 15. P. 387.

12. Aronson D.G., Doedel E.J., Othmer H.G. An analytical and numerical study of the bifurcation in a system of linearly-coupled oscillators // Physica D. 1987. Vol. 20.

13. Kevrekidis I.G., Schmidt L.D., Aris R. Some common features of periodically forced reacting systems// Chemical Engineering Science. 1986. Vol.41, № 5. P.1263.

14. Kevrekidis I.G., Aris R., Schmidt L.D. Forcing an entire bifurcation diagram: case studies in chemical oscillators// Physica D. 1986. Vol.23. P. 391.

15. Taylor M.A., Kevrekidis I.G. Some common dynamic features of coupled reacting systems// Physica D. 1991. Vol. 51. P. 2742.

16. Knudsen C., Sturis J., Thomsen J.S. Generic bifurcation structures of Arnol'd tongues in forced oscillators// Phys. Rev. A. 1991. Vol. 44(6). P. 3503.

17. Афраймович В.С., Шильников Л.П. Инвариантные двумерные торы, их разрушение и стохастичность. Методы качественной теории дифференциальных уравнений. Горький: Изд-во. ГГУ, 1983. С. 3.

18. Анищенко В.С. Сложные колебания в простых системах. Механизмы возникновения, структура и свойства хаоса в радиофизических системах. М.: Наука, 1990.

19. Volkov E.I., Romanov V.A. Bifurcations In the System of Two Identical Diffusively Coupled Brusselators// Physica Scripta. 1995. Vol. 51. P.19.

20. Stolyarov M.N., Romanov V.A., Volkov E.I. Out-of-phase mixed-mode oscillations of two strongly coupled identical relaxation oscillators// Phys.Rev.E. 1996. Vol. 54. P. 163.

Саратовский государственный
университет
Национальный университет
области Чхонгбук, Республика Корея

Поступила в редакцию 15.03.99
после переработки 12.05.99

TRANSITION FROM ANTIPHASE TO INPHASE SYNCHRONIZATION IN COUPLED NEURON MODELS

D.E. Postnov, O.V. Sosnovtseva, Seung Kee Han

Based on bifurcational analysis we describe the key transitions from antiphase resonance observed for a weak coupling, to inphase synchronization as the parameter of interaction is increased. Role of multistability in the structure of the main synchronization region is studied. Two coupled Morris – Lecar systems are used as a model.



Постнов Дмитрий Энгелевич в 1983 году окончил физический факультет Саратовского государственного университета по специальности «радиофизика и электроника», до 1987 года – инженер кафедры радиофизики СГУ. В 1990 году окончил аспирантуру при той же кафедре, защитив кандидатскую диссертацию «Регулярные и хаотические процессы в системах взаимодействующих нелинейных осцилляторов». С 1991 года работал старшим преподавателем кафедры радиофизики Саратовского университета, с 1995 года занимает должность доцента на той же кафедре. Автор 34 научных работ, опубликованных в отечественной и зарубежной печати.

E-mail: Dima@chaos.ssu.runnet.ru



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 степени кандидата физико-математических наук в СГУ (1996) по структурам и свойствам аттракторов неавтономных и связанных динамических систем. Имеет 20 публикаций в отечественной и зарубежной печати.



Сеунг Ки Хан – профессор Национального университета области Чхонгбук, Республика Корея. Работает в нейроработории физического факультета. Научные интересы – синхронизация нейронных ансамблей, анализ сигналов биологических систем.

90 лет Саратовскому университету

