



ДИНАМИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЛОКОМОТОРНЫХ ДВИЖЕНИЙ ЧЕЛОВЕКА, ВЫЗВАННЫХ ВИБРАЦИОННЫМ ВОЗДЕЙСТВИЕМ НА МЫШЦЫ

Я.И. Мольков, М.М. Суцук, А.С. Кузнецов, А.К. Козлов, Д.Г. Захаров

Предложена и рассмотрена феноменологическая модель центрального генератора, которая в рамках традиционных представлений о мотонейронной и скелетно-мышечной системе ноги человека обеспечивает качественное описание динамики произвольных шагательных движений, вызванных вибрацией мышц, в частности, бистабильности режимов шагания «вперед» и «назад» и хаотических переключений между ними. Модель представляет из себя два автогенератора с нелинейной связью, действие которой качественно похоже на действие комбинации возбуждающей и подавляющей химических связей, характерных для нейронных систем. Конкретный анализ выполнен на примере взаимодействия двух идентичных генераторов Ван дер Поля – Дуффинга.

Введение

Первостепенной задачей любой области познания является установление основополагающих принципов, которые, с одной стороны, позволяют систематизировать результаты наблюдений, а с другой, служат фундаментом для построения теоретических моделей. Несомненным достижением последних десятилетий является установление таких принципов в нейробиологии – одной из наиболее сложных областей с точки зрения адаптации в ней традиционных подходов точных наук. В этом направлении наибольшие успехи достигнуты на клеточном уровне, когда речь идет о построении моделей нейронов и простейших актов их взаимодействия. Иная ситуация складывается в случае многоклеточных макросистем. Из-за чрезвычайной сложности и большого разнообразия явлений на макроуровне из единства механизмов генерации электрических импульсов (потенциалов действия) в нервных системах еще не следует однозначный вывод, что устройство и функционирование нервных систем, управляющих поведением различных животных, будут иметь сходство даже для таких сравнительно простых его форм, как локомоция (передвижение в окружающей среде). Тем не менее тщательные наблюдения, выполненные к настоящему времени, свидетельствуют в пользу существования общего принципа – принципа центрального генератора паттернов (ЦГП), который гласит, что нервной системе для генерации ритмических движений при локомоции не требуется обратная связь от органов чувств (см., например, обзорные статьи [1–4]).

Наиболее весомые подтверждения этого проистекают из исследований, в которых часть нервной системы изолируется от внешнего воздействия, например,

с помощью медикаментозного воздействия или посредством физического удаления из организма. Для низших животных это легко осуществимо и в соответствующих экспериментах неоднократно демонстрировалось, что действительно существует центральный (то есть не зависящий от периферии) генератор ритма или, как часто говорят, паттернов, который создает сложный многоканальный выход, управляющий локомоцией. Так, например, акула, у которой рассечен спинной мозг около головы и разорвана подавляющая часть так называемых афферентных связей, подводящих сигналы к спинному мозгу от периферии, могла совершать плавательные движения несколько часов без специальных стимулов. Более того, моторные выходы (то есть сигналы, управляющие мышцами) к частям, которые разделены областями с разорванными афферентными связями, были хорошо скоординированы, даже когда животное после инъекции яда кураре становилось совершенно неподвижным (эти и другие примеры обсуждаются более подробно в обзорных статьях [1,2]).

Для высших животных имеются лишь косвенные, хотя достаточно убедительные свидетельства наличия ЦГП. Однако получить информацию о его расположении, а тем более о схеме (даже функциональной) значительно труднее. Тем не менее известные данные позволяют сделать вывод, что некоторые типы локомоторного поведения могут осуществляться без привлечения высших отделов нервной системы, а ЦГП, управляющие простейшими ритмическими движениями, могут располагаться в спинном мозге. Наиболее впечатляющими являются опыты с кошками. У кошек, подвергшихся после рождения декортикации (то есть удалению коры больших полушарий головного мозга), в дальнейшем формировался рисунок локомоторного поведения такой, что неискушенный наблюдатель не обнаруживал в нем отличий от движений нормальных кошек. Локомоция выглядела вполне целенаправленной в поисках и потреблении пищи, и кошки даже осуществляли движения передними лапами, которые можно было квалифицировать как составляющую компоненту обучения методом проб и ошибок. Более того, после декортикации кошки могли приносить потомство, ухаживать за новорожденными котятками и осуществлять другие движения, которые выглядели вполне осмысленными.

В 1966 году в своей пионерской работе М.Л.Шик, Ф.В.Северин и Н.Г.Орловский [5] продемонстрировали, что децеребрированные кошки (то есть у которых перерезана стволовая часть головного мозга) могли ходить, если на область мозгового ствола действовал электрический стимул в виде сравнительно слабого постоянного тока (примерно 10÷20 мА). Если ток увеличивался, скорость и тип локомоторного движения существенно изменялись от медленной ходьбы к иноходи и галлопу. Таким образом, простой неспецифический (то есть с поведением, ничем не напоминающим локомоторный паттерн) стимул мог вызывать и изменять сложное поведение, включающее координацию большого количества суставов и мышц. Безусловно локомоторный паттерн у животных со спинным мозгом, изолированным от мозжечка, и в отсутствие афферентных потоков от сенсорных нейронов гораздо беднее, и эти две компоненты существенны для локомоции в изменчивой внешней среде. Однако важно то, что эти компоненты действуют на ЦГП, в котором условия существования автоколебаний могут выполняться без их участия.

Подробные исследования устройства и автономных режимов функционирования нервных систем, связанных с ЦГП у низших животных, решили вопрос об их существовании и позволили построить не только феноменологические модели ЦГП, но и модели, опирающиеся непосредственно на нейрофизиологические данные (см., например, специальный выпуск [6] и цитированную в нем литературу). Что касается высших животных, то хотя предложенные модели ЦГП отражают некоторые качественные особенности смены режимов локомоции, они в значительной степени неконкретны, а гипотезы, на которых они базируются, можно квалифицировать лишь как правдоподобные и требующие дальнейшего обоснования. Еще хуже дело обстоит, когда речь заходит о локомоции человека. Проблема усложняется тем, что метод электрической стимуляции спинного мозга

при исследованиях на здоровых людях отпадает по вполне естественным соображениям гуманности. Поэтому до последнего времени выполнить эксперименты со здоровым человеком при воздействии неспецифических стимулов на локомоторные центры, сходные с экспериментами работы [5] с кошками, не удавалось. Лишь совсем недавно в работах В.С.Гурфинкеля с сотрудниками [7,8] было продемонстрировано, что в качестве такого неспецифического стимула могут быть использованы нерезонансные широкополосные высокочастотные ($f \approx 20 \div 60$ Гц) вибрации мышц. Эти работы стимулировали интерес к построению моделей, предназначенных для описания конкретных экспериментально наблюдаемых эффектов с тем, чтобы в дальнейшем они могли быть использованы как составная часть более полного описания. В настоящей работе обсуждаются предпосылки для построения и основные свойства феноменологической модели ЦГП такого типа, управляющего скоординированными движениями тазобедренного и коленного суставов. Более подробный бифуркационный анализ этой модели представлен отдельно [9].

1. Экспериментальные предпосылки

Настоящая работа была инициирована оригинальными экспериментами, недавно проведенными В. С. Гурфинкелем с сотрудниками [7,8], по активации локомоторных движений нерезонансной вибрацией мышц ноги, которая была подвешена таким образом, что могла свободно двигаться в горизонтальной плоскости без внешнего сопротивления, связанного с тяготением. Как правило, вибрация вызывала циклические движения в тазобедренном и коленном суставах. Средние значения продолжительности цикла составляли $1.6 \div 3.1$ с и слабо зависели от частоты вибрации и от типа вибрирующей мышцы. Вызванные циклические движения в тазобедренном суставе происходили со сдвигом фазы по отношению к движениям в коленном суставе. Когда разгибание колена предшествовало разгибанию бедра, движение ассоциировалось с шагаем вперед. Если движение колена отставало от движения бедра, то оно воспринималось как шагание назад. Эффект не зависел от того, вибрирует разгибательная или сгибательная мышца. Иногда, при постоянных параметрах вибрации, наблюдались спонтанные переходы от шагания вперед к шаганию назад, что соответствовало изменению сдвига фаз движений коленного и бедренного суставов от $\Delta\phi \approx \pi/2$ к $\Delta\phi \approx -\pi/2$ и наоборот (рис. 1).

Методика эксперимента и сравнительно низкие значения уровня вибраций (их амплитуда составляла около 1 мм при используемых частотах $20 \div 60$ Гц) позволяли получать осциллограммы произвольных шагательных движений длительностью до 10^3 периодов (примерно 15 мин.), прежде чем становились

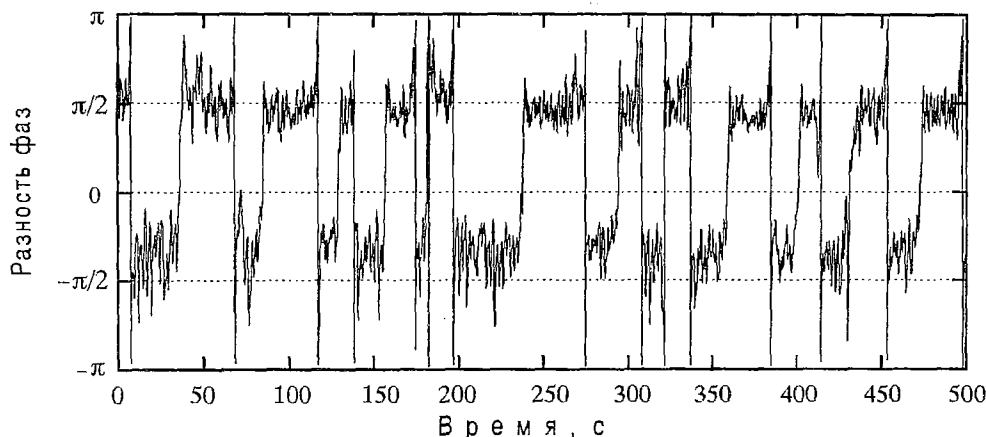


Рис. 1. Экспериментальная зависимость разности фаз колебаний углов сгиба бедренного и коленного суставов от времени

заметными накапливающимися эффектами, аналогичными эффектам усталости, и/или эффектами сознательного воздействия центральной нервной системы. К сожалению, такой длительности реализаций оказалось недостаточно для восстановления порождающей их динамической системы формальными методами, развитыми в нелинейной динамике [10–12]. Тем не менее эти методы мы использовали для предварительных оценок характеристик динамической системы, порождающей исследуемые реализации. В частности, оценка минимальной размерности вложения была осуществлена с помощью метода ложных соседей, подробно описанного в [10]. Этот метод позволяет по экспериментальной реализации одной динамической переменной системы оценить минимальную размерность фазового пространства, при которой фазовая траектория, восстановленная по данной реализации, не имеет самопересечений. При оценке используется зависимость отношения числа ложных соседей к полному числу соседей от размерности вложения. При этом, фазовые точки считаются соседними в пространстве размерности d , если расстояние между ними не превышает некоторого заданного. Точки считаются ложными соседями в пространстве размерности d , если они, во-первых, являются соседними в пространстве размерности d , а во-вторых, не являются соседними в пространстве размерности $d+1$. Размерность d считается минимальной размерностью вложения, если число ложных соседей пренебрежимо мало. Как показало вычисление описанной характеристики для реализаций углов сгиба тазобедренного и коленного суставов, полученных из эксперимента, минимальная размерность вложения порождающей системы составляла для разных реализаций $d_E=4\div 6$. Целью настоящей работы является рассмотрение лишь качественных эффектов, и, поскольку наиболее существенные из них проявляются уже в реализациях с $d_E=4$, при моделировании мы остановили свой выбор на динамических системах четвертого порядка.

В основу моделирования положены наиболее общие свойства произвольной ходьбы, идентифицируемые в эксперименте:

1) существует два режима произвольного шагания («вперед» и «назад»), характеризующиеся примерно одинаковыми по величине и противоположными по знаку фазовыми сдвигами между колебаниями углов коленного и тазобедренного суставов;

2) не обнаружено большого различия в вероятности перехода к тому или иному режиму из расслабленного состояния ноги при включении вибраций;

3) в зависимости от индивидуальных особенностей или состояния испытуемого возможно устойчивое наблюдение как каждого из режимов, так и переключений между ними через нерегулярные промежутки времени;

4) переключения осуществляются достаточно быстро (преимущественно за один период шагания), а средняя длительность режимов произвольного шагания «вперед» и «назад» примерно одинакова и существенно больше одного периода – такое поведение системы может характеризоваться как перемежающееся с двумя разными «ламинарными» режимами и переходами между ними.

5) произвольные шагательные движения и переключения между их различными режимами не связаны непосредственно с временными характеристиками вибраций. Последние являются нерезонансными, то есть широкополосными и/или высокочастотными, с частотами на два порядка превышающими все характерные частоты движений, которые слабо зависят от частоты вибрации и от того, какая мышца вибрировалась. Поэтому нерезонансную вибрацию в первом приближении можно рассматривать как неспецифический стимул, влияющий только на общее состояние нервной системы (уровень возбудимости нейронов, состояние каналов между ними и т.д.).

2. Модель центрального генератора паттернов

Здесь мы ограничиваемся построением феноменологической модели ЦГП, обеспечивающей формирование наблюдаемых движений, и не пытаемся связать ее

с конкретными нейробиологическими процессами. Тем не менее мы стремимся к тому, чтобы она не противоречила имеющимся представлениям об этих процессах и в дальнейшем могла послужить отправной точкой для создания более обоснованной модели. Концептуальная гипотеза, лежащая в основе данного рассмотрения, заключается в том, что ЦГП генерирует сигналы, качественные свойства которых совпадают с осциллограммами углов коленного и бедренного суставов. Предполагается, что мышечно–скелетная система и сенсорная обратная связь лишь преобразует форму сигналов и тем самым обеспечивает требуемый рисунок движения внутри периода. Вопрос о том, как происходит преобразование, требует отдельного рассмотрения, хотя простейшие примеры [13] демонстрируют, что скелетно–мышечная система обладает более чем достаточным набором средств, позволяющих легко осуществить такое преобразование.

Из представленного выше вытекает, что в первом приближении моделируемое явление обладает определенной симметрией. Поэтому не вдаваясь в детали двух нейронных ансамблей, управляющих каждым из суставов, будем моделировать их поведение двумя связанными между собой одинаковыми автогенераторами. Подсказкой, естественно не претендующей на обоснование такой замены, служит тот факт, что на эмбриональном этапе развития, по крайней мере у некоторых позвоночных, мотонейроны в спинном мозге объединены электрической связью в большие ансамбли и для них характерна синхронность поведения (см., например, [14]). Такая система обеспечивает формирование лишь простых движений. По мере развития организма электрические связи частично ослабевают или разрушаются и заменяются химическими связями, характерными для взрослого организма. Это приводит к дроблению ансамблей, что позволяет осуществлять независимое управление отдельными группами и участками мышц и формировать более утонченные движения. Здесь мы предполагаем, что и при новой структуре синаптических связей взрослого организма синхронное поведение больших ансамблей нейронов также существует, но обладает сравнительно малым запасом устойчивости. Поэтому такая синхронность легко разрушается под влиянием воздействия дифференцированных сигналов центральной нервной системы или сенсорной обратной связи. В условиях эксперимента [7,8], когда наблюдались лишь простые движения, а специфические воздействия были сведены к минимуму, дифференцированность сигналов, по–видимому, играла несущественную роль, и можно считать, что синхронность внутри каждого из ансамблей и сохранялась. Заметим, что предполагаемая синхронность внутри ансамбля не исключает, что поведение их коллективных переменных x_i , y_i может быть достаточно сложным, в том числе и хаотическим (см., например, [15–17]). В такой ситуации представляется возможным описание их взаимодействия как взаимодействия двух генераторов, в данном конкретном случае – генераторов Ван дер Поля – Дуффинга:

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_1 &= y_1 - C(x_1, x_2), \\
 \dot{y}_1 &= r[y_1(1 - \lambda x_1^2) - \beta x_1^3] - x_1, \\
 \dot{x}_2 &= y_2 - C(x_2, x_1), \\
 \dot{y}_2 &= r[y_2(1 - \lambda x_2^2) - \beta x_2^3] - x_2.
 \end{aligned}
 \tag{1}$$

Связь $C(x_1, x_2)$, в соответствии с условиями эксперимента, была выбрана таким образом, чтобы в системе существовали два антисимметричных по сдвигу фазы синхронизованных состояния. В случае идентичных подсистем они фактически определяются конкуренцией между синфазным и противофазным режимами. Такая конкуренция в биологических моделях обычно описывается комбинацией разнотипных связей – эксайтерных (возбуждающих) и ингибиторных (подавляющих). В этом случае величина фазового сдвига регулируется весом этих связей [18]. Не претендуя на точное воспроизведение синаптических связей и в то

же время сохраняя возможность качественного описания конкуренции, мы воспользовались наиболее простым выражением

$$C(x_1, x_2) = \gamma(x_1 - x_2)[(x_1 - x_2)^2 - \alpha]$$

и ограничились областью параметров, при которых, с одной стороны, синфазный режим $\delta \equiv x_1 - x_2 = 0$ неустойчив (преобладает ингибиторная связь)

$$C(0) = 0; \quad dC/d\delta|_{\delta=0} > 0,$$

а с другой, при больших δ связь оказывает стабилизирующее влияние на синфазный режим (преобладает эксайторная связь)

$$dC/d\delta < 0, \quad \text{при } |\delta| > \delta_{\max}.$$

Очевидно, что эти условия выполняются при $\gamma > 0$ и $\alpha > 0$.

Прежде, чем перейти к анализу модели, отметим, что осцилляторные режимы с разными значениями фазового сдвига ϕ между взаимодействующими подсистемами и переходами между этими режимами ранее широко исследовались в связи с математическим моделированием как смены аллелов у животных [19], так и специальных экспериментов по исследованию координации движений конечностей у людей [20–24]. Однако, обычно основное внимание уделялось режимам близким к синфазным ($\phi=0$) и противофазным ($\phi=\pi$) и их смене при изменении контрольного параметра. Здесь же основное внимание сфокусировано на существовании двух устойчивых режимов с антисимметричными (равными по величине и противоположными по знаку) сдвигами фаз $\phi = \pm\phi_0$ и на повторяющихся нерегулярным образом переходах между ними после потери устойчивости. Это предопределило отличия выполненного здесь конкретного рассмотрения от более ранних исследований по сути очень похожей модели НКВ (Haken – Kelso – Bunz) [20,23], предложенной для математического описания динамических процессов в психофизиологических опытах [20–24]. Наиболее существенным является учет сильной нелинейности и зависимости частоты колебаний от амплитуды. Как показал анализ, именно эти факторы обеспечивают реализацию перемежаемости с хаотическими переходами между двумя режимами в широком интервале параметров связи.

3. Свойства модели

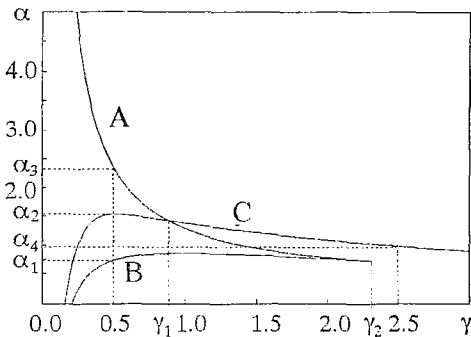


Рис. 2. Двухпараметрическая бифуркационная диаграмма в плоскости параметров (γ, α) . Линия с меткой А соответствует исчезновению режимов типа I, с меткой В – рождению режимов типа II, с меткой С – потере устойчивости режимов типа II

Бифуркационный анализ рассматриваемой системы приведен при малой нелинейности $r \ll 1, \gamma \ll 1$ в работе [25], а при большой – в работе [9]. Здесь мы лишь сформулируем основные результаты, которые имеют непосредственное отношение к моделированию спонтанных переключений между шагательными движениями вперед и назад.

Система (1) исследовалась численно при $r=0.5, \lambda=1, \beta=2$ и при различных значениях параметров α, γ . На рис. 2 приведена двухпараметрическая бифуркационная диаграмма в плоскости параметров (γ, α) . При $\alpha < 0$ при всех значениях γ устойчивыми

являются синфазные решения $x_1 \equiv x_2$, $y_1 \equiv y_2$. При переходе α через 0 синфазное решение теряет устойчивость и из него через бифуркацию тройного равновесия предельных циклов рождаются два несимметричных решения с близкими величинами амплитуд колебаний парциальных генераторов и с разными относительными фазовыми сдвигами $\pm\phi$ (рис. 3). Будем в дальнейшем о них говорить как о решениях и режимах типа I.

При дальнейшем увеличении α на кривой В (см. рис. 2) при $\gamma < \gamma_2$ рождается пара других устойчивых движений, характеризующихся сильным различием в амплитудах колебаний генераторов (типа II). Каждое из решений этого типа рождается в паре с некоторым неустойчивым решением (см. рис. 3, а, б), которое при дальнейшем увеличении α (на кривой А рис. 2) сливается с одним из решений типа I, что приводит к исчезновению решений типа I через седло-узловую бифуркацию предельных циклов. Решения II-го типа на кривой С на рис. 2 теряют устойчивость с выходом пары комплексно-сопряженных мультипликаторов за единичную окружность, что соответствует бифуркации рождения инвариантного устойчивого тора (см. рис. 3). Как видно из рис. 2, порядок описанных бифуркаций зависит от величины параметра γ , а именно,

- при $\gamma < \gamma_1$ сначала рождаются решения типа II ($\alpha = \alpha_1$ на рис. 3, а), что соответствует пересечению линии В на рис. 2 (точка $\gamma = 0.5$, $\alpha = \alpha_1$); далее эти решения теряют устойчивость ($\alpha = \alpha_2$ на рис. 3, а), что соответствует пересечению линии С на рис. 2 (точка $\gamma = 0.5$, $\alpha = \alpha_2$); после чего происходит исчезновение решений типа I ($\alpha = \alpha_3$ на рис. 3, а), что соответствует пересечению линии А на рис. 2 (точка $\gamma = 0.5$, $\alpha = \alpha_3$);

- при $\gamma_1 < \gamma < \gamma_2$ потеря устойчивости решений типа II и исчезновения решений типа I происходит в обратном порядке (см. рис. 3, б);

- при $\gamma > \gamma_2$ седло-узловых бифуркаций не происходит, а решения типа I мягко переходят в решения типа II, в дальнейшем теряющие устойчивость ($\alpha = \alpha_4$ на рис. 3, в), что соответствует пересечению кривой С на рис. 2 (точка $\gamma = 2.5$, $\alpha = \alpha_4$).

3.1. Переключения. Таким образом, в некоторой области параметров выше кривой А при $\gamma < \gamma_1$ и выше кривой С при $\gamma > \gamma_1$ (см. рис. 2) в фазовом пространстве системы (1) описанные устойчивые периодические движения отсутствуют. Динамика системы в этой области определяется сложными бифуркациями,

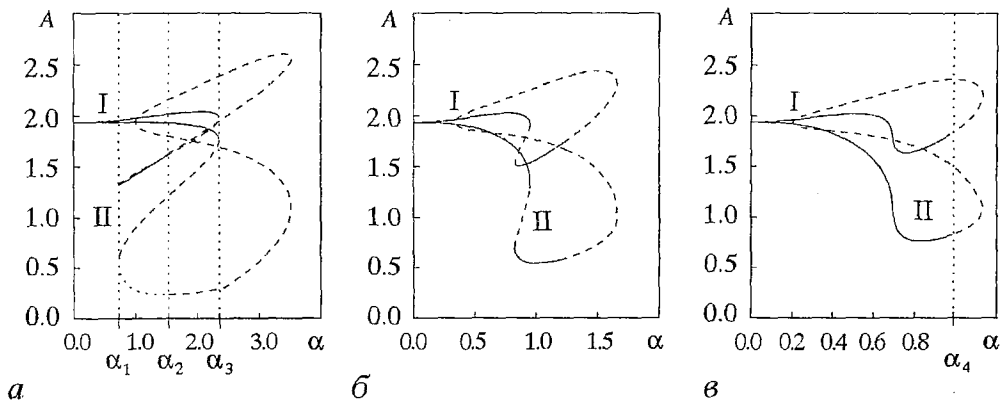


Рис. 3. Однопараметрические бифуркационные диаграммы при различных значениях γ : а – 0.5; б – 1.5; в – 2.5; А – амплитуды сигналов генераторов; сплошными линиями показаны устойчивые решения, пунктирными – неустойчивые; знаками I и II отмечены пары сплошных линий, отображающие решения типов I и II, соответственно

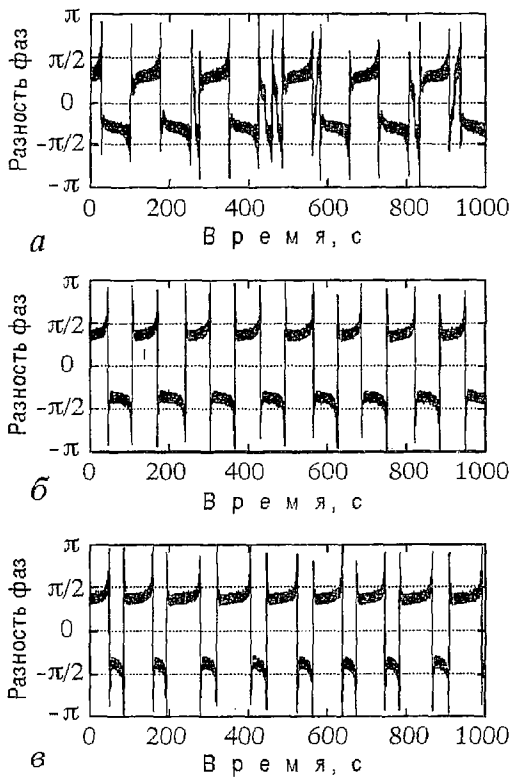


Рис. 4. а, б – осциллограммы разности фаз модельных генераторов при $\beta=2$, $r=0.5$; а – $\gamma=0.83$, $\alpha=1.61$; б – $\gamma=0.5$, $\alpha=2.5$; в – осциллограмма разности фаз модельных генераторов в присутствии расстройки частоты $\delta=0.05$, $\beta=2$, $r=0.5$, $\gamma=0.5$, $\alpha=2.5$

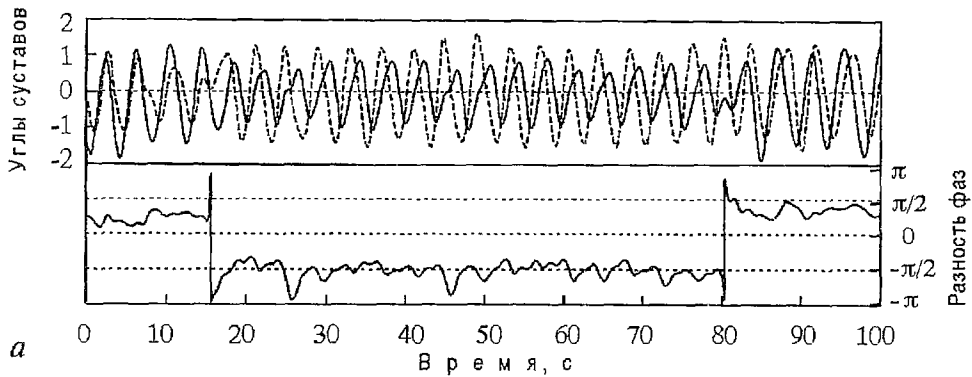
(сплошная линия) происходит практически без изменения ритма, в то время как движение коленного сустава (пунктирная линия) «пропускает» часть периода. И наоборот, при переходе от шагания вперед к шаганию назад ($t=80$) движение коленного сустава почти не изменяется, а происходит сбой ритма движения тазобедренного сустава. Точно так же ведут себя и колебания автогенераторов в математической модели при выбранных значениях параметров (рис. 5, б) – события, когда одновременно нарушается ритм обоих генераторов, менее вероятны.

В рамках предложенной модели можно описывать, помимо качественных, и некоторые количественные характеристики экспериментальных реализаций. В эксперименте, как и в модели, переключения происходят через нерегулярные отрезки времени, а каждое переключение происходит в течение 1–2 периодов колебаний. Кроме того, подбором параметров связи α и γ удается получить значение средней длительности ламинарных фаз, соответствующее конкретной экспериментальной реализации. Так, например, средняя длительность ламинарных фаз равная 8, соответствующая приведенной на рис. 4 экспериментально измеренной реализации, достигается при значениях параметров $\beta=2$, $r=0.5$, $\gamma=0.825$, $\alpha=1.6$.

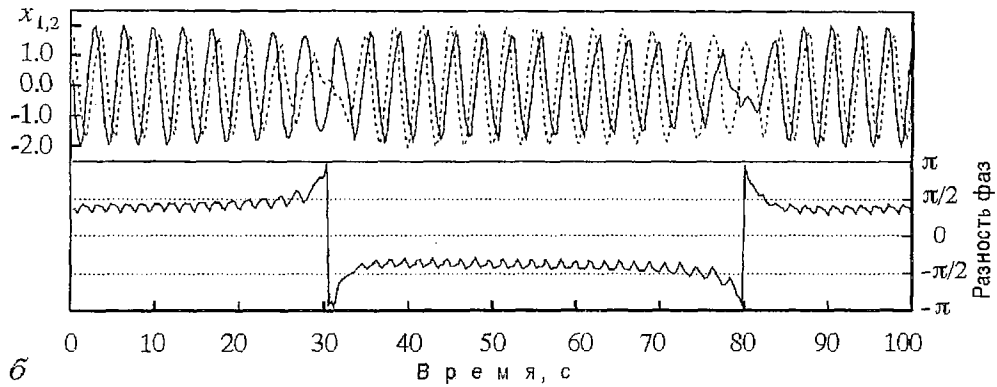
3.2. Механизм рождения переключений. Остановимся на механизме переключений, возникающих при переходе снизу вверх через кривую А при $\gamma < \gamma_1$.

исследование которых представляет отдельную проблему вследствие высокой размерности системы [9]. Здесь мы ограничимся лишь качественным описанием эффекта, возникающего в данной области и важного для моделирования локомоторной активности, инициированной вибрацией. Этот эффект состоит в возникновении спонтанных переключений между двумя несимметричными состояниями с почти постоянным фазовым сдвигом $\pm\phi_0$ колебаний генераторов при исчезновении устойчивых синхронизованных режимов (переход снизу вверх через кривую А при $\gamma < \gamma_1$ на рис. 2) или потере их устойчивости (переход снизу вверх через кривую С при $\gamma > \gamma_1$ на рис. 2).

Рассматриваемая модель демонстрирует качественное сходство временного поведения разности фаз двух автогенераторов (рис. 4) и разности фаз движений коленного и тазобедренного суставов в выше описанных экспериментах (см. рис. 1). Отметим, что даже относительно тонкие детали переключений воспроизводятся предложенной моделью. На рис. 5, а представлены осциллограммы колебаний коленного и тазобедренного суставов. Здесь можно заметить характерную особенность процесса переключения: при переходе от шагания назад к шаганию вперед ($t=16$) движение тазобедренного сустава



a



б

Рис. 5. *a* – переключения, наблюдаемые в эксперименте [7,8]; верхняя часть рисунка представляет осциллограммы колебаний углов тазобедренного (сплошная линия) и коленного (пунктирная линия) суставов, нижняя – осциллограмма разности фаз между ними; фаза определена как

$\phi_j = \arg z_j(t)$, где $z_j(t) = x_j(t) + ix_j(t)$, $j=1,2$. *б* – переключения между несимметричными состояниями с фиксированным фазовым сдвигом при $\alpha=2.5$, $\gamma=0.5$; верхняя часть рисунка представляет осциллограммы сигналов генераторов (сплошная линия – первый генератор, пунктирная – второй), нижняя – осциллограмма разности фаз генераторов

Как уже отмечалось, на этой кривой происходит исчезновение устойчивых синхронизованных режимов через седло–узловую бифуркацию предельных циклов (см. рис. 3, *a*). Данная бифуркация обычно приводит к возникновению перемежаемости 1–го рода (см., например, [26]). Такая перемежаемость сопровождается характерным видом точечного отображения одной из динамических переменных системы на некоторой секущей и определенным скейлингом в зависимости времени жизни τ в метастабильном состоянии от величины превышения ε контрольным параметром бифуркационного значения, а именно

$$\tau \sim \varepsilon^{-1/2}.$$

Для построения точечного отображения мы использовали в качестве динамической переменной разность фаз колебаний генераторов на секущей $x_1 = x_2$. Фрагмент этого отображения вблизи одного из метастабильных состояний, оставшихся после исчезновения устойчивых режимов типа I, приведен на рис. 6, *a*.

Динамика системы в режиме перемежаемости характеризуется чередованием ламинарных и турбулентных фаз. Ламинарная фаза соответствует достаточно длительному нахождению системы в окрестности места исчезновения устойчивого режима, а турбулентная фаза – быстрому уходу и последующему возвращению изображающей точки в эту окрестность. В нашем случае имеется два метастабильных состояния, соответствующих режимам со сдвигом фазы $+\phi_0$ и

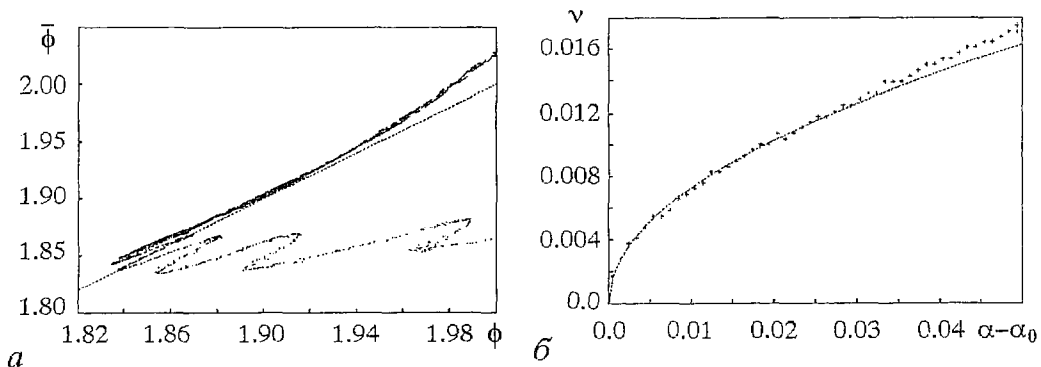


Рис. 6. *a* – точечное отображение $\bar{\phi}(\phi)$ для разности фаз (в геометрическом смысле) колебаний генераторов на секущей $x_1=x_2$ при $\gamma=0.5$, $\alpha=2.385$, пунктирная линия соответствует биссектрисе $\bar{\phi}=\phi$; *b* – зависимость частоты переключений ν от превышения параметром α бифуркационного значения $\alpha_0 \approx 2.35$ при $\gamma=0.5$, пунктирная линия отвечает аппроксимации $\nu \sim (\alpha - \alpha_0)^{1/2}$

– ϕ_0 , поэтому ламинарные фазы будут соответствовать нахождению в том или другом режиме, а турбулентные – переключениям между ними. Тогда, считая время переключения много меньшим продолжительности ламинарной фазы, введем среднюю частоту переключений $\nu = \tau^{-1}$, где τ – время жизни в метастабильном состоянии. На рис. 6, *b* приведена зависимость частоты переключений от α , которая хорошо аппроксимируется зависимостью $\nu \sim (\alpha - \alpha_0)^{1/2}$, характерной для перемежаемости 1-го рода [26].

3.3. Влияние шумов. Введение в систему слабого шума не вносит качественных изменений в наблюдаемую картину перемежаемости. Его влияние оценивалось по изменению свойств решений при добавлении слагаемых вида $\sigma \xi_1(t)$ и $\sigma \xi_2(t)$ в первое и третье уравнения системы (1), где $\xi_1(t)$ и $\xi_2(t)$ – дельта-коррелированные случайные процессы, равномерно распределенные в интервале $(-1,1)$, σ – амплитуда шума. Вплоть до значений $\sigma \approx 1$ так же, как и раньше, можно выделить два состояния с разностью фаз $\phi = \pm \phi_0$ (рис. 7, *a, b*). Промежуточные значения разности фаз маловероятны, так как переходы остаются быстрыми. Интервалы времени между переходами более существенно зависят от шумов, однако как величина дисперсии, так и вид распределения претерпевают значительные изменения лишь при $\sigma \geq 0.25$ (рис. 7, *в, г*).

3.4. Роль нелинейной зависимости частоты от интенсивности колебаний. Область параметров, в которой реализуются описанные выше переключения, существенно зависит от величины реактивной нелинейности β . На рис. 8 приведена двухпараметрическая бифуркационная диаграмма в плоскости параметров (β, α) , построенная при фиксированных значениях параметров $\gamma=0.5$, $\beta=0.5$. Начиная со значения $\alpha=+0$ решения, отвечающие режимам типа I, являются устойчивыми. С ростом управляющего параметра (на линии D) они исчезают через седло-узловую бифуркацию, что приводит к рождению квазиаттрактора, для которого характерны хаотические переходы между потерявшими устойчивость режимами. В отличие от странных аттракторов, в квазиаттракторе, помимо седловых и гомоклинических траекторий, присутствуют устойчивые периодические движения. Области притяжения регулярных аттракторов относительно малы, а характерные периоды относительно велики. Но при дальнейшем увеличении параметра α (на линиями E) появляются устойчивые пятиобходные предельные циклы, с большой областью притяжения. Так, что

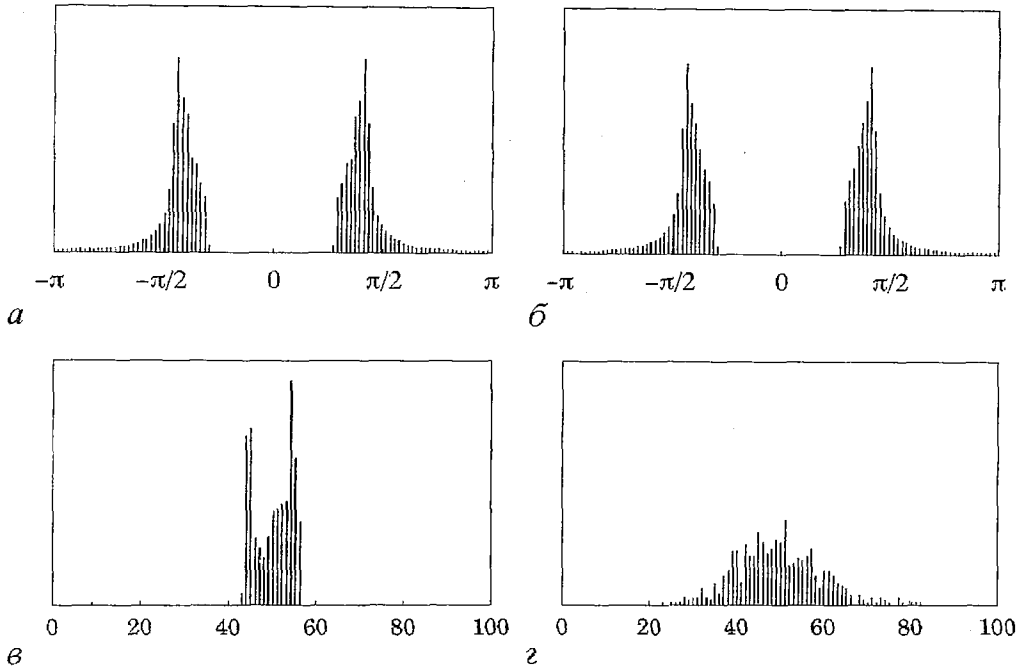


Рис. 7. *а, б* – гистограммы фазы при $\gamma=0.5$, $\alpha=2.5$ и различных значениях амплитуды шума σ : *а* – 0; *б* – 0.25; *в, г* – гистограммы периодов времени между переключениями при $\gamma=0.5$, $\alpha=2.5$ и различных значениях амплитуды шума σ : *в* – 0; *г* – 0.25

фактически область между линиями **D** и **E** можно условно считать областью параметров, в которой имеются переключения между разрушившимися устойчивыми состояниями со сдвигами фаз $\phi = \pm\phi_0$. Как следует из диаграммы на рис. 8 интервал значений параметра α , на котором наблюдаются такие переключения, увеличивается с ростом β .

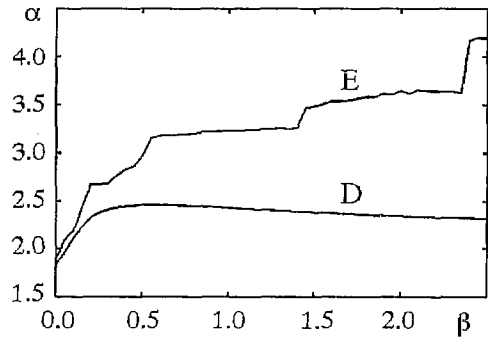


Рис. 8. Двухпараметрическая диаграмма в плоскости параметров (β, α) ; линия **D** соответствует потере устойчивости режимами типа I, линия **E** – появлению устойчивых пятиобходных предельных циклов

3.5. Влияние линейной расстройки частоты. Особенностью возникновения перемежаемости в рассматриваемой модели является то, что вследствие симметрии оба синхронизированные состояния с $\phi = \pm\phi_0$ исчезают при одном и том же значении контрольного параметра. При нарушении симметрии (например, из-за различия параметров генераторов) можно ожидать существенного изменения, а возможно и разрушения переключений. Действительно, чем больше разница значений контрольного параметра, при которых происходят такие бифуркации для различных состояний, тем более существенно различие во временах жизни в оставшихся метастабильных состояниях. Можно сделать следующую оценку: допустим одно из синхронизированных состояний исчезло при $\alpha = \alpha_1$, тогда в момент исчезновения второго, при $\alpha = \alpha_2$, время жизни τ_1 в первом будет пропорционально величине

$$\tau_1 \sim (\alpha_2 - \alpha_1)^{-1/2}. \quad (2)$$

Если это время окажется близким к периоду колебаний парциальных осцилляторов, полученный процесс вряд ли можно будет назвать переключениями, то есть при достаточно сильном нарушении симметрии переключения в системе наблюдаться перестанут. Как показал численный эксперимент, в котором между парциальными осцилляторами вводилась частотная расстройка, действительно так и происходит. Однако, если частоты отличаются не больше, чем на 5% качественные свойства переключений сохраняются (см. рис. 4, в).

Заключение

Макроскопические движения людей и животных отличаются скоординированностью и в определенной степени предсказуемостью несмотря на то, что они являются результатом сложных разнообразных процессов, протекающих на микроскопическом уровне, зачастую в присутствии шумовых источников. Естественно предположить, что отклонения от регулярности и хаотичность также наблюдаемые на макроскопическом уровне обусловлены не этими шумовыми источниками, а собственной нелинейной динамикой [27]. Если это так, то при описании макроскопического поведения можно использовать маломерные динамические модели, сконструированные на основе свойств симметрии характерных режимов и переходов между ними (примеры приведены в [19]). Параметры в этих уравнениях, естественно, зависят от фундаментальных микропроцессов и могут быть конкретизированы на следующем более высоком уровне изучения. На первом этапе представляется целесообразным моделирование конкретных экспериментальных ситуаций, как это производилось, например, в [20–24]. В настоящей работе в рамках такого подхода построена модель переключения шагательных движений «вперед» и «назад», вызванных вибрационной стимуляцией мышечных рецепторов у человека [7,8]. Эта модель относится к общему классу моделей НКВ [20–24], предложенных ранее для математического описания психофизиологических опытов. Такие модели представляют собой два автогенератора с нелинейной связью, действие которой качественно похоже на действие комбинации эксайтерной и ингибиторной связей в случае нейронов. Отличительной чертой нашего рассмотрения является то, что оно продвинуто в область больших нелинейностей и учитывает нелинейную зависимость частоты от амплитуды. Именно при этих условиях при взаимодействии двух идентичных генераторов Ван дер Поля – Дуффинга установлено наличие хаотических перемежающихся переходов в широкой области параметров, качественно совпадающих с экспериментально наблюдаемыми переходами между шагательными движениями «вперед» и «назад», вызванными вибрациями мышц [7,8].

Конечно, нельзя переоценивать внешнее сходство экспериментальных реализаций (см. рис. 1) и реализаций, полученных из модельного рассмотрения (см. рис. 4), поскольку в эксперименте наблюдаются сигналы прошедшие через нелинейный преобразователь – скелетно-мышечную систему ноги. Тем не менее есть основания [13,28–30] полагать, что хотя конкретный рисунок внутри периода может существенно модифицироваться механической системой, сам характер процесса и соотношения временных масштабов не изменяются.

Авторы благодарны Гурфинкелю В.С., Левику Ю.С., Казенникову О.В., Селионову В.А. и Рубчинскому Л.Л. за полезное обсуждение.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант РФФИ–97–02–17526) и Программы поддержки ведущих научных школ Российской Федерации (грант № 96–15–96593).

Библиографический список

1. *Delcomyn F.* Neural basis of rhythmic behavior in animals // *Science*. 1980. Vol. 210. P. 492.
2. *Grillner S.* Neurobiological bases of rhythmic motor acts in vertebrates // *Science*. 1985. Vol. 228. P. 143.
3. *Collins J.J., Stewart I.N.* Coupled nonlinear oscillators and the symmetries of animal gaits // *J. Nonlinear Sci.* 1993. Vol. 3. P. 349.
4. Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Селверстон А., Баженов М.В., Хуэрта Р., Суцник М.М., Рубчинский Л.Л. Синхронизация в нейронных ансамблях // УФН. 1996. Т. 166. С. 363.
5. Шик М.Л., Северин Ф.В., Орловский Н.Г. Управление ходьбой и бегом посредством электрической стимуляции среднего мозга // *Биофизика*. 1966. Т. 11. С. 659
6. *Seminars in the Neurosciences*. 1993. Vol. 5. P. 1.
7. *Gurfinkel V.S., Levik Yu.S., Kazennikov O.V, Selionov V.A.* Locomotor-like movements evoked by leg muscle vibration in humans // *European J. Neuroscience* 1998. Vol. 10. P. 1068.
8. Гурфинкель В.С., Левик Ю.С., Казенников О.В., Селионов В.А. Существует ли генератор шагательных движений человека? // *Физиология человека*. 1998. Т. 24, № 3. С.42.
9. Козлов А.К., Суцник М.М., Мольков Я.И. Фазовая синхронизация, бистабильность и хаос в системе двух идентичных генераторов Ван дер Поля – Дуффинга//Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 1999. Т. 7, № 1. С. 68.
10. *Abarbanel H.D.I., Brown R., Sidorowich J.J., Tsimring L.Sh.* The analysis of observed chaotic data in physical systems // *Rev. Modern Phys.* 1993. Vol. 65. P. 1331.
11. *Abarbanel H.D.I.* Tools for analysing observed chaotic data // *Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика*. 1995. Т. 3, №№ 3–5.
12. *Badii R.* Progress in analysis of experimental chaos through periodic orbits // *Rev. Modern Phys.* 1994. Vol. 66. P. 1389.
13. Мольков Я.И., Суцник М.М., Кузнецов А.С., Козлов А.К., Захаров Д.Г. Динамическая модель локомоторных движений человека, вызванных вибрационным воздействием на мышцы // *Вестник ННГУ*. 1998 (в печати).
14. *Frank E.* New life in an old structure: the development of synaptic pathways in the spinal cord // *Current Opinion in Neurobiology*. 1993. Vol. 3. P. 82.
15. *Heagy J.F., Carroll T.L., Pecora L.M.* Synchronous chaos in coupled oscillator systems // *Phys. Rev. E*. 1994. Vol. 50. P. 1874.
16. *Perez-Villar V., Munuzuri A.P., Perez-Munuzuri V., Chua L.O.* Chaotic synchronization of a one-dimensional array of nonlinear active systems // *Int. J. Bifurcation and Chaos*. 1993. Vol. 3. P. 1067.
17. Рубчинский Л.Л., Суцник М.М. Прямая и обратная взаимосвязь между неупорядоченностью пространственных и временных паттернов в цепочках хаотических автогенераторов// *Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика*. 1999. Т. 7, № 1. С. 81.
18. *Ermentrout B., Kopell N.* Learning of phase lags in coupled neural oscillators // *Neural Computation*. 1994. Vol. 6. P. 225.
19. *Collins J.J., Stewart I.N.* Coupled nonlinear oscillators and the symmetries of animal gaits // *J. Nonlinear Sci.* 1993. Vol. 3. P. 349.
20. *Haken H., Kelso J.A.S., Bunz H.* A theoretical model of phase transitions in human hard movements // *Biol. Cybern.* 1985. Vol. 51. P. 347.
21. *Kelso J.A.S., Scholz J.P., Schover G.* Nonequilibrium phase transitions in coordinated biological motions: critical fluctuations // *Phys. Lett.* 1986. Vol. 118. P. 279.
22. *Buchanan J.J., Kelso J.A.S., Fuchs A.* Coordination dynamics of trajectory formation // *Biol. Cybern.* 1996. Vol. 75. P. 41.
23. *Fuchs A., Jirsa V.K., Haken H., Kelso J.A.S.* Extending the HKB model of coordinated movement to oscillators with different eigen frequencies // *Biol. Cybern.* 1996. Vol. 75. P. 21.

24. *Sternad D., Turvey M.T., Schmidt R.C.* Average phase difference theory and 1:1 phase entrainment in interlimb coordination // *Biol. Cybern.* 1992. Vol. 67. P. 223.

25. *Захаров Д.Г., Мольков Я.И., Суццик М.М.* Синхронизированные колебания в системе связанных генераторов Ван дер Поля – Дуффинга // *Изв. вузов. Радиофизика.* 1998. Т. 41, № 12. С. 1531.

26. *Берже П., Помо И., Видаль К.* Порядок в хаосе: о детерминистском подходе к турбулентности. М.: Мир, 1991.

27. *Schoner G., Kelso J.A.S.* Dynamic pattern generation in behavioral and neural systems // *Science.* 1988. Vol. 239. P. 1513.

28. *Taga G., Yamaguchi Y., Shimizu H.* Self-organized control of bipedal locomotion by neural oscillators in unpredictable environment // *Biol. Cyber.* 1991. Vol. 65. P. 147.

29. *Taga G.* A model of the neuro-musculo-skeletal system for human locomotion. I. Emergence of basic gait // *Biol. Cybern.* 1995. Vol. 73. P. 97.

30. *Taga G.* A model of the neuro-musculo-skeletal system for human locomotion. II. Real-time adaptability under various constraints // *Biol. Cybern.* 1995. Vol. 73. P. 113.

Институт прикладной физики РАН

*Поступила в редакцию 24.02.99
после переработки 6.05.99*

THE DYNAMICAL MODEL OF LOCOMOTOR-LIKE MOVEMENTS EVOKED BY MUSCLE VIBRATION IN HUMANS

Ya.I. Molkov, M.M. Sushchik, A.S. Kuznetsov, A.K. Kozlov, D.G. Zakharov

A phenomenological model of central pattern generator is proposed for qualitative description, within the framework of traditional concepts of motoneural and skeleto-muscular system of human leg, of dynamics of spontaneous stepping movements evoked by muscle vibration. In particular, it describes bistability of «forward» and «backward» stepping and chaotic transitions between them. The model consists of two self-excited oscillators with nonlinear coupling, the action of which resembles qualitatively the action of a combination of excitatory and inhibitory chemical couplings typical for neural networks. The analysis is made on the example of the interaction of two identical Van der Pol – Duffing generators.



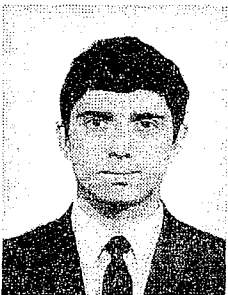
Мольков Ярослав Игоревич – родился в Горьком (1974). Окончил Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (1996). По окончании поступил в аспирантуру Института прикладной физики РАН. Работает в том же институте в должности младшего научного сотрудника. Область научных интересов – нелинейная динамика.



Сузык Михаил Михайлович – родился в городе Городня Черниговской области (1941), окончил радиофизический факультет Горьковского государственного университета (1965). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (1972). Заместитель директора Отделения нелинейной динамики и оптики Института прикладной физики РАН. Область научных интересов – нелинейная динамика, синхронизация, когерентные структуры и модели нейродинамики.



Кузнецов Алексей Сергеевич – родился в 1973 году. Окончил Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (1996). По окончании поступил в аспирантуру того же университета на кафедру Теории колебаний. С 1995 года работает в Институте прикладной физики РАН, с 1998 года в должности младшего научного сотрудника. Опубликовал около 20 работ. Область научных интересов – исследования нелинейной динамики ансамблей связанных активных элементов, в том числе в приложении к биологическим задачам.



Козлов Александр Константинович – выпускник радиофизического факультета Горьковского государственного университета (1989). С 1989 по 1998 год работал в НИИ прикладной математики и кибернетики при ННГУ; с 1995 года – в Институте прикладной физики РАН. Кандидат физико-математических наук. Область научных интересов – нелинейная динамика автоколебательных систем, явления синхронизации, управление хаотическими динамическими системами в приложении к нейробиологическим и медицинским задачам.



Захаров Денис Геннадьевич – родился в Горьком (1976). В 1993 году поступил на Радиофизический факультет Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского. В 1997 поступил в магистратуру на кафедру теории колебаний. Сотрудник Института прикладной физики РАН. Опубликовал 7 научных работ. Область научных интересов – нелинейная динамика. E-mail: zakharov@tepii.appl.sci-nnov.ru