

Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2025. Т. 33, № 2
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2025;33(2)

Научная статья
УДК 530.182

DOI: 10.18500/0869-6632-003146
EDN: ANSXHT

Влияние топологии связей и шума на возможность частотной подстройки в ансамблях осцилляторов ФитцХью–Нагумо

В. А. Новичкова¹, Е. В. Рыбалова¹✉, В. И. Пономаренко^{1,2}, Т. Е. Вадивасова¹

¹Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского, Россия

²Саратовский филиал Института радиотехники и электроники им. В. А. Котельникова РАН, Россия

E-mail: novichkovava@mail.ru, ✉rybalovaev@gmail.com, pomomarenkovi@gmail.com, vadivasovate@yandex.ru

Поступила в редакцию 10.07.2024, принята к публикации 12.08.2024,

опубликована онлайн 2.12.2024, опубликована 31.03.2025

Аннотация. Цель. Работа направлена на исследование спайковой активности и синхронизации в ансамблях нейронов ФитцХью–Нагумо в отсутствие и присутствии внешнего шумового возбуждения. В таких сетях в зависимости от параметра возбудимости парциальных элементов и силы связи между элементами (в частности, от ее знака) могут возбуждаться колебания с различной частотой. Более того, вариация параметров может приводить к синхронизации элементов. Проводится исследование динамики однослойной сети, в которой присутствует один общий элемент, и трехслойной, в которой промежуточный слой — один нейрон-хаб. Методы. Для изучения динамики исследуемых сетей рассчитываются средние по времени частоты спайков всех элементов, которые усредняются по ансамблю нейронов для каждого внешнего слоя и сравниваются с частотой центрального элемента и между собой в случае многослойной сети. Для анализа влияния силы связи на спайковую активность элементов сети и их синхронизацию строятся распределения частот и распределения разности частот на плоскости коэффициентов сил связи. Результаты. Показано, что в небольших однослойных и трехслойных сетях идентичных осцилляторов (нейронов ФитцХью–Нагумо) с простой топологией связи возможно наблюдение различной спайковой активности в отдельных частях системы. При этом наблюдается переход нейронов в автоколебательный режим, обусловленный отталкивающей связью между элементами. В работе установлено, что в однослойной сети кольцо элементов может синхронизироваться по частоте с центральным элементом в некоторой области значений сил связи. В трехслойной системе также можно наблюдать синхронизацию слоев. Слабый шум слабо влияет на границы области синхронизации всех трех слоев по параметрам связи, но с ростом интенсивности шума эта область уменьшается. В то же время шум вызывает появление новой области синхронизации, в которой наблюдается удаленная синхронизация слоев при отсутствии синхронизации хаба. Заключение. В работе проведено исследование возможности возбуждения колебаний и их синхронизации в однослойной и трехслойной сетях связанных осцилляторов ФитцХью–Нагумо при вариации силы связи между элементами. В данном исследовании была получена лишь самая общая картина спайковой активности возбудимых нейронов в двух рассмотренных моделях сети, однако этого достаточно, чтобы проиллюстрировать важную роль связей в формировании спайковой активности возбудимых нейронов.

Ключевые слова: нейроны, осцилляторы ФитцХью–Нагумо, частота зажиганий, синхронизация.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда No 23-12-00103, <https://rscf.ru/project/23-12-00103/>.

Для цитирования: Новичкова В. А., Рыбалова Е. В., Пономаренко В. И., Вадивасова Т. Е. Влияние топологии связей и шума на возможность частотной подстройки в ансамблях осцилляторов ФитцХью–Нагумо // Известия вузов. ПНД. 2025. Т. 33, № 2. С. 266–282. DOI: 10.18500/0869-6632-003146. EDN: ANSXHT

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Article

DOI: 10.18500/0869-6632-003146

Influence of coupling topology and noise on the possibility of frequency tuning in ensembles of FitzHugh–Nagumo oscillators

V. A. Novichkova¹, E. V. Rybalova¹✉, V. I. Ponomarenko^{1,2}, T. E. Vadivasova¹

¹Saratov State University, Russia

²Saratov Branch of Kotelnikov Institute of Radioengineering and Electronics, Russia

E-mail: novichkovava@mail.ru, ✉rybalovaev@gmail.com, ponomarenkovi@gmail.com, vadivasovate@yandex.ru

Received 10.07.2024, accepted 12.08.2024, available online 2.12.2024, published 31.03.2025

Abstract. *Purpose.* The study focuses on analyzing spike activity and synchronization in ensembles of FitzHugh–Nagumo neurons, both with and without external noise excitation. In these networks oscillations at different frequencies can be induced depending on the excitability parameter of individual elements and the coupling strength between them. Additionally, variations in these parameters can lead to synchronization among the elements. The research investigates the dynamics of both a single-layer network, which includes a common element, and a three-layer network with an intermediate neuron-hub layer. *Methods.* To analyze the dynamics of the networks under investigation, we calculate the time-averaged spike frequencies of all elements. These frequencies are then averaged for each outer layer and compared with the frequency of the central element, as well as with each other in the case of a multilayer network. In order to assess the impact of coupling strength on the spike activity and synchronization of the network elements, we construct frequency distributions and frequency difference distributions in a plane of coupling strength coefficients. *Results.* It has been shown that small single-layer and three-layer networks of identical oscillators (FitzHugh–Nagumo neurons) with simple coupling topologies can exhibit different spike activity in different parts of the system. In this case, the neurons transition to a self-oscillatory mode due to repulsive coupling between the elements. The research has established that in a single-layer network, a ring of elements can synchronize in frequency with the central element within a specific range of coupling strength values. In a three-layer system, layer synchronization can also be observed. Weak noise has minimal impact on the synchronization boundaries of all three layers, in terms of coupling parameters. However, as the noise intensity increases, synchronization area decreases. At the same time, the noise leads to the emergence of a new synchronization region in which relay synchronization of the layers is observed in the absence of synchronization with the hub. *Conclusion.* The study explored the potential of exciting oscillations and achieving synchronization in single-layer and three-layer networks of coupled FitzHugh–Nagumo oscillators. The coupling strength between the elements varied in order to investigate its impact. Although the study only provided a broad understanding of the spike activity of excitable neurons in the two network models examined, it adequately demonstrated the crucial role of coupling in the spiking activity of these neurons.

Keywords: neuron, FitzHugh–Nagumo oscillator, firing frequency, synchronization.

Acknowledgements. This work was supported by the Russian Science Foundation (project No. 23-12-00103, <https://rscf.ru/project/23-12-00103/>).

For citation: Novichkova VA, Rybalova EV, Ponomarenko VI, Vadivasova TE. Influence of coupling topology and noise on the possibility of frequency tuning in ensembles of FitzHugh–Nagumo oscillators. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics.* 2025;33(2):266–282. DOI: 10.18500/0869-6632-003146

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Введение

Коллективное поведение осцилляторных ансамблей и сетей в течение последних лет продолжает оставаться одним из важнейших направлений в нелинейной динамике. Исследования в этой области особенно актуальны в связи с задачами моделирования динамики нейронных ансамблей как в связи с изучением функционирования ансамблей биологических нейронов и установления механизмов высшей нервной деятельности [1–7], так и в свете перспектив

применения искусственных осцилляторных нейронных сетей для решения задач распознавания и обработки сигналов [8–11].

В коллективном поведении множества нелинейных осцилляторов важнейшую роль играет фундаментальное явление синхронизации [12–14], приводящее к согласованию частот, фаз и характерных времен всех или части осцилляторов, формированию различных волновых режимов и кластерных структур. В связанных распределенных системах и слоях многослойной сети наблюдается явление синхронизации как колебаний во времени, так и пространственных структур [15–19]. Следует отметить, что синхронизация частот колебаний (синхронизация в смысле Гюйгенса) является свойством автоколебательных систем, генерирующих колебательный процесс без внешних воздействий, в то время как полная (синфазная) синхронизация наблюдается при взаимодействии любых идентичных нелинейных осцилляторов, включая системы с дискретным временем, описываемые точечными отображениями [12].

Эффекты синхронизации принципиальны и для взаимодействующих нейронов и нейронных ансамблей [20–25]. Формирование кластеров нейронов, имеющих близкие частоты и фазы зажигания (генерации импульсов возбуждения), может не только играть важную роль в когнитивных процессах [26–30], но и приводить к патологическим явлениям [31–34]. Таким образом, изучение эффектов синхронизации, согласования спайковой активности определенных групп нейронов или, напротив, разрушение такого согласования является весьма важной задачей.

Отдельные (невзаимодействующие) нейроны чаще всего являются возбудимыми осцилляторами [3, 35, 36]. Автоколебательный режим для них нетипичен, и для возникновения колебаний необходимы внешние импульсы, величина которых превышает некоторый порог. Сами колебания представляют собой последовательность коротких импульсов, называемых спайками. Частота спайков в ансамбле нейронов определяется не только частотой воздействующих импульсов, но также зависит от связей между нейронами. Для биологических нейронов характерны различные типы связи, которые пока далеко не полностью изучены. В том числе предполагается, что определенные группы нейронов могут иметь отталкивающие связи [3, 37, 38]. При отталкивающим взаимодействии (активная связь с отрицательным коэффициентом) в ансамбле нейронов возможна спайковая активность без внешних воздействий, то есть отталкивающая связь приводит к возникновению автоколебательного режима [39, 40]. Различные группы нейронов в ансамблях и сетях, связанные отталкивающими и притягивающими (диссипативными) взаимодействиями, даже в случае идентичности самих нейронов могут проявлять спайковую активность с различной средней частотой. Меняя параметры связи, можно добиться подстройки средних частот зажигания (спайков) вследствие возбуждения вынужденных спайков или эффекта синхронизации. Поведение ансамблей и сетей из осцилляторов, одновременно испытывающих как притягивающие, так и отталкивающие взаимодействия, мало исследовано. Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что оно может быть достаточно сложным [41–45].

Целью настоящей работы является исследование спайковой активности и эффектов подстройки средних частот зажигания нейронов с притягивающим и отталкивающим взаимодействием на примере небольших ансамблей идентичных элементов с простой топологией связей. Рассматриваются две модели: кольцо из пяти локально связанных нейронов, взаимодействующих с общим хабом, в качестве которого используется аналогичный нейрон, и два кольца нейронов, связанных через общий хаб (нейрон). Связь групп нейронов с общим хабом достаточно типична в системах биологических нейронов [46, 47]. В рассматриваемых в работе моделях все нейроны полагаются идентичными, описываются моделью ФитцХью–Нагумо и в отсутствие связей находятся в возбудимом режиме. При изменении параметров связи внутри колец и между элементами колец и хабом можно наблюдать различные режимы спайковой активности, отличающиеся средними частотами зажигания нейронов колец и хаба, а также режим частотной синхронизации.

1. Динамика однослойной сети нейронов ФитцХью–Нагумо

В данном разделе рассмотрим результаты исследования однослойной сети пяти локально связанных осцилляторов ФитцХью–Нагумо с наличием центрального элемента (хаба). Данная система описывается следующими уравнениями:

$$\begin{aligned}
 \varepsilon \dot{u}_i &= u_i - \frac{u_i^3}{3} - v_i + \sigma(u_{i-1} - 2u_i + u_{i+1}) + k(u_{\text{hub}} - u_i), \\
 \dot{v}_i &= u_i + a, \\
 \varepsilon \dot{u}_{\text{hub}} &= u_{\text{hub}} - \frac{u_{\text{hub}}^3}{3} - v_{\text{hub}} + k \sum_{j=1}^5 (u_j - u_{\text{hub}}), \\
 \dot{v}_{\text{hub}} &= u_{\text{hub}} + a_{\text{hub}} + \sqrt{2D}\eta(t),
 \end{aligned}
 \tag{1}$$

где u_i и v_i — переменные, задающие динамику во времени активатора (быстрой переменной) и ингибитора (медленной переменной) i -го нейрона соответственно, $i = 1, 2, \dots, 5$ — номер элемента в кольце. Начальные значения для всех нейронов выбираются случайным образом из области значений, удовлетворяющей условию: $u^2 + v^2 < 2^2$. Отметим, что в статье все графики рассчитаны для одного набора случайных начальных условий. Однако исследования показали, что динамика системы принципиально не меняется с изменением начальных условий при выбранных значениях управляющих параметров. Малый параметр $\varepsilon = 0.01$ отвечает за разделение временных масштабов быстрой и медленной переменных. Параметр a определяет характер динамики элемента: при $|a| < 1$ осциллятор ФитцХью–Нагумо находится в автоколебательном режиме, а при $|a| > 1$ — в возбуждимом. Сила связи между элементами кольца задается коэффициентом σ , а сила связи с центральным элементом изменяется посредством изменения параметра k . На рис. 1 приведена схема связей исследуемой в данном разделе системы. Отметим, что все связи являются симметричными, и в уравнении (1) отсутствует нормировка на количество связей, что приводит к тому, что энергия связи хаба всегда больше, чем энергия связи элементов кольца. Предполагается, что связь может быть как притягивающей (диссипативной), так и отталкивающей. В первом случае коэффициент связи принимает положительные значения, во втором — отрицательные. В уравнения, описывающие поведение хаба, аддитивно добавлен источник нормированного нормального белого шума $\eta(t)$ с нулевым средним значением и корреляционной функцией $\langle v(t)v(t + \tau) \rangle = \delta(\tau)$, где $\delta(\tau)$ — функция Дирака. Параметр D отвечает за интенсивность шума. Для численного решения дифференциальных уравнений были использованы метод Рунге–Кутты 4-го порядка (для детерминированной части) и метод Эйлера–Маруямы (для стохастической части).

В связи с тем, что исследуется малый ансамбль связанных элементов, говорить о какой-то пространственной динамике и выделять кластеры с различной динамикой в нем затруднительно, поэтому будет рассмотрено поведение кольца нейронов в целом. Для описания поведения кольца

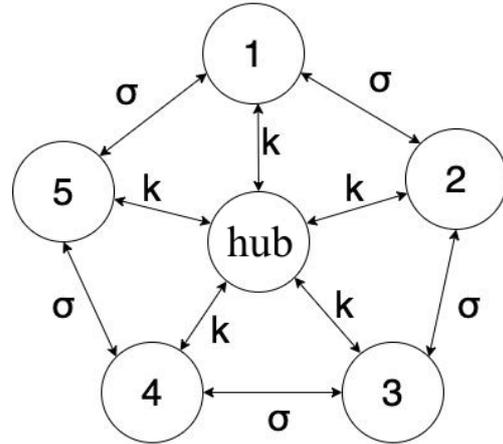


Рис. 1. Схематическое представление связей в ансамбле (1). Параметры σ соответствуют силе локальной связи между элементами кольца, k — сила связи с хабом
 Fig. 1. Scheme of coupling in the ensemble (1). The parameters σ correspond to the local coupling strength between elements of the ensemble, k is the coupling strength with the hub

нейронов и анализа изменений спайковой активности в кольце при вариации управляющих параметров использовалась средняя частота зажиганий (спайков), которая рассчитывалась усреднением по времени и по элементам кольца. Для хаба также рассчитывалась средняя по времени частота зажиганий. Средняя по времени частота спайков отдельного i -го нейрона (в том числе хаба) рассчитывается по формуле

$$f_i = \frac{M_i}{\Delta T}, \quad (2)$$

где M_i — это количество зажиганий i -го осциллятора ФитцХью–Нагумо за время ΔT после периода установления. Средняя частота зажиганий в кольце определяется как $f_1 = \frac{1}{5} \sum_i f_i$.

Обратим также внимание, что в ранее проведенном исследовании [40] было показано, что в ансамбле из пяти локально связанных осцилляторов ФитцХью–Нагумо, находящихся в возбужденном режиме, возможно возбуждение колебаний только при отрицательной связи между элементами. Поэтому в ходе данного исследования мы рассматриваем, как дополнительная связь с хабом может изменить область зажигания системы на плоскости управляющих параметров.

1.1. Динамика ансамбля без шумового возмущения центрального элемента (хаба).

Перейдем к исследованию динамики кольца локально связанных осцилляторов ФитцХью–Нагумо с центральным элементом (хабом) без шумового воздействия на хаб. Все нейроны сети, включая хаб, идентичны и в отсутствие связей находятся в возбужденном режиме в соответствии со значением параметра $a = 1.05$. На рис. 2 приведены распределения средних частот зажиганий в кольце и в хабе, а также разность этих частот на плоскости параметров связи, позволяющие определить области, в которых эти частоты совпадают.

Когда связи между нейронами кольца и нейронами кольца с хабом являются диссипативными (положительные значения σ и k), в отсутствие внешнего шума спайки в системе (1) не возникают (рис. 2, a, b).

В случае диссипативной связи нейронов в кольце ($\sigma > 0$) отталкивающая связь с хабом при $k < -0.02$ приводит к возбуждению колебаний в системе (см. рис. 2, a, b). При этом отталкивающее взаимодействие гораздо сильнее влияет на хаб, чем на элементы кольца, в результате чего в хабе возникают автоколебания, а элементы кольца зажигаются под воздействием хаба. Поэтому частоты зажиганий элементов кольца и хаба одинаковы во всей области $\sigma > 0, k < -0.02$

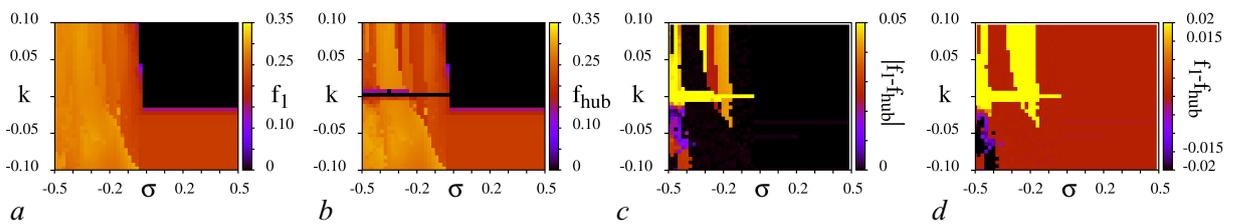


Рис. 2. Распределение средних частот спайков в сети (1) на плоскости параметров связи (σ, k) в отсутствие шумового воздействия на центральный элемент (хаб): a — средняя частота элементов кольца, b — средняя частота хаба, c — абсолютная величина разности средних частот спайков в кольце и хабе, d — полное значение разности средних частот в кольце и хабе. Другие параметры: $a = 1.05, \varepsilon = 0.01$ (цвет онлайн)

Fig. 2. Distribution of average spike frequencies in the network (1) in the (σ, k) plane of coupling parameters without noise influence on the central element (hub): a — average frequency of the ring elements, b — average frequency of the hub, c — absolute value of the difference in average spike frequencies between the ring and the hub, d — total difference in average spike frequencies between the ring and the hub. Other parameters: $a = 1.05, \varepsilon = 0.01$ (color online)

(рис. 2, *c, d*). Однако этот эффект не является синхронизацией, так как активность элементов кольца является вынужденной.

Отталкивающая связь между элементами кольца ($\sigma < 0$) приводит к возникновению автоколебаний в кольце без взаимодействия с хабом. При введении связи с хабом на среднюю частоту спайков влияют оба коэффициента связи: σ и k . При этом зависимость частоты зажигания от сил связи является немонотонной, хотя можно видеть, что частота в основном растет при увеличении (по модулю) значений коэффициентов связи между всеми элементами сети. Отметим тривиальный результат, представленный на рис. 2, *b*: необходима некоторая ненулевая сила связи элементов кольца с хабом, чтобы возбудить спайковую активность в последнем, на что указывает небольшая область отсутствия спайков хаба для значений коэффициента k вблизи нуля.

Если при $\sigma < 0$ имеется отталкивающая связь с хабом ($k < 0$), то при слабой отталкивающей связи в кольце ($0 > \sigma > -0.5$) можно наблюдать синхронизацию среднего числа зажигания в кольце и в хабе (рис. 2, *c*). С дальнейшим увеличением отталкивающей связи в кольце синхронизация кольца и хаба нарушается. При диссипативной связи с хабом ($k > 0$) в хабе также устанавливается автоколебательный режим. Имеется ограниченный интервал значений $\sigma < 0$, в котором наблюдается синхронизация и средние частоты спайков в кольце и в хабе совпадают. Данная область находится в интервале $-0.4 < \sigma < -0.3$ и напоминает язык синхронизации (рис. 2, *c*).

Проанализируем абсолютное значение разности средних частот зажигания в кольце и в хабе (рис. 2, *d*). Обратим внимание, что при $k > -0.02$ хаб имеет частоту спайков ниже, чем элементы кольца (рис. 2, *d*). Обратная ситуация наблюдается, когда связь с хабом является отрицательной (отталкивающей) и коэффициент k меньше -0.02 .

1.2. Динамика ансамбля при шумовом воздействии на центральный элемент (хаб).

В связи с тем, что все элементы исследуемой системы находятся в возбужденном состоянии, только связи между элементами и внешнее воздействие могут вызвать в системе спайковую активность. Рассмотрим, как изменится поведение системы, описанное в предыдущем разделе, при введении в хаб (центральный элемент) шума и изменении его интенсивности, задаваемой параметром D .

На рис. 3 приведены распределения средних частот зажигания в кольце и в хабе, а также разницы этих частот на плоскости параметров связи σ и k при введении шума в хаб с интенсивностью $D = 0.001$. При сравнении рис. 3 и 2 можно видеть, что область существования спайков

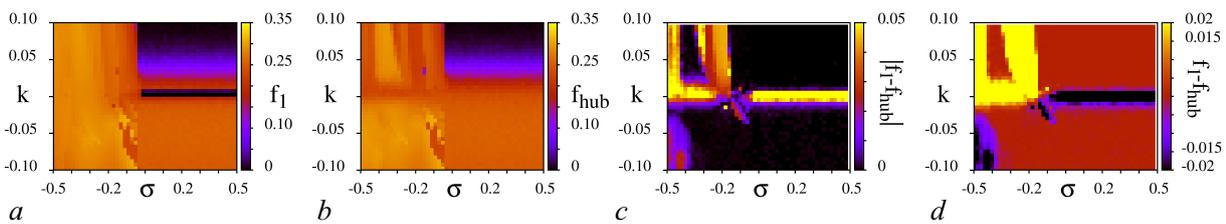


Рис. 3. Распределение средних частот спайков в сети (1) на плоскости параметров связи (σ, k) при наличии шумового воздействия на хаб с интенсивностью $D = 0.001$: *a* – средняя частота элементов кольца, *b* – средняя частота хаба, *c* – абсолютная величина разности средних частот спайков в кольце и хабе, *d* – полное значение разности средних частот в кольце и хабе. Другие параметры: $a = 1.05$, $\varepsilon = 0.01$ (цвет онлайн)

Fig. 3. Distribution of average spike frequencies in the network (1) in the (σ, k) plane of coupling parameters in the presence of noise influence on the hub with intensity $D = 0.001$: *a* – average frequency of the ring elements, *b* – average frequency of the hub, *c* – absolute value of the difference in average spike frequencies between the ring and the hub, *d* – total difference in average spike frequencies between the ring and the hub. Other parameters: $a = 1.05$, $\varepsilon = 0.01$ (color online)

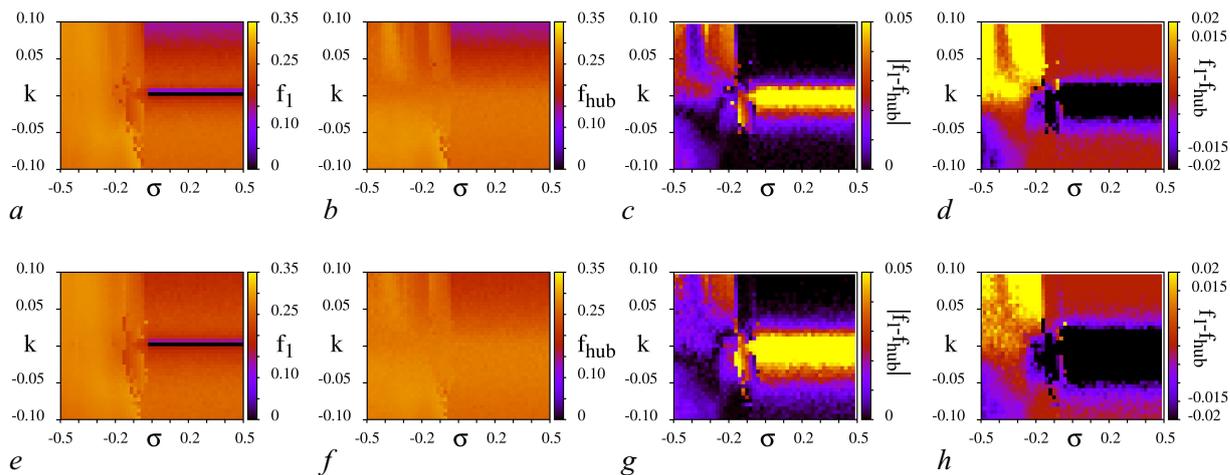


Рис. 4. Распределение средних частот спайков в сети (1) на плоскости параметров связи (σ, k) при наличии шумового воздействия на хаб с интенсивностью $D = 0.005$ ($a-d$), $D = 0.01$ ($e-h$): a, e — средняя частота элементов кольца, b, f — средняя частота хаба, c, g — абсолютная величина разности средних частот спайков в кольце и хабе, d, h — полное значение разности средних частот в кольце и хабе. Другие параметры: $a = 1.05$, $\varepsilon = 0.01$ (цвет онлайн)

Fig. 4. Distribution of average spike frequencies in the network (1) in the (σ, k) plane of coupling parameters in the presence of noise influence on the hub with intensity $D = 0.005$ ($a-d$), $D = 0.01$ ($e-h$): a, e — average frequency of the ring elements, b, f — average frequency of the hub, c, g — absolute value of the difference in average spike frequencies between the ring and the hub, d, h — total difference in average spike frequencies between the ring and the hub. Other parameters: $a = 1.05$, $\varepsilon = 0.01$ (color online)

в системе увеличилась, а также немного сгладилось распределение частот при отталкивающей связи между элементами кольца. Деструктивным аспектом влияния шума на динамику системы является уменьшение области частотной синхронизации (сравните рис. 2, c и 3, c).

Была также исследована динамика системы (1) при других значениях интенсивности шума в хабе. При сравнении распределения частот, представленных на рис. 3, 4, можно увидеть, что кольцо и хаб меньше синхронизированы. Например, перестает существовать язык синхронизации, который наблюдался ранее в области $\sigma < 0$ и $k > 0$. С другой стороны, за счет шума в сети (1) могут возникать спайки даже при положительных коэффициентах связи. Очевидно, что спайки в кольце происходят одновременно во всех элементах и с той же частотой, что и в хабе, поскольку возникают под воздействием случайных зажиганий хаба (рис. 3, 4, $\sigma > 0$, $k > 0$). Также обратим внимание, что в случае $\sigma > 0$ размер области и степень рассинхронизации (величина разности между средними частотами) не зависят от силы связи между элементами контура. И эта область рассинхронизации только увеличивается с увеличением интенсивности шума, подаваемого на центральный элемент исследуемой системы.

2. Динамика трехслойной сети нейронов ФитцХью–Нагумо

Перейдем к исследованию трехслойной системы, в которой внешние слои — кольца локально связанных осцилляторов ФитцХью–Нагумо (5 элементов), а средний (передающий) — одиночный осциллятор. На рис. 5 приведена схема исследуемой сети. Данная система описывается той же системой уравнений, что была введена ранее (1), однако добавляются дополнительные уравнения,

которые описывают еще один слой в системе. Таким образом, уравнения трехслойной сети осцилляторов ФитцХью–Нагумо имеют вид:

$$\begin{aligned}
 \varepsilon \dot{u}_{1i} &= u_{1i} - \frac{u_{1i}^3}{3} - v_{1i} + \sigma_1(u_{1i-1} - 2u_{1i} + u_{1i+1}) + k_1(u_{\text{hub}} - u_{1i}), \\
 \dot{v}_{1i} &= u_{1i} + a_1, \\
 \varepsilon \dot{u}_{2i} &= u_{2i} - \frac{u_{2i}^3}{3} - v_{2i} + \sigma_2(u_{2i-1} - 2u_{2i} + u_{2i+1}) + k_2(u_{\text{hub}} - u_{2i}), \\
 \dot{v}_{2i} &= u_{2i} + a_2, \\
 \varepsilon \dot{u}_{\text{hub}} &= u_{\text{hub}} - \frac{u_{\text{hub}}^3}{3} - v_{\text{hub}} + k_1 \sum_{j=1}^5 (u_{1j} - u_{\text{hub}}) + k_2 \sum_{j=1}^5 (u_{2j} - u_{\text{hub}}), \\
 \dot{v}_{\text{hub}} &= u_{\text{hub}} + a_{\text{hub}} + \sqrt{2D}\eta(t),
 \end{aligned}
 \tag{3}$$

Переменные u_{1i} , v_{1i} задают состояния нейронов первого слоя (кольца), переменные u_{2i} , v_{2i} задают состояния нейронов второго слоя (кольца), переменные u_{hub} , v_{hub} описывают состояние общего элемента (хаба), через который осуществляется взаимодействие внешних слоев сети, $i = 1, 2, \dots, 5$ — номер элемента в кольце. Элементы колец и общий элемент (хаб) полагались идентичными со значением параметров $a_1 = a_2 = a_{\text{hub}} = 1.05$, соответствующим возбуждимо-му режиму в отдельном нейроне. Коэффициент связи элементов второго кольца был зафиксирован $\sigma_2 = -0.15$, а коэффициент связи первого кольца σ_1 менялся. При таких значениях параметра возбудимости и силы связи между элементами в этом ансамбле в отсутствие связи с хабом наблюдаются колебания. Для наблюдения эффекта синхронизации первого и второго ансамблей силы внутрислойной связи первого кольца изменялась в окрестности значения силы связи во втором кольце $\sigma_1 \in [-0.25, -0.05]$, а сила межслойной связи $k_1 = k_2 = k \in [-0.01, 0.01]$.

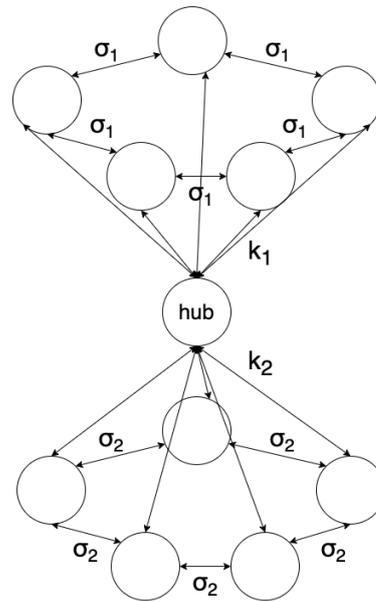


Рис. 5. Схематическое представление связей в ансамбле (3). Параметры $\sigma_{1,2}$ соответствуют силе локальной связи между элементами внешних слоев, $k_{1,2}$ — сила связи с хабом

Fig. 5. Scheme of coupling in the ensemble (3). The parameters $\sigma_{1,2}$ correspond to the local coupling strength between elements of the outer ensemble, $k_{1,2}$ is the coupling strength with the hub

2.1. Динамика трехслойной системы в отсутствие шума в хабе. При выбранном значении $\sigma_2 = -0.15$ в первом кольце в отсутствие взаимодействия с хабом наблюдается автоколебательный режим. Во втором кольце при соответствующих значениях σ_1 также могут возникнуть автоколебания. В режим автоколебаний может перейти и хаб, если хотя бы один из коэффициентов k_1 и k_2 будет отрицательным. Соответственно, в трехслойной сети можно наблюдать синхронизацию спайковой активности колец, взаимодействующих через хаб и самого хаба. Исследования показали, что при введении как диссипативной, так и отталкивающей межслойной связи возможно получение совпадения средних частот элементов системы, при этом амплитуды, фазы и фазовые портреты элементов системы отличны друг от друга.

Для более детального исследования влияния внутрислойной силы связи в первом кольце и силы межслойной связи на возможность синхронизации элементов в такой системе были

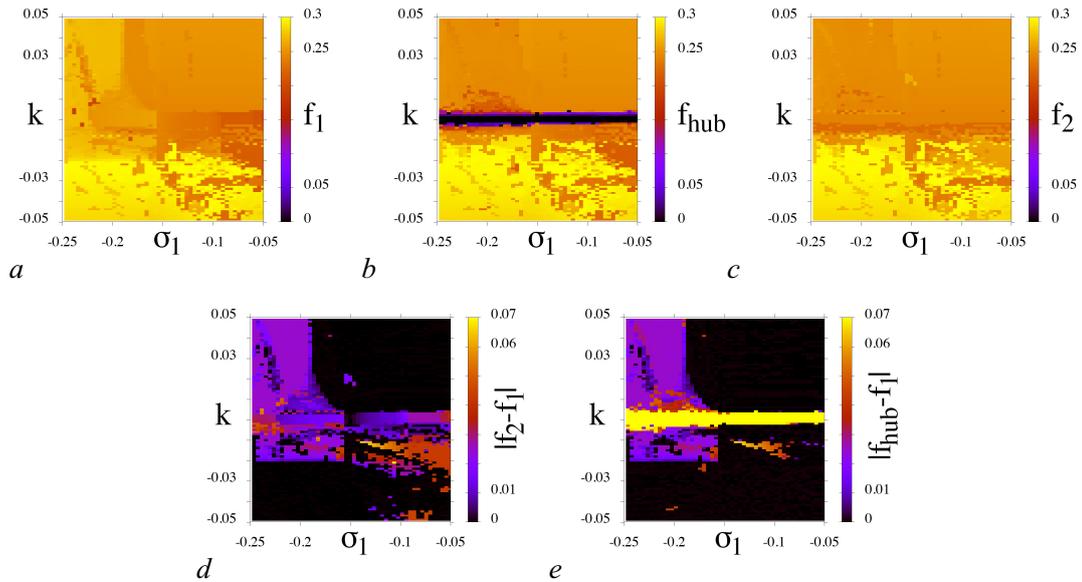


Рис. 6. Распределение средних частот спайков в сети (3) на плоскости параметров связи (σ_1, k) при отсутствии шумового воздействия на хаб: a — средняя частота элементов первого слоя, b — средняя частота хаба, c — средняя частота элементов второго слоя, d — абсолютная величина разности средних частот спайков в первом и втором слоях, e — абсолютная величина разности средних частот спайков в первом слое и хабе. Другие параметры: $a_1 = a_2 = a_{\text{hub}} = 1.05$, $\sigma_2 = -0.15$, $\varepsilon = 0.01$ (цвет онлайн)

Fig. 6. Distribution of average spike frequencies in the network (3) in the (σ_1, k) plane of coupling parameters without noise influence on the hub: a — average frequency of the elements of the first layer, b — average frequency of the hub, c — average frequency of the elements of the second layer, d — absolute value of the difference in average spike frequencies between the first layer and the second one, e — absolute value of the difference in average spike frequencies between the first layer and the hub. Other parameters: $a_1 = a_2 = a_{\text{hub}} = 1.05$, $\sigma_2 = -0.15$, $\varepsilon = 0.01$ (color online)

построены распределения средних частот и разностей средних частот между разными слоями (рис. 6). В связи с тем, что хаб находится в возбуждимом режиме ($a_{\text{hub}} = 1.05$), необходима небольшая ненулевая сила межслойной связи, чтобы возбудить в нем колебания, и только после этого возможна синхронизация элементов сети (рис. 6, b). Обратим внимание, что при введении положительной (диссипативной) межслойной связи средняя частота колебаний элементов в первом и втором кольцах почти не изменяется, в то время как при $k < 0$ она увеличивается с увеличением силы межслойной связи по модулю (рис. 6, a, c).

Как можно видеть из рисунков 6, d, e , в системе возможно наблюдение синхронизации элементов сети по частоте. Совпадение средних частот является следствием синхронизации автоколебаний, возникших в слоях сети и в хабе. Синхронизация имеет место в широкой области значений параметров связи, за исключением полосы значений k вблизи нуля (см. рис. 6, d). При этом синхронизация между внешними слоями достигается за счет синхронизации с хабом (см. рис. 6, e).

2.2. Динамика трехслойной системы в присутствии шума в хабе. Было проведено исследование влияния аддитивного белого гауссовского шума, введенного в хаб (источник шума $\eta(t)$ с интенсивностью D), на возможность синхронизации внешних слоев. Как и следовало ожидать, шум в хабе ухудшает синхронизацию слоев, для ее наблюдения требуется большая сила межслойной связи (рис. 7). Обратим внимание, что в отсутствие шума на плоскости параметров (σ_1, k) в отрицательной области межслойной связи присутствовал дополнительный язык синхронизации, который находится не в окрестности $\sigma_1 = \sigma_2$, а отходит от него в сторону $\sigma_1 < \sigma_2$ (см. рис. 6).

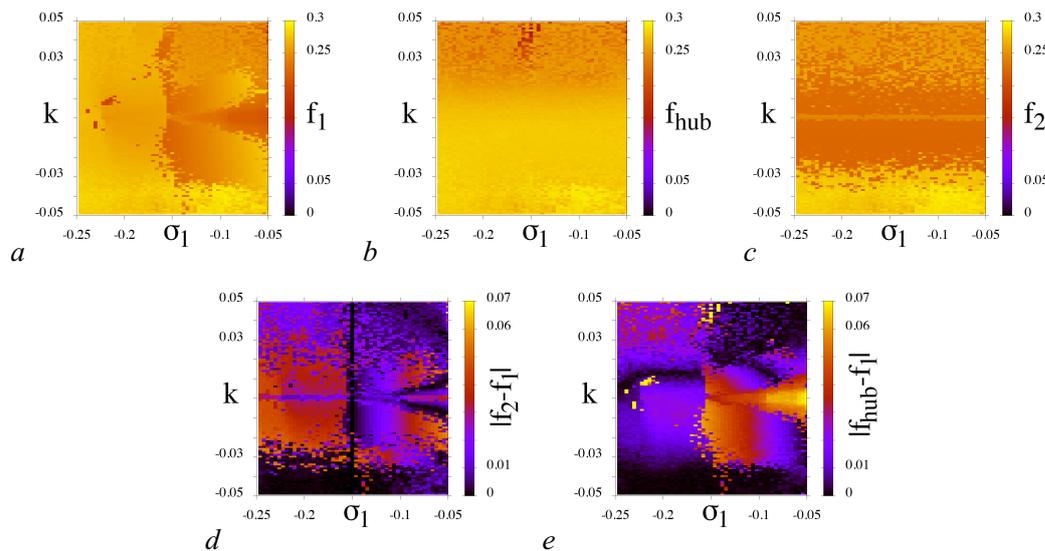


Рис. 7. Распределение средних частот спайков в сети (3) на плоскости параметров связи (σ_1, k) в присутствии шумового воздействия на хаб с интенсивностью $D = 0.01$: a — средняя частота элементов первого слоя, b — средняя частота хаба, c — средняя частота элементов второго слоя, d — абсолютная величина разности средних частот спайков в первом и втором слоях, e — абсолютная величина разности средних частот спайков в первом слое и хабе. Другие параметры: $a_1 = a_2 = a_{\text{hub}} = 1.05$, $\sigma_2 = -0.15$, $\varepsilon = 0.01$ (цвет онлайн)

Fig. 7. Distribution of average spike frequencies in the network (3) in the (σ_1, k) plane of coupling parameters in the presence of noise influence on the hub with intensity $D = 0.01$: a — average frequency of the elements of the first layer, b — average frequency of the hub, c — average frequency of the elements of the second layer, d — absolute value of the difference in average spike frequencies between the first layer and the second one, e — absolute value of the difference in average spike frequencies between the first layer and the hub. Other parameters: $a_1 = a_2 = a_{\text{hub}} = 1.05$, $\sigma_2 = -0.15$, $\varepsilon = 0.01$ (color online)

Данный язык синхронизации становится более ярко выраженным при введении в систему шума (см. рис. 7), при этом симметрично ему такая же области синхронизации наблюдается при $k > 0$. В этой области синхронизация внешних слоев частота колебаний хаба отличается от средней частоты колебаний внешних слоев.

Заключение

Проведенные исследования спайковой активности нейронов в двух простых моделях нейронных сетей показали, что даже в небольших ансамблях, состоящих из идентичных возбудимых нейронов с простой топологией связей, можно получить разнообразные проявления спайковой активности в зависимости от характера и силы связей. Важную роль играет наличие отталкивающих взаимодействий, которые могут вызвать переход нейронов в режим автоколебаний, в котором нейроны будут генерировать спайки в отсутствие шума и внешних импульсов.

Первая рассмотренная модель представляет собой кольцо локально связанных нейронов, взаимодействующих с центральным элементом (хабом). Кольцо нейронов и хаб составляют две различающиеся части системы, в которых при определенных параметрах связи могут возникнуть автоколебания с разными частотами. В работе было установлено, что в этом случае в некоторой области значений параметров связи наблюдается эффект синхронизации средних частот спайков в кольце и хабе. Возможно также возбуждение автоколебаний только в кольце или только в хабе. В этом случае в другой части системы также будут возникать одновременные спайки как результат воздействия автоколебаний на пассивную часть системы. Таким образом, средние частоты

зажиганий в кольце и в хабе могут совпадать. Величина частот зажиганий, их совпадение или различие в кольце и хабе управляются коэффициентами связи нейронов в кольце и нейронов кольца и хаба. Введение слабого шума в хаб мало влияет на картину распределения средних частот, однако с ростом интенсивности шума эффект синхронизации разрушается, а в области диссипативных связей возникают индуцированные шумом стохастические спайки.

Вторая модель представляла собой два кольца нейронов, связанных через общий хаб. В этом случае у системы выделяются три части: два кольца (внешних слоя) и хаб. Все нейроны колец и хаб полагались идентичными, и их параметры соответствуют возбудимой динамике. В зависимости от выбора связей можно наблюдать разные частоты спайковой активности в трех частях системы или режим, когда средние частоты спайков совпадают. Для данной модели был рассмотрен случай только отталкивающих связей внутри колец, в то время как взаимодействие с хабом могло быть и отталкивающим, и диссипативным. В результате отталкивающего характера связей в кольцах устанавливался автоколебательный режим и возникала спайковая активность, причем частота зажиганий определялась коэффициентами связей и была различной для невзаимодействующих колец. Взаимодействие колец через общий хаб при соответствующем выборе параметров связи приводило к синхронизации средних частот зажиганий в двух кольцах. Эффект синхронизации наблюдался как при диссипативной, так и при отталкивающей связи колец с хабом, при этом в обоих случаях синхронизация колец наблюдалась при условии синхронизации хаба. Шум, добавленный в хаб, ухудшает синхронизацию слоев. В то же время при воздействии шума была обнаружена небольшая новая область синхронизации на плоскости параметров связи, в которой средняя частота зажиганий в обоих кольцах одинакова, причем она отличается от средней частоты зажиганий в хабе.

Следует отметить, что в данном исследовании была получена лишь самая общая картина спайковой активности возбудимых нейронов в двух рассмотренных моделях сети, и многие детали поведения нейронов остались невыясненными. Дальнейшие исследования позволят уточнить неясные детали поведения, механизмы возникновения спайков и особенности их синхронизации. Однако уже сейчас можно сделать вывод о том, что связи играют важную роль в формировании спайковой активности возбудимых нейронов, которые в отсутствие отталкивающих взаимодействий находятся в состоянии покоя. Контроль силы связей позволяет управлять спайковой активностью сети, добиваясь синхронизации средних частот зажиганий разных групп нейронов или их рассогласования.

Список литературы

1. *Buzsaki G.* Rhythms of the Brain. Oxford: Oxford University Press, 2006. 464 p. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780195301069.001.0001.
2. *Rabinovich M. I., Varona P., Selverston A. I., Abarbanel H. D.* Dynamical principles in neuroscience // *Reviews of modern physics*. 2006. Vol. 78. P. 1213. DOI: 10.1103/RevModPhys.78.1213.
3. *Izhikevich E. M.* Dynamical Systems in Neuroscience. Cambridge: MIT Press, 2007. 441 p. DOI: 10.7551/mitpress/2526.001.0001.
4. *Kaiser M., Hilgetag C. C., Kötter R.* Hierarchy and dynamics of neural networks // *Front. Neuroinform.* 2010. Vol. 4. P. 112. DOI: 10.3389/fninf.2010.00112.
5. *Hizanidis J., Kouvaris N. E., Zamora-López G., Díaz-Guilera A., Antonopoulos C. G.* Chimera-like states in modular neural networks // *Scientific Reports*. 2016. Vol. 6. P. 19845. DOI: 10.1038/srep19845.
6. *Herbet G., Duffau H.* Revisiting the functional anatomy of the human brain: toward a meta-networking theory of cerebral functions // *Physiological Reviews*. 2020. Vol. 100, iss. 3. P. 1181–1228. DOI: 10.1152/physrev.00033.2019.
7. *Храмов А. Е., Фролов Н. С., Максименко В. А., Куркин С. А., Казанцев В. Б., Писарчик А. Н.* Функциональные сети головного мозга: от восстановления связей до динамической интегра-

ции // Успехи физических наук. 2021. Т. 191, № 6. С. 614–650. DOI: 10.3367/UFNr.2020.06.038807.

8. *Ghosh-Dastidar S., Adeli H.* Spiking neural networks // *International Journal of Neural Systems*. 2009. Vol. 19, no. 04. P. 295–308. DOI: 10.1142/S0129065709002002.
9. *Pfeiffer M., Pfeil T.* Deep learning with spiking neurons: opportunities and challenges // *Frontiers in Neuroscience*. 2018. Vol. 12. P. 774. DOI: 10.3389/fnins.2018.00774.
10. *Han J. K., Yun S. Y., Lee S. W., Yu J. M., Choi Y. K.* A review of artificial spiking neuron devices for neural processing and sensing // *Advanced Functional Materials*. 2022. Vol. 32, iss. 33. P. 2204102. DOI: 10.1002/adfm.202204102.
11. *Yamazaki K., Vo-Ho V. K., Bulsara D., Le N.* Spiking neural networks and their applications: A review // *Brain Sciences*. 2022. Vol. 12, iss. 7. P. 863. DOI: 10.3390/brainsci12070863.
12. *Pikovsky A., Rosenblum M., Kurths J.* Synchronization: A Universal Concept in Nonlinear Sciences. Cambridge: Cambridge University Press, 2003. DOI: 10.1017/CBO9780511755743.
13. *Kuramoto Y.* Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence. New York: Courier Dover Publications, 2003. 176 p. DOI: 10.1007/978-3-642-69689-3.
14. *Boccaletti S., Pisarchik A., del Genio C., Amann A.* Synchronization: From Coupled Systems to Complex Networks. Cambridge: Cambridge University Press, 2018. 264 p. DOI: 10.1017/9781107297111.
15. *Boccaletti S., Bragard J., Arecchi F. T., Mancini H.* Synchronization in non-identical extended systems // *Phys. Rev. Lett.* 1999. Vol. 83. P. 536–539. DOI: 10.1103/PhysRevLett.83.536.
16. *Leyva I., Sevilla-Escoboza R., Sendiña-Nadal I., Gutiérrez R., Buldú J. M., Boccaletti S.* Inter-layer synchronization in non-identical multi-layer networks // *Scientific Reports*. 2017. Vol. 7. P. 45475. DOI: 10.1038/srep45475.
17. *Andrzejak R. G., Ruzzene G., Malvestio I.* Generalized synchronization between chimera states // *Chaos*. 2017. Vol. 27, iss. 5. P. 053114. DOI: 10.1063/1.4983841.
18. *Bukh A., Rybalova E., Semenova N., Strelkova G., Anishchenko V.* New type of chimera and mutual synchronization of spatiotemporal structures in two coupled ensembles of nonlocally interacting chaotic maps // *Chaos*. 2017. Vol. 27, iss. 11. P. 111102. DOI: 10.1063/1.5009375.
19. *Rybalova E. V., Vadivasova T. E., Strelkova G. I., Anishchenko V. S., Zakharova A. S.* Forced synchronization of a multilayer heterogeneous network of chaotic maps in the chimera state mode // *Chaos*. 2019. Vol. 29, iss. 3. P. 033134. DOI: 10.1063/1.5090184.
20. *Elson R. C., Selverston A. I., Huerta R., Rulkov N. F., Rabinovich M. I., Abarbanel H. D.* Synchronous behavior of two coupled biological neurons // *Phys. Rev. Lett.* 1998. Vol. 81. P. 5692. DOI: 10.1103/PhysRevLett.81.5692.
21. *Kopell N., Ermentrout G. B., Whittington M. A., Traub R. D.* Gamma rhythms and beta rhythms have different synchronization properties // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2000. Vol. 97, no. 4. P. 1867–1872. DOI: 10.1073/pnas.97.4.1867.
22. *Nowotny T., Huerta R., Rabinovich M. I.* Neuronal synchrony: peculiarity and generality // *Chaos*. 2008. Vol. 18. P. 5692. DOI: 10.1063/1.2949925.
23. *Uhlhaas P., Pipa G., Lima B., Melloni L., Neuenschwander S., Nikolić D., Singer W.* Neural synchrony in cortical networks: history, concept and current status // *Front. Integr. Neurosci.* 2009. Vol. 3. P. 17. DOI: 10.3389/neuro.07.017.2009.
24. *RamLOW L., Sawicki J., Zakharova A., Hlinka J., Claussen J. C., Schöll E.* Partial synchronization in empirical brain networks as a model for unihemispheric Sleep // *Europhysics Letters*. 2019. Vol. 126, iss. 5. P. 50007. DOI: 10.1209/0295-5075/126/50007.
25. *Andreev A. V., Maksimenko V. A., Pisarchik A. N., Hramov A. E.* Synchronization of interacted spiking neuronal networks with inhibitory coupling // *Chaos, Solitons & Fractals*. 2021. Vol. 146. P. 110812. DOI: 10.1016/j.chaos.2021.110812.

26. *Ward L. M.* Synchronous neural oscillations and cognitive processes // *Trends Cogn. Sci.* 2003. Vol. 7, iss. 12. P. 553–559. DOI: 10.1016/j.tics.2003.10.012.
27. *Cantero J. L., Atienza M.* The role of neural synchronization in the emergence of cognition across the wake-sleep cycle // *Rev Neurosci.* 2005. Vol. 16, iss. 1. P. 69–83. DOI: 10.1515/revneuro.2005.16.1.69
28. *Чук Д., Борисюк Р. М., Казанович Я. Б.* Режимы синхронизации в сети нейронов Ходжкина–Хаксли с центральным элементом // *Математическая биология и биоинформатика.* 2008. Т. 3, № 1. С. 16–35.
29. *Fell J., Axmacher N.* The role of phase synchronization in memory processes // *Nat. Rev. Neurosci.* 2011. Vol. 12. P. 105–118. DOI: 10.1038/nrn2979.
30. *Gansel K. S.* Neural synchrony in cortical networks: mechanisms and implications for neural information processing and coding // *Front Integr Neurosci.* 2022. Vol. 16. P. 900715. DOI: 10.3389/fnint.2022.900715.
31. *Dominguez L. G., Wennberg R. A., Gaetz W., Cheyne D., Snead O. C., Velazquez J. L. P.* Enhanced synchrony in epileptiform activity? Local versus distant phase synchronization in generalized seizures // *J. Neurosci.* 2005. Vol. 25. P. 8077–8084. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1046-05.2005.
32. *Lehnertz K.* Epilepsy and nonlinear dynamics // *J. Biol. Phys.* 2008. Vol. 34. P. 253–266. DOI: 10.1007/s10867-008-9090-3.
33. *Perez Velazquez J., Guevara E. R., Rosenblum M.* The epileptic thalamocortical network is a macroscopic self-sustained oscillator: evidence from frequency-locking experiments in rat brains // *Sci. Rep.* 2015. Vol. 5. 8423. DOI: 10.1038/srep08423.
34. *Gerster M., Berner R., Sawicki J., Zakharova A., Škoch A., Hlinka J., Lehnertz K., Schöll E.* FitzHugh–Nagumo oscillators on complex networks mimic epileptic-seizure-related synchronization phenomena // *Chaos.* 2020. Vol. 30, iss. 12. P. 123130. DOI: 10.1063/5.0021420.
35. *Izhikevich E. M.* *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting.* Cambridge: MIT Press, 2006. 458 p. DOI: 10.7551/mitpress/2526.001.0001.
36. *Stiefel K., Ermentrout B.* Neurons as oscillators // *Journal of Neurophysiology.* 2016. Vol. 116. P. 00525. DOI: 10.1152/jn.00525.2015.
37. *Smallridge R.* Repulsive or attractive? // *Nat Rev Neurosci.* 2003. Vol. 4. P. 522. DOI: 10.1038/nrn1169.
38. *Liu C., Trush O., Han X., Wang M., Takayama R., Yasugi T., Hayashi T., Sato M.* Dscam1 establishes the columnar units through lineage-dependent repulsion between sister neurons in the fly brain // *Nat Commun.* 2020. Vol. 11. P. 4067. DOI: 10.1038/s41467-020-17931-w.
39. *Yanagita T., Ichinomiya T., Oyama Y.* Pair of excitable FitzHugh–Nagumo elements: Synchronization, multistability, and chaos // *Phys. Rev. E.* 2005. Vol. 72. P. 056218. DOI: 10.1103/PhysRevE.72.056218.
40. *Рыбалова Е. В., Богатенко Т. Р., Бух А. В., Вадивасова Т. Е.* Роль связей, шумового и гармонического воздействий в колебательной активности сетей возбудимых осцилляторов ФитцХью–Нагумо // *Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Физика.* 2023. Т. 23, вып. 4. С. 295–306. DOI: 10.18500/1817-3020-2023-23-4-294-306.
41. *Ullner E., Zaikin A., Volkov E., Ojalvo J.* Multistability and clustering in a population of synthetic genetic oscillators via phase-repulsive cell-to-cell communication // *Phys. Rev. Lett.* 2007. Vol. 99. 148103. DOI: 10.1103/PhysRevLett.99.148103
42. *Hens C. R., Pal P., Bhowmick S. K., Roy P. K., Sen A., Dana S. K.* Diverse routes of transition from amplitude to oscillation death in coupled oscillators under additional repulsive links // *Phys. Rev. E.* Vol. 89, iss. 3. P. 032901. DOI: 10.1103/PhysRevE.89.032901.
43. *Maistrenko Y., Penkovsky B., Rosenblum M.* Solitary state at the edge of synchrony in ensembles with attractive and repulsive interactions // *Phys. Rev. E.* 2014. Vol. 89. P. 060901. DOI: 10.1103/PhysRevE.89.060901.

44. Mishra A., Hens C., Bose M., Roy P.K., Dana S.K. Chimeralike states in a network of oscillators under attractive and repulsive global coupling // *Phys. Rev. E*. 2015. Vol. 92, no. 6. P. 062920. DOI: 10.1103/PhysRevE.92.062920.
45. Shepelev I. A., Muni S. S., Vadivasova T. E. Spatiotemporal patterns in a 2D lattice with linear repulsive and nonlinear attractive coupling // *Chaos*. 2021. Vol. 31. P. 043136. DOI: 10.1063/5.004832.
46. van den Heuvel P. M., Sporns O. Network hubs in the human brain // *Trends in Cognitive Science / Special issue: The Connectome – Feature review*. 2013. Vol. 17, iss. 12. P. 683–696. DOI: 10.1016/j.tics.2013.09.012.
47. Arnatkeviciute A., Fulcher B. D., Pockock R., Fornito A. Hub connectivity, neuronal diversity, and gene expression in the *Caenorhabditis elegans* connectome // *PLoS Comput. Biol.* 2018. Vol. 14. P. e1005989. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005989.

References

1. Buzsaki G. *Rhythms of the Brain*. Oxford: Oxford University Press; 2006. 464 p. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780195301069.001.0001.
2. Rabinovich MI, Varona P, Selverston AI, Abarbanel HD. Dynamical principles in neuroscience. *Reviews of Modern Physics*. 2006;78:1213. DOI: 10.1103/RevModPhys.78.1213.
3. Izhikevich EM. *Dynamical systems in neuroscience*. Cambridge: MIT Press; 2007. 441 p. DOI: 10.7551/mitpress/2526.001.0001.
4. Kaiser M, Hilgetag CC, Kötter R. Hierarchy and dynamics of neural networks. *Front. Neuroinform.* 2010;4:112. DOI: 10.3389/fninf.2010.00112.
5. Hizanidis J, Kouvaris NE, Zamora-López G, Díaz-Guilera A, Antonopoulos CG. Chimera-like states in modular neural networks. *Scientific Reports*. 2016;6:19845. DOI: 10.1038/srep19845.
6. Herbet G, Duffau H. Revisiting the functional anatomy of the human brain: toward a meta-networking theory of cerebral functions. *Physiological Reviews*. 2020;100(3):1181–1228. DOI: 10.1152/physrev.00033.2019.
7. Hramov AE, Frolov NS, Maksimenko VA, Kurkin SA, Kazantsev VB, Pisarchik AN. Functional networks of the brain: from connectivity restoration to dynamic integration. *Physics-Uspekhi*. 2021;64(6):584–616. DOI: 10.3367/UFNe.2020.06.038807.
8. Ghosh-Dastidar S, Adeli H. Spiking neural networks. *International Journal of Neural Systems*. 2009;19(04):295–308. DOI: 10.1142/S0129065709002002.
9. Pfeiffer M, Pfeil T. Deep learning with spiking neurons: opportunities and challenges. *Frontiers in Neuroscience*. 2018;12:774. DOI: 10.3389/fnins.2018.00774.
10. Han JK, Yun SY, Lee SW, Yu JM, Choi YK. A review of artificial spiking neuron devices for neural processing and sensing. *Advanced Functional Materials*. 2022;32(33):2204102. DOI: 10.1002/adfm.202204102.
11. Yamazaki K, Vo-Ho VK, Bulsara D, Le N. Spiking neural networks and their applications: A review. *Brain Sciences*. 2022;12(7):863. DOI: 10.3390/brainsci12070863.
12. Pikovsky A, Rosenblum M, Kurths J. *Synchronization: A Universal Concept in Nonlinear Sciences*. Cambridge: Cambridge University Press; 2003. DOI: 10.1017/CBO9780511755743.
13. Kuramoto Y. *Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence*. New York, NY: Courier Dover Publications; 2003. 176 p. DOI: 10.1007/978-3-642-69689-3.
14. Boccaletti S, Pisarchik A, del Genio C, Amann A. *Synchronization: From Coupled Systems to Complex Networks*. Cambridge: Cambridge University Press; 2018. 264 p. DOI: 10.1017/9781107297111.
15. Boccaletti S, Bragard J, Arecchi FT, Mancini H. Synchronization in non-identical extended systems. *Phys. Rev. Lett.* 1999;83:536–539. DOI: 10.1103/PhysRevLett.83.536.

16. Leyva I, Sevilla-Escoboza R, Sendiña-Nadal I, Gutiérrez R, Buldú JM, Boccaletti S. Inter-layer synchronization in non-identical multi-layer networks. *Scientific Reports*. 2017;7:45475. DOI: 10.1038/srep45475
17. Andrzejak RG, Ruzzene G, Malvestio I. Generalized synchronization between chimera states. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2017;27(5):053114. DOI: 10.1063/1.4983841.
18. Bukh A, Rybalova E, Semenova N, Strelkova G, Anishchenko V. New type of chimera and mutual synchronization of spatiotemporal structures in two coupled ensembles of nonlocally interacting chaotic maps. *Chaos*. 2017;27(11):111102. DOI: 10.1063/1.5009375.
19. Rybalova EV, Vadivasova TE, Strelkova GI, Anishchenko VS, Zakharova AS. Forced synchronization of a multilayer heterogeneous network of chaotic maps in the chimera state mode. *Chaos*. 2019;29(3):033134. DOI: 10.1063/1.5090184.
20. Elson RC, Selverston AI, Huerta R, Rulkov NF, Rabinovich MI, Abarbanel HD. Synchronous behavior of two coupled biological neurons. *Phys. Rev. Lett.* 1998;81:5692. DOI: 10.1103/PhysRevLett.81.5692.
21. Kopell N, Ermentrout GB, Whittington MA, Traub RD. Gamma rhythms and beta rhythms have different synchronization properties. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2000;97(4):1867–1872. DOI: 10.1073/pnas.97.4.1867
22. Nowotny T, Huerta R, Rabinovich MI. Neuronal synchrony: peculiarity and generality. *Chaos*. 2008;18:5692. DOI: 10.1063/1.2949925.
23. Uhlhaas P, Pipa G, Lima B, Melloni L, Neuenschwander S, Nikolić D, Singer W. Neural synchrony in cortical networks: history, concept and current status. *Front. Integr. Neurosci.* 2009;3:17. DOI: 10.3389/neuro.07.017.2009
24. Ramlow L, Sawicki J, Zakharova A, Hlinka J, Claussen JC, Schöll E. Partial synchronization in empirical brain networks as a model for unihemispheric Sleep. *Europhysics Letters*. 2019;126(5):50007. DOI: 10.1209/0295-5075/126/50007.
25. Andreev AV, Maksimenko VA, Pisarchik AN, Hramov AE. Synchronization of interacted spiking neuronal networks with inhibitory coupling. *Chaos, Solitons & Fractals*. 2021;146:110812. DOI: 10.1016/j.chaos.2021.110812.
26. Ward LM. Synchronous neural oscillations and cognitive processes. *Trends Cogn. Sci.* 2003;7:553–559. DOI: 10.1016/j.tics.2003.10.012.
27. Cantero JL, Atienza M. The role of neural synchronization in the emergence of cognition across the wake-sleep cycle. *Rev Neurosci*. 2005;16(1):69–83. DOI: 10.1515/revneuro.2005.16.1.69.
28. Chick D, Borisyuk RM, Kazanovich YB. Synchronization in a neural network of Hodgkin–Huxley neurons with a central element. *Mat. Biolog. Bioinform.* 2008;3(1):16–35.
29. Fell J, Axmacher N. The role of phase synchronization in memory processes. *Nat. Rev. Neurosci.* 2011;12:05–118. DOI: 10.1038/nrn2979.
30. Gansel KS. Neural synchrony in cortical networks: mechanisms and implications for neural information processing and coding. *Front Integr Neurosci*. 2022. Vol.16. P. 900715. DOI: 10.3389/fnint.2022.900715.
31. Dominguez LG, Wennberg RA, Gaetz W, Cheyne D, Snead OC, Velazquez JLP. Enhanced synchrony in epileptiform activity? Local versus distant phase synchronization in generalized seizures. *J. Neurosci.* 2005;25:8077–8084. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1046-05.2005.
32. Lehnertz K. Epilepsy and nonlinear dynamics. *J. Biol. Phys.* 2008;34:253–266. DOI: 10.1007/s10867-008-9090-3.
33. Perez Velazquez J, Guevara ER, Rosenblum M. The epileptic thalamocortical network is a macroscopic self-sustained oscillator:evidence from frequency-locking experiments in rat brains. *Sci. Rep.* 2015;5:8423. DOI: 10.1038/srep08423.

34. Gerster M, Berner R, Sawicki J, Zakharova A, Škoch A, Hlinka J, Lehnertz K, Schöll E. FitzHugh–Nagumo oscillators on complex networks mimic epileptic-seizure-related synchronization phenomena. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2020;30(12):123130. DOI: 10.1063/5.0021420.
35. Izhikevich EM. *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*. The MIT Press; 2006. DOI: 10.7551/mitpress/2526.001.0001.
36. Stiefel K, Ermentrout B. Neurons as oscillators. *Journal of neurophysiology*. 2016;116:00525. DOI: 10.1152/jn.00525.2015.
37. Smallridge R. Repulsive or attractive? *Nat Rev Neurosci*. 2003;4:522. DOI: 10.1038/nrn1169.
38. Liu C, Trush O, Han X, Wang M, Takayama R, Yasugi T, Hayashi T, Sato M. Dscam1 establishes the columnar units through lineage-dependent repulsion between sister neurons in the fly brain. *Nat Commun*. 2020;11:4067. DOI: 10.1038/s41467-020-17931-w.
39. Yanagita T, Ichinomiya T, Oyama Y. Pair of excitable FitzHugh–Nagumo elements: Synchronization, multistability, and chaos. *Phys. Rev. E*. 2005;72:056218. DOI: 10.1103/PhysRevE.72.056218.
40. Rybalova EV, Bogatenko TR, Bukh AV, Vadivasova TE. The role of coupling, noise and harmonic impact in oscillatory activity of an excitable FitzHugh–Nagumo oscillator network. *Izvestiya of Saratov University. Physics*. 2023;23(4):295–306. DOI: 10.18500/1817-3020-2023-23-4-294-306.
41. Ullner E, Zaikin A, Volkov E, Ojalvo J. Multistability and clustering in a population of synthetic genetic oscillators via phase-repulsive cell-to-cell communication. *Phys. Rev. Lett*. 2007;99:148103. DOI: 10.1103/PhysRevLett.99.148103.
42. Hens CR, Pal P, Bhowmick SK, Roy PK, Sen A, Dana SK. Diverse routes of transition from amplitude to oscillation death in coupled oscillators under additional repulsive links. *Phys. Rev. E*. 2014;89(3):032901. DOI: 10.1103/PhysRevE.89.032901.
43. Maistrenko Y, Penkovsky B, Rosenblum M. Solitary state at the edge of synchrony in ensembles with attractive and repulsive interactions. *Phys. Rev. E*. 2014;89:060901. DOI: 10.1103/PhysRevE.89.060901.
44. Mishra A, Roy PK, Dana SK. Chimeralike states in a network of oscillators under attractive and repulsive global coupling. *Phys. Rev. E*. 2015;92(6):062920. DOI: 10.1103/PhysRevE.92.062920.
45. Shepelev IA, Muni SS, Vadivasova TE. Spatiotemporal patterns in a 2D lattice with linear repulsive and nonlinear attractive coupling. *Chaos*. 2021;31:043136. DOI: 10.1063/5.004832.
46. van den Heuvel PM., Sporns O. Network hubs in the human brain. *Trends in Cognitive Science. Special issue: The Connectome – Feature review*. 2013;17(12):683–696. DOI: 10.1016/j.tics.2013.09.012.
47. Arnatkeviciute A, Fulcher BD, Pockock R, Fornito A. Hub connectivity, neuronal diversity, and gene expression in the *Caenorhabditis elegans* connectome. *PLoS Comput. Biol*. 2018;14:e1005989. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005989



Новичкова Валентина Алексеевна – родилась в р. п. Степное Советского района, Саратовской области. В 2024 году окончила бакалавриат Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского по направлению «Инфокоммуникационные технологии и системы связи». Научные интересы: нелинейная динамика, статистическая физика, анализ временных рядов.

Россия, 410012 Саратов, Астраханская, 83
 Саратовский национальный исследовательский
 государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
 E-mail: novichkovava@mail.ru
 ORCID: 0009-0009-3352-3936



Рыбалова Елена Владиславовна – окончила бакалавриат и магистратуру Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского по направлению «Радиофизика». Защитила диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук в 2023 году. Ассистент кафедры радиофизики и нелинейной динамики СГУ имени Н. Г. Чернышевского. Научные интересы: нелинейная динамика и теория колебаний, синхронизация, влияние флуктуаций, ансамбли связанных осцилляторов, химерные и уединенные состояния. В соавторстве опубликовано более 35 научных статей в центральных реферируемых отечественных и зарубежных журналах по указанным направлениям.

Россия, 410012 Саратов, Астраханская, 83
Саратовский национальный исследовательский
государственный университет имени Н.Г. Чернышевского
E-mail: rybalovaev@gmail.com
ORCID: 0000-0003-3008-1078
AuthorID (eLibrary.Ru): 57189659228
ScopusID: 57189659228



Пономаренко Владимир Иванович – родился в Саратове (1960). Окончил Саратовский государственный университет (1982). Доктор физико-математических наук (2008). Ведущий научный сотрудник Саратовского филиала Института радиотехники и электроники им. В. А. Котельникова РАН, профессор кафедры динамического моделирования и биомедицинской инженерии СГУ. Область научных интересов – статистическая радиофизика, анализ временных рядов, нелинейная динамика и ее приложения. Автор более 130 научных публикаций.

Россия, 410019 Саратов, ул. Зеленая, 38
Саратовский филиал Института радиотехники и электроники
им. В. А. Котельникова РАН
E-mail: ponomarenkovi@gmail.com
ORCID: 0000-0002-1579-6465
AuthorID (eLibrary.Ru): 39986



Вадивасова Татьяна Евгеньевна – родилась в Саратове (1958). Окончила физический факультет Саратовского государственного университета (1981). Доктор физико-математических наук. В настоящее время – профессор кафедры радиофизики и нелинейной динамики СГУ. Научные интересы сосредоточены в области нелинейной динамики и стохастической радиофизики: эффекты синхронизации в ансамблях хаотических и стохастических осцилляторов, волновые структуры в активных средах, свойства различных типов нерегулярных аттракторов, влияние шума и стохастические эффекты в нелинейных системах и др. Автор более 130 публикаций в рецензируемых отечественных и зарубежных изданиях.

Россия, 410012 Саратов, Астраханская, 83
Саратовский национальный исследовательский
государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
E-mail: vadivasovate@yandex.ru
ORCID: 0000-0002-8081-2820
AuthorID (eLibrary.Ru): 34840
ScopusID: 6701738949