

01

## Механизм противофазной синхронизации в моделях нейронов

© Д.Э. Постнов, С.К. Хан

Саратовский государственный университет  
Национальный университет области Чхонгбук, Ю.Корея

Поступило в Редакцию 2 сентября 1998 г.

Противофазная синхронизация при слабой диффузионной связи является особенностью динамики связанных нейронных осцилляторов. Мы показываем, что данный эффект вызван наличием седлового состояния равновесия в окрестности аттрактора и проявляется в непосредственной близости от точки гомоклинической бифуркации. Обсуждаемый механизм представляется достаточно общим, выходящим за рамки моделей нейронов.

Исследование динамики нейронных систем — одно из бурно развивающихся направлений. Соответственно конкретным задачам используемые модели нейронов варьируют от детально проработанной 4-мерной модели Ходжкина–Хаксли [1] до предельно упрощенных одномерных моделей [2].

Одно из важных направлений — исследование небольших ансамблей, где каждый нейрон, а также связи между ними, описываются относительно реалистичной математической моделью, построенной на базе экспериментальных данных и представлений о природе процессов в нервных клетках (для обзора см. [3]).

При этом главные свойства отдельного нейрона неплохо описываются двумерными моделями, наиболее известных из которых модель Мориса–Лекара [4] и модель Хиндмарш–Розе [5]. Важнейшей особенностью нейрона является наличие двух режимов функционирования: состояния с постоянным уровнем потенциала ("resting state") и режима генерации коротких импульсов положительной полярности ("spikes"). Переход из одного состояния в другое обусловлен воздействием других нейронов — посредством как электрической (синаптический ток), так и химической связи. В результате динамика упомянутых выше моделей нейронов характеризуется наличием двух сосуществующих аттракторов на фазовой плоскости, а именно: состояния равновесия и предельного

цикла, бассейны притяжения которых разделены устойчивым многообразием седлового состояния равновесия. При изменении управляющего параметра (уменьшении синаптического тока) предельный цикл "влипает" в седло и исчезает. На языке теории колебаний это соответствует нелокальной бифуркации — петле сепаратрисы седла [6]. В настоящей работе мы показываем, что именно функционирование нейрона вблизи точки указанной бифуркации определяет наличие режима противофазной синхронизации [7,8] и своеобразие задачи о взаимодействии таких систем.

Как известно, любой осциллятор с одной степенью свободы может быть представлен в виде

$$\ddot{x} + F_1(x, \dot{x}, \mathbf{p})\dot{x} + F_2(x, \mathbf{p}) = 0, \quad (1)$$

где  $\mathbf{p}$  обобщенно представляет вектор управляющих параметров, а  $F_1$  и  $F_2$  — нелинейные в общем случае функции. Соответствующие преобразования для нейронных моделей (явный вид функций здесь не приведен в силу их громозкости) позволяет установить следующие их свойства:

1)  $E_2$  имеет вид кубической параболы и определяет наличие трех состояний равновесия  $P_1, P_2, P_3$ , среднее из которых — седло ( $\frac{\partial F_2}{\partial x}|_{P_2} < 0$ );

2)  $F_1$  обеспечивает отрицательную диссипацию в окрестности  $P_1$  либо  $P_2$ , делая возможным наличие предельного цикла.

Указанная информация позволяет сформулировать упрощенную модель, обобщенно представляющую главные свойства нейрона. В частности, условиям 1 и 2 удовлетворяет выбор:

$$F_1 = \varepsilon(x^2 - \mu), \quad F_2 = \frac{(x+d)^3}{d^2} - (x+d), \quad (2)$$

где  $\varepsilon, \mu$  и  $d$  — управляющие параметры. Вариация параметра  $\mu$  позволяет менять свойства модели от близких к классическому генератору Ван-дер-Поля (при  $\mu \ll 1$ ) до нейроноподобного поведения вблизи точки гомоклинической бифуркации  $\mu \approx 1.255 \dots$

Предметом нашего дальнейшего рассмотрения является система двух связанных осцилляторов вида (1) с учетом (2):

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= y_1 + K_x(x_2 - x_1), & \dot{y}_1 &= -F_1 y_1 - F_2 + K_y(y_2 - y_1), \\ \dot{x}_2 &= y_2 + K_x(x_1 - x_2), & \dot{y}_2 &= -F_1 y_2 - F_2 + K_y(y_1 - y_2), \end{aligned} \quad (3)$$

где связь по обоим переменным допускает наличие задержки (сдвига фаз), характерной для конечного быстрогодействия связи через синапс нейрона. Очевидно, приняв  $K_x = 0$  или  $K_y = 0$ , можно перейти к более традиционной диффузионной связи через одну переменную.

Предположение слабой связи  $K_x, K_y \rightarrow 0$  позволяет провести качественное рассмотрение поведения системы, проектируя колебания обеих связанных подсистем на фазовую плоскость одиночной модели (рис. 1, *a*) [8]. При малых  $\mu$  предельный цикл расположен в окрестности  $F$ , где структура векторного поля схожа со случаем генератора Ван-дер-Поля. При достаточно больших  $\mu$  траектория посещает зону левее линии  $AB$  в окрестности седлового состояния равновесия  $S$ , что и представляет особый интерес. На рис. 1, *b* качественно изображена проекция траекторий в обеих подсистемах на фазовую плоскость  $(x_i, y_i)$  в окрестности  $S$ . Очевидно, самой сингулярной точке соответствует минимум модуля фазовой скорости  $|v_{phas}| = 0$ , что и отражено concentрическими изолиниями  $|v_{phas}|$ . Вводя в рассмотрение невозмущенную (в отсутствие связи) траекторию  $\Gamma$  и рассматривая воздействие связи как слабый сдвиг в направлении, задаваемом  $K_x, K_y$ , можно заключить:

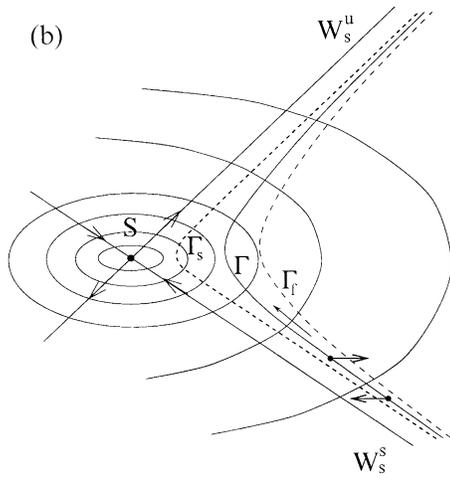
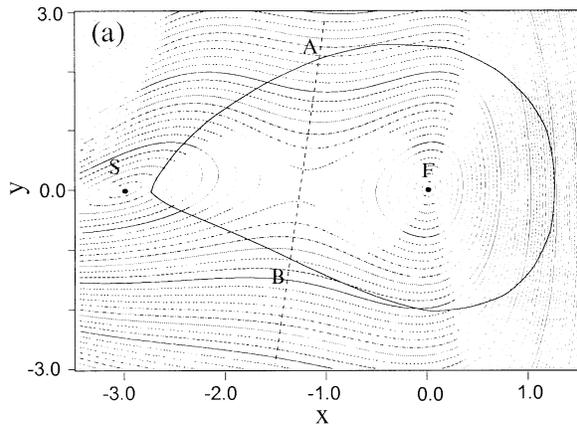
1) действия связи "сдвигает" точку состояния подсистемы либо в сторону "медленной" траектории  $\Gamma_s$ , либо в сторону быстрой  $\Gamma_f$ ;

2) направление сдвига определяется взаиморасположением точек состояния взаимодействующих подсистем и направлением воздействия связи.

На рис. 1, *b* показан случай, когда связь сдвигает траекторию отстающей подсистемы в область еще более медленного движения, тем самым увеличивая фазовый сдвиг. Для системы (3) данная ситуация имеет место при  $K_x > 0, K_y = 0$ . Очевидно, случай  $K_x = 0, K_y > 0$  соответствует противоположной ситуации.

Несмотря на локальный характер описанного выше эффекта, он может оказывать воздействие на устойчивость синхронного режима в целом. Разбив предельный цикл линией  $AB$  на две зоны, поставим им в соответствие два отображения  $P$  и  $Q$ , преобразующие некоторый начальный временной сдвиг подсистем  $\Delta t_{A,B}$  в его образ при пересечении той же прямой. Ограничиваясь малыми начальными  $\Delta t \rightarrow 0$ , можно свести указанные (вообще нелинейные) отображения к коэффициентам

$$\Delta t_B = p \Delta t_A, \quad \Delta t_A = q \Delta t_B. \quad (4)$$



**Рис. 1.** Построение изолиний модуля фазовой скорости позволяет выявить две качественно различные зоны в расположении предельного цикла, изображенного при  $\mu = 1.0$ ,  $\varepsilon = 0.2$ ,  $d = 3$  (a). Иллюстрация того, как диффузионная связь по одной переменной может вызвать увеличение начального сдвига фаз подсистем (b).  $S$  — седловое состояние равновесия с устойчивым  $W_s^s$  и неустойчивым  $W_s^u$  многообразиями.  $\Gamma$ ,  $\Gamma_s$  и  $\Gamma_f$  обозначают невозмущенную, ”медленную” и ”быструю” траектории соответственно.

Очевидно, величина  $pq$  характеризует устойчивость ( $pq < 1$ ) или неустойчивость ( $pq > 1$ ) синфазного режима колебаний.

Как и ожидалось, величина  $q$  существенно зависит от близости траектории к седловой точке, т.е. от значения параметра  $\mu$  (рис. 2, *a*). Резкий рост (кривые 1, 2) или столь же резкий спад (кривые 3, 4) значения  $q$  от уровня  $q = 1$  отражает действие описанного выше механизма.

Кривые 3 и 4 получены для на порядок более сильной связи и тем самым показывают структурную устойчивость данного эффекта.

Фактически окрестность седлового состояния равновесия  $S$  действует как некая "линза", в зависимости от характеристик связи "рассеивающая" или же "фокусирующая" первоначально сдвинутые по фазе состояния двух подсистем.

Как уже ясно, направление взаимодействия, задаваемое соотношением и знаками  $K_x$ ,  $K_y$ , играет первостепенную роль в обсуждаемых эффектах. По этой причине удобно представить степень связи в виде вектора с координатами:

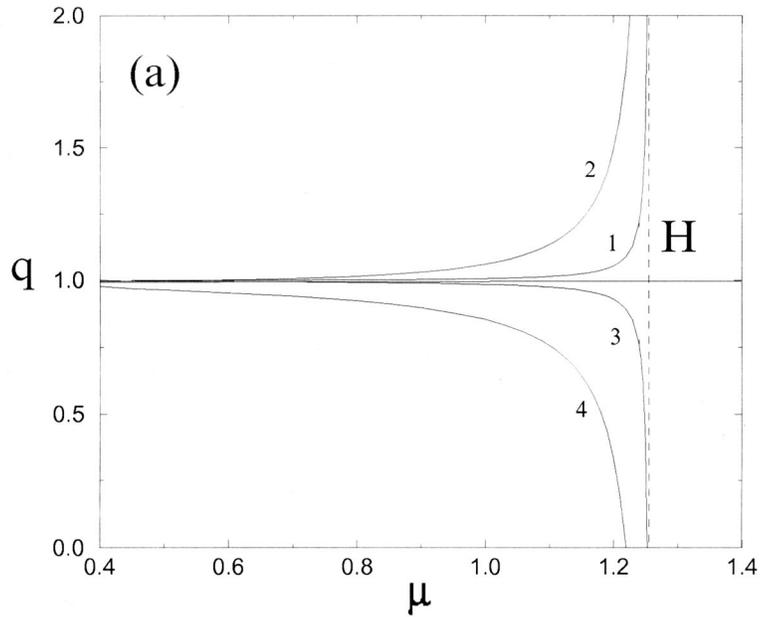
$$K_x = K \cos \Psi, \quad K_y = K \sin \Psi, \quad (5)$$

где  $K$  — модуль коэффициента связи, а  $\Psi$  — ее угол. Очевидно, при соответствующем выборе  $\Psi$  приходим к частным случаям связи через одну переменную.

Наличие различных вариантов синхронных режимов системы (3) и их устойчивость исследовались вычислением так называемой "эффективной связи" (см. [9]) в предположении  $K \rightarrow 0$ . Результаты приведены на рис. 2, *b*.

В области малых  $\mu$  исследуемая система ведет себя подобно двум связанным генераторам Ван-дер-Поля — имеется область как синфазных ( $I$ ), так и противофазных ( $A$ ) колебаний, что определяется величиной  $\Psi$  (т.е. сочетанием знаков  $K_x$ ,  $K_y$ ).

Увеличение параметра  $\mu$  приводит как к сдвигу по  $\Psi$  секторов, занимаемых указанными режимами, так и к появлению дополнительной пары симметрично расположенных устойчивых (в зоне  $R$ ), либо неустойчивых (в зоне  $C$ ) режимов колебаний. Таким образом, описанное выше влияние седлового состояния равновесия проявляет себя через смену типа синхронизации (с синфазной на противофазную либо наоборот) при вариации управляющего параметра  $\mu$ .



**Рис. 2.** *a* — сила "рассеяния" или "фокусировки" траекторий подсистем поблизости от седла  $S$  охарактеризована величиной  $q$  в зависимости от параметра  $\mu$  при различной силе и конфигурации связи. Кривые 1 и 2 —  $K_y = 0$ ,  $K_x = 0.001$  и 0.01 соответственно. Кривые 3 и 4 —  $K_x = 0$ ,  $K_y = 0.001$  и 0.01. Величина  $p$  во всех случаях составляла  $p \approx 0.996$ . Линия  $H$  соответствует гомоклинической бифуркации,  $\mu \approx 1.255$ . *b* — бифуркационная диаграмма системы (3) в пределе слабой связи. Внешняя граница соответствует точке гомоклинической бифуркации  $\mu \approx 1.255$ . Буквами обозначены качественно различные области поведения системы:  $I$  — единственно устойчивый синфазный режим (колебания обеих подсистем идентичны);  $A$  — единственно устойчивый противофазный режим (колебания подсистем идентичны с точностью до фазового сдвига  $\pi$ );  $R$  — устойчива пара зеркально-симметричных циклов;  $C$  — режимы  $I$  и  $A$  сосуществуют, разделенные парой симметричных неустойчивых циклов.  $SB_i$ ,  $i = 1 \dots 4$  — линии бифуркаций потери симметрии.

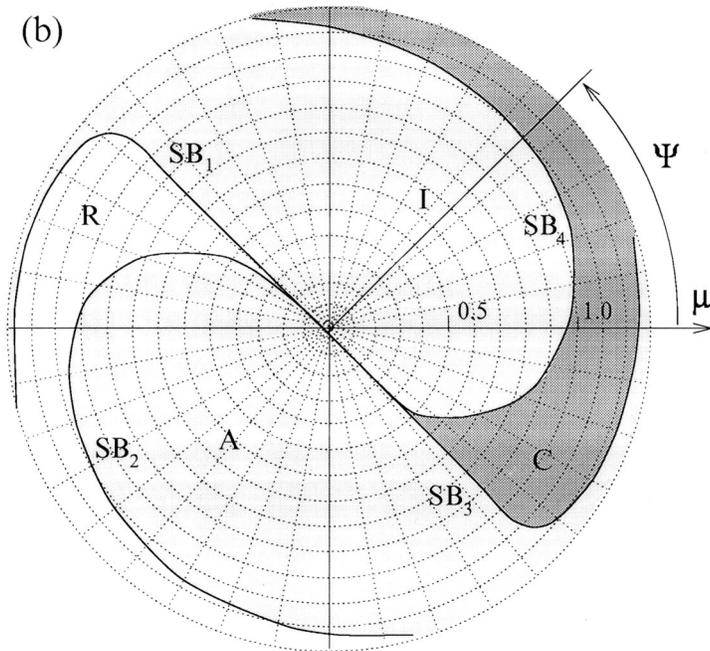


Рис. 2 (продолжение).

Очевидно, помимо нейронных моделей, описанный в данной работе механизм актуален также в ряде задач о синхронизации систем с седловым (седлофокусным) состоянием равновесия в окрестности аттрактора [10,11]. Примером может служить известная "цепь Чуа" [12], для которой связь по различным координатам приводит к синфазной либо противофазной синхронизации как регулярных, так и хаотических колебаний.

Со стороны Д.Э. Постнова работа была частично поддержана грантом РФФИ 98-02-16531.

С.К. Хан благодарит за поддержку министерство образования Республики Корея, программа BSR (97-2436), а также Академию наук Халлум (Hallum University, Korea).

## Список литературы

- [1] *Hodgkin A.L., Huxley A.F.* // J. Physiol. London. 1952. V. 117. P. 500–544.
- [2] *Arbib M.A.* // The Handbook of Brain Theory and Neural Networks. MIT Press, Cambridge. 1995. P. 879.
- [3] *Абарбанель Г.Д.И., Рабинович М.И., Селверстон А., Баженов М.В., Хуэрта Р., Сузук М.М., Рубчинский Л.Л.* // УФН. 1996. Т. 166. В. 4. С. 365–390.
- [4] *Morris C., Lecar H.* // Biophys. J. 1981. V. 35. P. 193–213.
- [5] *Hindmarsh J., Rose M.* // Proc. R. Soc. London. 1984. V. B221. P. 87–102.
- [6] *Арнольд В.И., Афраймович В.С., Ильяшенко Ю.С., Шильников Л.П.* Теория бифуркаций / Сер. Итоги науки и техники. Современные проблемы математики. Фундаментальные направления. М: ВИНТИ, 1986.
- [7] *Sherman A., Rinzel J.* // Proc. Nat. Acad. Sci. (USA). 1992. V. 89. P. 2471–2474.
- [8] *Han S.K., Kurrer C., Kuramoto Y.* // Phys. Rev. Lett. 1995. V. 75. P. 3190–3193.
- [9] *Kuramoto Y.* // Chemical Oscillations, Waves, and Turbulence. Springer-Verlag, Tokyo, 1984.
- [10] *Volkov E.I., Romanov V.A.* // Physica Scripta. 1995. V. 51. P. 19–28.
- [11] *Stolyarov M.N., Romanov V.A., Volkov E.I.* // Phys. Rev. E. 1996. V. 54. P. 163–169.
- [12] *Chua's circuit: A Paradigm for Chaos* // Ed. by R.N. Madan. World Scientific. Ser. B. 1993. V. 1. 1041 p.