На правах рукописи

Комаров Максим Андреевич

ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В СЕТЯХ НЕЙРОНОПОДОБНЫХ ОСЦИЛЛЯТОРОВ

01.04.03 – радиофизика

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата физико-математических наук

Нижний Новгород – 2011

Работа выполнена в государтсвенном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

Научный руководитель:
доктор физико-математических наук Г.В. Осипов

Официальные оппоненты:
д.ф.-м.н. проф. В.Н. Белых, заведующий кафедрой высшей математики Волжской государственной академии водного транспорта
д.ф.-м.н. В.Б. Казанцев, заведующий базовой кафедрой нейродинамики и нейробиологии биологического факультета Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского

Ведущая организация: Саратовский филиал Института Радиотехники и Электроники РАН

Защита состоится «___» _______________ 2011 г. в ______ часов на заседании диссертационного совета Д 212.166.07 при Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского (603950, Н. Новгород, ГСП-20, пр. Гагарина, 23, корп.__, ауд.____)

С диссертацией можно ознакомиться в фундаментальной библиотеке Нижегородского государственного университета.

Автореферат разослан «___»___________ 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета **В.В. Черепенников**
к.ф.-м.н.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы:

Методы нелинейной динамики являются мощнейшим инструментарием для решения широкого круга задач из различных областей науки и техники. Основы данного подхода были заложены в работах А. Пуанкаре, Л.И. Мандельштама, А.А. Андронова, а затем были существенно развиты их учениками и последователями.

Основным источником задач и одновременно сферой приложения теории нелинейных колебаний, начиная с середины прошлого столетия, служат различные области теоретической и прикладной физики, такие как радиотехника, радиоэлектроника, физика лазеров, нелинейная оптика, гидродинамика и многие другие. Постановки задач, возникающие из этой обширной физической области, привели к созданию теории автоколебательных систем, пониманию таких фундаментальных процессов как образование солитонов и автоволн, самоорганизации и образованию структур, к открытию и изучению детерминированного хаоса, созданию теории синхронизации регулярных и хаотических колебаний. Одним из преимуществ теории нелинейных динамических систем является ее универсальность и возможность применения в разных областях науки. Последние двадцать лет существенно возрос интерес и потребность в применении нелинейно-динамического подхода в анализе сложных биологических систем.

Одной из биологических областей, где успешно применяется нелинейно-динамический подход, является нейродинамика и науки о мозге (М. Рабинович, В. Афраймович, В. Некоркин, А. Шильников, М. Баженов, Н. Рульков, Е. Ижикевич, Б. Ерментраут, В.Казанцев, Дж. Рубин, и др.). Интерес физиков и математиков в данной области связан, прежде всего, с большим объемом накопленных экспериментальных электрофизиологических данных и отсутствием целостной теории функционирования нервной системы даже самых простейших животных. Между тем, понимание принципов работы мозга и обработки информации нервной системой может способствовать осуществлению качественного скачка в технологиях создания искусственных интеллектуальных устройств, в разработке мозг-машинных интерфейсов и многом другом.

Одной из важнейших задач теоретической нейронауки на сегодняшний день является проблема обработки сенсорной информации животными. Экспериментальные данные указывают на то, что возможной формой отклика биологических нейронных сетей в ответ на определенную конфигурацию внешних стимулов может быть последовательная нейронная активность. Во время такой активности нейронная сеть проходит череду метастабильных состояний, где каждое состояние соответствует активации определенной группы нейронов. Переходы между состояниями осуществляются быстро в сравнении со временем пребывания в них. Существенным является то, что определенный стимул вызывает четко фиксированную последовательность состояний, которая является одновременно устойчивой к шумами и чувствительной к конфигурации внешних стимулов.

Нетривиальным является вопрос о том, какая структура в фазовом пространстве динамической системы способна описать данный типа динамики. На сегодняшний день существует несколько гипотез о принципах, лежащих в основе последовательной активности. Одна из гипотез предложена и исследуется группой ученых во главе с М.И. Рабиновичем и В.С. Афраймовичем и основывается на существовании так называемых гетероклинических последовательностей и гетероклинических каналов между седловыми состояниями равновесия в фазовом пространстве динамической системы, моделирующей активность нейронной сети. Подобные структуры типичны для многомерных систем типа Лотки-Вольтерры. При определенных условиях между седлами с одномерными неустойчивыми многообразиями образуются гетероклинические траектории, которые составляют гетероклиническую последовательность. В случае, если все седла диссипативны, то все траектории из окрестности этой последовательности не покидают ее. При этом изображающая точка последовательно переходит из окрестности одного седла к другому и, таким образом, динамика сети представляет собой последовательные переключения между метастабильными состояниями (каждому метастабильному состоянию соответствует седловое равновесие в фазовом пространстве).

Аналитически подобные структуры исследовались в многомерных системах типа Лотки-Вольтерры, были найдены условия их существования и устойчивости (В.С. Афраймович, М.И. Рабинович и др.) Однако реальные нейронные сети (а также многие объекты в различных областях физики) представляют собой ансамбли нелинейных релаксационных осцилляторов и поэтому большой интерес вызывают задачи исследования образования последовательной активности и гетероклинических последовательностей в осцилляторных ансамблях.

Электрофизиологические эксперименты с нейронными сетями указывают на то, что в генерации последовательностей метастабильных состояний участвует большое количество элементов и каждое состояние определяется активностью некоторого набора осцилляторов. В связи с этим, актуальной является задача исследования больших ансамблей биофизически релевантных моделей нейроноподобных осцилляторов и определение условий возникновения последовательностей метастабильных состояний, охватывающих группы (кластеры) элементов. Поскольку синхронизация спайковой активности в нейронных сетях играет не менее важную роль в функционировании и обработке информации, интересной и актуальной является задача изучения эффектов последовательной синхронной активности в осцилляторных ансамблях.

Цель диссертационной работы состоит в развитии теории последовательной активности в ансамблях нелинейных осцилляторов приближенно или детально описывающих спайковые колебания в нейронах. Для осуществления данной цели необходимо решение **следующих задач**:

- изучение условий образования и устойчивости гетероклинических последовательностей в фазовом пространстве динамических моделей осцилляторных ансамблей;
- изучение бифуркаций, приводящих к образованию гетероклинических последовательностей и гетероклинических каналов между седловыми предельными циклами в осцилляторных моделях нейронной активности;
- обобщение теории на *кластерную* последовательную активность в ансамбле большого числа биофизически релевантных (детально описывающих динамику ионных токов и трансмембранного потенциала) моделей нейронов;
-изучение условий существования и устойчивости метастабильной *синхронной* динамики в ансамблях фазовых осцилляторов.

Методы исследования и достоверность научных результатов. Представленные в работе результаты получены с использованием качественных и асимптотических методов теории колебаний, а также путем численного моделирования. Их достоверность и общность подтверждены воспроизводимостью результатов численного моделирования с использованием различных математических моделей и хорошим соответствием экспериментальным и численным результатам, известным из литературы.

Научная новизна работы заключается как в постановке ряда новых задач, так и в полученных оригинальных результатах:

1. Впервые показано, что гетероклинические последовательности между предельными циклами является математическим

образом генерации последовательной активности в неоднородных осцилляторных ансамблях

2. Исследованы бифуркации, приводящие к образованию последовательной активности в ансамблях осцилляторов приближенно или детально описывающих динамику нейронной активности и синаптических связей. Определены два типа бифуркаций, приводящие к образованию гетероклинических каналов, соединяющих окрестности седловых предельных циклов.
3. Обнаружен и описан эффект генерации последовательной кластерной активности. Выяснено, что асимметричные тормозные взаимодействия между кластерами приводят к существованию такого типа динамики в осцилляторных ансамблях.
4. Предложена модель и исследована задача нерезонансного взаимодействия в ансамблях фазовых осцилляторов, исследованы условия существования и устойчивости всех возможные режимов в ансамбле двух нерезонансно взаимодействующих групп фазовых осцилляторов.
5. Обнаружен и описан эффект генерации синхронной последовательной активности в ансамблях фазовых осцилляторов.

Научная и практическая значимость работы состоит в том, что полученные результаты могут найти применение как при изучении процессов обработки и хранения информации реальными нейронными сетями, так и при конструировании искусственных интеллектуальных систем. Последовательная пачечная активность в нейронных сетях тесно связана как с сенсорной обработкой, так и с генерацией моторных паттернов у животных. В связи с этим, результаты работы могут найти применение в задачах адаптивного управления моторной активностью мобильных устройств.

Основные положения, выносимые на защиту:

Основные результаты диссертации могут быть сформулированы следующим образом:

1. Математическим образом последовательной активности в ансамблях автоколебательных элементов является устойчивый гетерокли-

нический канал, соединяющий малые окрестности седловых предельных циклов в фазовом пространстве динамической системы.

2. Асимметричные тормозные взаимодействия между осцилляторами (кластерами осцилляторов) являются причиной возникновения последовательной активности.

3. Нерезонансное взаимодействие между группами осцилляторов может быть описано с помощью модели Курамото-Сакагучи, для которой введена зависимость ее параметров от амплитуды параметра порядка внешних групп осцилляторов.

4. В ансамбле нерезонансно взаимодействующих групп осцилляторов возможно образование последовательной *синхронной* активности, а также хаотической активности.

Личный вклад автора.

Диссертант принимал непосредственное участие, как в постановке задач, так и в аналитических расчетах, обсуждении и интерпретации результатов. Результаты моделирования получены диссертантом лично посредством самостоятельно созданных программных комплексов.

Апробация работы и публикации. Основные результаты опубликованы в статьях в рецензируемых журналах: CHAOS (2008, 2009, 2010), Изв. ВУЗов Прикладная Нелинейная Динамика (2010), Europhysiscs Letters (2008,2010), Вестник ННГУ (2010). Материалы диссертации представлены и опубликованы в трудах конференции "`Nonlinear Dynamics of Electronic Systems"' (2009), в Трудах XI научной конференции по радиофизике (2007), Материалах седьмой международной конференции-семинара "Высокопроизводительные вычисления на кластерных системах" (2007), в трудах итоговой научной конференции факультета ВМК и механико-математического факультета ННГУ (2007), в трудах докладов конференции молодых ученых "Фундаментальные и прикладные задачи нелинейной физики" (2008), трудах конференции "SYNCLINE 2010: Synchronization in Complex Networks" (2010), в трудах конференции Physcon (2007) и др.

Работа выполнена при поддержке Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009-

2013гг.» (контракты №П2018, П15, П2308, 2.740.11.5138, П942, 02.740.11.5188), при поддержке РФФИ (гранты 08-02-92004, 08-02-970049, 10-02-00940)

По теме диссертации опубликовано 19 научных работ, в том числе 7 статей в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК и 12 публикаций в сборниках трудов конференций и тезисов докладов.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения и списка цитированной литературы. Диссертация содержит 109 страниц, включая 32 рисунка и список литературы из 105 наименований.

КРАТКОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** обоснована актуальность темы диссертации, сформулирована цель работы, раскрыта научная новизна и практическая значимость полученных результатов. Приводятся положения, выносимые на защиту, а также сведения об апробации результатов.

В **первой главе** рассматрен вопрос возникновения последовательной активности в модели сети нейроноподобных осцилляторов, которая феноменологически описывает эффект тормозной синаптической связи между нейронами с автоколебательной активностью.

Для аналитического изучения эффекта генерации последовательной активности была рассмотрена широко используемая модель Бонхоффера-Ван дер Поля (или как ее еще называют модель ФитцХью-Нагумо), которая при замене времени может быть сведена к классической двумерной системе Ван дер Поля, находящейся под внешним воздействием s_i :

$$\ddot{x}_i = \mu(\sigma_i - x_i^2)\dot{x}_i - (x_i + s_i) \qquad (1)$$

В данном случае переменная x_i феноменологически описывает динамику мембранного потенциала, параметр $s_i \geq 0$ отвечает за наличие и амплитуду предельного цикла в системе (выполнение условия $s_i < \sqrt{\sigma_i}$ означает наличие устойчивого предельного цикла в системе). Данный факт позволяет сконструировать модель, которая феноменологически будет описывать эффект тормозного синаптического взаимодействия в нейронной сети. Положив параметр s_i зависимым от времени и амплитуды ρ_j внешних осцилляторов согласно:

$$\dot{s}_i = \eta(\sum_j g_{ij} F(\rho_j^2) - s_i) \qquad (2)$$

оказалось возможным описать главное свойство тормозной синаптической связи, заключающееся в том, что активный пресинаптический нейрон (генерирующий колебания высокой амплитуды) уменьшает вероятность генерации потенциалов действия (генерации колебаний высокой амплитуды) в постсинаптическом нейроне. Действительно, в уравнении (2) коэффициенты $g_{ij} \geq 0$, функция $F(x)$ представляет собой типичную для нейронных систем активационную функцию и в случае, если внешний (пресинаптический) осциллятор генерирует колебания высокой амплитуды (выше порога активационной функции), то переменная s_i начинает расти с характерным временным масштабом η^{-1}, смещая тем самым постсинаптический элемент в область в пространстве параметров где предельный цикл отсутствует. В такой интерпретации коэффициенты g_{ij} характеризуют силы тормозных синаптических связей.

Рассматриваемая система (1),(2) в случае слабой нелинейности $\mu << 1$ и медленной синаптической связи $\eta << 1$ может быть сведена к системе укороченных уравнений, описывающей динамику усредненных за период амплитуд колебаний осцилляторов:

$$\begin{aligned} \dot{\rho}_i &= \frac{\rho_i}{2}(\sigma_i - s_i^2 - \frac{\rho_i^2}{4}) \\ \dot{s}_i &= \eta(\sum_j g_{ij} F(\rho_j^2) - s_i) \end{aligned} \qquad (3)$$

Различные конфигурации сил синаптических связей g_{ij} приводят к различной динамике. В случае сильных симметричных связей, а также идентичных элементов с помощью функции Ляпунова было показано, что в зависимости от начальных условий все траектории приближаются к одному из устойчивых состояний равновесия $P_i : \{\rho_i = 2\sqrt{\sigma_i}, \rho_j = 0, s_i = 0, s_j = d_{ij}, j = \overline{1,N}, j \neq i\}$. Достижение одного из состояний равновесия P_i соответствует динамике, когда i-ый элемент осциллирует и подавляет активность всей сети.

Были определены условия, при которых в фазовом пространстве динамической системы образуется последовательность гетероклинических орбит, соединяющая седловые состояния равновесия

$P_n : P_{n_1} \to P_{n_2} \to \ldots \to P_{n_K}$, $K \le N$. Подобная структура в фазовом пространстве образуется при асимметричных тормозных связях между осцилляторами. Система (1),(2) приближенно описывает решение системы (3), более того седловые состояния равновесия P_i в (3) соответствуют седловым предельным циклам L_i в (1),(2). Анализ показал, что рассмотрение более точных поправок к системе укороченных уравнений (3) не ведет к разрушению гетероклинических траекторий и, следовательно, гетероклиническая последовательность между седлами в (3) ведет к гетероклинической последовательности, объединяющей седловые предельные циклы в (1),(2) (последнее справедливо только в предельном случае $\eta << 1$). Реализация траектории в окрестности последовательности гетероклинических орбит представлена на рис.1. Динамика представляет собой последовательные активации элементов в ансамбле.

При определенных условиях гетероклинические последовательности образуют замкнутые контуры (так называемы гетероклинические циклы), в этом случае последовательная активность носит «периодический» характер: элементы активируются периодически с увеличением времени активации (рис. 2)

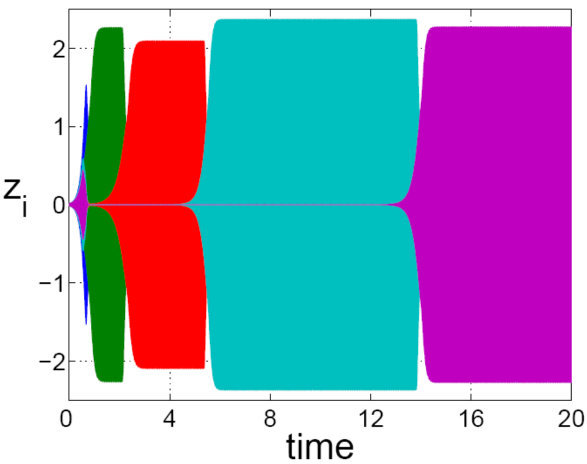


Рис.1 *Последовательная активация осцилляторов в ансамбле, обусловленная наличием гетероклинической последовательности между седловыми предельными циклами.*($z_i = x_i + s_i$)

Было показано, что в предельном случае ($\mu << 1$, $\eta << 1$) существует гетероклиническая последовательность между седловыми предельными циклами в фазовом пространстве системы (1),(2). В общем случае при асимметричных тормозных взаимодействиях между осцилляторами в фазовом пространстве существует гетероклинический канал, который соединяет малые окрестности седловых предельных циклов L_i и является структурно устойчивым. Последовательный тип динамики сохраняется в широкой области параметров.

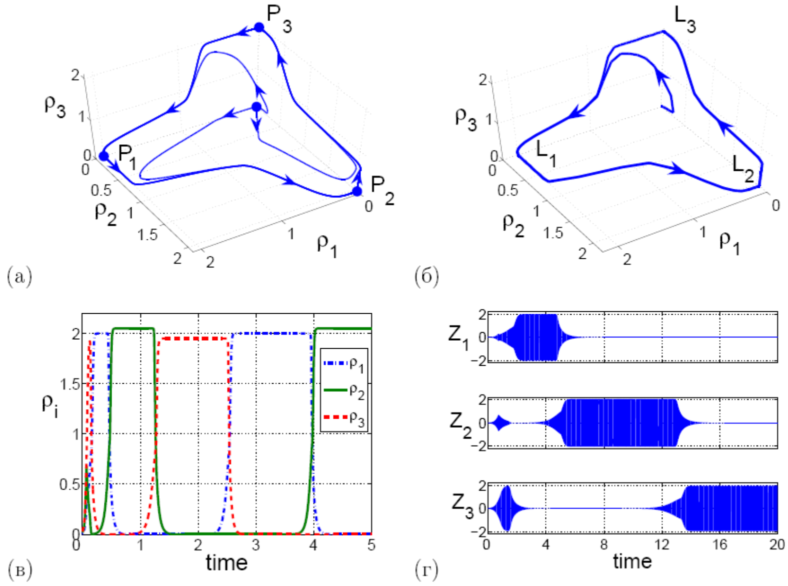


Рис.2 *Гетероклинические циклы, объединяющие (а) седловые состояния равновесия в системе (4) (б) седловые предельные циклы в системе (3). (в,г) временные реализации динамики систем (в)-(3),(г)-(1,2).* $(z_i = x_i + s_i)$

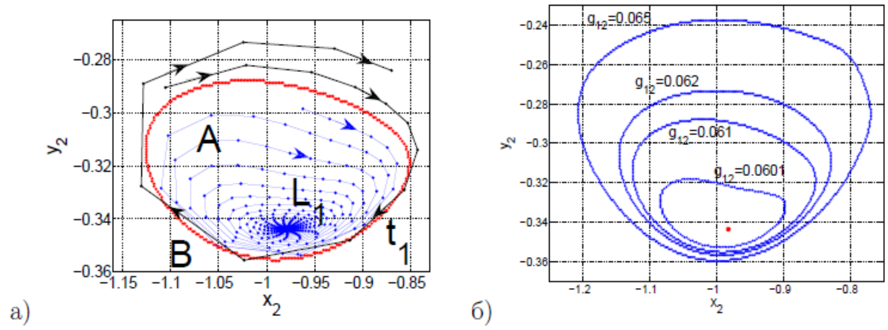


Рис.3 *Отображение Пуанкаре, построенное в окрестности устойчивого цикла* L_1. *При увеличении асимметрии связей (параметр* g_{12} убывает *) между первым и вторым осцилляторами седловой тор* T_1 *стягивается к предельному циклу* L_1.

Также в разделе 1.2 приводятся результаты исследования моделей более детально описывающих синаптические связи и динамику спайковых колебаний нейронных осцилляторов. Выяснены основные бифуркации, которые приводят к образованию гетероклинических каналов между седловыми предельными циклами. Обнаружено, что в случае нелинейных релаксационных моделей к образованию гетероклинического канала приводит субкритическая бифуркация Неймарка-Сакера. При изменении параметров связей между осцилляторами в сторону возрастания асимметрии, в устойчивый предельный цикл L_i влипает седловой тор, передавая ему свою неустойчивость (рис. 3). В момент бифуркации седловой тор влипает в предельный цикл и между устойчивым предельным циклом L_1 и устойчивым предельным циклом L_2 образуется гетероклиническая траектория.

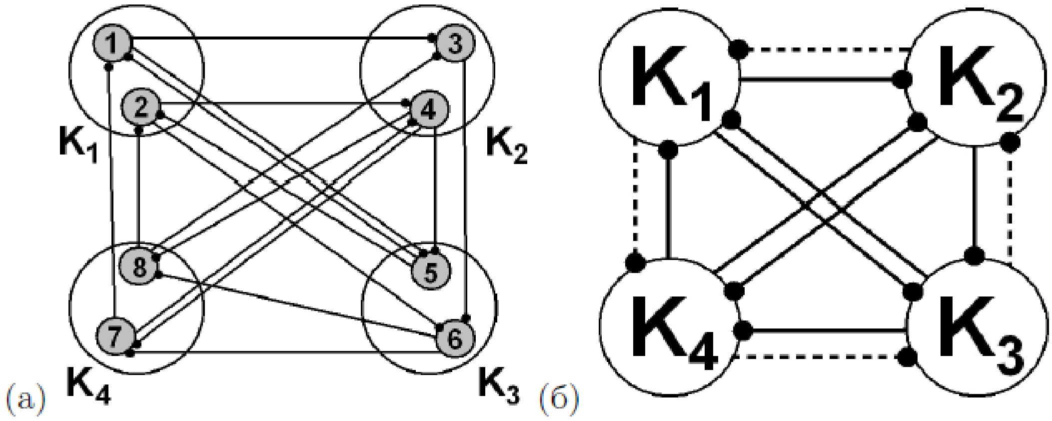


Рис.4 *(а) Исходная сеть нейронов, в которой возможно образование последовательной кластерной активности. Серые круги – нейроны, линии с кругами на конце – синаптические связи. (б) Эквивалентное представление сети в терминах кластеров нейронов. Сплошные линии – сильные связи между кластерами. Прерывистые – слабые связи.*

Во **второй главе** рассмотрены вопросы образования последовательной активности групп осцилляторов и найдены условия, при которых такая активность возникает. Также проанализированы сети со случайными связями на предмет возникновения последовательной кластерной активности. В главе 1 было показано, что асимметричные тормозные взаимодействия между отдельными осцилляторами приводят к генерации последовательной активности: поочередно активируются отдельные элементы в ансамбле. В случае рассмотрения большого количества элементов ситуация несколько усложняется, но идеологически остается схожей: последовательная активность охватывающая кластеры элементов возможна при асимметричном взаимодействии между кластерами, при этом кластер формируют несвязанные тормозными связями осцилляторы. Формально при некоторых ограничениях на параметры в системе эмпирически можно ввести понятие тормозной связи между кластерами осцилляторов и определить «сильные» и «слабые» связи между группами. «Сильной» тормозной связью с кластера K_1 на кластер K_2 является такой набор тормозных связей от элементов группы K_1 на элементы группы K_2 при котором в случае активности осцилляторов K_1 все осцилляторы кластера K_2 подавлены и не генерируют потенциалов действия. «Слабая» связь наоборот, предполагает, что кластер K_1 при своей активности не влияет на динамику кластера K_2. В работе формально приводится определение матрицы связей S между кластерами в которой сильным связям соответствуют коэффициенты равные 1, слабым - 0. Если удается произвести разбиение какой-либо части сети осцилляторов на кластеры несвязанных элементов и между кластерами присутствуют асимметричные связи, то в сети возможно образование последовательной групповой активности. В терминах матрицы связей S переключательная активность между кластерами $K_1 \to K_2 \to ... \to K_q$ возможна, если $s_{i,i+1} = 0$, $s_{j,k} = 1$, где индексы $i = 1,..., q-1, j, k = 1,..., q$. На рис.4а приведен пример сети, которую можно разбить на кластеры асимметрично взаимодействующих элементов, способных к генерации последовательной активности. Чтобы представить последовательную активность между группами осцилляторов была искусственно создана сеть, состоящая из 1024 элементов, разделённых на 4 группы по 256 осцилляторов в каждой. Синаптические связи между элементами были случайно распределены, но удовлетворяли необходимым условиям образования последовательной активности. В результате была получена кластерная система, изображенная на рис.4б. На рис.5а представлена пространственно-временная диаграмма, иллюстрирующая последовательную переключательную активность между группами осцилляторов. Важно отметить, что эта динамика инвариантна по отношению к числу элементов в сети, модели нейроноподобных осцилляторов, а также числу групп (оно больше или равно 3) и числу осцилляторов в каждой группе. Причина данного поведения – наличие устойчивого гетероклинического канала в фазовом пространстве динамической системы. Каждое метастабильное состояние соответствует временной активации только одной группы нейронов. На рис.5б представлено изображение гетероклинического канала. В разделе 2.4 изучалась сеть со случайными тормозными связями. В зависимости от вероятности образования связи между двумя элементами было оценено среднее число подсетей, которые способны генерировать последовательную активность. В общем случае такая подсеть представляет собой часть исходного ансамбля. Если внешние стимулы приложены только к элементам данной структуры, то динамика ансамбля в данном случае будет представлять собой последовательные активации групп осцилляторов, составляющих данную подсеть. Анализ показывает, что количество таких подсетей может быть большим (в сравнении с размером сети) при некоторых значениях вероятности и количества элементов в группе.

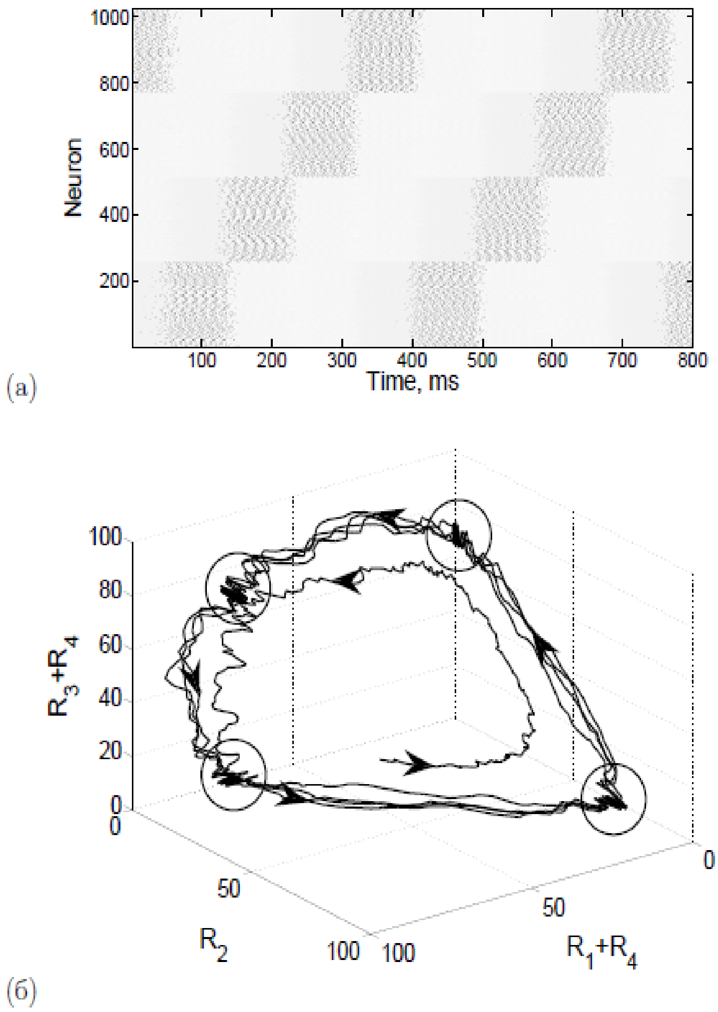


Рис.5 *Последовательные переключения активности между группами осцилляторов. (а) Пространственно-временны диаграммы активности сети нейроноподобных осцилляторов. Значения мембранного потенциала представлены с помощью цвета. (б) Устойчивый гетероклинический канал в фазовом пространстве системы. Круги обозначают метастабильные состояния. Каждому метастабильному состоянию соответствует активация определенной группы осцилляторов.*

В **третьей главе** была предложена и изучена модель нерезонансного взаимодействия между группами осцилляторов. Предполагалось, что ансамбль состоит из нескольких неидентичных групп осцилляторов, в каждой группе частоты осцилляторов близки друг к другу, в то время как средние частоты в различных группах сильно отличаются и не находятся в сильном резонансе. Последнее означает, что взаимодействие осцилляторов внутри группы резонансное, а между различными группами влияние осцилляторов друг на друга может быть только нерезонансным, т.е. взаимодействие между разными группами может осуществляться только посредством медленной неосциллирующей переменной. В качестве частного случая такой постановки был рассмотрен ансамбль, состоящий из групп (популяций) фазовых осцилляторов, взаимодействующих резонансно согласно модели Курамото-Сакагучи, а нерезонансное взаимодействие между группами выражается в том, что параметры модели Курамото-Сакагучи зависят от амплитуд параметра порядка внешних популяций. Параметр порядка определяется как $R = \sum_j e^{i\varphi_j} = \rho e^{i\theta}$, где φ_j - фаза j-того осциллятора, ρ- амплитуда параметра порядка, θ его фаза. С помощью теории Отта-Антонсена была получена низкоразмерная система, описывающая динамику амплитуды параметра порядка в случае , когда количество осцилляторов стремится к бесконечности:

$$\dot{\rho}_l = (-\delta_l - \Gamma_{lm}\rho_m^2)\rho_l + (a_l + A_{lm}\rho_m^2)(1-\rho_l^2)\rho_l \qquad (4)$$

Здесь динамические переменные ρ_l представляют собой модули параметра порядка популяции с номером $l = 1,..., L$. Коэффициенты A_{lm}, Γ_{lm} обозначают силы двух типов нерезонансных взаимодействий между ансамблями. В данной работе рассмотрены две модели, которые описывают частные случае нерезонансного взаимодействия.

В модели A, частоты подвергаются влиянию со стороны внешних ансамблей, т.е. $A_{lm} = 0$:

$$\dot{\rho}_l = (a_l - \delta_l - \Gamma_{lm}\rho_m^2 - a_l\rho_l^2)\rho_l$$

В модели B рассматривается случай $\Gamma_{lm} = 0$, т.е. когда присутствует только модуляция коэффициентов связей в группе за счет влияния внешних ансамблей, а также считается, что осцилляторы идентичны внутри каждой популяции ($\delta_l = 0$):

$$\dot{\rho}_l = (a_l + A_{lm}\rho_m^2)(1-\rho_l^2)\rho_l$$

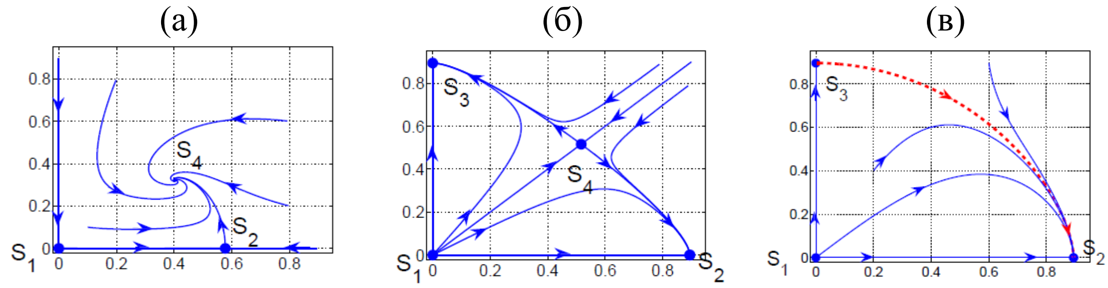
В разделе 3.2 рассмотрена динамика моделей A и B для случая двух взаимодействующих групп осцилляторов.

Для простейшего случая двух взаимодействующих ансамблей ($L = 2$) для систем A, B все траектории внутри области $0 \le \rho_{1,2} \le 1$ не покидают ее с течением времени. Формально это следует из вида уравнений (направление векторного поля на границах области), физически это значит то, что модель при выбранных параметрах не допускает нефизичных решений, когда амплитуда параметра порядка становится больше 1 или меньше 0. Более того, к модели A может был применен критерий Бендиксона-Дюлака из которого следует, что в системе не может быть периодических решений. Модель B заменой $\exp(y_{1,2}) = \rho_{1,2}^2(1-\rho_{1,2}^2)^{-1}$ может быть приведена к системе в гамильтоновой форме (отметим, что преобразование сингулярно на прямых $\rho_{1,2} = 0;1$, поэтому не исключается возможность наличия устойчивых и неустойчивых узлов на этих прямых). Таким образом, анализ динамики системы нерезонансно взаимодействующих популяций фазовых осцилляторов был сведен к анализу существования и устойчивости состояний равновесия на фазовой плоскости для систем А и В. В работе аналитически было проведен исследование и выделены всевозможные типы расположения фазовых траекторий на фазовой плоскости систем и определены условия на параметры в системе, при которых имеет место тот или иной тип динамики. Анализ показал, что возможны следующие случаи:

1. Глобальная устойчивость тривиальных состояний равновесия, что означает глобальную устойчивость полностью асинхронного режима в обеих популяциях.
2. Устойчивость нетривиальных состояний равновесия. В данном случае синхронными являются обе группы осцилляторов (в модели А синхронизация не полная, так как присутствует ненулевая расстройка частот; в модели В обе группы полностью синхронизованы, поскольку осцилляторы имеют идентичные частоты). Фазовый портрет изображен на рис.6а.
3. Конкуренция между группами: только одна группа синхронизована, другая полностью десинхронизована (какая из популяций будет синхронизован зависит от начальных условий). Фазовый портрет изображен на рис.6б.
4. Подавление: одна из групп все время синхронизуется, а другая популяция в любом случае десинхронизована. Фазовый портрет изображен на рис.6в.
5. Случай бистабильности полностью синхронного состояния и полностью асинхронного состояния. Подобный режим возможен только в системе В. Фазовый портрет изображен на рис.6г
6. Периодический режим, также возможен только в модели В. Так как система может быть представлена в гамильтоновой форме, то при определенных условиях образуется состояние равновесия типа центр и в системе существует множество периодических траекторий. Фазовый портрет изображен на рис.6д.

Все найденные в системах А и В режимы активности параметров порядка могут быть найдены в исходной системе взаимодействующих фазовых осцилляторов при моделировании системы из достаточно большого числа осцилляторов в каждой группе.

В разделе 3.3 обобщаются результаты, полученные для двух групп осцилляторов на случай большего количества взаимодействующих популяций.



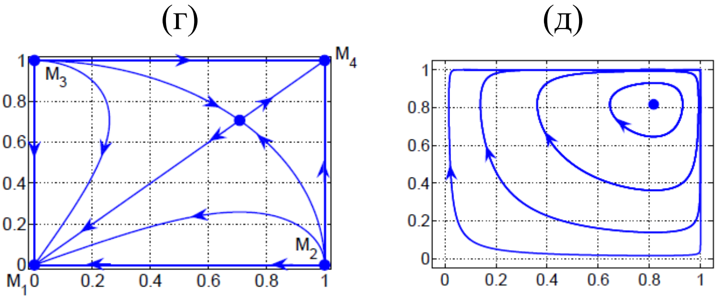


Рис.6 а) Глобальная устойчивость нетривиального равновесия. б) Конкуренция синхронных состояний. в) Подавление, г) Мультистабильность синхронного и асинхронного состояний, д) Периодическое решение

В случае симметричных связей A_{lm}, Γ_{lm} и идентичных параметров популяций в системе А возможно два типа динамики – а) устойчивым может быть либо режим, когда все группы частично синхронизованы (аналогично случаю для двух осцилляторов (рис.6а,б), б) имеет место мультистабильность режимов, когда одна из групп выиграла конкуренцию, частично синхронизована, а остальные десинхронизированы (аналогично случаю на рис.6б для двух осцилляторов (раздел 3.3.1). Аналогичные режимы найдены и для модели В. Также в модели В может реализовываться бистабильность состояний равновесия, соответствующих полной синхронизации и полной десинхронизации (аналогично случаю, изображенному на рис.6г).

В разделе 3.3.2 дано обобщение двумерного случая, когда одна группа синхронизуется всегда, а другая группа асинхронна (рис.6в) на случай трех ансамблей. Показано, что для двух популяций изолированные группы стремятся к синхронному состоянию. Однако из-за взаимодействия одна из групп все время подавливает синхронную активность в оппоненте, другими словами выигрывает конкуренцию. В случае трех взаимодействующих популяций, рассматривая систему на инвариантных плоскостях $\rho_i = 0$, аналитически показано, что в системе образуется гетероклинический цикл, объединяющий седла (гетероклинические траектории между седлами лежат на инвариантных плоскостях $\rho_i = 0$). Гетероклинический цикл представлен для случая трех ансамблей на рис.7. Можно видеть, что в окрестности гетероклинического цикла фазовая траектория определяет последовательные переключения синхронных состояний между группами осцилляторов.

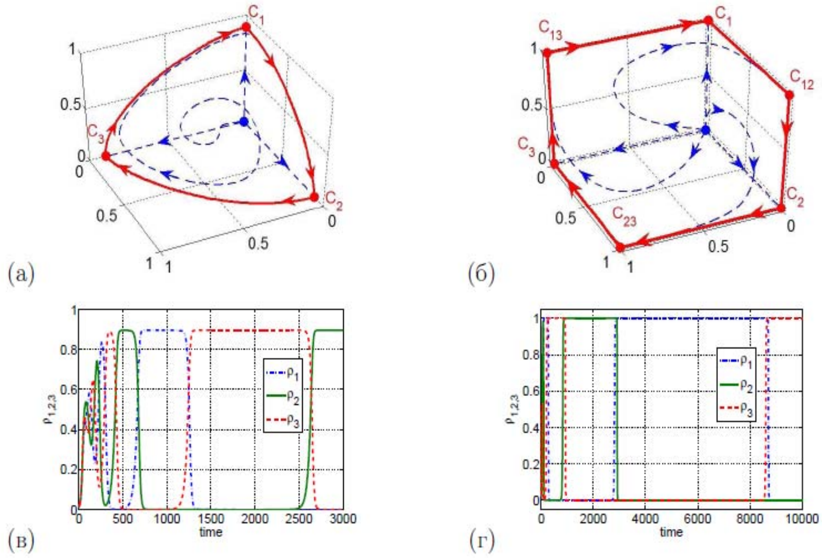


Рис.7 ***Устойчивые*** *гетероклинические циклы, возникшие при асимметрии взаимодействия между группами осцилляторов в системах A (а,в) и B (б,г). На рис. а,б приведены фазовые портреты, на рис. в,г представлены временные реализации параметров порядка.*

Эффекты, связанные с конечностью числа осцилляторов приводят к разрушению гетероклинического цикла, существующего в термодинамическом пределе. Известно, что в случае конечного числа элементов в системе (4) появляется шумовая составляющая, интенсивность которой обратно пропорциональна квадрату количества осцилляторов в системе. Таким образом, шумовое воздействие разрушает идеализированную ситуацию существования гетероклинических орбит. Подтверждение этому было получено с помощью моделирования исходного ансамбля. С увеличением количества осцилляторов N в группах динамика по своему виду и свойствам «приближается» к динамике в окрестности гетероклинического цикла. При малых N присутствует только нерегулярная активность, при больших значениях N динамика представляет собой последовательную синхронную активность (рис.8). В разделе 3.3.3 приводится анализ системы B для случая четырех групп фазовых осцилляторов. Условно рассматриваемый ансамбль можно разбить на две пары групп: (ρ_1, ρ_2), (v_1, v_2). Параметры в системе были выбраны таким образом, что в каждой изолированной паре популяций реализуется режим периодических колебаний (рис.6д). Систему В в случае двух взаимодействующих популяций можно привести к гамильтоновой форме.

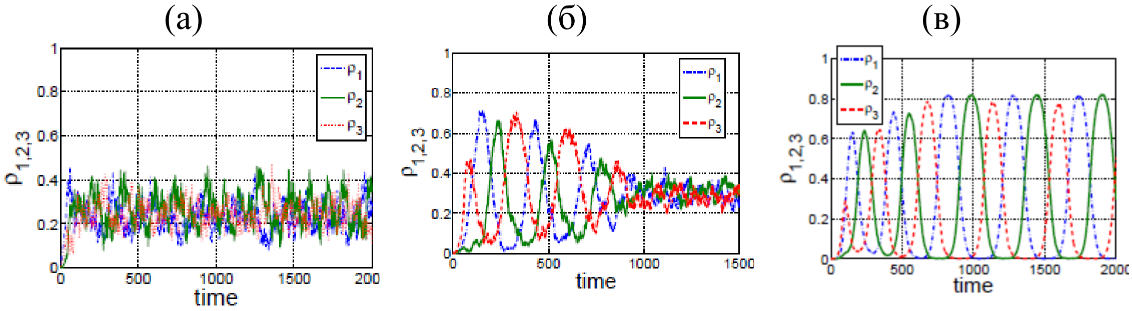


Рис.8 Эволюция параметров порядка нерезонансно взаимодействующих трех популяций осцилляторов. Параметры идентичны случаю на рис.12 (а) N=100 (б) N=400, и (в) N=10000.

Таким образом, рассматриваемый случай взаимодействия четырех групп является случаем взаимодействия двух консервативных осцилляторов (ρ_1, ρ_2), (v_1, v_2) . В зависимости от величины связи между парами групп в системе возможны режимы как квазипериодических, так и хаотических колебаний. Для иллюстрации возможных режимов было построено отображение Пуанкаре. В качестве секущей была выбрана плоскость (v_1, v_2) в моменты времени, когда $\rho_1(t)$ имело максимум (рис.9а). При малых значениях связи между парами популяций D_1 наблюдается квазипериодическая динамика. При увеличении D_1 в системе происходит переход к хаотическим колебаниям (см. отображение Пуанкаре на рис.9а, временную реализацию параметров порядка на рис.9б и графики ляпуновских показателей на рис.9в). Более того, хаотический режим наблюдается также и при численном моделирование исходной системы, состоящей из четырех групп фазовых осцилляторов (в каждой группе $N = 10^3$ элементов).

В **заключении** сформулированы основные результаты и выводы диссертационной работы.

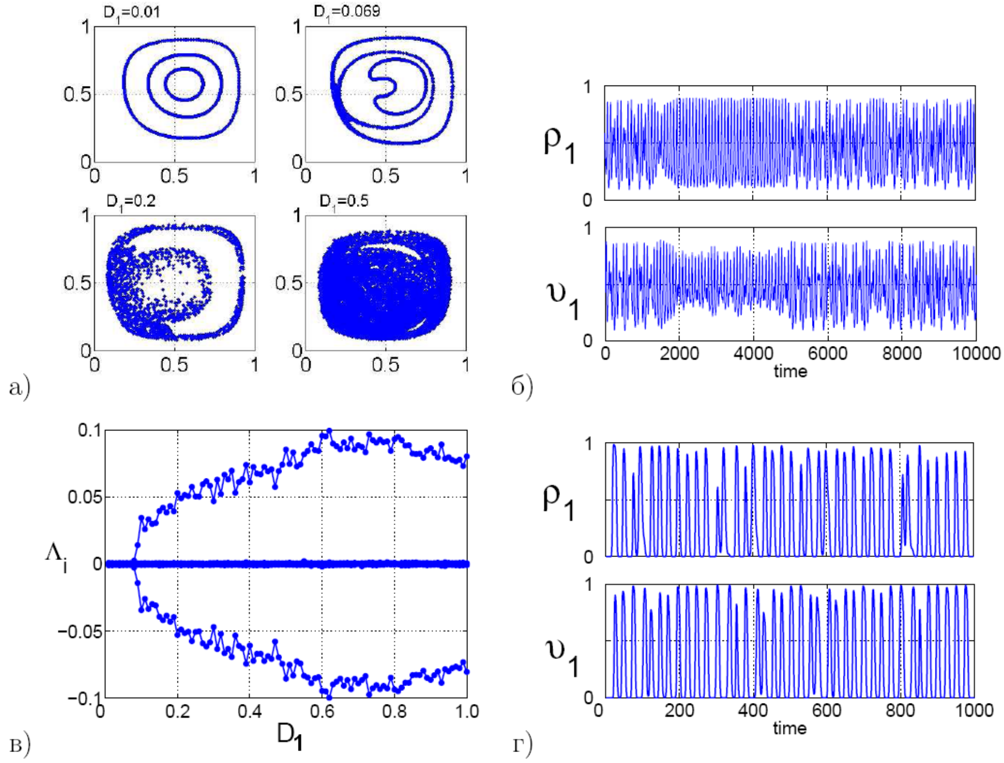


Рис.9 *(а) Проекции траекторий отображения Пуанкаре на плоскость* (v_1, v_2)*, демонстрирующие наличие квазипериодической и хаотической динамики в системе В при различных значениях связи между популяциями* D_1*. (б) Временная реализация хаотического режима, наблюдаемого в системе В. (в) Ляпуновские показатели в зависимости от различных значений* D_1*. (г) Временная реализация хаотического режима, полученного при численном моделировании исходного ансамбля четырех взаимодействующих групп фазовых осцилляторов.*

Основные результаты диссертационной работы

Основные результаты диссертации могут быть сформулированы следующим образом:

1. Показано, что последовательная активность в ансамблях автоколебательных элементов является результатом возникновения гетероклинической последовательности или гетероклинического канала между седловыми предельными циклами в фазовом пространстве динамической системы. Определены условия их существования и устойчивости.

2. Определены бифуркации, приводящие к образованию гетероклинических каналов и последовательной активности в различных ансамблях осцилляторов, приближенно и детально описывающих активность нервных клеток. Показано, что в зависимости от типа возбудимости осциллятора (бифуркации рождения предельного цикла) к образованию последовательной активности приводят субкритическая бифуркация Неймарка-Сакера либо седло-узловая бифуркация предельных циклов.

3. Показано, что асимметричные тормозные взаимодействия между осцилляторами являются причиной возникновения последовательной активности.

4. Принципы образования последовательной активности были обобщены на последовательную кластерную активность. Показано, что асимметричные тормозные взаимодействия между группами несвязанных элементов приводят к генерации последовательной кластреной активности в ансамбле биофизически релевантных моделей нейронов и синаптических связей.

5. В сетях со случайными связями (простейшая аппроксимации структуры реальных нейронных сетей) функциональные структуры, способные демонстрировать последовательную кластерную активность могут возникать с высокой вероятностью.

6. Предложена модель и изучены эффекты нерезонансного взаимодействия в ансамблях фазовых осцилляторов.

7. Получены условия возникновения гетероклинических последовательностей и метастабильной синхронной динамики в ансамблях нерезонансно взаимодействующих ансамблей фазовых осцилляторов.

8. Обнаружен режим хаотических колебаний, выяснены типы взаимодействий и условия образования нерегулярной динамики в ансамбле нерезонансно взаимодействующих ансамблей фазовых осцилляторов.

Публикации

1. M.A. Komarov, G.V. Osipov, M.S. Burtsev. Adaptive Functional Systems: Learning with chaos // Chaos, 2010, vol. 20, P. 045119.
2. M.A. Komarov, G. V. Osipov, J.A.K. Suykens. Metastable states and transient activity in ensembles of excitatory and inhibitory elements // Europhys. Lett, 2010, vol. 91, P. 20006.
3. M.A. Komarov, G.V. Osipov, J.A.K. Suykens, and M.I. Rabinovich. Numerical studies of slow rhythms emergence in neural microcircuits// Chaos, 2009, vol. 19, P. 015107.
4. M.A. Komarov, G. V. Osipov, J.A.K. Suykens. Sequentially activated groups in neural networks// Europhys. Lett, 2009, vol. 86, P. 60006.
5. M.A. Komarov, G.V. Osipov, J.A.K. Suykens. Variety of synchronous regimes in neuronal ensembles// Chaos, 2008, vol. 13, P. 037106.
6. М.А. Комаров, Г.В. Осипов. Генерация медленных ритмов и последовательная активность в сетях нейроноподобных осцилляторов// Изв. ВУЗов Прикладная Нелинейная Динамика, 2010, т. 18, № 5, С. 18.
7. Т.А. Леванова, М.А. Комаров, Е.Ю. Кадина, Г.В. Осипов. Структуры последователной активности в нейронных сетях со случайными связями// Вестник ННГУ, 2010, том 2, №1 , С. 131.
8. M.A. Komarov, G.V. Osipov. Sequential activity in ensembles of nonlinear oscillators// Proceedings of the 458th WE-Heraeus-Seminar "SYNCLINE 2010: Synchronization in Complex Networks", 2010.
9. M.A. Komarov, G.V. Osipov. Synchronous sequence generation in oscillatory ensembles// International Symposium on "Complex Dynamical Systems and Applications", Digha, India, 2009.
10. M.A. Komarov, G.V. Osipov, J.A.K. Suykens. Transient dynamics in the network of Hodgkin-Huxley neurons// Proceedings of 17th International Workshop on Nonlinear Dynamics of Electronic Systems, 2009.
11. M.A. Komarov, G.V. Osipov. Emergence of Slow Rhythms in Neural Microcircuit: Bifurcations and Stability// Proceedings of 17th International Workshop on Nonlinear Dynamics of Electronic Systems, 2009.
12. M.A. Komarov, G.V. Osipov. Sequential synchronous activity in neural networks// International workshop on nonlinear dynamics in biological systems and soft-matter biophysics, 2008.
13. M.A. Komarov, G.V. Osipov. Synchronous sequence generation in neuronal ensembles// Proceedings of international symposium "Topical problems of nonlinear wave physics", 2008.
14. M.A. Komarov, G.V. Osipov, J. Kurths. Connectivity induced multistability in ensembles of neuron-like oscillators// Proceedings of 3rd Interna-

tional IEEE Scientific Conference on Physics and control (Physcon 2007), September 3rd-7th 2007 at the University of Potsdam, Germany, 2007.
15. M.A. Komaorv, G.V. Osipov. Variety of synchronous states in ensembles of neuron-like oscillators// International symposium "Topical problems of biophotonics", 2007.
16. М.А. Комаров, Г.В. Осипов. Исследование динамики нейроноподобных элементов// Труды XI научной конференции по радиофизике, ННГУ, 2007.
17. М. А. Комаров, А.С. Корнеев, А.К. Крюков, Г.В. Осипов. Численное моделирование динамики ансамблей нейроноподобных элементов на многопроцессорном комплексе с использованием средств MPI// Материалы седьмой международной конференции-семинара "Высокопроизводительные вычисления на кластерных системах", 2007, С. 376-381.
18. М.А. Комаров, Г.В. Осипов. Коллективные эффекты нейроноподобных элементов// В книге: Итоговая научная конференция ВМК и мехмата, 2007, СС. 217-219.
19. М.А. Комаров, Г.В. Осипов. Коллективная динамика в нейронных ансамблях// Тезисы докладов конференции молодых ученых "Фундаментальные и прикладные задачи нелинейной физики" 2008, С. 82-83.

Оглавление диссертации

Введение
Глава 1. Гетероклинические последовательности в осцилляторных моделях нейронной активности
1.1. Исследование феноменологической модели
1.2. Образование гетероклинических контуров и последовательной активности в более детализированных моделях
1.3. Выводы
Глава 2. Исследование образования последовательной кластерной активности
2.1. Введение
2.2. Изолированный нейроноподобный осциллятор
2.3. Модель синаптического взаимодействия и конфигурация связей
2.4. Количество функциональных структур в сетях со случайными связями
2.5. Результаты численного моделирования
2.6. Выводы
Глава 3. Последовательная синхронная активность
3.1. Базовая модель нерезонансно взаимодействующих осцилляторов
3.2. Случай двух взаимодействующих популяций
3.3. Активность сети из трех и более взаимодействующих популяций
3.4. Выводы
Заключение
Литература
Список работ по диссертации
Приложение