
ТЕОРИЯ КОЛЕБАНИЙ

**СИНХРОНИЗАЦИЯ СПАЙКОВ И БЕРСТОВ
В АНСАМБЛЯХ НЕЙРОНОВ ХУБЕРА–БРАУНА**
Н.В. Копейкин, Г.В. Осипов
Нижегородский госуниверситет

Динамические модели нейронных систем и мозга используются уже более полувека. Нервная система – умело организованное образование, опирающееся на сенсорные сигналы; её динамическое моделирование позволит понять, как происходят преобразования временной информации в памяти человека и его органах чувств. Синхронизация является центральным механизмом для нейронно-информационных процессов, которые осуществляют связь между различными областями мозга. Исследование синхронизации в больших ансамблях нейронов представляет существенную проблему, т.к. нет достаточных знаний в этой области, и лишь наличие основных эффектов дает нам некоторую информацию.

Для численного моделирования процессов, происходящих в нейроне, была использована модель типа Ходжкина–Хаксли, предложенная Брауном. В отличие от классической модели, нейроны в модели Хубера–Брауна температурно-зависимые, что дало нам возможность получить все известные режимы, которые наблюдались в экспериментах. Взаимодействие в ансамблях нейронов осуществлялось посредством электрической (разностной) связи.

Уравнения для одного элемента цепочки модели Хубера–Брауна имеют вид:

$$C_m \frac{dV_j}{dt} = -I_{d_j} - I_{r_j} - I_{sd_j} - I_{sr_j} + d(V_{j-1} + V_{j+1} - V_j),$$

$$I_{k_j} = g_{k_j} a_{k_j}(V_j - V_{k_j}),$$

$$a_{k\infty_j} = 1/(1 + \exp(-S_k(V - V_{0k}))),$$

$$a_{d_j} = a_{d\infty_j},$$

$$\dot{a}_{r_j} = (a_{r\infty_j} - a_{r_j})/\tau_r,$$

$$\dot{a}_{sd_j} = (a_{sd\infty_j} - a_{sd_j})/\tau_{sd}, \quad \dot{a}_{sr_j} = (-\eta I_{sd_j} - ka_{sr_j})/\tau_{sr},$$

$$k = d, r, sd, sr,$$

$$j = 1 \dots N.$$

Здесь d – величина электрической связи.

Была рассмотрена цепочка из ста элементов с различными режимами активности: регулярные спайки, хаотические спайки, регулярные бёрсты и хаотические бёрсты. На рис. 1 и рис. 2 представлены диаграммы зависимости средней длительности межспайковых интервалов (ISI) для каждого элемента от величины связи в случае линейного распределения параметра проводимости для регулярных спайков и случайного распределения для хаотических спайков соответственно. Как видно, в

первом случае при увеличении силы связи происходит переход к кластерной синхронизации, а потом к глобальной. Для хаотических спайков на фоне уменьшения длительности межспайковых интервалов по ансамблю происходит безкластерный переход к глобальной синхронизации.

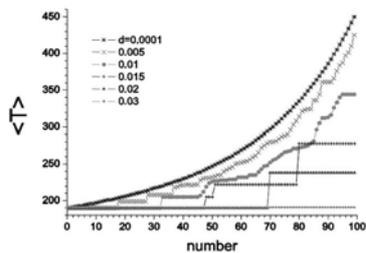


Рис. 1. Зависимости ISI от величины связи для регулярных спайков

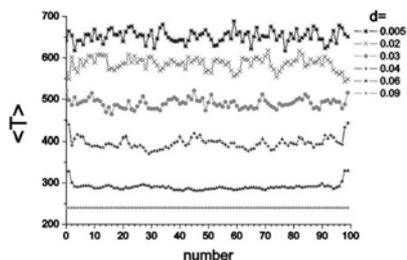


Рис. 2. Зависимости ISI от величины связи для хаотических спайков

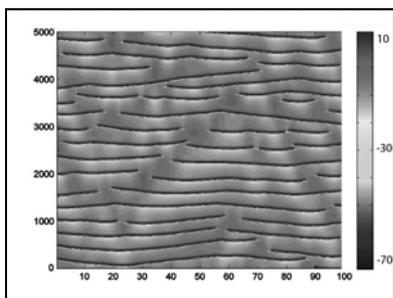


Рис. 3. Пространственно-временная диаграмма спайковой активности

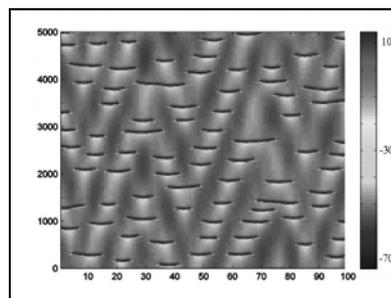


Рис. 4. Пространственно-временная диаграмма бёрстовой активности

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 05-02-19815, 05-02-90567, 06-02-16596).

- [1] Rabinovich M.I., Varona P., Selverston A.I., Abarbanel H.D.I. // *Rev. Modern Phys.* 2006. V.78. P.1213.
- [2] Braun H.A., Voigt K., Huber K.// *BioSystem* 71. 2003. P.39.
- [3] Braun H.A., Sosnovtseva O.V., Postnova S.D., Mosekilde E. // *Fluctuation Noise Lett.* 2004. V.4, No.3.
- [4] Feudel U., Neiman A., Pei X., Wojtenek W., Braun H., Huber M., Moss F. // *Chaos.* 2000. V.10, No.1. P.231.

ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ НЕЙРОНОПОДОБНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ**М.А. Комаров, Г.В. Осипов***Нижегородский госуниверситет*

В данной работе исследуется модель берст-активных нейронов виноградной улитки (*Helix pomatia*) [1]. Динамика нейрона описывается системой типа Ходжкина–Хаксли из восьми дифференциальных уравнений в форме Коши. Модель способна воспроизводить различные типы активностей, присущие реальным биологическим нейронам:

- ✓ периодические спайки;
- ✓ хаотические спайки;
- ✓ периодические берсты;
- ✓ хаотические берсты;
- ✓ режим осцилляторной смерти.

Аналитическое и экспериментальное исследование показало, что данная модель является мультистабильной, кроме аттракторов, соответствующих осцилляторным режимам, существует устойчивое состояние равновесия. Режим, когда система находится в данном состоянии равновесия, мы называем режимом осцилляторной смерти.

Также нами были рассмотрены два связанных нейрона в случае электрической синаптической связи. Параметром в этой серии экспериментов была взята сила электрической связи (d). Были получены следующие эффекты:

- ✓ коллективная генерация синхронных берстов элементами, которые изначально находились в режиме периодических спайков, причем переход к берстовому режиму осуществлялся через область хаотического движения;
- ✓ наличие синфазной и противофазной синхронизации спайков;
- ✓ мультистабильность, т.е. сосуществование различных осцилляторных режимов при одних и тех же параметрах;
- ✓ взаимное подавление осцилляций нейронов (переход в устойчивое состояние равновесия) в результате взаимодействия.

Далее была рассмотрена цепочка периодических спайковых элементов в случае электрической, химической возбуждающей и химической ингибиторной связей [2]. На иллюстрациях представлены пространственно-временные диаграммы цепочки, на которых можно видеть эффект коллективной генерации берстов, режим осцилляторного вымирания, а также режим противофазной берстовой синхронизации в случае химической ингибиторной связи.

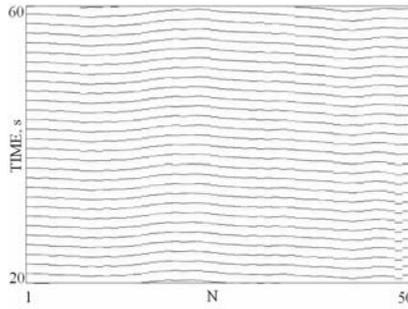


Рис. 1. Спайковая активность ($d=0.01$).
Химическая возбуждающая связь

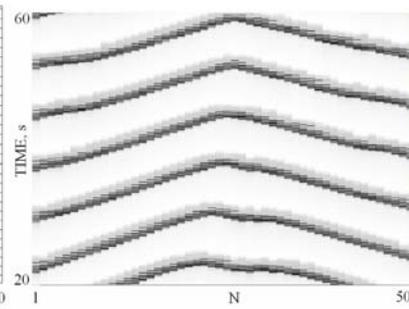


Рис. 2. Генерация берстов ($d=0.05$).
Химическая возбуждающая связь

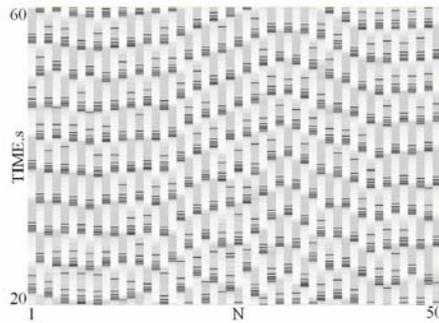


Рис. 3. Противофазовые берсты ($d=0.07$).
Химическая ингибиторная связь

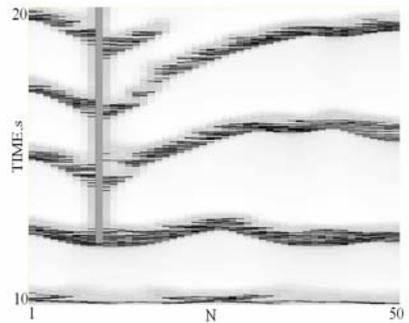


Рис. 4. Режим осцилляторного
вымирания (сплошная серая линия).
Электрическая связь ($d=0.05$)

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 05-02-19815, 05-02-90567, 06-02-16596).

- [1] Komendantov A.O., Kononenko N.I. // J. Theor. Biol. 1996. V.183. P.219.
[2] Destexhe A., Mainen Z. F., Sejnowski T. J. // J. Comput. Neurosci. 1994. V.1. P.195.

МУЛЬТИСТАБИЛЬНОСТЬ СИНХРОННЫХ РЕЖИМОВ В ЦЕПОЧКАХ СВЯЗАННЫХ ОСЦИЛЛЯТОРОВ

А.К. Крюков, Г.В. Осипов

Нижегородский госуниверситет

Анализируется коллективное поведение ансамблей связанных осцилляторов, и рассматривается ряд вопросов, связанных с существованием синхронных режимов. Показано, что в цепочке из $N > 2$ элементов возможно существование не менее 2^{N-1}

синхронных режимов. Кроме того, численно получено, что при малых значениях параметра связи синхронизация носит кластерный характер.

В данной работе в качестве модели осциллятора рассматриваются модели Бонхоффера–Ван дер Поля и Гинзбурга–Ландау.

Сначала был рассмотрен случай, когда мультистабильность синхронных режимов обусловлена особенностями индивидуальной динамики элементов. Примером этого является модель Бонхоффера–Ван дер Поля. В системе двух таких связанных элементов при некоторых фиксированных значениях параметров существует два предельных цикла, соответствующих синфазному и противофазному синхронным режимам. Теоретически доказано, что при слабой связи оба эти режима устойчивы. Численно было получено, что после того как величина связи преодолевает некое пороговое значение, противофазный режим становится неустойчивым и устанавливается синфазный режим.

Далее был рассмотрен случай трех связанных элементов Бонхоффера–Ван дер Поля. В этой цепочке были найдены четыре синхронных режима: синфазный режим и три смешанных режима, при которых два элемента колеблются синфазно, а оставшийся – в противофазе с ними.

Для исследования синхронизации в больших ансамблях элементов нами была рассмотрена цепочка из 50 элементов Бонхоффера–Ван дер Поля. Полученные результаты позволяют утверждать, что в цепочке из N связанных элементов возможно существование 2^{N-1} различных режимов глобальной синхронизации. В численном эксперименте было найдено несколько таких режимов.

В численном эксперименте получено, что установление режима глобальной синхронизации при малой связи происходит через формирование кластеров синхронизации. То есть существуют группы синхронно колеблющихся соседних элементов – кластеры. Количество кластеров уменьшается с увеличением значения параметра связи.

Далее был рассмотрен случай, когда мультистабильность синхронных режимов обусловлена сложной связью между элементами. Примером этого является модель Гинзбурга–Ландау.

Результаты, полученные при исследованиях мультистабильности синхронных режимов в цепочке N связанных элементов, позволяют утверждать (как и в случае модели Бонхоффера–Ван дер Поля) существование 2^{N-1} режимов глобальной синхронизации при некоторых значениях параметров.

При слабой связи для поведения в системе характерна кластерная синхронизация. Таким образом, в цепочке N связанных осцилляторов (модели Бонхоффера–Ван дер Поля или Гинзбурга–Ландау) возможно существование 2^{N-1} различных устойчивых режимов глобальной синхронизации при одних и тех же значениях параметров. Это было численно подтверждено для $N=3$.

При малой связи между элементами синхронизация носит кластерный характер.

[1] Bonhoeffer K.F. // Naturwissenschaften. 1953. No.40. P.301.

[2] Пиковский А.С., Розенблюм М.Г., Куртс Ю. Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. М.: Техносфера, 2003.

- [3] Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука, 1975.

ЭВОЛЮЦИЯ СОЛНЕЧНОЙ СИСТЕМЫ НА ИНТЕРВАЛЕ ВРЕМЕНИ ШЕСТЬ МИЛЛИАРДОВ ЛЕТ

В.В. Петров

Нижегородский госуниверситет

В работе численно исследована эволюция орбит планет Солнечной системы на временном промежутке 6 млрд. лет. В основу расчетов положены уравнения интервальной динамики [1, 2], полученные путем квантования пространственного и временного континуума и интервалов динамических переменных системы. Физической предпосылкой такого квантования является свойство ограниченности разрешающей способности измерительных средств опыта.

С уникальными последствиями процедуры квантования физики столкнулись еще в начале XX века. Вспомним квантование энергии фотонов, предложенное Планком и позволившее решить казавшуюся неразрешимой проблему ультрафиолетовой катастрофы, или квантование энергии электрона на боровской орбите, в результате которого устранялось его падение на ядро.

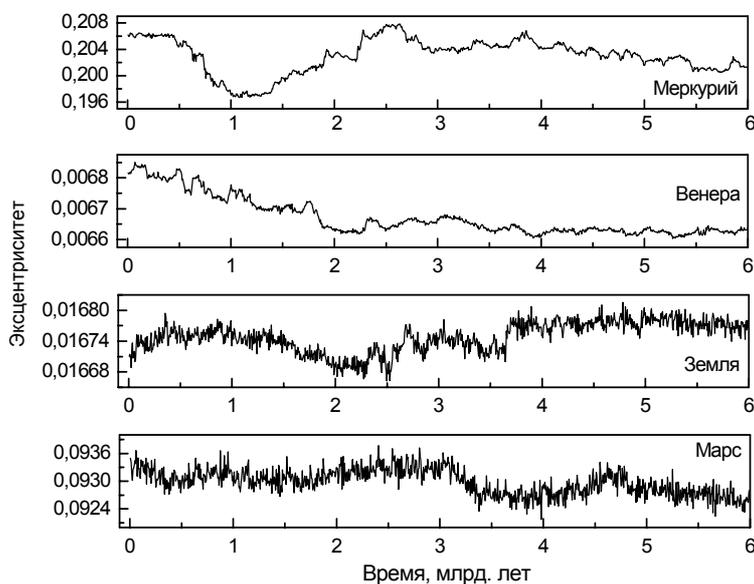


Рис.

Квантование движения, предложенное в [1], сообщило интервалам переменных уникальное свойство – *не уширяться*. В итоге был получен алгоритм, свободный от эффекта накопления ошибки округления. Благодаря этому свойству, а также простоте по сравнению с классическим подходом, удалось привести планетную систему к 6-миллиардной отметке, успешно проделав при этом путь в 400 миллиардов итераций.

На основе проведенных вычислений были получены временные зависимости максимумов эксцентриситетов и наклонов орбит планет. Для эксцентриситетов внутренних планет эти зависимости приведены на рисунке.

Полученные зависимости позволяют сделать вывод об устойчивости движения как внешних, так и внутренних планет при том, что движение носит нерегулярный характер. Для внешних планет этот вывод подтверждает уже известный результат [3, 4]. Для внутренних планет сравнение можно провести лишь с результатами работ Ж. Ласкара [5, 6], в которых, благодаря использованию усредненной модели движения, удалось провести интегрирование на временах в десятки миллиардов лет. Согласно такой модели, планеты земной группы находятся на границе устойчивости, а для Меркурия размах хаотического дрейфа эксцентриситета и наклона орбиты настолько велик, что существует вероятность его столкновения с Венерой.

Результаты настоящей работы не подтверждают подобного сценария (см. рисунок) и, в целом, свидетельствуют о небольшой изменчивости орбит.

- [1] Петров В.В. // Физическая мысль России. 2000, №2. С. 15.
- [2] Петров В.В. // Астрономический вестник. 2004. Т.38, №5. С. 462.
- [3] Kinoshita H., Nakai H. // Earth, Moon, and Planets. 1996. V.72. P.165.
- [4] Ito T., Tanikawa K. // Pros. 32nd Symp. Celest. Mech. Hayama, Kanagawa, Japan. 2000. P.47.
- [5] Laskar J. // Astron. Astrophys. 1994. V.287. P. L9–L12.
- [6] Laskar J. // Celest. Mech. Dyn. Astron. 1996. V.64, No.2. P.115.

СИНХРОНИЗАЦИЯ В СЕТЯХ КЛЕТОК СЕРДЕЧНОЙ МЫШЦЫ

Г.В. Осипов, В.С. Петров

Нижегородский госуниверситет

Клетки сердечной мышцы по характеру своей динамики могут быть разделены на две группы: автоколебательные (также называемые водителями ритма или пейсмейкерами) и возбудимые. Мы рассмотрели некоторые аспекты динамики таких клеток, основываясь на математической модели Луо–Руди мембранного потенциала. Согласно использованному в данной модели формализму Ходжкина–Хаксли [1] изменение потенциала мембраны определяется соотношением:

$$\frac{dV}{dt} = -\frac{1}{C}(I_{ionic} + I_{ext}), \quad (1)$$

где I_{ionic} – сумма шести ионных токов, протекающих через мембрану, а I_{ext} – постоянный внешний ток, величина которого (при прочих равных условиях) определяет характер динамики клетки, перевода ее из автоколебательного состояния в возбужденное и наоборот [2].

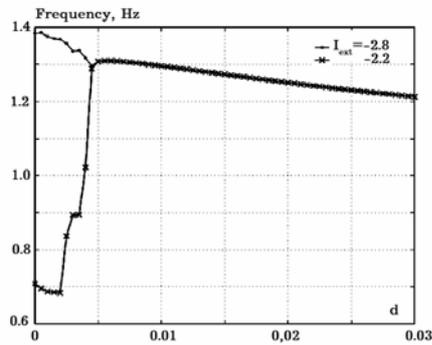


Рис. 1

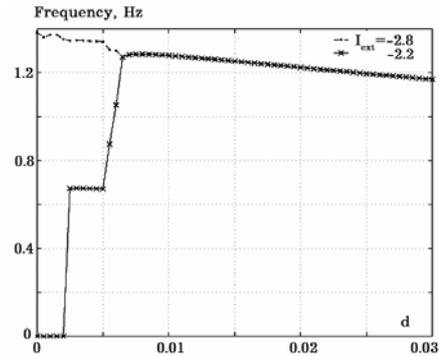


Рис. 2

Соотношение (1) в сумме с семью нелинейными обыкновенными дифференциальными уравнениями для параметров, определяющих величины ионных токов, полностью описывают динамику клетки.

Исследование проводилось в три этапа: изучение динамики двух связанных клеток, цепочек и двумерных решеток подобных осцилляторов.

В первом случае были получены зависимости частот осцилляторов от величины коэффициента диффузионной электрической связи. Они приведены на рисунках 1 и 2, где показано взаимодействие двух пейсмейкеров и пейсмейкера с возбужденной клеткой соответственно.

Из рисунков видно, что с увеличением параметра связи d наступает синхронный режим. На рис. 2 следует также отметить существование режима синхронизации 1:2.

Далее была рассмотрена цепочка из тридцати элементов, из которых два – автоколебательные клетки, расположенные по краям и имеющие разные величины I_{ext} , а остальные возбуждаемые. На рисунке 3 изображены частоты всех клеток в зависимости от d . Здесь можно видеть, как с увеличением параметра связи возбуждаемые клетки сна-

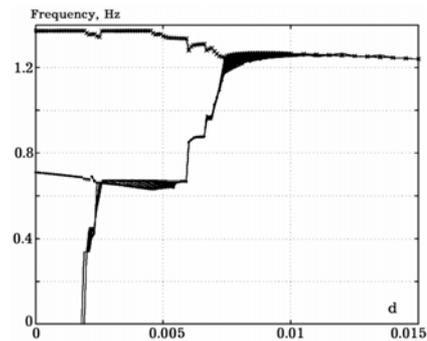


Рис. 3

чала приходят в режим синхронизации с более низкочастотным водителем ритма, а затем «затягиваются» вторым пейсмейкером, проходя при этом через режимы синхронизации 1:2 и 2:3.

На рисунке 4 показан пример образования кластерной синхронизации в подобной цепочке. Здесь значения I_{ext} для первого и последнего элементов выбирались равными -2.8 и -2.7 соответственно.

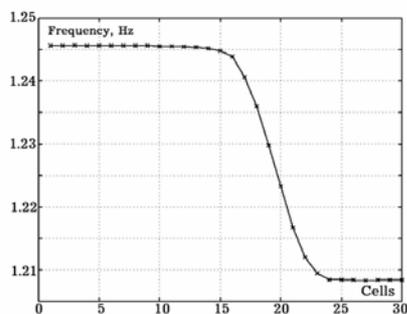


Рис. 4

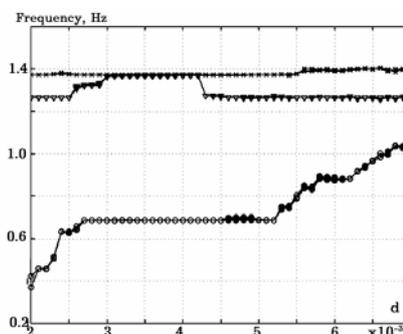


Рис. 5

Рисунок 5 иллюстрирует эффект взаимодействия пейсмейкеров через возбудимую среду. Здесь изображены частоты элементов структуры, состоящей из двух кластеров (по 12 автоколебательных клеток в каждом), разделенных шестью возбудимыми клетками. Видно, что для диапазона $d=0.003\div 0.00425$ кластер высокочастотных пейсмейкеров «затянул» другую группу автоколебательных клеток, при этом шесть возбудимых клеток находятся в режиме синхронизации 2:1.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 05-02-19815, 05-02-90567, 06-02-16596).

[1] Hodgkin A.L., Huxley A.F. // J. Physiol. Lond. 1952. P.2.

[2] Luo C. H. and Rudy Y. // Circ. Res. 1991. P.2.

УПРАВЛЕНИЕ ПЕРЕХОДАМИ МЕЖДУ СИНХРОННЫМИ И АСИНХРОННЫМИ РЕЖИМАМИ В АНСАМБЛЯХ СВЯЗАННЫХ ОСЦИЛЛЯТОРОВ

А.С. Корнеев, Г.В. Осипов

Нижегородский госуниверситет

Синхронные и асинхронные режимы в ансамблях связанных осцилляторов являются ответственными за многие жизненно важные процессы, например в нейронных системах синхронизация и десинхронизация является центральным механизмом обработки информации нейронами в различных областях мозга, отвечает за

связывание (binding) различных черт в единые образы, служит для интеграции и координации информации, лежащей в основе управления движениями, поддерживает такие жизненно важные ритмы, как дыхание, ответственна за генерацию тремора, играет важную роль в таких заболеваниях, как эпилепсия и т.п. Поэтому управление переходами между синхронными и асинхронными режимами в ансамблях связанных осцилляторов является достаточно важной задачей для различных областей науки и техники. Один из способов управления рассмотрен ниже.

Осцилляторы в ансамблях могут быть связаны между собой различными способами, например диффузионной, химической или обратной связью. Мы рассмотрим вариант диффузионной (разностной) и обратной связи (feedback control).

Для цепочки осцилляторов Пуанкаре уравнения выглядят следующим образом:

$$\begin{aligned}\dot{x}_j &= -(\alpha_j u_j + \omega_j) y_j - \lambda(x_j^2 + y_j^2 - 1)x_j + d(x_{j+1} - 2x_j + x_{j-1}), \\ \dot{y}_j &= (\alpha_j u_j + \omega_j) x_j - \lambda(x_j^2 + y_j^2 - 1)y_j, \\ \dot{u}_j &= -u_j + \beta_{j+1} x_j y_{j+1} + \beta_{j-1} x_j y_{j-1}, \\ j &= 1 \dots N.\end{aligned}$$

Здесь α , β , u отвечают за обратную связь, d – величина разностной связи, λ – параметр осциллятора Пуанкаре.

Решая данную систему аналитически, можно получить условие существования синхронного режима:

$$\left| \frac{\Delta N^2}{8(\alpha_{new} + d_{new})} \right| < 1,$$

где $\alpha_{new} = 0.5\alpha\beta$, $d_{new} = 0.5d$, Δ – разница частот между соседними осцилляторами (в случае линейного распределения частот).

Таким образом, можно управлять переходами между синхронными и асинхронными режимами, зафиксировав одну связь и варьируя другую. Следует заметить, что коэффициент обратной связи α может быть как отрицательным, так и положительным, в то время как диффузионная связь d принимает лишь положительные значения.

Для иллюстрации управления переходами между синхронным и асинхронным режимами приводим результаты численного эксперимента (рис. 1, 2).

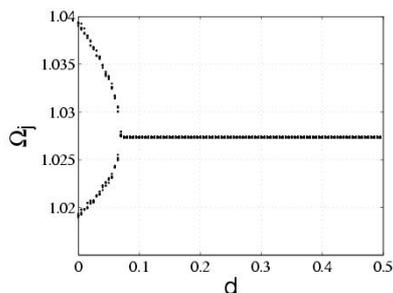


Рис. 1

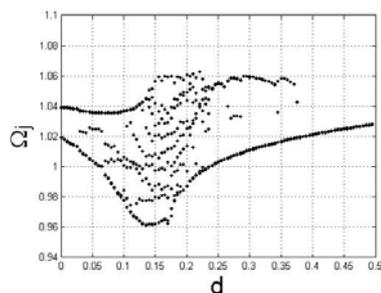


Рис. 2

На рис. 1, 2 приведены средние частоты осцилляторов в зависимости от параметра диффузионной связи d . Число осцилляторов в цепочке $N=10$, частота первого элемента $\omega_1=0.98$, разность частот $\Delta=0.01$. На рис. 1 $\alpha=0.2$ и синхронизация наступает при $d=0.075$, а на рис. 2 $\alpha=-0.2$ и синхронизация уже при $d=0.38$. Таким образом, для одних и тех же значений диффузионной связи может существовать как синхронный, так и асинхронный режим, в зависимости от величины обратной связи.

Аналогичная ситуация наблюдается и при изменении параметра обратной связи для разных фиксированных d (рис. 3, 4).

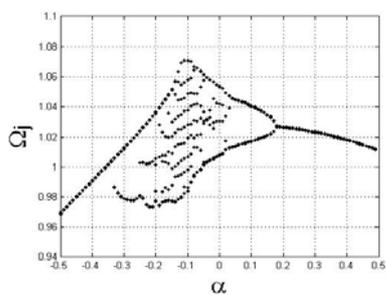


Рис. 3

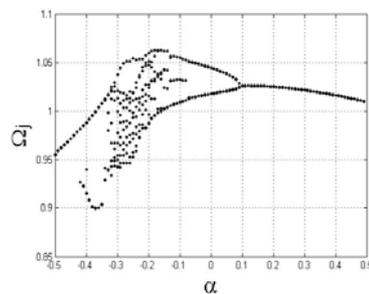


Рис. 4

Здесь параметры системы те же, что и в предыдущем случае, но меняется величина обратной связи α . Диффузионная связь: рис. 3 – $d=0.1$, рис. 4 – $d=0.2$.

Кроме всего, следует отметить, что данный принцип управления работает не только на осцилляторах Пуанкаре, но и в ансамблях релаксационных осцилляторов, в частности осцилляторов Бонхоффера–Ван-дер-Поля.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 05-02-19815, 05-02-90567, 06-02-16596).

**ПОДАВЛЕНИЕ СПИРАЛЬНОГО ХАОСА
В МОДЕЛИ СЕРДЕЧНОЙ МЫШЦЫ
С ПОМОЩЬЮ ЛОКАЛИЗОВАННОГО ПЕРИОДИЧЕСКОГО СИГНАЛА**

Л.С. Аверьянова¹⁾, Г.В. Осипов¹⁾, С.К. Чан²⁾

¹⁾*Нижегородский госуниверситет*

²⁾*Институт физики, Тайпей (Тайвань)*

Сердце является динамической системой: происходящие в нем процессы могут быть описаны как эволюция некоторых переменных состояний – электрических мембранных потенциалов, проводимостей ионных каналов, ионных токов. Упрощенно сердечную ткань можно рассматривать как среду, состоящую из автоколебательных и возбудимых элементов-клеток. В работе изучается возможность подавления спирального хаоса с помощью комбинированного воздействия в виде слабых постоянного и локализованного переменного электрических токов.

В настоящее время считается общепринятым, что при одной из аритмий – тахикардии – в сердечной мышце, а следовательно, и в ее модели, появляется вращающаяся вокруг себя волна – спиральная волна. Частота ее вращения выше частоты нормального следования импульсов возбуждения. Результат – учащенное сердцебиение. При определенных условиях спиральная волна становится неустойчивой и разрушается на несколько спиральных волн; в модели наблюдается сложная пространственно-временная динамика – спиральный хаос.

Поведение сердца становится беспорядочным – возникает фибрилляция [1]. Сейчас в медицине существует единственный способ подавления фибрилляций – воздействие электрическим током. Предлагается альтернативный способ подавления с помощью высокочастотного сигнала малой амплитуды при одновременной подаче слабого постоянного сигнала.

Для моделирования процессов, происходящих в сердечной мышце, использовалась модель электрической активности сердечных клеток Луо–Руди [2]. Динамика изменения мембранного потенциала описывается дифференциальным уравнением:

$$C_m dV / dt = -(I_i + I_{st} + I_{ext}) + C_m D \nabla^2 V .$$

Когда значение тока I_{ext} достигает 2.21, клетка становится автоколебательной

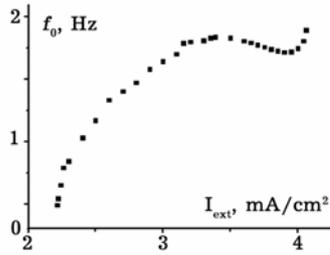


Рис. 1

(на рис. 1 приведена зависимость собственных частот клетки от постоянного тока I_{ext}). Возможно получение либо эффекта синхронизации для автоколебательных элементов, либо вынужденной синхронизации для возбудимых элементов. Также использовалось правило, что частота воздействия должна быть как можно больше частоты спиральных волн в среде. В качестве высокочастотной волны для подавления спиральных волн предполагается инициирование концентрических волн, следующих из

точки приложения внешнего сигнала [1]. Появляется задача получения отклика среды с высокой частотой, достаточной для подавления спирального хаоса.

Периодическое воздействие подавалось на один элемент с амплитудами $A = 2, 5, 10$ и на первый элемент цепочки из 10 элементов ($A=10, 30, 50$). Пример отклика последнего элемента цепочки (выходные частоты в зависимости от входных) приведен на рис. 2 (амплитуда $A=30$). Видно наличие областей бистабильности, что являлось причиной прошлых неудач при попытках подавления спирального хаоса.

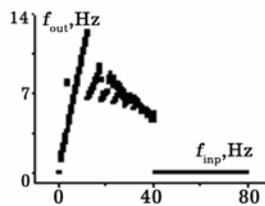


Рис. 2

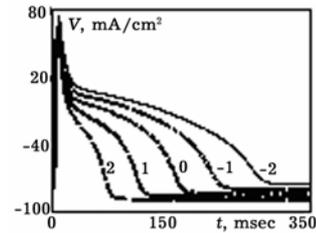


Рис. 3

Предлагается подавать одновременно постоянный ток малой амплитуды, что приводит к уменьшению длительности потенциала действия (APD), следовательно, делает попытки подавления хаоса более успешными (на рис. 3 приведена зависимость потенциала действия от значений тока I_{ext}).

Было показано, что положительные значения тока являются наилучшими для получения высокочастотного отклика.

Воздействие подавалось также на решетку 300 на 300 элементов (амплитуда $A=30$). Спиральный хаос был успешно подавлен в решетке при частотах воздействия (a) 0.15 и (b) 0.16 за 4.00 сек (на рис.4 представлена эволюция во времени мгновенных снимков распределения потенциала, периодическое воздействие подается в центральную область – нижний прямоугольник на рисунке).

Итак, было показано, что предложенный метод эффективен для подавления спирального хаоса. Наилучшие результаты получены для положительных значений тока I_{ext} .

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №№ 05-02-19815, 05-02-90567, 06-02-16596).

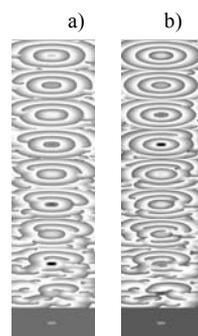


Рис. 4

[1] Stamp A.T., Osipov G.V., Collins J.J. // *Chaos*. 2002. V.12, No.3. P.931.

[2] Luo C.H., Rudy Y. // *Circ Res*. 1991. V.68. P.1501.

ОСЦИЛЛЯТОРНАЯ МОДЕЛЬ АССОЦИАТИВНОЙ ПАМЯТИ С ОДНОНАПРАВЛЕННЫМИ СВЯЗЯМИ

А.С. Пимашкин

Нижегородский госуниверситет

В работе рассматривается двухслойная архитектура ассоциативной памяти на осцилляторных сетях с однонаправленными промежуточными связями. Сеть способна хранить информацию в форме фазово-разделённых бинарных образов (синфазный и противофазный) [1]. Все элементы первого (входного) слоя, на вход которого подаётся распознаваемый зашумлённый или частично искажённый стимул, однонаправлено связаны со всеми элементами второго (управляющего) слоя. Величина связи рассчитывается по классическому правилу Хэбба для систем ассоциативной памяти [1–3]. Выходной (распознанный) образ также представляется в виде разности фаз на выходах фазовых осцилляторов второго слоя. Было показано, что система способна восстановить образы с искажениями или шумом, а также способна распознать образ по его уникальным и неповторяющимся характеристикам. Модель основывается на сети слабо связанных осцилляторов Курамото:

$$\left\{ \begin{array}{l} \varphi'_i = \sum_{j=1}^n s_{i,j} \sin(\varphi_j^0 - \varphi_i), \\ \cos \varphi_j^0 = \xi_j^0 = const, \\ \sin \varphi_j^0 = 0. \end{array} \right. \quad (1)$$

Предположим, что необходимо записать K бинарных образов, представляемых в виде $\xi^k = (\xi_1^k, \xi_2^k, \dots, \xi_N^k)$, $\xi_i^k = \pm 1$, $k=1, \dots, K$. Переменные φ_i описывают эволюцию элементов второго слоя, а φ_i^0 – постоянные входные фазы, определённые входным образом ξ^0 с фиксированными +1 или -1 компонентами. Коэффициенты связи $s_{i,j}$ определяются по правилу Хэбба. Из архитектуры следует, что элементы в рабочем слое не связаны между собой и находятся под постоянным воздействием входного слоя. Система (1) является градиентной, и её устойчивые состояния равновесия соответствуют минимуму функции энергии (Ляпунова). Было установлено, что эта функция для модели (1) может быть представлена в виде:

$$\Pi(\varphi_i) = \cos \varphi_i \sum_{k=1}^K \xi_i^k \frac{1}{N} [N - 2P_k], \quad (2)$$

где P_k – мера несоответствия (невязка) между k -м образом и входным. Функция энергии для каждого элемента имеет один минимум, означающий устойчивость фазы со значениями 0 или π , в зависимости от знака суммы в формуле (2). Из (2) следует, что информационная ёмкость для идеального распознавания ограничена величиной

$$K < 1 + \frac{N}{N - 2Q}, \quad (3)$$

где $Q = \min P_k$ – минимальное перекрытие между образами в запомненном наборе паттернов. Если набор образов отобран согласно некоторому базису или «алфавиту» при Q , стремящемся к $N/2$, то согласно (3) ёмкость может быть значительно увеличена. Фактически, это – выражение общего правила для сетей Хопфилда, где различаемые образы должны быть максимально далеки друг от друга.

Динамика второго слоя сети определена эффектом захвата фазы, который обеспечивает точные синфазные или противофазные колебания. Восстановленная конфигурация образа определяется функцией энергии (Ляпунова).



Рис. 1

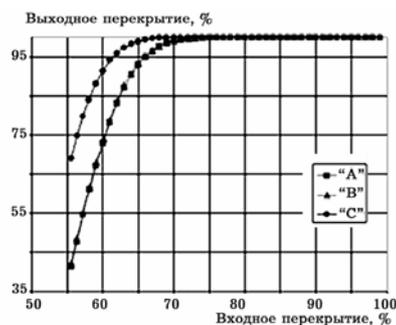


Рис. 2

Как видно из выражения для функции Ляпунова (2), энергия системы имеет один глобально устойчивый минимум, точно соответствующий при выполнении условия (3) одному из запомненных изображений, и при любых начальных условиях система (1) асимптотически стремится к этому состоянию. Отметим, что функция восстановления не зависит от начальных условий, следовательно, система может легко переключаться с одного образа на другой.

На рис. 1 представлен процесс распознавания зашумленного образа буквы «А» среди трех записанных образов «А», «В», «С». Фазы осцилляторов второго слоя эволюционируют согласно (2), восстанавливая искомый образ. Характеристики распознавания в зависимости от степени зашумленности входного образа изображены на рис. 2.

Работа поддержана грантом РФФИ (проект 05-02-17441).

- [1] Hoppensteadt F.C., Izhikevich E.M. // IEEE Trans. Neural Networks. 2000. V.11, No.3. P.734.
- [2] Hopfield J.J. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1982. V.79. P.2554.
- [3] Mikaelian A.L., Kryzhanovsky B.V., Koshelev V.N., Fonarev A. // Opt. Memory Neural Network. 2000. V.9, No.4. P.267.
- [4] Kazantsev V.B., Pimashkin A.S. // Phys. Rev. E. 2007 (submitted).

ЭФФЕКТИВНОСТЬ РАСПОЗНАВАНИЯ ИНФОРМАЦИИ В ДВУХСЛОЙНОЙ НЕЙРОНАЛЬНОЙ СЕТИ С РАЗРЕЖЕННЫМИ СВЯЗЯМИ

А.Ю. Симонов

Нижегородский госуниверситет

В последнее время одной из перспективных задач современной радиофизики является изучение принципов представления и обработки информации в мозге. Примером задачи, сформулированной в рамках данного направления, может послужить моделирование ассоциативной памяти и распознавания информации в се-

тях нейронных осцилляторов. Феномен ассоциативной памяти является ярким примером, иллюстрирующим, как нейронная система может эффективно запоминать информацию и восстанавливать её в случае предъявления соответствующего стимула [1, 2]. В данной работе рассматривается двухслойная нейроосцилляторная модель распознавания образов [3] на основе импульсных нейронных осцилляторов Ровата–Сельверстона [4]. Сеть способна хранить информацию (набор образов) в матрице реверсивных синаптических потенциалов, сформированной по модифицированному правилу Хебба:

$$V_{syn}^{ij} = a \left(\frac{1}{K} \sum_{k=1}^K \xi_i^k \xi_j^k \right) + b. \quad (1)$$

Допустим что дано K образов для запоминания: $\xi^k = (\xi_1^k, \xi_2^k, \dots, \xi_N^k)$, $\xi_i^k = \pm 1$, $k=1, \dots, K$, где ξ^k представляет собой k -й распознаваемый образ. Коэффициенты a и b подбираются таким образом, чтобы соответственно отобразить отрицательный и положительный отрезки значений суммы в выражении (1) на интервалы значений равновесных пресинаптических потенциалов, отвечающих за противофазную и синфазную синхронизацию.

Входное изображение задаёт реверсивные синаптические потенциалы на входном слое, вследствие чего все осцилляторы разбиваются на два кластера (со значениями мембранных потенциалов V_+ и V_-), синфазно и противофазно синхронизованных с сигналом, генерируемым опорным нейроном. С учётом этого можно записать выражение для суммарного синаптического тока элемента выходного слоя как

$$I_{syn}^i = \frac{g_{syn} \left(V^i - \frac{1}{M} \sum_{j=1}^M V_{syn}^{ij} \right)}{e \frac{V_+ - \theta_{syn}}{k_{syn}}} + \frac{g_{syn} \left(V^i - \frac{1}{N-M} \sum_{j=M+1}^N V_{syn}^{ij} \right)}{e \frac{V_- - \theta_{syn}}{k_{syn}}}, \quad (2)$$

где V_i – мембранный потенциал i -й клетки выходного слоя, M – количество белых ($\xi_j^0=1, j=1, \dots, M$) пикселей входного изображения ξ^0 , g_{syn} , θ_{syn} и k_{syn} – параметры синаптической связи модели Ровата–Сельверстона [4].

Следует отметить, что воздействие на каждый элемент выходного слоя происходит на удвоенной частоте. Следовательно, одно из слагаемых в выражении (2) для синаптического тока дублирует синхронизирующее воздействие другого. Будем учитывать действие только одного из этих слагаемых. Нетрудно показать, что определение состояния i -го нейрона выходного слоя сводится к вычислению суммы реверсивных синаптических потенциалов в выражении (2).

Подобно предлагаемым ранее осцилляторным системам распознавания, данная обладает ограниченной информационной ёмкостью. Установлено, что для выполнения условия идеального распознавания максимальное количество записанных в память образов K^{**} не должно превышать

$$K^{**} < 1 + \frac{M}{|M - 2Q|}, \quad (3)$$

где Q – минимальное из всех попарно вычисленных перекрытий (количественных мер несоответствия) между записанными образами.

Выполнение условия идеального распознавания зависит не только от записанных образов (минимального перекрытия между ними), но и от входного изображения, а именно от соотношения количества чёрных и белых пикселей в нём. Зависимость информационной ёмкости системы от количества пикселей одного цвета во входном изображении иллюстрирует рис. 1. Легко убедиться, что использование разреженных связей в ряде случаев (кроме закрашенной области рис. 1) даёт существенный выигрыш в информационной ёмкости. Попадания в закрашенную область можно избежать, выбирая цвет тех используемых пикселей, которых во входном изображении большинство.

Возможны случаи, когда записанный алфавит сформирован так, что $Q \rightarrow N/2$ (рис. 2). Тогда условие идеального распознавания выполняется при любом количестве записанных образов.

Подводя итоги, следует отметить, что в данной работе были получены условия эффективной работы системы распознавания. Выполнение этих условий зависит как от входного изображения, так и от образов, записанных в память системы.

Работа поддержана грантом РФФИ (проект 05-02-17441).

- [1] Hopfield J.J. // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1982. V.79, No.8. P.2554.
- [2] Nishikawa T., Hoppensteadt F.C., Lai Y.-C. // Physica D. 2004. V.197, No.1. P.134.
- [3] Kazantsev V.B., Pimashkin A.S. // Phys. Rev. E. 2007 (submitted).
- [4] Rowat P.F., Selverston A.I. // J. Neurophysiol. 1993. V.70, No.3. P.1030.

ЛОКАЛИЗОВАННЫЕ СТРУКТУРЫ АКТИВНОСТИ В КОЛЬЦЕВОЙ ЦЕПочКЕ НЕЛОКАЛЬНО СВЯЗАННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ФИТЦХЬЮ–НАГУМО

Ю.В. Ушаков, В.И. Некоркин

Нижегородский госуниверситет

Формирование локализованных структур или кластеров активности является характерным свойством многих нейронных систем. Например, такие структуры об-

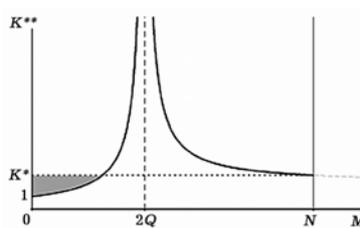


Рис. 1

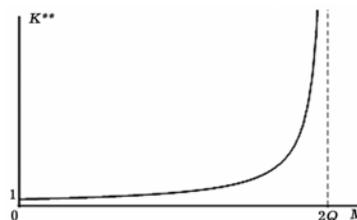


Рис. 2

разуются в оливо-мозжечковой системе [1] и связаны с различными функциями координации движений; отвечают за формирование так называемой краткосрочной памяти в ансамблях нейронов с последеполяризацией [2] и др. В некоторых системах структуры активности имеют [3, 4] форму одиночных пространственно локализованных областей (“bumps”). Исследованию динамических механизмов возникновения таких локализованных областей и посвящена данная работа.

Рассматривается система следующего вида:

$$\begin{cases} \varepsilon \dot{u}_i = f(u_i) - v_i, \\ \dot{v}_i = u_i + I_0 - I_i^{inj} - \left(c_0 s_i + \sum_{j=1}^3 c_j [s_{i-j} + s_{i+j}] \right), \\ \dot{s}_i = \alpha(1-s_i)H(u_i - u_{thrsh}) - \beta s_i H(u_{thrsh} - u_i), \\ i = 1, 2, \dots, N; \quad s_i(t) = s_{i+N}(t), \end{cases}$$

где $H(\xi)$ – функция Хевисайда, а $f(u) = u - \frac{u^3}{3}$.

Система моделирует ансамбль нейроноподобных элементов Фитцью–Нагумо, связанных синаптически. Переменная u_i

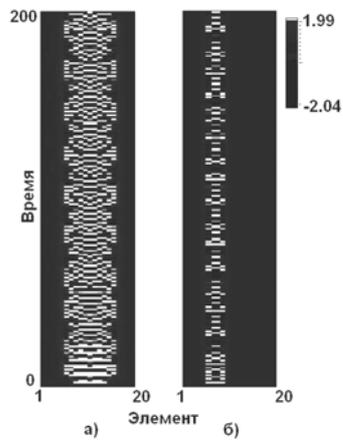


Рис. 1

описывает динамику мембраны потенциала i -го нейрона ансамбля, v_i – совокупное действие всех ионных токов, проходящих через мембрану, и отвечает за восстановление мембранного потенциала. Переменная s_i моделирует действие химического синапса (α и β – постоянные параметры, характеризующие темп изменения переменной s_i), а параметры c_j – величину связи с соседними элементами. Параметр I_0 контролирует уровень деполяризации мембраны, а I_i^{inj} описывает действие внешних входных сигналов на нейроны.

Путём численного моделирования установлена возможность существования в системе целого набора локализованных структур активности, отличающихся размерами и распределениями частот и фаз элементов. Две из возможных структур представлены на рис.1. Для формирования таких структур на несколько элементов ансамбля подавалось краткосрочное стимулирующее воздействие ($I_i^{inj} > 0$), а параметры связей удовлетворяли некоторым пороговым условиям.

Было дано качественное объяснение динамического механизма формирования одиночных локализованных структур.

Для локализованной структуры из четырёх элементов (рис. 1а) проведено исследование фазового пространства. Показано, что в этом случае локализованной структуре соответствует некоторое притягивающее множество.

Работа поддержана грантом РФФИ, проект №06-02-16137 и грантом НШ-7309.2006.2 программы Президента Российской Федерации для поддержки ведущих научных школ Российской Федерации.

- [1] Llinás R. I of the Vortex: From Neurons to Self. Cambridge: MIT Press, 2002.
 [2] Lisman Y.E., Idiart M.A.P. // Science. 2006. V.267. P.1512.
 [3] Amari S. // Biol. Cybern. 1977. V.27, No.2. P.77.
 [4] Rubin J., Bose A. // Network: Comput. Neural Syst. 2004. V.15. P.133.
 [5] Некоркин В.И., Артюхин Д.В. // Изв. вузов. ПНД. 2001. Т.9, №6. С.45.
 [6] Chow C.C., Coombes S. // SIAM J. Appl. Dyn. Systems. 2006. V.5, No.4. P.552.

ИЗУЧЕНИЕ ЧАСТОТНЫХ СВОЙСТВ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ

А.А. Головин

Нижегородский госуниверситет

При изучении колебательных процессов, аналоговых и дискретных сигналов широко применяются интегральные преобразования. Когда речь идет о дискретном сигнале и минимизации времени вычислений, целесообразным оказывается применение преобразования типа Уолша или Хаара [1]. Генетический текст может рассматриваться как случай последовательности дискретных сигналов. Ранее исследователями применялся анализ Фурье для оценки доли совпадения между длинными нуклеотидными последовательностями [2], там же приводится описание техники анализа последовательностей на основе преобразования Уолша для задач отыскания периодичности в символьных последовательностях.

Генетический текст представляет собой набор символов четырехбуквенного алфавита. Каждый символ соответствует нуклеотиду в молекуле ДНК. Нуклеотиды характеризуются наличием двойной (V_2) или тройной (V_3) водородной связи, а также пуриновым (Pu) либо пиримидиновым (Pi) основанием. В таблице наличие ортогональных признаков отмечено нулем либо единицей. Таким образом, каждый символ имеет два бинарных индикатора: по признаку основания (P) и по типу водородной связи (V) [3].

Нуклеотид	Pi	Pu	V_2	V_3	P	V
G (гуанин)	-	1	-	1	1	1
A (аденин)	-	1	0	-	1	0
C (цитозин)	0	-	-	1	0	1
T (тимин)	0	-	0	-	0	0

Преобразование Уолша последовательности $X = (x_0, x_1, \dots, x_{N-1})$, если N является степенью 2 ($N = 2^p$ для целого положительного p), задается равенством

$$\alpha_k = \frac{1}{N} \sum_{j=0}^{N-1} x_j w(k, j), \quad k = 0, 1, N-1. \quad (1)$$

Набор базисных функций определяется явно:

$$w(k, j) = (-1)^{\sum_{r=0}^{p-1} j_r (k_{p-r} + k_{p-r-1})}, \quad k = 0, 1, N-1. \quad (2)$$

Дискретное преобразование Уолша использовалось для поиска периодичностей в последовательностях ДНК. Имеется последовательность длины $N = 2^p$, записанная в виде A_0, A_1, \dots, A_{N-1} , где A_j – символ из алфавита $\{A, T, G, C\}$. Порождаем из неё две пары индикаторных последовательностей $\{x'_{ij}, j = 0, 1, \dots, N-1\}$ и $\{x''_{ij}, j = 0, 1, \dots, N-1\}$ для $i = 1, 2$. Положим

$$x'_{ij} = \begin{cases} 1, & A_j = \{A, G\}, \\ 0, & A_j = \{T, C\}, \end{cases} \quad x''_{ij} = \begin{cases} 1, & A_j = \{C, G\}, \\ 0, & A_j = \{T, A\}, \end{cases} \quad (3)$$

Для пар последовательностей x' и x'' получены преобразования Уолша. Частотный спектр $\{c_k, k = 0, 1, \dots, N-1\}$ определяется как $c_k = \alpha_{1k}^2 + \alpha_{2k}^2$.

На рисунках показан результат вычислительного эксперимента для фрагмента ДНК спейсерной области фага ФХ-174 из 128 символов.

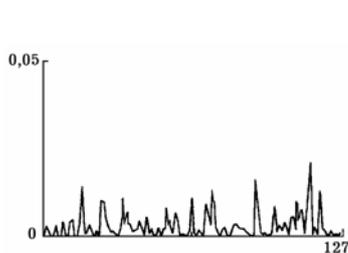


Рис. 1

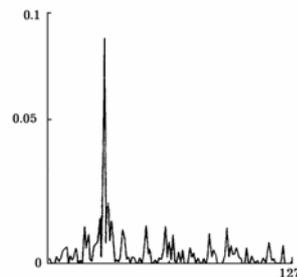


Рис. 2

На рис. 1 изображен частотный спектр последовательности, построенной по признаку водородных связей, на рис. 2 – по признаку основания. Выраженный пик около $k = 32$, на втором рисунке указывает на наличие периодичности длины 8. На первом рисунке частотный спектр менее четко выражен. Это говорит об отсутствии подобных закономерностей. Следовательно, примененный подход по разложению

нуклеотидной последовательности на две индикаторные дает возможность обнаруживать закономерности, скрытые при обычных исследованиях.

В данной работе рассматривалось только быстрое преобразование Уолша для последовательностей длины степени 2. Однако данный подход применим также к последовательностям длины, не кратным степени двойки.

- [1] Залманзон Л.А. Преобразование Фурье, Уолша, Хаара и их применение в управлении, связи и других областях. М.: Наука, 1989. 206 с.
- [2] Математические методы для анализа последовательностей ДНК / Ред. М.С. Уотермен. М.: Мир, 1999. 158 с.
- [3] Эйнгорин М.Я. // Вестник ННГУ им. Н.И. Лобачевского. Серия Математическое моделирование и оптимальное управление. 2004. Вып.1 (27). С. 274.

ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИЧЕСКИХ РЕЖИМОВ МОДЕЛИ НЕЙРОНА С ПОСЛЕДЕПОЛЯРИЗАЦИЕЙ

С.Ю. Кириллов, В.В. Клиньшов

Нижегородский госуниверситет

Рассмотрена динамическая модель нейрона с последеполяризацией. Последеполяризация (ПДП) – свойство нейрона, заключающееся в увеличении возбудимости мембраны нейрона после генерации им потенциала действия.

Для изучения автономного и неавтономного режимов работы системы использована модель нейрона с ПДП, предложенная в [1]. Модель представляет собой модифицированную систему Фитцхью–Нагумо, но, в отличие от классической, включает дополнительное уравнение для переменной w , за счет которой учитывается свойство ПДП:

$$\begin{cases} \varepsilon \frac{du}{dt} = v - f(u), \\ \frac{dv}{dt} = w - u + x(t), \\ \frac{dw}{dt} = -\beta w + \gamma [g(u) - p(w)] \end{cases} \quad (1)$$

В (1) переменная u описывает мембранный потенциал нейрона, v – так называемая восстанавливающаяся переменная, связанная с ионными токами, w характеризует возбудимость нейронной мембраны, $x(t)$ – внешний сигнал, функция $f(u)$ – кусочно-линейная функция кубического вида, $g(u)$ и $p(w)$ – пороговые функции.

Рассмотрена динамика системы (1) при $x(t)=0$. В системе существует единственное состояние равновесия – устойчивый узел, соответствующий состоянию покоя системы. Для изучения периодических движений системы построено одномерное точечное отображение Пуанкаре по методике, предложенной в [2]. Проведено

исследование этого отображения в зависимости от параметров β и γ . По результатам исследования построена бифуркационная диаграмма (рис. 1).

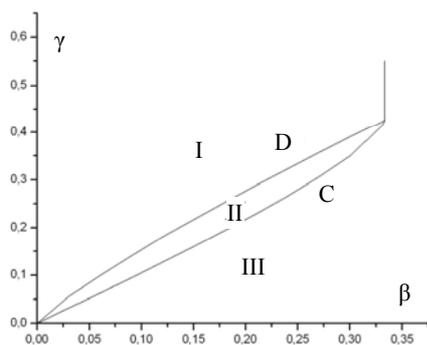


Рис. 1

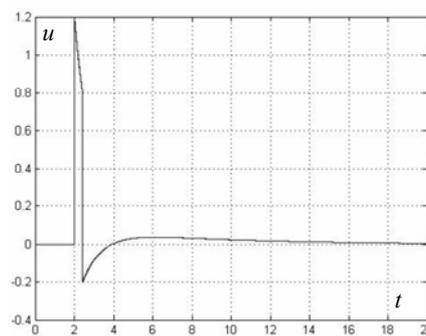


Рис. 2

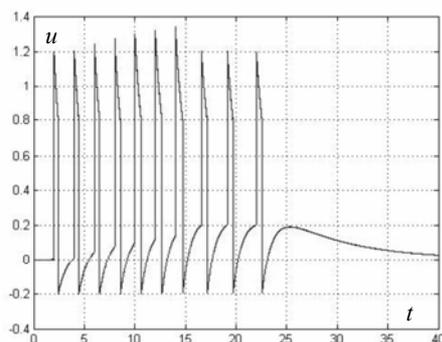


Рис. 3

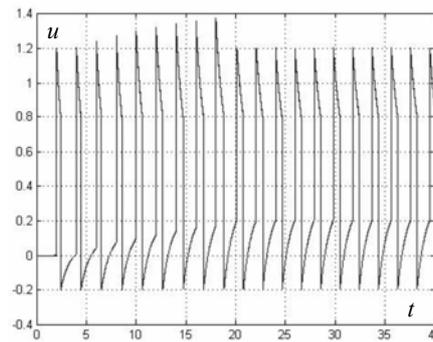


Рис. 4

Показано, что при увеличении γ в системе в результате бифуркации двукратного предельного цикла возникают устойчивый и неустойчивый предельный циклы (кривая C). При дальнейшем увеличении γ происходит исчезновение неустойчивого предельного цикла при его попадании на разрыв отображения (кривая D). В областях II и III система является бистабильной. В зависимости от начальных условий изображающая точка либо приходит в состояние равновесия, либо совершает релаксационные автоколебания.

Изучены отклики системы на внешнюю стимуляцию. В качестве внешнего сигнала $x(t)$ рассматривалась последовательность нескольких дельта-импульсов амплитуды V с периодом T

$$x(t) = V \sum_{k=1}^m \delta(t - kT). \quad (2)$$

Система изначально находилась в состоянии покоя. В зависимости от числа и амплитуды импульсов отклик системы может быть различным:

1. Генерация спайка (рис. 2).
2. Генерация бёрста (рис. 3).
3. Переход в автоколебательный режим (рис. 4).

Полученные выше режимы наблюдаются в реальных (живых) нейронах коры головного мозга и мозжечка.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты 05-02-17441, 06-02-16137) и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-7309.2006.2).

[1] Клиньшов В.В., Некоркин В.И. // Изв. вузов. Радиофизика. 2005. №3. С. 228.

[2] Баутин Н.Н., Леонтович Е.А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. М.: Наука, 1976. 420 с.

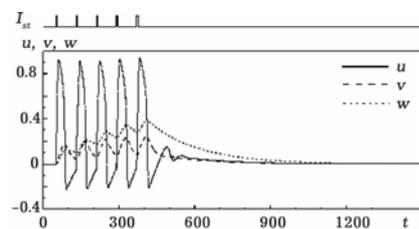
ПРОЦЕССЫ ГЕНЕРАЦИИ ВТОРИЧНЫХ СПАЙКОВ В ТРЕХМЕРНОЙ МОДЕЛИ НЕЙРОННОЙ АКТИВНОСТИ

Д.В. Касаткин

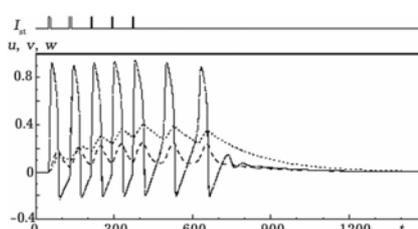
Институт прикладной физики РАН

Исследование динамики систем, моделирующих свойства нервных клеток, становится в последние годы одним из наиболее интенсивно развивающихся направлений современной нелинейной физики. Изучение таких моделей позволяет объяснить основные механизмы функционирования нейронных систем и имеет важное значение при разработке средств медицинской диагностики, обработки и передачи информации, робототехники с использованием принципов нейродинамики. Нервные клетки отличаются огромным разнообразием как по строению, так и по своим функциональным характеристикам [1]. В настоящей работе рассматривается один из видов нейронной активности – генерация вторичных спайков после внешнего воздействия в виде серии импульсов.

Этот процесс заключается в возможности генерации нервной клеткой одного или серии импульсов возбуждения в течение некоторого времени после прекращения внешнего воздействия на нейрон (рис. 1б).



(a)



(б)

Рис. 1

В качестве модели нейрона выберем модификацию известной модели Фитцхью–Нагумо, в которую добавлено третье уравнение, учитывающее изменение величины проводимости [2]:

$$\begin{aligned} \dot{u} &= f(u) - v + wI_s + I_{st}(t), \\ \dot{v} &= \varepsilon(u - rv), \\ \dot{w} &= k_s[\theta(u - u_T) - w]. \end{aligned} \quad (1)$$

Здесь u качественно описывает динамику мембранного потенциала нейрона, v – динамику трансмембранных ионных токов, wI_s – медленный внутренний ток клетки. Нелинейности $f(u)$ – кубического типа ($f(u)=u(u-a)(1-u)$, $0 < a < 1$); $\theta(u)$ – ступенчатая функция следующего вида $\theta(u)=0.5(1+th(c(u-u_T)))$. Параметры ε и k_s определяют временные масштабы протекающих процессов. Функция $I_{st}(t)$ описывает импульсный сигнал внешнего стимула.

Рассмотрена автономная динамика системы (1) при $I_{st}(t)=0$. В зависимости от параметров система может иметь от одного до трех состояний равновесия. В случае $k_s \ll 1$ система (1) имеет две быстрые и одну медленную переменную. С помощью теории релаксационных колебаний установлена структура фазового пространства рассматриваемой модели. Динамика системы (1) существенно зависит от характера движений, реализующихся при данных параметрах в быстрой подсистеме, определяемой первыми двумя уравнениями системы (1), в которую переменная $w=w^0=const$ входит как параметр. Наибольший интерес представляет случай, когда в фазовом пространстве быстрой подсистемы существует устойчивый предельный цикл, который в трехмерном фазовом пространстве системы (1) образует некоторую ограниченную двумерную поверхность. Таким образом, при задании начальных условий по $w^0(w_{min}, w_{max})$ траектория по быстрым движениям приходит к этой поверхности и затем, сделав по ней определенное количество витков, приходит либо на устойчивый предельный цикл, либо, дойдя до границы этой поверхности вдоль кривой медленных движений, переходит в состояние покоя. Границы этой поверхности по переменной $w^0(w_{min}, w_{max})$ зависят от параметров системы и отвечают появлению предельного цикла в быстрой подсистеме либо в результате бифуркации Андронова–Хопфа, либо двукратного предельного цикла.

Отметим ряд наиболее важных результатов, установленных при исследовании отклика нейроноподобной системы (1) на внешнее воздействие в виде серии импульсов:

- Наличие вторичных спайков в отклике модели (1) связано с существованием в фазовом пространстве системы двумерной поверхности, определяемой наличием устойчивого предельного цикла в быстрой подсистеме.
- Генерация вторичных спайков наблюдается в случае, когда после завершения воздействия величина w превышает некоторое пороговое значение w_{min} , величина которого зависит от параметров системы (рис. 1).

- При заданных значениях параметров системы появление вторичных спайков имеет место при определенных временных характеристиках (период следования, длительность импульса) и числе импульсов во входной импульсной последовательности.
- Установлено влияние параметров системы на характеристики отклика (количество возбуждаемых вторичных спайков) и выделены значения параметров, при которых система может быть переведена в режим непрерывной генерации импульсов возбуждения.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 05-02-17409, 05-02-17441, 06-02-16137), гранта Президента РФ для поддержки молодых ученых (МК-4659.2007.2) и ведущих научных школ (НШ-7309.2006.2).

[1] Miura R.M. // J. Comput. Appl. Math. 2002. V.144. P. 29.

[2] Enns-Ruttan J.S., Miura R.M. // J. Theor. Biol. 2000. V.205. P. 181.