
ТЕОРИЯ КОЛЕБАНИЙ

**К 70-ЛЕТИЮ ВЫХОДА В СВЕТ КНИГИ
А.А. АНДРОНОВА, А.А. ВИТТА, С.Э. ХАЙКИНА «ТЕОРИЯ КОЛЕБАНИЙ»****М.И. Мотова, В.Д. Шалфеев***Нижегородский госуниверситет*

В 2007 г. исполнилось 70 лет со дня выхода в свет книги А.А. Андропова, С.Э. Хайкина «Теория колебаний» [1]. Имя еще одного соавтора книги – А.А. Витта, погибшего в 1937 г., было восстановлено в числе авторов лишь во втором издании книги в 1959 г. Эта книга имеет интересную историю, она переиздавалась много раз в нашей стране и за рубежом. Главной особенностью этой книги является ее научное долголетие. По ней учились многие поколения физиков во всем мире. Она остается вполне современной и в наши дни, поскольку в ней изложено то, что сейчас называют «классикой» современной теории колебаний.

Книга готовилась к печати в первой половине 30-х годов прошлого века. В этот период А.А. Андронов читал курс теории колебаний на физмате Горьковского (Нижегородского) университета. На кафедре теории колебаний радиофизического факультета ННГУ хранятся записи лекций А.А. Андропова и практических занятий по этому курсу, сделанные в 1934/35, 1935/36, 1936/37 учебных годах Н.И. Ашбелем, студентом и впоследствии преподавателем кафедры.

Нами сделана попытка проанализировать эволюцию курса лекций А.А. Андропова за период 1934-1937 гг. и сопоставить его с содержанием книги. Эти годы интересны для анализа не только как период, предшествовавший выходу книги «Теория колебаний», но и оформлению радиофизики как новой науки и учебной специальности.

А.А. Андронов в эти годы уже переехал из Москвы в Горький. Тем не менее, в курсе теории колебаний А.А. Андропова заметно влияние идей Л.И. Мандельштама (в курсе лекций по теории колебаний, прочитанным Л.И. Мандельштамом в 1930-1932 гг., непосредственное участие принимал А.А. Андронов), особенно в части курса, посвященной распределенным системам.

С другой стороны, в курсе А.А. Андропова широко представлены собственно вопросы нелинейной теории колебаний систем второго порядка, включая вопросы качественной теории дифференциальных уравнений, которых почти не было в курсе Л.И. Мандельштама и которые составили основное содержание книги [1].

Кроме этого, курс А.А. Андропова включает достаточно объемные разделы, относящиеся к приложениям теории колебаний, в том числе, в электродинамике, электронике, радиотехнике. Целесообразность включения этих разделов становится очевидной, если принять во внимание, что впоследствии они вошли в отдельные курсы, составившие, наряду с теорией колебаний, основу новой специальности – радиофизики. Официальное оформление этой специальности произойдет несколько позднее – в 1945 году.

[1] Андронов А.А., Хайкин С.Э. Теория колебаний. Ч.1. М.–Л.: ОНТИ, 1937.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ГЕНЕРАЦИИ ИМПУЛЬСОВ В МОДЕЛЯХ НЕЙРОНОВ И IP_3 -ЗАВИСИМЫХ КАЛЬЦИЕВЫХ АВТОГЕНЕРАТОРОВ

С.Ю. Асатрян¹⁾, В.Б. Казанцев^{1,2)}

¹⁾Нижегородский госуниверситет

^{1,2)}Институт прикладной физики РАН

Последние годы в нейродинамике большой интерес исследователей привлекают модели нейронных систем с учетом нестационарных связей (синаптическая пластичность) и с учетом модификаций свойств возбудимости нейронов за счет химического воздействия глиальных клеток, в частности, астроцитов [1]. Динамические механизмы генерации электрических сигналов в нервных клетках (нейронах) хорошо известны. Они связаны с трансмембранным транспортом ионов и описываются моделями автогенераторного типа (Ходжкина-Хаксли, Фитцхью-Нагумо и др.). В отличие от нейронов астроциты не обладают свойствами электрической возбудимости, однако способны генерировать химические импульсные сигналы (изменение концентрации кальция, выброс нейротрансмиттера). Динамика внутриклеточной концентрации кальция в астроцитах описывается в простейшем случае модельными уравнениями Ли-Ринцеля. Они представляют собой нелинейную динамическую систему 2-го порядка, режимы которой определяются равновесной концентрацией внутриклеточного посредника инозитол 1,4,5-трифосфата (IP_3). Выброс нейротрансмиттера (например, глутамата) при активации синапса приводит к захвату его части, диффундирующей из синаптической щели, метаболитами глутаматными рецепторами близлежащих астроцитов. Это приводит к высвобождению IP_3 внутри астроцита и активации IP_3 зависимых каналов эндоплазматического ретикула, что приводит к повышению внутриклеточной концентрации кальция.

В представляемой работе проводится сравнительный анализ свойств генерации импульсов возбуждения в нейронах и кальциевых импульсов в астроцитах. Исследуется автономная динамика клеток и их отклик на стимулирующее внешнее воздействие. Отклик нейрона (модель Фитцхью-Нагумо) характеризуется свойством «все-или-ничего». Другими словами, электрический импульс действия генерируется только при превышении определенной величины порога возбуждения. Амплитуда и длительность импульса действия фиксирована и в достаточно широких пределах не зависит от интенсивности воздействия. Установлено, что отклик астроцита на внешний химический стимул (например, инъекция глутамата) также обладает возбудимыми свойствами. Однако в этом случае порог возбуждения характеризуется некоторым интервалом значений входной интенсивности, и амплитуда импульса при превышении порога меняется градуально. Проведен анализ основных динамических режимов астроцита на фазовой плоскости. Установлено, что его динамика обладает релаксационными свойствами. Исследованы характеристики отклика астроцита в более сложных режимах стимуляции (дуплет, триплет, периодический стимул).

[1] Nadkarni S., Jung P. //Phys. Rev. Lett. 2003. V.91. P.268101.

[2] Ullax G., Jung P., Cornell-Bell A.H. //Cell Calcium. 2006. V.39. P.197.

ВЛИЯНИЕ ПРОВОДИМОСТИ ГЭП-КОНТАКТОВ НА КОЛЕБАНИЯ КАЛЬЦИЯ В ЦЕПЧОКЕ СВЯЗАННЫХ АСТРОЦИТОВ

А.В. Воробьев^{1,2)}, В.Б. Казанцев²⁾

¹⁾Нижегородский госуниверситет

²⁾Институт прикладной физики РАН

В классической синаптической теории было принято считать, что обработка и хранение информации в мозге обеспечивается исключительно за счёт нейронов, как единственных клеток, способных генерировать потенциал действия. Однако исследования последних лет указывают на то, что глиальные клетки, в частности, астроциты, также играют важную роль в этих процессах [1]. Астроциты генерируют кальциевые импульсы, приводящие к выбросу нейротрансмиттера (например, глутамата) в межклеточное пространство, который может захватываться внесинаптическими рецепторами нейронов.

Основным источником внутриклеточного кальция в астроцитах является эндоплазматический ретикулум (ЭР). Существуют три кальциевых потока между цитозолем и ЭР. Это ток через каналы, вызываемый связыванием внутриклеточного посредника инозитол 1,4,5-трифосфата (IP₃) рецепторами, находящимися на поверхности ЭР, ток утечки и ток обратного транспорта кальция в ЭР аденозинтрифосфат зависимой помпой. Генерация IP₃ в клетке вызывается связыванием глутамата метаботропными рецепторами, находящимися на мембране астроцита. Взаимодействие между астроцитами осуществляется через гэдп-контакты, образованные белком коннексином-43. Каналы в этих контактах имеют высокую проводимость по IP₃. Таким образом, молекулы IP₃ могут диффундировать в соседние клетки, вызывая их возбуждение.

В данной работе была исследована одномерная сеть взаимодействующих астроцитов. Модель была построена на базе уравнений Ullax et al. (2006) [2] для одиночного астроцита. Эта модель включает три дифференциальных уравнения, описывающих концентрации кальция и IP₃, а также долю открытых IP₃ рецепторов ЭР:

$$d[Ca^{2+}]/dt = J_{\text{Channel}} - J_{\text{Pump}} + J_{\text{Leak}} + J_{\text{in}} - J_{\text{out}},$$

$$d[IP_3]/dt = J_{\delta} + J_{\text{glutamate}} - 1/\tau_r \cdot ([IP_3] - [IP_3^*]) + J_G, \quad (1)$$

$$dh/dt = (h_{\infty} - h)/\tau_h.$$

Для моделирования гэдп-контакта в модель введена диффузионная связь по IP₃ с коэффициентом k , пропорциональным проводимости канала:

$$J_G = \sum k ([IP_3]_j - [IP_3]_i). \quad (2)$$

Система уравнений (1), (2) имеет единственное пространственно однородное состояние равновесия, отвечающее стационарному распределению внутриклеточной концентрации кальция в астроцитах. В работе исследована устойчивость этого состояния. Был получен спектр его собственных значений. Показано, что увеличение коэффициента связи между клетками приводит к переходу комплексных пар корней через мнимую ось, что соответствует бифуркации Андронова-Хопфа в $3N$ мерном фазовом пространстве системы (1), (2). Состояние равновесия теряет устойчивость, и появляются квазипериодические коллективные автоколебания сравнительно малой амплитуды. При дальнейшем увеличении коэффициента связи в спектре последовательно появляются комплексные пары корней с положительной реальной частью. Характер колебаний становится более сложным, появляется медленная модуляция их амплитуды. Колебания не вызывают появления кальциевых импульсов возбуждения. Однако наличие таких колебаний ведет к понижению эффективного порога возбуждения астроцитов и повышению вероятности спонтанной генерации кальциевых импульсов.

Работа поддержана РФФИ (гранты 08-02-00724, 08-04-97109) и Программой МКБ РАН.

[1] Bennett M.V.L., Jorge E.C., Bukauskas F.F., Sáez J.C. //Trends in Neurosciences. 2003. V.26, No.11. P.610.

[2] Ullah G., Peter J., Cornell-Bell A.H. //Cell Calcium. 2006. V.39. P.197.

ЛОКАЛИЗОВАННЫЕ СТРУКТУРЫ АКТИВНОСТИ В ДВУМЕРНОЙ БИСТАБИЛЬНОЙ МОДЕЛИ ФИТЦХЬЮ-НАГУМО С ОСЦИЛЛЯТОРНЫМ ПОРОГОМ

А.С. Дмитричев

Институт прикладной физики РАН

Для многих нейронных систем характерно формирование пространственно-локализованных структур активности. Как оказалось, такие системы способны не только формировать, но и поддерживать стационарное распространение локализованных структур. В сущности, такая структура представляет собой одну или несколько изолированных групп нейронов, находящихся в состоянии одновременной генерации потенциалов действия, на фоне других нейронов демонстрирующих состояние относительного покоя. В частности, пространственно локализованные структуры активности были зарегистрированы в оливо-мозжечковой цепи [1] и системе краткосрочной памяти [2], в срезах различных областей неокоры крыс [3], а также при некоторых формах патологических расстройств [4], что определяет важность изучения основных свойств пространственно локализованных структур и установления условий их формирования в подобных системах.

Настоящая работа посвящена исследованию процессов формирования и распространения локализованных волновых структур в следующей системе:

$$\begin{cases} \dot{u}_{j,k} = f(u_{j,k}) - v_{j,k} + d(u_{j-1,k} - 2u_{j,k} + u_{j+1,k}) + d(u_{j,k-1} - 2u_{j,k} + u_{j,k+1}), \\ \dot{v}_{j,k} = \varepsilon (g(u_{j,k}) - v_{j,k} - I). \end{cases} \quad (1)$$

$$j, k = 1, 2, 3, \dots, N,$$

$$u_{j,k}(t) = u_{j+N,k}(t), u_{j,0}(t) = u_{j,1}(t), u_{j,N}(t) = u_{j,N+1}(t).$$

Система описывает динамику двумерной решетки электрически связанных модельных нейронов Фитцхью-Нагумо. Здесь u качественно описывает динамику мембранного потенциала $\{j, k\}$ -нейрона, а v – динамику его трансмембранных ионных токов. Нелинейность $f(u)$ – кубического вида ($f(u) = u - u^3/3$), а $g(u)$ представляет собой кусочно-линейную функцию ($g(u) = \alpha u$, если $u \leq 0$, $g(u) = \beta u$, если $u > 0$). Для определенности параметры ($\alpha=0,9$; $\beta=0,8$; $I=-0,025$; $d=1$) были фиксированы, а параметр ε рассматривался в качестве контрольного.

Было установлено, что при определенных значениях параметра ε в системе (1) возможно формирование стационарных пространственно-локализованных структур активности. На рис. 1 приведены примеры обнаруженных нами простых и связанных структур активности. Такие структуры распространяются вдоль ансамбля, не меняя ни своей формы, ни скорости.

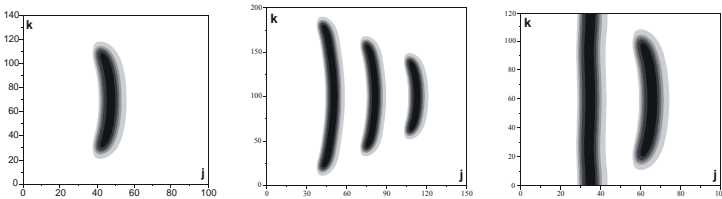


Рис. 1

Зависимости стационарного размера и скорости структур представлены на рис. 2а и 2б соответственно. Нетрудно заметить, что локализованные структуры обладают определенной симметрией. По типу симметрии все обнаруженные структуры могут быть разделены на два больших класса. Структуры первого класса состоят из двух полностью идентичных половинок, каждая из которых может стационарно распространяться вдоль границы второго рода. Распространение же структур второго класса возможно только лишь целиком внутри системы.

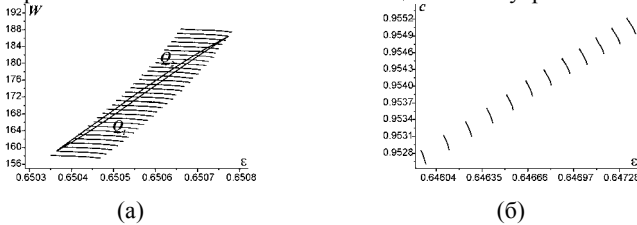


Рис. 2

Исследование областей существования структур показало наличие их высокой мультистабильности, другими словами в системе возможно формирование и одно-временное распространение большого числа структур, различающихся лишь размерами и скоростью. Изучение фронтального столкновения структур выявило три основных сценария их взаимодействия:

- Структуры, имеющие размеры из области ниже кривой Q_1 (рис. 2а), после взаимодействия формируют неустойчивые локализованные образования, которые быстро затухают. Это означает аннигиляцию структур.
- Взаимодействие структур с размерами из области выше кривой Q_2 приводит к формированию двух распространяющихся в противоположные стороны плоских волн возбуждения.
- Взаимодействие же структур, имеющих размеры из области, ограниченной линиями Q_1 и Q_2 инициирует вторичные стационарные структуры, т.е. имеет место частицеподобное поведение.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты 06-02-16137, 08-02-97035, 08-02-00724).

- [1] Leznik E., Makarenko V., Llinas R //J. Neurosci. 2002. V.20, No.7. P.2804.
- [2] Wang X.-J. //Trends Neurosci. 2001. V.24. P.455.
- [3] Wu J.-Y., Guan Li, Tsau Yang //J. Neurosci. 1999. V.19, No.12. P.5005.
- [4] Dahlem M.A. et al. New trends and tools in complex networks. – Spain: Universidad Rey Juan Carlos, 2007 /Eds. R. Criado, J. Pello, M. Romance.

ПОИСК ИСТОЧНИКОВ СИНХРОННОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ В СЕТИ СИНАПТИЧЕСКИ СВЯЗАННЫХ НЕЙРОНОВ

Ю.В. Зайцев¹, В.Б. Казанцев²

¹ *Нижегородский госуниверситет*

² *Институт прикладной физики РАН*

В последнее время большой интерес привлекают исследования, направленные на изучение процессов передачи и обработки информации в нейронных сетях мозга. Одним из ключевых моментов здесь является синхронизация активности клеток, расположенных в различных участках сети и формирование полихронных групп – сигналов с определенной последовательностью межимпульсных интервалов. Поскольку передача сигнала между нейронами происходит с задержкой, получить синхронный сигнал за счет непосредственной связи нельзя. Такая синхронизация становится возможной за счет определенной архитектуры сети, обеспечивающей одновременный приход сигнала от третьей клетки («источника») или группы клеток. Поиск таких «источников» и возможности восстановления топологии сети по полученным экспериментальным данным является основной целью данной работы.

Мы предполагаем, что синхронные импульсы (спайки), наблюдаемые в различных парах нейронов, возникают в результате одновременного прихода сигнала от некой удаленной клетки. Распространяющиеся от «источника» до «цели» сигнала

лы имеют одинаковое эффективное время задержки за счет различий в расстояниях и скорости распространения по аксонам. Каждая синхронная пара может иметь более одного источника, активирующегося с разной степенью вероятности в различные моменты времени.

Для поиска таких групп были применены модифицированные корреляционные методы. Чтобы обнаружить синхронно работающие клетки, вычислялись величины корреляционных сумм для временных реализаций всевозможных пар на исследуемой сети, а для поиска источников находились максимальные значения кросс-корреляции с отрицательным сдвигом по времени. Для этого был разработан алгоритм так называемой «нечеткой» корреляции, где два события считались одновременными, если они были разнесены во времени не более чем на заданный промежуток Δt , что было необходимо для учета погрешностей, связанных, например, с недостаточным временным разрешением экспериментальной регистрации сигналов.

Для каждой из пар вычислялся коэффициент синхронизации, определенный следующим образом: $K_{\text{sync}} = 2 F(\Sigma)/(N_1 + N_2)$, где N_1 и N_2 – числа событий в клетках рассматриваемой пары за всё время наблюдения, Σ – число совместных событий, а $F(\Sigma)$ – специальным образом подобранная нелинейная пороговая функция, позволяющая дать преимущество парам с количеством одновременных событий больше некоторой заданной величины. Далее для наиболее активных пар осуществлялся поиск «источников», т.е. перебирались все клетки, не входящие в выбранную пару и для каждой из них находился коэффициент синхронизации $K_{\text{source}} = \Sigma_1/(\Sigma N_3)$, где N_3 – число событий в выбранной клетке, Σ_1 – число одновременных событий выбранной клетки с парой, а Σ – число событий в паре.

При помощи разработанной на основе этих алгоритмов программы были обработаны стеки экспериментальных данных функциональной мультинейронной кальциевой визуализации (functional multineuron calcium imaging – fMCI) для 14 срезов области СА3 гиппокампа крысы [1]. Полученные результаты представлены в виде гистограмм на рис. 1. A – это наиболее вероятные расстояния между синхронизованными клетками, B – распределение расстояний между всевозможными парами на срезе, C – аналогичное распределение расстояний «источник–цель» и D – распределение времени синхронизации. Они свидетельствуют о существовании характерных масштабов в сети. Наиболее вероятное расстояние между синхронизованными клетками примерно совпало с наиболее вероятным расстоянием от источников до пар и составило порядка 100 мкм. Однако наиболее вероятное время синхронизации составило около 20 мс, а в экспериментах оно не превышало 40 мс, что говорит о преобладании моносинаптических связей в срезе.

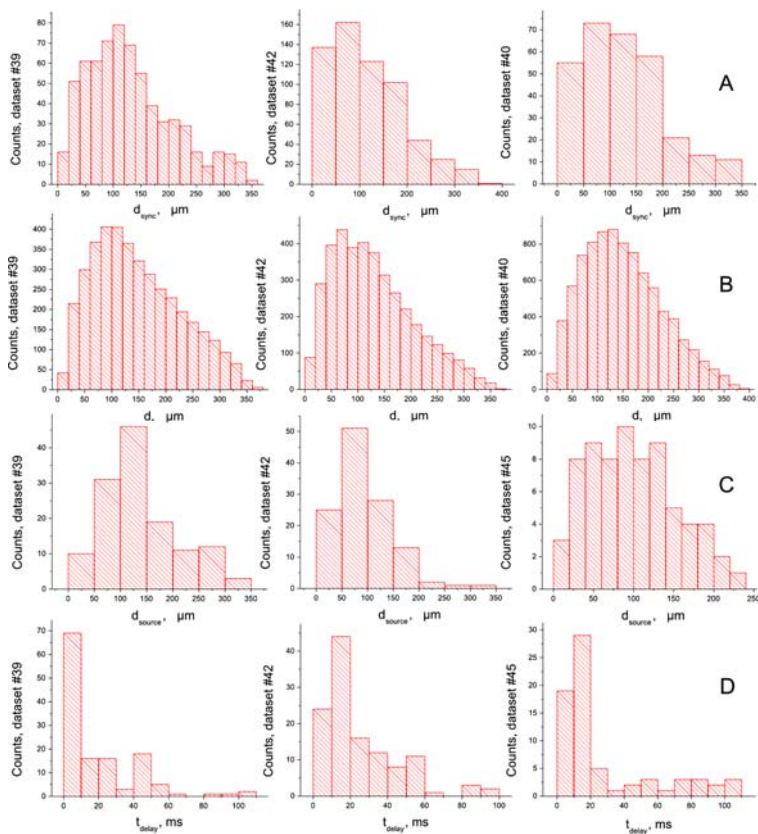


Рис.

Работа поддержана РФФИ (08-02-00724, 08-04-97109), грантом Президента РФ (МД-4602.2007.2) и Программой МКБ РАН. Авторы благодарят проф. Й. Икегейя (университет Токио) за данные для анализа и ценные комментарии к работе.

[1] Takahashi N. et al. //Neurosci. Res. 2007. V.58. P.219.

ДИНАМИЧЕСКИЕ РЕЖИМЫ МОДЕЛИ НЕЙРОНА НИЖНИХ ОЛИВ

Д.Г. Захаров¹, В.И. Некоркин¹, Ю.В. Яхно²)

¹Институт прикладной физики РАН

²Нижегородский госуниверситет

Нейрон нижних олив является одним из ключевых элементов оливо-мозжечковой системы, осуществляющей контроль и координацию движений высших животных и человека. Одним из основных его свойств является автоколебательная активность в трёх режимах: низкоамплитудные подпороговые колебания, спайки с низкого порога и спайки с высокого порога [1]. В работе [2] предложена математическая модель, качественно описывающая динамику нейрона нижних олив в его основных режимах:

$$\begin{aligned}\varepsilon_{Na} \frac{du}{d(kt)} &= f(u) - v, \\ \frac{dv}{d(kt)} &= u - (z - I_{Ca}) - I_{Na}, \\ \frac{dz}{dt} &= f(z) - w, \\ \frac{dw}{dt} &= \varepsilon_{Ca}(z - I_{Ca}).\end{aligned}$$

Переменная u в этой системе описывает мембранный потенциал нейрона нижних олив; $I_{Ca} > 0$, I_{Na} – управляющие параметры, $\varepsilon_{Ca} = 0,02$, $\varepsilon_{Na} = 0,001$, $k = 0,1$, $f(x) = x(1-x)(x-a)$, где $a = 0,01$. Данная система состоит из двух однонаправлено связанных подсистем Фитцхью-Нагумо. Подсистема (z, w) описывает подпороговые колебания потенциала нейрона и спайки с низкого порога (рис. 1в; $I_{Ca} = 0,018$, $I_{Na} = -0,61$); подсистема (u, v) находится (при $z \sim I_{Ca}$) в возбуждимом режиме и отвечает за более резкие изменения потенциала нейрона – спайки с высокого порога (рис. 1д; $I_{Ca} = 0,011$, $I_{Na} = -0,046$). В зависимости от параметров подсистема (u, v) способна по-разному отвечать на воздействие колебаний в подсистеме (z, w) : в ней могут генерироваться высокие и низкие импульсы возбуждения.

Критерием различия динамических режимов в данной системе может служить среднее число низких или высоких импульсов в системе (u, v) на один период возбуждающего воздействия. На рис. 1а,б эти критерии соответственно представлены на плоскости управляющих параметров. Цифрами на рис. 1б обозначено число высоких импульсов на период колебаний в соответствующих областях параметров. Эти области в основном разделены узкими переходными областями, в которых вместо последнего высокого импульса генерируется один низкий (рис. 1д: короткие стрелки). Рядом находятся ещё более узкие области, в которых число импульсов меняется от периода к периоду (рис. 1г: $I_{Ca} = 0,018$, $I_{Na} = -0,5933$). При малом I_{Ca} также существуют широкие области, где из-за специфической формы колебаний $(z,$

w) в начале каждого ответа на возбуждение генерируется один низкий импульс (рис. 1д: длинные стрелки).

В областях (*) и (**) на рис. 1б генерируется 4 и 3 высоких импульса соответственно, но один из импульсов имеет два максимума (рис. 1е: $I_{Ca} = 0,035, I_{Na} = -0,07$). При увеличении I_{Na} широкий импульс распадается на два, при этом число импульсов в ответе либо увеличивается на один, либо остаётся прежним. Часть верхней границы области (**) обозначена белой линией.

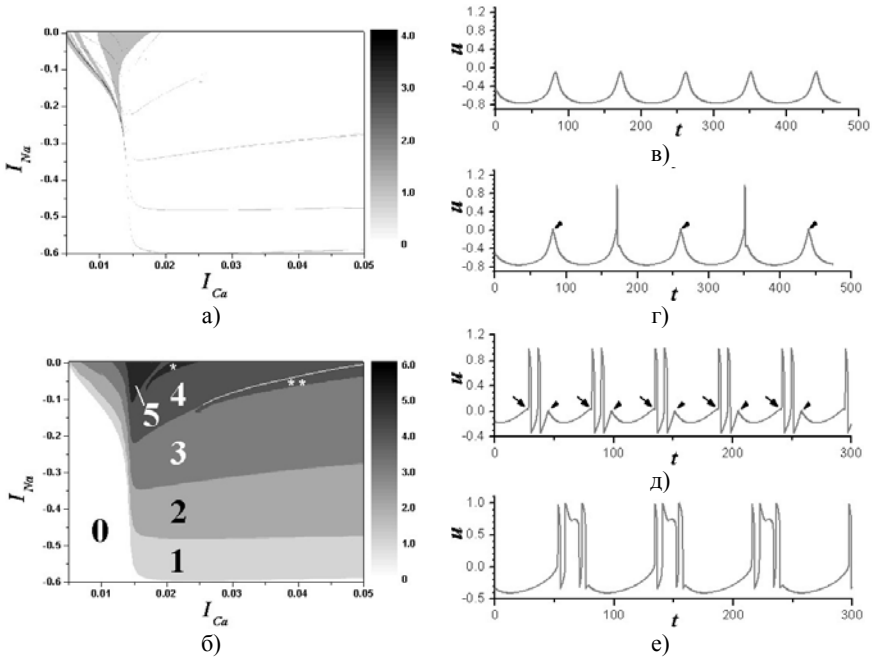


Рис. 1

Систему из [2] можно исследовать с помощью одномерного точечного отображения переменной u через период колебаний (z, w) . Возможный вид функции последования представлен на рис. 2. Каждая пологая ветвь соответствует постоянному числу высоких импульсов на колебание (z, w) (обозначено цифрами). По виду этого отображения всё же не удаётся определить динамику системы при конечном изменении управляющих параметров.

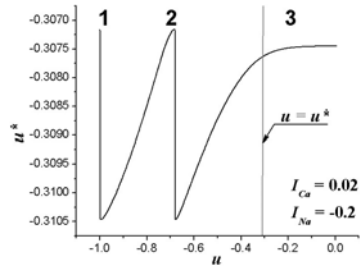


Рис. 2

- [1] Leznik E., Makarenko V., Llinas R. //J. Neurosci. 2002. V.22, No.7. P.2804.
 [2] Kazantsev V. B., Nekorkin V. I., Makarenko V. I., Llinas R. //Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2003. V.100, No.22. P.13064.

ВЛИЯНИЕ НЕЛОКАЛЬНОСТИ СВЯЗЕЙ НА ПРОЦЕССЫ СТРУКТУРООБРАЗОВАНИЯ В ЦЕПОЧКЕ ФАЗОВЫХ СИСТЕМ

А.Н. Зыков, В.Д. Шалфеев

Нижегородский госуниверситет

Явления синхронизации играют важную роль в различных системах, как природных, так и технических, и во многих случаях могут быть описаны с единых теоретических позиций [1]. В радиотехнике широко используются системы автоматической синхронизации, включающие управляемый генератор колебаний и цепь управления, которая обеспечивает обратную связь по фазе или частоте генерируемого колебания. В этих случаях говорят, соответственно, о системах фазовой синхронизации – СФС или системах частотной автоподстройки – ЧАП [2].

Коллективная динамика ансамблей СФС является существенно сложной по сравнению с динамикой одного элемента. Полученные к настоящему времени результаты в исследовании коллективной динамики в основном касаются однородных сетей СФС с локальными связями [2,3].

В данной работе в качестве модели использовались СФС, объединённые в цепочки, а связи между элементами рассматривались нелокальными. Было рассмотрено два вида цепочек: потокового типа и с взаимными связями. Уравнения, описывающие динамику этих цепочек, имеют следующий вид:

$$\frac{d\varphi_n}{d\tau} + \sin \varphi_n = \gamma - \delta_1 \sin \varphi_{n-1} - \chi_1 \sin \varphi_{n+1} - \\ - \delta_2 \sin \varphi_{n-2} - \chi_2 \sin \varphi_{n+2} - \delta_3 \sin \varphi_{n-3} - \chi_3 \sin \varphi_{n+3},$$

где $n=1, \dots, 100$. Параметры δ и χ отвечают за связи между элементами. В случае $\chi_{1,2,3}=0$ модель описывает цепочку потокового типа, иначе – цепочку с взаимными связями. Связи выбраны следующие: $\delta_1=\delta$, $\delta_2=\delta/3$, $\delta_3=\delta/4$, $\chi_1=\chi$, $\chi_2=\chi/3$, $\chi_3=\chi/4$, т.е. они ослабевают с расстоянием. Все результаты сравнивались с ранее полученными результатами для цепочек с локальными связями [2,3].

На рис.1 представлена зависимость полосы пространственной синхронизации от числа синхронизованных элементов $\gamma(n)$ (n – номер элемента, в котором при заданном γ фаза нарастает более, чем на 2π и режим синхронизации нарушается) при фиксированных значениях δ для цепочек потокового типа. Сплошной линией обозначены результаты для цепочек с локальными связями, пунктирной – с нелокальными связями. На рис. 2 показаны пространственно-временные диаграммы $\varphi_n(t)$ в цепочке с взаимными локальными (слева) и нелокальными (справа) связями для значений параметров $\gamma=0.5$, $\delta=\chi=0.5022$.

Были выявлены следующие эффекты:

- нелокальные связи способствуют расширению рабочей области параметров,

- увеличивается число элементов, которые могут быть синхронизованы,
- масштаб пространственного переходного процесса установления стационарных разностей фаз уменьшается,
- во всех элементах происходит уменьшение стационарных значений разностей фаз.

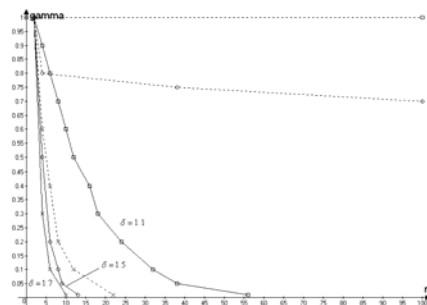


Рис. 1

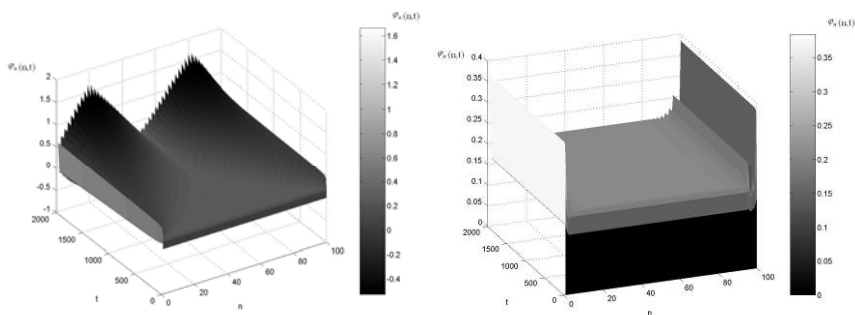


Рис. 2

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты № 06-02-16499, 07-02-01404.

- [1] Пиковский А.С., Розенблюм М.Г., Куртс Ю. Синхронизация. Фундаментальное нелинейное явление. М.: Техносфера, 2003.
- [2] Афраймович В.С., Некоркин В.И., Осипов Г.В., Шалфеев В.Д. Устойчивость структуры и хаос в нелинейных сетях синхронизации / Под ред. А.В. Гапонова-Грехова, М.И. Рабиновича. Горький: ИПФ АН СССР, 1989, 256 с.
- [3] Мишагин К.Г., Шалфеев В.Д., Пономаренко В.П. Нелинейная динамика систем фазирования в антенных решётках. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2007. 188 с.

СИМПЛЕКТИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИНТЕГРИРОВАНИЯ ГАМИЛЬТОНОВЫХ СИСТЕМ

О.И. Канаков, Н.А. Мильченко

Нижегородский госуниверситет

Обыкновенные дифференциальные уравнения – один из самых распространенных способов описания динамических систем. Для получения приближенного решения этих уравнений зачастую применяются методы численного интегрирования, аппроксимирующие эволюционный оператор динамической системы отображением на дискретной временной сетке с постоянным или переменным шагом. Если ошибка этой аппроксимации составляет $O(h^n)$, где h – шаг временной сетки, то говорят, что метод имеет порядок точности n . Другой важной характеристикой метода является устойчивость даваемого им приближенного решения. Если метод неустойчив, то ошибки округления накапливаются, и решение заведомо уходит от истинного.

Требования, предъявляемые к методам интегрирования, не исчерпываются порядком точности и устойчивостью. Если исследуемая динамическая система имеет инварианты, критичные с точки зрения физического смысла задачи, метод должен также обеспечивать сохранение этих инвариантов. Так, гамильтоновы системы, встречающиеся в ряде прикладных задач (небесная механика, физика твердого тела и т.д.), в автономном случае сохраняют энергию (значение гамильтониана), фазовый объем (теорема Лиувилля), а также целый ряд инвариантов Пуанкаре [1, с.160]. Все эти инварианты следуют из каноничности (или симплектичности) [1] отображения, порождаемого динамикой системы.

Существуют методы интегрирования, называемые симплектическими [2,3], которые характеризуются каноничностью итерационного отображения на каждом временном шаге. Приближенное решение, порождаемое симплектическим методом, можно рассматривать как точное решение системы с возмущенным гамильтонианом $H_h(q,p)=H(q,p)+O(h^n)$ [2,7], где $H(q,p)$ – гамильтониан исходной задачи. В частности это означает, что энергия приближенного решения $H(q,p)$ всё время остается в h^n -окрестности истинного значения. В то же время решение, даваемое несимплектическим методом, вообще говоря, не является точным решением какой-либо гамильтоновой системы и, как правило, имеет систематический дрейф энергии.

В качестве простейшего примера рассмотрим задачу численного интегрирования уравнений гармонического осциллятора

$$\dot{q} = p, \quad \dot{p} = f(q) = -q, \quad (1)$$

где q и p – канонически сопряженные координата и импульс, с помощью явного и неявного методов Эйлера, а также симплектического метода [4,5].

Итерационное отображение, порождаемое явным методом Эйлера на одном временном шаге h , имеет собственные числа $\lambda_{1,2}=1\pm ih$. Поскольку $|\lambda_{1,2}|>1$, отображение неустойчиво. Якобиан отображения $J_h = \lambda_1\lambda_2 = 1+h^2 >1$, поэтому явный метод Эйлера приводит к неограниченному нарастанию фазового объема, то есть, к раскачке колебаний осциллятора, что противоречит физике.

Неявный метод Эйлера, в отличие от явного, приводит к устойчивому итерационному отображению с собственными числами $\lambda_{1,2} = (1 \pm ih)^{-1}$. Якобиан отображения $J_h = \lambda_1 \lambda_2 = (1+h^2)^{-1} < 1$, что означает монотонное убывание фазового объема, то есть, затухание колебаний – опять-таки, качественно неправильный результат.

Рассмотрим теперь метод Ньютона-Штормера-Верле [4,5] для систем вида (1) с произвольной правой частью $f(q)$, одна из формулировок которого

$$p_{n+1/2} = p_{n-1/2} + h f(q_n), \quad q_{n+1} = q_n + h p_{n+1/2}, \quad (2)$$

где n – номер шага временной сетки, по форме (и вычислительной сложности) аналогична полужавному методу Эйлера с той разницей, что координаты и импульсы определены на разных временных сетках, сдвинутых одна относительно другой на $h/2$. Метод имеет порядок точности 2 и применим к системам с любым числом степеней свободы, а также к распределенным системам. Существует эквивалентная формулировка, где координаты и импульсы определены на одной и той же сетке:

$$q_{n+1} = q_n + h p_n + h^2 f(q_n)/2, \quad p_{n+1} = p_n + h (f(q_n) + f(q_{n+1}))/2. \quad (3)$$

Отображение (3) является каноническим [2], что означает симплектичность метода.

Для гармонического осциллятора, то есть, при $f(q) = -q$, отображение (3) устойчиво при $h < 2$ [6]. При выполнении этого условия собственные числа $\lambda_{1,2}$ итерационного отображения на одном временном шаге комплексно сопряжены и $|\lambda_{1,2}| = 1$. Сохранение фазового объема следует автоматически из симплектичности метода и выражается равенством $J_h = \lambda_1 \lambda_2 = 1$. Заметим, что при переменном шаге интегрирования метод становится неустойчивым [6].

Авторы исследовали эффективность метода (2,3) при моделировании динамики цепочки Ферми-Пааста-Улама из 32 частиц равной массы на интервале времени около 3000 периодов линейной моды низшей частоты. Продемонстрирован выигрыш по сравнению с методом Рунге-Кутты 4-го порядка в 10 раз по размеру шага интегрирования и в 40 раз по вычислительной сложности.

Теория симплектических методов интегрирования активно развивается в настоящее время. Так, метод 4-го порядка точности, не содержащий обратных шагов во времени, был впервые предложен в 1997 году С.А. Чином, а достаточно общая теория для этого класса методов построена тем же автором в 2006 году [7].

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант №07-02-01404) и Фонда некоммерческих программ «Династия».

- [1] Арнольд В.И. Математические методы классической механики. – М.: Едиториал УРСС, 2003, 416 с.
- [2] Stuchi T.J. //Brazilian Journal of Physics. 2002. V.32, No.4. P.958.
- [3] <http://arxiv.org/abs/0704.3273>
- [4] Störmer C. //Archives des Sciences Physiques et Naturelles. 1907. V.24. P.5,113,221.
- [5] Verlet L. //Phys. Rev. 1967. V.159, No.1. P.98.
- [6] Skeel R.D. //BIT. 1993. V.33. P.172.
- [7] Chin S.A. //Phys. Rev. E. 2006. V.73. P.026705.

СПАЙКОВЫЕ КОЛЕБАНИЯ В СИСТЕМЕ МОДЕЛЬНЫХ НЕЙРОНОВ ФИТЦХЬЮ-НАГУМО, ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ ЧЕРЕЗ ХИМИЧЕСКИЙ СИНАПС

С.Ю. Кириллов

Нижегородский госуниверситет

Построение нетрадиционных нейродинамических систем обработки и передачи информации в последнее время вызывает повышенный интерес.

Особенно важную роль в информационных процессах, происходящих в нейронных системах играют электрические и химические синапсы, обеспечивающие передачу информации от нейрона к нейрону.

В работе приводятся результаты исследования динамики системы двух нейронов ФитцХью-Нагумо, соединенных химическими синапсами:

$$\begin{cases} \varepsilon \dot{x}_1 = f(x_1) - y_1 - hg(x_2 - \Theta)(x_1 - V_{syn}) \\ \dot{y}_1 = x_1 - a \\ \varepsilon \dot{x}_2 = f(x_2) - y_2 - hg(x_1 - \Theta)(x_2 - V_{syn}) \\ \dot{y}_2 = x_2 \end{cases} \quad (1)$$

где переменная x_i описывает мембранный потенциал i -го нейрона, y – так называемая восстанавливающая переменная, связанная с ионными токами, функция $f(u)$ – кусочно-линейная функция кубического вида, $g(x)$ – пороговая функция, ε – малый параметр ($0 < \varepsilon \ll 1$), V_{syn} – синаптический обратный потенциал, Θ – точка синаптической активации, h – максимальная синаптическая проводимость.

При отсутствии связи ($h=0$) один из нейронов находится в возбуждимом режиме, а второй – в автоколебательном. Следовательно, второй элемент задает ритм, на основе которого, как будет показано, формируется сложная спайковая активность первого нейрона.

Для исследования периодических движений системы было построено одномерное точечное отображение Пуанкаре. В рамках кусочно-разрывного приближения ($\varepsilon \rightarrow 0$) отображение удалось построить в явном виде. Было проведено исследование этого отображения в зависимости от параметра h , которое показало следующее.

При малых значениях h в системе существуют подпороговые колебания релаксационного типа, амплитуда которых растет с ростом h (рис. 1). При увеличении h система переходит в режим генерации спайков на фоне подпороговых колебаний

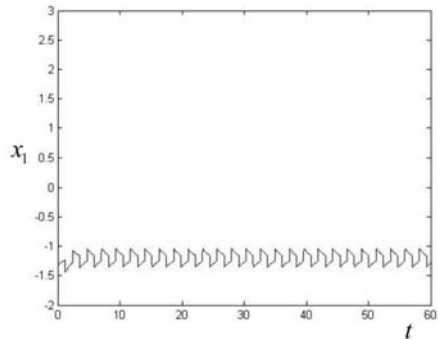


Рис. 1

(рис. 2). На рис. 3 показана зависимость межспайкового интервала от управляющего параметра. Здесь δ – значение, при котором возникают спайки. Дальнейшее увеличение h переводит систему в бистабильный режим: система генерирует серию импульсов различной амплитуды или демонстрирует периодическую спайковую активность (рис. 4 и 5). Рис. 5 также соответствует режиму при больших h .

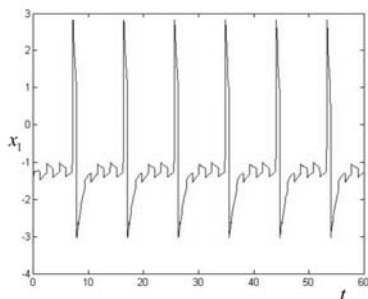


Рис. 2

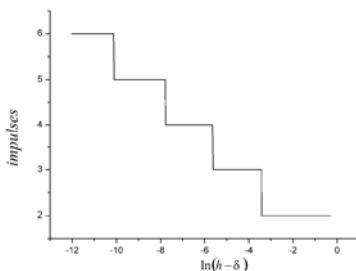


Рис. 3

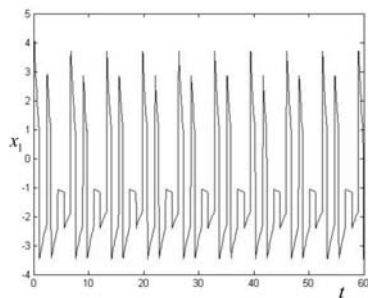


Рис. 4

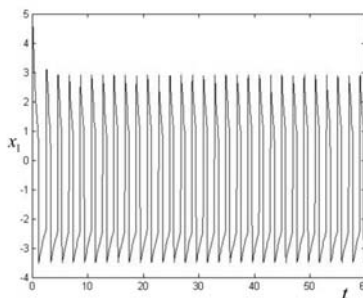


Рис. 5

Полученные выше режимы имеют место в проводимых нейрофизиологических экспериментах. Режимы, представленные на рис. 1, 2 и 5 имеют качественное совпадение с данными исследования «живых» нейронов [2, 3].

- [1] Некоркин В.И., Артюхин Д.В. // Изв. вузов. «ПНД». 2001. Т.9, №6. С. 45.
- [2] Bem T., Rinzel J. //J Neurophysiol. 2004. V.91. P.693.
- [3] Физиология человека / Под ред. Р. Шмидт, Г. Тевс. М.: Мир, 1996. Т.1.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ПАТТЕРНЫ НЕЙРОННОЙ АКТИВНОСТИ В СЕТЯХ С АКСОНАЛЬНЫМИ ЗАДЕРЖКАМИ

А.Ю. Симонов

Нижегородский госуниверситет

Исследуется сеть синаптически связанных нейронов Ходжкина-Хаксли [1] с учётом аксональных задержек. Скорость распространения потенциала действия от одной клетки к другой считается постоянной, т.е. время задержки пропорционально расстоянию между клетками. В таких сетях нейроны способны самоорганизовываться в многочисленные функциональные группы различной пространственной конфигурации. Эти группы способны генерировать импульсные последовательности, воспроизводящиеся с миллисекундной точностью. В современной науке считается, что именно такие последовательности играют ключевую роль в обработке информации в мозге.

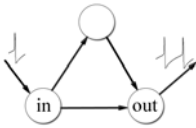


Рис. 1

Генерация простейшего паттерна из двух спайков с определённым межспайковым интервалом осуществляется за счёт архитектуры, изображённой на рис.1. Однократная стимуляция входного нейрона влечёт появление паттерна на выходе сети. На рис.2 представлены эволюции мембранных потенциалов трёх клеток в ответ на входной стимул. При стимуляции входного нейрона случайной последовательностью импульсов с равномерным распределением

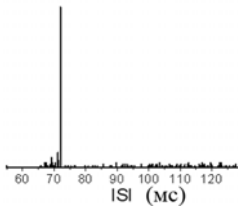


Рис. 3

вероятности межспайковых интервалов (ISI) с выходного нейрона можно зарегистрировать распределение ISI с ярко выраженным пиком (рис.3). При моделировании больших сетей проблема поиска нейронных групп, активность которых приводит к появлению паттернов, становится более актуальной, поскольку число таких групп может существенно превышать число нейронов в сети и в ряде случаев может быть даже больше, чем количество синапсов. Одним из способов является поиск по аксональным задержкам [2]. Рассматривается архитектура сети (аксональные задержки), перебираются все возможные паттерны активации и ответы на них. Каждому паттерну активации соответствует определённая группа нейронов, которая активируется в ответ на этот входной паттерн. На рис.4 изображена архитектура сети, подобранная таким образом, что сеть содержит только одну группу, состоящую из всех нейронов. Группа активируется в ответ на стимуляцию входного нейрона, при этом каждый нейрон в группе генерирует спайк только один раз. Поскольку геометрия сети известна, можно найти пространственно-временной паттерн, появляющийся в результате входной

стимуляции входного нейрона влечёт появление паттерна на выходе сети. На рис.2 представлены эволюции мембранных потенциалов трёх клеток в ответ на входной стимул.

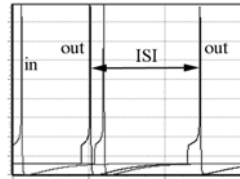


Рис. 2

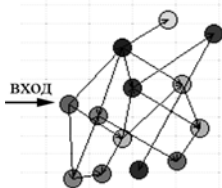


Рис. 4

стимуляции, определить номера нейронов, входящих в группу, а также порядок и времена их активации. Наиболее удобно эту информацию представить в виде раstra, где по оси абсцисс отложено время, а по оси ординат – номер нейрона. Точка с координатами (x, y) на растре означает, что нейрон с номером y сгенерировал спайк в момент времени x . На рис.5 представлен растр группы, найденной по анатомии сети (каждый спайк изображён окружностью), а также растр, иллюстрирующий ответ сети на стимуляцию входного нейрона (каждый спайк изображён точкой). Видно, что в некоторых случаях нейрон генерирует спайк с некоторым сдвигом относительно предсказанного момента времени. Это связано с зависимостью времени генерации спайка от величины синаптического тока.

В сетях нейронов подобной конфигурации входной стимул распространяется по сети, вызывая появление пространственно-временных паттернов нейронной активности. При этом в отсутствии стимула сеть или молчит, или демонстрирует спонтанную активность под воздействием некоторого шума. В моделях сетей другого типа нейроны испытывают постоянное надпороговое воздействие, находясь в режиме генерации периодической последовательности импульсов, что биологически менее правдоподобно.

Учёт таких особенностей, как синаптическая пластичность и нейроглиальное взаимодействие, существенно расширит возможности подобных нейронных сетей, в результате чего будет достигнута биологическая релевантность моделирования не только абстрактных нейронных ансамблей, но и некоторых когнитивных функций.

Работа поддержана грантом РФФИ (проекты 08-02-00724, 08-04-97109).

[1] Hodgkin A.L., Huxley A.F. //J. Physiol. 1952. V.117. P.500.

[2] Izhikevich E.M., Gally J.A., Edelman G.M. //Cereb. Cortex. 2004. V.14, No.8. P.933.

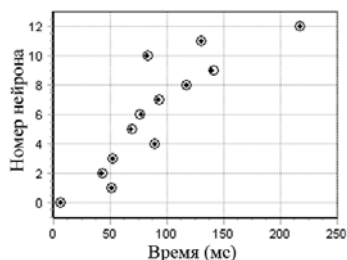


Рис. 5

ДИНАМИКА ДВУХ ФАЗОВЫХ СИСТЕМ, ОБЪЕДИНЕННЫХ В КОЛЬЦО

А.В. Шмелев, В.В. Матросов

Нижегородский госуниверситет

В работе представлены результаты исследования нелинейной динамики двух систем фазовой автоподстройки частоты с фильтрами первого порядка в цепях управления, объединенных в кольцо. Актуальность проводимых исследований

обусловлена широким использованием связанных фазовых систем в современных средствах связи и управления.

Уравнения, описывающие динамику рассматриваемого ансамбля, имеют следующий вид:

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi}{d\tau} &= y, & \frac{dy}{d\tau} &= z, \\ \varepsilon_1 \varepsilon_2 \frac{dz}{d\tau} &= \gamma - [(1-k_1)b + 1 - k_2] \sin \varphi - \{1 + [\varepsilon_1(1-k_1)b + \varepsilon_2(1-k_2)] \cos \varphi\} y - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2) z, \end{aligned} \quad (1)$$

где φ – текущее фазовое рассогласование первого генератора относительно второго, $\varepsilon_{1,2}$ – параметры фильтров, $\kappa_{1,2}$ – параметры связи генераторов, $b = \Omega_2/\Omega_1$ – отношение полос удержания генераторов, γ – начальная частотная расстройка первого генератора относительно второго. Система (1) определена в трехмерном цилиндрическом фазовом пространстве $U: \{\varphi(\text{mod } 2\pi), y, z\}$, которое допускает возможность существования аттракторов различного топологического типа, что в свою очередь сказывается на широте спектра динамических режимов. Исследование проведено с помощью компьютерного моделирования, основанного на методах теории колебаний.

На рис.1 представлена диаграмма динамических режимов и примеры проекций фазовых портретов модели (1) при $b=1.5$, $\kappa_1=3.2$, $\kappa_2=-4.2$, $\varepsilon_1=15$.

Область параметров \mathbf{D}_0 является областью глобальной устойчивости системы. Здесь единственным аттрактором модели является состояние равновесия $O_1(\arcsin(\gamma/(1+b-b\kappa_1-\kappa_2)), 0, 0)$, отвечающее за режим синхронизации. При выходе из области \mathbf{D}_0 в область \mathbf{D}_1 в результате бифуркации удвоения периода в фазовом пространстве U появляется устойчивый вращательный предельный цикл L_1 (рис. 1а), соответствующий режиму биений, \mathbf{D}_1 есть область бистабильного поведения ансамбля. В области параметров \mathbf{D}_2 цикл L_1 глобально устойчив, поэтому в этой области всегда реализуется режим биений.

Колебательный предельный цикл L_0 (рис.1б), соответствующий квазисинхронному режиму, возникает мягко в результате бифуркации Андронова–Хопфа (на линии 1), в области параметров \mathbf{D}_3 цикл L_0 глобально устойчив, области \mathbf{D}_4 он существует совместно с L_1 . При выходе из области \mathbf{D}_4 в \mathbf{D}_5 период цикла L_0 может удваиваться, в фазовом пространстве U появляется цикл L_0^2 (рис.1г). Область существования цикла L_0^2 при рассматриваемых фиксированных значениях параметров оказалась крайне узкой. Колебательных циклов большей кратности, чем у L_0^2 в ходе компьютерных экспериментов зафиксировано не было.

В области \mathbf{D}_5 также как в области \mathbf{D}_2 единственным аттрактором системы является предельный цикл второго рода L_1 . При переходе через линию 3 в область \mathbf{D}_6 в результате бифуркации удвоения периода цикла L_1 рождается предельный цикл L_1^2 удвоенного периода (рис.1в). При дальнейшем уменьшении γ процесс удвоения периодов циклов продолжается. В области \mathbf{D}_7 установлено существование режима хаотических биений, математическими образами которых в фазовом пространстве U являются хаотические аттракторы вращательного (рис.1д) типа. В области \mathbf{D}_8 в

фазовом пространстве U имеют место хаотические аттракторы колебательно-вращательного типа (рис.1е), рождение этих аттракторов происходит через перемежаемость первого, третьего рода.

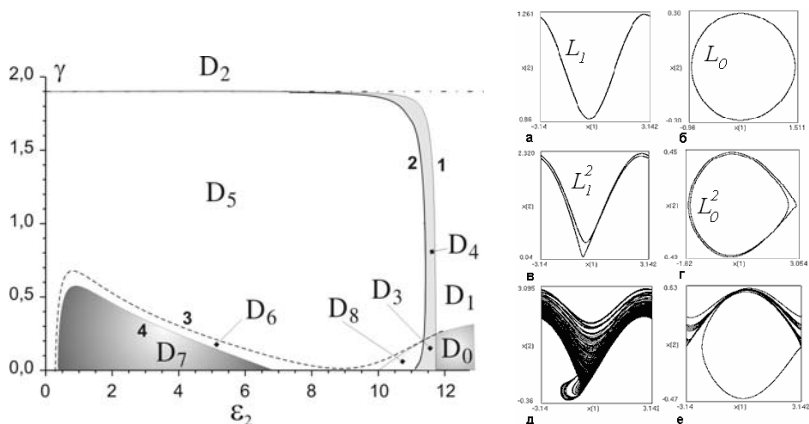


Рис.1

Таким образом, результаты проведенных исследований свидетельствуют, что объединение фазовых систем в ансамбль приводит к существенному усложнению их индивидуальной динамики. Это выражается в появлении новых динамических режимов, не свойственных парциальным системам. В частности, в фазовом пространстве модели ансамбля обнаружены прообразы регулярных квазисинхронных режимов, сложных регулярных и хаотических режимов биений. Также в ансамбле установлено существование двух типов синхронных режимов – синфазного и противофазного. При рассматриваемых значениях параметров синхронный режим является синфазным. Противофазному режиму соответствует устойчивое состояние равновесия $O_2(\pi - \arcsin(\gamma/(1+b-bk_1-k_2)), 0, 0)$. Наличие синфазного или противофазного режимов определяется параметрами связей κ_1 , κ_2 и соотношением полос удержания b .

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант РФФИ 06–02–16499).