

УДК 621.373.1

СПАЙК-БЁРСТОВАЯ СИНХРОНИЗАЦИЯ В АНСАМБЛЕ ЭЛЕКТРИЧЕСКИ СВЯЗАННЫХ ДИСКРЕТНЫХ МОДЕЛЬНЫХ НЕЙРОНОВ

В. И. Некоркин, О. В. Масленников

Институт прикладной физики РАН, г. Нижний Новгород, Россия

В работе проведено исследование динамики системы двух взаимодействующих через электрический синапс модельных нейронов. Каждый из нейронов описывается двумерным разрывным точечным отображением. Показано существование в четырёхмерном фазовом пространстве хаотического аттрактора релаксационного типа, соответствующего спайк-бёрстовым хаотическим колебаниям нейронов. Установлено, что в основе динамического механизма формирования хаотических бёрстов лежит новый эффект генерации транзитивных хаотических колебаний. Показано, что переход из состояния генерации хаотических бёрстов в состояние относительного покоя происходит с некоторой временной задержкой. Введена новая характеристика, оценивающая степень синхронизации спайк-бёрстовых колебаний. Исследована зависимость степени синхронизации от силы связи между элементами ансамбля.

ВВЕДЕНИЕ

Синхронизация колебаний является фундаментальным механизмом формирования ритмических соотношений в нелинейных системах самой различной природы. В частности, эффекты синхронизации играют ключевую роль в процессах обработки и передачи информации, осуществляемых центральной нервной системой. Эти процессы сопровождаются формированием и разрушением синхронных нейронных паттернов, образованных группами нейронов, одновременно находящихся в состоянии генерации потенциалов действия (спайков). При этом нейроны могут генерировать не только одиночные спайки, но и так называемые спайк-бёрстовые колебания (паттерны). Спайк-бёрстовые колебания характеризуются двумя сильно отличающимися и повторяющимися масштабами изменения переменных. На одном из них происходят быстрые колебания, состоящие не менее чем из двух спайков. Совокупность таких спайков образует одиночный бёрст. Временной интервал, на котором происходит генерация быстрых спайков, соответствует активной фазе спайк-бёрстовых колебаний. После генерации бёрста активная фаза колебаний меняется на фазу относительного покоя, когда переменные в течение достаточно длительного времени изменяются очень медленно. Затем процесс повторяется.

Спайк-бёрстовые колебания являются одними из основных мод нейрональной активности, наблюдаемой в экспериментальных исследованиях самых различных нейронов (см. [?]; также, например, [2–4]). Они играют ключевую роль в формировании синхронных режимов многих нейронных систем. Например, синхронные режимы, образованные спайк-бёрстовыми колебаниями дофаминергических нейронов среднего мозга, имеют важное значение для понимания истоков возникновения некоторых клинических расстройств (болезнь Паркинсона, эпилепсия, эссенциальное дрожание и др.) [?]. Двухмасштабность спайк-бёрстовых колебаний может приводить к формированию разнообразных синхронных состояний, образованных как индивидуальными спайками, так и бёрстами, а также теми и другими одновременно. Эффекты синхронизации спайк-бёрстовых колебаний привлекают большое внимание и интенсивно изучаются [5–7]. Например, проведено исследование разнообразных синхронных режимов активности в ансамблях нейронов Хиндмарша–Розе, связанных через электрические и химические синапсы.

В последнее время для моделирования нейронной активности и, в частности, синхронных состояний большую популярность получили модели в виде нелинейных точечных отображений [8–17]. Так, в работе [?] проведена классификация бифуркационных сценариев возникновения бёрстовых колебаний для одномерных и двумерных отображений общего вида. В [?, ?] введена модель в виде двумерного точечного отображения с быстрой и медленной переменными, содержащая две линии разрыва. Динамика модели при генерации спайков и бёрстов, а также режимы синхронизации в системе двух связанных отображений изучены в [?, ?]. В работах [?, ?] проведено дальнейшее изучение этой модели. В [?, ?] предложена и исследована новая модель нейронной активности в виде двумерного точечного отображения, демонстрирующая широкий диапазон нейрональных мод, в том числе регулярные спайковые и подпороговые колебания, хаотические спайк-бёрстовые колебания, возбудимые режимы.

В данной работе исследуются синхронные режимы двух электрически связанных дискретных модельных нейронов, введённых в [?, ?]. Основное внимание уделяется изучению эффектов синхронизации хаотических спайк-бёрстовых колебаний. Статья организована следующим образом. В разделе 1 приводятся основные динамические свойства и характеристики спайк-бёрстовых колебаний в модели одиночного нейрона. В разделе 2 изучается динамика ансамбля двух модельных нейронов, связанных через электрический синапс. Рассматриваются быстрые и медленные движения, а также релаксационная динамика полной системы. Раздел 3 посвящён исследованию режимов синхронизации хаотических спайк-бёрстовых колебаний. В заключении проводится краткое обсуждение основных результатов работы. В Приложении 1 представлены результаты исследования неподвижных точек системы быстрых движений. Приложение 2 содержит исследование контактной бифуркации.

1. СПАЙК-БЁРСТОВЫЕ КОЛЕБАНИЯ ОДИНОЧНОГО НЕЙРОНА

Рассмотрим основные свойства дискретной модели нейрона, введённой в [?, ?] в виде отображения $g: R^2 \rightarrow R^2$, задаваемого системой

$$\bar{x} = x + F(x) - y - \beta H(x - d), \quad \bar{y} = y + \varepsilon (x - J), \quad (1)$$

где переменная x качественно описывает динамику мембранного потенциала нервной клетки, y — совокупное действие всех ионных токов, проходящих через мембрану нейрона и отвечающих за восстановление покоя мембраны (так называемая восстанавливающая переменная), а функции $F(x)$ и $H(x)$ имеют вид

$$F(x) = \begin{cases} -m_0 x, & x < J_{\min}; \\ m_1 (x - a), & J_{\min} \leq x < J_{\max}; \\ m_0 (x - 1), & x \geq J_{\max}, \end{cases} \quad H(x) = \begin{cases} 1, & x \geq 0; \\ 0, & x < 0. \end{cases} \quad (2)$$

Параметр $\varepsilon > 0$ определяет характерный временной масштаб изменения восстанавливающей переменной y , параметр J контролирует уровень деполяризации мембраны ($J < d$), параметры $\beta > 0$ и $d > 0$ характеризуют порог возбуждения бёрстовых колебаний.

При $\varepsilon \ll 1$ динамика системы (??) является релаксационной, при этом переменная y изменяется медленно, а x — значительно быстрее, чем y . В результате в системе (??) могут формироваться двухмасштабные колебания. В [?] выделена область параметров, соответствующая существованию у системы (??) хаотического аттрактора, определяющего хаотические спайк-бёрстовые колебания. Структура аттрактора близка к структуре, образованной параметризацией аттракторов семейства хаотических отображений типа Лоренца (см., например, [?]). Заметим, что спайковые

колебания формируются быстрыми движениями системы (??), которые определяются главным образом решением системы (??) при условии $\varepsilon = 0$, т. е. первым уравнением в (??), где переменная y играет роль параметра. Наоборот, фаза относительного покоя задаётся в основном динамикой второго уравнения при условии, что переменная x находится в квазиравновесном состоянии, т. е. удовлетворяет условиям $y = F(x)$, $x < J_{\min}$.

2. ДИНАМИКА АНСАМБЛЯ

Рассмотрим динамику двух нейронов, взаимодействующих через электрический синапс, динамика каждого из которых задаётся системой (??), т. е. рассмотрим отображение $G: R^4 \rightarrow R^4$, задаваемое системой

$$\begin{aligned}\bar{x}_1 &= x_1 + F(x_1) - y_1 - \beta H(x_1 - d) + c(x_2 - x_1), & \bar{y}_1 &= y_1 + \varepsilon(x_1 - J), \\ \bar{x}_2 &= x_2 + F(x_2) - y_2 - \beta H(x_2 - d) + c(x_1 - x_2), & \bar{y}_2 &= y_2 + \varepsilon(x_2 - J).\end{aligned}\quad (3)$$

В (??) параметр c характеризует величину синаптической электрической связи, а остальные параметры выбраны такими, что индивидуально (при $c = 0$) нейроны демонстрируют спайк-бёрстовые хаотические колебания. Поскольку параметр $\varepsilon \ll 1$, то динамика системы (??) является релаксационной и формируется повторяющимися быстрыми и медленными движениями.

2.1. Быстрые движения

Из (??) следует, что быстрые движения системы определяются отображением $G_f: R^2 \rightarrow R^2$, задаваемым системой

$$\begin{aligned}\bar{x}_1 &= x_1 + F(x_1) - y_1^0 - \beta H(x_1 - d) + c(x_2 - x_1), \\ \bar{x}_2 &= x_2 + F(x_2) - y_2^0 - \beta H(x_2 - d) + c(x_1 - x_2),\end{aligned}\quad (4)$$

где y_i^0 ($i = 1, 2$) играют роль параметров. Исследуем динамику отображения (??), рассматривая y_i^0 в качестве контрольных параметров, а остальные параметры зафиксируем.

2.1.1. Неподвижные точки и их бифуркации

Будем рассматривать динамику отображения (??) в области $P = \{(x_1, x_2): x_i < J_{\max}, i = 1, 2\}$, в которой определена каждая из взаимодействующих подсистем. Для рассматриваемых значений параметров система (??), в зависимости от значений y_1^0, y_2^0 , может иметь от одной до четырёх неподвижных точек: $O_{\text{sn}}(x_1 = x_{1,\text{sn}}^*, x_2 = x_{2,\text{sn}}^*)$, $O_{\text{un}}(x_1 = x_{1,\text{un}}^*, x_2 = x_{2,\text{un}}^*)$, $O_{\text{s1}}(x_1 = x_{1,\text{s1}}^*, x_2 = x_{2,\text{s1}}^*)$, $O_{\text{s2}}(x_1 = x_{1,\text{s2}}^*, x_2 = x_{2,\text{s2}}^*)$ (см. Приложение 1, табл. 1). Анализ мультипликаторов неподвижных точек показывает, что точка O_{sn} является устойчивым узлом, O_{un} — неустойчивым узлом, а точки O_{s1} и O_{s2} — седла. При изменении параметров y_1^0, y_2^0 в системе (??) происходят седло-узловые бифуркации. Мы не будем описывать все такие бифуркации, а рассмотрим только те, которые участвуют в формировании релаксационных спайк-бёрстовых колебаний. В первую очередь нас интересуют условия существования устойчивой неподвижной точки O_{sn} . Несложный анализ показывает, что на плоскости (y_1^0, y_2^0) существованию O_{sn} соответствует область выше прямых N_1 и N_2 (см. рис. 1), задаваемых следующим образом:

$$N_1 = \left\{ (y_1^0, y_2^0): y_2^0 = -\frac{m_0 + c}{c} y_1^0 - \frac{m_0(m_0 + 2c)J_{\min}}{c} \right\},$$

$$N_2 = \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_2^0 = -\frac{c}{m_0 + c} y_1^0 - \frac{m_0(m_0 + 2c) J_{\min}}{m_0 + c} \right\}.$$

При пересечении N_1 и N_2 происходят седло-узловые бифуркации, когда сливаются, а затем исчезают устойчивый узел O_{sn} и одно из седел: O_{s1} (на линии $x_1 = J_{\min}$) или O_{s2} (на линии $x_2 = J_{\min}$). Другими словами, для точек прямой N_1 в системе (??) существует седло-узел $\tilde{O}_1$, а для точек прямой N_2 — седло-узел $\tilde{O}_2$. Каждый из седло-узлов $\tilde{O}_1$ и $\tilde{O}_2$ имеет одномерную неустойчивую сепаратрису и устойчивую двумерную узловую область. При этом неустойчивые сепаратрисы этих неподвижных точек стремятся к одному из хаотических аттракторов, существование которых мы покажем ниже.

Мы установили также, что на плоскости (y_1^0, y_2^0) существует область параметров Y_s (см. Приложение 1, табл. 2, рис. 1), для точек которой система имеет единственную неподвижную точку O_{sn} .

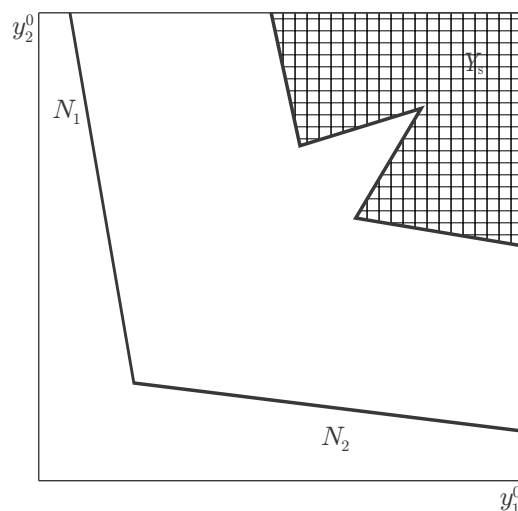


Рис. 1. Качественное представление бифуркационных линий N_1 и N_2 и области Y_s , соответствующей существованию единственной неподвижной точки

2.1.2. Хаотические аттракторы

При $c = 0$ двумерное отображение (??) принимает вид двух несвязанных одномерных отображений, динамика которых была исследована в [?, ?]. Было показано, что в зависимости от значений контрольного параметра y^0 аттракторами каждого такого отображения являются либо устойчивая неподвижная точка, либо хаотический аттрактор, расположенный в некотором инвариантном интервале.

Очевидно, что при $c = 0$ прямое произведение этих неподвижных точек и инвариантных интервалов задаёт на фазовой плоскости (x_1, x_2) либо неподвижную точку, либо инвариантный интервал, либо двумерную инвариантную область. Обозначим через $\pi_1(0), \pi_2(0)$ инвариантные интервалы для переменных x_1 и x_2 соответственно, а через $\Pi(0)$ — инвариантную область, образованные в результате такого произведения. Численное моделирование отображения (??) при $c \neq 0$ показало, что в этом случае область $\Pi(0)$ трансформируется в некоторую двумерную инвариантную область $\Pi(c)$, содержащую хаотический аттрактор A , а в окрестности $\pi_1(0)$ и $\pi_2(0)$ образуются двумерные инвариантные области $\pi_1(c), \pi_2(c)$, содержащие аттракторы, которые обозначим a_1 и a_2 соответственно. На рис. 2 представлена фазовая плоскость отображения (??), построенная численно для различных значений параметров y_1^0 и y_2^0 . Заметим, что в некоторых случаях хаотические аттракторы сосуществуют одновременно с устойчивой неподвижной точкой O_{sn} . Структуру аттракторов иллюстрирует рис. 3а, где представлены аттракторы A и a_1 и их увеличенные фрагменты. Аттрактор a_2 имеет структуру, подобную структуре аттрактора a_1 . Обратим внимание, что аттракторы a_1 и a_2 имеют типичное для хаотических аттракторов «слоистое» строение. Строение же аттрактора A совершенно другое: траектории, формирующие A , достаточно плотно покрывают всю инвариантную область $\Pi(c)$. На рис. 3б представлена гистограмма, характеризующая распределение траекторий на аттракторах a_1, a_2, A . Интенсивность цвета кодирует вероятность p посещения траекторией соответствующих участков плоскости (x_1, x_2) .

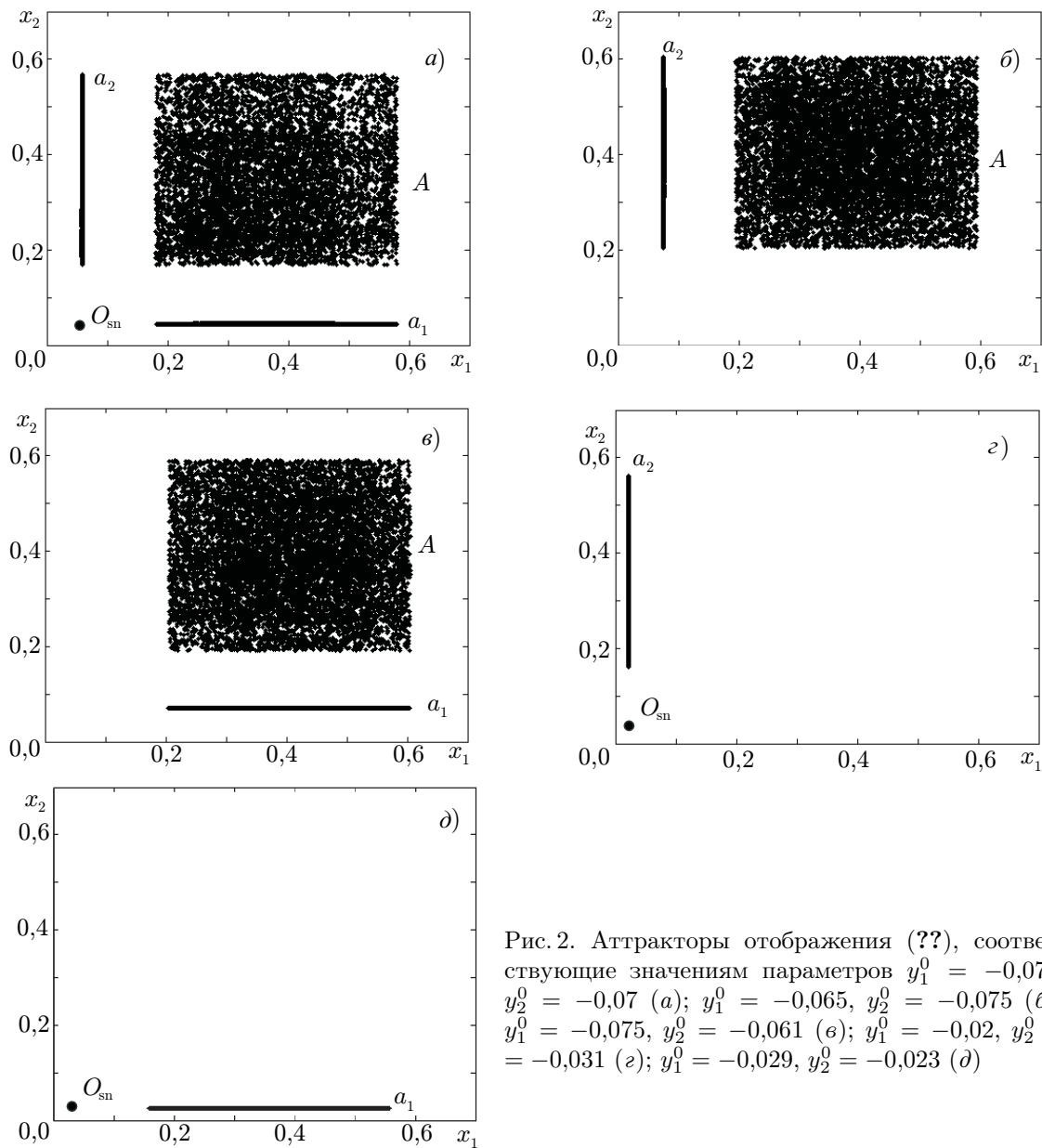


Рис. 2. Аттракторы отображения (??), соответствующие значениям параметров $y_1^0 = -0,072$, $y_2^0 = -0,07$ (а); $y_1^0 = -0,065$, $y_2^0 = -0,075$ (б); $y_1^0 = -0,075$, $y_2^0 = -0,061$ (в); $y_1^0 = -0,02$, $y_2^0 = -0,031$ (г); $y_1^0 = -0,029$, $y_2^0 = -0,023$ (д)

Хаотические аттракторы существуют не при всех значениях параметров y_1^0 и y_2^0 . В частности, при $(y_1^0, y_2^0) \in Y_s$ отображение (??) имеет единственную неподвижную точку, к которой асимптотически приближаются все другие траектории. Следовательно, на плоскости параметров (y_1^0, y_2^0) существует бифуркационное множество, соответствующее разрушению хаотических аттракторов. Например, для аттрактора A мы установили, что он разрушается в результате так называемой контактной бифуркации [?], при которой происходит касание границы инвариантной области, содержащей этот аттрактор, с границей области его притяжения и образование гомоклинических орбит неустойчивого узла (подробнее см. Приложение 2).

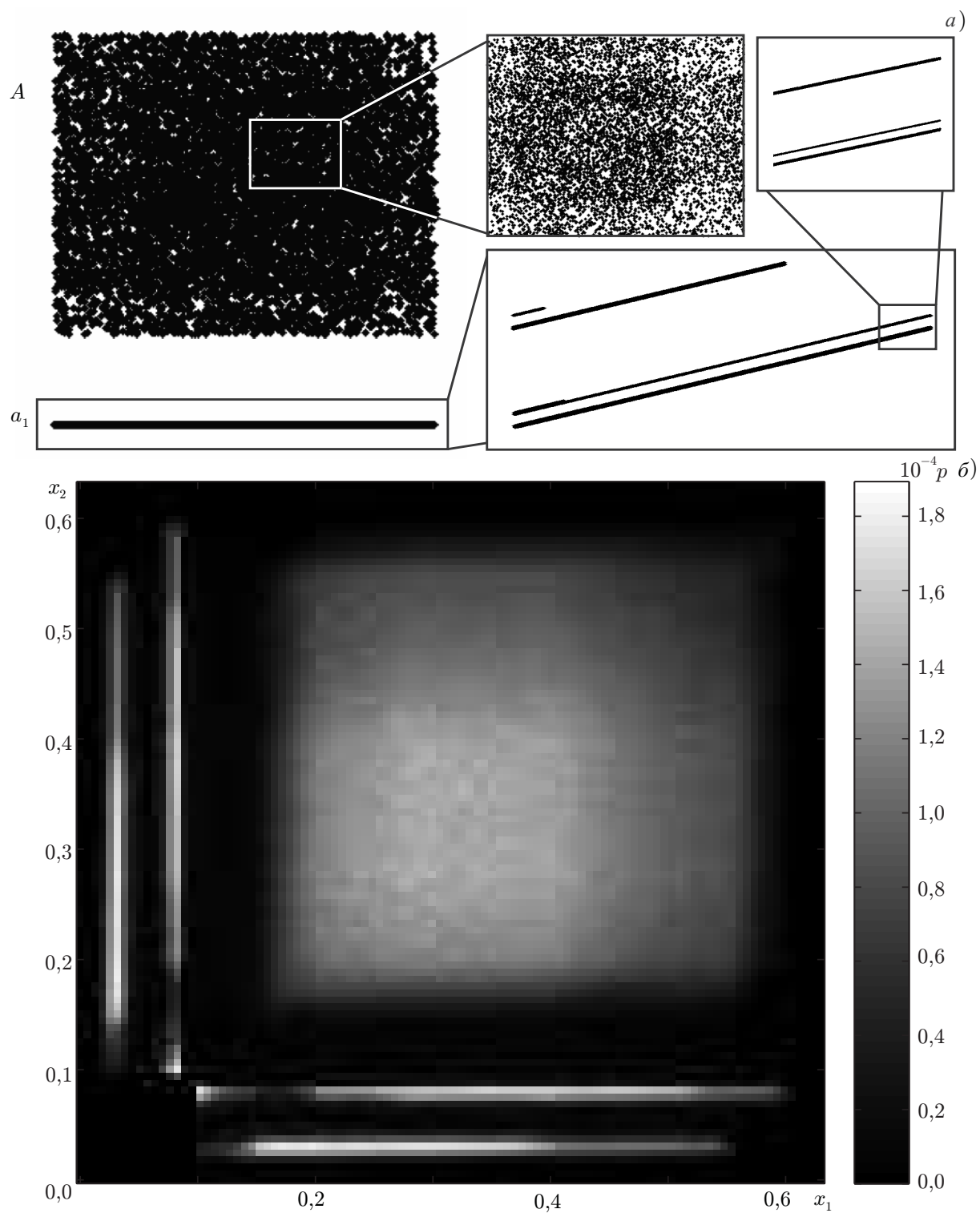


Рис. 3. Структура хаотических аттракторов A и a_1 (а) и структура плоскости быстрых движений (x_1, x_2) , представленная в виде гистограммы вероятности посещений (б)

2.2. Медленные движения

Медленные движения системы (??) описываются уравнениями для переменных y_1, y_2 при $\varepsilon \neq 0$, зависящими от состояния быстрых переменных x_1, x_2 , поддерживаемых в квазиравновесном состоянии. Как установлено выше, это квазиравновесное состояние является мультистабильным, поскольку может отвечать одному из трёх хаотических аттракторов a_1, a_2, A или устойчивой неподвижной точке O_{sn} .

Семейство устойчивых неподвижных точек $x_1 = x_{1,\text{sn}}^*(y_1^0, y_2^0)$, $x_2 = x_{2,\text{sn}}^*(y_1^0, y_2^0)$ образует в четырёхмерном фазовом пространстве системы (??) устойчивую относительно быстрых движений двумерную поверхность W^s . Из системы (??) следует, что движения на W^s задаются двумерным отображением следующего вида:

$$\begin{aligned}\bar{y}_1 &= \left[1 - \frac{\varepsilon(m_0 + c)}{m_0(m_0 + 2c)}\right] y_1 + \frac{\varepsilon c}{m_0(m_0 + 2c)} y_2 - \varepsilon J, \\ \bar{y}_2 &= \frac{\varepsilon c}{m_0(m_0 + 2c)} y_1 + \left[1 - \frac{\varepsilon(m_0 + c)}{m_0(m_0 + 2c)}\right] y_2 - \varepsilon J.\end{aligned}\quad (5)$$

Нетрудно видеть, что отображение (??) имеет единственную устойчивую неподвижную точку O^* с координатами

$$y_1^* = -(m_0 + 2c)J, \quad y_2^* = -(m_0 + 2c)J,$$

лежащую вне области определения системы (??). Следовательно, траектории на плоскости (y_1, y_2) двигаются в сторону уменьшения y_1 и y_2 к прямым N_1 или N_2 (рис. 4а), и при их пересечении устойчивый узел O_{sn} исчезает через седло-узловую бифуркацию. Дальнейшее движение траекторий описывается уже быстрой системой (??).

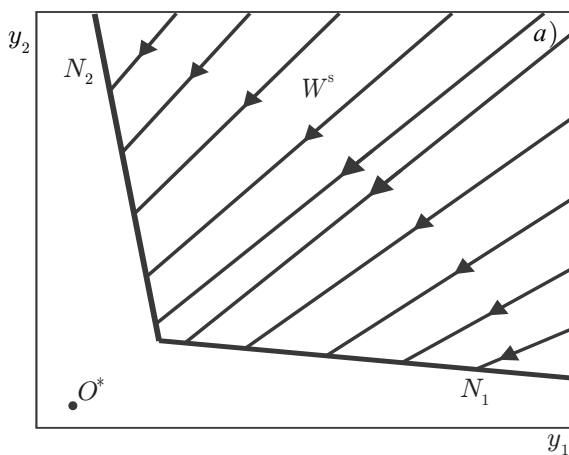
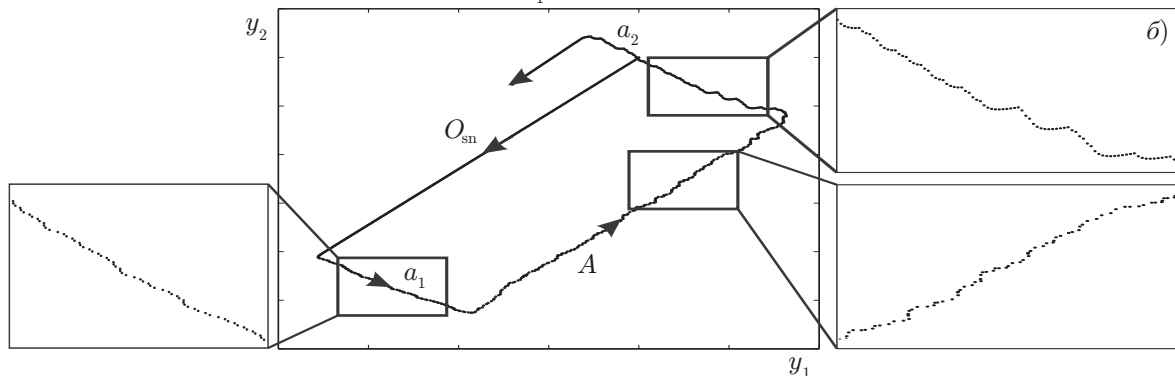


Рис. 4. Качественное представление фазовой плоскости системы медленных движений (а) и движения на плоскости (y_1, y_2) , соответствующие аттракторам системы (??), (б)



Для случаев, когда переменные x_1, x_2 принадлежат хаотическим аттракторам, их (y_1^0, y_2^0) -параметризация, в отличие от случая неподвижной точки, уже не формирует многообразия в фазовом пространстве системы (?). Проведённое нами численное моделирование показало, что квазиравновесным состояниям, отвечающим хаотическим аттракторам, на фазовой плоскости медленных движений (y_1, y_2) соответствуют хаотически изменяющиеся, но в среднем имеющие выделенные направления траектории. Одна из таких траекторий представлена на рис. 4б.

2.3. Релаксационная динамика

Прежде всего заметим, что в отличие от «классических» релаксационных систем, в которых медленные движения происходят на многообразиях (и в их малых окрестностях), отвечающих неподвижным точкам системы быстрых движений, в системе (?) мы обнаружили новый тип медленных движений. Эти движения происходят, в основном, в тех областях фазового пространства, где при фиксированных медленных переменных $\{y_1^0, y_2^0\} = \text{const}$ были локализованы хаотические аттракторы системы быстрых движений.

Например, на рис. 5 показано распределение значений переменной x_1 , принадлежащей аттракторам A и a_1 в двух случаях. Рисунок 5а соответствует случаю, когда переменная $y_1 = y_1^0 = \text{const}$, т. е. зафиксирована и играет роль параметра, а рис. 5б — случаю медленного изменения переменной y_1 . При медленном изменении переменных y_1, y_2 изображающая точка достаточно долго совершает транзитивные хаотические колебания в области фазового пространства, где в статическом случае располагался хаотический аттрактор. Фрактальная размерность хаотического множества, представленного на рис. 5б, равна приблизительно 1,82.

Обратим внимание ещё на один очень интересный эффект. Мы обнаружили, что медленное изменение переменных y_1, y_2 приводит к тому, что появление и исчезновение хаотических колебаний происходит с некоторой «задержкой» по сравнению со статическим случаем (ср. рис. 5а и б). Мы установили, что этот эффект связан с существованием областей так называемого транзитивного хаоса в случае $\{y_1^0, y_2^0\} = \text{const}$. Действительно, на рис. 5в представлена зависимость времени «жизни» T траекторий отображения в области D_{ch} (рис. 5а) от параметра y_1^0 . Существует критическое значение y_{ch}^0 такое, что при $y_1^0 < y_{\text{ch}}^0$ время T является достаточно большой величиной, а при $y_1^0 > y_{\text{ch}}^0$ время $T \approx 0$.

Рассмотрим релаксационную динамику системы (?), которая формируется совместным действием системы медленных и системы быстрых движений. Для удобства изложения представим её в виде последовательности характерных переходов (см. рис. 4а).

Переход 1. Пусть в начальный момент времени при $t = 0$ изображающая точка в фазовом пространстве R^4 принадлежит устойчивому двумерному многообразию W^s . Заметим, что на плоскости быстрых движений (x_1, x_2) образом поверхности W^s является устойчивая неподвижная точка O_{sn} (рис. 6а). Любая траектория на W^s покидает это многообразие (рис. 4б). Пусть для определённости это происходит через прямую N_1 . На рис. 4в показана такая траектория (отмечена индексом O_{sn}). После пересечения прямой N_1 изображающая точка продолжает движение, главным образом в соответствии с траекториями быстрой системы (?), а переменные y_1, y_2 при этом практически не изменяются. Как было установлено в разделе 2.1.1, такой траекторией является неустойчивая сепаратриса седло-узла $\tilde{O}_1$, который образуется при пересечении прямой N_1 . Эта сепаратриса стремится к аттрактору a_1 , при этом переменные $\{y_1, y_2\} \approx \text{const}$. Следовательно, после быстрых движений изображающая точка системы (?) двигается в основном по траекториям медленной системы.

Переход 2. Переменные y_1, y_2 начинают медленно изменяться, хаотически осциллируя вдоль некоторого выделенного направления (на этом участке y_1 растёт, а y_2 убывает; см. рис. 4в, траек-

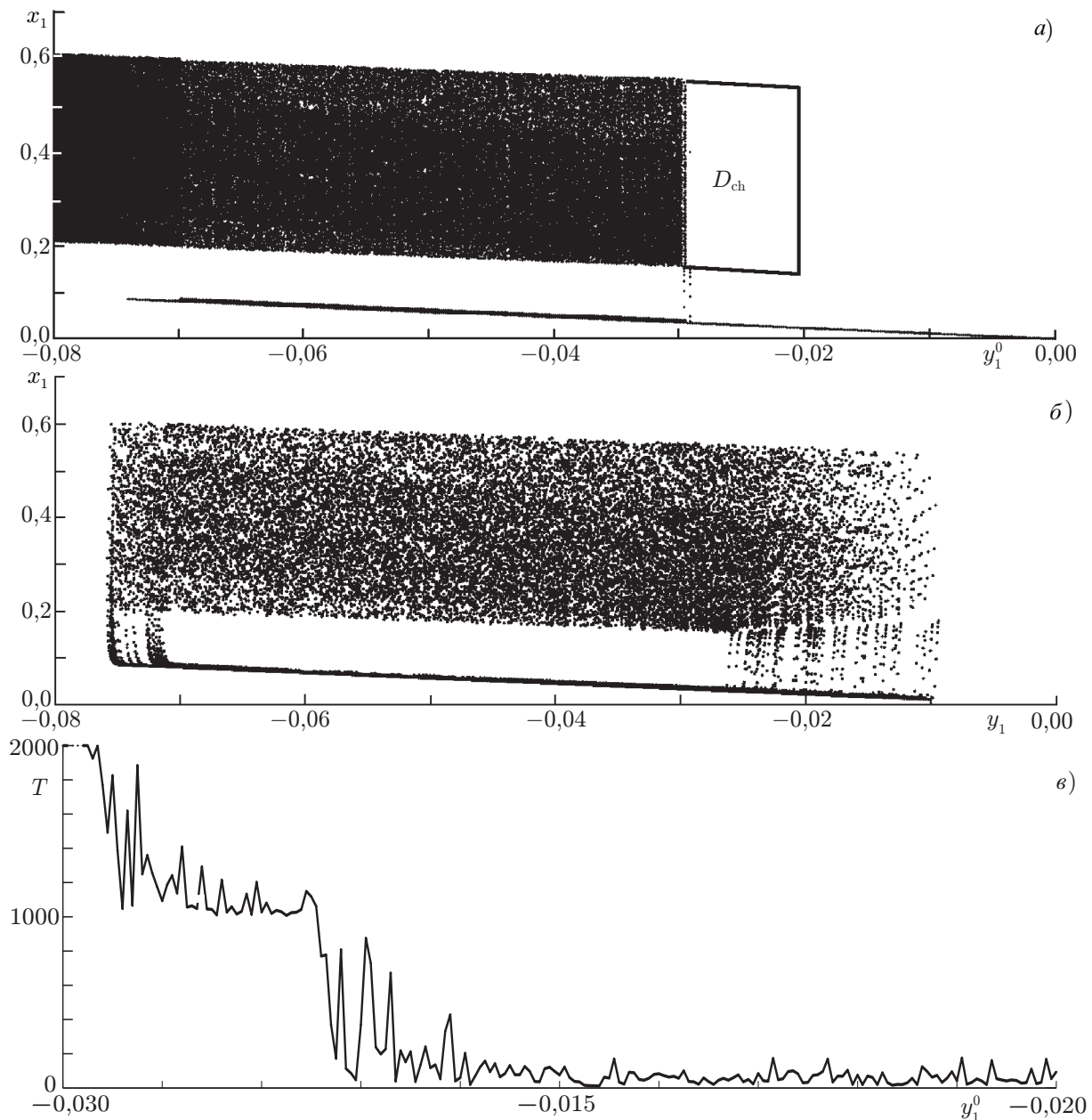
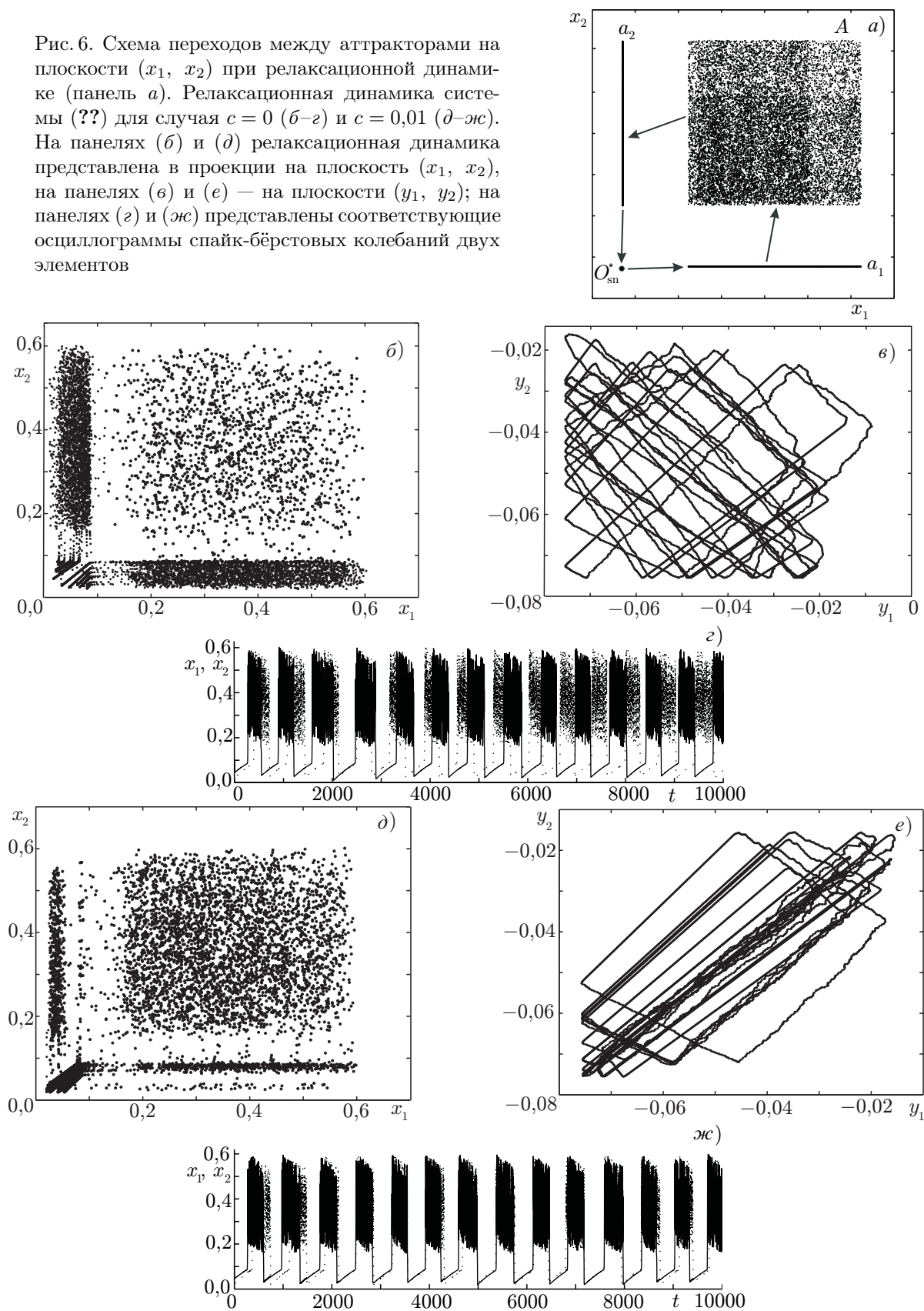


Рис. 5. Плоскость (y_1, x_1) для $\varepsilon = 0$ (а) и $\varepsilon = 0,001$ (б). Зависимость времени «жизни» T траектории в области D_{ch} от параметра y_1^0 при $\varepsilon = 0$ (в)

тория, отмеченная индексом a_1). Переменные x_1, x_2 при этом хаотически изменяются, формируя область транзитивных хаотических колебаний. Этот процесс продолжается некоторое конечное время и заканчивается разрушением хаотических движений. После этого в движении изображающей точки главную роль играет быстрая система (на этом временном участке $\{y_1, y_2\} \approx \text{const}$), в соответствии с которой изображающая точка приходит на хаотический аттрактор A .

Переход 3. Вновь возникают медленные движения, которые характеризуются транзитивными хаотическими колебаниями переменных x_1, x_2 (достаточно большой амплитуды), сформированными на месте аттрактора A , и медленными малыми хаотическими колебаниями переменных y_1, y_2 вдоль выделенного направления (на этом участке y_1 и y_2 растут; см. рис. 4в,

Рис. 6. Схема переходов между аттракторами на плоскости (x_1, x_2) при релаксационной динамике (панель a). Релаксационная динамика системы (??) для случая $c = 0$ (δ - z) и $c = 0,01$ (δ - $ж$). На панелях (δ) и ($ж$) релаксационная динамика представлена в проекции на плоскость (x_1, x_2) , на панелях (ϵ) и (e) — на плоскости (y_1, y_2) ; на панелях (z) и ($ж$) представлены соответствующие осциллограммы спайк-бёрстовых колебаний двух элементов



траектория, отмеченная индексом A). Такая динамика заканчивается после разрушения режима транзитивного хаоса, и вновь главную роль начинает играть быстрая система, а $\{y_1, y_2\} \approx \text{const}$. По траекториям быстрой системы изображающая точка попадает на аттрактор a_2 .

Переход 4. Происходит медленный дрейф переменных y_1, y_2 , которые совершают малые хаотические осцилляции вдоль выделенного направления (переменная y_1 убывает, а y_2 растёт) на плоскости (y_1, y_2) (рис. 4в, траектория, отмеченная индексом a_2). При этом переменные x_1, x_2 хаотически осциллируют, формируя режим транзитивного хаоса на месте аттрактора a_2 .

Переход 5. После разрушения транзитивного хаоса, сформированного на месте аттрактора a_2 , изображающая точка возвращается на поверхность W^s , и процесс повторяется.

В результате многократного повторения описанных выше переходов в системе (??) формируется хаотический аттрактор B , соответствующий режиму спайк-бёрстовых колебаний ансамбля. На рис. 6б, в представлены проекции траекторий аттрактора B на плоскости (x_1, x_2) и (y_1, y_2) , а на рис. 6г — соответствующие спайк-бёрстовые колебания. Хотя наблюдаемый режим далёк от синхронного, однако время от времени бёрстовая активность нейронов происходит приблизительно в одни и те же интервалы. Следовательно, даже в этом случае можно говорить о синхронизации с некоторой вероятностью. При увеличении коэффициента синаптической связи с движения на аттракторе B происходят всё ближе к многообразию синхронных движений (см. рис. 6д, е). По сравнению с предыдущим случаем, временных интервалов, отвечающих совпадению бёрстов, становится значительно больше (рис. 6жс), но тем не менее полной синхронизации нейронной спайк-бёрстовой активности в системе нет. Такое изменение синхронных свойств системы объясняется следующим. При увеличении коэффициента связи с формы областей притяжения транзитивного хаоса и устойчивого многообразия W^s изменяются. Области притяжения, соответствующие аттрактору A и поверхности W^s , расширяются, а области транзитивного хаоса, соответствующие аттракторам a_1 и a_2 , наоборот уменьшаются. Поэтому траектории аттрактора B преимущественную часть времени оказываются на многообразии W^s (и в его окрестности) и в области, отвечающей аттрактору A . Для системы (??) это означает, что вероятность посещения траекторией области фазового пространства, отвечающей синфазной генерации бёрстов, выше, чем областей, отвечающих противофазной генерации.

3. СИНХРОНИЗАЦИЯ СПАЙК-БЁРСТОВЫХ КОЛЕБАНИЙ

Очевидно (см. рис. 6е, жс), что проблема синхронизации спайк-бёрстовых колебаний связана с определением понятия синхронности сложных хаотических колебаний с двумя характерными масштабами времени. Простейший вид синхронизации таких колебаний представляет собой полное совпадение их во времени — так называемая полная синхронизация. Ясно, что в силу хаотичности колебаний полная синхронизация возможна только при достаточно большой величине коэффициента связи c . Другой тип синхронных движений — бёрстовая синхронизация синфазного или противофазного типа. При этом колебания называются синфазными, если активные фазы бёрстов (равно как и фазы покоя) взаимодействующих элементов совпадают по времени генерации. Аналогично, в случае противофазной синхронизации активные фазы бёрстов одного элемента приходятся по времени генерации на фазы покоя другого. Говоря о синфазной бёрстовой синхронизации, можно также уточнить характер синхронности спайков внутри бёрстов, поскольку в синфазных бёрстах спайки могут генерироваться также синфазно, а могут противофазно. Более того, разность фаз колебаний может изменяться произвольно в случае хаотических спайк-бёрстовых колебаний. Здесь мы вводим новую количественную характеристику, позволяющую оценить степень спайк-бёрстовой синхронизации как в случае синфазных и противофазных бёрстовых колебаний, так и в случае произвольного соотношения фаз.

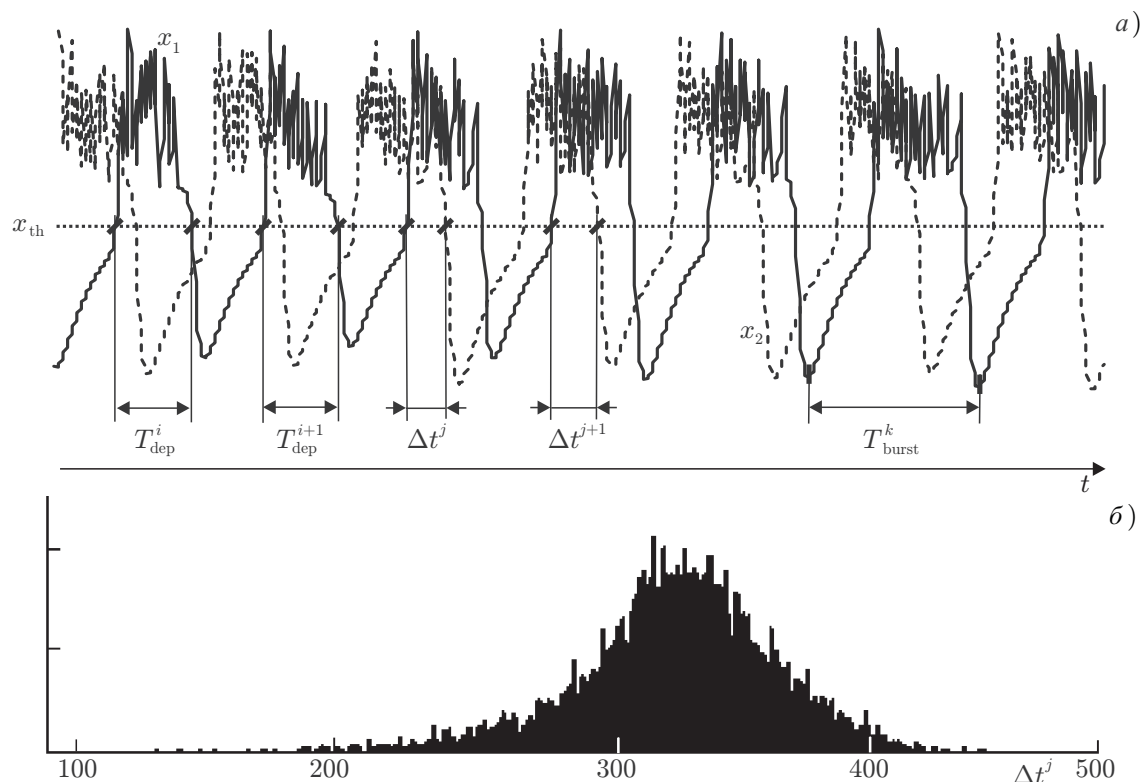


Рис. 7. Графическое пояснение смысла величин T_{dep} , Δt и T_{burst} (a); гистограмма распределения величины Δt^j (б)

Для этого введём необходимые в дальнейшем вспомогательные характеристики спайк-бёрстовых колебаний. Во-первых, пороговое значение x_{th} , превышение которого переменными x_1, x_2 означает, что нейрон находится в режиме активности, т.е. в режиме деполяризации мембранных потенциалов x_1, x_2 . Для краткости будем называть такое состояние нейрона активной фазой, а пороговое значение x_{th} выберем равным J_{min} , поскольку значения переменных x_1, x_2 в активной фазе расположены целиком выше J_{min} . Обозначим через T_{dep}^i время между соседними временами достижения порогового значения, которые происходят, когда переменная x_l ($l = 1, 2$) становится равной x_{th} в моменты её возрастания и убывания. Заметим, что величина T_{dep}^i изменяется во времени (см. рис. 7a). Во-вторых, обозначим через Δt^j время, в течение которого нейроны находятся в активной фазе, т.е. время совпадения фаз деполяризации (рис. 7a). На рис. 7б приведена гистограмма этой характеристики для случая $c = 0,01$. В-третьих, введём величину T_{burst}^k (длительность бёрста), равную сумме активной и пассивной фаз спайк-бёрстовых колебаний (рис. 7a).

В качестве меры синхронности колебаний будем рассматривать величину

$$\sigma = \sum_j \Delta t^j / \sum_i T_{dep}^i. \quad (6)$$

Величина σ характеризует отношение полного времени совпадения активных фаз спайк-бёрстовых колебаний двух нейронов к суммарной длительности всех активных фаз одного из нейронов (см. рис. 7a). Очевидно, что $\sigma = 1$ соответствует синфазной бёрстовой синхронизации, а $\sigma = 0$ — противофазной бёрстовой синхронизации.

На рис. 8 представлена зависимость коэффициента σ от величины связи c при различных

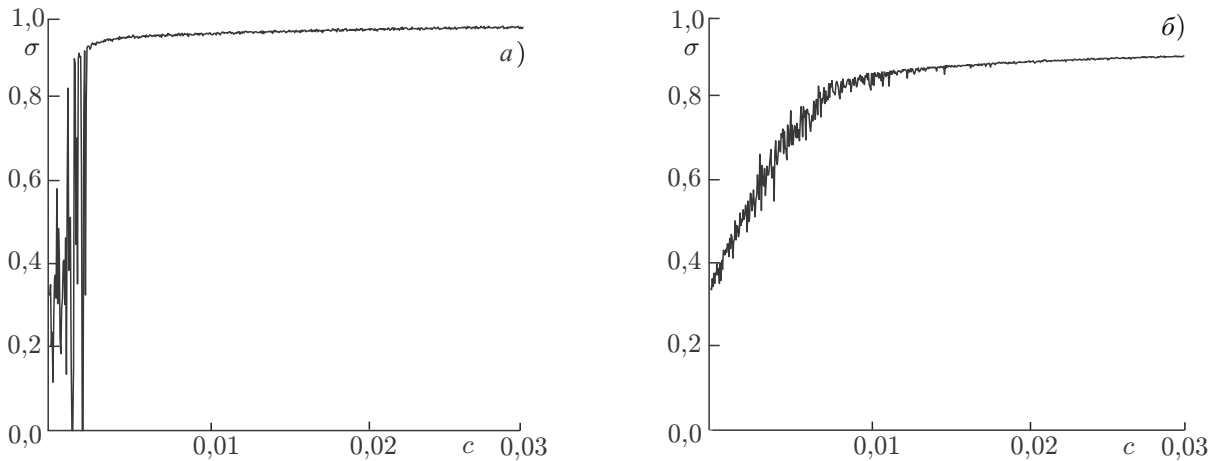


Рис. 8. Зависимость меры синхронизации σ от величины связи c для $\varepsilon = 0,001$ (а) и $\varepsilon = 0,01$ (б). Параметр $J = 0,2$

значениях параметров ε и J . При малых коэффициентах связи величина σ меняется в широких пределах, что говорит об отсутствии синхронизации бёрстовых колебаний. После некоторого порогового значения величины c характеристика σ в среднем монотонно увеличивается и достигает значений $0,9 \div 1,0$, зависящих от параметров ε и J (сравните рис. 8а и б). Это означает, что с увеличением c степень синхронности спайк-бёрстовых колебаний увеличивается. Такая ситуация вполне объяснима. При малых c в системе быстрых движений большую часть времени присутствуют все четыре аттрактора, и размеры их областей притяжения практически одинаковы. При медленном «дрейфе» переменных y_1, y_2 изображающая точка в равной степени посещает многообразие W^s и все три области транзитивного хаоса. С ростом c области притяжения аттракторов a_1 и a_2 становятся меньше, чем для A и O_{sn} . Поэтому медленное изменение переменных y_1, y_2 вызывает преимущественное посещение области транзитивного хаоса, отвечающей аттрактору A и поверхности W^s . При этом значения σ близки к единице, поскольку как неподвижная точка O_{sn} , так и аттрактор A локализованы в окрестности многообразия синхронных движений. Высокая чувствительность величины $\sigma(c)$ при малых c объясняется тем, что изображающая точка преимущественно находится в областях транзитивных хаотических колебаний.

Заметим, что при малых значениях c для $\varepsilon = 0,001$ (рис. 8а) амплитуда колебаний величины σ значительно превосходит амплитуду аналогичных колебаний при $\varepsilon = 0,01$ (рис. 8б). Это объясняется тем, что при меньших значениях ε ($\varepsilon = 0,001$) переменные y_1, y_2 меняются значительно медленнее и изображающая точка более длительное время находится в областях транзитивных хаотических колебаний, ассоциирующихся с аттракторами A, a_1 и a_2 , поскольку их разрушение происходит позднее, чем в случае относительно больших ε ($\varepsilon = 0,01$).

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе исследовано взаимодействие пары электрически связанных дискретных модельных нейронов. Обнаружено, что в ансамбле таких нейронов в зависимости от величины электрической связи возможно большое число различных режимов синхронизации спайк-бёрстовых колебаний. При достаточно слабой связи нейроны одновременно находятся в режиме генерации бёрстов лишь в некоторые случайные моменты времени (рис. 6з). Причём временные промежутки таких состояний не являются постоянными и хаотически изменяются во времени. Увеличение силы связи приводит к увеличению степени синхронности колебаний и упорядоченности времён одновремен-

ной генерации бёрстов.

Мы показали, что образом синхронных хаотических спайк-бёрстовых колебаний в фазовом пространстве R^4 является хаотический аттрактор B , который формируется динамикой системы с быстрым и медленным изменением переменных. Мы исследовали динамику четырёхмерной релаксационной системы с двумя медленными и двумя быстрыми переменными. Обнаружили, что медленные движения системы могут происходить не только на многообразиях и в их окрестностях (стандартная ситуация для релаксационных систем, которая достаточно широко представлена в литературе), но и в областях транзитивных хаотических колебаний. Мы также установили, что транзитивный хаос рождается и исчезает с некоторым временным запаздыванием. Если трактовать медленно изменяющиеся переменные y_1 и y_2 как медленно изменяющиеся параметры, то этот новый эффект фактически представляет собой динамическую бифуркацию. Заметим, что ранее эффект запаздывания появления колебаний был обнаружен и изучен в случае бифуркации Андронова—Хопфа (см., например, [19] и [20]), т. е. появления регулярных колебаний. Здесь же мы обнаружили, что при медленном изменении параметров хаотические колебания также появляются с некоторым временным запаздыванием.

Мы ввели новую характеристику степени синхронности сложных хаотических колебаний. Однако заметим, что эта характеристика, наряду с очевидными достоинствами, имеет и некоторые ограничения. Она не пригодна, когда длительность активных фаз бёрстов сравнима с периодом самого бёрста. Действительно, в этом случае даже при отсутствии связи будет наблюдаться значительное перекрытие по времени генерации активных фаз колебаний элементов. Это приведёт к тому, что величина σ окажется близкой к единице, что, однако, не будет отражать действительного наличия в системе синфазной бёрстовой синхронизации. Тем не менее, этот случай является вырожденным, и в большинстве модельных и экспериментальных режимов спайк-бёрстовых колебаний указанные ограничения не сказываются.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты 09-02-00719 и 09-02-91061) и Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (контракты П942, П1225 и 02.740.11.5188).

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Таблица 1

Область существования неподвижных точек на плоскости (x_1, x_2)	Координаты неподвижных точек	Тип
O_{sn} : $x_1 < J_{\min}$, $x_2 < J_{\min}$	$x_{1,sn}^* = \frac{-(m_0 + c)y_1^0 - cy_2^0}{m_0(m_0 + 2c)},$ $x_{2,sn}^* = \frac{-(m_0 + c)y_2^0 - cy_1^0}{m_0(m_0 + 2c)}$	Устойчивый узел
O_{un} : $J_{\min} < x_1 < d$, $J_{\min} < x_2 < d$	$x_{1,un}^* = \frac{(m_1 - c)y_1^0 - cy_2^0}{m_1(m_1 - 2c)} + a,$ $x_{2,un}^* = \frac{(m_1 - c)y_2^0 - cy_1^0}{m_1(m_1 - 2c)} + a$	Неустойчивый узел
O_{s1} : $J_{\min} < x_1 < d$, $x_2 < J_{\min}$	$x_{1,s1}^* = \frac{(m_0 + c)y_1^0 + cy_2^0 + m_1a(m_0 + c)}{m_0m_1 + c(m_1 - m_0)},$ $x_{2,s1}^* = \frac{cy_1^0 - (m_1 - c)y_2^0 + cm_1a}{m_0m_1 + c(m_1 - m_0)}$	Седло
O_{s2} : $x_1 < J_{\min}$, $J_{\min} < x_2 < d$	$x_{1,s2}^* = \frac{cy_2^0 - (m_1 - c)y_1^0 + cm_1a}{m_0m_1 + c(m_1 - m_0)},$ $x_{2,s2}^* = \frac{(m_0 + c)y_2^0 + cy_1^0 + m_1a(m_0 + c)}{m_0m_1 + c(m_1 - m_0)}$	Седло

Таблица 2

Область Y_s на плоскости (y_1^0, y_2^0) задаётся следующими неравенствами:
$y_2^0 > \frac{m_1 - c}{c} y_1^0 - \frac{m_1(m_1 - 2c)(d - a)}{c},$ $y_2^0 > \frac{c}{m_1 - c} y_1^0 - \frac{m_1(m_1 - 2c)(d - a)}{m_1 - c},$ $y_2^0 > -\frac{m_0 + c}{c} y_1^0 - \frac{m_1a(m_0 + c)}{c} + \frac{d[c(m_1 - m_0) + m_0m_1]}{c},$ $y_2^0 > -\frac{c}{m_0 + c} y_1^0 + \frac{m_1(m_0 + c)(d - a) - cm_0d}{m_0 + c}.$

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Синхронные бёрстовые колебания системы (??) определяются в основном аттрактором A , поскольку инвариантная область, в которой он локализован, расположена вблизи многообразия синхронных движений $\{x_1 = x_2\}$ (см. рис. 9а). Поэтому области существования и характер разрушения синхронных режимов определяются бифуркациями аттрактора A .

Мы установили, что разрушение аттрактора A происходит в результате так называемой контактной бифуркации, отвечающей касанию инвариантной области, содержащей аттрактор, с гра-

ницей его области притяжения. Это касание сопровождается возникновением в фазовом пространстве гомоклинических орбит, образованных неустойчивой неподвижной точкой. Очевидно, что для исследования контактной бифуркации, в первую очередь, необходимо установить границы инвариантной области, в которой локализован аттрактор. Мы нашли эту границу, используя теорию так называемых критических линий [21, 22], применимую в классе необратимых отображений, к которым принадлежит отображение (??). Для точек плоскости (x_1, x_2) было подсчитано число существующих прообразов, что позволило установить разбиение фазовой плоскости (x_1, x_2) на области Z_i , с числом прообразов, равным i . Границами между различными областями Z_i как раз и являются критические линии LC . В [?, ?] показано, что если в необратимом двумерном точечном отображении существует инвариантная область, содержащая хаотический аттрактор, то её границы определяются участками критических линий. Кроме того, критические линии позволяют определить момент контактной бифуркации — касание инвариантной области, содержащей аттрактор, с границей его области притяжения. Такая бифуркация приводит к разрушению хаотического аттрактора. После этого разрушения изображающая точка на месте исчезнувшего аттрактора двигается по хаотической траектории в течение конечного времени, пока не притянется другим аттрактором, т.е. демонстрирует режим транзитивного хаоса. Особенностью контактной бифуркации является то, что она может сопровождаться появлением гомоклинических или гетероклинических орбит.

Мы установили, что границы инвариантной области $\Pi(c)$, содержащей аттрактор A , определяются зонами Z_3, Z_4 , поскольку $\Pi(c) \subset Z_3 \cup Z_4$ (рис. 9б). Мы обнаружили, что разрушение A действительно сопровождается появлением гомоклинических орбит неустойчивого узла O_{un} .

Заметим, что неустойчивые неподвижные точки O_{un}, O_{s1}, O_{s2} лежат на границах областей притяжения хаотических аттракторов в A, a_1 и a_2 . С другой стороны, границы инвариантных областей $\Pi(c), \pi_1(c), \pi_2(c)$, содержащих эти аттракторы, определяются участками критических линий. Поэтому бифуркации, связанные с касанием границы инвариантной области и границы области притяжения аттрактора, сопровождаются переходами неподвижных точек O_{un}, O_{s1}, O_{s2} из одной области Z_i в другую $Z_j, j \neq i$. Это утверждение иллюстрирует рис. 9в–е. На рис. 9в, д для различных y_1^0, y_2^0 представлено разбиение плоскости (x_1, x_2) на области Z_i . Кроме того, на этих рисунках отмечены неподвижные точки и инвариантные области. Различные зоны Z_1, Z_2, Z_3, Z_4 обозначены различными оттенками серого. На рис. 9г, е для тех же значений y_1^0, y_2^0 показаны эти же аттракторы, но уже с их областями притяжения. Нетрудно видеть, что при переходе одного из сёдел O_{s1} или O_{s2} из Z_1 в область Z_2 , которой принадлежат инвариантные области $\pi_1(c)$ и $\pi_2(c)$ (что соответствует касанию одной из них с границей области притяжения аттракторов a_1 и a_2), соответствующий аттрактор исчезает.

При переходе неустойчивого узла O_{un} из Z_1 через Z_2 сначала в Z_3 , а затем в Z_4 , происходит каскад бифуркаций хаотического аттрактора A . При попадании O_{un} в Z_3 хаотический аттрактор A исчезает, что сопровождается появлением у O_{un} гомоклинических орбит. Вхождение в Z_4 приводит к появлению ещё одной группы гомоклинических орбит неустойчивого узла. Отметим, что при малых c область Z_3 , обрамляющая зону Z_4 , сильно уменьшается (при $c = 0$ она вообще не существует), и моменты появления всех указанных гомоклинических орбит близки по значениям параметров y_1^0, y_2^0 .

Для системы (??) можно аналитически найти гомоклинические траектории неустойчивого узла O_{un} , что позволяет установить границы на плоскости (y_1, y_2) , соответствующие исчезновению (появлению) $\Pi(c)$. Очевидно, что $G_f(O_{un}) = O_{un}$, и любая траектория, начинающаяся в окрестности неустойчивого узла O_{un} , покидает эту окрестность, или, что то же самое, в обратном времени все траектории из малой окрестности неподвижной точки O_{un} асимптотически к ней стремятся. Несмотря на это, в исследуемой системе с дискретным временем существование гомоклиниче-

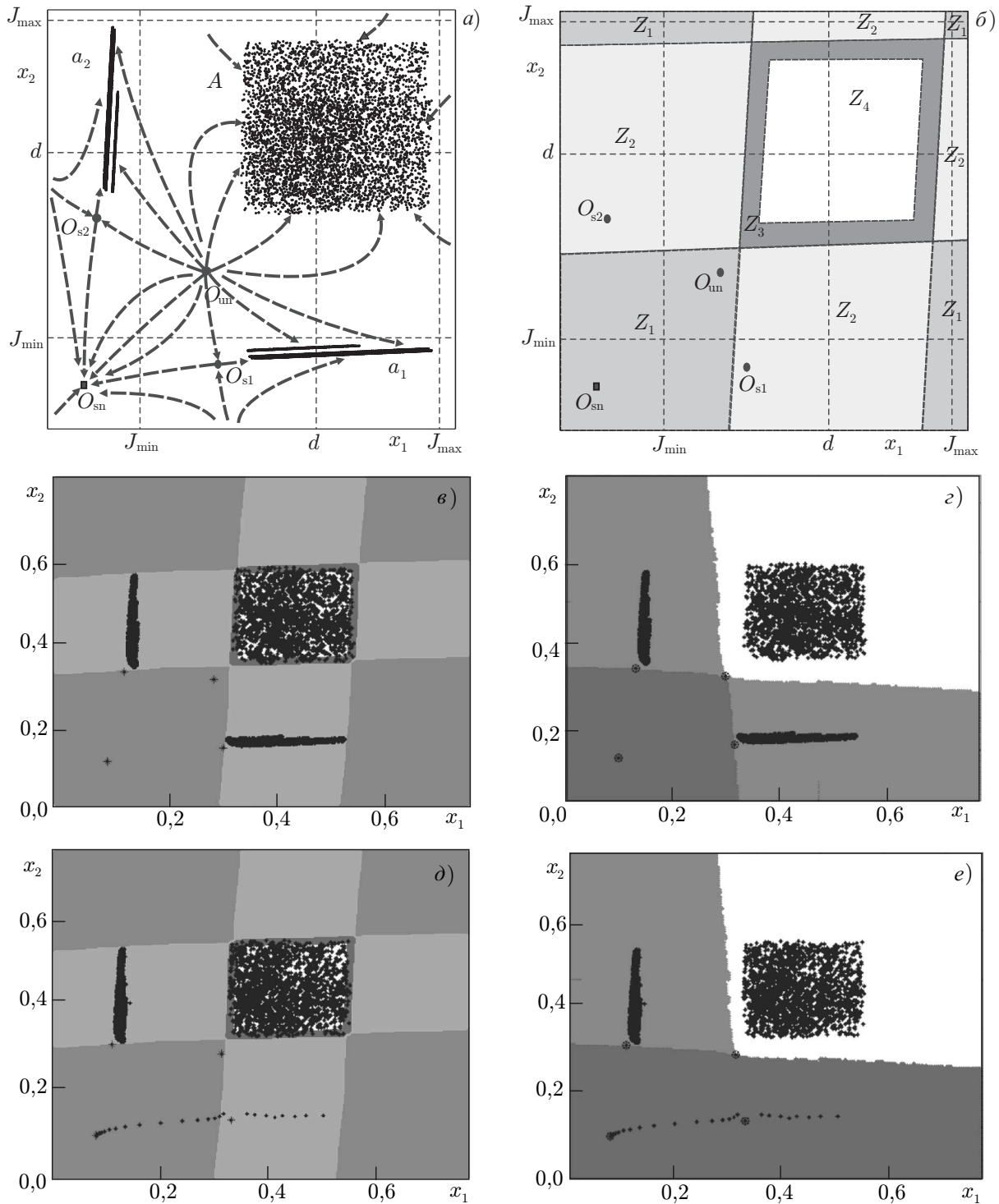


Рис. 9. Схема фазовой плоскости (x_1, x_2) системы быстрых движений (??) (панель а). Качественное разбиение плоскости (x_1, x_2) на зоны Z_1, Z_2, Z_3, Z_4 , соответствующие различному числу прообразов (панель б). Разбиение плоскости (x_1, x_2) на зоны Z_i (в, д) и аттракторы со своими областями притяжения (з, е) для $c = 0,05$. На панелях (в) и (з) $y_1^0 = -0,04, y_2^0 = -0,04$; на панелях (д) и (е) $y_1^0 = -0,04, y_2^0 = -0,03$. На панелях (в) и (з) белый цвет соответствует области Z_4 , темно-серый — Z_3 , светло-серый — Z_2 , серый — Z_1 . На панелях (з) и (е) белый цвет соответствует области притяжения хаотического аттрактора A , серый — аттракторов a_1 и a_2 , темно-серый — устойчивого узла O_{sn} .

ской орбиты возможно благодаря наличию в (??) разрывов $x_i = d$ ($i = 1, 2$) и связанной с ними необратимости во времени траекторий системы. Гомоклиническая траектория в обратном времени асимптотически притягивается неустойчивым узлом, а в прямом времени попадает в него за конечное число итераций. Иными словами, гомоклиническая орбита в рассматриваемом случае представляет собой последовательность $\{X_k\}_{k=-\infty}^0$, где $X = (x_1, x_2)$. При этом $G_f(X_k) = X_{k+1}$, $X_0 = O_{\text{un}}$ и $\lim_{k \rightarrow -\infty} X_k = O_{\text{un}}$.

Найдём для примера простейшие гомоклинические траектории, у которых только одна гомоклиническая точка лежит вне области D_0 (которой принадлежит неустойчивый узел O_{un}), а остальные точки траектории находятся в области D_0 . Для этого найдём возможные точки-прообразы неустойчивого узла O_{un} , гомоклинические точки, лежащие правее хотя бы одного из разрывов $x_i = d$. Затем потребуем, чтобы все прообразы старших рангов принадлежали D_0 . Рассмотрим три случая, когда гомоклиническая точка-прообраз неустойчивого узла находится в одной из трех областей D_3, D_1, D_2 , в которых действуют отображения $G_f^{(3)}, G_f^{(1)}, G_f^{(2)}$ соответственно (см. (??)).

Отображение $G_f^{(3)}$. Нетрудно показать, что в результате действия этого отображения получается точка $X_{-1}^{*(3)}$ с координатами

$$x_{1,-1} = x_{1,\text{un}}^* + \frac{\beta}{1+m_1}, \quad x_{2,-1} = x_{2,\text{un}}^* + \frac{\beta}{1+m_1}.$$

Допустим далее, что прообраз $X_{-2}^{*(3)}$ точки $X_{-1}^{*(3)}$ принадлежит области D_0 , где в обратном времени все траектории сходятся к неподвижной точке X_{un}^* . Из этого предположения находим траекторию, которая в прямом времени приходит в $X_{-1}^{*(3)}$ и, следовательно, в X_{un}^* , а в обратном ходе времени задаётся системой

$$x_{1,-k} = x_{1,\text{un}}^* + \frac{\beta}{(1+m_1)^k}, \quad x_{2,-k} = x_{2,\text{un}}^* + \frac{\beta}{(1+m_1)^k}, \quad k = 1, 2, \dots$$

Легко видеть, что и при обратном ходе времени траектория приходит в неустойчивый узел O_{un} . Таким образом, найденная траектория является гомоклинической. На рис. 10а показан её качественный вид. Из требования $X_{-1}^{*(3)} \in D_3$ (при этом аттрактор A не существует), вытекает условие на параметры (y_1^0, y_2^0) . Они должны принадлежать области с границами

$$H_1^I = \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_2^0 = -\frac{m_1-c}{c} y_1^0 - \frac{m_1(m_1-2c)}{c} \left(d-a - \frac{\beta}{1+m_1} \right) \right\},$$

$$H_2^I = \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_1^0 = -\frac{m_1-c}{c} y_2^0 - \frac{m_1(m_1-2c)}{c} \left(d-a - \frac{\beta}{1+m_1} \right) \right\}.$$

Ещё одно условие на параметры (y_1^0, y_2^0) следует из предположения о том, что $X_{-2}^{*(3)} \in D_0$. Тогда с учётом вышесказанного гомоклиническая траектория существует, когда параметры (y_1^0, y_2^0) находятся в области, ограниченной прямыми H_1, H_2 и прямыми

$$G_1^I = \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_2^0 = -\frac{m_1-c}{c} y_1^0 - \frac{m_1(m_1-2c)}{c} \left(d-a - \frac{\beta}{(1+m_1)^2} \right) \right\},$$

$$G_2^I = \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_1^0 = -\frac{m_1-c}{c} y_2^0 - \frac{m_1(m_1-2c)}{c} \left(d-a - \frac{\beta}{(1+m_1)^2} \right) \right\}.$$

Отображения $G_f^{(1)}, G_f^{(2)}$. Аналогичные рассуждения приводят к условиям существования гомоклинических орбит неустойчивого узла с другими точками-прообразами $X_{-2}^{*(1)}$ и $X_{-2}^{*(2)}$ в областях D_1 и D_2 соответственно:

$$\begin{aligned} x_{1,-k} &= x_{1,\text{un}}^* + \frac{\beta}{2} \left[\frac{1}{(1+m_1)^k} \pm \frac{1}{(1+m_1-2c)^k} \right], \\ x_{2,-k} &= x_{2,\text{un}}^* + \frac{\beta}{2} \left[\frac{1}{(1+m_1)^k} \mp \frac{1}{(1+m_1-2c)^k} \right], \quad k = 1, 2, \dots \end{aligned}$$

Первая из этих траекторий существует, если параметры (y_1^0, y_2^0) принадлежат области между прямыми

$$\begin{aligned} H_1^\Pi &= \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_2^0 = -\frac{m_1-c}{c} y_1^0 - \frac{m_1(m_1-2c)}{c} \left[d - a - \frac{\beta}{2} \left(\frac{1}{1+m_1} + \frac{1}{1+m_1-2c} \right) \right] \right\}, \\ G_1^\Pi &= \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_2^0 = -\frac{m_1-c}{c} y_1^0 - \frac{m_1(m_1-2c)}{c} \left(d - a - \frac{\beta}{2} \left[\frac{1}{(1+m_1)^2} + \frac{1}{(1+m_1-2c)^2} \right] \right) \right\}, \end{aligned}$$

а вторая — если (y_1^0, y_2^0) находится между прямыми

$$\begin{aligned} H_2^\Pi &= \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_1^0 = -\frac{m_1-c}{c} y_2^0 - \frac{m_1(m_1-2c)}{c} \left[d - a - \frac{\beta}{2} \left(\frac{1}{1+m_1} + \frac{1}{1+m_1-2c} \right) \right] \right\}, \\ G_2^\Pi &= \left\{ (y_1^0, y_2^0) : y_1^0 = -\frac{m_1-c}{c} y_2^0 - \frac{m_1(m_1-2c)}{c} \left(d - a - \frac{\beta}{2} \left[\frac{1}{(1+m_1)^2} + \frac{1}{(1+m_1-2c)^2} \right] \right) \right\}. \end{aligned}$$

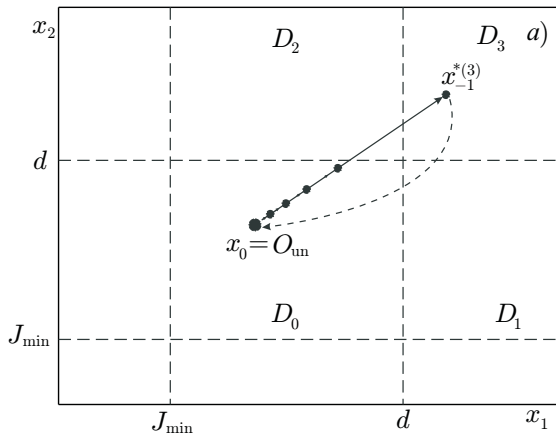
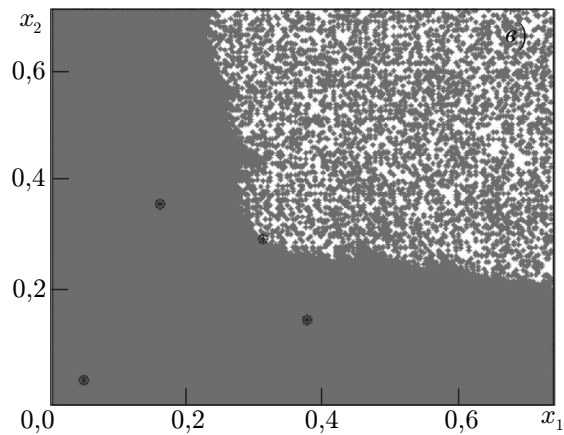
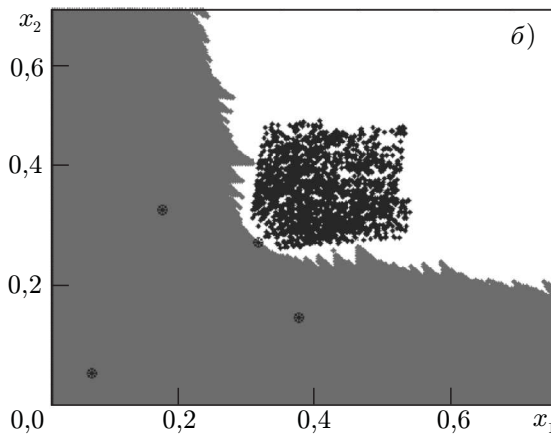


Рис. 10. Гомоклиническая орбита неустойчивого узла O_{un} (а); гомоклиническая точка $X_{-1}^{*(3)}$ лежит в области D_3 . Фрактализация границ области притяжения аттрактора A (панель б). Исчезновение аттрактора A и возникновение транзитивного хаоса (панель в)



Установленные свойства гомоклинических орбит отображения (??) позволяют найти бифуркационные линии на плоскости (y_1, y_2) , соответствующие исчезновению (появлению) инвариантной области $\Pi(c)$, содержащей аттрактор A . А именно, H_1^{Π} и H_2^{Π} определяют на плоскости (y_1, y_2) зоны, соответствующие существованию и отсутствию $\Pi(c)$.

Заметим, что при приближении y_1^0, y_2^0 к бифуркационным линиям H_1^{Π} и H_2^{Π} со стороны, отвечающей существованию $\Pi(c)$, происходит деформация границ области притяжения аттрактора A : они становятся фрактальными, что особенно заметно при сравнительно больших коэффициентах связи (см. рис. 10б). При пересечении этих бифуркационных линий происходит касание инвариантной области с границей области притяжения аттрактора. Такая бифуркация сопровождается образованием гомоклинических орбит точки O_{un} . В результате аттрактор разрушается. Однако траектории с начальными условиями из области притяжения аттрактора ещё достаточно долго остаются в этой области, совершая транзитивные хаотические колебания. На рис. 10в показан бассейн притяжения аттрактора A с многочисленными «дырами», соответствующими начальным условиям, при которых траектории быстрее остальных выходят из бывшей области притяжения A .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Izhikevich E. M. Dynamical systems in neuroscience: The geometry of excitability and bursting. The MIT Press, 2005.
2. Steriade M. Neuronal substrates of sleep and epilepsy. Cambridge University Press, 2003.
3. Su H., Alroy G., Kirson E.D., Yaari Y. // J. Neuroscience. 2001. V. 21. P. 4173.
4. Timofeev I., Grenier F., Bazhenov M., et. al. // Cerebral Cortex. 2000. V. 10, No. 12. P. 1185.
5. Dhamala M., Jirsa V. K., Ding M. // Phys. Rev. Lett. 2004. V. 92. Art. no. 028101.
6. Belykh I., de Lange E. // Phys. Rev. Lett. 2005. V. 94. Art. no. 188101.
7. Burić N., Todorović K., Vasonić N. // Phys. Rev. E. 2008. V. 78. Art. no. 036211.
8. Izhikevich E. M., Hoppensteadt F. // Int. J. Bifurcation Chaos. 2004. V. 14, No. 11. P. 3847.
9. Cazellis B., Courbage M., Rabinovich M. // Europhysics Lett. 2001. V. 56, No. 4. P. 504.
10. Rulkov N. F. // Phys. Rev. E. 2002. V. 65. Art. no. 041922.
11. Shilnikov A. L., Rulkov N. F. // Int. J. Bifurcation Chaos. 2003. V. 13, No. 11. P. 3325.
12. Rulkov N.F. // Phys. Rev. Lett. 2001. V. 86, No. 1. P. 183.
13. Tanaka G. // Chaos. 2006. V. 16. Art. no. 013113.
14. Ibarz B., Cao H., Sanjuán M. A. F. // Phys. Rev. E. 2008. V. 77. Art. no. 051918.
15. Некоркин В. И., Вдовин Л. В. // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2007. Т. 15, № 5. С. 36.
16. Courbage M., Nekorkin V. I., Vdovin L. V. // Chaos. 2007. V. 17. Art. no. 043109.
17. Batista C. A. S., Batista A. M., de Pontes J. C. A., et al. // Chaos, Solitons and Fractals. 2005. V. 41. P. 2220.
18. Afraimovich V. S., Hsu S.-B. Lectures on chaotic dynamical systems. American Math. Soc. Int. Press, 2003. 354 p.
19. Шишкова М. А. // Докл. АН СССР. 1978. Т. 209, № 3. С. 576.
20. Neishtadt A. I., Simó C., Treschev D. V. // Progress in Nonlinear Differential Equations and Their Applications. 1996. V. 19. P. 256.
21. Mira C., Gardini L., Barugola A., Cathala J.-C. Chaotic dynamics in two-dimensional noninvertible maps. Singapore: World Scientific, 1996.
22. Abraham R. H., Gardini L., Mira C. Chaos in discrete dynamical systems. New York: Springer-Verlag, 1997.

Поступила в редакцию 20 октября 2010 г.; принята в печать 15 января 2011 г.

SPIKE-BURSTING SYNCHRONIZATION IN THE ENSEMBLE OF ELECTRICALLY COUPLED DISCRETE MODEL NEURONS

V. I. Nekorkin and O. V. Maslennikov

In this paper, we study the dynamics of the system of two model neurons interacting via the electric synapse. Each neuron is described by a two-dimensional discontinuous point mapping. A chaotic relaxational-type attractor, which corresponds to the spike-bursting chaotic oscillations of neurons is shown to exist in a four-dimensional phase space. It is found that the dynamic mechanism of formation of chaotic bursts is based on a new phenomenon of generation of transient chaotic oscillations. It is demonstrated that transition from the chaotic-burst generation to the state of relative rest occurs with a certain time delay. A new characteristic which estimates the synchronization degree of the spike-bursting oscillations is introduced. The synchronization-degree dependence on the strength of coupling among the ensemble elements is studied.