УДК 534.1

СИНХРОНИЗАЦИЯ В СИСТЕМЕ СИНАПТИЧЕСКИ СВЯЗАННЫХ НЕЙРОННЫХ ОСЦИЛЛЯТОРОВ С ЧАСТОТНО-ЗАВИСИМОЙ СВЯЗЬЮ

И. С. Прокин [1,2], *В. Б. Казанцев* [1,2] *

[1] Нижегородский госуниверситет им. Н. И. Лобачевского;
[2] Институт прикладной физики РАН, г. Нижний Новгород, Россия

В работе исследуется влияние частотно-зависимой связи на синхронизацию в модельной системе синаптически связанных нейронных осцилляторов. Получены области параметров, при которых в модели происходит захват частоты ведомого (выходного) нейронного осциллятора. Исследованы фазовые характеристики колебаний в режиме синхронизации. Для описания этих характеристик численно построены отображения фазы, а также получены аналитические оценки для этих отображений при определённых ограничениях на частотные характеристики осцилляторов. Показано, что эффект частотно-зависимого изменения связи приводит к существенному изменению (сужению) областей синхронизации по сравнению со случаем фиксированной синаптической связи.

ВВЕДЕНИЕ

Исследование динамических механизмов передачи электрохимических сигналов в мозге относится к ряду ключевых фундаментальных вопросов современной науки. Из биофизики известно, что нервные клетки мозга (нейроны) способны генерировать импульсные сигналы активности электрохимической природы (спайки) и передавать их другим нейронам посредством синаптических связей. Синаптическая связь обеспечивается выделением передающей (пресинаптической или входной) клеткой специальных химических веществ (нейромедиаторов) и детектированием этих веществ принимающей (постсинаптической или выходной) клеткой. Таким образом, активность нейрона зависит как от его собственного текущего состояния, так и от состояния влияющих на него других нейронов, а также от свойств синаптических связей, образуемых данным нейроном с соседними.

Задачу исследования динамики системы «передающий нейрон—синапс—принимающий нейрон» можно трактовать как задачу о колебаниях нейронного осциллятора под воздействием импульсной внешней силы. Исследованиям синхронизации в нейронных системах посвящено достаточно большое количество работ [1–13]. В большинстве классических работ сложная динамика отклика нейронного осциллятора связывалась, как правило, со сложным устройством собственной динамики нейронов, которые, в зависимости от типа, и без внешних воздействий могут обладать различными периодическими, квазипериодическими и хаотическими режимами [14–16]. Воздействие внешним периодическим сигналом при определённых условиях может привести к вынужденной синхронизации нейрона. Эффект синхронизации нейронов различных областей мозга считается в нейробиологии одним из основных явлений, связанных с обработкой сенсорной информации, ассоциативным восприятием и моторной координацией, а также с различными патологическими нарушениями, например, эпилептиформной активностью [17–24].

Как показывают исследования последних лет, наряду со сложной динамикой самих нейронов существенную роль в формировании информационных функций может играть синаптическая связь за счёт так называемой синаптической пластичности. Синаптическая пластичность межнейронных связей представляет собой динамическое изменение силы связи в зависимости от характеристик сигналов связанных нейронов (в частности, пресинаптического (входного) нейрона).

* vkazan@neuron.appl.sci-nnov.ru

Одной из известных форм пластичности является краткосрочная пластичность — изменение силы связи в зависимости от частоты следования импульсов. Усиление/ослабление связи для этой формы пластичности проявляется на миллисекундном масштабе и связано с изменением величины секреции нейромедиатора (химического вещества, участвующего в синаптической передаче от передающего нейрона к принимающему) в пресинаптическом окончании. Таким образом, при анализе отклика нейронного осциллятора на внешний импульсный сигнал необходимо учитывать, что амплитуда внешней силы становится теперь функцией частоты внешнего сигнала.

В работе [25] рассматривалась модель двух синаптически связанных нейронных осцилляторов с простейшей собственной динамикой, но с частотно-зависимой связью. С помощью анализа нелинейных точечных отображений в [25] было получено описание различных конфигураций отклика ведомого нейронного осциллятора в случае, когда реализуется режим вынужденных колебаний. В этом режиме было выявлено существенное отличие в разбиении пространства параметров при учёте частотно-зависимой связи. Кроме того, при некоторых значениях параметров модели установлена возможность реализации сложных конфигураций отклика, обеспеченных динамическим характером взаимодействия.

В данной работе мы продолжаем исследовать влияние пластичности на динамику связанных осцилляторов в случае синхронизации колебаний и реализацию различных режимов захвата фазы периодического импульсного сигнала, генерируемого входным осциллятором по сравнению с фиксированной непластичной связью.

1. МОДЕЛЬ

Рассмотрим следующую модель нейронного осциллятора [25, 26]:

$$\tau \frac{\mathrm{d}V}{\mathrm{d}t} = -V + V_{\mathrm{syn}} + V_{\mathrm{b}} \tag{1а}$$

при $V(t) \le V_{\mathrm{thr}}$,

$$V(t+0) = V_{\mathrm{reset}} \tag{1б}$$

при $V(t) = V_{\mathrm{thr}}$. Здесь переменная V качественно описывает мембранный потенциал нейрона, V_{syn} — потенциал, формируемый за счёт входящих синаптических воздействий, V_{b} — параметр деполяризации (определяет динамический режим нейрона при отсутствии входных сигналов на синапсах), τ — характерное время релаксации, V_{thr} — пороговый уровень потенциала и V_{reset} — уровень сброса, t — время. Обозначим через t_k моменты времени, соответствующие достижению мембранным потенциалом порога. Схема модели и характерный вид колебаний приведены на рис. 1.

Для описания динамики частотно-зависимого пластичного синапса перепишем систему уравнений из работы [27], группируя уравнения для переменных, описывающих синапс, и выделяя явно моменты появления импульсов

$$\begin{gathered}\frac{\mathrm{d}x}{\mathrm{d}t} = \frac{z}{\tau_{\mathrm{rec}}} - \sum_{k=1}^{N} ux\delta(t-t_k), \qquad \frac{\mathrm{d}y}{\mathrm{d}t} = -\frac{y}{\tau_1} + \sum_{k=1}^{N} ux\delta(t-t_k),\\ \frac{\mathrm{d}z}{\mathrm{d}t} = \frac{y}{\tau_1} - \frac{z}{\tau_{\mathrm{rec}}}, \qquad \frac{\mathrm{d}u}{\mathrm{d}t} = -\frac{u}{\tau_{\mathrm{fac}}} + \sum_{k=1}^{N} U\,(1-u)\,\delta(t-t_k).\end{gathered} \tag{2}$$

Здесь x, y, z — переменные, описывающие доли синаптических ресурсов в восстановленном, активном и неактивном состояниях соответственно, u — переменная, отвечающая за частотно-

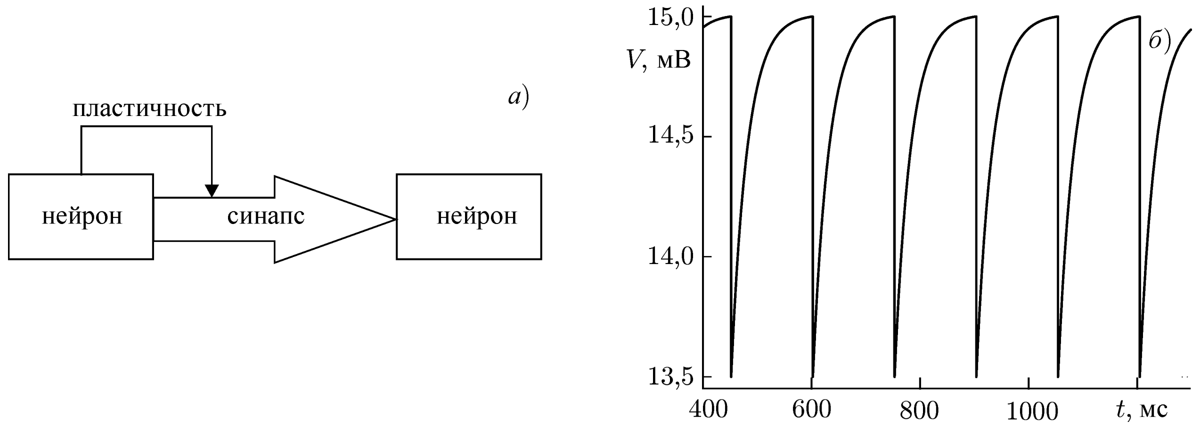


Рис. 1. Схема модели (a) и колебания в модели нейрона при $V_\mathrm{b} = 15{,}01$ мВ ($б$)

зависимое усиление/подавление синаптической связи, τ_rec, τ_1 и τ_fac — характерные времена динамики синапса. Феноменологическим переменным модели можно придать следующий смысл: x — количество нейромедиатора в пресинаптическом окончании, готового к выбросу в синаптическую щель; y — величина, пропорциональная доле открытых постсинаптических каналов; z — количество синтезированного, но не готового к выбросу в синаптическую щель нейромедиатора (в пресинаптическом окончании); u — величина, пропорциональная вероятности высвобождения нейромедиатора из пресинаптического окончания; параметр U описывает изменение величины u, вызванное пресинаптическим спайком.

Каждый входной импульс вызывает скачок переменной y, после которого она спадает до нуля за сравнительно короткое время. При использованных параметрах модели с каждым следующим входным импульсом скачок переменной y уменьшается, если интервал между входными импульсами не достаточно велик для того, чтобы синапс восстановился к исходному состоянию. Следовательно, чем выше частота входных импульсов, тем сильнее и быстрее уменьшается сила связи. При этом для случая периодического входного воздействия стационарная величина скачков определяется нелинейной функцией частоты входного воздействия [25].

Синаптическая связь между входным нейронным осциллятором и выходным нейронным осциллятором, каждый из которых описывается уравнением (1), осуществляется через взвешенную переменную y:

$$V_\mathrm{syn} = Ay(t),$$

где A — вес связи.

Для описания синаптической связи в модели с фиксированной связью переменная y переопределяется следующим образом:

$$V_\mathrm{syn} = Ay(t) = M \sum_{k=1}^{N} \delta(t - t_k),$$

где M — некоторая нормировочная константа. Отметим, что константа M выбирается так, чтобы увеличение потенциала V под действием одиночного входного импульса в модели с частотно-зависимой связью с начальными условиями $V(0) = V_\mathrm{b}$, $x(0) = 1$, $y(0) = z(0) = u(0) = 0$ и в модели с фиксированной связью с начальными условиями $V(0) = V_\mathrm{b}$ было одинаково [25]:

$$AU \, \frac{\tau_1}{\tau_1 - \tau} \left[\left(\frac{\tau}{\tau_1} \right)^{\frac{\tau}{\tau - \tau_1}} - \left(\frac{\tau}{\tau_1} \right)^{\frac{\tau_1}{\tau - \tau_1}} \right] = \frac{M}{\tau} \, .$$

2. АНАЛИЗ МОДЕЛИ В РЕЖИМЕ СИНХРОНИЗАЦИИ

Будем рассматривать ситуацию, когда входной осциллятор работает в автоколебательном режиме, генерируя периодическую последовательность импульсов. При этом частота колебаний $f_{\rm in}$ определяется параметром деполяризации.

Периодические импульсы входного осциллятора задают последовательность временны́х секущих, определяющих стробоскопическое отображение для мембранного потенциала выходного нейрона в расширенной системе. Для анализа режимов синхронизации, руководствуясь соображениями удобства, будем использовать параметр, аналогичный величине, обратной числу вращения в классической теории колебаний [28]. Определим этот параметр как $m = f_{\rm in}/f_{\rm out}$, где $f_{\rm out}$ — средняя за реализацию частота выходной последовательности импульсов (в численном расчёте длина реализации выбиралась так, чтобы сохранить число входных импульсов постоянным и равным 100). Удобство применения параметра m состоит в том, что при наличии в модели захвата частоты он принимает целые значения.

Если при вычислении параметра m длину реализации устремить к бесконечности, то он примет своё предельное значение L. Рациональные значения $L = p/q$ свидетельствуют о захвате частоты, $pf_{\rm out} = qf_{\rm in}$, иррациональные значения L свидетельствуют об асинхронной динамике. Бесконечно большое L свидетельствует об отсутствии отклика.

Параметр m можно использовать для оценки режимов синхронизации как в случае, когда выходной нейрон находится в колебательном режиме $V_{\rm b} > V_{\rm thr}$, так и в случае вынужденных колебаний (выходной нейрон находится в возбудимом режиме $V_{\rm b} < V_{\rm thr}$).

Для анализа фазовой динамики введём фазу i-го импульса выходного сигнала относительно периодического входного сигнала как $\Psi_i = \{t_i f_{\rm in}\}$, где фигурные скобки обозначают оператор взятия дробной части. Другими словами, Ψ_i — время между i-м импульсом отклика и ближайшим предыдущим входным импульсом, нормированное на период следования входных импульсов. Определённая таким образом фаза импульса принимает значения из полуинтервала $[0;1)$, при этом ноль соответствует синфазному приходу импульса относительно периодического входного сигнала, а $1/2$ — противофазному.

Для оценки режимов захвата фазы и фазовой синхронизации в численном эксперименте мы будем использовать среднее по реализации значение фазы $\langle\Psi\rangle$ и стандартное отклонение от среднего на реализации $\mathrm{std}(\Psi)$. Малое стандартное отклонение ($\mathrm{std}(\Psi) \ll \langle\Psi\rangle$) свидетельствует о захвате фазы.

Иллюстрация разбиения плоского сечения пространства параметров (A, $V_{\rm b}$, $f_{\rm in}$) на области различной конфигурации отклика приведена на рис. 2. Области со значением разброса фазы в окрестности нуля соответствуют областям захвата частоты с целыми значениями параметра захвата m, области наибольшего разброса по фазе соответствуют режимам генерации сложных импульсных последовательностей.

Отметим, что области синхронизации (области чёрного цвета на рис. 2*д*, *е*) имеют вид «языков» (языков Арнольда) с вершинами в точках кратных отношений частот входного осциллятора («вынуждающей силы») и собственной частоты колебаний выходного осциллятора, что соответствует классической теории синхронизации [29–31]. Отметим также, что форма этих областей существенно отличается для модели с фиксированной связью (рис. 2*а*, *в*, *д*) и модели с пластичной связью (рис. 2*б*, *г*, *е*) при увеличении амплитуды воздействия (коэффициента связи). В случае пластичной связи области оказались узкими и локализованными в окрестности кратных значений частот при достаточно бо́льших амплитудах воздействия. Этот эффект можно объяснить тем, что за счёт частотно-зависимого ослабления связи (переменная $y(t)$) фаза будет захватываться при эффективно более высоких значениях веса связи A. Это обстоятельство существенно сужает

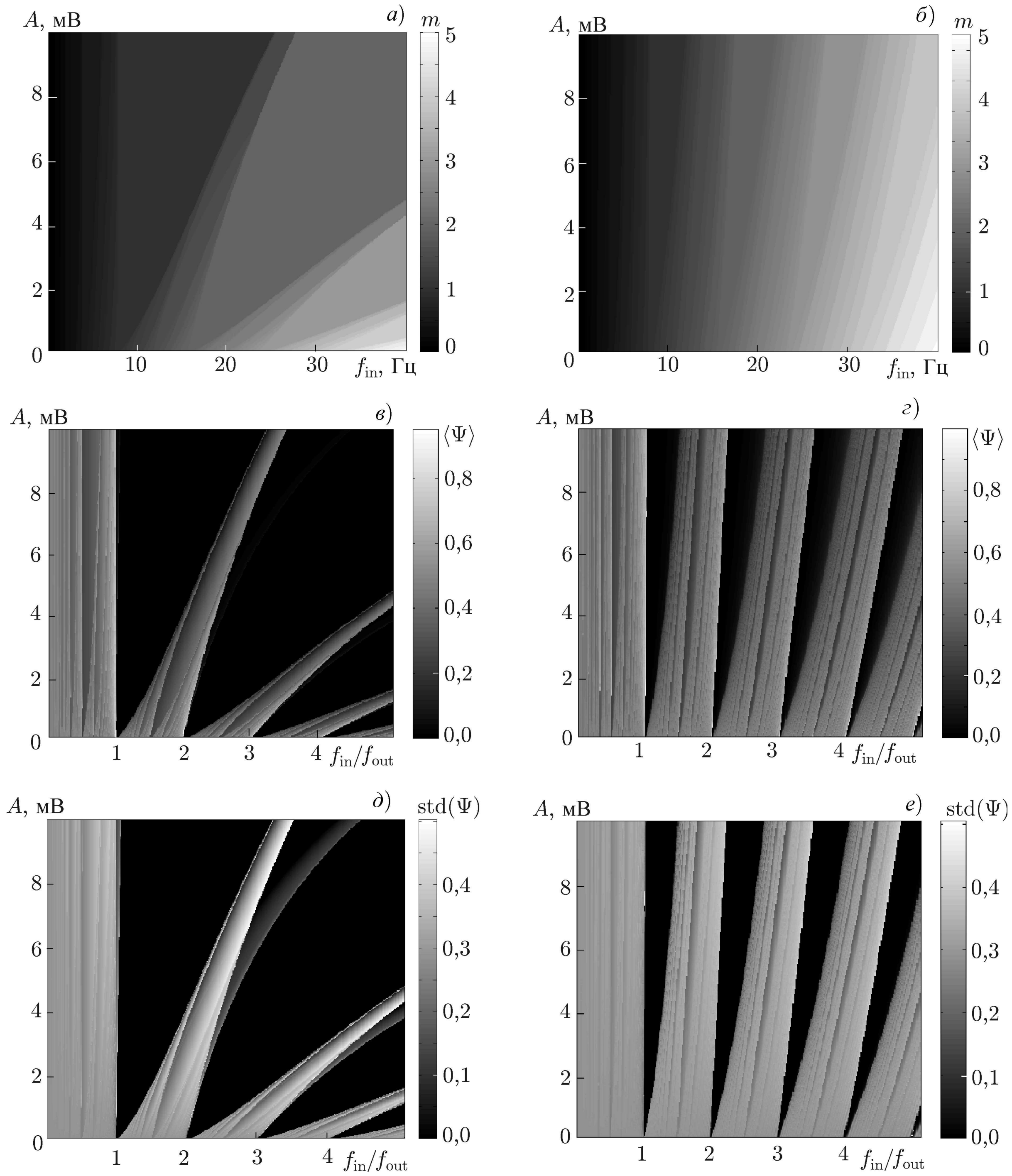


Рис. 2. Разбиение плоского сечения пространства параметров на области различной конфигурации отклика для модели с фиксированной (*а*) и с частотно-зависимой пластичной (*б*) связью. Параметр $V_{\text{b}} = 15{,}021$ мВ (соответствует частоте импульсов $\Phi = 7{,}78$ Гц при отсутствии входного сигнала, т. е. частоте автономного выходного осциллятора)

области синхронизации и позволяет интерпретировать частотно-зависимую пластичность связей как возможный механизм селективного отклика и контрастирования частотно-кодированной информации в мозге.

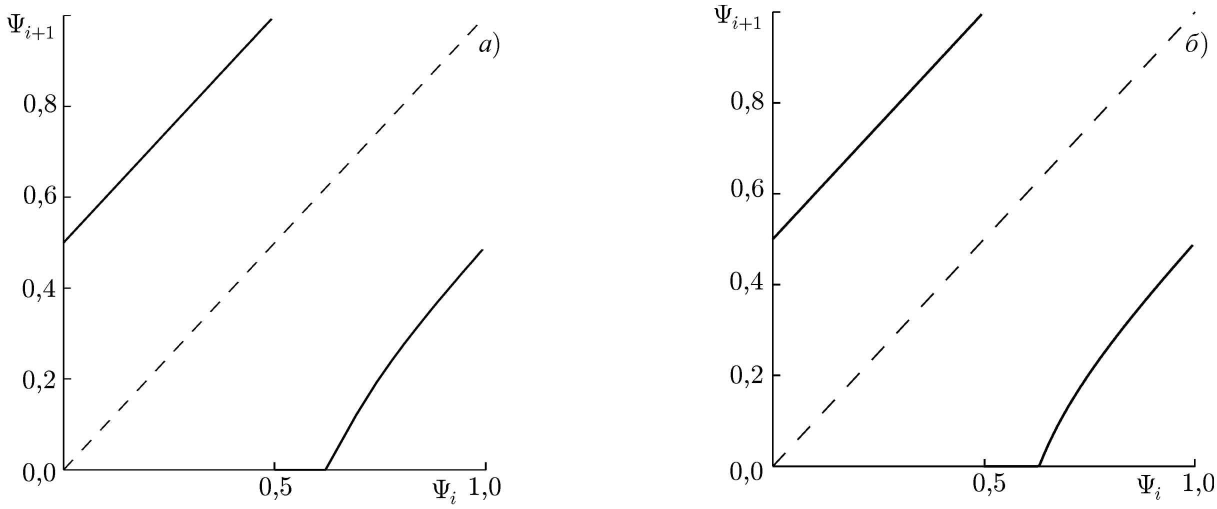


Рис. 3. Иллюстрация численно (a) и аналитически ($б$) полученных функций последования для отображений фазы. Параметры $h = 0{,}05$ мс, $A = 2$ мВ, $V_{\mathrm{b}} = 15{,}0555$ мВ ($\Phi = 10$ Гц), $f_{\mathrm{in}} = 5$ Гц, h — шаг итерирования аналитических решений дифференциальных уравнений

Для анализа фазовой динамики и бифуркационных механизмов захвата фазы рассмотрим отображения фазы следующего вида:

$$T\colon \Psi_i \to \Psi_{i+1}, \qquad i \in \mathbb{N},$$

где $\mathbb{N}$ — множество натуральных чисел $1; 2; 3; \ldots$. Отображение связывает фазу Ψ_i в момент i-го импульса отклика с фазой Ψ_{i+1} в момент $(i+1)$-го импульса отклика.

Рассмотрим сначала случай фиксированной связи. Хороший пример построения отображений для модели осцилляторов типа «пороговый интегратор», связанных фиксированной двунаправленной связью, для частного случая равенства собственных частот показан в работе [32]. Отметим, что при выполнении условия $\Phi \Delta t > 1$, где Φ — собственная частота выходного осциллятора (частота следования импульсов при отсутствии внешнего воздействия), выражаемая через параметр V_{b}, а $\Delta t = 1/f_{\mathrm{in}}$ — межымпульсный интервал входного осциллятора, можно получить композитное отображение времён выходных импульсов. Это отображение аналитически представляется в виде

$$t_{i+1} = Z(t_i) = \begin{cases} t_i + 1/\Phi - S[\eta(n) - t_i], & \exists n \in \mathbb{N}_0\colon \eta(n) \in (t_i; \xi); \\ \eta(k = n), & \exists n \in \mathbb{N}_0\colon \eta(n) \in [\xi; t_i + 1/\Phi); \\ t_i + 1/\Phi, & \nexists n \in \mathbb{N}_0\colon \eta(n) \in (t_i; t_i + 1/\Phi). \end{cases}$$

Здесь

$$S(x) = -\tau \ln\left[1 + \frac{M}{\tau\,(V_{\mathrm{reset}} - V_{\mathrm{b}})\,\exp(-x/\tau)}\right]$$

— функция сдвига выходного импульса,

$$\xi = -\tau \ln\left[\exp\left(-\frac{1}{\Phi\tau}\right) - \frac{M}{\tau\,(V_{\mathrm{reset}} - V_{\mathrm{b}})}\right]$$

— время, за которое выходной осциллятор, экспоненциально эволюционируя с уровня сброса, критически приблизится к порогу (так, что импульс входного осциллятора мгновенно вызовет

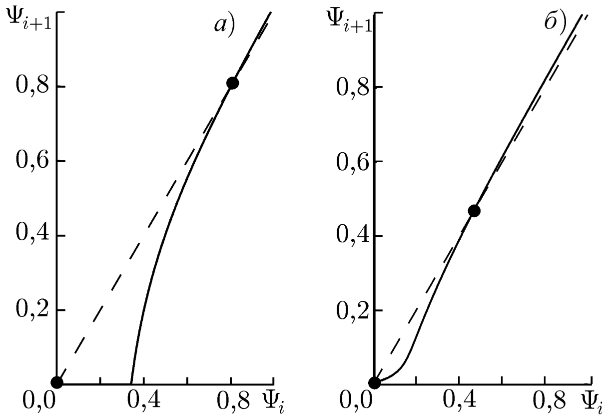
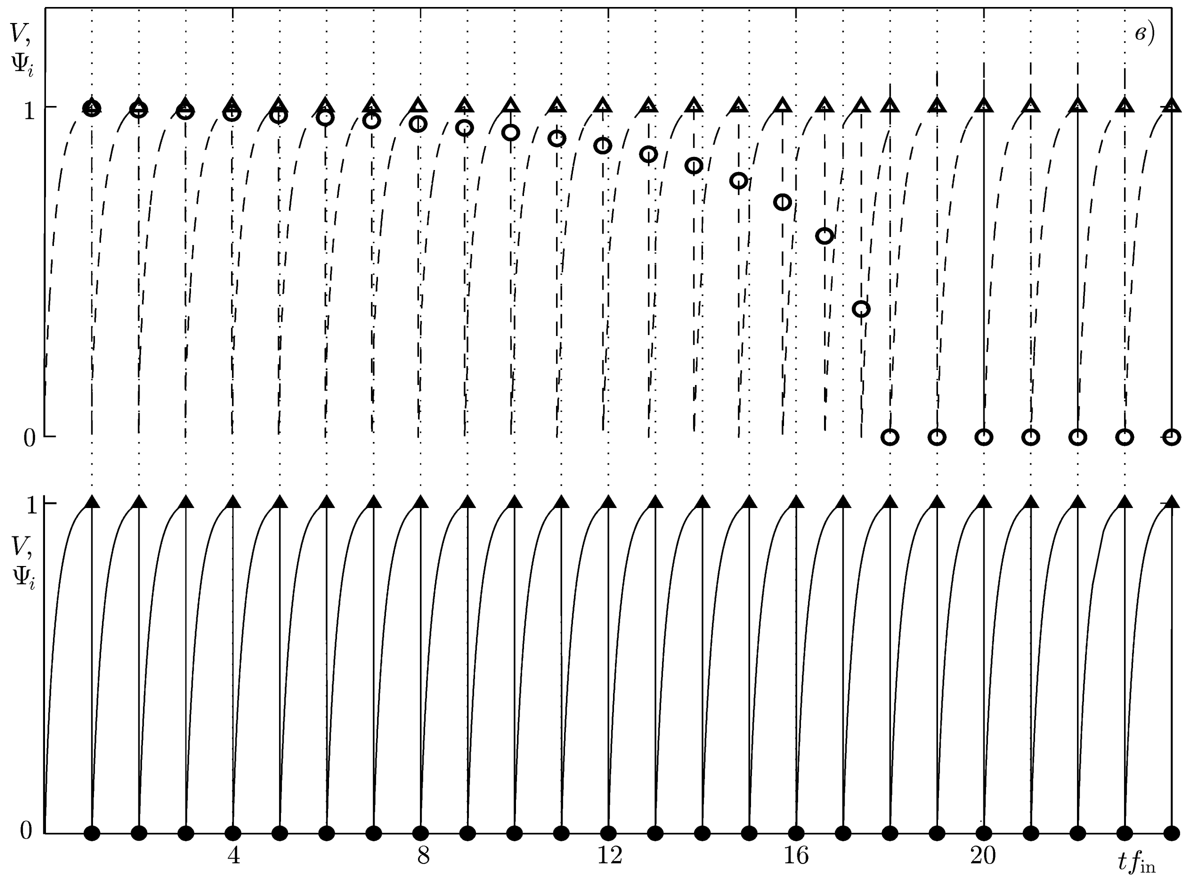


Рис. 4. Функции последования для отображений фазы в модели с фиксированной (*а*) и с пластичной (*б*) связью, а также нормированные реализации мембранного потенциала (*в*) внутри области захвата $m = 1$ для обеих моделей; $A = 5$ мВ, $V_{\rm b} = 15{,}021$ мВ, $f_{\rm in} = 8$ Гц. Сплошная и штриховые кривые соответствуют потенциалу V для моделей с пластичной и фиксированной связью соответственно, треугольники — выходным импульсам, кружки — фазе Ψ_i, вертикальные пунктирные линии — входящим импульсам



импульс отклика), $\eta(k) = t_{\rm pre0} + k\,\Delta t$ — функция, определяющая моменты входных импульсов, $t_{\rm pre0}$ — момент появления первого входного импульса на рассматриваемой реализации, $k \in \mathbb{N}_0$ — номер импульса входного осциллятора, $\mathbb{N}_0 = \{0; 1; 2; \ldots\}$ — множество натуральных чисел с нулём. Поскольку моменты импульсов однозначно определяют фазу $\Psi_i = \{t_i f_{\rm in}\}$, отображение времён однозначно определяет отображение фазы.

На рис. 3 представлен характерный вид функции последования для отображения фазы в случае фиксированной связи. Фаза в данном случае совершает периодические колебания между двумя ветвями отображения.

Аналитическое построение отображения фазы в общем случае является затруднительным. Поэтому далее для анализа динамических режимов и бифуркационных переходов будем исполь-

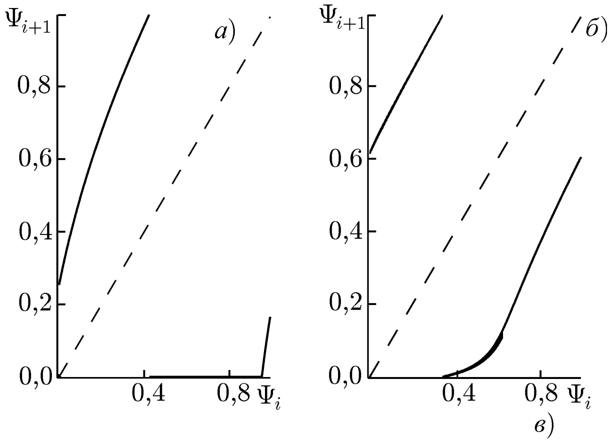
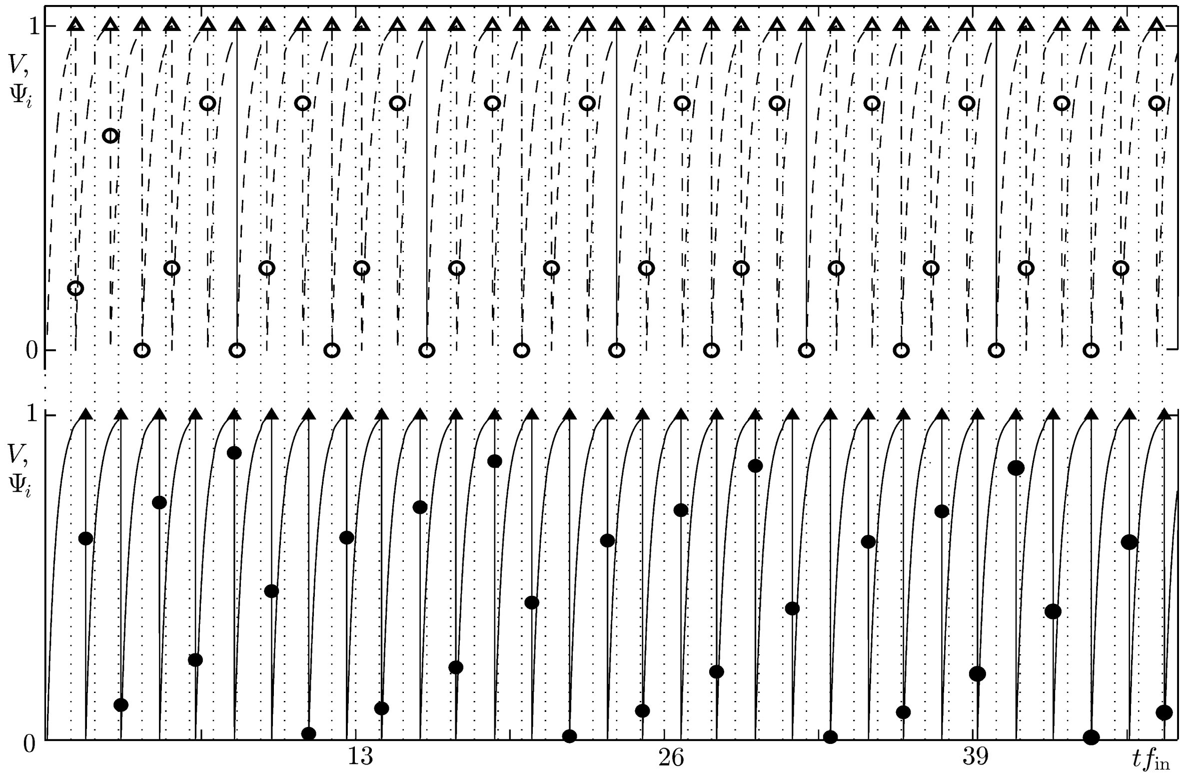


Рис. 5. То же, что и на рис. 4, для параметров вне (выше) области захвата $m = 1$ для обеих моделей; $A = 2$ мВ, $V_{\mathrm{b}} = 15{,}021$ мВ, $f_{\mathrm{in}} = 13$ Гц



зовать численный расчёт функции последования.

Устойчивая неподвижная точка отображения фазы соответствует захвату фазы. Пример для значений параметров для области захвата, соответствующей режиму 1 : 1 ($m = 1$), приведён на рис. 4*б*. На рис. 4*в* показаны соответствующие нормированные реализации для мембранного потенциала. Как можно видеть в приведённом примере, при любых начальных условиях фаза при итерациях отображения асимптотически приближается к своей неподвижной точке в окрестности нуля. Пример функции последования для отображения фазы для области, разделяющей области захвата 1 : 1 и 2 : 1, приведён на рис. 5. В этом случае отображение не имеет неподвижных точек, что проявляется в колебаниях фаз импульсов на реализации.

Отметим, что чем слабее сила связи (коэффициент A), тем выше сходство двух рассматриваемых моделей (см. рис. 2), которые при бесконечно малом коэффициенте связи становятся неразличимыми (см. рис. 6, 7).

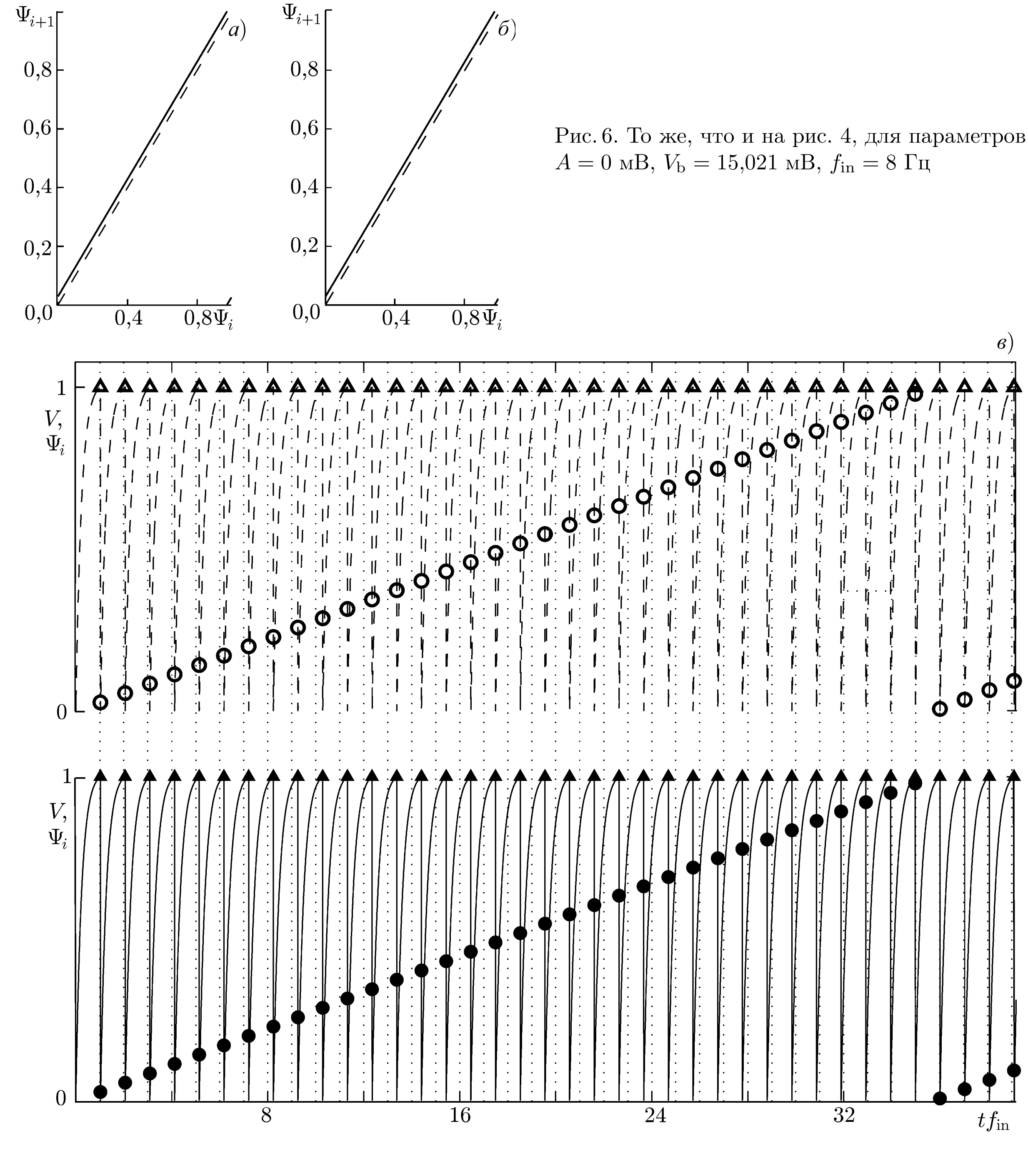
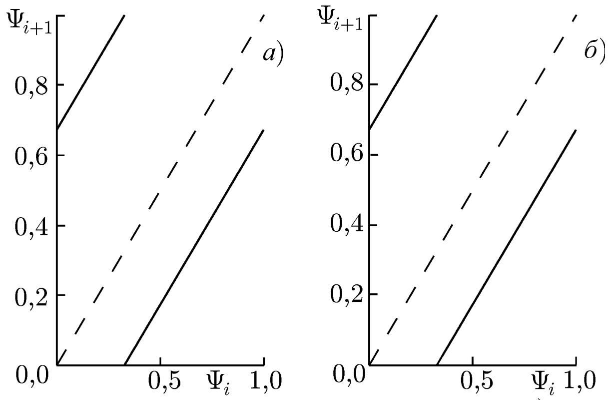


Рис. 6. То же, что и на рис. 4, для параметров $A = 0$ мВ, $V_{\rm b} = 15{,}021$ мВ, $f_{\rm in} = 8$ Гц

Остановимся подробнее на рассмотрении граничных случаев для области $m = 1$. Область $m = 1$ в модели с пластичной связью при параметрах ($A = 2$ мВ, $V_{\rm b} = 15{,}021$ мВ) задаётся неравенствами $7{,}8005$ Гц $< f_{\rm in} < 9{,}661$ Гц, а в модели с фиксированной связью — $7{,}7701$ Гц $<$ $< f_{\rm in} < 12{,}1506$ Гц (границы определены численно с приведённой точностью).

Как показывает рис. 8*б*, при параметрах ниже нижней границы области $m = 1$ фаза уменьшается медленно при большом отставании импульса отклика от предшествующего ему входного импульса и быстро — при малом отставании. Как показывают рис. 8*в, г* и рис. 5*а, в*, при параметрах выше верхней границы области $m = 1$ выход из режима синхронизации происходит



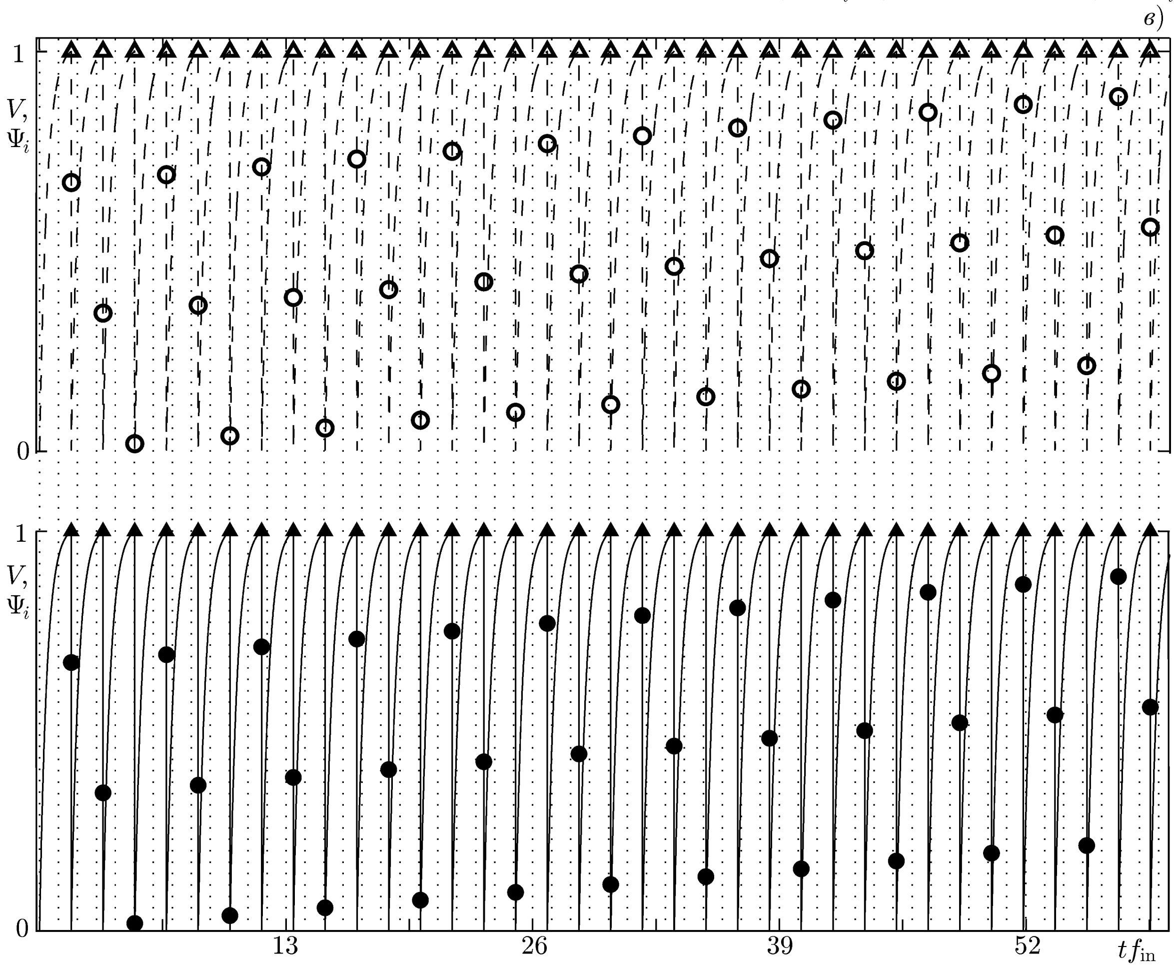


Рис. 7. То же, что и на рис. 4, для параметров $A = 0$ мВ, $V_{\text{b}} = 15{,}021$ мВ, $f_{\text{in}} = 13$ Гц

противоположным образом: фаза медленно нарастает при малом отставании и ускоренно — при большом отставании. Отметим, что в отношении выхода из режима синхронизации две рассматриваемые модели качественно не различаются, что хорошо иллюстрируется на бифуркационной диаграмме для неподвижных точек отображения фазы.

На рис. 9*а*, *б* представлена бифуркационная диаграмма для неподвижных точек отображения фазы в диапазоне частот, покрывающем область захвата $m = 1$. Данная диаграмма иллюстрирует совпадение бифуркационных механизмов отображения фазы, описывающие возникновение/разрушение синхронизации в моделях с фиксированной (рис. 9*а*) и пластичной (рис. 9*б*) связью. В обоих случаях на левой и правой границах области происходят седло-узловые бифуркации

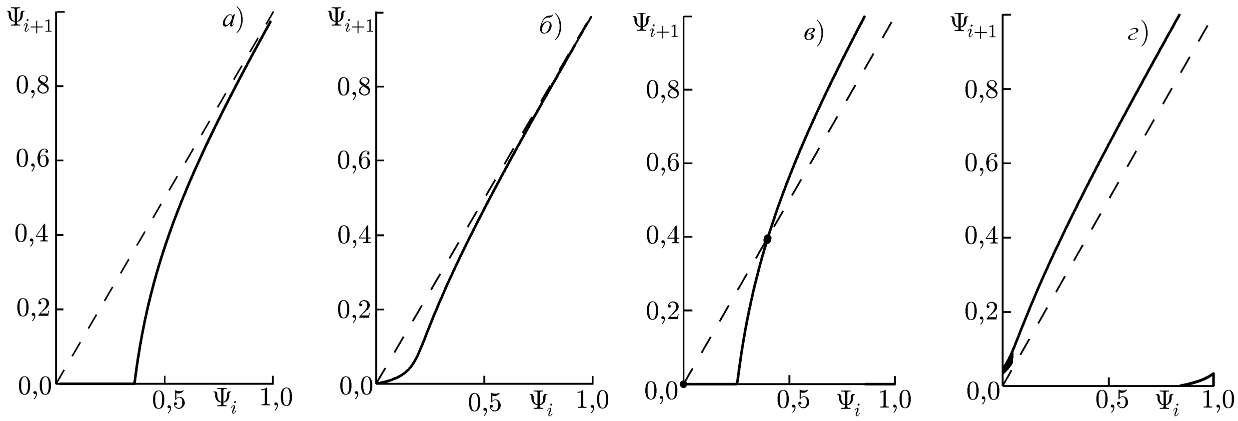


Рис. 8. Функции последования для отображения фазы для моделей с фиксированной (*а*, *б*) и пластичной (*в*, *г*) связью в разных точках пространства параметров за границей области $m = 1$ при $A = 2$ мВ, $V_\mathrm{b} = 15{,}021$ мВ: ниже нижних границ области $m = 1$ для обеих моделей, $f_\mathrm{in} = 7{,}77$ Гц (*а*, *б*), и выше верхней границы области $m = 1$ для модели с пластичной связью, $f_\mathrm{in} = 9{,}07$ Гц (*в*, *г*)

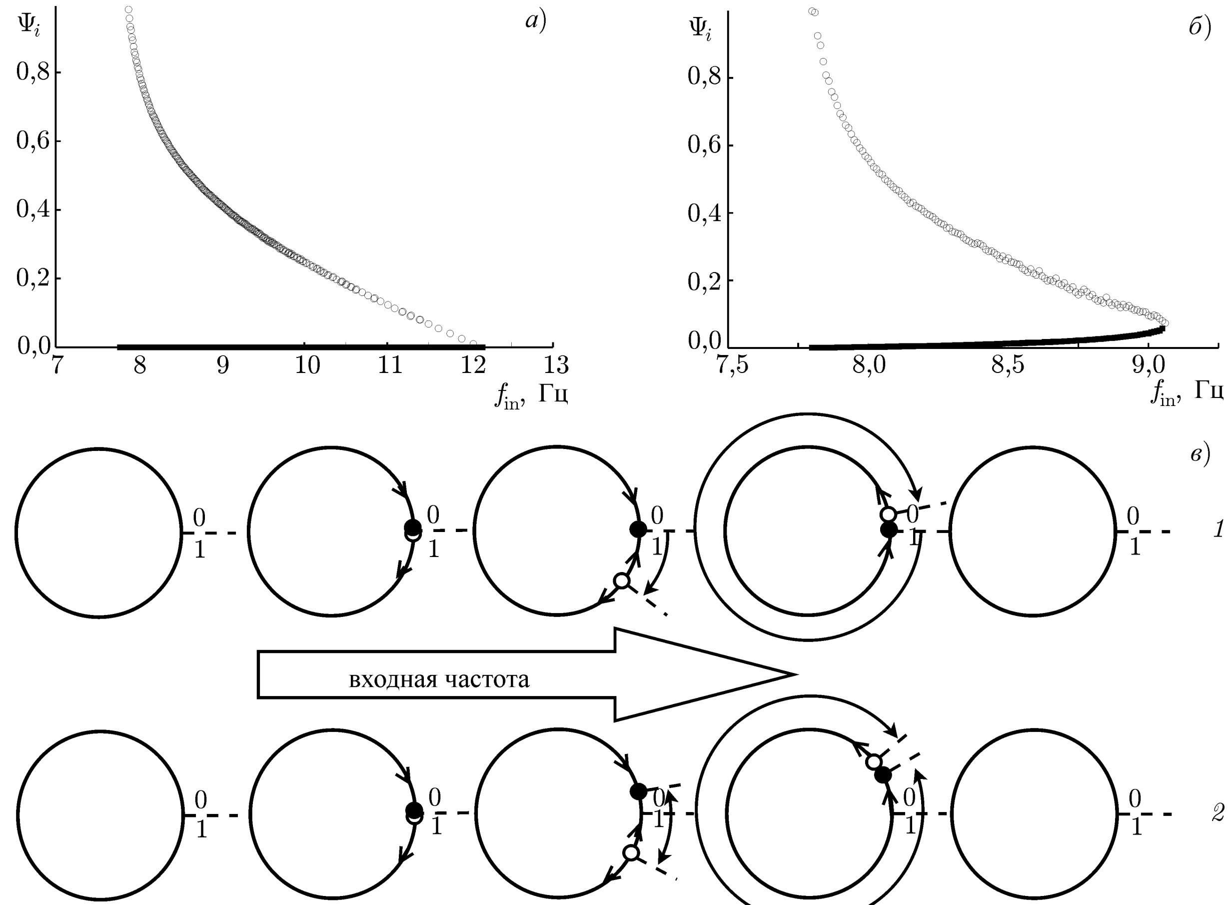


Рис. 9. Бифуркационные диаграммы неподвижных точек отображения фазы в диапазоне частот, покрывающем область захвата $m = 1$ ($A = 2$ мВ, $V_\mathrm{b} = 15{,}021$ мВ) для модели с фиксированной (*а*) и частотно-зависимой пластичной (*б*) связью. Схема бифуркаций на окружности в диапазоне частот, покрывающем область захвата (*в*) для модели с фиксированной (*1*) и частотно-зависимой пластичной (*2*) связью. Светлые кружки на панелях *а* и *б* соответствуют неустойчивой неподвижной точке, чёрные квадраты — устойчивой

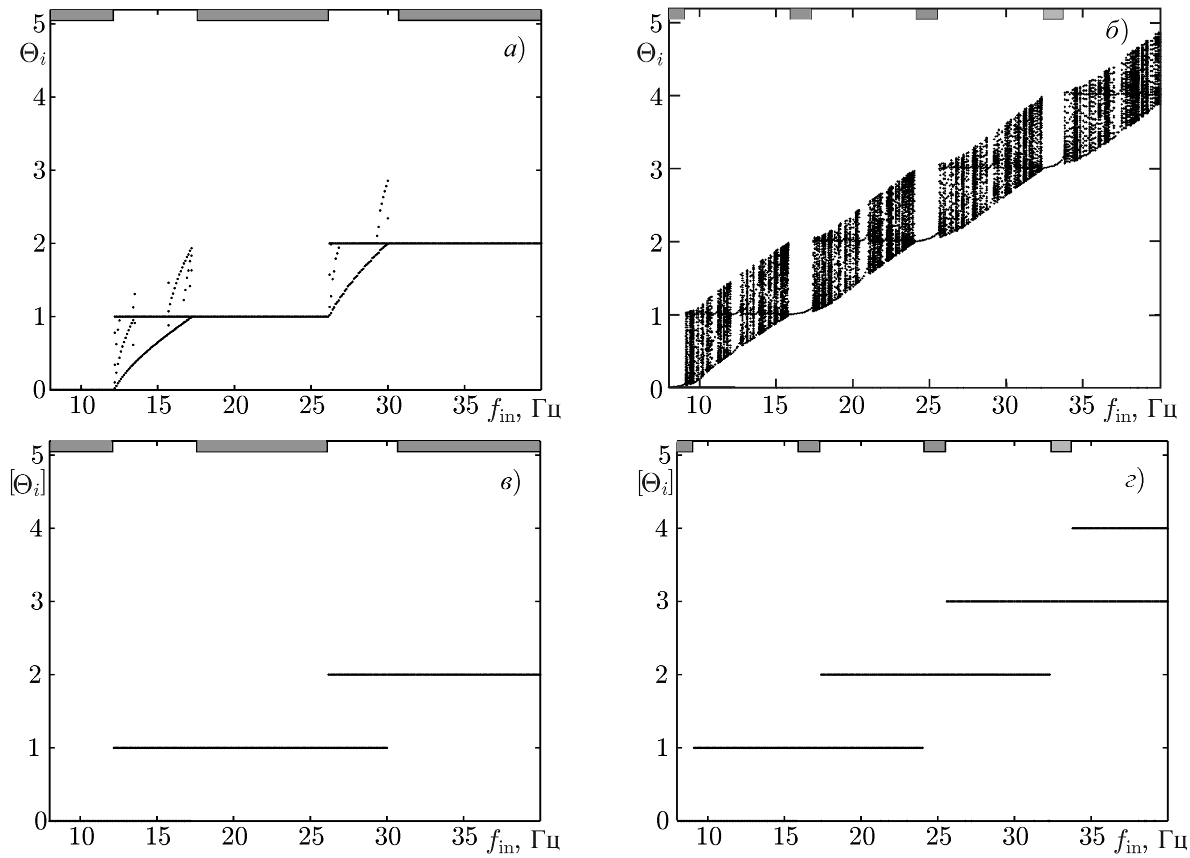


Рис. 10. Бифуркационные диаграммы фазового параметра Θ при $A = 2$ мВ и $V_{\rm b} = 15{,}021$ мВ для модели с фиксированной (*а*, *б*) и частотно-зависимой пластичной (*в*, *г*) связью. Прямоугольные метки в верхней части рисунков выделяют области синхронизации

отображения фазы. Рисунок 9*в* схематически иллюстрирует динамику отображения окружности при увеличении входной частоты. На рис. 9*в* светлой и чёрной точками обозначены неустойчивая и устойчивая неподвижные точки соответственно. Стрелки на окружности показывают направление изменения фазы при малом отклонении от неподвижных точек. Дуги со стрелками над окружностью показывают смещение неподвижных точек относительно нулевой фазы при изменении бифуркационного параметра — входной частоты. На границах области захвата в обеих моделях существует негрубая неподвижная точка седло-узел, теряющая устойчивость при малом изменении частоты.

Отметим, что в модели с пластичной связью при частотах, соответствующих области $m = 1$, координата неподвижной точки зависит от частоты, при этом в модели с фиксированной связью данный эффект не наблюдается.

Для описания динамики фаз импульсов в случае, когда выполняется соотношение $f_{\rm out} < f_{\rm in}$, введём фазовый параметр

$$\Theta_1 = \{t_1 f_{\rm in}\}, \qquad \Theta_i = t_i f_{\rm in} - [t_{i-1} f_{\rm in}] - 1, \qquad i = 2, 3, \ldots,$$

где $[x]$ — оператор взятия целой части числа x.

Целая часть введённого параметра определяет количество предшествующих данному выходному импульсу входных импульсов. Отметим, что дробная часть фазового параметра Θ_i тождественна определённой ранее фазе импульса Ψ_i. По смыслу соотношение между параметром m и

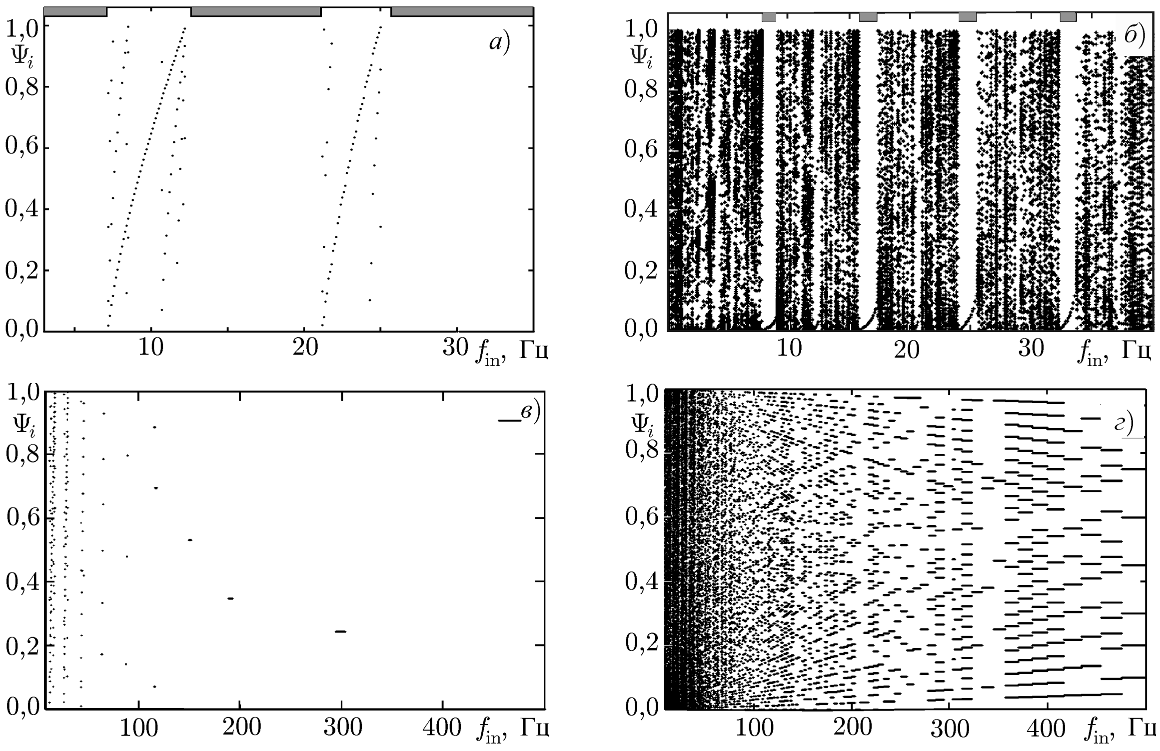


Рис. 11. Бифуркационные диаграммы фазы Ψ_i для модели с фиксированной (*а*, *в*) и частотно-зависимой пластичной (*б*, *г*) связью. Прямоугольные метки в верхней части панелей *а* и *б* выделяют области синхронизации. Параметры $A = 2$ мВ, $V_{\rm b} = 15{,}021$ мВ

величиной $[\Theta_i] + 1$ аналогично соотношению между средней и мгновенной скоростями в кинематике.

Рассмотрим динамику «мгновенных фаз» на бифуркационной диаграмме значений фаз на реализации. Такая диаграмма строится следующим образом. Для различных значений частоты входной последовательности импульсов в течение 100 периодов входной последовательности импульсов ожидается установление стационарного режима, затем вычисляются фазы 1 000 последовательных выходных импульсов.

Примеры таких диаграмм для значений $A = 2$ мВ и $V_{\rm b} = 15{,}021$ мВ для фазовых характеристик Θ_i и Ψ_i показаны на рис. 10 и 11.

На графиках $[\Theta](f_{\rm in})$ видно наличие в обеих моделях (с пластичной, рис. 10*г*, и с фиксированной, рис. 10*в*, связями) участков, где сосуществуют импульсы с соседними целыми значениями этой характеристики, а также участков, где все межымульсные интервалы для выходной последовательности импульсов содержат одно и то же число входных импульсов $[\Theta] + 1$. При выборе параметров внутри областей синхронизации в модели с пластичной связью координата неподвижной точки зависит от частоты (рис. 11*б*), что определяет различные фазовые задержки выходного импульса относительно входного. Отметим также отсутствие синхронизации на высоких частотах в модели с пластичной связью (рис. 8*г*) вследствие динамического ослабления связи, которое приводит к резкому падению эффективной силы связи с увеличением частоты.

3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе исследованы эффекты синхронизации импульсных сигналов в модели двух взаимодействующих нейронов с пластичной синаптической связью по сравнению с классическим случаем динамики нейронного осциллятора под воздействием импульсной периодической внешней силы. Пластичность связи в модели представляла собой зависимость силы связи от частоты сигналов передающего нейронного осциллятора.

Исследование показало, что в случае как фиксированной, так и пластичной связи возможна синхронизация осцилляторов, в том числе и на кратных частотах. Получены области синхронизации, представляющие собой «языки Арнольда». Примечательно, что наличие частотно-зависимой связи существенно сужает области захвата фазы и делает динамику более регулярной. В частности, согласно рис. 2*б* при фиксированной частоте входного сигнала зоны захвата с различными кратными частотами не перекрываются и обеспечивают при определённой силе связи регулярный ответ с практически неизменной величиной захваченной фазы (см. рис. 10, 11). Кроме того, с точки зрения нейродинамики, сужение областей захвата при пластичной связи можно трактовать как повышение частотной селективности отклика нейронов на внешний сенсорный сигнал. Отметим также, что эффект пластичности (динамического ослабления связи с ростом частоты) приводит к невозможности синхронизовать генераторы в области высоких частот. Для нейронных систем это можно трактовать как проявление гомеостатической регуляции — предотвращение гипервозбуждения нейронов при генерации высокочастотных сигналов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты 13–02–01223, 13–04–12041).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Izhikevich E. M., Edelman G. M. // Proc. National Academy of Sciences. 2008. V. 105, No. 9. P. 3 593.
2. Kazantsev V.B., Nekorkin V. I., Artyuhin D. V., Velarde M. G. // Phys. Rev. E. 2000. V. 63, No. 1. P. 1.
3. Quian Q. R., Kreuz T., Grassberger P. // Phys. Rev. E. 2002. V. 66, No. 4. Art. no. 041904.
4. Nekorkin V. I., Kazantsev V. B., Velarde M. G. // Physica D. 2001. V. 151, No. 1. P. 1.
5. Diesmann M., Gewaltig M. O., Aertsen A. // Nature. 1999. V. 402, No. 6761. P. 529.
6. Izhikevich E. M. Dynamical Systems. MIT Press, 2007. Ch. 10. P. 443.
7. Ситникова Е. Ю., Короновский А. А., Храмов А. Е. // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2011. Т. 19, № 6. С. 173.
8. Короновский А. А., Храмов А. Е. // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2011. Т. 19, № 4. С. 91
9. Короновский А. А., van Luijtelaar G., Овчинников А. А. и др. // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2011. Т. 19, № 1. С. 86.
10. Ullner E., Zaikin A., García-Ojalvo J., Kurths J. // Phys. Rev. Lett. 2003. V. 91, No. 18. Art. no. 180601.
11. Neiman A., Silchenko A., Anishchenko V., Schimansky-Geier L. // Phys. Rev. E. 1998. V. 58, No. 6. P. 7 118.
12. Yanagita T., Ichinomiya T., Oyama Y. // Phys. Rev. E. 2005. V. 72, No. 5. Art. no. 056218.
13. Абарбанель Г. Д., Рабинович М. И., Селверстон А. и др. // Успехи физ. наук. 1996. Т. 166, № 4. С. 363.
14. Izhikevich E. // Intern. J. Bifurcation and Chaos. 2000. V. 10, No. 6. P. 1 171.

15. Guevara M. R., Glass L., Mackey M. C., Shrier A. // IEEE Trans. Systems, Man, and Cybernetics. 1983. V. 13, No. 5. P. 790.
16. Wang X. // Proc. 1992 IEEE Intern. Joint Conf. Neural Networks. V. 3. P. 517.
17. Steriade M., McCormick D., Sejnowski T. // Science. 1993. V. 262. P. 679.
18. Klimesch W. // Intern. J. Psychophysiology. 1996. V. 24, No. 1–2. P. 61.
19. Rodriguez E., George N., Lachaux J. // Nature. 1999. V. 397. P. 430.
20. Srinivasan R. D., Russell P., Edelman G. M., Tononi G. // J. Neurosci. 1999. V. 19, No. 13. P. 5 435.
21. Fries P., Roelfsema P. R., Engel A. K., et al. // Proc. National Academy of Sciences. 1997. V. 94, No. 23. P. 12 699.
22. Fries P. // Trends in Cognitive Sciences. 2005. V. 9, No. 10. P. 474.
23. Fell J., Axmacher N. // Nature Rev. Neurosci. 2011. V. 12, No. 2. P. 105.
24. Schnitzler A., Gross J. // Nature Rev. Neurosci. 2005. V. 6, No. 4. P. 285.
25. Прокин И. С., Казанцев В. Б. // Изв. вузов. Радиофизика. 2011. Т. 54, № 11. С. 848.
26. Lapicque M. L. // J. Physiologie et Pathologie General. 1907. V. 9. P. 620.
27. Tsodyks M., Uziel A., Markram H. // J. Neuroscience. 2000. V. 20, No. 1. P. RC50.
28. Katok A., Hasselblatt B. Introduction to the modern theory of dynamical systems. Cambridge Univ. Press, 1996. P. 824.
29. Balanov A., Janson N., Postnov D., Sosnovtseva O. Synchronization: from simple to complex. Springer, 2010. P. 440.
30. Pikovsky A., Rosenblum M., Kurths J. Synchronization: a universal concept in nonlinear sciences. Cambridge Univ. Press, 2003. P. 432.
31. Thompson J. M. T., Stewart H. B. Nonlinear dynamics and chaos. Wiley, 2002. P. 460.
32. Mirollo R., Strogatz S. // SIAM J. Appl. Math. 1990. V. 50, No. 6. P. 1 645.

Поступила в редакцию 20 мая 2013 г.; принята в печать 2 октября 2014 г.

SYNCHRONIZATION IN THE SYSTEM OF SYNAPTICALLY COUPLED NEURON OSCILLATORS WITH FREQUENCY-DEPENDENT COUPLING

I. S. Prokin and V. B. Kazantsev

The influence of the frequency-dependent coupling on synchronization in a model system of the synaptically coupled neuron oscillators is studied. The parameter ranges for which the locking of the frequency of the driven (output) neuron oscillator is observed are obtained. The phase characteristics of oscillations in the synchronization regime are studied. The phase mappings are numerically constructed to describe the above-mentioned characteristics and analytical estimates for these mappings are obtained for certain restrictions imposed on the frequency characteristics of the oscillators are also obtained. The effect of the frequency-dependent variation in the coupling is shown to lead to a substantial variation (narrowing) of the synchronization regions compared with the case of the fixed synaptic coupling.