01.5

Нейроподобная динамика в системе фазовой автоподстройки частоты с запаздывающей обратной связью

© И.В. Сысоев [1,2], М.В. Сысоева [1,3], В.И. Пономаренко [1,2], М.Д. Прохоров [1]

[1] Саратовский филиал Института радиотехники и электроники им. В.А. Котельникова РАН, Саратов, Россия
[2] Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия
[3] Саратовский государственный технический университет им. Гагарина Ю.А., Саратов, Россия
E-mail: ivssci@gmail.com

Поступило в Редакцию 27 февраля 2020 г.
В окончательной редакции 16 апреля 2020 г.
Принято к публикации 16 апреля 2020 г.

На основе системы фазовой автоподстройки частоты, имеющей запаздывающую обратную связь, предложена модель нейроподобной динамики. Модель способна демонстрировать хаотические колебательные режимы, в которых имеются характерные для нейронной активности переключения между качественно различными видами колебаний.

Ключевые слова: система фазовой автоподстройки частоты, запаздывающая обратная связь, нейроподобная динамика, перемежаемость.

DOI: 10.21883/PJTF.2020.14.49665.18267

Задача построения и исследования математических моделей, описывающих динамику нейронов, давно привлекает к себе большое внимание [1]. Наиболее известными динамическими моделями нейронной активности являются модели Ходжкина–Хаксли, ФитцХью–Нагумо, Моррис–Лекара и Хиндмарша–Роуза, описываемые обыкновенными дифференциальными уравнениями, и модели Ижикевича, Рулькова и Курбажа–Некоркина, описываемые точечными отображениями. Подробный обзор этих моделей представлен в [2]. Достоинством многих моделей с непрерывным временем являются биологическая адекватность и наличие соответствия модельных и физиологических параметров. Однако такие модели сложнее исследовать, чем модели с дискретным временем, особенно при моделировании больших ансамблей связанных нейронов. Кроме того, модели с непрерывным временем, как правило, способны воспроизвести генерацию нейронами либо только спайков (отдельных импульсов), либо только берстов (групп из двух или более спайков, идущих подряд друг за другом и перемежаемых периодами отсутствия активности).

Лишенная этого недостатка модель генерации спайков и берстов в непрерывном времени была предложена в [3] на основе системы фазовой автоподстройки частоты [4]. При изменении параметров такая модель может генерировать как одиночные спайки, так и берсты, в том числе с разным количеством спайков в соседних берстах. Однако модель [3] не способна генерировать сложные режимы, в которых имеются переключения между различными видами нейронной активности. Вместе с тем хаотические спайк-берстовые колебания являются типичными для реальных нейронов, а режимы, в которых относительно регулярные колебания мембранного потенциала нейронов перемежаются с нерегулярными, характерны при эпилепсии [5].

В настоящей работе предложена модификация модели нейронной активности [3,6], заключающаяся в введении зависимости одной из динамических переменных модели от времени запаздывания. Динамика модифицированной модели описывается следующей системой дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом:

$$\frac{d\varphi}{dt} = y,$$

$$\frac{dy}{dt} = z,$$

$$\varepsilon_1\varepsilon_2\frac{dz}{dt} = \gamma - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2)z - (1 + \varepsilon_1\cos\varphi)y(t-\tau). \quad (1)$$

В терминах системы фазовой автоподстройки частоты переменные φ и y описывают соответственно разность фаз и разность частот подстраиваемого и опорного генератора, переменная z характеризует скорость изменения y, параметр γ — начальная частотная расстройка генераторов, ε_1 и ε_2 — параметры инерционности фильтра в цепи управления, τ — время запаздывания. Применительно к динамике нейрона переменную y можно интерпретировать как мембранный потенциал, γ оказывает воздействие, сходное с воздействием внешнего тока в модели Ходжкина–Хаксли, параметры ε_1 и ε_2 отражают конечную скорость ионного переноса через мембрану и позволяют задавать необходимый динамический режим, а τ соответствует времени рефрактерности нейрона после генерации потенциала действия.

Системы с запаздыванием широко применяются для моделирования многих биологических объектов и процессов [7–9]. Наличие запаздывания в модельных уравнениях, в том числе в связях между подсистемами [10],

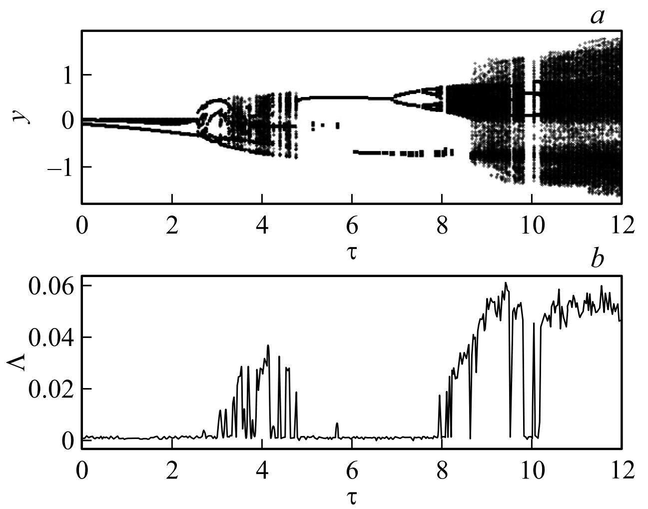

Рис. 1. a — бифуркационная диаграмма зависимости переменной y от времени запаздывания τ системы (1) при $z = 0$, $\gamma = 0.075$, $\varepsilon_1 = 4.5$ и $\varepsilon_2 = 10$. b — зависимость старшего показателя Ляпунова системы (1) от времени запаздывания.

позволяет учесть конечную скорость распространения сигналов и развития физиологических процессов. Введение запаздывающей обратной связи в модель способно существенно обогатить ее динамику и увеличить многообразие генерируемых колебательных режимов. Так, система с запаздыванием (1) может демонстрировать большое разнообразие видов нейронной активности, включая спайки, берсты, а также переключения между качественно различными режимами колебаний, которые не наблюдаются в модели при $\tau = 0$.

На рис. 1, a построена бифуркационная диаграмма зависимости переменной y от времени запаздывания τ. График построен сечением фазового пространства системы (1) плоскостью $z = 0$ при $\gamma = 0.075$, $\varepsilon_1 = 4.5$ и $\varepsilon_2 = 10$. Видно, что с изменением параметра τ модель демонстрирует как регулярные колебания разного периода, так и нерегулярные колебания. При этом при $\tau < 5$ переход к хаосу с ростом τ происходит через перемежаемость, а при $\tau > 6$ переход к хаосу с ростом τ происходит через каскад бифуркаций удвоений периода. На рис. 1, b приведена зависимость старшего показателя Ляпунова Λ системы (1) от времени запаздывания при тех же параметрах, что на рис. 1, a. Для расчета Λ мы использовали метод, предложенный в [11] для систем первого порядка с запаздыванием, модифицировав его для системы третьего порядка с запаздыванием. Области положительных значений старшего показателя Ляпунова на рис. 1, b хорошо согласуются с областями нерегулярных колебаний на рис. 1, a, что указывает на хаотический характер нерегулярной динамики.

Исследования системы (1) показывают, что при значениях параметров γ, ε_1 и ε_2, соответствующих при $\tau = 0$ периодическим колебаниям, она генерирует хаотические колебания при больших значениях τ. При этом при $\tau \geqslant 10.3$ система ведет себя как классическая система с запаздыванием. Ее динамика определяется преимущественно величиной τ, и система не наследует интересующие нас свойства модели [3], не имеющей запаздывания. В то же время при $\tau \in [3.1, 4.8]$ система (1) демонстрирует большой набор колебательных режимов, присущих реальным нейронам.

На рис. 2 приведен временной ряд хаотических колебаний переменной y, в котором наблюдаются переключения между относительно регулярными нелинейными колебаниями большой амплитуды (пачки из 11–12 биполярных импульсов) и квазигармоническими колебаниями малой амплитуды. Количество колебаний внутри чередующихся участков ряда с большой и малой амплитудой y, а также амплитуды и начальные фазы колебаний на этих участках не являются постоянными.

На рис. 3 изображен временной ряд режима с более сложной перемежаемостью, при которой наблюдаются переключения между тремя различными видами колебаний: 1) почти регулярными колебаниями выше порога возбуждения системы в области $y > 0$ с нисходящим трендом среднего; 2) подпороговыми колебаниями с переменной амплитудой; 3) хаотическими спайк-берстовыми колебаниями с небольшим числом импульсов.

Достоинством модельной системы (1) является возможность ее реконструкции по скалярному временно́му ряду только переменной y, соответствующей мембранному потенциалу нейрона, измеряемому в эксперименте. При этом переменная z может быть получена численным дифференцированием y, а переменная φ — численным интегрированием y, что частично нивелирует ошибки, связанные с наличием шумов измерений. Для восстановления времени запаздывания по временны́м рядам можно использовать хорошо зарекомендовавшие

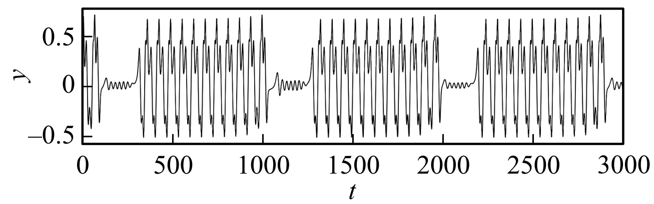

Рис. 2. Временной ряд слабохаотических колебаний переменной y системы (1) при $\tau = 3.125$, $\gamma = 0.075$, $\varepsilon_1 = 4.5$ и $\varepsilon_2 = 10$.

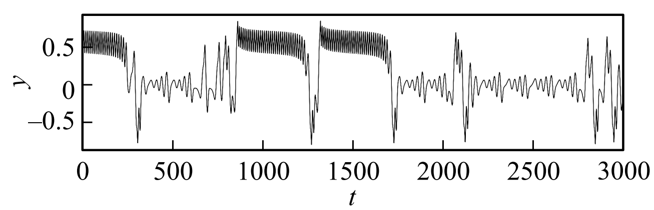

Рис. 3. Временной ряд колебаний переменной y системы (1) в режиме развитого хаоса при $\tau = 4.781$, $\gamma = 0.075$, $\varepsilon_1 = 4.5$ и $\varepsilon_2 = 10$.

себя методы [12–15]. Кроме того, система (1) может быть реализована в радиофизическом эксперименте с помощью введения запаздывающей обратной связи в систему фазовой автоподстройки частоты, предложенную в [16].

Итак, нами предложена модель нейронной активности на основе системы фазовой автоподстройки частоты, имеющей запаздывание в собственной динамике. Предложенная модель может демонстрировать сложные колебательные режимы, присущие реальным нейронам. В частности, она способна генерировать режимы перемежаемости, для которых характерно наличие сразу нескольких качественно различных типов колебаний при фиксированных значениях параметров и начальных условий системы.

Финансирование работы

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 19-02-00071).

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Список литературы

[1] *Rabinovich M.I., Varona P., Selverston A.I., Abarbanel H.D.I.* // Rev. Mod. Phys. 2006. V. 78. P. 1213–1266. DOI: 10.1103/RevModPhys.78.1213

[2] *Дмитричев А.С., Касаткин Д.В., Клиньшов В.В., Кириллов С.Ю., Масленников О.В., Щапин Д.С., Некоркин В.И.* // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2018. Т. 26. № 4. С. 5–58. DOI: 10.18500/0869-6632-2018-226-4-5-58

[3] *Мищенко М.А., Шалфеев В.Д., Матросов В.В.* // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2012. Т. 20. № 4. С. 122–130. DOI: 10.18500/0869-6632-2012-20-4-122-130

[4] *Шахгильдян В.В., Ляховкин А.А.* Системы фазовой автоподстройки частоты. М.: Связь, 1972. 446 с.

[5] *Lüttjohann A., Pape H.-C.* // Sci. Rep. 2019. V. 9. P. 2100. DOI: 10.1038/s41598-018-37985-7

[6] *Matrosov V.V., Mishchenko M.A., Shalfeev V.D.* // Eur. Phys. J. Spec. Top. 2013. V. 222. P. 2399–2405. DOI: 10.1140/epjst/e2013-02024-9

[7] *Mackey M.C., Glass L.* // Science. 1977. V. 197. P. 287–289. DOI: 10.1126/science.267326

[8] *Kuang Y.* Delay differential equations with applications in population dynamics. Boston: Academic Press, 1993. 398 p. DOI: 10.1016/0378-4754(93)90045-v

[9] *Bocharov G.A., Rihan F.A.* // J. Comp. Appl. Math. 2000. V. 125. P. 183–199. DOI: 10.1016/S0377-0427(00)00468-4

[10] *Kulminskiy D.D., Ponomarenko V.I., Prokhorov M.D., Hramov A.E.* // Nonlinear Dynamics. 2019. V. 98. P. 735–748. DOI: 10.1007/s11071-019-05224-x

[11] *Колоскова А.Д., Москаленко О.И., Короновский А.А.* // Письма в ЖТФ. 2018. Т. 44. В. 9. С. 19–25. DOI: 10.21883/PJTF.2018.09.46061.17167

[12] *Сысоев И.В., Прохоров М.Д., Пономаренко В.И., Безручко Б.П.* // ЖТФ. 2014. Т. 84. В. 10. С. 16–26.

[13] *Prokhorov M.D., Ponomarenko V.I., Khorev V.S.* // Phys. Lett. A. 2013. V. 377. P. 3106–3111. DOI: 10.1016/j.physleta.2013.09.046

[14] *Sysoev I.V., Ponomarenko V.I., Kulminskiy D.D., Prokhorov M.D.* // Phys. Rev. E. 2016. V. 94. P. 052207. DOI: 10.1103/PhysRevE.94.052207

[15] *Сысоев И.В., Пономаренко В.И., Прохоров М.Д.* // Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2019. Т. 27. № 4. С. 13–51. DOI: 10.18500/0869-6632-2019-27-4-13-51

[16] *Мищенко М.А., Большаков Д.И., Матросов В.В.* // Письма в ЖТФ. 2017. Т. 43. В. 13. С. 10–18. DOI: 10.21883/PJTF.2017.13.44806.16737