



## СТАЦИОНАРНЫЕ ЛОКАЛИЗОВАННЫЕ СТРУКТУРЫ АКТИВНОСТИ В ДВУМЕРНОМ АНСАМБЛЕ МОДЕЛЬНЫХ НЕЙРОНОВ ФИТЦХЬЮ–НАГУМО С ОСЦИЛЛЯТОРНЫМ ПОРОГОМ

*А.С. Дмитричев, В.И. Некоркин*

В работе проведено исследование пространственно-временной динамики двумерного ансамбля электрически связанных модельных нейронов ФитцХью–Нагумо с осцилляторным порогом. Показано, что в такой системе возможно формирование и распространение стационарных пространственно локализованных структур активности. Структуры могут иметь вид как отдельных локализованных образований, так и связанных состояний, состоящих из нескольких таких образований. Изучены основные характеристики структур – области существования, геометрические размеры и скорость распространения. Исследованы процессы взаимодействия структур. Дано объяснение существования и устойчивости локализованных структур в терминах траекторий в многомерном фазовом пространстве, ассоциирующимся с исследуемым ансамблем.

### Введение

Нейронные системы представляют собой ансамбли, состоящие, как правило, из большого числа взаимодействующих между собой через синаптические связи нервных клеток – нейронов. Например, по оценкам нейрофизиологов головной мозг состоит приблизительно из  $10^{11}$  нервных клеток, каждая из которых в среднем может образовывать от  $10^3$  до  $10^5$  связей с другими клетками. Несмотря на сложность, нейронные системы обладают удивительным свойством – способностью формировать пространственно локализованные структуры активности, представляющие уединенные группы нейронов в состоянии одновременной генерации потенциалов действия (рис. 1, *a*). При этом соседние, не входящие в структуру, нейроны демонстрируют состояние относительного покоя. Локализованные структуры могут не только возникать в определенных частях нейронного ансамбля, то есть иметь определенную пространственную локализацию, но и распространяться после образования как единое целое. В частности, такие структуры активности были зарегистрированы в ансамбле нейронов нижних олив оливо-мозжечковой цепи [1] и системе краткосрочной памяти [2], в срезах различных областей неокоры крыс [3,4], а также при некоторых формах патологических расстройств [5,6] и др.

Заметим, что локализованные структуры типичны не только для нейронных систем, но и для многих физических и химических систем. Экспериментально ло-

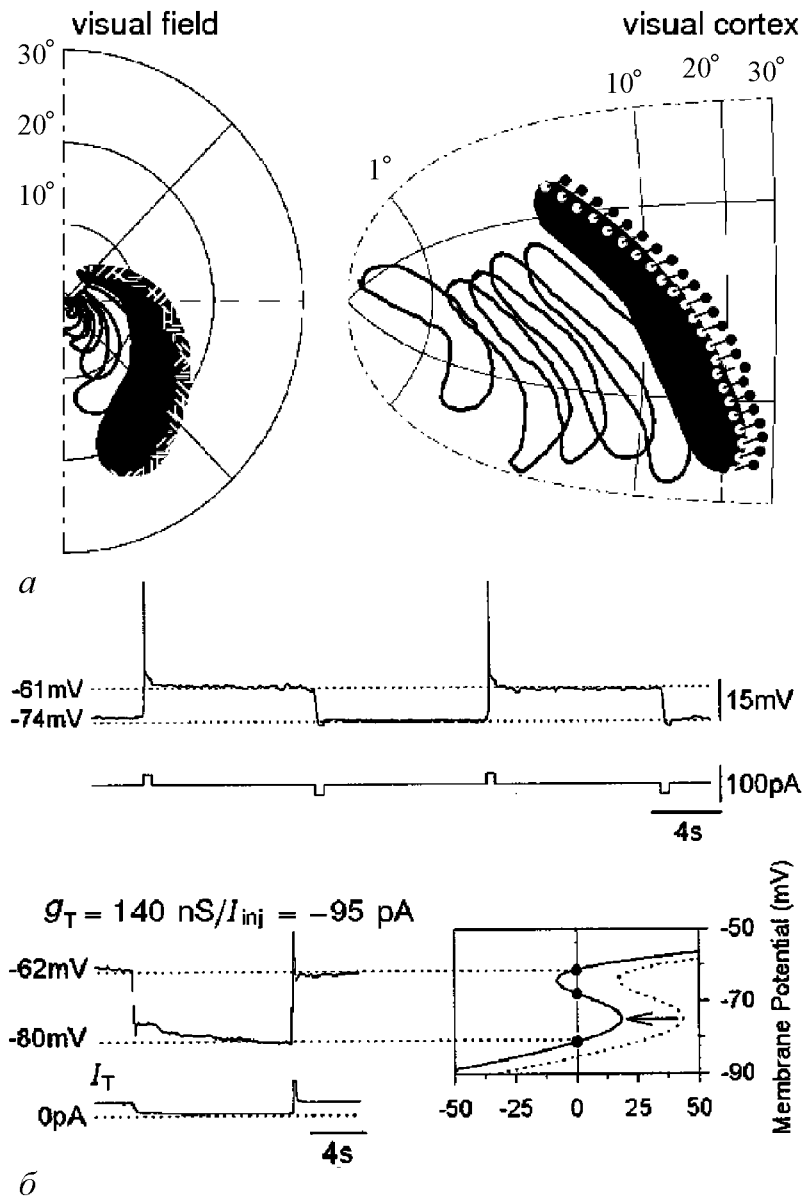


Рис. 1. *a* – локализованные структуры активности, возникающие в зрительной коре при мигрени с аурой (рисунок взят из работы [6]); *б* – бистабильное поведение таламо-кортикальных нейронов кошки (рисунок взят из работы [24])

кализованные структуры были обнаружены, например, в светочувствительной реакции Белоусова–Жаботинского [7–10], в газоразрядных [11–13] и оптических системах [14, 15], в гранулированных материалах [16]. Важнейший класс моделей, позволяющих описать динамику многих локализованных состояний, образуют системы типа «реакция–диффузия». Установлено, что в одномерных двухкомпонентных моделях этого класса существует большое разнообразие волновых устойчивых локализованных структур – одиночных импульсов (или автосолитонов), связанных

состояний из некоторого числа импульсов и др. В двухкомпонентных двумерных системах «реакция-диффузия» обнаружены устойчивые стационарные неподвижные локализованные структуры в виде пятен (*spots*). В то же времядвигающиеся пятна – неустойчивы. В таких моделях (в двумерной модели ФитцХью–Нагумо) были обнаружены [17, 18] лишь «долгоживущие» локализованные возбуждения, время жизни которых резонансным образом зависит от управляющего параметра, отражающего величину порога возбуждения в системе. В работах [10, 19, 20] показано, что придать устойчивость подвижным локализованным структурам в двумерных двухкомпонентных моделях можно путем введения в систему отрицательной обратной связи. Аналогичную стабилизирующую роль играет и увеличение числа диффундирующих компонентов в модели. Например, в [21–23] рассмотрен целый ряд трехкомпонентных двумерных систем «реакция–диффузия», демонстрирующих распространяющиеся устойчивые локализованные структуры.

В настоящей работе показано, что устойчивые распространяющиеся локализованные образования могут существовать и в двухкомпонентных двумерных системах без внешних стабилизирующих воздействий.

Работа посвящена исследованию процессов формирования и распространения локализованных волновых структур в системе следующего вида:

$$\begin{cases} \dot{u}_{j,k} = f(u_{j,k}) - v_{j,k} + d(u_{j-1,k} + u_{j+1,k} - 4u_{j,k} + u_{j,k-1} + u_{j,k+1}), \\ \dot{v}_{j,k} = \varepsilon(g(u_{j,k}) - v_{j,k} - I), \end{cases} \quad (1)$$

где

$$j = 1, 2, \dots, N, \quad k = 1, 2, \dots, M,$$

$$f(u) = u - u^3/3, \quad g(u) = \begin{cases} \alpha u, & u < 0 \\ \beta u, & u \geq 0 \end{cases}$$

и

$$u_{j+N,k}(t) \equiv u_{j,k}(t), \quad u_{j,0}(t) \equiv u_{j,1}(t), \quad u_{j,M+1}(t) \equiv u_{j,M}(t).$$

Система (1) описывает динамику ансамбля электрически связанных модельных нейронов ФитцХью–Нагумо со сложнопороговым возбуждением [25]. Идентичные элементы ансамбля расположены в узлах двумерной пространственной решетки и в типичном случае взаимодействуют с четырьмя ближайшими соседями. В этой статье мы уделяем основное внимание волновым процессам и поэтому будем трактовать индексы  $j$  и  $k$  как пространственные координаты. Переменная  $u_{j,k}$  качественно описывает динамику мембранного потенциала нейрона, находящегося в пространственном узле  $(j,k)$  решетки, а  $v_{j,k}$  – динамику всех ионных токов, проходящих через мембрану этого нейрона и отвечающих за восстановления потенциала покоя мембраны. Параметр  $d$  характеризует силу электрической связи между нейронами ансамбля,  $I$  контролирует уровень деполяризации мембраны, а  $\varepsilon$  ( $\varepsilon > 0$ ) – скорость изменения ионных токов. Параметры  $\alpha$  и  $\beta$  ( $\alpha, \beta > 0$ ) описывают нелинейные свойства ионных токов. В зависимости от значения параметров динамика элемента ансамбля может

быть достаточно разнообразной [25, 26]. Она включает в себя не только основные режимы нейронной активности (генерацию потенциала действия, состояния покоя и рефрактерности), но и некоторые специфические, характерные для нейронов с колебательными свойствами, режимы – подпороговые колебания и мультипороговое возбуждение спайков. В этой работе параметры элемента системы (1) выбираются так, что он одновременно обладает свойствами бистабильности и осцилляторным порогом возбуждения. Например, такое поведение демонстрируют таламокортикальные нейроны некоторых животных (рис. 1, б).

В одномерном случае динамика системы (1) изучалась в работах [26–28], в которых получены условия распространения разнообразных устойчивых одномерных волновых структур – от простейших импульсов возбуждения до фрактальных. Опираясь на эти результаты, в настоящей работе мы исследуем динамику двумерных локализованных образований. Статья организована следующим образом. В разделе 1 кратко излагаются базовые динамические свойства ансамбля. Раздел 2 посвящен описанию условий формирования и устойчивости в таком ансамбле стационарных пространственно-локализованных структур активности и их свойств. В разделе 3 изучаются связанные состояния, состоящие из нескольких локализованных структур. В заключении представлено краткое обсуждение результатов.

## 1. Базовые динамические свойства ансамбля

**1.1. Динамика элемента ансамбля.** Поведение элемента ансамбля описывается системой следующего вида

$$\begin{cases} \dot{u} = f(u) - v, \\ \dot{v} = \varepsilon(g(u) - v - I). \end{cases} \quad (2)$$

Система (2) определена на фазовой плоскости и содержит четыре параметра. Зафиксируем для определенности параметры

$$\alpha = 0.9; \quad \beta = 0.8; \quad I = -0.025,$$

а параметр  $\varepsilon$  будем рассматривать в качестве контрольного из интервала  $\varepsilon \in (\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ , где  $\varepsilon_1 = 0.6332\dots$ ,  $\varepsilon_2 = 0.6606\dots$ . При этих значениях параметров система (2) имеет [25] три состояния равновесия:  $O_1(u_1^0, v_1^0)$ ,  $O_2(u_2^0, v_2^0)$  и  $O_3(u_3^0, v_3^0)$ , где  $u_i^0 (i = 1, 2, 3)$  – корни уравнения

$$f(u) - g(u) - I = 0,$$

а  $v_1^0 = \alpha u_1^0, v_i^0 = \beta u_i^0 (i = 2, 3)$ . Состояние равновесия  $O_2$  является седлом, а два других – устойчивыми фокусами. Фазовый портрет системы (2) в рассматриваемом интервале значений  $\varepsilon$  представлен на рис. 2. Заметим, что граничные значения  $\varepsilon = \varepsilon_1$  и  $\varepsilon = \varepsilon_2$  этого интервала являются бифуркационными. Значение  $\varepsilon = \varepsilon_1$  соответствует бифуркации рождения двукратного предельного цикла, охватывающего все три состояния равновесия. На другой границе, при  $\varepsilon = \varepsilon_2$ , смыкаются сепаратрисы  $w_1^u$  и  $w_1^s$ , образуя петлю сепаратрис, в которую «влипают» неустойчивый предельный цикл  $l_1^u$ .

**1.2. Бистабильность ансамбля.** Непосредственно из системы (1) вытекает, что она имеет три пространственно однородных состояния

$$S_i(u_{j,k} = u_i^0, \quad v_{j,k} = v_i^0), \quad i = 1, 2, 3.$$

Линеаризовав систему (1) на этих состояниях, получим для возмущений  $\xi_{j,k} = u_{j,k} - u_i^0, \eta_{j,k} = v_{j,k} - v_i^0$  следующую систему:

$$\begin{cases} \dot{\xi}_{j,k} = [1 - (u_i^0)^2 - 4d]\xi_{j,k} - \eta_{j,k} + d(\xi_{j-1,k} + \xi_{j+1,k} + \xi_{j,k-1} + \xi_{j,k+1}), \\ \dot{\eta}_{j,k} = \varepsilon(g^0 \xi_{j,k} - \eta_{j,k}), \end{cases} \quad (3)$$

где

$$g^0 = \begin{cases} \alpha & \text{для состояния } S_1, \\ \beta & \text{для состояний } S_2 \text{ и } S_3. \end{cases}$$

Для нахождения ляпуновских характеристических показателей системы (3) мы применили подход из [29], основанный на использовании свойств полиномов Чебышева второго рода. В результате были получены следующие уравнения, определяющие характеристические показатели состояний  $S_i$ :

$$\lambda_{j,k}^2 + [\varepsilon - 1 + (u_i^0)^2 + d(4 - \rho_j + \mu_k)]\lambda_{j,k} + \varepsilon[d(4 - \rho_j + \mu_k) + g^0 - 1 + (u_i^0)^2] = 0,$$

где

$$\rho_j = 2 \cos\left(\frac{2\pi j}{N}\right), \quad \mu_k = 2 \cos\left(\frac{\pi k}{M}\right).$$

Несложный анализ корней полученной системы уравнений показывает, что в рассматриваемой области параметров набор  $\{\lambda_{j,k}\}$ , соответствующий состояниям равновесия  $S_1$  и  $S_3$ , на комплексной плоскости целиком расположен слева от мнимой оси и, следовательно, эти состояния являются локально устойчивыми. В спектре  $\{\lambda_{j,k}\}$ , отвечающем  $S_2$ , существуют значения, имеющие положительную действительную часть, что свидетельствует о его неустойчивости. Таким образом, в рассматриваемой области параметров ансамбль (1) обладает бистабильными свойствами.

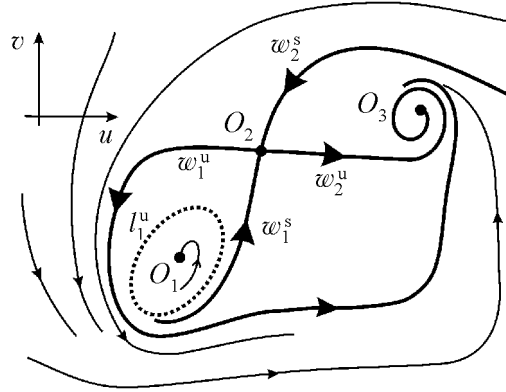


Рис. 2. Фазовая плоскость модельного нейрона с осцилляторным порогом

## 2. Стационарные локализованные структуры активности

По аналогии со стационарными (бегущими) волнами локализованные структуры, не меняющие свою форму и скорость при распространении, будем называть стационарными. На рис. 3 представлены примеры двумерных локализованных волновых структур активности, обнаруженных нами при численном моделировании

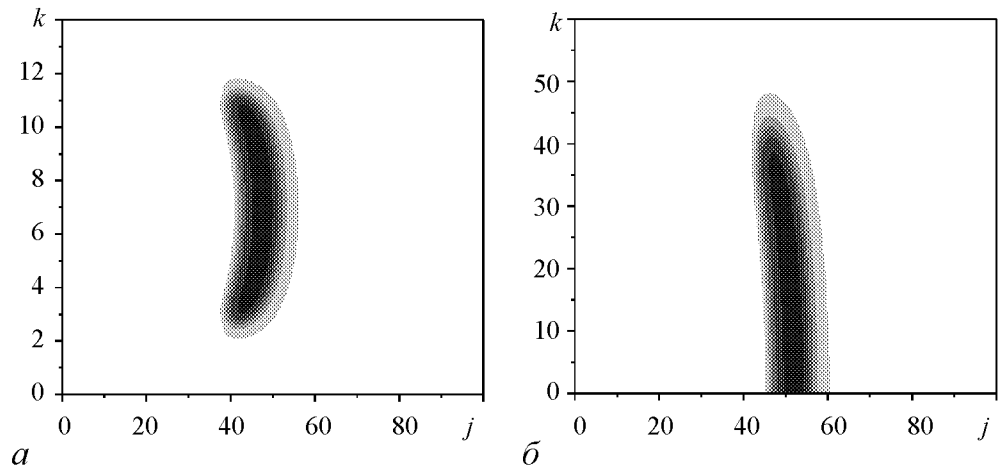


Рис. 3. Примеры двумерных пространственно локализованных структур активности. Значения параметров:  $\varepsilon = 0.648515$ ;  $d = 1$

системы (1). Каждая из этих структур представляет собой ограниченное по пространственным координатам образование элементов ансамбля (среды), находящихся в возбужденном состоянии (область, выделенная оттенками серого цвета), на фоне остальных элементов, демонстрирующих состояние относительного покоя (область, отмеченная белым цветом). Все обнаруженные нами структуры по типу симметрии могут быть разделены на два больших класса. К первому классу относятся структуры, ось симметрии которых не проходит через узлы решетки, а расположена между ними, например, структура, представленная на рис. 3, *a* – далее, для краткости – структура  $C_0$ . Такие структуры состоят из двух полностью идентичных половинок. Если в системе (1) задать начальные условия в виде такой половинки, включающей в себя элементы одной из границ, то она ведет себя как стационарное локализованное образование, то есть движется вдоль границы, не изменяя ни свою скорость, ни форму (рис. 3, *б*). Будем обозначать такие структуры через  $C_b$ . Структуры второй группы включают дополнительную цепочку элементов, через которую проходит их ось симметрии. Вследствие этого распространение таких структур возможно только целиком внутри системы.

**2.1. Пространственно-временные характеристики локализованных структур.** Рассмотрим свойства стационарных структур на примере структуры  $C_0$ . Прежде всего заметим, что структура  $C_0$  в пространстве  $\{j, k, u_{j,k}\}$  обладает симметрией, о которой говорилось выше, и некоторой кривизной.

Каждый элемент структуры  $C_0$  совершает периодические по времени и пространственной координате  $j$  колебания. На рис. 4, *a* для примера представлена временная эволюция переменных  $u_{j,k}, v_{j,k}$  для одного из центральных элементов структуры, а на рис. 4, *б* – проекции фазовых траекторий системы (1) на парциальные фазовые плоскости элементов для четырех различных значений индекса  $k$ . На каждой такой плоскости  $(u_{j,k}, v_{j,k})$  переменные изменяются периодически по некоторой замкнутой кривой. При этом период обращения по этим кривым один и тот же и не зависит от выбора индексов  $j$  и  $k$ , а амплитуда колебаний  $A_{j,k}$  является разной для разных элементов. Она максимальна ( $A_{\max}$ ) в центре структуры и достаточно резко

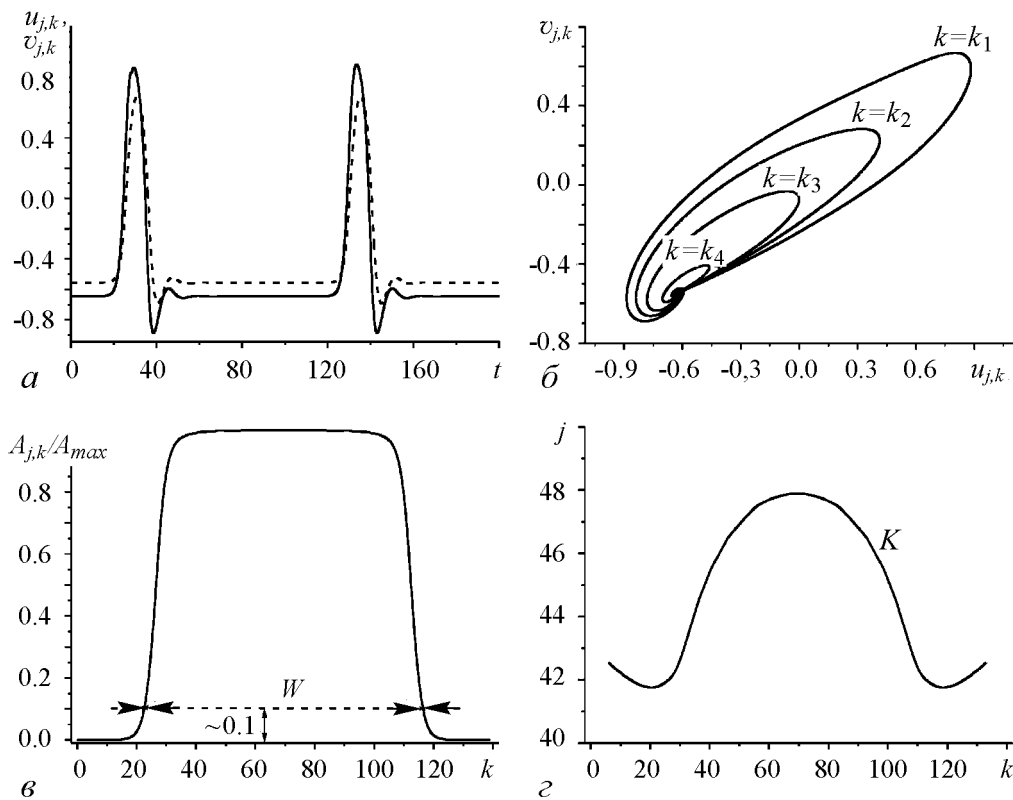


Рис. 4. Пространственно-временные характеристики локализованной структуры  $C_0$ :  $a$  – временная эволюция переменных  $u_{j,k}$ ,  $v_{j,k}$  (переменным  $u_{j,k}$  соответствуют значения, отмеченные сплошной линией, а переменным  $v_{j,k}$  – штриховой) для одного из центральных элементов структуры ( $k = 70$ );  $b$  – проекции фазовых траекторий системы (1) на парциальные фазовые плоскости элементов для различных значений индекса  $k$  ( $k_1 = 70$ ,  $k_2 = 111$ ,  $k_3 = 114$ ,  $k_4 = 116$ );  $c$  – зависимость нормированной амплитуды колебаний от продольной координаты  $k$ ;  $d$  – пространственная кривизна структуры

убывает на ее «краях». Это свойство иллюстрирует рис. 4,  $c$ , на котором представлена зависимость величины  $A = A_{j,k}/A_{max}$  от пространственной координаты  $k$ .

Для характеристики пространственных размеров структуры  $C_0$  введем характерную ширину – величину  $W$  (см. рис. 4,  $c$ ), вычисляемую на уровне 10% от максимального значения амплитуды. Структура  $C_0$  обладает пространственной кривизной и поэтому максимальное значение амплитуды колебаний в любой фиксированный момент времени достигается в элементах, локализованных в точках некоторой кривой  $K$  (рис. 4,  $d$ ).

**2.2. Формирование и устойчивость стационарных локализованных структур.** Выберем в качестве начальных условий отрезок не меняющегося вдоль координаты  $k$  плоского импульса возбуждения, который будем называть волновым сегментом. Получить такой сегмент можно следующим образом: иницируем на некотором участке системы распространение плоской импульсной волны возбуждения. После этого участки волны, прилегающие к границам системы, заменим стационарными значениями переменных. В результате такой процедуры получим волновой сегмент некоторого размера  $W_0$ . Численное исследование пространственно-временной динамики системы (1) с начальными условиями в виде сегмента  $W_0$  пока-

зало существование некоторого интервала значений параметра  $\varepsilon$ , для точек которого  $W_0$  с течением времени принимает форму стационарной локализованной структуры  $C_0$  (рис. 5, *a*). Вне этого интервала, хотя формирование структуры и происходит, она существует непродолжительное время. При этом на правой границе интервала

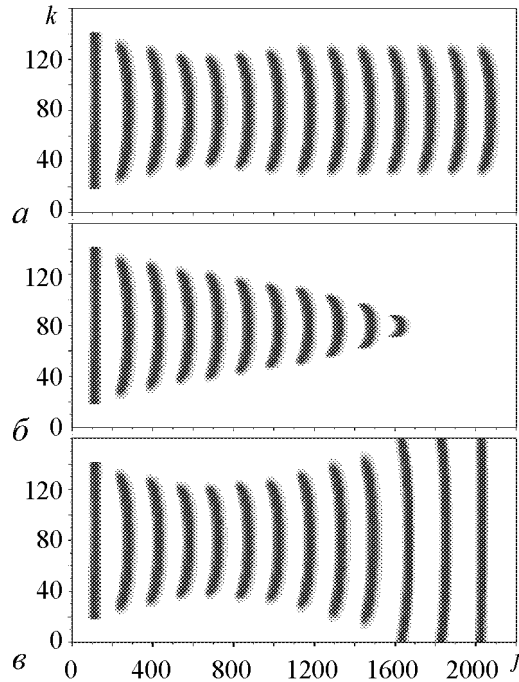


Рис. 5. Пространственно-временная динамика волнового сегмента  $W_0 = 120$  при различных значениях параметра  $\varepsilon$ : 0.648515 – формирование стационарной локализованной структуры (*a*); 0.64852 – затухание к пространственно однородному состоянию  $S_1$  (*b*); 0.64851 – эволюция к плоской импульсной волне возбуждения (*v*)

существования структура затухает (рис. 5, *b*) к пространственно однородному состоянию  $S_1$ , а на левой принимает форму плоской импульсной волны возбуждения (рис. 5, *v*). Стационарные структуры могут формироваться с начальных условий не только в виде волновых сегментов. Мы обнаружили, что вариация ширины  $W$  в пределах  $\pm 0.3$  от стационарного размера не разрушает структуру  $C_0$ . На рис. 6, *a* показана эволюция величины  $W$ , отвечающей начальному распределению в форме локализованной структуры, имеющей некоторую начальную ширину  $W(0)$ , отличную от стационарной. После переходного процесса  $W(t)$  принимает постоянное значение и дальше не меняется, что свидетельствует об образовании стационарной локализованной структуры. Такое свойство система (1) демонстрирует в целом интервале значений  $\varepsilon$ :  $E_0 = \{\varepsilon_0^- < \varepsilon < \varepsilon_0^+\}$ . Вне интервала  $E_0$ , как и в случае начального условия в форме волнового сегмента, локализованные структуры существуют лишь некоторое ограниченное время  $T$ , которое резонансным образом зависит от параметра  $\varepsilon$  (рис. 6, *b*).

Кроме представленных выше стационарных структур, в системе (1) возможно распространение устойчивых стационарных структур, отличающихся от  $C_0$  и  $C_b$  лишь геометрическими размерами и скоростью движения. Для краткости обсуждение свойств этих структур проведем лишь для случая структур вида  $C_0$ . На рис. 7, *a-v* представлены зависимости ширины таких структур  $C_n$  от параметра  $\varepsilon$ . Эти результаты были получены для системы (1) с начальными условиями в виде локализованных структур, имеющих начальную ширину  $W(0)$ , отличную от стационарной. Каждая из структур  $C_n$  существует в некоторой области параметров:  $E_n = \{\varepsilon_n^- < \varepsilon < \varepsilon_n^+\}$ . При этом области, соответствующие различным структурам  $C_n$ , могут как не иметь общих точек (рис. 7, *a*), так и пересекаться (рис. 7, *b, v*). Это означает, что система (1) может демонстрировать бистабильное (см. рис. 7, *b*) и мультистабильное поведение (см. рис. 7, *v*). Другими словами, при некоторых значениях параметра  $\varepsilon$  возможно распространение одновременно нескольких локализованных структур, отличающихся друг от друга размерами и скоростью. На рис. 7, *z*



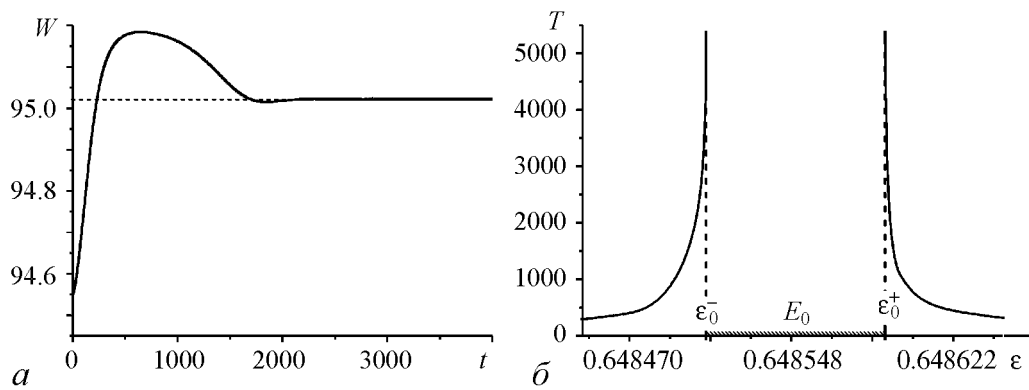


Рис. 6. *a* – эволюция ширины  $W$  локализованной структуры с отличным от стационарного начальным размером  $W(0)$  ( $\varepsilon = 0.64856, d = 1$ ), *б* – зависимость времени существования локализованных структур от параметра  $\varepsilon$  ( $d = 1$ )

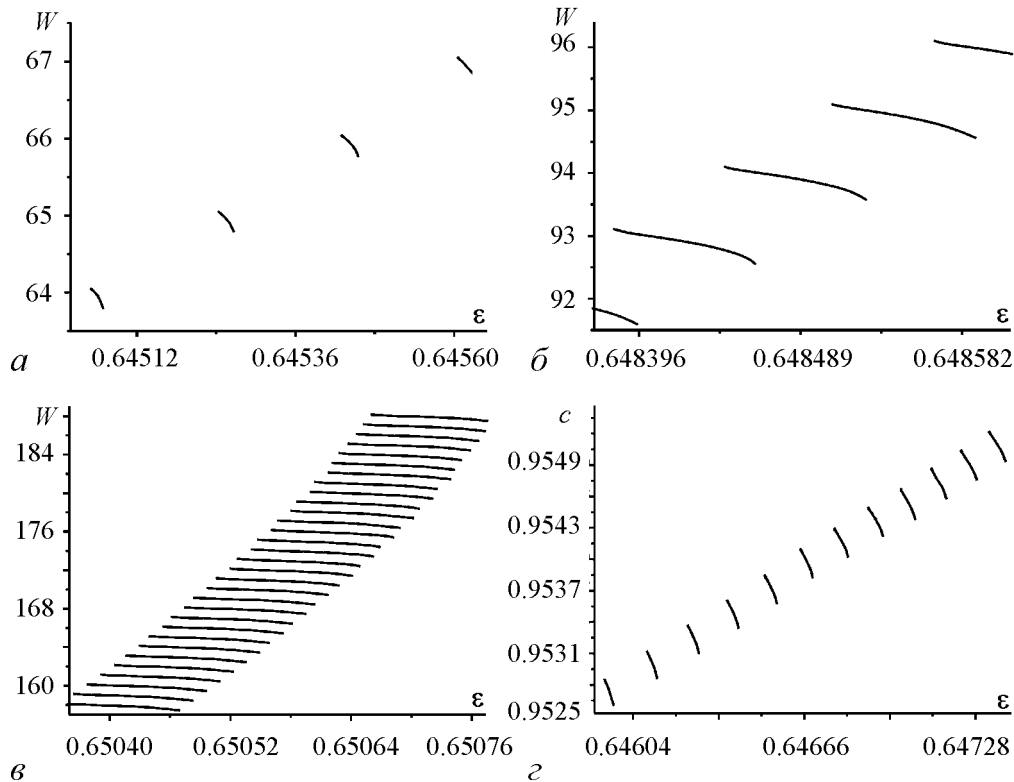


Рис. 7. Зависимость ширины локализованных структур от параметра  $\varepsilon$  (*a*, *б*, *в*); зависимость скорости локализованных структур от параметра  $\varepsilon$  (*г*)

показана зависимость  $c$  – скорости распространения локализованных структур – от параметра  $\varepsilon$ .

**2.3. Динамические механизмы формирования и устойчивости стационарных структур.** *Динамический баланс.* Покажем, что ключевую роль в формировании локализованных структур играет то, что локальные элементы системы (1) обладают осцилляторным порогом, то есть имеют на фазовой плоскости неустойчивый

предельный цикл (см. рис. 2). Введем в рассмотрение величину

$$F_{j,k} = u_{j-1,k} + u_{j+1,k} - 4u_{j,k} + u_{j,k-1} + u_{j,k+1}.$$

Численное моделирование системы (1) показало, что существование локализованных структур сопровождается периодическим во времени изменением  $F_{j,k}$  во всех активированных элементах (рис. 8). Поэтому совокупное действие на выделенный элемент соседних элементов можно рассматривать как некоторое неавтономное силовое воздействие. Величина амплитуды  $F_{j,k}(t)$  существенно зависит от индекса  $k$ : она максимальна у центральных элементов и стремится к нулю на «краях» структуры (см. рис. 8). Это связано с тем, что из-за граничных эффектов в направлении, перпендикулярном движению структуры (в направлении пространственной координаты  $k$ ), величины силового воздействия недостаточно для преодоления порога и, начиная с некоторого  $k$ , элемент остается в состоянии покоя. Фактически, локализованные стационарные структуры есть результат некоторого «баланса» в граничных (по  $k$ ) элементах структур между величиной силового воздействия и «размером» области притяжения состояния равновесия  $O_1$ , выделяемой неустойчивым предельным циклом. Нарушение этого баланса происходит при выходе параметра  $\varepsilon$  из любой области  $E_n$ . При  $\varepsilon < \varepsilon_n^-$  величина  $F_{j,k}(t)$  является достаточной для преодоления порога возбуждения во всех элементах, и в системе (1) устанавливается плоский однородный волновой фронт возбуждения. Наоборот, при  $\varepsilon > \varepsilon_n^+$  начального возбуждения недостаточно, чтобы преодолеть осцилляторный порог во всех элементах, и в системе (1) устанавливается пространственно однородное состояние  $S_1$ .

*Устойчивость в фазовом пространстве.* Выше мы изучали волновые свойства системы (1) и поэтому трактовали ее как пространственно распределенную. С другой стороны, система (1) – динамическая система с многомерным фазовым пространством  $G$ . В связи с этим представляется интересным установить соответствие между траекториями в  $G$  и локализованными структурами. На рис. 9, *a* представлены зависимости двух старших ляпуновских показателей  $-\lambda_1$  и  $\lambda_2$  от параметра  $\varepsilon \in E_0$ , соответствующих траектории системы (1) с начальными условиями, выбранными на структуре  $C_0$  и на состояниях равновесия  $O_1$  для элементов вне этой структуры. При всех  $\varepsilon \in E_0$  один из показателей равен нулю, а второй является отрицательным. Следовательно, все остальные показатели этой траектории имеют

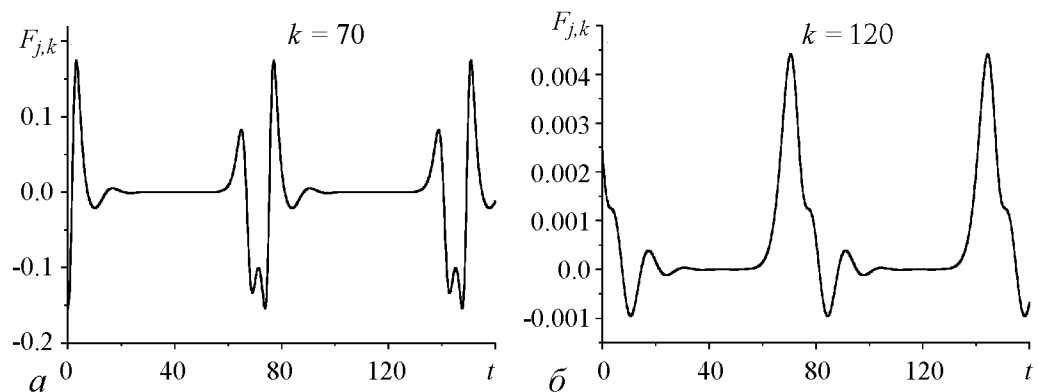


Рис. 8. Временная эволюция  $F_{j,k}$ : *a* – в центре структуры  $C_0$  ( $k = 70$ ); *b* – на «краях» структуры  $C_0$  ( $k = 120$ )

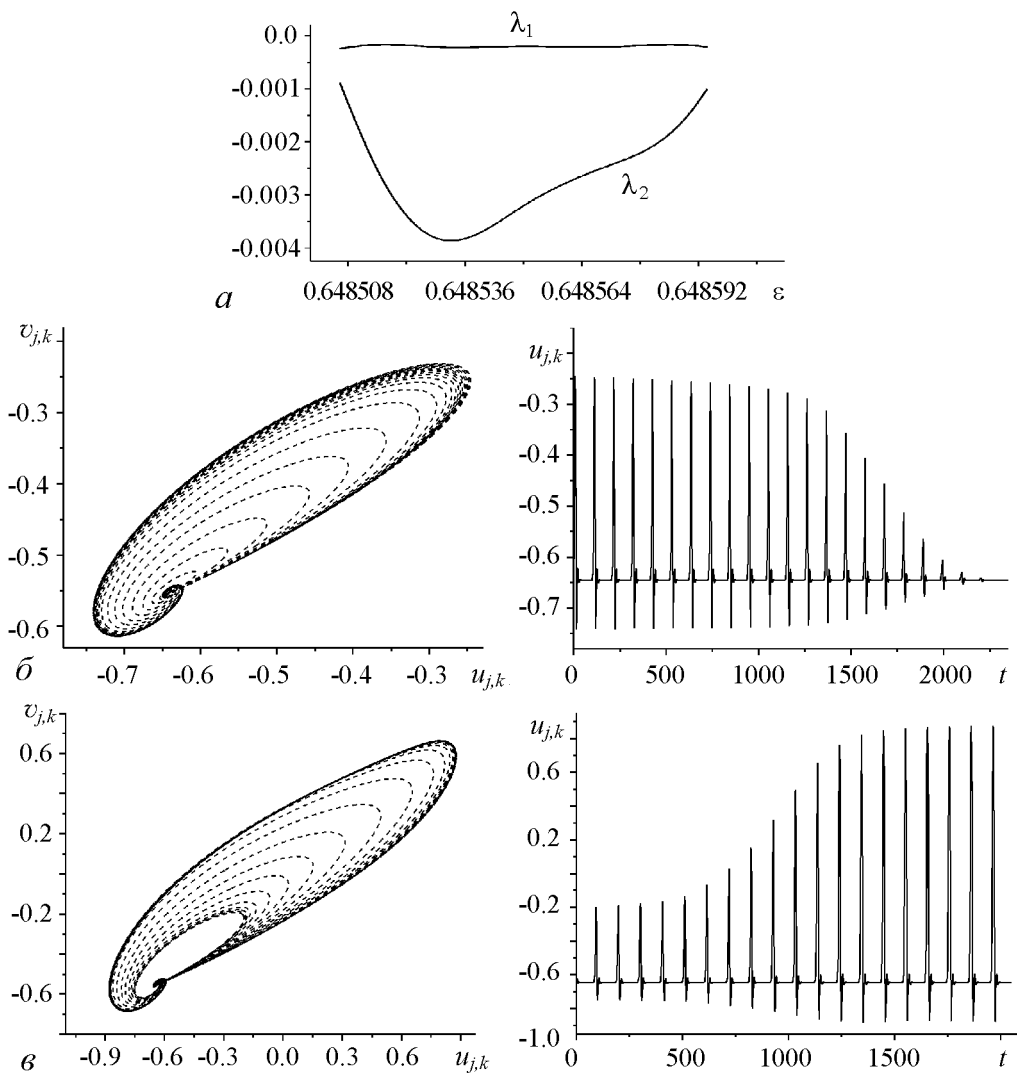


Рис. 9. *a* – два старших ляпуновских показателя предельного цикла  $L_c$  для значений параметра  $\varepsilon \in E_0$ ; *б, в* – процессы установления новых аттракторов в фазовом пространстве  $G$

отрицательную действительную часть и траектория представляет собой устойчивый предельный цикл  $L_c$ . При  $\varepsilon \rightarrow \varepsilon_0^-$  и  $\varepsilon \rightarrow \varepsilon_0^+$  ляпуновский показатель  $\lambda_2 \rightarrow 0$ . Это означает, что при выходе из  $E_0$  предельный цикл  $L_c$  испытывает касательную бифуркацию и исчезает. После этой бифуркации состояние системы (1) описывается другим аттрактором. Рис. 9, *б, в* иллюстрируют процесс перехода на такие аттракторы. При выходе из  $E_0$  через значение  $\varepsilon = \varepsilon_0^+$  в каждом активированном парциальном элементе переменные  $(u_{j,k}, v_{j,k})$  осцилляторно затухают к состоянию равновесия  $O_1$  (рис. 9, *б*). Наоборот, выход из области  $E_0$  через границу  $\varepsilon = \varepsilon_0^-$  сопровождается осцилляторно-нарастающими колебаниями переменных  $(u_{j,k}, v_{j,k})$  элементов, ранее принадлежавших структуре  $C_0$  (рис. 9, *в*). В этом случае изображающая точка в фазовом пространстве  $G$  переходит на новый предельный цикл  $L_f$ , отвечающий плоскому волновому фронту возбуждения.

**2.4. Взаимодействие локализованных структур активности.** Как правило, уединенные волны в распределенных активных системах типа «реакция–диффузия» аннигилируют при столкновении друг с другом и границами системы, то есть ведут себя как автоволны. Однако это не всегда так и возможно иное поведение волн.

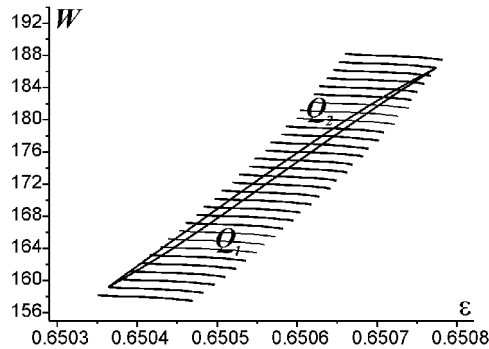


Рис. 10. Разбиение области существования локализованных структур линиями  $Q_1$  и  $Q_2$  на подобласти, соответствующие различным сценариям взаимодействия локализованных структур

Например, частицеподобное поведение, когда две волны проходят друг через друга или отражаются от границ, переизлучение волн перпендикулярно или под некоторым углом к направлению взаимодействующих волн, образование после взаимодействия связанных состояний, рождение дополнительной волны в результате взаимодействия и т.д. [13, 19, 21]. Наши исследования показали, что в системе (1) возможна как аннигиляция локализованных структур, так и их частицеподобное поведение. В зависимости от параметра  $\varepsilon$  и размеров структур существует три основных сценария их взаимодействия.

- Структуры, имеющие размеры из области ниже кривой  $Q_1$  (рис. 10), после взаимодействия формируют неустойчивые локализованные образования, которые быстро затухают. Такое поведение означает аннигиляцию структур.
- Взаимодействие структур с размерами из области выше кривой  $Q_2$  приводит к формированию двух распространяющихся в противоположные стороны плоских волн возбуждения.
- Взаимодействие структур, имеющих размеры из области, ограниченной линиями  $Q_1$  и  $Q_2$ , после короткого переходного процесса инициирует вторичные стационарные локализованные структуры. При этом размер сформировавшихся вторичных структур может и не совпадать с размером изначально взаимодействующих структур. Он может как уменьшаться, так и увеличиваться, однако не более чем на две единицы. Таким образом, в области между кривыми  $Q_1$  и  $Q_2$  имеет место частицеподобное поведение структур. Отметим, что все представленные здесь результаты относятся только к фронтальному столкновению идентичных структур.

### 3. Связанные состояния

На первый взгляд, сформировать связанные состояния в системе (1) можно, опираясь на свойства одиночных локализованных структур. Действительно, рассмотрим динамику пары идентичных структур, распространяющихся в одном направлении и расположенных в начальный момент на некотором расстоянии  $r$  друг от друга. При достаточно большом расстоянии, как и следовало ожидать, структуры не взаимодействуют друг с другом и пара устойчиво распространяется вдоль системы (рис. 11, *a*). Естественно, устойчивостью будут обладать и конфигурации из трех и более стационарных структур при достаточно большом расстоянии между

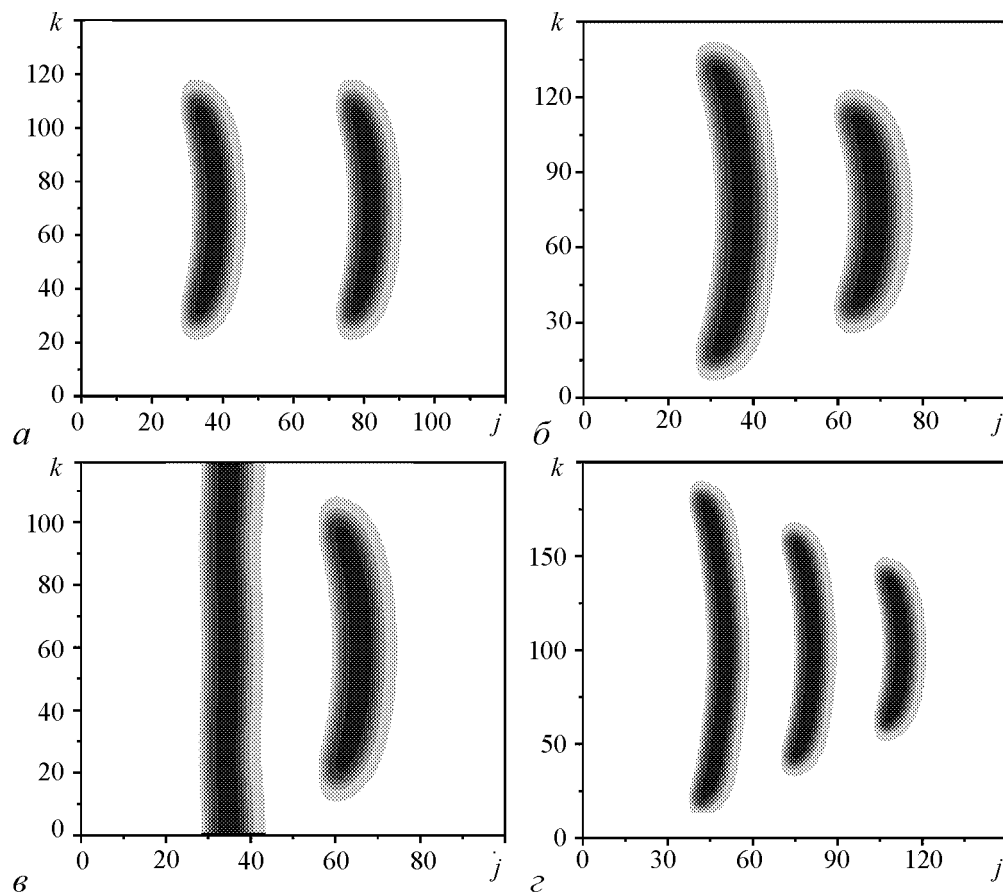


Рис. 11.  $a$  – устойчивая пара взаимодействующих идентичных стационарных структур;  $\bar{b}$ ,  $v$ ,  $z$  – связанные состояния системы (1). Значения параметров:  $\varepsilon = 0.648515$ ;  $d = 1$

ними. Однако такие образования нельзя трактовать как связанные, поскольку структуры, фактически, независимы друг от друга. Тем не менее связанные состояния из локализованных структур в системе (1) все же существуют. Поясним, как они формируются. Будем уменьшать расстояние между начальными структурами. Состояние в виде пары (или более) идентичных структур, о которых речь шла выше, сохраняет свою устойчивость лишь до некоторого критического расстояния между ними –  $r_{cr}$ . Это расстояние зависит как от размеров структур, так и от параметров системы. Мы обнаружили, что в случае, когда расстояние между структурами в паре становится меньше критического, состояние пары дестабилизируется и устанавливается новая устойчивая конфигурация. Существует несколько различных вариантов поведения пары после дестабилизации. Причем, какой именно вариант реализуется, в общем случае зависит от расстояния  $r$  ( $r < r_{cr}$ ) между структурами и поперечного размера системы  $M$ .

- Если расстояние между структурами является недостаточным, происходит подавление второй структуры в паре, и в системе остается всего лишь одна структура.

- В случае, когда расстояние близко к  $r_{cr}$ , начинается рост размера второй структуры, которая далее начинает изменять размер первой, приближая его к своему

собственному. Этот процесс продолжается до тех пор, пока в системе не сформируется структура в виде двух плоских импульсов возбуждения.

- В случае, когда расстояние имеет некоторое промежуточное значение между первыми двумя значениями, происходит ограничение роста главной структуры в паре, что далее приводит к формированию связанных состояний. В зависимости от  $M$  в системе (1) формируется связанное состояние либо из двух структур (рис. 11, б), либо из плоского фронта и структуры (рис. 11, в). Аналогично можно получить и более сложные связанные состояния, например, состояние из трех локализованных структур, представленное на рис. 11, г.

Отметим, что все рассмотренные в этом разделе структуры имеют соответствующие аналоги, распространяющиеся вдоль границ системы (1).

### Заключение

Проведено исследование пространственно-временной динамики системы (1), моделирующей коллективное поведение ансамбля электрически связанных нейронов, обладающих бистабильными и осцилляторно-пороговыми свойствами. Обнаружено, что в некотором диапазоне параметра  $\epsilon$  в таком ансамбле возможно формирование и распространение стационарных локализованных структур активности. Каждая такая структура представляет собой уединенную группу нейронов, находящихся в состоянии одновременной генерации потенциалов действия, на фоне других нейронов, демонстрирующих состояние относительного покоя. Объяснен механизм формирования структур и роль неустойчивого предельного цикла в этом процессе. Показано, что пространственная локализация связана с установлением баланса между силовым воздействием на элементы, находящиеся вблизи «края» структуры, и области притяжения устойчивого состояния равновесия  $O_1$ . При нарушении этого баланса структура теряет свою устойчивость. Установлены основные закономерности взаимодействия локализованных структур при фронтальном столкновении, которое может приводить как к аннигиляции, так и к частицеподобному поведению этих структур. Показана возможность формирования связанных состояний из нескольких локализованных структур.

Представляется очень интересным, что, несмотря на наличие в системе одновременно двух устойчивых пространственно однородных состояний, волновые фронты, обычно переключающие среду из одного такого состояния в другое, не образуются. Применительно к бистабильным нейронным ансамблям это означает, что нейроны после одновременной генерации потенциалов действия сохраняют свое прежнее состояние покоя, а не переходят в новое.

Рассмотренные в этой работе локализованные структуры не исчерпывают всего многообразия локализованных состояний системы (1). Нами были обнаружены нестационарные, но тем не менее устойчивые локализованные структуры. Исследованию таких образований мы надеемся посвятить нашу следующую статью.

*Работа поддержана грантами РФФИ (проекты 06-02-16137, 08-02-97035, 08-02-00724).*

## Библиографический список

1. *Leznik E., Makarenko V., Llinas R.* Electrotonically mediated oscillatory patterns in neuronal ensembles: An in vitro voltage-dependent dye-imaging study in the inferior olive // *J. Neurosci.* 2002. Vol. 20, № 7. P. 2804.
2. *Wang X.-J.* Synaptic reverberation underlying mnemonic persistent activity // *Trends Neurosci.* 2001. Vol. 24. P. 455.
3. *Wu J.-Y., Guan Li, Tsau Yang.* Propagating activation during oscillations and evoked responses in neocortical slices // *J. Neurosci.* 1999. Vol. 19, № 12. P. 5005.
4. *Peinado A.* Traveling slow waves of neural activity: a novel form of network activity in developing neocortex // *J. Neurosci.* 2000. Vol. 20. P. RC54.
5. *Jung P., Milton J.* *Epilepsy as a dynamical disease.* Springer, New York, 2003.
6. *Dahlem M.A., et al.* Control of sub-excitable waves in neural networks by nonlocal coupling // *New trends and tools in complex networks* / Eds. R. Criado, J. Pello, M. Romance. Spain: Universidad Rey Juan Carlos, 2007.
7. *Kaminaga A., Vanag V.K., Epstein I.R.* «Black spots» in a surfactant-rich Belousov–Zhabotinsky reaction dispersed in a water-in-oil microemulsion system // *J. Chem. Phys.* 2005. Vol. 122. P. 174706.
8. *Vanag V.K., Epstein I.R.* Stationary and oscillatory localized patterns, and subcritical bifurcations // *Phys. Rev. Lett.* 2004. Vol. 92. P. 128301.
9. *Sakurai T., Mihaliuk E., Chirila F., Showalter K.* Design and control of wave propagation patterns in excitable media // *Science.* 2002. Vol. 296. P. 2009.
10. *Mihaliuk E., Sakurai T., Chirila F., Showalter K.* Experimental and theoretical studies of feedback stabilization of propagating wave segment // *Faraday Discuss.* 2001. Vol. 120. P. 283.
11. *Astrov Y.A., Ammelt E., Purwins H.G.* Experimental evidence for zigzag instability of solitary stripes in a gas-discharge system // *Phys. Rev. Lett.* 1997. Vol. 78. P. 3129.
12. *Muller I., Ammelt E., Purwins H.G.* Self-organized quasiparticles: breathing filaments in a gas discharge system // *Phys. Rev. Lett.* 1999. Vol. 82. P. 3428.
13. *Astrov Y.A., Purwins H.G.* Plasma spots in a gas discharge system: birth, scattering and formation of molecules // *Physics Letters A.* 2001. Vol. 283. P. 349.
14. *Розанов Н.Н.* Асимметричные движущиеся локализованные структуры в широкоапертурном нелинейном интерферометре // *Оптика и спектроскопия.* 2007. Т. 102, № 2. С. 292.
15. *Taranenko V.B., Slekyš G., Weiss C.O.* Spatial resonator solitons // *CHAOS.* 2003. Vol. 13, № 2. P. 777.
16. *Umbanhowar P.B., Melo F., Swinney H.L.* Localized excitations in a vertically vibrated granular layer // *Nature.* 1996. Vol. 382. P. 793.
17. *Понцова М.С.* Трансформация автоволн в локально неоднородных активных средах: Автореф. дис... канд. физ.-мат. наук. М., 2004.
18. *Дудченко О.А., Гурия Г.Т.* Резонансный характер долгоживущих возбуждений в слабозбудимых активных средах // *Труды LVIII научной конференции МФТИ «Современные проблемы фундаментальных и прикладных наук».* 2005. P. 4.
19. *Krischer K., Mikhailov A.S.* Bifurcation to traveling spots in reaction-diffusion systems // *Phys. Rev. Lett.* 1994. Vol. 73. P. 3165.

20. *Sendina-Nadal I., et al.* Wave propagation in subexcitable media with periodically modulated excitability //Phys. Rev. Lett. 2001. Vol. 86, № 8. P. 1646.
21. *Заикин А.Н.* Формирование, распространение и взаимодействие экситонов (автоволн-квазичастиц) в активной среде //Физическая мысль России. 1995. № 1. С. 54.
22. *Bode M., Liehr A.W., Schenk C.P., Purwins H.G.* Interaction of dissipative solitons: particle-like behaviour of localized structures in a three-component reaction-diffusion system //Physica D. 2002. Vol. 161. P. 45.
23. *Nishiura Y.* Scattering of traveling spots in dissipative systems //CHAOS. 2005. Vol. 15. P. 047509.
24. *Hughes S.W., et al.* All thalamocortical neurones possess a T-type Ca<sup>2+</sup> 'window' current that enables the expression of bistability-mediated activities //J. Physiol. 1999. Vol. 517. P. 805.
25. *Некоркин В.И., Дмитричев А.С., Щапин Д.С., Казанцев В.Б.* Динамика модели нейрона со сложнопороговым возбуждением //Математическое моделирование. 2005. Т. 17, № 6. С. 75.
26. *Kazantsev V.B., Nekorkin V.I.* Spiking patterns emerging from wave instabilities in a one-dimensional neural lattice //Phys. Rev. E. 2003. Vol. 68. P. 017201.
27. *Некоркин В.И., Щапин Д.С., Дмитричев А.С.* Сложная волновая динамика ансамбля нейроноподобных элементов со сложнопороговым возбуждением //Изв. вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2007. Т. 15, № 1. С. 3.
28. *Nekorkin V.I., et al.* Heteroclinic contours and self-replicated solitary waves in a reaction-diffusion lattice with complex threshold excitation// Physica D. 2008 (принята к печати).
29. *Nekorkin V.I., Velarde M.G.* Sinergetic phenomena in active lattices. Springer-Verlag, 2002. 357 p.

*Институт прикладной физики РАН,  
Нижний Новгород*

*Поступила в редакцию 23.04.2008*

### **STATIONARY LOCALIZED ACTIVITY STRUCTURES IN TWO-DIMENSIONAL ENSEMBLE OF FITZHUGH–NAGUMO NEURONS WITH OSCILLATORY THRESHOLD**

*A.S.Dmitrichev, V.I. Nekorkin*

We present the analysis of spatiotemporal dynamics of two-dimensional ensemble of electrically coupled FitzHugh–Nagumo neurons with oscillatory threshold. We show that in this system spatially localized activity structures can be formed. Such structures propagate through the system without changing their shape and velocity. We demonstrate that there exist two types of the structures: single and bound states. General characteristics of localized structures such as regions of existence, geometrical sizes and velocity are investigated. We also study structures interaction and give explanation for their existence and stability in terms of trajectories in associating with the ensemble multidimensional phase space.





*Дмитричев Алексей Сергеевич* – родился в 1980 году в с. Слободское Кстовского района Горьковской области, окончил Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (2002). После окончания ННГУ работает в ИПФ РАН. Область научных интересов – теория нелинейных колебаний и волн, нейродинамика.  
E-mail: [admitry@neuron.appl.sci-nnov.ru](mailto:admitry@neuron.appl.sci-nnov.ru)



*Некоркин Владимир Исаакович* – родился на Украине (1948), окончил радиофизический факультет Горьковского государственного университета (1971). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (1981, ГГУ) и доктора физико-математических наук (1992, СГУ). С 1971 года работал в Горьковском институте прикладной математики, с 1983 по 1986 год – в Горьковском политехническом институте, с 1986 года и по настоящее время работает на радиофизическом факультете ННГУ, профессор. Область научных интересов – теория колебаний и волн, структурообразование и нелинейные волны в непрерывных и дискретных средах, синхронизация и пространственно-временной хаос. Имеет более 100 научных публикаций в указанных направлениях, в том числе двух монографий (в соавторстве). В качестве приглашенного профессора читал лекции в Мадридском и Стэнфордском университетах. Работал в Калифорнийском университете.  
E-mail: [vnekorkin@neuron.appl.sci-nnov.ru](mailto:vnekorkin@neuron.appl.sci-nnov.ru)