



Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2023. Т. 31, № 6
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2023;31(6)

Научная статья
УДК 530.182

DOI: 10.18500/0869-6632-003074
EDN: WJIYFW

**Коллективная динамика нейронной сети
из возбуждающей и подавляющей популяций:
колебания, тристабильность, хаос**

С. Ю. Кириллов¹, А. А. Злобин^{1,2}, В. В. Клиньшов^{1,2}✉

¹Федеральный исследовательский центр Институт прикладной физики
им. А. В. Гапонова-Грехова Российской академии наук, Нижний Новгород, Россия

²Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Россия
E-mail: skirillov@ipfran.ru, sanzlobin@yandex.ru, ✉vladimir.klinshov@ipfran.ru

Поступила в редакцию 2.05.2023, принята к публикации 13.07.2023,
опубликована онлайн 10.11.2023, опубликована 30.11.2023

Аннотация. Цель работы заключается в изучении коллективной динамики нейронной сети, состоящей из двух неоднородных популяций: возбуждающей и подавляющей. **Методы.** Исследование опирается на подходы среднеполевой теории, в рамках которой используется метод сведения динамики сети к модели нейронных масс нового поколения, и проводится бифуркационный анализ полученной редуцированной модели. **Результаты.** Получены условия и механизмы возникновения различных динамических режимов модели (таких как коллективные колебания, мультистабильность разных типов и хаотическая коллективная динамика), соответствующих различным режимам коллективной активности полной сети. **Заключение.** Низкоразмерная редуцированная модель является эффективным инструментом для исследования основных закономерностей коллективной динамики крупномасштабных нейронных сетей. Вместе с тем анализ микроскопической динамики позволяет выявить также и более тонкие эффекты, такие как возникновение в сети кластеров синхронной активности и эффект смещения границ существования динамических режимов.

Ключевые слова: нейронные сети, коллективная динамика, теория среднего поля, модели нейронных масс.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке Министерством высшего образования и науки РФ в рамках государственного задания ИПФ РАН, проект FFUF-2021-0011.

Для цитирования: Кириллов С. Ю., Злобин А. А., Клиньшов В. В. Коллективная динамика нейронной сети из возбуждающей и подавляющей популяций: колебания, тристабильность, хаос // Известия вузов. ПНД. 2023. Т. 31, № 6. С. 757–775. DOI: 10.18500/0869-6632-003074. EDN: WJIYFW

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Collective dynamics of a neural network of excitable and inhibitory populations: oscillations, tristability, chaos

S. Y. Kirillov¹, A. A. Zlobin^{1,2}, V. V. Klinshov^{1,2}✉

¹Federal Research Center A. V. Gaponov-Grekhov Institute of Applied Physics of the RAS, Nizhny Novgorod, Russia

²Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Russia

E-mail: skirillov@ipfran.ru, sanzlobin@yandex.ru, ✉vladimir.klinshov@ipfran.ru

Received 2.05.2023, accepted 13.07.2023, available online 10.11.2023, published 30.11.2023

The *purpose* of this work is to study the collective dynamics of a neural network consisting of excitatory and inhibitory populations. The *method* of reducing the network dynamics to new generation neural mass models is used, and a bifurcation analysis of the model is carried out. As a *result* the conditions and mechanisms for the emergence of various modes of network collective activity are described, including collective oscillations, multistability of various types, and chaotic collective dynamics. *Conclusion*. The low-dimensional reduced model is an effective tool for studying the essential patterns of collective dynamics in large-scale neural networks. At the same time, the analysis also allows us to elicit more subtle effects, such as the emergence of synchrony clusters in the network and the shifting effect for the boundaries of the existence of dynamical modes.

Keywords: neural networks, collective dynamics, mean-field theory, neural mass models.

Acknowledgements. The work was supported by the Government assignment to the Institute of Applied Physics (Project No. FFUF-2021-0011).

For citation: Kirillov SY, Zlobin AA, Klinshov VV. Collective dynamics of a neural network of excitable and inhibitory populations: oscillations, tristability, chaos. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics*. 2023;31(6):757–775. DOI: 10.18500/0869-6632-003074

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

Введение

Исследование коллективной динамики крупномасштабных нейронных сетей является одним из важных направлений, необходимых для понимания принципов функционирования центральной нервной системы и обработки ею информации. Однако использование для этих целей реалистичных детализированных сетевых моделей, учитывающих особенности поведения отдельных нейронов, вызывает как технические сложности, связанные с численным моделированием сетей большего размера, так и сложности с теоретическим обобщением и интерпретацией больших объемов получаемых результатов. Во избежание этих сложностей зачастую применяются среднеполевые модели, так называемые модели «нейронных масс», описывающие динамику популяции нейронов в терминах усредненных, физически релевантных переменных, таких как средняя частота генерации потенциалов действия или средний мембранный потенциал. Используя подобные модели в качестве «строительных блоков», можно создавать из них мезо- и макроскопические модели крупномасштабных нейронных сетей, содержащих множество взаимодействующих популяций [1, 2].

В последнее время все большую популярность при теоретическом моделировании нейронных систем приобретает так называемое «новое поколение» моделей нейронных масс [3], ведущее свою историю от модели Монтбрио–Пазо–Роксина [4]. Отличительными чертами этих редуцированных моделей являются, во-первых, возможность их строгого вывода из уравнений для микроскопической динамики нейронов, а во-вторых, их способность не только описывать среднюю активность популяции, но и учитывать степень ее синхронизации. Последнее обстоятельство имеет особое значение для исследования ритмов головного мозга, которые являются проявлением коллективной колебательной активности нейронных сетей. Так, модели нейронных масс нового поколения были использованы для моделирования гамма-ритмов [5], взаимодействий между

тета- и гамма-ритмами [6], влияния движений на изменения бета-ритмов [7]. Модели такого типа использовались для изучения колебаний в сетях, состоящих из нескольких популяций [8], а также для моделирования распределенных систем — нейронных полей [9] и мозга в целом [10, 11].

Нейронная сеть, состоящая из двух взаимодействующих популяций — возбуждающей и подавляющей — является одной из базовых фундаментальных структур (мотивов) в крупномасштабных сетях мозга [12–16]. Модели нейронных масс нового поколения активно использовались для исследования коллективной динамики таких двухпопуляционных нейронных сетей. Так, в работе [8] было продемонстрировано возникновение синхронной колебательной активности в такой сети, связанное с переходом через бифуркацию Андронова–Хопфа в соответствующей редуцированной модели. В работе [17] модели нейронных масс были использованы для изучения возникновения коллективных колебаний в сбалансированных нейронных сетях (следует отметить, что среднеполевая модель в этом случае демонстрировала лишь затухающие колебания, тогда как самоподдерживающиеся колебания в микроскопической системе возникали за счет эффектов конечного размера). В работе [18] исследовалось влияние собственных временных масштабов популяций на возникающие в системе колебания. Показано, что в зависимости от соотношения мембранных времен подавляющей и возбуждающей популяций могут возникать как сильно синхронизированные (так называемые PING), так и слабо модулированные гамма-ритмы. В работе [19] показано, что возникновение коллективных колебаний в двухпопуляционной сети может быть связано как с переходом через суперкритическую, так и с переходом через субкритическую бифуркацию Андронова–Хопфа в редуцированной модели. В работе [20] изучено возникновение квазипериодических и хаотических коллективных колебаний. В работе [21] исследована кроссчастотная синхронизация между двумя популяциями. В работе [22] изучен эффект подавления колебаний внешним воздействием. В работе [23] изучена синхронизация периодических коллективных колебаний внешним периодическим сигналом.

Обилие работ по динамике модели нейронных масс двухпопуляционной возбуждающе-подавляющей сети побуждает к систематизации и осмыслению полученных результатов, что и послужило первоначальной мотивацией настоящей работы. Однако при тщательном изучении системы в ней были обнаружены также и новые, ранее не описанные динамические режимы и механизмы их возникновения. Таким образом, настоящая работа представляет собой первое детальное, хоть и не претендующее на полноту исследование динамики и бифуркаций модели нейронных масс сети, состоящей из возбуждающей и подавляющей популяций.

Работа структурирована следующим образом. В разделе 1 мы формулируем модель сети и соответствующую ей модель нейронной массы. В разделе 2 рассматривается базовый случай слабых связей, когда динамика двухпопуляционной модели качественно не отличается от динамики одной возбуждающей популяции. В разделе 3 исследовано возникновение коллективных периодических колебаний. Раздел 4 посвящен формированию в системе тристабильности — сосуществования трех устойчивых асинхронных состояний. В разделе 5 изучена хаотическая коллективная динамика. В Заключении кратко подведены итоги исследования.

1. Модель

Рассмотрим систему, состоящую из двух популяций нейронов (популяции мы также далее будем называть модулями, когда это относится к редуцированной системе) — возбуждающей E и подавляющей I (далее индексы e, i определяют принадлежность параметра возбуждающей или подавляющей популяции). Каждый нейрон описывается моделью квадратичного накопления и сброса

$$\dot{V}_j = V_j^2 + \eta_j + I_j(t), \quad (1)$$

где V_j — мембранный потенциал j -го нейрона, η_j — неоднородный ток смещения, а $I_j(t)$ — совокупный ток, получаемый j -м нейроном от других нейронов сети. Для каждого нейрона из популяции $X = \{e, i\}$ этот ток определяется как

$$I_X = J_{eX}r_e + J_{iX}r_i, \quad (2)$$

где J_{YX} — сила синаптических связей, действующих со стороны популяции Y на популяцию X , а r_X — полный выходной сигнал популяции X , нормированный на число ее элементов, и имеющий смысл средней частоты генерации спайков:

$$r_X(t) = \frac{1}{N_X} \sum_{j \in X} \sum_{k | t_j^k \leq t} \delta(t - t_j^k). \quad (3)$$

Здесь N_X — число нейронов в популяции X . Каждый j -й нейрон генерирует индивидуальные спайки в моменты времени t_j^k , которые определяются из дополнительного условия: когда мембранный потенциал нейрона V_j достигает некоторого, заданного наперед порогового значения V_p . После генерации спайка потенциал сбрасывается в значение V_r . В дальнейшем полагаем, что $V_p = -V_r = \infty$.

При большом числе нейронов в обеих популяциях (в термодинамическом пределе при $N_X \rightarrow \infty$) динамика каждой такой популяции может быть приближенно описана с помощью модели нейронных масс. Положим далее для определенности, что индивидуальные токи смещения η_j в каждой популяции X распределены по Лоренцу с центром ζ_X и полушириной Δ_X :

$$g(\eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\Delta_X}{\Delta_X^2 + (\eta - \zeta_X)^2}. \quad (4)$$

Тогда при отсутствии связей между популяциями коллективную динамику каждой из них можно редуцировать к системе Монтбрио–Пазо–Роксина [4]:

$$\begin{aligned} \dot{r}_X &= \frac{\Delta_X}{\pi} + 2r_X v_X, \\ \dot{v}_X &= v_X^2 + \zeta_X - \pi^2 r_X^2 + J_{XX} r_X, \end{aligned} \quad (5)$$

где переменная r_X моделирует среднюю частоту популяции X , v_X — ее средний мембранный потенциал, а J_{XX} — сила синаптических связей внутри популяции. При добавлении связей между популяциями поведение полной сети будет описываться двумя связанными системами вида (5), то есть следующей системой обыкновенных дифференциальных уравнений:

$$\begin{aligned} \dot{r}_e &= \frac{\Delta}{\pi} + 2r_e v_e, \\ \dot{v}_e &= v_e^2 + \zeta_e - \pi^2 r_e^2 + J_{ee} r_e + J_{ie} r_i, \\ \dot{r}_i &= \frac{\Delta}{\pi} + 2r_i v_i, \\ \dot{v}_i &= v_i^2 + \zeta_i - \pi^2 r_i^2 + J_{ii} r_i + J_{ei} r_e. \end{aligned} \quad (6)$$

Дальнейший анализ коллективной динамики сети проводится на основе двухмодульной модели нейронных масс (6).

2. Случай слабых межмодульных связей

Как показано в работе [4], собственная динамика одного независимого модуля (5) может быть либо моно-, либо бистабильной. В соответствии с бифуркационной диаграммой, представленной на рис. 1, *a*, в этом случае в системе может быть одно или два устойчивых состояния равновесия. В полной (микроскопической) системе бистабильный режим характеризуется сосуществованием двух устойчивых асинхронных режимов — с «высоким» и с «низким» уровнем средней активности. Мы полагаем, что связи внутри возбуждающей популяции положительные ($J_{ee} > 0$), а внутри подавляющей популяции — отрицательные ($J_{ii} < 0$). При таком выборе параметров собственная динамика возбуждающей популяции может быть как моно-, так и бистабильной, в то время как подавляющая популяция всегда демонстрирует единственное устойчивое асинхронное состояние с низким уровнем активности.

Перейдем далее к анализу динамики двухпопуляционной сети, и для простоты начнем со случая однонаправленной связи — только от возбуждающей популяции к подавляющей ($J_{ei} > 0$, $J_{ie} = 0$). Очевидно, что в этом случае реализуется сценарий «ведущий – ведомый», и динамика системы качественно не отличается от случая невзаимодействующих популяций. Бифуркационная диаграмма соответствующей редуцированной модели (6) в этом случае идентична бифуркационной диаграмме для одного возбуждающего модуля (отображена на рис. 1, *b* тонкой синей линией). Положим далее, что связь между популяциями становится взаимной ($J_{ei} > 0$, $J_{ie} < 0$, $|J_{ie}| \ll |J_{ei}|$). Тогда при умеренных (конечных) значениях сил связей J_{ee} , когда «высокое» состояние возбуждающей популяции имеет не слишком большую активность, результат взаимодействия

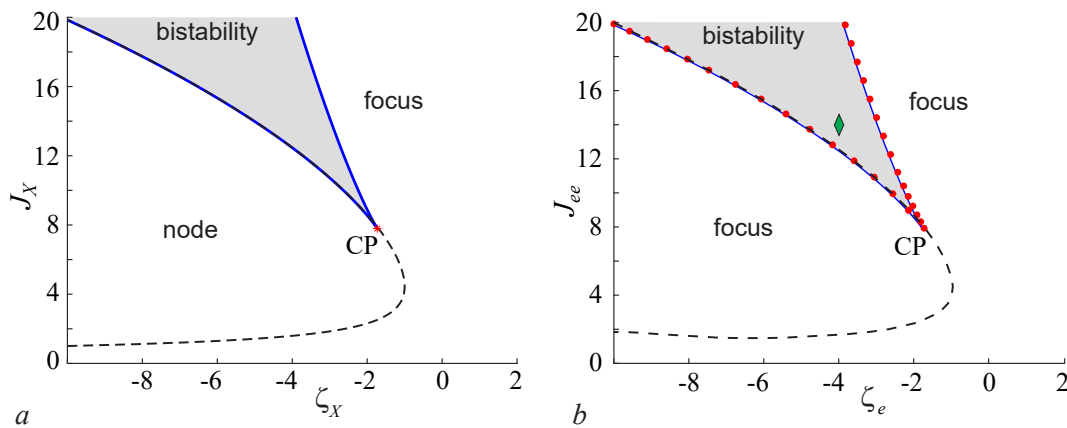


Рис. 1. *a* — Двухпараметрическая бифуркационная диаграмма системы Монтбрио–Пазо–Роксина (5) при $\Delta_X = 1$. Область бистабильности ограничена двумя линиями седлоузловых бифуркаций (синие линии) и имеет клиновидную форму. Пунктирная линия разделяет области параметров, при которых устойчивое состояние равновесия является узлом либо фокусом. *b* — Двухпараметрическая бифуркационная диаграмма для двухмодульной системы (6) с однонаправленной связью ($J_{ei} = 5$, $J_{ie} = 0$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, тонкие синие линии) и взаимными связями ($J_{ei} = 5$, $J_{ie} = -1$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, красные точки). Границы области бистабильности определяются в этом случае соответствующими бифуркациями двукратного равновесия, при которых сливаются устойчивый фокус и седлофокус. Пунктирная линия разделяет области параметров, при которых устойчивое состояние равновесия имеет одну или две пары комплексно-сопряженных характеристических показателей (цвет онлайн)

Fig. 1. *a* — Two-parameter bifurcation diagram of the Montbrió–Pazó–Roxin system (5) with $\Delta_X = 1$. Bistability region is bounded by two lines of saddle-node bifurcations (blue lines) and has a wedge shape. Dotted line separates the parameter regions for which the stable equilibrium state is either a node or a focus. *b* — Two-parameter bifurcation diagram for the two-module system (6) with unidirectional coupling ($J_{ei} = 5$, $J_{ie} = 0$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, thin blue lines) and mutual coupling ($J_{ei} = 5$, $J_{ie} = -1$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, red dots). Boundaries of the bistability region are determined by the saddle-node bifurcations. The dotted line separates the parameter regions for which the stable equilibrium state has one or two pairs of complex conjugate characteristic exponents (color online)

популяций проявляется на бифуркационной диаграмме редуцированной модели лишь небольшим сдвигом границ области бистабильности. Для примера зафиксируем значения параметров подавляющей популяции $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$ и величины межмодульных связей $J_{ei} = 5$ и $J_{ie} = -1$. Бифуркационная диаграмма на плоскости параметров ζ_e и J_{ee} для этого случая приведена на рис. 1, *b* и показывает, что даже при сравнительно больших значениях сил межмодульных связей, сравнимых по величине с силой внутримодульных связей, форма области бистабильности слабо изменяется по сравнению со случаем однонаправленной связи. Это связано с тем, что при выбранных значениях параметров активность подавляющей популяции очень низка и она фактически играет роль пассивной инерционной нагрузки. Вместе с тем, несмотря на то, что действие такой нагрузки на асимптотическую (стационарную) динамику может быть не столь заметным, она тем не менее может существенно влиять на переходные и резонансные процессы в системе. Действительно, поскольку единственным состоянием равновесия свободного подавляющего модуля является устойчивый фокус, то подключение подобной нагрузки к возбуждающему модулю приводит к появлению в системе новых характерных частот. Так, затухающие колебания в окрестности «низкого» состояния системы характеризуются одной частотой, в то время как колебания в окрестности «высокого» состояния равновесия могут содержать две несоизмеримых частоты.

Рассмотрим более детально поведение полной микроскопической сети, каждая отдельная популяция которой содержит $N_{e,i} = 10000$ элементов. Для этого зафиксируем параметры системы в области бистабильности ($\zeta_e = -4$, $J_{ee} = 15$). Соответствующая точка на бифуркационной диаграмме рис. 1, *b* отмечена маркером. Тогда под действием внешних стимулов сеть может переключаться между двумя коллективными устойчивыми состояниями. Этот процесс иллюстрируют рис. 2, *a-c*.

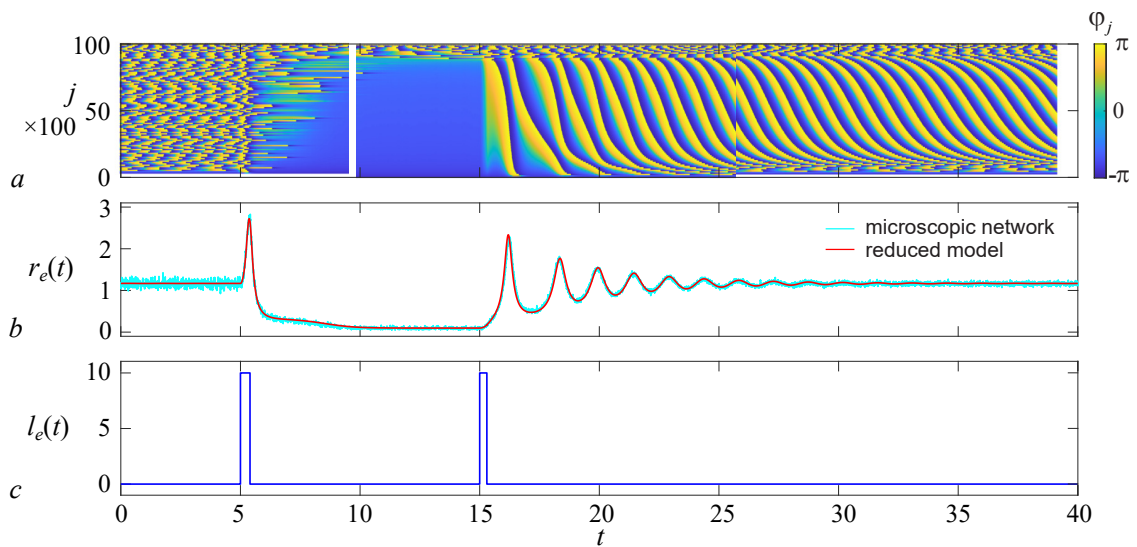


Рис. 2. *a* – Пространственно-временная диаграмма для возбуждающей популяции. Отображены индивидуальные фазы каждого сотого элемента из полного массива, упорядоченного по возрастанию параметра η_j ($\zeta_e = -4$, $J_{ee} = 15$, $J_{ei} = 5$, $J_{ie} = -1$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$). *b* – Зависимость средней частоты возбуждающей популяции от времени для микроскопической сети (голубая линия отображает частоту популяции, усредненную в скользящем временном окне $\Delta t = 0.025$) и макроскопической редуцированной системы (красная линия). *c* – Последовательность из двух прямоугольных импульсов тока с амплитудой $A = 10$, действующих на возбуждающую популяцию. Длительность первого импульса $T_1 = 0.4$, а второго – $T_2 = 0.3$ (цвет онлайн)

Fig. 2. *a* – Spatio-temporal diagram for the excitatory population. The individual phases of each hundredth element are displayed, sorted by the parameter η_j ($\zeta_e = -4$, $J_{ee} = 15$, $J_{ei} = 5$, $J_{ie} = -1$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$). *b* – Dependence of the average frequency of the excitatory population of the microscopic system (blue line, averaged over a sliding time window $\Delta t = 0.025$) and the macroscopic reduced system (red line). *c* – Sequence of two rectangular current pulses with amplitude $A = 10$, acting on the excitatory population. Duration of the first pulse is $T_1 = 0.4$, and the second one is $T_2 = 0.3$ (color online)

Мы полагаем для определенности, что в начальный момент времени система находится в устойчивом «высоком» асинхронном состоянии. Далее на возбуждающую популяцию последовательно подаются два прямоугольных импульса тока с одинаковой амплитудой $A = 10$ и с длительностью $T_1 = 0.4$ и $T_2 = 0.3$ (см. рис. 2, *c*). Временной интервал между импульсами выбирается достаточно большим, чтобы к приходу второго импульса завершились макроскопические переходные процессы в системе. Коллективное поведение в этом случае хорошо иллюстрирует рис. 2, *b*, на котором представлена зависимость средней частоты возбуждающей популяции от времени. Как можно видеть, действие первого импульса приводит к переключению сети из «высокого» асинхронного состояния в «низкое», в то время как второй импульс восстанавливает высокий уровень активности сети. Интересно отметить, что импульс длительностью T_2 не может переключить систему из «высокого» состояния в «низкое», в то время как импульс длительностью T_1 не позволяет перевести сеть из «низкого» состояния в «высокое». Тем не менее параметры импульсного воздействия (амплитуда и длительность) также могут быть подобраны таким образом, что переключения между различными состояниями будут осуществляться одинаковыми импульсами. Такое поведение становится возможным благодаря тому, что в рассматриваемом случае длительности внешних сигналов оказываются сравнимы с характерными временами собственных макроскопических коллективных колебаний. Все это подчеркивает важность более глубокого исследования переходных процессов в двухпопуляционной системе.

Свойства собственных колебаний элементов микроскопической сети иллюстрирует пространственно-временная диаграмма, представленная на рис. 2, *a*. Для ее построения удобно перейти в (1) к новым фазовым переменным, воспользовавшись заменой $V_j = \tan(\varphi_j/2)$, переводящей сеть нейронов типа накопление – сброс в эквивалентную ей сеть тета-нейронов. Далее нейроны сети упорядочиваются по возрастанию значений собственных токов смещения η_j , после чего для отображения на диаграмме выбирается каждый сотый из них. Как можно видеть, на начальном этапе большая часть элементов генерирует спайковые колебания. Анализ показывает, что средние частоты генерации спайков отдельными элементами несоизмеримы друг с другом и монотонно возрастают с увеличением значения собственного тока смещения η_j . Соответственно и фазы между любыми двумя элементами постоянно меняются. Это приводит к перемешиванию фаз по всей популяции, что можно наблюдать на пространственно-временной диаграмме. Далее внешнее воздействие переключает систему в новое состояние. Принципиальным отличием здесь является то, что теперь лишь небольшая доля элементов сети генерирует спайковые колебания, в то время как большая их часть находится в возбужденном режиме. Повторное внешнее воздействие на систему вновь переключает ее в состояние с высокой спайковой активностью. При этом часть элементов возбуждается с близкими фазами, что приводит к возникновению ярко выраженных затухающих макроскопических колебаний, отражающих уменьшение доли элементов сети, генерирующих спайки в один и тот же момент времени. Обратим внимание, что согласно рис. 2, *b* макроскопическая активность сравнительно быстро выходит на стационарный уровень, в то время как на пространственно-временной диаграмме рис. 2, *a* продолжают наблюдаться бегущие волновые фронты внутри популяции. Это связано с тем, что элементы со значениями η_j в окрестности среднего значения ζ_e имеют хоть и различные, но все же очень близкие частоты. В результате для перемешивания фаз отдельных элементов (как это можно наблюдать на начальном этапе) требуется значительно большее время.

3. Возникновение самоподдерживающихся коллективных колебаний

Рассмотрим теперь, как изменится динамика редуцированной системы (6) при увеличении силы межмодульной связи J_{ei} . При умеренных значениях, например $J_{ei} = 12$, форма клина бистабильности по-прежнему существенно не изменяется. Однако в системе возникают дополнительные качественно новые режимы, а именно периодические колебания. Механизм возникновения этих

колебаний связан с усилением петли обратной связи, возникающей со стороны возбуждающего модуля через подавляющий, в результате чего происходит дестабилизация «высокого» состояния равновесия. Как изображено на двухпараметрической диаграмме (рис. 3), соответствующий колебаниям предельный цикл может возникать через бифуркацию Андронова–Хопфа (АН), а затем претерпевать другие бифуркации, в том числе исчезать через бифуркацию петли сепаратрис седла (Н) или бифуркацию двукратного предельного цикла (LPC).

Рассмотрим несколько сценариев возникновения колебаний, и для этого построим серию однопараметрических диаграмм при различных фиксированных значениях силы связи J_{ee} .

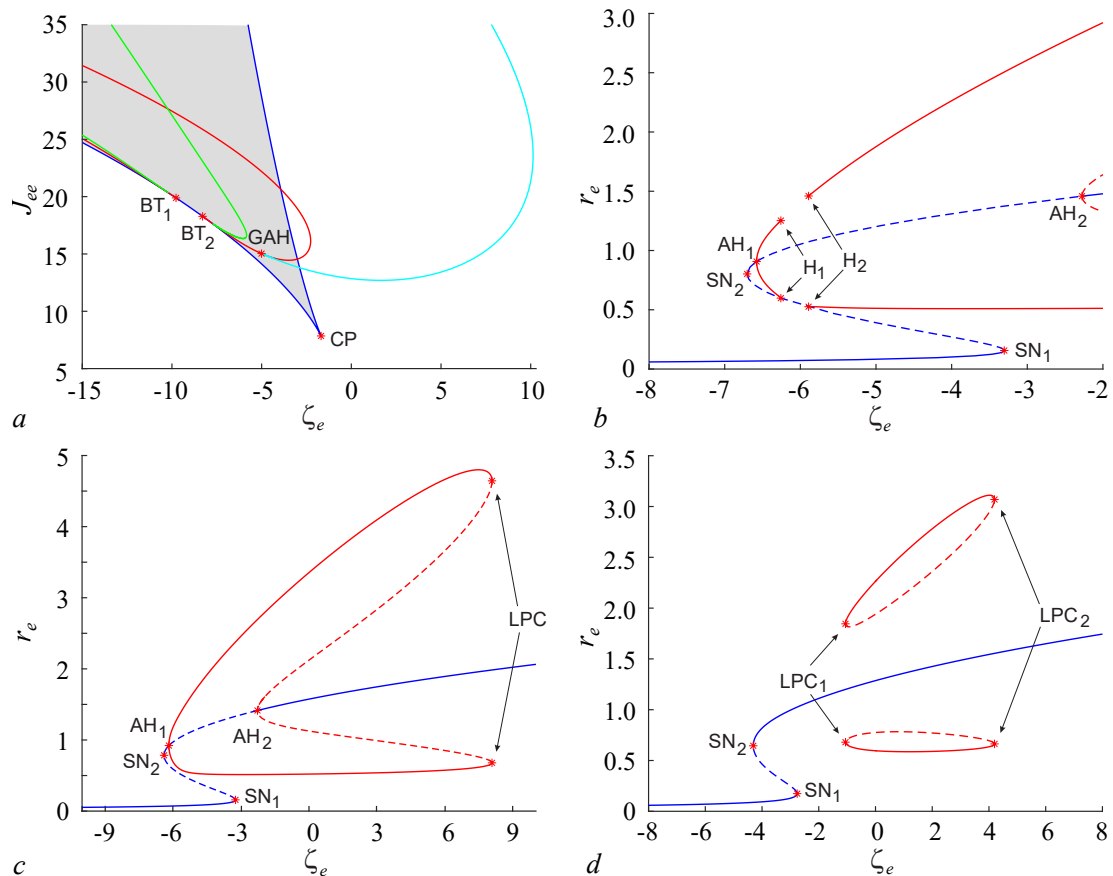


Рис. 3. *a* – Двухпараметрическая бифуркационная диаграмма двухмодульной системы (6) при $J_{ei} = 12$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, $J_{ie} = -1$. Серым цветом обозначена область, в которой система (6) содержит три состояния равновесия. Красным цветом обозначены кривые, соответствующие бифуркациям Андронова–Хопфа. Зеленым цветом отмечены линии бифуркаций петли сепаратрис седла. Голубым цветом обозначена кривая, соответствующая двукратному предельному циклу. Звездочками отмечены бифуркации коразмерности 2: две бифуркации Богданова–Тakens и обобщенная бифуркация Андронова–Хопфа. *b–d* – Однопараметрические бифуркационные диаграммы двухпопуляционной сети (6) при $J_{ee} = 16.4$ (*b*), 16.0 (*c*), 13.1 (*d*). Звездочками отмечены точки седло-узловых бифуркаций состояний равновесия (SN), бифуркаций Андронова–Хопфа (АН), бифуркаций петли сепаратрис седла (Н) и двукратного предельного цикла (LPC). Синие линии соответствуют состояниям равновесия, красные – предельным циклам (цвет онлайн)

Fig. 3. *a* – Two-parameter bifurcation diagram of the two-module system (6) with $J_{ei} = 12$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, $J_{ie} = -1$. Gray color indicates the area in which system (6) contains three equilibrium states. The curves corresponding to Andronov–Hopf bifurcations are marked in red. The bifurcation lines of the separatrix loop of the saddle are marked in green. The cyan line corresponding to the double limit cycle. The asterisks mark bifurcations of codimension 2: two Bogdanov–Takens bifurcations and the Bautin (generalized Andronov–Hopf, GAH) bifurcation. *b–d* – One-parameter bifurcation diagrams of the two-population network (6) with $J_{ee} = 16.4$ (*b*), 16.0 (*c*), 13.1 (*d*). Asterisks mark the points of saddle-node bifurcations of equilibrium states (SN), Andronov–Hopf bifurcations (AH), bifurcations of the saddle separatrix loop (H) and double limit cycle (LPC). Blue lines correspond to equilibrium states, while red lines correspond to limit cycles (color online)

При достаточно сильной связи, например $J_{ee} = 16.4$, колебания рождаются через суперкритическую бифуркацию Андронова–Хопфа, которую претерпевает высокое состояние равновесия при увеличении среднего тока до величины $\zeta_e = -6.578 \pm 10^{-3}$. Возникающий устойчивый предельный цикл при дальнейшем увеличении среднего тока претерпевает бифуркацию петли сепаратрис седла при $\zeta_e = -6.258 \pm 10^{-3}$. Дальнейшее увеличение среднего тока приводит к повторной бифуркации петли сепаратрис при $\zeta_e = -5.891 \pm 10^{-3}$, в которой вновь рождается устойчивый предельный цикл. Таким образом, в интервале токов смещения $-6.258 < \zeta_e < -5.891$ наблюдается исчезновение колебаний, и в системе отсутствуют устойчивые высокие состояния — как стационарное, так и колебательное.

При меньшей силе связи, например $J_{ee} = 16.0$, колебания также возникают через суперкритическую бифуркацию Андронова–Хопфа при $\zeta_e = -6.173 \pm 10^{-3}$, однако исчезновения предельного цикла через петлю сепаратрис седла не происходит. И далее при увеличении тока до $\zeta_e = -2.270 \pm 10^{-3}$ происходит субкритическая бифуркация Андронова–Хопфа, в результате которой высокое состояние равновесия стабилизируется, а от него отделяется неустойчивый предельный цикл. При дальнейшем увеличении тока до $\zeta_e = 8.065 \pm 10^{-3}$ неустойчивый предельный цикл сливается с устойчивым в результате бифуркации двукратного предельного цикла. Таким образом, в интервале токов $-2.270 < \zeta_e < 8.065$ в системе сосуществуют два высоких состояния — стационарное и колебательное.

При еще меньшей силе связи, например $J_{ee} = 13.1$, бифуркация Андронова–Хопфа не наблюдается, и высокое состояние равновесия всегда является устойчивым. При этом рождение колебательных состояний происходит через бифуркацию двукратного предельного цикла при $\zeta_e = -1.058 \pm 10^{-3}$, а при увеличении тока до $\zeta_e = 4.195 \pm 10^{-3}$ колебательные состояния исчезают через ту же бифуркацию.

Перейдем далее к анализу коллективных колебаний, возникающих в микроскопической сети. Для определенности выберем значения параметров $\zeta_e = -3$, $J_{ee} = 16.0$, $J_{ei} = 12$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, $J_{ie} = -1$ (рис. 3, *c*). В этом случае в полной системе реализуется режим генерации устойчивых периодических коллективных колебаний. Этот процесс иллюстрирует рис. 4, *a*. Как видно из рисунка, результаты моделирования микро- и макроскопической систем демонстрируют хорошее качественное и количественное соответствие.

Рассмотрим более детально свойства колебаний отдельных элементов возбуждающей популяции микроскопической сети. Средние частоты этих колебаний $\langle r_e(j) \rangle$ представлены на рис. 4, *b*. При этом все элементы популяции упорядочены по возрастанию величины индивидуальных токов смещения η_j . Можно видеть, что практически все элементы сети, за исключением лишь их небольшого количества, генерируют спайки с некоторыми ненулевыми собственными частотами. Отметим, что в системе существует кластер элементов, совершающих колебания на единой частоте $\omega_j = \omega_m = 0.67 \pm 0.01$, совпадающей с частотой макроскопических колебаний среднего поля. Кроме того, удается обнаружить также еще два синхронных кластера, элементы которых совершают колебания на удвоенной $\omega_j = 2\omega_m$ и утроенной $\omega_j = 3\omega_m$ частоте коллективных колебаний.

Перейдем теперь к анализу пространственно-временной диаграммы, представленной на рис. 4, *c*. На ней можно видеть первый синхронный кластер в области низких частот, а также второй синхронный кластер в области высоких частот. Третий синхронный кластер на представленном масштабе рисунка не виден в силу небольшого числа входящих в него элементов (7 элементов). Как показывает рис. 4, *c*, несмотря на то, что элементы внутри синхронных кластеров колеблются с одинаковой средней частотой, свойства таких колебаний различны. Эти различия проявляются как в моментах возникновения собственных спайков (которые могут быть в различных фазовых соотношениях с колебаниями среднего поля), так и во временах, которые отдельные элементы проводят в той или иной фазе колебаний.

Обратим внимание, что согласно рис. 4, *b* средние частоты элементов вне синхронных кластеров изменяются от элемента к элементу и являются несоизмеримыми. В то же время на

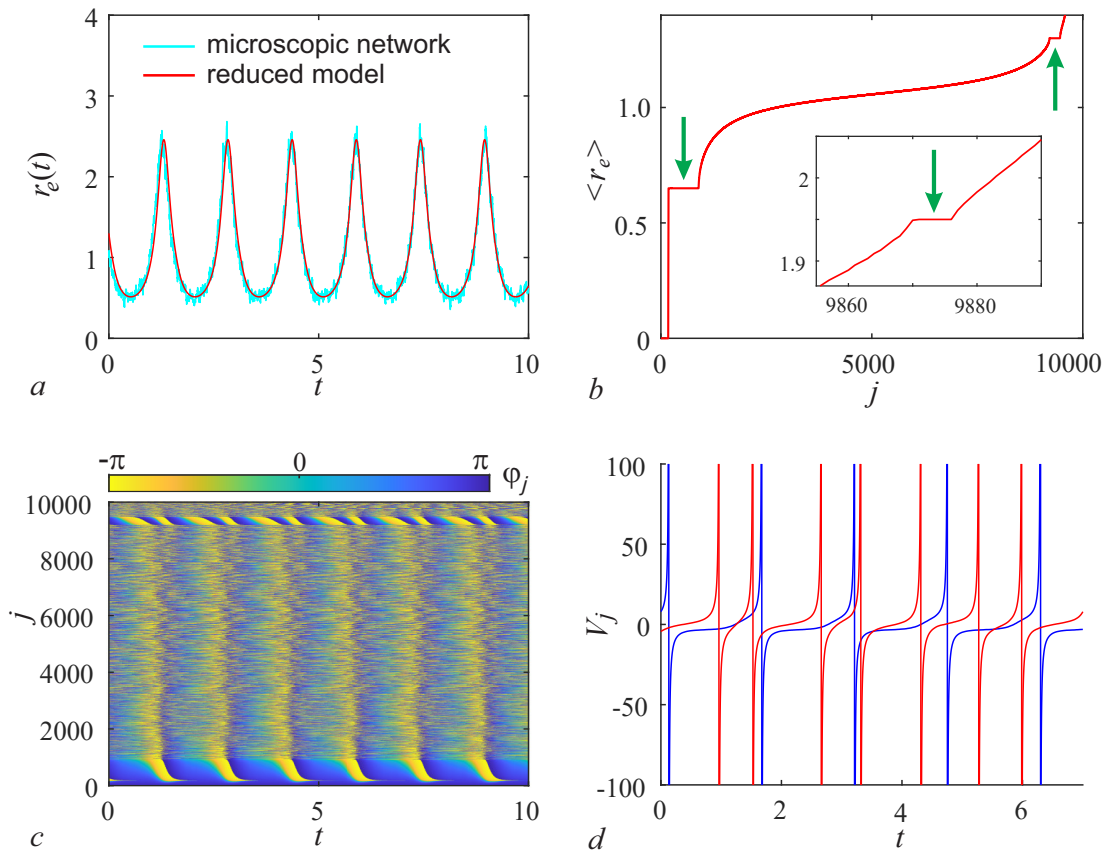


Рис. 4. *a* – Коллективные колебания микроскопической системы (1) (голубая линия) и макроэкономической редуцированной системы (6) (красная линия). *b* – Средняя частота элементов возбуждающей популяции, упорядоченных по возрастанию η_j . *c* – Пространственно-временная диаграмма возбуждающей популяции в режиме коллективных колебаний. *d* – Спайковые колебания двух элементов возбуждающей популяции: периодические колебания элемента из первого синхронного кластера (синяя линия, $j = 200$) и неперидические колебания элемента, не входящего в синхронные кластеры (красная линия, $j = 8000$). Параметры: $\zeta_e = -3$, $J_{ee} = 16.0$, $J_{ei} = 12$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, $J_{ie} = -1$ (цвет онлайн)

Fig. 4. *a* – Collective oscillations of the microscopic system (1) (light blue line) and the macroscopic reduced system (6) (red line). *b* – The average frequency of the elements of the excitatory population, sorted by increasing η_j . *c* – Spatio-temporal diagram of the excitatory population in the regime of collective oscillations. *d* – Voltage time traces of two elements of the excitatory population: periodic oscillations of an element from the first synchronous cluster (blue line, $j = 200$) and non-periodic oscillations of an element not included in synchronous clusters (red line, $j = 8000$). Parameters: $\zeta_e = -3$, $J_{ee} = 16.0$, $J_{ei} = 12$, $\zeta_i = -10$, $J_{ii} = -5$, $J_{ie} = -1$ (color online)

рис. 4, *c* можно видеть, что в этих колебаниях есть явно видимая регулярная составляющая. Такое поведение становится возможным благодаря тому, что колебания вне синхронных кластеров могут быть неперидическими. Это иллюстрирует рис. 4, *d*, на котором представлены спайковые колебания двух элементов: колебания элемента из первого синхронного кластера ($n_j = 200$) и элемента вне синхронных кластеров ($n_j = 8000$).

4. Тростабильность коллективных асинхронных состояний

До сих пор мы рассматривали ситуации, когда действие межмодульных связей не изменяет количество состояний равновесия в редуцированной системе (6) и слабо влияет на форму областей их существования в пространстве параметров. Однако возможны и иные ситуации. Для их изучения выберем новые фиксированные значения параметров подавляющего модуля

$\zeta_i = -2.5247$, $J_{ii} = -0.2313$, $J_{ie} = -5.0777$ и исследуем, как изменяется двухпараметрическая бифуркационная диаграмма на плоскости $O(\zeta_e, J_{ee})$ в зависимости от силы связи J_{ei} .

При относительно небольшой силе связи $J_{ei} = 1$ система (6) может претерпевать только седло-узловые бифуркации, приводящие к бистабильности, как описано в разделе 2. При этом двухпараметрическая бифуркационная диаграмма качественно соответствует рис. 1, *b*. С ростом силы связи до $J_{ei} = 7$ в системе могут возникать устойчивые колебания, описанные в разделе 3. Двухпараметрическая бифуркационная диаграмма при этом выглядит аналогично рис. 3, *a*. При дальнейшем увеличении силы связи до $J_{ei} = 10$ две точки Богданова–Тakensа сливаются и исчезают, после чего бифуркационные кривые предельных циклов не содержат более общих точек с кривыми бифуркаций состояний равновесия (рис. 5, *a*).

При последующем увеличении J_{ei} можно наблюдать, как на левой линии седло-узловой бифуркации возникает излом и самопересечение (рис. 5, *b*). При этом внутри клиновидной области бистабильности возникает треугольная область тристабильности с тремя устойчивыми состояниями равновесия типа фокус (с одной или двумя парами комплексно-сопряженных

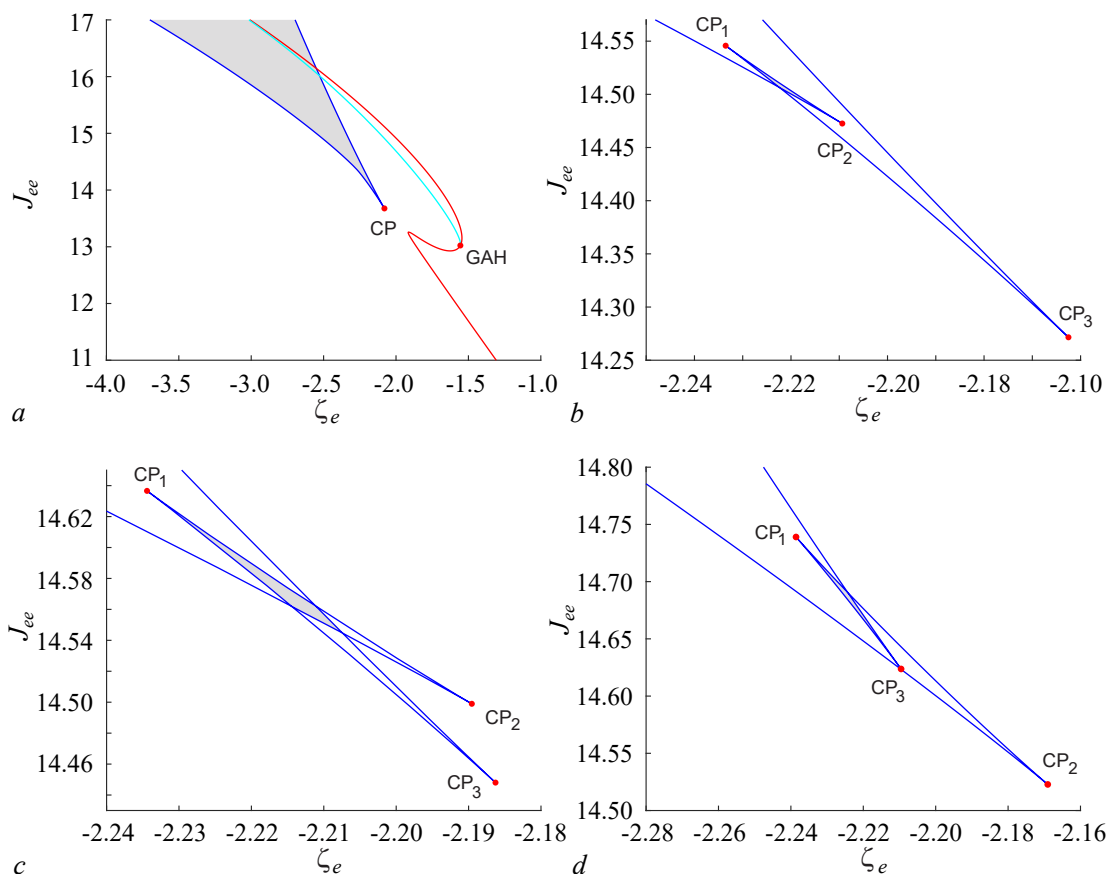


Рис. 5. *a* – Двухпараметрическая бифуркационная диаграмма двухмодульной системы (6). Синим цветом отмечена седлоузловая бифуркация состояний равновесия, красным – Андронова–Хопфа, а голубым – двукратного предельного цикла. Точками обозначены бифуркации коразмерности два: бифуркация трехкратного равновесия и бифуркация Баутина (точка слияния бифуркаций Андронова–Хопфа и двукратного предельного цикла). Параметры: $\zeta_i = -2.5247$, $J_{ii} = -0.2313$, $J_{ie} = -5.0777$; $J_{ei} = 10.2$ (*a*), 10.67 (*b*), 10.8089 (*c*), 10.9478 (*d*) (цвет онлайн)

Fig. 5. *a* – Two-parameter bifurcation diagram of the two-module system (6). The saddle-node bifurcation of equilibrium states is marked in dark blue, Andronov–Hopf bifurcation is marked in red, and the double limit cycle bifurcation is marked in light blue. The dots denote bifurcations of codimension two: the cusp point and the Bautin (generalized Andronov–Hopf) point. Parameter: $\zeta_i = -2.5247$, $J_{ii} = -0.2313$, $J_{ie} = -5.0777$; $J_{ei} = 10.2$ (*a*), 10.67 (*b*), 10.8089 (*c*), 10.9478 (*d*) (color online)

ляпуновских характеристических показателей) и двумя состояниями равновесия типа седло-фокус (с одной парой действительных ляпуновских характеристических показателей разных знаков и одной парой комплексно-сопряженных показателей с отрицательной действительной частью). Дальнейшее увеличение J_{ei} приводит к тому, что треугольная область тристабильности смещается к вершине клина, где ее форма трансформируется в четырехугольную (рис. 5, *c*). При последующем увеличении J_{ei} область тристабильности поднимается вверх по правой границе клина и затем исчезает.

В области тристабильности в системе существует три устойчивых состояния равновесия — помимо «низкого» и «высокого» состояний формируется еще третье, «среднее» состояние. Устойчивые состояния равновесия разделены состояниями равновесия типа седлофокус и сливаются с ними в седло-узловых бифуркациях на границах области тристабильности. Типичный сценарий возникновения тристабильности проиллюстрирован на однопараметрической бифуркационной диаграмме (рис. 6, *a*). При увеличении тока смещения до значения $\zeta_e = -2.22061 \pm 10^{-5}$ через седло-узловую (saddle-node, SN) бифуркацию возникает среднее устойчивое состояние равновесия, и система становится бистабильной. При $\zeta_e = -2.21986 \pm 10^{-5}$ происходит вторая седло-узловая бифуркация, рождается высокое состояние, и система становится тристабильной. Далее, среднее состояние исчезает при $\zeta_e = -2.21886 \pm 10^{-5}$, и система вновь бистабильна. При $\zeta_e = -2.21146 \pm 10^{-5}$ исчезает низкое состояние, и система становится моностабильной.

В рассмотренном выше случае область тристабильности оказалась довольно узкой (порядка $3 \cdot 10^{-3}$ по параметру ζ_e), при этом все режимы, предсказываемые редуцированной моделью, наблюдаются и в микроскопической системе. Однако следует отметить, что наблюдаются различия между бифуркационными границами динамических режимов редуцированной системы (справедливой в термодинамическом пределе $N \rightarrow \infty$) и областями существования соответствующих динамических режимов полной сети. Эти различия тем менее заметны, чем больше размер сети, однако остаются заметными даже для сетей довольно большого размера, как показано на рис. 6, *a* для

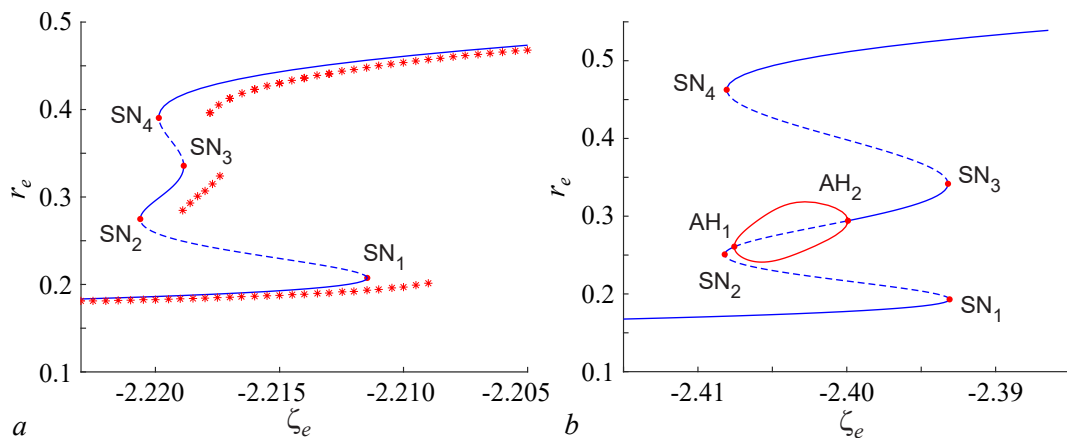


Рис. 6. Однопараметрическая бифуркационная диаграмма двухмодульной системы (6) в области тристабильности состояний равновесия (синяя линия). Красными звездочками отмечены динамические режимы, обнаруженные в полной сети (1). Параметры: $N_e = N_i = 200000$, $\zeta_i = -2.5247$, $J_{ii} = -0.2313$, $J_{ie} = -5.0777$, $J_{ee} = 14.50$, $J_{ei} = 10.67$. *b* — Однопараметрическая бифуркационная диаграмма двухмодульной системы (6) в области тристабильности с частично синхронным средним состоянием. Параметры: $\zeta_i = -2.8265$, $J_{ii} = -0.2313$, $J_{ie} = -5.4552$, $J_{ee} = 15.6404$, $J_{ei} = 11.9226$ (цвет онлайн)

Fig. 6. A one-parameter bifurcation diagram of the two-module system (6) in the region of tristability of equilibrium states (blue line). Red asterisks indicate dynamic modes found in the microscopic network (1). Parameters: $N_e = N_i = 200000$, $\zeta_i = -2.5247$, $J_{ii} = -0.2313$, $J_{ie} = -5.0777$, $J_{ee} = 14.50$, $J_{ei} = 10.67$. *b* — A one-parameter bifurcation diagram of the two-module (6) system in the tristability region with a partially synchronous medium activity state. Parameters: $\zeta_i = -2.8265$, $J_{ii} = -0.2313$, $J_{ie} = -5.4552$, $J_{ee} = 15.6404$, $J_{ei} = 11.9226$ (color online)

$N_X = 200000$. Аналогичный эффект сдвига границ существования динамических режимов в сетях конечного размера наблюдался нами ранее в сети, состоящей из одной популяции нейронов [24].

Путем изменения параметров подавляющего модуля ширина области тристабильности может быть существенно увеличена. Вместе с тем, для случаев более широкой области тристабильности характерно наличие в ней дополнительных бифуркаций, связанных с возникновением периодических решений. Например, на рис. 6, *b* изображена однопараметрическая бифуркационная диаграмма, на которой область тристабильности имеет ширину порядка 0.02 по параметру ζ_e , но при этом внутри интервала существования среднего состояния равновесия оно дестабилизируется и порождает устойчивое колебательное состояние. Для построения двухпараметрических диаграмм на рис. 5 намеренно выбраны параметры, при которых область тристабильности является узкой, потому что таким образом можно избежать наложения на эту область бифуркаций предельных циклов. В противном случае бифуркационные диаграммы становятся крайне сложными для восприятия, так как множество бифуркационных кривых может быть локализовано в узких областях параметров.

Анализ коллективной динамики полной системы в области тристабильности показал, что микроскопическая система может находиться в одном из трех устойчивых асинхронных режимов. В этом случае в дополнение к коллективным макроскопическим состояниям, когда большая часть элементов сети находится в возбужденном режиме или в режиме генерации спайков, добавляется состояние, когда число активных и неактивных элементов сопоставимо по величине. Качественно поведение отдельных элементов в этом случае не отличается от рассмотренного ранее, поэтому здесь мы не останавливаемся на этом вопросе более подробно.

5. Возникновение коллективных хаотических колебаний

Помимо стационарных и периодических, в двухмодульной сети могут возникать и более сложные динамические режимы, в том числе хаотические колебания. Для их исследования зафиксируем значения параметров подавляющего модуля $\zeta_i = 3.4$, $J_{ii} = -5.9$, $J_{ie} = -13.9$. При достаточно слабой силе воздействия возбуждающей популяции на подавляющую ($J_{ei} \ll 1$) в системе возможны только седло-узловые бифуркации и двухпараметрическая бифуркационная диаграмма имеет вид, качественно совпадающий с рис. 1, *b*. С увеличением силы межмодульной связи в системе становится возможным возникновение устойчивых периодических решений, подобно тому, как это описано в разделе 3. При достаточно больших значениях, например $J_{ei} = 1.0$, эти периодические решения могут демонстрировать бифуркации удвоения периода, как показано на рис. 7, *a*. Заметим, что на этом рисунке изображена линия лишь первого удвоения, тогда как внутри ограниченной ею области наблюдается целое семейство вложенных бифуркационных кривых удвоения периода. Наличие такого семейства предполагает возможность рождения странного хаотического аттрактора по сценарию Фейгенбаума [25].

Данный сценарий действительно наблюдается в системе, что проиллюстрировано на рис. 7, *b*, где приведена однопараметрическая диаграмма при фиксированном $J_{ee} = 16.8$. В этом случае высокое состояние равновесия дестабилизируется через бифуркацию Андронова–Хопфа при $\zeta_e = -0.94 \pm 10^{-2}$. Рождающийся при этом устойчивый предельный цикл претерпевает первую бифуркацию удвоения периода (PD) при $\zeta_e = -0.3 \pm 10^{-2}$, вторую при $\zeta_e = 0.12 \pm 10^{-2}$. Последующие бифуркации аккумулируются при $\zeta_e = 0.63 \pm 10^{-2}$, и в системе возникает хаотический аттрактор. Он продолжает существовать вплоть до $\zeta_e = 1.06 \pm 10^{-2}$ (за исключением узких окон периодичности), после чего исчезает через обратный каскад удвоений.

Для подтверждения хаотической природы аттрактора были посчитаны два старших показателя Ляпунова, приведенные на рис. 7, *c*. Видно, что в хаотической области $0.63 < \zeta_e < 1.06$ старший показатель действительно положителен. Характерный фазовый портрет хаотического аттрактора приведен на рис. 7, *d*.

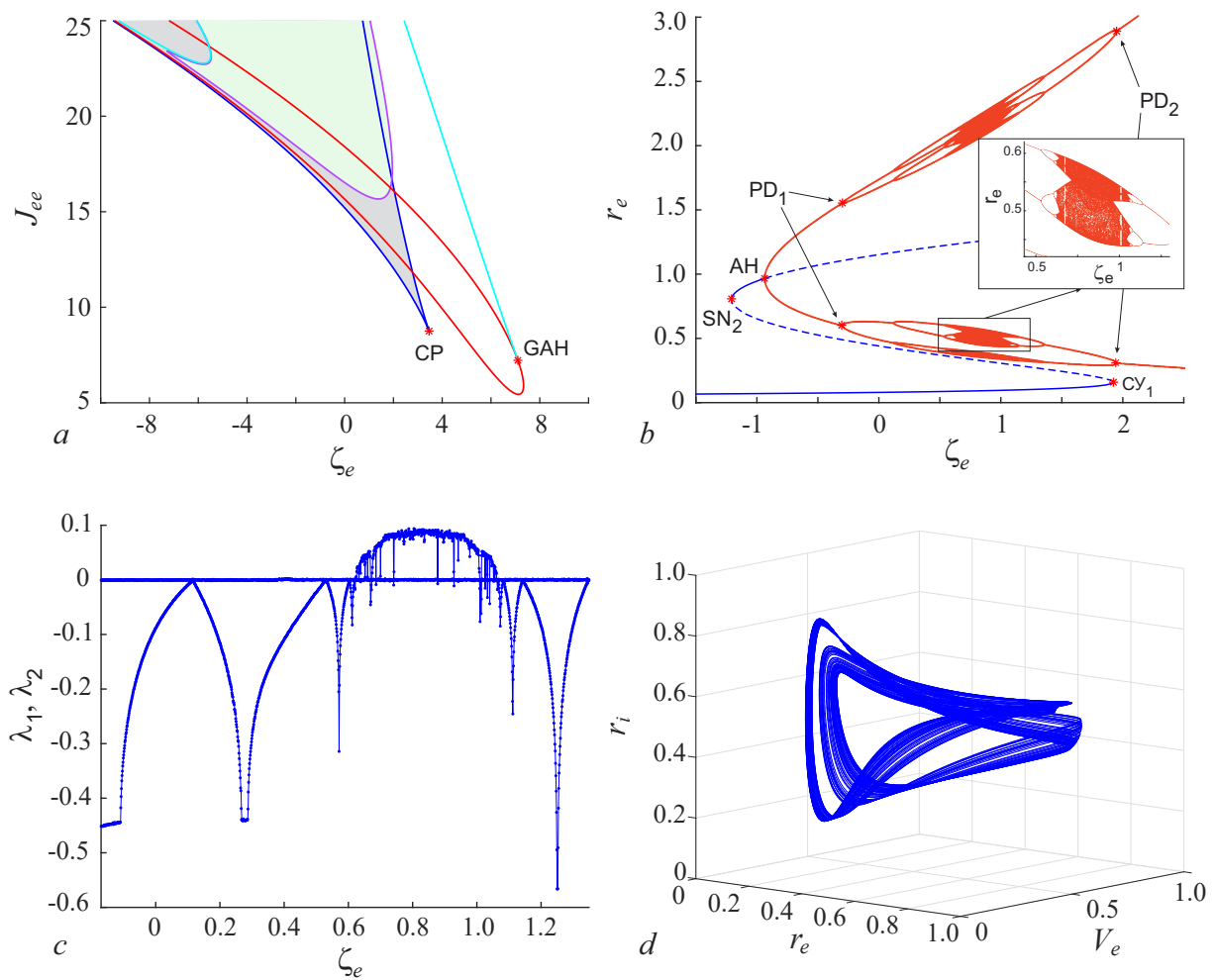


Рис. 7. *a* – Двухпараметрическая бифуркационная диаграмма двухмодульной системы (6). Синим цветом обозначены кривые, соответствующие седлоузловым бифуркациям состояний равновесия. Красным цветом обозначены кривые, соответствующие бифуркациям Андронова–Хопфа. Голубым цветом обозначены кривые, соответствующие бифуркациям двукратного предельного цикла. Сиреневым цветом обозначена кривая, соответствующая бифуркации удвоения периода (PD). Зеленым цветом выделена область, охваченная этой кривой. Звездочками отмечены бифуркации коразмерности 2: бифуркация трехкратного равновесия (CP) и бифуркация Баутина (обобщенная бифуркация Андронова–Хопфа, GAH). Параметры: $J_{ei} = 1.0$, $\zeta_i = 3.4$, $J_{ii} = -5.9$, $J_{ie} = -13.9$. *b* – Однопараметрическая бифуркационная диаграмма двухмодульной системы (6) при $J_{ee} = 16.8$. Синими линиями обозначены состояния равновесия, красными – периодические и хаотические колебания. *c* – Зависимость первых двух показателей Ляпунова от тока смещения ζ_e . *d* – Вид хаотического аттрактора системы при $\zeta_e = 0.8$ (цвет онлайн)

Fig. 7. *a* – Two-parameter bifurcation diagram of the two-module system (6). The curves corresponding to saddle-node bifurcations of equilibrium states are marked in blue. The curves corresponding to Andronov–Hopf bifurcations are marked in red. The curves corresponding to the bifurcations of the double limit cycle are marked in light blue. The lilac color indicates the curve corresponding to the period doubling (PD) bifurcation. The area covered by this curve is highlighted in green. The asterisks mark the bifurcations of codimension 2: the cusp point (CP) and the Bautin (generalized Andronov–Hopf, GAH) bifurcations. Parameters: $J_{ei} = 1.0$, $\zeta_i = 3.4$, $J_{ii} = -5.9$, $J_{ie} = -13.9$. *b* – One-parameter bifurcation diagram of the two-module system (6) with $J_{ee} = 16.8$. Blue lines indicate equilibrium states, red lines indicate periodic and chaotic oscillations. *c* – Dependence of the first two Lyapunov exponents on the bias current ζ_e . *d* – A chaotic attractor of the system with $\zeta_e = 0.8$ (color online)

Заметим, что при бóльших значениях J_{ee} в системе возможны дополнительные бифуркации, не изображенные на рис. 7, *a* для облегчения его восприятия. При этом реализуются более сложные сценарии возникновения и исчезновения хаоса, в том числе связанные с касанием инвариантных многообразий седловых предельных циклов, а также мультистабильный хаос. Полное понимание таких сценариев требует дополнительных исследований.

Далее покажем, как проявляются рассмотренные нами хаотические колебания редуцированной системы (6) в полной микроскопической системе (1). Как показывает рис. 8, в этом случае в системе (1) возникают коллективные хаотические колебания. На рис. 8, *a* эти колебания представлены на плоскости средних частот возбуждающей и подавляющей популяций (r_e, r_i). Можно видеть, что в среднем макроскопическая редуцированная система довольно хорошо воспроизводит коллективные колебания микроскопической сети. Вместе с тем траектория, соответствующая коллективным микроскопическим колебаниям, содержит явно видимые флуктуации. Существование таких флуктуаций связано с эффектами конечного размера. С увеличением количества элементов

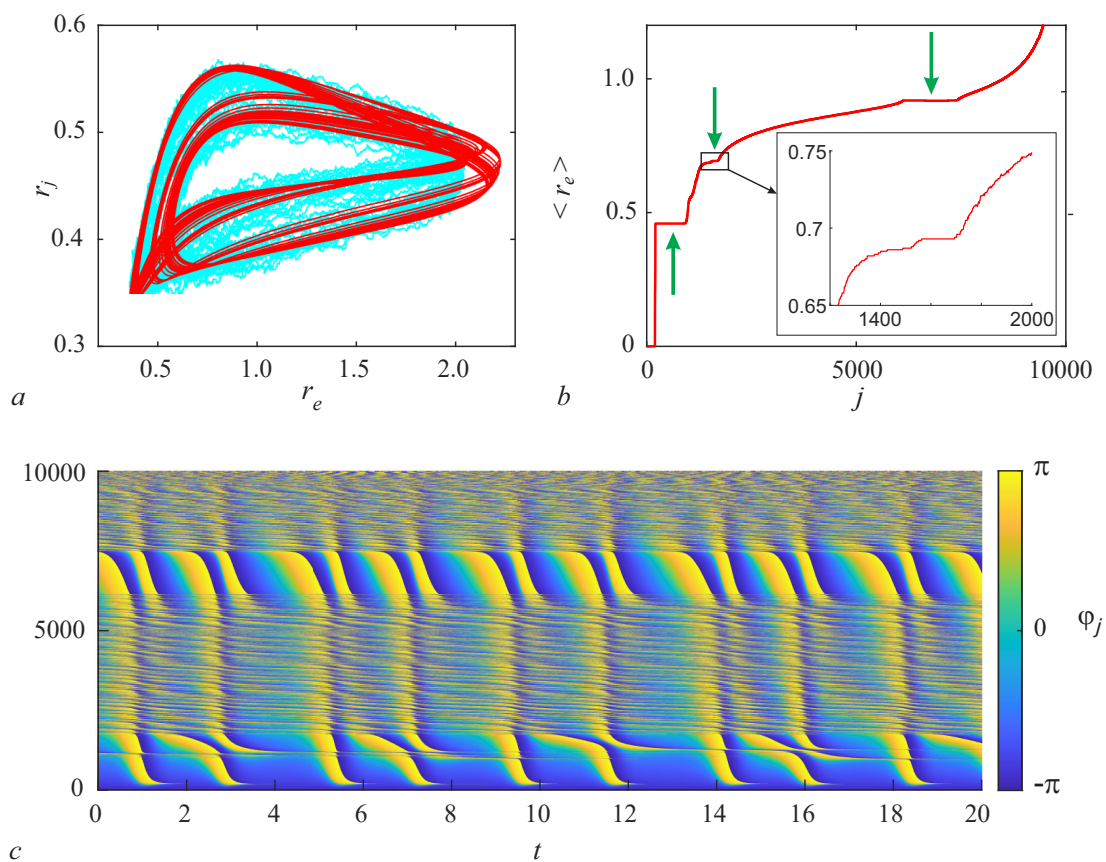


Рис. 8. *a* – Проекция коллективных хаотических колебаний системы (1) на плоскость (r_e, r_i) (голубая траектория отображает частоты популяций, усредненные в скользящем временном окне $\Delta t = 0.025$) и соответствующая проекция хаотических колебаний редуцированной системы (6) (красная траектория). *b* – Средняя частота элементов возбуждающей популяции, упорядоченных по возрастанию η_j . *c* – Пространственно-временная диаграмма возбуждающей популяции в режиме хаотических коллективных колебаний. Параметры: $N_e = 10000$, $N_i = 10000$, $\zeta_e = 0.8$, $J_{ee} = 16.8$, $J_{ei} = 1.0$, $\zeta_i = 3.4$, $J_{ii} = -5.9$, $J_{ie} = -13.9$ (цвет онлайн)

Fig. 8. *a* – Projection of the collective chaotic oscillations of the system (1) onto the plane (r_e, r_i) (cyan line, averaged over a sliding time window $\Delta t = 0.025$) and the corresponding projection of the chaotic oscillations of the reduced system (6) (red line). *b* – The average frequency of the elements of the excitatory population, sorted in ascending order η_j . *c* – Spatiotemporal diagram of the excitatory population in the regime of chaotic collective oscillations. Parameters: $N_e = 10000$, $N_i = 10000$, $\zeta_e = 0.8$, $J_{ee} = 16.8$, $J_{ei} = 1.0$, $\zeta_i = 3.4$, $J_{ii} = -5.9$, $J_{ie} = -13.9$ (color online)

интенсивность флуктуаций уменьшается обратно пропорционально размеру сети и траектории редуцированной и микроскопической систем асимптотически сближаются.

Анализ поведения отдельных элементов сети показывает, что несмотря на то, что их коллективная динамика является нерегулярной, они тем не менее могут формировать кластеры с одинаковыми средними частотами генерации спайков. Это иллюстрирует рис. 8, *b*, на котором представлено распределение средних частот генерации спайковых колебаний по элементам возбуждающей популяции, упорядоченным по возрастанию индивидуальных токов смещения η_j . Как можно видеть, лишь небольшое число элементов сети находится в возбужденном режиме, в то время как большинство из них совершает спайковые колебания на различных частотах. Отметим, что в системе возникают два крупных кластера, элементы которых имеют одинаковые средние частоты. Колебания в них происходят на частоте $\omega_1 = 0.459 \pm 0.001$ и на удвоенной частоте $\omega_2 = 2\omega_1$. Кроме того, при численном моделировании также наблюдается небольшой кластер элементов на некоторой промежуточной частоте $\omega_3 \approx 1.5\omega_1$, в окрестности которого также группируются элементы с относительно близкими, но отличными от ω_3 частотами.

Свойства колебаний микроскопической системы в зависимости от времени иллюстрирует пространственно-временная диаграмма, представленная на рис. 8, *c*. Хорошо видна область, соответствующая первому кластеру на частоте ω_1 . В этом случае спайки возникают парами: за более коротким межспайковым интервалом следует более длинный и наоборот. Далее можно выделить область, в которой спайки возникают тройками. Она соответствует колебаниям элементов вблизи кластера с частотой ω_3 . Активность в кластере с частотой ω_2 характеризуется двумя парами спайков, следующими друг за другом, после чего картина повторяется. Колебания элементов вне кластеров имеют несоизмеримые частоты, что отражается в «размытости» соответствующих областей на пространственно-временной диаграмме.

Заключение

В настоящей статье исследована коллективная динамика двухпопуляционной нейронной сети, состоящей из возбуждающей и подавляющей популяций квадратичных нейронов типа накопление – сброс. В предположении лоренцевой неоднородности параметров обеих популяций их динамика может быть сведена к системе двух связанных моделей нейронных масс. Получающаяся при этом динамическая система имеет относительно невысокую размерность (равную четырем), что позволило применить к ней методы бифуркационного анализа.

Показано, что в зависимости от параметров система может демонстрировать различные коллективные режимы, а именно: бистабильность с сосуществованием высокого и низкого состояний равновесия; периодические колебания, которые могут сосуществовать с одним или двумя состояниями равновесия; тристабильность трех состояний равновесия; хаотические колебания. Детально исследованы динамические механизмы возникновения описанных коллективных режимов. Для описания этих механизмов применен метод бифуркационных диаграмм, при этом параметры подавляющей популяции ζ_i, J_{ii}, J_{ie} фиксировались и строились двухпараметрические бифуркационные диаграммы на плоскости параметров возбуждающей популяции ζ_e, J_{ee} при последовательном увеличении межмодульной связи J_{ei} . Так, при нулевой межмодульной связи бифуркационная диаграмма имеет простую форму и содержит лишь клин бистабильности, ограниченный двумя седло-узловыми бифуркациями. Последовательное увеличение межмодульной связи позволило проследить возникновение дополнительных бифуркационных кривых и описать их закономерности.

Также было проведено сравнение динамики редуцированной модели и коллективной динамики полной системы. Показано, что редуцированная модель хорошо аппроксимирует динамику

больших сетей, в которых каждая популяция включает $N = 10000$ нейронов. Коллективные колебания, как регулярные, так и хаотические, приводят к возникновению в сети кластеров синхронной активности нейронов. Также обнаружен эффект смещения границ существования режимов в редуцированной и полной системах, особенно явно заметный в случае тристабильности для «среднего» состояния равновесия, существующего в довольно узкой области параметров.

Заметим, что при исследовании различных эффектов (колебания, тристабильность, хаос) фиксированные значения параметров подавляющей популяции (ζ_i, J_{ii}, J_{ie}) выбирались различными. Это неудобство обусловлено стремлением разделить эти эффекты, так как возможность наблюдения всех трёх эффектов при одинаковых значениях параметров подавляющей популяции существует, однако все они будут наблюдаться одновременно, что делает крайне затруднительным восприятие соответствующих бифуркационных диаграмм.

References

1. Deco G, Jirsa VK, Robinson PA, Breakspear M, Friston K. The dynamic brain: From spiking neurons to neural masses and cortical fields. *PLoS Comput. Biol.* 2008;4(8):e1000092. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1000092.
2. Schwalger T, Deger M, Gerstner W. Towards a theory of cortical columns: From spiking neurons to interacting neural populations of finite size. *PLoS Comput. Biol.* 2017;13(4):e1005507. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005507.
3. Coombes S, Byrne Á. Next generation neural mass models. In: Corinto F, Torcini A, editors. *Nonlinear Dynamics in Computational Neuroscience*. PoliTO Springer Series. Cham: Springer; 2019. P. 1–16. DOI: 10.1007/978-3-319-71048-8_1.
4. Montbrió E, Pazó D, Roxin A. Macroscopic description for networks of spiking neurons. *Phys. Rev. X.* 2015;5(2):021028. DOI: 10.1103/PhysRevX.5.021028.
5. Devalle F, Roxin A, Montbrió E. Firing rate equations require a spike synchrony mechanism to correctly describe fast oscillations in inhibitory networks. *PLoS Comput. Biol.* 2017;13(12):e1005881. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005881.
6. Bi H, Segneri M, di Volo M, Torcini A. Coexistence of fast and slow gamma oscillations in one population of inhibitory spiking neurons. *Phys. Rev. Research.* 2020;2(1):013042. DOI: 10.1103/PhysRevResearch.2.013042.
7. Byrne Á, Brookes MJ, Coombes S. A mean field model for movement induced changes in the beta rhythm. *Journal of Computational Neuroscience.* 2017;43(2):143–158. DOI: 10.1007/s10827-017-0655-7.
8. Schmidt H, Avitabile D, Montbrió E, Roxin A. Network mechanisms underlying the role of oscillations in cognitive tasks. *PLoS Comput. Biol.* 2018;14(9):e1006430. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1006430.
9. Byrne Á, Ross J, Nicks R, Coombes S. Mean-field models for EEG/MEG: From oscillations to waves. *Brain Topography.* 2022;35(1):36–53. DOI: 10.1007/s10548-021-00842-4.
10. Gerster M, Taher H, Škoch A, Hlinka J, Guye M, Bartolomei F, Jirsa V, Zakharaova A, Olmi S. Patient-specific network connectivity combined with a next generation neural mass model to test clinical hypothesis of seizure propagation. *Frontiers in Systems Neuroscience.* 2021;15:675272. DOI: 10.3389/fnsys.2021.675272.
11. Lavanga M, Stumme J, Yalcinkaya BH, Fousek J, Jockwitz C, Sheheitli H, Bittner B, Hashemi M, Petkoski S, Caspers S, Jirsa V. The virtual aging brain: a model-driven explanation for cognitive decline in older subjects. *bioRxiv* 2022.02.17.480902. DOI: 10.1101/2022.02.17.480902.
12. Wilson HR, Cowan JD. Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. *Biophysical Journal.* 1972;12(1):1–24. DOI: 10.1016/S0006-3495(72)86068-5.

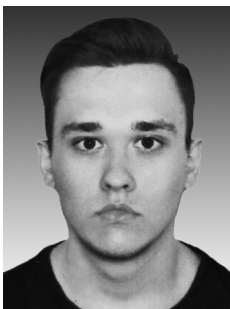
13. van Vreeswijk C, Sompolinsky H. Chaos in neuronal networks with balanced excitatory and inhibitory activity. *Science*. 1996;274(5293):1724–1726. DOI: 10.1126/science.274.5293.1724.
14. Brunel N. Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons. *Journal of Computational Neuroscience*. 2000;8(3):183–208. DOI: 10.1023/A:1008925309027.
15. Maslennikov OV, Kasatkin DV, Rulkov NF, Nekorkin VI. Emergence of antiphase bursting in two populations of randomly spiking elements. *Phys. Rev. E*. 2013;88(4):042907. DOI: 10.1103/PhysRevE.88.042907.
16. Maslennikov OV, Nekorkin VI. Modular networks with delayed coupling: Synchronization and frequency control. *Phys. Rev. E*. 2014;90(1):012901. DOI: 10.1103/PhysRevE.90.012901.
17. di Volo M, Torcini A. Transition from asynchronous to oscillatory dynamics in balanced spiking networks with instantaneous synapses. *Phys. Rev. Lett*. 2018;121(12):128301. DOI: 10.1103/PhysRevLett.121.128301.
18. Keeley S, Byrne Á, Fenton A, Rinzel J. Firing rate models for gamma oscillations. *Journal of Neurophysiology*. 2019;121(6):2181–2190. DOI: 10.1152/jn.00741.2018.
19. Segneri M, Bi H, Olmi S, Torcini A. Theta-nested gamma oscillations in next generation neural mass models. *Frontiers in Computational Neuroscience*. 2020;14:47. DOI: 10.3389/fncom.2020.00047.
20. Bi H, di Volo M, Torcini A. Asynchronous and coherent dynamics in balanced excitatory-inhibitory spiking networks. *Frontiers in Systems Neuroscience*. 2021;15:752261. DOI: 10.3389/fnsys.2021.752261.
21. Ceni A, Olmi S, Torcini A, Angulo-Garcia D. Cross frequency coupling in next generation inhibitory neural mass models. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2020;30(5):053121. DOI: 10.1063/1.5125216.
22. Pyragas K, Fedaravičius AP, Pyragienė T. Suppression of synchronous spiking in two interacting populations of excitatory and inhibitory quadratic integrate-and-fire neurons. *Phys. Rev. E*. 2021;104(1):014203. DOI: 10.1103/PhysRevE.104.014203.
23. Reyner-Parra D, Huguet G. Phase-locking patterns underlying effective communication in exact firing rate models of neural networks. *PLoS Comput. Biol*. 2022;18(5):e1009342. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1009342.
24. Klinshov VV, Smelov PS, Kirillov SY. Constructive role of shot noise in the collective dynamics of neural networks. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*. 2023;33(6):061101. DOI: 10.1063/5.0147409.
25. Feigenbaum MJ. Quantitative universality for a class of nonlinear transformations. *Journal of Statistical Physics*. 1978;19(1):25–52. DOI: 10.1007/BF01020332.



Кириллов Сергей Юрьевич — родился в городе Горьком (1986). Окончил радиофизический факультет Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского (2009). Кандидат физико-математических наук (2017, ННГУ). С 2008 года работает в Институте прикладной физики РАН, в настоящее время в должности старшего научного сотрудника. Область научных интересов — нелинейная динамика, нейродинамика, теория бифуркаций, параметрические и автоколебательные системы, нелинейные волны в активных средах. Имеет более 20 научных публикаций по указанным направлениям.

Россия, 603950 Нижний Новгород, 603950, ул. Ульянова, 46
 Институт прикладной физики РАН
 E-mail: skirillov@ipfran.ru
 ORCID: 0000-0002-7731-7423
 AuthorID (eLibrary.Ru): 604842

Кириллов С. Ю., Злобин А. А., Клиньшов В. В.
 Известия вузов. ПНД, 2023, т. 31, № 6



Злобин Александр Алексеевич — окончил радиофизический факультет Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского (2023). Обучается в аспирантуре ННГУ им. Н. И. Лобачевского. Работает старшим лаборантом-исследователем в Институте прикладной физики РАН. Область научных интересов — динамика нейронных сетей и систем с запаздыванием.

Россия, Нижний Новгород 603950, ул. Ульянова, 46
Институт прикладной физики РАН
Россия, 603950 Нижний Новгород, пр-т Гагарина, 23
Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
E-mail: sanzlobin@yandex.ru



Клиньшов Владимир Викторович — родился в городе Горьком (1984). Окончил радиофизический факультет Нижегородского государственного университета им. Н. И. Лобачевского (2006). Защитил диссертацию на соискание учёной степени кандидата физико-математических наук (2009, ИПФ РАН) и доктора физико-математических наук (2021). Работает в Институте прикладной физики РАН (с 2003 года), в настоящее время в должности старшего научного сотрудника, и на кафедре теории колебаний и автоматического регулирования ННГУ им. Н. И. Лобачевского. Область научных интересов — нелинейная динамика, динамические сети, синхронизация, системы с запаздыванием. Имеет более 60 научных публикаций по указанным направлениям. В 2017 году награжден медалью Российской академии наук с премией для молодых ученых РАН.

Россия, Нижний Новгород 603950, ул. Ульянова, 46
Институт прикладной физики РАН
Россия, 603950 Нижний Новгород, пр-т Гагарина, 23
Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
E-mail: vladimir.klinshov@ipfran.ru
ORCID: 0000-0003-4733-1352
AuthorID (eLibrary.Ru): 141971