

Synchronisation und komplexe Dynamik von Oszillatoren mit verzögerter Pulskopplung**

Markus Bär,* Eckehard Schöll und Alessandro Torcini

Belousov-Zhabotinskii-Reaktion · Chemische Dynamik ·
Neuronale Netzwerke · Oszillatoren · Reaktionskinetik

Netzwerke gekoppelter nichtlinearer Oszillatoren zeigen oftmals synchronisiertes Verhalten und komplexe dynamische Muster, von Oszillatorclustern und partiell synchronisierten Zuständen bis hin zu Wellenmustern und räumlich-zeitlichem Chaos. Das resultierende Verhalten hängt ganz entscheidend von der Art und Stärke der Kopplung, der Netzwerktopologie und der Frequenzverteilung der Oszillatoren im Netzwerk ab. Viele wichtige biologische Funktionen sind mit Synchronisationsphänomenen verbunden, was beginnend mit den bahnbrechenden Arbeiten von Winfree und Kuramoto ein anspruchsvolles Gebiet mathematischer und theoretischer Studien begründete.^[1]

Chemische Systeme wie die Belousov-Zhabotinskii(BZ)-Reaktion oder gekoppelte elektrochemische Oszillatoren wurden häufig verwendet, um Synchronisationsverhalten und verwandte Phänomene, wie z.B. die Bildung von oszillierenden Clustern, experimentell zu untersuchen. Im BZ-System sind die Oszillatoren – z.B. in Form von Katalysatorpartikeln in einem katalysatorfreien Hintergrund^[2a] oder von mikrofluidischen Wassertröpfchen in einer nichtreaktiven Ölphase^[2b] – diffus gekoppelt, während in elektrochemischen Systemen^[2c-e] eine globale Kopplung („jeder mit jedem“) der beteiligten Oszillatoren realisiert ist. Diese Systeme erwiesen sich als flexible Experimentierfelder für Synchronisationsstudien, da die Zahl der Oszillatoren (10–100000) sowie ihre geometrische Anordnung leicht variiert werden kann.

Ein weiteres Kapitel in dieser Erfolgsgeschichte wurde kürzlich von Horvath et al.^[3] aufgeschlagen, die ein Paar von zeitverzögerten pulsgekoppelten Oszillatoren untersuchten. Die Zeitverzögerung wurde mittels kontinuierlich gespeister Rührreaktoren (CSTRs) realisiert, die mit einer oszillierenden BZ-Reaktionslösung gefüllt und an eine kontrollierte

plötzliche Freisetzung eines chemischen Aktivators (AgNO_3) oder Inhibitors (Br^-) der BZ-Reaktion gekoppelt waren. Die Reaktoren werden in einem Regime anharmonischer Oszillationen mit steilen Spitzen betrieben, und die Kopplung erfolgt in der Weise, dass nur dann ein chemisches Agens in einen der CSTRs eingespeist wird, wenn im anderen CSTR eine Impulsspitze registriert wird. Indem sie die Konzentration an eingespeister Substanz variierten, konnten Horvath et al. die Kopplungsstärke verändern, und durch Steuerung der Injektionsdauer (= Dauer der Pulskopplung) waren sie in der Lage, eine willkürliche Zeitverzögerung einzuführen. Zusätzlich zu den Experimenten wurde ein detailliertes kinetisches Modell entwickelt, das eine mechanistische Erklärung des beobachteten Verhaltens gibt.^[3]

Die Studie ist nicht nur für die nichtlineare chemische Dynamik von großer Bedeutung, sondern hat auch starke Bezüge zu wichtigen Bereichen der biologischen Forschung. Tatsächlich sind die meisten biologischen Oszillatoren – von Herzschrittmachern bis hin zum Leuchten von Glühwürmchen – pulsgekoppelt. Diese Tatsache motivierte eine Vielzahl mathematischer Studien zum Verhalten biologischer Oszillatoren, wie etwa den Beweis von Mirolo und Strogatz, dass eine willkürliche Zahl von Oszillatoren mit exzitatorischer globaler Pulskopplung synchronisieren.^[4] Die Bedeutung einer Zeitverzögerung in der Kopplung wurde kürzlich in einer Reihe von experimentellen biologischen Studien erkannt, z.B. in Untersuchungen von synthetischen genetischen Oszillatoren^[5a] und der Segmentationsuhr in der embryonalen Entwicklung von Wirbeltieren.^[5] Ein wichtiges Gebiet, in dem pulsgekoppelte Oszillatoren mit Zeitverzögerung breit diskutiert werden, ist die Neurowissenschaft. In diesem Zusammenhang wurden diverse Systeme experimentell untersucht, z.B. zwei gekoppelte Neuronen,^[6a] die synchrone Aktivität verschiedener Hirnregionen^[6b] und das Entstehen von β - oder γ -Oszillationen in großen neuronalen Populationen, die oft mittels Elektroenzephalographie nachgewiesen werden.^[6c] Aufgrund der Bedeutung solcher Experimente wurden zahlreiche neurowissenschaftliche Computerstudien an verzögerten pulsgekoppelten Oszillatoren durchgeführt. Für Paare von Oszillatoren wurde entdeckt, dass eine verzögerte inhibitorische Kopplung zu einer verlässlicheren Synchronisation führt als eine exzitatorische Kopplung.^[7a] Andere Forscher fanden, dass bei einer inhibitorischen Kopplung mit Zeitverzögerung eine optimale Synchronisation realisiert werden kann, während exzitatorische Kopplung bestenfalls

[*] Prof. M. Bär
Physikalisch-Technische Bundesanstalt
Abbestraße 2–12, 10587 Berlin (Deutschland)
E-Mail: markus.baer@ptb.de

Prof. E. Schöll
Institut für Theoretische Physik, TU Berlin
Hardenbergstraße 36, 10623 Berlin (Deutschland)

Prof. A. Torcini
CNR, Consiglio Nazionale delle Ricerche
Istituto dei Sistemi Complessi
Via Madonna del Piano 10, 50019 Sesto Fiorentino (Italien)

[**] Diese Arbeit wurde von der DFG im Rahmen des SFB 910 unterstützt.

eine Synchronisation mit finiter Phasenverschiebung ermöglicht.^[7b] Des Weiteren wurde gezeigt, dass synchronisiertes Verhalten durch Oszillatorunterdrückung oder komplexe neuronale Aktivitätsmuster („bursting“) verdrängt werden kann.^[7c] Szenarien mit phasengleicher oder gegenphasiger Synchronisation, Salvenereignissen oder Oszillatorunterdrückung wurden auch in Modellen zweier Neuronen mit verzögerter diffusiver Kopplung und verzögerter Rückkopplung gefunden.^[7d] Experimente zum synchronen Verhalten verschiedener Hirnregionen zeigen oftmals eine Nullphasenverschiebung, selbst wenn beträchtliche Laufzeitverzögerungen beteiligt sind. Ähnliche Untersuchungen mit verzögerungsgekoppelten Einheiten haben gezeigt, dass man für die Beobachtung einer Nullphasensynchronisation zweier exzitatorisch gekoppelter Oszillatoren einen dritten Oszillator benötigt, der als ein dynamisches Relais fungiert.^[8] Neuere Studien befassen sich mit dem Wechselspiel von Topologie, Verzögerung und Synchronisation in Oszillatorkomplexen komplexer Topologie.^[9] Einige allgemeingültige Ergebnisse zur Stabilität der Synchronisation periodischer und chaotischer Oszillatoren wurden dabei erhalten.

Horvath et al.^[3] beobachteten für eine inhibitorische Kopplung und schwache Kopplungsstärke gegenphasige Oszillationen mit kurzen Verzögerungen, während bei mittleren Kopplungsstärken und langer Verzögerung perfekt synchronisierte phasengleiche Oszillationen resultierten. Komplexes Verhalten und letztlich die Unterdrückung eines der Oszillatoren wurden entdeckt, wenn die Kopplungsstärke groß war (Abbildung 1). Im Falle exzitatorischer Kopplung wurden bei kurzen Verzögerungen und schwacher Kopplung nahezu phasengleiche Oszillationen gefunden (d.h. nahezu synchrone Oszillationen mit einer kleinen Phasenverschiebung zwischen den beiden Oszillatoren). Gegenphasige Oszillationen und synchronisierte salvenartige Oszillationen treten bei größeren Kopplungsstärken und längeren Verzögerungen auf (Abbildung 1). Interessanterweise bestätigen die experimentellen Beobachtungen, die in Abbildung 1 zusammengefasst sind, viele der Vorhersagen neurowissenschaftlicher Computerstudien^[7] und zeigen zudem eine Vielfalt neuer komplexer Verhaltensweisen auf. Für zukünftige Studien wäre es interessant, die Arbeit von Horvath et al.^[3] auf komplexere Topologien auszudehnen. Während Studien mit großen Zahlen gekoppelter chemischer Reaktoren aus praktischer Sicht unausführbar scheinen, könnten kleine Netzwerkmodelle, wie

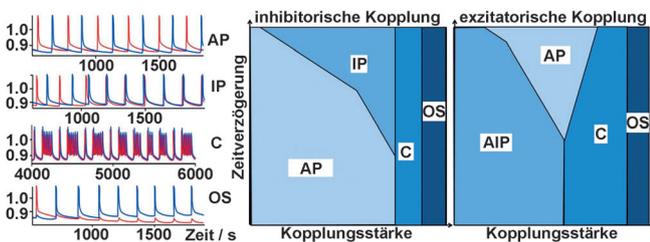


Abbildung 1. Links: Beispiele für das dynamische Verhalten von Paaren pulsgekoppelter Oszillatoren mit gegenphasigen (AP, antiphase), phasengleichen (IP, in-phase) oder fast phasengleichen (AIP, almost in-plane) Oszillationen, komplexen salvenartigen Dynamiken (C) und Oszillatorsuppression (OS). Mitte und rechts: Schematische experimentelle Phasendiagramme für verschiedenartig gekoppelte Oszillatoren.

das mit theoretischen Methoden^[8] untersuchte System dreier gekoppelter Oszillatoren, experimentell erforscht werden, um so zu einem besseren Verständnis der komplexen Dynamiken verzögerungsgekoppelter Oszillatoren zu gelangen. Insgesamt hat die Studie von Horvath et al. aufgezeigt, dass einfache nichtlineare chemische Systeme ein überraschend komplexes Verhalten aufweisen und für systematische Studien genutzt werden können, indem man zentrale Parameter wie Kopplungsstärke und Zeitverzögerung, auf die man in vergleichbaren biologischen Systemen keinen Zugriff hat, variiert.

Eingegangen am 3. Juli 2012

Online veröffentlicht am 22. August 2012

- [1] a) A. T. Winfree, *The Geometry of Biological Time*, Springer, Berlin, **1980**; b) Y. Kuramoto, *Chemical Oscillations, Waves and Turbulence*, Springer, Berlin, **1984**; c) S. H. Strogatz, *Nature* **2001**, *410*, 268; A. S. Pikovsky, M. Rosenblum, J. Kurths, *Synchronization: A Universal Concept in Nonlinear Sciences*, Cambridge University Press, Cambridge, **2001**.
- [2] a) A. F. Taylor, M. R. Tinsley, F. Wang, Z. Huang, K. Showalter, *Science* **2009**, *323*, 614; A. F. Taylor, M. R. Tinsley, F. Wang, K. Showalter, *Angew. Chem.* **2011**, *123*, 10343; *Angew. Chem. Int. Ed.* **2011**, *50*, 10161; b) M. Toiya, V. K. Vanag, I. R. Epstein, *Angew. Chem.* **2008**, *140*, 7867; *Angew. Chem. Int. Ed.* **2008**, *47*, 7753; M. Toiya, H. O. González-Ochoa, V. K. Vanag, S. Fraden, I. R. Epstein, *J. Phys. Chem. Lett.* **2010**, *1*, 1241; c) I. Z. Kiss, Y. Zhai, J. L. Hudson, *Science* **2002**, *296*, 1676; d) I. Z. Kiss, C. G. Rusin, H. Kori, J. L. Hudson, *Science* **2007**, *316*, 1886; e) C. G. Rusin, I. Tokuda, I. Z. Kiss, J. L. Hudson, *Angew. Chem.* **2011**, *123*, 10394; *Angew. Chem. Int. Ed.* **2011**, *50*, 10212.
- [3] V. Horvath, P. L. Gentili, V. K. Vanag, I. R. Epstein, *Angew. Chem.* **2012**, *124*, 6984; *Angew. Chem. Int. Ed.* **2012**, *51*, 6878.
- [4] a) R. E. Mirollo, S. H. Strogatz, *SIAM J. Appl. Math.* **1990**, *50*, 1645; b) C. C. Canavier, S. Achuthan, *Scholarpedia* **2007**, *2*(4), 1331.
- [5] a) T. Danino, O. Mondragón-Palomino, L. Tsimring, J. Hasty, *Nature* **2010**, *463*, 326; b) I. H. Riedel-Kruse, C. Müller, A. C. Oates, *Science* **2007**, *317*, 1911.
- [6] a) R. C. Elson, A. I. Selverston, R. Huerta, N. F. Rulkov, M. I. Rabinovich, H. D. I. Abarbanel, *Phys. Rev. Lett.* **1998**, *81*, 5692; b) P. R. Roelfsema, A. K. Engels, P. König, W. Singer, *Nature* **1997**, *385*, 157; c) M. Bartos, I. Vida, P. Jonas, *Nat. Rev. Neurosci.* **2007**, *8*, 45.
- [7] a) C. van Vreeswijk, L. F. Abbott, G. B. Ermentrout, *J. Comp. Neurosci.* **1994**, *1*, 313; b) U. Ernst, K. Pawelzik, T. Geisel, *Phys. Rev. Lett.* **1995**, *74*, 1570; c) P. C. Bressloff, S. Coombes, *Phys. Rev. Lett.* **1998**, *81*, 2168; d) E. Schöll, G. Hiller, P. Hövel, M. A. Dahlem, *Phil. Trans. R. Soc. London A* **2009**, *367*, 1079.
- [8] a) I. Fischer, R. Vicente, J. M. Buldú, M. Peil, C. R. Mirasso, M. C. Torrent, J. García-Ojalvo, *Phys. Rev. Lett.* **2006**, *97*, 123902; b) R. Vicente, L. L. Gollo, C. R. Mirasso, I. Fischer, G. Pipa, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **2008**, *3105*, 17157; c) V. Flunkert, O. D’Huys, J. Danckaert, I. Fischer, E. Schöll, *Phys. Rev. E* **2009**, *79*, 065201.
- [9] a) R. Zillmer, R. Livi, A. Politi, A. Torcini, *Phys. Rev. E* **2006**, *74*, 036203; b) S. Olmi, A. Politi, A. Torcini, *Europhys. Lett.* **2010**, *92*, 60007; c) V. Flunkert, S. Yanchuk, T. Dahms, E. Schöll, *Phys. Rev. Lett.* **2010**, *105*, 254101; d) J. Lehnert, T. Dahms, P. Hövel, E. Schöll, *Europhys. Lett.* **2011**, *96*, 60013; e) S. Heilighenthal, T. Dahms, S. Yanchuk, T. Jüngling, V. Flunkert, I. Kanter, E. Schöll, W. Kinzel, *Phys. Rev. Lett.* **2011**, *107*, 234102; f) L. Tattini, S. Olmi, A. Torcini, *Chaos* **2012**, *22*, 023133.