

## 耦合振子，生物学，混沌

⑤  
222-229

## 耦合振子与生物同步

Siro, SH

Stewa. I

Steven H. Strogatz and Ian Stewart

Steven, H.

一条联系时钟、缓行大象、大脑节奏和混沌产生的微妙的数学线索。

1665年2月伟大的荷兰物理学家、摆钟发明人克里斯蒂安·海根斯(Christiaan Huygens)因小病而呆在屋里休息。一天，无所事事的他无聊地盯着他新近做成的二个钟，这两个钟相邻地挂着。突然他注意到一奇怪的事：两个钟摆完全同步地摆动着。

他连续观察数小时两钟摆仍不失步调。因而他试着扰乱它们——结果半小时又恢复了同步。海根斯怀疑这两个钟一定有某种相互影响，或许通过空气细微的运动，或许通过它们共同的支架的难以察觉的振动。果然，当他把两个钟分别挂在室内两相对面的墙上时它们逐步失去了同调，一个相对另一个在一天内落后五秒。

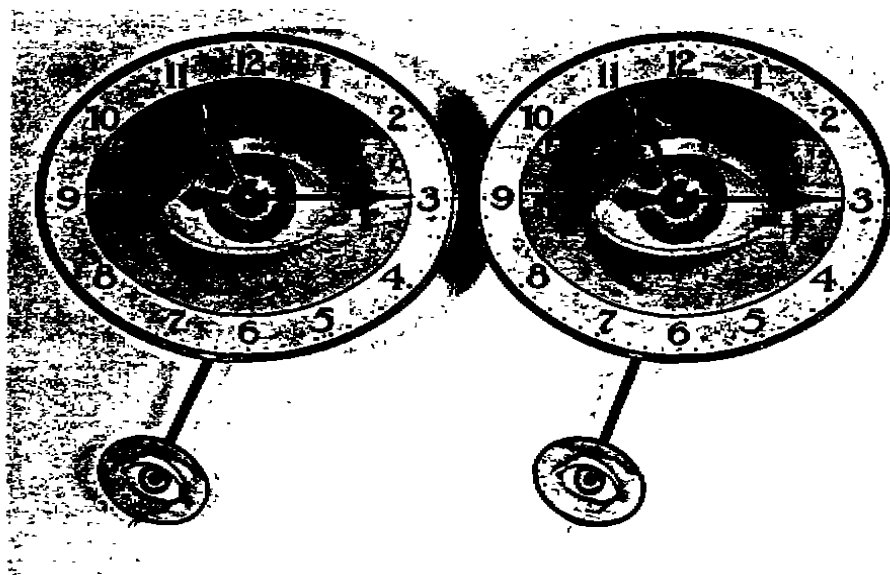


图 1. 彼此靠近的两个挂钟通过空气传递的轻微的耦合或它们挂靠的墙的振动很快变成同步

海根斯的偶然发现开创了数学研究的一个分支：耦合振子理论。耦合振子在自然界被普遍发现，尤其在生物体中更引人注目：心脏起搏细胞；胰腺分泌细胞；以及大脑

原图：Coupled Oscillators and Biological Synchronization. 译自：Scientific American, 1993, December, pp. 68-75. 本文略去原文中的几幅图。

和脊髓控制呼吸、跑步及咀嚼等节奏行为的神经网络，事实上并非所有这种振子都限于同一有机体，齐声唧唧叫的几个蟋蟀和同步闪光的萤火虫（参见 John and Elisabeth Buck “Synchronous Fireflies”，《Scientific American》May 1976）就是力证。

自 1960 年左右，数学生物学家已着手研究耦合振子的简化而又保留其生物学原型本质的模型。在过去几年里数学生物学迅速地发展，这是由于计算机及计算机图象学的突破，由于愿意作理论研究的实验人员合作，由于借鉴物理学中的思想，也由于数学自身的新进展。

要弄懂耦合振子是怎样一起工作的，必须先懂得单个振子是怎样工作的。一个振子 (oscillator) 是发生周期行为的系统。例如摆动的钟摆每隔一定时间又回到空间同一个点处；而且，其速度也极为规则地变快或变慢。

数学家们不仅考虑一个振子关于时间的行为，也对它在相空间上的运动感兴趣。相空间 (Phase space) 是用坐标描述系统状态的一个抽象空间，例如，钟摆在相空间中的运动轨迹可以通过先从各种高度放开钟摆，然后描绘其位置和速度。这些轨迹在相空间中呈闭曲线，因为钟摆像其它振子一样周而复始地重复同样的运动。

一个简单的钟摆由一根弦线和末端的重物组成，按释放它的高度它将在相空间中无数条闭合路径里选择到应有的一条。相比之下，生物系统（与钟摆）不仅具有特征周期而且有特征振幅，它们遵循一特殊路径穿越相空间，并且如果某个扰动突然搅乱使它们失去其惯有的节奏，它们将会很快回复到原来的路径。如果有人大喊：“哇！”惊吓你，你的心会剧烈跳一阵，然后很快放松到正常状态。

具有标准波形和振幅且小扰动后仍能恢复的振子，被人们熟知为极限环振子。它们与一个耗散机制结合将抑制长势太大的振动，而与一个能量源结合可加强衰减得太小的振动。

单一振子在相空间描绘一简单路径。当两个或更多的振子耦合在一起时，可能出现的性态就要复杂得多，决定其性态的方程会变得难于处理。每个振子可能只与几个直接相邻振子耦合——犹如小肠里神经肌肉振子，它也可能在一庞大的群落中与所有的振子都耦合。这种情形在数学家看来最易描述的是当系统中每个振子都影响其它所有振子，而且耦合力随振子的相位差增加而增加，在这种情况下，两个正走向同步的振子之间的相互作用是最小的。

的确，同步现象是耦合振子结构模式中我们最熟悉的一种。这类耦合的最引人注目的例子可沿着马来西亚、泰国和新几内亚的潮河见到，在那里成千上万的雄萤火虫晚上聚集在树林里齐步闪烁以吸引高度巡飞的雌虫。在黄昏时，这些雄虫的闪烁还不协调，而夜深了其同步囊开始形成并长大，终于整个树林仿佛在一支宁静使人入眠的协奏曲中脉动，一直延续数小时。

不可思议的是，尽管萤火虫表演展现了大规模的耦合振动，而这种性态的细节却长期得不到数学解释。萤火虫是“脉冲耦合”振子系统的一个范例：它们只有当看见别的萤火虫突然一闪光，然后使自己也跟上节奏，从而彼此影响。脉冲耦合在生物学里是常

有的——例如蟋蟀唧唧叫和神经细胞通过称为作用位势的电尖峰信号传递信息——但是这种耦合的冲动特征很少被概括成数学模型。脉冲耦合从数学角度是难于处理的，因为它把不连续性态引入到连续模型中，以致大多数规范的数学技巧难以发挥作用。

近来斯绰嘎茨 (Strogatz) 和波士顿学院的伦那多·米拉罗 (Renato E. Mirollo) 一起创立了一个有关萤火虫和其它脉冲耦合振子系统的理想数学模型。我们已证实在一定条件下在不同时刻启动的振子总会走向同步 (见: Wayne Garver and Frank Moss, "Electronic Fireflies", 《The Amateur Scientist》page 94)。

我们的工作受到了早期纽约大学查尔斯·佩斯金 (Charles S. Peskin) 的研究的鼓舞。1975 年佩斯金对心脏自然起搏点提出了一个十分公式化的模型。这种起搏点由一群约一万个细胞构成，被称为“窦房结 (Sinoatrial node)”，他希望回答这些细胞是怎样使各自的电振节奏同步而产生一常规的心跳的呢。

佩斯金将起搏点模拟为大量同样的振子彼此等强度地耦合，每个振子设定在一个由电容与电阻并联而成的电路上。定常输入电流，引起电容的电位差不断上升，随着电位差上升通过电阻的电流也增加，并且使增长率逐渐慢下来，当电位差达到临界值时电容器开始放电，电位差立即降至零——这种模式酷似起搏点细胞的运作。之后又返回基线，电位差又重新开始升高，又开始一个新的循环。

佩斯金模型的一个显著特点是其脉冲耦合形式在生理学上似乎合理。每个振子仅当在运作时影响其它的，它使其电位差定量反冲而起；如果任何一个细胞的电位差超过临界值，它将立即运作。按照这些规则，佩斯金陈述了两个引发争论的猜想：一是，系统总是最终会达到同步的；二是，那些振子即使不尽相同，系统也会同步的。

当他着手证明他的猜想时就碰到技术障碍，当时尚无处理任意大的振子系统的现成数学方法，因此他倒回来专注于最简单的可能情形：两个同样的振子。即使这样，数学上仍然棘手。他进一步将问题作了限制，只允许电阻有无穷小的反冲与无穷小的泄漏，这样问题变得可以对付了——在这种特殊情况下他证明了他的第一个猜想。

佩斯金的证明是根据亨利·庞卡莱 (Henri Poincaré) 的思想，庞卡莱是二十世纪初叶的法国数学大师，他的想法相当于将频闪观测摄影术数学化。取两个同样的脉冲耦合振子，记为  $A$  和  $B$ ，每当  $A$  闪光一次，都用拍快照的方法来记录它们两者的变化。

这一系列拍下的快照是什么样的呢？ $A$  刚闪光过，其电位差必处于零，与之相对照， $B$  的电位差从一张快照至下一张要发生改变。通过求解回路方程，佩斯金得到一个明确但凌乱的公式来计算  $B$  的这个电位差变化。这个公式揭示出，当电位差小于一确定的临界值时，将不断降低至零；而当电位差大于这个临界值时，将不断升高，无论哪种情形下  $B$  都将最终与  $A$  达到同步。

有一个例外，如果  $B$  的电位差精确等于这个临界电位差，那么它既不上升也不下降而持平在临界处。这时两个振子仍反复运作，彼此异相地相差半个循环。然而这种平衡态是不稳定的，就像一支铅笔立足于笔尖保持平衡一样，微弱的触动足以使系统趋向同步。

尽管佩斯金成功分析了两振子情形，任意数目的振子情形却困惑人们约 15 年。1989

年斯绰卡茨从亚里桑那 (Arizona) 大学的亚瑟·温福雷 (Arthur T. Winfree) 写的一本关于生物学报子的书中谈到了佩斯金的工作。为了得到佩斯金模型性态的直观, 斯绰嘎茨编写了一个计算机程序来对任意多个同样振子、任意反冲和泄漏量等情形进行模拟, 其结论毫不含糊: 系统总会最终齐步运动。

在计算机结果的激发下, 斯绰嘎茨与米拉罗讨论了这个问题。他们重温了佩斯金关于两振子情形的证明并意识到对单独的振子用更抽象的模型可能使问题澄清。模型的关键特征在于电位差 (或相应量) 上升而走向运动临界值时的慢升曲线, 其它特征都不重要。

米拉罗和斯绰嘎茨证明了他们的推广系统对任意多个振子和几乎所有的初始条件都总会走向同步。其证明基于“吸收”的概念——即简称一个振子使另一个振子反冲到运动临界值时它们将永久保持同步。它们终究具有同样的动力性态而且等同地与所有其它的振子耦合。他们两人也指出一连串的吸收终将把所有的振子连锁在一起。

虽然同步是同样振子耦合的最简单状态, 但它不是必然发生的, 事实上耦合振子常常达不到同步。这可从一种叫做对称破缺 (Symmetry breaking) 的现象中得到解释, 在这种现象中一个单一的对称状态——如同步——被几个对称性较低的状态所代替, 这几个对称性较低的状态合在一起体现出原有的对称性。耦合振子是对称破缺的丰富源泉。

同步是相位锁定 (Phase locking) 中最明显的情形, 在相位锁定情形下许多振子绘出同样的模式但未必步调一致。当两个相同振子耦合时, 只有两种可能性: 同步、相位差为零; 和反同步, 相位差为半个循环。例如, 当一只袋鼠跳行横穿澳洲内地时其有力的后腿周期振动且二条腿都同一瞬间着地。当一个人跟在袋鼠后面跑时他的腿交替地着地。如果这个网络有多于两个的振子, 可能性的范围还会增加。1985 年斯图瓦特 (Ian Stewart) 与休斯顿 (Houston) 大学的马丁·格位比茨基 (Martin Golubitsky) 合作, 按照马里兰 (Maryland) 大学的詹姆斯·亚历山大 (James C. Alexander) 和休斯顿大学的贾尔斯·奥姆斯蒂 (Giles Auchmuty) 的先期工作, 提出耦合网络模式的数学分类。

这个分类产生于群论 (它用于处理集合的对称性) 与 Hopf 分枝 (对振子怎样“转换开启”的一般性描述) 的结合。1942 年依伯哈德·霍夫 (Eberhard Hopf) 给出振动开始的一般性描述。他一开始考虑相空间具有一静止点 (稳定态) 的系统, 并用一简单线性函数来逼近该点时, 该点邻域的运动将发生什么。这系统运动远离其静止点, 它们没有慢慢回到平衡点, 也没有迅速向外运动成为不稳定, 而是振动起来了。产生转变的那个点称为一个分枝 (bifurcation), 因为从此系统的性态分裂成二支——一个不稳的静态与一个稳定的振动并存。霍夫证实了系统当其线性化形式经历这种分枝时为极限环振子: 它们具有一个确定的波形和振幅。斯图瓦特和格拉比茨基指出, 霍夫的思想可以推广到相同耦合振子系统, 其状态经历分枝而产生相位锁定标准模式。

例如, 耦合在一个环上的三个同样的振子可被相位锁定成四种基本模式: 所有振子都同步运动; 环上相邻的振子之间彼此都相位差  $1/3$  地运动; 二个振子同步运动而第三个振子以一无关的方式运动 (除了它与其它二个有同样周期地振动外); 二个振子相位差

1/2 而第三个振子二倍于它们的频率振动。

出现在第四种模式的奇怪半周期振动，起初看来使人吃惊，甚至斯图瓦特和格拉比茨基也感到奇怪，但这种模式确实出现在现实生活中出现。一个用拐杖行走的人正是按这种方式运动的：右腿，拐杖，左腿，拐杖，如此反复，可以说，第三个振子是其它二个联合作用的结果：只要那二个振子有一个达峰点，就给第三个一次推动，由于头两个振子恰好是反同步的，第三个振子凸起二次的同时其余两个各凸起一次。

对称 Hopf 分枝理论可以将许多不同的耦合振子网络的相位锁定模式作分类。事实上，斯图瓦特与波士顿 (Boston) 大学的生物医学工程师詹姆斯·柯林斯 (James J. Collins) 合作，已经开始分析相位锁定模式和动物步态的对称性之间惊人的相似处，例如疾走、慢走、飞奔。

四肢动物步态很像四个振子系统的自然模式。例如，兔子跃跑时先前腿齐动，然后再后腿齐动，两条前腿之间相位差为零，而前后腿之间相差为半周。长颈鹿的步伐是相似的，但不同的是一边前后两腿是一齐动作的。马小跑时以对顶线方式相位锁定，缓行的大象依次抬脚迈步，每步间相位差为 1/4 周。小瞪羚的四蹄跳以其所有的腿同步而动形成了特有的对称群 (参见 Ian Stewart, "Mathematical Recreations", 《Scientific American》, April 1991)。

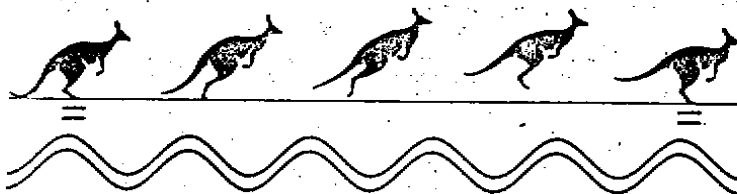
最近，斯图瓦特和柯林斯进一步分析昆虫的六脚运动，蟑螂的三脚步态呈圆环上六振子的一种非常稳定的模式。处于三角形位置的腿同步地运动：即左前后及右中三只脚同步而行；而另三只脚与之相位相差半周地同步运动。

为什么步态与耦合振子的模式如此相似呢？动物肢体的力学设计不可能成为基本原因。肢体不是被动的力学振子而是相当复杂的骨骼与肌肉体系，它们等同地受控于复杂的神经体。本质现象与数学关系之间的协调一致性最大可能是源于控制运动的神经系统回路的结构。生物学家长期假定耦合神经细胞网络的存在并称之为中央模式发生器 (central pattern generator)，然而这种假定总会引发争论。不过，神经细胞常常像振子那样动作，因此如果这些中央模式发生器存在，那末我们有理由希望其动力学性质与一个振子网络相似。

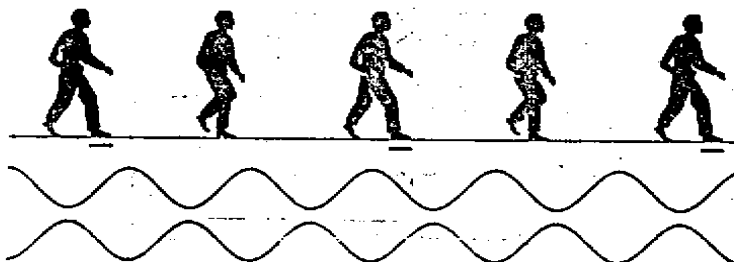
此外，对称性分析解决了中央模式发生器假说的一个重要问题。大多数动物采用好几种步态：马步走、疾走、慢跑和飞奔等，而生物学家常常假设每种步态需要一个单独的模式发生器。然而，对称破缺意味着同一个中央模式发生器回路可以产生某个动物的所有步态。只有神经细胞振子之间耦合的强度需要改变。

到目前为止我们的分析仅限于所有振子都完全相同的一类问题。这样的理想化在数学上得到了方便，但忽视了生物学普遍存在的多样化。在任何真实生物群体中，有些振子生来就快些或慢些，成员具有不同频率的振子群，其性质依赖于振子间耦合的强度。如果它们的相互作用太弱，这些振子将不能达到同步，其结果是无条理的，振运的不和谐的声音。即使齐步开始，这些振子也将逐渐偏离移相位，这就像海根斯把两个摆钟分别挂在房间的两对面一样。

a. 两者同步.



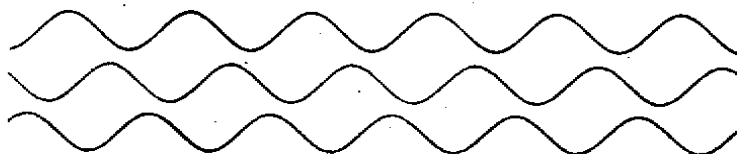
b. 两者不同步.



c. 三者同步.



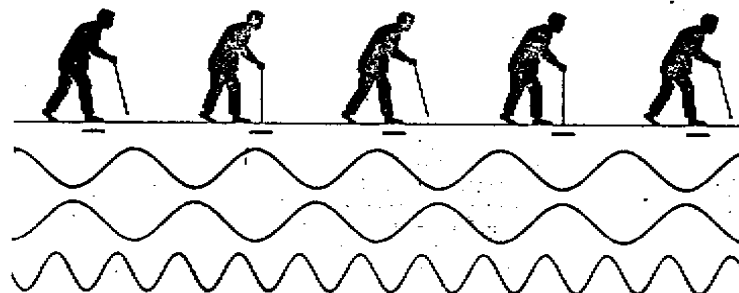
d. 三者相位差为  $1/3$ .



e. 二者同步另一不同步.



f. 二者相位差为  $1/2$ , 第三者快它们二倍.



生物发光的海藻群 *Gonyaulax* 的群体恰好证明这种非同步化 (desynchronization)。J. 伍德兰·哈斯汀 (J. Woodland Hastings) 和他的同事们在哈佛大学发现, 如果把一大桶盛满的 *Gonyaulax* 置于实验室恒定微暗的光线下, 它会以接近 23 小时为一周期的节奏作生理节奏性的发光, 随着时间的过去, 其波形变宽而节奏逐渐衰减。这看来是, 个别的细胞连续不断地振动, 但由于自然频率的差异使它们相位偏移。在缺乏阳光的情况下海藻本身的发光是不能保持同步的。

在别的振子群里耦合足以克服自然频率的必然差异。普利马斯·诺伯特·威勒 (Polymath Norbert Wiener) 在 50 年代末指出, 这样的振子群在生物学上是普遍存在的, 事实上是本质的。威勒试图就此振子类建立一个数学模型, 但他的努力尚未产生硕果。1966 年理论上取得了突破, 当时温福雷及以后普林斯顿 (Princeton) 大学的一位研究生开始探讨大群体的极限环振子性态。他将计算机模拟、数学分析和由一排 71 个电耦合氖管振荡器组成的实验结合起来。

温福雷指出, 如果振子弱耦合, 则它们将一直保持在极限环附近, 从而大大简化了问题。这个高见使他可以忽视振幅变化而只考虑相位变化。为了体现差异, 温福雷构造了一个反映一振子群本性的模型。他假设这些振子的自然频率按一个范围极小的概率函数来分布而在其它方面这些振子是完全一样的。在最后关键化简一步中, 他假设每个振子只受所有其它振子产生的集体性节奏影响。例如在萤火虫的情形中, 这就是指每个萤火虫对整个群体的聚合闪光有反应, 而对每个萤火虫不作反应。

为了使温福雷的模型形象化, 我们可以想象一群点绕一个圆圈运动。这些点表示振子的相位而圆圈代表其共同的极限环。如果这些振子是独立的, 那么所有这些点必将最终分散到整个圆圈上而集体性节奏会衰减为零, 呈无条理的状态。然而振子间的作用有一条简单的规律可恢复紧凑状态: 如果有个振子走在这一群的前列, 那么它就放慢一点; 如果它走在后面, 那么它就走快点。

在某些情形, 这种矫正的耦合可克服自然频率的差异; 在另外的情形下 (如海藻群 *Gonyaulax*) 则不能。温福雷发现, 系统的性态依赖于频率分布的宽度。如果频率相比起耦合来说分布得较广, 则系统总会衰退到无条理状态, 就好像根本没耦合一样。当频率分布减至一临界值以下时, 系统的一部分将自发地“冻结”成同步状态。

同步过程是共同协作形成的。如果有几个振子发生同步, 其合成的紧凑信号会高过背景的嘈杂, 从而对其它振子施加更强的影响。当另一些振子被拉入这个已同步的集团核心时, 他们使信号进一步增强。这种正反馈导致了同步现象的加速出现。然而, 有的振子仍不能被同步在一起, 因为这些振子的频率与其它振子因耦合而被卷入同步的频率临界值相差太远了。

温福雷进一步研究发现了生物学与物理学之间一个意外的联系。他发现, 相互同步与相位迁移现象惊人地相似, 如水结冰以及磁铁体自发磁化等。在这里振子频率分布宽度扮演着温度一样的角色, 而振子相位按时间的队列正是分子或电子自旋按空间队列的写照。

与相位迁移的相似性, 使得统计力学这门研究由大量相互作用的小单元形成的系统

学问揭开了一个新篇章。1975年京都大学的学者 Yoshiki Kuramoto 对温福雷的模型给出了一个简洁的重述,其模型的数学结构更为简单从而可以把它分析得更细致。近来斯绰嘎茨 (Strogatz) 与剑桥大学的米拉罗 (Mirollo) 和保尔·马修斯 (Paul C. Matthews) 一道找到了 Kuramoto 模型与朗道阻尼 (Landau Damping) 的一个意想不到的联系。朗道阻尼是一种费解的现象,它发生在等离子体物理当静电波传过一高纯度媒质的时候。它与 Kuramoto 模型的联系出现在我们研究振子群衰退到无条理的时候,这些振子群的频率分布太广以致不能支承起同步。它表明,紧凑性的丧失受制于那种“无碰撞”等离子体中控制波衰减的同样数学机理。

从海根斯观察到摆钟自发同步到自今,耦合振子理论已走过了很长一段路。同步显然是非常自然的一类性态,它的结果既使人惊讶又引人入胜。它并非对称性的显然结论,这正是一个要弄明白的问题。数学家们已经转向对称破缺理论,去对同样的、明显对称的振子在耦合时出现的一般模式进行分类。这样,一门最为明显地扎根于粒子物理学的数学方向出现了,它影响瞪羚的跳跃和大象的缓行的研究。同时,从统计力学引进的技巧揭示了整个振子群的性态。令人吃惊的是在等离子体的暴烈世界与生物振子的平静世界之间应该存在一种联系,前者原子定期有电子脱去,后者萤火虫沿河边静静地脉动。然而有一条数学线索连接着单摆和空间模式、波、混沌以及相位迁移。数学成功的威力将揭示自然界隐含的协调性。

### 参 考 文 献

- [1] A.T. Winfree, *The Timing of Biological Clocks*, Scientific American Library, 1987.
- [2] L. Glass and M.C. Mackey, *From Clocks to Chaos: The Rhythms of Life*, Princeton Univ Press, 1988.
- [3] R.E. Mirollo and S.H. Strogatz, Synchronization of pulse-coupled biological oscillators, *SIAM on Appl. Math.*, *So* 6: (1990), 1645-1662.
- [4] S.H. Strogatz, R.E. Mirollo and P.C. Matthews, Coupled nonlinear oscillators below the synchronization threshold: relaxation by generalized Landau damping, *Physical Review Letters*, **68** (1992), 18: 2730-2733.
- [5] J.J. Collins and I. Stewart, Coupled nonlinear oscillators and the symmetries of animal gaits, *J. of Nonlinear Sci* **3** (1993), 3: 349-392.

(张伟年 蒋建国 译 井竹君 校)