

Инвариантная поверхность со сменой устойчивости в динамической модели нейронной активности

Е.А. Щепакина¹

¹Самарский национальный исследовательский университет им. академика С.П. Королева, Московское шоссе 34А, Самара, Россия, 443086

Аннотация. В работе с помощью геометрического подхода исследуются критические явления в динамической модели нейронной активности с асимметричным взаимодействием парциальных осцилляторов. Построена инвариантная поверхность со сменой устойчивости, состоящая полностью из траекторий-уток дифференциальной системы. Каждая такая траектория-утка моделирует критический режим, отвечающий определенному начальному состоянию системы.

1. Введение

Работа посвящена моделированию критических явлений в динамической модели нейронной активности. Подобные модели нашли свое применение в самых разнообразных областях науки и техники, начиная с генераторов тока и заканчивая нейробиологией и робототехникой. Несмотря на все разнообразие современных моделей нейронной активности, для качественного исследования динамики нервного импульса обычно используются так называемые феноменологические модели, которые являются той или иной формой упрощения модели Ходжкина-Хаксли [1, 2].

В данной работе рассматривается четырехмерная динамическая модель нейронной активности, представляющая собой две связанные между собой подсистемы типа ФитцХью-Нагумо [3, 4]. В качестве инструмента исследования используется геометрическая теория сингулярных возмущений [5-8]. Установлена связь между критическими явлениями и существованием инвариантных многообразий со сменой устойчивости дифференциальной системы.

2. Динамическая модель нейронной активности асимметрического взаимодействия пары осцилляторов

Рассмотрим динамическую модель нейронной активности с несимметричным взаимодействием между парциальными осцилляторами [1, 9, 10], представляющую собой обобщение системы типа ФитцХью-Нагумо:

$$\varepsilon \dot{x}_1 = x_1 - x_1^3/3 - y_1 + \gamma_1 x_2, \quad (1)$$

$$\dot{y}_1 = x_1 + a_1, \quad (2)$$

$$\varepsilon \dot{x}_2 = x_2 - x_2^3/3 - y_2 - \gamma_2 x_1, \quad (3)$$

$$\dot{y}_2 = x_2 + a_2, \quad (4)$$

где переменные x_1, x_2 соответствуют нормированному мембранному потенциалу нервной клетки; y_1, y_2 – переменные, характеризующие линейные свойства проводимости мембраны

для всех типов ионов; γ_1, γ_2 – положительные коэффициенты, характеризующие связь между клетками. Связь между осцилляторами несимметрична, так как второй из элементов оказывает возбуждающее действие на первый, а первый – тормозящее воздействие на второй осциллятор. В связи с этим γ_1 указан со знаком плюс, а перед γ_2 стоит знак минус. Малый положительный параметр ε фиксирован, он отражает наличие разных временных масштабов в изменении фазовых переменных системы. Для исследования динамики решений системы и моделирования критических явлений в работе используется геометрический подход, основанный на теории интегральных (инвариантных) многообразий сингулярно возмущенных систем [5-8].

3. Критические явления и инвариантная поверхность со сменой устойчивости

Как показано в [15], вырожденная подсистема

$$0 = x_1 - x_1^3/3 - y_1 + \gamma_1 x_2,$$

$$0 = x_2 - x_2^3/3 - y_2 - \gamma_2 x_1,$$

определяет в четырехмерном пространстве (x_1, x_2, y_1, y_2) медленную поверхность системы (1)–(4). Ее подмножество нерегулярных точек, для которых выполняется условие

$$(1 - x_1^2)(1 - x_2^2) + \gamma_1 \gamma_2 = 0, \quad (5)$$

задает так называемую кривую срыва (см., например, [7, 8]), которая делит медленную поверхность на устойчивые и неустойчивые листы, см. рисунок 1. Устойчивые листы медленной поверхности обладают свойством притяжения: все траектории системы (1)–(4), берущие свое начало в области влияния этих листов, мгновенно, со скоростью быстрой переменной, притягиваются к ним и далее следуют вдоль них со скоростью медленной переменной системы. Неустойчивые листы медленной поверхности обладают свойством отталкивания: все траектории системы (1)–(4), берущие свое начало в их окрестности, со скоростью быстрой переменной удаляются от них. Другими словами, в малой, порядка $O(\varepsilon)$, окрестности устойчивых и неустойчивых листов медленной поверхности существуют устойчивые (притягивающие) и неустойчивые (отталкивающие) медленные инвариантные многообразия системы, соответственно. Под медленным инвариантным многообразием здесь понимается инвариантная поверхность сингулярно возмущенной системы, движение по которой описывается со скоростью медленной переменной системы.

В [15] было установлено, что в рассматриваемой системе наблюдается три типа режимов: медленный, безопасный, когда устойчивое положение равновесия дифференциальной системы лежит на устойчивом листе медленной поверхности; режим, отвечающий релаксационным колебаниям, когда положение равновесия системы находится на неустойчивом листе медленной поверхности; переходный режим, отвечающий случаю, когда особая точка лежит на неустойчивом листе медленной поверхности, но в малой, порядка $O(\varepsilon)$, окрестности кривой срыва. При переходе от медленного режима к режиму релаксационного типа, в момент пересечения особой точкой кривой срыва, в дифференциальной системе наблюдается суперкритическая бифуркация Андронова-Хопфа, когда система под действием постоянно присутствующих малых возмущений переходит сначала из неустойчивого состояния равновесия на «малую» устойчивую периодическую траекторию. В экспериментах при значениях управляющего параметра, близких к бифуркационному, возникающее периодическое решение мало отличается от стационарного решения, поскольку его амплитуда очень мала и может теряться в экспериментальном шуме. Однако при достижении управляющим параметром некоторого порогового (критического) значения ситуация резко меняется: незначительное изменение значений параметра приводит к так называемому уточному взрыву [7, 8], когда амплитуда колебаний практически мгновенно принимает достаточно большие значения, т. е. происходит очень быстрый переход от «малого» предельного цикла к периодическому решению релаксационного типа. Это означает, что критическое значение параметра может рассматриваться как граница безопасного протекания процесса. Критическое значение бифуркационного параметра отвечает траектории-утке дифференциальной системы [11].

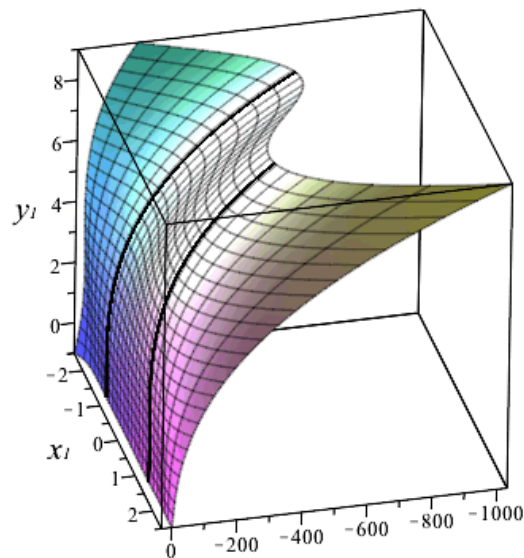


Рисунок 1. Проекция медленной поверхности системы (1)-(4) и кривых срыва на пространство (x_1, y_1, y_2) . Часть медленной поверхности, заключенная между кривыми срыва является неустойчивой.

Напомним, что траекториями-утками сингулярно возмущенной системы называются устойчиво-неустойчивые одномерные инвариантные многообразия. С точки зрения геометрической теории инвариантных многообразий эта траектория является результатом склейки устойчивого и неустойчивого медленных инвариантных многообразий в одной точке кривой срыва. Через эту единственную точку склейки и проходит траектория-утка системы с устойчивого инвариантного многообразия на неустойчивое. С точки зрения асимптотического анализа процедура склейки означает построение асимптотических разложений траектории-утки и соответствующего значения бифуркационного параметра системы:

$$y_1 = \varphi(x_1, \varepsilon) = \varphi_0(x_1) + \varepsilon\varphi_1(x_1) + \varepsilon^2\varphi_2(x_1) + O(\varepsilon^3), \tag{6}$$

$$y_2 = \psi(x_1, \varepsilon) = \psi_0(x_1) + \varepsilon\psi_1(x_1) + \varepsilon^2\psi_2(x_1) + O(\varepsilon^3), \tag{7}$$

$$x_2 = \omega(x_1, \varepsilon) = \omega_0(x_1) + \varepsilon\omega_1(x_1) + \varepsilon^2\omega_2(x_1) + O(\varepsilon^3), \tag{8}$$

$$a_1 = \alpha_0 + \varepsilon\alpha_1 + \varepsilon^2\alpha_2 + O(\varepsilon^3). \tag{9}$$

Подставляя разложения (6)-(9) в систему (1)-(4) и приравнявая коэффициенты при одинаковых степенях малого параметра ε , найдем функции в разложениях (6)-(8) для функций, описывающих траекторию-утку. Коэффициенты в разложении (9) для критического значения параметра a_1 находятся из условия непрерывности этих функций на кривой срыва (5). На рисунке 2 представлена проекция траектории-утки системы (1)-(4) на плоскость фазовых переменных (x_1, y_1, y_2) для $a_1 = 1,59987404$, $a_2 = 0,5$, $\gamma_1 = 0,8$, $\gamma_2 = 0,7$, $\varepsilon = 0,01$. Данная траектория-утка моделирует критический режим в рассматриваемой системе и отвечает конкретному начальному состоянию (с математической точки зрения – начальным условиям).

Следует отметить, что начальные условия для данной модели нефиксированы, поэтому имеет смысл осуществить склейку устойчивого и неустойчивого инвариантных многообразий во всех точках кривой срыва одновременно. Результатом такой процедуры будет непрерывная инвариантная поверхность со сменой устойчивости [11-14]. В данном случае такая поверхность целиком состоит из траекторий-уток, каждая из которых моделирует критический режим для различных начальных состояний. Другими словами, через каждую точку кривой срыва проходит некая траектория-утка, соответствующая некоторому начальному условию системы. Построение такой инвариантной поверхности, целиком состоящей из критических траекторий, является целесообразным для моделирования критического режима с учетом неизбежных малых возмущений во время технологического процесса: в этом случае при отклонении от рассчитанной траектории происходит переход с одной траектории-утки на другую.

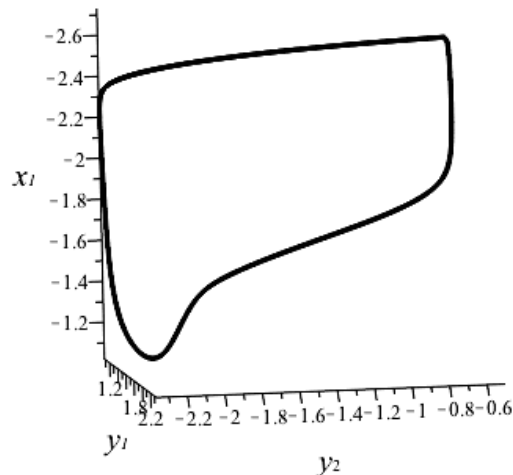


Рисунок 2. Проекция траектории-утки системы (1)-(4) на пространство (x_1, y_1, y_2) .

Для осуществления склейки устойчивого и неустойчивого инвариантных многообразий во всех точках кривой срыва одновременно требуется уже не склеивающий параметр, а функция, аргументами которой являются быстрые переменные, параметризующие кривую срыва. Алгоритм нахождения асимптотических разложений инвариантной поверхности со сменой устойчивости и соответствующей склеивающей функции:

$$y_1 = \varphi(x_1, x_2, \varepsilon) = \varphi_0(x_1, x_2) + \varepsilon\varphi_1(x_1, x_2) + \varepsilon^2\varphi_2(x_1, x_2) + O(\varepsilon^3),$$

$$y_2 = \psi(x_1, x_2, \varepsilon) = \psi_0(x_1, x_2) + \varepsilon\psi_1(x_1, x_2) + \varepsilon^2\psi_2(x_1, x_2) + O(\varepsilon^3),$$

$$a_1 = \alpha_0(x_1, x_2) + \varepsilon\alpha_1(x_1, x_2) + \varepsilon^2\alpha_2(x_1, x_2) + O(\varepsilon^3),$$

аналогичен рассмотренному выше.

Строгое обоснование существования и асимптотических свойств траекторий-уток и инвариантных поверхностей со сменой устойчивости приведено в [6, 11-14]. Вопрос существования траекторий-уток сингулярно возмущенных систем с двумя быстрыми и двумя медленными переменными рассматривался также в работе [15].

4. Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Самарской области в рамках научного проекта № 16-41-630529 и Министерства образования и науки Российской Федерации в рамках программы повышения конкурентоспособности Самарского университета (2013–2020).

5. Литература

- [1] Izhikevich, E.M. Which model to use for cortical spiking neurons? / E.M. Izhikevich // IEEE transactions on neural networks. – 2004. – Vol. 15. – P. 1063-1070.
- [2] Hodgkin, A.L. A quantitative description of membrane current and application to conduction and excitation in nerve / A.L. Hodgkin, A.F. Huxley // Journal Physiol. – 1952. – Vol. 117. – P. 500-544.
- [3] FitzHugh, R. Threshold and plateaus in the Hodgkin-Huxley nerve equations / R. FitzHugh // The Journal of General Physiology. – 1960. – Vol. 43. – P. 867–896.
- [4] Nagumo, J. An active pulse transmission line simulating nerve axon / J. Nagumo, S. Arimoto, S. Youshizawa // Proceedings of the IRE. – 1962. – Vol. 50. – P. 2061-2070.
- [5] Strygin, V.V. Effect of geometric and kinetic parameters and energy dissipation on orientation stability of satellites with double spin / V.V. Strygin, V.A. Sobolev // Cosmic Research. – 1976. – Vol. 14(3). – P. 331–335.
- [6] Горелов, Г.Н. Сингулярно возмущенные модели горения / Г.Н. Горелов, В.А. Соболев, Е.А. Щепакина. – Самара: СамВен, 1999. – 185 с.

- [7] Соболев, В.А. Редукция моделей и критические явления в макрокинетике / В.А.Соболев, Е.А. Щепакина. – Москва: Физматлит, 2010. – 319 с.
- [8] Shchepakina, E. Singular Perturbations: Introduction to System Order Reduction Methods with Applications / E. Shchepakina, V. Sobolev, M.P. Mortell // Springer Lecture Notes in Mathematics. – Cham: Springer International Publishing, 2014. – Vol. 2114. – P. 212.
- [9] Марушкина, Е.А. Асимметричное взаимодействие пары осцилляторов типа ФитцХью-Нагумо / Е.А. Марушкина // Моделирование и анализ информационных систем. – 2014. – Т. 21, № 1. – С. 115-120.
- [10] Щепакина, Е.А. Моделирование критических явлений в динамической модели нейронной активности / Е.А. Щепакина // Сборник трудов III Международной конференции и молодежной школы "Информационные технологии и нанотехнологии" (ИТНТ- 2017). – Самара: НоваяТехника, 2017. – С. 991–997.
- [11] Щепакина, Е.А. Интегральные поверхности со сменой устойчивости и траектории-утки / Е.А. Щепакина, В.А. Соболев // Известия РАН. Математика. Математическое моделирование. Информатика и управление. – 1997. – Т. 1, № 3. – С. 151-175.
- [12] Shchepakina, E.A. Attracting/repelling invariant manifolds / E. Shchepakina, V. Sobolev // Stability and Control: Theory and Applications. – 2000. – Vol. 3. – P. 263-274.
- [13] Shchepakina, E.A. Integral manifolds, canards and black swans / E. Shchepakina, V. Sobolev // Nonlinear Analysis. – 2001. – Vol. 44(7). – P. 897-908.
- [14] Щепакина, Е.А. Медленные интегральные многообразия со сменой устойчивости в случае векторной быстрой переменной / Е.А. Щепакина // Дифференциальные уравнения. – 2002. – Т. 38, № 10. – С. 1358-1364.
- [15] Tchizawa, K. On the two methods for finding 4-dimensional duck solutions / K. Tchizawa // Applied Mathematics. – 2014. – Vol. 5. – P. 16-24.

Invariant surface with the change of stability in a neuron activity model

Е.А. Shchepakina¹

¹Samara National Research University, Moskovskoe Shosse 34A, Samara, Russia, 443086

Abstract. Critical phenomena in a neuron activity model with asymmetric interaction of partial oscillators are investigated with help of a geometric approach. An invariant surface with changing of stability consisting entirely of canards is constructed. Each such canard (a duck-trajectory) corresponds to a critical regime with different initial conditions.

Keywords: singular perturbations, invariant manifold, critical phenomena, canard, black swan, neuron activity model.