

Моделирование критических явлений в динамической модели нейронной активности

Е.А. Щепакина

Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королёва, 443086, Московское шоссе, 34, Самара, Россия

Аннотация

На основе геометрического подхода исследованы критические явления в динамической системе с несимметричным взаимодействием парциальных осцилляторов, представляющей собой математическую модель нейронной активности. Установлено существование нового режима, моделируемого траекторией-уткой.

Ключевые слова: сингулярные возмущения; критические явления; затягивание потери устойчивости; траектория-утка

1. Введение

Работа посвящена моделированию критических явлений в динамической модели нейронной активности. Область применения таких моделей обширна, начиная с генераторов тока и заканчивая нейробиологией и разработкой биороботов. В 1952 году А. Нобелем была разработана первая физиологическая модель сердечной ткани. В дальнейшем, благодаря данным, полученным экспериментально, были разработаны несколько реалистичных ионных моделей, начиная с простой модели порогового интегратора и известной модели Ходжкина-Хаксли, заканчивая двумерной и трехмерной моделями Хиндмарша-Роуза, моделью Зимана, Хубера-Брауна, Головача и др. [1–5]. Так, модель порогового интегратора была создана для описания изменения мембранного потенциала путем суммирования входных сигналов. Также эта модель использовалась для определения момента генерации спайка, но, к сожалению, она во многом оказалась бессильна, в частности, в случае моделирования форм спайков. А. Ходжкин и А. Хаксли предложили модель, описывающую процесс изменения проводимости токов ионов натрия и калия через мембрану. Основные положения данной модели состояли в следующем:

- для транспортировки ионов натрия и калия в мембране используются отдельные каналы;
- существует некая заряженная частица, которая при передвижении внутри мембраны увеличивает или уменьшает потоки ионов натрия и калия через каналы.

Основным отличием современных моделей от модели Ходжкина-Хаксли является то, что они учитывают большее количество типов ионов.

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. Модель ФитцХью-Нагумо относится к числу таких упрощений, сохраняя, тем не менее, некоторые принципиальные качества исходной модели.

При качественном исследовании тех или иных динамических моделей особое внимание уделяется нахождению условий, при которых в соответствующей дифференциальной системе происходит бифуркация. В прикладных задачах часто встречается бифуркация Андронова-Хопфа, когда фокус теряет устойчивость, и рождается устойчивый предельный цикл. В данной работе исследована особенность протекания бифуркации Андронова-Хопфа в динамической модели асимметричного взаимодействия пары осцилляторов типа ФитцХью-Нагумо. Показано, что после прохождения точки бифуркации в динамической системе наблюдается интересное и с академической, и с практической точки зрения явление, которое играет роль порогового.

2. Двумерная модель нейронной активности

Рассмотрим сначала двумерную модель ФитцХью-Нагумо [1, 3], которая описывает процессы, возникающие в возбудимых средах

$$\varepsilon \dot{x} = x - \frac{x^3}{3} - y, \quad \dot{y} = x + a. \quad (1)$$

Здесь x – безразмерная переменная, соответствующая мембранному потенциалу, y характеризует линейные свойства проводимости мембраны для всех типов ионов. Параметр a описывает импульс тока, приближенного к мембране. Данный параметр будем рассматривать как управляющее воздействие. Параметр ε является малым, поэтому система (1) является системой сингулярно возмущенных обыкновенных дифференциальных уравнений, широко известная также в математической литературе как осциллятор Ван дер Поля. Осциллятор Ван дер Поля является классическим примером системы с траекториями-утками, см. например, [6–8] и приведенную там литературу. Траекторией-уткой называют траекторию сингулярно возмущенной системы, проходящей сначала вдоль устойчивого интегрального многообразия, затем вдоль неустойчивого, причем оба раза проходятся расстояния порядка $O(1)$ при $\varepsilon \rightarrow 0$. Этот математический

объект можно рассмотреть как результат бифуркации Андронова-Хопфа с мягкой потерей устойчивости, когда рожденный устойчивый предельный цикл достигает некоторого критического размера, после чего происходит чрезвычайно быстрая его трансформация к релаксационному циклу. Рассмотрим это явление более подробно.

Медленная кривая S системы (1), представляющая собой нулевое приближение медленного интегрального многообразия системы [6-8], описывается уравнением

$$x - \frac{x^3}{3} - y = 0.$$

Ее устойчивые и неустойчивые участки разделяются точками срыва $A_1(-1, -2/3)$ и $A_2(1, 2/3)$. Устойчивыми частями медленной кривой являются ветви S_1^S ($x \in (-\infty, -1)$) и S_2^S ($x \in (1, +\infty)$), а неустойчивая часть отвечает значениям $x \in (-1, 1)$, см. рис. 1.

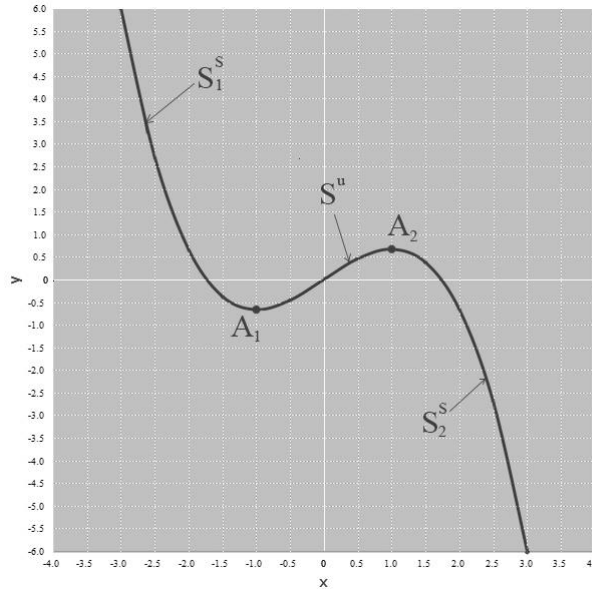


Рис. 1. Медленная кривая системы (1).

Когда особая точка системы, координаты которой зависят от параметра a , лежит на устойчивой части медленной кривой, она является устойчивым фокусом. Если особая точка сливается с точкой срыва, то происходит бифуркация Андронова Хопфа, фокус теряет устойчивость и рождается периодическое решение – устойчивый предельный цикл. Когда особая точка и точка срыва совпадают, радиус цикла равен нулю. Но при дальнейшем изменении параметра a , когда особая точка смещается за точку срыва на неустойчивую часть медленной кривой, при этом оставаясь в малой, порядка $O(\varepsilon)$ при $\varepsilon \rightarrow 0$, окрестности точки срыва, радиус цикла начинает расти. При критическом значении параметра (см., например, [7, 8])

$$a = a^* = 1 - \varepsilon/8 - \varepsilon^2/32$$

цикл становится траекторией-уткой. При дальнейшем смещении особой точки от точки срыва по неустойчивому участку медленной кривой происходит стремительное изменение формы и размера траектории-утки вплоть до ее превращения в релаксационный цикл [9], см. рис. 2. Это явление получило название уточного взрыва.

На рис. 2 можно наблюдать эволюцию предельного цикла при уточном взрыве. Нетрудно увидеть, что при такой эволюции от цикла с очень малой амплитудой, отвечающей значению параметра $a = 1$, до утки без головы (пунктирная линия) значение параметра a изменилось на величину менее ε . Для трансформации же от утки без головы к утке с головой (тонкая линия на рис. 2) потребовалось изменить тридцать первый знак после запятой в значении управляющего параметра. Другими словами, эта эволюция происходит в чрезвычайно узком интервале значений управляющего параметра. Этот факт известен как формулировка теоремы «жизнь уток коротка» [7, 8].

По своей физической сути траектории-утки моделируют критические явления в том смысле, что являются моделями процессов, разделяющих два основных вида процессов в моделируемой системе – медленные, безопасные и взрывные [10-13].

В модифицированной модели ФитцХью-Нагумо наблюдается аналогичная картина с бифуркацией Андронова-Хопфа и появлением в системе траектории-утки.

- при $x_1 = 1, x_2 = -1$: $y_1 = \frac{2}{3} - \gamma_1, y_2 = -\frac{2}{3} - \gamma_2$;
- при $x_1 = -1, x_2 = 1$: $y_1 = -\frac{2}{3} + \gamma_1, y_2 = \frac{2}{3} + \gamma_2$;
- при $x_1 = 1, x_2 = 1$: $y_1 = -\frac{2}{3} - \gamma_1, y_2 = -\frac{2}{3} + \gamma_2$.

Лист медленной поверхности устойчив, если все собственные числа матрицы Якоби быстрой подсистемы имеют отрицательные вещественные части. Если хотя бы у одного собственного числа λ вещественная часть становится положительной, то лист теряет устойчивости [6-8].

Матрица Якоби быстрой подсистемы имеет вид:

$$\begin{pmatrix} 1 - x_1^2 & \gamma_1 \\ -\gamma_2 & 1 - x_2^2 \end{pmatrix}.$$

Ее характеристическое уравнение

$$\lambda^2 + \lambda(x_1^2 + x_2^2 - 2) - x_1^2 - x_2^2 - \gamma_1\gamma_2 + 1 = 0$$

имеет корни

$$\lambda_{1,2} = \frac{-x_1^2 - x_2^2 + 2 \pm \sqrt{(x_1^2 + x_2^2)^2 + 4\gamma_1\gamma_2}}{2}$$

с дискриминантом

$$D = (x_1^2 + x_2^2 - 2)^2 + 4(x_1^2 + x_2^2 + \gamma_1\gamma_2 - 1) = (x_1^2 + x_2^2)^2 + 4\gamma_1\gamma_2.$$

Отсюда получаем условия на x_1, x_2 , при которых лист медленной поверхности будет устойчивым, то есть, когда все $\text{Re } \lambda < 0$:

$$\begin{cases} \begin{cases} (x_1^2 + x_2^2)^2 + 4\gamma_1\gamma_2 > 0 \\ \gamma_1\gamma_2 < 0 \end{cases}, \\ \begin{cases} (x_1^2 + x_2^2)^2 + 4\gamma_1\gamma_2 < 0 \\ -x_1^2 - x_2^2 + 2 < 0 \end{cases}. \end{cases}$$

В противном случае, лист будет неустойчивым.

Исследуем условия бифуркации Андронова-Хопфа в модели (2)-(5), которая наблюдается при перемещении положения равновесия с устойчивого листа медленной поверхности на ее неустойчивый лист.

4. Бифуркация Андронова-Хопфа в модели нейронной активности

Исследуем особую точку $P(x_1^*, x_2^*, y_1^*, y_2^*)$ системы (2)-(5), где

$$\begin{cases} x_1^* = -a_1, \\ y_1^* = \frac{a_1^3}{3} - a_1 - \gamma_1 a_2, \\ x_2^* = -a_2, \\ y_2^* = \frac{a_2^3}{3} - a_2 + \gamma_2 a_1, \end{cases}$$

при различных значениях параметров $a_1, a_2 \in R$. Матрица Якоби в этой точке имеет вид:

$$\begin{pmatrix} 1 - a_1^2 & \gamma_1 & -1 & 0 \\ -\gamma_2 & 1 - a_2^2 & 0 & -1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Ее характеристическое уравнение

$$\lambda^4 - \lambda^3(2 - a_1^2 - a_2^2) + \lambda^2(3 - a_1^2 - a_2^2 + a_1^2 a_2^2 + \gamma_1\gamma_2) - \lambda(2 - a_1^2 - a_2^2) + 1 = 0 \quad (10)$$

является возвратным уравнением четвертого порядка, так как коэффициенты при λ^4 и λ^0 , λ^3 и λ^1 равны. Так как $\lambda = 0$ не является корнем уравнения, то можно разделить уравнение (10) на λ^2 , при этом получим:

$$\lambda^2 - \lambda(2 - a_1^2 - a_2^2) + (3 - a_1^2 - a_2^2 + a_1^2 a_2^2 + \gamma_1 \gamma_2) - \frac{1}{\lambda}(2 - a_1^2 - a_2^2) + \frac{1}{\lambda^2} = 0.$$

Сделав далее замену переменных

$$\lambda + \frac{1}{\lambda} = \eta \text{ и } \lambda^2 + \frac{1}{\lambda^2} = \eta^2 - 2,$$

сведем уравнение четвертой степени к квадратному:

$$\eta^2 - \eta(2 - a_1^2 - a_2^2) + 1 - a_1^2 - a_2^2 + a_1^2 a_2^2 + \gamma_1 \gamma_2 = 0.$$

Дискриминант последнего уравнения имеет вид:

$$D = (2 - a_1^2 - a_2^2)^2 - 4(1 - a_1^2 - a_2^2 + a_1^2 a_2^2 + \gamma_1 \gamma_2) = (a_1^2 - a_2^2)^2 - 4\gamma_1 \gamma_2. \quad (11)$$

Как видно из (11), есть значение параметров a_1, a_2 , при которых собственные числа вещественны, а при других значениях они будут комплексно сопряженными. Остановимся подробнее на последнем случае. Характеристические корни имеют вид

$$\lambda_{1,2} = \frac{2 - a_1^2 - a_2^2 \pm \sqrt{(a_1^2 - a_2^2)^2 - 4\gamma_1 \gamma_2}}{2}.$$

Найдем значения параметров a_1, a_2 , при котором состояние равновесия является устойчивым фокусом. Для этого рассмотрим случай, когда $D < 0$ и $\text{Re } \lambda < 0$:

$$\begin{cases} (a_1^2 - a_2^2)^2 - 4\gamma_1 \gamma_2 < 0, \\ \frac{2 - a_1^2 - a_2^2}{2} < 0. \end{cases}$$

В результате получаем:

$$\begin{cases} -2\sqrt{\gamma_1 \gamma_2} < a_1^2 - a_2^2 < 2\sqrt{\gamma_1 \gamma_2}, \\ a_1^2 + a_2^2 > 2. \end{cases}$$

Таким образом, необходимым условием для бифуркации Андронова-Хопфа является

$$\begin{cases} a_1^2 + a_2^2 = 2, \\ 1 - \sqrt{\gamma_1 \gamma_2} < a_1^2 < 1 + \sqrt{\gamma_1 \gamma_2}. \end{cases} \quad (12)$$

5. Критический режим

Так как система (1) отвечает случаю, когда в системе (2)-(5) либо $y_1 = 0$, либо $y_2 = 0$, то для того, чтобы поймать траекторию-утку в системе (2)-(5), нужно рассмотреть ее при таких значениях параметров, при которых в системе (1) есть траектория-утка с учетом (12). Для демонстрации существования траектории-утки в (2)-(5) численно решим систему при следующих значениях параметров:

$$\varepsilon = 0,01, \quad a_1 = 0,99, \quad a_2 = 0,5, \quad \gamma_1 = 0,8, \quad \gamma_2 = 0,7.$$

На рис. 3 и 4 построены проекции траектории системы (2)-(5) на пространства переменных (x_1, y_1) и (x_2, y_1, y_2) , соответственно. Проекция траектории на рис. 3 практически совпадает с подобной траекторией системы (1), ее форма наглядно демонстрирует существование траектории-утки. Как и в двумерной модели ФитцХью-Нагумо (1), траектория-утка системы (2)-(5) является переходной формой предельного цикла, рожденного в результате бифуркации Андронова-Хопфа.

6. Заключение

В настоящей работе была рассмотрена модель нервной проводимости ФитцХью-Нагумо с несимметричным взаимодействием парциальных осцилляторов. Методами качественного анализа получено необходимое условие существования в дифференциальной системе траектории-утки. Проведенный численный эксперимент полностью подтвердил результаты качественного исследования. Показано, что траектория-утка моделирует новый тип режима в рассматриваемой модели, который является пороговым в том смысле, что при достижении управляющим параметром системы значения, отвечающего данному режиму, происходит резкое изменение в динамике решений.

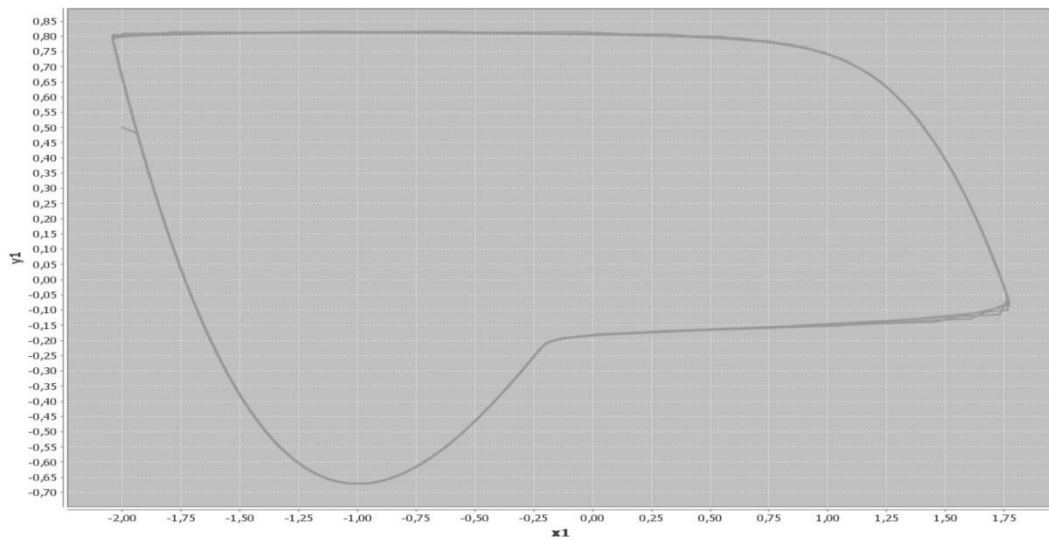


Рис. 3. Проекция траектории системы (2)-(5) на пространство (x_1, y_1) при $\varepsilon = 0,01; a_1 = 0,99, a_2 = 0,5$.

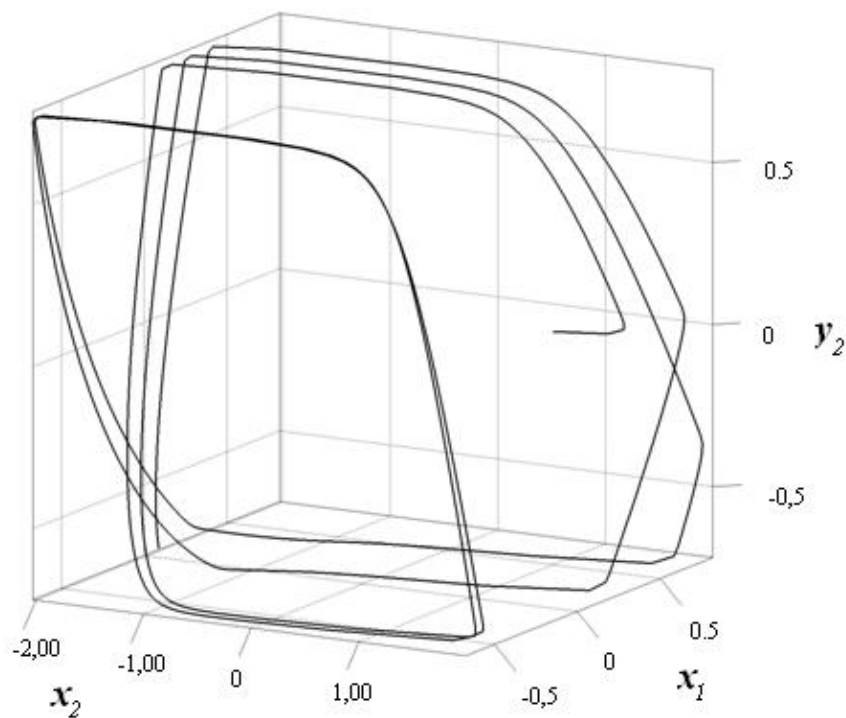


Рис. 4. Проекция траектории системы (2)-(5) на пространство (x_2, y_1, y_2) при $\varepsilon = 0,01; a_1 = 0,99, a_2 = 0,5$.

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).

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 and A.F. Huxley // Journal Physiol. – 1952. – Vol. 117. – P. 500–544.
- [3] FitzHugh, R. Threshold and plateaus in the Hodgkin-Huxley nerve equations // The Journal of General Physiology. – 1960. – Vol. 43. – P. 867–896.
- [4] FitzHugh, R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane / R. FitzHugh // Biophysical Journal. – 1961. – Vol. 1. – P. 123–200.
- [5] Nagumo, J. An active pulse transmission line simulating nerve axon / J. Nagumo, S. Arimoto, and S. Youshizawa // Proceedings of the IRE. – 1962. – Vol. 50. – P. 2061–2070.

- [6] Щепакина, Е.А. Интегральные поверхности со сменой устойчивости и траектории-утки / Е.А. Щепакина Е.А., В.А. Соболев // Известия РАН. Математика. Математическое моделирование. Информатика и управление. – 1997. – Т. 1, № 3. – С. 151–175.
- [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. – In: Springer Lecture Notes in Mathematics, Vol. 2114. – Cham: Springer International Publishing, 2014. – 212+XIII p.
- [9] Gol'dshtein, V.M. Relaxation self-oscillations in chemical kinetics: a model, condition for realization / V.M Gol'dshtein, V.A. Sobolev, and G.S. Yablonskii // Chemical Engn. Sci. – 1986. – Vol. 41, No. 11. – P. 2761-2766.
- [10] Babushok, V.I., Critical conditions for thermal explosion with reactant consumption / V.I Babushok, V.M Gol'dshtein, and V.A. Sobolev // Combust. Sci. and Tech. – 1990. – Vol. 70. – P. 81-89.
- [11] Соболев, В.А. Самовоспламенение запыленных сред / В.А. Соболев, Е.А. Щепакина // Физика горения и взрыва. – 1993. – № 3. – С. 133–136.
- [12] Schneider, K. A new type of traveling wave / K. Schneider, E. Shchepakina, and V. Sobolev // Mathematical Methods in the Applied Sciences. – 2003. – Vol. 26. – P. 1349–1361.
- [13] Sazhin, S.S. Order reduction of a non-Lipschitzian model of monodisperse spray ignition / S.S. Sazhin, E. Shchepakina, and V. Sobolev // Mathematical and Computer Modelling. – 2010. – Vol. 52, No. 3-4. – P. 529–537.
- [14] Марушкина, Е.А. Асимметричное взаимодействие пары осцилляторов типа ФитцХью-Нагумо // Моделирование и анализ информационных систем. – 2014. – Т. 21, № 1. – С. 115–120.