

УДК 51-76

Динамическое поведение для группы биологических нейронов ФитцХью-Нагумо

Федоров Е. Г., Попов И. Ю.

Университет ИТМО

Аннотация: В настоящей работе рассмотрено связанное и ориентированное кольцо нейронов. Для такой конфигурации изучается зависимость динамики системы от задержки при передаче импульса между нейронами и от количества нейронов в кольце. Для описания нейрона используется модель ФитцХью-Нагумо как модель, способная описать основные особенности биологического нейрона и при этом достаточная простая вычислительно. Полученные результаты проверены численно. В заключении показано, что прямолинейной зависимости периода прохождения импульса по кольцу от количества нейронов в кольце нет. Также получены критерии для определения локальных бифуркаций.

Ключевые слова: система ФитцХью-Нагумо, задержка связи, нейронные сети, устойчивость, бифуркации Хопфа.

1. Введение

Временная задержка может сильно повлиять на сеть нейронов и существенно расширить область возможных поведений сети. По этой причине активно исследуются модели сетей, где связь между нейронами происходит с запаздыванием. Работы, посвященные сети связанных нейронов с идентичной задержкой, приведены в [1, 2]. Работы по различному времени запаздывания при передаче освещены в [3–6]. Чаще всего в таких исследованиях рассматривается пара связанных нейронов.

В данной работе изучено влияние задержки при передаче импульса между связанными нейронами на динамику системы нейронов в целом. Для описания одного нейрона использована модель ФитцХью-Нагумо. Система в целом представляет собой ориентированное кольцо из связанных друг за другом нейронов. При этом любая связь между нейронами будет рассматриваться с постоянной задержкой. Основной целью является определение типа поведения в зависимости от времени задержки, а также проверка гипотезы об отсутствии прямой зависимости между количеством нейронов и периодом собственных колебаний импульса в системе. Для этого в первой части работы проведен анализ состояний равновесия и их устойчивости. Во второй части работы полученные результаты проверены численно.

2. Сеть нейронов

Будем рассматривать группу нейронов, где у каждого нейрона могут быть однонаправленные связи с другими нейронами. Аксон нейрона можно назвать его выходом, а для другого нейрона он будет входом (через связку синапсов и дендритов). Для описания одного нейрона будем использовать модель ФитцХью-Нагумо [7, 8]:

$$\begin{cases} \dot{u} = -au + (a + 1)u^2 - u^3 - v + I \\ \dot{v} = bu - \gamma v \end{cases} \quad (1)$$

где $u(t)$ соответствует потенциалу нейрона в момент времени t ; $v(t)$ – функция внутреннего состояния в момент времени t ; a, b, γ – положительные постоянные параметры нейрона; I – внешний ток к нейрону.

В качестве внешнего тока I для нейрона будем рассматривать суммарное воздействие других нейронов, а выходом будет значение потенциала нейрона с задержкой τ (задержка на передачу импульса через аксон). При этом воздействие между нейронами будет сигмоидальным (то есть не зависит от постсинаптического нейрона). Таким образом модель i -ого нейрона будет следующей:

$$\begin{cases} \dot{u}_i = -au_i + (a+1)u_i^2 - u_i^3 - v_i + \sum_{j=1, j \neq i}^n c \tanh(u_j^\tau) \\ \dot{v}_i = bu_i - \gamma v_i \end{cases} \quad (2)$$

2.1. Кольцо из связанных нейронов

В этом разделе рассмотрим конкретную сеть нейронов в виде ориентированного кольца. Входом нейрона i будет выход нейрона $i-1$ ($i \geq 2$), а входом нейрона 1 будет выход нейрона n . При этом все нейроны являются идентичными по своим параметрам. Схематическое изображение рассматриваемой сети приведено на рис. 1.

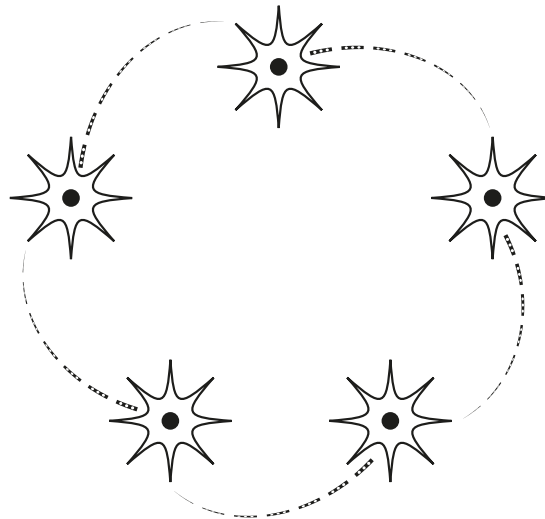


Рис. 1. Схематическое изображение ориентированного кольца связанных нейронов

Запишем модель рассматриваемой сети нейронов:

$$\begin{cases} \dot{u}_1 = -au_1 + (a+1)u_1^2 - u_1^3 - v_1 + c \tanh(u_n^\tau) \\ \dot{v}_1 = bu_1 - \gamma v_1 \\ \dot{u}_2 = -au_2 + (a+1)u_2^2 - u_2^3 - v_2 + c \tanh(u_1^\tau) \\ \dot{v}_2 = bu_2 - \gamma v_2 \\ \dots \\ \dot{u}_n = -au_n + (a+1)u_n^2 - u_n^3 - v_n + c \tanh(u_{n-1}^\tau) \\ \dot{v}_n = bu_n - \gamma v_n \end{cases} \quad (3)$$

где $u_i(t)$ соответствует потенциалу i -ого нейрона в момент времени t , а $v_i(t)$ – функция внутреннего состояния в момент времени t , a, b, γ – положительные постоянные параметры нейронов, c – положительная постоянная, сила связи, $u_i^\tau(t) = u_i(t - \tau)$, $i = 1, 2, \dots, n$.

2.1.1. Найдем состояния равновесия

Для поиска состояний равновесия системы необходимо решить:

$$\begin{cases} 0 = -au_1 + (a+1)u_1^2 - u_1^3 - v_1 + c \tanh(u_2) \\ 0 = bu_1 - \gamma v_1 \\ 0 = -au_2 + (a+1)u_2^2 - u_2^3 - v_2 + c \tanh(u_1) \\ 0 = bu_2 - \gamma v_2 \\ \dots \\ 0 = -au_n + (a+1)u_n^2 - u_n^3 - v_n + c \tanh(u_{n-1}) \\ 0 = bu_n - \gamma v_n \end{cases} \quad (4)$$

$$\begin{cases} v_i = \frac{b}{\gamma} u_i, \quad i \in [1 \dots n] \\ c \tanh(u_{i-1}) = u_i^3 - (a+1)u_i^2 + \left(a + \frac{b}{\gamma}\right) u_i, \quad i \in [2 \dots n] \\ c \tanh(u_n) = u_1^3 - (a+1)u_1^2 + \left(a + \frac{b}{\gamma}\right) u_1 \end{cases} \quad (5)$$

Часть уравнений в системе можно представить в виде:

$$\begin{cases} f(u_{i-1}) = g(u_i) \\ f(u_n) = g(u_1) \end{cases} \quad (6)$$

где $f(u) = c \tanh(u)$, $g(u) = u^3 - (a+1)u^2 + \left(a + \frac{b}{\gamma}\right) u$.

Пусть $\frac{b}{\gamma} \geq \frac{1}{3}(a^2 - a + 1)$. Такое предположение подходит под основные рассматриваемые параметры нейронов [2,9], где $a < 1$, а b приблизительно равно γ . Далее в этой секции везде будем считать, что предположение выполнено.

Предположение 1. В описанной системе состояния равновесия у нейронов совпадают, то есть $u_i = u_j, v_i = v_j, \forall i, j$.

Доказательство. Для доказательства покажем, что функция $g(x)$ будет возрастающей. Производная $g(x)$: $g'(u) = 3u^2 - 2(a+1)u + a + \frac{b}{\gamma}$. Тогда, если $\frac{b}{\gamma} \geq \frac{1}{3}(a^2 - a + 1)$, то $(a+1)^2 - 3\left(a + \frac{b}{\gamma}\right) \leq 0$, что совпадает с детерминантом $g(u)/2$. Значит, $g(u)$ – возрастающая функция (старший коэффициент положителен). Теперь для системы (6) функции $f(u)$ и $g(u)$ являются возрастающими, а значит, предположение, что какие-то два связанных нейрона имеют отличные значения потенциала состояния равновесия, приводит к противоречию. Таким образом, $u_i = u_j, \forall i, j$, следовательно и $v_i = v_j, \forall i, j$.

Доказательство завершено.

Теперь систему (5) можно привести к равносильной:

$$\begin{cases} v_i = \frac{b}{\gamma} u_i, \quad i \in [1 \dots n] \\ u_i = u_1, \quad i \in [2 \dots n] \\ c \tanh(u_1) = u_1^3 - (a+1)u_1^2 + \left(a + \frac{b}{\gamma}\right) u_1 \end{cases} \quad (7)$$

Поиск состояний равновесия свелся к поиску корней уравнения $c \tanh(u_1) = u_1^3 - (a+1)u_1^2 + \left(a + \frac{b}{\gamma}\right) u_1$. Заметим, что $u_1 = 0$ всегда является корнем. У правой части уравнения

есть всего одна точка перегиба и она расположена в правой полуоси координат. Теперь выделим несколько случаев:

1) $a + \frac{b}{\gamma} > c$, тогда у рассматриваемого уравнения нет отрицательных решений, а положительных может быть 0, 1 или 2 (с ростом c количество корней растет от 0 до 2, 1 корень при единственном критическом значении c).

2) $a + \frac{b}{\gamma} < c$, тогда у рассматриваемого уравнения есть только одно отрицательное и одно положительное решение.

2.1.2. Определим устойчивость состояний равновесия

Для определения устойчивости состояний равновесия рассматриваемой системы нейронов, линеаризуем систему в общем состоянии равновесия $u_i = u_1, v_i = v_1, i \in [2 \dots n]$. Для этого перепишем систему (3) в виде $\dot{U}(t) = AU(t) + BU(t - \tau)$, где $U(t) = (u_1(t), v_1(t), \dots, u_n(t), v_n(t))^T$:

$$A = \begin{pmatrix} -\alpha & -1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ b & -\gamma & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & -\alpha & -1 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b & -\gamma & \dots & 0 & 0 \\ & & & \dots & & & \\ & & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & -\alpha & -1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & b & -\gamma \end{pmatrix}, \quad B = \begin{pmatrix} 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & c' & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 \\ c' & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 \\ & & & \dots & & & \\ 0 & 0 & \dots & c' & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad (8)$$

где $\alpha = 3u_1^2 - 2u_1(a + 1) + a, c' = \frac{c}{\text{ch}^2(u_1)}$.

Далее найдем решения характеристического уравнения $\det(A - \lambda I + Be^{-\lambda\tau}) = 0$ для определения устойчивости:

$$\begin{vmatrix} -\alpha - \lambda & -1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & c'e^{-\lambda\tau} & 0 \\ b & -\gamma - \lambda & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 \\ c'e^{-\lambda\tau} & 0 & -\alpha - \lambda & -1 & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & b & -\gamma - \lambda & \dots & 0 & 0 & 0 & 0 \\ & & & \dots & & & & & \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & c'e^{-\lambda\tau} & 0 & -\alpha - \lambda & -1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & b & -\gamma - \lambda \end{vmatrix} = 0. \quad (9)$$

Чтобы найти определитель распишем его по верхней строке. Первые два элемента сведут задачу к аналогичной с меньшей размерностью и эта часть определителя равна $((-\alpha - \lambda)(-\gamma - \lambda) + b)^n$. Третий элемент в верхней строке однозначно задает набор элементов в матрице и часть соответствующая ему равна $-(c'e^{-\lambda\tau}(-\gamma - \lambda))^n$. В итоге:

$$((-\alpha - \lambda)(-\gamma - \lambda) + b)^n - \left(c'e^{-\lambda\tau}(-\gamma - \lambda)\right)^n = 0, \quad (10)$$

$$(\alpha + \lambda)(\gamma + \lambda) + b = c'e^{-\lambda\tau + \frac{2\pi k}{n}i}(\gamma + \lambda), \quad k \in [0 \dots n - 1]. \quad (11)$$

Для определения устойчивости в системе при отсутствии задержки возьмем $\tau = 0$. Тогда:

$$\lambda^2 + \lambda(\alpha + \gamma - c'e^{\frac{2\pi k}{n}i}) + \alpha\gamma + b - c'\gamma e^{\frac{2\pi k}{n}i} = 0, \quad k \in [0 \dots n - 1]. \quad (12)$$

Для четного нечетного n эти уравнения можно разбить на пары $(k; -k)$ и останется одно уравнение для $k = 0$. Для четного n эти уравнения можно разбить на пары $(k; -k)$ и останется два уравнения для $k = 0$ и $k = \frac{n}{2}$. Далее определим устойчивость выделенных групп.

Для $k = 0$:

$$\lambda^2 + \lambda(\alpha + \gamma - c') + \alpha\gamma + b - c'\gamma = 0, \quad (13)$$

Эта пара корней будет устойчива тогда и только тогда, когда:

$$\begin{cases} \alpha + \gamma - c' > 0 \\ \alpha + \frac{b}{\gamma} - c' > 0 \end{cases}. \quad (14)$$

то есть $\alpha + \min\left(\gamma, \frac{b}{\gamma}\right) > c'$. А для нулевого состояния равновесия:

$$a + \min\left(\gamma, \frac{b}{\gamma}\right) > c. \quad (15)$$

Для $k = \frac{n}{2}$ ($n : 2$):

$$\lambda^2 + \lambda(\alpha + \gamma + c') + \alpha\gamma + b + c'\gamma = 0, \quad (16)$$

Эта пара корней будет устойчива тогда и только тогда, когда:

$$\begin{cases} \alpha + \gamma + c' > 0 \\ \alpha + \frac{b}{\gamma} + c' > 0 \end{cases}. \quad (17)$$

то есть $\alpha + \min\left(\gamma, \frac{b}{\gamma}\right) > -c'$. Для нулевого состояния равновесия это условие автоматически выполнено, так как $c > 0$.

Для пары $(k; -k)$ ($k \neq 0, k \neq \frac{n}{2}$):

$$\begin{aligned} & \left(\lambda^2 + \lambda(\alpha + \gamma - c'e^{-\frac{2\pi k}{n}i}) + \alpha\gamma + b - c'\gamma e^{-\frac{2\pi k}{n}i}\right) \cdot \\ & \left(\lambda^2 + \lambda(\alpha + \gamma - c'e^{\frac{2\pi k}{n}i}) + \alpha\gamma + b - c'\gamma e^{\frac{2\pi k}{n}i}\right) = 0, \end{aligned} \quad (18)$$

$$\begin{aligned} & (\lambda^2 + \lambda(\alpha + \gamma) + \alpha\gamma + b)^2 - 2(\lambda^2 + \lambda(\alpha + \gamma) + \alpha\gamma + b)c'(\gamma + \lambda)\cos\frac{2\pi k}{n} + \\ & c'^2(\gamma + \lambda)^2 = 0, \end{aligned} \quad (19)$$

$$\begin{aligned} \lambda^4 + 2(\alpha + \gamma - c' \cos \frac{2\pi k}{n}) \lambda^3 + ((\alpha + \gamma)^2 + 2(\alpha\gamma + b) - 2(\alpha + 2\gamma)c' \cos \frac{2\pi k}{n} + c'^2) \lambda^2 + \\ 2((\alpha + \gamma)(\alpha\gamma + b) - (\alpha + \gamma)c'\gamma \cos \frac{2\pi k}{n} - (\alpha\gamma + b)c' \cos \frac{2\pi k}{n} + c'^2\gamma) \lambda + \\ (\alpha\gamma + b)^2 - 2(\alpha\gamma + b)c'\gamma \cos \frac{2\pi k}{n} + c'^2\gamma^2 = 0, \end{aligned} \quad (20)$$

Получено уравнение 4-ой степени с вещественными коэффициентами, его устойчивость может быть проверена по критерию Гурвица или Михайлова.

Теперь найдем кандидатов в бифуркацию от устойчивого равновесия к неустойчивому или наоборот (когда есть чисто мнимое собственное значение). Для этого возьмем $\lambda = i\omega$:

$$(\alpha + i\omega)(\gamma + i\omega) + b = c' e^{-i\omega\tau + \frac{2\pi k}{n}i} (\gamma + i\omega), \quad (21)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \alpha\gamma - \omega^2 + b + i\omega(\alpha + \gamma) = c'(\gamma \cos \tau' + \omega \sin \tau' + i(\omega \cos \tau' - \gamma \sin \tau')) \\ \tau' = \omega\tau - \frac{2\pi k}{n} \end{array} \right. , \quad (22)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \alpha\gamma - \omega^2 + b = c'(\gamma \cos \tau' + \omega \sin \tau') \\ \omega(\alpha + \gamma) = c'(\omega \cos \tau' - \gamma \sin \tau') \\ \tau' = \omega\tau - \frac{2\pi k}{n} \end{array} \right. , \quad (23)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} c'(\omega^2 + \gamma^2) \cos \tau' = \alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma \\ c'(\omega^2 + \gamma^2) \sin \tau' = -\omega(\omega^2 + \gamma^2) + b\omega \\ \tau' = \omega\tau - \frac{2\pi k}{n} \end{array} \right. , \quad (24)$$

пусть $\tau' \neq \frac{\pi}{2} + \pi k, k \in \mathbb{Z}$, тогда:

$$\left\{ \begin{array}{l} \operatorname{tg}(\omega\tau - \frac{2\pi k}{n}) = \frac{-\omega(\omega^2 + \gamma^2) + b\omega}{\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma} \\ \operatorname{sign}(\cos(\omega\tau - \frac{2\pi k}{n})) = \operatorname{sign}(\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma) \\ c'^2(\omega^2 + \gamma^2)^2 = (\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma)^2 + (-\omega(\omega^2 + \gamma^2) + b\omega)^2 \end{array} \right. , \quad (25)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \operatorname{tg}(\omega\tau - \frac{2\pi k}{n}) = \frac{-\omega(\omega^2 + \gamma^2) + b\omega}{\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma} \\ \operatorname{sign}(\cos(\omega\tau - \frac{2\pi k}{n})) = \operatorname{sign}(\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma) \\ c'^2(\omega^2 + \gamma^2) = \alpha^2(\omega^2 + \gamma^2) + 2b\alpha\gamma + b^2 + \omega^2(\omega^2 + \gamma^2) - 2b\omega^2 \end{array} \right. , \quad (26)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \operatorname{tg}(\omega\tau - \frac{2\pi k}{n}) = \frac{-\omega(\omega^2 + \gamma^2) + b\omega}{\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma} \\ \operatorname{sign}(\cos(\omega\tau - \frac{2\pi k}{n})) = \operatorname{sign}(\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma) \\ \omega^4 + (\alpha^2 + \gamma^2 - c'^2 - 2b)\omega^2 + \alpha^2\gamma^2 + 2b\alpha\gamma + b^2 - c'^2\gamma^2 = 0 \end{array} \right. . \quad (27)$$

Таким образом, у системы может быть 0, 1 или 2 серии решений.

При условии $\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma > 0$ (что всегда верно для нулевого состояния равновесия) получаем (если условие неверно, то серию для τ' необходимо сместить на π):

$$\begin{cases} \omega = \left(\frac{1}{2} \left(-(\alpha^2 + \gamma^2 - c'^2 - 2b) \pm \sqrt{(\alpha^2 - \gamma^2 - c'^2)^2 - 4b((\alpha + \gamma)^2 - c'^2)} \right) \right)^{\frac{1}{2}} \\ \tau = \frac{1}{\omega} \arctg \left(\frac{-\omega(\omega^2 + \gamma^2) + b\omega}{\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma} \right) + \frac{2\pi m}{\omega} + \frac{2\pi k}{n\omega}, \quad k, m \in \mathbb{Z} \end{cases} \quad (28)$$

$$\begin{cases} \omega = \left(\frac{1}{2} \left(-(\alpha^2 + \gamma^2 - c'^2 - 2b) \pm \sqrt{(\alpha^2 - \gamma^2 - c'^2)^2 - 4b((\alpha + \gamma)^2 - c'^2)} \right) \right)^{\frac{1}{2}} \\ \tau = \frac{1}{\omega} \arctg \left(\frac{-\omega(\omega^2 + \gamma^2) + b\omega}{\alpha(\omega^2 + \gamma^2) + b\gamma} \right) + \frac{2\pi k}{n\omega}, \quad k \in \mathbb{Z} \end{cases} \quad (29)$$

Далее определим условия наличия кандидатов в локальную бифуркацию, т. е. условия, при которых у (27) существует вещественный корень или положительный для ω^2 :

1. Если $c' > |\alpha + \frac{b}{\gamma}|$, в при $\omega = 0$ (27) отрицательно, следовательно, относительно ω^2 есть ровно одно положительное решение.

2. Если $c' < |\alpha + \frac{b}{\gamma}|$, (27) будет положительно в 0, тогда необходимо и достаточно, чтобы корни были (дискриминант положителен) и коэффициент при ω^2 был отрицательным. То есть:

$$\begin{cases} (\alpha^2 + \gamma^2 - c'^2 - 2b)^2 - 4(\alpha^2\gamma^2 + 2b\alpha\gamma + b^2 - c'^2\gamma^2) > 0 \\ \alpha^2 + \gamma^2 - c'^2 - 2b < 0 \end{cases}, \quad (30)$$

$$\begin{cases} c'^4 - 2(\alpha^2 - \gamma^2 - 2b)c'^2 + \alpha^4 - 2\alpha^2\gamma^2 + \gamma^4 - 4\alpha^2b - 8\alpha b\gamma - 4b\gamma^2 > 0 \\ c'^2 > \alpha^2 + \gamma^2 - 2b \end{cases}, \quad (31)$$

При $2\alpha b\gamma + 2b\gamma^2 + b^2 < 0$, система равносильна $c'^2 > \alpha^2 + \gamma^2 - 2b$, а иначе:

$$\begin{cases} \left[\begin{array}{l} c'^2 < \alpha^2 - \gamma^2 - 2b - 2\sqrt{2\alpha b\gamma + 2b\gamma^2 + b^2} \\ c'^2 > \alpha^2 - \gamma^2 - 2b + 2\sqrt{2\alpha b\gamma + 2b\gamma^2 + b^2} \end{array} \right], \quad (32) \\ c'^2 > \alpha^2 + \gamma^2 - 2b \end{cases}$$

$$c'^2 > \alpha^2 - \gamma^2 - 2b + 2\sqrt{2\alpha b\gamma + 2b\gamma^2 + b^2}. \quad (33)$$

Далее необходимо определить для каждого кандидата в бифуркацию его влияние на устойчивость (увеличивает или уменьшает количество собственных чисел с положительной вещественной частью). Пусть τ_0 – кандидат в бифуркацию, ему соответствуют $\omega_0, \lambda_0 = i\omega_0$. Определим знак выражения $\frac{\partial \Re(\lambda)}{\partial \tau} \Big|_{\tau=\tau_0}$, где $\Re(x)$ – вещественная часть числа x , D – характеристическое уравнение (10):

$$\frac{\partial \Re(\lambda)}{\partial \tau} \Big|_{\tau=\tau_0} = -\Re \left(\frac{\partial D}{\partial \tau} / \frac{\partial D}{\partial \lambda} \right) \Big|_{\tau=\tau_0} = -\Re \left(\frac{n(c'e^{-\lambda_0\tau_0}(\gamma + \lambda_0))^n \lambda_0}{d_1} \right), \quad (34)$$

где

$$d_1 = n((\alpha + \lambda_0)(\gamma + \lambda_0) + b)^{n-1}(\gamma + \alpha + 2\lambda_0) - n c'^n e^{-n\lambda_0\tau_0} (\gamma + \lambda_0)^{n-1} (-\tau_0(\gamma + \lambda_0) + 1). \quad (35)$$

Так как τ_0 и λ_0 удовлетворяют характеристическому уравнению, то

$$\left(c' e^{-\lambda_0\tau_0} (-\gamma - \lambda_0) \right)^n = ((-\alpha - \lambda_0)(-\gamma - \lambda_0) + b)^n, \quad (36)$$

тогда

$$\begin{aligned} \frac{\partial \Re(\lambda)}{\partial \tau} \Big|_{\tau=\tau_0} &= -\Re \left(\frac{((\alpha + \lambda_0)(\gamma + \lambda_0) + b)^n \lambda_0}{d_2} \right) = \\ &= -\Re \left(\frac{((\alpha + \lambda_0)(\gamma + \lambda_0) + b) \lambda_0 (\gamma + \lambda_0)}{d_3} \right), \end{aligned} \quad (37)$$

где

$$d_2 = ((\alpha + \lambda_0)(\gamma + \lambda_0) + b)^{n-1}(\gamma + \alpha + 2\lambda_0) - ((\alpha + \lambda_0)(\gamma + \lambda_0) + b)^n \left(-\tau_0 + \frac{1}{\gamma + \lambda_0} \right), \quad (38)$$

$$d_3 = \tau_0 \lambda_0^3 + (\alpha \tau_0 + 2\gamma \tau_0 + 1) \lambda_0^2 + (2\alpha \gamma \tau_0 + \gamma^2 \tau_0 + b \tau_0 + 2\gamma) \lambda_0 + \alpha \gamma^2 \tau_0 + b \gamma \tau_0 + \gamma^2 - b. \quad (39)$$

Домножим в (37) числитель и знаменатель на сопряженное к d_3 и домножим все выражение на квадрат модуля d_3 :

$$\text{sign} \left(\frac{\partial \Re(\lambda)}{\partial \tau} \Big|_{\tau=\tau_0} \right) = \text{sign} \left((\omega_0^2 + \gamma^2)^2 - (b^2 + 2\alpha b \gamma + 2b\gamma^2) \right). \quad (40)$$

Теперь видно, что условие увеличение/уменьшение количества корней с положительной вещественной частью не зависит от конкретного представителя серии τ , а является свойством всей серии или зависит только от ω . ω_0 является корнем (27):

$$\omega_0^4 + (\alpha^2 + \gamma^2 - c'^2 - 2b) \omega_0^2 + \alpha^2 \gamma^2 + 2b\alpha\gamma + b^2 - c'^2 \gamma^2 = 0, \quad (41)$$

в другом представлении:

$$(\omega_0^2 + \gamma^2)^2 + (\alpha^2 - c'^2 - \gamma^2 - 2b) (\omega_0^2 + \gamma^2) + b^2 + 2\alpha b \gamma + 2b\gamma^2 = 0. \quad (42)$$

Лемма 2. Пусть у $x^2 + ax + b = 0$ есть два вещественных корня x_1 и x_2 ($x_1 < x_2$) и $b > 0$, тогда $x_1^2 - b$ и $x_2^2 - b$ будут имеют различные знаки. И если $a > 0$, то $x_2^2 - b < 0$, а если $a < 0$, то $x_1^2 - b < 0$.

Пусть у $x^2 + ax + b = 0$ есть два вещественных корня x_1 и x_2 ($x_1 < x_2$) и $b < 0$, тогда $x_1^2 - b$ и $x_2^2 - b$ будут всегда положительны.

Подставим значения корней в $x^2 - b$:

$$\left(\frac{(-a \pm \sqrt{a^2 - 4b})}{2} \right)^2 - b = \frac{a^2 - 4b \mp a\sqrt{a^2 - 4b}}{2}, \quad (43)$$

тогда $\text{sign}(x^2 - b) = \text{sign}(\sqrt{a^2 - 4b} \mp a)$. Отсюда следуют утверждения леммы. ■

Как было получено ранее, если $|\alpha + \frac{b}{\gamma}| < c'$, т. е. одно решение (27) для ω (с точностью до знака). $|\alpha + \frac{b}{\gamma}| < c'$, значит, $\alpha < c'$, и следовательно $\alpha^2 - c'^2 - \gamma^2 - 2b < 0$. То есть среди двух корней (27) для ω^2 наш больше по модулю. Если же $|\alpha + \frac{b}{\gamma}| > c'$, то $\alpha^2 + \gamma^2 - c'^2 - 2b < 0$, следовательно и $\alpha^2 - \gamma^2 - c'^2 - 2b < 0$.

Применив лемму (2), выражение для $\text{sign}\left(\frac{\partial \Re(\lambda)}{\partial \tau}\bigg|_{\tau=\tau_0}\right)$, полученные выше для ω_0 неравенства и уравнение (пусть есть хотя бы одно решение для ω_0) получим, что $\text{sign}\left(\frac{\partial \Re(\lambda)}{\partial \tau}\bigg|_{\tau=\tau_0}\right) = -1$, тогда и только тогда, когда есть два корня (с точностью до знака) у ω и $b^2 + 2\alpha b\gamma + 2b\gamma^2 > 0$ для всех τ , соответствующих меньшему ω (большему периоду серии).

Тогда можно заключить, что:

1. Если $c > a + \frac{b}{\gamma}$, то есть три состояния равновесия ($u < 0, u = 0, u > 0$), при этом нулевое состояние равновесия будет неустойчивым для $\tau = 0$, и останется неустойчивым при увеличении τ (есть одна серия значений, меняющей количество корней с положительной вещественной частью, но она это количество только увеличивает).

2. Если $c < a + \frac{b}{\gamma}$, то есть либо одно состояние равновесия ($u = 0$), либо три ($u = 0, u > 0, u > 0$).

Для состояний равновесия получены следующие результаты:

1. Если $c' > \alpha + \gamma$ или $c' > \alpha + \frac{b}{\gamma}$, то состояние равновесия неустойчивое при $\tau = 0$. Если же $c' < \alpha + \gamma$ и $c' < \alpha + \frac{b}{\gamma}$, то оно асимптотически устойчивое.

2. Если $c' > |\alpha + \frac{b}{\gamma}|$, то (состояние равновесия неустойчивое при $\tau = 0$) состояние равновесия будет неустойчивым при любом τ (есть одна серия значений, увеличивающей количество корней с положительной вещественной частью).

3. Иначе, если $2\alpha\gamma + 2\gamma^2 + b < 0$ и $c'^2 > \alpha^2 + \gamma^2 - 2b$, то есть две серии смены количества корней с положительной вещественной частью, обе из которых увеличивают это число. Если $2\alpha\gamma + 2\gamma^2 + b > 0$ и $c'^2 > \alpha^2 - \gamma^2 - 2b + 2\sqrt{2\alpha b\gamma + 2b\gamma^2 + b^2}$, то есть две серии смены количества корней с положительной вещественной частью, одна из которых уменьшает число корней, другая увеличивает (та, что с меньшим периодом). Иначе серий смены нет, асимптотическая устойчивость состояния равновесия не зависит от τ .

Как частный случай, для нулевого состояния равновесия:

1. Если $c > a + \frac{b}{\gamma}$, то состояние равновесия будет неустойчивым при любом τ и есть еще два других состояния равновесия.

2. Если $a + \frac{b}{\gamma} > c > a + \gamma$, то состояние равновесия неустойчиво при $\tau = 0$ и есть две серии смены количества корней с положительной вещественной частью, одна из которых уменьшает число корней, другая увеличивает.

3. Если $c < a + \gamma$, то состояние равновесия асимптотически устойчиво при $\tau = 0$, при $c^2 < a^2 - \gamma^2 - 2b + 2\sqrt{2\alpha b\gamma + 2b\gamma^2 + b^2}$, таким оно останется при любом τ , иначе есть две серии смены количества корней с положительной вещественной частью, одна из которых уменьшает число корней, другая увеличивает.

В полученных результатах можно заметить, что количество и сами состояния равновесия не зависят от количества нейронов в кольце. Также и основные критерии для определения устойчивости серии кандидатов не зависят от количества нейронов. Зависит лишь период в этой серии: период равен $\frac{2\pi}{n\omega}$. Таким образом и прямая взаимосвязь между числом нейронов в кольце и периодом прохождения импульса не подтвердилась аналитически.

2.1.3. Численная проверка выводов

Введем несколько определений: последовательность первого рода – последовательность $\{\tau_k\}$ такая, что для характеристического уравнения (10) переход через значение этой после-

довательности ведет к увеличению на два количества корней с положительной вещественной частью. Аналогично введем последовательность второго рода – та, которая уменьшает на два количество корней с положительной вещественной частью.

Для получения численных решений системы использовался пакет Wolfram Mathematica и метод NDSolve. В качестве начальных значений брались нулевые функции и скачок в момент времени $t = 0$ для первого нейрона на 0.01. То есть $u_1(t|t < 0) = v_1(t|t \leq 0) = 0$, $u_1(0) = 0.01$, $u_i(t|t \leq 0) = v_i(t|t \leq 0) = 0$, $i \in [2, \dots, n]$.

Рассмотрим следующие значения параметров нейрона: $a = 0.15$, $b = \gamma = 0.02$, $c = 0.18$.

Значение $c = 0.18$ лежит между значением $c = 0.890512$, которое отделяет одно состояние равновесия от трех, и между $c = a + \gamma = 0.17$. Т. е. из полученных ранее результатов можно заключить, что вне зависимости от количества нейронов есть одно состояние равновесия ($u = 0$), которое неустойчиво при $\tau = 0$. Для этого состояния равновесия есть серия и первого, и второго рода.

Далее рассмотрим различное количество нейронов в кольце:

1) Кольцо из двух нейронов. Тогда две серии кандидатов – это $\tau_{1,k} \approx 1.70691 + 25.715009k$ второго рода, и $\tau_{2,k} \approx 14.431569 + 16.895513k$ первого рода. Тогда для этого единственного состояния равновесия получаем четыре бифуркации Хопфа: при $\tau \approx 1.70691$ – переход из неустойчивого равновесия в асимптотически устойчивое (рис. 2, 3), далее при $\tau \approx 14.431569$, $\tau \approx 27.42192$ и $\tau \approx 31.327082$ (рис. 4, 5).

2 нейрона в кольце

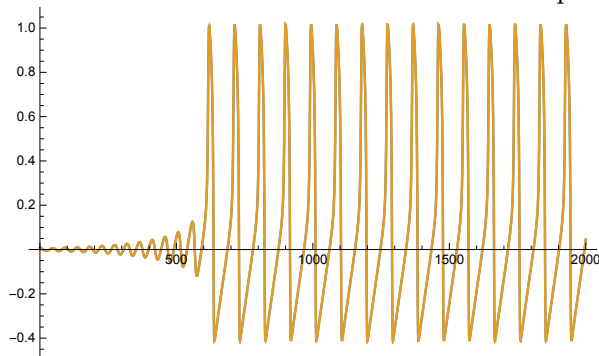


Рис. 2. $\tau = 0$

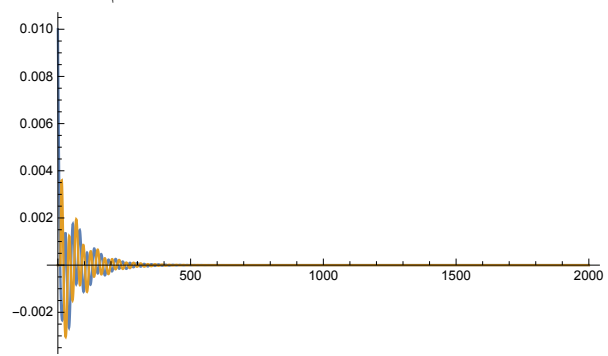


Рис. 3. $\tau = 10$

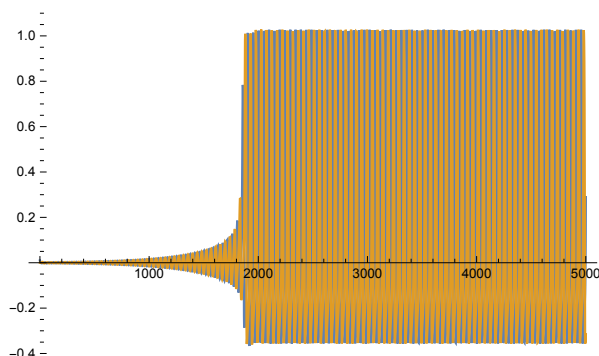


Рис. 4. $\tau = 20$

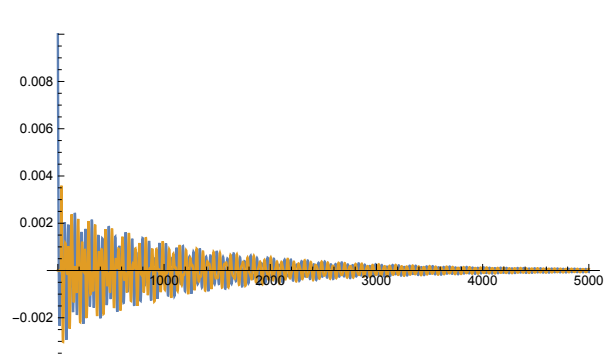


Рис. 5. $\tau = 29$

2) Кольцо из трех нейронов. Тогда две серии кандидатов – это $\tau_{1,k} \approx 1.70691 + 17.143339k$ второго рода, и $\tau_{2,k} \approx 8.799731 + 11.263675k$ первого рода. Тогда для этого единственного состояния равновесия получаем четыре бифуркации Хопфа: при $\tau \approx 1.70691$ – переход из неустойчивого равновесия в асимптотически устойчивое (рис. 6, 7), далее при $\tau \approx 8.799731$, $\tau \approx 18.850249$ и $\tau \approx 20.063406$ (рис. 8, 9).

3 нейрона в кольце

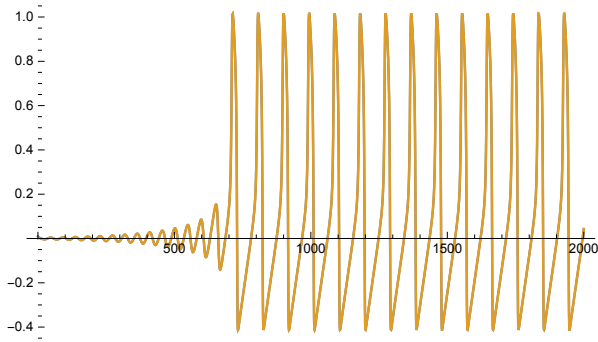


Рис. 6. $\tau = 0$

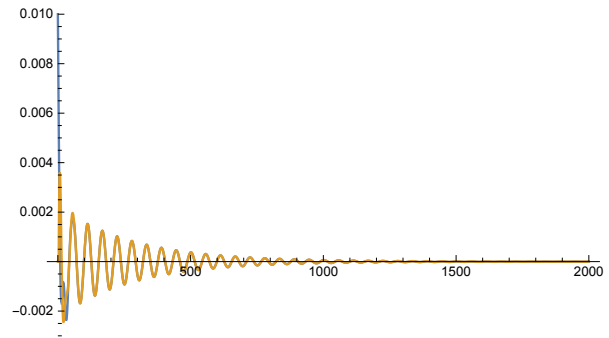


Рис. 7. $\tau = 3$

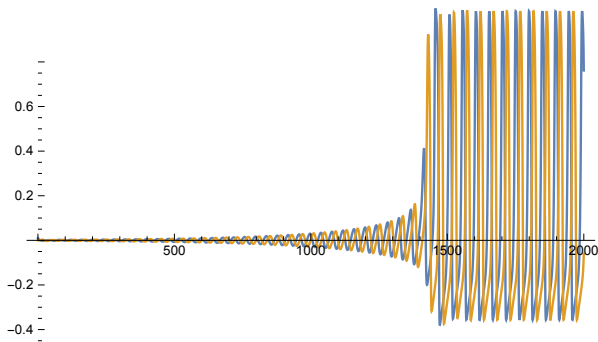


Рис. 8. $\tau = 12$

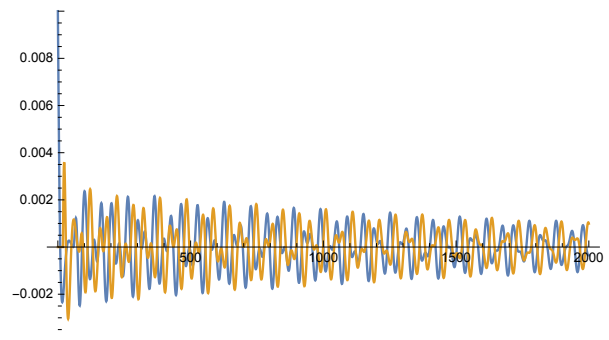


Рис. 9. $\tau = 19.3$

3) Кольцо из четырех нейронов. Тогда две серии кандидатов – это $\tau_{1,k} \approx 1.70691 + 12.857505k$ второго рода, и $\tau_{2,k} \approx 5.983812 + 8.447756k$ первого рода. Тогда для этого единственного состояния равновесия получаем две бифуркации Хопфа: при $\tau \approx 1.70691$ – переход из неустойчивого равновесия в асимптотически устойчивое (рис. 10, 11), далее при $\tau \approx 5.983812$ (рис. 12).

4 нейрона в кольце

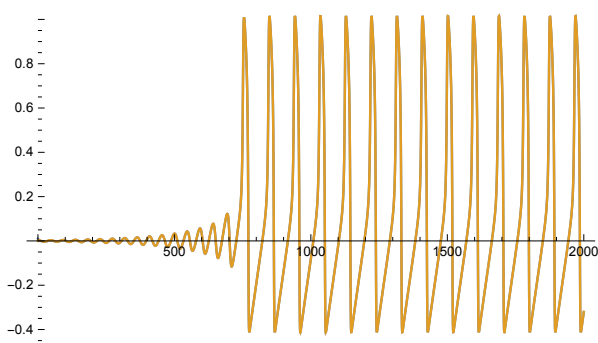


Рис. 10. $\tau = 0$

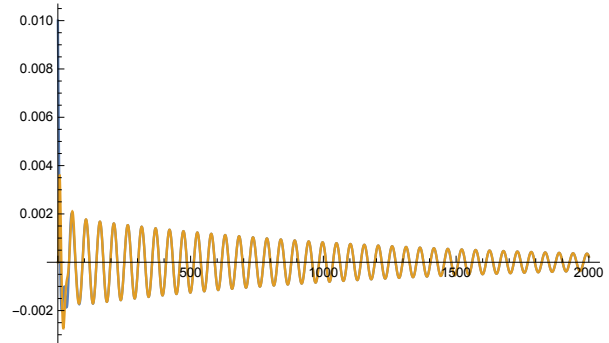


Рис. 11. $\tau = 2$

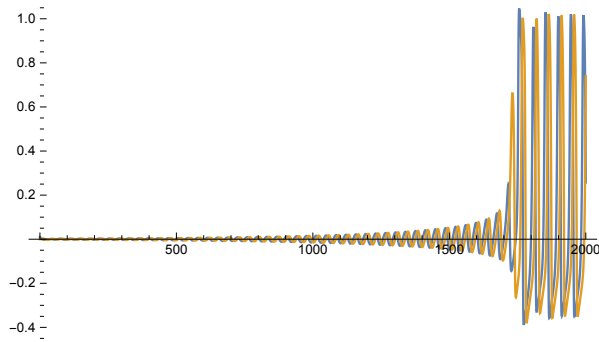


Рис. 12. $\tau = 7$

3. Заключение

В данной работе была рассмотрена система в виде ориентированного кольца из нейронов. Связь между двумя нейронами происходила с задержкой. Для описания поведения одного нейрона была использована модель ФитцХью-Нагумо и на ее основе построена итоговая модель для системы в виде кольца нейронов. Для этой системы определены состояния равновесия, получены критерии для определения устойчивости состояний равновесия и, как следствие, критерии наличия в системе периодических решений. Показано, что период собственных колебаний в кольце нейронов не имеет прямолинейной зависимости от количества нейронов в кольце. Затем все результаты проверены численно.

Определение динамического типа поведения для нелинейных систем является сложной и интересной задачей даже для описанной здесь модели. Но она является сильным упрощением реальной системы связанных биологических нейронов. В реальных системах проявляется множество эффектов, таких как различные параметры нейронов, зависимость параметров от времени, наличие шумов и отсутствие явно обособленных групп нейронов, т. е. система представляет из себя огромное количество нейронов с множеством непостоянных связей и различными параметрами. В связи с этим для реального применения результатов требуются еще теоретические и практические изыскания. Не смотря на это, результаты в виде критериев для определения типов поведения системы и способов управления поведением могут позволить детектировать нежелательные поведения, а затем избавляться от них. Также результаты могут позволить заранее предотвращать нежелательные поведения и повышать эффективность функционирования системы в целом. Поэтому продолжение исследований в данном направлении остается интересным и актуальным.

Литература

1. Schöll E., Hiller G., Hövel P., Dahlem M. Time-delayed feedback in neurosystems, *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 2009. Vol. 367, No. 1891. pp. 1079–1096.
2. Burić N., Todorović D. Dynamics of FitzHugh-Nagumo excitable systems with delayed coupling. *Physical Review E*, 2003. Vol. 67, No. 6. pp. 066222.
3. Song Z., Xu J., Zhen B. Multitype activity coexistence in an inertial two-neuron system with multiple delays. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2015. Vol. 25, No. 13. pp. 1530040.

4. Xu C., Zhang Q., Wu Y. Bifurcation analysis in a three-neuron artificial neural network model with distributed delays. *Neural Processing Letters*, 2016. Vol. 44, No. 2. pp. 343–373.
5. Karaoğlu E., Yılmaz E., Merdan H. Stability and bifurcation analysis of two-neuron network with discrete and distributed delays. *Neurocomputing*, 2016. Vol. 182. pp. 102–110.
6. Xu C. Local and global Hopf bifurcation analysis on simplified bidirectional associative memory neural networks with multiple delays. *Mathematics and Computers in Simulation*, 2018. Vol. 149. pp. 69–90.
7. FitzHugh R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophysical journal*, 1961. Vol. 1, No. 6. pp. 445–466.
8. Nagumo J., Arimoto S., Yoshizawa S. An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proceedings of the IRE*, 1962. Vol. 50, No. 10. pp. 2061–2070.
9. Burić N., Grozdanović I., Vasović N., Type I vs. type II excitable systems with delayed coupling, *Chaos. Solitons and Fractals*, 2005. Vol. 23, No. 5. pp. 1221–1233.

MSC2020 37M05

Dynamic behavior for a group of biological neurons FitzHugh-Nagumo

E. G. Fedorov, I. Y. Popov

ITMO University

Abstract: In this paper, a connected and oriented ring of neurons will be considered. For such a configuration, the dependence of the dynamics of the system on the delay in impulse transmission between neurons and on the number of neurons in the ring is studied. To describe a neuron, the FitzHugh-Nagumo model is used, as a model capable of describing the main features of a biological neuron and, at the same time, is computationally relatively simple. The results obtained are verified numerically. As a result, it was shown that there is no rectilinear dependence of the period of passage of the pulse along the ring on the number of neurons in the ring. Criteria for determining local bifurcations are also obtained.

Keywords: FitzHugh-Nagumo system, time delay, neural networks, stability, Hopf bifurcations.

References

1. E. Schöll, G. Hiller, P. Hövel and M. Dahlem, Time-delayed feedback in neurosystems, *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 2009. Vol. 367, No. 1891. pp. 1079–1096.
2. N. Burić and D. Todorović, Dynamics of FitzHugh-Nagumo excitable systems with delayed coupling, *Physical Review E*, 2003. Vol. 67, No. 6. p. 066222.
3. Z. Song, J. Xu and B. Zhen, Multitype activity coexistence in an inertial two-neuron system with multiple delays, *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2015. Vol. 25, No. 13. p. 1530040.
4. C. Xu, Q. Zhang and Y. Wu, Bifurcation analysis in a three-neuron artificial neural network model with distributed delays, *Neural Processing Letters*, 2016. Vol. 44, No. 2. pp. 343–373.
5. E. Karaoğlu, E. Yılmaz and H. Merdan, Stability and bifurcation analysis of two-neuron network with discrete and distributed delays, *Neurocomputing*, 2016. Vol. 182. pp. 102–110.
6. C. Xu, Local and global Hopf bifurcation analysis on simplified bidirectional associative memory neural networks with multiple delays, *Mathematics and Computers in Simulation*, 2018. Vol. 149. pp. 69–90.
7. R. FitzHugh, Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane, *Biophysical journal*, 1961. Vol. 1, No. 6. pp. 445–466.
8. J. Nagumo, S. Arimoto and S. Yoshizawa, An active pulse transmission line simulating nerve axon, *Proceedings of the IRE*, 1962. Vol. 50, No. 10. pp. 2061–2070.
9. N. Burić, I. Grozdanović, and N. Vasović, Type I vs. type II excitable systems with delayed coupling, *Chaos, Solitons and Fractals*, 2005. Vol. 23, No. 5. pp. 1221–1233.