

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное автономное образовательное учреждение
высшего образования
**«Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет
им. Н.И. Лобачевского (ННГУ)»**

Институт информационных технологий, математики и механики

Кафедра: Теории управления и динамики систем

Направление подготовки: **«Прикладная математика и информатика»**

**ВЫПУСКНАЯ КВАЛИФИКАЦИОННАЯ РАБОТА
БАКАЛАВРА**

на тему:

**«Исследование влияния ингибиторной связи на
синхронизацию системы связанных элементов
ФитцХью—Нагумо»**

Выполнил:

студент группы 381903-2

Варварин Евгений Михайлович

Научный руководитель:

заведующий каф. ТУиДС, доктор

физико–математических наук, доцент

Осипов Григорий Владимирович

Нижний Новгород

2023

Содержание

1	Введение	3
2	Модель	3
2.1	Характеристики коллективного поведения - Параметры порядка	4
3	Взаимная синхронизация нейронов в зависимости от числа элементов	6
3.1	Четное число элементов	6
3.1.1	6 элементов	6
3.1.2	8 элементов	7
3.1.3	10 элементов	8
3.2	Нечетное число элементов	9
3.2.1	7 элементов	9
3.2.2	9 элементов	10
3.2.3	11 элементов	11
3.3	Состояния системы, не относящиеся к кластерной синхронизации . . .	13
3.3.1	Нестационарные структуры	13
3.3.2	Подавление активности некоторых нейронов	13
3.3.3	Деактивация нейронов	15
4	Выводы	16
5	Литература	18

1. Введение

В данной работе рассматривается ансамбль идентичных систем ФитцХью—Нагумо, связанных по принципу “каждый с каждым” одинаковой для всех элементов ингибиторной связью. Все элементы находятся в автоколебательном режиме. Прежде всего уделяется внимание изучению системы в зависимости от параметра связи, а также от количества элементов в системе. Данная система способна демонстрировать различные пространственно-временные структуры: глобальная синхронизация, кластерная синхронизация, solitary state, splay state, вымирание автоколебаний в части элементов или во всем ансамбле и другие.

2. Модель

В физиологии система ФитцХью—Нагумо используется в качестве концептуальной математической модели поведения возбудимой ткани (например, нейрона). Система ФитцХью—Нагумо можно рассматривать как упрощенную версию системы Ходжкина-Хаксли, которая довольно детально объясняет динамику активации и деактивации пульсирующего нейрона.

$$\begin{cases} \tau_1 \frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) - \frac{x_i^3(t)}{3} - y_i(t) - z_i^1(t)(x_i(t) - \nu^{inh}) - z_i^2(t)(x_i(t) - \nu^{ex}) + S_i \\ \frac{dy_i(t)}{dt} = x_i(t) - by_i(t) + a \\ \tau_2 \frac{dz_i^1(t)}{dt} = \sum_j (g_{ij}^{inh} F(x_j)) - z_i^1(t) \\ \tau_3 \frac{dz_i^2(t)}{dt} = \sum_j (g_{ij}^{ex} F(x_j)) - z_i^2(t) \end{cases}, \quad (1)$$

где x_i переменная, описывающая динамику мембранного потенциала, y_i - совокупность действия ионных токов. Третье и четвертое уравнения описывают взаимодействие между элементами в ансамбле. Переменная z_i^1 ответственна за синаптическую тормозную связь между нейронами, z_i^2 - за синаптическую возбуждающую связь между нейронами. S_i параметры в модели, отвечающие внешним стимулам, прикладываемым к нейронам, ν^{inh} и ν^{ex} - потенциалы реверсии тормозных и возбуждающих синапсов. g^{inh} , g^{ex} матрицы коэффициентов, определяющих силу и топологию тормозных и возбуждающих связей в нейронной сети. $F(x_i)$ функция Хэвисайда.

В данном исследовании мы рассматривали только воздействие тормозящей связи (т.е. приняли $z_i^2(t) = 0$), следовательно, система примет вид:

$$\begin{cases} \tau_1 \frac{dx_i(t)}{dt} = x_i(t) - \frac{x_i^3(t)}{3} - y_i(t) - z_i^1(t)(x_i(t) - \nu^{inh}) + S_i \\ \frac{dy_i(t)}{dt} = x_i(t) - by_i(t) + a \\ \tau_2 \frac{dz_i^1(t)}{dt} = \sum_j (g_{ij}^{inh} F(x_j)) - z_i^1 \end{cases} \quad (2)$$

Все элементы воздействуют друг на друга с одинаковой силой, равной значению параметра G_{inh} - основного изучаемого параметра в наших исследованиях.

Значения параметров, неизменных во всех численных экспериментах были следующими: $a = 0.7$, $b = 0.8$, $\tau_1 = 0.08$, $\tau_2 = 3.1$, $\tau_3 = 1.15$, $\nu^{inh} = -1.5$ и $\nu^{ex} = +1.5$

Значение параметра $S = 0.45$ - при отсутствии связей все нейроны находятся в автоколебательном режиме.

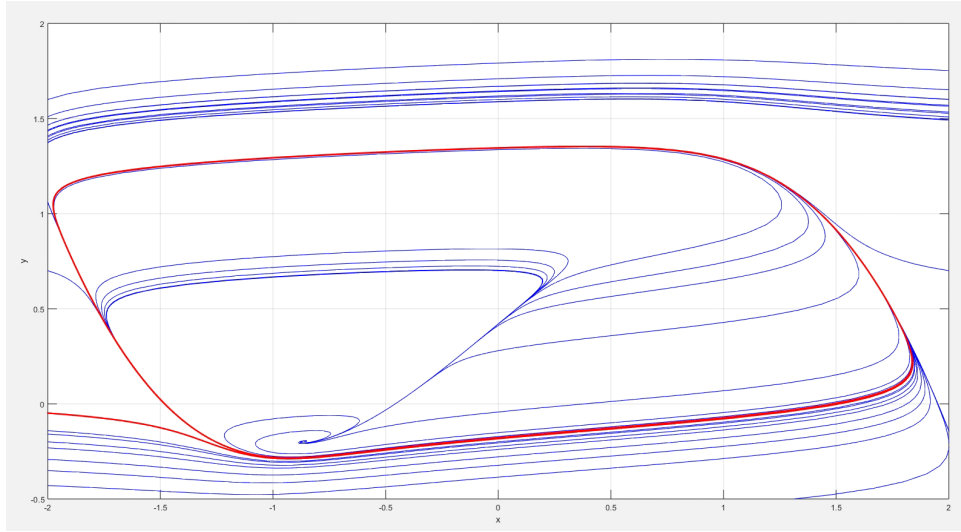


Рис. 1: Фазовый портрет для одного элемента системы ФитцХью-Нагумо.

2.1. Характеристики коллективного поведения - Параметры порядка

Для оценки взаимной синхронизации нейронов в исследовании использовались первый и второй параметры порядка R_1 и R_2 . Вычисляются они следующим образом:

$$R_1 = \frac{1}{N} \left| 1 + \sum_{j=2}^N e^{i2\pi \frac{\Delta t_j}{T}} \right|, R_2 = \frac{1}{N} \left| 1 + \sum_{j=2}^N e^{i4\pi \frac{\Delta t_j}{T}} \right| \quad (3)$$

где i - мнимая единица, T - период, Δt_j - разница между k -м максимумом первого нейрона и j -го, N - число нейронов.

В данной работе параметры порядка используются в основном для классификации режимов, а также для понимания завершения переходного процесса в конкретном эксперименте.

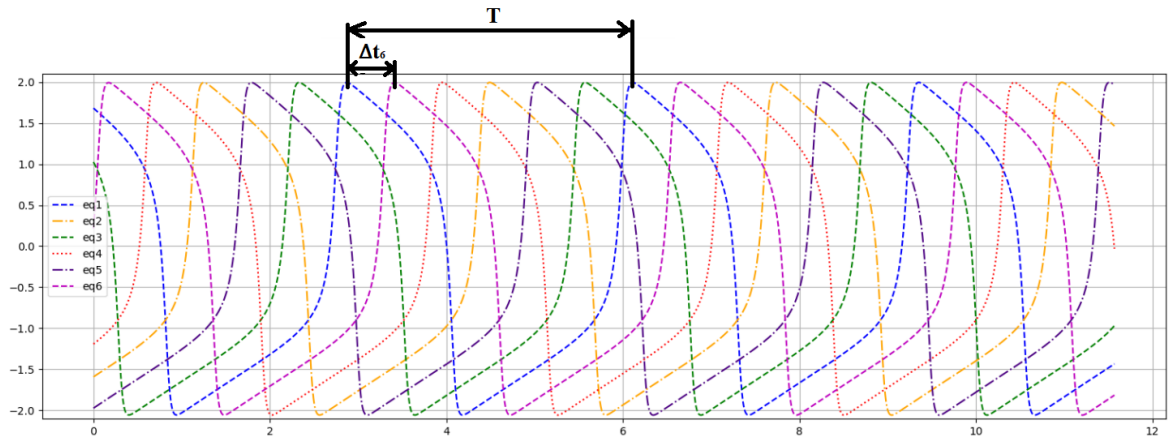


Рис. 2: Графическое пояснение для периода T и для Δt_j .

Введя период, мы можем ввести в рассмотрение и фазу для j -го нейрона на k -м максимуме:

$$\varphi_j = 2\pi \frac{\Delta t_j}{T} \quad (4)$$

Также теперь мы можем изобразить взаимное расположение фаз на k -м максимуме на единичной окружности:

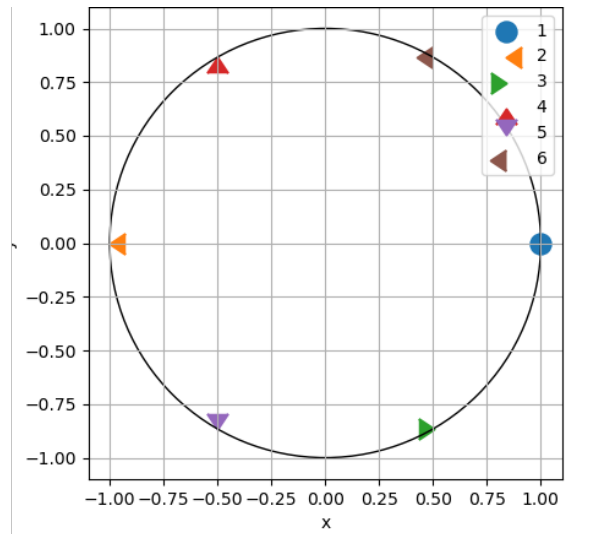


Рис. 3: Пример графика фаз k -го максимума на единичной окружности.

3. Взаимная синхронизация нейронов в зависимости от числа элементов

В зависимости числа элементов, от значения параметра связи G_{inh} , а также от начальных условий система может показывать различную динамику. При одном значении силы связи и одинаковом числе элементов, система показывает различные режимы синхронизации, то есть в системе присутствует мультистабильность на большей части исследуемой прямой значений параметра.

3.1. Четное число элементов

Проведя протяжку по параметру при числе элементов 6, 8 и 10, получим следующие результаты:

3.1.1. 6 элементов

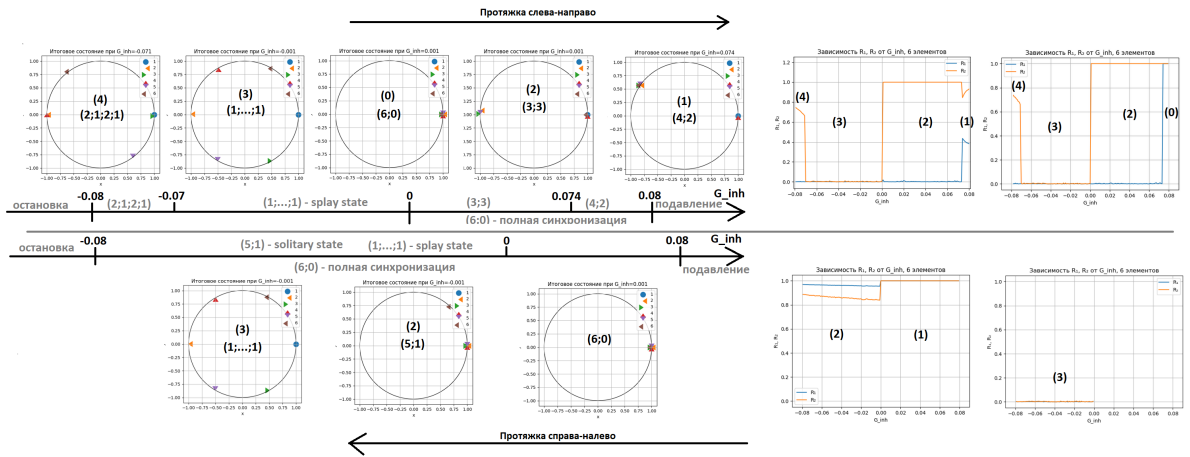


Рис. 4: Итоговое распределение режимов на прямой параметров G_{inh} для 6 элементов. В левой части показана прямая параметра G_{inh} и полученные режимы при протяжке слева-направо (верхняя половина) и справа-налево (нижняя половина). Под и над прямыми изображены примеры полученных режимов на единичной окружности. Справа - графики зависимости параметров порядка R_1 и R_2 для полученных режимов.

Полученные режимы:

1. Синфазный режим (режим полной синхронизации);
2. Противофазный режим (3;3);
3. Режим (2;1;2;1);
4. Режим (4;2);
5. Режим splay state (1;...;1) - все фазы равномерно распределились на единичной окружности;
6. Режим solitary state (5;1) или уединенное состояние;
7. Подавление некоторых нейронов;
8. Деактивация всех нейронов;

3.1.2. 8 элементов

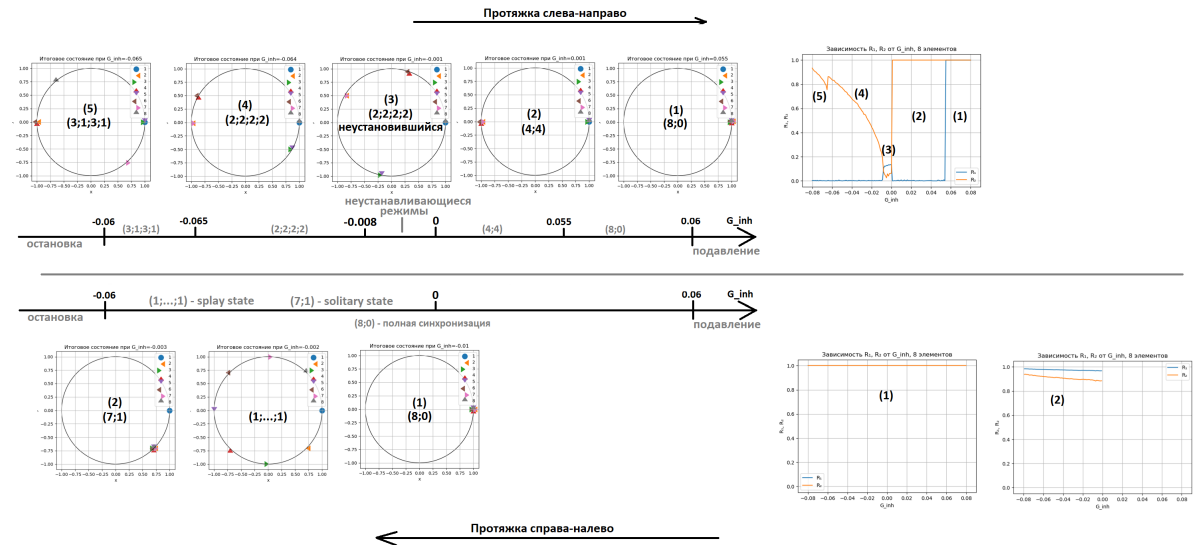


Рис. 5: Итоговое распределение режимов на прямой параметров G_{inh} для 8 элементов.

Полученные режимы:

1. Синфазный режим (режим полной синхронизации);
2. Противофазный режим (4;4);
3. Режим (3;1;3;1);
4. Режим (2;2;2;2);
5. Режим splay state;
6. Нестационарные режимы;
7. Режим solitary state;
8. Подавление некоторых нейронов;
9. Деактивация всех нейронов;

3.1.3. 10 элементов

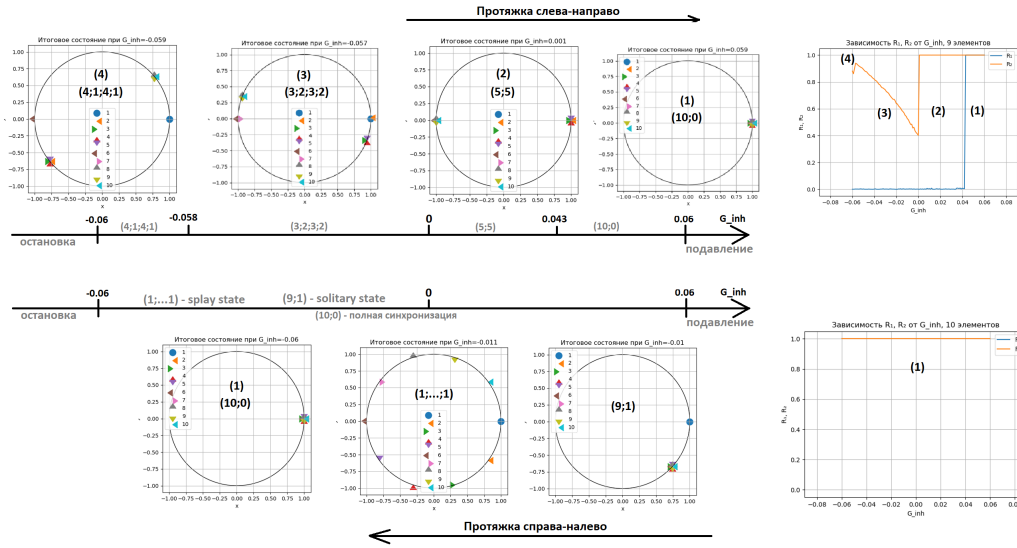


Рис. 6: Итоговое распределение режимов на прямой параметров G_{inh} для 10 элементов.

Полученные режимы:

1. Синфазный режим (режим полной синхронизации);
2. Противофазный режим $(5;5)$;
3. Режим $(4;1;4;1)$;
4. Режим $(2;2;2;2)$;
5. Режим splay state;
6. Режим solitary state;
7. Подавление некоторых нейронов;
8. Деактивация всех нейронов;

Можно заметить что при четном числе элементов режимы, которые были для 6 элементов, сохраняются, поэтому можно предположить, что и для любого другого четного числа нейронов $N = 2k$ будут сохраняться режимы:

1. Режим полной синхронизации;
2. Противофазный режим $(\frac{N}{2}; \frac{N}{2})$;
3. Режим $(\frac{N}{2} - 1; 1; \frac{N}{2} - 1; 1)$;
4. Режим $(\frac{N}{2} - 2; 2; \frac{N}{2} - 2; 2)$;
5. Режим splay state $(1; \dots; 1)$;
6. Режим solitary state;
7. Подавление некоторых нейронов;
8. Деактивация всех нейронов;

3.2. Нечетное число элементов

Теперь рассмотрим как ведет себя система при 7, 9 и 11 элементах.

3.2.1. 7 элементов

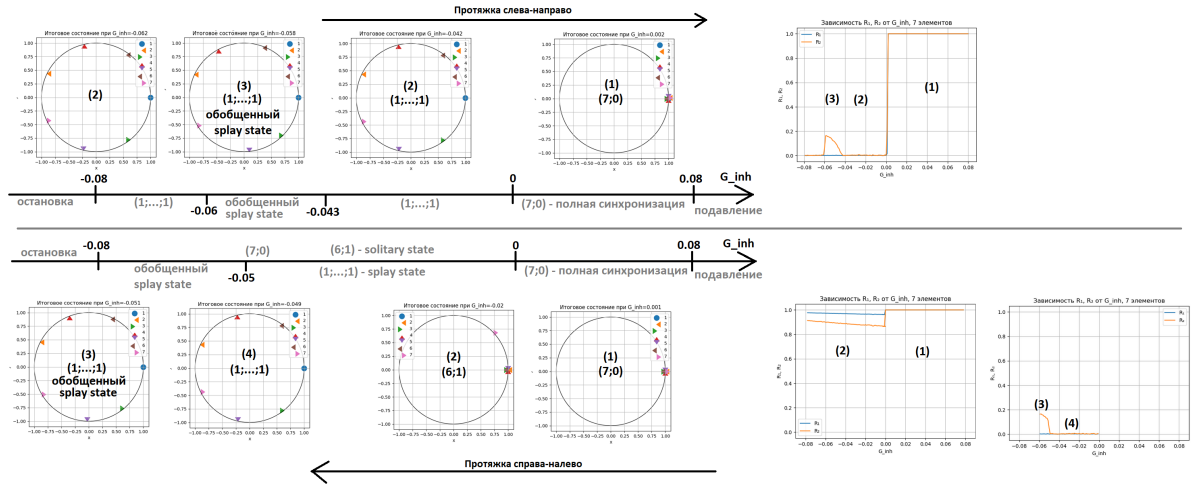


Рис. 7: Итоговое распределение режимов на прямой параметров G_{inh} для 7 элементов.

Полученные режимы:

1. Режим полной синхронизации;
2. Режим splay state $(1; \dots; 1)$;
 - (a) Полный splay state ($R_2 = 0$);
 - (b) Обобщенный splay state ($R_2 \neq 0$);
3. Режим solitary state $(6; 1)$;
4. Подавление некоторых нейронов;
5. Деактивация всех нейронов;

3.2.2. 9 элементов

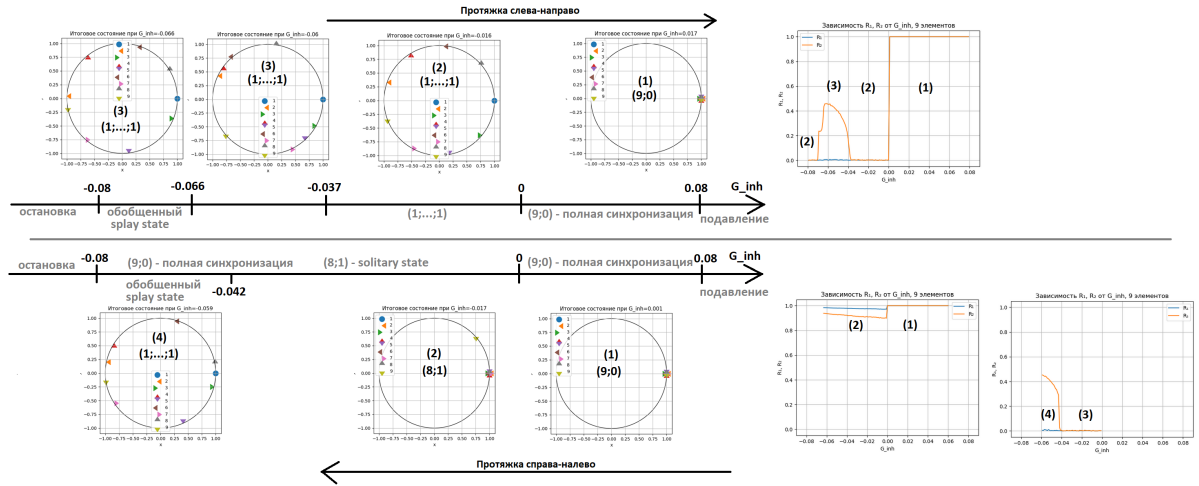


Рис. 8: Итоговое распределение режимов на прямой параметров G_{inh} для 9 элементов.

Полученные режимы:

1. Режим полной синхронизации;
2. Режим splay state $(1; \dots; 1)$;
 - (a) Полный splay state ($R_2 = 0$);
 - (b) Обобщенный splay state ($R_2 \neq 0$);
3. Режим solitary state $(8;1)$;
4. Подавление некоторых нейронов;
5. Деактивация всех нейронов;

Рассматривая случаи с 7 и 9 элементами также можно сделать выводы о возможном наличии некоторых устойчивых режимов и для систем с большим числом элементов:

1. Режим полной синхронизации;
2. Режим splay state $(1; \dots; 1)$;
 - (a) Полный splay state ($R_2 = 0$);
 - (b) Обобщенный splay state ($R_2 \neq 0$);
3. Режим solitary state $(N-1;1)$;
4. Подавление некоторых нейронов;
5. Деактивация всех нейронов;

Однако при дальнейшем усложнении системы даже для 11 элементов начинает появляться большое количество новых структур:

3.2.3. 11 элементов

Протяжка по параметру слева-направо:

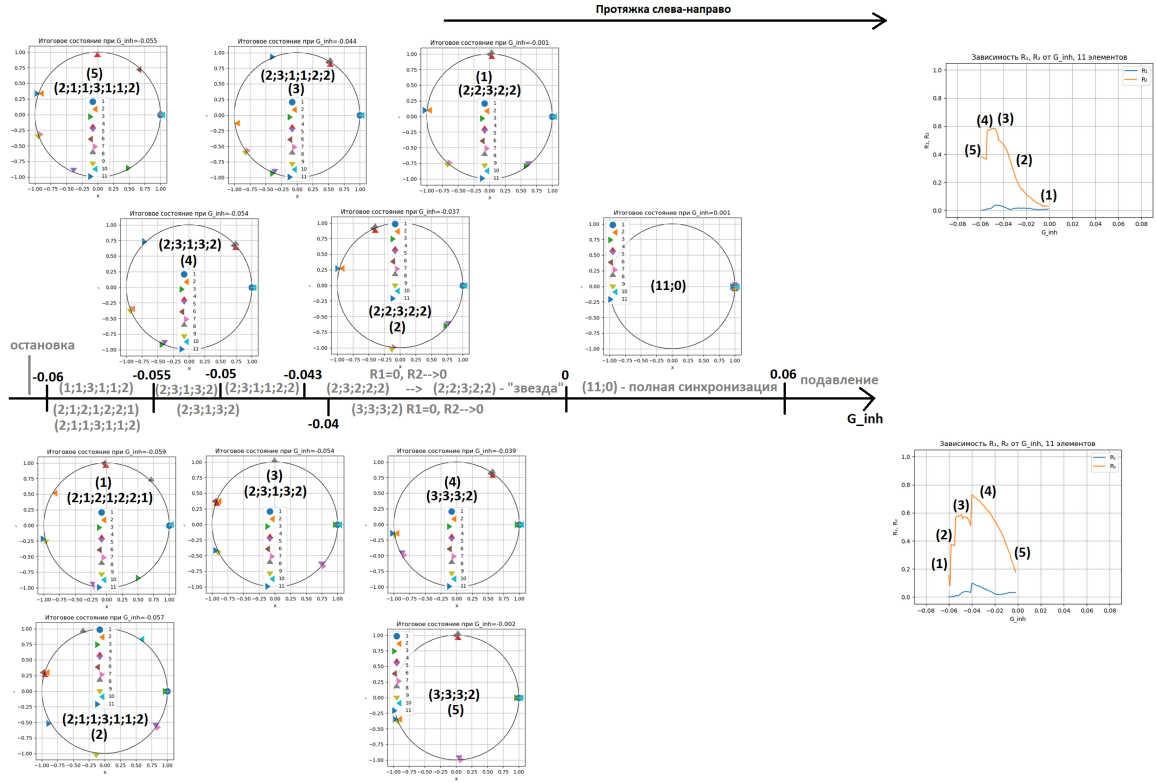


Рис. 9: Распределение режимов при серии экспериментов с протяжкой по параметру слева-направо для 11 элементов, $R_2=0$.

Протяжка по параметру справа-налево:

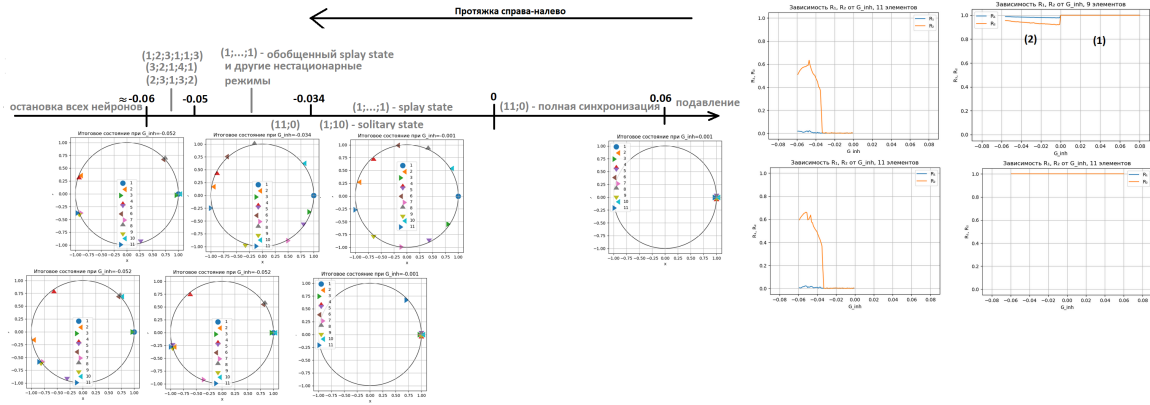


Рис. 10: Распределение режимов при серии экспериментов с протяжкой по параметру справа-налево для 11 элементов.

Количество режимов в экспериментах с данной системой значительно выше. И в отличие от приведенных выше случаев здесь можно наблюдать количество кластеров больше четырех (не считая режима splay state).

Конкретные режимы, найденные в данной системе:

1. Полная синхронизация;
2. Splay state;
 - (a) Полный splay state ($R_2 = 0$);
 - (b) Обобщенный splay state ($R_2 \neq 0$);
3. Solitary state;
4. Режим (4;3;2;1;1);
5. Режим (3;3;3;2);
6. Режим (3;3;2;2;1);
7. Режим (3;3;2;1;1;1);
8. Режим (3;2;2;2;2);
9. Режим (3;2;2;2;1;1);
10. Режим (3;2;2;1;1;1;1);
11. Режим (2;2;2;2;1;1;1);
12. Подавление некоторых нейронов;
13. Деактивация всех нейронов;

Но даже при таком большом числе различных режимов мы видим, что структуры, наблюдаемые для 7 и 9 элементов, присутствуют и для системы из 11 элементов.

Режимы, сохраняющиеся для нечетного числа элементов ($N = 2k + 1$):

1. Полная синхронизация;
2. Splay state;
 - (a) Полный splay state ($R_2 = 0$);
 - (b) Обобщенный splay state ($R_2 \neq 0$);
3. Solitary state;
4. Подавление некоторых нейронов;
5. Деактивация всех нейронов;

3.3. Состояния системы, не относящиеся к кластерной синхронизации

3.3.1. Нестационарные структуры

В данной работе нестационарными структурами называются режимы, которые в течение всего времени интегрирования не стабилизируются и не сходятся к константным значениям параметров порядка R_1 и R_2 .

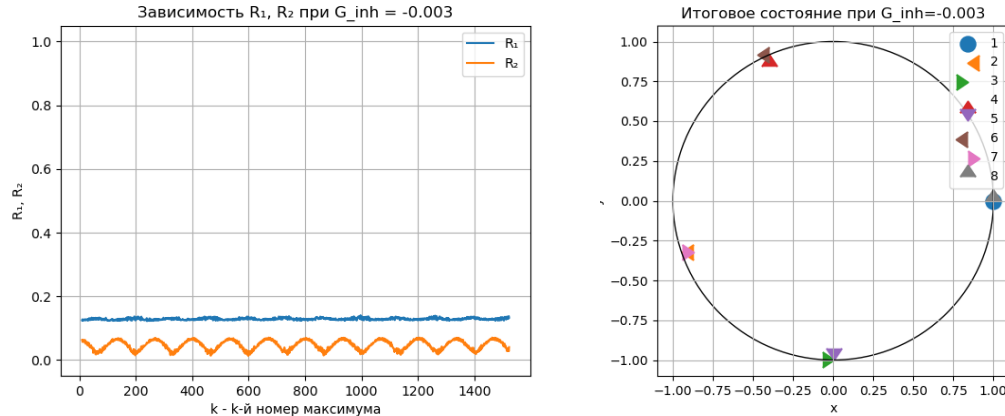


Рис. 11: Нестационарный режим для 8 элементов. Слева - график изменения параметров порядка R_1 и R_2 , справа - конечное состояние системы на единичной окружности.

На Рис.11 приведен пример нестационарной структуры - параметр порядка R_2 на рисунке слева периодически изменяется со временем. На правом графике видно, что в конечный момент времени это режим 4-кластерной синхронизации (2;2;2;2). Можно предположить, что в данном случае все 4 класера в течение всего времени интегрирования немного колеблются относительно друг друга, но топологическое состояние системы не меняется.

3.3.2. Подавление активности некоторых нейронов

При больших значениях величины тормозящей связи один или несколько элементов в системе начинают подавлять другие. Момент подавления элементов определяется силой связи и начальными условиями системы. Для подавленных элементов левое состояние равновесия становится устойчивым, разрушается предельный цикл, и, соответственно, элементы попадают в состояние равновесия и останавливаются (продолжают совершать лишь вынужденные колебания от активности других нейронов).

Координаты состояния равновесия системы геометрически определяются точкой пересечения прямой и кубической параболы. Если координата состояния равновесия $|x^*| < 1$, система находится в автоколебательном режиме, в противном случае - в возбуждимом.

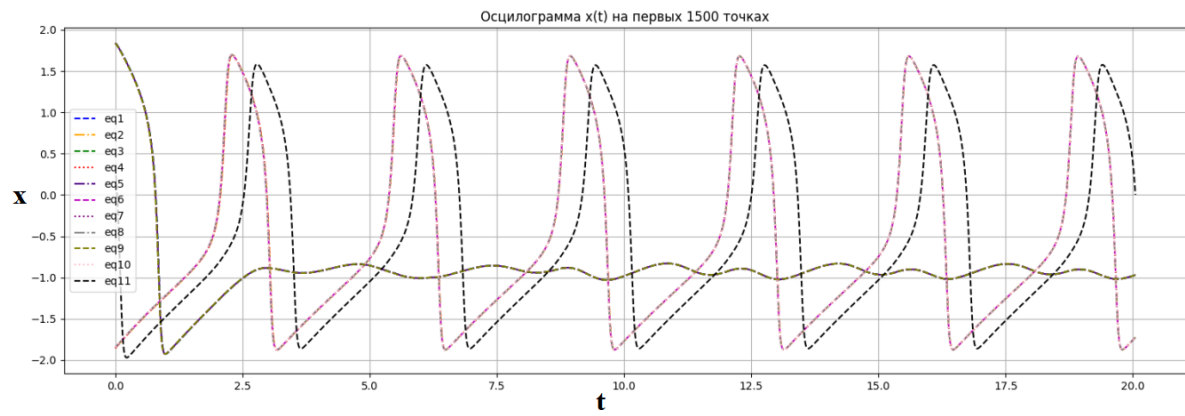


Рис. 12: Осциллограмма для 11 элементов в случае подавления пяти нейронов.

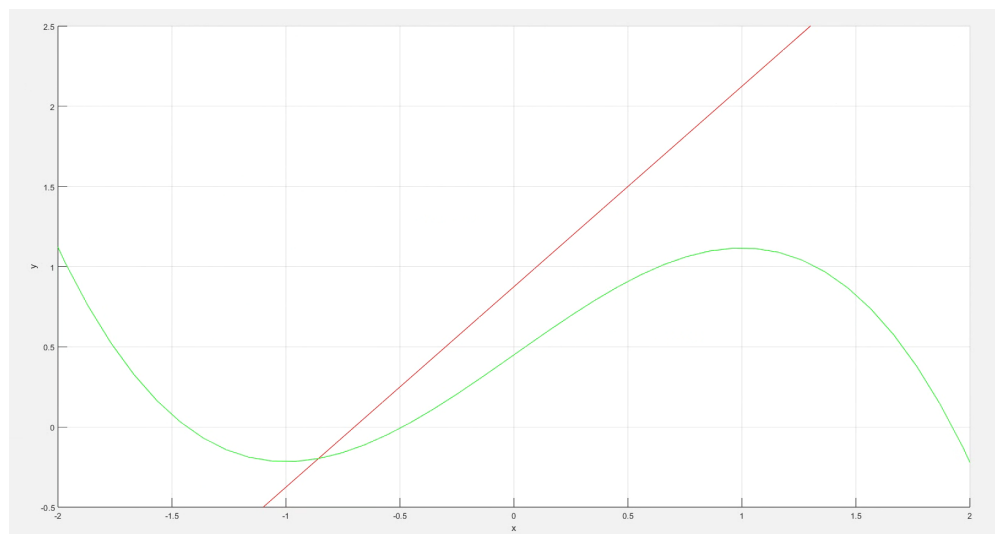


Рис. 13: Графический способ определения состояния равновесия системы.

Воздействие на нейрон положительной ингибиторной связью равносильно сдвигу кубической параболы вниз - вдоль оси Oy , при большом сдвиге координата x состояния равновесия становится меньше значения -1 и некоторые нейроны переходят из автоколебательного режима в возбудимый.

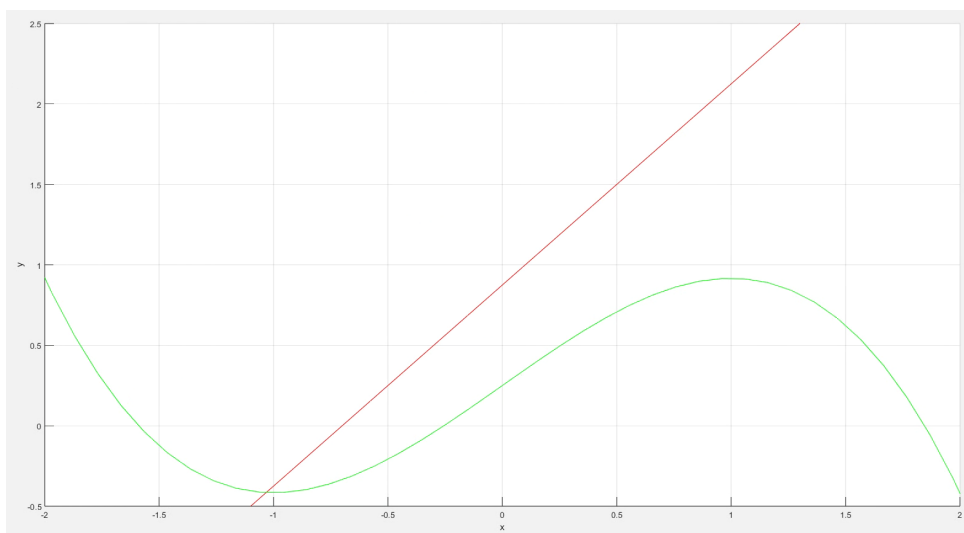


Рис. 14: Подавление активности нейрона ингибиторной связью.

3.3.3. Деактивация нейронов

При воздействии отрицательной ингибиторной связи кубическая парабола наоборот - поднимается относительно оси Oy . При слишком малых значениях параметра связи состояние равновесия становится больше единицы - все элементы становятся возбудимыми и попадают в состояние равновесия

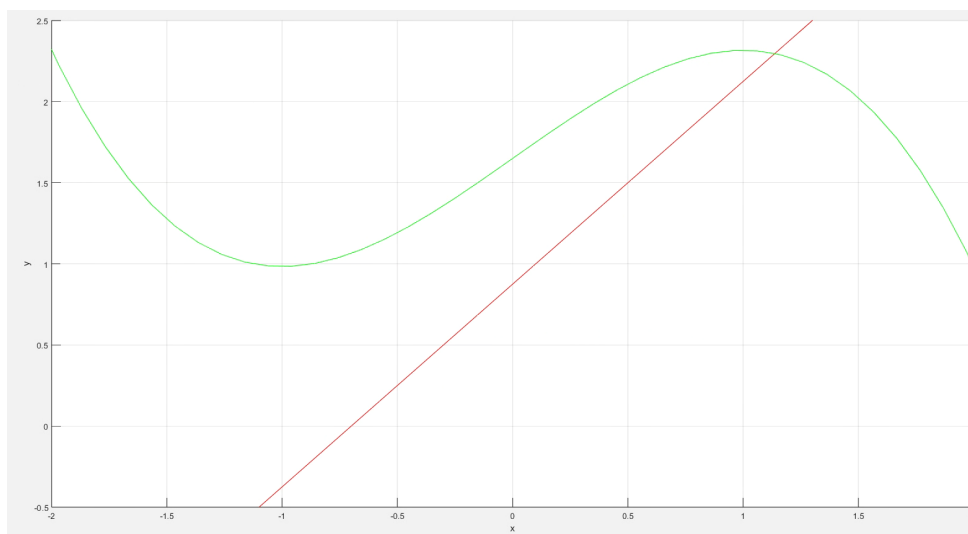


Рис. 15: Состояние равновесия правее единицы - деактивация нейронов.

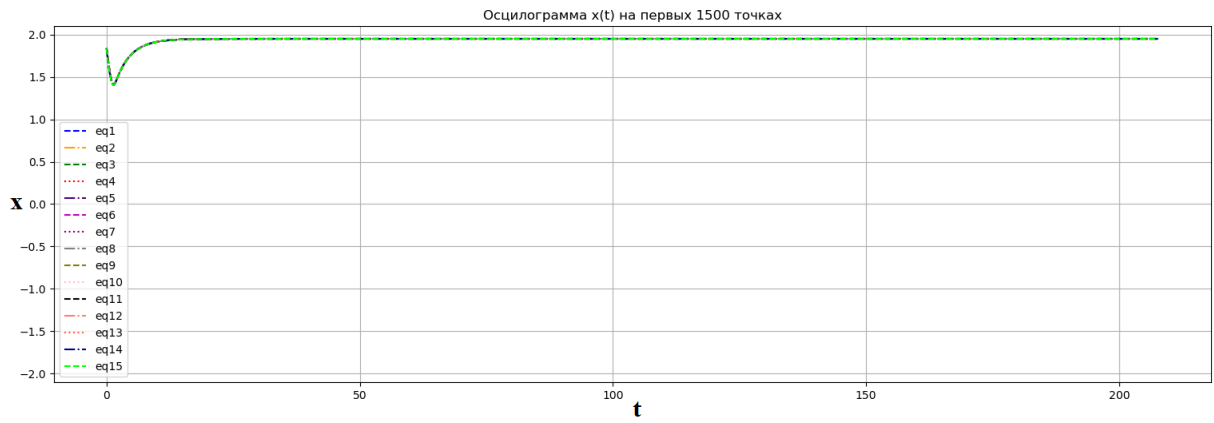


Рис. 16: Осциллограмма для 15 элементов в случае деактивации всех нейронов.

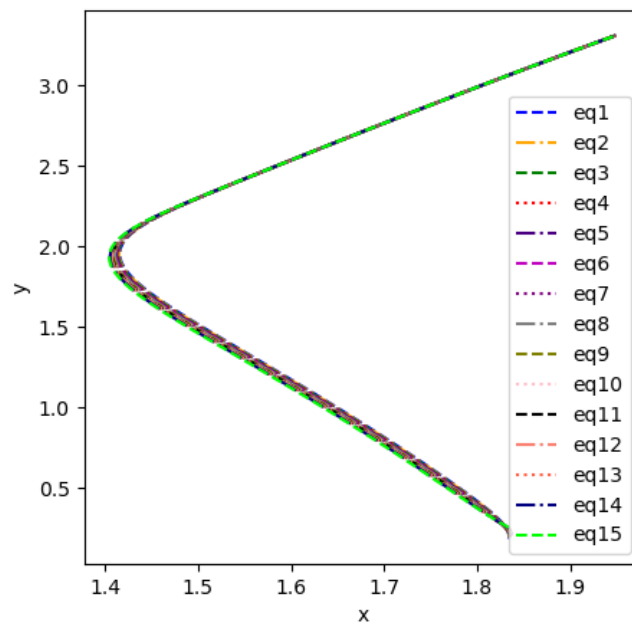


Рис. 17: График $y(x)$ для 15 элементов в случае деактивации всех нейронов.

4. Выводы

Показано, что в ансамбле глобально тормозно симметрично связанных систем ФитцХью-Нагумо при четном и нечетном числе элементов при определенных начальных условиях и силе связи реализуются режимы :

1. полной синфазной синхронизации (слабая связь);
2. уединенное состояние (слабая связь);
3. splay state (слабая связь);
4. различные структуры с нулевым первым параметром порядка и ненулевым вторым параметром порядка (слабая связь);
5. противофазная синхронизация (четное число элементов, слабая связь);

6. мультистабильность (слабая связь);
7. нестационарные структуры (слабая связь);
8. эффекты частичного и полного вымирания колебаний (сильная связь).

5. Литература

- «Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика».
- Eugene M. Izhikevich "Dynamical Systems in Neuroscience".
- 2009 г. М.А. Комаров, Г.В. Осипов, М.С. Бурцев "КЛАССИФИКАЦИЯ ОБРАЗОВ НА ОСНОВЕ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ И КОНКУРЕНЦИИ НЕЙРОНОВ"
- Рабинович М. И., Мюезинолу М. К. // Успехи физических наук. 2010. Т. 180, №. 4. С. 371.
- Rabinovich M., Tristan I., Varona P. // PloS one. 2013. V. 8, № 5. P. e64406.