

МАТЕМАТИКА

MATHEMATICS

УДК 517.9
ББК 22.161.6
У 95

Ушхо А.Д.

Кандидат физико-математических наук, доцент кафедры теоретической физики инженерно-физического факультета Адыгейского государственного университета, Майкоп, тел. (8772) 593908, e-mail: uschho76@mail.ru

Феклистов Г.С.

Кандидат педагогических наук, старший преподаватель кафедры теоретической физики инженерно-физического факультета Адыгейского государственного университета, Майкоп, тел. (8772) 593908, e-mail: german@mail.ru

Исследование дифференциальной модели ФитцХью-Нагумо

(Рецензирована)

Аннотация. Дано математически строгое обоснование поведению решений дифференциальной системы ФитцХью-Нагумо в различных областях фазовой плоскости при определенных значениях параметров.

Ключевые слова: полиномиальное векторное поле, ФитцХью-Нагумо, особая точка, сфера Пуанкаре.

Ushkho A.D.

Candidate of Physics and Mathematics, Associate Professor of Theoretical Physics Department of Engineering-Physics Faculty, Adyghe State University, Maikop, ph. (8772) 593908, e-mail: uschho76@mail.ru

Feklistov G.S.

Candidate of Pedagogy, Senior Lecturer of Theoretical Physics Department of Engineering-Physics Faculty, Adyghe State University, Maikop, ph. (8772) 593908, e-mail: german@mail.ru

Study of FitzHugh-Nagumo differential model

Abstract. The mathematically exact proof is given to the behavior of solutions of FitzHugh-Nagumo differential system in different areas of the phase plane at certain values of parameters.

Keywords: polynomial vector field, FitzHugh-Nagumo, singular point, Poincaré sphere.

В биофизике одной из базовых математических моделей, описывающих возбудимые системы, является модель ФитцХью-Нагумо (FitzHugh-Nagumo) [1, 2]. Модель может быть представлена системой дифференциальных уравнений в безразмерной форме [3]:

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = v(a-v)(v-1) - \omega + J_a, \\ \frac{d\omega}{dt} = bv - \gamma\omega, \end{cases} \quad (1)$$

где функции v и ω зависят от времени t , а постоянные (параметры) удовлетворяют условиям $J_a > 0$, $\gamma > 0$, $b > 0$, $0 < a < 1$.

Данная система (1) достаточно хорошо изучена как общими аналитическими методами исследования динамических систем, так и компьютерным моделированием [4-6].

Тем не менее, представляет интерес дать математически строгое обоснование поведению решений системы (1) в различных областях фазовой плоскости.

Сначала перепишем систему (1) в виде

$$\begin{cases} \frac{dv}{dt} = -v^3 + (a+1)v^2 - av + J_a - \omega \equiv P(v, \omega), \\ \frac{d\omega}{dt} = bv - \gamma\omega \equiv Q(v, \omega). \end{cases} \quad (2)$$

Определим критические точки функции

$$\begin{aligned}\omega &= -v^3 + (a+1)v^2 - av + J_a \equiv f(v), \\ f'(v) &= 0 \Leftrightarrow 3v^2 - 2(a+1)v + a = 0 \Leftrightarrow \\ v &= \frac{a+1 - \sqrt{a^2 - a + 1}}{3} = \alpha\end{aligned}\quad (3)$$

$$\vee \quad v = \frac{a+1 + \sqrt{a^2 - a + 1}}{3} = \beta. \quad (4)$$

Отметим, что ввиду условия $0 < a < 1$ выполняется неравенство

$$0 < a^2 - a + 1 < 1. \quad (5)$$

Учитывая (3), выразим a через α :

$$\begin{cases} a = \frac{3\alpha^2 - 2\alpha}{2\alpha - 1}, \\ a + 1 - 3\alpha > 0. \end{cases} \quad (6)$$

Из (6) получаем систему

$$\begin{cases} a = \frac{3\alpha^2 - 2\alpha}{2\alpha - 1}, \\ 0 < \alpha < \frac{1}{3}. \end{cases} \quad (7)$$

Аналогично выразим a через β в силу (4):

$$\begin{cases} a = \frac{3\beta^2 - 2\beta}{2\beta - 1}, \\ 3\beta - (a+1) > 0. \end{cases} \quad (8)$$

Из (8) следует система

$$\begin{cases} a = \frac{3\beta^2 - 2\beta}{2\beta - 1}, \\ \frac{2}{3} < \beta < 1. \end{cases}$$

Заметим, что $\lim_{\alpha \rightarrow 0} a(\alpha) = 0$, $\lim_{\alpha \rightarrow \frac{1}{3}} a(\alpha) = 1$, $\lim_{\beta \rightarrow \frac{2}{3}} a(\beta) = 0$, $\lim_{\beta \rightarrow 1} a(\beta) = 1$.

Из соотношения $\alpha + \beta = \frac{2(a+1)}{3}$ получаем формулу $\beta(\alpha) = \frac{3\alpha - 2}{6\alpha - 3}$, $\alpha \in \left(0; \frac{1}{3}\right)$.

$$\lim_{\alpha \rightarrow 0} \beta(\alpha) = \frac{2}{3}; \quad \lim_{\alpha \rightarrow \frac{1}{3}} \beta(\alpha) = 1.$$

Так как $\beta'(\alpha) = \frac{3}{(6\alpha - 3)^2} > 0$, то β – возрастающая функция аргумента $\alpha \in \left(0; \frac{1}{3}\right)$.

Так как $f \downarrow$ на $(-\infty; \alpha]$ и $f \uparrow$ на $[\alpha; \beta]$, $f \downarrow$ на $[\beta; +\infty)$, то $v = \alpha$ ($v = \beta$) является точкой минимума (максимума) функции $\omega = f(v)$.

$$f(\alpha) = \frac{\alpha^2(\alpha - 1)^2}{2\alpha - 1} + J_a, \quad (9)$$

$$f(\beta) = \frac{\beta^2(\beta - 1)^2}{2\beta - 1} + J_a. \quad (10)$$

Так как $0 < \alpha < \frac{1}{3}$, то из (9) следует, что $f(\alpha) < J_a$. Вместе с тем из неравенства (10) следует с учетом неравенства $\frac{2}{3} < \beta < 1$, что $f(\beta) < J_a$.

При фиксированном J_a :

$$f'(\alpha) = \frac{2(\alpha-1)\alpha(3\alpha^2-3\alpha+1)}{(2\alpha-1)^2} < 0, \text{ так как } \alpha \in \left(0; \frac{1}{3}\right),$$

$$f'(\beta) = \frac{2(\beta-1)\beta(3\beta^2-3\beta+1)}{(2\beta-1)^2} < 0, \text{ так как } \frac{2}{3} < \beta < 1.$$

Для значений $\alpha \in \left(0; \frac{1}{3}\right)$ $f(\alpha) \in \left(J_a - \frac{4}{27}; J_a\right)$, при $\beta \in \left(\frac{2}{3}; 1\right)$ $f(\beta) \in \left(J_a; J_a + \frac{4}{27}\right)$.

Лемма 1. Если $b \geq \frac{2}{3}$, то $f'(v) < \frac{b}{\gamma}$.

Действительно, $f'(v) < \frac{b}{\gamma} \Leftrightarrow -3v^2 + 2(a+1)v - a < \frac{b}{\gamma} \Leftrightarrow 3v^2 - 2(a+1)v + a + \frac{b}{\gamma} > 0$.

Дискриминант квадратного трехчлена $g(v) = 3v^2 - 2(a+1)v + a + \frac{b}{\gamma}$ имеет вид

$$D = 4\left(a^2 - a + 1 - \frac{3b}{\gamma}\right). \quad (11)$$

В силу неравенства (5) при выполнении условия $b > \gamma/3$ выражение (11) отрицательно. Поэтому $f'(v) < b/\gamma$. Лемма доказана.

Замечание 1. Согласно лемме 1 угловой коэффициент касательной к графику функции $\omega = f(v)$ меньше углового коэффициента прямой изоклины нуля $\omega = \frac{b}{\gamma}v$. Следовательно, система (2) имеет единственную точку покоя в ограниченной части фазовой плоскости (v, ω) . К тому же эта точка является простой [1] (см. рис. 1).

Замечание 2. В отличие от $f(\beta)$, где $f(\beta) > 0$, функция $f(\alpha)$ может быть больше нуля, равняться нулю, быть меньше нуля. На рисунке 1 изображен случай, когда производная $f'(\alpha) > 0$.

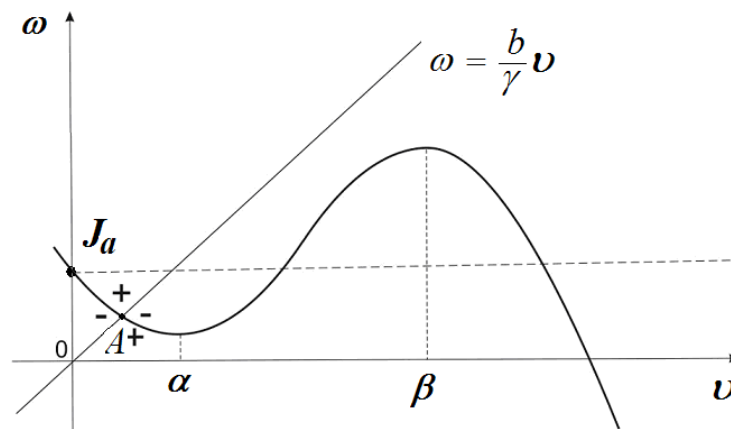


Рис. 1. Ордината точки \max (\min) функции $\omega = f(v)$ расположена ниже (выше) прямой $\omega = J_a$. A – единственная особая точка системы (2), причем простая

Определим тип особой точки A . Для этого изобразим знаки функции $\varphi(v, \omega) = \frac{bv - \gamma\omega}{f(v) - \omega}$

в достаточно малой окрестности точки A в секторах, на которые делят указанную окрестность пересекающиеся в точке A главные изоклины системы (2) (см. рис 1).

Так как функция $\varphi(v, \omega)$ меняет знак дважды с $+$ на $-$ и ни разу не меняет с $-$ на $+$ при обходе вокруг точки A по контуру в положительном направлении, то индекс Пуанкаре $i(A)$ точки A равен 1. Здесь мы воспользовались формулой [7]: $i = \frac{p-q}{2}$, где p – число скачков функции $\varphi(v, \omega)$ при переходе через изоклину бесконечности от $+\infty$ к $-\infty$, а q – число скачков функции $\varphi(v, \omega)$ при переходе через изоклину бесконечности от $-\infty$ к $+\infty$. Согласно [7] $i = \frac{2-0}{2} = 1$, поэтому A является простым узлом, фокусом или центром.

Исследуем знак дивергенции $P'_v + Q'_\omega$ векторного поля системы (2).

$$P'_v + Q'_\omega = -3v^2 + 2(a+1)v - a - \gamma.$$

Если $b \geq \frac{\gamma}{3}$, то по лемме 1

$$-3v^2 + 2(a+1)v - a < \frac{b}{\gamma}. \tag{12}$$

Из (12) следует неравенство

$$-3v^2 + 2(a+1)v - a - \gamma < \frac{b}{\gamma} - \gamma. \tag{13}$$

При $b \leq \gamma^2$ из (13) получаем неравенство $P'_v + Q'_\omega < 0$.

Таким образом, если

$$\begin{cases} b \leq \gamma^2, \\ b \geq \frac{\gamma}{3}, \end{cases} \tag{14}$$

то $P'_v + Q'_\omega < 0$. Но система (14) совместна тогда и только тогда, когда $\gamma \geq \frac{1}{3}$. Таким образом, справедлива

Теорема 1. Если $\gamma \geq \frac{1}{3}$, $\frac{\gamma}{3} \leq b \leq \gamma^2$, то точка A – простая особая точка системы (2)

типа «устойчивый узел» или «фокус». Система не имеет замкнутых траекторий в силу признака Бендиксона [7].

Исследуем поведение траекторий системы (2) в бесконечно удаленных частях фазовой плоскости. С этой целью применим к системе (2) первое преобразование Пуанкаре [7]: $v = 1/z$, $\omega = u/z$. В результате действия этого преобразования система (2) трансформируется в систему

$$\begin{cases} \frac{du}{dt} = u - (a+1)uz + bz^2 + (a-\gamma)uz^2 - J_a uz^3 \equiv P_4(u, z), \\ \frac{dz}{dt} = z - (a+1)z^2 + az^3 + uz^3 - J_a z^4 \equiv Q_4(u, z). \end{cases} \tag{15}$$

Единственной особой точкой системы (15) при $z = 0$, то есть на экваторе сферы Пуанкаре, является точка $W_1(0;0)$.

Так как $P_{4u}(0,0) + Q'_{4z}(0,0) = 2 > 0$, $\Delta = P'_{4u}(0,0) \cdot Q'_{4z}(0,0) - P'_{4z}(0,0) \cdot Q'_{4u}(0,0) = 1 > 0$, то согласно [7] точка $W_1(0;0)$ – простой неустойчивый узел.

Второе преобразование Пуанкаре $v = \mu/z$, $\omega = 1/z$, переводит систему (2) в систему

$$\begin{cases} \frac{d\mu}{dt} = -z^2 - \mu^3 + (a+1)\mu^2z + (\gamma - a)\mu z^2 + J_a z^3 - b\mu^2 z^2 \equiv \bar{P}'_4(\mu, z), \\ \frac{dz}{dt} = \gamma z^3 - b\mu z^3 \equiv \bar{Q}_4(\mu, z). \end{cases} \quad (16)$$

При $z = 0$ система (16) имеет единственную точку $W_2(0;0)$, причем эта точка кратная, так как в правых частях уравнений системы (16) отсутствуют линейные члены [7]. Известно [8], что сумма индексов всех особых точек системы (2), расположенных как в ограниченной части фазовой плоскости, так и в бесконечно удаленных ее частях, равна 1. Следовательно, индекс Пуанкаре кратной особой точки $W_2(0;0)$ равен -1 . К точке $W_2(0;0)$, кроме полупрямых инвариантной прямой $z = 0$, не примыкает ни одна ветвь изоклины нуля $\bar{Q}_4(\mu, z) = 0$. Поэтому к точке $W_2(0;0)$ не примыкает ни один эллиптический сектор.

По формуле Бендиксона индекс кратной особой точки равен

$$i = 1 + \frac{e - h}{2}, \quad (17)$$

где e – число эллиптических секторов, h – число гиперболических секторов, примыкающих к точке $W_2(0;0)$. При $i = -1$, $e = 0$ из (17) имеем $h = 4$. Мы не исключаем, что кроме четырех гиперболических секторов, к точке $W_2(0;0)$ могут примыкать, вообще говоря, параболические (узловые) секторы. Однако, как видно из (17), это не влияет на индекс особой точки $W_2(0;0)$ и, что более важно, на поведение траекторий системы (2) в ограниченной части фазовой плоскости. Фазовый портрет системы (2) изображен на рисунке 2 в круге Пуанкаре для случая $\gamma \geq \frac{1}{3}$, $\frac{\gamma}{3} \leq b \leq \gamma^2$.

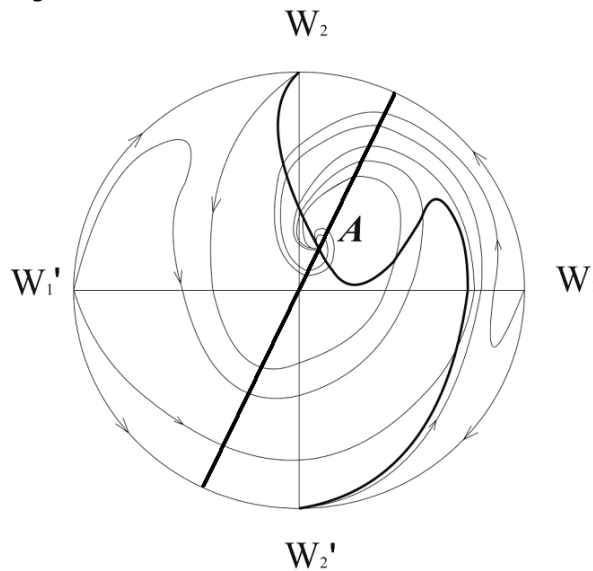


Рис. 2. Особая точка $W_1(0;0)$ («концы» оси v) – простой неустойчивый узел, $W_2(0;0)$ («концы» оси ω) – сложная особая точка, к которой примыкают четыре гиперболических сектора

Из фазового портрета, представленного на рисунке 2, следует, что любая траектория системы (2), исходящая из бесконечности, стремится к особой точке A при $t \rightarrow +\infty$. Отсюда делаем вывод: система (2) абсолютно устойчива, если $\gamma \geq \frac{1}{3}$, $\frac{\gamma}{3} \leq b \leq \gamma^2$.

Замечание 3. На рисунке 2 жирными линиями выделены главные изоклины системы (2).

Примечания:

1. Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. М., Ижевск: НИЦ Регулярная и хаотическая динамика, 2011. 560 с.
2. Прокин И.С., Симонов А.Ю., Казанцев В.Б. Математическое моделирование нейродинамических систем. Электронное учебно-методическое пособие. Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2012. 41 с.
3. Murray J.D. Mathematical biology. Interdisciplinary Applied Mathematics. Vol. 17. New York, Berlin, Heidelberg: Springer, 2002. 576 с.
4. Dynamical principles in neuroscience / Mikhail I. Rabinovich, Pablo Varona, Allen I. Selverston and Henry D.I. Abarbanel // Rev. Mod. Phys. 2006. Vol. 78, No. 4. P. 1213–1265.
5. Izhikevich E.M. Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting // Dynamical Systems. The MIT Press, 2007. 210 pp.
6. Mathematical modeling action potential in cell processes / K.L. Anderson Jr., J. Chism, Q. Hale, P. Klockenkemper, C. Pinkett, C. Smith and D. Badamdorj. Tennessee: TSU (Tennessee State University), 2013. 26 pp.
7. Качественная теория динамических систем второго порядка / А.А. Андронов, Е.А. Леонтович, И.И. Гордон, А.Г. Майер. М.: Наука, 1966. 568 с.
8. Баутин Н.Н., Леонтович Е.А. Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. М.: Наука, 1976. 496 с.

References:

1. Riznichenko G.Yu. Lectures on mathematical models in biology. M., Izhevsk: SRC Regular and Chaotic Dynamics, 2011. 560 pp.
2. Prokin I.S., Simonov A.Yu., Kazantsev V.B. Mathematical modeling of neural systems. Electronic teaching aid. Nizhny Novgorod: Nizhny Novgorod State University, 2012. 41 pp.
3. Murray J.D. Mathematical biology. Interdisciplinary Applied Mathematics. Vol. 17. New York, Berlin, Heidelberg: Springer, 2002. 576 pp.
4. Dynamical principles in neuroscience / Mikhail I. Rabinovich, Pablo Varona, Allen I. Selverston and Henry D.I. Abarbanel // Rev. Mod. Phys. 2006. Vol. 78, No. 4. P. 1213–1265.
5. Izhikevich E.M. Dynamical systems in neuroscience: the geometry of excitability and bursting // Dynamical Systems. The MIT Press, 2007. 210 pp.
6. Mathematical modeling action potential in cell processes / K.L. Anderson Jr., J. Chism, Q. Hale, P. Klockenkemper, C. Pinkett, C. Smith and D. Badamdorj. Tennessee: TSU (Tennessee State University). 2013. 26 pp.
7. Qualitative theory of second-order dynamical systems / A.A. Andronov, E.A. Leontovich, I.I. Gordon and A.G. Maier. New York: John Wiley and Sons, 1973. 568 pp.
8. Bautin N.N., Leontovich E.A. Methods and techniques of the qualitative study of dynamical systems on the plane. M.: Nauka, 1976. 496 pp.