

نوسانات آمیخته‌گونه در مدل فیتزهو-رینزل

محمدرضا رزوان*، سیده شیدا شهیدی
دانشگاه صنعتی شریف، دانشکده علوم ریاضی
دریافت ۹۷/۰۸/۲۳ پذیرش ۹۸/۰۷/۲۸

چکیده

یکی از مدل‌های سه‌بعدی مهمی که برای توصیف رفتار سلول عصبی به کار گرفته می‌شود، مدل فیتزهو-ناگوما است. در این مقاله ما انواع رفتارهای رگباری و به‌طور خاص نوسانات آمیخته-گونه (MMO) را در این مدل را معرفی می‌کنیم. همچنین در مقادیری از پارامتر در این سیستم کانارد نسبتاً پایداری دیده می‌شود. نکته مهم این پژوهش این است که بر خلاف تحقیقات انجام شده که در آنها رفتار MMO در سیستم‌هایی با دو متغیر کند و یک متغیر تند دیده شده است، سیستم در نظر گرفته شده در این مقاله دارای دو متغیر تند و یک متغیر کند است.

واژه‌های کلیدی: مدل فیتزهو-ناگوما، نوسانات آمیخته‌گونه، رفتارهای رگباری، کانارد.

مقدمه

از سال ۱۹۸۶ که ج.رینزل^۱ مدل معروف فیتزهو-ناگوما را در بعد سه گسترش داد (که اکنون به‌نام مدل فیتزهو-ناگوما-رینزل^۲ (FHR) معروف است)، کارهای زیادی روی آن انجام و رفتارهای پیچیده‌ای در این سیستم ساده مشاهده شده است. این مدل با معادله‌های (۱) بیان می‌شود.

$$\begin{aligned}v' &= v - v^3 - w + y + I \\w' &= \varphi(v + a - bw) \\y' &= \varepsilon(-v + c - dy)\end{aligned}\quad (1)$$

رینزل در مقاله‌اش [۱]، از این مدل با عنوان مدل ایده‌آل غشاء نورو نام می‌برد. ضرایبی که رینزل در این سیستم در نظر گرفته است به‌این صورت است:

$$I = 0.3125, \quad \varepsilon = 0.001, \quad \varphi = 0.08, \quad a = 0.7, \quad c = -0.775$$

این مدل یک مدل رگباری بیضوی^۳ است که تقلیلی از مدل معروف هاجکین-هاکسلی^۴ است. مدل غشاء نورو رینزل در واقع تقلیلی^۳ بعدی از مدل^۴ بعدی هاجکین-هاکسلی است. این مدل برای توصیف انتشار پتانسیل عمل در آکسون اسکویید در سال ۱۹۵۲ به‌وسیله هاجکین و هاکسلی داده شده است [۲]، که بیان‌گر تغییرات ولتاژ و تغییرات در کانال‌های یون‌های سدیم و پتاسیم است. رینزل با برقرار کردن رابطه‌ای جبری بین دو متغیر کانالی مدل هاجکین-هاکسلی مدل را یک‌بعد تقلیل می‌دهد. در مدل رینزل I ثابتی است که نقش جریان ورودی به نورو از محیط را ایفا می‌کند. در این مدل تاکنون رفتارهای مختلفی از قبیل شلیک مداوم^۵، رگبار^۶، رفتار آشوبناک^۷ و نوسان آمیخته‌گونه^۱ دیده شده است.

* نویسنده مسئول razvan@sharif.ir

1. J.Rinzel
2. FitzHugh-Nagumo-Rinzel
3. Elliptic Burst
4. Hodgkin-Huxley
5. Continuous Spiking
6. Bursting
7. Chaotic

آشیلینیکوف^۲ تبدیل برخی از این رفتارها برهم را بررسی کرده است [۳]، [۸]. وی این کار را از طریق تبدیل مسئله به یک نگاشت پوانکاره^۳ یک‌بعدی انجام می‌دهد. با این روش که از آن تحت عنوان نگاشت بازه‌ای ولتاژ^۴ نام می‌برد، تبدیل بین رفتار شلیک مداوم و رگبار، رگبار و نوسان آمیخته‌گونه و خاموشی و نوسان آمیخته‌گونه را در مدل فیتزهو-رینزل بررسی کرده است. هم‌چنین در مقالات زیادی b در معادله (۱) را به‌عنوان پارامتر در نظر گرفته و انشعابات سیستم را تحت تغییر این پارامتر بررسی می‌کنند. برخی نیز c را به‌عنوان پارامتر در نظر می‌گیرند. برای مثال شیلینیکوف در [۸] مقادیر زیر را برای ضرایب سیستم در نظر گرفته است:

$$\varepsilon = 0.002, a = 0.7, b = 0.8, d = 1$$

وی c را پارامتر فرض کرده است. در این مقاله ما یکی از ضرایب معادله اول را به‌عنوان پارامتر در نظر گرفته و انواع جدیدی از نوسانات آمیخته‌گونه را در این مدل معرفی می‌کنیم. در سال ۲۰۱۰ دزروخز^۴ نوسانات آمیخته‌گونه‌ای را که در سیستم‌های عصبی، فیزیکی و شیمیایی مشاهده شده است، مرور و طبقه‌بندی کرده است (Desroches 2010). رگبار جوابی است که در آن سیستم در بازه‌ای از زمان یک رفتار نوسانی از خود نشان می‌دهد و دوباره به حالت سکون می‌رسد. این رفتار می‌تواند به‌صورت تناوبی تکرار شود. در مدل‌های نرونی مقدار ولتاژ نورون ناگهان از یک آستانه عبور کرده، نورون فعال می‌شود و دوباره به زیر آستانه باز می‌شود. از این رفتارها به‌ترتیب به‌عنوان روشن شدن و خاموش شدن نورون یاد می‌شود.

نوسان آمیخته‌گونه (MMO) رفتاری است که در سیستم‌های با دو مقیاس زمانی دیده می‌شود و جواب بین دو مدار تناوبی کوچک و بزرگ حرکت می‌کند، برای مثال در سیستم‌های مربوط به واکنش‌های شیمیایی [۱۱]، سیستم‌های الکتروشیمیایی [۱۲]، سیستم‌های عصبی [۱۵]، مدل‌های پلاسما [۱۶] و مدل‌های مربوط به آب و هوا [۱۷]، دیده شده است.

این رفتار می‌تواند تناوبی باشد. برای MMOها شناسه^۵ نیز در نظر گرفته می‌شود که در این مقاله از آن استفاده می‌کنیم. این شناسه برای مثال بدین‌صورت است:

$$L_a^{Sb}$$

که به‌معنی رفتاری است که با a مدار بزرگ و b مدار کوچک مشخص می‌شود. هم‌چنین توالی چنین رفتارهایی متصور است که می‌تواند تناوبی باشد یا نباشد، به‌طور مثال این شناسه را در نظر بگیرید:

$$L_1^{S1} L_2^{S2} L_3^{S3} L_4^{S4} \dots$$

که به‌معنای رفتاری است که با یک مدار تناوبی بزرگ و یک مدار تناوبی کوچک شروع شده، با دو مدار تناوبی بزرگ و دو مدار تناوبی کوچک ادامه می‌یابد و این روند را تکرار می‌کند.

دقت شود که FHR یک مدل از سیستمی کند و تند است که زیر سیستم تند آن مدل کلاسیک فیتزهو-ناگوما (FHN) است. با استفاده از این مدل دو بعدی، رفتار نورون عمیقاً بررسی شده است. یکی از علاقه‌مندی‌های ما در مورد مدل FHR فهمیدن تأثیر تغییرات رفتار زیرسیستم تند یا همان FHN در تبدیل MMOها به هم است. هم‌چنین سوال مهمی که مطرح می‌شود این است که با توجه به این که این معادلات ساده رفتار سلول عصبی را دنبال می‌کنند، رفتارهای پیدا شده در آن در سیستم عصبی به چه معنا است؟

1. Mixed Mode Oscillation
2. A. Shilnikov
3. Voltage Interval Mapping
4. Desroches
5. Signature

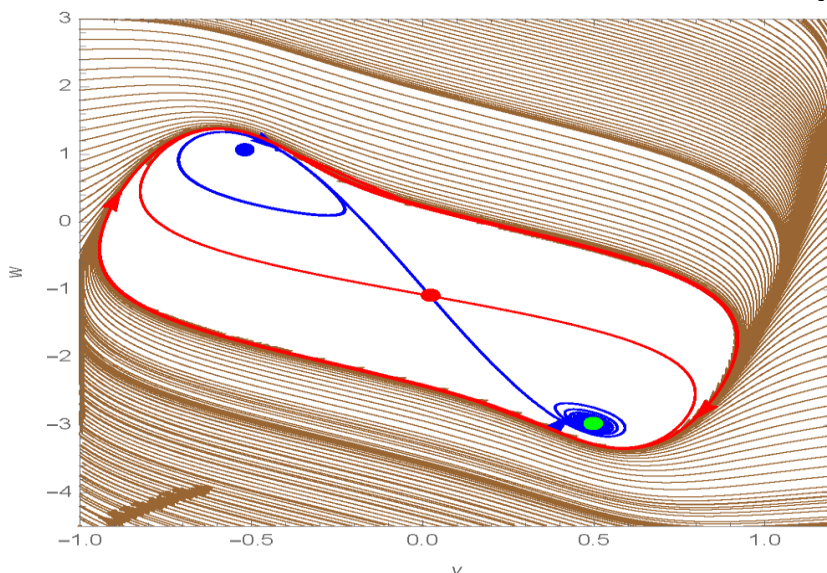
بزرگ (آبی)، فولد مداری (بنفش)، SNIC^۱ (نارنجی)، هموکلینیک (خط چین سبز)، گره زینی^۲ (مشکی) است. برای نمونه به ازای $a = 0.743$ زیر سیستم تند دارای دو انشعاب هوفف به ازای $Z = -0.757$ و $Z = -0.729$ است. برای مقدار پارامتر $Z = -0.757$ این انشعاب در نقطه $(1, -0.5)$ رخ می‌دهد. قسمت خطی سیستم تند به این صورت است:

$$L = \begin{pmatrix} -12v^2 + 4 & 0.743 \\ -4 & -1 \end{pmatrix}$$

که این ماتریس در نقطه $(1, -0.5)$ دارای مقادیر ویژه

$$2.77556 \times 10^{-17} - 1.40428i \text{ و } 2.77556 \times 10^{-17} + 1.40428i$$

است. با توجه به وجود یک مدار تناوبی دافع حول نقطه بحرانی بعد از این انشعاب که در شکل ۲ نشان داده شده است می‌توان فهمید که این یک انشعاب هوفف زیر بحرانی است. برای مقادیر دیگر پارامتر نیز می‌توان محاسبات مشابهی انجام داد و یک شاخه از انشعاب هوفف را در فضای دو بعدی پارامترهای (a, Z) چنان‌که در شکل ۱ نشان داده شده است، به دست آورد.



شکل ۲. فضای فاز زیر سیستم تند به ازای پارامتر $a=0.743$

با انتخاب درست پارامتر و ضرایب معادله سوم که محدوده تغییرات Z را تعیین می‌کند، می‌توانیم MMOهایی طراحی کنیم که رفتار تناوبی بزرگ آنها به دلخواه با یکی از انشعابات پیدا شده رخ دهد و با یکی دیگر از انشعابات رفتار تناوبی بزرگ را ترک کرده و رفتار تناوبی کوچک را آغاز می‌کند. با این دید MMOها را با الهام از رده‌بندی آیزکوویچ برای رفتارهای تناوبی رگباری نام‌گذاری می‌کنیم.

انواع نوسانات آمیخته‌گونه

با قرار دادن مقدار پارامتر $a=0.729$ و تغییر دادن ضرایب معادله سوم به MMOهایی می‌رسیم که با یک انشعاب هوفف زیر بحرانی^۳ به رفتار تناوبی بزرگ خود را شروع می‌کند و با یک انشعاب هموکلینیک بزرگ^۴ رفتار تناوبی

1. Saddle Node On Invariant Circle
2. Fold
3. Sub Critical Hopf Bifurcation
4. Big Homoclinic Bifurcation

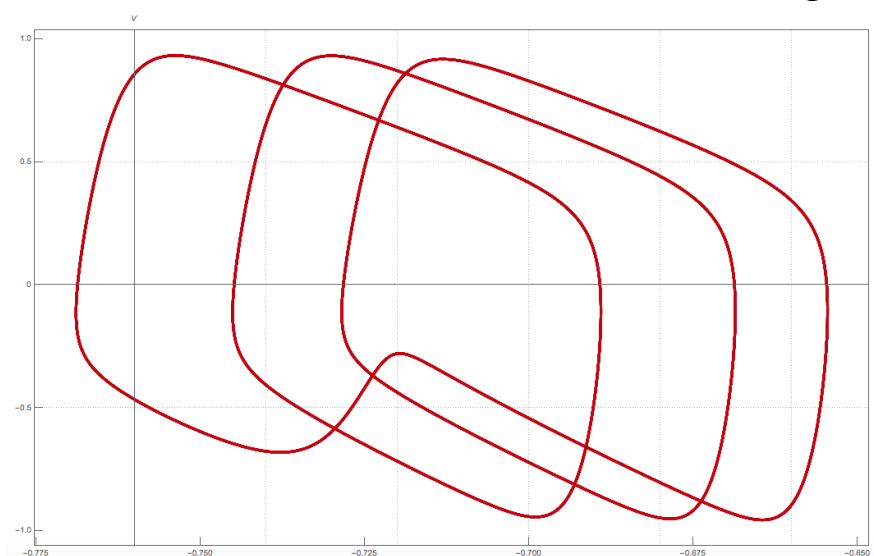
کوچک خود را شروع می‌کند. شروع رفتار تناوبی کوچک به معنای خاتمه رفتار تناوبی بزرگ است و بنابراین می‌توان آن را MMO هوف-هوموکلینیک نامید. اگر معادله سوم را به ترتیب به این صورت تغییر دهیم:

$$z' = 0.006 \left(5v - \frac{1.3z-1.1}{3.7} \right) \quad (۳)$$

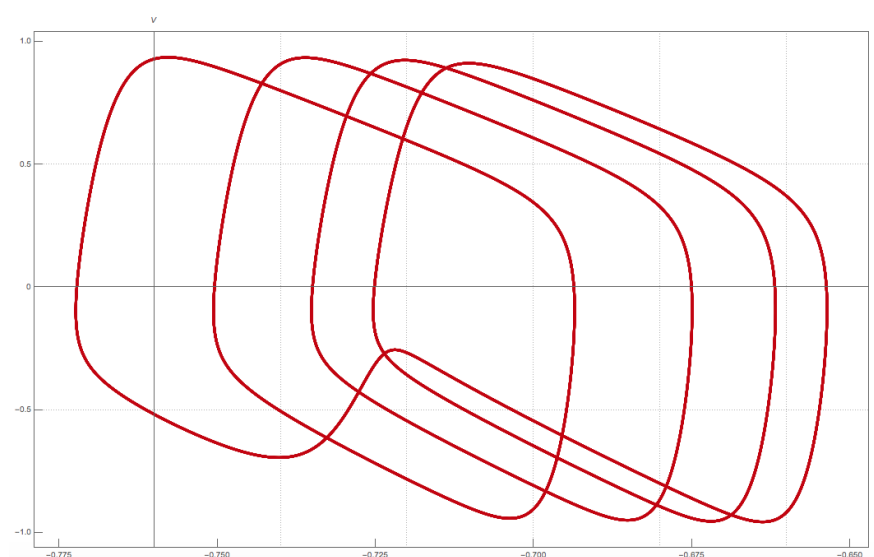
$$z' = 0.006 \left(5v - \frac{0.9z-1.1}{3.7} \right) \quad (۴)$$

$$z' = 0.006 \left(5v - \frac{0.8z-1.1}{3.7} \right) \quad (۵)$$

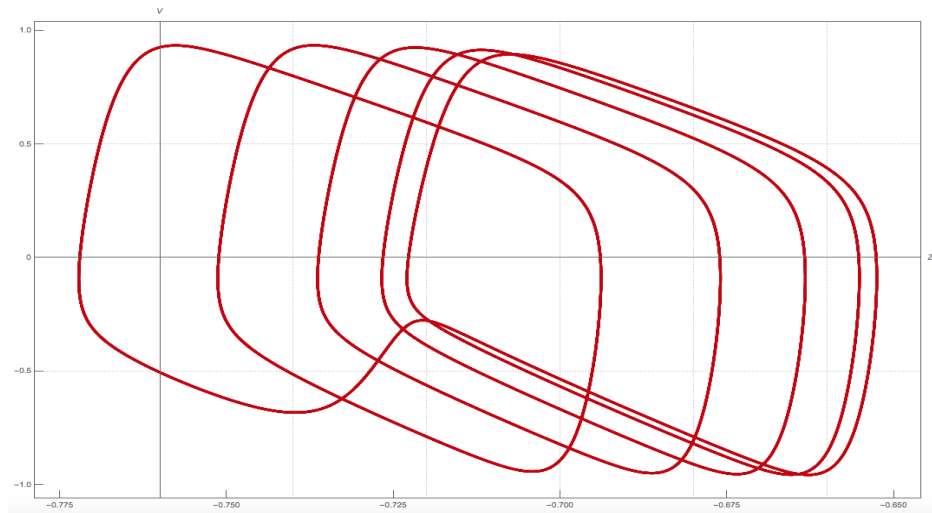
حس ما این است که با تغییر معادله سوم در همین پارامتر بتوانیم به رفتار MMO گونه‌ای برسیم که به تعداد دلخواه مدار بزرگ دارد و یک مدار کوچک. با استفاده از معادلات بالا رفتارهای MMO گونه $L_3^{S_1}$ ، $L_4^{S_1}$ و $L_5^{S_1}$ را به دست می‌آوریم که می‌توانید آنها را به ترتیب در شکل‌های زیر مشاهده کنید:



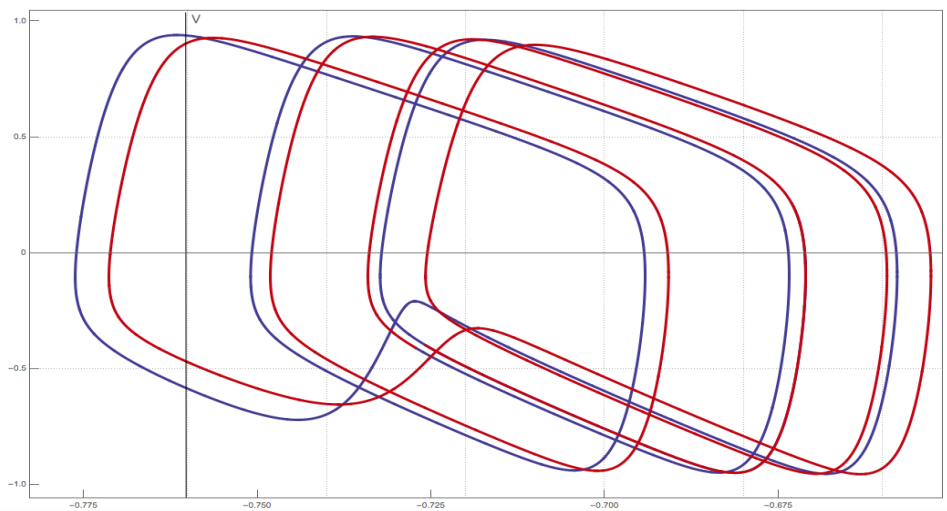
شکل ۳. مدار تناوبی آمیخته‌گونه از نوع $L_3^{S_1}$



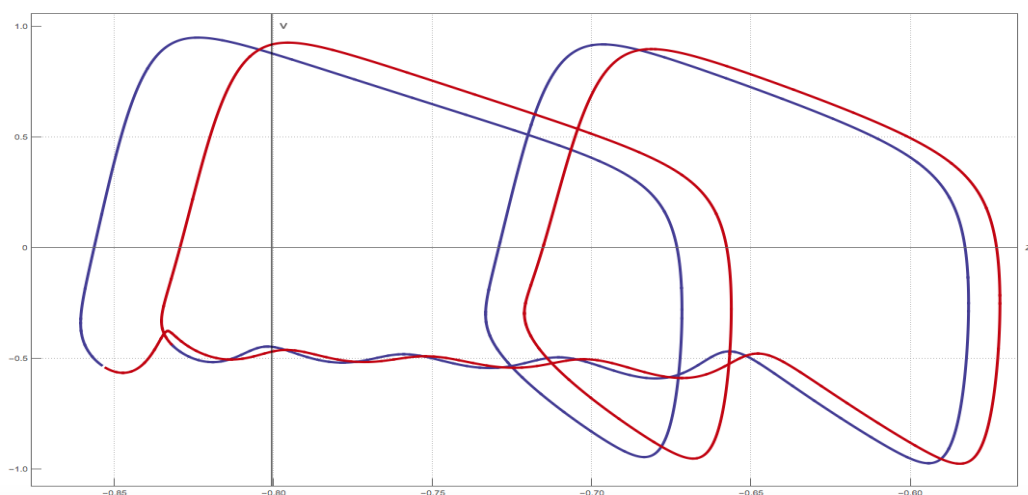
شکل ۴. مدار تناوبی آمیخته‌گونه از نوع $L_4^{S_1}$

شکل ۵. مدار تناوبی آمیخته‌گونه از نوع $L_4^{S_1}$

هم‌چنین تغییر بین این MMOها جالب است. به‌طور مثال سیستم برای گذر از MMO از نوع $L_3^{S_1}$ به نوع $L_4^{S_1}$ از پله میانی زیر که ترکیبی از این دو MMO است استفاده می‌کند:

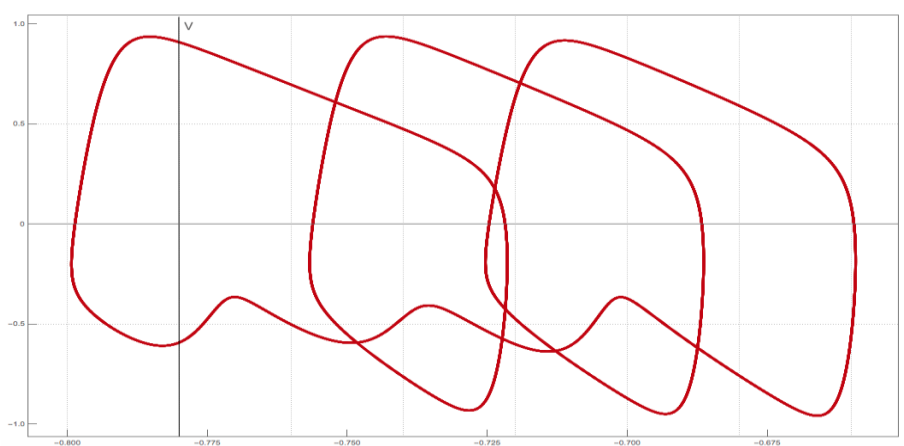
شکل ۶. مدار تناوبی آمیخته‌گونه از نوع $L_3^{S_1}L_4^{S_1}$

با دقت در نمودار انشعاب می‌بینیم که ناحیه‌ای از فضای پارامتر وجود دارد که در آن به‌ازای یک مقدار پارامتر a چهار انشعاب هموکلینیک بزرگ داریم. بنابراین این ایده به ذهن می‌رسد که شاید بتوان MMO مقارنی را طراحی کرد که از این چهار انشعاب در رفتار خود استفاده کند. در شکل ۷ نمونه‌ای از آن را که به‌ازای مقدار پارامتر $a=0.72381$ پیدا کرده‌ایم می‌بینید:

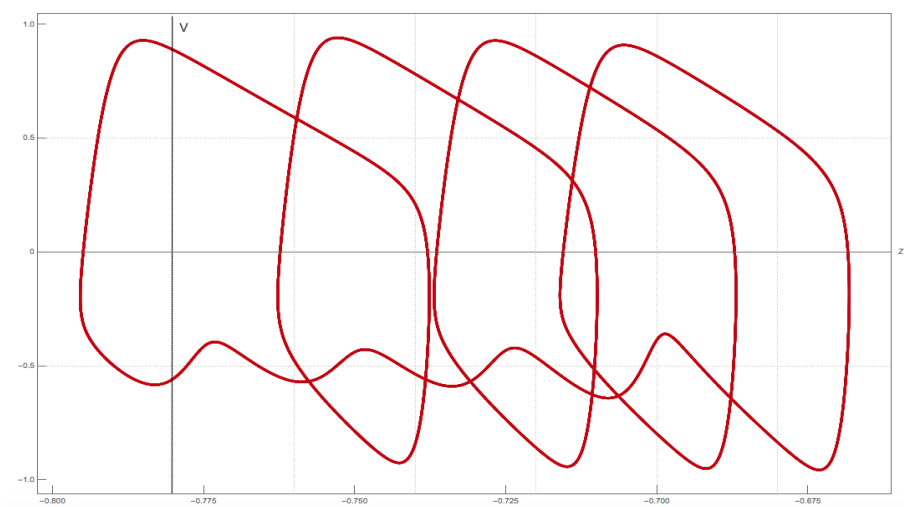


شکل ۷. مدار تناوبی آمیخته‌گونه از نوع $L_2^{S5}L_2^{S4}$ با استفاده از چهار انشعاب هموکلینیک بزرگ

با تغییر مقادیر پارامتر و ضریب معادله سوم می‌توانیم انواع دیگری از MMOهای متقارن پیدا کنیم. نمونه‌هایی از آنها در شکل‌های زیر می‌بینید:

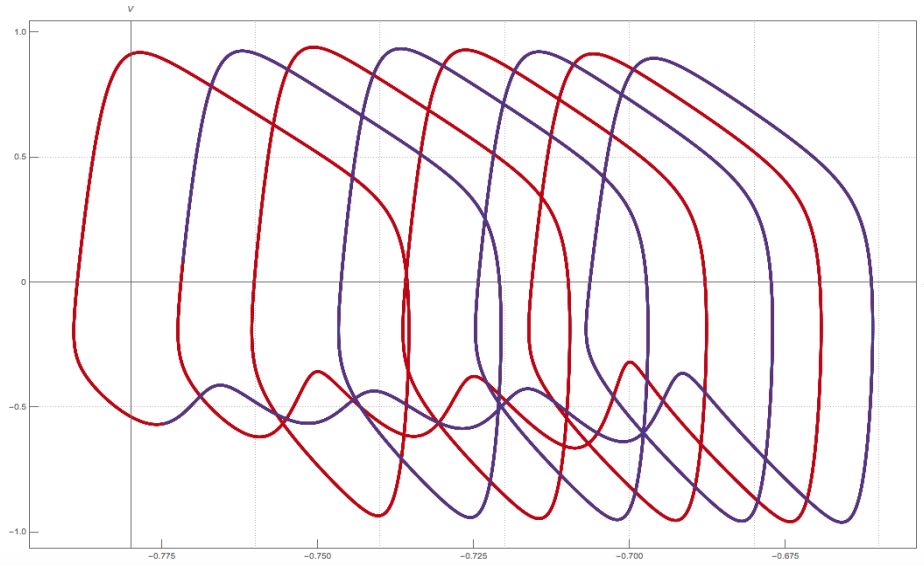


شکل ۸. مدار تناوبی آمیخته‌گونه از نوع L_3^{S3}

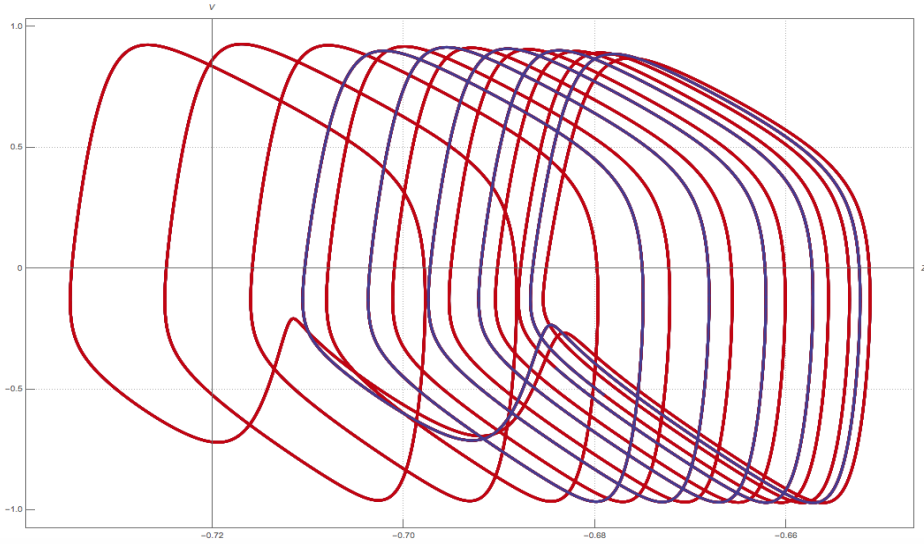


شکل ۹. مدار تناوبی آمیخته‌گونه متقارن از نوع L_4^{S4}

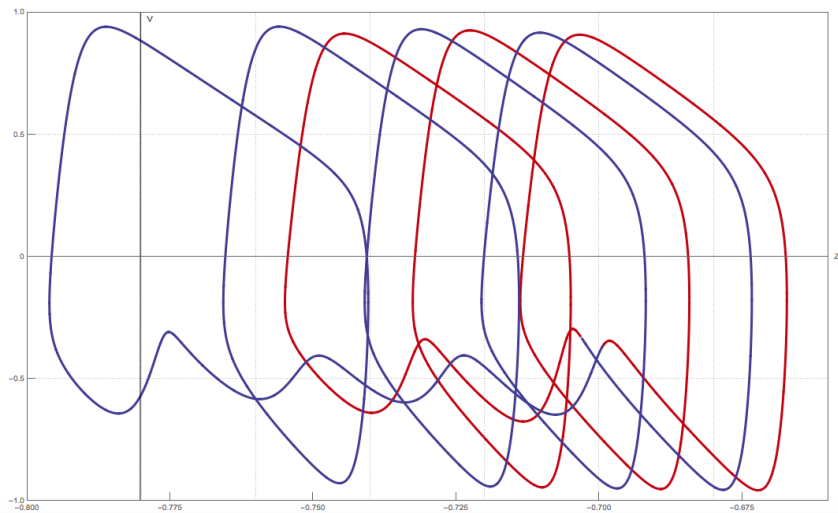
MMOهای بالا از نظر تعداد مدارهای کوچک و بزرگ نیز در تقارن هستند.



شکل ۱۰. مدار تناوبی آمیخته‌گونه از نوع $L_4^{S_3} L_4^{S_4}$



شکل ۱۱. مدار تناوبی آمیخته‌گونه گذر از نوع $L_9^{S_2} L_5^{S_1}$



شکل ۱۲. مدار تناوبی آمیخته‌گونه گذر از نوع $L_4^{S_4}$ $L_3^{S_2}$

MMOهای بالا ترکیب دو نوع مختلف MMO به حساب می‌آیند و آنها MMO گذر^۱ می‌نامیم. به‌عنوان مثال آخرین شکل گذری از MMO نوع $L_3^{S_2}$ به MMO نوع $L_4^{S_4}$ است.

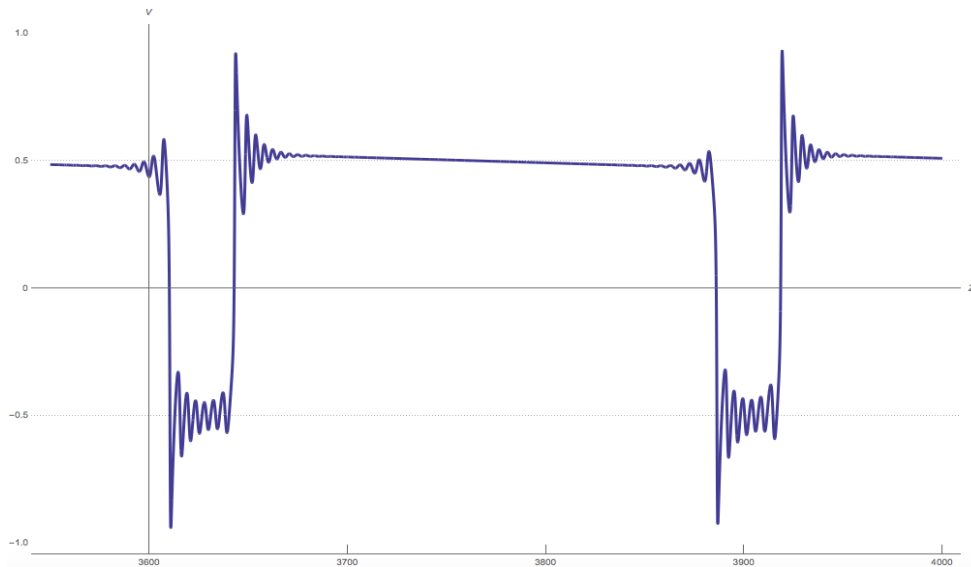
بررسی رفتارهای رگباری

چنان‌که گفته شد با تغییر ضرایب معادله سوم در یک مقدار پارامتر ثابت می‌توان تغییرات متغیر سوم یعنی z را کنترل کرد و بنابراین با تعیین محدوده تغییرات z می‌توان نوع دلخواهی از رفتارهای رگباری (با توجه به انشعاب‌های رخ داده در زیر سیستم تند) را تعیین کرد. نمونه‌هایی از آنها در زیر می‌آوریم:

اگر مقدار پارامتر a را برابر 0.743 گرفته و معادله سوم را به‌این صورت تغییر دهیم:

$$z' = 0.0032 \left(1.202v - \frac{z-1.1}{3.985} \right) \quad (۶)$$

یک رگبار فولد-هوپف داریم که در شکل ۱۳ آن را مشاهده می‌کنیم:

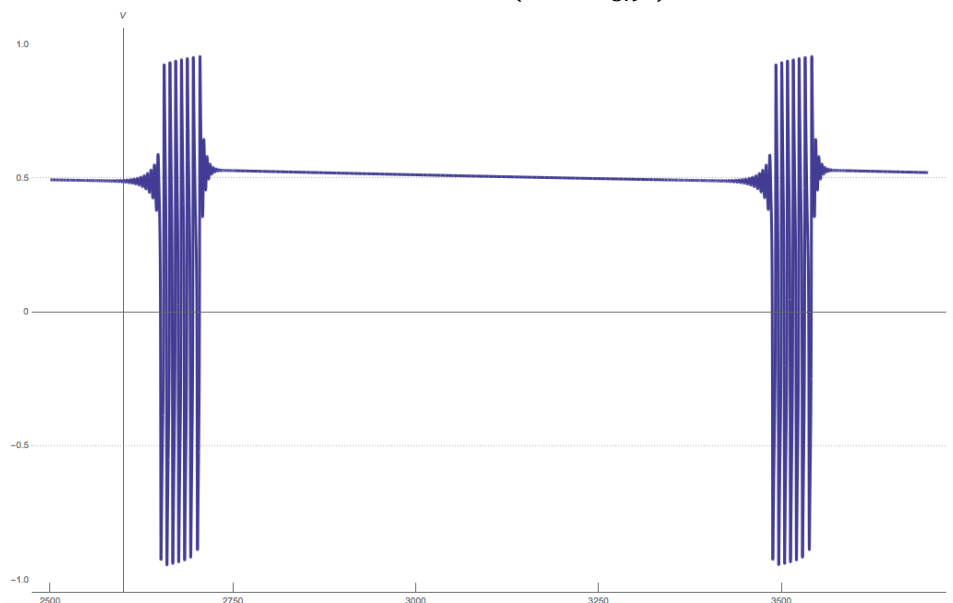


شکل ۱۳. رگبار فولد-هوپف

اگر مقدار پارامتر a را برابر 0.744 گرفته و معادله سوم را به این صورت تغییر دهیم، به یک رگبار هموکلینیک

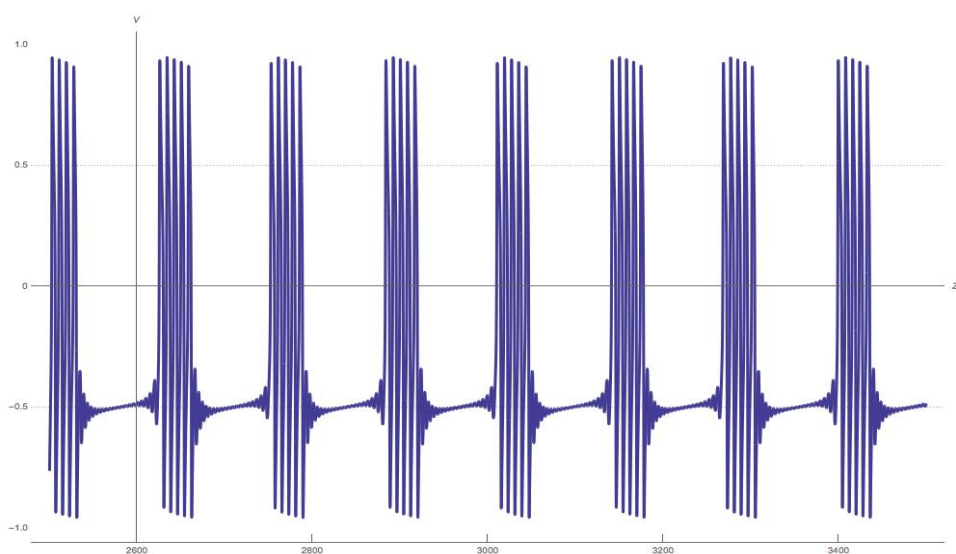
بزرگ-هویف می‌رسیم:

$$z' = 0.0035 \left(1v - \frac{z-1.1}{3.9} \right) \quad (۷)$$



شکل ۱۴. رگبار هموکلینیک بزرگ-هویف

هم‌چنین قرینه رفتار مذکور به دلیل وجود تقارن در نمودار انشعاب قابل طراحی است:

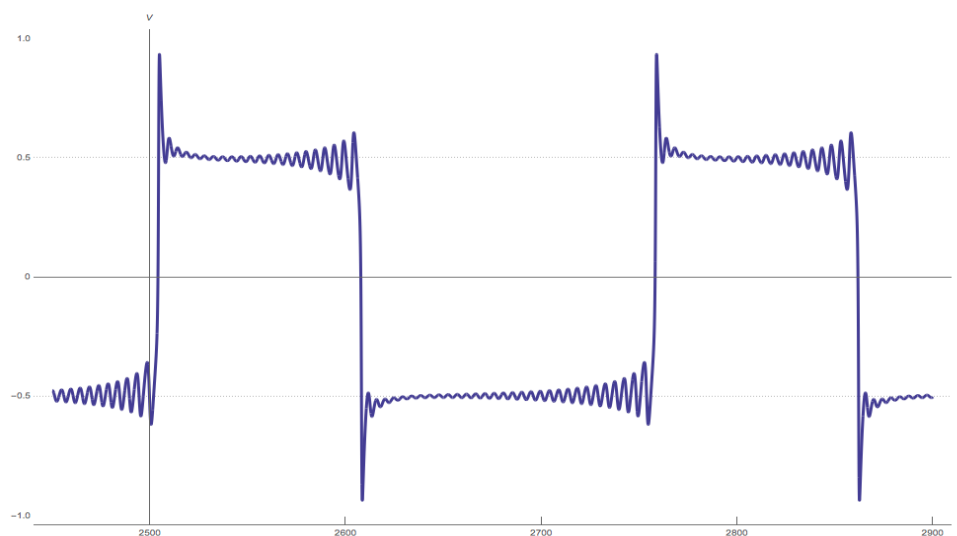


شکل ۱۵. رگبار هموکلینیک بزرگ-هویف

اگر مقدار پارامتر را برابر $a=0.7$ قرار دهیم و معادله سوم را به این صورت تغییر دهیم:

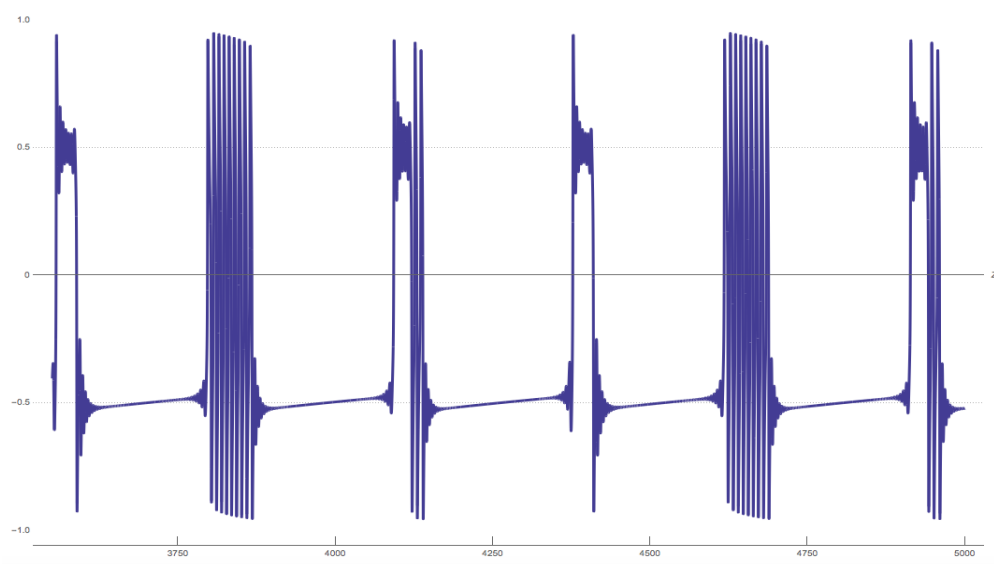
$$z' = 0.08(-0.316228 - 0.27v + 1.25(0.951 + z)) \quad (۸)$$

به یک رفتار رگباری هویف زیر بحرانی-هویف زیر بحرانی می‌رسیم که در شکل ۱۶ قابل مشاهده است:



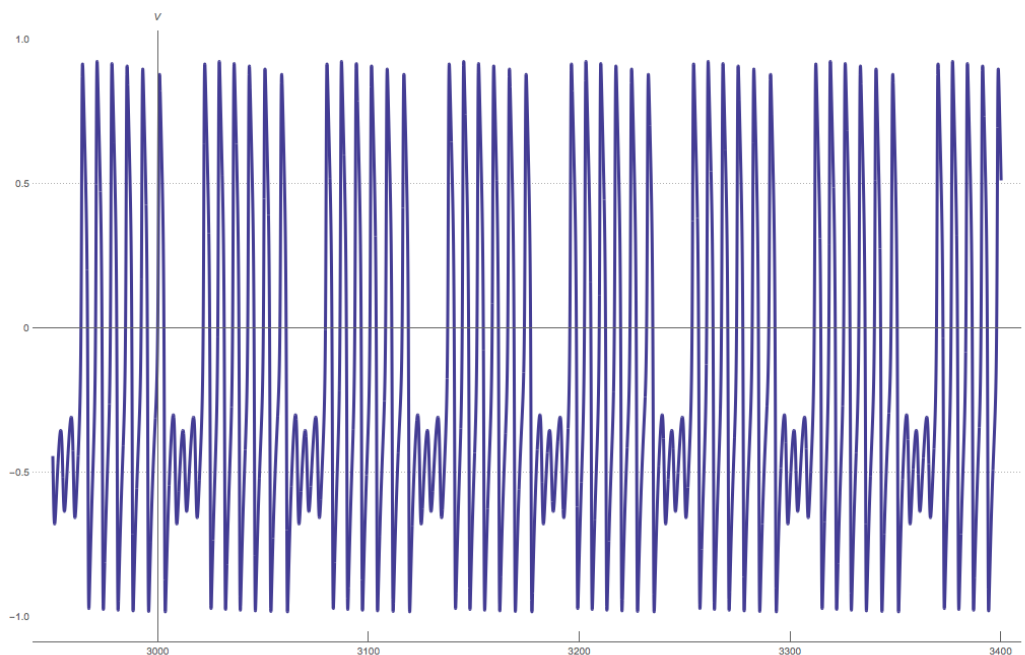
شکل ۱۶. رگبار هوپف زیر بحرانی-هوپف زیر بحرانی

با انتخاب درست معادله سوم در مقادیری از پارامتر که بیش‌تر از یک انشعاب در نمودار انشعاب دیده می‌شود می‌توان انواع ترکیبی رگبارهای مذکور را ایجاد کرد که در زیر نمونه‌ای از آن را می‌بینید:



شکل ۱۷. رگبار ترکیبی

دقت کنید که تعداد مدارهای بزرگ و کوچک را می‌توان با تغییر ضریب معادله سوم کم و زیاد کرد. هم‌چنین با تغییرات مناسب می‌توان در مقداری از پارامتر مداری از سیستم را پیدا کرد که رفتار آن وقتی مدار تناوبی بزرگ را ترک می‌کند در حد رفتارهای زیر آستانه‌ای نیست و می‌توان آن را به‌عنوان یک MMO در نظر گرفت. در شکل ۱۸ نمونه‌ای از آن را مشاهده می‌کنید:



شکل ۱۸. رگبار آمیخته‌گونه

رفتار کانارد^۱ گونه

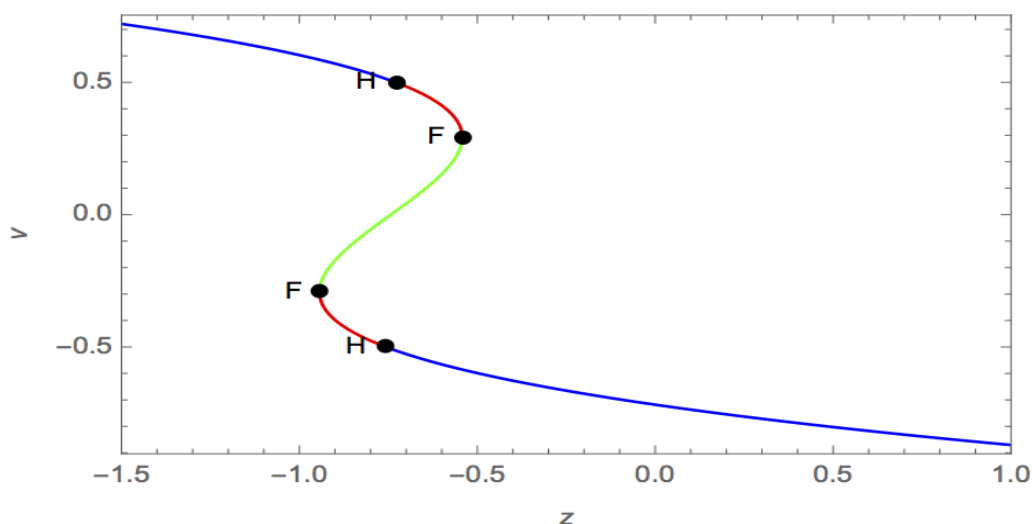
در شکل ۱۹ رفتاری آمیخته‌گونه را مشاهده می‌کنید که یک MMO هموکلینیک-هویف است. در این مثال رفتار تناوبی بزرگ با یک انشعاب هموکلینیک بزرگ به پایان می‌رسد. اهمیت این رفتارهای تناوبی کوچک در این است که مدت زمان چشم‌گیری حول مدار تناوبی به‌وجود آمده از یک هویف زیر بحرانی در زیر سیستم تند باقی می‌ماند.



شکل ۱۹. رفتار آمیخته‌گونه ی کانارد گونه

برای توضیح بیشتر این پدیده از نظریهٔ خمینه‌های نوردای Hirsch، Shub و Pugh استفاده می‌کنیم. بنابراین سیستم ۲ را برای $\alpha = 0$ در نظر می‌گیریم که همان زیر سیستم تند و Z در آن یک پارامتر است. نمودار انشعاب این سیستم برای Z های مختلف در شکل ۲۰ آمده است:

1. Canard



شکل ۲۰. نمودار انشعاب زیر سیستم تند

در این سیستم یک مدار تناوبی دافع وجود دارد که با یک انشعاب هوپف زیر بحرانی به وجود می‌آید. به‌ازای مقدار پارامتر $z = -0.757$ این نقطه یک نقطه تعادل سیستم تند است و چنان‌که در بالا گفته شد مقادیر ویژه قسمت خطی در آن برابر

$$۲,۷۷۵۵۶ \times ۱۰^{-۱۷} - ۱,۴۰۴۲۸ i \quad \text{و} \quad ۲,۷۷۵۵۶ \times ۱۰^{-۱۷} + ۱,۴۰۴۲۸ i$$

است. برای مقادیر بزرگ‌تر پارامتر قسمت حقیقی مقادیر ویژه منفی و این نقطه جاذب می‌شود. برای مثال یک نمونه از جواب‌های تناوبی دافع در شکل ۲ قابل مشاهده است. برای $-0.757 < z < -0.704$ این جواب تناوبی وجود دارد و اجتماع آنها برای یک بازه فشرده از این بازه، یک رویه نوردای به‌طور قائم هذلولوی (دافع) است. حال از نظریه خمینه‌های نوردای Shub، Hirsch و Pugh نتیجه می‌شود در سیستم سه‌بعدی برای مقادیر کوچک پارامتر α یک رویه نوردای دافع وجود دارد که مدار شکل ۱۹ مقدار زمان چشم‌گیری (در حدود یک‌سوم دوره تناوب خود) اطراف آن حرکت می‌کند.

چنان‌که در رفتارهای بالا دیده شد مدار جواب گاهی بسیار نزدیک خمینه ناپایدار شده و مدتی نزدیک آن می‌ماند. این رفتار در ادبیات سیستم‌های دینامیکی به کانارد معروف است که در این‌جا نمونه‌ای از آن را پیدا کرده‌ایم که تاکنون دیده نشده است. یکی از تفاوت‌های این کانارد وجود دو متغیر تند و یک متغیر کند است. هم‌چنین مشاهده می‌کنید که رفتارهای تناوبی کوچک بسیار منظم هستند و تفاوت دیگر انشعابات است که باعث شروع و خاتمه مدارهای تناوبی بزرگ و کوچک در MMO می‌شوند. نکته قابل توجه دیگر این MMOهای کانارد گونه این است که در بازه به‌نسبت قابل توجهی از مقادیر پارامتر وجود دارند. این رفتار کانارد گونه را می‌توان در بازه‌ای از مرتبه $۱۰^{-۳}$ از پارامتر مشاهده کرد.

منابع

1. Rinzel J., "A Formal Classification of Bursting Mechanisms in Excitable Systems", *Mathematical Topics in Population Biology, Morphogenesis and Neurosciences*. vol 71., (1987) 267-281.
2. Hodgkin A. L., Huxley A. F., "A quantitative description of membrane current and application to conduction and excitation in nerve", *J. Physiol.* , 117, (1952) 500-544.

3. Channell P., Cymbalyuk G., Shilnikov A, "Origin of Bursting through Homoclinic Spike Adding in a Neuron Model", *Phys Rev Lett.* 98, (2007) 134101-1.
4. Del Negro C. A, Hasiao C. F. Chandler S. H. Garfinkel A., "Evidence for a novel bursting mechanism in rodent trigeminal neurons, *Biophys J.* (1998) 174-182
5. Desroches M., Guckenheimer J., Krauskopf B., Kuehn Ch., H. M. Osinga, M. Wechselberger, "Mixed-Mode Oscillations with Multiple Time Scales", *SIAM Review*, Vol. 54, Issue 2, (2012) 211-288.
6. Desroches M, Krauskopf B, Osinga H. M, "Mixed-mode oscillations and slow manifolds in the self-coupled FitzHugh-Nagumo system", *Chaos* 18, *An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, (2008) 15-35.
7. E.Izhikevich, *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*, MIT Press (2007).
8. Wojcik J., Shilnikov A, "Voltage interval mappings for activity transitions in neuron models for elliptic bursters", *Physica D: Nonlinear Phenomena*, Vol. 240, Issues 14-15, (2011) 1164-1180.
9. Lawrence Perko, "Differential Equations and Dynamical Systems".
10. Ermentrout, G. Bard, Terman, David H, "Mathematical Foundations of Neuroscience, Springer (2010).
11. Petrov S. K. S. V., Showalter K., "Mixedmode oscillations in chemical systems," *J. Chem. Phys.* 97 (1992) 6191–6196.
12. Koper M., Gaspard P., "Mixed-mode and chaotic oscillations in a simple model of an electrochemical oscillator," *J. Phys. Chem.* 95 (1991) 4945-4947.
13. Albahadily J. R. F. N., Schell M., "Mixedmode oscillations in an electrochemical system. i. a farey sequence which does not occur on a torus," *J. Chemical Physics* 90 (1989) 813-821.
14. Schell M., Albahadily F. N., "Mixedmode oscillations in an electrochemical system. ii. a periodic–chaotic sequence," *J. Chemical Physics* 90 (1989) 822-828.
15. Rubin J., Wechselberger M., "The selection of mixed-mode oscillations in a hodgkin-huxley model with multiple timescales," *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science* 18, 015105 (2008).
16. Mikikian L. C. Y. T. M., Cavarroc M., Boufendi L., "Mixed-mode oscillations in complex plasma instabilities," *PRL* 100, 225005 (2008).
17. Roberts M. W. A., Widiasih E., Jones C., "Mixed mode oscillations in a conceptual climate model," *Physica D: Nonlinear Phenomena* 292–293 (2015) 70-83.
18. Hirsch M. W., Pugh C. C., Shub M., "Invariant Manifolds", Part of the Lecture Notes in Mathematics book series (LNM, Vol. 583) Springer (1977).