

РЯДИ ВОЛЬТЕРРИ ДЛЯ МОДЕЛЕЙ ХОДЖКІНА–ХАКСЛІ ТА ФІТЦХ’Ю–НАГУМО НЕЙРОНА

© Романишин Ю. М., Петрицька С. Р., 2016

Розглянуто представлення моделей Ходжкіна–Хакслі та ФітцХ’ю–Нагумо нейрона рядами Вольтерри та особливості обчислення ядер Вольтерри для цих моделей. Отримано системи лінійних алгебраїчних рівнянь для спектрів ядер Вольтерри та їх розв’язки. Для реалізації оберненого перетворення Фур’є використано пакет прикладних програм Symbolic Math Toolbox системи MATLAB. Наведено графіки модуля спектра та ядра першого порядку ряду Вольтерри для обох моделей нейрона.

Ключові слова: нейрон, модель Ходжкіна–Хакслі, модель ФітцХ’ю–Нагумо, ряд Вольтерри, спектр.

Y. Romanyshyn, S. Petrytska
Lviv Polytechnic National University

VOLTERRA SERIES FOR HODGKIN-HUXLEY AND FITZHUGH-NAGUMO NEURON MODELS

© Romanyshyn Y., Petrytska S., 2016

The peculiarity of Volterra series use as to comparison with classical models of nonlinear dynamical systems in the form of nonlinear differential equations is that Volterra series directly evaluates output signal of the system by multidimensional convolution of input signal. Kernels of Volterra series can be considered as generalization of impulse response of linear systems to nonlinear ones. The choice of certain components of Volterra series enables to take into account nonlinear peculiarities of different orders.

The representation of Hodgkin-Huxley and FitzHugh-Nagumo models of neuron by Volterra series and features of calculation of Volterra kernels for these neuron models are considered. The systems of nonlinear differential equations of the first order in the form of Cauchy of Hodgkin-Huxley and FitzHugh-Nagumo neuron models with continuous analytical functions at the right side of equations give the possibility to reduce the problem of determination Volterra kernels to solving of algebraic equations systems, which are represented in analytical form. For the determination of Volterra kernels the conversion into frequency domain by integral Fourier transform is used.

For the Hodgkin-Huxley model the multiple Maclaurin series expansions of the functions at the right side of system of differential equations are used, for the FitzHugh-Nagumo model the expressions at the right side of equations are polynomial.

The systems of four (for Hodgkin-Huxley model) and two (for FitzHugh-Nagumo model) linear algebraic equations for spectra of Volterra kernels and their solutions are obtained. Symbolic Math Toolbox of MATLAB system for inverse Fourier transforms is used. Diagrams of spectrum module and first order kernel of Volterra series are given for both neuron models.

Constructed Volterra series models can be used for research of dynamic properties of neural networks with Hodgkin-Huxley and FitzHugh-Nagumo models of neuron using.

Key words: neuron, Hodgkin-Huxley model, FitzHugh-Nagumo model, Volterra series, spectrum.

Вступ

Моделі Ходжкіна–Хакслі та ФітцХ’ю–Нагумо належать до одних з найпоширеніших моделей нейрона [1]. Перша з них являє собою систему чотирьох звичайних нелінійних диференціальних рівнянь першого порядку в формі Коші, а друга, спрощена модель, – аналогічну систему двох диференціальних рівнянь першого порядку, одне з яких є нелінійним, а друге лінійним. Це ускладнює математичний аналіз динаміки нейронних структур з використанням цих моделей. Інший підхід до побудови математичних моделей нелінійних динамічних систем полягає у їх представленні співвідношеннями, які безпосередньо виражають вихідний сигнал через операції над вхідним сигналом. Одним з таких представлень є ряди Вольтерри, ядра яких можна вважати узагальненням імпульсної характеристики лінійних систем на нелінійні. Математичні основи рядів Вольтерри, а також їх інженерного застосування викладено в [2–4]. Приклади побудови математичних моделей електронних схем у вигляді рядів Вольтерри та особливості визначення ядер цих рядів розглянуто, наприклад, в [5]. Приклади моделювання нелінійних систем на основі рядів Вольтерри наведено в [6]. Розглядалися особливості побудови рядів Вольтерри і для деяких моделей нейронів, зокрема, для моделі “накопичення–скидання” нейрона [7]. Представлення моделі Ходжкіна–Хакслі нейрона рядом Вольтерри подано в [8–9]. В [10] отримано співвідношення для ядер ряду Вольтерри, побудованого для моделі ФітцХ’ю–Нагумо нейрона. Вибір певної кількості складових ряду Вольтерри дає змогу враховувати нелінійні особливості різних порядків. Однак, незважаючи на доцільність такого представлення моделей Ходжкіна–Хакслі та ФітцХ’ю–Нагумо нейрона, а також його зв’язок з нейромережевими структурами, цей напрям моделювання нейрона досліджений недостатньо, що зумовлює актуальність статті.

Метою роботи є аналіз особливостей побудови рядів Вольтерри для моделей Ходжкіна–Хакслі та ФітцХ’ю–Нагумо нейрона, обчислення ядер рядів, обчислення ядер першого порядку в спектральному та часовому вигляді та порівняння цих ядер для обох моделей нейрона.

Постановка задачі представлення моделі Ходжкіна–Хакслі нейрона у вигляді ряду Вольтерри

Систему рівнянь моделі Ходжкіна–Хакслі нейрона подамо у векторному вигляді [8]:

$$\begin{aligned} \frac{dy_1}{dt} - f_1(y_1, y_2, y_3, y_4) &= x_1(t); & \frac{dy_2}{dt} - f_2(y_1, y_2) &= x_2(t); \\ \frac{dy_3}{dt} - f_3(y_1, y_3) &= x_3(t); & \frac{dy_4}{dt} - f_4(y_1, y_4) &= x_4(t), \end{aligned} \quad (1)$$

де $x_1(t) = \frac{1}{c}x(t)$; $x(t)$ – густина зовнішнього струму активації нейрона; c – питома поверхнева ємність мембрани; $x_2(t) = x_3(t) = x_4(t) = 0$; t – час; $y_1(t)$ – напруга на мембрані нейрона; $y_2(t)$, $y_3(t)$, $y_4(t)$ – внутрішні функції часу t та напруги на мембрані, які визначають часову залежність густин струмів та нелінійні властивості провідностей і пов’язані з $y_1(t)$ співвідношеннями:

$$\begin{aligned} f_1(y_1, y_2, y_3, y_4) &= -g_1 y_2^3 y_3 (y_1 - v_1) - g_2 y_4^4 (y_1 - v_2) - g_3 (y_1 - v_3); \\ f_k(y_1, y_k) &= \alpha_{y_k} (1 - y_k) - \beta_{y_k} y_k; \quad k = 2, 4; \\ \alpha_{y_2} &= \frac{2,5 - 0,1 y_1}{\exp(2,5 - 0,1 y_1) - 1}; \quad \alpha_{y_3} = 0,07 \exp(-y_1 / 20); \quad \alpha_{y_4} = \frac{0,1 - 0,01 y_1}{\exp(1 - 0,1 y_1) - 1}; \\ \beta_{y_2} &= 4 \exp(-y_1 / 18); \quad \beta_{y_3} = \frac{1}{\exp(3 - 0,1 y_1) + 1}; \quad \beta_{y_4} = 0,125 \exp(-y_1 / 80), \end{aligned} \quad (2)$$

де v_1, v_2, v_3 – опорні джерела напруги для іонів Na^+ , K^+ та решти іонів L відповідно; g_1, g_2, g_3 – сталі складові провідностей іонних каналів; значення y_k задається в mB , а значення α_{y_k} та β_{y_k} в mC^{-1} .

Для цієї моделі шукаємо представлення сигналів $y_k(t)$ через вхідні сигнали $x_k(t)$ у вигляді рядів Вольтерри:

$$y_k(t) = \int_{-\infty}^{\infty} g_{k1}(t)x_k(t-t)dt + \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} g_{k2}(t_1, t_2)x_k(t-t_1)x_k(t-t_2)dt_1dt_2 + \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} g_{k3}(t_1, t_2, t_3)x_k(t-t_1)x_k(t-t_2)x_k(t-t_3)dt_1dt_2dt_3 + \dots \quad (3)$$

де $g_{k1}(\tau)$; $g_{k2}(\tau_1, \tau_2)$; $g_{k3}(\tau_1, \tau_2, \tau_3)$ – ядра ряду Вольтерри для k -ї змінної відповідного порядку.

Визначення ядер ряду Вольтерри для моделі Ходжкіна–Хакслі нейрона

Для отримання ядер Вольтерри визначимо його інтегральне перетворення Фур'є:

$$Y_k(w) = G_{k1}(w)S(w) + \int_{-\infty}^{\infty} e^{-jw\tau} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} g_{k2}(t_1, t_2)x(t-t_1)x(t-t_2)dt_1dt_2dt + \int_{-\infty}^{\infty} e^{-jw\tau} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} g_{k3}(t_1, t_2, t_3)x(t-t_1)x(t-t_2)x(t-t_3)dt_1dt_2dt_3 + \dots \quad (4)$$

де $Y_k(w)$ – спектри функцій $y_k(t)$; $G_{ki}(w)$ – спектри ядер g_{ki} ; $S(w)$ – спектр функції $x_1(t)$.

Можна показати, що це перетворення приводить до вигляду:

$$Y_k(w) = G_{k1}(w)S(w) + \frac{1}{2p} \int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1)S(w_1)G_{k2}(w-w_1, w_1)dw_1 + \frac{1}{(2p)^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1)S(w_1-w_2)S(w_2)G_{k3}(w-w_1, w_1-w_2, w_2)dw_2dw_1 + \dots \quad (5)$$

Розкладемо функції f_i у кратні ряди Маклорена в околиці точки (0;0;0;0):

$$f_k(y_1, y_2, y_3, y_4) = \sum_{i=1}^4 \frac{\partial f_k}{\partial y_i} \Big|_{(0,0,0,0)} y_i + \frac{1}{2!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \frac{\partial^2 f_k}{\partial y_i \partial y_j} \Big|_{(0,0,0,0)} y_i y_j + \frac{1}{3!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \sum_{p=1}^4 \frac{\partial^3 f_k}{\partial y_i \partial y_j \partial y_p} \Big|_{(0,0,0,0)} y_i y_j y_p + \dots \quad (6)$$

Після підставлення розкладів у систему рівнянь (1) отримаємо:

$$\frac{dy_k}{dt} - \sum_{i=1}^4 \frac{\partial f_1}{\partial y_i} y_i - \frac{1}{2!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \frac{\partial^2 f_1}{\partial y_i \partial y_j} y_i y_j - \frac{1}{3!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \sum_{p=1}^4 \frac{\partial^3 f_1}{\partial y_i \partial y_j \partial y_p} y_i y_j y_p - \dots = x_k(t). \quad (7)$$

Після перетворення Фур'є системи рівнянь (7) одержимо:

$$jwY_k = \sum_{i=1}^4 \frac{\partial f_k}{\partial y_i} Y_i(w) + \frac{1}{2!} \frac{1}{2p} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \frac{\partial^2 f_k}{\partial y_i \partial y_j} \int_{-\infty}^{\infty} Y_i(w-w_1)Y_j(w_1)dw_1 + \frac{1}{3!} \frac{1}{(2p)^2} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \sum_{p=1}^4 \frac{\partial^3 f_k}{\partial y_i \partial y_j \partial y_p} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} Y_i(w-w_1)Y_j(w_1-w_2)Y_p(w_2)dw_2dw_1 + \dots + d_{k1}S(w), \quad (8)$$

де d_{k1} – символ Кронекера.

Після підставлення виразу (5) у вираз (8) отримаємо:

$$jw \left[G_{k1}(w)S(w) + \frac{1}{2p} \int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1)S(w_1)G_{k2}(w-w_1, w_1)dw_1 + \frac{1}{(2p)^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1)S(w_1-w_2)S(w_2)G_{k3}(w-w_1, w_1-w_2, w_2)dw_2dw_1 + \dots \right] = \sum_{i=1}^4 \frac{\partial f_k}{\partial y_i} \left[G_{i1}(w)S(w) + \frac{1}{2p} \int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1)S(w_1)G_{i2}(w-w_1, w_1)dw_1 + \dots \right]$$

$$\begin{aligned}
& + \frac{1}{(2p)^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1)S(w_1-w_2)S(w_2)G_{i3}(w-w_1, w_1-w_2, w_2)dw_2dw_1 + \dots \Big] + \\
& + \frac{1}{2!} \frac{1}{2p} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \frac{\partial^2 f_k}{\partial y_i \partial y_j} \int_{-\infty}^{\infty} \left[G_{i1}(w-w_1)S(w-w_1) + \frac{1}{2p} \int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1-w_{11})S(w_{11})G_{i2}(w-w_1-w_{11}, w_{11})dw_{11} + \right. \\
& + \left. \frac{1}{(2p)^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1-w_{11})S(w_{11}-w_{22})S(w_{22}) \times G_{i3}(w-w_1-w_{11}, w_{11}-w_{22}, w_{22})dw_{22}dw_{11} + \dots \right] \times \\
& \times \left[G_{j1}(w_1)S(w_1) + \frac{1}{2p} \int_{-\infty}^{\infty} S(w_1-w_{11})S(w_{11})G_{j2}(w_1-w_{11}, w_{11})dw_{11} + \right. \\
& + \left. \frac{1}{(2p)^2} \int_{-\infty}^{\infty} \int_{-\infty}^{\infty} S(w_1-w_{11})S(w_{11}-w_{22})S(w_{22}) \times \right. \\
& \left. \times G_{j3}(w_1-w_{11}, w_{11}-w_{22}, w_{22})dw_{22}dw_{11} + \dots + d_{k1}S(w) \right]. \quad (9)
\end{aligned}$$

Оскільки це рівняння повинно бути справедливим для будь-яких функцій $S(w)$, рівняння для визначення спектрів ядер $G_{ki}(w)$ можна отримати прирівнюванням відповідних виразів у (9) до 0.

З прирівнювання коефіцієнтів при $S(w)$ до 0 отримаємо:

$$jwG_{k1}(w) = \sum_{i=1}^4 \frac{\partial f_k}{\partial y_i} G_{i1}(w) + d_{k1}; \quad k = \overline{1;4}. \quad (10)$$

Це система чотирьох лінійних рівнянь з чотирма невідомими ядрами першого порядку. Процедура її розв'язання реалізується в символьному вигляді за допомогою пакета прикладних програм символьної математики Symbolic Math Toolbox системи MATLAB. В результаті величини G_{k1} представляються дробово-раціональними виразами відносно jw , знаменники виразів є поліномом четвертого степеня, чисельник G_{11} – поліномом третього степеня, а чисельники G_{21} , G_{31} та G_{41} – поліномами другого степеня. Модуль G_{11} (спектр ядра першого порядку g_{11}) зображено на рис. 1, а.

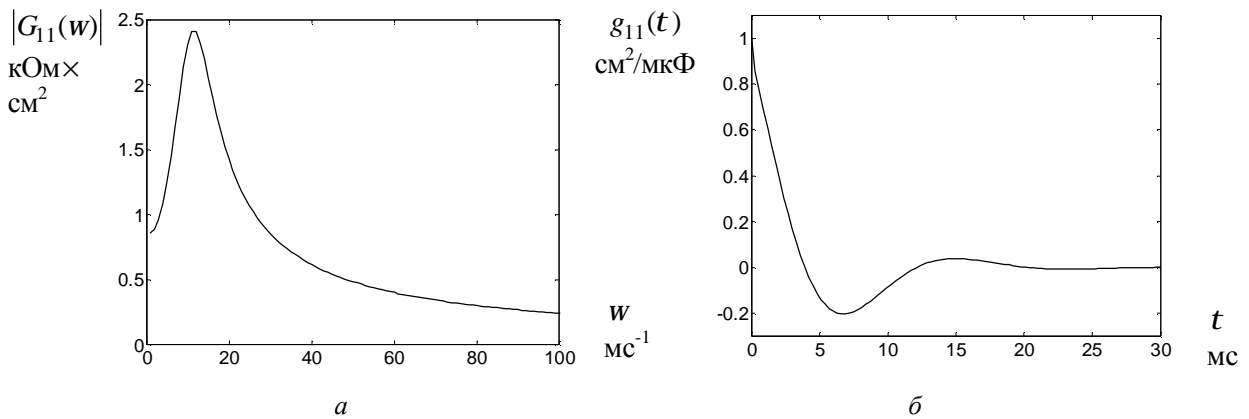


Рис. 1. Модуль спектра та ядро першого порядку ряду Вольтерри для моделі Ходжкіна–Хакслі

Обернене перетворення Фур'є спектрів також реалізується у символьному вигляді з попереднім обчисленням коренів полінома знаменників. На рис. 1, б зображено графік ядра першого порядку g_{11} , обчисленого на основі отриманих виразів.

Прирівнюючи коефіцієнти при $S(w-w_1)S(w_1)$ в інтегралах $\int_{-\infty}^{\infty} S(w-w_1)S(w_1)\dots dw_1$ до 0, отримаємо:

$$jwG_{k2}(w-w_1, w_1) = \sum_{i=1}^4 \frac{\partial f_k}{\partial y_i} G_{i2}(w-w_1, w_1) + \frac{1}{2!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \frac{\partial^2 f_k}{\partial y_i \partial y_j} G_{i1}(w-w_1)G_{j1}(w_1); \quad k = \overline{1;4}. \quad (11)$$

Цю систему рівнянь можна звести до вигляду:

$$j(w_1 + w_2)G_{k2}(w_1, w_2) = \sum_{i=1}^4 \frac{\partial f_k}{\partial y_i} G_{i2}(w_1, w_2) + \frac{1}{2!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \frac{\partial^2 f_k}{\partial y_i \partial y_j} G_{i1}(w_1) G_{j1}(w_2). \quad (12)$$

Аналогічно попередньому, для спектрів ядер другого порядку отримаємо систему лінійних алгебраїчних рівнянь з матрицею такої самої структури, що й для ядер першого порядку.

З прирівнювання подвійних інтегралів та справедливості цієї рівності за довільної функції $S(w)$ отримаємо умову:

$$j(w_1 + w_2 + w_3)G_{k3}(w_1, w_2, w_3) = \sum_{i=1}^4 \frac{\partial f_k}{\partial y_i} G_{i3}(w_1, w_2, w_3) + \frac{1}{2!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \frac{\partial^2 f_k}{\partial y_i \partial y_j} G_{i1}(w_1) G_{j2}(w_2, w_3) + \frac{1}{2!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \frac{\partial^2 f_k}{\partial y_i \partial y_j} G_{j1}(w_3) G_{i2}(w_1, w_2) + \frac{1}{3!} \sum_{i=1}^4 \sum_{j=1}^4 \sum_{p=1}^4 \frac{\partial^3 f_k}{\partial y_i \partial y_j \partial y_p} G_{i1}(w_1) G_{j1}(w_2) G_{p1}(w_3). \quad (13)$$

Як і в попередніх випадках ядер першого та другого порядку, це система чотирьох лінійних алгебраїчних рівнянь з чотирма невідомими $G_{k3}(w_1, w_2, w_3)$, а вільні члени виражаються через ядра першого та другого порядків.

Аналогічно, хоча й зі значно складнішими перетвореннями, можна отримати системи алгебраїчних рівнянь для ядер Вольтерри вищих порядків.

Представлення моделі ФітцХ'ю–Нагумо нейрона рядом Вольтерри

Варіант моделі ФітцХ'ю–Нагумо нейрона, наведений в [1], подамо, за аналогією з попереднім, у вигляді системи рівнянь:

$$\frac{dy_1}{dt} - f_1(y_1, y_2) = x_1(t); \quad \frac{dy_2}{dt} - f_2(y_1, y_2) = x_2(t);$$

$$f_1(y_1, y_2) = \frac{1}{e} [y_1(y_1 + c)(d - y_1) - ay_2]; \quad f_2(y_1, y_2) = y_1 - qy_2, \quad (14)$$

де $x_1(t) = bx(t)$; $x(t)$ – густина зовнішнього струму активації нейрона, мкА×см⁻²; $b = 100$ мВ×см²×мкА⁻¹×мс⁻¹; $y_1(t)$ – напруга на мембрані нейрона, мВ; $x_2(t) = 0$; t – час, мс; $y_2(t)$ – внутрішня функція часу та напруги на мембрані, мВ×мс; $e = 0.01$ мВ²×мс; $c = -0.1$ мВ; $d = 1$ мВ; $a = 1$ мВ²×мс⁻¹; $q = 0.5$ мс⁻¹.

Аналогічно до моделі Ходжкіна–Хакслі, шукаємо представлення функцій $y_k(t)$ через вхідні сигнали $x_k(t)$ у вигляді рядів Вольтерри (3) при $k = 1, 2$, після чого здійснимо їх інтегральне перетворення Фур'є. Особливістю моделі ФітцХ'ю–Нагумо нейрона є поліноміальний характер функцій f_1 і f_2 (зокрема, функція f_1 є поліномом третього степеня щодо y_1 , а функція f_2 лінійна), тому немає потреби розкладати ці функції в кратні ряди Маклорена. Однак задля уніфікації з моделлю Ходжкіна–Хакслі доцільно використати аналогічне представлення розкладами в скінченні суми Маклорена функцій f_1 і f_2 загального виду (очевидно, що $f_k(0, 0) = 0$):

$$f_k(y_1, y_2) = \sum_{i=1}^2 \frac{\partial f_k}{\partial y_i} \Big|_{(0,0)} y_i + \frac{1}{2!} \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 \frac{\partial^2 f_k}{\partial y_i \partial y_j} \Big|_{(0,0)} y_i y_j + \frac{1}{3!} \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 \sum_{p=1}^2 \frac{\partial^3 f_k}{\partial y_i \partial y_j \partial y_p} \Big|_{(0,0)} y_i y_j y_p. \quad (15)$$

Очевидно, що:

$$\frac{\partial f_1}{\partial y_1} \Big|_{(0,0)} = \frac{cd}{e} = -10; \quad \frac{\partial f_1}{\partial y_2} \Big|_{(0,0)} = -\frac{a}{e} = -100; \quad \frac{\partial f_2}{\partial y_1} \Big|_{(0,0)} = 1;$$

$$\frac{\partial f_2}{\partial y_2} \Big|_{(0,0)} = -q = -0.5; \quad \frac{\partial^2 f_1}{\partial y_1^2} \Big|_{(0,0)} = \frac{2(d-c)}{e} = 220; \quad \frac{\partial^3 f_1}{\partial y_1^3} \Big|_{(0,0)} = -\frac{6}{e} = -600. \quad (16)$$

Всі інші похідні дорівнюють нулю.

Наступні перетворення аналогічні до перетворень для моделі Ходжкіна–Хакслі: перетворення Фур'є системи рівнянь (14) з урахуванням співвідношень (15)–(16) з тією відмінністю, що замість нескінченних сум у (8) отримуємо скінченні, а підсумовування здійснюється не до 4, а до 2. В результаті одержимо рівняння, які пов'язують спектр вхідного сигналу $S(w)$, спектри ядер ряду Вольтерри $G_{ki}(w)$, частинні похідні функцій f_k по y_i та інтеграли послідовних кратностей, що містять ці спектри. Оскільки ці рівняння повинні бути справедливими для будь-яких функцій $S(w)$, рівняння для визначення спектрів ядер $G_{ki}(w)$ можна отримати прирівнюванням відповідних виразів до 0.

У результаті отримуємо систему двох лінійних рівнянь з двома невідомими спектрами ядер першого порядку:

$$\begin{cases} \left(jw - \frac{cd}{e} \right) G_{11}(w) + \frac{a}{e} G_{21}(w) = 1 \\ -G_{11}(w) + (jw + q) G_{21}(w) = 0 \end{cases} \quad (17)$$

Розв'язки цієї системи рівнянь:

$$G_{11}(w) = \frac{jw + q}{\left(jw - \frac{cd}{e} \right) (jw + q) + \frac{a}{e}}; \quad G_{21}(w) = \frac{1}{\left(jw - \frac{cd}{e} \right) (jw + q) + \frac{a}{e}} \quad (18)$$

Як і для моделі Ходжкіна–Хакслі, величини $G_{k1}(w)$ представляються дробово-раціональними виразами відносно jw , знаменники виразів є поліномом другого степеня, чисельник $G_{11}(w)$ – поліномом першого степеня, а чисельник $G_{21}(w)$ – сталою. Модуль $G_{11}(w)$ (спектр ядра першого порядку g_{11}) зображено на рис. 2, а.

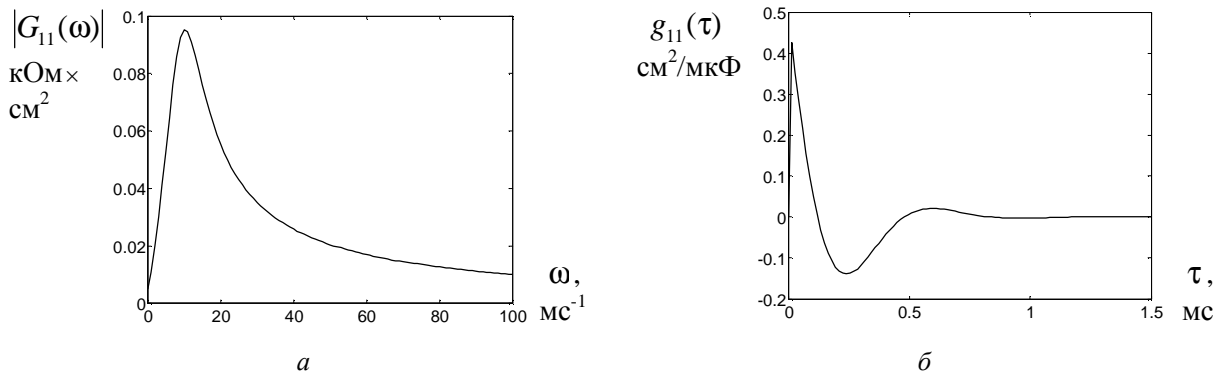


Рис. 2. Модуль спектра та ядро першого порядку ряду Вольтерри для моделі ФітцХ'ю–Нагумо нейрона

На рис. 2, б зображено графік ядра першого порядку g_{11} , обчисленого на основі отриманого виразу. Ці характеристики якісно збігаються з відповідними графіками для ядра першого порядку ряду Вольтерри моделі Ходжкіна–Хакслі, хоча й відрізняються числовими параметрами, оскільки в обох моделях використовується різне нормування.

Аналогічно до попереднього, для спектрів ядер другого порядку моделі ФітцХ'ю–Нагумо нейрона отримасмо систему лінійних алгебраїчних рівнянь з матрицею такої самої структури, що й для ядер першого порядку:

$$\begin{cases} \left(j(\omega_1 + \omega_2) - \frac{cd}{e} \right) G_{12}(\omega_1, \omega_2) + \frac{a}{e} G_{22}(\omega_1, \omega_2) = \frac{d - c}{e} G_{11}(\omega_1) G_{11}(\omega_2) \\ -G_{12}(\omega_1, \omega_2) + (j(\omega_1 + \omega_2) + q) G_{22}(\omega_1, \omega_2) = 0 \end{cases} \quad (19)$$

Розв'язки цієї системи:

$$G_{12}(w_1, w_2) = \frac{\frac{d - c}{e} (j(w_1 + w_2) + q) G_{11}(w_1) G_{11}(w_2)}{\left(j(w_1 + w_2) - \frac{cd}{e} \right) (j(w_1 + w_2) + q) + \frac{a}{e}}; \quad (20)$$

$$G_{22}(w_1, w_2) = \frac{\frac{d-c}{e} G_{11}(w_1) G_{11}(w_2)}{\left(j(w_1 + w_2) - \frac{cd}{e} \right) (j(w_1 + w_2) + q) + \frac{a}{e}}. \quad (21)$$

З прирівнювання подвійних інтегралів та справедливості цієї рівності за довільної функції $S(\omega)$ отримуємо систему рівнянь для визначення ядер третього порядку:

$$\begin{aligned} & \left(j(\omega_1 + \omega_2 + \omega_3) - \frac{cd}{e} \right) G_{13}(\omega_1, \omega_2, \omega_3) + \frac{a}{e} G_{23}(\omega_1, \omega_2, \omega_3) = \\ & = \frac{d-c}{e} (G_{11}(\omega_1) G_{12}(\omega_2, \omega_3) + G_{11}(\omega_3) G_{12}(\omega_1, \omega_2)) - \frac{1}{e} G_{11}(\omega_1) G_{11}(\omega_2) G_{11}(\omega_3); \\ & - G_{13}(\omega_1, \omega_2, \omega_3) + (j(\omega_1 + \omega_2 + \omega_3) + q) G_{23}(\omega_1, \omega_2, \omega_3) = 0. \end{aligned} \quad (22)$$

Розв'язок цієї системи:

$$\begin{aligned} G_{23}(\omega_1, \omega_2, \omega_3) &= [(d-c)G_{11}(\omega_1)G_{12}(\omega_2, \omega_3) + (d-c)G_{11}(\omega_3)G_{12}(\omega_1, \omega_2) - \\ & - G_{11}(\omega_1)G_{11}(\omega_2)G_{11}(\omega_3)] / [ej(\omega_1 + \omega_2 + \omega_3)[j(\omega_1 + \omega_2 + \omega_3) + q] - \\ & - cd[j(\omega_1 + \omega_2 + \omega_3) + q] + a]; \\ G_{13}(\omega_1, \omega_2, \omega_3) &= G_{23}(\omega_1, \omega_2, \omega_3)[j(\omega_1 + \omega_2 + \omega_3) + q]. \end{aligned} \quad (23)$$

Аналогічно можна отримати системи алгебраїчних рівнянь для ядер Вольтерри вищих порядків.

Висновки

Моделі нелінійних систем у вигляді рядів Вольтерри, які є узагальненням інтеграла згортки для лінійних систем, дають змогу виразити вихідний сигнал через вхідний у вигляді складових, що відповідають лінійній частині та нелінійним вищих порядків. Моделі Ходжкіна–Хакслі та ФітцХ'ю–Нагумо нейрона представляються системами диференціальних рівнянь першого порядку в формі Коші (для моделі Ходжкіна–Хакслі чотирьох нелінійних рівнянь, а для моделі ФітцХ'ю–Нагумо двох, одне з яких є нелінійним, а друге лінійним), які пов'язують вхідний сигнал (густина струму), вихідний сигнал (напруга на мембрані), внутрішні змінні та параметри моделі. Для усунення внутрішніх змінних використано зведення моделі до представлення у вигляді ряду Вольтерри. Використання цієї моделі, незважаючи на певну складність обчислень рядів Вольтерри, дає змогу розглядати різні наближення моделі нейрона – лінійну, нелінійні моделі різних порядків. Обчислення спектрів ядер Вольтерри зводиться до розв'язування однотипних систем лінійних алгебраїчних рівнянь (з чотирма або з двома невідомими).

1. Gerstner W., Kistler W. M. *Spiking Neuron Models. Single Neurons, Populations, Plasticity.* Cambridge: Cambridge University Press, 2002. 2. Boyd S. P. *Volterra Series: Engineering Fundamentals: Ph.D. Thesis.* University of California, Berkeley. 1980. 3. Rugh W. J. *Nonlinear System Theory. The Volterra/Wiener Approach.* Baltimore: The Johns Hopkins University Press. 1981. 4. Boyd S., Chua L. O., Desoer C. A. *Analytical Foundations of Volterra Series // IMA Journal of Mathematical Control & Information.* 1984. No. 1. P. 243–282. 5. Маас С. *Что надо знать о методе анализа на основе рядов Вольтерра // Инженерная микроэлектроника.* 2000. № 1. С. 45–51. 6. Carassale L., Kareem A. *Modeling Nonlinear Systems by Volterra Series // Journal of Engineering Mechanics.* 2010. Vol. 136., no. 6. P. 801–818. 7. Poggio T., Torre V. *A Volterra Representation for Some Neuron Models // Biological Cybernetics.* 1977. No. 27. P. 113–124. 8. Kistler W., Gerstner W., van Hemmen, J.L. *Reduction of the Hodgkin-Huxley Equations to a Single-Variable Threshold Model // Neural Computation.* 1997. Vol. 9. no. 5. P. 1015–1045. 9. Романишин Ю. М., Кохалевич Ю. Р., Пукіш С. Р. *Ряд Вольтерра для моделі Ходжкіна–Хакслі нейрона: Моделювання та інформаційні технології: зб. наук. праць Інституту*

проблем моделювання в енергетиці ім. Г. Є. Пухова НАН України. Київ, 2010. Вип. 56. С. 156–163. 10. Романишин Ю. М., Павлиш В. А., Корж Р. О., Кохалевич Ю. Р., Пукіш С. Р. Представлення моделі ФітцХ'ю–Нагумо нейрона рядом Вольтерра // Науковий вісник Національного лісотехнічного університету України. Львів, 2010. Вип. 20.14. С. 305–310.

References

1. Gerstner, W. and Kistler, W. M. (2002), *Spiking Neuron Models. Single Neurons, Populations, Plasticity*, Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2. Boyd, S. P. (1980), *Volterra Series: Engineering Fundamentals*, Ph. D. Thesis, University of California, Berkeley, USA. 3. Rugh, W. J. (1981), *Nonlinear System Theory. The Volterra/Wiener Approach*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA. 4. Boyd, S., Chua, L. O. and Desoer, C.A. (1984), “Analytical Foundations of Volterra Series”, *IMA Journal of Mathematical Control & Information*, no. 1, pp. 243–282. 5. Maas, S. (2000), “What you need to know about Volterra series analysis”, *Inzhenernaya mikroelektronika*, no. 1, pp. 45–51. 6. Carassale, L. and Kareem, A. (2010), “Modeling Nonlinear Systems by Volterra Series”, *Journal of Engineering Mechanics*, vol. 136, no. 6, pp. 801–818. 7. Poggio, T. and Torre, V. (1977), “A Volterra Representation for Some Neuron Models”, *Biological Cybernetics*, no. 27, pp. 113–124. 8. Kistler, W., Gerstner, W. and van Hemmen, J. L. (1997), “Reduction of the Hodgkin-Huxley Equations to a Single-Variable Threshold Model”, *Neural Computation*, vol. 9, no. 5, pp. 1015–1045. 9. Romanyshyn, Yu. M., Kokhalevych, Yu. R. and Pukish, S.R. (2010), “Volterra series for Hodgkin-Huxley neuron model”, *Modelyuvannya ta informatsiyni tekhnolohiyi. Zbirnyk naukovykh prats' Instytutu problem modelyuvannya v enerhetytsi im. H. Ye. Pukhova NAN Ukrainy, Kyiv*, no. 56, pp. 156–163. 10. Romanyshyn, Yu. M., Pavlysh, V. A., Korzh, R. O., Kokhalevych, Yu. R. and Pukish, S. R. (2010), “Representation of FitzHugh-Nagumo neuron model by Volterra series”, *Naukovyy visnyk Natsional'noho lisotekhnichnoho universytetu Ukrainy, Lviv*, no. 20.14, pp. 305–310.