

УДК: 519.21

Анализ воздействия аддитивного и параметрического шума на модель нейрона Моррис – Лекара

Л. Б. Ряшко^а, Е. С. Слепухина^б

Уральский федеральный университет,
Россия, 620083, г. Екатеринбург, пр. Ленина, д. 51

E-mail: ^а Lev.Ryashko@urfu.ru, ^б Evdokia.Slepukhina@urfu.ru

Получено 18.01.2017, после доработки — 13.03.2017.

Принято к публикации 31.05.2017.

Работа посвящена проблеме анализа эффектов, связанных с воздействием аддитивного и параметрического шума на процессы, происходящие в нервной клетке. Это исследование проводится на примере известной модели Моррис – Лекара, которая описывается двумерной системой обыкновенных дифференциальных уравнений. Одним из основных свойств нейрона является возбудимость — способность отвечать на внешнее воздействие резким изменением электрического потенциала на мембране клетки. В данной статье рассматривается набор параметров, при котором модель демонстрирует возбудимость класса 2. Динамика системы исследуется при изменении параметра внешнего тока. Рассматриваются две параметрические зоны: зона моностабильности, в которой единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие, и зона бистабильности, характеризующаяся сосуществованием устойчивого равновесия и предельного цикла. Показывается, что в обоих случаях под действием шума в системе генерируются колебания смешанных мод (т. е. чередование колебаний малых и больших амплитуд). В зоне моностабильности данный феномен связан с высокой возбудимостью системы, а в зоне бистабильности он объясняется индуцированными шумом переходами между аттракторами. Это явление подтверждается изменениями плотности распределения случайных траекторий, спектральной плотности и статистиками межспайковых интервалов. Проводится сравнение действия аддитивного и параметрического шума. Показывается, что при добавлении параметрического шума стохастическая генерация колебаний смешанных мод наблюдается при меньших интенсивностях, чем при воздействии аддитивного шума. Для количественного анализа этих стохастических феноменов предлагается и применяется подход, основанный на технике функций стохастической чувствительности и методе доверительных областей. В случае устойчивого равновесия это эллипс, а для устойчивого предельного цикла такой областью является доверительная полоса. Исследование взаимного расположения доверительных областей и границы, разделяющей бассейны притяжения аттракторов, при изменении параметров шума позволяет предсказывать возникновение индуцированных шумом переходов. Эффективность данного аналитического подхода подтверждается хорошим соответствием теоретических оценок с результатами прямого численного моделирования.

Ключевые слова: модель Моррис – Лекара, нейронная возбудимость, гауссовский шум, индуцированные шумом переходы, стохастическая чувствительность, доверительные области

Исследование выполнено при финансовой поддержке Правительства Российской Федерации (постановление № 211, контракт № 02.А03.21.0006) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-31-00317 мол_а).

UDC: 519.21

Analysis of additive and parametric noise effects on Morris–Lecar neuron model

L. B. Ryashko^a, E. S. Slepukhina^b

Ural Federal University,
51, Lenina ave., Ekaterinburg, 620083, Russia

E-mail: ^a Lev.Ryashko@urfu.ru, ^b Evdokia.Slepukhina@urfu.ru

Received 18.01.2017, after completion — 13.03.2017.

Accepted for publication 31.05.2017.

This paper is devoted to the analysis of the effect of additive and parametric noise on the processes occurring in the nerve cell. This study is carried out on the example of the well-known Morris–Lecar model described by the two-dimensional system of ordinary differential equations. One of the main properties of the neuron is the excitability, i.e., the ability to respond to external stimuli with an abrupt change of the electric potential on the cell membrane. This article considers a set of parameters, wherein the model exhibits the class 2 excitability. The dynamics of the system is studied under variation of the external current parameter. We consider two parametric zones: the monostability zone, where a stable equilibrium is the only attractor of the deterministic system, and the bistability zone, characterized by the coexistence of a stable equilibrium and a limit cycle. We show that in both cases random disturbances result in the phenomenon of the stochastic generation of mixed-mode oscillations (i.e., alternating oscillations of small and large amplitudes). In the monostability zone this phenomenon is associated with a high excitability of the system, while in the bistability zone, it occurs due to noise-induced transitions between attractors. This phenomenon is confirmed by changes of probability density functions for distribution of random trajectories, power spectral densities and interspike intervals statistics. The action of additive and parametric noise is compared. We show that under the parametric noise, the stochastic generation of mixed-mode oscillations is observed at lower intensities than under the additive noise. For the quantitative analysis of these stochastic phenomena we propose and apply an approach based on the stochastic sensitivity function technique and the method of confidence domains. In the case of a stable equilibrium, this confidence domain is an ellipse. For the stable limit cycle, this domain is a confidence band. The study of the mutual location of confidence bands and the boundary separating the basins of attraction for different noise intensities allows us to predict the emergence of noise-induced transitions. The effectiveness of this analytical approach is confirmed by the good agreement of theoretical estimations with results of direct numerical simulations.

Keywords: Morris–Lecar model, neural excitability, Gaussian noise, noise-induced transitions, stochastic sensitivity, confidence domains

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2017, vol. 9, no. 3, pp. 449–468 (Russian).

The work was supported by the Government of the Russian Federation (Act 211, contract No. 02.A03.21.0006) and the Russian Foundation for Basic Research (project No. 16-31-00317 mol_a).

Введение

Исследование нейронной активности в настоящее время привлекает внимание многих ученых. Уже получено большое число новых результатов о физиологии и свойствах нейронов, механизмах передачи импульсов между нервными клетками, принципах взаимодействия в нейронных сетях. Однако многое еще остается неизученным. В теоретическом исследовании процессов функционирования нервной клетки важную роль играет математическое и компьютерное моделирование. В последнее время интенсивно развиваются подходы теории динамических систем и бифуркаций применительно к исследованию нейрона [Izhikevich, 2007].

Особый интерес представляют модели, учитывающие влияние шума на поведение нервной клетки, поскольку все реальные объекты подвержены воздействию неконтролируемых случайных возмущений. Известно, что присутствие даже малых шумов может привести к существенным изменениям в динамике системы. Многочисленные теоретические и экспериментальные исследования показали, что случайные флуктуации могут привести к таким необычным явлениям, как стохастический резонанс [Gammaitoni et al., 1998; McDonnell et al., 2008; Анищенко и др., 2003], индуцированные шумами переходы [Horsthemke, Lefever, 1984; Berglund, Gentz, 2005], индуцированный шумом порядок [Matsumoto, Tsuda, 1983; Gassmann, 1997], индуцированный шумом хаос [Gao, Hwang, Liu, 1999].

Полное описание возможных в системе стохастических режимов в терминах плотности распределения задается уравнением Фоккера – Планка – Колмогорова (ФПК). Однако непосредственно использовать его технически сложно даже в простых случаях. Поэтому в настоящее время развиваются подходы, позволяющие найти аппроксимации или асимптотики решений уравнения ФПК. Для систем с малыми случайными возмущениями могут быть использованы метод квазипотенциала [Вентцель, Фрейдлин, 1979; Dembo, Zeitouni, 1995] и техника функций стохастической чувствительности [Башкирцева, Ряшко, 2001; Bashkirtseva, Ryashko, 2004; Bashkirtseva, Ryashko, 2011].

В данной статье изучается стохастическая динамика двумерной модели нейрона Моррис – Лекара (МЛ) [Morris, Lecar, 1981]. Несмотря на свою относительную простоту, модель МЛ воспроизводит широкий спектр различных нейрофизиологических явлений и соответствующих динамических режимов. Одним из основных свойств нейрона является возбудимость, т. е. переход от состояния покоя к режиму периодической генерации спайков (потенциалов действия). Выделяют два основных типа возбудимости, известные как класс 1 и класс 2 [Hodgkin, 1948]. Класс 1 включает в себя модели, где спайки (т. е. резкие изменения электрического потенциала на клеточной мембране) могут генерироваться с произвольно низкой частотой, которая возрастает с увеличением силы тока. В классе 2 спайки формируются в определенном (достаточно узком) диапазоне частот, который почти не меняется при изменении силы тока. Возбудимость класса 1 возникает в моделях с седло-узловой бифуркацией на инвариантной кривой, тогда как класс 2 связан с бифуркацией Андронова – Хопфа и седло-узловой бифуркацией [Izhikevich, 2007]. Модель МЛ описывает оба класса возбудимости, в зависимости от значений параметров [Rinzel, Ermentrout, 1989]. В данной статье мы фиксируем набор параметров, соответствующий возбудимости класса 2.

Детальный бифуркационный анализ детерминированной системы МЛ в различных параметрических зонах представлен в [Tsumoto et al., 2006; Liu et al., 2014]. Индуцированные шумом переходы от возбудимого режима к колебательному в модели МЛ с возбудимостью класса 1 и 2 исследовались в [Tateno, Pakdaman, 2004]. Спонтанная возбудимость в стохастической модели МЛ изучалась в [Newby, 2014]. Когерентный резонанс в модели МЛ был обнаружен и исследован в [Jia, Gu, Li, 2011]. Анализ воздействия аддитивных шумов на модель МЛ с возбудимостью класса 1 проводился в [Слепухина, 2016].

В данной работе изучается влияние аддитивных и мультипликативных (параметрических) шумов на модель МЛ в двух зонах: в зоне монотонности, где единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие, и в зоне бистабильности, где детерминированная система характеризуется сосуществованием устойчивого равновесия и устойчивого предельного цикла. Показывается, что под воздействием случайных возмущений в обоих случаях система демонстрирует режим колебаний смешанных мод (т. е. чередование колебаний малых и больших амплитуд). Для количественного анализа этого явления предлагается подход, основанный на методах функции стохастической чувствительности и доверительных областей.

Данная статья организована следующим образом. В разделе 1 обсуждаются детерминированные аттракторы и бифуркации модели МЛ. Раздел 2 посвящен стохастическим феноменам в модели МЛ. В подразделе 2.1 исследуется воздействие случайных возмущений на модель МЛ в зоне параметров, в которой единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие. В подразделе 2.2 стохастическая система изучается в параметрической зоне сосуществования устойчивого равновесия и предельного цикла.

1. Детерминированная система

Рассмотрим модель Моррис – Лекара (МЛ) [Morris, Lecar, 1981]:

$$\begin{aligned} C\dot{x} &= -g_{Ca}m_{\infty}(x)(x - V_{Ca}) - g_K y \cdot (x - V_K) - g_L(x - V_L) + I, \\ \dot{y} &= \varphi \frac{y_{\infty}(x) - y}{\tau_y(x)}, \end{aligned} \quad (1)$$

где

$$\begin{aligned} m_{\infty}(x) &= 0.5 \left(1 + \tanh \left(\frac{x - V_1}{V_2} \right) \right), \\ y_{\infty}(x) &= 0.5 \left(1 + \tanh \left(\frac{x - V_3}{V_4} \right) \right), \\ \tau_y(x) &= \left(\cosh \left(\frac{x - V_3}{2V_4} \right) \right)^{-1}. \end{aligned}$$

Переменные x и y обозначают соответственно мембранный потенциал и активацию тока K^+ . Первое уравнение системы, описывающее динамику мембранного потенциала x , содержит четыре члена, соответствующие току Ca^{2+} , току K^+ , общему току утечки и внешнему току I . Параметры g_{Ca} , g_K и g_L определяют максимальные проводимости трансмембранных токов, а V_{Ca} , V_K и V_L — соответствующие реверсивные потенциалы. Функции $m_{\infty}(x)$ и $y_{\infty}(x)$ обозначают долю открытых каналов Ca^{2+} и K^+ при фиксированном значении x мембранного потенциала. Функция $\tau_y(x)$ описывает скорость притока калия в клетку. Константа φ является масштабирующим параметром для скорости открытия канала K^+ .

В данной статье мы фиксируем следующий набор параметров, при котором система описывает мембрану с возбудимостью класса 2 [Rinzel, Ermentrout, 1989]: $V_K = -84$ мВ, $V_L = -60$ мВ, $V_{Ca} = 120$ мВ, $C = 20$ мкФ/см², $g_L = 2.0$ мкСм/см², $g_{Ca} = 4.4$ мкСм/см², $g_K = 8.0$ мкСм/см², $V_1 = -1.2$ мВ, $V_2 = 18$ мВ, $V_3 = 2$ мВ, $V_4 = 30$ мВ, $\varphi = 0.04$. Динамика системы рассматривается при изменении параметра внешнего тока I .

На рис. 1 изображена бифуркационная диаграмма детерминированной системы (1): x -координаты положений равновесия и экстремальные значения x предельных циклов в зависимости от значения параметра I . В параметрической зоне $I < I_1 \approx 88.29$ единственным аттрактором системы является устойчивое равновесие. При переходе параметра I через точку I_1 слева направо в системе происходит седло-узловая бифуркация предельных циклов, в результате которой

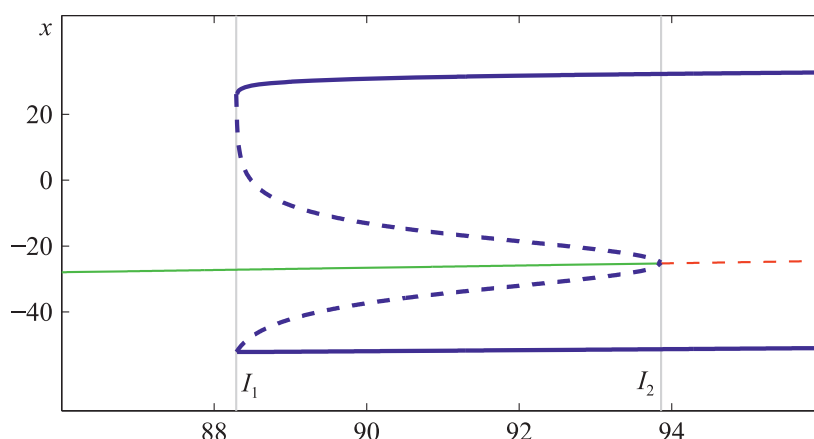


Рис. 1. Бифуркационная диаграмма: устойчивые (тонкая сплошная линия) и неустойчивые (тонкая пунктирная линия) состояния равновесия, максимальные и минимальные значения x -координат устойчивых (толстая сплошная линия) и неустойчивых (толстая пунктирная линия) предельных циклов. При переходе параметра I через точку $I_1 \approx 88.29$ в системе происходит седло-узловая бифуркация предельных циклов, а при переходе через точку $I_2 \approx 93.86$ — жесткая бифуркация Андронова–Хопфа

рождается пара предельных циклов — устойчивый и неустойчивый. В зоне $I_1 < I < I_2 \approx 93.86$ система (1) бистабильна: устойчивое равновесие сосуществует с устойчивым предельным циклом, при этом бассейны их притяжения разделены неустойчивым предельным циклом. При переходе через точку I_2 слева направо происходит жесткая бифуркация Андронова–Хопфа: неустойчивый предельный цикл сливается с равновесием, и равновесие становится неустойчивым. В зоне $I > I_2$ единственным аттрактором системы остается устойчивый предельный цикл.

В данной статье рассматривается динамика модели Моррис–Лекара в двух параметрических зонах: $I < I_1 \approx 88.29$ (моностабильность) и $I_1 < I < I_2 \approx 93.86$ (бистабильность).

На рис. 2 представлены фазовые портреты системы в этих зонах при $I = 88$ (рис. 2, а) и $I = 90$ (рис. 2, б). При $I = 88$ единственным аттрактором системы является устойчивое равновесие. Фазовые траектории стремятся к нему, однако характер этого стремления существенно зависит от положения начальной точки. Если начальное отклонение от положения равновесия относительно невелико, то траектории проходят близко к равновесию и сходятся к нему моно-

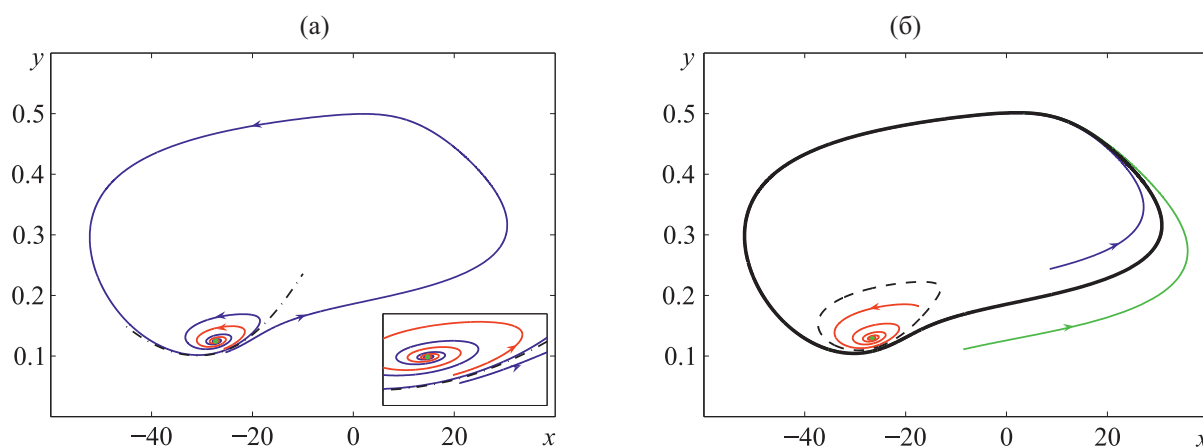


Рис. 2. Фазовый портрет детерминированной системы для (а) $\varepsilon = 88$, (б) $\varepsilon = 90$: устойчивое равновесие (кружок), устойчивый предельный цикл (толстая сплошная линия), неустойчивый предельный цикл (пунктир), псевдосепаратриса (штрихпунктир), фазовые траектории (тонкая сплошная линия)

тонно. Положение начальной точки дальше некоторого порога на фазовой плоскости приводит к траектории большой амплитуды, проходящей далеко от устойчивого равновесия. Это происходит из-за того, что в зоне $I < I_1 \approx 88.29$ система возбудима, появление траектории большой амплитуды соответствует возникновению потенциала действия (спайка). Таким образом, на фазовой плоскости можно выделить некоторую пороговую кривую, разделяющую точки, соответствующие двум типам переходного процесса (траектории малой и большой амплитуды). Такую пороговую кривую мы будем называть псевдосепаратрисой.

При $I = 90$ динамика системы характеризуется бистабильностью: в зависимости от положения начальной точки траектория стремится либо к устойчивому равновесию, либо к устойчивому предельному циклу (см. рис. 2, б). При этом бассейны притяжения аттракторов разделены неустойчивым предельным циклом.

2. Стохастическая система

Рассмотрим стохастическую модель Моррис – Лекара:

$$\begin{aligned} C\dot{x} &= -g_{Ca}m_{\infty}(x)(x - V_{Ca}) - g_Ky \cdot (x - V_K) - g_I(x - V_I) + I + \varepsilon(\sigma_1\xi_1(t) + \sigma_2x\xi_2(t)), \\ \dot{y} &= \varphi \frac{y_{\infty}(x) - y}{\tau_y(x)}, \end{aligned} \quad (2)$$

где ξ_1, ξ_2 — белые гауссовские шумы с параметрами $E\xi_i(t) = 0$, $E\xi_i(t)\xi_i(\tau) = \delta(t - \tau)$ ($i = 1, 2$), ε — интенсивность шума, $\sigma_1 > 0$ и $\sigma_2 > 0$ — коэффициенты аддитивного и мультипликативного (параметрического) шума соответственно.

2.1. Стохастическая возбудимость в зоне устойчивого равновесия

Рассмотрим воздействие случайных возмущений на систему (2) в зоне $I < I_1 \approx 88.29$, где единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие.

На рис. 3 представлена динамика системы (2) для $I = 88$ при аддитивном шуме ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) с различными значениями интенсивности шума ε . При относительно малой интенсивности ($\varepsilon = 0.2$) траектории, стартующие с устойчивого равновесия, локализуются в некоторой его малой окрестности (см. рис. 2, а, красная линия). При этом наблюдаются малоамплитудные (подпороговые) колебания мембранного потенциала x (см. рис. 3, б). При интенсивности шума, большей некоторого порогового значения ($\varepsilon = 0.5$), стохастические траектории могут проходить далеко от устойчивого равновесия, формируя большеамплитудные (надпороговые) колебания (см. рис. 3, а, б, синяя линия).

Явление стохастической генерации колебаний больших амплитуд в зоне устойчивого равновесия также подтверждается графиками плотности распределения случайных траекторий и спектральной плотности (см. рис. 2, в, г).

На рис. 3, в изображены графики плотности распределения $P(y)$ y -координат точек пересечения случайных траекторий с прямой $x = \bar{x}$ (где \bar{x} — x -координата равновесия) при разных значениях интенсивности шума. При малом шуме ($\varepsilon = 0.2$) график плотности имеет один пик, расположенный над устойчивым равновесием. При воздействии шума большей интенсивности ($\varepsilon = 0.5$) наблюдается появление второго пика плотности, расположенного далеко от равновесия, что соответствует появлению стохастических траекторий больших амплитуд.

В статистической физике при изучении случайных процессов широко используется их спектральное представление с помощью преобразования Фурье. Применяется так называемая спектральная плотность мощности (PSD) — функция, которая описывает распределение мощности сигнала по частотам.

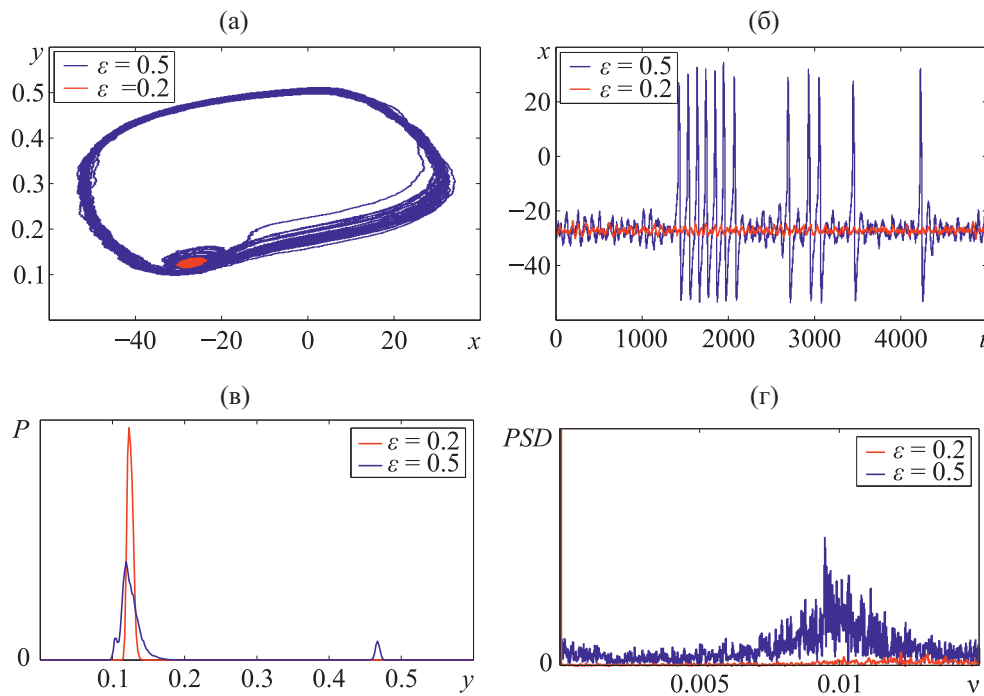


Рис. 3. Стохастическая генерация колебаний больших амплитуд при $I = 88$ (аддитивный шум, $\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$): а) случайные траектории, стартующие с равновесия; б) соответствующие временные ряды $x(t)$; в) плотность распределения y -координат точек пересечения случайных траекторий с прямой $x = \bar{x}$ (\bar{x} — x -координата равновесия); г) спектральная плотность мощности для случайного процесса $x(t)$ (цветная версия доступна на сайте журнала)

На рис. 3, г представлены графики спектральной плотности мощности для случайного процесса $x(t)$ при $I = 88$ и двух рассматриваемых значениях интенсивности шума: $\varepsilon = 0.2$ и $\varepsilon = 0.5$. При малом шуме спектральная плотность мощности имеет пик в нуле, что соответствует малоамплитудным флуктуациям около устойчивого равновесия (с частотой $\nu = 0$). При большей интенсивности шума наблюдается увеличение мощности сигнала в зоне частот $\nu \approx 0.01$, что свидетельствует о появлении колебаний больших амплитуд и ненулевых частот.

Исследуем феномен стохастической генерации колебаний больших амплитуд в зоне устойчивого равновесия при изменении интенсивности случайных возмущений и сравним влияние аддитивного и параметрического шума. Рис. 4 показывает, как меняется разброс случайных траекторий для $I = 88$ в зависимости от интенсивности шума ε при воздействии аддитивного ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) и параметрического ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0.2$) шума. Здесь изображены y -координаты точек пересечения случайных траекторий с прямой $x = \bar{x}$ (\bar{x} — x -координата равновесия). При малых значениях ε случайные траектории концентрируются около положения равновесия ($\bar{y} \approx 0.12$). При увеличении интенсивности шума наряду с естественным увеличением дисперсии наблюдается появление новой зоны концентрации случайных состояний, расположенной далеко от равновесия ($y > 0.4$). Это свидетельствует о стохастической генерации колебаний больших амплитуд. Значение ε , соответствующее началу появления случайных состояний с $y > 0.4$, можно оценить как критическое. Заметим, что добавление параметрического шума приводит к уменьшению критической интенсивности. Для $I = 88$ имеем следующие эмпирические оценки критической интенсивности шума: $\varepsilon_{add} = 0.4$ (аддитивный шум, $\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) и $\varepsilon_{mul} = 0.08$ (параметрический шум, $\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0.2$).

Рис. 4 показывает пространственные изменения стохастической динамики в зависимости от интенсивности шума. Удобной и широко используемой в нейродинамике временной харак-

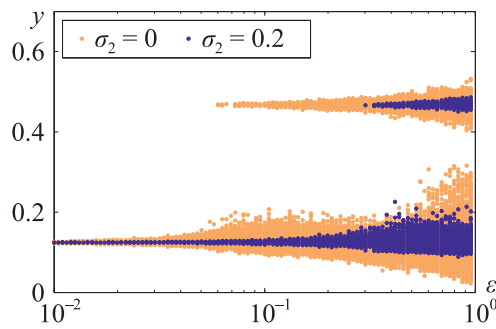


Рис. 4. Стохастическая генерация колебаний больших амплитуд при $I = 88$: y -координаты точек пересечения случайных траекторий с прямой $x = \bar{x}$ (\bar{x} — x -координата равновесия) при изменении интенсивности шума ε ($\sigma_1 = 1$): аддитивный шум, $\sigma_2 = 0$ (синий), параметрический шум, $\sigma_2 = 0.2$ (оранжевый) (цветная версия доступна на сайте журнала)

теристикой является межспайковый интервал (ISI) τ . Традиционно рассматривают среднее значение межспайковых интервалов $m = \langle \tau \rangle$ и коэффициент вариации C_v , определяющийся как отношение стандартного отклонения ISI к среднему ISI: $C_v = \frac{\sqrt{\langle (\tau - m)^2 \rangle}}{m}$.

На рис. 5 показаны графики $m(\varepsilon)$ и $C_v(\varepsilon)$ при $I = 88$ для аддитивного ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) и параметрического ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0.2$) шума. Для стохастически возмущенного равновесия при малых интенсивностях шума, когда спайки генерируются очень редко, средний межспайковый интервал близок к бесконечности. При увеличении интенсивности средний ISI резко уменьшается, что свидетельствует о начале стохастической генерации спайков. При этом коэффициент вариации C_v близок к нулю при малых шумах и резко возрастает при достижении интенсивности шума порогового значения, что свидетельствует о возникновении антикогерентного резонанса в системе. При дальнейшем увеличении ε вариация межспайковых интервалов уменьшается, т. е. когерентность системы увеличивается.

Графики $m(\varepsilon)$ и $C_v(\varepsilon)$ также позволяют оценить критические значения интенсивности шума, при этом полученные оценки согласуются с найденными с помощью рис. 4. Изменения характеристик межспайковых интервалов также показывают, что стохастическая генерация спайков для параметрического шума происходит при меньшей интенсивности, чем для аддитивного.

Для анализа механизма стохастической генерации колебаний больших амплитуд применим технику функций стохастической чувствительности (ФСЧ). Необходимый математический аппарат ФСЧ дается в приложении.

Матрица стохастической чувствительности отражает особенности пространственного распределения случайных траекторий вокруг детерминированных аттракторов. Если аттрактором

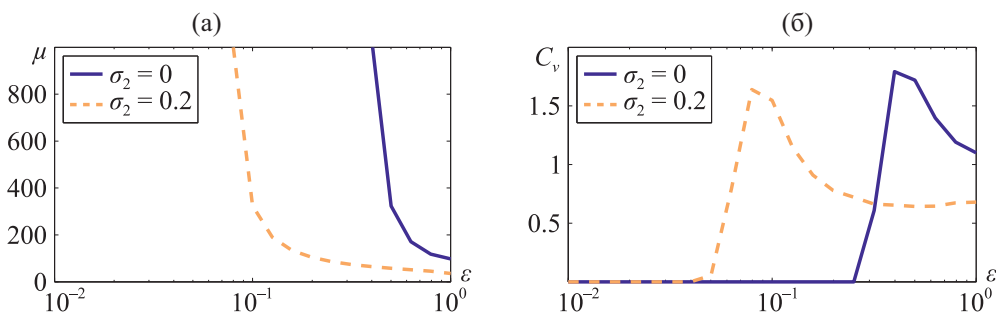


Рис. 5. Межспайковые интервалы для $I = 88$ при изменении интенсивности шума ε ($\sigma_1 = 1$): а) среднее; б) коэффициент вариации; при аддитивном шуме $\sigma_2 = 0$ (синий), при параметрическом шуме $\sigma_2 = 0.2$ (оранжевый); см. пояснения в тексте (цветная версия доступна на сайте журнала)

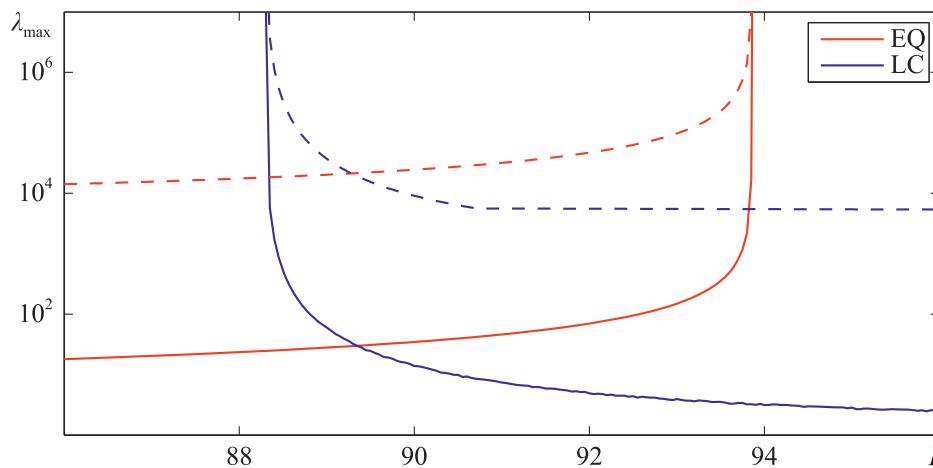


Рис. 6. Стохастическая чувствительность равновесий и предельных циклов при аддитивном шуме ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$; сплошная линия) и параметрическом шуме ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 1$; пунктир); см. пояснения в тексте (цветная версия доступна на сайте журнала)

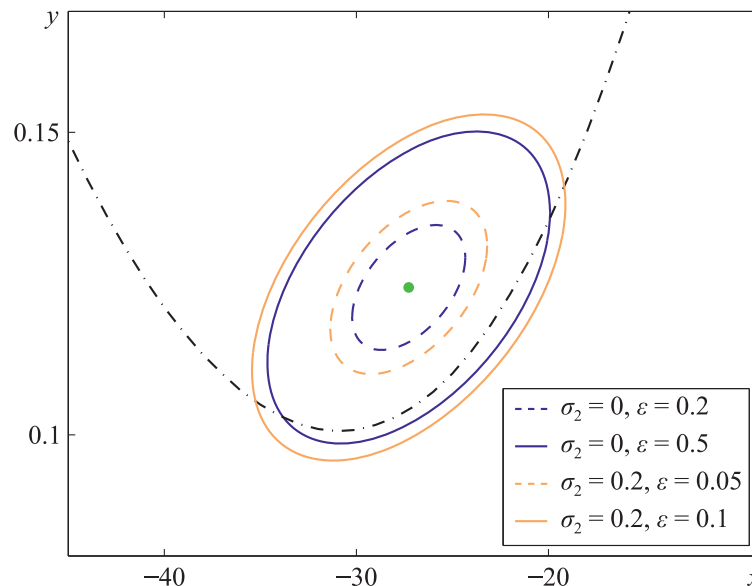


Рис. 7. Доверительные эллипсы (сплошная линия, пунктир) для $I = 88$ при различных значениях параметров шума ε и σ_2 ; устойчивое равновесие (кружок), псевдосепаратриса (штрихпунктир); $\sigma_1 = 1$, доверительная вероятность $P = 0.99$; см. пояснения в тексте (цветная версия доступна на сайте журнала)

является равновесие, это распределение можно аппроксимировать с помощью доверительного эллипса. Собственные векторы матрицы стохастической чувствительности определяют положение эллипса, а собственные значения — его размер.

График наибольшего собственного значения матрицы стохастической чувствительности для равновесия системы (2) в зависимости от параметра I изображен на рис. 6 (красная линия). Заметим, что стохастическая чувствительность неограниченно возрастает при приближении к точке бифуркации потери устойчивости равновесия I_2 . Также рис. 6 показывает, что при воздействии параметрического шума стохастическая чувствительность равновесия выше, чем при воздействии аддитивного шума во всей рассматриваемой параметрической зоне. Это объясняет тот факт, что стохастическая генерация колебаний больших амплитуд при параметрическом шуме наблюдается при меньших интенсивностях, чем при аддитивном.

Появление колебаний большой амплитуды можно объяснить особенностями фазового портрета детерминированной системы в зоне $I < I_1$. В этой зоне вблизи точки бифуркации I_1 система является возбудимой: небольшие отклонения от точки равновесия могут привести к траекториям большой амплитуды, соответствующим спайкам. Траектории, начинающиеся вблизи устойчивого равновесия, стремятся к нему, но характер переходного процесса зависит от начального отклонения и положения начальной точки относительно псевдосепаратрисы (см. рис. 2, а). Псевдосепаратриса разделяет на фазовой плоскости точки, соответствующие двум типам переходного процесса. Если начальная точка находится в подпороговой зоне, то траектория монотонно приближается к равновесию, без спайков. Выбор начальной точки из надпороговой зоны приводит к траектории большой амплитуды, соответствующей генерации спайка.

Рассмотрим взаимное расположение псевдосепаратрисы и доверительных эллипсов для равновесия системы (2) при различных шумах. На рис. 7 изображены равновесие, псевдосепаратриса и доверительные эллипсы для $I = 88$ при различных значениях параметров шума ε и σ_2 с доверительной вероятностью $P = 0.99$. При относительно малой интенсивности шума доверительный эллипс расположен вблизи устойчивого равновесия. При увеличении интенсивности эллипс расширяется и пересекает псевдосепаратрису. Это означает, что с высокой вероятностью случайные траектории могут выйти в надпороговую зону, в которой генерируются спайки. Значение интенсивности шума, при которой эллипс касается псевдосепаратрисы, можно оценить как критическое. Для аддитивного шума ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) получаем $\varepsilon_{add} = 0.4$, а для параметрического ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0.2$) имеем $\varepsilon_{mul} = 0.08$. Заметим, что полученные с помощью метода доверительных эллипсов оценки хорошо согласуются с результатами численных экспериментов.

2.2. Индуцированные шумом переходы в зоне сосуществования цикла и равновесия

Рассмотрим воздействие случайных возмущений на систему (2) в зоне $I_1 < I < I_2 \approx 93.86$, характеризующейся сосуществованием двух аттракторов: равновесия и предельного цикла.

Рассмотрим значение $I = 90$. На рис. 8 показаны стохастические траектории, стартующие с предельного цикла, и соответствующие временные ряды $x(t)$ системы при воздействии аддитивного шума ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) с различными значениями интенсивности ε . При относительно малой интенсивности ($\varepsilon = 0.08$) случайные траектории локализуются в малой окрестности детерминированного предельного цикла. Если интенсивность шума больше некоторого порогового значения ($\varepsilon = 0.25$), то случайные траектории могут выйти из бассейна притяжения предельного цикла и попасть в бассейн притяжения равновесия (см. рис. 8, а, б). Таким образом, наблюдается феномен индуцированного шумом перехода от предельного цикла к равновесию. При дальнейшем увеличении интенсивности шума ($\varepsilon = 0.4$) происходят взаимные переходы между циклом и равновесием, приводящие к генерации колебаний смешанных мод (т. е. чередования малоамплитудных флуктуаций около равновесия с большеамплитудными колебаниями в окрестности предельного цикла; см. рис. 8, в).

Подобные эффекты наблюдаются и для других значений параметра I в зоне $I_1 < I < I_2$. На рис. 9 показаны стохастические траектории, стартующие с равновесия, и соответствующие временные ряды $x(t)$ системы для $I = 92$ при аддитивном шуме ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) с различными значениями интенсивности ε . При достаточно малой интенсивности шума ($\varepsilon = 0.1$) случайные траектории концентрируются около детерминированного равновесия. При воздействии шума с интенсивностью больше некоторого порогового значения ($\varepsilon = 0.2$) случайные траектории могут выйти из бассейна притяжения равновесия и попасть в бассейн притяжения предельного

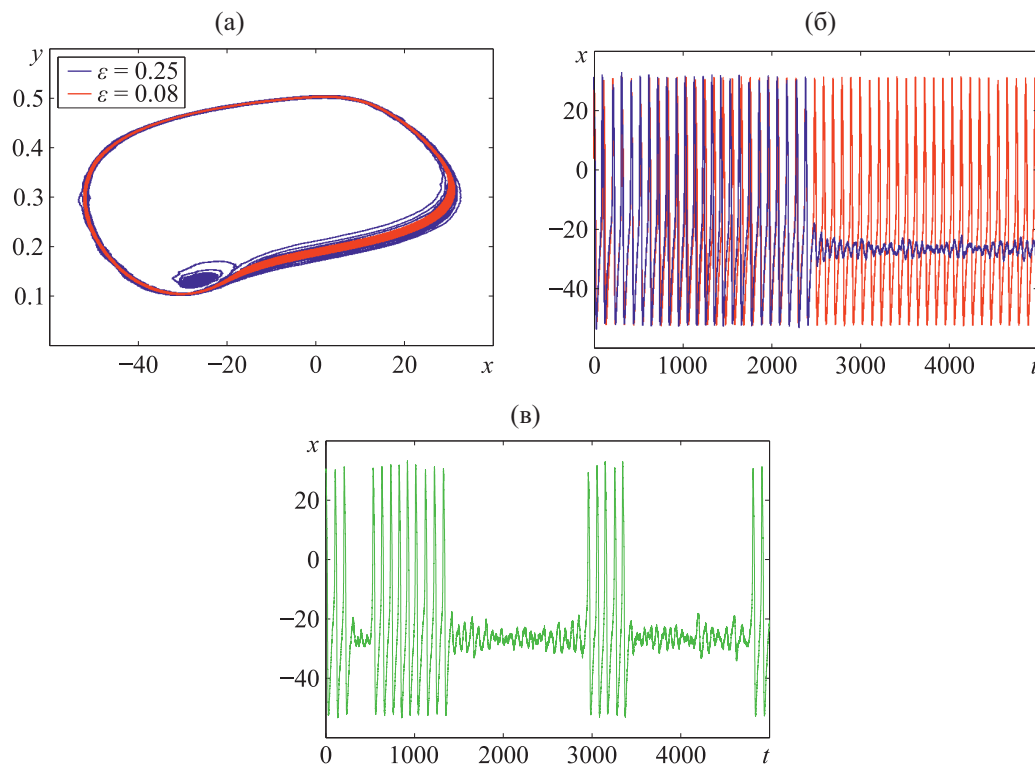


Рис. 8. Индуцированные шумом переходы при $I = 90$ (аддитивный шум, $\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$): а) случайные траектории, стартующие с предельного цикла; б) соответствующие временные ряды $x(t)$; в) временной ряд $x(t)$ при $\varepsilon = 0.4$ (колебания смешанных мод) (цветная версия доступна на сайте журнала)

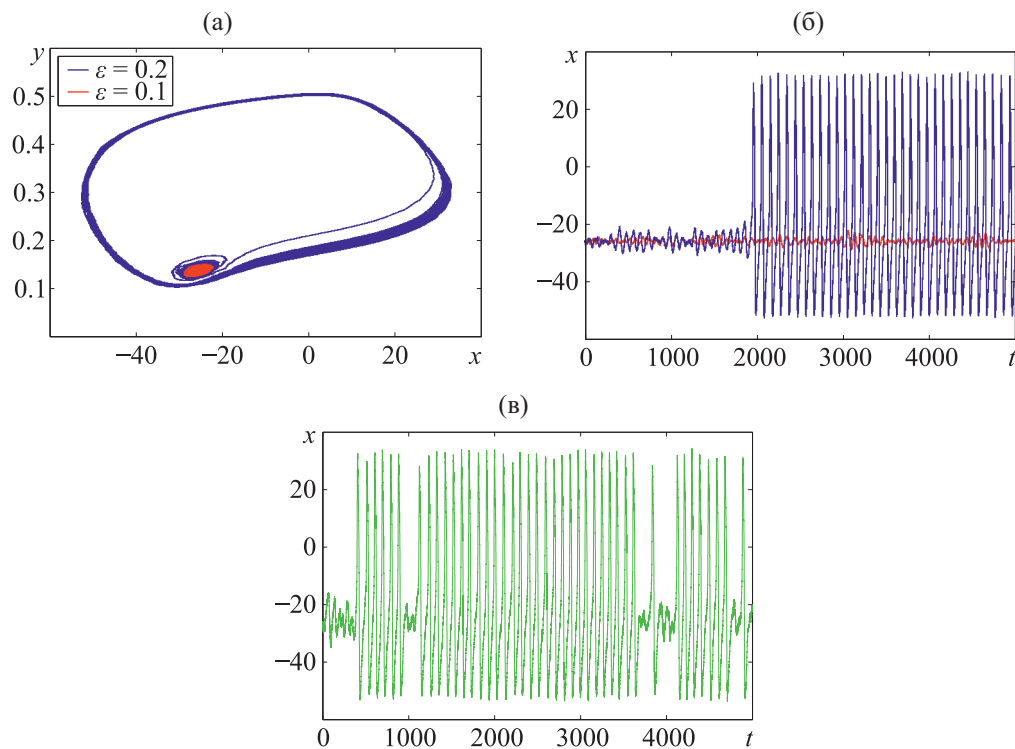


Рис. 9. Индуцированные шумом переходы при $I = 92$ (аддитивный шум, $\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$): а) случайные траектории, стартующие с равновесия; б) соответствующие временные ряды $x(t)$; в) временной ряд $x(t)$ при $\varepsilon = 0.6$ (колебания смешанных мод) (цветная версия доступна на сайте журнала)

цикла (см. рис. 9, а, б). Наблюдается индуцированный шумом переход от равновесия к предельному циклу. При дальнейшем увеличении интенсивности шума ($\varepsilon = 0.6$) происходят взаимные переходы между циклом и равновесием, результатом которых является генерация колебаний смешанных мод (см. рис. 9, в).

Явление индуцированных шумом переходов между аттракторами системы (2) подтверждается графиками плотности распределения случайных траекторий и спектральной плотности (см. рис. 10).

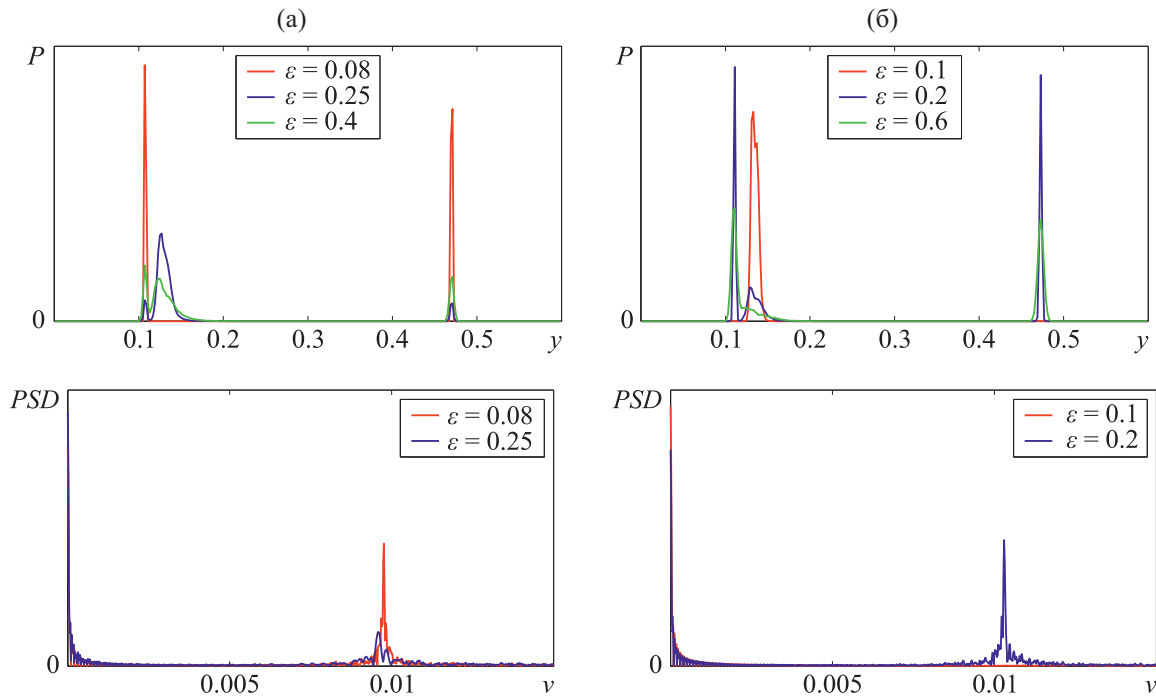


Рис. 10. Вверху: плотность распределения y -координат точек пересечения случайных траекторий с прямой $x = \bar{x}$ (\bar{x} — x -координата равновесия); внизу: спектральная плотность мощности для случайного процесса $x(t)$; а) $I = 90$ (траектории стартуют с предельного цикла); б) $I = 92$ (траектории стартуют с равновесия); аддитивный шум, $\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$ (цветная версия доступна на сайте журнала)

На рис. 10 (вверху) изображены графики плотности распределения $P(y)$ y -координат точек пересечения случайных траекторий с прямой $x = \bar{x}$ (где \bar{x} — x -координата равновесия) при разных значениях интенсивности шума для $I = 90$ и $I = 92$.

Для $I = 90$ при малом шуме ($\varepsilon = 0.08$) для траекторий, стартующих с предельного цикла, график плотности имеет два пика, расположенных над точками пересечения предельного цикла с прямой $x = \bar{x}$ (см. рис. 10, а). При воздействии шума большей интенсивности ($\varepsilon = 0.25$) наблюдается появление третьего пика плотности, расположенного над равновесием, что подтверждает возникновение индуцированного шумом перехода от цикла к равновесию. При этом площадь под графиком $P(y)$ в зоне равновесия достаточно велика, что свидетельствует о том, что при такой интенсивности шума равновесие начинает доминировать в системе. При дальнейшем увеличении шума ($\varepsilon = 0.4$) площадь под графиком в зоне предельного цикла увеличивается, что подтверждает наличие обратных переходов от равновесия к циклу.

Для $I = 92$ при малом шуме ($\varepsilon = 0.1$) для траекторий, стартующих с равновесия, график плотности имеет один пик, расположенный над равновесием. При увеличении шума ($\varepsilon = 0.2$) появляются два других пика плотности, расположенных над предельным циклом, что подтверждает возникновение индуцированного шумом перехода от равновесия к циклу.

Графики спектральной плотности мощности (рис. 10, внизу) также свидетельствуют о возникновении индуцированных шумом переходов. Для $I = 90$ (см. рис. 10, а) при малом шуме ($\varepsilon = 0.08$) для траекторий, стартующих с предельного цикла, спектральная плотность имеет пик над частотой колебаний, соответствующей детерминированному предельному циклу ($\nu \approx 0.01$). При увеличении интенсивности шума ($\varepsilon = 0.25$) наблюдается уменьшение мощности сигнала в данной зоне частот и увеличение мощности над нулевой частотой, соответствующей подпороговым колебаниям около равновесия.

Для $I = 92$ (см. рис. 10, б) при малом шуме ($\varepsilon = 0.1$) для траекторий, стартующих с равновесия, спектральная плотность имеет пик над нулевой частотой. При увеличении интенсивности шума ($\varepsilon = 0.2$) появляется пик плотности над частотой, соответствующей детерминированному предельному циклу ($\nu \approx 0.01$).

Изменения в динамике системы под действием шума в зоне бистабильности $I_1 < I < I_2$ подтверждаются статистиками межспайковых интервалов. На рис. 11 представлены графики среднего значения $\mu(\varepsilon)$ и коэффициента вариации $C_v(\varepsilon)$ межспайковых интервалов для траекторий, стартующих с равновесия и предельного цикла при $I = 90$ и $I = 92$.

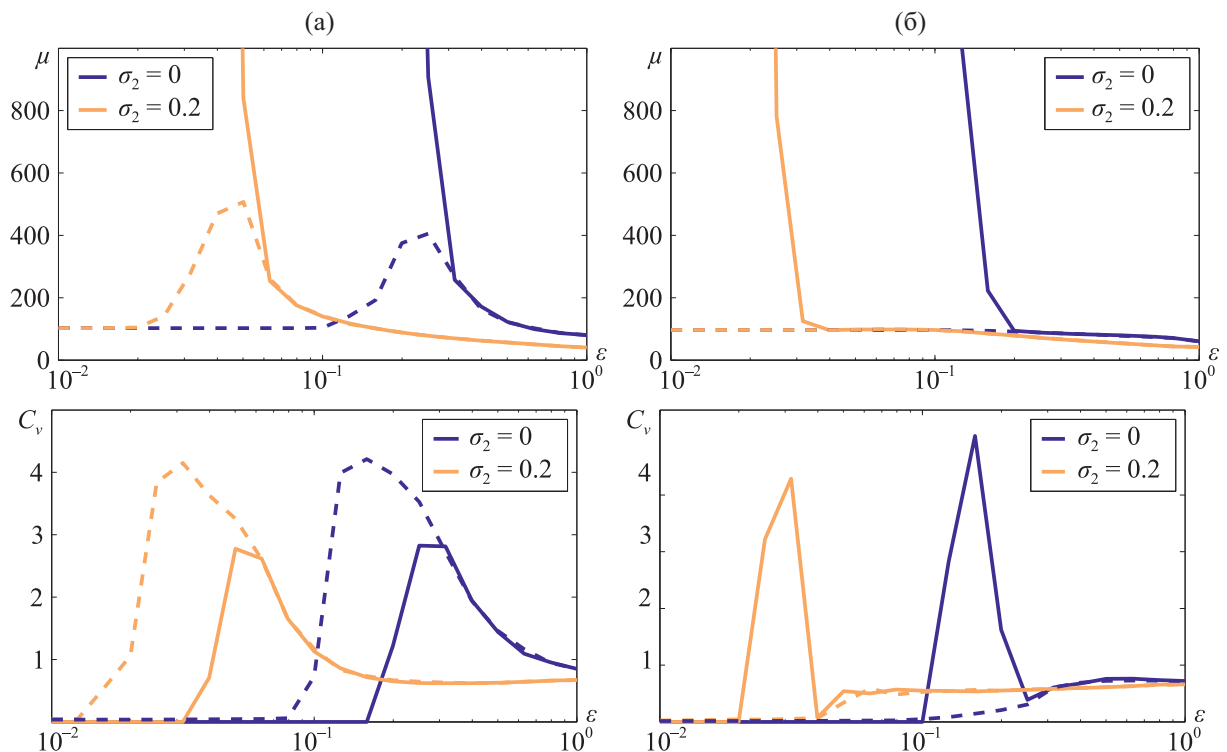


Рис. 11. Межспайковые интервалы при изменении интенсивности шума ε ($\sigma_1 = 1$): среднее (вверху), коэффициент вариации (внизу); а) $I = 90$; б) $I = 92$; для траекторий, стартующих с равновесия (сплошная) и предельного цикла (пунктир); см. пояснения в тексте (цветная версия доступна на сайте журнала)

Для стохастических траекторий, начинающихся с равновесия, при малых интенсивностях шума средний межспайковый интервал близок к бесконечности. При увеличении интенсивности среднее значение ISI резко уменьшается, что свидетельствует о начале стохастической генерации спайков из-за индуцированных шумом переходов в бассейн притяжения предельного цикла. При дальнейшем увеличении интенсивности μ достигает значения, соответствующего периоду детерминированного предельного цикла.

Для случайных траекторий, начинающихся с предельного цикла, при малых интенсивностях шума среднее значение ISI близко к периоду детерминированного предельного цикла.

С увеличением шума среднее значение ISI изменяется. При $I = 90$ функция $\mu(\varepsilon)$ возрастает из-за индуцированных шумом переходов от предельного цикла к равновесию. При $I = 92$ среднее значение μ остается почти постоянным: осцилляционная активность доминирует в системе, а индуцированные шумом переходы к равновесию происходят редко.

Коэффициент вариации C_v близок к нулю при малых шумах и резко увеличивается при достижении интенсивности шума порогового значения (т. е. в системе происходит антикогерентный резонанс). При дальнейшем увеличении ε когерентность системы возрастает (вариация межспайковых интервалов уменьшается).

Таким образом, рис. 11 показывает, что при $I = 90$ индуцированные шумом переходы от предельного цикла к равновесию происходят при меньших интенсивностях шума, чем обратные переходы. При $I = 92$, наоборот, переходы от равновесия к предельному циклу происходят при меньших интенсивностях шума. Отметим также, что добавление параметрического шума уменьшает пороговую интенсивность, при которой начинаются индуцированные шумом переходы. Рис. 11 позволяет эмпирически оценить критические значения интенсивности шума.

Для анализа явления индуцированных шумом переходов в зоне $I_1 < I < I_2$ применим технику функции стохастической чувствительности (см. приложение).

На рис. 12 изображены графики функции стохастической чувствительности $m(t)$ предельного цикла при различных значениях параметра I и аддитивном шуме ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) и при $I = 90$ с различными значениями коэффициента параметрического шума σ_2 . Данные графики показывают, что стохастическая чувствительность цикла возрастает при приближении параметра I к точке бифуркации потери устойчивости цикла $I_1 \approx 88.29$ (см. рис. 12, а), а также при увеличении коэффициента параметрического шума σ_2 (см. рис. 12, б). Заметим, что функция стохастической чувствительности $m(t)$ показывает неравномерность разброса случайных траекторий вдоль цикла, максимумы $m(t)$ соответствуют зонам наибольшей дисперсии.

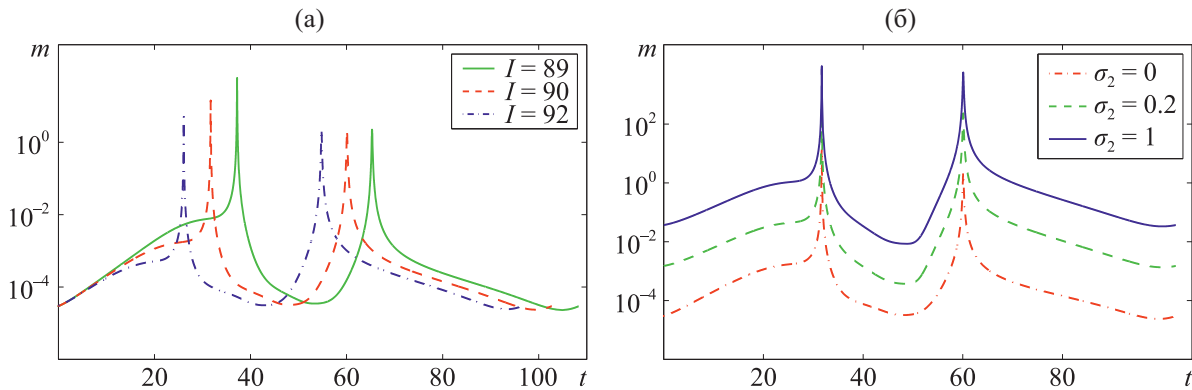


Рис. 12. Стохастическая чувствительность предельных циклов: а) при различных значениях параметра I и аддитивном шуме ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$); б) при $I = 90$ и различных значениях коэффициента параметрического шума σ_2 ; см. пояснения в тексте

Стохастическую чувствительность цикла в целом в зависимости от параметра I показывает график коэффициента стохастической чувствительности $M(I)$ (см. рис. 6, синяя линия). Заметим, что стохастическая чувствительность цикла неограниченно возрастает при приближении параметра I к точке бифуркации I_1 , а добавление параметрического шума приводит к увеличению чувствительности цикла во всей зоне $I > I_1$ (как и было обнаружено при исследовании рис. 12 для фиксированных значений I).

ФСЧ позволяет строить доверительные области (эллипсы и полосы), которые хорошо аппроксимируют разброс случайных состояний вокруг детерминированных аттракторов (равнове-

сий и предельных циклов). Исследование расположения доверительных областей относительно сепаратрисы, разделяющей бассейны притяжения аттракторов, дает возможность предсказать появление индуцированных шумом переходов и оценить критические интенсивности шума.

На рис. 13 изображены детерминированные аттракторы, сепаратриса (неустойчивый предельный цикл) и доверительные области для $I = 90$ и $I = 92$ при различных значениях параметров шума ε и σ_2 с доверительной вероятностью $P = 0.99$. При малой интенсивности шума доверительный эллипс целиком находится в бассейне притяжения равновесия, а доверительная полоса — в бассейне притяжения предельного цикла. Это означает, что траектории, начинающиеся в соответствующих бассейнах, не выходят за их границы, т. е. индуцированных шумом переходов не происходит. При увеличении интенсивности шума доверительные области расширяются и какая-либо из них пересекает сепаратрису и начинает занимать область в бассейне притяжения другого аттрактора, т. е. с высокой вероятностью будут происходить индуцированные шумом переходы. Например, для $I = 90$ при аддитивном шуме ($\sigma_2 = 0$) и $\varepsilon = 0.25$ (см. рис. 13, б) доверительный эллипс целиком лежит в бассейне притяжения равновесия, а доверительная полоса для цикла пересекает сепаратрису, поэтому с высокой вероятностью траектории, выпущенные из бассейна притяжения предельного цикла, могут пересечь сепаратрису и попасть в бассейн притяжения равновесия. Для $I = 92$ при аддитивном шуме ($\sigma_2 = 0$) и $\varepsilon = 0.2$ (см. рис. 13, д) доверительная полоса целиком лежит в бассейне притяжения предельного цикла, а доверительный эллипс пересекает сепаратрису, поэтому с высокой вероятностью траектории, выпущенные из бассейна притяжения равновесия, могут пересечь сепаратрису и попасть в бассейн притяжения предельного цикла. При дальнейшем увеличении интенсивности шума другая доверительная область (для $I = 92$ при $\sigma_2 = 0$ и $\varepsilon = 0.4$ это доверительный эллипс, а для $I = 90$ при $\sigma_2 = 0$

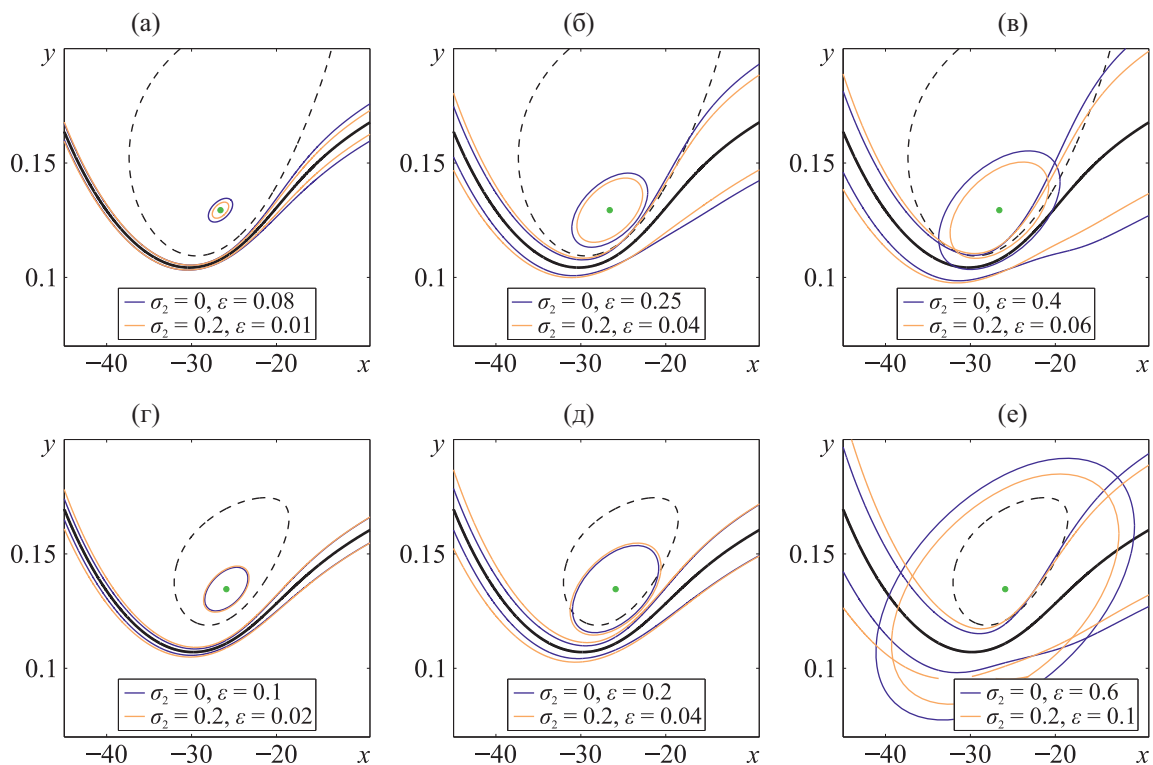


Рис. 13. Доверительные области (тонкая сплошная линия) для $I = 90$ (а, б, в) и $I = 92$ (г, д, е) при различных значениях параметров шума ε и σ_2 ; устойчивое равновесие (кружок), устойчивый предельный цикл (толстая сплошная линия), неустойчивый предельный цикл (пунктир); $\sigma_1 = 1$, доверительная вероятность $P = 0.99$; см. пояснения в тексте (цветная версия доступна на сайте журнала)

и $\varepsilon = 0.6$ — доверительная полоса) также пересекает сепаратрису (см. рис. 13, в, е), поэтому с высокой вероятностью будут происходить обратные переходы. Заметим, что для параметрического шума наблюдается тот же сценарий, только при меньших интенсивностях.

Метод доверительных областей позволяет оценить критические интенсивности шума, при которых происходят индуцированные шумом переходы. Обозначим за ε_1^* (ε_2^*) критическое значение интенсивности шума для начала переходов от равновесия к предельному циклу (соответственно от предельного цикла к равновесию). При аддитивном шуме ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0$) для $I = 90$ получим следующие оценки: $\varepsilon_1^* = 0.3$, $\varepsilon_2^* = 0.2$; для $I = 92$: $\varepsilon_1^* = 0.15$, $\varepsilon_2^* = 0.5$. При параметрическом шуме ($\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 0.2$) для $I = 90$ получим: $\varepsilon_1^* = 0.05$, $\varepsilon_2^* = 0.03$; для $I = 92$: $\varepsilon_1^* = 0.03$, $\varepsilon_2^* = 0.1$. Полученные оценки хорошо согласуются с результатами численных экспериментов (см. рис. 10).

Заключение

В работе исследовано воздействие аддитивного и параметрического шума на модель нейрона Моррис – Лекара с возбудимостью класса 2. Были рассмотрены две параметрические зоны: зона моностабильности, в которой единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие, и зона бистабильности, характеризующаяся сосуществованием устойчивого равновесия и предельного цикла. Обнаружено, что в обоих случаях под действием шума в системе генерируются колебания смешанных мод (т. е. сочетание колебаний малых и больших амплитуд). Показано, что в зоне моностабильности данный феномен связан с высокой возбудимостью системы, а в зоне бистабильности он объясняется индуцированными шумом переходами между аттракторами. Это явление подтверждено изменениями плотности распределения случайных траекторий, спектральной плотности мощности и статистиками межспайковых интервалов. Проведено сравнение действия аддитивного и параметрического шума. Показано, что при добавлении параметрического шума стохастическая генерация колебаний смешанных мод наблюдается при меньших интенсивностях, чем при воздействии аддитивного шума. Для количественного анализа стохастических феноменов предложен подход, основанный на технике функций стохастической чувствительности и методе доверительных областей. Получены оценки критических значений интенсивности шума, хорошо согласующиеся с результатами прямого численного моделирования.

Приложение. Техника функции стохастической чувствительности

Рассмотрим нелинейную стохастическую динамическую систему, которая описывается следующим стохастическим дифференциальным уравнением:

$$\dot{x} = f(x) + \varepsilon \sigma(x) \xi(t), \quad (3)$$

где x — n -вектор, $f(x)$ — гладкая n -мерная функция, $\xi(t)$ — n -мерный белый гауссовский шум с $\langle \xi(t) \xi^T(\tau) \rangle = \delta(t - \tau) I$, I — единичная матрица размера $n \times n$, $\sigma(x)$ — $n \times n$ -матрица, ε — интенсивность шума.

В результате действия невырожденных шумов случайные траектории системы (3) покидают детерминированный аттрактор и формируют вокруг него некоторый стохастический аттрактор. Детальное вероятностное описание случайных траекторий в терминах плотности распределения задается уравнением Фоккера – Планка – Колмогорова (ФПК) [Гардинер, 1986].

Если характер переходного процесса является несущественным, а основной интерес представляет установившийся режим, то можно ограничиться рассмотрением стационарной плотности распределения $\rho(x, \varepsilon)$, задаваемой стационарным уравнением ФПК. Непосредственное

использование этого уравнения даже в случае $n = 2$ весьма затруднительно, поэтому используются различные аппроксимации и асимптотики [Kurrer, Schulten, 1991; Мильштейн, Ряшко, 1995; Lindner, Schimansky-Geier, 1999]. Для аппроксимации решений ФПК могут быть использованы известный метод квазипотенциала [Вентцель, Фрейдлин, 1979; Dembo, Zeitouni, 1995] и техника функции стохастической чувствительности [Башкирцева, Ряшко, 2001; Bashkirtseva, Ryashko, 2004; Bashkirtseva et al., 2016].

Рассмотрим случай стохастического равновесия. Пусть детерминированная система, соответствующая (3), имеет экспоненциально устойчивое равновесие \bar{x} . С помощью соответствующей квадратичной аппроксимации квазипотенциала вблизи равновесия можно записать экспоненциальную гауссовскую асимптотику

$$\rho(x, \varepsilon) = K \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x}))}{2\varepsilon^2}\right)$$

со средним значением \bar{x} , с ковариационной матрицей $D(\varepsilon) = \varepsilon^2 W$ и константой нормализации K . Здесь матрица W является решением матричного уравнения

$$FW + WF^T = -S, \quad F = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}), \quad S = GG^T, \quad G = \sigma(\bar{x}).$$

Для экспоненциально устойчивого равновесия \bar{x} это уравнение имеет единственное решение, которое является матрицей стохастической чувствительности равновесия. Эта матрица характеризует пространственное расположение и размеры стационарно распределенных случайных состояний системы (3) около детерминированного равновесия \bar{x} . Для случая $n = 2$ соответствующий доверительный эллипс задается следующим уравнением:

$$(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x})) = 2k^2 \varepsilon^2,$$

где ε — интенсивность возмущений, $k^2 = -\ln(1 - P)$, а P — доверительная вероятность. Это означает, что случайные состояния системы (3) находятся внутри эллипса с вероятностью P .

Рассмотрим случай стохастического цикла. Предполагается, что соответствующая (3) детерминированная система ($\varepsilon = 0$) имеет T -периодическое решение $\bar{x}(t) = \bar{x}(t + T)$, задающее экспоненциально устойчивый предельный цикл Γ .

Пусть Π_t — гиперплоскость, ортогональная циклу в точке $\bar{x}(t)$. В этом случае с помощью соответствующей квадратичной аппроксимации квазипотенциала вблизи цикла для сечения Пуанкаре Π_t можно записать экспоненциальную гауссовскую асимптотику

$$\rho_t(x, \varepsilon) = K \exp\left(-\frac{(x - \bar{x}(t))^T W^+(t)(x - \bar{x}(t))}{2\varepsilon^2}\right)$$

со средним значением $m_t = \bar{x}(t)$ и ковариационной матрицей $D(t, \varepsilon) = \varepsilon^2 W(t)$. Здесь матрица $W(t)$ является сингулярной ($\det(W(t)) = 0$) и знак «+» обозначает псевдообращение. Матрица $W(t)$ — функция стохастической чувствительности цикла — является решением краевой задачи

$$\dot{W} = F(t)W + WF^T(t) + P(t)S(t)P(t), \quad W(0) = W(T), \quad W(t)r(t) = 0. \quad (4)$$

Здесь

$$F(t) = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}(t)), \quad S(t) = G(t)G^T(t), \quad G(t) = \sigma(\bar{x}(t)),$$

$$r(t) = f(\bar{x}(t)), \quad P(t) = P_{r(t)}, \quad P_r = I - \frac{rr^T}{r^T r}.$$

Система (4), благодаря экспоненциальной устойчивости цикла, имеет единственное решение [Bashkirtseva, Ryashko, 2004].

В случае цикла на плоскости ($n = 2$) матрицы $W(t)$ и $P(t)$ имеют ранг, равный единице, и представимы в виде

$$W(t) = m(t)P(t), \quad P(t) = p(t)p^T(t).$$

Здесь $p(t)$ — нормированный вектор, ортогональный касательному вектору $f(\bar{x}(t))$, а $m(t) > 0$ — T -периодическая скалярная функция, задающая дисперсию $D(t, \varepsilon) = \varepsilon^2 m(t)$ пучка случайных траекторий по нормали к циклу в точке $\bar{x}(t)$.

Функция $m(t)$ удовлетворяет [Башкирцева, Перевалова, 2007] краевой задаче

$$\dot{m} = a(t)m + b(t), \quad m(0) = m(T)$$

с T -периодическими коэффициентами

$$a(t) = p^T(t)(F^T(t) + F(t))p(t), \quad b(t) = p^T(t)S(t)p(t).$$

Функция $m(t)$ определяет локальную стохастическую чувствительность цикла в точке $\bar{x}(t)$. Удобной характеристикой стохастического цикла в целом является коэффициент стохастической чувствительности $M = \max_{[0, T]} m(t)$.

Функция $m(t)$ позволяет построить доверительную полосу вокруг детерминированного цикла Γ . Границы $x_{1,2}(t)$ этой доверительной полосы могут быть записаны в явной параметрической форме:

$$x_{1,2}(t) = \bar{x}(t) \pm k\varepsilon \sqrt{2m(t)}p(t), \quad t \in [0, T].$$

Здесь параметр k связан с доверительной вероятностью P формулой $k = \text{erf}^{-1}(P)$, где $\text{erf}(x) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{-t^2} dt$. Случайные траектории окружены границами доверительной полосы с доверительной вероятностью P .

Доверительные полосы являются достаточно простыми и наглядными геометрическими моделями пространственного описания случайных состояний в стохастическом цикле, расположенном около детерминированного цикла Γ .

Список литературы (References)

- Анищенко В. С., Астахов В. В., Вадивасова Т. Е., Нейман А. Б., Стрелкова Г. И., Шиманский-Гайер Л. Нелинейные эффекты в хаотических и стохастических системах. — М.–Ижевск: ИКИ, 2003. — 544 с.
Anishchenko V. S., Astakhov V. V., Vadivasova T. E., Neiman A. B., Strelkova G. I., Schimansky-Geier L. Nelineynyye efekty v khaoticheskikh i stokhasticheskikh sistemakh [Nonlinear effects in chaotic and stochastic systems]. — Moscow–Izhevsk: Institut komputernykh issledovaniy, 2003. — 544 p. (in Russian).
- Башкирцева И. А., Перевалова Т. В. Анализ стохастических аттракторов при бифуркации точка покоя – цикл // Автоматика и телемеханика. — 2007. — № 10. — С. 53–69.
Bashkirtseva I. A., Perevalova T. V. Analiz stokhasticheskikh attraktorov pri bifurkatsii tochka pokoja – tsikl [Analysis of stochastic attractors for the equilibrium-cycle bifurcation] // Avtomatika i telemekhanika. — 2007. — No. 10. — P. 53–69 (in Russian).
- Башкирцева И. А., Ряшко Л. Б. Метод квазипотенциала в исследовании локальной устойчивости предельных циклов к случайным возмущениям // Изв. вузов. Прикл. нелинейная динамика. — 2001. — Т. 9, № 6. — С. 104–113.
Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B. Metod kvazipotenciala v issledovanii lokal'noj ustojchivosti predel'nyh ciklov k sluchajnym vozmushcheniyam [Quasipotential method in the study of local stability of limit cycles to the random perturbations] // Izvestiya vuzov. Prikladnaya nelinejnaya dinamika. — 2001. — Vol. 9, no. 6. — P. 104–114 (in Russian).
- Вентцель А. Д., Фрейдлин М. И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. — М.: Наука, 1979. — 424 с.
Ventcel' A. D., Frejdlin M. I. Fluktuacii v dinamicheskikh sistemah pod dejstviem malyh sluchajnyh vozmushchenij [Fluctuations in dynamical systems under the influence of small random perturbations]. — Moscow: Nauka, 1979. — 424 p. (in Russian).

- Гардинер К. В.* Стохастические методы в естественных науках. — М.: Мир, 1986. — 538 с.
Gardiner K. V. Stokhasticheskie metody v estestvennykh naukakh [Stochastic methods in the natural sciences]. — Moscow: Mir, 1986. — 538 p. (in Russian).
- Мильштейн Г. Н., Ряшко Л. Б.* Первое приближение квазипотенциала в задачах об устойчивости систем со случайными невырожденными возмущениями // Прикл. математика и механика. — 1995. — Т. 59, № 1. — С. 53–63.
Mil'shtejn G. N., Ryashko L. B. Pervoe priblizhenie kvazipotenciala v zadachah ob ustojchivosti sistem so sluchajnymi nevyrozhdennymi vozmushcheniyami [The first approximation of the quasipotential in problems of stability of systems with nondegenerate random perturbations] // Prikladnaya matematika i mekhanika. — 1995. — Vol. 59, no. 1. — P. 53–63 (in Russian).
- Слепухина Е. С.* Индуцированные шумом колебания больших амплитуд в модели нейрона Моррис–Лекара с возбудимостью класса 1 // Нелинейная динамика. — 2016. — Т. 12, № 3. — С. 327–340.
Slepukhina E. S. Indusirovannyje shumom kolebanija bol'shikh amplitud v modeli nejrona Morris–Lekara s vozbudimost'ju klassa 1 [Noise-induced large amplitude oscillations in Morris–Lecar neuron model with class 1 excitability] // Nelinejnaja dinamika. — 2016. — Vol. 12, no. 3. — P. 327–340 (in Russian).
- Bashkirtseva I., Ryashko L.* Analysis of excitability for the FitzHugh-Nagumo model via a stochastic sensitivity function technique. // Phys. Rev. E. — 2011. — Vol. 83, no. 6. — 061109. — 8 p.
- Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B.* Stochastic sensitivity of 3D-cycles. // Mathematics and Computers in Simulation. — 2004. — Vol. 66, no. 1. — P. 55–67.
- Bashkirtseva I., Fedotov S., Ryashko L., Slepukhina E.* Stochastic Bifurcations and Noise-Induced Chaos in 3D Neuron Model // International Journal of Bifurcation and Chaos. — 2016. — Vol. 26, no. 12. — P. 1630032.
- Berglund N., Gentz B.* Noise-Induced Phenomena in Slow-Fast Dynamical Systems: A Sample-Paths Approach. — Springer-Verlag, 2005. — 276 p.
- Dembo M., Zeitouni O.* Large deviations techniques and applications. — Boston: Jones and Bartlett Publishers, 1995. — 346 p.
- Gammaitoni L., Hanggi P., Jung P., Marchesoni F.* Stochastic resonance // Rev. Mod. Phys. — 1998. — Vol. 70, no. 1. — P. 223–287.
- Gao J. B., Hwang S. K., Liu J. M.* When can noise induce chaos? // Phys. Rev. Lett. — 1999. — Vol. 82. — P. 1132–1135.
- Gassmann F.* Noise-induced chaos-order transitions // Phys. Rev. E. — 1997. — Vol. 55. — P. 2215–2221.
- Hodgkin A. L.* The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon. // J Physiol. — 1948. — Vol. 107, no. 2. — P. 165–181.
- Horsthemke W., Lefever R.* Noise-Induced Transitions. — Berlin: Springer, 1984. — 318 p.
- Izhikevich E. M.* Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting. — Cambridge: MIT Press, 2007. — 521 p.
- Jia B., Gu H.-G., Li Y.-Y.* Coherence-Resonance-Induced Neuronal Firing near a Saddle-Node and Homoclinic Bifurcation Corresponding to Type-I Excitability // Chinese Physics Letters. — 2011. — Vol. 28, no. 9. — P. 090507.
- Kurrer C., Schulten K.* Effect of noise and perturbations on limit cycle systems // Phys. D. — 1991. — Vol. 50, no. 3. — P. 311–320.
- Lindner B., Schimansky-Geier L.* Analytical approach to the stochastic FitzHugh-Nagumo system and coherence resonance // Phys. Rev. E. — 1999. — Vol. 60, no. 6. — P. 7270–7276.
- Liu C., Liu X., Liu S.* Bifurcation analysis of a Morris–Lecar neuron model // Biol. Cybern. — 2014. — Vol. 108. — P. 75–84.
- Matsumoto K., Tsuda I.* Noise-induced order // J. Stat. Phys. — 1983. — Vol. 33. — P. 87–106.

- McDonnell M. D., Stocks N. G., Pearce C. E. M., Abbott D.* Stochastic resonance: From Suprathreshold Stochastic Resonance to Stochastic Signal Quantization. — Cambridge University Press, 2008. — 448 p.
- Morris C., Lecar H.* Voltage oscillations in the Barnacle giant muscle fiber // *Biophys. J.* — 1981. — Vol. 35. — P. 193–213.
- Newby J. M.* Spontaneous Excitability in the Morris-Lecar Model with Ion Channel Noise // *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* — 2014. — Vol. 13, no. 4. — P. 1756–1791.
- Rinzel J., Ermentrout G. B.* Analysis of neural excitability and oscillations, *Methods in Neuronal Modeling*. — Cambridge: The MIT Press, 1989. — 687 p.
- Tateno T., Pakdaman K.* Random dynamics of the Morris-Lecar neural model // *Chaos*. — 2004. — Vol. 14. — P. 511.
- Tsumoto K., Kitajima H., Yoshinaga Y., Aihara K., Kawakami H.* Bifurcations in Morris-Lecar neuron model // *J. Neurocomputing*. — 2006. — Vol. 69. — P. 293–316.