УДК 621.373.1

ДИНАМИЧЕСКАЯ СЕДЛО-УЗЛОВАЯ БИФУРКАЦИЯ ПРЕДЕЛЬНЫХ ЦИКЛОВ В МОДЕЛИ НЕЙРОННОЙ ВОЗБУДИМОСТИ

С. Ю. Кириллов [1,2] *, *В. И. Некоркин* [1,2]

[1] Институт прикладной физики РАН;
[2] Нижегородский госуниверситет им. Н. И. Лобачевского, г. Нижний Новгород, Россия

На примере модели нейронной возбудимости проведено исследование аналога седло-узловой бифуркации предельных циклов в случае медленного изменения контрольного параметра, т. е. в случае так называемой динамической седло-узловой бифуркации циклов. Показано, что устойчивые колебания в такой системе происходят на двумерном инвариантном многообразии, существующем и после прохождения «статического» бифуркационного значения. Установлено, что колебания исчезают со значительной задержкой относительно момента прекращения колебаний, предсказываемого классической теорией бифуркаций. Показано, что в формировании задержки значительную роль играют нелокальные колебательные свойства модели и, в частности, пороговые свойства двумерной инвариантной поверхности седловой траектории.

ВВЕДЕНИЕ

Возникновение (или исчезновение) периодических колебаний в результате образования полуустойчивого (двукратного) предельного цикла, который при дальнейшем изменении управляющего параметра распадается на два грубых предельных цикла (устойчивый и неустойчивый), является одним из основных сценариев нелинейной динамики, существующих в моделях самой различной природы. Такая бифуркация носит название седло-узловой или тангенциальной бифуркации предельных циклов [1]. Описанный сценарий появления предельных циклов реализуется при квазистатическом изменении параметра. Однако для многих реальных задач некоторые параметры не являются, строго говоря, постоянными, а медленно (по сравнению с собственными характерными временны́ми масштабами) изменяются во времени. Бифуркации, происходящие в результате такого «дрейфа» параметров, принято называть динамическими [2].

В настоящее время наиболее полно изучены динамические бифуркации состояний равновесия многомерных систем [3–15]. В частности, достаточно подробно исследован случай медленного прохождения через точку бифуркации двукратного состояния равновесия [8–15]. На простейшем примере этот случай рассмотрен в [10, 11]. В этих работах исследована двумерная система, являющаяся нормальной формой для динамической бифуркации двукратного состояния равновесия. Изучены свойства «равновесных траекторий» — медленных фазовых траекторий в неавтономной системе, возникающих от «кривых равновесий», составленных из состояний равновесия автономной системы при квазистатическом изменении управляющего параметра. Установлено, что в фазовом пространстве устойчивая «равновесная траектория» продолжает существовать после прохождения точки «статической» бифуркации двукратного состояния равновесия, по крайней мере, ещё в течение некоторого конечного времени. Это означает, что срыв с равновесного состояния, соответствующего медленному движению вдоль равновесной траектории, происходит не сразу после прохождения точки бифуркаций, а с некоторой задержкой. Величина последней может быть достаточно большой, и пренебрегать ей нельзя. В частности, в [12–15] показано, что существование задержки при динамической бифуркации двукратного равновесия приводит

* skirillov@neuron.appl.sci-nnov.ru

к формированию «динамического гистерезиса» в системе с периодически изменяющимся параметром.

В работах [11, 13] рассмотрены аналитические подходы к вычислению асимптотик равновесной траектории и её продолжения в локальной окрестности точки бифуркации, основанные на методе многоугольников Ньютона («Newton's polygons») и на так называемом методе расширяющих преобразований («Blow-up transformation»).

Как известно, в статическом случае существуют три основные (с коразмерностью 1) бифуркации предельных циклов. Первая из этих бифуркаций состоит в рождении (или исчезновении) инвариантного тора, когда комплексно-сопряжённые мультипликаторы предельного цикла пересекают на комплексной плоскости окружность с единичным радиусом (так называемая бифуркация Неймарка—Сакера). Вторая бифуркация соответствует прохождению мультипликатора через значение, равное -1 (бифуркация удвоения периода), а третья — через значение $+1$ (седло-узловая бифуркация, которую часто называют бифуркацией двукратного предельного цикла). Теория динамических бифуркаций Неймарка—Сакера и удвоения периода построена в [16]. В общем случае динамическая седло-узловая бифуркация предельных циклов не изучена. Лишь для квазилинейных систем, например, системы Ван дер Поля динамическая седло-узловая бифуркация циклов может быть изучена регулярным путём. В случае таких систем её исследование сводится к анализу динамических бифуркаций состояний равновесия соответствующей усреднённой системы.

В литературе имеются лишь отдельные частные примеры численного моделирования систем с более сложной нелинейной динамикой [17], в которых сделан акцент на исследовании формы колебаний. Изучения механизмов, лежащих в основе динамической седло-узловой бифуркакции, в этих работах не проводилось. В нашей статье даётся первый пример такого анализа. Мы исследуем динамику существенно нелинейной модели нейронной возбудимости, в которой подавление спайковых колебаний происходит в результате динамической седло-узловой бифуркации циклов. Мы покажем, что существенную роль в этом процессе играют нелокальные свойства модели.

Стать организована следующим образом. В разделе 1 приводятся основные свойства динамики модифицированной модели ФитцХью—Нагумо. В разделе 2 исследуется быстро-медленная динамика модели и устанавливается «статическая» структура её инвариантных многообразий в трёхмерном фазовом пространстве. В разделе 3 с учётом результатов раздела 2 исследуется структура и взаимное расположение «динамических» инвариантных многообразий в окрестности точки седло-узловой бифуркации предельных циклов и изучается явление задержки исчезновения колебаний. В приложении с использованием теории возмущений находятся уравнения для определения одномерных инвариантных многообразий. В заключении кратко сформулированы полученные в работе результаты.

1. МОДЕЛЬ

Система ФитцХью—Нагумо является одной из самых известных и широко используемых (см., например, [18]) моделей мембранной возбудимости нейронов. В настоящей статье мы рассмотрим один из вариантов этой системы, предложенный в [19], в котором учитывается нелинейная зависимость медленного восстанавливающего тока от мембранного потенциала. Модель может быть представлена в следующем виде:

$$\dot{x} = y, \qquad \dot{y} = (1 - x^2 - \varepsilon)\, y - \varepsilon\, [\Phi(x) - I], \tag{1}$$

где

$$\Phi(x) = \begin{cases} x^3/3 - (1-\alpha)\,x, & x \le 0; \\ x^3/3 - (1-\beta)\,x, & x > 0, \end{cases}$$

переменная x описывает динамику мембранного потенциала, а переменная y характеризует его нелинейную связь с ионными токами. Параметр I определяет внешний ток (ток инжекции), который предполагался постоянным, т. е. $I \equiv I_0 = \mathrm{const}$, а α, β и ε — постоянные положительные параметры (α и β характеризуют нелинейность, а ε — скорость изменения восстанавливающего тока). В работе [19] показано, что в зависимости от значений параметров система (1) может демонстрировать разнообразную динамику. В частности, существуют так называемые «большие», охватывающие все состояния равновесия, и «малые», охватывающие одно состояние равновесия, устойчивые и неустойчивые предельные циклы. Последние возникают (исчезают) за счёт бифуркаций «больших» и «малых» гомоклинических орбит (петель сепаратрис седла), седло-узловой бифуркации циклов и бифуркации Андронова—Хопфа.

В нашей работе параметры α, β и ε будут зафиксированы: $\alpha = 0{,}5$, $\beta = 2$, $\varepsilon = 0{,}35$. В дальнейшем нам потребуется знание свойств динамики системы (1), когда параметр I_0 квазистатически изменяется в пределах от $I_0 = 0$ до $I_0 = I_0^{\mathrm{H}} = 0{,}210095160 \pm 1 \cdot 10^{-9}$. Для $0 < I_0 < I_0^{\mathrm{T}} = 0{,}21009512391 \pm 1 \cdot 10^{-11}$ система (1) имеет структурно-устойчивый (грубый) фазовый портрет, представленный на рис. 1*а*, а для $I_0^{\mathrm{T}} < I_0 < I_0^{\mathrm{H}}$ — на рис. 1*б*. В обоих случаях на фазовой плоскости (x, y) существуют три состояния равновесия O_i $(x = x_i^*,\ y = 0)$, $i = 1, 2, 3$, где

$$x_1(0) = -2\,(1-\alpha)^{1/2} \cos\big[(\Psi - \pi)/3\big], \qquad x_2(0) = -2\,(1-\alpha)^{1/2} \cos\big[(\Psi + \pi)/3\big],$$
$$x_3(0) = -2\,(\beta - 1)^{1/2}\,\mathrm{sh}(\eta/3), \tag{2}$$

$\cos\Psi = z_0/z_{\max}$, $z_{\max} = (1-\alpha)^{3/2}/3$, $\mathrm{sh}\ \eta = 3z_0/[2\,(\beta-1)^{3/2}]$.

Состояние равновесия O_1 является асимптотически устойчивым, O_3 — неустойчивым, а O_2 — седлом с сепаратрисами w_j^{u} и w_j^{s}, $j = 1, 2$ (см. рис. 1*а, б*). При $I_0 = I_0^{\mathrm{T}}$ происходит седло-узловая бифуркация предельных циклов, в результате которой на фазовой плоскости при $I_0 > I_0^{\mathrm{T}}$ появляются два грубых предельных цикла c^{u} и c^{s}. Заметим, что при $I_0 = 0$ происходит седло-узловая бифуркация состояний равновесия O_2 и O_3, в результате которой они исчезают при $I_0 < 0$. Значение $I_0 = I_0^{\mathrm{H}}$ соответствует бифуркации «большой петли сепаратрис» w_2^{u} и w_2^{s} седла O_2, в результате которой неустойчивый предельный цикл c^{s} исчезает при $I_0 > I_0^{\mathrm{H}}$.

Настоящая статья посвящена исследованию системы (1) в случае медленного убывания параметра I: $I(t) = I_0 - \mu t$, где $0 < \mu \ll 1$. Основное внимание будет уделено изучению эффектов подавления колебаний, связанных с динамической бифуркацией предельных циклов. В рассматриваемом случае система (1) становится неавтономной. Для удобства исследования представим её в следующем эквивалентном виде:

$$\dot{x} = y, \qquad \dot{y} = (1 - x^2 - \varepsilon)\,y - \varepsilon\,[\Phi(x) - z], \qquad \dot{z} = -\mu, \tag{3}$$

где $z = I_0 - \mu t$.

2. БЫСТРАЯ И МЕДЛЕННАЯ ДИНАМИКА

Будем рассматривать динамику системы (3) в трёхмерном фазовом пространстве

$$G = (x, y) \in R^2, \qquad 0 < z \le I_0.$$

Поскольку в системе (3) параметр $0 < \mu \ll 1$, то она относится к классу быстро-медленных систем [10, 20, 21] с одной медленной переменной z и двумя быстрыми переменными x и y. Следовательно, её динамика является релаксационной и формируется действием быстрой и медленной подсистем (далее для краткости просто систем).

2.1. Система медленных движений

Следу [20], для получения системы медленных движений сначала перейдём в (3) к медленному времени $\tau = \mu t$, а затем сделаем формальный предельный переход $\mu \to 0$, предполагая при этом, что $\dot{x}$ и $\dot{y}$ — ограниченные функции. В результате получим

$$y = 0, \qquad \Phi(x) - z = 0, \qquad \frac{\mathrm{d}z}{\mathrm{d}\tau} = -1. \tag{4}$$

В фазовом пространстве G система (4) задаёт три линии $L_i(0) = \{x = x_i^*(z), y = 0\}$, $i = 1, 2, 3$, вдоль которых переменная z медленно убывает. Заметим, что линии $L_i(0)$ составлены из соответствующих состояний равновесия O_i.

2.2. Система быстрых движений

Положив в (3) $\mu = 0$, получим

$$\dot{x} = y, \qquad \dot{y} = (1 - x^2 - \varepsilon)\, y - \varepsilon\, [\Phi(x) - z], \qquad \dot{z} = 0, \tag{5}$$

где переменная z «заморожена» и играет роль параметра.

Каждое значение $z = z_0 = \mathrm{const}$, $0 < z_0 \le I_0$, задаёт в пространстве G инвариантную плоскость, на которой определена система (1) при $I = z_0$. Пусть $z_0 \in (I_0^{\mathrm{T}}, I_0^{\mathrm{H}})$; см. рис. 1. В этом случае на плоскости $z = z_0 = I_0$ система (5) имеет фазовый портрет, представленный на рис. 1*б*. Такой качественный вид разбиения фазовой плоскости на траектории будет сохраняться для всех $z_0^{\mathrm{T}} < z_0 < I_0$. При $z_0 = z_0^{\mathrm{T}}$ на фазовой плоскости (x, y) системы (5) существует полуустойчивый предельный цикл, который исчезает при $z_0 < z_0^{\mathrm{T}}$. При $0 < z_0 < z_0^{\mathrm{T}}$ на плоскости $z = z_0$ система (5) имеет фазовый портрет, представленный на рис. 1*а*.

2.2.1. Инвариантные многообразия системы (5)

Рассмотрим структуру разбиения фазового пространства G, формируемую траекториями системы (5). Из описанных выше свойств системы (5) на плоскостях $x = \mathrm{const}$ вытекают следующие свойства этого разбиения. При $z_0 \in (z_0^{\mathrm{T}}, I_0]$ в G существуют две замкнутые поверхности, составленные из предельных циклов c^{s} и c^{u}. Обозначим эти поверхности $C^{\mathrm{S}}(0)$ и $C^{\mathrm{U}}(0)$ соответственно. Заметим, что поверхность $C^{\mathrm{U}}(0)$ расположена внутри поверхности $C^{\mathrm{S}}(0)$. При $z = z_0^{\mathrm{T}}$ эти поверхности сливаются, образу замкнутую линию, соответствующую полуустойчивому предельному циклу системы (1) при $I = z_0^{\mathrm{T}}$. При $z_0 \in (0, z_0^{\mathrm{T}})$ поверхности $C^{\mathrm{S}}(0)$ и $C^{\mathrm{U}}(0)$ не существуют. На рис. 1*в* показаны «следы» $C^{\mathrm{S}}_{\Sigma}(0) = C^{\mathrm{S}}(0) \bigcap \Sigma$ и $C^{\mathrm{U}}_{\Sigma}(0) = C^{\mathrm{U}}(0) \bigcap \Sigma$ этих поверхностей от пересечения с плоскостью $\Sigma = \{y = 0, x > 0, 0 < z \le I_0\}$.

Кроме поверхностей $C^{\mathrm{S}}(0)$ и $C^{\mathrm{U}}(0)$, в G существуют и другие особые многообразия — линии $L_i(0)$, составленные из состояний равновесия системы (3). Принимая во внимание поведение траекторий на плоскостях $z = z_0$ (см. рис. 1*а, б*), устанавливаем, что при всех $z_0 \in (0, I_0)$ траектории системы (3) к линии $L_1(0)$ асимптотически приближаются, от линии $L_3(0)$ удаляются, а

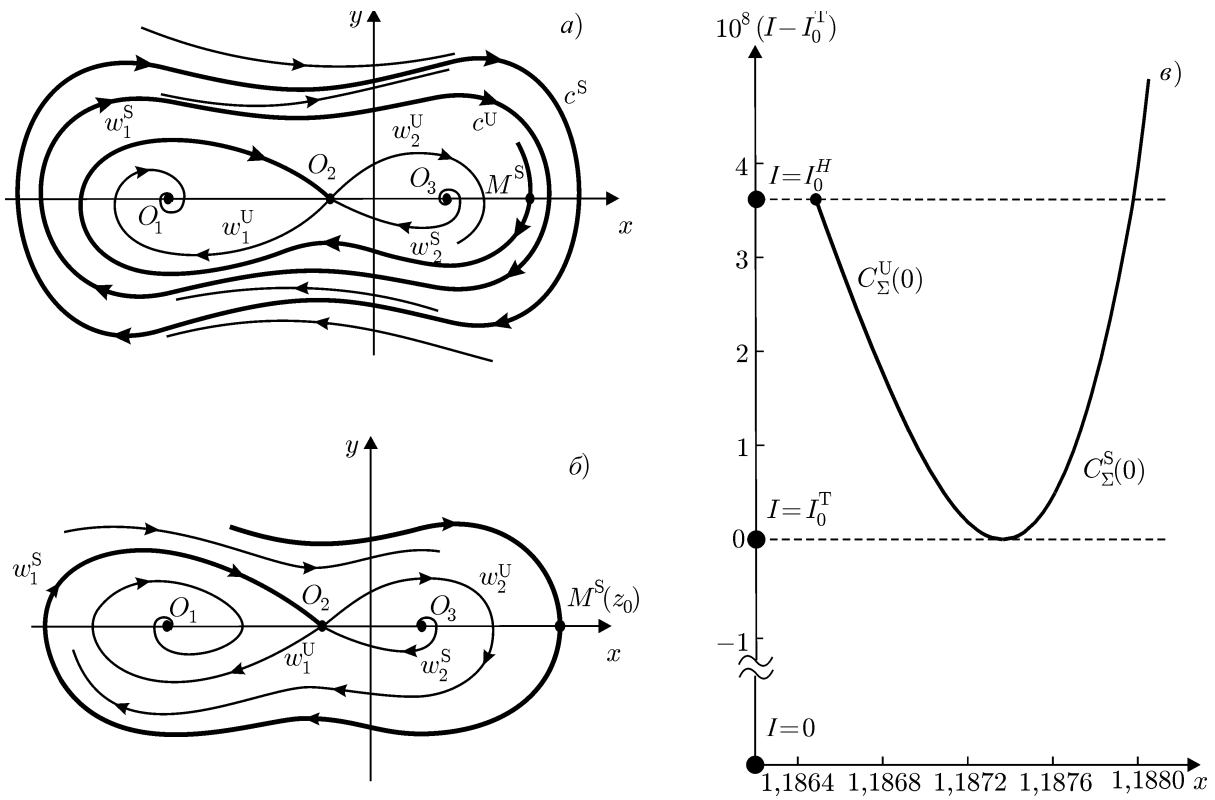

Рис. 1. Структурно-устойчивые фазовые портреты системы (1) для $I_0 < I_0^{\mathrm{T}}$ (*а*), $I_0 > I_0^{\mathrm{T}}$ (*б*) и соответствующий этим фазовым портретам фрагмент бифуркационной диаграммы (*в*)

линия $L_2(0)$ является седловой, т. е. по ней пересекаются устойчивое и неустойчивое двумерные многообразия, составленные из сепаратрис w_i^{s} и w_i^{u}. Обозначим эти многообразия соответственно $W_i^{\mathrm{S}}(0)$ и $W_i^{\mathrm{U}}(0)$.

Траектории на $W_1^{\mathrm{U}}(0)$ и $W_2^{\mathrm{U}}(0)$ при $t \to \infty$ асимптотически приближаются к $L_1(0)$, на $W_2^{\mathrm{S}}(0)$ при $t \to -\infty$ — к $L_3(0)$, а на $W_1^{\mathrm{S}}(0)$ траектории совершают вращательные движения, охватывающие все три линии $L_i(0)$.

2.2.2. Отображение Пуанкаре системы (5)

В фазовом пространстве G на каждой плоскости $z = z_0 = \mathrm{const}$, $0 < z_0 \le I_0$, определена двумерная система, имеющая седло O_2, сепаратриса которого совершает вращательные движения вокруг всех трёх состояний равновесия (см. рис. 1) и пересекает при этом луч $\sigma = \{y = 0, x > 0\}$. Обозначим через $M_i^{\mathrm{S}}(z_0)$, $i = 1,\ 2, \ldots$, точки, в которых сепаратриса w_1^{S} пересекает этот луч, и упорядочим их по мере возрастания координаты. Ясно, что любая траектория системы (5) с начальными условиями, лежащими на σ правее крайней точки $M_1^{\mathrm{S}}(z_0)$, вернётся за конечное время на σ. Заметим, что на $z = z_0$ траектории системы (5) пересекают σ трансверсально в сторону убывания координаты y, т. е. σ является секущей Пуанкаре. Другими словами, на каждой рассматриваемой плоскости z_0 траектории системы (5) порождают одномерное точечное отображение Пуанкаре $P_{z_0}\colon \sigma \to \sigma$. Следовательно, существует однопараметрическое семейство одномерных отображений.

Рассмотрим теперь поведение многообразия $W_1^{\mathrm{S}}(0)$ в трёхмерном пространстве G. При изменении z_0 каждая из точек $M_i(z_0)$ формирует на плоскости Σ некоторую линию $T_i^{\mathrm{S}}(0)$ (рис. 2*а*),

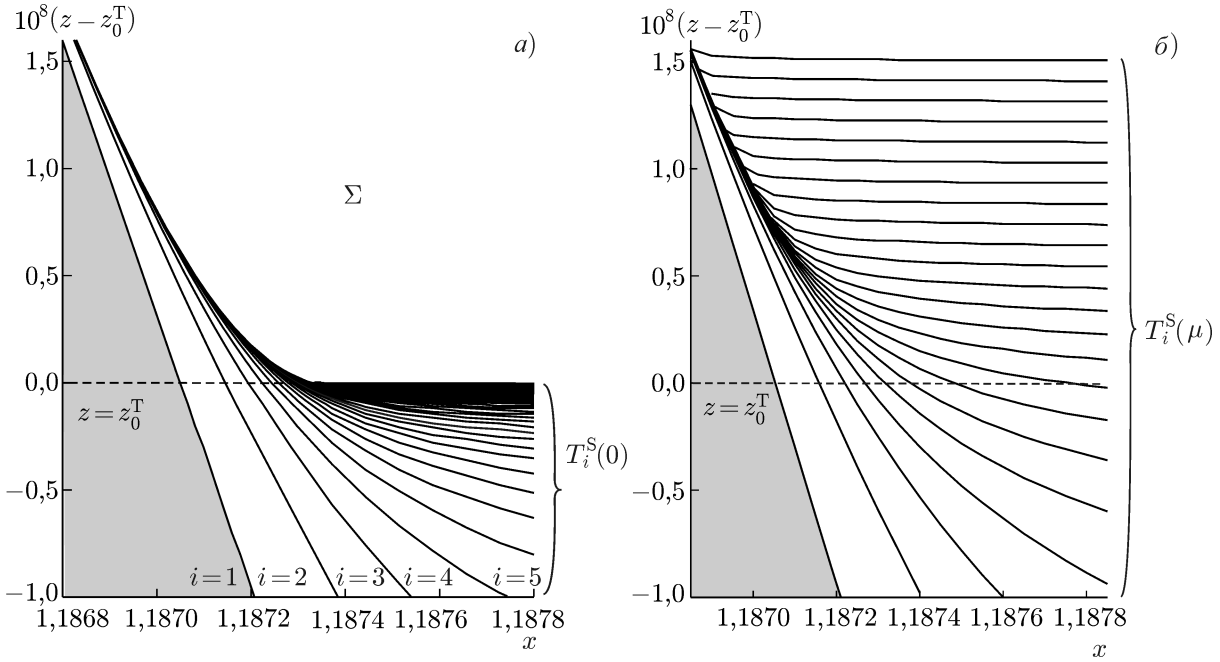

Рис. 2. «Следы» многообразия $W_1^{\mathrm{S}}(0)$ в области Σ, т. е. линии $T_i^{\mathrm{S}}(0) = W_1^{\mathrm{S}}(0) \cap \Sigma$ (панель *а*), «следы» многообразия $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ в области Σ, т. е. линии $T_i^{\mathrm{S}}(\mu) = W_1^{\mathrm{S}}(\mu) \cap \Sigma$ при $\mu = 10^{-11}$ (панель *б*)

являющуюся линией, по которой $W_1^{\mathrm{S}}(0)$ пересекает эту плоскость. Вид линий $T_i^{\mathrm{S}}(0)$ существенно зависит от значения индекса i. С увеличением i линии $T_i^{\mathrm{S}}(0)$ при $z_0 > z_0^{\mathrm{T}}$ асимптотически приближаются к $c^{\mathrm{U}}(0)$, а при $z < z_0^{\mathrm{T}}$ — к значению $z = z_0^{\mathrm{T}}$. При этом при $i \to +\infty$ происходит «сгущение» линий $T_i^{\mathrm{S}}(0)$ (рис. 2*а*). Любая траектория системы (5), стартующая с Σ правее линии $T_1^{\mathrm{S}}(0)$, вновь возвращается на Σ. Поэтому однопараметрическое семейство отображений P_{z_0} можно трактовать как двумерное отображение Пуанкаре $P(0)\colon \Sigma \to \Sigma$.

2.3. Отображение Пуанкаре и инвариантные многообразия системы (3)

При $\mu \neq 0$ переменная z начинает медленно убывать во времени со скоростью μ. В этом случае, согласно теореме о непрерывной зависимости инвариантных многообразий от параметра [22], многообразия $L_i(0)$, $i = 1, 2, 3$, преобразуются в соответствующие и близкие к ним многообразия $L_i(\mu)$ (см. Приложение), а двумерные $C^{\mathrm{S}}(0)$ и $C^{\mathrm{U}}(0)$ — в $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C^{\mathrm{U}}(\mu)$. Инвариантные многообразия $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C^{\mathrm{U}}(\mu)$ остаются близкими к $C^{\mathrm{S}}(0)$ и $C^{\mathrm{U}}(0)$ при всех $z > z_0^{\mathrm{S}}$, где $z_0^{\mathrm{S}} = z_0^{\mathrm{T}} + \mu$, $0 < \mu \ll 1$, при которых в статическом случае $\mu = 0$ предельные циклы системы (3), образующие поверхности $C^{\mathrm{S}}(0)$ и $C^{\mathrm{U}}(0)$, являются грубыми. При этом $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C^{\mathrm{U}}(\mu)$ имеют ту же гладкость и устойчивость, что и $C^{\mathrm{S}}(0)$ и $C^{\mathrm{U}}(0)$.

Рассмотрим теперь поведение $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C^{\mathrm{U}}(\mu)$ при $z < z_0^{\mathrm{S}}$, т. е. в области фазового пространства системы (5), в которой теорема Феничеля не применима. Для этого введём точечное отображение Пуанкаре, порождаемое траекториями системы (5), и исследуем его численно. Прежде всего установим вид линий $T_i^{\mathrm{S}}(\mu)$, $i = 1, 2, \ldots$, т. е. найдём «следы» многообразия $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ на плоскости Σ. На рис. 2*б* представлено построенное численно семейство линий $T_i^{\mathrm{S}}(\mu)$, $i = 1, 2, \ldots$, системы (3). Для достаточно малых значений индекса i линии $T_i^{\mathrm{S}}(\mu)$ близки к соответствующим линиям $T_i^{\mathrm{S}}(0)$. Однако с увеличением i линии $T_i^{\mathrm{S}}(\mu)$ начинают отличаться от $T_i^{\mathrm{S}}(0)$ и это отличие становится всё более существенным при больших значениях i. Такое поведение многообразия $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ объясняется тем, что даже при достаточно медленном изменении переменной z быстрые компоненты x

и y траекторий на многообразии $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ успевают совершить большое число вращательных движений и их значения претерпевают существенное изменение. Нетрудно видеть, что траектории системы (3) с начальными условиями на плоскости Σ, лежащими правее линии $T_1^{\mathrm{S}}(\mu)$, вновь возвращаются на Σ, порождая точечное отображение Пуанкаре $P(\mu)\colon \Sigma \to \Sigma$.

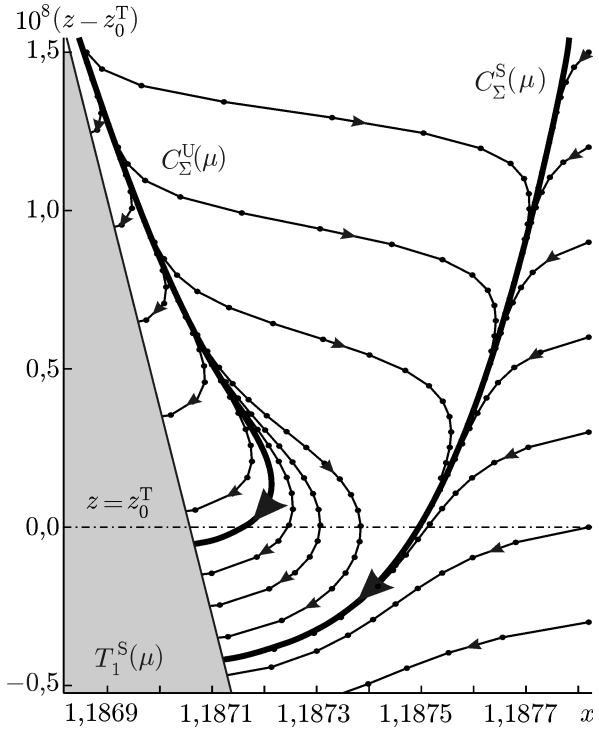

Рис. 3. Отображение Пуанкаре $P(\mu)$ при $\alpha = 0{,}5$, $\beta = 2$, $\varepsilon = 0{,}35$, $\mu = 10^{-11}$

Исследование отображения $P(\mu)$ было проведено нами численно. Результаты представлены на рис. 3. Мы обнаружили, что на секущей плоскости (x, z) существуют две инвариантные кривые $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$, которые пересекаются с линией $T_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ и продолжаются левее этой линии. Поскольку в дальнейшем исследовании эти части линий $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$ не играют роли, они не показаны на рис. 3 . К линии $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ траектории отображения P асимптотически приближаются, а от линии $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$ они удаляются. Инвариантные линии $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$ являются пересечениями двумерных многообразий $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C^{\mathrm{U}}(\mu)$ с плоскостью Σ. Вне достаточно малой окрестности значения $z = z_0^{\mathrm{T}}$ и положительных значениях z (т. е. там, где при $\mu = 0$ в системе (5) существуют два грубых предельных цикла) линии $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$ близки к $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(0)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(0)$, что полностью согласуется с теоремой Феничеля [22]. Однако при всех других значениях z поведение $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$ принципиально отличается от статического случая $\mu = 0$. Если при $\mu = 0$ линии $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(0)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(0)$ при $z = z_0^{\mathrm{T}}$, (т. е. при седлоузловой бифуркации предельных циклов) сливались и исчезали (см. рис. 1*в*), то при $\mu \neq 0$ линии $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$ не сливаются и продолжают существовать при $z \leq z_0^{\mathrm{T}}$. Заметим, что поверхности $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$ в этом случае достаточно близки друг к другу.

2.4. Пересечение и вращение многообразий

Как было отмечено выше, лини $T_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ пересекает в некоторых точках инвариантные кривые $C_\Sigma^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C_\Sigma^{\mathrm{U}}(\mu)$ (рис. 3). Из установленного нами поведения на Σ других следов многообразия $W_i^{\mathrm{S}}(\mu)$ — кривых $T_i^{\mathrm{S}}(\mu)$, $i \geq 2$, следует, что они также пересекают эти инвариантные кривые. Следовательно, существуют траектории, по которым многообразие $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ седловой траектории $L_2(\mu)$ пересекает $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C^{\mathrm{U}}(\mu)$. Обозначим эти траектории через Γ^{S} и Γ^{U} соответственно. Траектория Γ^{S} одновременно принадлежит многообразиям $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C^{\mathrm{S}}(\mu)$. Рисунок 4 иллюстрирует поведение этих траекторий. На нём для удобства поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ и $C^{\mathrm{U}}(\mu)$ качественно изображены в виде цилиндров, а многообразие $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ — в виде «конической» поверхности. Будем рассматривать дальше лишь поведение траектории Γ^{S}, поскольку нас интересуют устойчивые колебания. Пусть при $t = 0$ начальные условия, соответствующие траектории Γ^{S}, лежат на поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$. При $t > 0$ траектория Γ^{S} движется по поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$, совершая быстрые вращательные движения по переменным x и y и медленно «дрейфуя» по переменной z. Одновременно с этим траектория Γ^{S} движется по сепаратрисной поверхности $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$, которая имеет вид

«винтовой лестницы». В результате такого поведения траектория Γ^{S} асимптотически приближается к седловой траектории $L_2(\mu)$ и вращательные движения траектории Γ^{S} на $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ заканчиваются. Обсудим теперь, какую форму будут иметь колебательные движения на поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$. Для этого рассмотрим вид кривых $K_i(\mu) = C^{\mathrm{S}}(\mu) \cap \{z = z_i\}$, где $i = 1, 2$, а z_1 и z_2 — константы. Значение $z = z_1 > z_0^{\mathrm{T}}$ и выбрано достаточно далеко от точки статической бифуркации z_0^{T}. В этом случае кривая $K_1(\mu)$ близка по форме к предельному циклу c^{S} системы (5), т. е. к предельному циклу, реализующемуся при $\mu = 0$ и соответствующем значении $z_0 = z_1$ (см. рис. 5*а*). На левом фрагменте этого рисунка показан качественный вид, а на правом — результаты численного построения кривой $K_1(\mu)$. Кроме того, на рис. 5*а* тёмными точками показаны «следы» одномерных многообразий $L_i(\mu)$, $i = 1, 2, 3$, а точкой B — «след» траектории Γ^{S}. Аналогичные данные представлены на рис. 5*б* для значения $z = z_2$. Кривая $K_2(\mu)$ существенно отличается от $K_1(\mu)$ и имеет достаточно сложную форму. Усложнение вида кривой $K_2(\mu)$ связано с увеличивающимся при уменьшении z влиянием многообразий седловой траектории $L_2(\mu)$ и многообразия $L_1(\mu)$, которые всё ближе подходят к поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$. Таким образом, точки на траекториях на $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ совершают неравномерные движения, и форма колебаний, соответствующих этим траекториям, является непериодической.

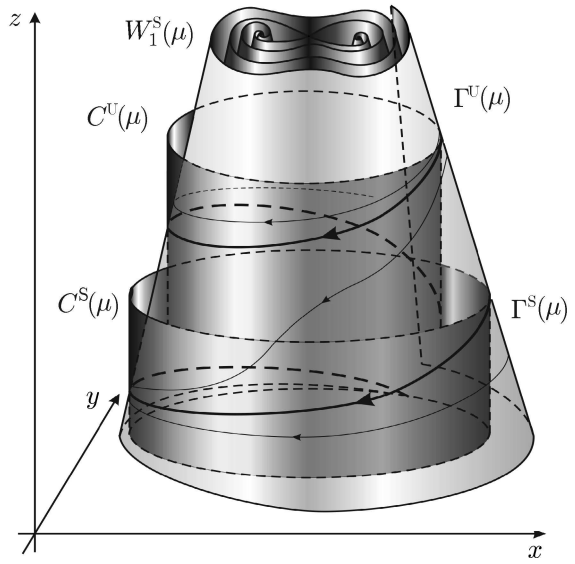

Рис. 4. Качественный вид и взаимное расположение инвариантных многообразий $C^{\mathrm{S}}(\mu)$, $C^{\mathrm{U}}(\mu)$ и $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ в фазовом пространстве G

3. СПАЙКОВЫЕ КОЛЕБАНИЯ

В модели (3) переменная x описывает изменение мембранного потенциала нейрона. Следовательно, траекториям на многообразии $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ соответствуют последовательности электрических импульсов — потенциалов действия, или спайков. На рис. 6*а* показаны типичные спайковые колебания, отвечающие одной из траекторий на $C^{\mathrm{S}}(\mu)$. На первый взгляд они выглядят периодическими, но это не так. На рис. 6*б* представлена зависимость межспайкового интервала T_{isi} (т. е. временно́го интервала между двумя соседними максимумами на рис. 6*а*) от времени, которая имеет вид монотонно убывающей функции. Спайковые колебания исчезают в момент времени $t = t_{\mathrm{ex}}$ (см. рис. 6*а*), после которого нейрон переходит в состояние покоя. В фазовом пространстве G это соответствует «переключению» траектории с многообразия $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ в окрестность устойчивого одномерного многообразия $L_1(\mu)$, отвечающего состоянию покоя нейрона.

3.1. Динамический механизм исчезновения спайковых колебаний

Выясним динамический механизм, определяющий исчезновение спайковых колебаний, и найдём значение t_{ex}. Рассмотрим поведение траектории Γ^{S} в фазовом пространстве G. Пусть при $t = 0$ начальные условия, соответствующие траектории Γ^{S}, лежат на замкнутой линии $K(\mu) = C^{\mathrm{S}}(\mu) \cap \{z = I_0\}$. В соответствии с результатами раздела 2.4 траектория Γ^{S} начинает совершать вращательные движения по поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$. Эти движения заканчиваются в момент времени,

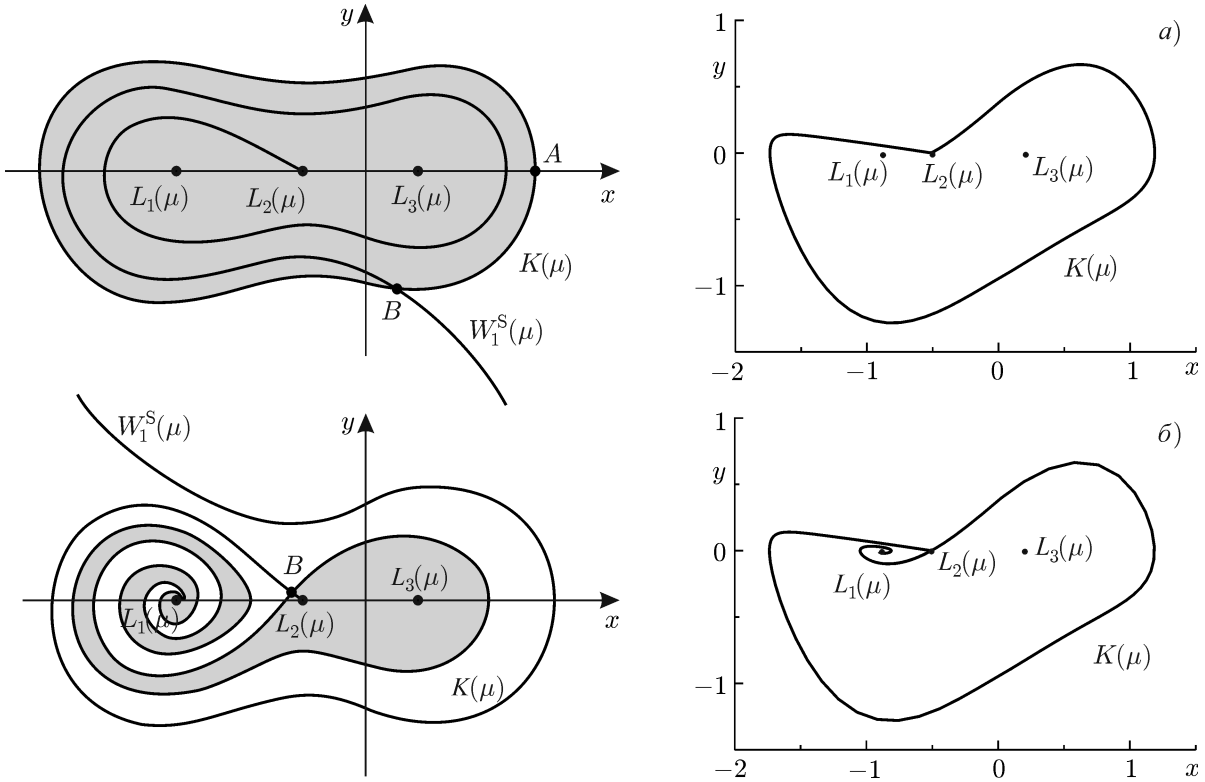

Рис. 5. Сечения многообразия $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ плоскостью $z = \mathrm{const}$ в окрестности точки бифуркации $z = z_0^{\mathrm{T}}$: панель *а* соответствует значению $z = 0{,}210095127610 \pm 10^{-12}$, *б* — значению $z = 0{,}210095119010 \pm \pm 10^{-12}$. На панелях слева приведены качественные виды сечений, справа — результаты численного моделирования при $\alpha = 0{,}5$; $\beta = 2$; $\varepsilon = 0{,}35$; $\mu = 10^{-11}$

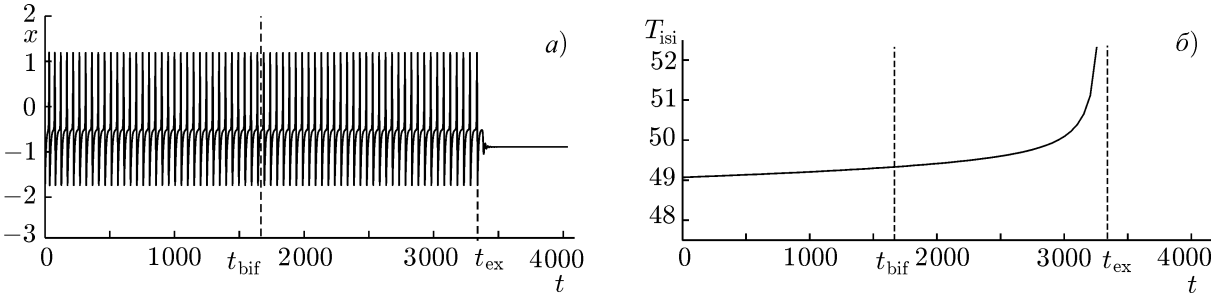

Рис. 6. Исчезновение спайковых колебаний при медленном прохождении бифуркации двукратного предельного цикла: *а* — спайковые последовательности, *б* — зависимость межспайкового интервала от времени. На обеих панелях t_{bif} — момент прохождения точки бифуркации $z = z_0^{\mathrm{T}}$, t_{ex} — момент исчезновения спайковых колебаний, $\alpha = 0{,}5$; $\beta = 2$; $\varepsilon = 0{,}35$; $\mu = 3 \cdot 10^{-13}$

когда изображающая точка в отображении $P(\mu)$ достигает линии $T_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ (см. рис. 3). Затем (см. рис. 4) траектория Γ^{S}, с одной стороны, двигаясь по сепаратрисной поверхности $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$, асимптотически стремится к $L_2(\mu)$, а с другой — по-прежнему остаётся на поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$. Другими словами, сама поверхность $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ некоторой своей частью асимптотически приближается к $L_2(\mu)$ (см. рис. 5*б*). Поскольку движение траекторий в окрестности $L_2(\mu)$ не является колебательным, то и траектория Γ^{S} движется далее, не совершая вращений. Рассмотрим теперь поведение траекторий, стартующих с $K(\mu)$, но отличных от Γ^{S}. Проведённое нами численное моделирование

показало, что любая такая траектория отталкивается от Γ^{S}, продолжая движение вдоль $C^{\mathrm{S}}(\mu)$. Следовательно, траектория Γ^{S} на многообразии $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ играет роль порога, ограничивающего область существования вращательных движений, охватывающих это многообразие. Таким образом, время исчезновения спайковых колебаний $t = t_{\mathrm{ex}}$ определяется в фазовом пространстве G моментом попадания траектории Γ^{S} на линию $T_1^{\mathrm{S}}(\mu)$.

Заметим, что затухающие колебания, возникающие после исчезновения спайковых колебаний, соответствуют в G траектории на поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$, отличной от Γ^{S}. В этом случае сама поверхность $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ имеет (при фиксированном z) осцилляторную форму (см. рис. 5*б*), за счёт которой и формируются затухающие колебания.

3.2. Эффект задержки

Проведённое нами исследование динамики системы (3) показало, что исчезновение спайковых колебаний происходит с некоторой временно́й задержкой $\Delta t_{\mathrm{del}} = t_{\mathrm{ex}} - t_{\mathrm{bif}}$, где через t_{bif} обозначен момент времени прохождения статической точки бифуркации предельных циклов, т. е. $t_{\mathrm{bif}} = (I_0 - z_0^{\mathrm{T}})/\mu$. На рис. 7 показана построенная численно зависимость Δt_{del} от μ при фиксированном начальном значении переменной $z = I_0$. С увеличением параметра μ величина Δt_{del} в среднем монотонно убывает, что объясняется увеличением скорости изменения контрольного параметра, приводящим к более быстрому достижению значения $t = t_{\mathrm{ex}}$. Скачки на графике $\Delta t_{\mathrm{del}}(\mu)$ связаны с существованием в системе (3) сепаратрисной поверхности $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$, пересекающей $C^{\mathrm{S}}(\mu)$ по кривой Γ^{S}. Действительно, пусть в начальный момент времени изображающая точка A принадлежит кривой $K(\mu)$ (см. рис. 5). При изменении параметра μ положение точки B, образованной пересечением траектории Γ^{S} с плоскостью $z = I_0$, относительно точки A изменяется. Для значений $\mu = \mu_j$, соответствующих скачкам на рис. 7, точки A и B совпадают. Поэтому в малой окрестности значения $\mu = \mu_j$ точки A и B имеют разное взаимное расположение слева и справа от значения $\mu = \mu_j$ (т. е. ордината точки B будет положительной для $\mu < \mu_j$ и отрицательной для $\mu > \mu_j$). Поскольку в трёхмерном фазовом пространстве сепаратрисная поверхность $W_1^{\mathrm{S}}(\mu)$ разделяет потоки вращательных траекторий на поверхности $C^{\mathrm{S}}(\mu)$, то различному взаимному расположению точек A и B соответствует различное число спайковых колебаний и, следовательно, различное время задержки Δt_{del}.

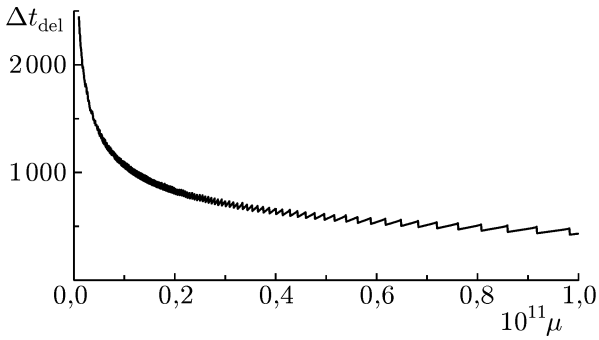

Рис. 7. Зависимость задержки исчезновения спайковых колебаний от скорости изменения тока инжекции при $\alpha = 0{,}5$; $\beta = 2$; $\varepsilon = 0{,}35$

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что при динамической седло-узловой бифуркации циклов устойчивое и неустойчивое инвариантные многообразия не сливаются и не исчезают подобно тому, как это происходит в классической теории бифуркации, а продолжают существовать раздельно и после прохождения статического бифуркационного значения. Установлено, что вращательные движения на устойчивом инвариантном многообразии, соответствующие устойчивому режиму генерации колебаний, продолжают существовать и после прохождения точки бифуркации ещё в течение некоторого конечного времени, т. е. их исчезновение происходит с некоторой временно́й задержкой. Обнаружено, что время задержки исчезновения колебаний в зависимости от скорости изменения кон-

трольного параметра может быть очень большим и пренебрегать им нельзя. Установлено, что момент времени, в который исчезают колебания, определяется пороговыми свойствами сепаратрисной поверхности седловой траектории.

Применительно к задаче о моделировании нейронной активности явление задержки определяет затягивание генерации спайковых колебаний под действием медленно меняющегося тока инжекции. Изменение задержки при изменении параметров тока инжекции лежит в основе управления нейронной активностью посредством слабых управляющих сигналов [17]. В реальных экспериментах с живыми нейронами медленные синаптические токи играют ключевую роль в формировании так называемой синаптической пластичности, лежащей в основе механизмов обучения и динамической памяти [23].

Работа выполнена при поддержке РНФ (грант 14-12-01358).

ПРИЛОЖЕНИЕ

Вид кривых медленных движений $L_i(\mu)$ можно приближённо найти с помощью теории возмущений.

Обозначим медленное время через $\tau = \mu t$. Далее будем искать медленные решения (3) в виде

$$x_i(\mu) = a_i(\tau) + \mu b_i(\tau) + O(\mu^2), \qquad y_i(\mu) = c_i(\tau) + \mu d_i(\tau) + O(\mu^2), \qquad z(\mu) = z_0 - \tau, \tag{П1}$$

где индекс $i = 1, 2, 3$ обозначает номер соответствующей медленной кривой, $a_i(\tau)$, $b_i(\tau)$, $c_i(\tau)$ и $d_i(\tau)$ — медленные функции, вид которых нам предстоит найти.

Подставляя решения (П1) в (3) и разделяя переменные разного порядка малости, находим

$$a_i(\tau) = x_i^*(z_0 - \tau), \qquad b_i(\tau) = \frac{\left\{1 - a_i[(\tau)]^2 - \varepsilon\right\} \mathrm{d}a_i/\,\mathrm{d}\tau}{\varepsilon\,(\,\mathrm{d}\Phi/\,\mathrm{d}x_1)\big|_{x_1 = a_i(\tau)}}\,, \tag{П2}$$

$$c(\tau) = 0, \qquad d(\tau) = \mathrm{d}a_i/\,\mathrm{d}\tau, \tag{П3}$$

где $x_i^*(z_0 - \tau)$ задаётся соотношениями (2), в которых следует сделать формальную замену $z_0 \to \to z_0 - \tau$, $0 < \tau < z_0$.

Анализ медленного решения показывает, что на рассматриваемом участке изменения переменной z вид многообразий $L_i(\mu)$ отличается от вида соответствующих предельных многообразий $L_i(0)$ на величину порядка μ во всей рассматриваемой области изменения переменной z за исключением достаточно малой окрестности точки $z = 0$, соответствующей седло-узловой бифуркации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арнольд В. И., Афраймович В. С., Ильяшенко Ю. С., Шильников Л. П. Теория бифуркаций. М.: ВИНИТИ, 1985. 214 с.
2. Lecture Notes in Mathematics. Springer, 1991. V. 1 493. Dynamic bifurcations. / Eds. by E. Benoit. 219 p.
3. Нейштадт А. И. // Диф. уравнения. 1987. Т. 23, № 12. С. 2 060.
4. Нейштадт А. И. // Диф. уравнения. 1988. Т. 24, № 2. С. 226.
5. Kuehn C. // Physica D. 2011. V. 240. P. 1 020.

6. Maree G. J. M.// SIAM J. Appl. Math. 1989. V. 49, № 1. P. 55.
7. Кириллов С. Ю., Некоркин В. И. // Изв. вузов. Радиофизика. 2013. Т. 56, № 1. С. 39.
8. Понтрягин Л. С. // Изв. АН СССР. Сер. «Математическая». 1957. Т. 21. С. 605.
9. Мищенко Е. Ф., Понтрягин Л. С. // Изв. АН СССР. Сер. «Математическая». 1959. Т. 23. С. 643.
10. Мищенко Е. Ф., Розов Н. Х. Дифференциальные уравнения с малым параметром и релаксационные колебания. М.: Наука, 1975. 248 с.
11. Krupa M., Szmolyan P. // SIAM J. Math. Anal. 2001. V. 33, No. 2. P. 286.
12. Berglund N. // Progr. Theor. Phys. Suppl. 2000. V. 139, No. 1. P. 325.
13. Berglund N., Kuntz H. // J. Phys. A. 1999. V. 32, No. 1. P. 15.
14. Jung P., Gray G., Roy R., Mandel P. // Phys. Rev. Lett. 1990. V. 65, No. 17. P. 1873.
15. Goldsztein G. H., Broner F., Strogatz S. H. // SIAM J. Appl. Math. 1997. V. 57, No. 4. P. 1 163.
16. Neishtadt A. I., Simo C., Treschev D. V. // Progr. Nonlin. Diff. Equat. Their Appl. 1996. V. 19. P. 253.
17. Kramer M. A., Traub R. D., Kopell N. J. // Phys. Rev. Lett. 2008 V. 101, No. 6. Art. no. 068103.
18. Izhikevich E. M. Dynamical systems in neuroscience: The geometry of excitability and bursting. Cambridge, Mass.: MIT Press, 2007. 441 p.
19. Некоркин В. И., Дмитричев А. С., Щапин Д. С., Казанцев В. Б. // Мат. модел. 2005. Т. 17, № 6. С. 75.
20. Андронов А. А., Витт А. А., Хайкин С. Э. Теория колебаний. М.: Физматгиз, 1959. 915 с.
21. Ильяшенко Ю. С. Избранные задачи теории динамических систем. М.: МЦНМО, 2011. 124 с.
22. Fenichel N. // J. Differential Equations. 1979. V. 31, No. 1. P. 53.
23. Шмидт Р., Тевс Г. Физиология человека. Т. 1. М.: Мир, 2007. 323 с.

Поступила в редакцию 6 августа 2014 г.; принята в печать 2 декабря 2014 г.

DYNAMIC SADDLE-NODE BIFURCATION OF THE LIMIT CYCLES IN THE MODEL OF NEURON EXCITABILITY

S. Yu. Kirillov, and V. I. Nekorkin

Using the neuron-excitability model, we studied an analog of the saddle-node bifurcation of the limit cycles for the case of slow variation in the control parameter, i.e., the so-called dynamic saddle-node bifurcation of cycles. It is shown that the stable oscillations in such a system occur on the two-dimensional invariant manifold which also exists after the passage through the "static" bifurcation value. It is found that oscillations disappear with significant delay with respect to the oscillation-termination time which is predicted by the classical bifurcation theory. It is shown that the nonlocal model properties and, in particular, the threshold properties of the two-dimensional invariant surface of the saddle trajectory play an important role in the delay formation.