

УДК 519.6–519.9, 530.1

Методы качественной теории для модели Хиндмарш–Роуз

М. Коломиц¹, А. Шильников²

¹ Кафедра высшей математики и теоретической механики

Академия сельскохозяйственных наук
603107, Россия, Нижний Новгород, ул. Гагарина, 97

² Department of Mathematics and Statistics

Neuroscience Institute
Georgia State University
GA 30303, USA, Atlanta, 30 Pryor Street

¹ sikolomiets@mail.ru, ² ashilmikov@gsu.edu

Получено 6 декабря 2009 г.

В статье аргументируется, что знание бифуркаций гомоклинических и периодических орбит является необходимым для понимания быстро-медленной динамики модели Хиндмарш–Роуз, а также многих других типичных моделей нейронов типа Ходжкина–Хаксли, так как именно эти бифуркации определяют характер переходов между тоническими и пачечными режимами колебаний в подобных динамических моделях. Представлен геометрический подход, основанный на методе усреднения и технике продолжения по параметру, который применяется для нахождения тонических многообразий и позволяет аккуратно строить отображения Пуанкаре для изучения бифуркационных переходов в быстро-медленных нейронных моделях. В работе также демонстрируются бифуркация «катастрофа голубого неба» и явление бистабильности сосуществующих тонических и пачечных режимов в данной модели.

Ключевые слова: модель Хиндмарш–Роуз, нейронная динамика, бифуркация, катастрофа голубого неба, бистабильность, тонические и пачечные колебания

M. Kolomiets, A. Shilnikov

Qualitative methods for case study of the Hindmarsh–Rose model

We demonstrate that bifurcations of periodic orbits underlie the dynamics of the Hindmarsh–Rose model and other square-wave bursting models of neurons of the Hodgkin–Huxley type. Such global bifurcations explain in-depth the transitions between the tonic spiking and bursting oscillations in a model. We show that a modified Hindmarsh–Rose model can exhibit the blue sky bifurcation, and a bistability of the coexisting tonic spiking and bursting activities.

Keywords: Hindmarsh–Rose model, neuron, dynamics, bifurcations, blue sky catastrophe, bistability, tonic spiking, bursting

Mathematical Subject Classification 2000: 37B55, 37N25, 37Fxx



1. Введение

Математическая «нейронная» модель Хиндмарш–Роуз (ХР) [1]

$$\begin{aligned} x' &= y - ax^3 + bx^2 + I - z = P(x, y, \alpha) - z, \\ y' &= c - dx^2 - y = Q(x, y, \alpha), \\ z' &= \varepsilon(s(x - x_0) - z) = \varepsilon R(x, z, \alpha), \end{aligned} \quad (1)$$

остается одной из наиболее популярных моделей [2, 3, 4, 7, 8, 9], поскольку качественно хорошо описывает динамику определенного класса нейронных моделей, полученных в рамках использования формализма, предложенного Ходжкином и Хаксли [10] для описания ионных каналов. Предполагается, что нейронная модель, будучи нелинейной системой, может демонстрировать по крайней мере некоторые следующие типы активности нейронной клетки, включая спокойствие, тоническую и пачечную активности, а также подпороговые колебания, или колебания смешанных мод [9, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18]. Нелинейность нейронной модели может также часто приводить к возникновению би- или мультистабильности сосуществующих типов поведения при одних и тех же значениях параметров [20, 21, 23, 24, 25, 26].

«Хорошая» нейронная модель, являясь по крайней мере двухпараметрическим семейством дифференциальных уравнений, должна также адекватно описывать переходы между этими типами активности, которые интерпретируются как локальные или глобальные бифуркации предельных решений модели [15, 23, 27, 29, 30, 31, 32, 34, 35].

В модели ХР, переменная x рассматривается как «мембранный потенциал», в то время как y и z описывают активацию иdezактивацию некоторых токов, таких как быстрый натриевый и медленный калиевый, поскольку скорость изменения z определена малым параметром $0 < \varepsilon \ll 1$. Это позволяет данной модели считаться быстро-медленной системой, в которой первые два уравнения составляют быструю подсистему. Правые части модели являются полиномами со следующими коэффициентами $(a, b, c, d, s) = (1, 3, -3, 4)$. В первом уравнении постоянный член I описывает внешний ток. В данной работе параметр x_0 является бифуркационным параметром, а малый параметр ε будет варьироваться в пределах между 0.002 и 0.02.

Мы покажем, что модель ХР демонстрирует динамическое поведение, типичное для определенного класса нейронных моделей, называемых *square-wave burster* [12, 14, 15] в зарубежной литературе, — мы используем здесь термин «квадратные пачки» [15, 20, 21, 22, 36, 37].

Следуя классификации, предложенной в [17] и расширенной в [18], данный тип пачечного режима колебаний также называется «складка/гомоклиника» по типу (первой и последней) бифуркаций в медленной подсистеме, которые определяют заключительные фазы пачечной активности в полной модели. Здесь слово «складка» используется в качестве синонима для такой седло-узловой бифуркации состояний равновесий, что седловое состояние равновесия устанавливает некий порог, который разделяет переходы между состояниями нейронов: гиперполяризованным состоянием покоя и тоническими колебаниями вокруг деполяризованного состояния. Их существование в быстрой подсистеме создает гистерезис, который приводит к возникновению пачечных режимов колебаний в полной модели: в ее фазовом пространстве фазовая точка периодически (или нерегулярно) перебрасывается между атTRACTорами медленной подсистемы, как показано на рисунке 1. Как видно из рисунка, интервалы между спайками (пичками напряжения) растут к концу пачки, что является признаком того, что так называемое многообразие медленных движений (или, в данном контексте, тоническое многообразие) заканчивается гомоклинической бифуркаци-

ей седла. Заметим также, что некоторые модели, допускающие существование квадратных пачек, не демонстрируют такое увеличение интервала между спайками. Главное их отличие состоит в том, что седло-узловая бифуркация предельных циклов [23, 32, 33, 42], а не гомоклиническая петля седла, в медленной подсистеме заканчивает активную фазу пачки.

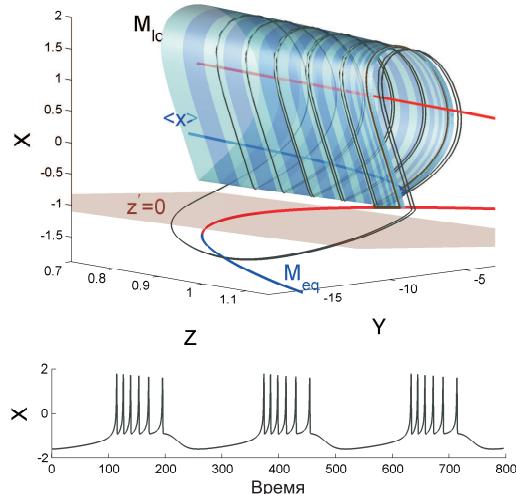


Рис. 1. Квадратные пачки в модели (1) и соответствующая развертка мембранных напряжения при значениях параметров $x_0 = -1.3$, $a = 1$ и $\varepsilon = 0.002$. Число спайков в пачке — число полных оборотов фазовой точки вокруг тонического многообразия M_{lc} , сформированного из предельных циклов быстрой подсистемы, прежде чем она упадет вниз на гиперполяризованную ветку многообразия M_{eq} покоя. Заметим, что интервал между спайками растет под конец пачки. Это является признаком того, что фазовая точка подходит к седлу — порогу, разделяющему оба многообразия.¹

Существующие схемы классификаций различных типов пачечной активности нейронных моделей базируются исключительно на выделении механизмов, которые начинают и заканчивают многообразия медленных движений, состоящих из предельных циклов и состояний равновесий быстрой подсистемы, типично двумерной, рассматриваемой в сингулярном пределе $\varepsilon = 0$. Используя прозрачные геометрические методы, базирующиеся на разделении системы на быстрые и медленные уравнения, мы можем найти и проследить все нас интересующие бифуркции коразмерности один состояний равновесий и предельных циклов быстрой, двумерной подсистемы варьируя медленную переменную, которая становится ее бифуркационным или сканирующим параметром в предельном случае [43, 44].

Известно [45, 47, 48, 49, 50, 52], что динамика возмущенной системы при малых $\varepsilon \neq 0$ определяется и концентрируется вокруг притягивающих сегментов многообразий медленных движений, собранных из устойчивых состояний равновесий и предельных циклов. Эти многообразия составляются скелет для различных типов активностей в быстро-медленной нейронной модели. Типичная модель обладает по крайней мере двумя такими многообразиями [12, 53]: многообразием M_{eq} покоя и тоническим многообразием M_{lc} быстрых спайков, показанных на рисунке 1.

Одна из проблем, которая ограничивает дальнейшее развитие теории быстро-медленных систем, состоит в том, что соотношение динамик ее подсистем является не до конца понятным. Быстро-медленное разделение позволяет использовать сильное упрощение за счет автоматического сложения «непересекающихся» быстрых и медленных компонент в одну,

полную динамику исходной модели. Такая возможность является уникальной и нетипичной для большинства систем. С другой стороны, такое прямое сложение никогда не работает вблизи бифуркаций в подсистемах или когда решения обеих подсистем имеют подобные временные шкалы, как, например, в случае гомоклиник или седло-узлов. Синергетика быстрых и медленных взаимодействий может приводить к весьма нетипичным бифуркационным явлениям, возможным только в полной системе [54], на них мы и будем концентрировать внимание, на примере представленной математической модели абстрактного нейрона.

Это может служить также некоторым предостережением для прикладных математиков, поскольку отдельно выявленные динамические явления могут остаться вне фокуса приложений, если они не являются типичными, т. е. не имеют малую коразмерность, в терминах теории бифуркаций. Это, тем не менее, не касается некоторых сложных и кажущихся экзотическими динамических явлений, которые имеют место во многих нейронных моделях, например, — в упрощенной модели сердечного интернейрона пиявки. К таким явлениям относится бифуркация «катастрофа голубого неба», а также глобальные бифуркации, связанные с существованием седловых и седло-узловых периодических траекторий [23, 32, 33, 34]. Такие бифуркации имеют коразмерность один, т. е. являются типичными, и, следовательно, могут наблюдаться в других моделях.

Сказанное также справедливо и для других любопытных динамических явлений, включая гомоклинические, порождающие неожиданные хаотические взрывы в быстро-медленных нейронных моделях [4, 15, 29, 30, 31, 34, 93, 24].

Гомоклинические бифуркации седел в сингулярно-возмущенных вариантах обсуждаются в следующей части статьи. Мы покажем, что простая гомоклиническая бифуркация, порождающая единственный устойчивый предельный цикл в быстрой, плоской подсистеме, при сингулярном возмущении может вызвать смену ведущего направления в седле, что, в свою очередь, может привести к возникновению сложной динамики в модели. Мы покажем, что хаос, возникающий в момент перехода между тоническим режимом колебаний и пачечным, может быть объяснен в рамках теории гомоклинических бифуркаций коразмерности два, которые, тем не менее, являются типичными для быстро-медленных систем. Одной из особенностей таких бифуркаций является то, что они включают бифуркации удвоения как периодических, так и гомоклинических орбит [64, 65].

В конце статьи мы также обсудим геометрические условия, при которых модель ХР может демонстрировать гомоклинические бифуркации двух разных типов, связанных с существованием седло-узлового периодического движения. Первая — это «катастрофа голубого неба» [58, 59]. Это эффектное название присвоено последней из семи известных типичных бифуркаций (коразмерности один) на границе устойчивости периодических движений. В то время как первые шесть хорошо известны уже достаточно долго, бифуркация катастрофы голубого неба была обнаружена Л. П. Шильниковым и Д. В. Тураевым и полностью изучена сравнительно недавно [61, 62, 63, 65]. Эта бифуркация также оказалась типичной для систем, обладающих несколькими временными шкалами [65, 66]. Особый, прикладной, интерес к этой бифуркации с точки зрения нейродинамики обусловлен тем, что «катастрофа голубого неба» описывает непрерывный и обратимый переход между периодическими пачечными и тоническими режимами колебаниями в нейронных моделях, таких как, например, редуцированная модель сердечного интернейрона пиявки [32, 33].

Одним из динамическим свойств второй бифуркации является бистабильность, т. е. когда в нейронной модели существуют одновременно как тонические, так и пачечные режимы колебания [23, 25]. Такие явления наблюдаются опять же в редуцированной модели сердечного интернейрона пиявки, а также в модели нейрона R15. Указанная глобаль-

ная бифуркация, обнаруженная и изученная Лукьяновым и Шильниковым [91], описывает динамические явления, связанные с исчезновением седло-узловой периодической орбиты с негрубой гомоклинической траекторией. Мы покажем, что вблизи такой бифуркации модель ХР может генерировать хаотические пачки с непредсказуемым числом спайков в каждой из них, причем как постоянно, так и временно, т. е. прежде чем ее динамика установится на периодическом тоническом аттракторе. Такое поведение модели вблизи перехода вызвано возникновением счетного множества подков Смейла [34, 35, 92].

Представленные численные результаты, базирующиеся на строгой качественной теории динамических систем [64, 65], не ограничиваются данной моделью и могут быть использованы для изучения других систем, включая многомерные модели нейронов головного мозга, а также моделей интернейронов, формирующих так называемые генераторы центральных движений, которые определяют и контролируют различные ритмические моторные движения, включая ходьбу, дыхание, кардиоритмы, и многое другое.

2. Бифуркации в быстрой подсистеме ХР-модели

Предел $\varepsilon = 0$ выделяет быструю подсистему

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y - ax^3 + 3x^2 + 5 - z = P(x, y, \alpha) - z, \\ \dot{y} &= -3 - 5x^2 - y = Q(x, y, \alpha)\end{aligned}\tag{2}$$

модели ХР (1), где медленная переменная z становится бифуркационным параметром. Для начала мы рассмотрим бифуркации в этой подсистеме при изменении z . Численный анализ как подсистемы (2), так и полной модели выполнен с использованием пакета программ CONTENT [74, 75].

Состояния равновесия подсистемы (2) лежат в плоскости (x, y) на пересечении двух нулевых изоклин (нульклинов) $P(x, y, \alpha) - z = 0$ и $Q(x, y, \alpha) = 0$. Вариации z двигают первую нульклину в плоскости и вместе с ней — состояние равновесия. Правые части быстрой подсистемы подобраны так, чтобы она имела либо одно, либо три грубых состояния равновесия. Зависимость координат состояний равновесия (2) от z показана на рисунке 2.

В расширенном фазовом пространстве (z, x, y) , включающем все три переменные, состояния равновесия быстрой подсистемы (2) вычерчивают пространственную кривую M_{eq} , при изменении z от -15 до 5 . На рисунках 2 и 5 устойчивые и неустойчивые сегменты этой кривой показаны красным и синим цветом соответственно. Из этих бифуркационных диаграмм видно, что когда $z < -11$, быстрая подсистема имеет одно устойчивое состояние равновесия, которое соответствует «деполяризованному» (верхнему) состоянию нейрона. При увеличении z это состояние равновесия становится неустойчивым в результате мягкой бифуркации Андронова–Хопфа. Тип такой бифуркации, а также устойчивость состояния равновесия в бифуркационный момент определяются знаком первой ляпуновской величины, которая в данном случае отрицательна. Это означает, что при бифуркации из состояния равновесия рождается единственный предельный цикл, причем рождение происходит в сторону увеличения z . Варьируя z , мы можем построить многообразие M_{lc} , состоящее из устойчивых предельных циклов быстрой подсистемы (2). Оно имеет форму эллиптического параболоида (см. рис. 7).

С помощью кривых x_{max} и x_{min} рисунка 2 можно понять, как меняется размер предельного цикла при изменении бифуркационного параметра. Указанный подход составляет

основу так называемой техники продолжения по параметру, которая представляется очевидной в двумерном случае. Ниже мы обобщим этот подход, с тем чтобы найти не столь простые многообразия быстрых-медленных движений в полной подсистеме. Ветвь кривой, обозначенной через $\langle x \rangle$ на рис. 2, показывает зависимость средних координат предельного цикла, усредненных по его периоду обычным образом:

$$\langle \mathbf{x}(z) \rangle = \frac{1}{T(z)} \int_0^{T(z)} \phi(t; z) dt, \quad (3)$$

здесь $\mathbf{x} = \phi(t; z)$ ($\mathbf{x} = (x, y)$) — уравнение предельного цикла в быстрой подсистеме при данном z . Заметим, что при увеличении z средняя ветка $\langle x \rangle$ приближается к минимальной x_{min} . Перед тем, как обе сомкнутся, система (2) претерпевает седло-узловую бифуркацию состояний равновесия в момент касания нульклинов $P(x, y, \alpha) - z = 0$ и $Q(x, y, \alpha) = 0$. Две новые точки пересечения нульклинов соответствуют устойчивому и седловому состояниям равновесия, обозначенным, соответственно, O_h и O_s на рис. 3, на котором изображена фазовая плоскость быстрой подсистемы (2) в момент существования устойчивых предельного цикла и нижнего (по x) состояния равновесия. Данная касательная, или седло-узловая бифуркация, имеет место на нижней складке многообразия M_{eq} (см. рис. 2).

Продолжая устойчивую и седловую ветки по параметру z , можно обнаружить Z -образную форму многообразия M_{eq} , составленного из состояний равновесий быстрой подсистемы. Такая форма типична для многих нейронных моделей. Так, ее нижняя ветка состоит из устойчивых состояний равновесия, которые ассоциируются с гиперполяризованными состояниями покоя нейрона. Деполяризованные и гиперполяризованные ветви многообразия M_{eq} соединены пороговым сегментом, состоящим из седел быстрой подсистемы (2). Так называемая седловая величина σ седлового состояния равновесия O_s есть сумма собственных значений матрицы линеаризации правой части (2) в седле. Эти значения определяют также устойчивые и неустойчивые направления, касательные, соответственно, к одномерным устойчивым и неустойчивым сепаратрисам седла (см. рис. 3). Из этого рисунка видно, что устойчивая сепаратриса седла разделяет фазовую плоскость на области притяжения устойчивого состояния равновесия O_h (гиперполяризованного) и устойчивого предельного цикла. При увеличении параметра z устойчивая и неустойчивая сепаратрисы седла могут сомкнуться, формируя гомоклиническую петлю седла (или, иначе говоря, петлю сепаратрис седла). Данная конфигурация отвечает невырожденной гомоклинической бифуркации коразмерности один на плоскости, при условии, что седло является нерезонансным, т. е. его седловая величина σ отлична от нуля.

Как было показано в [43], такая бифуркация порождает единственный предельный цикл, который будет неустойчивым при $\sigma > 0$ или устойчивым при $\sigma < 0$. Нетрудно проверить, что седловая величина в нашем случае отрицательна, и потому бифуркационный пасьянс сходится, когда устойчивый предельный цикл, возникающий в результате мягкой бифуркации Андронова–Хопфа, заканчивается гомоклинической петлей седла. По хорошо известному факту из теории гомоклиник, период $T(z)$ предельного цикла растет логарифмически быстро как $-\ln|z_h - z|$ при приближении цикла к седлу, отвечающему значению $z_h \simeq 1.0856$. Поскольку размер предельного цикла остается конечным, средняя ветка $\langle x \rangle$ тонического многообразия входит в седло на M_{eq} практически вертикально. Напомним, что выбор коэффициентов в полиномиальных правых частях системы (2) должен быть исключительно аккуратным. Это означает, что будь коэффициенты несколько изменены, то мы могли бы пройти мимо гомоклинической бифуркации на z -параметрическом срезе, как это случается при других значениях параметра a , например. Данное утверждение

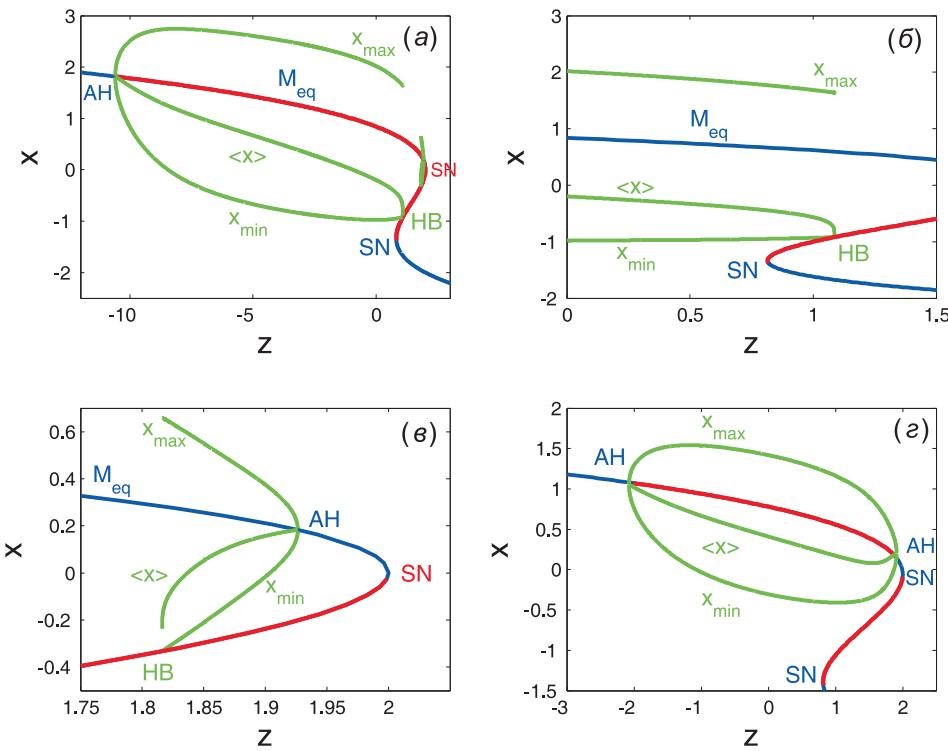


Рис. 2. Бифуркационные диаграммы, показывающие зависимость координат состояния равновесия и предельных циклов быстрой подсистемы (2) от «замороженного» параметра z при $\varepsilon = 0$: для $a = 1$ — рис. (а)–(б); для $a = 1,6$ — рис. (в). Красным цветом отмечены сегменты, состоящие из неустойчивых состояний равновесия. Ветви x_{\min} , x_{\max} и $\langle x \rangle$ обозначают соответственно минимальное, максимальное и среднее значения координат предельных циклов быстрой подсистемы. Заметим, что на рисунках (а)–(в) ветви предельных циклов заканчиваются гомоклинической бифуркацией на седловом сегменте многообразия M_{eq} . В отличие от этого, в случае рис. (в) данные ветви и возникают, и заканчиваются мягкими, прямой и обратной, соответственно, бифуркациями Андронова–Хопфа, поскольку соответствующий z -параметрический срез проходит выше кривой HB гомоклинической бифуркации, как показано на рисунке 4.

подкреплено рисунками 2 g и 4 a , показывающими, что многообразие M_{lc} , сотканное из предельных циклов быстрой подсистемы, как начинается, так и заканчивается мягкими бифуркациями Андронова–Хопфа, если положить $a \geq 1.6$. Это означает, что текущий z -параметрический срез по-прежнему пересекает соответствующую бифуркационную кривую AH дважды в плоскости (a, z) параметров системы (2) при $a = 1.6$, но проходит несколько выше бифуркационной кривой HB , отвечающей существованию гомоклинической петли седла O_s . Мы вернемся к этой ситуации ниже при исследовании вопроса преобразования квадратных пачек импульсов в платообразные (см. рис. 8).

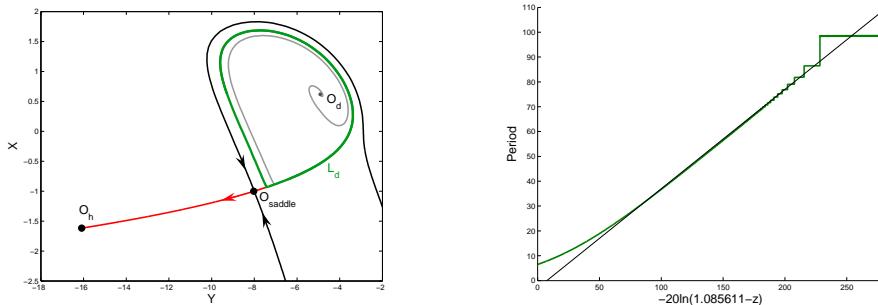


Рис. 3. Фазовый портрет быстрой подсистемы (2) при $z = 1$ (слева). Устойчивая сепаратриса седла O_s разделяет фазовую плоскость на области притяжения устойчивого предельного цикла L_d и гиперполяризованного состояния равновесия O_h . При $a = 1$ и увеличении z предельный цикл влипает в гомоклиническую петлю седла. Период предельного цикла растет логарифмически от $(z - z_h)$ при приближении его к седловому состоянию равновесия, где $z_h \simeq 1.0856$ (справа).

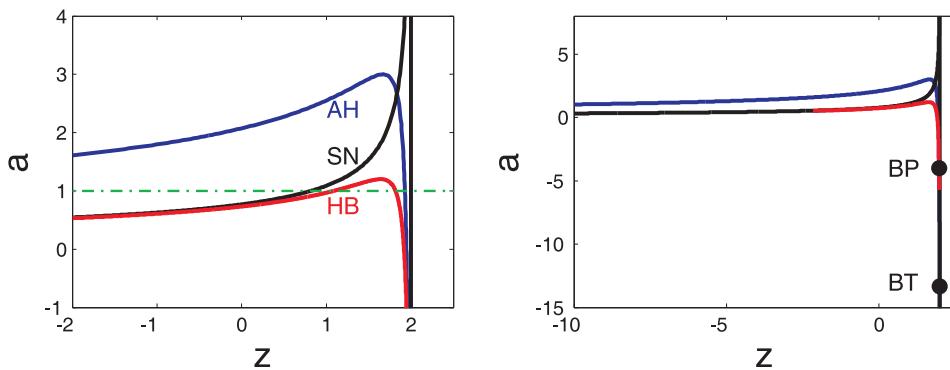


Рис. 4. Бифуркационные диаграммы быстрой подсистемы (2) в плоскости параметров (z, a) . Через AH , SN и HB обозначены бифуркационные кривые, отвечающие, соответственно, бифуркациям Андронова-Хопфа, седло-узловой и гомоклинической петли седла. Точка BP бифуркации Бауттина разбивает кривую AH на «мягкую» и «жесткую» ветви. Кривая AH начинается из точки BT коразмерности два (так называемая точка Богданова–Такенса), при которой подсистема (2) имеет состояние равновесия с двумя нулевыми собственными числами. В данной точке обе складки на M_{eq} сливаются и исчезают, так что многообразие теряет гистерезис, т. е. становится монотонным по z . При $a = 1$ z -параметрический срез проходит сразу через все три бифуркационные кривые, однако после того как a становится больше 1.213281, соответствующий срез не включает гомоклиническую бифуркацию. Это означает, что предельный цикл, мягко возникающий из деполяризованного состояния равновесия, стягивается обратно в фокус при увеличении z .

3. Бифуркация в полной модели

Когда малый параметр отличен от нуля, z становится медленной динамической переменной, со скоростью изменения порядка ε . В наших численных экспериментах ε будет разумно малым. Заметим, что последнее уравнение модели ХР является линейным как по x , так и по z . Линейность этого уравнения не является принципиальным свойством модели, хотя позволяет провести более простую интерпретацию ее динамики. Поскольку медленное

уравнение не содержит переменной y , то плоскость $s(x - x_0) - z = 0$ в трехмерном фазовом пространстве модели является ее медленной нульклиной, на которой производная z' по времени обращается в нуль. Легко видеть, что $z' > 0$ и $z' < 0$ находятся выше и, соответственно, ниже данной плоскости. Варьируя бифуркационный параметр x_0 , мы опускаем или поднимаем медленную нульклину $z' = 0$ в фазовом пространстве.

3.1. Состояния равновесия

Координаты состояния равновесия модели ХР не зависят от ε , а их устойчивость зависит. Состояние равновесия в фазовом пространстве модели — это точка, где медленная нульклина $z' = 0$ пересекает одномерное многообразие M_{eq} покоя быстрой подсистемы. Следовательно, меняя параметр x_0 , мы двигаем медленную нульклину, и тем самым вынуждаем двигаться вдоль M_{eq} , таким образом «подсвечивая» или вычерчивая это медленное многообразие. Данная идея продолжения по «сканирующему» параметру, проиллюстрированная на рисунке 5, состоит в том, чтобы найти желаемое многообразие в полной системе без предшествующей декомпозиции на быстрые и медленное уравнения. Такой подход особенно ценен для многомерных нейронных моделей с несколькими временными шкалами, где адекватная быстро-медленная декомпозиция часто невозможна, да и не является необходимой. Главное что нам нужно — это найти самое медленное уравнение в модели, и выбрать в нем подходящий бифуркационный параметр для сканирования многообразий медленных движений. Более того, для данной цели такой параметр может быть введен искусственно.

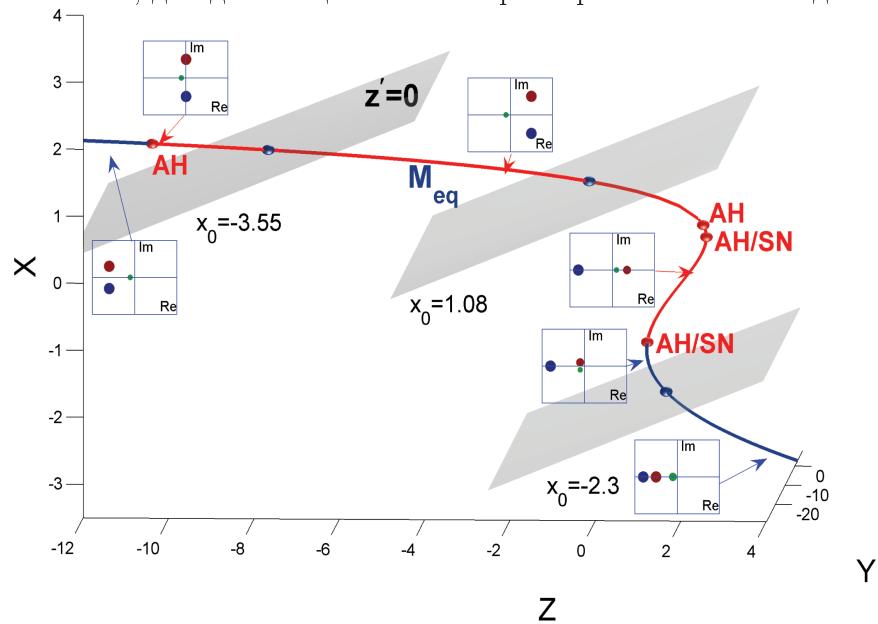


Рис. 5. Точка пересечения многообразия M_{eq} покоя и медленной нульклины $z' = 0$ дает состояние равновесия модели ХР при фиксированном значении бифуркационного параметра x_0 . В окнах показаны характеристические показатели состояния равновесия модели при скольжении вдоль M_{eq} при изменении параметра x_0 .

Далее, мы рассмотрим бифуркции состояний равновесия в полной модели и разберемся, каким образом они соответствуют бифуркациям в быстрой подсистеме на том же многообразии M_{eq} . Мы будем двигаться вдоль этого многообразия при уменьшении параметра x_0 от 5 до -2 (см. рис. 5). Итак, сначала медленная нульклина $z' = 0$ пересекает M_{eq}

в точке слева от точки AH . Здесь состояние равновесия является устойчивым фокусом в пространстве (y, x) . Видно, что на $M_{eq} z' > 0$ левее и $z' < 0$ правее точки пересечения, т. е. состояние равновесия в ограничении на медленное многообразие также является устойчивым по переменной z , с соответствующим характеристическим показателем порядка $-\varepsilon$.

При уменьшении x_0 , соответствующим z около -11 , медленная подсистема (2) претерпевает мягкую бифуркацию Андронова–Хопфа. Синхронно то же самое имеет место и в полной модели, когда пара комплексно-сопряженных собственных чисел состояния равновесия пересекает мнимую ось слева направо. Однако следующие две бифуркации Андронова–Хопфа, обозначенные через AH/SN на медленном многообразии M_{eq} на рисунке 5, принципиально отличаются от данной, поскольку возникают за счет взаимодействия обеих, быстрой и медленной, подсистем модели (1). Так, рассмотрим состояние равновесия на другой, гиперполяризованной ветке M_{eq} при $x_0 = -2.3$. Оно устойчивое, с тремя действительными собственными числами, одно из которых порядка $-\varepsilon$. При увеличении x_0 состояние равновесия движется в направлении нижней складки на кривой M_{eq} , затем проходит через нее и подымается выше на среднюю седловую ветку этого многообразия. Напомним, что данное состояние равновесия сохраняется как точка пересечения медленной нульклины $z' = 0$ с многообразием M_{eq} , в то время как его устойчивость меняется, как только оно проходит через складку и становится седлом с двумя положительными и одним отрицательным собственным показателями. Поскольку седло-узловая бифуркация не имеет места в полной модели (точка пересечения нульклина сохраняется), то выбор возможных бифуркаций коразмерности один при потере устойчивости этого состояния равновесия сужается до бифуркации Андронова–Хопфа. В самом деле, напомним, что складка соответствует седло-узловой бифуркации состояний равновесия в быстрой подсистеме (2), когда один из показателей состояния равновесия, или корней характеристического квадратного уравнения, проходит через нуль. Устойчивость состояния равновесия в полной подсистеме определяется, соответственно, корнями кубического уравнения. Нетрудно видеть, что при увеличении x_0 «быстрый» отрицательный корень увеличивается на подходе состояния равновесия к складке, становясь порядка медленного корня как $-\varepsilon$, затем оба сливаются, формируя кратный корень, и впоследствии пару комплексно-сопряженных собственных чисел по-прежнему величиной порядка малого параметра. Когда состояние равновесия поднимается выше складки, эта пара пересекает мнимую ось направо, сливается на действительной оси в двойной корень, который разделяется на положительные малый (или медленный) и большой (быстрый) показатели. Такое простое седло имеет один отрицательный и два положительных показателя, сумма которых все же остается отрицательной. Такая сумма, называемая второй седловой величиной, потребуется нам при обсуждении гомоклинических бифуркаций. Таким образом, когда медленная нульклина проходит через складку, единственное состояние равновесия модели претерпевает сингулярно возмущенный тип бифуркации Андронова–Хопфа. Характер бифуркации, а также устойчивость периодической орбиты, которая возникает из состояния равновесия, определяются знаком ляпуновской величины, оцениваемой по правой части быстрой подсистемы (1) модели ХР, т. е. не зависит от ее медленного уравнения [52]. Стоит отметить, что такие вырожденные бифуркации Андронова–Хопфа приводят к возникновению специальных решений, называемых «решения-утки» [69, 70, 71].

3.2. Периодические орбиты при малом ε

Фазовая точка модели ХР при $\varepsilon = 0$ сходится к аттрактору быстрой подсистемы, которым является ее устойчивое состояние равновесия, или предельный цикл. Когда аттрактор

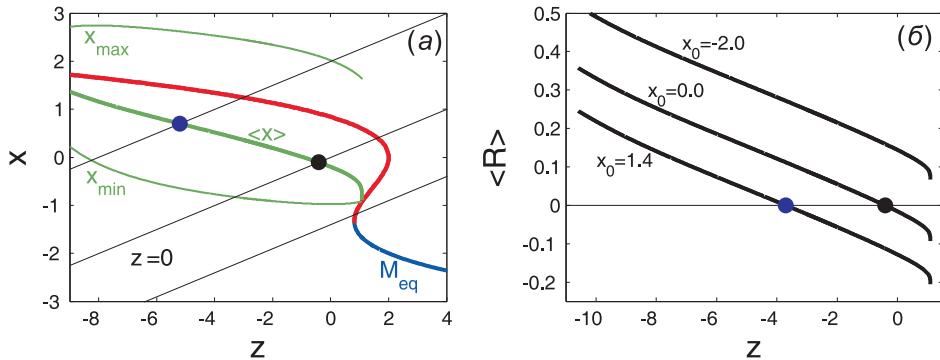


Рис. 6. (а) Точка пересечения медленной нульклины $z' = 0$ с пространственной кривой $\langle x \rangle$ соответствует состоянию равновесию усредненного уравнения (5), правая часть которого показана при трех различных значениях бифуркационного параметра x_0 (справа). Устойчивость состояния равновесия усредненного уравнения, а следовательно, и периодической орбиты на M_{lc} , вытекает из отрицательности наклона графика функции $\langle R \rangle$ в пересечении с горизонтальной осью. Отсутствие нулей $\langle R \rangle$, как при $x_0 = 1.42$, означает готовность модели ХР генерировать пачечную активность.

быстрой подсистемы является экспоненциально устойчивым, то он зависит гладко от z . Таким образом, варьируя z , мы получим гладкое притягивающие инвариантное многообразие, которым является или пространственная кривая M_{eq} , собранная из состояний равновесий, или двумерная цилиндрическая поверхность M_{lc} , образованная устойчивыми предельными циклами быстрой подсистемы (2). Более того, такое многообразие является центральным многообразием системы, сохраняющимся при ненулевом $\varepsilon = 0$. Фазовая точка сингулярно возмущенной быстро-медленной системы при $0 < \varepsilon \ll 1$ ведет себя следующим образом: за конечное время она достигает малой окрестности указанного многообразия, так что ее z -компоненты остается практически постоянной. Потом она медленно движется вдоль многообразия со скоростью порядка ε по z . Когда фазовая точка приближается к многообразию M_{lc} , она начинает вращаться вокруг него. Медленное движение вдоль M_{eq} либо ограничено устойчивым состоянием равновесия на нем, либо фазовая точка достигает складки, откуда она попадает на цилиндрическое многообразие M_{lc} . Последнее является ω -предельным множеством для выходящих сепаратрисы седло-узла быстрой подсистемы на складке. Для того чтобы определить динамику фазовой точки вблизи цилиндрического многообразия $M_{lc}(\varepsilon)$, предположим, что известно уравнение $\mathbf{x} = \phi(t; z)$ предельного цикла периода $T(z)$ быстрой подсистемы при данном значении z . Подставляя это уравнение в правую часть медленного уравнения и усредняя уравнение за период предельного цикла, мы получаем усредненное уравнение

$$z' = \varepsilon \langle R(x) \rangle \equiv \frac{\varepsilon}{T(z)} \int_0^{T(z)} R(z, \phi(t; z)) dt, \quad (4)$$

или, в нашем линейном случае,

$$z' = \varepsilon(4(\langle x \rangle - x_0) - z). \quad (5)$$

Данное уравнение дает приближение первого порядка по ε для эволюции медленной компоненты фазовой точки вблизи тонического многообразия M_{lc} [48]. Поскольку форма кривой $\langle x \rangle$ из (3) известна (см. также рис. 2), мы можем определить правую часть усредненного

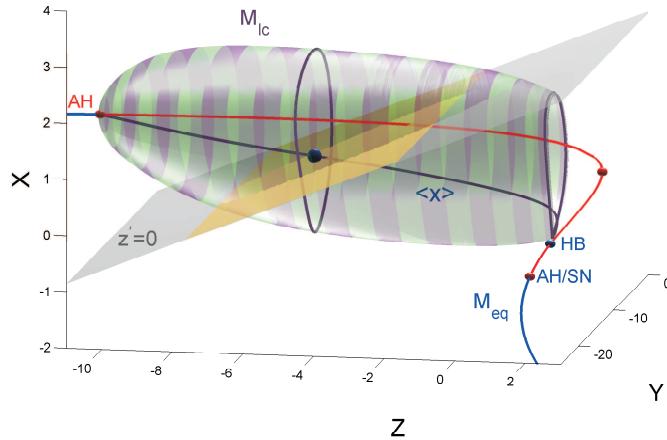


Рис. 7. Трехмерная версия рисунка 6а. Синяя точка является центром тяжести устойчивой периодической орбиты на тоническом многообразии M_{lc} . Она находится в пересечении нульклины $z' = 0$ и пространственной кривой $\langle x \rangle$, соединяющей первичную бифуркацию Андронова–Хопфа с гомоклинической. Фазовая точка, вращаясь вокруг M_{lc} , сдвигается в направлении (от) гомоклинического края вдоль многообразия, когда находится выше (ниже) выделенной плоскости — нульклины $z' = 0$. Когда противоположные силы компенсируют друг друга за полный оборот точки, в среднем за период обращения она остается на месте — на той же периодической орбите на многообразии.

уравнения не аналитически, а графически. График соответствующей функции $\langle R \rangle$ показан на рисунке 6.

Легко видеть из этого рисунка, что когда $\langle R \rangle$ имеет простой нуль, т. е. ее график пересекает горизонтальную ось трансверсально сверху вниз, тогда модель ХР, соответственно, имеет единственную, устойчивую (и по переменной z) периодическую орбиту на многообразии M_{lc} . Ее положение зависит от того, где медленная нульклина $z' = 0$ пересекает многообразие, точнее, его усредненную ветвь, обозначенную как $\langle x \rangle$, точка пересечения на которой соответствует «центру тяжести» искомой периодической орбиты. Меняя x_0 , мы проводим разные срезы медленной нульклины $z' = 0$ через M_{lc} , и, следовательно, находим периодическую орбиту в разных позициях на многообразии, как показано на рисунке 7. Когда орбита отделена от «гомоклинического края», она устойчива и соответствует периодическим тоническим колебаниям в модели ХР.

Мы хотели бы подчеркнуть, что ветвь $\langle x \rangle$ соединяет точки, отвечающие бифуркациям Андронова–Хопфа и образования петли седла в быстрой подсистеме, и, следовательно, имеет соответствующую область определения. Заметим, однако, что если бы медленное уравнение не было линейным, то точка пересечения этой ветви и медленной нульклины $z' = 0$ не была бы больше центром тяжести соответствующего периодического движения. Также заметим, что простое «круглое» периодическое движение модели ХР находится вблизи многообразия M_{lc} , полученного из ее быстрой подсистемы. Его положение на M_{lc} зависит от x_0 , и потому, меняя x_0 , мы заставляем периодическую орбиту двигаться вдоль M_{lc} . Таким образом, искомое тоническое многообразие может быть найдено параметрически в полной системе путем использования метода продолжения по параметру, без расщепления модели на быстрые и медленные переменные в пределе $\varepsilon = 0$.

4. Образование пачек

Модель ХР имеет одну из типичных конфигураций многообразий медленных движений для квадратных пачечных колебаний [16, 36, 37, 38, 20]. Она включает Z -образную характеристику для многообразия M_{lc} покоя (см. рис. 1). Его нижняя устойчивая ветвь соответствует гиперполяризованному состоянию нейрона. Его верхняя (деполяризованная) ветвь неустойчива в данной конфигурации, поскольку окружена тоническим многообразием M_{lc} , состоящим из предельных циклов быстрой подсистемы. Это многообразие заканчивается в быстрой подсистеме гомоклинической бифуркацией. Разнесенные по z гиперполяризованные складки и гомоклиническая бифуркация создают гистерезис в быстрой подсистеме, необходимый для формирования пачек в полной модели. В пачечном режиме фазовая точка переключается поочередно между тоническим многообразием M_{lc} и многообразием покоя M_{eq} , когда она доходит до соответствующих краев многообразий, т. е. до складки или до гомоклиники. Помимо гистерезиса, другим необходимым условием для генерации пачек в модели (1) является транзитивность обоих многообразий, а именно: на них не должно быть устойчивых состояний равновесия и периодических движений. В данной модели последнее условие выполняется, когда медленная нульклина $z' = 0$ пересекает многообразие M_{eq} в его средней, седловой ветке, ниже тонического многообразия M_{lc} . Таким образом, быстрый прыжок с нижней складки на M_{eq} вверх на M_{lc} означает начало активной фазы пачки, заканчивающейся гомоклиническим краем тонического многообразия, после чего фазовая точка возвращается на гиперполяризованную ветку [12, 13, 14, 17, 18].

В случае, когда есть устойчивое периодическое движение на тоническом многообразии, сохраняющееся до его гомоклинического края (см. рис. 7), модель ХР генерирует тонические колебания, или, другими словами, бесконечно длинные пачки. Теперь обсудим, каким образом тонические колебания трансформируются в пачки при изменении параметра x_0 . Ясно, что это связано с механизмами исчезновения простого устойчивого цикла на многообразии M_{lc} . Число спайков в пачке определяется числом оборотов фазовой точки, которые она делает вокруг тонического многообразия, после ее прыжка с гиперполяризованной ветви и до того, как она достигнет гомоклинического края тонического многообразия. Другими словами, продолжительность пачки (или ее активной фазы) может быть оценена через усредненное уравнение (5). Видно, что чем ближе график функции $\langle R \rangle$ к горизонтальной оси в окрестности гомоклинической бифуркации, тем больше продолжительность пачки и, соответственно, число спайков в ней. Фактически, линейность медленного уравнения модели не дает эффективного контроля за длиной пачки, кроме геометрического, выраженного в необходимости держать небольшой зазор между веткой $\langle x \rangle$ и плоскостью, медленной нульклиной $z' = 0$.

В заключение отметим «альтернативный» механизм увеличения продолжительности пачек за счет смены их формы на платоподобные, показанные на рисунке 8. Это достигается не в результате взаимодействия между быстрой и медленной подсистемами модели, а исключительно за счет нетрансверсальности бифуркаций в быстрой подсистеме. Напомним про рисунок 2, из которого видно, что терминальные фазы тонического многообразия M_{lc} могут меняться при изменении правых частей быстрой подсистемы. Так, при $a = 1$, M_{lc} заканчивается гомоклиническая петлей седла, в то время как при $a = 1,66$ — обратной мягкой бифуркацией Андронова–Хопфа. Соответственно, платоподобные пачки приблизительно в два раза длиннее квадратных пачек. Данный артефакт перестройки динамики быстрой подсистемы модели ХР часто интерпретируется более глобально, как результат тормозящего синоптического взаимодействия, возникающего в паре из таких нейронов [22]. Более того, в момент касания можно наблюдать хаотическое переключение между обоими

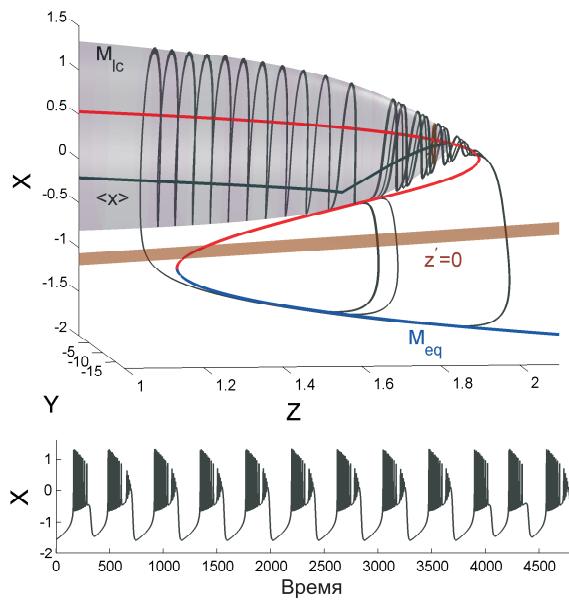


Рис. 8. Квадратные пачки превращаются в платообразные, после того как тоническое многообразие M_{lc} становится касательным к седловой ветке многообразия M_{eq} и заканчивается в результате обратной бифуркации Андронова–Хопфа на ее деполяризованной ветке. Форма пачек и их продолжительность в соответствующей развертке меняются хаотически в момент трансформации. Заметим, что фазовая точка может затягиваться вдоль седловой ветки M_{eq} после гомоклинической бифуркации до верхней складки.

типами пачек. Так, фазовая точка, подойдя к гомоклиническому краю многообразия M_{lc} , может затянуться вдоль седловой ветки M_{eq} включительно до ее верхней деполяризованной складки. Двигаясь вдоль нее, она может спорадически срываться с нее, как вниз на гиперполяризованную ветку M_{eq} , сгенерировав тем самым квадратную пачку, так и вверх на деполяризованную ветку, породив платообразную пачку. Такой тип поведения также ассоциируется с «решениями-утками», под которыми понимаются решения, затягивающиеся ненормально долго по неустойчивой ветке медленного многообразия в сингулярно-возмущенной системе.

5. Медленное отображение Пуанкаре

В этой части и ниже мы рассмотрим переходы от тонической активности модели к генерированию квадратных пачек импульсов и изучим глобальные бифуркации, которые лежат в основе таких переходов. Их особенность состоит в том, что они происходят в достаточно узком окне пространства параметров, где наблюдается хаос. Следовательно, для понимания причин возникновения хаоса нам потребуются инструментарий, более продвинутый, чем усредненное уравнение (5). Такое одномерное уравнение хорошо объясняет устойчивость и локальные бифуркации, подобные седло-узловым для периодических движений на многообразии M_{lc} , но становится бесполезным для других бифуркаций, включая удвоения периода. Мы покажем, каким образом это усредненное уравнение может быть сконвертировано в соответствующее одномерное отображение Пуанкаре для анализа бифуркаций удвоения

периода. Отображения Пуанкаре являются эффективным средством для изучения любых нелокальных бифуркаций, включая гомоклинические. В быстро-медленных системах такое отображение представляется как композиция нескольких фрагментов, описывающих различные стадии поведения траекторий, а также быстрые прыжки между медленными фазами. Так, отображение Пуанкаре, соответствующее медленному движению около тонического многообразия, может быть выведено из усредненного уравнения (5), в то время как отображение, соответствующее быстрому прыжку, описывается с точностью до первого порядка по ε путем интегрирования быстрой подсистемы при критическом значении малого параметра z^* , соответствующем прыжку. Такая комбинированная техника, в частности, достаточно близка к используемой при изучении гомоклинических бифуркаций [64, 65], а также бифуркации катастрофы голубого неба в быстро-медленных системах [66]. Определим отображение Пуанкаре на некой пространственной кривой, трансверсальной к траекториям системы вблизи M_{lc} . Такое отображение можно записать в виде

$$z_{n+1} = z_n + \varepsilon \langle R(z_n, x_0) \rangle T(z) + o(\varepsilon), \quad (6)$$

которое является, формально говоря, усредненным уравнением (5), переписанным в форме разностного уравнения с временным шагом, равным периоду периодической орбиты на многообразии M_{lc} невозмущенной системы при данном z . Рассмотрим свойства отображения (6). Первое свойство является очевидным: его неподвижная точка соответствует нулю уже известной функции $\langle R \rangle$, показанной на рисунке 6, который, в свою очередь, соответствует периодическому движению модели на тоническом многообразии M_{lc} . Следующее: график отображения зависит, помимо $\langle R \rangle$, от периода $T(z)$ и малого параметра ε . Но эти параметры не определяют устойчивость неподвижных точек. Что касается периода $T(z)$, то известно, что он растет как $-\ln(z_h - z)$ (см. рис. 3) при приближении периодического движения к гомоклинической петле седла при $z = z_h$, т. е. к концу тонического многообразия. На рис. 9 показано отображение Пуанкаре для модели ХР при $\varepsilon = 0,01$. Для его построения нам нужны ранее полученные данные об усредненной функции $\langle R \rangle$ из рис. 7, а также знание зависимости периода $T(z)$ цикла от z вблизи гомоклиники из рис. 3. Другими словами, умножаем $\langle R \rangle$ на T , масштабируем на ε , и полученный график поворачиваем на 45 градусов против часовой стрелки, тогда получаем искомое отображение, показанное на рис. 9.

Этот рисунок показывает эволюцию отображения Пуанкаре при увеличении параметра x_0 от $-0,5$ до $-0,1$. Его устойчивая неподвижная точка, соответствующая тонической активности, теряет устойчивость в результате бифуркации удвоения периода. Неподвижная точка на графике с почти вертикальным наклоном должна интерпретироваться как формирование петли сепаратрисы седла при гомоклинической бифуркации. Поскольку период $T(z)$ цикла растет логарифмически быстро, в то время как значение $\langle R \rangle$ остается отрицательным вплоть до гомоклинической бифуркации при $z = z_h$, то график отображения является выпуклой кривой. Благодаря этому неподвижная точка теряет устойчивость в результате бифуркации удвоения периода при увеличении ее z -координаты в сторону гомоклинического значения z_h . Сразу после первой бифуркации удвоения периода модель начинает генерировать спайки дуплетами, потом квадруплетами, и т. д., прежде чем ее динамика становится хаотической, что выражается появлением пачек с непредсказуемым числом спайков в каждой. Это число зависит от того, как близко фазовая точка подходит к неподвижной точке отображения (и «зависает» рядом с ней). Каскад удвоения периода, полный или нет, предшествующий гомоклиническим бифуркациям седла, является типичным явлением при переходе от тонической к пачечной активности в нейронных моделях в категории квадратных пачек [3, 36, 31, 57, 24].

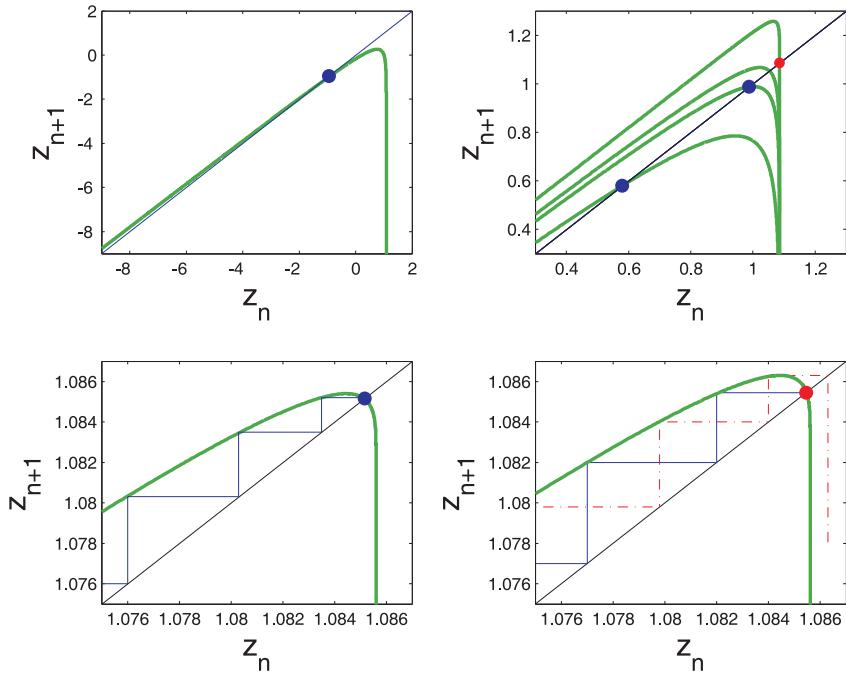


Рис. 9. Отображения Пуанкаре для $x_0 = -0.5; -0.8; -0.9; -0.1$; здесь для визуальных целей $\varepsilon = 0, 1$. Его устойчивая неподвижная точка соответствует тонической периодической орбите. Неподвижная точка теряет устойчивость через бифуркацию удвоения периода, при приближении к вертикальному сегменту, соответствующему гомоклинической петле седла, где период тонической орбиты становится бесконечным в пределе $z \rightarrow z_h$.

6. Гомоклинические бифуркации седла

Как мы уже отметили ранее, механизм формирования квадратных пачек, называемый «складка/гомоклиника», напрямую связан с формированием петли сепаратрисы седла в быстрой подсистеме модели ХР при некотором значении z_h . Аналогичная бифуркация имеет место также и в полной модели для некоторого значения x_0 , при котором медленная нульклина проходит через данное седло на средней ветке многообразия M_{eq} . Этот тип гомоклинической бифуркации коразмерности два называется *orbit-flip*, или смена ведущего направления [65]. Ее бифуркационная структура подобна другой гомоклинической бифуркации (называемой *inclination-switch*) при смене знака седловой величины в момент гомоклиники. Методы и результаты из [80, 81, 83, 84, 85] могут быть также перенесены и на случай быстрых-медленных систем. Особенностью такой гомоклинической бифуркации является то, что она сопровождается бифуркациями удвоения периода и появлением более сложных гомоклиник, а также возникновением хаотической динамики вблизи исходной петли сепаратрисы, которая, фактически, вызывает переход от периодической тонической активности к пачечной в модели ХР и других подобных нейронных моделях. Начнем с плоского случая $\varepsilon = 0$, где устойчивая периодическая орбита «становится» гомоклинической петлей седлового состояния равновесия. Поскольку петля устойчива, то сумма характеристических показателей седла $-\lambda_1 < 0$ и $\lambda_2 > 0$, называемая в плоском случае седловой величиной $\sigma_1 = -\lambda_1 + \lambda_2$, должна быть отрицательной, и седловой индекс $\nu = \lambda_1/\lambda_2$ — больше единицы [43, 44]. Бифуркации неблагодарящего множества вблизи петли такого со-

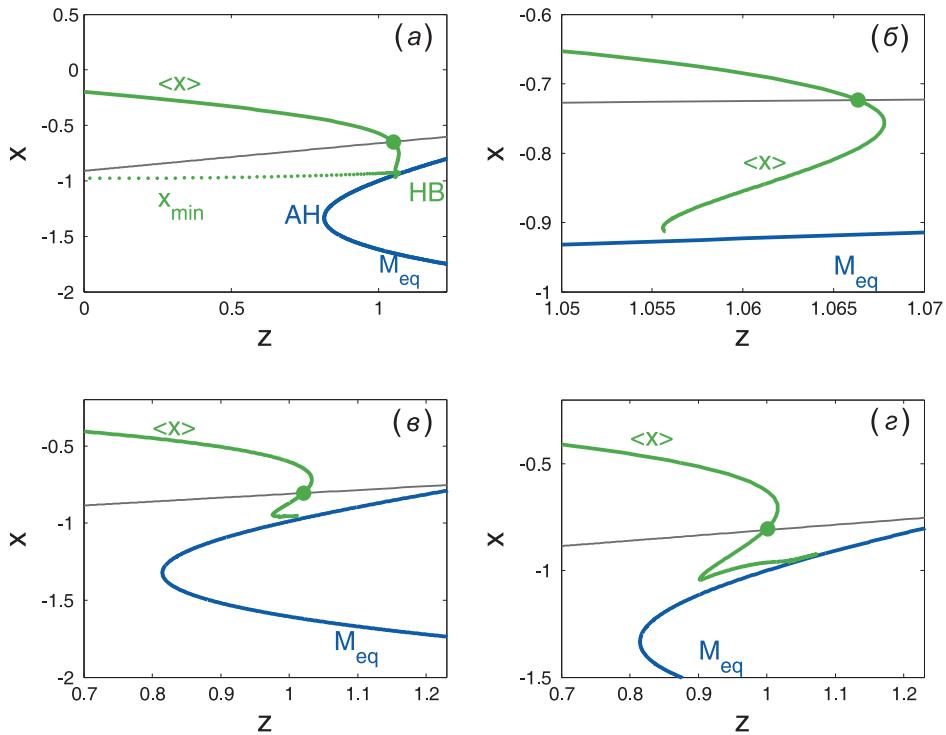


Рис. 10. Зависимость средних значений $\langle x \rangle$ периодических движений от параметра x_0 , показанная в поперечном сечении $\langle z \rangle$ -координат для следующих значений малого параметра: $\varepsilon = 0.001$ (а), $\varepsilon = 0.004$ (б), $\varepsilon = 0.008$ (в) и $\varepsilon = 0.0127$ (г). Возникновение складки на $\langle x \rangle$ могло быть проинтерпретировано как седло-узловая бифуркация циклов. На самом же деле эта иллюзия проекции кривой $\langle x \rangle$ на плоскость (x, z) объясняется тем, что $\langle x \rangle$ входит в седло вдоль направления, касательного многообразию M_{eq} .

стояния равновесия изучаются с помощью простого одномерного отображения Пуанкаре

$$\bar{x} = \mu + Ax^\nu \quad (7)$$

с условием $A > 0$ в случае на плоскости; здесь μ является малым параметром — типа разницы $z - z_h$ вблизи петли separatрисы.

Е. А. Леонович [86] показала, что когда седло не является резонансным, т. е. его седловая величина σ отлична от нуля, то гомоклиническая бифуркация коразмерности один порождает единственный устойчивый цикл на плоскости. Этот цикл будет устойчивым, если $\sigma < 0$, как в быстрой подсистеме (2), или он будет неустойчивым в противном случае. Рассмотрим седло в полной модели, когда малый параметр ε отличен от нуля. Здесь к «быстрому» положительному показателю λ_2 седла добавляется еще один, порядка ε . Такое седло имеет топологический тип $(1, 2)$, т. е. у него есть одномерное устойчивое и двумерное неустойчивое многообразия. Л. П. Шильников [87] показал, что в результате гомоклинической бифуркации простого седла рождается единственная периодическая орбита, если седловая величина отрицательна. В многомерном случае седловая величина σ определяется как сумма характеристических показателей седла, ближайших к мнимой оси, соответствующих так называемым ведущим направлениям. Если она положительна, то для рождения единственной периодической орбиты из петли седла требуется выполнения двух

дополнительных условий: 1) одномерная сепаратрисы возвращается к седлу вдоль ведущих направлений, определяемых показателем, ближайшими к нулю; 2) так называемая сепаратрисная величина A отлична от нуля. Последнее условие интерпретируется следующим образом: например, в момент петли седла в R^3 , замыкание двумерного неустойчивого многообразия гомеоморфно цилиндру, если $A > 0$, либо листу Мёбиуса, если $A < 0$. Это влечет также, что появившаяся периодическая орбита имеет либо положительные, либо отрицательные мультипликаторы. В случае, когда одно из условий выше не выполняются, бифуркация становится вырожденной и ее коразмерность увеличивается на единицу. Такие вырожденные гомоклинические бифуркации рассмотрены в [65]. Заметим также, что гомоклинические бифуркации в случае резонансного седла содержат также седло-узловые бифуркации периодических орбит [80, 81, 88, 89].

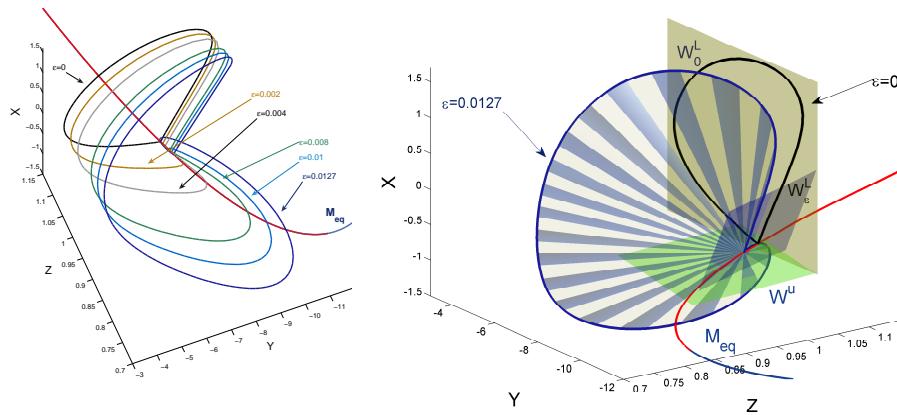


Рис. 11. Стадии эволюции гомоклинической орбиты седла, лежащей при $\varepsilon = 0$ в плоскости (x, y) , при увеличении малого параметра ε от 0 до 0.0127. Петля сепаратрисы претерпевает смену ведущего направления, которое становится касательным седловой ветки многообразия M_{eq} покоя.

Ясно, что при $0 < \varepsilon \ll 1$ ведущее устойчивое направление седла меняется так, что неустойчивая сепаратриса начинает возвращаться в состояние равновесия вдоль седловой ветки многообразия M_{eq} . Рисунки 10 и 11 показывают стадии трансформации гомоклинической петли при увеличении малого параметра. Отчетливо видно, что ведущее направление становится касательным к многообразию M_{eq} на рисунке 10, где возникновение складки может быть неверно связано с седло-узловой бифуркацией периодической орбиты при подходе к петле сепаратрисы.

Применим указанную теорему Л. П. Шильникова для модели ХР. Для того чтобы определить устойчивость периодической орбиты, возникающей из гомоклинической петли, рассмотрим систему в обратном времени. В обратном времени седло имеет топологический тип не $(1, 2)$, а $(2, 1)$ то есть у него есть двумерное устойчивое многообразие и одномерные неустойчивые сепаратрисы, одна из которых возвращается в седло вдоль многообразия M_{eq} . Седловая величина седла есть $\sigma = \lambda_1 - \varepsilon > 0$; более того, вторая седловая величина $\sigma_2 = \sigma - \lambda_2 > 0$. Таким образом, бифуркация этой петли сепаратрисы порождает седловую периодическую орбиту в обратном времени, которая также остается седловой и в прямом времени. Тогда мы задаемся вопросом: каким образом периодическая орбита, устойчивая вдали от гомоклинической петли, становится седловой при подходе к ней? Из рисунка 10 видно, что точка пересечения средней ветки $\langle x \rangle$ с медленной нульклиной

сохраняется на всем пути до гомоклинической бифуркации. Это исключает седло-узловую бифуркацию периодических орбит в модели. Тогда выбор сужается до бифуркации удвоения периода, существование которой подтверждается с помощью отображения Пуанкаре (см. рис. 8). Следовательно, устойчивая «тоническая» периодическая орбита теряет свою устойчивость за счет бифуркации удвоения периода в тот момент, когда соответствующая точка пересечения на $\langle x \rangle$ опускается ниже складки на рисунке 10.

Повторяя те же аргументы, мы приходим к выводу, что новая устойчивая орбита периода 2 также не может закончиться соответствующей гомоклинической бифуркацией из-за знака седловой величины в седле, и аналогичным образом она должна потерять устойчивость опять же в результате бифуркации удвоения периода, и т. д. Этим объясняется существование быстрого каскада таких бифуркаций, наблюдавшихся при переходе от тонической активности к пачечной вблизи гомоклинического края тонического многообразия M_{eq} . Как видно из рисунков 2 ε , 2 γ и 10, средняя ветвь $\langle x \rangle$, изначально входившая в многообразие M_{eq} с вертикальным наклоном при $\varepsilon = 0$, становится к ней касательной в седле при некотором ненулевом малом параметре. Рисунок 11 иллюстрирует, как «плоская» петля сепаратрисы, изначально лежащая в плоскости $z = z_h$, становится пространственной кривой, входящей в седло, будучи касательной к седловой ветке многообразия M_{eq} при $\varepsilon = 0,01$, т. е. она претерпевает гомоклиническую бифуркацию смены ведущего направления.

Заканчивая этот параграф, рассмотрим модельное одномерное отображение, описывающее такую быстро-медленную версию данной гомоклинической бифуркации [65, 90]

$$\bar{x} = \mu \pm \varepsilon x^\varepsilon + Ax^\nu, \quad (8)$$

где новый член возникает в результате сингулярного возмущения системы и исчезает при $\varepsilon = 0$, в то время как второй член приходит из быстрой подсистемы. Из-за знака \pm бифуркационное множество такой гомоклинической бифуркации содержит по крайней мере три бифуркационные кривые, соответствующие бифуркациям удвоения периода, седло-узловой бифуркации, а также гомоклинической бифуркации двойной петли [65]. Особенностью этого отображения является хаотическая динамика, проиллюстрированная на рис. 12. Такого типа хаос, по Л. П. Шильникову, является первым шагом в направлении к хаотической динамике вблизи петли сепаратрисы к седло-фокусу возникающей в модели, когда седловое состояние равновесия спустится к нижней складке на многообразии M_{eq} [31].

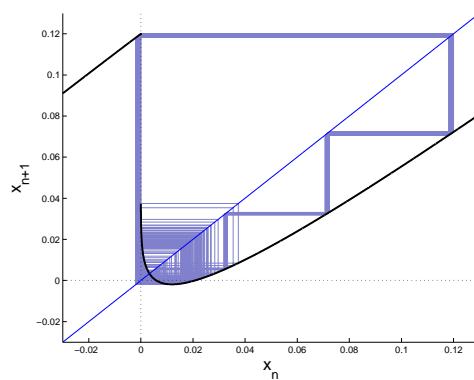


Рис. 12. Хаос в одномерном модельном отображении (8). Вертикальная ветка отображения возникает за счет сингулярного члена. Показанные регулярные четырехспайки на пачку прерываются интервалами хаоса, когда фазовая точка подходит к неустойчивой неподвижной точке.

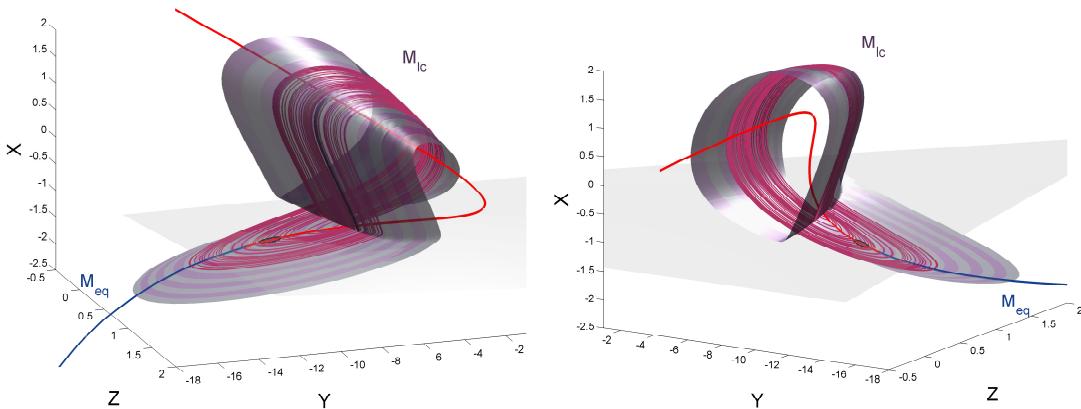


Рис. 13. «Мягкое» тоническое многообразие модели заканчивается бифуркацией Андронова–Хопфа вблизи нижней складки, вызывающей «решения-утки». Хаотические пачки с подпороговыми колебаниями в модели ХР при $\varepsilon = 0.0127$.

7. Экзотические бифуркации модели ХР

Вернемся к первому рисунку статьи, показывающему типичную пачечную активность в ХР модели при $\varepsilon = 0.002$. Видно, что при таком значении параметра получается в среднем пять спайков в пачке, что равно числу полных оборотов фазовой точки вокруг тонического многообразия M_{lc} между срывами. Это приблизительно соответствует времени, за которое z -компоненты фазовой точки сдвигается от нижней складки на M_{eq} до гомоклинического края на M_{lc} . Очевидно, что увеличение ε должно ускорить время прохода между соответствующими точками срыва. Однако при больших значениях ε гомоклиническая бифуркация смены ведущего направления изменяет форму тонического многообразия M_{lc} . Это приводит к тому, что модель демонстрирует более развитой хаос. Более того, в хаотических пачках возникают подпороговые колебания, как показано на рисунке 13. Для того чтобы понять, какие внутренние перемены произошли в модели, используя технику продолжения по параметру, мы найдем тоническое многообразие M_{lc} при данном значении малого параметра. Оказывается, что при $\varepsilon = 0.002$ x_0 -параметрический срез не пересекает линию гомоклинической бифуркации в пространстве параметров, которая должна была бы закончить ветку периодических орбит. Теперь тоническое многообразие заканчивается бифуркацией Андронова–Хопфа, которая имеет место не на деполяризованной, а на гиперполяризованной ветке M_{lc} вблизи ее нижней складки. Данная бифуркация возникает как результат взаимодействия динамики как быстрой, так и медленной подсистем и инициирует возникновение «решений-уток» т. е. решений, затягивающихся вдоль неустойчивой (седловой) ветки многообразия M_{eq} покоя. С точки зрения динамики, мы получаем хаотическую пачечную активность, перемежаемую с хаотическими подпороговыми колебаниями. Такой тип колебаний называют *MMO*, или колебания смешанных мод. В проекции на координаты (x, z) амплитуда подпороговых колебаний достаточно мала, поскольку данная проекция практически ортогональна собственному подпространству, касательному центральному многообразию, на котором имеет место данная бифуркация Андронова–Хопфа.

8. Катастрофа голубого неба

Поскольку медленное уравнение модели ХР является линейным по своим аргументам, график его правой части есть плоскость в трехмерном пространстве модели. Из-за такой

линейности точки пересечения данной плоскости с пространственной кривой $\langle x \rangle$ является фактически центром тяжести периодической орбиты на тоническом многообразии, как показано на рисунке 7. Поскольку ветвь $\langle x \rangle$ начинается бифуркацией Андронова–Хопфа и заканчивается гомоклиникой на седловой ветке многообразия M_{eq} покоя, куда она входит с вертикальным наклоном, то существует лишь единственная точка пересечения медленной нульклины с кривой $\langle x \rangle$ при некотором значении бифуркационного параметра x_0 модели. Это означает невозможность седло-узловых бифуркаций периодических орбит на тоническом многообразии M_{lc} и, как следствие, невозможность возникновения бесконечно длинных периодических пачек в модели, как и сосуществование тонических и пачечных активностей в результате седло-узловой бифуркации [32, 33, 23, 25, 34]. Напомним, что седло-узловая бифуркация (локально) и бифуркация катастрофы голубого неба (глобально) описывают обратимый и непрерывный переход между тоническими и пачечными активностями модели [59, 61, 65, 66]. Чтобы такой переход возник в данной модели, нам потребуется изменить правую часть медленной подсистемы, например следующим образом:

$$\dot{z} = \varepsilon \left(s(x - x_0) - z - \frac{\alpha}{(z - z_0)^2 + 0.03} \right), \quad (9)$$

так что геометрически у медленной нульклины появляется узкий «горб» как на рис. 14. Здесь α контролирует высоту горба, а z_0 — его положение по z . Меняя высоту горба, или поднимая/опуская всю медленную нульклину, мы можем контролировать седло-узловую бифуркацию, возникающую в модели, когда медленная нульклина коснется средней ветки $\langle x \rangle$. Подняв медленную нульклину, мы получим две точки пересечения на $\langle x \rangle$, и, следовательно, две новые периодические орбиты на тоническом многообразии на M_{lc} . Обе орбиты устойчивы по (x, y) , поскольку тоническое многообразие состоит из устойчивых циклов быстрой подсистемы. Что касается устойчивости этих орбит по z , то одна из них будет устойчивая, а другая неустойчивая. Таким образом, первая периодическая орбита устойчива по всем трем переменным, в то время как вторая является седловой, с двумерными устойчивыми и неустойчивыми многообразиями. Локально многообразие M_{lc} представляет собой неустойчивое многообразие этой седловой орбиты. Опуская горб медленной нульклины, мы сближаем обе периодические орбиты, которые исчезают в седло-узловой бифуркации.

Локальная седло-узловая бифуркация периодической орбиты составляет первую компоненту катастрофы голубого неба. Седло-узловая периодическая орбита в трехмерной системе имеет два многообразия: первое — сильно устойчивое многообразие W^{ss} , разделяющее окрестность седло-узловой орбиты на седловую и узловую области (см. рис. 14). В узловой области траектории притягиваются к седло-узловой орбите. В седловой области эта орбита является отталкивающей. Ее неустойчивое двумерное многообразие W^u состоит из траекторий, которые притягиваются к ней в обратном времени. Что касается прямого времени, то фазовая точка на неустойчивом многообразии следует пачечной траектории: врачаюсь вокруг многообразия M_{lc} , она покидает седло-узел, падает вниз на гиперполяризованный ветку M_{eq} , вдоль которой она медленно движется в направлении складки, с которой взлетает на тоническое многообразие M_{lc} . Для катастрофы голубого неба принципиально важно, что фазовая точка возвращается на многообразие M_{lc} слева от седло-узловой периодической орбиты. В частности, это может быть всегда достигнуто выбором положения горба на медленной нульклине — между нижней складкой на многообразии M_{eq} и гомоклиническим краем на M_{lc} . Условие, что неустойчивое многообразие W^u становится гомоклиническим к седло-узловой периодической орбите, является второй составляющей катастрофы голубого неба. Ее заключительное условие в модели XP — система обладает свойством

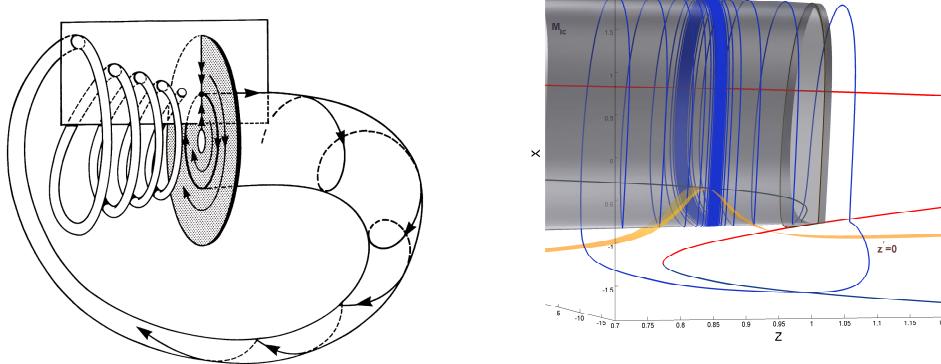


Рис. 14. (слева) Конфигурация катастрофы голубого неба по Л. П. Шильникову и Д. В. Тураеву [59, 61, 65]: неустойчивое многообразие W^u седло-узловой орбиты возвращается, делая бесконечно много оборотов в узловой области. Устойчивость возникающей орбиты достигается за счет сильного поперечного сжатия фазовых объемов вдоль глобальной гомоклинической «ручки». В быстро-медленной системе сжатие достигается за счет того, что нижний сегмент многообразия покоя собран из экспоненциально устойчивых состояний равновесия быстрой подсистемы. (справа) Катастрофа голубого неба в модели XP при $\varepsilon = 0,02$, $x_0 = -1,5$, $\alpha = 0,083$ и $z_0 = 0,9$. «Горб» на медленной нульклине $z' = 0$ при пересечении средней ветки $\langle x \rangle$ влечет возникновение устойчивой и седловой периодических орбит на тоническом многообразии M_{lc} . При опускании медленной нульклины они обе исчезают в результате касательной или седло-узловой бифуркации. Проходя фантомом седло-узловой периодической орбиты, пачечная траектория генерирует произвольно большое число спайков, увеличивая тем самым свою длину.

сильного сжатия в направлении, поперечном к многообразию M_{eq} , состоящему из устойчивых состояний равновесия быстрой подсистемы. Благодаря этому в результате катастрофы голубого неба, при исчезновении седло-узла возникает устойчивая периодическая орбита бесконечной длины и периода. Ее большой период определяется за счет медленного прохода фазовой точки вблизи фантома только что исчезнувшей седло-узловой орбиты. Такая длинная периодическая орбита соответствует длинной пачке в модели. Если мы отодвинем модель дальше от седло-узловой бифуркации, то пачка станет короче. Таким образом, приближаясь или удаляясь от бифуркационного значения, мы можем контролировать продолжительность пачек, которая оценивается как $1/\sqrt{\alpha - \alpha^*}$; этот закон типичен для всех седло-узловых бифуркаций. Заметим, что возможность контроля пачечной активности весьма важна для функционирования нейронных сетей, формирующих генераторы центральных движений [93, 94].

9. Бифуркация Лукьянова–Шильникова и бистабильность

Бифуркации «катастрофа голубого неба» отвечают системе, образующие бифуркационные поверхности коразмерности один в пространстве параметров. Граница этой поверхности соответствует ситуация, когда фазовая точка прыгает с нижней складки гиперполяризованной ветки многообразия M_{eq} прямо на сильно устойчивое многообразие W^{ss} седло-узловой периодической орбиты на тоническом многообразии M_{lc} . Такая конфигурация характерна для осуществления бифуркации Лукьянова–Шильникова [91] в быстро-

медленной системе. Эта бифуркация приводит к возникновению гомоклинических орбит Пуанкаре, порождающих сложную динамику в системе. В сингулярно возмущенных системах хаотическая динамика возникает в узких (порядка малого параметра) областях в пространстве параметров. Легко заметить, что поскольку типичное пересечение двухмерных поверхностей в трехмерном пространстве является трансверсальным, существование гомоклинических орбит к седло-узловой периодической орбите не увеличивает коразмерность бифуркации. Данную бифуркацию можно описать с помощью двумерного отображения Пуанкаре, определенного на секущей трансверсальной к периодическим орбитам. Точка, в которой периодическая орбита проходит через секущую, соответствует неподвижной точке отображения. При этом типы устойчивости неподвижной точки и соответствующей периодической орбиты совпадают. Седло-узловой периодической орбите соответствует неподвижная точка отображения с мультипликатором +1. Некоторые элементы бифуркационного множества представлены на рисунке 15: здесь седло-узел возникает на бифуркационной кривой SN . Из диаграммы видно, что на выделенном отрезке параметров седло-узловая неподвижная точка имеет гомоклинические траектории, по которым трансверсально пересекаются ее (сильно) устойчивое и неустойчивое многообразия. Такая гомоклиническая структура сохранится и после расщепления неподвижной точки на седловую и устойчивую. Последняя соответствует периодическим тоническим колебаниям в модели. Гомоклиники седловой точки соответствуют пачечной активности в модели. Такие пачки со сложной динамикой имеют место выше кривой SN в пространстве параметров внутри клина, который ограничен двумя кривыми, соответствующими первому и последнему касаниям между устойчивым и неустойчивым многообразием этой седловой неподвижной точки. Здесь сложная динамика ассоциируется с существованием подков Смейла, в результате пересечений многообразий седловой неподвижной точки. Однако даже если она исчезает в результате седло-узловой бифуркации, гиперболическое подмножество, тем не менее, сохраняется для значений параметров ниже указанного сектора на рисунке 15. Такая динамика является главной особенностью гомоклинической бифуркации седло-узла. Ее проявление в модели ХР проиллюстрировано на рисунке 17, показывающем хаотические и переходные пачки, заканчивающиеся восстановлением тонической активности в модели.

Существует другая, более очевидная и ключевая особенность данной бифуркации для модели ХР — бистабильность, когда тоническая периодическая активность существует с пачечной. Пример такой бистабильности показан на рисунке 16. В зависимости от начальных условий модель может генерировать как тонические колебания (если начальная точка выбрана в области притяжения устойчивой периодической орбиты) так и пачечные колебания. Седловая периодическая орбита (точнее, ее двумерное устойчивое многообразие) разделяет области притяжения обоих аттракторов. Сдвигая медленную нульклину, можно добиться, что, срываясь с гиперполяризованной складки, фазовая точка подходит ближе и ближе к седловому периодическому движению, и, следовательно, произвольно увеличить продолжительность активной фазы пачечной активности. Более того, период пачечной активности увеличивается логарифмически быстро, что типично для большинства бифуркаций с седлами. Это наблюдение, в принципе, может помочь отличить данную бифуркацию от катастрофы голубого неба в момент перехода между тоническими и пачечными активностями нейронных моделей.

Бистабильность исчезает, когда пачечная траектория становится гомоклинической к разделяющей седловой орбите, что имеет место на бифуркационной кривой B_1 рисунка 15. Левее, модель может демонстрировать бесконечно длинные хаотические пачки, прежде чем уйдет в тонические спайки, как на рисунке 19 для модели ХР. Это означает, что в отли-

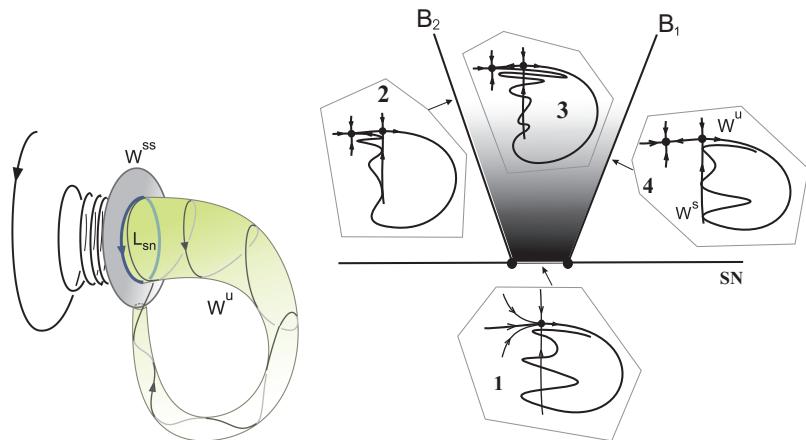


Рис. 15. (слева) Седло-узловая периодическая орбита с нецентральными гомоклиническими траекториями: неустойчивое многообразие W^u возвращается вдоль ее неведущего многообразия W^{ss} . Последнее отделяет узловую область, в которой периодическая орбита является устойчивой, от седловой. (справа) Элементы бифуркационной диаграммы для бифуркации Лукьянова–Шильникова. Здесь устойчивые и неустойчивые неподвижные точки соответствуют периодическим орбитам в потоке. Две бифуркационные кривые B_1 и B_2 соответствуют первому и последнему гомоклиническим касаниям между устойчивым и неустойчивым многообразиями седловой орбиты. Другими словами, справа от кривой B_1 система демонстрирует бистабильность пачечных и тонических колебаний, в то время как слева от B_2 тонический аттрактор является доминирующим. Между B_1 и B_2 динамика системы подобна сдвигу конечного типа, т. е. система генерирует хаотические пачки, которые, в конце концов, заканчиваются на периодическом тоническом аттракторе. Сложная динамика также сохраняется при исчезновении седло-узловой периодической орбиты ниже сегмента на бифуркационной кривой SN . Размер этого участка пропорционален ширине неустойчивого многообразия в момент возвращения на седло-узловую орбиту.

чие от катастрофы голубого неба, граница между тоническими и пачечными активностями является фрактальной. Здесь, модель демонстрирует непредсказуемо долгий переходный процесс, генерируя пачки произвольной длины с нестабильным числом спайков в каждой, прежде чем окончательно войдет в периодическую тоническую динамику. Этот переходный процесс, хаотичность которого возникает в следствие существования подков Смейла, имеет место для значений параметров между границами B_1 и B_2 на рисунке 15. Данный интервал в сингулярно возмущенных системах пропорционален диаметру трубы неустойчивого многообразия W^u , при его возвращении на седло-узловую периодическую орбиту. Поскольку гиперполяризованный вектор M_{eq} состоит из устойчивых состояний равновесия быстрой подсистемы модели ХР, то в силу теоремы Лиувилля о сжатии фазовых объемов, данный интервал исключительно мал. Тем не менее, такой переходный процесс может быть найден с помощью аккуратных компьютерных вычислений и терпения, чьему рисунок 17 есть подтверждение.

10. Благодарность

Мы благодарим Н. Коломийца и С. Гонченко за помощь при подготовке данной статьи. Эта работа была частично поддержана грантом РФФИ №08-01-00083 и грантом GSU Brains & Behaviors (USA).

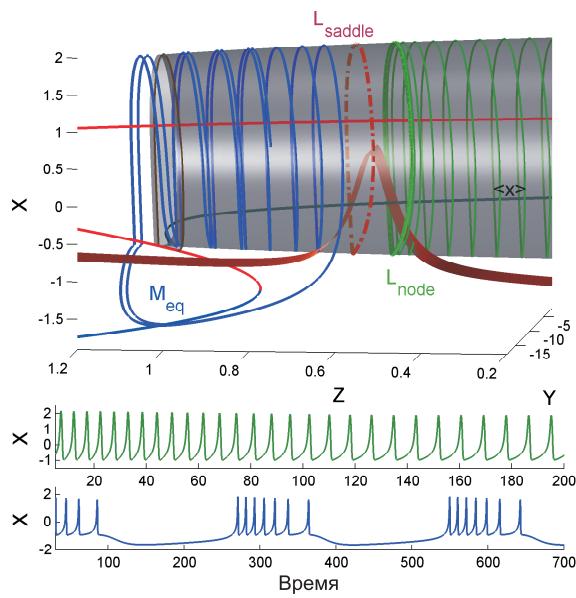


Рис. 16. Сосуществование тонических и пачечных колебаний в модели ХР. Этот тип поведения имеет место слева от бифуркационной кривой B_2 , показанной на рисунке 15.

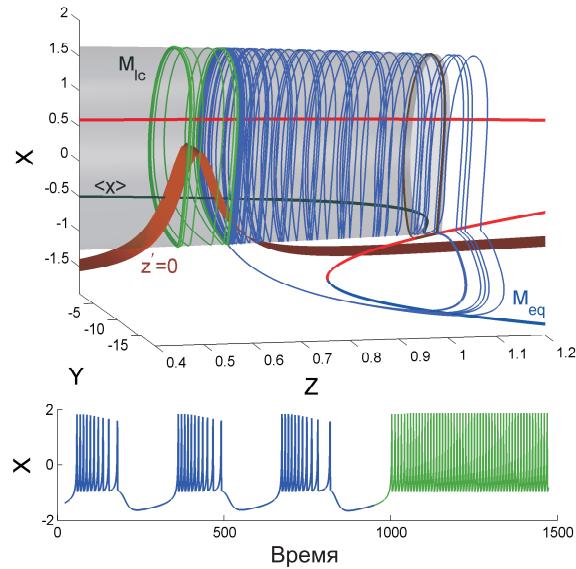


Рис. 17. Переходные пачечные колебания в модели ХР при $\alpha = 0.02$ и $z_0 = 0.5814335$. Такое поведение наблюдается при переходе через фрактальную границу за счет бифуркации Лукьянова–Шильникова в модели, где число генерируемых пачек не предсказуемо, и зависит от начальных условий модели.

Список литературы

- [1] Hindmarsh J. L., Rose R. M. A model of neuronal bursting using three coupled first-order differential equations // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci., 1984, vol. 221, pp. 87–102.
- [2] Holden A. V., Fan Y. S. From simple to simple bursting oscillatory behavior via intermittent chaos in the Rose–Hindmarsh model for neuronal activity // Chaos Solitons Fractals, 1992, vol. 2, pp. 221–236.
- [3] Wang X.-J. Genesis of bursting oscillations in the Hindmarsh–Rose model and homoclinicity to a chaotic saddle // Phys. D, 1993, vol. 62, pp. 263–274.
- [4] Huerta R., Rabinovich M., Abarbanel H., Bazhenov M. Spike-train bifurcation scaling in two coupled chaotic neurons // Phys. Rev. E, 1997, vol. 55, R2108–R2110.
- [5] Izhikevich E. M. Which model to use for cortical spiking neurons? // IEEE Transactions on Neural Networks, 2004, vol. 15, no. 5, pp. 1063–1070.
- [6] Rosenblum M. G., Pikovsky A. S. Controlling synchronization in an ensemble of globally coupled oscillators // Phys. Rev. Lett., 2004, vol. 92, 114102, 4 p.
- [7] Belykh I., de Lange E., Hasler M. Synchronization of bursting neurons: What matters in the network topology // Phys. Rev. Lett., 2005, vol. 94, 188101, 4 p.
- [8] Belykh V., Belykh I., Mosekilde E. The hyperbolic Plykin attractor can exist in neuron models // Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg., 2005, vol. 15, pp. 3567–3578.
- [9] Bursting: The genesis of rhythm in the nervous system / S. Coombes and P. Bressloff (Eds.). Singapore: World Scientific, 2005.
- [10] Hodgkin A. L., Huxley A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. J. Physiol., 1952, vol. 117, no. 4, pp. 500–544.
- [11] Kopell N. Toward a theory of modelling central pattern generators // Neural control of rhythmic movements in vertebrates / A. H. Cohen, S. Rossignol, S. Grillner (Eds.). New York: Wiley, 1988. P. 369–414.
- [12] Rinzel J. Bursting oscillations in an excitable membrane model // Ordinary and Partial Differential Equations (Dundee, 1984). (Lecture Notes in Math., vol. 1151.) Berlin: Springer, 1985. P. 304–316.
- [13] Rinzel J., Ermentrout B. Analysis of neural excitability and oscillations // Methods in Neuronal Modeling: From Synapses to Networks / C. Koch, I. Segev (Eds.). Cambridge, MA: MIT Press, 1989. P. 135–169.
- [14] Wang X.-J., Rinzel J. Oscillatory and bursting properties of neurons // The handbook of brain theory and neural networks / M. Arbib (Ed.). Cambridge, MA: MIT Press, 1995. P. 686–691.
- [15] Terman D. The transition from bursting to continuous spiking in excitable membrane model // J. Nonlinear Sci., 1992, vol. 2, pp. 133–182.
- [16] Bertram R. A computational study of the effects of Serotonin on a Molluscan Burster Neuron // Biol. Cybernet. 1993, vol. 69, pp. 257–267.
- [17] Bertram R., Butte M. J., Kiemel T., Sherman A. Topological and phenomenological classification of bursting oscillations // Bull. Math. Biol., 1995, vol. 57, no. 3, pp. 413–439.
- [18] Izhikevich E. Neural excitability, spiking and bursting // Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg., 2000, vol. 10, no. 6, pp. 1171–1266.
- [19] Canavier C. C., Baxter D. A., Clark L., Byrne J. Nonlinear dynamics in a model neuron provide a novel mechanism for transient synaptic inputs to produce long-term alterations of postsynaptic activity // J. Neurophysiol., 1993, vol. 69, pp. 2252–2257.



- [20] Butera R. J. Multirhythmic bursting // Chaos, 1998, vol. 8, pp. 274–284.
- [21] Cymbalyuk G., Gaudry Q., Masino M. A., Calabrese R. L. A model of a segmental oscillator in the leech heartbeat neuronal network // J. Neurosci., 2002, vol. 22, pp. 10580–10587.
- [22] Bazhenov M., Timofeev I., Steriade M., Sejnowski T. J. Spiking-bursting activity in the thalamic reticular nucleus initiates sequences of spindle oscillations in thalamic networks // J. Neurophysiol., 2000, vol. 84, pp. 1076–1087.
- [23] Shilnikov A., Calabrese R., Cymbalyuk G., Mechanism of bistability: Tonic spiking and bursting in a neuron model // Phys. Rev. E, 2005, vol. 71, 056214, 9 p.
- [24] Cymbalyuk G., Shilnikov A. L. Co-existent tonic spiking modes in a leech neuron model // J. Comput. Neurosci., 2005, vol. 18, no. 3, pp. 255–263.
- [25] Shilnikov A. L., Calabrese R., Cymbalyuk G. How a neuron model can demonstrate coexistence of tonic spiking and bursting? // Neurocomputing, 2005, vols. 65–66, pp. 869–875.
- [26] Fröhlich F., Bazhenov M. Coexistence of tonic firing and bursting in cortical neurons // Phys. Rev. E, 2006, vol. 74, 031922, 7 p.
- [27] Guckenheimer J., Gueron S., Harris-Warrick R. M. Mapping the dynamics of a bursting neuron. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci., 1993, vol. 341, pp. 345–359.
- [28] Kuznetsov Yu. A., Rinaldi S. Remarks on food chain dynamics // Math. Biosci., 1996, vol. 134, pp. 1–33.
- [29] Belykh V. N., Belykh I. V., Colding-Jørgensen M., Mosekilde E. Homoclinic bifurcations leading to bursting oscillations in cell models // Eur. Phys. J. E Soft Matter, 2000, vol. 3, pp. 205–219.
- [30] Feudel U., Neiman A., Pei X., Wojtenek W., Braun H., Huber M., Moss F. Homoclinic bifurcation in a Hodgkin–Huxley model of thermally sensitive neurons // Chaos, 2000, vol. 10, pp. 231–239.
- [31] Deng B., Hines G. Food chain chaos due to Shilnikov's orbit // Chaos, 2002, vol. 12, pp. 533–538.
- [32] Shilnikov A., Cymbalyuk G. Homoclinic bifurcations of periodic orbits en route from tonic spiking to bursting in neuron models // Regul. Chaotic Dyn., 2004, vol. 9, no. 3, pp. 281–297.
- [33] Shilnikov A., Cymbalyuk G. Transition between tonic-spiking and bursting in a neuron model via the blue-sky catastrophe // Phys. Rev. Lett., 2005, vol. 94, 048101, 4 p.
- [34] Channell P., Cymbalyuk G., Shilnikov A. L. Origin of bursting through homoclinic spike adding in a neuron model // Phys. Rev. Lett., 2007, vol. 98, 134101, 4 p.
- [35] Channell P., Cymbalyuk G., Shilnikov A. L. Applications of the Poincaré mapping technique to analysis of neuronal dynamics // Neurocomputing, 2007, vol. 70, pp. 10–12.
- [36] Chay T. R., Keizer J. Minimal model for membrane oscillations in the pancreatic beta-cell // Biophys. J., 1983, vol. 42, no. 2, pp. 181–190.
- [37] Chay T. R. Chaos in a three-variable model of an excitable cell // Phys. D, 1985, vol. 16, pp. 233–242.
- [38] Bertram R., Sherman A. Dynamical complexity and temporal plasticity in pancreatic beta-cells // J. Biosci., 2000, vol. 25, pp. 197–209.
- [39] Hill A., Lu J., Masino M., Olsen O., Calabrese R. L. A model of a segmental oscillator in the leech heartbeat neuronal network // J. Comput. Neurosci., 2001, vol. 10, pp. 281–302.
- [40] Gu H., Yang M., Li L., Liu Z., Ren W. Dynamics of autonomous stochastic resonance in neural period adding bifurcation scenarios // Phys. Lett. A, 2003, vol. 319, pp. 89–96.
- [41] Yang Z., Lu Q., Li L. The genesis of period-adding bursting without bursting-chaos in the Chay model // Chaos Solitons Fractals, 2006, vol. 27, pp. 689–697.



- [42] Best J., Borisyuk A., Rubin J., Terman D., Wechselberger M. The dynamic range of bursting in a model respiratory pacemaker network // SIAM J. Appl. Dyn. Syst., 2005, vol. 4, pp. 1107–1139.
- [43] Андронов А. А., Леонтович Е. А. Некоторые случаи зависимости предельных циклов от параметра // Ученые записки ГГУ, 1939, вып. 6, с. 3–24.
- [44] Андронов А. А., Леонтович Е. А., Гордон И. И., Майер А. Г. Теория бифуркаций динамических систем на плоскости. М.: Наука, 1967. 487 с.
- [45] Андронов А. А., Витт А. А., Хайкин С. Э. Теория колебаний. 2-е изд. М.: Физматгиз, 1959. 916 с.
- [46] Gradstein I. S. On behavior of solutions of systems of linear differential equations degenerating in the limit // Dokl. Akad. Nauk SSSR, 1946, vol. 53, pp. 391–394.
Градштейн И. С. О поведении решений системы линейных дифференциальных уравнений с постоянными коэффициентами, вырождающихся в пределе // Изв. АН СССР. Сер. матем., 1949, т. 13, № 3, 253–280.
- [47] Тихонов А. Н. О зависимости решений дифференциальных уравнений от малого параметра // Матем. сб., 1948, т. 22(64), № 2, с. 193–204.
- [48] Понtryagin L. S., Rodyshev L. V. Periodic solution of one system of ordinary differential equations with a small parameter // Dokl. AN СССР, 1960, т. 132, № 3, с. 537–540.
- [49] Fenichel N. Geometric singular perturbation theory for ordinary differential equations // J. Differential Equations, 1979, vol. 31, pp. 53–98.
- [50] Mischenko E. F., Rozov N. Kh. Differential equations with small parameters and relaxation oscillations. New York: Plenum Press, 1980. 230 p.
- [51] Mischenko E. F., Kolesov Yu. S., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh. Asymptotic methods in singularly perturbed systems. (Monogr. in Contemp. Math.) New York: Consultants Bureau, 1994. 281 p.
- [52] Арнольд В. И., Афраймович В. С., Ильяшенко Ю. С., Шильников Л. П. Теория бифуркаций // Динамические системы—5 / В. И. Арнольд. (Итоги науки и техн. Сер. Соврем. пробл. мат. Фундам. направления, т. 5) М.: ВИНИТИ, 1986, с. 5–218
- [53] Jones C. K. R. T., Kopell N. Tracking invariant manifolds with differential forms in singularly perturbed systems // J. Differential Equations, 1994, vol. 108, pp. 64–88.
- [54] Guckenheimer J. Towards a global theory of singularly perturbed dynamical systems // Nonlinear dynamical systems and chaos (Groningen, 1995). (Progr. Nonlinear Differential Equations Appl., vol. 19.) Basel: Birkhäuser, 1996. P. 213–225.
- [55] Doiron B., Laing C., Longtin A., Maler L. Ghostbursting: A novel neuronal burst mechanism // J. Comput. Neurosci., 2002, vol. 12, pp. 5–15.
- [56] Laing C. R., Doiron B., Longtin A., Noonan L., Turner R. W., Maler L. Type I burst excitability // J. Comput. Neurosci., 2003, vol. 14, pp. 329–335.
- [57] Rowat P. F., Elson R. C. State-dependent effects of Na channel noise on neuronal burst generation // J. Comput. Neurosci., 2004, vol. 16, pp. 87–112.
- [58] Шильников Л. П., Тураев Д. В. О катастрофах голубого неба // Доклады РАН, 1995, т. 342, с. 596–599.
- [59] Shilnikov L. P., Turaev D. V. On simple bifurcations leading to hyperbolic attractors // Comput. Math. Appl., 1997, vol. 34, pp. 441–457.
- [60] Abraham R. H. Catastrophes, intermittency, and noise // Chaos, fractals, and dynamics (Univ. Guelph, Ont., 1981/1983). (Lect. Notes Pure Appl. Math., vol. 98.) New York: Dekker, 1985. P. 3–22.

- [61] Shilnikov L., Turaev D. A new simple bifurcation of a periodic orbit of «blue sky catastrophe» type // Methods of qualitative theory of differential equations and related topics: Dedicated to the memory of E. A. Leontovich-Andronova. (Amer. Math. Soc. Transl. Ser. 2, vol. 200.) Providence, RI: AMS, 2000. P. 165–188.
- [62] Gavrilov N., Shilnikov A. Example of a blue sky catastrophe // Methods of qualitative theory of differential equations and related topics: Dedicated to the memory of E. A. Leontovich-Andronova. (Amer. Math. Soc. Transl. Ser. 2, vol. 200.) Providence, RI: AMS, 2000. P. 99–105.
- [63] Shilnikov A. L., Shilnikov L. P., Turaev D. V. On some mathematical topics in classical synchronization: A tutorial // Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg., 2004, vol. 14, no. 7, pp. 2143–2160.
- [64] Shilnikov L., Shilnikov A., Turaev D., Chua L. Methods of qualitative theory in nonlinear dynamics: P. 1. (World Sci. Ser. Nonlinear Sci. Ser. A Monogr. Treatises, vol. 4.) River Edge, NJ: World Scientific, 1998. 392 p.
- [65] Shilnikov L., Shilnikov A., Turaev D., Chua L. Methods of qualitative theory in nonlinear dynamics: P. 2. (World Sci. Ser. Nonlinear Sci. Ser. A Monogr. Treatises, vol. 5.) River Edge, NJ: World Scientific, 2001. P. 393–957.
- [66] Shilnikov A., Shilnikov L., Turaev D. Blue sky catastrophe in singularly perturbed systems // Mosc. Math. J., 2005, vol. 5, no. 1, pp. 205–218.
- [67] Ermentrout B., Kopell N. Multiple pulse interactions and averaging in systems of coupled neural oscillators // J. Math. Biol., 1991, vol. 29, pp. 195–217.
- [68] Guckenheimer J., Williams R. Asymptotic analysis of subcritical Hopf-homoclinic bifurcation // Phys. D, 2000, vol. 139, pp. 195–216.
- [69] Callot J.-L., Diener F., Diener M. Le problème de la «chasse au canard» // C. R. Acad. Sci. Paris Sér. I, 1978, vol. 286, pp. 1059–1061.
- [70] Benoit E., Callot J.-L., Diener F., Diener M. Chasse au canard // Collect. Math., 1981, vol. 32, pp. 37–119.
- [71] Krupa M., Szmolyan P. Extending geometric singular perturbation theory to nonhyperbolic points — fold and canard points in two dimensions // SIAM J. Math. Anal., 2001, vol. 33, pp. 286–314.
- [72] Dumortier F., Roussarie R. Canard cycles and center manifolds. (Mem. Amer. Math. Soc., vol. 121, no. 577.) AMS, 1996. 100 p.
- [73] Cymbalyuk G. S., Calabrese R. L. A model of slow plateau-like oscillations based upon the fast Na^+ current in a window mode // Neurocomputing, 2001, vol. 38–40, pp. 159–166.
- [74] Kuznetsov Yu. A. Elements of applied bifurcation theory. 2nd updated ed. (Appl. Math. Sci., vol. 112.) New York, NY: Springer, 1998. 616 p.
- [75] <ftp://ftp.cwi.nl/pub/CONTENT>.
- [76] Deng B. Food chain chaos with canard explosion // Chaos, 2004, vol. 14, no. 4, pp. 1083–1092.
- [77] Shilnikov A. L., Rulkov N. F. Origin of chaos in a two-dimensional map modeling spiking-bursting neural activity // Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg., 2003, vol. 13 no. 11, pp. 3325–3340.
- [78] Shilnikov A. L., Rulkov N. F. Subthreshold oscillations in a map-based neuron model // Phys. Lett. A, 2004, vol. 328, pp. 177–184.
- [79] Medvedev G. M. Transition to bursting via deterministic chaos // Phys. Rev. Lett., 2006, vol. 97, 048102, 4 p.
- [80] Шильников А. Л. Бифуркации и хаос в системе Мариока–Шимицу // Методы качественной теории дифференциальных уравнений: Межвуз. тематич. сб. науч. тр., Горький: ГГУ, 1986, с. 180–193.

- [81] Shilnikov A. L. On bifurcations of the Lorenz attractor in the Shimizu–Marioka system // Phys. D, 1993, vol. 62, pp. 338–346.
- [82] Deng B. Homoclinic twisting bifurcation and cusp horseshoe maps // J. Dynam. Differential Equations, 1993, vol. 5, pp. 417–467.
- [83] Robinson C. Homoclinic bifurcation to a transitive attractor of Lorenz type // Nonlinearity, 1989, vol. 2, no. 4, pp. 495–518.
- [84] Rychlik M. Lorenz attractor through Shilnikov type bifurcation: 1 // Ergodic Theory Dynam. Systems, 1990, vol. 10, no. 4, pp. 793–821.
- [85] Shilnikov A. L., Shilnikov L. P., Turaev D. V. Normal forms and Lorenz attractors // Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg., 1993, vol. 3, no. 5, pp. 1123–1139.
- [86] Леонович Е. А. О рождении предельных циклов от сепаратрисы // Докл. АН СССР, 1951, т. 78, вып. 4, с. 641–644.
- [87] Шильников Л. П. Об одном случае существования счетного множества периодических движений // Докл. АН СССР, 1965, т. 160, вып. 3, с. 558–561.
- [88] Ноздрачева В.П. Бифуркации негрубой петли сепаратрисы // Дифференц. ур-ния., 1982, т. 18, № 9, с. 1551–1558.
- [89] Chow S.-B., Deng B., Fiedler B. Homoclinic bifurcations of resonant eigenvalues // J. Dynam. Differential Equations, 1990, vol. 2, no. 2, pp. 177–244.
- [90] Shilnikov A. L., Turaev D. V. Singular orbit-flip bifurcation in slow-fast systems (готовится к печати).
- [91] Лукьянов В. И., Шильников Л. П. О некоторых бифуркациях динамических систем с гомоклиническими структурами // Докл. АН СССР, 1978, т. 243, № 1, с. 26–29.
- [92] Гаврилов Н. К., Шильников Л. П. О трехмерных динамических системах, близких к системам с негрубой гомоклинической кривой: 2 // Матем. сб., 1973, т. 90(132), вып. 1, с. 139–156.
- [93] Belykh I., Shilnikov A. When weak inhibition synchronizes strongly desynchronizing networks of bursting neurons // Phys. Rev. Lett., 2008, vol. 101, 078102, 4 p.
- [94] Shilnikov A. L., Gordon R., Belykh I. V. Polyrhythmic synchronization in bursting network motifs // Chaos, 2008, vol. 18, 037120, 13 p.