



## РЕГУЛЯРНЫЕ И ХАОТИЧЕСКИЕ КОЛЕБАНИЯ В СИСТЕМЕ ДВУХ ВЗАИМОСВЯЗАННЫХ, ДИНАМИЧЕСКИ РАЗЛИЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ФИТЦХЬЮ - НАГУМО

*В.И. Некоркин, Д.В. Артюхин*

Предложена модель, описывающая динамику нейрона нижних олив, демонстрирующего периодическую релаксационную активность ниже порога возбуждения. Модель представляет собой систему двух взаимосвязанных различных элементов ФитцХью - Нагумо. При отсутствии связи один из элементов находится в возбужденном режиме, а второй - в автоколебательном. Показано, что динамика модели - четырехмерной автономной системы - может быть описана одномерным разрывным точечным отображением Пуанкаре. Проведено исследование этого отображения и установлено, что динамика системы является как регулярной, так и хаотической. Обнаружено, что основные динамические режимы модели находятся в достаточно хорошем качественном соответствии с экспериментальными данными поведения «живых» нейронов нижних олив.

### Введение

Исследование принципов контроля и координации движений, осуществляемых нервной системой человека и животных, является одной из актуальных задач нейрофизиологии. В соответствии с современными представлениями [1-3] в этом процессе управления значительную роль играет так называемая оливо-церебелларная (*olivocerebellar*) система, состоящая из нейронов нижних олив (*inferior olive*) и мозжечка (*cerebellum*). Нейроны нижних олив - это группы нейронов, расположенные в стволе головного мозга. Оливо-церебелларная система характеризуется ритмической активностью на частоте примерно 10 Гц - универсальным ритмом, на основе которого происходит любое мышечное сокращение. Эта ритмическая активность приводит к сложной временной спайковой активности в мозжечке [4]. В работах [1,5,6] установлено, что ритмическая активность происходит на фоне так называемых подпороговых (ниже порога возбуждения) самопроизвольных колебаний мембранного потенциала нейронов нижних олив. Подпороговые колебания нейрона нижних олив вызывают ритмическое изменение вероятности возникновения потенциала действия (*action potential*), то есть возбуждения нейрона.

Таким образом, важнейшим элементом оливо-церебелларной системы являются нейроны нижних олив, поведение которых в значительной степени

определяет процесс координации движений, осуществляемых нервной системой. Поэтому построение математических моделей, описывающих динамику нейронов нижних олив, представляется важнейшей задачей нейродинамики в области управления движениями. В литературе описаны два пути решения этой задачи.

Один из них (см., например, [7]) предполагает детальное исследование физико-химических процессов, происходящих в мембране нейрона и развивает подход, восходящий к известным исследованиям Ходжкина - Хаксли. В основу другого направления положен «феноменологический» подход. В этом подходе к модели предъявляют требования правильного качественного описания наблюдаемых в реальных нейрофизиологических экспериментах явлений. Например, в [8,9] рассмотрена четырехмерная система, которая достаточно хорошо описывает результаты экспериментов Ллинаса с реальными нейронами нижних олив, демонстрирующих квазигармонические подпороговые колебания. Эта динамическая система представляет собой нелинейно связанные системы ФитцХью - Нагумо (ФХН) и Ван дер Поля.

Оба эти направления имеют свои как положительные, так и отрицательные стороны. Например, модель из [7] является достаточно сложной и плохо подходит для моделирования ансамблей нейронов, хотя дает достаточно полное представление о процессах в мембране. И наоборот, модель из [8,9] представляется перспективной с точки зрения использования ее при исследовании ансамблей нейронов нижних олив или в качестве элемента полной оливо-церебеллярной системы. В то же время, эта модель не раскрывает полностью физико-химических процессов, происходящих в мембране нейрона.

В данной статье развивается «феноменологический» подход и предлагается модель нейрона нижних олив, которая достаточно хорошо описывает нейрофизиологические эксперименты Бенардо и Фостера [6]. В этих экспериментах было обнаружено, что в некоторых случаях (нейроны нижних олив морских свинок) подпороговая ритмическая активность имеет релаксационный характер (рис. 1). Как и в [8, 9], модель имеет «блочную» структуру, но в отличие от модели из [8, 9], блоки связаны линейно. Каждый из блоков представляет собой систему ФХН. При отсутствии связи между блоками одна из систем ФХН находится в возбужденном состоянии (при превышении некоторого порога в системе наблюдается переходный процесс в виде импульса возбуждения), а другая - в режиме периодических релаксационных колебаний.

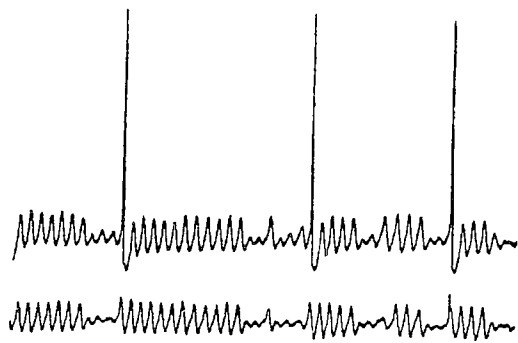


Рис. 1. Спайковая активность и подпороговые колебания нейронов нижних олив морских свинок, полученные в нейрофизиологических экспериментах Бенардо и Фостера [6]

Статья организована следующим образом. В разделе 1 вводится исследуемая модель, а в разделе 2 изучаются основные свойства разбиения фазового пространства модели на траектории. В разделе 3 проводится построение точечного отображения. В разделе 4 исследуются аттракторы модели, изучаются характеристики и строится бифуркационная диаграмма. В заключении дается краткое обсуждение полученных результатов.

## 1. Модель

Как и в [8, 9], построим модель в виде двух «блоков», но в отличие от этих работ свяжем их линейно. Каждый из блоков представляет собой систему ФХН. В результате получим следующую модель:

$$\begin{cases} \mu \dot{x}_1 = f(x_1) - y_1 + d(x_2 - x_1), \\ \dot{y}_1 = x_1, \\ \mu \dot{x}_2 = f(x_2) - y_2 + d(x_1 - x_2), \\ \dot{y}_2 = x_2 - a, \end{cases} \quad (1)$$

где  $\mu$  - малый параметр ( $0 < \mu \ll 1$ );  $a$  - параметр, контролирующий выбор динамических режимов в блоках ( $a > 0$ );  $d$  - параметр, характеризующий величину связи между блоками ( $d > 0$ );  $f(x)$  - функция кубической формы. Будем рассматривать систему (1) с кусочно-линейной функцией следующего вида:

$$f(x) = \begin{cases} -x, & \text{если } x \leq m_1, \\ A(x - a), & \text{если } m_1 \leq x \leq m_2, \\ -x + 1, & \text{если } x \geq m_2, \end{cases} \quad (2)$$

где

$$0 < m_1 < a < m_2 < 1, \quad A \equiv m_1 / (a - m_1) < 1, \quad m_2 = 1 - m_1(1 - a)/a. \quad (3)$$

Такой выбор функции  $f(x)$  позволяет правильно передать основные свойства кубической нелинейности, общепринятой [10, 11] для системы ФХН, и обойти «технические» трудности при исследовании системы (1), не имеющие принципиального значения.

При выполнении условий (3) и отсутствии связи между блоками ( $d=0$ ) первая (переменные  $x_1, y_1$ ) из систем-блоков находится в возбужденном режиме, а вторая (переменные  $x_2, y_2$ ) - в режиме периодических релаксационных колебаний. На рис. 2, а представлено типичное поведение системы ФХН в возбужденном режиме

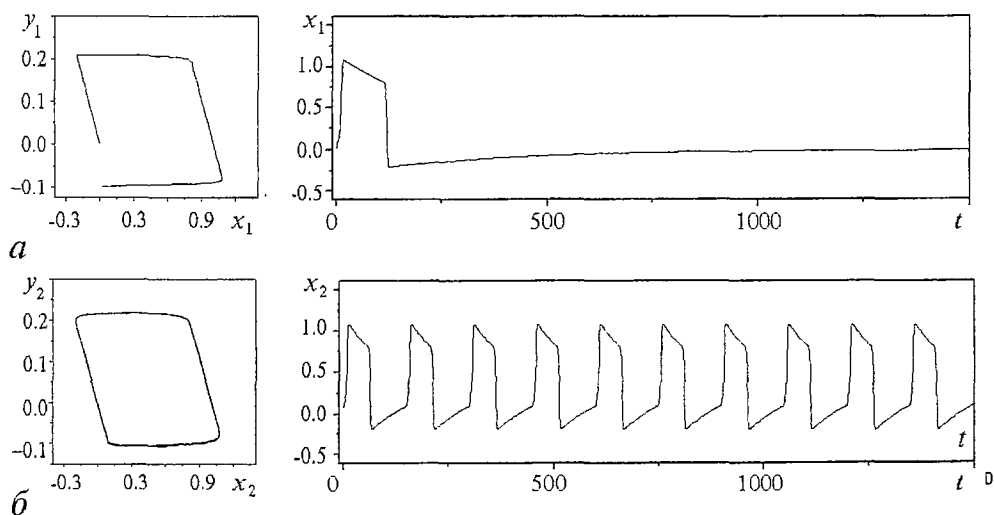


Рис. 2. Типичное поведение системы ФХН. а - в возбужденном режиме; б - в режиме периодических релаксационных колебаний

- при превышении некоторого порога в системе наблюдается переходный процесс в виде импульса возбуждения. Режим периодических релаксационных колебаний иллюстрирует рис. 2, б. При наличии связи ( $d \neq 0$ ) считаем, что переменная  $x_1$  описывает изменение мембранного потенциала нейрона нижних олив,  $y_1$  ассоциируется с его рефракторными свойствами, а переменные  $x_2, y_2$  «отвечают» за ритмическую активность нейрона.

## 2. Фазовое пространство и аттракторы системы (1)

Система (1), (2) имеет два малых параметра при производных, поэтому для ее фазового пространства характерно наличие [12-14] так называемых быстрых и медленных движений, имеющих разные временные масштабы. Медленные движения происходят на многообразии медленных движений и в его малой окрестности. Это многообразие может быть как устойчивым, так и неустойчивым по отношению к остальной части траекторий, то есть по отношению к быстрым движениям. Если во всем фазовом пространстве траектории быстрых движений при  $t \rightarrow \infty$  асимптотически приближаются (приближение происходит за очень короткое время и носит характер «скачка» по быстрым переменным) к многообразию медленных движений, то множество неблуждающих траекторий системы целиком принадлежит этому многообразию. В этом случае влияние малых параметров на динамику системы является несущественным. Если же многообразие медленных движений состоит как из устойчивых, так и из неустойчивых компонент, то возможно существование неблуждающих траекторий, имеющих медленные (движения в окрестности многообразия медленных движений) и быстрые (движения «вдоль» быстрых траекторий) участки. Это так называемые релаксационные (разрывные) колебания и при их исследовании необходимо учитывать малые параметры. В этой работе основное внимание уделим исследованию релаксационных колебаний системы (1), (2), являющихся образами колебаний реальных нижних олив нейронов [6].

Для удобства исследования системы (1), (2) введем новые переменные

$$v_1 = 1/2 (y_1 + y_2), \quad v_2 = 1/2 (y_2 - y_1). \quad (4)$$

Тогда система (1) запишется в следующем эквивалентном виде:

$$\begin{cases} \mu \dot{x}_1 = f(x_1) - v_1 + v_2 + d(x_2 - x_1), \\ \dot{v}_1 = 1/2 (x_1 + x_2 - a), \\ \mu \dot{x}_2 = f(x_2) - v_1 - v_2 + d(x_1 - x_2), \\ \dot{v}_2 = 1/2 (x_2 - x_1 - a). \end{cases} \quad (5)$$

Система (5), (2) (далее просто система (5)) имеет две быстрые переменные  $x_1, x_2$ , две медленные переменные  $v_1, v_2$  и единственное состояние равновесия  $O(x_1=0; x_2=a; v_1=0; v_2=-ad)$ . Можно показать, что при  $d > A/(1-A)$  состояние  $O$  - является устойчивым фокусом, а при  $d < A/(1-A)$  - либо седлом, либо седло-фокусом. Устойчивое и неустойчивое многообразия седла и седло-фокуса имеют размерность два. При  $d=A/(1-A)$  происходит бифуркация Андронова - Хопфа: «мягко» рождается устойчивый предельный цикл при уменьшении параметра  $d$ . Заметим, что в силу кусочно-линейности системы (5) переменные на этом цикле ведут себя скачкообразно в момент рождения (так называемое рождение от

«склейки»). Следуя теории релаксационных колебаний, проведем разбиение фазового пространства  $R^4$  на траектории в рамках кусочно-разрывного приближения ( $\mu \rightarrow 0$ ). В этом приближении многообразие медленных движений и движения на нем не учитывают малых параметров, а движения по быстрым траекториям происходят с бесконечно большой скоростью. С одной стороны, такой приближенный подход позволяет выяснить основные динамические свойства исходной системы (5), а с другой - служит основой для численного исследования этой системы.

**2.1. Быстрые движения системы.** Из (5) следует, что система быстрых движений имеет вид

$$\begin{cases} \mu \dot{x}_1 = f(x_1) - v_1 - v_2 + d(x_2 - x_1), \\ \mu \dot{x}_2 = f(x_2) - v_1 + v_2 + d(x_1 - x_2), \\ v_1 = v_1^0, \quad v_2 = v_2^0, \end{cases} \quad (6)$$

где  $v_i^0 = \text{const}$  ( $i=1,2$ ). Система (6) - кусочно-линейная система на фазовой плоскости. Прямые  $x_i = m_1, m_2$  ( $i=1,2$ ) делят фазовую плоскость  $(x_1, x_2)$  на девять областей, в каждой из которых определена линейная система. Перепишем систему (6) в следующем виде:

$$\begin{cases} \mu \dot{x}_1 = -\partial U / \partial x_1, \\ \mu \dot{x}_2 = -\partial U / \partial x_2, \end{cases} \quad (7)$$

где

$$U = d(x_2 - x_1)^2/2 - \int_0^{x_1} [f(\xi) - v_1^0 - v_2^0] d\xi - \int_0^{x_2} [f(\xi) - v_1^0 + v_2^0] d\xi.$$

Представление (7) означает, что система (6) является градиентной. Следовательно, разбиение фазовой плоскости  $(x_1, x_2)$  на траектории определяет лишь состояния равновесия. Число этих состояний равновесия зависит от  $v_i^0$  ( $i=1,2$ ), которые в системе (7) играют роль параметров. Очевидно, что максимальное число состояний равновесия системы (7) - девять. Бифуркации состояний равновесия происходят при значениях  $v_i^0$ , соответствующих «попаданию» на прямые  $x_i = m_1, m_2$  ( $i=1,2$ ). Мы не будем детально описывать бифуркационное множество системы (7), поскольку это не требуется для проводимого ниже исследования. Отметим лишь, что типичной (континуальной) бифуркацией системы (7) является седло-узловая, которая и определяет переходы между различными устойчивыми компонентами многообразий медленных движений (см. ниже, раздел 3). Пусть сначала параметр связи  $d$  удовлетворяет условию  $d < A/2$ . Для этого случая результаты исследования состояний равновесия системы (7) представлены в Приложении (табл. 1, где  $c \equiv A(1+d) - d$ ,  $\alpha \equiv 1/(1+2d)$ ,  $r \equiv (A-2d)/A$ ).

**2.2. Медленные движения системы.** При  $d < A/2$  система (6) имеет четыре устойчивых состояния равновесия -  $O_1, O_3, O_7, O_9$ . Следовательно [12-14], в фазовом пространстве  $R^4$  системы (5) существует четыре устойчивых компонента многообразия медленных движений. Ниже будем изучать аттракторы системы (5), формируемые движениями между компонентами, соответствующими состояниям равновесия  $O_1, O_3$  и  $O_7$ . Обозначим эти компоненты через  $W_1^s, W_2^s$  и  $W_3^s$ , соответственно. Принимая во внимание результаты исследования, представленные в табл. 1, получаем

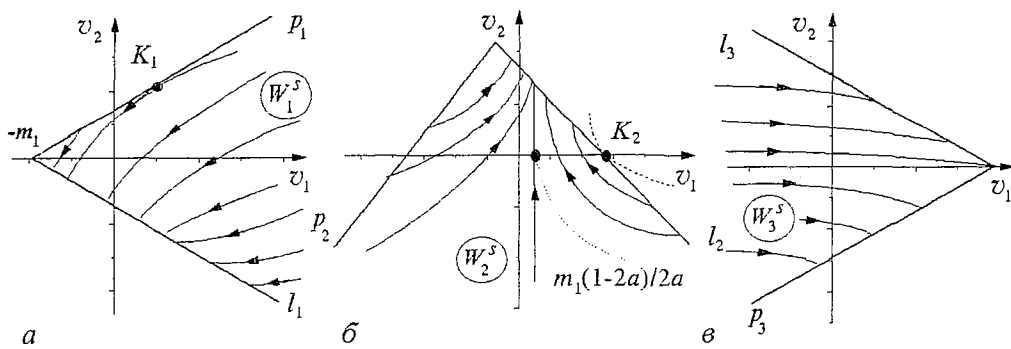


Рис. 3. Качественное представление многообразий  $W_1^s, W_2^s, W_3^s$  и траекторий на них

$$W_1^s = \{x_1 = -v_1 + \alpha v_2, \quad x_2 = -v_1 - \alpha v_2, \quad x_1 \leq m_1, \quad x_2 \leq m_1\};$$

$$W_2^s = \{x_1 = -v_1 + \alpha v_2 + d\alpha, \quad x_2 = -v_1 - \alpha v_2 + \alpha(1+d), \quad x_1 \leq m_1, \quad x_2 \geq m_2\};$$

$$W_3^s = \{x_1 = -v_1 + \alpha v_2 + 1, \quad x_2 = -v_1 - \alpha v_2 + 1, \quad x_1 \geq m_2, \quad x_2 \geq m_2\}.$$

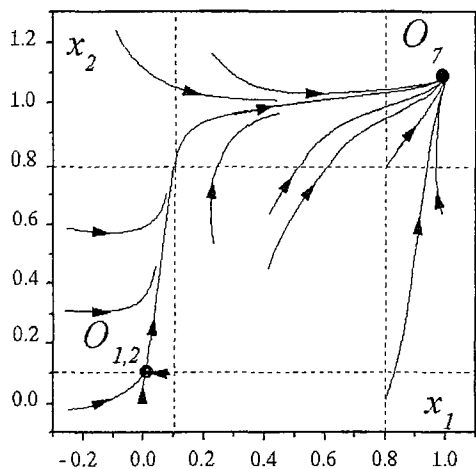
Свойства траекторий этих многообразий представлены в табл. 2 Приложения и на рис. 3. Движения на  $W_i^s$  ( $i=1,2,3$ ) определяются двумерными линейными системами, которые не имеют состояний равновесия и, следовательно, любая траектория покидает эти многообразия. Граница каждого многообразия  $W_i^s$  состоит из двух компонент - прямых  $l_i$  и  $p_i$ . На многообразиях  $W_1^s$  и  $W_2^s$  в точках  $K_1$  и  $K_2$  траектории касаются соответствующих границ и разделяют потоки траекторий, входящих и выходящих на эти многообразия. На многообразии  $W_3^s$  точка касания отсутствует, и на всей границе векторное поле ориентировано во внешнюю область.

### 3. Отображение Пуанкаре

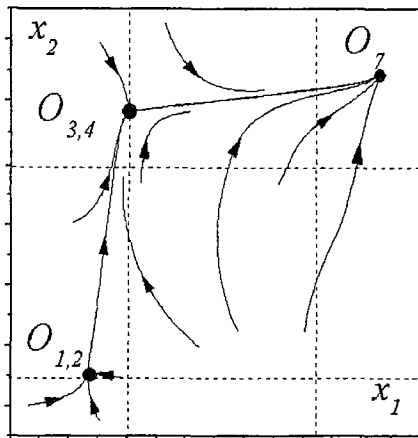
В этом разделе построим и исследуем точечные отображения, порождаемые траекториями системы (5). Для каждого из отображений сначала получим его параметрическое представление в рамках кусочно-разрывного приближения ( $\mu \rightarrow 0$ ), а затем, опираясь на этот результат, построим отображение численно для случая  $0 < \mu < 1$ . Будем изучать аттракторы системы (5), в формировании которых принимают участие траектории из окрестности многообразия  $W_1^s$ . Поскольку любая траектория, принадлежащая  $W_1^s$ , покидает это многообразие, то траектории исследуемых аттракторов при  $\mu \rightarrow 0$  обязательно пересекают границу  $W_1^s$  в той части, на которой векторное поле (5) ориентировано во внешнюю область (см. рис.3). Рассмотрим, как одна из границ многообразия  $W_1^s$  - полупрямая  $l_1$  - отображается траекториями системы (5). В соответствии с теорией релаксационных колебаний движение любой траектории, «стартующей» с  $l_1$ , определяется системой быстрых движений (6), в которой параметры  $v_1^0$  и  $v_2^0$  связаны между собой через уравнение этой полупрямой, то есть

$$v_2^0 = -(v_1^0 + m_1)/\alpha, \quad v_1^0 \geq -m_1. \quad (8)$$

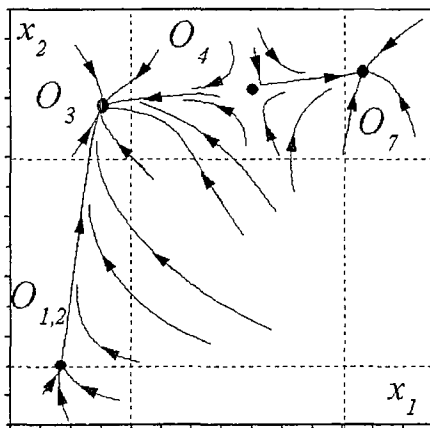
Подставляя (8) в систему (6), получим систему быстрых движений, в которой  $v_1^0$  будем рассматривать в качестве управляющего параметра. Принимая во внимание (8), из табл. 1 получаем, что система (6),(8) имеет состояние равновесия  $O_{1,2}$  ( $x_1 = -2v_1^0 - m_1, x_2 = m_1$ ). Это состояние равновесия является седло-узлом с устойчивой узловой областью и неустойчивой сепаратрисой. Поведение сепаратрисы и



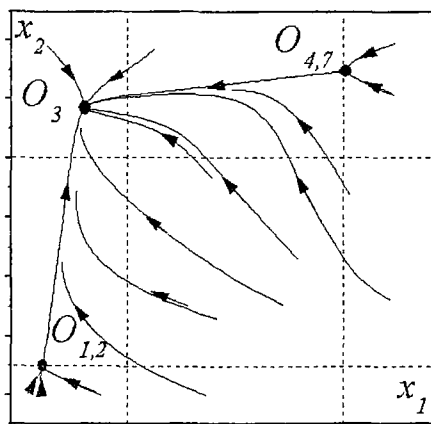
а



б



в



г

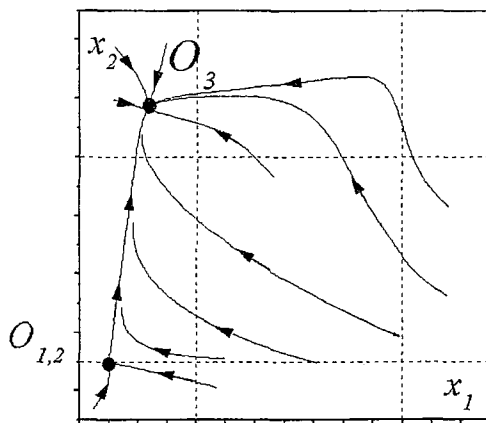
существование других состояний равновесия зависит следующим образом от параметра  $v_1^0$ .

- При  $-m_1 \leq v_1^0 < n$ , где  $n = -m_1 + \alpha d/2$ , кроме  $O_{1,2}$  на фазовой плоскости  $(x_1, x_2)$  существует еще одно состояние равновесия  $O_7$ , которое является устойчивым узлом. Фазовый портрет системы (6), (8) в этом случае представлен на рис. 4, а.

- Значение  $v_1^0 = n$  является бифуркационным и соответствует появлению на фазовой плоскости седло-узла  $O_{3,4}$  (рис. 4, б).

- При  $n < v_1^0 < m_1(1-2a)/(2a)$ , кроме  $O_{1,2}$  и  $O_7$  на фазовой плоскости существует также устойчивый узел  $O_3$  и седло  $O_4$ . В этом случае сепаратриса седло-узла  $O_{1,2}$  стремится в состояние равновесия  $O_3$  (рис. 4, в).

- При  $v_1^0 = m_1(1-2a)/(2a)$  седло  $O_4$



д

Рис. 4. Фазовые портреты системы (6), (8) для различных значений управляющего параметра  $v_1^0$ . Пунктирными линиями изображены прямые  $x_i = m_i, m_2, (i=1,2)$

и узел  $O_7$  сливаются, и на фазовой плоскости  $(x_1, x_2)$  образуется седло-узел  $O_{4,7}$ , сепаратриса которого стремится в устойчивый узел  $O_3$  (рис. 4, з).

• При  $v_1^0 > m_1(1-2a)/(2a)$  на фазовой плоскости  $(x_1, x_2)$  существует только два состояния равновесия - седло-узел  $O_{1,2}$  и устойчивый узел  $O_3$ , к которому стремится сепаратриса состояния равновесия  $O_{1,2}$  (рис. 4, д).

Таким образом, сепаратриса седло-узла  $O_{1,2}$  стремится либо в состояние равновесия  $O_7$ , если  $v_1^0$  удовлетворяет условиям

$$-m_1 \leq v_1^0 \leq n, \quad (9)$$

либо в состояние равновесия  $O_3$ , если  $v_1^0$  удовлетворяет неравенству

$$v_1^0 > n. \quad (10)$$

Это означает, что полупрямая  $l_1$  состоит из двух частей -  $l_1^-$  и  $l_1^+$ , по-разному отображаемых системой (5), где

$$l_1^- = \begin{cases} x_1 = -2s_1 - m_1, & x_2 = m_1, \\ v_1 = s_1, & v_2 \alpha = -s_1 - m_1, \end{cases} \quad -m_1 \leq s_1 \leq n,$$

$$l_1^+ = \begin{cases} x_1 = -2s_1 - m_1, & x_2 = m_1, \\ v_1 = s_1, & v_2 \alpha = -s_1 - m_1, \end{cases} \quad s_1 > n.$$

Траектории системы (5), стартующие с  $l_1^+$ , в  $R^4$  асимптотически стремятся к многообразию  $W_2^s$ , соответствующему состоянию равновесия  $O_3$ , а с  $l_1^-$  - к многообразию  $W_3^s$ , соответствующему  $O_7$ .

Покажем, что траектории системы (5) при  $\mu \rightarrow 0$  порождают точечное отображение полупрямой  $l_1^+$  в  $l_1$ .

**3.1. Отображение  $S_1$ .** Как установлено выше, быстрые траектории системы (5) переводят  $l_1^+$  в окрестность многообразия  $W_2^s$ , и далее его преобразование производится траекториями из этой окрестности. Как известно [12-14], при  $\mu \rightarrow 0$  поведение траекторий в окрестности устойчивого многообразия  $W_2^s$  можно достаточно точно описать системой, определенной на самом многообразии. Поскольку «вдоль» быстрых траекторий переменные  $v_1$  и  $v_2$  не меняются (при  $\mu \rightarrow 0$ ), то движения на  $W_2^s$  будут начинаться (рис. 5, а) с полупрямой

$$v_2 \alpha = -v_1 - m_1, \quad v_1 > -m_1 + \alpha d/2. \quad (11)$$

Траектории многообразия  $W_2^s$  переводят полупрямую (11) в отрезок  $l_2^+ \subset l_2$  (см. рис. 5, а и табл. 2 Приложения). Следовательно, траектории системы (5) при  $\mu \rightarrow 0$  порождают одномерное точечное отображение точек полупрямой  $l_1^+$  в  $l_2^+$

$$L_{1,2}: s_1 \rightarrow s_2.$$

Интегрируя линейную систему на  $W_2^s$ , обычным образом получаем параметрическое представление отображения  $L_{1,2}$

$$\begin{cases} s_1(\theta) \equiv [2(1-a)(a-m_1) - a(1-a)e^{-\theta} - 2a(m_1 + B\alpha)e^{-\alpha\theta}] / [2a(e^{-\alpha\theta} - e^{-\theta})], \\ s_2(\theta) \equiv [(1-a)(a-m_1)e^{-\theta} - a(m_1 + \alpha B + (1-a)/2)e^{-(1+\alpha)\theta}] / [a(e^{-\alpha\theta} - e^{-\theta})] + (1-a)/2. \end{cases} \quad (12)$$

В (12)  $B \equiv 1/2 - a/(2\alpha)$ ,  $\theta_1 \leq \theta \leq +\infty$ , где  $\theta_1$  - корень уравнения



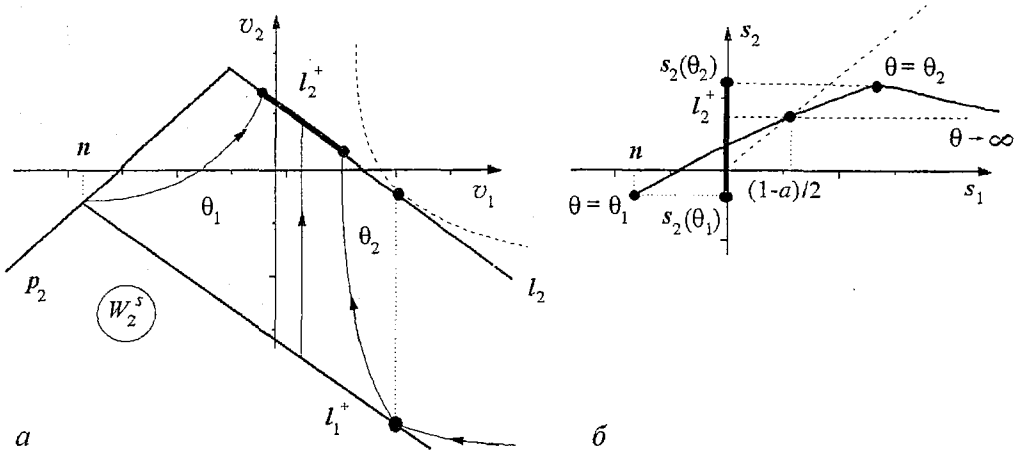


Рис. 5. Качественное представление отображения  $L_{1,2}$ :  $a$  - поведение траекторий на  $W_2^s$ ;  $b$  - функция соответствия

$$[1 + d - a/\alpha] e^{-\alpha\theta} + [1 + d - (a - 2m_1)/\alpha] e^{-\theta} = 2(1 - a)(a - m_1)/(\alpha a).$$

Отрезок  $l_2^+ = L_{1,2}(l_1^+)$  задается следующим образом:

$$l_2^+ = \begin{cases} x_1 = -2s_2 - m_2 + 1, & x_2 = m_2, \\ v_1 = s_2, & v_2 \alpha = -s_2 - m_2 + \alpha(1 + d), \end{cases} \quad s_2(\theta_1) \leq s_2 \leq s_2(\theta_2),$$

где  $\theta_2$  - корень уравнения

$$a[m_1 - a + \alpha(1 + d)](e^{-\alpha\theta} - \alpha e^{-\theta}) = (1 - a)(a - m_1)(1 - \alpha).$$

Качественный вид функции соответствия отображения  $L_{1,2}$  представлен на рис. 5, б.

Рассмотрим теперь отображение отрезка  $l_2^+$ . Сначала преобразование  $l_2^+$  осуществляется системой быстрых движений (5), в которой параметры  $v_1^0$  и  $v_2^0$  удовлетворяют условию

$$\alpha v_2^0 = -v_1^0 - m_2 + \alpha(1 + d), \quad v_1^0 \geq m_1(1 - 2a)/(2a). \quad (13)$$

Анализируя состояния равновесия системы (6), (13) при использовании результатов, приведенных в табл. 1, устанавливаем следующее. При всех значениях управляющего параметра  $v_1^0$  система (6), (13) имеет седло-узел  $O_{2,3}(x_1 = -2v_1^0 - m_2 + 1, x_2 = m_2)$  с устойчивой узловой областью и неустойчивой сепаратрисой. Разбиение фазовой плоскости  $(x_1, x_2)$  на траектории системы (6), (13) представлено на рис. 6 для различных значений управляющего параметра  $v_1^0$  (см. Приложение, табл. 3). Перестройка фазовых портретов на рис. 6 происходит через седло-узловые бифуркации, отвечающие состояниям равновесия  $O_{6,9}$ ,  $O_{5,8}$ ,  $O_{7,4}$ , соответственно, при

$$\begin{aligned} v_1^0 &= m_1(1 - a)/a - \alpha d, \\ v_1^0 &= m_1(1 - a)/a - m_1 d / \{2[m_1 - d(a - 2m_1)]\}, \\ v_1^0 &= m_1(1 - a)/a - \alpha d/2. \end{aligned} \quad (14)$$

Из проведенного исследования системы (6), (13) следует, что при всех значениях управляющего параметра  $v_1^0$  сепаратриса седло-узла  $O_{2,3}$  стремится в устойчивый узел  $O_1$ . Следовательно, все траектории, «стартующие» с  $l_2^+$ , асимптотически приближаются к многообразию  $W_1^s$ , соответствующему состоянию равновесия  $O_1$ .

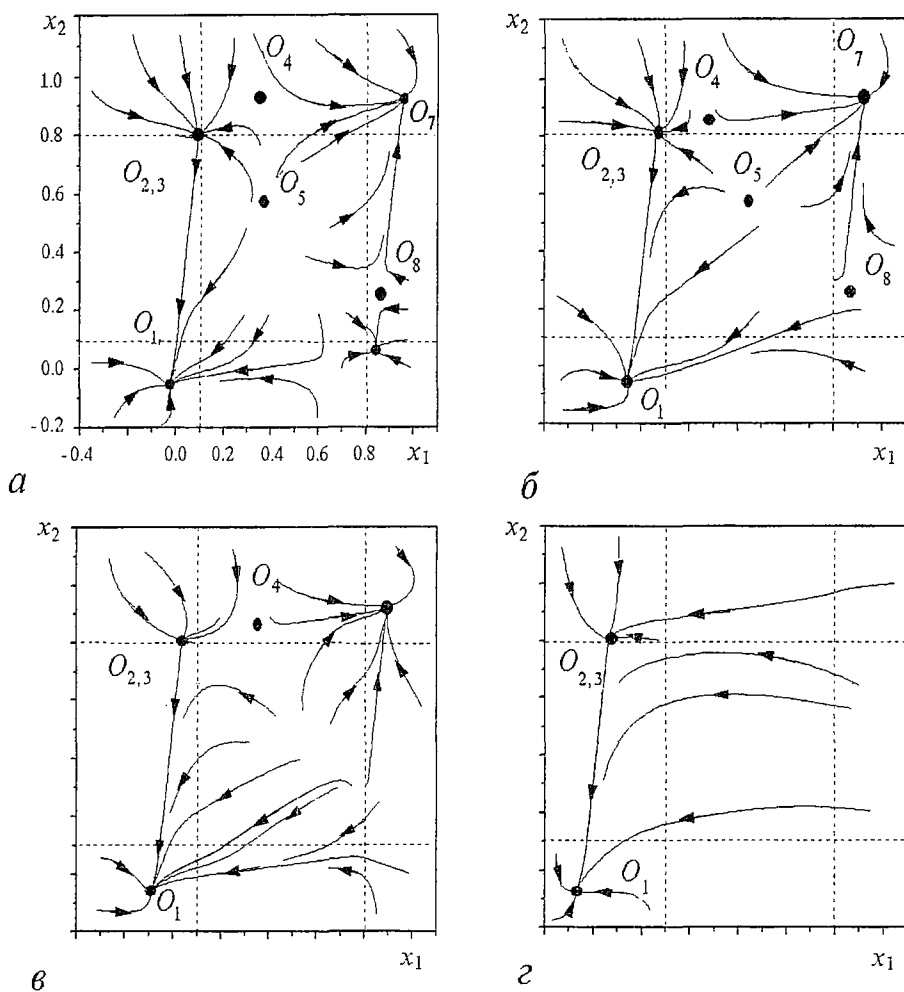


Рис. 6. Фазовые портреты системы (6), (13) для различных значений управляющего параметра  $v_1^0$ . Пунктирными линиями изображены прямые  $x_i = m_1, m_2, (i=1,2)$

Как и выше, движения в окрестности  $W_1^s$  будем аппроксимировать движениями системы медленных движений на этом многообразии. Причем на  $W_1^s$  траектории начинают движение с отрезка  $l_2^+$ , принадлежащего прямой, задаваемой соотношениями (13), в котором константы  $v_i^0$  формально заменены на переменные  $v_i$ . Поведение этих траекторий на  $W_1^s$  существенно зависит от взаимного расположения  $l_2^+$  и траектории, проходящей через точку касания  $K_1$  (рис. 7, а). Далее будем рассматривать систему (5) в области параметров, для которой эта траектория и  $l_2^+$  не имеют общих точек (см. рис. 7, а, на котором представлен именно такой случай). Например, это выполняется, если  $m_1 < a^2$ . В этом случае траектории многообразия  $W_1^s$  переводят  $l_2^+$  на  $l_1$  и порождают точечное отображение

$$L_{2,1}: s_2 \rightarrow \bar{s}_1,$$

где  $\bar{s}_1$  отождествляется с  $s_1$ . Интегрируя систему на  $W_1^s$ , получаем параметрическое уравнение для функции соответствия этого отображения

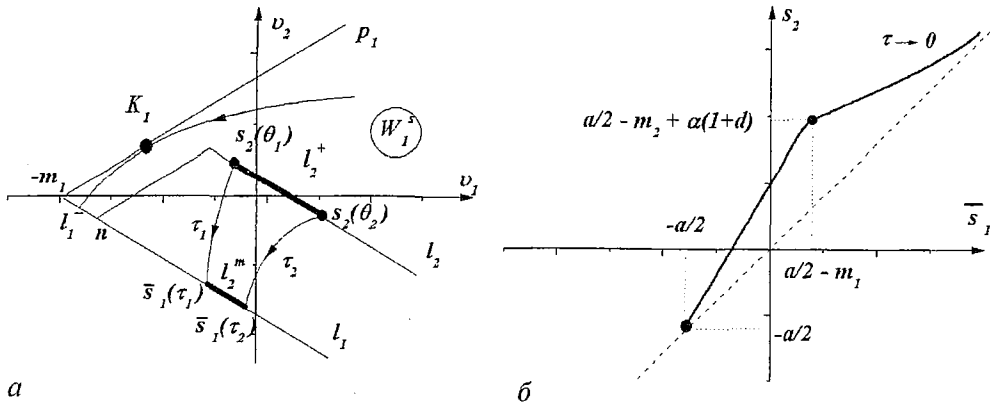


Рис. 7. Качественное представление отображения  $L_{2,1}$ : а - поведение траекторий на  $W_1^s$ ; б - функция соответствия

$$\begin{cases} s_2(\tau) \equiv \{[a/2 - m_2 + \alpha(1+d)]e^{-\alpha\tau} + ae^{-\tau}/2 - a + m_1\}/(e^{-\alpha\tau} - e^{-\tau}), \\ \bar{s}_1(\tau) \equiv \{[a - m_2 + \alpha(1+d)]e^{-(\alpha+1)\tau} - (a - m_1)e^{-\tau}\}/(e^{-\alpha\tau} - e^{-\tau}) - a/2, \end{cases} \quad (15)$$

где  $\tau_1 \leq \tau \leq \tau_2$ , а  $\tau_1$  и  $\tau_2$  - корни уравнений

$$[a/2 - m_2 + \alpha(1+d) - s_2(\theta_i)]e^{-\alpha\tau} + [a/2 + s_2(\theta_i)]e^{-\tau} = a - m_1, \quad i=1,2.$$

Качественный вид отображения  $L_{2,1}$  представлен на рис. 7, б. Предположим (ниже мы укажем параметры, для которых это справедливо), что выполнено следующее условие:

$$\bar{s}_1(\tau_1) > n. \quad (16)$$

В этом случае образ  $l_2^+$ , полученный в результате действия отображения  $L_{2,1}$ , а именно,  $l_2^m = L_{2,1}(l_2^+)$ , целиком принадлежит полупрямой  $l_1^+$  и траектории системы (5) (при  $\mu \rightarrow 0$ ) порождают точечное отображение

$$S_1 = L_{1,2} \circ L_{2,1}. \quad (17)$$

Принимая во внимание вид отображений  $L_{1,2}$ ,  $L_{2,1}$  (см. рис. 5, б и рис. 7, б), устанавливаем, что при выполнении (16) отображение  $S_1$  имеет устойчивую неподвижную точку (рис. 8, а), которой соответствует устойчивый релаксационный предельный цикл системы (5).

Таким образом, мы установили существование устойчивого предельного цикла системы (5) в кусочно-разрывном приближении ( $\mu \rightarrow 0$ ). Сравним теперь эти результаты с результатами численного моделирования системы (5) при  $\mu = 0.009$ . На рис. 8, б пунктирной линией показан вид отображения  $S_1$ , построенный по формулам (12), (16), а сплошной - вид  $S_1$ , полученный численно. Этот рисунок показывает, что кусочно-разрывное приближение позволяет достаточно хорошо аппроксимировать движения исходной системы. На рис. 8, в представлены полученные численно временные реализации переменной  $x_1$ , соответствующие предельному циклу, и отвечающая ему фазовая траектория в плоскости  $(x_1, x_2)$ .

**3.2. Отображение  $S_2$ .** Рассмотрим отображение отрезка  $l_1^-$ . Исследование этого отображения производится аналогично предыдущему случаю. Поэтому дадим лишь краткие пояснения. Как установлено выше, траектории системы быстрых движений (б) при условии

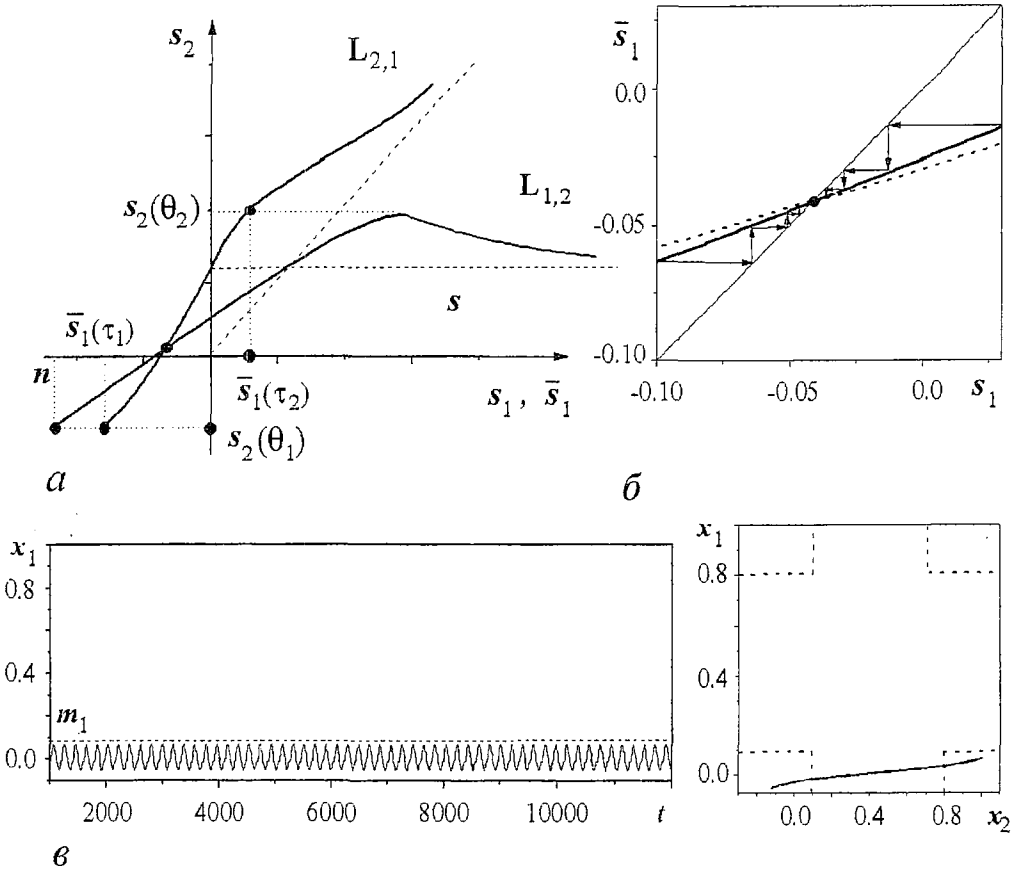


Рис. 8. а - качественный вид отображений  $L_{1,2}$  и  $L_{2,1}$ ; б - отображение  $S_1$ , построенное по формулам (12),(16) (пунктирная линия) и полученное с помощью численного моделирования исходной системы (сплошная линия); в - реализация  $x_1(t)$  и вид фазовых траекторий в плоскости  $\{x_1, x_2\}$ . Параметры:  $a=0.33, \mu=0.009, m_1=0.096, m_2=0.805, d=0.15$

$$v_2^0 \alpha = -v_1^0 - m_1, \quad -m_1 \leq v_1^0 \leq n \quad (18)$$

переводит  $l_1^-$  в окрестность многообразия  $W_3^s$  соответствующего состояния равновесия  $O_7$  (см. рис. 4, а, б). Аппроксимируя движения в окрестности многообразия  $W_3^s$  движениями по  $W_3^s$  (рис. 9, а), устанавливаем существование отображения  $M_{1,3}$  отрезка  $l_1^-$  на полупрямую  $p_3$  (см. табл. 2), то есть

$$M_{1,3}: s_1 \rightarrow q_3.$$

Параметрическое уравнение отображения  $M_{1,3}$  имеет вид

$$\begin{cases} s_1(\xi) \equiv [(a/2 - m_1)e^{-\alpha\xi} + (1 - a/2)e^{-\xi} - m_2]/(e^{-\alpha\xi} + e^{-\xi}), \\ q_3(\xi) \equiv [(a - m_1 - 1)e^{-(1+\alpha)\xi} + (1 - a/2 - m_2)e^{-\xi} + (1 - a/2)e^{-\alpha\xi}]/(e^{-\alpha\xi} + e^{-\xi}), \end{cases} \quad (19)$$

где  $\xi_1 \leq \xi \leq \xi_2$ , а  $\xi_1$  и  $\xi_2$  - соответственно корни уравнений

$$\begin{aligned} (1 - a/2 + m_1)e^{-\xi} + a e^{-\alpha\xi}/2 &= m_2, \\ (a/2 - \alpha d/2)e^{-\alpha\xi} + (1 - a/2 + m_1 - \alpha d/2)e^{-\xi} &= m_2. \end{aligned}$$

Из (19) вытекает, что функция соответствия отображения  $M_{1,3}$  имеет вид, представленный на рис. 9, б. Отрезок  $l_2^- = M_{1,3}(l_1^-)$  задается следующим образом:

$$l_2^- = \begin{cases} x_1 = m_2, & x_2 = -2q_3 + 2 - m_2, \\ v_1 = q_3, & v_2 \alpha = q_3 - 1 + m_2, \end{cases}$$

$$q_3(\xi_2) \leq q_3 \leq q_3(\xi_1).$$

Рассмотрим дальнейшее преобразование отрезка  $l_2^-$ . Сначала оно осуществляется системой быстрых движений (6), в которой параметры  $v_1^0, v_2^0$  удовлетворяют условию

$$\alpha v_2^0 = -v_1^0 + 1 - m_2, \quad v_1^0 \leq 1 - m_2. \quad (20)$$

Принимая во внимание данные табл. 1, устанавливаем, что при выполнении условий

$$m_1(1-a)/a - \alpha d/2 \leq v_1^0 \leq m_1(1-a)/a \quad (21)$$

система (6), (20) имеет фазовые портреты, изображенные на рис. 10. Потребуем, чтобы для всех точек отрезка  $l_2^-$  выполнялись условия (21). Нетрудно видеть (см. рис. 9, а) что это требование будет выполнено, если

$$q_3(\xi_2) \geq m_1(1-2a)/a - \alpha d/2. \quad (22)$$

Поскольку в этом случае сепаратриса седло-узла  $O_{4,7}$  стремится к устойчивому узлу  $O_1$  (см. рис. 10), отрезок  $l_2^-$  траекториями системы (6), (20) переводится в окрестность многообразия  $W_1^s$ . Далее преобразование  $l_2^-$  осуществляется траек-

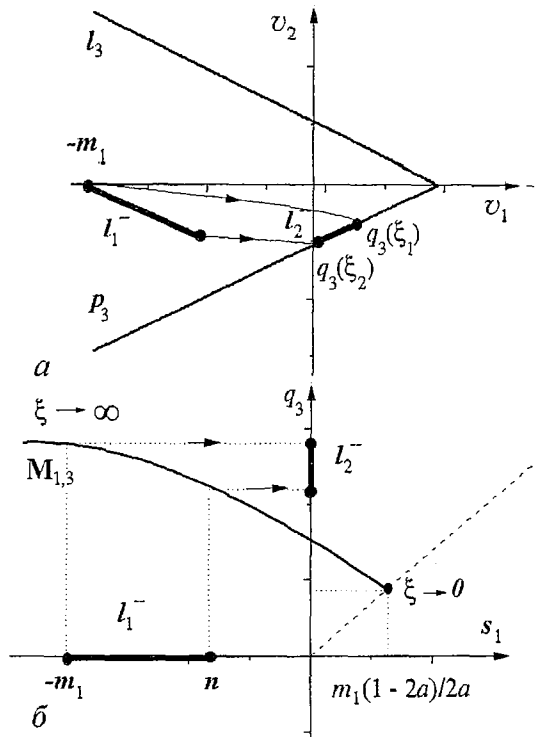
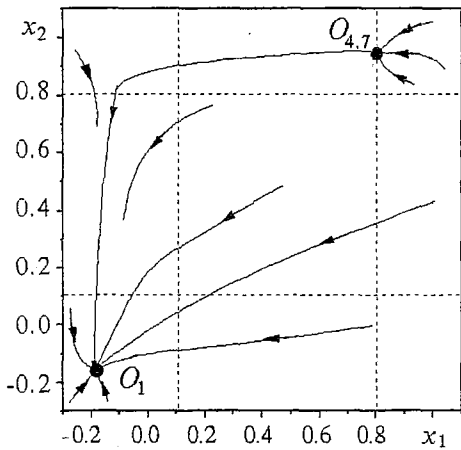
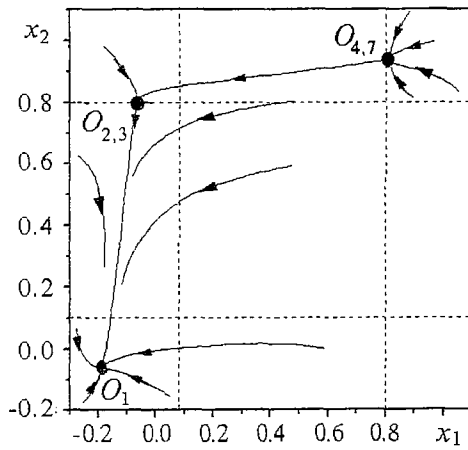


Рис. 9. Качественное представление отображения  $M_{1,3}$ : а - поведение траекторий на  $W_3^s$ ; б - функция соответствия



а



б

Рис. 10. Фазовые портреты системы (6), (20) для различных значений управляющего параметра  $v_1^0$ . Пунктирными линиями изображены прямые  $x_i = m_j$  ( $i=1,2, j=1,2$ )

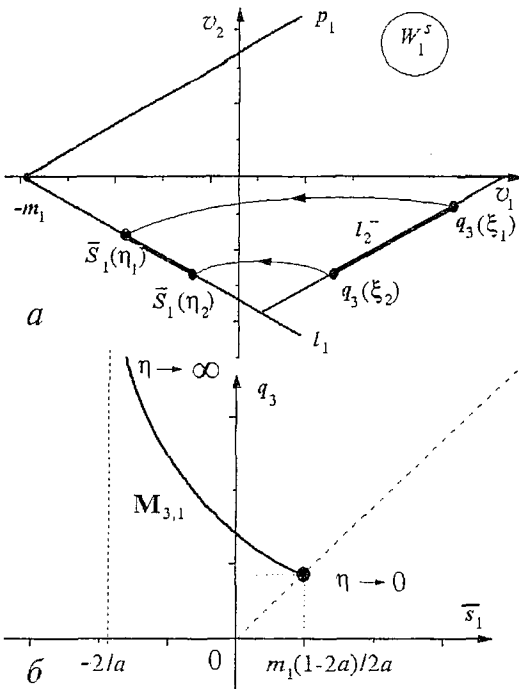


Рис. 11. Качественное представление отображения  $M_{3,1}$ : а - поведение траекторий на  $W_1^s$ ; б - функция соответствия

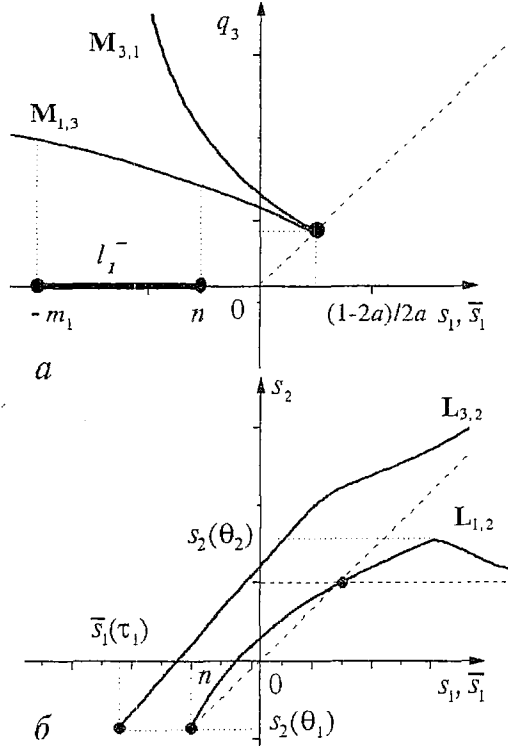


Рис. 12. Качественное представление отображений  $M_{1,3} \circ M_{3,1}$  (а);  $L_{1,2} \circ L_{2,1}$  (б)

ториями многообразия  $W_1^s$ , которые переводят  $l_2^-$  на полупрямую  $l_1$  (рис. 11, а). Следовательно, существует точечное отображение

$$M_{3,1}: q_3 \rightarrow \bar{s}_1,$$

где  $\bar{s}_1$  отождествляется с  $s_1$ . Интегрируя систему на  $W_1^s$ , устанавливаем, что параметрическое уравнение для функции соответствия отображения  $M_{3,1}$  имеет вид

$$\begin{aligned} q_3(\eta) &\equiv [a - m_1 + (1 - m_2 - a/2)e^{-\alpha\eta} - ae^{-\eta}/2]/(e^{\alpha\eta} + e^{-\eta}), \\ \bar{s}_1(\eta) &\equiv [(a/2 - m_1)e^{-\eta} + (1 - m_2)e^{-(1+\alpha)\eta} - ae^{-\alpha\eta}/2]/(e^{-\alpha\eta} + e^{-\eta}), \end{aligned} \quad \eta_1 \leq \eta \leq \eta_2, \quad (23)$$

где  $\eta_i$  ( $i=1,2$ ) - корни уравнений

$$(a - m_1) + [1 - m_2 - a/2 - q_3(\xi_i)]e^{\alpha\eta} - [a/2 + q_3(\xi_i)]e^{-\eta} = 0.$$

Качественный вид функции соответствия, определяемой уравнениями (23), представлен на рис. 11, б.

Таким образом, траектории системы (5) порождают точечное отображение  $S_2: M_{1,3} \circ M_{3,1}$ . Рассмотрим свойства отображения  $S_2$  при  $m_1 < a^2$  (заметим, что в этой области параметров траектории системы (5) порождают также отображение  $S_1$ ). Принимая во внимание вид функции соответствия отображений  $M_{1,3}$  и  $M_{3,1}$ , устанавливаем, что в этом случае  $S_2$  имеет вид, качественно представленный на рис. 12, а. Отображение  $S_2$  не имеет неблуждающих траекторий и все траектории являются транзитивными, покидающими  $l_1^-$  и направляющимися на полупрямую  $l_1^+$ .

### 3.3. *Отображение S.* Введем в рассмотрение отображение

$$S: \begin{cases} S_1, & \text{если } s_1 \in l_1^+, \\ S_2, & \text{если } s_1 \in l_1^-. \end{cases} \quad (24)$$

Отображение  $S$  преобразует полупрямую  $l_1$  в себя и является разрывным. Этот разрыв связан с тем, что в формировании отображений  $S_1$  и  $S_2$  участвуют траектории из окрестности различных многообразий медленных движений - соответственно  $W_2^s$  и  $W_3^s$ , имеющих различное положение в фазовом пространстве.

В простейшем случае отображение  $S$  имеет единственную устойчивую неподвижную точку на  $l_1^+$ , которая притягивает все остальные траектории. В этом случае фрагмент отображения  $S$  - отображение  $S_1$  - представлен на рис. 8, б, а отвечающие неподвижной точке предельный цикл и его временная реализация - на рис. 8, в. Отображение  $S$  может демонстрировать и более сложную динамику. Действительно, если неравенство (16) не выполняется, то есть если  $\bar{s}_1(\tau_1) < n$ , то отображение  $S_2$  не имеет неподвижные точки (рис. 12, б) и отрезок  $l_2^m$  либо частично, либо полностью принадлежит  $l_1^-$ . Следовательно, в этом случае происходит «обмен» траекториями между отображениями  $S_1$  и  $S_2$ . Такой обмен может привести к образованию нетривиальных аттракторов.

## 4. Динамика разрывного отображения $S$ и аттракторы системы (5)

Изложенные выше результаты исследования системы (5) относятся к случаю  $d < A/2$ . Исследование системы (5) при  $d \geq A/2$  проводится аналогично. Для этой области параметров мы не будем подробно описывать построение отображения  $S$ , а представим лишь конечные результаты исследования  $S$  в виде бифуркационной диаграммы и основных видов аттракторов системы (5).

Выберем в качестве управляющего параметр  $d$ , а остальные параметры зафиксируем следующим образом:

$$a = 0.33, \quad m_1 = 0.096, \quad m_2 = 0.805, \quad \mu = 0.009.$$

Для идентификации хаотических аттракторов мы находили старший ляпуновский показатель  $\lambda_{\max}$  траектории аттрактора и топологическую энтропию  $h_{\text{top}}$  отображения  $S$  [15, 16]. Топологическая энтропия характеризует неустойчивость траекторий и сложность разбиения аттрактора на траектории. Аттрактор является хаотическим, если  $h_{\text{top}}(S) > 0$  и  $\lambda_{\max} > 0$ . Мы вычисляли топологическую энтропию с помощью итерационной схемы, предложенной в [17].

На рис. 13, а представлена бифуркационная диаграмма системы (5). Она показывает существование трех различных сценариев рождения и исчезновения хаотических аттракторов системы. Первый из этих сценариев характеризуется свойствами, представленными на рис. 13, б. Мы установили, что в этом случае хаотический аттрактор появляется и исчезает в соответствии с классическим сценарием удвоения периода Фейгенбаума. На рис. 14а и 14б дан вид этого аттрактора и его основные характеристики для двух различных значений управляющего параметра  $d$ . В формировании аттрактора (см. рис. 14а) участвуют, в основном, движения из окрестностей многообразий  $W_1^s$  и  $W_2^s$  и неустойчивого многообразия системы (5). Ему соответствуют хаотические колебания, не превосходящие величины  $x_1 = a$ . Эти колебания можно трактовать как подпороговые релаксационные колебания нейрона нижних олив (см. рис. 1). Аттрактор, представленный на рис. 14б, формируется за счет «обмена» траекто-

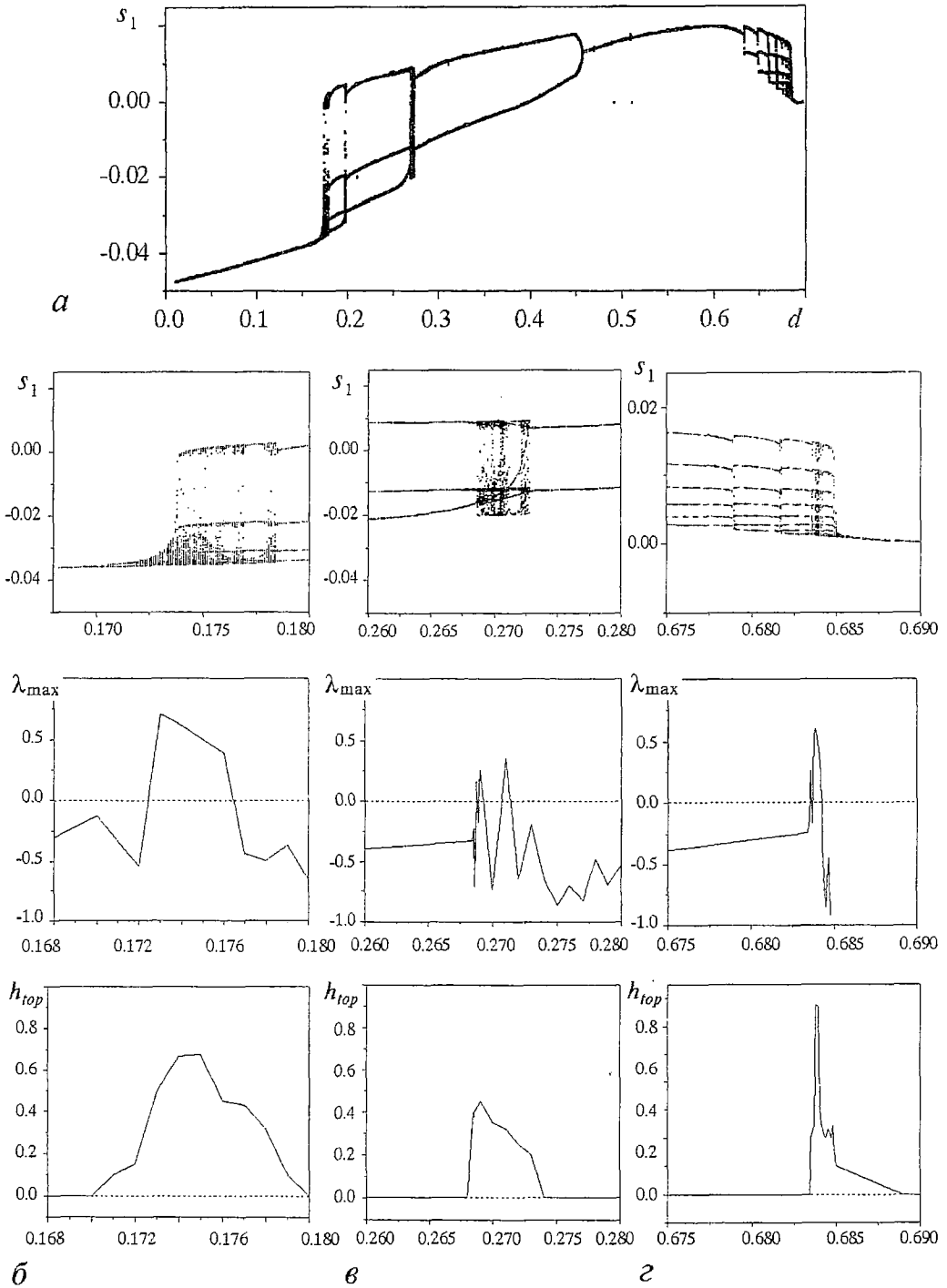


Рис. 13. Бифуркационная диаграмма (а) и зависимость  $\lambda_{\max}$  и  $h_{\text{top}}$  от параметра связи  $d$ . Параметры:  $a=0.33$ ,  $\mu=0.009$ ,  $m_1=0.096$ ,  $m_2=0.805$

риями из окрестностей многообразий  $W_1^s, W_2^s$  и  $W_3^s$ . В этом случае временная реализация переменной  $x_1$  на фоне периодических колебаний содержит достаточно редкие «мощные» выбросы, которые происходят хаотически. Такой режим можно рассматривать как режим хаотической спайковой активности нейрона нижних олив (см. рис. 1).



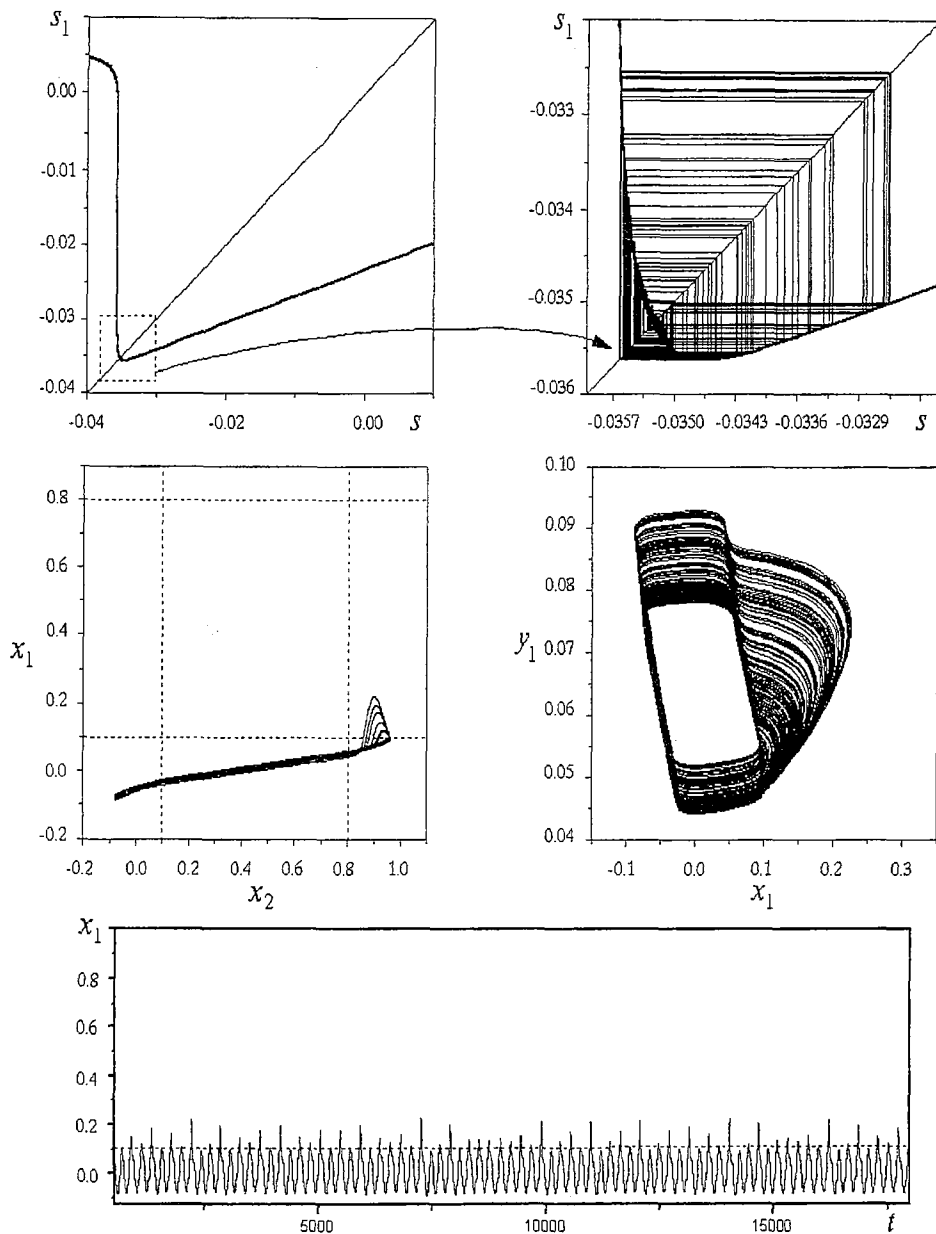


Рис. 14а. Виды хаотических аттракторов системы (5) и их характеристики при  $d=0.173$  и значениях параметров  $a=0.33, \mu=0.009, m_1=0.096, m_2=0.805$

Типичный вид хаотического аттрактора для второго интервала значений параметра  $d$  (рис. 13, в) изображен на рис. 14а. Динамика этого аттрактора также связана с каскадом бифуркаций удвоения периода. Здесь, в отличие от предыдущего случая, спайковые выбросы происходят чаще, а колебательная активность превышает порог.

Наконец, для третьего интервала значений параметра  $d$  (рис. 13, г) рождение хаотического аттрактора происходит следующим образом. Сначала при увеличении  $d$  происходит усложнение формы предельного цикла путем увеличения числа «витков» на его профиле (рис. 15). По мере увеличения числа витков траектория соответствующего точечного отображения  $S$  все больше

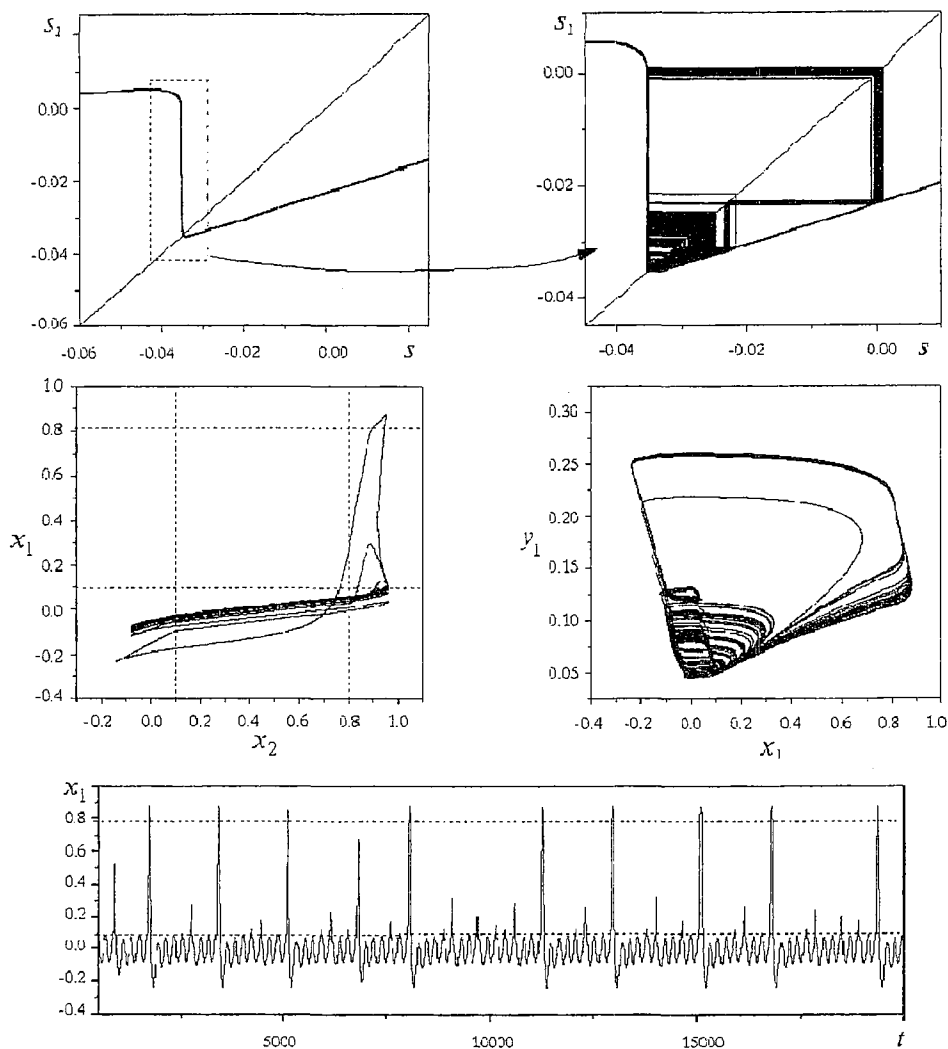


Рис. 14б. Виды хаотических аттракторов системы (5) и их характеристики при  $d=0.175$  и значениях параметров  $a=0.33$ ,  $\mu=0.009$ ,  $m_1=0.096$ ,  $m_2=0.805$

приближается к «вертикальному» участку функции соответствия. Этот процесс заканчивается появлением у предельного цикла мультипликатора, равного  $(-1)$ . Дальнейшее увеличение  $d$  приводит к каскаду бифуркаций удвоения периода и появлению хаотического аттрактора, представленного на рис. 16.

### Заключение

В работе предложена модель, описывающая динамику нейрона нижних олив. Модель представляет собой две линейно взаимосвязанные системы ФХН, демонстрирующие в отсутствие связи принципиально различные свойства - возбудимый и автоколебательные режимы. Мы показали, что динамика такой

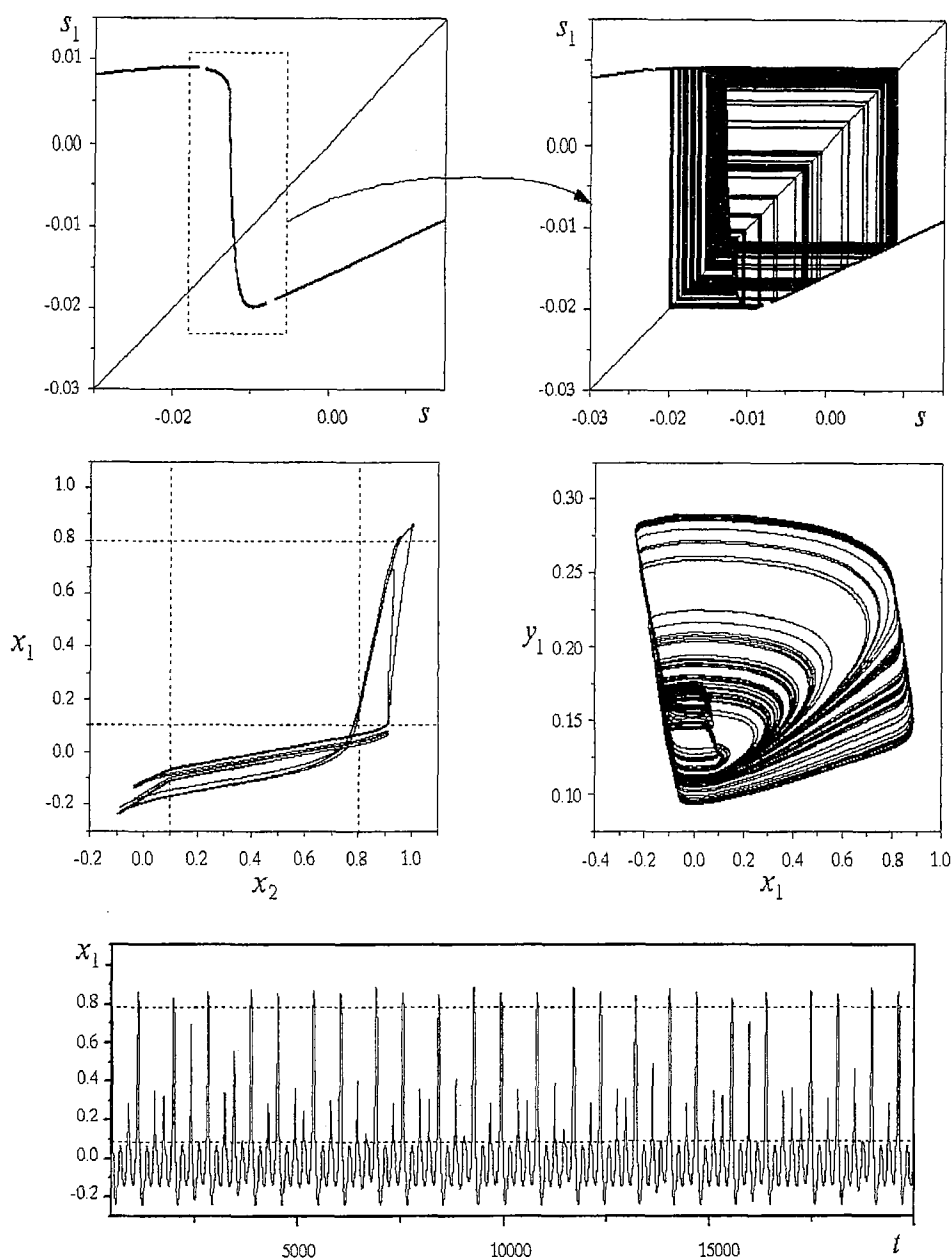


Рис. 14а. Виды хаотических аттракторов системы (5) и их характеристики при  $d=0.271$  и значениях параметров  $a=0.33, \mu=0.009, m_1=0.096, m_2=0.805$

четырёхмерной нелинейной системы может быть описана с помощью одномерного разрывного отображения Пуанкаре. Проведенное исследование этого отображения показало, что в зависимости от величины коэффициента связи между системами ФХН динамика модели может быть как регулярной, так и хаотической. При этом существует несколько зон хаотической динамики, разделенных областями регулярной динамики системы. Основное внимание в работе уделено исследованию режимов, имеющих прототипы в реальных нейрофизиологических экспериментах. Мы установили, что такие режимы в модели существуют. Например, режимы, представленные на рис. 14а и 14б, имеют хорошее качествен-

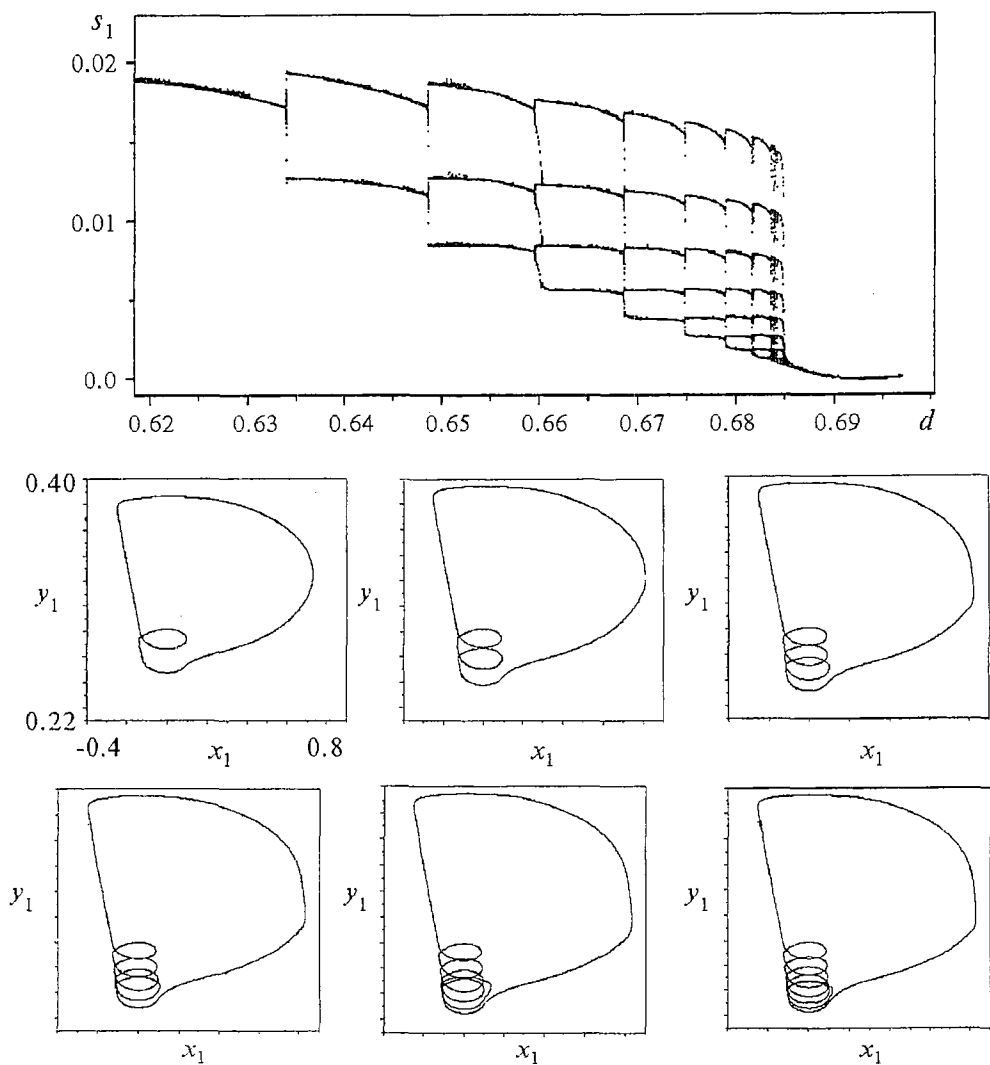


Рис. 15. Фрагмент бифуркационной диаграммы и усложнение формы предельного цикла  
 ное совпадение с данными исследования «живых» нейронов нижних олив, приведенными на рис. 1. Режим, изображенный на рис. 14а, описывает подпороговые хаотические колебания, а на рис. 14б показан режим слайковой хаотической активности нейрона нижних олив.

Авторы выражают благодарность В.Б. Казанцеву за ценные замечания.

*Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты № 00-02-16400 и № 01-02-06355.*

### Библиографический список

1. Llinas R. Rebound excitation as the physiological basis for tremor: a biophysical study of the oscillatory properties of mammalian central neurons in vitro // *Movements Disorders: Tremor* / Eds L.J. Findley and R. Capildeo. London: Macmillan, 1984. P. 135.
2. Llinas R., Welsh J.P. On the cerebellum and motor learning // *Curr. Opin. Neurobiol.* 1993. Vol. 3. P. 958.

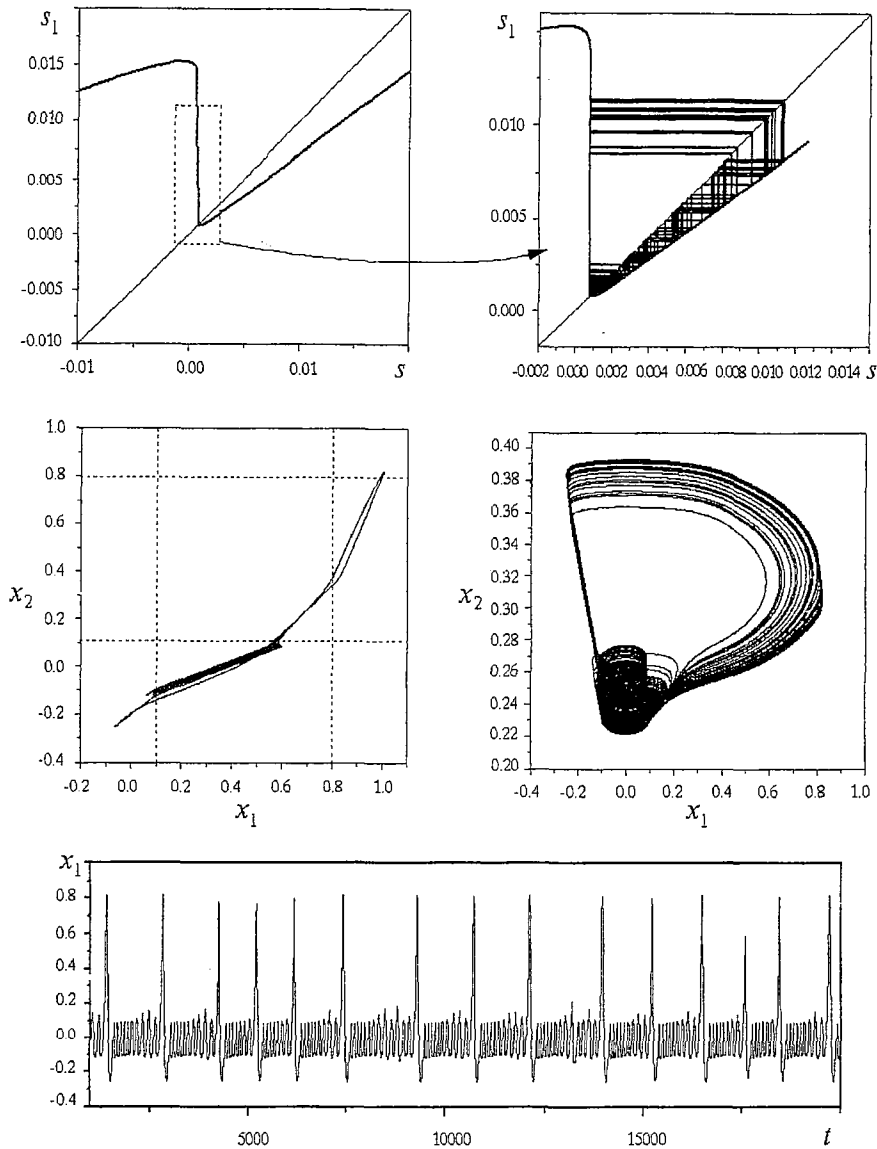


Рис. 16. Хаотический аттрактор системы (5) и его характеристики для значений параметров:  $a=0.33, \mu=0.009, m_1=0.096, m_2=0.805, d=0.6839$

3. *Welsh J.P., Llinas R.* Some organizing principles for the control of movement based on olivocerebellar physiology / Eds C.I. de Zeeuw, P. Strata and Voodg// Progress in Brain Research. 1997. Vol. 114.

4. *Llinas R., Sasaki K.* The functional organization of the olivo-cerebellar system as examined by multiple Purkinje cell recordings // Eur. J. Neurosci. 1989. Vol. 1. P. 587.

5. *Llinas R., Yarom Y.* Oscillatory properties of guinea-pig inferior olivary neurons and their pharmacology modulation: An in vitro study // J. Physiol., Lond. 1986. Vol. 376. P. 163.

6. *Benardo L.S., Foster R.P.* Oscillatory behavior in inferior olive neurons: mechanism, modulation, cell aggregates // Brain Res. Bull. 1986. Vol. 17. P. 773.

7. *Manor Y., Rinzel J., Segev I., Yarom Y.* Low-amplitude oscillations in the inferior olive: a model based on electrical coupling of neurons with heterogeneous channel densities // The American Physiological Society. 1997. P. 2736.

8. *Казанцев В.Б., Некоркин В.И., Велардэ М.Г.* Модель нейрона с осцилляторной активностью ниже порога возбуждения // Изв. вузов. Радиофизика. 1998. Т. XLI, № 12. С. 1623.

9. *Nekorkin V.I., Kazantsev V.B., Velarde M.G.* Spike-burst and other oscillations in a system composed of two coupled, drastically different elements // Eur. Phys. J. B. 2000. Vol. 16. P. 147.

10. *FitzHugh R.* Impulses and physiological states in model of nerve membrane // Biophys. J. 1961. Vol. 1. P. 445.

11. *Nagumo J.S., Arimoto S., Yoshizawa S.* An active pulse transmission line simulating nerve axon // Proc. of IRF. 1962. Vol. 50. P. 2061.

12. *Андронов А.А., Витт А.А., Хайкин С.Э.* Теория колебаний. М.: Физматгиз, 1959.

13. *Мищенко Е.Ф., Розов Н.Х.* Дифференциальные уравнения с малым параметром и релаксационные колебания. М.: Наука, 1975.

14. *Арнольд В.И., Афраймович В.С., Ильященко Ю.С., Шильников Л.П.* Теория бифуркаций // Современные проблемы математики. Фундаментальные направления. ВИНТИ АН СССР. М., 1986. № 5. С. 165.

15. *Bowen R.* Entropy of group diffeomorphism and homogeneous space // Trans. Amer. Mat. Soc. 1971. Vol. 153. P. 401.

16. *Афраймович В.С., Рейман А.М.* Размерность и энтропия в многомерных системах // Нелинейные волны: Динамика и эволюция / Под ред. А.В. Гапонова-Грехова, М.И. Рабиновича. М.: Наука, 1989. С. 238.

17. *Malkin M.I., Zheleznyak A.L., Zheleznyak I.L.* Computing aspect of the entropic theory of one-dimensional dynamical systems // Nonlinearity. 1993. Vol. 4. P. 27.

*Нижегородский государственный  
университет*

*Поступила в редакцию  
после доработки*

*4.06.01  
8.11.01*

## REGULAR AND CHAOTIC OSCILLATIONS IN A SYSTEM COMPOSED OF TWO COUPLED, DRASTICALLY DIFFERENT FITZHUGH - NAGUMO ELEMENTS

*V.I. Nekorkin, D.V. Artyuhin*

A dynamic model of inferior olive neurons possessing periodic relaxation oscillations below the excitation threshold is proposed. The model is a system of two linearly coupled, drastically different FitzHugh - Nagumo elements. In the absence of coupling one element is in excitable mode and the other one exhibits periodic relaxation oscillations. We have shown that dynamics of the system can be described with one-dimensional Poincare map. We were interested in regimes which have the prototypes in real electrophysiological experiments. We have established, that model shows a good qualitative agreement with experimental data obtained in inferior olive neurons.



*Владимир Исаакович Некоркин* - родился на Украине (1948), окончил радиофизический факультет ННГУ (1971). Защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата физико-математических наук (1981, ННГУ) и доктора физико-математических наук (1992, СГУ). С 1971 года работал в Нижегородском институте прикладной математики, с 1983 по 1986 - в Нижегородском политехническом институте, с 1986 года по настоящее время работает на радиофизическом факультете ННГУ, профессор. Область научных интересов - теория колебаний и волн, структурообразование и нелинейные волны в непрерывных и дискретных средах, синхронизация и пространственно-временной хаос. Имеет более 100 научных публикаций в указанных направлениях, соавтор двух монографий. В

качестве приглашенного профессора читал лекции в Мадридском и Стэнфордском университетах. Работал в Калифорнийском университете.



Артюхин Дмитрий Владимирович родился в Нижнем Новгороде (1975). Окончил Нижегородский государственный университет по специальности радиопизика. С 1998 года является аспирантом кафедры теории колебаний и автоматического регулирования. Область научных интересов - нелинейные колебания, структурообразование, волны, хаос. Автор нескольких статей.

## Приложение

Таблица 1

Результаты исследования состояний равновесия системы (7)  
для случая  $d < A/2$  ( $c \equiv A(1+d)-d$ ,  $\alpha \equiv 1/(1+2d)$ ,  $r \equiv (A-2d)/A$ )

Область существования состояний равновесия на плоскости $(x_1, x_2)$	Координаты состояний равновесия	Область параметров $(v_1^0, v_2^0)$	Тип
I $x_1 < m_1$ $x_2 < m_1$	$O_1$ $x_1 = -v_1^0 + \alpha v_2^0$ $x_2 = -v_1^0 - \alpha v_2^0$	$v_2^0 < (v_1^0 + m_1)/\alpha$ $v_2^0 > -(v_1^0 + m_1)/\alpha$	Уст. узел
II $x_1 < m_1$ $m_1 < x_2 < m_2$	$O_2$ $x_1 = A(ad - rv_1^0 + v_2^0)/c$ $x_2 = [(1+d)aA + v_1^0/\alpha + v_2^0]/c$	$v_2^0 < r(v_1^0 + m_1)$ $v_2^0 < -(v_1^0 + m_1)/\alpha + 1 + d$ $v_2^0 > -(v_1^0 + m_1)/\alpha$	Седло
III $x_1 < m_1$ $x_2 > m_2$	$O_3$ $x_1 = -v_1^0 + \alpha v_2^0 + d\alpha$ $x_2 = -v_1^0 - \alpha v_2^0 + \alpha(1+d)$	$v_2^0 < (v_1^0 + m_1)/\alpha - d$ $v_2^0 > -(v_1^0 + m_2)/\alpha + 1 + d$	Уст. узел
IV $m_1 < x_1 < m_2$ $x_2 > m_2$	$O_4$ $x_1 = [v_1^0/\alpha - v_2^0 + aA(1+d) - d]/c$ $x_2 = [-rAv_1^0 - Av_2^0 + A - d + aAd]/c$	$v_2^0 > (v_1^0 - 1 + m_2)/\alpha$ $v_2^0 < (v_1^0 + m_1)/\alpha - d$ $v_2^0 > -r(v_1^0 - 1 + m_2)$	Седло
V $m_1 < x_1 < m_2$ $m_1 < x_2 < m_2$	$O_5$ $x_1 = A(rv_1^0 - v_2^0 + aAr)/c$ $x_2 = A(rv_1^0 + v_2^0 + aAr)/c$	$v_2^0 > r(v_1^0 - 1 + m_2)$ $v_2^0 < r(v_1^0 + m_1)$ $v_2^0 > -r(v_1^0 + m_1)$ $v_2^0 < -r(v_1^0 - 1 + m_2)$	Неуст. узел
VI $m_1 < x_1 < m_2$ $x_2 < m_1$	$O_6$ $x_1 = [v_1^0/\alpha - v_2^0 + aA(1+d)]/c$ $x_2 = A(-rv_1^0 - v_2^0 + ad)/c$	$v_2^0 < (v_1^0 + m_1)/\alpha$ $v_2^0 > (v_1^0 + m_2)/\alpha - (1+d)$ $v_2^0 > -r(v_1^0 + m_1)$	Седло
VII $x_1 > m_2$ $x_2 > m_2$	$O_7$ $x_1 = -(v_1^0 - 1) + \alpha v_2^0$ $x_2 = -(v_1^0 - 1) - \alpha v_2^0$	$v_2^0 < -(v_1^0 - 1 + m_2)/\alpha$ $v_2^0 > (v_1^0 - 1 + m_2)/\alpha$	Уст. узел
VIII $x_1 > m_2$ $m_1 < x_2 < m_2$	$O_8$ $x_1 = (-Arv_1^0 + Av_2^0 + A - d + aAd)/c$ $x_2 = [v_1^0/\alpha + v_2^0 + aA(1+d) - d]/c$	$v_2^0 > r(v_1^0 - 1 + m_2)$ $v_2^0 < -(v_1^0 - 1 + m_2)/\alpha$ $v_2^0 > -(v_1^0 + m_1)/\alpha + d$	Седло
IX $x_1 > m_2$ $x_2 < m_1$	$O_9$ $x_1 = -v_1^0 + \alpha v_2^0 + \alpha(1+d)$ $x_2 = -v_1^0 - \alpha v_2^0 + d\alpha$	$v_2^0 > -(v_1^0 + m_1)/\alpha + d$ $v_2^0 > (v_1^0 + m_2)/\alpha - (1+d)$	Уст. узел

Таблица 2

Мно-гообразие	Система на многообразии	Уравнение границ	Точка касания границы векторным полем системы
$W_1^s$	$\dot{v}_1 = -v_1 - a/2$ $\dot{v}_2 = -\alpha v_2 - a/2$	$p_1 = \begin{cases} x_1 = m_1, x_2 = -2q_1 - m_1, \\ v_1 = q_1, \alpha v_2 = q_1 + m_1, \\ q_1 \geq -m_1 \end{cases}$ $l_1 = \begin{cases} x_1 = -2s_1 - m_1, x_2 = m_1, \\ v_1 = s_1, \alpha v_2 = -s_1 - m_1, \\ s_1 \geq -m_1 \end{cases}$	$v_1(K_1) = (m_1 - ad)/(2d)$ $v_2(K_1) = (m_1 - ad\alpha)/(2d\alpha^2)$
$W_2^s$	$\dot{v}_1 = -v_1 + (1-a)/2$ $\dot{v}_2 = -\alpha v_2 + (\alpha-a)/2$	$p_2 = \begin{cases} x_1 = m_1, x_2 = -2q_2 - m_1 + d\alpha, \\ v_1 = q_2, v_2 = (q_2 + m_1)/\alpha - d, \\ q_2 \leq m_1(1-2a)/(2a) \end{cases}$ $l_2 = \begin{cases} x_1 = -2s_2 - m_2 + 1, x_2 = m_2 \\ v_1 = s_2, \alpha v_2 = -s_2 - m_2 + (1+d)\alpha \\ s_2 \geq m_1(1-2a)/(2a) \end{cases}$	$v_1(K_2) = (1-a)/2 + (m_2 - a)/(2d)$ $v_2(K_2) = \{\alpha[a-d(1-a)] - m_2\}/(2d\alpha^2) + 1 + d$
$W_3^s$	$\dot{v}_1 = -v_1 + 1 - a/2$ $\dot{v}_2 = -\alpha v_2 - a/2$	$p_3 = \begin{cases} x_1 = m_1, x_2 = -2q_3 + 2 - m_2, \\ v_1 = q_3, \alpha v_2 = q_3 - 1 + m_2, \\ q_3 \leq 1 - m_2 \end{cases}$ $l_3 = \begin{cases} x_1 = -2s_3 + 2 - m_2, x_2 = m_2, \\ v_1 = s_3, \alpha v_2 = -s_3 + 1 - m_2, \\ s_3 \leq 1 - m_2 \end{cases}$	не существует

Таблица 3

Значения управляющего параметра $v_1^0$	Фазовый портрет системы (6), (13)
$m_1(1-2a)/(2a) < v_1^0 < m_1(1-a)/a - \alpha d$	Рис. 6, а
$m_1(1-a)/a - \alpha d < v_1^0 < m_1(1-a)/a - m_1 d / \{2[m_1 - d(a-2m_1)]\}$	Рис. 6, б
$m_1(1-a)/a - m_1 d / \{2[m_1 - d(a-2m_1)]\} < v_1^0 < m_1(1-a)/a - \alpha d/2$	Рис. 6, в
$v_1^0 > m_1(1-a)/a - \alpha d/2$	Рис. 6, г