

УНИВЕРЗИТЕТ У БЕОГРАДУ  
МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ

Драгана Ранковић

СТАБИЛНОСТ, НЕСТАБИЛНОСТ И БИФУРКАЦИЈЕ  
У МОДЕЛОВАЊУ НЕУРОНА  
ДИФЕРЕНЦИЈАЛНИМ ЈЕДНАЧИНАМА  
СА КАШЊЕЊЕМ

ДОКТОРСКА ДИСЕРТАЦИЈА

Београд, 2011.

# Садржај

Увод	1
<b>1 Функционалне диференцијалне једначине са кашњењем</b>	<b>3</b>
1.1 Дефиниција једначина са кашњењем . . . . .	3
1.2 Динамички системи . . . . .	5
1.3 Теорија стабилности . . . . .	7
1.4 Линеарне аутономне једначине . . . . .	9
1.5 Понашање решења у околини еквилибријума . . . . .	11
1.5.1 Хиперболички еквилибријуми . . . . .	11
1.5.2 Нехиперболички еквилибријум . . . . .	13
1.6 Хопфова теорема . . . . .	18
<b>2 Моделовање неурона</b>	<b>22</b>
2.1 Неурон . . . . .	22
2.2 Математички модели неурона . . . . .	25
2.3 Везе међу неуронима и њихово моделовање . . . . .	30
2.4 Модели повезаних неурона са кашњењем у вези . . . . .	32
<b>3 Анализа стабилности у моделу повезаних неурона</b>	<b>34</b>
3.1 Локална анализа стабилности када је $\tau = 0$ . . . . .	35
3.2 Локална анализа стабилности за $\tau > 0$ . . . . .	40
3.3 Закључак и дискусија . . . . .	47
<b>4 Анализа стабилности у моделу повезаних неурона са малим временским кашњењем у вези</b>	<b>50</b>
4.1 Локална анализа стабилности стационарног решења . . . . .	51
4.2 Апроксимативни и тачан систем . . . . .	59
4.3 Закључак и дискусија . . . . .	60
<b>5 Анализа стабилности у моделу повезаних Hind-Rose неурона</b>	<b>62</b>
5.1 Локална анализа стабилности када је $\tau = 0$ . . . . .	64
5.2 Локална анализа стабилности за $\tau > 0$ . . . . .	65
5.3 Закључак и дискусија . . . . .	69
<b>Закључак</b>	<b>72</b>
<b>Литература</b>	<b>74</b>

# Увод

Теорија динамичких система, нелинеарних парцијаних једначина и функционалних једначина се све више користе у моделовању природних система који еволуирају у времену. Најважније је поставити математички модел у коме ће на правилан начин бити осликане све суштинске карактеристике неког природног система. Упоредивањем математичког модела са подацима експеримента долази се до неопходних услова и битних поставки за модел. Јасно је да је постављање адекватног модела могуће само позивајући се на конкретне податке и математичким представљањем механизма сложених природних процеса у оној мери у којој је он истражен. Исто тако резултати експеримента у великом броју случајева не могу дати једнозначан одговор на питање о томе каква је, заправо, покретачка снага механизма неког реалног процеса. Изучавањем „добрих” математичких модела могу се извести важни закључци о функционисању неког природног процеса.

Адекватан математички модел „живи” по неким унутрашњим законима који одражавају карактеристичне црте моделованог система. Међутим, свесни смо тога да математички модел не може бити верна „копија” свих својстава, јер би то много усложнило модел. Дакле, идеја је у томе да се не сувише сложеним моделом укључе сви важни постојећи фактори довољни за дефинисање реалног система који је од интереса. У овом раду изложићемо како смо користећи диференцијалне једначине са кашњењем у моделовању повезаних неурона управо постигли жељени циљ: једноставност модела и квалитативно добро описали динамику реалног система. Полазећи од реалних неурона, односно од доказано „добрих” математичких модела неурона поставили смо моделе повезаних неурона. Познавајући пренос импулса са једног неурона на други природно се наметнуло и укључивање кашњења у везу. На тај начин наши модели повезаних неурона представљени су системима диференцијалних једначина са кашњењем. Њиховом анализом добили смо разноврсну динамику која је експериментално уочена и код реалних повезаних неурона.

У првој глави овог рада дате су основне дефиниције и теореме из теорије функционалних диференцијалних једначина са кашњењем. Посебна пажња обрађена је на теорију стабилности и испитивање стабилности хиперболичког и нехиперболичког еквилибријума (метод центар многострукости, метод нормалних форми). На крају главе је за специјалан

случај нехиперболичког еквилибријума исказана Хопфова теорема.

Ради бољег разумевања постављених математичких модела, у другој глави је објашњено функционисање реалног неурона и његова основна својства: екситабилност и осцилаторност. Наведени су математички модели неурона који добро описују ова његова својства. У подпоглављу „Модели повезаних неурона са кашњењем у вези” је анализом свих претходних резултата на овом пољу истакнут значај и предности модела постављених и анализираних у наредним главама овог рада.

У трећој, четвртој и петој глави дати су оригинални резултати који су публиковани у [3], [8], [4] и [6]. Дефинисани су и анализирани модели повезаних неурона са кашњењем у вези. За анализу система диференцијалних једначина са кашњењем коришћена је општа теорија функционалних диференцијалних једначина као и разне технике које су развијане последњих година од када је порасло интересовање за њих.

У моделовању реалних неуронских мрежа неопходно је посматрати велики број повезаних неурона. Користили смо резултате приказане у трећој глави овог рада и анализирали систем са великим бројем диференцијалних једначина са кашњењем у [7]. Сви резултати који су у овом раду приказани су и други даље проучавали што је наведено у закључку рада.

## **Израз захвалности**

Хтела бих да изразим захвалност свима онима који су ми помогли у професионалном и у људском смислу у мом досадашњем раду. Професору Николи Бурићу што је несебично поделио своју стручност и научну проницљивост са мном, што је уродило заједничким радовима, мојом магистарском тезом као и овом докторском дисертацијом. Мом ментору професору Небојши Лажетићу који ме је својим искуством, преданошћу и изузетном професионалношћу водио у изради овог рада. Професорки Стани Никчевић, од које сам за 14 година заједничког рада на факултету добила много мудрих савета, изузетну подршку и разумевање у мом педагошком и научном раду. На крају се захваљујем мојој породици која ми је својом љубављу и подршком дала мотив и снагу за сваки нови научни пројекат.

# 1 Функционалне диференцијалне једначине са кашњењем

## 1.1 Дефиниција једначина са кашњењем

Нека су  $a < b$  реални бројеви,  $\mathbb{R}^n$  је  $n$ -димензионалан векторски простор над  $\mathbb{R}$  са нормом  $|\cdot|$ , и  $C([a, b], \mathbb{R}^n)$  је Банахов простор непрекидних функција које пресликавају сегмент  $[a, b]$  у  $\mathbb{R}^n$ , при чему је норма у том простору дефинисана са  $|\phi| = \sup_{a \leq \theta \leq b} |\phi(\theta)|$ . Ако је  $\sigma \in \mathbb{R}$ ,  $A > 0$ ,  $r > 0$  и  $x \in C([\sigma - r, \sigma + A], \mathbb{R}^n)$ , онда за свако  $t \in [\sigma, \sigma + A]$  дефинишемо  $x_t \in C([-r, 0], \mathbb{R}^n)$  помоћу

$$x_t(\theta) = x(t + \theta), \quad -r \leq \theta \leq 0. \quad (1)$$

Ако је  $D$  подскуп од  $\mathbb{R} \times C$  и  $f$  функција која пресликава скуп  $D$  у  $\mathbb{R}^n$ , онда се диференцијална једначина

$$\dot{x}(t) = f(t, x_t) \quad (2)$$

зове *функционална диференцијална једначина са кашњењем* (retarded functional differential equation или краће *RFDE*) на  $D$ . Решење једначине (2) (ако постоји) је функција  $x \in C([\sigma - r, \sigma + A], \mathbb{R}^n)$ , која је диференцијабилна на  $[\sigma, \sigma + A]$  и задовољава једначину за свако  $t \in [\sigma, \sigma + A]$ . За дате  $\sigma \in \mathbb{R}$  и  $\phi \in C$  рећи ћемо да је функција  $x(\sigma, \phi)(t)$  решење једначине (2) за почетну вредност  $\phi$  у тачки  $\sigma$  или решење које пролази кроз  $(\sigma, \phi)$  ако је  $x(\sigma, \phi)(t)$  решење једначине на  $[\sigma - r, \sigma + A]$  и  $x_\sigma(\sigma, \phi) = \phi$ .

Једначина (2) је веома општа и обухвата: обичне диференцијалне једначине ( $r = 0$ )

$$\dot{x}(t) = F(x(t)),$$

диференцијалне диференцне једначине

$$\dot{x}(t) = f(t, x(t), x(t - \tau_1(t)), \dots, x(t - \tau_p(t))),$$

где је  $0 \leq \tau_j(t) \leq r$ ,  $j = 1, 2, \dots, p$ , као и интегралне диференцијалне једначине

$$\dot{x}(t) = \int_{-r}^0 g(t, \theta, x(t + \theta)) d\theta.$$

Рећи ћемо да је једначина (2) *аутономна* ако је  $f(t, \phi) = g(\phi)$ , где  $g$  не зависи експлицитно од  $t$ .

Како смо навели у првом пасусу, почетна вредност у тачки  $\sigma$  у случају *RFDE* једначина је функција  $\phi$  која је задата на целом интервалу  $[-r, 0]$ . Да би смо то образложили, посматрајмо нпр. једначину

$$\dot{x}(t) = Ax(t) + Bx(t - r) + f(t),$$

где су  $A$ ,  $B$  и  $r > 0$  константе, а  $f$  је непрекидна функција на  $\mathbb{R}$ . Ако је  $\phi$  нека задата функција на  $[-r, 0]$ , докажимо да постоји јединствена функција  $x(\phi)(t)$  (ова једначина је аутономна па не наводимо  $\sigma$ ) на интервалу  $[-r, \infty)$  која се поклапа са  $\phi$  на  $[-r, 0]$  и задовољава једначину.

Заиста, ако је  $x$  решење једначине које се поклапа са  $\phi$  на  $[-r, 0]$ , онда нам формула за варијацију константи (за обичне диференцијалне једначине) даје

$$\begin{aligned} x(t) &= \phi(t), \quad t \in [-r, 0], \\ x(t) &= e^{At}\phi(0) + \int_0^t e^{A(t-s)}[Bx(s-r) + f(s)]ds, \quad t \geq 0. \end{aligned}$$

Затим се методом „корак по корак” долази до функције  $x : [-r, +\infty) \rightarrow \mathbb{R}^n$ . Наиме, на интервалу  $0 \leq t \leq r$ , функција  $x$  је јединствено дата са

$$x(t) = e^{At}\phi(0) + \int_0^t e^{A(t-s)}[B\phi(s-r) + f(s)]ds.$$

Када знамо  $x$  на интервалу  $[0, r]$ , можемо да одредимо  $x$  на интервалу  $[r, 2r]$ , итд. Овако добијена функција  $x$  задовољава једначину и јединствена је.

Наведимо сада теореме за егзистенцију и јединственост решења  $RFDE$ , без доказа. Докази ових теорема могу се видети у [1].

**Теорема 1.1 (Егзистенција)** *Нека је  $\Omega$  отворен подскуп од  $\mathbb{R} \times C$  и  $f \in C(\Omega, \mathbb{R}^n)$ . Ако је  $(\sigma, \phi) \in \Omega$ , онда постоји решење једначине (2) које пролази кроз  $(\sigma, \phi)$ .*

**Теорема 1.2 (Јединственост)** *Нека је  $\Omega$  отворен подскуп од  $\mathbb{R} \times C$ ,  $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}^n$  је непрекидна и  $f(t, \phi)$  је Липшицова у односу на  $\phi$  на сваком компакту из  $\Omega$ . Ако је  $(\sigma, \phi) \in \Omega$ , онда постоји јединствено решење једначине (2) које пролази кроз  $(\sigma, \phi)$ .*

У вези са фазним простором код  $RFDE$ , посматрајмо једначину

$$\dot{x}(t) = -x(t - \frac{\pi}{2}),$$

која има јединствено решење кроз сваку тачку  $(t_0, \phi) \in \mathbb{R} \times C$  али су њена решења и  $x(t) = \sin t$ ,  $x(t) = \cos t$ . Ако ова решења представимо у равни  $(x, t)$  имаће бесконачно много пресека на било ком интервалу  $[t_0, +\infty)$ , а нису идентична. Како је ова једначина аутономна природно је посматрати орбите решења, а не трајекторије, односно траг решења у

фазном простору  $X$  а не граф решења у  $\mathbb{R} \times X$ . Нека је фазни простор у овом примеру скуп  $\mathbb{R}$ . Орбита решења је  $\cup_{t \geq 0} x(0, \phi)(t)$ , па се орбите решења  $x(t) = \sin t$  и  $x(t) = \cos t$  поклапају из разлога јер је  $\sin(t + \frac{\pi}{2}) = \cos t$ . Појављује се други проблем, а то је да је орбита решења  $x = 0$  садржана у орбити решења  $\cos t$ . Зато ако за фазни простор узмемо  $C = C([-\frac{\pi}{2}, 0], \mathbb{R})$  орбита решења  $\sin t$  била би

$$\Gamma = \{\psi \in C : \psi(\theta) = \sin(t + \theta), -\frac{\pi}{2} \leq \theta \leq 0 \text{ за } t \in [0, +\infty)\}.$$

Видимо да је скуп  $\Gamma$  (скуп тачака у простору  $C$ ) такође орбита решења  $\cos t$ . Штавише, било које решење једначине које припада  $\Gamma$  мора бити неко фазно померање решења  $\sin t$ .

Овај пример указује на то да као фазни простор диференцијалних једначина са кашњењем треба посматрати простор  $C$  непрекидних функција.

Претпоставимо да једначина (2) задовољава услове за егзистенцију и јединственост решења. За било коју тачку  $(\sigma, \phi) \in \Omega$  уведемо скуп  $\Omega_\sigma \stackrel{\text{def}}{=} \{\phi \in C : (\sigma, \phi) \in \Omega\}$ . Пресликавање  $T(t, \sigma) : \Omega_\sigma \rightarrow C$  дефинисано са  $T(t, \sigma)\phi = x_t(\sigma, \phi)$ , зваћемо *пресликавање решења RFDE* (2). Код аутономних система оно је дефинисано са  $T(t)\phi = x_t(\phi)$ .

## 1.2 Динамички системи

Пре него што уведемо појмове непрекидног и дискретног динамичког система, дефинисаћемо процес на Банаховом простору  $X$ .

**Дефиниција.** Нека је  $X$  Банахов простор,  $\mathbb{R}^+ \stackrel{\text{def}}{=} [0, +\infty)$ , нека је  $u : \mathbb{R} \times X \times \mathbb{R}^+ \rightarrow X$  дато пресликавање и нека је пресликавање  $U(\sigma, t) : X \rightarrow X$  ( $\sigma \in \mathbb{R}, t \in \mathbb{R}^+$ ) дефинисано са  $U(\sigma, t)x = u(\sigma, x, t)$ . За пресликавање  $u$  каже се да је процес на  $X$  ако задовољава следеће услове:

- 1°  $u$  је непрекидно;
- 2°  $U(\sigma, 0) = I$ , где је  $I$  идентитичко пресликавање;
- 3°  $U(\sigma + s, t)U(\sigma, s) = U(\sigma, s + t)$ .

Процес  $u$  је  $\omega$ -периодичан ако постоји  $\omega > 0$  такво да је  $U(\sigma + \omega, t) = U(\sigma, t)$  за све  $\sigma \in \mathbb{R}, t \in \mathbb{R}^+$ .

За процес  $u$  се каже да је *аутономни процес* или *непрекидан динамички систем* ако  $U(\sigma, t)$  не зависи од  $\sigma$ , односно ако фамилија трансформација  $T(t) \stackrel{\text{def}}{=} U(0, t)$  ( $t \geq 0$ ) задовољава услове:

1° функција  $T(t)x$  је непрекидна на простору  $\mathbb{R}^+ \times X$ ,

2°  $T(0) = I$ ,

3°  $T(t + \tau) = T(t)T(\tau)$ .

Ако је  $S : X \rightarrow X$  непрекидно пресликавање, онда се фамилија итерација  $\{S^k, k \geq 0\}$  зове *дискретан динамички систем*.

Претпоставимо да функција  $f$  у једначини (2) задовољава услове за егзистенцију, јединственост и непрекидност решења  $x(\sigma, \phi)$  кроз  $(\sigma, \phi)$ . Ако дефинишемо  $u(\sigma, \phi, \tau) \stackrel{def}{=} x_{\sigma+\tau}(\sigma, \phi)$  за  $(\sigma, \phi, \tau) \in \mathbb{R} \times C \times \mathbb{R}^+$  онда је  $u$  процес на  $C$ . Одговарајуће пресликавање  $U$  је дато са  $U(\sigma, \tau) = T(\sigma + \tau, \sigma)$ , где је  $T(t, \sigma)$  пресликавање решења *RFDE* (2). Процес дефинисан на овај начин зовемо *процес генерисан са RFDE (2)*. Дакле, процес дефинисан аутономном *RFDE* (2) је аутономни процес или непрекидан динамички систем.

**Дефиниција.** Нека је  $u$  процес на  $X$ . Трајекторија  $\tau^+(\sigma, x)$  кроз  $(\sigma, x) \in \mathbb{R} \times X$  је скуп у  $\mathbb{R} \times X$  дефинисан са

$$\tau^+(\sigma, x) = \{(\sigma + t, U(\sigma, t)x) : t \in \mathbb{R}^+\}.$$

Орбита  $\gamma^+(\sigma, x)$  кроз  $(\sigma, x)$  је скуп у  $X$  дефинисан са

$$\gamma^+(\sigma, x) = \{U(\sigma, t)x : t \in \mathbb{R}^+\}.$$

Специјално ако је  $u$  динамички систем, онда трајекторија  $\tau^+(\sigma + s, x)$  јесте translација за  $s$  трајекторије  $\tau^+(\sigma, x)$  за свако  $s \in \mathbb{R}$ . Такође, за свако  $\sigma \in \mathbb{R}$  орбите  $\gamma^+(\sigma, x)$  и  $\gamma^+(0, x)$  су једнаке и тада орбиту означавамо само са  $\gamma^+(x)$ .

Тачка  $c \in X$  је *еквилибријум* или *критична тачка* процеса  $u$  ако постоји  $\sigma \in \mathbb{R}$  тако да је  $\gamma^+(\sigma, c) = \{c\}$ , односно  $U(\sigma, t)c = c$  за свако  $t \in \mathbb{R}^+$ .

Ако постоје  $\sigma \in \mathbb{R}$ ,  $p > 0$ ,  $x \in X$  тако да је  $U(\sigma, t + p)x = U(\sigma, t)x$  за све  $t \in \mathbb{R}^+$  онда кажемо да је трајекторија  $\tau^+(\sigma, x)$  *p-периодична*. За непрекидне динамичке системе важи да је трајекторија *p-периодична* ако и само ако је одговарајућа орбита затворена крива.

Ако је  $\{T(t), t \geq 0\}$  динамички систем на  $X$ , за скуп  $Q \subseteq X$  рећи ћемо да је *инваријантан* скуп у односу на овај динамички систем ако је  $T(t)Q = Q$  за  $t \geq 0$ . Ако је  $\{T^k : k \geq 0\}$  дискретан динамички систем на  $X$ , за скуп  $Q \subseteq X$  рећи ћемо да је *инваријантан* у односу на овај динамички систем ако је  $TQ = Q$ .



Кажемо да скуп  $K \subset X$  *привлачи* или *атракује* скуп  $H \subset X$  ако за произвољно  $\epsilon > 0$  постоји  $t_0(H, \epsilon)$  такво да је  $T(t)H \subset \mathcal{B}(K, \epsilon)$  за  $t \geq t_0$ . Скуп  $K$  је *глобални атрактор* ако је инваријантан и атракује све ограничене подскупове од  $X$ .

### 1.3 Теорија стабилности

Нека је  $f : \mathbb{R} \times C \rightarrow \mathbb{R}^n$  непрекидна и задовољава додатне услове ([1]) тако да је решење једначине

$$\dot{x}(t) = f(t, x_t) \quad (3)$$

$x(\sigma, \phi)(t)$  кроз  $(\sigma, \phi)$ ,  $\sigma \in \mathbb{R}$ ,  $\phi \in \mathbb{R}^n$ , непрекидно. Претпоставимо још да је  $f(t, 0) = 0$  за свако  $t \in \mathbb{R}$ , односно да је  $x = 0$  решење система (3).

**Дефиниција.** Решење  $x = 0$  једначине (3) је стабилно ако за свако  $\sigma \in \mathbb{R}$  и свако  $\epsilon > 0$  постоји  $\delta = \delta(\epsilon, \sigma) > 0$  тако да важи

$$|\phi| < \delta \Rightarrow |x_t(\sigma, \phi)| < \epsilon \text{ за } t \geq \sigma.$$

Решење  $x = 0$  једначине (3) је асимптотски стабилно ако је стабилно и постоји  $b_0 = b_0(\sigma) > 0$  тако да  $|\phi| < b_0$  повлачи

$$x_t(\sigma, \phi) \rightarrow 0 \text{ кад } t \rightarrow \infty.$$

Решење  $x = 0$  је униформно стабилно ако  $\delta$  у дефиницији стабилности не зависи од  $\sigma$ . Решење  $x = 0$  је униформно асимптотски стабилно ако је униформно стабилно и ако постоји  $b_0 > 0$  тако да за свако  $\eta > 0$  постоји  $t_0(\eta)$  тако да  $|\phi| < b_0$  повлачи  $|x_t(\sigma, \phi)| < \eta$  за свако  $t \geq \sigma + t_0(\eta)$ .

Ако је  $y(t)$  неко решење једначине (3), онда ћемо рећи да је оно *стабилно* ако је стабилно решење  $z = 0$  једначине

$$\dot{z}(t) = f(t, z_t + y_t) - f(t, z_t).$$

Као што је познато, проблем стабилности решења је најлакше решити ако се сам систем може решити. Како то у већини случајева није могуће, користимо друге методе. Код обичних диференцијалних једначина то су нпр. прва и друга метода Љапунова. Овде сада прво наводимо генерализацију друге методе Љапунова за функционалне диференцијалне једначине са кашњењем.

Нека је  $V : \mathbb{R} \times C \rightarrow \mathbb{R}$  непрекидна функција и нека је  $x(\sigma, \phi)$  решење једначине (3) кроз  $(\sigma, \phi)$ . Дефинишимо функцију

$$\dot{V}(t, \phi) = \limsup_{h \rightarrow 0^+} \frac{1}{h} [V(t+h, x_{t+h}(t, \phi)) - V(t, x_t(t, \phi))].$$

**Теорема 1.3** [1] Нека  $f : \mathbb{R} \times C \rightarrow \mathbb{R}^n$  пресликава  $\mathbb{R} \times$  (ограничен скуп у  $C$ ) у ограничен скуп у  $\mathbb{R}^n$ , и нека су  $u, v, w : \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}^+$  непрекидне функције, при чему је  $u(s) > 0$ ,  $v(s) > 0$  за  $s > 0$ , и  $u(0) = v(0) = 0$ . Ако постоји непрекидна функција  $V : \mathbb{R} \times C \rightarrow \mathbb{R}$  таква да је

$$u(|\phi(0)|) \leq V(t, \phi) \leq v(|\phi|), \quad \dot{V}(t, \phi) \leq -w(|\phi(0)|),$$

онда је решење  $x = 0$  једначине (3) униформно стабилно. Ако  $u(s) \rightarrow \infty$  када  $s \rightarrow \infty$  онда је решење једначине (3) униформно ограничено. Ако је  $w(s) > 0$  за  $s > 0$ , онда је решење  $x = 0$  униформно асимптотски стабилно.

Иста теорема за аутономне системе гласи:

**Теорема 1.4** [1], [2] Нека је  $V : C \rightarrow \mathbb{R}$  непрекидна и нека постоје ненегативне функције  $a(s)$  и  $b(s)$  такве да  $a(s) \rightarrow \infty$  када  $s \rightarrow \infty$  и

$$a(|\phi(0)|) \leq V(\phi), \quad \dot{V} \leq -b(|\phi(0)|).$$

Тада је решење  $x = 0$  једначине  $\dot{x} = f(x_t)$  стабилно и свако решење је ограничено. Ако је још  $b(s) > 0$ , онда свако решење конвергира ка нули када  $t \rightarrow \infty$ .

Приметимо да услов  $a(s) \rightarrow \infty$  обезбеђује и ограниченост решења.

Напоменимо још да важи генерализација и теореме Љапунова о нестабилности, која се за  $RFDE$  може наћи у [1], а специјално за једначине облика

$$\begin{aligned} \dot{x}_i = & f_i(x_1(t), \dots, x_n(t), x_1(t - \tau_1(t)), \dots, x_1(t - \tau_m(t)), \\ & \dots, x_n(t - \tau_1(t)), \dots, x_n(t - \tau_m(t))), \quad i = 1, 2, \dots, n, \end{aligned}$$

и у [2].

Примена теореме 1.4 на испитивање стабилности решења система диференцијалних једначина са кашњењем може се видети нпр. у [5].

Као и у случају обичних диференцијалних једначина, погодним избором функције Љапунова и применом теореме Љапунова о стабилности, односно нестабилности, могу се доказати тврђења везана за хиперболичке тачке нелинеарних и одговарајућих линеарних система. Како у овом раду пажњу концентришемо само на аутономне  $RFDE$ , јер нам је циљ анализа динамичких система генерисаних са  $RFDE$ , у наредном одељку разматрамо линеарне аутономне једначине.

## 1.4 Линеарне аутономне једначине

Линеарна аутономна *RFDE* има форму

$$\dot{x}(t) = Lx_t, \quad (4)$$

где је  $L$  непрекидно линеарно пресликавање из  $C$  у  $\mathbb{R}^n$ , а  $x_t$  је дефинисано са (1).

Нека је  $\phi$  задата функција и  $x(\phi)$  јединствено решење једначине (4) за почетну функцију  $\phi$  у нули. Тада, као и раније, дефинишемо оператор решења (у теорији динамичких система ово пресликавање се назива *ток*)  $T(t) : C \rightarrow C$  помоћу једнакости

$$T(t)\phi = x_t(\phi).$$

Овај оператор је комплетно непрекидан, тј. пресликава ограничене у релативно компактне скупе. Оператору  $T(t)$  придружимо *инфинитезимални генератор*  $A : D(A) \rightarrow C$  дефинисан са

$$A\phi = \lim_{t \rightarrow 0} \frac{1}{t} [T(t)\phi - \phi], \quad \phi \in D(A).$$

При томе је

$$D(A) = \left\{ \phi \in C : \frac{d\phi}{d\theta} \in C, \frac{d\phi}{d\theta}(0) = L\phi \right\}, \text{ и } A\phi = \frac{d\phi}{d\theta}.$$

Са  $\rho(A)$  означимо *резолвентни скуп* оператора  $A$ , односно скуп свих тачака  $\lambda$  у комплексној равни за које оператор  $\lambda I - A$  има ограничен инверз са доменом који је свуда густ у  $C$ . Овај инверз означавамо са  $R_\lambda(A)$  и зовемо га *резолвентни оператор* оператора  $A$ . Комплемент од  $\rho(A)$  у комплексној равни назива се спектром оператора  $A$ , у ознаци  $\sigma(A)$ . У општем случају, као што је познато, спектар оператора може садржати три врсте тачака: *пунктуални спектар*  $\sigma_p(A)$  ( $\lambda$  за које  $R_\lambda(A)$  не постоји), *непрекидни спектар*  $\sigma_c(A)$  ( $\lambda$  за које је  $R_\lambda(A)$  неограничено) и *резидуални спектар*  $\sigma_r(A)$  (за које домен  $R_\lambda(A)$  није свуда густ).

За свако  $\lambda \in \sigma_p(A)$  са  $M_\lambda(A)$  ћемо означити *генерализани сопствени простор* који одговара  $\lambda$ , односно најмањи подпростор од  $C$  који је генерисан елементима векторског простора  $\text{Ker}((\lambda I - A)^k)$ ,  $k = 1, 2, \dots$ . Димензију простора  $M_\lambda(A)$  зовемо *алгебарска вишеструкост* од  $\lambda$ . Елементе  $\lambda \in \sigma_p(A)$  зовемо *сопствене вредности* оператора  $A$ . Изоловане тачке пунктуалног спектра са коначнодимензионалним генерализаним сопственим просторима зовемо *сопствене вредности коначног типа* или *нормалне сопствене вредности*.

Важи следеће тврђење:

**Лема.** Ако је  $A$  оператор дефинисан једначином (4), онда је  $\sigma(A) = \sigma_p(A)$  и  $\lambda$  припада  $\sigma(A)$  ако и само ако  $\lambda$  задовољава карактеристичну једначину

$$\det \Delta(\lambda) = 0,$$

где је  $\Delta(\lambda) = \lambda I - L(e^\lambda I)$ . За било које  $\lambda \in \sigma(A)$ , генерализовани сопствени простор  $M_\lambda(A)$  је коначнодимензионалан и постоји природан број  $k$  такав да је  $M_\lambda(A) = \text{Ker}((\lambda I - A)^k)$  и важи

$$C = \text{Ker}((\lambda I - A)^k) \oplus R((\lambda I - A)^k).$$

Напоменимо овде још да се може доказати да за произвољан реалан број  $\beta$  постоји само коначно много  $\lambda \in \sigma(A)$  таквих да је  $\text{Re} \lambda > \beta$ .

Сада знамо да је сопствени простор  $M_\lambda(A)$  коначнодимензионалан за свако  $\lambda \in \sigma(A)$ . Нека је његова димензија  $d$  и нека је  $\{\phi_1^\lambda, \dots, \phi_d^\lambda\}$  његова база. Како је  $AM_\lambda(A) \subseteq M_\lambda(A)$ , постоји константна  $d \times d$  матрица  $B_\lambda$  таква да је

$$A\Phi_\lambda = \Phi_\lambda B_\lambda,$$

где је  $\Phi_\lambda = (\phi_1^\lambda, \dots, \phi_d^\lambda)$ . Даље је из дефиниције оператора  $A$

$$\Phi_\lambda(\theta) = \Phi_\lambda(0)e^{B_\lambda \theta}, \quad -r \leq \theta \leq 0.$$

Такође се још може показати да је  $T(t)\Phi_\lambda = \Phi_\lambda e^{B_\lambda t}$ , односно важи да је

$$[T(t)\Phi_\lambda](\theta) = \Phi_\lambda(0)e^{B_\lambda(t+\theta)}, \quad -r \leq \theta \leq 0.$$

Простор  $R((\lambda I - A)^k)$  је такође инваријантан у односу на  $T(t)$ .

**Теорема 1.5** Нека је  $\Lambda$  коначан скуп  $\{\lambda_1, \dots, \lambda_p\}$  сопствених вредности једначине (4) и нека је  $\Phi_\Lambda = \{\Phi_{\lambda_1}, \dots, \Phi_{\lambda_p}\}$ ,  $B_\Lambda = \text{diag}(B_{\lambda_1}, \dots, B_{\lambda_p})$ , где је  $\Phi_{\lambda_j}$  база простора  $M_{\lambda_j}(A)$  и  $B_{\lambda_j}$  је матрица дефинисана са  $A\Phi_{\lambda_j} = \Phi_{\lambda_j}B_{\lambda_j}$ ,  $j = 1, 2, \dots, p$ . Тада је  $\lambda_j$  једина сопствена вредност од  $B_{\lambda_j}$  и за било који вектор  $a$  је решење  $T(t)\Phi_\Lambda a$  са почетним условом  $\Phi_\Lambda a$  у  $t = 0$  дефинисано на  $(-\infty, \infty)$  са

$$\begin{aligned} T(t) &= \Phi_\Lambda e^{B_\Lambda t} a, \\ \Phi_\Lambda(\theta) &= \Phi_\Lambda(0)e^{B_\Lambda \theta}, \quad -r \leq \theta \leq 0. \end{aligned}$$

Осим тога, постоји подпростор  $Q_\Lambda \subset C$  такав да је  $T(t)Q_\Lambda \subseteq Q_\Lambda$  за свако  $t \geq 0$  и

$$C = P_\Lambda \oplus Q_\Lambda,$$

где је  $P_\Lambda = \{\phi \in C \mid \phi = \Phi_\Lambda a, \text{ за неки вектор } a\}$ .

Закључујемо да се једначина (4) на генерализаном сопственом простору понаша аналогно обичној диференцијаланој једначини. Декомпозиција простора  $C$  на инваријантне подпросторе игра исту улогу као Жорданова канонска форма код обичних диференцијалних једначина. Као што знамо из теорије обичних диференцијалних једначина, то је веома значајно у проучавању једначина које су блиске линеарним.

## 1.5 Понашање решења у околини еквилибријума

Локална анализа стабилности нам даје понашање решења једначина у околини њених еквилибријума (фиксних тачака). Као и код обичних диференцијалних једначина покажимо егзистенцију стабилне, нестабилне, центар-стабилне и центар-нестабилне многострукости.

### 1.5.1 Хиперболички еквилибријуми

Нека је  $\Omega$  околина нуле, тј. нула-функције у простору  $C$  и нека је  $C_b^p(\Omega, \mathbb{R}^n) \subset C^p(\Omega, \mathbb{R}^n)$  потпростор функција које пресликавају  $\Omega$  у  $\mathbb{R}^n$  и имају ограничене непрекидне све изводе до  $p$ -тог реда закључно. Простор  $C_b^p(\Omega, \mathbb{R}^n)$  је Банахов у односу на норму  $|\cdot|_p$  (супремум норма по свим изводима до  $p$ -тог реда закључно). Нека је  $F \in C_b^1(\Omega, \mathbb{R}^n)$ . Размотримо једначину

$$\dot{x}(t) = F(x_t). \quad (5)$$

Ако је  $F(0) = 0$ , онда је  $x = 0$  еквилибријум те једначине и линеаризација у околини тачке 0 има облик

$$\dot{x}(t) = Lx_t, \quad (6)$$

где је  $L \in \mathcal{L}(C, \mathbb{R}^n)$ ,  $L\psi = DF(0)\psi$ .

Рећи ћемо да решење  $x = 0$  јесте *хиперболички еквилибријум* једначине (5) ако сви корени карактеристичне једначине

$$\det \Delta(\lambda) = 0, \quad \Delta(\lambda) = \lambda I - L(e^\lambda I),$$

имају реалне делове различите од нуле.

Ако је  $x = 0$  хиперболички еквилибријум једначине (5) и  $\Lambda$  скуп свих сопствених вредности са позитивним реалним делом (њих је коначно много, као што је речено у напмени после леме), онда се на основу теореме 1.5 може извршити декомпозиција простора  $C$  генерализаним скупом  $\Lambda$

$$C = U \oplus S,$$

где је  $U = P_\Lambda$ ,  $S = Q_\Lambda$ . Потпростор  $U$  зовемо *нестабилан потпростор* простора  $C$  и он је увек коначнодимензионалан, а потпростор  $S$  зовемо *стабилан потпростор*, чиме су дефинисани оператори пројекција  $\pi_U : C \rightarrow U$ ,  $\pi_U U = U$ , и  $\pi_S : C \rightarrow S$ ,  $\pi_S S = S$ ,  $\pi_S = I - \pi_U$ . Свака функција  $\phi \in C$  може се записати као  $\phi = \phi^U + \phi^S$ , где је  $\phi^U \in U$  и  $\phi^S \in S$ .

Скуп  $U$  је скуп свих почетних вредности (функција) за које решења једначине (6) постоје и остају ограничена за  $t \leq 0$ ; та решења експоненцијално теже ка нули кад  $t \rightarrow -\infty$ . Скуп  $S$  је скуп свих почетних вредности за које решења једначине (6) постоје и остају ограничена за  $t \geq 0$ , и још та решења експоненцијално теже ка нули кад  $t \rightarrow \infty$ .

Коришћењем теореме 1.4, односно генерализацијом теорема Љапунова о стабилности и нестабилности, могу се доказати следећа тврђења.

**Теорема 1.6** *Ако су реални делови карактеристичне једначине линеарног система (6) негативни, онда је решење  $x = 0$  једначине (5) асимптотски стабилно.*

**Теорема 1.7** *Ако међу коренима карактеристичне једначине линеарног система (6) има бар један са позитивним реалним делом, онда је решење  $x = 0$  једначине (5) нестабилно.*

Поставља се питање да ли решења једначина (6) и (5) имају исто квалитативно понашање у околини хиперболичког еквилибијума. У теорији динамичких система „исто квалитативно понашање” дефинише се тиме да постоји хомеоморфизам који чува параметризацију по времену и пресликава орбите у околини хиперболичке фиксне тачке нелинеарне једначине у орбите у околини исте фиксне тачке одговарајуће линеарне једначине. О томе говори Хартман-Гробманова теорема ([10], [11]). Када су у питању *RFDE* оваква дефиниција не може бити на снази. Ипак нека важна својства орбита могу бити сачувана. Тако, може се доказати да је скуп почетних вредности оних решења једначине (5) која постоје и остају у  $\delta$ -околини решења  $x = 0$  за  $t \leq 0$  јеста дифеоморфан некој околини нуле у простору  $U$ , и ова решења теже ка нули кад  $t \rightarrow -\infty$ . Исти резултат се може доказати за  $t \geq 0$  и  $S$ .

Нека је  $x(t, \phi)$  решење једначине (5) са почетном вредношћу  $\phi$  за  $t = 0$ . Дефинишемо *стабилан скуп* и *нестабилан скуп* фиксне тачке  $x = 0$  помоћу

$$W^s(0) \stackrel{def}{=} \{ \phi \in C : x_t(\phi) \rightarrow 0 \text{ кад } t \rightarrow \infty \}$$

$$W^u(0) \stackrel{def}{=} \{ \phi \in C : x_t(\phi) \rightarrow 0 \text{ кад } t \rightarrow -\infty \}.$$

За дату околину  $V$  еквилибријума  $x = 0$ , можемо дефинисати и *локално стабилан* и *локално нестабилан* скуп са

$$\begin{aligned} W_{loc}^s(0) &\stackrel{def}{=} W^s(0, V) = \{\phi \in W^s(0) : x_t(\phi) \in V \text{ кад } t \geq 0\}, \\ W_{loc}^u(0) &\stackrel{def}{=} W^u(0, V) = \{\phi \in W^u(0) : x_t(\phi) \in V \text{ кад } t \leq 0\}. \end{aligned}$$

Рећи ћемо да  $W^u(0, V)$  јесте  $C^k$ -график над  $\pi_U C$  ако постоје околина  $V_1 \subset \pi_U C$  тачке  $x = 0$  и  $C^k$ -функција  $g : V_1 \rightarrow C$  такви да је

$$W^u(0, V) = \{\psi \in C : \psi = g(\phi), \phi \in V_1\}.$$

За скуп  $W^u(0, V)$  кажемо да је *тангентан* на  $\pi_U C$  у  $0$  ако је  $|\pi_S \psi|/|\pi_U \psi| \rightarrow 0$  кад  $\psi \rightarrow 0$  у простору  $W^u(0, V)$ . Сличне дефиниције важе за  $W^s(0, V)$ .

**Теорема 1.8** *Ако је  $x = 0$  хиперболички еквилибријум једначине (5) и  $F \in C_b^p(\Omega, \mathbb{R}^n)$ , онда постоји околина  $V$  тачке  $0 \in C$  таква да  $W^u(0, V)$  (односно  $W^s(0, V)$ ) јесте  $C^k$ -график над  $\pi_U C$  (односно над  $\pi_S C$ ) који је тангентан на  $\pi_U C$  (односно на  $\pi_S C$ ) у тачки  $x = 0$ .*

Теорема 1.8 описује локалну структуру (у околини тачке  $x = 0$ ) глобално стабилног, односно нестабилног скупа за еквилибријум  $x = 0$ ; ти скупови локално јесу  $C^k$ -многострукости.

Важно је напоменути да у случају једначине са параметром

$$\dot{x}(t) = \tilde{F}(x_t, \lambda),$$

где је  $\lambda$  параметар који припада неком Банаховом простору и  $\tilde{F}(\phi, 0) = F(\phi)$ , важе сва тврђења из овог одељка ако је  $|\lambda|$  довољно мали број.

### 1.5.2 Нехиперболички еквилибријум

Ако је  $x = 0$  нехиперболички еквилибријум једначине (5), онда се може извршити декомпозиција простора  $C$ ,

$$C = U \oplus N \oplus S,$$

где је  $U$  коначнодимензионалан линеал над генералисаним сопственим просторима који одговарају коренима карактеристичне једначине са позитивним реалним делом,  $N$  је коначнодимензионалан линеал над генералисаним сопственим просторима који одговарају коренима карактеристичне једначине са реалним делом једнаким нули. Ова декомпозиција дефинише три оператора пројекције  $\pi_U : C \rightarrow U, \pi_U U = U, \pi_N : C \rightarrow N, \pi_N N = N, \pi_S : C \rightarrow S, \pi_S S = S, \pi_U + \pi_N + \pi_S = I$ .

Као и у претходном одељку,  $U$  је скуп свих почетних вредности (функција) за које решења једначине (6) постоје и експоненцијално теже 0 кад  $t \rightarrow -\infty$ . Скуп  $S$  је скуп свих почетних вредности за које решења једначине (6) постоје и експоненцијално теже 0 кад  $t \rightarrow \infty$ . Скуп  $N$  се може описати као скуп свих почетних вредности за које решења једначине (6) постоје за свако  $t \in \mathbb{R}$  и удаљавају се или приближавају 0 мањом брзином од експоненцијалне.

**Дефиниција.** За дату околину  $V$  тачке  $0 \in C$ , локално јако стабилан скуп (или многострукост)  $W_{loc}^{ss}(0) \stackrel{def}{=} W^{ss}(0, V)$  еквилибријума  $x = 0$ , јесте скуп свих  $\phi \in C$  таквих да решење  $x_t(\phi) \in V$  за  $t \geq 0$  и експоненцијално тежи нули кад  $t \rightarrow +\infty$ .

Аналогно дефинишемо локално јако нестабилан скуп (или многострукост)  $W_{loc}^{su}(0) = W^{su}(0, V)$ .

**Дефиниција.** За дату околину  $V$  тачке  $0 \in C$ , локална центар многострукост  $W_{loc}^c(0) \stackrel{def}{=} W^c(0, V)$  еквилибријума  $x = 0$  једначине (5) јесте  $C^1$ -подмногострукост која је график над  $N \cap V$  у  $C$ , која је тангентна на  $N$  у 0 и локално инваријантна у односу на ток дефинисан једначином (5). Другим речима,

$$W_{loc}^c(0) \cap V = \{\psi \in C : \psi = \phi + h(\phi), \phi \in N \cap V\}$$

где  $h : N \rightarrow U \oplus S$  јесте  $C^1$  пресликавање, такво да је  $h(0) = 0$  и  $D_\phi h(0) = 0$ .

**Дефиниција.** За дату околину  $V$  тачке  $0 \in C$ , локална центар-стабилна многострукост  $W_{loc}^{cs}(0)$  еквилибријума  $x = 0$  једначине (5) јесте скуп у  $C$  такав да је  $W_{loc}^c(0) \cap V$   $C^1$  подмногострукост која је график над  $(N \oplus S) \cap V$  у  $C$ , која је тангентна на  $N \oplus S$  у 0 и локално инваријантна у односу на ток. Другим речима,

$$W_{loc}^{cs}(0) \cap V = \{\psi \in C : \psi = \phi + h(\phi), \phi \in (N \oplus S) \cap V\}$$

где  $h : N \oplus S \rightarrow U$  јесте  $C^1$  пресликавање, такво да је  $h(0) = 0$  и  $D_\phi h(0) = 0$ .

Аналогно дефинишемо локалну центар-нестабилну многострукост  $W_{loc}^{cu}(0)$  еквилибријума  $x = 0$  једначине (5).

Егзистенцију претходно дефинисаних многострукости обезбеђује следећа теорема.



**Теорема 1.9** *Ако је функција  $F$  у једначини (5) из класе  $C^k$ , онда постоји околина  $V$  тачке  $0 \in C$  таква да постоје скупови  $W_{loc}^{ss}(0)$ ,  $W_{loc}^{su}(0)$ ,  $W_{loc}^c(0)$ ,  $W_{loc}^{cu}(0)$  и  $W_{loc}^{cs}(0)$ , и они су  $C^k$ -подмногострукости од  $C$ . Многострукости  $W_{loc}^{ss}(0)$  и  $W_{loc}^{su}(0)$  су јединствено одређене, док  $W_{loc}^c(0)$ ,  $W_{loc}^{cu}(0)$  и  $W_{loc}^{cs}(0)$  то нису.*

Напоменимо да се верзија ове теореме може доказати и за једначине са параметром.

У претходном одељку смо дали одговор на питање о стабилности хиперболичке фиксне тачке за линеарне и нелинерне једначине (теореме 1.6, 1.7). Стабилност нехиперболичке фиксне тачке линеарне једначине је такође позната на основу свега што смо навели о декомпозицији простора  $C$ . Остаје проблем испитивања стабилности нехиперболичке фиксне тачке нелинеарне једначине.

Претпоставимо да је  $U = \emptyset$ . Тада све орбите у некој околини  $V$  тачке  $0 \in C$  морају припадати  $W_{loc}^{cs}(0)$ . Нека је  $d_c$  димензија простора  $N$ ; означимо са  $\Phi_c$  његову базу. Знамо да је  $T(t)\Phi_c = \Phi_c e^{B_c t}$ , где је  $B_c$  матрица чије сопствене вредности имају реалне делова нула. Може се доказати да је

$$W_{loc}^c(0) = \{\phi \in N \oplus S : \phi = \Phi_c y + h_c(y), h_c : \mathbb{R}^{d_c} \rightarrow S, |y| \leq \eta\},$$

за  $\eta$  довољно мало (ово је део доказа теореме 1.9 у [1]). Ток на  $W_{loc}^c(0)$  је одређен решењима обичне диференцијалне једначине (ordinary differential equation, ODE)

$$\dot{y} = B_c y + \tilde{f}(\Phi_c y + h_c(y)), \quad y \in \mathbb{R}^{d_c}. \quad (7)$$

Функција  $\tilde{f}$  се може одредити на основу полазне једначине (погледати нпр. [13], [14], [15]).

Тада важи следеће тврђење.

**Теорема 1.10** [12] *Претпоставимо да је решење  $y = 0$  једначине (7) стабилно (асимптотски стабилно, нестабилно). Тада је тривијално решење једначине (5) такође стабилно (асимптотски стабилно, нестабилно).*

Овај метод испитивања стабилности нехиперболичке фиксне тачке нелинеарног система назива се **метод центар многострукости** (за обичне диференцијалне једначине погледати [16]). Овим методом уместо да анализирамо ток бесконачно димензионалног динамичког система, проблем сводимо на испитивање рестрикције система на центар многострукост, односно на анализу тока обичне диференцијалне једначине.

Анализа обичних диференцијалних једначина је доста поједностављена применом **метода нормалних форми**. Овде ћемо у кратким цртама објаснити и овај метод. Нека је

$$\dot{x} = X(x), \quad x \in \mathbb{R}^n, \quad (8)$$

обична диференцијална једначина, где је  $X : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  функција из класе  $C^r$  која задовољава  $X(0) = 0$ . Применом Тејлоровог развоја функције  $X$  у околини тачке  $x = 0$  добијамо

$$\dot{x} = Ax + F_2(x) + F_3(x) + \dots + F_{r-1}(x) + O(|x|^r),$$

где  $F_i(x)$  ( $i = 2, \dots, r-1$ ) представљају чланове  $i$ -тог степена: ако са  $H^i$  означимо векторски простор монома облика  $x_1^{m_1} x_2^{m_2} \dots x_n^{m_n}$ ,  $\sum_{j=1}^n m_j = i$ , онда је  $F_i(x) \in H^i$ . Јасно,  $A = DX(0)$ . Уведимо трансформацију

$$x = y + h_2(y),$$

где је  $h_2(y)$  хомогени полином другог степена по  $y$ . Замењујући у (8), добијамо:

$$\begin{aligned} \dot{x} = (id + Dh_2(y))\dot{y} &= Ay + Ah_2(y) + F_2(y + h_2(y)) + F_3(y + h_2(y)) \\ &+ \dots + F_{r-1}(y + h_2(y)) + O(|y|^r). \end{aligned} \quad (9)$$

Приметимо да је

$$F_k(y + h_2(y)) = F_k(y) + O(|y|^{k+1}) + \dots + O(|y|^{2k}), \quad 2 \leq k \leq r-1,$$

па је

$$\begin{aligned} (id + Dh_2(y))\dot{y} &= Ay + Ah_2(y) + F_2(y) + \tilde{F}_3(y) \\ &+ \dots + \tilde{F}_{r-1}(y) + O(|y|^r), \end{aligned} \quad (10)$$

где су  $\tilde{F}_k(y)$  ( $k = 3, \dots, r-1$ ) чланови  $k$ -тог степена измењени после увођења трансформације. За довољно мало  $y$  постоји  $(id + Dh_2(y))^{-1}$ , причему је

$$(id + Dh_2(y))^{-1} = id - Dh_2(y) + O(|y|^2).$$

Замењујући последњу једнакост у (10) добијамо да важи

$$\dot{y} = Ay + Ah_2(y) - Dh_2(y)Ay + F_2(y) + \tilde{F}_3(y) + \dots + \tilde{F}_{r-1}(y) + O(|y|^r). \quad (11)$$

Како је  $h_2(y)$  до сада била произвољна полиномна функција, идеално би било да се она може изабрати тако да је

$$Dh_2(y)Ay - Ah_2(y) = F_2(y).$$

Посматрајмо пресликавање  $h_2(y) \rightarrow Dh_2(y)Ay - Ah_2(y)$ . Ради се о познатом линеарном пресликавању  $L_A : H^2 \rightarrow H^2$ ,

$$L_A(h_2(y)) \stackrel{def}{=} Dh_2(y)Ay - Ah_2(y);$$

функција на десној страни зове се Пуасонова или Лијева заграда векторских поља  $Ay$  и  $h_2(y)$ . Из линеарне алгебре је познато да се  $H^2$  може представити на следећи начин

$$H^2 = L_A(H^2) \oplus G^2,$$

за неки векторски простор  $G \subset H^2$ . Ако је  $L_A(H^2) = H^2$ , онда се може наћи тражена функција  $h_2(y)$  тако да се у (11) елиминишу сви чланови степена два. У општем случају се то не може урадити, али се може направити такав избор функције  $h_2(y)$  да преостали чланови степена 2 буду у  $G^2$ ,  $F_2^o(y) \in G^2$ . Тако би једначина (11) била поједностављена,

$$\dot{y} = Ay + F_2^o(y) + \tilde{F}_3(y) + \dots + \tilde{F}_{r-1}(y) + O(|y|^r).$$

Овај поступак се сада може наставити на чланове степена 3, трансформацијом  $y \rightarrow y + h_3(y)$ , и тако даље, па важи следећа теорема.

**Теорема 1.11** [9], [10] Нека је векторско поље  $X : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$  из класе  $C^r$  и нека је  $X(0) = 0$ . Тада постоји коначан низ аналитичких трансформација координата којим се диференцијална једначина  $\dot{x} = X(x)$  може свести на једначину облика

$$\dot{y} = Ay + F_2^o(y) + F_3^o(y) + \dots + F_{r-1}^o(y) + O(|y|^r), \quad (12)$$

где је  $A = DX(0)$  и  $F_k^o(y) \in G^k$ ;  $G^k$  је комплемент подпростора  $L_A(H^k)$ .

Векторско поље на десној страни (12) зове се *нормална форма* поља  $X$ .

Описани метод може се применити и на једначине са параметром.

Код диференцијалних једначина са кашњењем метод нормалних форми користи се у комбинацији са методом центар многострукости, односно примењује се на *ODE* која дефинише рестрикцију тока у бесконачно димензионалном фазном простору на центар многострукост (погледати нпр. [17]). Поменимо још да се нормалне форме за *RFDE*, уз одређено проширење фазног простора, могу израчунати директно, без претходног одређивања центар многострукости ([18],[19]).

## 1.6 Хопфова теорема

У овом одељку разматрамо специјални случај нехиперболичког еквилибријума диференцијалне једначине са кашњењем која садржи параметар.

Посматрајмо једначину облика

$$\dot{x}(t) = F(\alpha, x_t), \quad (13)$$

где функција  $F = F(\alpha, \phi)$  има непрекидне прве и друге изводе по променљивим  $\alpha$  и  $\phi$ , за  $\alpha \in \mathbb{R}$  и  $\phi \in C$ . Нека је још  $F(\alpha, 0) = 0$  за свако  $\alpha \in \mathbb{R}$ . Дефинишимо  $L : \mathbb{R} \times C \rightarrow \mathbb{R}^n$  са

$$L(\alpha)\psi = D_\phi F(\alpha, 0)\psi,$$

где је  $D_\phi F(\alpha, 0)$  извод функције  $F$  по  $\phi$  у тачки  $\phi = 0$ . Ако је

$$f(\alpha, \phi) \stackrel{\text{def}}{=} F(\alpha, \phi) - L(\alpha)\phi$$

онда се једначина (13) може написати у облику

$$\dot{x}(t) = L(\alpha)x_t + f(\alpha, x_t). \quad (14)$$

Под наведеним претпоставкама за функцију  $F$  важи да је  $x = 0$  еквилибријум једначине (13), односно (14). Овде разматрамо случај када ово решење задовољава следећи услов.

( $H_1$ ) Карактеристична матрица која одговара линеарном делу једначине (14), тј.

$$\Delta(\alpha, \lambda) = \lambda I - L(\alpha)e^{\lambda \cdot} I$$

јесте  $C^1$  функција у односу на  $\alpha$ , и за неко  $\alpha_0 \in \mathbb{R}$  матрица  $\Delta(\alpha_0, \lambda)$  има две чисто имагинарне просте сопствене вредности  $\lambda_0 = i\nu_0$ ,  $\bar{\lambda}_0 = -i\nu_0$ ,  $\nu_0 > 0$ . Све остале сопствене вредности  $\lambda_j$  матрице  $\Delta(\alpha_0, \lambda)$  задовољавају услов  $\lambda_j \neq m\lambda_0$  за сваки цео број  $m$ .

Следеће тврђење је последица теореме о имплицитној функцији.

**Лема.** *Под претпоставком ( $H_1$ ) постоји  $\delta > 0$  такво да за  $|\alpha - \alpha_0| < \delta$  постоји проста сопствена вредност  $\lambda(\alpha)$  матрице  $\Delta(\alpha, \lambda)$ , при чему функција  $\lambda = \lambda(\alpha)$  припада класи  $C^1$  и важи да је  $\text{Im}\lambda(\alpha) > 0$ ,  $\lambda(\alpha_0) = i\nu_0$ .*

На основу ове леме можемо извршити декомпозицију простора  $C$  тако да је  $C = P_\alpha \oplus Q_\alpha$ , где су потпростори  $P_\alpha$  и  $Q_\alpha$  инваријантни у односу на ток дефинисан линеарном једначином

$$\dot{x}(t) = L(\alpha)x_t. \quad (15)$$

Потпростор  $P_\alpha$  је линеал над  $\{\varphi_1, \varphi_2\}$  где су  $\varphi_1$  и  $\varphi_2$  решења линеарне једначине (15) која одговарају сопственим вредностима  $\lambda(\alpha)$ ,  $\bar{\lambda}(\alpha)$  и образују базу простора  $P_\alpha$ . Тада  $\Phi_\alpha = (\varphi_1, \varphi_2)$  можемо представити у облику

$$\Phi_\alpha(\theta) = \Phi_\alpha(0)e^{B(\alpha)\theta}, \quad \theta \in [-r, 0],$$

где је  $B(\alpha)$  квадратна матрица реда 2 чије су сопствене вредности  $\lambda(\alpha)$  и  $\bar{\lambda}(\alpha)$ . Можемо претпоставити да је

$$B(\alpha) = \nu_0 B_0 + B_1(\alpha),$$

$$B_0 = \begin{bmatrix} 0 & 1 \\ -1 & 0 \end{bmatrix}, \quad B_1(\alpha) = \begin{bmatrix} (\alpha - \alpha_0)\zeta(\alpha) & (\alpha - \alpha_0)\gamma(\alpha) \\ -(\alpha - \alpha_0)\gamma(\alpha) & (\alpha - \alpha_0)\zeta(\alpha) \end{bmatrix}.$$

где су  $\zeta$  и  $\gamma$  непрекидно диференцијабилне на интервалу  $|\alpha - \alpha_0| < \delta$ .

Сада можемо да формулишемо Хопфову теорему.

**Теорема 1.12** *Претпоставимо да  $F(\alpha, \phi)$  има непрекидне прве и друге изводе по  $\alpha$ ,  $\phi$ , нека важи  $(H_1)$  и нека је  $\zeta'(\alpha_0) \neq 0$ . Тада постоји  $\epsilon > 0$ , тако да за свако  $a \in \mathbb{R}$ ,  $|a| < \epsilon$  постоји  $G_a = \{\alpha \in \mathbb{R} : \operatorname{Re}\lambda(\alpha) = a, |\alpha - \alpha_0| < \epsilon\}$  и  $C^1$ -функције  $\omega(\alpha)$  и  $x^*(\alpha)$  на  $G_a$ , такве да  $x^*(\alpha)$  јесте  $\omega(\alpha)$ -периодично решење једначине (13). Још је  $\omega(\alpha_0) = \omega_0 = \frac{2\pi}{\nu_0}$  и  $x^*(\alpha_0) = 0$ .*

Појава издвајања периодичног решења из еквилибријума, описана овом теоремом, зове се Хопфова бифуркација. Сама теорема је доказана у [1].

Полазећи од једначине (14) (уз све претпоставке за  $F$ , односно  $f$ ), одређивањем њеног тока рестрикованог на, у овом случају, двоструку центар многострукост или као што је то урађено у [19], методом нормалних форми долазимо до следећег тврђења. (Овде ћемо ради једноставности, а без умањења општости, претпоставити да је  $\alpha_0 = 0$ .)

**Теорема 1.13** *Претпоставимо да важи  $(H_1)$  и да је  $\zeta(0) = 0$ ,  $\gamma(0) > 0$ ,  $\zeta'(0) \neq 0$ . Тада је рестрикција тока једначине (14), на центар многострукост фиксне тачке  $x = 0$ , представљен у поларним координатама  $(\rho, \xi)$ , дефинисан једначинама*

$$\begin{aligned} \dot{\rho} &= \mu\zeta'(0)\rho + K\rho^3 + O(\alpha^2\rho + |(\rho, \alpha)|^4), \\ \dot{\xi} &= -\gamma + O(|(\rho, \alpha)|), \end{aligned}$$

где се  $K$  израчунава директно из (14).

Осим тога, ако је  $K \neq 0$  (генеричка Хопфова бифуркација), онда периодично решење задовољава једначине

$$\begin{aligned}\rho(t, \alpha) &= \left[ -\frac{\zeta'(0)\alpha}{K} \right]^{\frac{1}{2}} + O(\alpha), \\ \xi(t, \alpha) &= -\gamma t + O(|\alpha|^{\frac{1}{2}}),\end{aligned}$$

при чему важи:

- (i) ако је  $\zeta'(0)K < 0$  (односно  $\zeta'(0)K > 0$ ), постоји и јединствена је периодична орбита у околини  $\rho = 0$  за  $\alpha > 0$  (односно за  $\alpha < 0$ ), а не постоји за  $\alpha < 0$  (односно за  $\alpha > 0$ ).
- (ii) нетривијално периодично решење из (i) је стабилно за  $K < 0$  и нестабилно за  $K > 0$ .

Доказ теореме, као и формуле за израчунавање  $K$  могу се наћи у [19].

Да би смо боље разумели бифуркацију до које долази у  $x = 0$  за  $\alpha = 0$  раздвојимо случајеве из последње теореме.

- (i) Ако је  $K > 0$  и  $\zeta'(0) > 0$ , онда за  $\alpha < 0$  фиксна тачка је стабилна и постоји нестабилно периодично решење, а за  $\alpha > 0$  фиксна тачка постаје нестабилна и нема периодичног решења.
- (ii) Ако је  $K < 0$  и  $\zeta'(0) > 0$ , онда за  $\alpha < 0$  фиксна тачка је стабилна и нема периодичног решења, а за  $\alpha > 0$  фиксна тачка постаје нестабилна и постоји стабилно периодично решење.
- (iii) Ако је  $K > 0$  и  $\zeta'(0) < 0$ , онда за  $\alpha < 0$  фиксна тачка је нестабилна и нема периодичног решења, а за  $\alpha > 0$  фиксна тачка постаје стабилна и постоји нестабилно периодично решење.
- (iv) Ако је  $K < 0$  и  $\zeta'(0) < 0$ , онда за  $\alpha < 0$  фиксна тачка је нестабилна и постоји стабилно периодично решење, а за  $\alpha > 0$  фиксна тачка постаје стабилна и не постоји периодично решење у њеној околини.

У случајевима (i) и (iii) кажемо да је дошло до *субкритичне* Хопфове бифуркације, а случајевима (ii) и (iv) да је дошло до *суперкритичне* Хопфове бифуркације.

Очигледно је да је за примену Хопфове теореме довољно израчунати  $K$  и  $\zeta'(0)$ . Некад се може избећи и рачунање  $K$  јер се из претходног види

да ако је позната стабилност фиксне тачке за  $\alpha = 0$ , онда нам је познато и каквог је знака  $K$ .

Случај који је овде разматран је генеричка Хопфова бифуркација  $K = K_2 \neq 0$ .

Напоменимо да се у случају  $K = 0$  (*дегенерисани* случај) мора наставити са израчунавањем коефицијената нормалне форме из теореме 1.13:

$$\begin{aligned}\dot{\rho} &= \alpha\zeta'(0)\rho + K_2\rho^3 + \dots + K_{2p}\rho^{2p+1} + O(\alpha\rho|(\rho, \alpha)| + |(\rho, \alpha)|^{2p+2}), \\ \dot{\xi} &= -\gamma + O(|(\rho, \alpha)|).\end{aligned}$$

Пример погледати у поглављу 4 овог рада.

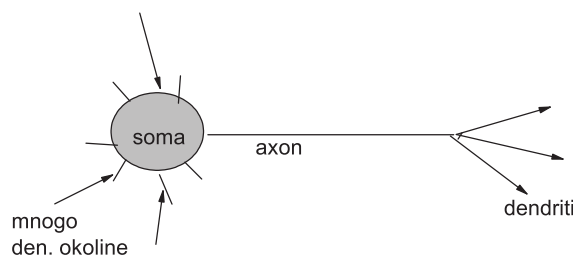
## 2 Моделовање неурона

### 2.1 Неурон

Нервни систем представља комплексну организацију великог броја ћелија. Нервно ткиво изграђују два типа ћелија: нервне ћелије (неурони) и неуроглије. Неуроглије су много бројније од неурона али су неурони одговорни за све функције нервног система.

Комуникација унутар нервног система и између нервног система и периферије обавља се веома брзо, посредством електричних сигнала који се називају акционим потенцијалом или нервним импулсом. Неурони су способни да преносе ове импулсе са једног на други и на тај начин се остварују све специфичне улоге нервног система. Ова способност неурона је последица својстава његове мембране.

Код неурона, као и код већине ћелија, постоји потенцијална разлика између унутрашње и спољашње површине мембране. Најчешће је унутрашња површина електронегативна у односу на спољашњу. Тако је нпр. потенцијал мембране неурона у мировању између  $-55mV$  и  $-100mV$ , где предзнак минус указује на електронегативност унутрашње површине. Потенцијал мембране је последица њене селективне пропустљивости за различите јоне, због које постоји њихова неједнака дистрибуција унутар ћелије и ван ње. Код неурона је: концентрација калијумовог јона ( $K^+$ ) 20 до 100 пута већа унутар ћелије него ван ње; концентрација натријумовог јона ( $Na^+$ ) је 5 до 15 пута већа у спољашњости него унутар ћелије, а концентрација хлоридног јона ( $Cl^-$ ) је 20 до 100 пута већа у спољашњости него у ћелији. Овакав асиметричан распоред јона са обе стране мембране ствара сталну тенденцију јона да прелазе у подручје ниже концентрације.

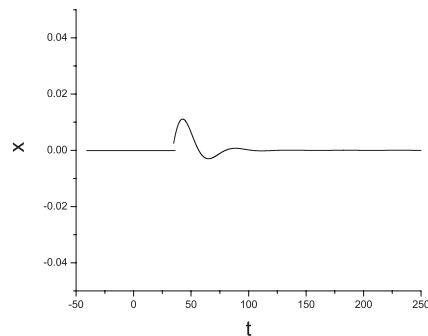


Слика 1: Неурон

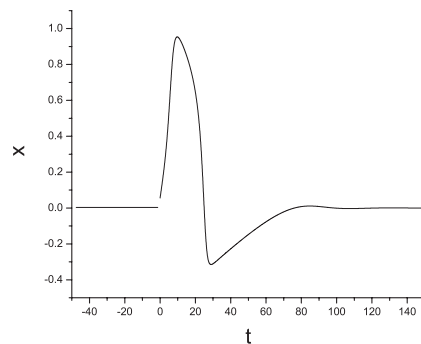
Типични неурон прима импулсе од више од 10000 других неурона путем контаката на дендритима који се зову синапсе (видети слику 1). Услед ових спољашњих надражаја може се променити потенцијал мем-



бране неурона. Надражаји малог интензитета изазивају малу промену потенцијала која се назива пост-синаптички потенцијал (*PSP*) као што је приказано на слици 2 (на сликама је ради лакшег цртања узето да је у стању мировања потенцијал 0). Ако је надражај великог интензитета долази до значајног *PSP*-а, односно, краткотрајне инверзије потенцијала мембране од негативне вредности у стању мировања, у позитивну вредност, која се назива акциони потенцијал или *spike* (видети слику 3). Акциони потенцијал се не може створити сам од себе, већ искључиво под утицајем акционог потенцијала неког другог неурона или спољашњег надражаја. Исто тако, ако *PSP* не достигне одређену вредност прага надражаја или нивоа окидања (*firing threshold*), неће доћи до акционог потенцијала.



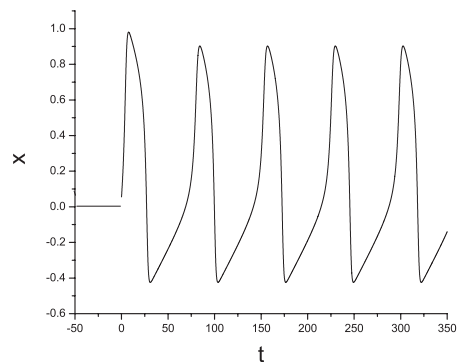
Слика 2: Стање мировања



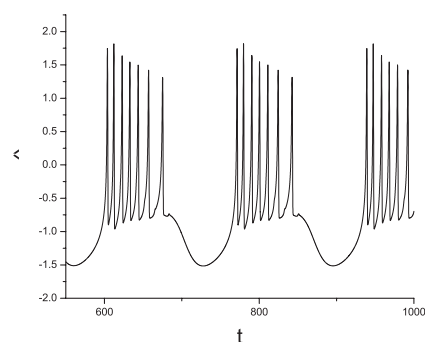
Слика 3: Акциони потенцијал

Акционом потенцијалу претходи спора деполаризација, током које потенцијал мембране у стању мировања долази до вредности прага. Тада наступа прва фаза акционог потенцијала, брза деполаризација током које мембрански потенцијал достиже позитивну вредност. Следећа фаза

акционог потенцијала је фаза реполаризације у којој се мембрански потенцијал приближава вредности у мировању. За време споре деполаризације ћелија је појачано остелјива. Током фазе брзе деполаризације и почетка реполаризације она се налази у стању апсолутне рефракторности, тј. не може да реагује на нови надражај без обзира на његов интензитет. Током осталог дела реполаризације, ћелија је делимично рефракторна, што значи да она може да реагује на нови надражај само ако је његов интензитет већи од интензитета првог надражаја. Дакле, у неким случајевима код типичног неурона може доћи до регенерације акционог потенцијала. Ако је спољашњи надражај довољно велики долази до периодичног понављања акционог потенцијала - периодични *spiking* (слика 4) или до његовог понављања са периодима мировања - *bursting* (слика 5).



Слика 4: Стање *spiking* активности



Слика 5: Периодични *bursting*

Сома и дендрити неурона садрже велики број рецептора који примају нервне импулсе. Одлука о томе да ли ће се генерисати акциони потенцијал доноси се на мембрани аксонског брестуљка алгебарским сабира-

њем свих постсинаптичких потенцијала. Одговор неурона зависи још од много фактора, као нпр. од вредности потенцијала на мембрани, концентрације различитих јона са једне и друге стране мембране, морфологије дендрита, локације улазних импулса итд. Ови фактори су значајни због тога што различите околности и струје могу довести до истог одговора и обрнуто, сличне струје могу довести до различитих одговора.

## 2.2 Математички модели неурона

У моделовању неурона разликујемо три различита приступа.

Први приступ је да се користећи законе и једначине провођења струје, направити математички модел који ће, на основу улазне струје у неурон, дати одговор: дошло је до нервнoг импулса или није дошло до нервнoг импулса. Другим речима, улазна величина даје излаз 0 или 1. Овакви модели би се могли користити нпр. за проучавање вештачких неуронских мрежа (вештачка интелигенција).

Други приступ би био да се моделом што боље опишу квантитативна својства неурона. Да би се направио такав модел користе се фармаколошки блокери да би се процениле јонске струје које неурон има. Различитим стимулацијама неурона мери се кинетика параметара тих струја. Уколико се неки од параметара не могу измерити, они се подешавају тако што се пореди симулација постављеног модела са експериментом. Тако постављени модел може дати тачне вредности нпр. прага надражаја, амплитуде акционог потенцијала, вредности спољашње струје која доводи испитивани неурон у стање *spiking* активности итд. Овакви модели су углавном сложени јер морају да обухвате све релевантне величине које утичу на понашање неурона и односе се искључиво на проучавани неурон.

Трећи приступ је да се математичким моделом опишу сва квалитативна својства неурона. Узима се у обзир не само када ће доћи до стварања нервнoг импулса, већ и када се реализују сва стања неурона о којима је било речи у претходном одељку, без обзира на разнолику структуру неурона. У свему томе треба се трудити да модел буде што једноставнији због његовог анализирања и даљег примењивања. Јасно је да су овакви модели неурона од највећег интереса.

Први математички модел неурона поставили су Хоџкин (Hodgkin) и Хаксли (Huxley) 1952. године ([23]). Модел је постављен коришћењем једначине о проводљивости струје и експерименталних техника на великом неурону лигње. Због тога он квантитативно описује неурон лигње, али и много квантитативних и квалитативних особина неурона уопште. Састоји се од четири обичне диференцијалне једначине којима је дефин-

исан четвородимензионални динамички систем. Важна последица проучавања Хоџкина и Хакслија јесте да се неурон може посматрати као динамички систем и да се као такав може проучавати. Сва наведена понашања неурона сада можемо исказати у терминологији динамичких система. Стање мировања неурона би одговарало стационарном решењу или еквилибријуму. Мале промене потенцијала под утицајем спољашњих надражаја, до испод нивоа окидања, које доводе до брзог повратака на вредности у стању мировања, интерпретирају се као стабилност стационарног решења за одређени опсег параметара.

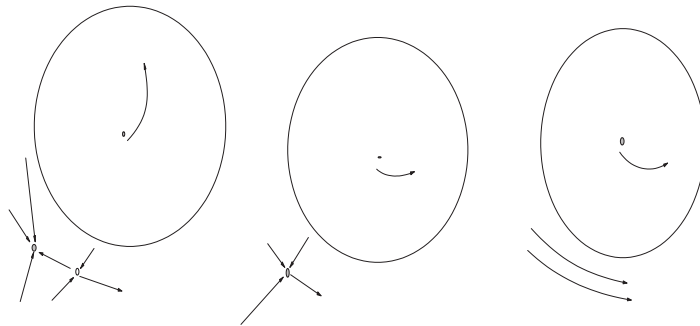
У претходном одељку највише речи је било о основном својству неурона: о преношењу и стварању акционог потенцијала (слика 3). Ово својство се зове *екситабилност*, ако мала промена потенцијала до које долази услед спољашњег надражаја, али која је изнад нивоа окидања, доводи до врло велике и брзе промене потенцијала и повратка на вредност у стању мировања. Такве динамичке системе називамо екситабилним јер имају решења која полазе из неке мале околине стабилне фиксне тачке, јако се удаље од ње у фазном простору, да би се потом вратила у фиксну тачку.

Ако неурон прими довољно јаку струју путем нервних импулса, његов одговор је описан на слици 4 и зовемо га периодична *spiking* активност неурона. Са тачке гледишта динамичких система, систем има нестабилно стационарно решење (вредност потенцијала у мировању) и стабилно периодично решење или стабилан гранични круг (*limit cycle*).

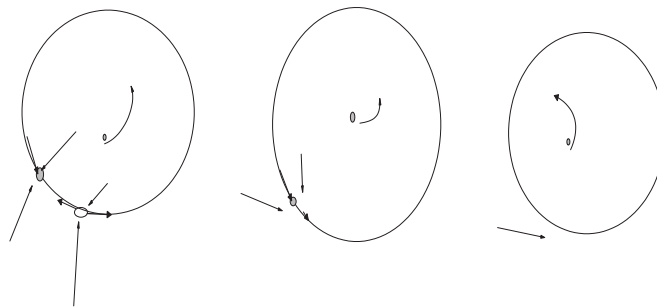
По престанку деловања спољашњег импулса, или ако дође до неког новог, неурон може прећи из једног стања у други. Овакве квалитативне промене понашања престављају бифуркације динамике неурона. Екситабилно стање и стање *spiking* активности или осцилација јесу два основна квалитативно различита типа динамике неурона. На пример, до бифуркације не долази ако неурон пређе из стања мировања (слика 2) у стање приказано на слици 3, јер у оба случаја систем има стабилан еквилибријум. Насупрот томе ако из стања на слици 3 пређе у стање на слици 4, дошло је до бифуркације јер је еквилибријум променио стабилност, при чему је дошло и до стварања стабилног периодичног решења (новог глобалног атрактора). Са дуге стране неурон у стању на слици 2 није екситабилан, а у стању на слици 3 јесте, при чему се може рећи да се он налази у стању „близу” бифуркације. Дакле, неурони који су екситабилни се налазе близу бифуркације од стања мировања до *spiking* активности. Наравно тип бифуркације зависи од структуре неурона или његове електрофизиологије. Оно што је чудесно код неурона је чињеница да може постојати велики број различитих електрофизиолошких механизма, али да постоје само четири различита типа бифуркације ([24],

[25]). Резултат свега тога је да постоји много структурно различитих неуронских ћелија, а релативно мало генеричких модела.

Четири типа бифуркација приказана су на сликама 6-9, где су представљени фазни портрети пре бифуркације (лево), у тачки бифуркације (средина) и после бифуркације (десно). Хоризонтална и вертикална оса су редом потенцијал на мембрани и променљива опоравка (све остале величине релевантне за динамику неурона).

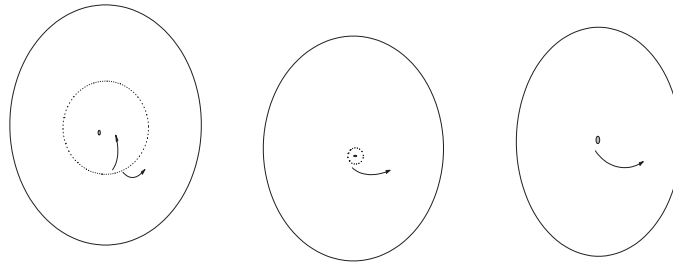


Слика 6: Седло-чвор бифуркација

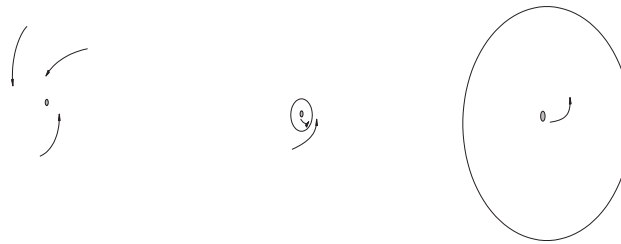


Слика 7: Седло-чвор на граничном кругу бифуркација

- *Седло-чвор бифуркација.* Када се промени јачина улазног надражаја код неурона или дође до промене неких других параметара, стабилна фиксна тачка чвор и нестабилна фиксна тачка седло постају једна нестабилна фиксна тачка седло-чвор. После бифуркационе вредности параметара једини атрактор је стабилан гранични круг, односно неурон има периодичну *spiking* активност.
- *Седло-чвор на инваријантном кругу бифуркација.* Пре бифуркације је нестабилна многострукост нестабилне фиксне тачке седло, глатко повезана са стабилном многострукошћу стабилне фиксне



Слика 8: Субкритична Хопфова бифуркација



Слика 9: Суперкритична Хопфова бифуркација

тачке чвор. Ова бифуркација је слична претходној, с том разликом да у бифуркационој вредности параметара постоји инваријантан круг који садржи стабилну фиксну тачку чвор и после постаје стабилан гранични круг.

- *Субкритична Хопфова бифуркација.* Радијус малог нестабилног граничног круга се смањује и он нестаје, док фиксна тачка из стабилног фокуса прелази у нестабилни фокус и остаје, као једини атрактор, стабилан гранични круг.
- *Суперкритична Хопфова бифуркација.* Стабилни фокус постаје нестабилан фокус и долази до стварања малог стабилног граничног круга. Са повећањем јачине улазног надражаја долази до повећања радијуса овог круга, дакле неурон прелази у стање периодичне *spiking* активности.

У првом и трећем случају, због коегзистенције стања мировања (стабилне фиксне тачке) и стања *spiking* (стабилног граничног круга) кажемо да је неурон *бистабилан*. У остала два случаја рећи ћемо да је *моностабилан*. У случају Хопфове бифуркације, једне или друге, кажемо да је неурон *резонатор*, а у преосталим да је *интегратор*.

Закључујемо да се квалитативно добар математички модел неурона може направити и без експерименталног мерења параметара, већ само

њиховим подешавањем тако да систем има одређени тип бифуркације. На тај начин и поједностављивањем Хоџкин-Хакслијевог модела долазимо до математичких модела различитих типова неурона. Овде наводимо неке од њих.

**FitzHugh-Nagumo модел** ([20],[21]):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -x^3 + (a + 1)x^2 - ax - y + I, \\ \dot{y} &= bx - \gamma y.\end{aligned}$$

Модел је дефинисан са две обичне диференцијалне једначине. Променљива  $x$  означава потенцијал на мембрани, а променљива  $y$  представља неколико физичких величина које описују електрично понашање јонских струја на мембрани неурона. Параметри  $a$ ,  $b$  и  $\gamma$  су позитивни и такви да систем за  $I = 0$  има само једну фиксну тачку која је увек стабилна и да је систем екситабилан. То значи да постоје решења која полазе (за  $t = 0$ ) из околине стабилне фиксне тачке, много се удаље од ње у фазном простору (у овом случају  $\mathbb{R}^2$ ) и онда се брзо враћају на фиксну тачку. Ово је пример екситабилног система типа II, а то значи да не постоји јасна граница у фазном простору између решења која брзо падају на фиксну тачку и екситабилних решења. Са  $I$  је означена спољашња струја. Са повећањем  $I$  долази до Хопфове бифуркације, па фиксна тачка постаје нестабилна и појављује се стабилан гранични круг, односно, долази до осцилација.

**Terman-Wang модел** ([26]):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -x^3 + 3x - y + 2 + I, \\ \dot{y} &= \epsilon[\alpha(1 + \tanh(x/\beta)) - y].\end{aligned}$$

И овај модел је дефинисан са две обичне диференцијалне једначине. Променљиве  $x$ ,  $y$  имају исто значење као код FitzHugh-Nagumo модела. Параметри  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\epsilon$  су такви да систем има две фиксне тачке седло и чвор, и да је систем екситабилан. Са повећавањем спољашње струје  $I$  долази до бифуркације типа седло-чвор на граничном кругу. Ово је пример екситабилног система типа I, што значи да постоји граница између решења која брзо падају на стабилну фиксну тачку и екситабилних решења. Та граница је гранични круг коме припадају и стабилна и нестабилна фиксна тачка.

**Hindmarsh-Rose модел** ([22]):

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + 3x^2 - x^3 - z + I, \\ \dot{y} &= 1 - 5x^2 - y, \\ \dot{z} &= -rz + rS(x + 1, 6).\end{aligned}$$

Променљива  $x$  означава мембрански потенцијал,  $y$  представља такозване брзе јонске струје као што су  $Na^+$  или  $K^+$ , а  $z$  представља споре јонске струје као нпр.  $Ca^+$ . Параметри  $r$  и  $S$  су позитивни и такви да споре осцилације променљиве  $z$  пребацују подсистем дефинисан са  $(x, y)$  из периода осцилација у периоде мировања. Дакле, овде се смењују два основна квалитативно различита типа понашања неурона захваљујући трећој променљивој. Ова активност неурона поменута је у претходном одељку и названа *bursting*. Са  $I$  је означена спољашња струја. Када је  $I = 0$ , систем има само једну стабилну фиксну тачку и она одговара стању мировања неурона.

### 2.3 Везе међу неуронима и њихово моделовање

Функционална веза између два неурона је синапса. Постоје два типа синапси: електричне и хемијске.

Електричним синапсама су везана два неурона која су у непосредној близини. Мембране тих ћелија су у директној вези. Ове синапсе врло лако преносе нервне импулсе. Чак и електричне везе могу бити различите па се у њиховом моделовању праве разлике. За такозвано *дифузно везивење* (или *купловање*) користи се функција

$$f(x_1, x_2) = x_1 - x_2,$$

док се за *сигмоидно купловање* употребљава функција

$$f(x_1, x_2) = \text{tg}^{-1}(x_2),$$

где су са  $x_1$  и  $x_2$  означене променљиве - вредности мембранског потенцијала првог и другог неурона.

Хемијске синапсе су главни тип везивања у нервном систему. Комуникација између две ћелије које могу бити јако удаљене обавља се посредством хемијске супстанце неуротрансмитера. Наводимо две најчешће функције којима се описује овакав начин везе између неурона. Прва је

$$f(x_1, x_2) = -(x_1 - V_s) \frac{1}{1 + e^{-k(x_2 - \theta_s)}},$$



где су  $x_1$  и  $x_2$  променљиве мембранског потенцијала првог и другог неурона,  $V_s$  је синаптички повратни потенцијал,  $\theta_s$  је ниво окидања, а  $k$  је параметар који се може мењати у зависности од тога каква се веза описује. Друга функција је

$$f(x_1, x_2) = \frac{1}{1 + e^{-\frac{x_2 - \theta}{\alpha}}},$$

где је  $\theta$  поново ниво окидања, а  $\alpha$  је параметар који се може мењати.

Трансфер нервних импулса између суседних ћелија неурона није моменталан, јер је потребно време за процес који се одвија у синапси било да је електричног или хемијског типа. Зато би модел повезаних неурона требало да „одражава” стања суседних неурона у различитим временима. Са једне стране, то би се могло постићи увођењем нових променљивих и параметара којима би биле описане све промене док траје преношење импулса од једног до другог неурона. Тиме би се повећао број једначина у моделу повезаних неурона, а опет не би била обухваћена сва могућа различита времена за пренос импулса. Додајмо још да би примена таквог модела у проучавању великог броја повезаних неурона била јако сложена. Са друге стране, могуће је функцију која описује утицај прве ћелије на другу ћелију у тренутку  $t$ , предефинисати тако да садржи зависност од стања друге ћелије у неком тренутку  $t - \tau$ . Тако нпр. дифузно купловање би се могло описати функцијом

$$f(x_1, x_2) = x_1(t) - x_2(t - \tau),$$

где је  $\tau$  време које је потребно за пренос импулса. Аналогно, време  $\tau$ , које се зове кашњење, могло би се „применити” и у другим начинима везивања. Тиме добијамо адекватан модел повезаних неурона који би задржавао исти број једначина. Дајемо пример модела два куплована неурона са дифузном везом користећи FitzHugh-Nagumo модел ([3]):

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -x_1^3 + (a + 1)x_1^2 - ax_1 - y + c(x_1 - x_2^\tau), \\ \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\ \dot{x}_2 &= -x_2^3 + (a + 1)x_2^2 - ax_2 - y_2 + c(x_2 - x_1^\tau), \\ \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2. \end{aligned}$$

Параметар  $c$  означава јачину везе, а  $x_i^\tau \stackrel{def}{=} x_i(t - \tau)$ ,  $i = 1, 2$ . Модел је дефинисан са четири диференцијалне једначине са кашњењем.

Као што је наведено у претходној глави овог рада, диференцијална једначина са кашњењем дефинише бесконачнодимензионалан динамички систем. Због тога их је могуће аналитички решити само у врло

малом броју случајева, и то су најчешће линеарне једначине које се могу решити применом Лапласове трансформације. Са друге стране, помоћу тих једначина могу се описати наразличитије везе између неурона. Предност употребе једначина са кашњењем лежи и у једноставности добијених модела два везана неурона, па се оне могу применити и у проучавању великог броја повезаних неурона.

У наредним главама овог рада предложени су и анализирани модели повезаних неурона, засновани на коришћењу диференцијалних једначина са кашњењем. У претходном одељку истакнут је значај анализе бифуркација у моделу једног неурона. Из тих разлога, наш главни циљ је анализа стабилности и бифуркације у овако постављеним моделима повезаних неурона, у којима фигурише нови параметар - временско кашњење  $\tau$ .

## 2.4 Модели повезаних неурона са кашњењем у вези

Резултати који су релевантни за анализу динамике повезаних неурона са кашњењем могу се поделити у четири групе.

Прва група би били повезани Хопфови осцилатори са кашњењем у вези. На пример у радовима [30] и [31] анализиран је модел повезаних нормалних форми Хопфове бифуркације са дифузним купловањем и кашњењем у вези.

Друга група су повезани релаксациони осцилатори са кашњењем у вези. У радовима [32] и [33] анализиран је један овакав модел и различити типови синхронизације или асинхронизације осцилација. Престанак осцилација или феномен познат као *смрт осцилатора* није уочен.

Трећу и четврту групу чине повезани фазни осцилатори (једнодимензионални осцилатори) са кашњењем у вези (нпр. видети [34], [35]), односно повезани формални неурони (једнодимензионални неурони) са кашњењем у вези (нпр. видети [36]). Ови модели су апстрактни и корисни су за проучавање великих „неуронских” мрежа.

У свим наведеним моделима купловани су системи који имају осцилаторну динамику и када су изоловани. На почетку овог поглавља навели смо да се изоловани неурон понаша као екситабилни, а не осцилаторни систем и тек купловањем или спољашњом побудом може доћи до осцилација. Зато би било од интереса анализирати како настају осцилације услед купловања неурона који су репрезентовани моделима са екситабилном динамиком. Са друге стране, да би смо дефинисали адекватан модел повезаних неурона требало би купловати реалистичне моделе неурона као што су они наведени у одељку 2.2 овог поглавља.

Оригиналност модела повезаних неурона са кашњењем у вези, анализираних у поглављу 3 и 5 овог рада је што су купловани „реалистични” неурони: FitzHugh-Nagumo и Hindmarsh-Rose. Нагласимо још да је у моделу повезаних FitzHugh-Nagumo неурона купловање генералисано, а не обично дифузно. У том моделу декупловани систем је екситабилан. Осцилације су произведене купловањем, што је реална ситуација код повезаних неурона без спољашње побуде. На тај начин, овим моделом описали смо и повезане Хопфове осцилаторе, као и повезане релаксационе осцилаторе. Смрт осцилатора коју смо добили захваљујући кашњењу у вези и *fold limit cycle* бифуркацији, је реалнија од оне уочене у моделима из прве и друге од горе наведених група. Специфичност овог феномена у нашем моделу уочила је и S. A. Campbell у [37].

### 3 Анализа стабилности у моделу повезаних неурона

У овом поглављу анализираћемо стабилност и бифуркације у моделу два повезана неурона са електричним и хемијским везама. Резултати који ће бити приказани објављени су у радовима [3] и [8].

За сваки неурон користимо FitzHugh-Nagumo модел:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -x^3 + (a+1)x^2 - ax - y, \\ \dot{y} &= bx - \gamma y,\end{aligned}\tag{16}$$

где су  $a, b, \gamma \in \mathbb{R}^+$ . Као што је већ поменуто у претходном поглављу, променљива  $x$  означава мембрански потенцијал, а променљива  $y$  представља неколико физичких величина које описују електрично понашање јонских струја на мембрани. Претпостављамо да су  $a, b$  и  $\gamma$  такви да је систем експитабилан и да има само једну фиксну тачку која је стабилна.

Прво одредимо услове под којима је наведена претпоставка испуњена. Фиксна тачка је решење система:

$$\begin{aligned}-x^3 + (a+1)x^2 - ax - y &= 0, \\ bx - \gamma y &= 0.\end{aligned}\tag{17}$$

Из система (17) следи да, у зависности од параметара, постоји једна, две или три фиксне тачке. Тачка  $(x, y) = (0, 0)$  је једина фиксна тачка уколико је задовољен услов

$$4\frac{b}{\gamma} > (a-1)^2.\tag{18}$$

Испитајмо стабилност овог решења. Придружени линеарни систем је

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -ax - y, \\ \dot{y} &= bx - \gamma y,\end{aligned}\tag{19}$$

а одговарајућа карактеристична једначина је

$$\lambda^2 + \lambda(a + \gamma) + a\gamma + b = 0.$$

Решења карактеристичне једначине су

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2}[-(a + \gamma) \pm \sqrt{(a - \gamma)^2 - 4b}],$$

одакле закључујемо да је стационарно решење увек стабилно јер су сви параметри позитивни. Решење  $(x, y) = (0, 0)$  је чвор уколико је  $|a - \gamma| > 2\sqrt{b}$ , или фокус када је  $|a - \gamma| < 2\sqrt{b}$ .

Може се доказати да ако параметри задовољавају услове

$$b > \gamma^2, \quad a \gg b, \quad a \gg \gamma, \quad (20)$$

онда је систем (16) екстабилан.

Дакле у даљем тексту претпоставимо да су услови (18) и (20) задовољени.

Поставимо сада модел два повезана неурона на следећи начин:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -x_1^3 + (a+1)x_1^2 - ax_1 - y_1 + cf(x_2^\tau), \\ \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\ \dot{x}_2 &= -x_2^3 + (a+1)x_2^2 - ax_2 - y_2 + cf(x_1^\tau), \\ \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2, \end{aligned} \quad (21)$$

где параметар  $c$  описује *јачину везе* ( $c > 0$ ), а функција  $f$  *тип везе* међу неуронима, у овом случају електричну везу. Функција  $f$  задовољава услове  $f(0) = 0$  и  $f'(0) = \delta > 0$ , као што је то код сигмоидног купловања  $f(x) = tg^{-1}(x)$  (одељак 2.3 овог рада). За  $x_i^\tau$  важи  $x_i^\tau \stackrel{def}{=} x_i(t-\tau)$ ,  $i = 1, 2$ .

Еквилибријуми система (21) јесу решења система:

$$\begin{aligned} -x_1^3 + (a+1)x_1^2 - ax_1 - y_1 + cf(x_2) &= 0, \\ bx_1 - \gamma y_1 &= 0, \\ -x_2^3 + (a+1)x_2^2 - ax_2 - y_2 + cf(x_1) &= 0, \\ bx_2 - \gamma y_2 &= 0. \end{aligned} \quad (22)$$

Уз претпоставку да је  $f(0) = 0$ , стационарно решење је  $(x_1, y_1, x_2, y_2) = (0, 0, 0, 0)$ . Наш задатак је да испитивањем стабилности овог решења, у зависности од параметра  $c$ , одредимо бифуркације које су могуће код повезаних неурона.

### 3.1 Локална анализа стабилности када је $\tau = 0$

Испитајмо прво до којих бифуркација долази када је веза између неурона тренутна, односно када није укључено кашњење у вези. Систем (21) је тада дат са четири обичне диференцијалне једначине:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -x_1^3 + (a+1)x_1^2 - ax_1 - y_1 + cf(x_2), \\ \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\ \dot{x}_2 &= -x_2^3 + (a+1)x_2^2 - ax_2 - y_2 + cf(x_1), \\ \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2. \end{aligned} \quad (23)$$

Одговарајући линеаран систем који се добија Тејлоровим развојем у околини тачке  $(x_1, y_1, x_2, y_2) = (0, 0, 0, 0)$ , има облик:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -ax_1 - y_1 + c\delta x_2, \\ \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\ \dot{x}_2 &= -ax_2 - y_2 + c\delta x_1, \\ \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2. \end{aligned} \quad (24)$$

Стабилност стационарног решења добијамо испитивањем одговарајућих сопствених вредности, које су решење карактеристичне једначине:

$$[(a + \lambda)(\gamma + \lambda) + b - c\delta(\gamma + \lambda)][(a + \lambda)(\gamma + \lambda) + b + c\delta(\gamma + \lambda)] = 0.$$

Од знака реалног дела четири сопствене вредности

$$\begin{aligned} \lambda_{1,2} &= \frac{1}{2}[-(a + \gamma - c\delta) \pm \sqrt{(a - \gamma - c\delta)^2 - 4b}], \\ \lambda_{3,4} &= \frac{1}{2}[-(a + \gamma + c\delta) \pm \sqrt{(a - \gamma + c\delta)^2 - 4b}], \end{aligned}$$

зависи стабилност стационарног решења полазног система.

Ако је  $a - \gamma > 2\sqrt{b}$ , фиксна тачка је за све  $0 < c < (a - \gamma - 2\sqrt{b})/\delta$  стабилан чвор-чвор, а за  $c > (a - \gamma - 2\sqrt{b})/\delta$  сопствене вредности  $\lambda_{1,2}$  постају комплексне, па је фиксна тачка стабилан фокус-чвор.

У другом случају, ако је  $a - \gamma < 2\sqrt{b}$ , фиксна тачка је стабилан фокус-фокус за све  $0 < c < (2\sqrt{b} - a + \gamma)/\delta$ , а за  $c > (2\sqrt{b} - a + \gamma)/\delta$  сопствене вредности  $\lambda_{3,4}$  постају реалне, па је фиксна тачка стабилан фокус-чвор.

Закључујемо да без обзира на тип стабилности стационарног решења система (16), односно неповезаних ћелија, постоји одговарајућа вредност параметра  $c = c_{fn}$  за коју стационарно решење система (23) постаје стабилан фокус-чвор.

У оба случаја за вредности параметра  $a$ ,  $b$  и  $\gamma$ , сопствене вредности  $\lambda_{1,2}$  постају чисто имагинарне када је  $c = c_0 > c_{fn}$  где је

$$c_0 = \frac{a + \gamma}{\delta}.$$

Како је

$$\operatorname{sgn} \left( \frac{d\operatorname{Re}\lambda_{1,2}}{dc} \right)_{c=c_0} = \operatorname{sgn} \left( \frac{\delta}{2} \right) > 0,$$

на основу Хопфове теореме (поглавље 1 овог рада) следи да стационарно решење система (23) за  $c = c_0$  има Хопфову бифуркацију.

Да би смо испитали стабилност тог стационарног решења за  $c = c_0 > c_{fn}$  користимо метод центар многострукости ([16]).

Користећи сопствене векторе који одговарају сопственим вредностима  $\lambda_{1,2,3,4}$ , уведемо трансформацију координата  $(x_1, y_1, x_2, y_2)$ :

$$\begin{aligned} x_1 &= y - z - t, \\ y_1 &= -\omega x + \gamma y - \frac{b}{\lambda_3 + \gamma} z - \frac{b}{\lambda_4 + \gamma} t, \\ x_2 &= y + z + t, \\ y_2 &= -\omega x + \gamma y + \frac{b}{\lambda_3 + \gamma} z + \frac{b}{\lambda_4 + \gamma} t, \end{aligned}$$

где је  $\omega = \sqrt{b - \gamma^2}$ .

После трансформације координата, систем (23) добија облик:

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -\omega y + f_1(x, y, z, t), \\ \dot{y} &= \omega x + f_2(x, y, z, t), \\ \dot{z} &= \lambda_3 z + g_1(x, y, z, t), \\ \dot{t} &= \lambda_4 t + g_2(x, y, z, t), \end{aligned} \tag{25}$$

где је

$$\begin{aligned} f_1(x, y, z, t) &= \frac{\gamma}{2\omega}(F(y + z + t) + F(y - z - t)), \\ f_2(x, y, z, t) &= \frac{1}{2}(F(y + z + t) - F(y - z - t)), \\ g_1(x, y, z, t) &= -\frac{\gamma + \lambda_3}{2(\lambda_4 - \lambda_3)}(F(y - z - t) - F(y + z + t)), \\ g_2(x, y, z, t) &= -\frac{\gamma + \lambda_4}{2(\lambda_3 - \lambda_4)}(F(y - z - t) - F(y + z + t)), \end{aligned}$$

и

$$F(x) = -x^3 + (a + 1)x^2 + cf(x) - c\delta x.$$

Центар многострукост разматраног еквилибријума, са параметром  $\epsilon = c - c_0$  тражимо у обилку:

$$W^c(0) = \{(x, y, z, t, \epsilon) \mid z = h_1(x, y, \epsilon), t = h_2(x, y, \epsilon), \|(x, y)\| < \eta_1, \|\epsilon\| < \eta_2, h_i(0) = 0, Dh_i(0) = 0, i = 1, 2\},$$

за довољно мале бројеве  $\eta_1$  и  $\eta_2$ , при томе су  $h_1$  и  $h_2$  за сада непознате функције.

Како је центар многострукост  $W^c(0)$  инваријантна у односу на ток дефинисан системом (25) (прво поглавље овог рада), онда је:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -\omega y + f_1(x, y, h_1, h_2, \epsilon), \\ \dot{y} &= \omega x + f_2(x, y, h_1, h_2, \epsilon), \\ \dot{z} &= \lambda_3 h_1 + g_1(x, y, h_1, h_2, \epsilon), \\ \dot{t} &= \lambda_4 h_2 + g_2(x, y, h_1, h_2, \epsilon),\end{aligned}\tag{26}$$

за свако  $(x, y, z, t, \epsilon) \in W^c(0)$ .

Замењујући прве две једначине у последње две, користећи да је

$$\begin{bmatrix} \dot{z} \\ \dot{t} \end{bmatrix} = Dh(x, y, \epsilon) \begin{bmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{bmatrix}$$

добивамо парцијалну диференцијалну једначину по  $h = [h_1 \ h_2]^T$ :

$$\begin{aligned}\mathcal{N}(h(x)) \stackrel{def}{=} Dh(x, y, \epsilon) &\left( \begin{bmatrix} 0 & -\omega \\ -\omega & 0 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} f_1(x, y, h_1, h_2, \epsilon) \\ f_2(x, y, h_1, h_2, \epsilon) \end{bmatrix} \right) - \\ &- \begin{bmatrix} \lambda_3 & 0 \\ 0 & \lambda_4 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} h_1 \\ h_2 \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} g_1(x, y, h_1, h_2, \epsilon) \\ g_2(x, y, h_1, h_2, \epsilon) \end{bmatrix} = 0.\end{aligned}$$

Добијена парцијална једначина није једноставна за решавање па користимо следећу теорему о апроксимацији центар многострукости.

**Теорема 3.1** [16] *Нека је  $\varphi : \mathbb{R}^c \rightarrow \mathbb{R}^s$ ,  $C^1$  функција и  $\varphi(0) = D\varphi(0) = 0$  таква да је  $\mathcal{N}(\varphi(x)) = O(|x|^q)$  кад  $x \rightarrow 0$  за неко  $q > 1$ . Тада је*

$$|h(x) - \varphi(x)| = O(|x|^q), \text{ кад } x \rightarrow 0.$$

На основу теореме можемо тражити да функција  $h(x)$  има са одређеном тачношћу, облик коначног степеног реда. У нашем случају претпоставимо да је

$$\begin{aligned}h_1(x, y, \epsilon) &= a_1 x^2 + a_2 y^2 + a_3 \epsilon^2 + a_4 xy + a_5 x\epsilon + a_6 y\epsilon + O(3), \\ h_2(x, y, \epsilon) &= b_1 x^2 + b_2 y^2 + b_3 \epsilon^2 + b_4 xy + b_5 x\epsilon + b_6 y\epsilon + O(3),\end{aligned}$$

где су са  $O(3)$  означени сви чланови степена већег од 2. Заменом ових израза у парцијалну једначину могу се одредити коефицијенти  $a_i$  и  $b_i$ ,  $i = \overline{1, 6}$ . Тако добијамо да је  $h_1(x, y, \epsilon) = 0$  и  $h_2(x, y, \epsilon) = 0$ , односно да је

$$W_{loc}^c(0) = \{(x, y, z, t) | z = 0, t = 0\}.$$



Заменом у систем (26), закључујемо да је рестрикција тока система (23) на центар многострукост одређена системом једначина:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= -\omega y + \frac{\gamma}{\omega} F(y), \\ \dot{y} &= \omega x + F(y),\end{aligned}\quad (27)$$

где је  $\omega = \sqrt{b - \gamma^2}$  и  $F(y) = -y^3 + (a+1)y^2 + cf(y) - c\delta y$ . Враћајући се на старе координате добијамо да локална центар многострукост еквилибријума, јесте раван дефинисана једначинама  $x_1 = x_2$  и  $y_1 = y_2$ .

Ако применимо метод нормалних форми ([9], [27], [19]) и трансформацију координата

$$x = r \cos \theta, \quad y = r \sin \theta$$

на систем (27), добијамо да је динамика (или ток) на центар многострукости за мале вредности параметра  $\epsilon$  дата следећом нормалном формом Хопфове бифуркације:

$$\begin{aligned}\dot{r} &= d\epsilon r + \alpha r^3 + O(\epsilon^2 r, \epsilon r^3, r^5), \\ \dot{\theta} &= \omega + e\epsilon + \beta r^2 + O(\epsilon^2, \epsilon r^2, r^4),\end{aligned}\quad (28)$$

где је  $\omega = \sqrt{b - \gamma^2}$ ,  $d = \frac{\delta}{2}$  и  $e = -\frac{\gamma\delta}{2\omega}$ , а параметри  $\alpha$  и  $\beta$  зависе од функције  $f(x)$ . У случају када је  $f(x) = \text{tg}^{-1}(x)$ , важе једнакости

$$\begin{aligned}\alpha &= \frac{c_0 - 3}{8} + \frac{\gamma(a+1)^2}{4\omega^2}, \\ \beta &= \frac{\gamma(c_0 + 3)}{8\omega} - \frac{(a+1)^2(5\gamma^2 + 2\omega^2)}{12\omega^3}.\end{aligned}$$

У овом случају, како је  $d > 0$  и  $\alpha < 0$ , за вредност параметра  $c = c_0$  долази до суперкритичне Хопфове бифуркације. Дакле, за  $\epsilon \leq 0$ , односно  $c \leq c_0$ , стационарно решење је стабилно. Ако је  $c > c_0$  и  $\epsilon > 0$  мали број, онда стационарно решење постаје нестабилно (нестабилан фокус) и појављује се стабилно периодично решење или гранични круг (*limit cycle*). Полупречник овог периодичног решења је  $\sqrt{-\frac{d\epsilon}{\alpha}}$ .

Рестрикција тока система (23) на центар многострукост одређена је системом (28) само за мале вредности  $\epsilon$ , тако да је и гранични круг система (28) добра апроксимација само за мале вредности  $\epsilon$ . Међутим нумеричка анализа показује да гранични круг остаје глобални атрактор и за вредности  $c > c_0$ , када апроксимација Хопфовом нормалном формом (28) не важи. Повећавање параметра  $c$  доводи до промене типа нестабилног стационарног решења. За  $c > (a - \gamma + 2\sqrt{b})/\delta$ , карактеристична

једначина има пар реалних, позитивних сопствених вредности и пар реалних, негативних сопствених вредности, што значи да фиксна тачка од нестабилног фокуса постаје нестабилан чвор. Даље повећање параметра  $c$  доводи до нестанка граничног круга за неку вредност  $c = c_1$  када се појављују нетривијална стабилна стационарна решења. Вредност  $c = c_1$ , очигледно зависи од избора полазне функције  $f(x)$ .

Закључујемо да постоје три квалитативно различита типа динамике код истовремено повезаних екситабилних система (неурона). За  $0 < c < c_0$  повезани систем се понаша као пар екситабилних ћелија, док се за  $c_0 < c < c_1$  систем се понаша као пар идентичних осцилатора. За  $c > c_1$  појављује се нетривијално стабилно стационарно стање. Међутим, на основу свега реченог у поглављу 2 овог рада о понашању неурона и њиховим могућим стањима, од интереса је посматрати само вредности параметра  $c$  у интервалу  $(0, c_1)$ , тј. када се систем понаша екситабилно или осцилаторно (периодична *spiking* активност неурона). Из тих разлога, у даљем тексту анализираћемо и утицај временског кашњења  $\tau \neq 0$  само за ове вредности параметра  $c$ .

У раду [8] анализирани су стабилност и бифуркације у моделу два неурона повезана хемијском везом, где је веза описана функцијом

$$f(x_1, x_2^T) = -(x_1 - V_s) \frac{1}{1 + e^{-k(x_2^T - \theta_s)}} - \frac{V_s}{1 + e^{k\theta_s}}.$$

У том случају добијена је вредност  $c = c_0$  када долази до субкритичне Хопфове бифуркације. За вредности  $c < c_0$  стационарно решење је стабилно и окружено је нестабилним граничним кругом који нестаје у Хопфовој бифуркацији, у којој стационарно решење постаје нестабилно. Такође је нумерички нађен и стабилни гранични круг за  $c < c_0$  који окружује нестабилни и који остаје стабилан и за вредности  $c > c_0$ . Као што је речено у претходном поглављу код неурона се могу појавити само четири различите бифуркације. Разматраним моделима описана је и једна и друга Хопфова бифуркација. Дакле можемо рећи да неурони (типа II) повезани електричном везом јесу моностабилни резонатори, док неурони повезани хемијском везом јесу бистабилни резонатори.

### 3.2 Локална анализа стабилности за $\tau > 0$

Испитајмо сада стабилност тривијалног решења система (21) када је  $\tau > 0$ , односно када постоји кашњење у вези.

У одељку 3.1 смо доказали да је за  $c < c_0$  тривијално решење система (23) асимптоцки стабилно. Такође је за  $c < c_0$  то асимптотски стабилно решење система (24). На основу теореме из [2], §4. глава III за

довољно мало  $\tau > 0$  тривијално решење је асимптотски стабилно решење одговарајућег линеарног система, система (21). Закључујемо на основу Теореме 1.6 из првог поглавља овог рада да је за  $c < c_0$  и довољно мало  $\tau > 0$  тривијално решење система (21) асимптотски стабилно.

Аналогним закључивањем, на основу исте теореме из [2] и Теореме 1.7 имамо да је за  $c < c_0$  и довољно мало  $\tau > 0$  тривијално решење система (21) нестабилно.

Дакле важи следећа теорема.

### Теорема 3.2

- 1° Ако је  $c < c_0$  и  $\tau > 0$  мали број, онда је тривијално решење  $(x_1, y_1, x_2, y_2) = (0, 0, 0, 0)$  система (21) асимптотски стабилно.
- 2° Ако је  $c > c_0$  и  $\tau > 0$  мали број, онда је тривијално решење  $(x_1, y_1, x_2, y_2) = (0, 0, 0, 0)$  система (21) нестабилно.

Као што је наведено у првом поглављу овог рада, систем (21) дефинише бесконачнодимензионалан динамички систем, па у општем случају може бити бесконачно много вредности временског кашњења  $\tau = \tau_c$  када долази до квалитативних промена у динамици. Следећом теоремом одређене су бифуркационе вредности  $\tau_c$  за параметар  $\tau$ .

**Теорема 3.3** До Хопфове бифуркације стационарног решења  $(x_1, y_1, x_2, y_2) = (0, 0, 0, 0)$  система (21) долази само када параметар  $\tau$  има следеће вредности:

- 1° Ако је  $\sin(\omega\tau) = \frac{-\omega_{\pm}^3 + (b - \gamma^2)\omega_{\pm}}{c\delta(\omega_{\pm}^2 + \gamma^2)} > 0$ , онда је

$$\tau_{1,\pm}^j = \frac{1}{\omega_{\pm}} \left[ 2j\pi + \arccos \frac{a\omega_{\pm}^2 + \gamma(b + a\gamma)}{c\delta(\omega_{\pm}^2 + \gamma^2)} \right], j = 0, 1, 2, \dots,$$

- а ако је  $\sin(\omega\tau) = \frac{-\omega_{\pm}^3 + (b - \gamma^2)\omega_{\pm}}{c\delta(\omega_{\pm}^2 + \gamma^2)} < 0$ , онда је

$$\tau_{1,\pm}^j = \frac{1}{\omega_{\pm}} \left[ (2j + 2)\pi - \arccos \frac{a\omega_{\pm}^2 + \gamma(b + a\gamma)}{c\delta(\omega_{\pm}^2 + \gamma^2)} \right], j = 0, 1, 2, \dots,$$

- 2° Ако је  $\sin(\omega\tau) = \frac{\omega_{\pm}^3 - (b - \gamma^2)\omega_{\pm}}{c\delta(\omega_{\pm}^2 + \gamma^2)} > 0$ , онда је

$$\tau_{2,\pm}^j = \frac{1}{\omega_{\pm}} \left[ 2j\pi + \arccos \frac{-a\omega_{\pm}^2 - \gamma(b + a\gamma)}{c\delta(\omega_{\pm}^2 + \gamma^2)} \right], j = 0, 1, 2, \dots,$$

а ако је  $\sin(\omega\tau) = \frac{\omega_{\pm}^3 - (b - \gamma^2)\omega_{\pm}}{c\delta(\omega_{\pm}^2 + \gamma^2)} < 0$ , онда је

$$\tau_{2,\pm}^j = \frac{1}{\omega_{\pm}} \left[ (2j + 2)\pi - \arccos \frac{-a\omega_{\pm}^2 - \gamma(b + a\gamma)}{c\delta(\omega_{\pm}^2 + \gamma^2)} \right], j = 0, 1, 2, \dots$$

При томе је

$$\omega_{\pm} = \sqrt{\frac{-A \pm \sqrt{A^2 - 4B}}{2}}$$

$$A = a^2 + \gamma^2 - 2b - c^2\delta^2, \quad B = (b + a\gamma)^2 - c^2\delta^2\gamma^2,$$

$$\delta = f'(0).$$

**Доказ.** Линеаризацијом система (21) у околини  $(0, 0, 0, 0)$  добијамо систем:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -ax_1 - y_1 + c\delta x_2^\tau, \\ \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\ \dot{x}_2 &= -ax_2 - y_2 + c\delta x_1^\tau, \\ \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2, \end{aligned} \tag{29}$$

где је  $\delta = f'(0)$ . Као што је описано у првом поглављу овог рада, сопствене вредности су решења карактеристичне једначине коју добијамо заменом функција  $x_i(t) = A_i e^{\lambda t}$ ,  $y_i(t) = B_i e^{\lambda t}$ ,  $x_i(t - \tau) = A_i e^{\lambda(t - \tau)}$  ( $i = 1, 2$ ) у систем (29). Карактеристична једначина има облик:

$$\Delta(\lambda) \equiv \Delta_1(\lambda)\Delta_2(\lambda) = 0, \tag{30}$$

где је

$$\Delta_1(\lambda) = \lambda^2 + (a + \gamma)\lambda + a\gamma + b - c\delta\lambda e^{-\lambda\tau} - c\delta\gamma e^{-\lambda\tau}, \tag{31}$$

$$\Delta_2(\lambda) = \lambda^2 + (a + \gamma)\lambda + a\gamma + b + c\delta\lambda e^{-\lambda\tau} + c\delta\gamma e^{-\lambda\tau}. \tag{32}$$

Карактеристична једначина има пребројиво много решења у скупу комплексних бројева, и само коначно много њих има реални део већи од нуле (поглавље 1, [1], [2]). Као и код обичних диференцијалних једначина, стабилност стационарног решења полазног система зависи од знака реалног дела решења карактеристичне једначине. Уколико постоје

решења са реалним делом нула, онда стабилност стационарног решења зависи од нелинеарних чланова полазног система.

Као што је већ речено, за мале вредности  $\tau > 0$  тривијално решење је стабилно ако је  $c < c_0$  и нестабилно ако је  $c > c_0$ . До промена стабилности у зависности од  $\tau$  може доћи само ако нека од сопствених вредности  $\lambda = \lambda(\tau)$  „пресече” имагинарну осу. Дакле, треба одредити када карактеристична једначина има чисто имагинарна решења. Одговарајућа вредност параметра  $\tau$  зове се критична вредност кашњења, и означава се са  $\tau_c$ .

Заменом  $\lambda = i\omega$  у  $\Delta_1$  добијамо:

$$\begin{aligned} c\delta(\omega^2 + \gamma^2) \sin(\omega\tau) &= -\omega^3 + (b - \gamma^2)\omega, \\ c\delta(\omega^2 + \gamma^2) \cos(\omega\tau) &= a\omega^2 + \gamma(b + a\gamma), \end{aligned} \quad (33)$$

а заменом у  $\Delta_2$ :

$$\begin{aligned} c\delta(\omega^2 + \gamma^2) \sin(\omega\tau) &= \omega^3 - (b - \gamma^2)\omega, \\ c\delta(\omega^2 + \gamma^2) \cos(\omega\tau) &= -a\omega^2 - \gamma(b + a\gamma). \end{aligned} \quad (34)$$

Ако квадрирамо и саберемо и први и други пар једнакости, добијамо

$$\omega^6 + (A + \gamma^2)\omega^4 + (A\gamma^2 + B)\omega^2 + B\gamma^2 = 0, \quad (35)$$

где је  $A = a^2 + \gamma^2 - 2b - c^2\delta^2$  и  $B = (a\gamma + b)^2 - c^2\delta^2\gamma^2$ . Како је  $\omega^2 \neq -\gamma^2$ , последњу једначину можемо „поделити” са  $\omega^2 + \gamma^2$ , после чега је:

$$\omega^4 + A\omega^2 + B = 0. \quad (36)$$

Ненегативна решења ове једначине су

$$\omega_{\pm} = \sqrt{\frac{-A \pm \sqrt{A^2 - 4B}}{2}}.$$

Тражимо само ненегативна решења једначине (36) јер ако је једно решење карактеристичне једначине (30),  $\lambda = i\omega$ ,  $\omega \geq 0$ , знамо да је друго решење  $\lambda = -i\omega$ .

Сада можемо да одредимо одговарајућа критична временска кашњења  $\tau$ ; добијамо их из (33) и (34). Узимајући у обзир пар једначина (33), добијамо тврђење 1° теореме, а из једначине (34) добијамо тврђење 2° теореме.

Докажимо сада тврђење које се односи на тип бифуркације. Диференцирањем карактеристичне једначине

$$\Delta_1(\lambda(\tau), \tau) \cdot \Delta_2(\lambda(\tau), \tau) = 0,$$

добијамо једнакост

$$\left( \frac{\partial \Delta_1}{\partial \lambda} \Delta_2 + \Delta_1 \frac{\partial \Delta_1}{\partial \lambda} \right) \frac{d\lambda}{d\tau} = -\frac{\partial \Delta_1}{\partial \tau} \Delta_2 - \Delta_1 \frac{\partial \Delta_2}{\partial \tau},$$

односно једнакост

$$\frac{d\lambda}{d\tau} = -\frac{\frac{\partial \Delta_1}{\partial \tau} \Delta_2 + \Delta_1 \frac{\partial \Delta_2}{\partial \tau}}{\frac{\partial \Delta_1}{\partial \lambda} \Delta_2 + \Delta_1 \frac{\partial \Delta_1}{\partial \lambda}}.$$

Ако заменимо (31) и (32) у последњу једнакост, добијамо да важи:

$$\operatorname{sgn} \left( \frac{d\operatorname{Re}\lambda}{d\tau} \right)_{\tau=\tau_c} = \operatorname{sgn} \left\{ \operatorname{Re} \left( \frac{d\lambda}{d\tau} \right)^{-1} \right\}_{\tau=\tau_c} = \operatorname{sgn} \left( \frac{2\omega^2 + A}{c^2 \delta^2 (\omega^2 + \gamma^2)} \right).$$

Одатле следи, заменом вредности за  $\omega_+$ , односно за  $\omega_-$ , да је

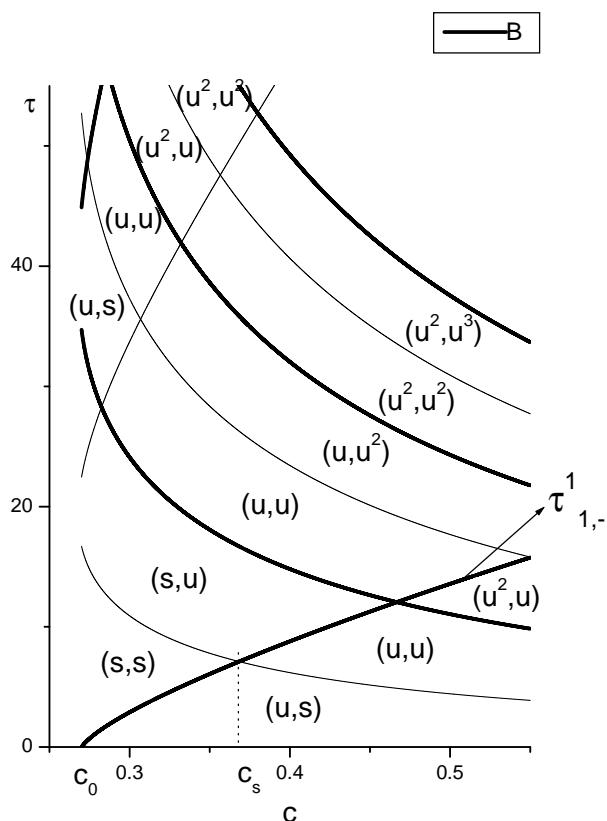
$$\left( \frac{d\operatorname{Re}\lambda}{d\tau} \right)_{\tau=\tau_+} > 0, \quad \left( \frac{d\operatorname{Re}\lambda}{d\tau} \right)_{\tau=\tau_-} < 0,$$

где је  $\tau_+$  било која критична вредност типа  $\tau_{i,+}^j$ , а  $\tau_-$  било која критична вредност типа  $\tau_{i,-}^j$ . Сада на основу Хопфове теореме (Теорема 1.12 у првом поглављу овог рада) закључујемо да важи тврђење теореме.  $\square$

Ако су вредности параметара  $a$ ,  $b$  и  $\gamma$  фиксирани, формуле за критичне вредности кашњења  $\tau_c(c)$  дефинишу тзв. *бифуркационе криве*  $\tau = \tau(c)$  у равни  $(c, \tau)$ . За неке типичне вредности параметара  $a$ ,  $b$ ,  $\gamma$  и за функцију купловања за коју је  $f'(0) = \delta = 1$ , бифуркационе криве за  $j = 0, 1, 2$  приказане су на слици 10. Ознаке у заградама показују колико стабилних односно нестабилних праваца има у некој области равни  $(c, \tau)$ . Тако, на пример  $(u^2, u)$  значи да постоје два пара сопствених вредности са позитивним реалним делом (генерисаних фактором  $\Delta_1$  карактеристичне једначине) и један пар сопствених вредности са позитивним реалним делом (генерисаним фактором  $\Delta_2$ ). Аналогно,  $(s, s)$  значи да све сопствене вредности имају негативне реалне делове.

Размотримо сада случај када карактеристична једначина има сопствене вредности једнаке 0. Ако заменимо  $\lambda = 0$  у (30), добијамо да је  $c = \frac{a\gamma + b}{\gamma\delta}$ . Када функције купловања имају облик  $f(x) = \operatorname{tg}^{-1}$  и  $f(x) = \operatorname{tanh}$ , а вредности параметара су фиксирани као на почетку овог поглавља, тада је наведена вредност за  $c$  увек већа од  $c_1$ . Зато тривијална решења карактеристичне једначине не разматрамо, и закључујемо да за вредности  $c$  које су нама од интереса и за  $\tau > 0$  може доћи само до Хопфових бифуркација.

Приметимо да бројеви  $\omega_{\pm}$  (из теореме 3.3) јесу реални само за вредности параметра  $c$  за које је  $A^2 - 4B \geq 0$ . За остале вредности параметра  $c$  важи следеће тврђење.



Слика 10: Бифуркационе криве  $\tau_c(c)$ , за параметре  $a = 0,25$ ,  $b = 0,02$  и  $\gamma = 0,02$ .

**Теорема 3.4** Ако је параметар  $c$  у систему (21) такав да је задовољена неједнакост

$$A^2 - 4B < 0,$$

где је

$$A = a^2 + \gamma^2 - 2b - c^2\delta^2, \quad B = (b + a\gamma)^2 - c^2\delta^2\gamma^2,$$

$$\delta = f'(0),$$

онда је тривијално стационарно решење система (21) стабилно за све вредности  $\tau > 0$ .

**Доказ.** Размотримо карактеристичну једначину (30) и уведемо функцију

$$\phi(z) \stackrel{def}{=} [(z + \gamma)(z + a) + b]^2 - c^2\delta^2(z + \gamma)^2e^{-2z\tau}.$$

(Карактеристична једначина (30) има облик  $\phi(\lambda) = 0$ .) Затим дефини-  
 шимо функцију

$$g(z) \stackrel{\text{def}}{=} \frac{\phi(z)}{P_4(z)} = 1 - \frac{c^2 \delta^2 (z + \gamma)^2}{P_4(z)} e^{-2z\tau},$$

где је  $P_4(z) = [(z + \gamma)(z + a) + b]^2$ . Приметимо да  $P_4(z) = 0$  јесте карактер-  
 истична једначина која одговара систему (21) у случају  $c = 0$ , односно  
 када су неурони неповезани. Због услова које задовољавају параметри  
 $a, b$  и  $\gamma$ , полином  $P_4(z)$  нема нула са реалним делом већим од нуле.

Нуле функције  $\phi(z)$ , односно функције  $g(z)$ , испитујемо помоћу прин-  
 ципа аргумента. Сви технички детаљи, који „недостају” у следећем раз-  
 матрању, могу се наћи у књизи [2], стр. 118-122.

Нека је  $C_R$  крива у комплексној равни која се састоји од сегмента  
 $[-iR, iR]$  и од полукруга полупречника  $R$ , са центром у нули, који је  
 одређен условом  $\operatorname{Re} z > 0$ . Како  $P_4(z)$  нема нула у полуравни  $\operatorname{Re} z > 0$ ,  
 то  $g(z)$  нема полова у тој полуравни, па је  $P_{C_R} = 0$ . (Са  $P_{C_R}$  и  $N_{C_R}$   
 означавамо редом збирове вишеструкости полова и нула функције  $g$  у  
 области ограниченој кривом  $C_R$ .) Користећи принцип аргумента, одред-  
 јујемо број  $N_{C_R}$ . Ако докажемо да је  $\lim_{R \rightarrow \infty} N_{C_R} = 0$ , онда ће за све  
 нуле функције  $\phi(z)$ , односно за све корене карактеристичне једначине  
 (21) важити да је  $\operatorname{Re} z \leq 0$ . Како под условом за параметар  $c$ ,  $A^2 - 4B < 0$ ,  
 функција  $\phi(z)$  нема нула на имагинарној оси, одатле ће следити тврђење  
 теореме.

Означимо са  $\omega_\tau(z) = \frac{c^2 \delta^2 (z + \gamma)^2}{P_4(z)} e^{-2z\tau}$ . Приметимо да се слика поменутог  
 полукруга криве  $C_R$  пресликавањем  $\omega_\tau(z)$  „скупља у тачку” кад  $R \rightarrow \infty$ .  
 Остаје да размотримо слику сегмента  $[-iR, iR]$ . Како је

$$|\omega_0(iy)| = \left| \frac{c\delta(iy + \gamma)}{(iy + \gamma)(iy + a) + b} \right|^2 = \frac{c^2 \delta^2 (\gamma^2 + y^2)}{y^4 + (a^2 + \gamma^2 - 2b)y^2 + (a\gamma + b)^2},$$

добивамо да је неједнакост  $|\omega_0(iy)| < 1$  еквивалентна са

$$y^4 + Ay^2 + B > 0,$$

где су величине  $A$  и  $B$  дефинисане у формулацији теореме. Према услови  
 теореме је  $A^2 - 4B < 0$ , па је  $|\omega_0(iy)| < 1$ . Зато је и  $|\omega_\tau(iy)| < 1$ , што  
 значи да се слика сегмента  $[-iR, iR]$  пресликавањем  $\omega_\tau$  налази унутар  
 јединичног диска  $B(0; 1)$  (па не обилази тачку  $z = 1$ ). Из претходних  
 разматрања следи да је варијација аргумента функције  $g$  по кривој  $C_R$   
 једнака нули кад  $R \rightarrow \infty$ . Тиме смо доказали с обзиром на принцип  
 аргумента, да је  $\lim_{R \rightarrow \infty} N_{C_R} = 0$ , што значи да све нуле функције  $\phi(z)$



имају реални део мањи од нуле. Дакле, стационарно решење је стабилно за сваки  $\tau > 0$ .  $\square$

Размотримо услов  $A^2 - 4B < 0$  из претходне теореме. За  $c = 0$  овај услов је еквивалентан услову,  $(a - \gamma) < 2\sqrt{b}$ , а тада некупловани систем има стабилну фокус-фокус стационарну тачку. У том случају постоји интервал за  $c$ ,  $c \in (0, c^\tau)$ , где је

$$c^\tau = \left( \frac{a^2\gamma^2 - 2b + 2\sqrt{b(2\gamma^2 + 2a\gamma + b^2)}}{\delta^2} \right)^{\frac{1}{2}},$$

за које је стационарно решење стабилно за било коју вредност  $\tau > 0$  (видети слике 10 и 11). За  $c = c^\tau$  важи да је  $\omega = \omega_+ = \omega_-$  (теорема 3.3), па се за ту вредност параметра  $c$  бифуркационе криве „састају” у једној тачки. У случају када некупловани систем ( $c = 0$ ) има стабилну фокус-чвор стационарну тачку услов  $A^2 - 4B < 0$  није задовољен ни за једно  $c > 0$ . На крају, у оба ова случаја постоји интервал за  $c$ ,  $c \in (c^\tau, c_0)$  у првом и  $c \in (0, c_0)$  у другом, када са повећањем  $\tau$  стационарна тачка постаје нестабилна.

### 3.3 Закључак и дискусија

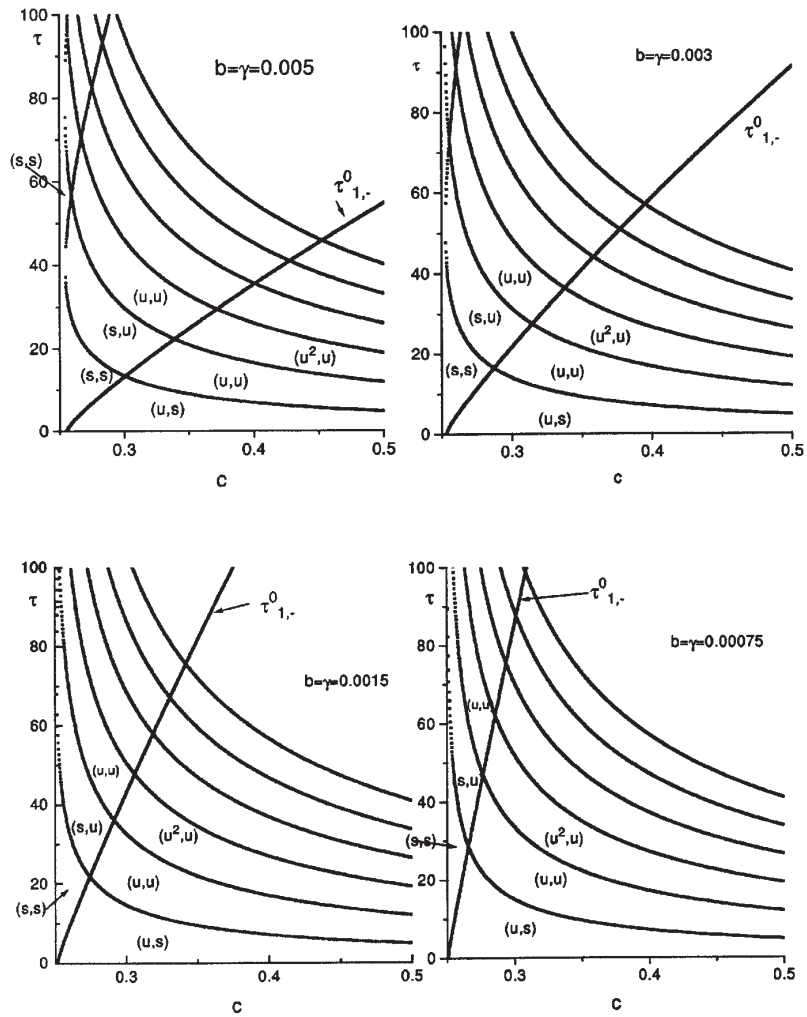
Анализирали смо стабилност и бифуркације стационарног решења у случају два повезана FitzHugh-Nagumo екситабилна система.

Код *истовремено повезаних* система анализом система обичних диференцијалних једначина доказано је да може доћи до промене стабилности решења. Нађена је критична вредност  $c_0$  параметра купловања  $c$ , када долази до суперкритичне Хопфове бифуркације. Експлицитно су нађене једначине којима је дефинисана рестрикција тока на центар многострукост и у којима фигурише параметар  $\epsilon = c - c_0$ . Центар многострукост је дата једначинама  $x_1 = x_2$ ,  $y_1 = y_2$ . Стационарно решење је стабилно за све вредности  $c < c_0$ . За мале вредности  $\epsilon > 0$  стационарно решење постаје нестабилно и појављује се стабилан гранични круг.

Резултати анализе система диференцијалних једначина *са кашњењем* дати су теоремама 3.3 и 3.4. За мале вредности параметра  $c$  и кашњења  $\tau$ , једини атрактор је стабилно стационарно решење. Доказано је да увек постоји интервал за параметар  $c < c_0$  када је за мале вредности кашњења  $\tau > 0$  стационарно решење стабилно, али са повећавањем кашњења стационарно решење постаје нестабилно. За вредности  $c > c_0$  и мале вредности  $\tau$  стационарно решење је нестабилно. Повећање  $\tau$  може довести до стабилизације стационарног решења (мале вредности  $\epsilon = c - c_0 > 0$ ) у индиректној субкритичној Хопфовој бифуркацији. Тада

је систем бистабилан у форми стабилног стационарног решења, нестабилног граничног круга и стабилног граничног круга који га окружује. Даље повећање  $\tau$  (потврђено нумеричком анализом) доводи до повећања радијуса нестабилног граничног круга, односно, до *fold limit cycle* бифуркације ([25], [27]) у којој нестају нестабилан и стабилан гранични круг, а стационарна тачка остаје као једини атрактор. Дакле, долази до престанка осцилација захваљујући кашњењу  $\tau$ . Даље повећање  $\tau$  доводи до суперкритичне Хопфове бифуркације па стационарно решење поново постаје нестабилно. Са сваким проласком параметра  $\tau$  кроз критичну вредност означену симболом  $\tau_+$ , пар сопствених вредности са негативним реалним делом постаје пар са позитивним реалним делом, односно повећава се број нестабилних праваца. Док свака критична вредност  $\tau_-$  „претвара” пар нестабилних у пар стабилних праваца. Приметимо да наша локална анализа стабилности стационарног решења није довољна за установљавање *fold limit cycle* бифуркације, као ни Хопф-Хопф бифуркације до које долази у пресеку бифуркационих кривих (како показује нумеричка анализа за неке конкретне вредности параметара  $a$ ,  $b$  и  $\gamma$ ). Аналитички, Хопф-Хопф бифуркација би могла бити доказана употребом рестрикције тока на центар многострукост система са кашњењем у којој фигуришу два параметра.

Типови динамике описани предложеним моделом су управо они који су уочени у реалној динамици неурона (поглавље 2, [24]). Наша анализа је показала да ако је веза довољно јака, односно ако је пренос импулса довољно јак, онда ће укључивањем кашњења у вези доћи до осцилација или стања *spiking* активности неурона. Даље, уочили смо да, са одређеном јачином везе и за мале вредности временског кашњења, може поново доћи до екситабилног стања неурона. Предложени модел се због своје једноставности може користити у анализи динамике већег броја повезаних неурона.



Слика 11: Бифуркационе криве  $\tau_c(c)$ , за параметре: (1)  $a = 0,25$ ,  $b = 0,005$  и  $\gamma = 0,005$ ; (2)  $a = 0,25$ ,  $b = 0,003$  и  $\gamma = 0,003$ ; (3)  $a = 0,25$ ,  $b = 0,0015$  и  $\gamma = 0,0015$ ; (4)  $a = 0,25$ ,  $b = 0,00075$  и  $\gamma = 0,00075$ .

## 4 Анализа стабилности у моделу повезаних неурона са малим временским кашњењем у вези

У претходном поглављу је анализиран модел повезаних неурона са електричном везом, дат следећим једначинама:

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_1 &= -x_1^3 + (a+1)x_1^2 - ax_1 - y_1 + c \operatorname{tg}^{-1}(x_2^\tau), \\
 \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\
 \dot{x}_2 &= -x_2^3 + (a+1)x_2^2 - ax_2 - y_2 + c \operatorname{tg}^{-1}(x_1^\tau), \\
 \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2,
 \end{aligned} \tag{37}$$

где је  $x^\tau = x(t - \tau)$ . Нађене су критичне вредности параметара  $\tau_c(c)$  за које долази до Хопфових бифуркација. Такође су одређени типови Хопфових бифуркација. Како локална анализа стабилности даје понашање система само у околини бифуркационих вредности, било је непоходно нумерички утврдити понашање система за остале вредности параметара. Добили смо неколико различитих типова динамике. Поред различитих типова осцилација које настају због увођења купловања, а мењају се због временског кашњења, нађена су два типа екситабилног понашања. Код првог је стабилна стационарна тачка једини атрактор, а код другог имамо стабилну стационарну тачку и стабилан гранични круг. Такође су нађене вредности за параметре  $c > 0$  и  $\tau > 0$  када долази до престанка осцилација. Оно што је важно јесте да до оба типа екситабилног понашања, као и до престанка осцилација долази због релативно малог временског кашњења  $\tau$ . Из тих разлога је можда оправдано апроксимирати функцију купловања на следећи начин:

$$f(x(t - \tau)) \approx f(x - \tau \dot{x}).$$

На тај начин би систем диференцијалних једначина са кашњењем (37) био апроксимиран системом обичних диференцијалних једначина:

$$\begin{aligned}
 \dot{x}_1 &= -x_1^3 + (a+1)x_1^2 - ax_1 - y_1 \\
 &\quad + c \operatorname{tg}^{-1}(x_2 - \tau(-x_2^3 + (a+1)x_2^2 - ax_2 - y_2 + c \operatorname{tg}^{-1}(x_1))), \\
 \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\
 \dot{x}_2 &= -x_2^3 + (a+1)x_2^2 - ax_2 - y_2 \\
 &\quad + c \operatorname{tg}^{-1}(x_1 - \tau(-x_1^3 + (a+1)x_1^2 - ax_1 - y_1 + c \operatorname{tg}^{-1}(x_2))), \\
 \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2.
 \end{aligned} \tag{38}$$

Оваква апроксимација, није увек оправдана чак и за мале вредности  $\tau$ . Оправданост њеног увођења анализирана је у општем случају, као и на примерима, у раду [28]. На моделу предатор-жртва једначина са кашњењем ова апроксимација је анализирана у [29]. У нашем случају, као што ћемо видети, апроксимативни систем је добра апроксимација за релативно мале вредности временског кашњења и омогућује нам да аналитички добијемо све битне типове динамике полазног система (37). Резултати које ћемо овде приказати објављени су у раду [4].

Главни резултат наше анализе система (38) је Хопфова (Баутинова) бифуркација кодимензије 2 ([27]) која се добија за мало  $\tau$ . Штавише, за јако мале вредности временског кашњења, бифуркационе криве тачног и апроксимативног система се скоро поклапају, а динамика им је квалитативно иста.

#### 4.1 Локална анализа стабилности стационарног решења

Поново ћемо, као и у претходном поглављу, разматрати само вредности параметара  $a$ ,  $b$ ,  $\gamma$  и  $c$  за које систем има само једно стационарно решење, односно када је

$$4\frac{b}{\gamma} > (a-1)^2, \quad \text{и} \quad c < c_1 \stackrel{\text{def}}{=} a + \frac{b}{\gamma}. \quad (39)$$

Фиксирајмо параметре  $a$ ,  $b$  и  $\gamma$  тако да задовољавају претходни услов, као и да је систем без купловања екситабилан. Анализираћемо промене стабилности стационарног решења или бифуркације у зависности од параметара  $c$  и  $\tau$ .

Линеаризација система (38) у околини стационарне тачке  $(0, 0, 0, 0)$  има облик:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= Fx_1 - y_1 + Dx_2 + Ey_2, \\ \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\ \dot{x}_2 &= Dx_1 + Ey_1 + Fx_2 - y_2, \\ \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2, \end{aligned} \quad (40)$$

где је

$$F = -a - c^2\tau, \quad D = c + ca\tau, \quad E = c\tau.$$

Одговарајућа карактеристична једначина је

$$\Delta(\lambda) = \Delta_1(\lambda)\Delta_2(\lambda) = 0,$$

при чему је

$$\begin{aligned}\Delta_1(\lambda) &= \lambda^2 + (\gamma - F - D)\lambda + b - F\gamma - \gamma D - bE, \\ \Delta_2(\lambda) &= \lambda^2 + (\gamma - F - D)\lambda + b - F\gamma + \gamma D + bE.\end{aligned}\quad (41)$$

Решења карактеристичне једначине су

$$\begin{aligned}\lambda_{1,2} &= \frac{1}{2}[-\gamma + F + D \pm \sqrt{(\gamma + F + D)^2 - 4b(1 - E)}], \\ \lambda_{3,4} &= \frac{1}{2}[-\gamma + F - D \pm \sqrt{(\gamma + F - D)^2 - 4b(1 + E)}],\end{aligned}\quad (42)$$

тако да је  $\Delta_1(\lambda_{1,2}) = 0$  и  $\Delta_2(\lambda_{3,4}) = 0$ .

Фиксна тачка је нехиперболичка ако је нека од сопствених вредности једнака нули или је имагинарна. Дакле, тражимо скуп

$$\mathcal{B}_{E_0} \stackrel{def}{=} \{(c, \tau) \in \mathbb{R}^+ \times \mathbb{R}^+ | \operatorname{Re}\lambda(c, \tau) = 0, c < c_1\},$$

где је  $\lambda = \lambda(c, \tau)$  неко од решења карактеристичне једначине.

Једнакост  $\Delta_1(0) = 0$  је задовољена ако је

$$b - F\gamma - gD - bE = 0 \Leftrightarrow \tau c(c\gamma - a\gamma - b) = c\gamma - a\gamma - b,$$

одакле следи, како је  $c < c_1 = a + \frac{b}{\gamma}$ , да је  $\tau = \frac{1}{c}$ . Фактор  $\Delta_2(\lambda)$  карактеристичне једначине нема корена једнаких нули ни за једно позитивно  $c$  и  $\tau$ . Зато скуп

$$\mathcal{B}_{E_0;p} \stackrel{def}{=} \{(c, \tau) | \tau = \frac{1}{c}, c < c_1\}$$

јесте скуп свих вредности параметара када је једна сопствена вредност једнака нули.

Једнакост  $\Delta_1(iv) = 0$  ( $v > 0$ ) важи ако је

$$-v^2 + (\gamma - F - D)iv + b - F\gamma - \gamma D - bE = 0 \Leftrightarrow$$

$$v^2 = b - F\gamma - \gamma D - bE > 0 \text{ и } (\gamma - F - D)v = 0.$$

Ако је  $c \in (a, c_1)$ , добијамо да је  $\tau = \frac{c-a-\gamma}{c(c-a)}$  и  $v = \sqrt{\gamma(a\gamma + b - c\gamma)/(c-a)}$ . С друге стране, ако  $c$  не припада интервалу  $(a, c_1)$ , једначина  $\Delta_1 = 0$  нема имагинарних решења. Осим тога, једначина  $\Delta_2 = 0$  нема имагинарних решења ни за једно  $c$  и  $\tau$ . Зато скуп

$$\mathcal{B}_{E_0;h} \stackrel{def}{=} \{(c, \tau) | \tau = \frac{c-a-\gamma}{c(c-a)}, c \in (a, c_1)\}$$

јесте скуп свих вредности параметара за које карактеристична једначина има имагинарна решења.

Из претходног следи да је

$$\mathcal{B}_{E_0} = \mathcal{B}_{E_0;p} \cup \mathcal{B}_{E_0;h}.$$

Следеће две теореме описују типове бифуркација за вредности параметара из скупа  $\mathcal{B}_{E_0;p}$  односно  $\mathcal{B}_{E_0;h}$ .

**Теорема 4.1** *За све вредности параметара  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0;p}$ , систем (38) има рачвасту (pitchfork) бифуркацију.*

(Објашњење шта је рачваста бифуркација дато је на крају доказа ове теореме.)

**Доказ.** За све параметре  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0;p}$ , карактеристична једначина која одговара линеаризованом систему у околини  $(0, 0, 0, 0)$  има једно решење једнако нула. Да би смо анализирали ток у околини те нехиперболичке фиксне тачке, користимо метод центар многострукости.

Посматрајмо систем (38) проширен једначином  $\dot{\epsilon} = 0$ , где је  $\epsilon = \tau - 1/c$ . После Маклореновог развоја „десних страна” тих једначина до чланова трећег степена, добијамо:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= -(a+c)x_1 - y_1 + (a+c)x_2 + y_2 + (a+1)(x_1^2 - x_2^2) + \\ &+ \left(\frac{c}{3} - 1\right)(x_1^3 - x_2^3) - ax_2^3 - x_2^2y_2 + cx_2^2x_1 - c(a+1)\epsilon x_2^2 + \\ &+ ac\epsilon x_2 + c\epsilon y_2 - c^2\epsilon x_1, \\ \dot{y}_1 &= bx_1 - \gamma y_1, \\ \dot{x}_2 &= (a+c)x_1 + y_1 - (a+c)x_2 - y_2 - (a+1)(x_1^2 - x_2^2) - \\ &- \left(\frac{c}{3} - 1\right)(x_1^3 - x_2^3) - ax_1^3 - x_1^2y_1 + cx_1^2x_2 - c(a+1)\epsilon x_1^2 + \\ &+ ac\epsilon x_1 + c\epsilon y_1 - c^2\epsilon x_2, \\ \dot{y}_2 &= bx_2 - \gamma y_2, \\ \dot{\epsilon} &= 0. \end{aligned} \tag{43}$$

Користећи сопствене векторе који одговарају сопственим вредностима генерисаним вредностима параметара из скупа  $\mathcal{B}_{E_0;p}$ , уведимо трансформацију координата

$$x_1 = x - z - t,$$

$$\begin{aligned}
y_1 &= \frac{b}{\gamma}x + y - \frac{b}{\gamma + \lambda_3}z - \frac{b}{\gamma + \lambda_4}t, \\
x_2 &= x + z + t, \\
y_2 &= \frac{b}{\gamma}x + y + \frac{b}{\gamma + \lambda_3}z + \frac{b}{\gamma + \lambda_4}t,
\end{aligned} \tag{44}$$

где је

$$\lambda_{3,4} = \frac{1}{2}[-2(a+c) - \gamma \pm \sqrt{(2a+2c-\gamma)^2 - 8b}].$$

Даље, на сличан начин као у претходном поглављу (подпоглавље 3.1) добијамо да центар многострукост има следећи облик:

$$\begin{aligned}
W^c(0) = \{(x, y, z, t, \epsilon) \mid & y = h_1(x, \epsilon), z = h_2(x, \epsilon), t = h_3(x, \epsilon), \\
& h_i(0, 0) = 0, Dh_i(0, 0) = 0, i = 1, 2, 3\}
\end{aligned} \tag{45}$$

при чему је

$$\begin{aligned}
h_1(x, \epsilon) &= -\frac{bc}{\gamma}\left(a + \frac{b}{\gamma} - c\right)x\epsilon + \frac{b}{\gamma^2}\left(a + \frac{b}{\gamma} - c\right)x^3 + \frac{bc}{\gamma}(a+1)x^2\epsilon + \dots, \\
h_2(x, \epsilon) &= 0, \\
h_3(x, \epsilon) &= 0.
\end{aligned} \tag{46}$$

Рестрикција тока на центар многострукост је дефинисана једначинама:

$$\dot{x} = F(x, \epsilon) = c\left(a + \frac{b}{\gamma} - c\right)x\epsilon - \left(a + \frac{b}{\gamma} - c\right)x^3 - c(a+1)x^2\epsilon + \dots \tag{47}$$

Функција  $F(x, \epsilon)$  задовољава

$$\frac{\partial F}{\partial \epsilon}(0, 0) = 0, \quad \frac{\partial^2 F}{\partial \epsilon^2}(0, 0) = 0,$$

$$\frac{\partial^2 F}{\partial \epsilon \partial x}(0, 0) = c\left(a + \frac{b}{\gamma} - c\right) \neq 0,$$

$$\frac{\partial^3 F}{\partial x^3}(0, 0) = -6\left(a + \frac{b}{\gamma} - c\right) \neq 0,$$

што је потребан и довољан услов да у тачки  $(x, \epsilon) = (0, 0)$  долази до рачвасте бифуркације ([9], [10]). Ток дефинисан једначином (47) је локално тополошки еквивалентан са током дефинисаним са  $\dot{x} = \epsilon x - x^3$  (погледати



и [27]). Дакле, полазни систем (38), под условом (39), за све вредности параметара из скупа  $\mathcal{B}_{E_0;p}$  у тачки  $(0, 0, 0, 0)$  има рачвасту бифуркацију. То значи да је за вредности  $\tau \leq \frac{1}{c}$  ( $\tau - \frac{1}{c}$  довољно мало) тривијално решење стабилно, а да за  $\tau > \frac{1}{c}$  ( $\tau - \frac{1}{c}$  довољно мало) тривијално решење постаје нестабилно и појављују се још два стационарна решења која су нестабилна.  $\square$

**Теорема 4.2** *За вредности параметара  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0;h}$  систем (38) има или суперкритичну или субкритичну или генерализану Хопфову бифуркацију. Штавише, постоје вредности параметара  $a, b,$  и  $\gamma$  такве да за неки  $c_B \in (c_0, c_1)$ , где је  $c_0 = a + \gamma$  и  $c_1 = a + \frac{b}{\gamma}$ , систем (38) има генерализану Хопфову бифуркацију.*

**Доказ.** За параметре  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0;h}$  карактеристична једначина која одговара систему (40) има само један пар имагинарних решења  $\lambda_{1,2} = \pm iv$ ,  $v > 0$ , док остала решења имају реални део различит од нуле. При томе, за свако  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0;h}$  важи:

$$d = \frac{d\operatorname{Re}\lambda_{1,2}}{d\tau}\Big|_{(c,\tau)} = \frac{1}{2} \frac{d(-\gamma + F + D)}{d\tau}\Big|_{(c,\tau)} = \frac{c(a - c)}{2} < 0. \quad (48)$$

Закључујемо да све вредности  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0;h}$  генеришу Хопфову бифуркацију. Тип Хопфове бифуркације можемо одредити ако анализирамо нормалну форму система на дводимензионалној инваријантној центар многострукости.

Довољно је да функције на десној страни полазног система (38) развијемо у околини координатног почетка до чланова трећег степена

$$\dot{X} = AX + \frac{1}{2}F_{ap,2}(X, X) + \frac{1}{6}F_{ap,3}(X, X, X), \quad (49)$$

где је

$$X = \begin{bmatrix} x_1 \\ y_1 \\ x_2 \\ y_2 \end{bmatrix}, \quad A = \begin{bmatrix} F & -1 & D & E \\ b & -\gamma & 0 & 0 \\ D & E & F & -1 \\ 0 & 0 & b & -\gamma \end{bmatrix},$$

$$F_{ap,2}(X, X) = \begin{bmatrix} (a+1)x_1^2 - c(a+1)\tau x_2^2 \\ 0 \\ (a+1)x_2^2 - c(a+1)\tau x_1^2 \\ 0 \end{bmatrix}$$

и

$$F_{ap,3}(X, X, X) = \begin{bmatrix} (\frac{c^2\tau}{3} - 1)x_1^3 + (c\tau - \frac{c}{3} - ca\tau)x_2^3 - c\tau x_2^2 y_2 + c^2\tau x_1 x_2^2 \\ 0 \\ (\frac{c^2\tau}{3} - 1)x_2^3 + (c\tau - \frac{c}{3} - ca\tau)x_1^3 - c\tau x_1^2 y_1 + c^2\tau x_2 x_1^2 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

Сопствени вектор  $Q$  матрице  $A$  који одговара сопственој вредности  $\lambda_1 = iv$  и сопствени вектор  $P$  матрице  $A^T$  који одговара сопственој вредности  $\lambda_2 = -iv$ , нормализовани у односу на скаларни производ  $\langle P, Q \rangle \stackrel{def}{=} \bar{P}^T Q$ , имају облик

$$Q = \begin{bmatrix} 1 \\ (c-a)(1 - \frac{iv}{\gamma}) \\ 1 \\ (c-a)(1 - \frac{iv}{\gamma}) \end{bmatrix},$$

$$P = \begin{bmatrix} \frac{v+i\gamma}{4v} \\ \frac{-i\gamma}{4v(c-a)} \\ \frac{v+i\gamma}{4v} \\ \frac{-i\gamma}{4v(c-a)} \end{bmatrix}.$$

Познато је да вектори  $Q$  и  $\bar{Q}$  формирају базу центар-подпростора  $E^c$  који одговара матрици  $A$ , тако да се сваки вектор  $R \in E^c$  може представити у облику

$$R = \alpha Q + \bar{\alpha} \bar{Q},$$

где је  $\alpha = \langle P, R \rangle$ .

Нека је центар многострукост система (38) одређена једначином  $X = H(\alpha, \bar{\alpha})$ . Рестрикција тог система на центар многострукост, у комплексној нормалној форми, може се представити:

$$\dot{\alpha} = iv\alpha + l_1\alpha|\alpha|^2 + l_2\alpha|\alpha|^4 + O(|\alpha|^6). \quad (50)$$

Ако са  $F_{ap}(X)$  означимо десну страну једначине (49),

$$F_{ap}(X) = AX + \frac{1}{2}F_{ap,2}(X, X) + \frac{1}{6}F_{ap,3}(X, X, X),$$

и имамо у виду инваријантност центар многострукости, добијамо:

$$\frac{\partial H}{\partial \alpha} \dot{\alpha} + \frac{\partial H}{\partial \bar{\alpha}} \dot{\bar{\alpha}} = F_{ap}(H(\alpha, \bar{\alpha})). \quad (51)$$

Заменимо сада Тејлоров развој

$$H(\alpha, \bar{\alpha}) = \alpha Q + \bar{\alpha} \bar{Q} + \sum_{1 \leq j+k \leq 5} \frac{1}{j!k!} h_{jk} \alpha^j \bar{\alpha}^k + O(|\alpha|^6),$$

са непознатим коефицијентима  $h_{jk} \in \mathbb{C}^4$  ( $h_{kj} = \bar{h}_{jk}$ ), и нормалну форму (50), са непознатим коефицијентима  $l_1$  и  $l_2$ , и  $F_{ap}$  у једначину (51). Из једначавањем коефицијената уз чланове истог степена на левој и десној страни тако добијене једначине, одређујемо коефицијенте  $h_{jk}$ ,  $l_1$  и  $l_2$ . Тако се добија да коефицијент  $l_1$  има облик:

$$\begin{aligned} l_1 &= \frac{1}{2} \operatorname{Re} \langle P, F_{ap,3}(Q, Q, \bar{Q}) + F_{ap,2}(\bar{Q}, (2ivI_4 - A)^{-1} F_{ap,2}(Q, Q)) - \\ &\quad - 2F_{ap,2}(Q, A^{-1} F_{ap,2}(Q, \bar{Q})) \rangle > \\ &= \frac{1}{2} \left[ -(c+3) \frac{\gamma}{c-a} + c - a - \gamma + \frac{2\gamma^2(a+1)^2}{(c-a)(b+a\gamma-c\gamma)} \right] \\ &= \frac{\gamma c^3 + G_1(a, b, \gamma) c^2 + G_2(a, b, \gamma) c + G_3(a, b, \gamma)}{2(a-c)(b+a\gamma-c\gamma)}, \end{aligned} \quad (52)$$

где је  $I_4$  јединична матрица реда 4, и где је

$$\begin{aligned} G_1(a, b, \gamma) &= -b - 3a\gamma - 2\gamma^2, \\ G_2(a, b, \gamma) &= 2ab + 3a^2\gamma + 2b\gamma - 3\gamma^2 + 3a\gamma^2, \\ G_3(a, b, \gamma) &= -a^2b - a^3\gamma + 3b\gamma - ab\gamma - 2\gamma^2 - a\gamma^2 - 3a^2 - \gamma^2. \end{aligned} \quad (53)$$

Ако је  $l_1 \neq 0$ , рестрикција система на центар многострукост је локално тополошки еквивалентна нормалној форми

$$\dot{\alpha} = (\beta + iv)\alpha + l_1 \alpha |\alpha|^2,$$

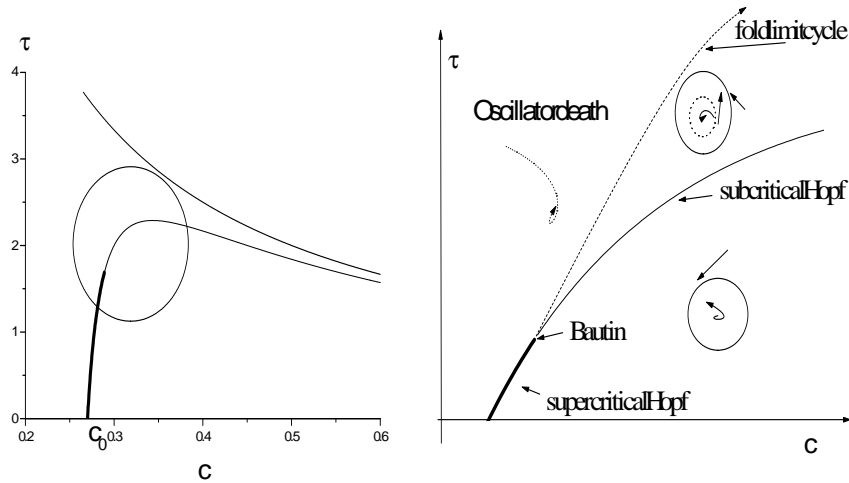
за довољно мало  $\beta$ . Ова нормална форма описује Хопфову бифуркацију еквилибријума  $\alpha = 0$  када параметар  $\beta$  мења вредности у околини бифуркационе тачке  $\beta = 0$ .

Како за све елементе скупа  $\mathcal{B}_{E_0;h}$  важи (48), тј. да је  $d < 0$ , то за вредности параметара  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0;h}$  такве да је  $l_1 < 0$  долази до суперкритичне Хопфове бифуркације, а за које је  $l_1 > 0$  долази до субкритичне Хопфове бифуркације. За вредности  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0;h}$  за које је  $l_1 = 0$  долази до генерализане Хопфове бифуркације.

Именилац у изразу за  $l_1$  је увек негативан на посматраном интервалу  $(a, c_1)$ . Како је бројилац полином трећег степена по  $c$ , постоји бар једна реална нула  $c = c_B$  тог полинома. Да ли број  $c_B$  припада посматраном интервалу зависи од параметара  $a$ ,  $b$  и  $\gamma$ . За  $a = 0,25$  и  $b = \gamma = 0,02$

биће  $c_B = 0,289024$  и тај број припада одговарајућем интервалу  $(c_0, c_1) = (0,27, 1,27)$ . Закључујемо да постоји критична вредност параметра  $c$  у којој долази до генерализане Хопфове бифуркације. За наведени избор параметара  $a$ ,  $b$ , и  $\gamma$  реализују се сва три типа Хопфове бифуркације како  $c$  пролази интервалом  $(c_0, c_1)$ .  $\square$

Напоменимо да и за другачији избор вредности  $a$ ,  $b$  и  $\gamma$  које се најчешће узимају, када је систем FitzHugh-Nagumo екситабилан, вредност  $c_B$  припада интервалу  $(c_0, c_1)$  и налази се веома близу вредности  $c_0$ .



Слика 12: Бифуркационе криве: (1) рачвасте и Хопфове бифуркације; (2) генерализане Хопфове бифуркације.

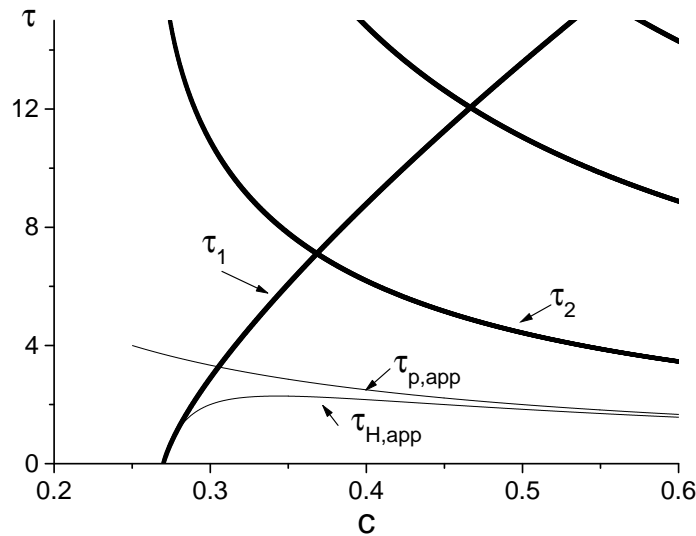
Ако представимо криву  $\tau(c) = \frac{c-a-\gamma}{c(c-a)}$  у равни  $(c, \tau)$ , део криве од  $c = c_0$  до  $c = c_B$  одговара суперкритичној Хопфовој бифуркацији, док део криве од  $c = c_B$  до  $c = c_1$  одговара субкритичној Хопфовој бифуркацији. Као што је познато из теорије бифуркација, код генерализане Хопфове бифуркације, осим ове две Хопфове бифуркације, постоји крива критичних вредности *fold limit cycle* бифуркације, која креће из тачке  $(c_B, \tau_B)$ . За вредности параметара између кривих субкритичне Хопфове бифуркације и *fold limit cycle* бифуркације, систем (38) има стабилно стационарно решење око кога је нестабилан гранични круг, а око кога је стабилан гранични круг. Генерализана Хопфова бифуркација

је приказана на слици 12.

Напоменимо још да је теореме 1 и 2 могуће доказати и у неким другим случајевима функције везивања сигмоидног типа. Услови које би функција требало да задовољава јесу:  $f(0) = 0$ ,  $f'(0) > 0$ ,  $f''(0) = 0$  и  $f'''(0) \neq 0$ .

## 4.2 Апроксимативни и тачан систем

За систем (37), који ћемо називати тачним системом, под условима (39) у претходном поглављу добијене су бифуркационе криве, као и неколико различитих типова динамике. Примећено је да се до карактеристичне динамике за понашање неурона, два типа екситабилног понашања, као и престанка осцилација, долази за релативно мале вредности временског кашњења  $\tau$ .



Слика 13: Бифуркационе криве тачног и апроксимативног система.

Упоредимо сада резултате добијене анализом апроксимативног система са резултатима о тачном систему. За почетак, представимо бифуркационе криве оба система у равни  $(c, \tau)$  (слика 13). Посматрајмо бифуркационе криве тачног система само за мале вредности  $\tau$ . На слици, криве означене са  $\tau_1$  и  $\tau_2$  одговарају првом и другом фактору карактеристичне једначине (30), при чему важи да је  $\frac{d\text{Re}\lambda_{1,2}}{d\tau} < 0$  на  $\tau_1$  и  $\frac{d\text{Re}\lambda_{3,4}}{d\tau} > 0$  на  $\tau_2$ , где су  $\lambda_{1,2,3,4}$  решења те карактеристичне једначине. Даље, са  $\tau_{r,app}$

означена је крива рачвасте бифуркације апроксимативног система, а са  $\tau_{H,app}$  означена је крива Хопфове бифуркације апроксимативног система.

Дакле, прво што можемо да приметимо јесте да апроксимација „није добра” за све вредности параметара изнад криве  $\tau_{p,app}$ . Наиме, цела фамилија бифуркација до којих долази када други фактор карактеристичне једначине тачног система има нехиперболичке сопствене вредности, за све  $c < c_1$ , није „обухваћена” овом апроксимацијом.

Са друге стране, примећујемо да се за јако мале вредности  $\tau$ , бифуркационе криве тачног ( $\tau_1$ ) и апроксимативног система ( $\tau_{H,app}$ ) поклапају. Дакле, постоје вредности параметара  $(c, \tau)$  када је апроксимативни систем добра апроксимација. Ове вредности се налазе у околини критичних вредности у којима се реализује генералисана Хопфова бифуркација која је приказана на слици . То значи да се помоћу теореме 4.2 може објаснити динамика тачног система у околини бифуркационе криве  $\tau_1(c)$ . Типови динамике „у околини” генералисане Хопфове бифуркације, субкритична Хопфова бифуркација и *fold limit cycle* бифуркација, као и престанак осцилација, јесу баш оно што је нумерички утврђено да се дешава и код тачног система.

Посматрајмо апроксимативни систем за вредности  $c > c_B$  и мало  $\tau \geq 0$ . Стационарно решење је нестабилно и једини атрактор јесте стабилан гранични круг у равни  $x_1 = x_2, y_1 = y_2$ . Повећањем  $\tau$  до вредности  $(c, \tau) \in \mathcal{B}_{E_0, h}$  долази до субкритичне Хопфове бифуркације, када стационарно решење постаје стабилно и појављује се нестабилан гранични круг у истој равни у којој је и стабилан гранични круг. Систем је бистабилан, са стабилним стационарним решењем и стабилним граничним кругом. Даље повећање  $\tau$  доводи до нестанка оба гранична круга у *fold limit cycle* бифуркацији. Тада, једини атрактор јесте стабилно стационарно решење, односно долази до престанка осцилација или феномена „смрт осцилатора” који је уочен и код тачног система. Даље повећање временског кашњења доводи до критичне вредности за рачвасту бифуркацију. Подсетимо: код рачвасте бифуркације за вредности параметара које су мање од бифуркационе нула-решење јесте стабилно, а са повећањем параметра то решење постаје нестабилно и појављују се још два стабилна стационарна решења. Такве динамике нема у тачном систему.

### 4.3 Закључак и дискусија

Анализирали смо стабилност и бифуркације стационарног решења модела повезаних FitzHugh-Nagumo неурона са електричном везом. Модел са диференцијалним једначинама са кашњењем у вези, за мале вред-

ности временског кашњења, апроксимиран је системом са четири обичне диференцијалне једначине.

Резултати о бифуркацијама апроксимативног система формулисани су у облику две теореме. Прва теорема одређује границу у равни  $(c, \tau)$  изнад које је динамика апроксимативног и тачног система квалитативно различита. Друга теорема установљава генерализовану Хопфову бифуркацију апроксимативног система. Систем може да буде екситабилан (са стабилним стационарним решењем), осцилаторан (када је гранични круг једини атрактор) и бистабилан (са стабилним стационарним решењем и стабилним граничним кругом). Реализују се субкритична Хопфова бифуркација, као и *fold limit cycle* бифуркација. Ово су основни типови динамике који су у претходном поглављу утврђени и код система са диференцијалним једначинама са кашњењем.

Дакле, добијена је добра апроксимација система диференцијалних једначина са кашњењем, за мале вредности параметара  $c$  и  $\tau$ : Анализом апроксимативног система аналитички су установљени основни типови динамике тачног система. Резултати су добијени за конкретну функцију везе  $f(x) = \text{tg}^{-1}(x)$ ; они се могу добити и за неку другу везу сигмоидног типа, тј. за функцију за коју важи  $f(0) = 0$ ,  $f'(0) > 0$ ,  $f''(0) = 0$  и  $f'''(0) \neq 0$ .

Бифуркације кодимензије 2, до којих долази у пресеку бифуркационих кривих тачног система за веће вредности параметра  $\tau$ , нису обухваћене овом апроксимацијом. Нумерички смо утврдили да су то Хопф-Хопф бифуркације. Претпостављам да аналитички доказ може бити заснован на генерализацији метода коришћеног у теорему 4.2.

## 5 Анализа стабилности у моделу повезаних Hind-Rose неурона

У овом поглављу анализираћемо стабилност и бифуркације модела два повезана неурона са динамиком значајно сложенијом од FitzHugh-Nagumo неурона. За једну ћелију неурона користићемо модел Hindmarsh-Rose, већ поменут у другој глави овог рада:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y + 3x^2 - x^3 - z + I, \\ \dot{y} &= 1 - 5x^2 - y, \\ \dot{z} &= -rz + rS(x + 1, 6).\end{aligned}\tag{54}$$

Променљива  $x$  означава мембрански потенцијал,  $y$  представља такозване брзе јонске струје и  $z$  представља споре јонске струје. Параметри  $r$  и  $S$  су реални и позитивни.

Дводимензионални модели неурона могу описати стање мировања и осцилаторну динамику неурона. Међутим, за сложеније понашање које је уочено код реалних неурона, као што је периодични *bursting*, модел најчешће мора бити тродимензионалан, као што је Hind-Rose модел. Параметар  $I$  представља спољашњу струју и његовом променом долази до квалитативно различитих динамика модела. За  $I = 0$ , систем има једно стабилно стационарно решење које одговара стању мировања неурона. У зависности од параметара, ако је  $I \neq 0$ , модел описује стање неурона са серијом акционих потенцијала која је хаотично испрекидана рефракторним периодима и стањима мировања (*bursting*). Овде ћемо испитати да ли до оваквих стања неурона долази и без утицаја спољашње струје, а услед интеракције између неурона, при чему се у њихову везу укључује и временско кашњење ([6]). У том случају треба сматрати да је  $I = 0$ , а параметри чија би промена, евентуално, давала *bursting*, биће параметар купловања  $c$  и временско кашњење  $\tau$ .

Анализирајмо прво систем (54) за  $I = 0$ . За параметре  $r$  и  $S$  узећемо вредности  $r = 0,0021$  и  $S = 4$ . Ово је уобичајени избор параметара када се анализира *bursting* у моделу Hind-Rose са спољашњом струјом. У том случају систем (54) има само једно стационарно решење:

$$(x_0, y_0, z_0) = (-1, 60453, -11, 8726, -0, 01812).\tag{55}$$



После трансформације  $x \rightarrow x - x_0$ ,  $y \rightarrow y - y_0$ ,  $z \rightarrow z - z_0$  и линеаризације тако добијеног система у околини (новог) стационарног решења  $(0, 0, 0)$  добијамо систем:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= (6x_0 - 3x_0^2)x + y - z, \\ \dot{y} &= -10x_0x - y, \\ \dot{z} &= 4rx - rz.\end{aligned}\tag{56}$$

Карактеристична једначина која одговара систему (56) јесте

$$(\lambda + r)(\lambda + 1)(\lambda + 3x_0^2 - 6x_0) + 4r(\lambda + 1) + 10x_0(\lambda + r) = 0.$$

Замењујући вредности за  $x_0$  и  $r$ , добијамо једначину трећег степена по  $\lambda$  чија су решења:

$$\lambda_1 = -18,2783, \quad \lambda_2 = -0,0645022, \quad \lambda_3 = -0,00344365.$$

Дакле, стационарно решење система (54) је стабилни чвор.

Модел два повезана Hind-Rose неурона са дифузном везом, у коју је укључено временско кашњење, дефинишемо следећим једначинама:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= y_1 + 3x_1^2 - x_1^3 - z_1 + c(x_1 - x_1^\tau), \\ \dot{y}_1 &= 1 - 5x_1^2 - y_1, \\ \dot{z}_1 &= -rz_1 + rS(x_1 + 1, 6), \\ \dot{x}_2 &= y_2 + 3x_2^2 - x_2^3 - z_2 + c(x_2 - x_2^\tau), \\ \dot{y}_2 &= 1 - 5x_2^2 - y_2, \\ \dot{z}_2 &= -rz_2 + rS(x_2 + 1, 6),\end{aligned}\tag{57}$$

где је  $x_i^\tau(t) = x_i(t - \tau)$ ,  $i = 1, 2$ . Анализираћемо систем (57) за различите вредности параметра купловања  $c > 0$  и временског кашњења  $\tau \geq 0$ , при чему сматрамо да је  $r = 0,0021$  и  $S = 4$ .

Стационарно решење система (57), које одговара стању мировања два неурона је

$$x_1 = x_2 = x_0, \quad y_1 = y_2 = y_0, \quad z_1 = z_2 = z_0.$$

После translације координатног система, тако да стационарно решење буде у тачки  $(x_1, y_1, z_1, x_2, y_2, z_2) = (0, 0, 0, 0, 0, 0)$ , и линеаризације у околини те тачке, добијамо систем:

$$\begin{aligned}
\dot{x}_1 &= (6x_0 - 3x_0^2 + c)x_1 + y_1 - z_1 - cx_1^\tau, \\
\dot{y}_1 &= -10x_0x_1 - y_1, \\
\dot{z}_1 &= 4rx_1 - rz_1, \\
\dot{x}_2 &= -cx_1^\tau + (6x_0 - 3x_0^2 + c)x_2 + y_2 - z_2, \\
\dot{y}_2 &= -10x_0x_2 - y_2, \\
\dot{z}_2 &= 4rx_2 - rz_2.
\end{aligned} \tag{58}$$

## 5.1 Локална анализа стабилности када је $\tau = 0$

Анализирајмо стабилност тривијалног решења система (57) у зависности од параметра  $c$ , при чему претпостављамо да је  $\tau = 0$ .

Карактеристична једначина која одговара систему (58) за  $\tau = 0$  је

$$F_1(\lambda)F_2(\lambda) = 0, \tag{59}$$

где је

$$\begin{aligned}
F_1(\lambda) &= (\lambda + 1)(\lambda + r)(\lambda + 3x_0^2 - 6x_0) + 4r(\lambda + 1) + 10x_0(\lambda + r), \\
F_2(\lambda) &= (\lambda + 1)(\lambda + r)(\lambda + 3x_0^2 - 6x_0) + 4r(\lambda + 1) + 10x_0(\lambda + r) \\
&\quad - 2c(\lambda + 1)(\lambda + r).
\end{aligned} \tag{60}$$

Као што се може приметити, први фактор у карактеристичној једначини не зависи од параметра  $c$ . Сва три корена полинома  $F_1(\lambda)$  су реална и негативна:

$$\lambda_1 = -28,2783, \quad \lambda_2 = -0,064502, \quad \lambda_3 = -0,00344965.$$

Дакле, решења карактеристичне једначине која зависе од параметра  $c$  јесу корени полинома  $F_2(\lambda)$ . Тако добијамо да ће карактеристична једначина имати једно решење  $\lambda = 0$  када је

$$c = \frac{3x_0^2 + 4x_0 + 4}{2} \approx 2,6527.$$

Ако потражимо када полином  $F_2(\lambda)$  има пар чисто имагинарних решења, добијамо да ће се то десити ако је

$$c = c_0 \approx 0,674522 \quad \text{и} \quad c = c_1 \approx 9,17561.$$

Како  $F_1$  не зависи експлицитно од  $c$ , из једнакости

$$\frac{\partial F_1(\lambda(c), c)}{\partial c} F_2(\lambda(c), c) + F_1(\lambda(c), c) \frac{\partial F_2(\lambda(c), c)}{\partial c} = 0,$$

добијамо да важи

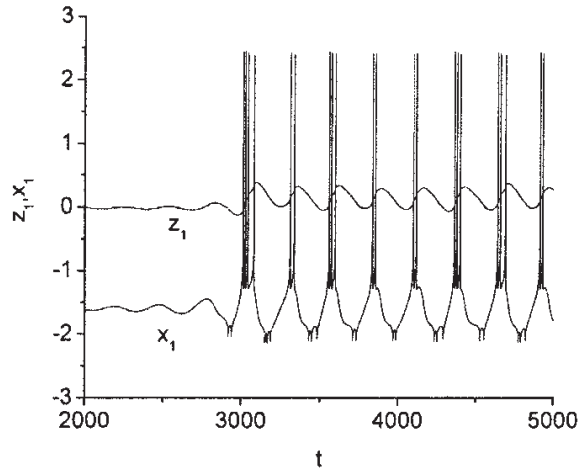
$$\frac{d\lambda}{dc} = -\frac{F_1 \frac{\partial F_2}{\partial c}}{\frac{\partial F_1}{\partial \lambda} F_2 + F_1 \frac{\partial F_2}{\partial \lambda}}.$$

Одатле следи да је

$$\left( \frac{d\operatorname{Re}\lambda}{dc} \right)_{c=c_0, \lambda=iv} > 0.$$

Закључујемо да је стационарно решење система (57) (за  $\tau = 0$ ) стабилно за све вредности параметра  $c \in (0, c_0)$ . До прве промене стабилности долази за вредност  $c = c_0$ , када се реализује Хопфова бифуркација и стационарно решење постаје нестабилно.

Претходна локална анализа система без кашњења, показује да до промене стабилности стационарног решења може доћи само захваљујући купловању, то када је  $c > c_0$ . Нумерички се може добити нпр. да већ за  $c = 0,7$  систем описује *bursting* динамику нурона (слика 14).



Слика 14:  $x_1(t)$  и  $z_1(t)$  са почетним условом у околини фиксне, тачке за  $c = 0,7$  и  $\tau = 0$

## 5.2 Локална анализа стабилности за $\tau > 0$

Карактеристична једначина која одговара систему (58) за  $\tau > 0$  је:

$$\Delta_1(\lambda)\Delta_2(\lambda) = 0, \quad (61)$$

при чему је

$$\Delta_{1,2}(\lambda) = (\lambda + 1)(\lambda + r)(\lambda + 3x_0^2 - 6x_0 - c) + 4r(\lambda + 1) + 10x_0(\lambda + r) \pm c(\lambda + 1)(\lambda + r)e^{-\lambda\tau}. \quad (62)$$

Нађимо за које вредности параметара  $c$  и  $\tau$  карактеристична једначина има имагинарна решења. Заменом  $\lambda = iv$  у (61) добијамо да је  $\Delta_1(iv) = 0$ , односно  $\Delta_2(iv) = 0$ , када је

$$\begin{aligned} c(v^2 + r^2)(v^2 + 1) \cos(v\tau) &= \mp(v^2 + r^2)(Dv^2 + E) \mp 4r^2(v^2 + 1), \\ c(v^2 + r^2)(v^2 + 1) \sin(v\tau) &= \pm v[(v^2 + 1)(v^2 + r^2 - 4r) \\ &\quad - 10x_0(v^2 + r^2)] \end{aligned} \quad (63)$$

где је  $E = 3x_0^2 - 6x_0 - c$  и  $D = 3x_0^2 + 4x_0 - c$ . Ако квадрирамо и саберемо леве и десне стране једнакости (63), онда за  $\Delta_1(iv) = 0$  и за  $\Delta_2(iv) = 0$  добијамо исту једначину

$$\begin{aligned} &v^{10} + (A^2 + r^2 + 1 - 2k)v^8 \\ &+ (A^2r^2 + A^2 + k^2 + r^2 - 2kr^2 - 2AB - 2k)v^6 \\ &+ (k^2r^2 + k^2 + A^2r^2 + B^2 - 2ABr^2 - 2AB - 2kr^2)v^4 \\ &+ (k^2r^2 + B^2 - 2Br^2 - 2ABr + 2Br^2 + 2Br)v^2 \\ &+ B^2r^2 = c^2(v^2 + r^2)^2(v^2 + 1)^2, \end{aligned} \quad (64)$$

где је

$$A = 3x_0^2 - 6x_0 + 1 + r - c, \quad B = (3x_0^2 + 4x_0 + 4 - c)r$$

и

$$k = 3x_0^2r - 6x_0^2 - cr + 3x_0^2 + 4x_0 - c + 5r.$$

Како је  $v^2 + r^2 \neq 0$  и  $v^2 + 1 \neq 0$ , после дељења једначине (64) са  $(v^2 + r^2)(v^2 + 1)$  добијамо једначину шестог степена

$$\begin{aligned} \omega^3 + (A^2 - 2k - c^2)\omega^2 + (k^2 - 2AB - c^2r^2 - c^2)\omega + B^2 - c^2r^2 &= 0, \\ \omega = v^2. \end{aligned} \quad (65)$$

Прва једначина за  $c > c_0$  има једно негативно и два позитивна решења. Означимо позитивна решења једначине (65) са  $\omega_1$  и  $\omega_2$ . Нека је  $v_- \stackrel{def}{=} \sqrt{\omega_1}$  и  $v_+ \stackrel{def}{=} \sqrt{\omega_2}$ .

Сада, нашавши решења за  $v$ , из (63) добијамо две фамилије бифуркационих кривих које одговарају редом првом и другом фактору  $\Delta_1$  и  $\Delta_2$ .

Прва фамилија дефинисана је условима:

ако је

$$\sin(v\tau) = \frac{v[(v^2 + 1)(v^2 + r^2 - 4r) - 10x_0(v^2 + r^2)]}{c(v^2 + r^2)(v^2 + 1)} > 0, \quad (66)$$

онда је

$$\tau_1^j(v) = \frac{1}{v} \left[ 2j\pi + \arccos \frac{-[(v^2 + r^2)(Dv^2 + E) + 4r^2(v^2 + 1)]}{c(v^2 + r^2)(v^2 + 1)} \right],$$

$$j = 0, 1, 2, \dots, \quad (67)$$

и ако је

$$\sin(v\tau) = \frac{v[(v^2 + 1)(v^2 + r^2 - 4r) - 10x_0(v^2 + r^2)]}{c(v^2 + r^2)(v^2 + 1)} < 0, \quad (68)$$

онда је

$$\tau_1^j(v) = \frac{1}{v} \left[ (2j + 2)\pi - \arccos \frac{-[(v^2 + r^2)(Dv^2 + E) + 4r^2(v^2 + 1)]}{c(v^2 + r^2)(v^2 + 1)} \right],$$

$$j = 0, 1, 2, \dots \quad (69)$$

Друга фамилија дефинисана је условима:  
ако је задовољено (66), онда је

$$\tau_2^j(v) = \frac{1}{v} \left[ (2j + 2)\pi - \arccos \frac{(v^2 + r^2)(Dv^2 + E) + 4r^2(v^2 + 1)}{c(v^2 + r^2)(v^2 + 1)} \right],$$

$$j = 0, 1, 2, \dots \quad (70)$$

и ако је задовољено (68), онда је

$$\tau_2^j(v) = \frac{1}{v} \left[ 2j\pi + \arccos \frac{(v^2 + r^2)(Dv^2 + E) + 4r^2(v^2 + 1)}{c(v^2 + r^2)(v^2 + 1)} \right],$$

$$j = 0, 1, 2, \dots \quad (71)$$

При томе, у обе фамилије бифуркационих кривих уместо  $v$  треба уврстити вредности  $v_- = \sqrt{\omega_1}$  и  $v_+ = \sqrt{\omega_2}$ . Сада можемо приказати бифуркационе криве у равни  $(c, \tau)$  (слика 15).

Одредимо затим када долази до директне, а када до индиректне Хопфове бифуркације. Диференцирањем карактеристичне једначине (61), добијамо једнакост

$$\left[ \frac{\partial \Delta_1}{\partial \lambda} \frac{d\lambda}{d\tau} + \frac{\partial \Delta_1}{\partial \tau} \right] \Delta_2 + \Delta_1 \left[ \frac{\partial \Delta_2}{\partial \lambda} \frac{d\lambda}{d\tau} + \frac{\partial \Delta_2}{\partial \tau} \right] = 0,$$

одакле следи једнакост

$$\frac{d\lambda}{d\tau} = \frac{\frac{\partial \Delta_1}{\partial \tau} \Delta_2 + \frac{\partial \Delta_2}{\partial \tau} \Delta_1}{\frac{\partial \Delta_1}{\partial \lambda} \Delta_2 + \frac{\partial \Delta_2}{\partial \lambda} \Delta_1}.$$

Помоћу те једнакости добијамо да важи

$$\begin{aligned} \operatorname{sgn} \left[ \frac{d\operatorname{Re}\lambda}{d\tau} \right]_{\tau=\tau_c} &= \operatorname{sgn} \left[ \operatorname{Re} \left( \frac{d\lambda}{d\tau} \right)^{-1} \right]_{\tau=\tau_c} = \\ &= \operatorname{sgn} \left[ \frac{3v^4 + 2(A^2 - 2k - c^2)v^2 + k^2 - 2AB - c^2r^2 - c^2}{c^2(v^2 + 1)(v^2 + 2)} \right]_{\tau=\tau_c}. \end{aligned} \quad (72)$$

Означимо са  $\phi$  следећи полином трећег степена:

$$\phi(\omega) = \omega^3 + (A^2 - 2k - c^2)\omega^2 + (k^2 - 2AB - c^2r^2 - c^2)\omega + B^2 - c^2r^2.$$

Сада за  $\omega = v^2$  из (72) следи:

$$\operatorname{sgn} \left[ \frac{d\operatorname{Re}\lambda}{d\tau} \right]_{\tau=\tau_c} = \operatorname{sgn} \left[ \frac{\phi'(\omega)}{c^2(\omega + 1)(\omega + r^2)} \right]_{\tau=\tau_c}.$$

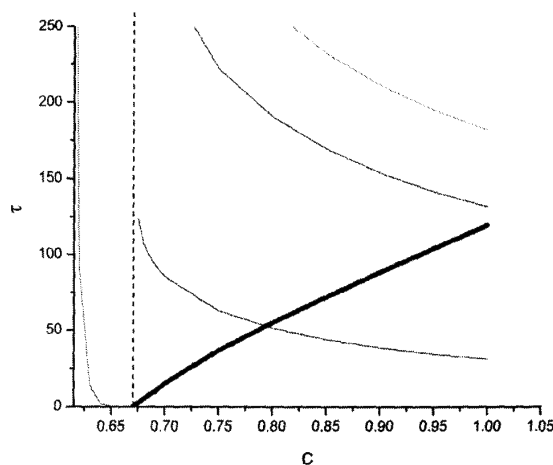
Нађене позитивне вредности  $\omega_1$  и  $\omega_2$  су заправо нуле полинома  $\phi(\omega)$ . Може се проверити да је  $\phi'(\omega_1) < 0$  и  $\phi'(\omega_2) > 0$ , па је

$$\left( \frac{d\operatorname{Re}\lambda}{d\tau} \right)_{\tau_{c,+}} > 0, \quad \left( \frac{d\operatorname{Re}\lambda}{d\tau} \right)_{\tau_{c,-}} < 0,$$

где је  $\tau_{c,+}$  било која вредност  $\tau_{1,2}^j(v_+)$ ,  $j = 0, 1, 2, \dots$ , а  $\tau_{c,-}$  било која вредност  $\tau_{1,2}^j(v_-)$ ,  $j = 0, 1, 2, \dots$ .

Ако искористимо добијене резултате локалне анализе за нумеричко испитивање система, долазимо до следећих закључака. За вредности  $c < c_0$  и било коју вредност  $\tau$ , стационарно решење је стабилно, али за вредности  $c$  близу  $c_0$  и довољно велико  $\tau$  систем је бистабилан са стабилном фиксном тачком и стабилним граничним кругом (није добијен локалном анализом). Тако да за ове вредности  $c$  и довољно велико  $\tau$  систем „пролази“ кроз *fold limit cycle* бифуркацију, када се не мења стабилност стационарног решења али се појављују нестабилан и стабилан гранични круг. Права  $\tau = 0$  је тангентна на ову бифуркациону криву  $\tau_c(c)$  у тачки  $(c_0, 0)$ , што је приказано на слици 15.

Ако фиксирамо вредност  $\tau$ , за коју је систем бистабилан и повећавамо  $c$ , долазимо до критичних вредности бифуркационе криве  $\tau_{1,-}$ , када систем има субкритичну Хопфову бифуркацију. Нестабилан гранични круг



Слика 15: Бифуркационе криве

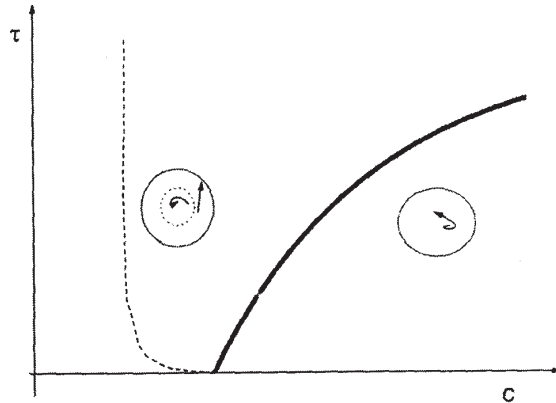
у овој бифуркацији нестаје и фиксна тачка постаје нестабилна. Стабилан гранични круг остаје стабилан, тако да за све вредности  $c > c_0$  и  $\tau < \tau_{1,-}$  једини атрактор је стабилан гранични круг. Ако посматрамо неко  $c$  мало веће од  $c_0$ , за мале вредности  $\tau$  фиксна тачка је нестабилна и атрактор је стабилан гранични круг. Са повећавањем  $\tau$  долази се до критичне вредности  $\tau_{1,-}$  када систем постаје бистабилан (слика 16). Са даљим повећањем  $\tau$  долази се до следеће бифуркационе криве Хопфове бифуркације, када фиксна тачка поново постаје нестабилна, а стабилан гранични круг остаје стабилан.

Бифуркациона анализа нам је показала да до *bursting* динамике може доћи за оне вредности  $(c, \tau)$  за које је стационарно решење нестабилно. Тако, на пример, добијамо да систем описује *bursting* динамику неурона за вредности  $(c, \tau) = (0, 7, 12)$  (слика 17) које су испод прве Хопфове бифуркационе криве на слици 15 и  $(c, \tau) = (0, 7, 88)$  (слика 18) које су одмах изнад друге Хопфове бифуркационе криве на слици 15.

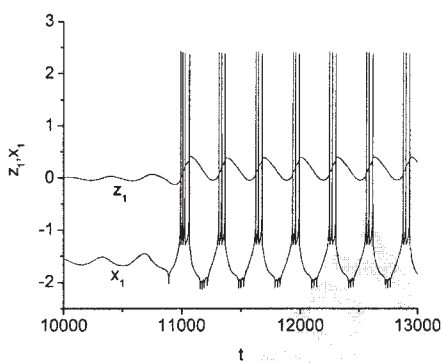
### 5.3 Закључак и дискусија

Анализирали смо стабилност и бифуркације стационарног решења у два повезана Hindmarsh-Rose система са кашњењем у вези.

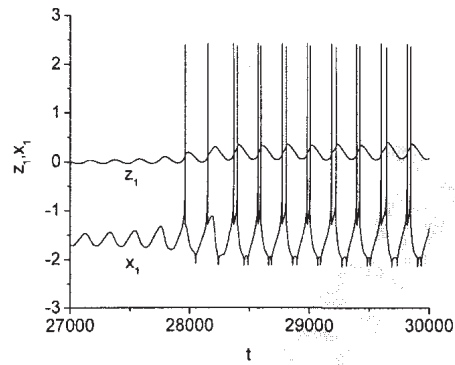
Локалном анализом стабилности стационарног решења код истовремено повезаних система ( $\tau = 0$ ) доказано је да може доћи до промене стабилности стационарног решења. Нађена је критична вредност параметра купловања  $c = c_0$  када долази до Хопфове бифуркације. За вредности  $c < c_0$  стационарно решење је стабилно, а за  $c > c_0$  стационарно реше-



Слика 16: Динамика за вредности  $(c, \tau)$  у околини *fold limit cycle* и субкритичне Хопфове бифуркационе криве



Слика 17:  $(c, \tau) = (0, 7, 12)$



Слика 18:  $(c, \tau) = (0, 7, 88)$

ње је нестабилно. Нумерички је нађено да за вредности  $c > c_0$  систем описује *bursting* понашање неурона.

Анализирањем система диференцијалних једначина са кашњењем добијене су критичне вредности параметара  $c$  и  $\tau$ , у којима се рализују индиректне и директне Хопфове бифуркације. Полазећи од Хопфових бифуркационих кривих, утврђено је да за вредности  $\tau > 0$  изнад прве а испод друге бифуркационе криве и за  $c$  у околини  $c_0$ , стационарно решење јесте стабилно. Нумерички је установљено да је систем тада бистабилан, са стабилним стационарним решењем и стабилним граничним кругом. За почетна стања у малој околини фиксне тачке, решења су стабилна. Решења са почетним стањима изван те околине привучена су *bursting* орбитама као атрактором. За вредности параметара  $c$  и  $\tau$  за



које је систем нестабилан, као што је то испод прве бифуркационе криве, или изнад друге бифуркационе криве, решење са почетним стањем близу фиксне тачке може осциловати неко време са малом амплитудом пре него што почне да описује *bursting* динамику.

И овим предложеним моделом описани су различити типови динамике уочени код неурона. Закључено је да до *bursting*-а може доћи или због јачине везе, или, при фиксираној јачини везе, због повећања кашњења у вези.

## Закључак

Од када је постављен први математички модел неурона у облику система диференцијалних једначина, неурони се проучавају као динамички системи. У другом поглављу овог рада је истакнут значај теорије бифуркација у проучавању динамике неурона. Познато је да без обзира на структуру и различите електрофизиолошке механизме, код неурона може доћи само до неке од четири експлицитно наведене бифуркације. До квалитативне промене динамике може доћи путем спољашњег надражаја као и због међусобне интеракције између неурона.

Вођени значајем теорије бифуркације у проучавању једног неурона у овом раду испитивали смо могуће бифуркације у моделима повезаних неурона. Постављени су и анализирани оригинални модели повезаних неурона са укључивањем кашњења у везу.

Проучаван је модел два повезана FitzHugh-Nagumo неурона са електричном и хемијском везом. Када нема кашњења у вези неурони повезани електричном везом су моностабилни резонатори, док кад су повезани хемијском везом неурони су бистабилни резонатори. Закључци које смо извели засновани су на локалној анализи стабилности стационарног решења за различите вредности параметра купловања  $c$ , као и применом методе центар многострукости. Када је укључено кашњење у вези,  $\tau > 0$ , модел је представљен системом диференцијалних једначина са кашњењем. У поглављу 1 је укратко изложена теорија функционалних диференцијалних једначина са кашњењем која је коришћена у испитивању стабилности и бифуркација овог система. Нађене су све критичне вредности временског кашњења када долази до Хопфових бифуркација. На крају је закључено да до бифуркација долази не само због јачине везе него и због кашњења у вези.

Сву разноврсну динамику коју нам даје модел представљен системом диференцијалних једначина са кашњењем, није могуће добити локалном анализом која је изложена у поглављу 3, па је даље у поглављу 4 предложена апроксимација овог система системом обичних диференцијалних једначина. Локалном анализом стабилности стационарног решења, применом методе центар многострукости и методе нормалних форми нађен је домен параметара за рачвасту бифуркацију и домен параметара за субкритичну, суперкритичну и генаралисану Хопфову бифуркацију. Добијен је изузетан резултат, да се за мале вредности временског кашњења

динамика тачног и апроксимативног система поклапају. Тиме смо оправдали уведену апроксимацију и доказали неке бифуркације које се нису могле добити код тачног система аналитички. Закључујемо да би се иста апроксимација могла применити и на неке друге моделе повезаних неурона, као и уопште на системе диференцијалних једначина са кашњењем који су нам од интереса.

На крају смо у поглављу 5 анализом предложеног модела повезаних неурона доказали да до *bursting* динамике може доћи услед узајамне интеракције између неурона. Са увођењем кашњења у везу и анализом система од шест диференцијалних једначина са кашњењем, добијено је још да се *bursting* динамика добија и за одређену јачину везе услед повећања кашњења у вези. Нађене су све критичне вредности временског кашњења када долази до Хопфових бифуркација.

Динамика и бифуркације добијене у овако постављеним моделима неурона, односно неуронских мрежа су управо оне које се експериментално добијају код неурона. Познавајући начин преношења акционог потенцијала са једног неурона на други, увођење кашњења у везу у моделу повезаних неурона се природно намеће. На тај начин модел повезаних неурона је са једне стране једноставно представљен, а са друге постаје бесконачнодимензионалан динамички систем па описује компликовану динамику и даје бифуркације могуће код повезаних неурона. Применом методе центар многострукости за системе диференцијалних једначина са кашњењем са два параметра би се могле аналитички доказати Хопф-Хопф бифуркације које су у овим моделима само нумерички уочене. Како кашњење у вези описује различите трансфере информација са једног неурона на други, приметимо да би било интересантно проучавати и моделе код којих се кашњење у вези мења у зависности од времена.

Модели повезаних неурона који су предложени у овом раду, због своје једноставности би се могли применити и у проучавању великог броја повезаних неурона као што је то урађено нпр. у [7].

Наши резултати приказани у поглављима 3, 4 и 5 овог рада су даље анализирани нпр. у [37], [38], [39], [40], [41], [42], [43], [44], [45].

## Литература

- [1] J. Hale and S. V. Lunel, *Introduction to Functional Differential Equations*, Springer-Verlag, New York, (1993).
- [2] Л. Э. Эльсгольц, С. Б. Норкин, Введение в теорию дифференциальных уравнений с отклоняющимся аргументом, Наука, Москва, 1971.
- [3] N. Buric, D. Todorovic, *Dynamics of FitzHugh-Nagumo excitable systems with delayed coupling*, Phys. Rev. E 67 (2003), 0066222.
- [4] N. Buric and D. Todorovic, *Bifurcations due to small time-lag in coupled excitable systems*. Int. J. Bifurcation Chaos, Vol. 15 (2005), 1775–1785.
- [5] N. Buric, D. Todorovic, *Synchronization of hyperchaotic systems with delayed bi-directional coupling*, Phys. Rev E 68 (2003).
- [6] N. Buric, D. Rankovic, *Bursting neurons with coupling delays*, Phys. Letters A 363 (2007) 282–289.
- [7] N. Buric, D. Rankovic, K. Todorovic and N. Vasovic, *Mean field approximation for noisy delay coupled excitable neurons*, Physica A, 389, 19 (2010), 3956-3964.
- [8] D. Rankovic, *Bifurcations of FitzHugh-Nagumo excitable systems with chemical delayed coupling*, Математички Весник, 63 (2011) 103-114.
- [9] D. K. Arrowsmith, C. M. Place, *Dinamical Systems*, Cambridge University Press, Cambridge, 1990.
- [10] S. Wiggins, *Introduction to Applied Nonlinear Dinamical Systems and Chaos*, Springer-Verlag, New York, 1990.
- [11] D. Ruelle, *Elements of differentiable Dynamics and Bifurcation Theory*, Academic Press, Inc. London, 1989.
- [12] Hale, J. K. *Behavior near constant solutions of functional differential equations*, J. Differential equations 9 (1970), 278–294.
- [13] S. A. Campbell, V. G. LeBlanc, *Resonant Hopf-Hopf Interactions in Delay Differential Equations*, Journal of Dynamics and Differential Equations, Vol. 10, No. 2, April 1998.

- [14] S. A. Campbell, J. Bélair, T. Ohira, J. Milton, *Limit Cycles, Tori, and Complex Dynamics in a Second-Order Differential Equation With Delayed Negative Feedback*, *Journal of Dynamics and Differential Equations*, Vol. 7, No. 1, 1995.
- [15] Xiuling Li, Junjie Wei, *Stability and bifurcation analysis on a delayed neural network model*, *International Journal of Bifurcation and Chaos*, Vol 15, 2005.
- [16] Jack Carr, *Applications of Centre Manifold Theory*, Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- [17] H. Kokubu, *Normal forms for parametrized vector fields and its application to bifurcations of some reaction diffusion equations*, *Japan J. Appl. Math.* 1 (1984), 273–297.
- [18] T. Faria, L. T. Magalhaes, *Normal forms for retarded functional differential equations and applications to Bogdanov Takens singularity*, *J. Differential Equations* 122 (1995), 201–224.
- [19] T. Faria, L. T. Magalhaes, *Normal forms for retarded functional differential equations with parameters and applications to Hopf bifurcation*, *J. Differential Equations* 122 (1995), 181–200.
- [20] R. FitzHugh, *Mathematical Model of Threshold Phenomena in the Nerve Membrane*. *Bulletin of Mathematical Biophysic*, 17 (1955), 257–278.
- [21] J. Nagumo, S. Arimoto and S. Yoshizava, *An active pulse transmission line simulating nerve axon*, *Proc IREE* 50, (1962), 2061.
- [22] J. L. Hindmarsh, R. M. Rose, *A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations*, *Proc. R. Soc. London Ser. B* 221 (1984), 87–102.
- [23] A. L. Hodgkin, A. F. Huxley, *A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve*, *J. Physiol. London*, 117 (1952), 500.
- [24] E. M. Izhikevich, *Neural excitability, spiking and bursting*, *Int. J. Bifur. Chaos*, Vol. 10, No. 6 (2000), 1171–1266.
- [25] E. M. Izhikevich, *Dynamical Systems in Neuroscience*, The MIT Press (2005).

- [26] D. Terman, D. Wang, *Global competition and local cooperation in a network of neural oscillators*, Physica D, 81 (1995), 148.
- [27] Yu. A. Kuznetsov, *Explicit Normal Form Coefficients for all Codim 2 Bifurcations of Equilibria in ODE's*. CWI. Modeling, Analysis and Simulation, No. R 9730 (1997), 1–17.
- [28] G. Meinardus, G. Neurenberg, *Delay Equations, Approximation and Application*, Birkhauser Verlag, Basel-Boston-Studgart (1985).
- [29] J. Faro, S. Velasco, *An approximation for prey-predator models with time delay*, Physica D, 110 (1997) 313–322.
- [30] D. V. Ramana Reddy, A. Sen, and G. L. Johnston, *Time delay induced death in coupled limit cycle oscillators*, Phys. Rev. Lett. 80 (1998) 5109–5112.
- [31] D. V. Ramana Reddy, A. Sen, and G. L. Johnston, *Time delay effects on coupled limit cycle oscillators at Hopf bifurcation* Physica D 129 (1999) 15–34.
- [32] J. J. Fox, C. Jayaprakash, D. Wang, and S. R. Campbell, *Synchronization in relaxation oscillator networks with conduction delays*, Neural Comput. 13 (2001) 1003–1021.
- [33] S. R. Campbell and D. Wang, *Relaxation oscillators with time delay coupling*, Physica D, 111 (1998) 151–178.
- [34] F. C. Hoppensteadt and E. M. Izhikevich, *Weakly Connected Neural Networks*, Springer-Verlag, New York, 1997.
- [35] E. M. Izhikevich, *Phase equations for relaxation oscillators*, Phys. Rev. E 58, (1998) 905.
- [36] K. Gopalsamy and I. Leung, *Delay induced periodicity in a neural netlet of excitation and inhibition*, Physica D 89 (1996) 395–426.
- [37] S. A. Cambell, *Time Delay in Neural Systems*, Handbook of Brain Connectivity, R. McIntosh and V. K. Jirsa, editores. Springer-Verlag, 2007.
- [38] A. Ucar, K. E. Lonngren, E. W. Bai, *Synchronization of the coupled FitzHugh-Nagumo systems*, Chaos, Solitons and Fractals 20 (2004) 1085–1090.

- [39] S. Duan, X. Liao, *Adaptiv synchronization of coupled FitzHugh-Nagumo Systems*, Sixth Internacional Conference on Intelligent Systems Design and Applications (ISDA '06) Vol. 3 (2006).
- [40] M. A. Dahlem, G. Hiller, A. Panchuk, E. Scholl, *Dynamics of delay-coupled excitable neural systems*, Int. Journal of Bifurcation and Chaos 19 (2009) 745-753.
- [41] E. Scholl, G. Hiller, P. Hovel, M. A. Dahlem, *Time-delayed feedback in neurosystems*, Phyl. Trans. R. Soc. A 367 (2009), 1079-1096.
- [42] B. Zhen, J. Xu, *Bautin bifurcation analysis for synchronous solution of a coupled FHN neural system with delay*, Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation 15 (2010) 442-458.
- [43] Z. Song, *Bursting near Bautin bifurcation in a neural network with delay coupling*, Int. Journal of Neural Systems 19 (2009) 359-373.
- [44] D. Fan, L. Hong, J. wei, *Hopf bifurcation anlysis in synaptically coupled HR neurons with two time delay*, Nonlinear Dynamics 62 (2010) 305-319.
- [45] Y. Li, W. Jiang, *Hopf and Bogdanov-Takens bifurcations in coupled FitzHugh-Nagumo neural system with delay*, Nonlinear Dynamics, published online, 6. nov. 2010.