Ки&М)

АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ЖИВЫХ СИСТЕМ

УДК: 519.8

# Анализ индуцированных шумом пачечных колебаний в двумерной модели Хиндмарш–Розе

### Л.Б. Ряшко<sup>а</sup>, Е.С. Слепухина<sup>b</sup>

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

E-mail: a Lev.Ryashko@urfu.ru, b eudokiya@yandex.ru

Получено 18 апреля 2014 г.

В работе исследуется стохастическая динамика двумерной модели Хиндмарш–Розе в параметрической зоне сосуществования устойчивых равновесий и предельных циклов. Изучается явление индуцированных шумом переходов между аттракторами. Под воздействием случайных возмущений равновесные и периодические режимы объединяются в пачечные: система демонстрирует чередование малых колебаний около равновесия с осцилляциями больших амплитуд. Проводится анализ этого эффекта с помощью техники функций стохастической чувствительности и предлагается метод оценки критических значений интенсивности шума.

Ключевые слова: модель Хиндмарш–Розе, возбудимость, стохастическая чувствительность, индуцированные шумом переходы, пачечные колебания

## Analysis of noise-induced bursting in two-dimensional Hindmarsh-Rose model

#### L.B. Ryashko, E.S. Slepukhina

Ural Federal University, 51 Lenina avenue, Ekaterinburg, 620083, Russia

**Abstract.** — We study the stochastic dynamics of the two-dimensional Hindmarsh–Rose model in the parametrical zone of coexisting stable equilibria and limit cycles. The phenomenon of noise-induced transitions between the attractors is investigated. Under the random disturbances, equilibrium and periodic regimes combine in bursting regime: the system demonstrates an alternation of small fluctuations near the equilibrium with high amplitude oscillations. This effect is analysed using the stochastic sensitivity function technique and a method of estimation of critical values for noise intensity is proposed.

Keywords: Hindmarsh-Rose model, excitability, stochastic sensitivity, noise-induced transitions, bursting

Citation: Computer Research and Modeling, 2014, vol. 6, no. 4, pp. 605-619 (Russian).

Работа выполнена при финансовой поддержке УрФУ в рамках реализации Программы развития УрФУ для победителей конкурса «Молодые ученые УрФУ».

© 2014 Лев Борисович Ряшко, Евдокия Сергеевна Слепухина

#### Введение

Основными типами нейронной активности являются состояние покоя, тонические (периодические) и пачечные (бёрстовые) колебания [Izhikevich, 2007]. Последние представляют собой чередование периодических спайков, объединенных в группу (пачку), и участка покоя. Одной из первых систем, моделирующий пачечную активность, является модель Хиндмарш–Розе (XP) [Hindmarsh, Rose, 1984]. Первоначально была предложена двумерная система обыкновенных дифференциальных уравнений, являющаяся модификацией модели потенциала действия ФитцХью-Нагумо [FitzHugh, 1961]. Затем для представления механизма пачечных колебаний, было введено третье уравнение.

По классификации Ходжкина [Hodgkin, 1948] нейронная возбудимость бывает двух типов. Класс 1 описывает модели, в которых потенциалы действия могут возбуждаться с любой произвольно низкой частотой, нарастающей с увеличением внешнего импульса. В классе 2 потенциалы действия генерируются в определенном, достаточно узком диапазоне частот, и являются относительно не чувствительными к изменению внешнего импульса. Класс 1 возбудимости проявляется в моделях с седло-узловой бифуркацией, тогда как класс 2 связывают с бифуркацией Андронова–Хопфа [Izhikevich, 2000]. К классу 2 относится, например, модель ФитцХью– Нагумо, для которой эффекты стохастической возбудимости изучались в [Pikovsky, Kurths, 1997; Lindner, Schimansky-Geier, 1999; Lindner et al., 2004; Bashkirtseva, Ryashko, 2011a; Башкирцева, Ряшко, Слепухина, 2013; Bashkirtseva et al., 2014]. Рассматриваемая в данной работе модель XP демонстрирует другой механизм возбудимости, относящийся к классу 1.

Основные особенности динамики двумерной модели XP описаны в [Hindmarsh, Rose, 1984]. Дальнейший анализ и бифуркационные диаграммы представлены в [Innocenti et al., 2007] и [Shilnikov, Kolomiets, 2008]. Детерминированная динамика полной трехмерной системы XP изучалась во многих работах в различных параметрических зонах [Wang, 1993; Li-Xia, Qi-Shao, 2005; Innocenti et al., 2007; Shilnikov, Kolomiets, 2008; Storace et al., 2008; Barrio, Shilnikov, 2011; Desroches et al., 2013].

Стохастический вариант полной трехмерной модели ХР исследовался некоторыми авторами. В основном изучалось воздействие шума на систему с периодическим внешним импульсом и явление стохастического резонанса [Longtin, 1997; Wang et al., 2000; Osipov, Ponizovskaya, 2000; Reinker et al., 2003; Baltanas, Casado, 2002; Ying, Qin-Sheng, 2011]. Когерентный резонанс для трехмерной модели XP анализировался в [Gu et al., 2002; Xia, Qi-Shao, 2005].

В данной статье изучается воздействие случайных возмущений на двумерную модель ХР. Исходная детерминированная система отличается сильной нелинейностью, вследствие которой она демонстрирует весьма разнообразные и трудно поддающиеся анализу динамические режимы. Вместе с тем случайные возмущения существенно влияют на механизмы возбуждения в нейронных системах. Даже небольшие стохастические флуктуации могут привести к значительному качественному изменению нелинейной динамики таких систем.

В системе Хиндмарш–Розе под действием случайных возмущений происходят индуцированные шумом переходы между сосуществующими предельными циклами и равновесиями. Под влиянием стохастических флуктуаций равновесные и периодические режимы объединяются в пачечные: система демонстрирует чередование малых колебаний около равновесия с осцилляциями больших амплитуд.

В рамках детерминированных систем смоделировать пачечные колебания удается с помощью систем как минимум из трех уравнений. В данной статье показано, как под действием случайных возмущений может генерироваться пачечная активность даже в двумерной модели.

Исчерпывающее вероятностное описание стохастической динамики дает уравнение Фоккера–Планка–Колмогорова (ФПК). Однако напрямую использовать его технически сложно

КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ \_\_\_

даже в двумерном случае. Поэтому были разработаны различные асимптотики и аппроксимации. Для аппроксимации решений уравнения ФПК могут быть использованы метод квазипотенциала [Вентцель, Фрейдлин, 1979; Dembo, Zeitouni, 1995] и техника функций стохастической чувствительности [Bashkirtseva, Ryashko, 2004; Bashkirtseva, Ryashko, 2005].

Функция стохастической чувствительности [Bashkirtseva, Ryashko, 2011b] позволяет строить доверительные области (эллипсы и полосы), которые являются простыми и наглядными геометрическими моделями для пространственного описания конфигурационного расположения случайных состояний вокруг детерминированных аттракторов (равновесий и предельных циклов). В данной работе с помощью метода доверительных областей проводится анализ индуцированных шумом переходов в модели XP, приводящих к генерации пачечных режимов.

#### Детерминированная модель

Рассмотрим двумерную систему Хиндмарш–Розе [Hindmarsh, Rose, 1984; Shilnikov, Kolomiets, 2008]:

$$\dot{x} = y - x^3 + 3x^2 - a,$$
  

$$\dot{y} = -3 - 5x^2 - y.$$
(1)

607

где *x* — мембранный потенциал, *y* — восстановительная переменная и *a* — управляющий параметр.





В зависимости от значения параметра *a* в системе (1) имеются либо одно, либо три состояния равновесия. На рисунке 1 представлен фрагмент бифуркационной диаграммы. При переходе параметра *a* слева направо через точку  $\bar{a}_1 \approx -4.1852$  в системе происходит седло-узловая бифуркация: появляются два новых равновесия — седло и устойчивый узел. При  $\bar{a}_1 < a < \bar{a}_2 \approx -3.9144$  в системе сосуществуют устойчивое равновесие и предельный цикл, разделенные сепаратрисой седла. Предельный цикл теряет устойчивость и исчезает в точке  $\bar{a}_2$  в результате гомоклинической бифуркации.

На рисунке 2 изображен типичный фазовый портрет системы в зоне параметров  $a \in (\bar{a}_1, \bar{a}_2)$ для значения a = -4. Устойчивая сепаратриса седла разделяет бассейны притяжения устойчивого равновесия и предельного цикла. В этой параметрической зоне решение детерминированной



Рис. 2. Фазовый портрет системы при *a* = -4: устойчивое (закрашенный кружок) и неустойчивые (незакрашенные) равновесия, предельный цикл (жирная линия), сепаратриса (штрихпунктир), детерминированные траектории (сплошные)

системы, в зависимости от расположения начальной точки, либо стремится к устойчивому равновесию (стационарный невозбужденный режим), либо к устойчивому циклу (возбужденный периодический режим). Далее мы покажем, что пачечный режим в этой модели может возникнуть в результате воздействия случайных возмущений.

#### Стохастическая модель

Рассмотрим стохастическую систему:

$$\dot{x} = y - x^{3} + 3x^{2} - a + \varepsilon \dot{w}$$
  
$$\dot{y} = -3 - 5x^{2} - y,$$
(2)

где *w* является стандартным винеровским процессом с параметрами E(w(t) - w(s)) = 0,  $E(w(t) - w(s))^2 = |t - s|$  и  $\varepsilon$  – интенсивность шума.

Исследуем воздействие случайных возмущений на систему в зоне  $a \in (\bar{a}_1, \bar{a}_2)$ , где сосуществуют предельный цикл и равновесие. Рассмотрим два значения параметра a: в первом случае  $(a_1 = -4.18)$  устойчивое равновесие находится ближе к сепаратрисе, чем предельный цикл; а во втором  $(a_2 = -4)$  — к сепаратрисе ближе предельный цикл.

Рассмотрим значение  $a_1 = -4.18$ . На рисунке 3 представлены стохастические траектории, выпущенные из бассейна притяжения устойчивого равновесия, и соответствующие временные ряды для различных значений интенсивности шума. Под воздействием случайных возмущений

КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ \_\_\_\_



Рис. 3. Индуцированные шумом переходы для a = -4.18. Случайные траектории (слева) и временные ряды (справа) при (*a*)  $\varepsilon = 0.04$ , (*b*)  $\varepsilon = 0.1$ , (*c*)  $\varepsilon = 0.4$ : предельные цикл (жирная линия), случайные траектории (сплошные), сепаратриса (штрихпунктир), устойчивое (закрашенный кружок) и неустойчивые (незакрашенный) равновесия



Рис. 4. Индуцированные шумом переходы для a = -4. Случайные траектории (слева) и временные ряды (справа) при (*a*)  $\varepsilon = 0.03$ , (*b*)  $\varepsilon = 0.1$ , (*c*)  $\varepsilon = 0.8$ : предельные цикл (жирная линия), случайные траектории (сплошные), сепаратриса (штрихпунктир), устойчивое (закрашенный кружок) и неустойчивые (незакрашенный) равновесия

КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ \_



Рис. 5. Вероятность расположения случайных состояний в бассейне притяжения (*a*) предельного цикла для a = -4.18, (*b*) устойчивого равновесия для a = -4

траектории системы (2) покидают устойчивое равновесие и формируют стохастический аттрактор. При достаточно малой интенсивности шума ( $\varepsilon = 0.04$ ) состояния этого аттрактора сконцентрированы около равновесия (см. рис. 3*a*). При интенсивности шума выше некоторого порогового значения ( $\varepsilon = 0.1$ ) стохастические траектории могут покинут бассейн притяжения равновесия, пересечь сепаратрису, попасть в бассейн притяжения предельного цикла и сформировать стохастический цикл (см. рис. 3*b*). Наблюдается индуцированный шумом переход от равновесия к предельному циклу. При дальнейшем увеличении шума ( $\varepsilon = 0.4$ ) происходят взаимные переходы между циклом и равновесием (рис. 3*c*).

Рассмотрим случай  $a_2 = -4$ . На рисунке 4 представлены стохастические траектории, выпущенные из бассейна притяжения предельного цикла, и соответствующие временные ряды для различных значений интенсивности шума. При достаточно малом шуме ( $\varepsilon = 0.03$ ) траектории локализуются в некоторой окрестности детерминированного предельного цикла (см. рис. 4*a*). При интенсивности шума выше некоторого порогового значения ( $\varepsilon = 0.1$ ) стохастические траектории могут покинут бассейн притяжения предельного цикла, пересечь сепаратрису и попасть в бассейн притяжения устойчивого равновесия (см. рис. 4*b*). Наблюдается индуцированный шумом переход от предельного цикла к равновесию. При дальнейшем увеличении шума ( $\varepsilon = 0.8$ ) происходят взаимные переходы между циклом и равновесием (рис. 4*c*). Наблюдается чередование малых колебаний около равновесия с осцилляциями больших амплитуд. Таким образом, под влиянием стохастических возмущений равновесные и периодические режимы объединяются в пачечные.



Рис. 6. Функция стохастической чувствительности предельного цикла для (a) a = -4.18, (b) a = -4



Рис. 7. Показатель стохастической чувствительности предельных циклов



Рис. 8. Периоды предельных циклов

Явление индуцированных шумом переходов подтверждается существенными изменениями плотности распределения случайных траекторий. На рисунке 5 показан график зависимости вероятности *P* расположения случайных состояний в бассейне притяжения предельного цикла для  $a_1 = -4.18$  (рис. 5a) и устойчивого равновесия для  $a_2 = -4$  (рис. 5b) от интенсивности шума. Графики построены по результатам прямого численного моделирования. Для  $a_1 = -4.18$  при  $\varepsilon > 0.047$  имеем P > 0.01. Для  $a_2 = -4$  при  $\varepsilon > 0.043$  имеем P > 0.01. Заметим, что при  $\varepsilon > 0.3$ для  $a_1 = -4.18$  и при  $\varepsilon > 0.6$  для  $a_2 = -4$  функция  $P(\varepsilon)$  начинает убывать, что подтверждает наличие обратных переходов.

Удобной количественной характеристикой величины разброса случайных траекторий вокруг детерминированного цикла при малых шумах является функция стохастической чувствительности (ФСЧ) [Башкирцева, Ряшко, 2001; Bashkirtseva, Ryashko, 2004; Bashkirtseva, Ryashko, 2011b]. Необходимый математический аппарат ФСЧ дается в приложении.

На рисунке 6 представлены графики ФСЧ предельных циклов для  $a_1 = -4.18$  и  $a_2 = -4$ . Максимум ФСЧ соответствует нижней части цикла. Большая дисперсия стохастических траекторий объясняется высокой чувствительностью цикла в этой части.

На рисунке 7 изображен график коэффициента стохастической чувствительности M предельных циклов в зависимости от параметра a в зоне  $[\bar{a}_1, \bar{a}_2]$ . Коэффициент стохастической

компьютерные исследования и моделирование \_

чувствительности растет с увеличением периода цикла (см. рис. 8) и при приближении к точке гомоклинической бифуркации.

ФСЧ позволяет строить доверительные области (эллипсы и полосы), которые являются простыми и наглядными геометрическими моделями для пространственного описания конфигурационного расположения случайных состояний вокруг детерминированных агтракторов (равновесий и предельных циклов).

Используем метод доверительных областей для анализа эффекта индуцированных шумом переходов между аттракторами. На рисунке 9 показаны доверительные области (доверительные эллипсы вокруг равновесий и внешние границы доверительных полос вокруг циклов) для  $a_1 = -4.18$  при трех рассматриваемых значениях интенсивности шума ( $\varepsilon = 0.04$ ,  $\varepsilon = 0.1$ ,  $\varepsilon = 0.4$ ) и доверительной вероятности P = 0.999. При  $\varepsilon = 0.04$  (рис. 9a) доверительный эллипс расположен вблизи устойчивого равновесия и полностью принадлежит бассейну его притяжения. При увеличении шума ( $\varepsilon = 0.1$ ) эллипс расширяется, пересекает сепаратрису и начинает занимать бассейн притяжения предельного цикла (рис. 9b). Это означает, что с высокой вероятностью сто-хастические траектории могут покинуть бассейн притяжения равновесия и попасть в бассейн притяжения предельного цикла. При дальнейшем увеличении интенсивности шума доверительная полоса предельного цикла расширяется и при  $\varepsilon = 0.4$  пересекает сепаратрису (рис. 9c). Это подтверждает наличие взаимных переходов между циклом и равновесием (см. рис. 3c).

Доверительные области для  $a_2 = -4$  представлены на рисунке 10. Механизм индуцированных шумом переходов иллюстрируется с помощью доверительных областей аналогичным образом, при этом раньше начинает пересекать сепаратрису доверительная полоса цикла.

Метод доверительных полос позволяет оценить критическое значение интенсивности шума, при котором начинаются переходы: это значение, при котором доверительный эллипс или полоса касается сепаратрисы. Для  $a_1 = -4.18$  сначала доверительный эллипс касается сепаратрисы при  $\varepsilon_1^* \approx 0.046$ , это соответствует переходу от равновесия к циклу. Затем при  $\varepsilon_2^* \approx 0.34$ доверительная полоса касается сепаратрисы, что соответствует началу взаимных переходов. Для  $a_2 = -4$  переход от цикла к равновесию начинается при  $\varepsilon_1^* \approx 0.049$ , а взаимные переходы при  $\varepsilon_2^* \approx 0.66$ . Полученные значения согласуются с результатами прямого численного моделирования, представленными выше.

Для значения параметра  $a_1 = -4.18$  механизм индуцированных шумом переходов детально разобран для случая, когда начальная точка была выбрана вблизи равновесия. Если начальную точку брать вблизи предельного цикла, то картина будет следующей. При  $\varepsilon < \varepsilon_2^*$  случайные траектории локализуются рядом с циклом. При значении интенсивности шума  $\varepsilon > \varepsilon_2^*$  случайные траектории пересекают сепаратрису, переходят в окрестность равновесия, а затем снова возвращаются в окрестность цикла. Односторонних переходов от цикла к равновесию при  $a_1 = -4.18$ не будет. Взаимное расположение доверительных областей указывает на то, что при данном значении параметра цикл доминирует над равновесием.

В случае  $a_2 = -4$  исследован механизм индуцированных шумом переходов, когда начальная точка была выбрана вблизи предельного цикла. Если начальную точку брать рядом с равновесием, то случайные траектории при  $\varepsilon < \varepsilon_2^*$  локализуются вблизи равновесия, а при  $\varepsilon > \varepsilon_2^*$ пересекают сепаратрису, переходят в окрестность цикла и возвращаются в окрестность равновесия. Односторонних переходов от равновесия к циклу при  $a_2 = -4$  не будет. При данном значении параметра равновесие доминирует над циклом.

#### Заключение

Для двумерной модели Хиндмарш–Розе исследовано явление индуцированных шумом переходов между сосуществующими устойчивыми равновесиями и предельными циклами. Показано, что под влиянием стохастических возмущений равновесные и периодические режимы



Рис. 9. Доверительные области (пунктир), сепаратриса (штрихпунктир), предельный цикл (сплошная) для a = -4.18 и (*a*)  $\varepsilon = 0.04$ , (*b*)  $\varepsilon = 0.1$ , (*c*)  $\varepsilon = 0.4$ . Доверительная вероятность P = 0.999



Рис. 10. Доверительные области (пунктир), сепаратриса (штрихпунктир), предельный цикл (сплошная) для a = -4 и (a)  $\varepsilon = 0.03$ , (b)  $\varepsilon = 0.1$ , (c)  $\varepsilon = 0.8$ . Доверительная вероятность P = 0.999

объединяются в пачечные: система демонстрирует чередование малых колебаний около равновесия с осцилляциями больших амплитуд. В рамках детерминированных систем моделирование пачечных колебания возможно с помощью систем как минимум из трех уравнений. В данной статье представлена двумерная стохастическая система, демонстрирующая пачечную активность. С помощью техники функций стохастической чувствительности проводится анализ индуцированных шумом переходов и предлагается метод оценки критических значений интенсивности возмущений.

#### Приложение

Стандартной математической моделью систем со случайными возмущениями являются стохастические дифференциальные уравнения. Рассмотрим общую *n*-мерную стохастическую систему уравнений Ито [Гихман, Скороход, 1982]

$$dx = f(x) dt + \varepsilon \sigma(x) dw(t), \tag{3}$$

где x - n-вектор, w(t) - m-мерный стандартный винеровский процесс, f(x) и  $\sigma(x) -$ достаточно гладкие функции соответствующих размерностей,  $\varepsilon$  – параметр интенсивности возмущений.

Стохастическая система XP (2) является частным случаем системы (3) при n = 2, m = 1,

$$f = \begin{bmatrix} y - x^3 + 3x^2 - a \\ -3 - 5x^2 - y \end{bmatrix}, \qquad \sigma = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \end{bmatrix}.$$

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

Если характер переходного процесса является несущественным, а основной интерес представляет установившийся режим, то можно ограничиться рассмотрением стационарной плотности распределения  $\rho(x, \varepsilon)$ , задаваемой стационарным уравнением ФПК. Непосредственное использование этого уравнения уже в двумерном случае весьма затруднительно, поэтому для аппроксимации стационарной плотности используются аппроксимации и асимптотики [Kurrer, Schulten, 1991; Мильштейн, Ряшко, 1995; Lindner, Schimansky-Geier, 1999]. Для аппроксимации решений ФПК может быть использован известный метод квазипотенциала [Вентцель, Фрейдлин, 1979; Dembo, Zeitouni, 1995] и техника функции стохастической чувствительности [Башкирцева, Ряшко, 2001; Bashkirtseva, Ryashko, 2004; Bashkirtseva, Ryashko, 2011b].

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

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

с ковариационной матрицей  $D(\varepsilon) = \varepsilon^2 W$ . Для экспоненциально устойчивого равновесия  $\bar{x}$  матрица W является единственным решением матричного уравнения

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

КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ

Матрица W является функцией стохастической чувствительности равновесия  $\bar{x}$ . Эта матрица характеризует пространственное расположение и размеры стационарно распределенных случайных состояний системы (3) около детерминированного равновесия  $\bar{x}$ . Для случая n = 2 соответствующий доверительный эллипс задается следующим уравнением:

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

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

Рассмотрим случай стохастического цикла. Предполагается, что соответствующая (3) детерминированная система ( $\varepsilon = 0$ ) имеет *T*-периодическое решение  $x = \xi(t)$ , задающее экспоненциально устойчивый предельный цикл Г.

Пусть  $\Pi_t$  — гиперплоскость, ортогональная циклу в точке  $\xi(t)$ . В этом случае с помощью соответствующей квадратичной аппроксимации квазитенциала вблизи цикла для сечения Пуанкаре  $\Pi_t$  можно записать экспоненциальную гауссовскую асимптотику

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

со средним значением  $m_t = \xi(t)$  и ковариационной матрицей  $D(t, \varepsilon) = \varepsilon^2 W(t)$ . Матрица  $W(t) - \phi$ ункция стохастической чувствительности цикла — является решением краевой задачи

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

Здесь

$$F(t) = \frac{\partial f}{\partial x}(\xi(t)), \ S(t) = G(t)G^{\top}(t), \ G(t) = \sigma(\xi(t)),$$
$$r(t) = f(\xi(t)), \ P(t) = P_{r(t)}, \ P_r = I - \frac{rr^{\top}}{r^{\top}r}.$$

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

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

$$W(t) = m(t)P(t), \quad P(t) = p(t)p^{\top}(t).$$

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

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

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

с Т-периодическими коэффициентами

$$a(t) = p^{\top}(t)(F^{\top}(t) + F(t))p(t), \quad b(t) = p^{\top}(t)S(t)p(t),$$

Функция m(t) определяет локальную стохастическую чувствительность цикла в точке  $\xi(t)$ . Удобной характеристикой стохастического цикла в целом является коэффициент стохастической чувствительности  $M = \max_{t \in T} m(t)$ .

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

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

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

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

#### Список литературы

- Башкирцева И.А., Перевалова Т.В. Анализ стохастических аттракторов при бифуркации точка покоя цикл // Автоматика и телемеханика. 2007, № 10. С. 53–69.
- Башкирцева И.А., Ряшко Л.Б. Метод квазипотенциала в исследовании локальной устойчивости предельных циклов к случайным возмущениям // Изв. вузов. Прикл. нелинейная динамика. 2001. Т. 9, № 6. С. 104–113.
- Башкирцева И. А., Ряшко Л. Б., Слепухина Е. С. Бифуркация расщепления стохастических циклов в модели Фицхью-Нагумо // Нелинейная динамика. — 2013. — Т. 9, № 2. — С. 295–307.
- Вентцель А. Д., Фрейдлин М. И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. М.: Наука, 1979. 424 с.
- Гардинер К. В. Стохастические методы в естественных науках. М.: Мир, 1986. 538 с.
- *Гихман И. И., Скороход А. В.* Стохастические дифференциальные уравнения и их приложения. Киев: Наукова думка, 1982. 612 с.
- *Мильштейн Г. Н., Ряшко Л. Б.* Первое приближение квазипотенциала в задачах об устойчивости систем со случайными невырожденными возмущениями // Прикл. математика и механика. 1995. Т. 59, № 1. С. 53–63.
- *Baltanas J., Casado J.* Noise-induced resonances in the Hindmarsh–Rose neuronal model // Phys. Rev. E. 2002. Vol. 65, 041915. 6 p.
- *Barrio R., Shilnikov A.* Parameter-sweeping techniques for temporal dynamics of neuronal systems: case study of Hindmarsh–Rose model // Journal of mathematical neuroscience. 2011. Vol. 1, No. 6. 22 p.
- Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B. Analysis of excitability for the FitzHugh-Nagumo model via a stochastic sensitivity function technique // Phys. Rev. E. - 2011. - Vol. 83, No. 6. - 061109. -8 p.
- *Bashkirtseva I.A., Ryashko L.B.* Sensitivity analysis of stochastic attractors and noise-induced transitions for population model with Allee effect // Chaos. 2011. Vol. 21, No. 4. 047514. 4 p.
- *Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B.* Sensitivity and chaos control for the forced nonlinear oscillations // Chaos, Solitons and Fractals. 2005. No. 26. P. 1437–1451.
- *Bashkirtseva I.A., Ryashko L. B.* Stochastic sensitivity of 3D-cycles // Mathematics and Computers in Simulation. 2004. Vol. 66, No. 1. P. 55–67.
- Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B., Slepukhina E. Noise-induced oscillation bistability and transition to chaos in FitzHugh-Nagumo model // Fluctuation and noise letters. – 2014. – Vol. 13, No. 1. – 1450004. – 16 p.

КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ

- *Dembo M., Zeitouni O.* Large deviations techniques and applications. Boston: Jones and Bartlett Publishers, 1995. 346 p.
- *Desroches M., Kaper T., Krupa M.* Mixed-mode bursting oscillations: Dynamics created by a slow passage through spike-adding canard explosion in a square-wave burster // Chaos. 2013. Vol. 23, No. 4. 046106. 13 p.
- *FitzHugh R*. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane // Biophys. J. 1961. No. 1. P. 445–466.
- *Gu H., Yang M., Li L., Liu Z., Ren W.* Experimental observation of the stochastic bursting caused by coherence resonance in a neural pacemaker // Neuroreport. 2002. Vol. 13, No. 13. P. 1657–1660.
- *Hindmarsh J. L., Rose R. M.* A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations // Proc R Soc Lond B Biol Sci. 1984. V. 221, No. 1222. P. 87–102.
- *Hodgkin A. L.* The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon // J Physiol. 1948. Vol. 107, No. 2. P. 165–181.
- Innocenti G., Morelli A., Genesio R., Torcini A. Dynamical phases of the Hindmarsh–Rose neuronal model: Studies of the transition from bursting to spiking chaos // Chaos. 2007. Vol. 17, No. 4. 043128. 11 p.
- *Izhikevich E. M.* Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting. Cambridge: MIT Press, 2007. 521 p.
- *Izhikevich E. M.* Neural Excitability, Spiking, and Bursting // Int. J. Bifurcation Chaos. 2000. Vol. 10, No. 6. P. 1171–1266.
- *Kurrer C., Schulten K.* Effect of noise and perturbations on limit cycle systems // Phys. D. 1991. Vol. 50, No. 3. P. 311–320.
- *Lindner B., Schimansky-Geier L.* Analytical approach to the stochastic FitzHugh-Nagumo system and coherence resonance // Phys. Rev. E. 1999. Vol. 60, No. 6. P. 7270–7276.
- *Lindner B., Garcia-Ojalvo J., Neiman A., Schimansky-Geier L.* Effects of noise in excitable systems // Physics Reports. 2004. Vol. 392. P. 321–424.
- *Li-Xia D. and Qi-Shao L.* Codimension-Two Bifurcation Analysis in Hindmarsh–Rose Model with Two Parameters // Chin. Phys. Rev. 2005. Vol. 22, No. 6. P. 1325–1328.
- Longtin A. Autonomous stochastic resonance in bursting neurons // Phys. Rev. E. 1997. Vol. 55, No. 1. P. 868–876.
- *Osipov V. V., Ponizovskaya E. V.* Multivalued stochastic resonance in a model of an excitable neuron // Phys. Lett. A. 2000. Vol. 271, No. 3. P. 191–197.
- *Pikovsky A. S., Kurths J.* Coherence resonance in a noise-driven excitable system // Phys. Rev. Lett. 1997. Vol. 78, No. 5. P. 775–778.
- *Reinker S., Puil E., Miura R. M.* Resonances and Noise in a Stochastic Hindmarsh–Rose Model of Thalamic Neurons // Bull Math Biol. 2003. Vol. 65, No. 4. P. 641–663.
- *Shilnikov A., Kolomiets M.* Methods of the qualitative theory for the Hindmarsh–Rose Model: A case study A Tutorial // Int. J. Bifurcation Chaos. 2008. Vol. 18, No. 8. P. 2141–2168.
- *Storace M., Linaro D., de Lange E.* The Hindmarsh–Rose neuron model: bifurcation analysis and piecewise-linear approximations // Chaos. 2008. Vol. 18, No. 3. 033128. 10 p.
- Wang Y., Wang Z. D., Wang W. Dynamical Behaviors of Periodically Forced Hindmarsh–Rose Neural Model: The Role of Excitability and 'Intrinsic' Stochastic Resonance // J. Phys. Soc. Jpn. – 2000. – Vol. 69, No. 1. – P. 276–283.
- *Wang X.-J.* Genesis of bursting oscillations in the Hindmarsh–Rose model and homoclinicity to a chaotic saddle // Physica D. –1993. Vol. 63, No. 1–4. P. 263–274.
- Xia Shi, Qi-Shao Lu. Coherence resonance and synchronization of Hindmarsh-Rose neurons with noise // Chinese Physics. 2005. Vol. 14, No. 6. P. 1088-1094.
- *Ying J., Qin-Sheng B.* SubHopf/Fold-Cycle Bursting in the Hindmarsh-Rose Neuronal Model with Periodic Stimulation // Chin. Phys. Lett. 2011. Vol. 28, No. 9. 090201. 3 p.