

# 局部分离的稳定流形与簇周期轨道之间的相互作用

Saeed Farjami<sup>1</sup>, Vivien Kirk<sup>1</sup>, and Hinke M. Osinga<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Department of Mathematics, University of Auckland, Private Bag 92019, Auckland 1142, New Zealand

Received 21 December 2017/Received in final form 16 April 2018, Published online 4 October 2018

## Abstract

膜电位的多峰值簇发放被认为是神经元中细胞信号传递的关键机制。在簇的活跃阶段，跨细胞膜的电压电位表现出一系列的峰值。接下来是一个静息的（恢复）阶段，在此期间，电位的变化相对较小。这种数学模型通常基于 Hodgkin-Huxley 形式；电压的动力学通常用离子电流表示，这导致了一个常微分方程组，其中一些变量（特别是电压）是快速的，而其他变量是慢速的。在这种慢-快模型中观察到的簇发放模式通常被解释为与快子系统相关的不同共存吸引状态之间的过渡相关，其中慢变量被视为参数。特别是，决定电压何时开始发放的阈值与活动和静息阶段相关联的两个吸引子之间的盆地边界关联。然而，实际上，簇发放阈值是一个更为复杂的对象。作者最近发展的数值方法将簇发放阈值近似为慢-快系统的局部分离稳定流形。在这里，我们使用这个数值工具来研究一个簇的周期轨道如何与这个稳定的流形相互作用。我们使用 Morris-Lecar 模型，它是三维的，具有一个慢变量和两个快变量，是一个典型的例子。我们展示了局部分离的稳定流形如何组织簇周期轨道中的峰值数量，并说明了它在作为参数变化的加峰过渡中的作用。

## 1 引言

许多自然现象可以被认为是由不同时间尺度上演化的两个或多个耦合过程引起的。神经元的行为就是一个特别好的例子；在神经元中，膜电位的波动是一种快速的过程，是通过调节通过细胞膜 [11] 的离子电流的通道缓慢和快速激活动力学的混合行为产生的。因此，神经元数学模型经常被写成常微分方程系统，其中不同生物过程之间的时间尺度的分离由模型变量演化的时间尺度之间的一个或多个比率所捕获；这种模型被称为慢-快系统。这类系统的非平凡解由通过快过渡连接的活动和静息阶段组成。

通过研究所谓的快和慢子系统为研究慢-快系统提供了动力学的见解。快子系统是通过只考虑快变量，并将慢变量作为参数而得到的。快子系统关于这些慢变量的分岔图描述了整个系统的解如何在快子系统的不同共存吸引子之间切换，这些吸引子相对于慢变量作为族存在。慢子系统决定了整个系统跟踪快子系统的吸引子族的方向，以及在吸引子之间切换的顺序。这些子系统代表了两个不同的奇异极限，其中慢变量和快变量之间的时间尺度比被设置为零。在 20 世纪 70 年代，Rinzel [18] 利用这种方法，根据潜在的快子系统的分岔图，对神经元的簇模式进行了分类。

在本文中，我们考虑了一个具有单一慢变量的三维慢-快系统；更准确地说，我们考虑了在 [19] 中引入的 Morris-Lecar 模型 [16] 的三维版本。该模型的快子系统依赖于一个参数，分岔只涉及平衡轨道和周期轨道。快子系统的单参数平衡点族称为临界流形。这个临界流形是折叠的，它的吸引平衡的一个分支与静息阶段有关。活动阶段是由一个单参数的吸引周期轨道族组织的。吸引平衡族和周期轨道族由鞍平衡点的一个分支分开，这些鞍平衡点的相关稳定流形族形成了两个共存的吸引子族之间的盆地边界。

Fenichel[8,9] 表明，如果  $\epsilon$  足够小，满足某些性质的临界流形的分支持续存在，即具有时间尺度比  $\epsilon > 0$  的全系统的所谓慢流形。特别地，一个完全由快子系统的鞍型平衡组成的分支作为一个鞍型慢流形（SSM）持续存在。此外，鞍平衡分支的稳定流形族也作为 SSM 的稳定流形持续存在。这个流形可以作为相空间中的局部分离器，例如，在簇轨道 [12] 的

活动和静息阶段之间。Terman [20] 和 Lee 和 Terman [15] 表明，只要簇周期轨道（局部）位于分离流形的“跳跃”一侧，簇周期轨道就会持续簇发放。在这样的例子中，一个簇中的峰值数量直接与簇周期轨道和一个 SSM 的分离稳定流形之间的相互作用有关。

最近，我们开发了一种计算 SSM 的稳定流形的算法，通过延续一个作为两点边值问题 [7] 的解的单参数轨道族。在本文中，我们利用这种新的计算工具，研究了三维 Morris-Lecar 模型在簇周期轨道存在下的分离稳定流形的几何形状。从 [7] 中的例子中可以预料到，我们发现分离流形将相空间划分为通过螺旋连接的不同区域。我们还注意到，分离流形的性质必须是这样的，周期轨道可以在活动和静息阶段之间切换。通过改变时间尺度比  $\epsilon$ ，我们可以控制一个簇中的峰值的数量。我们发现，当簇周期轨道追踪 SSM 时，即当它位于 SSM [7,15,17,20] 的稳定流形上时，就会出现一个新的峰值。

本文的组织结构如下。在第 2 节中，我们介绍了三维 Morris-Lecar 模型，并回顾了多峰周期簇的出现。在第 3 节，我们简要描述了我们用来计算 Morris-Lecar 模型中的 SSM 的稳定流形的算法 [7]。第 4 节给出了与理论一致的结果，并解释了分离流形的结构和几何形状是如何确定簇周期轨道中峰值数量。最后，我们在第 5 节中得出结论。

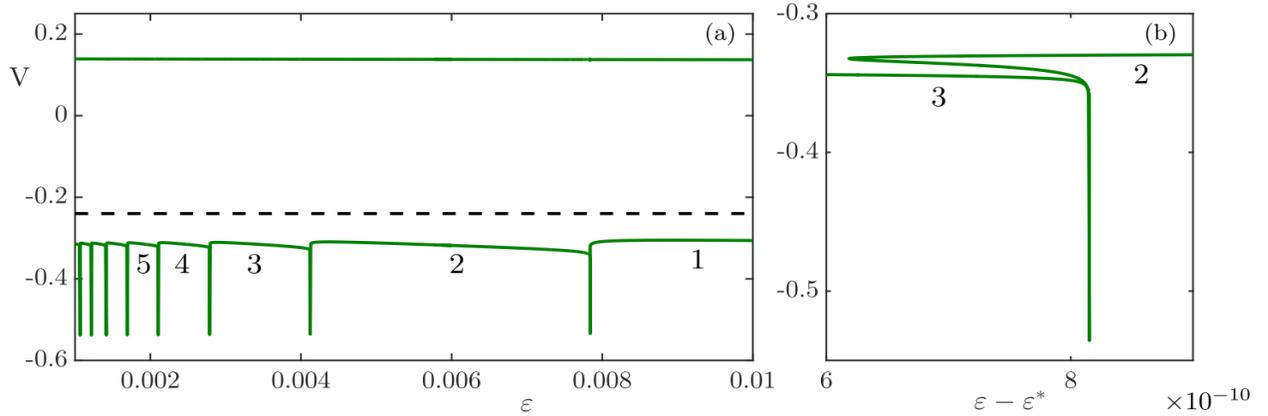


Figure 1: 图 1 所示无头鸭解环的伴随解使用公式 (A.8) 解析计算。蓝色曲线:  $Z_1$ 。红色曲线:  $Z_2$ 。(对于图例中有关颜色的解释，请参阅本文的网络版本。)

系统 (1) 关于时间尺度比  $\epsilon$  的分岔图，纵轴表示  $V$  的最大值和最小值。图 (a) 显示范围  $0.001 < \epsilon < 0.01$ ，图 (b) 是簇周期轨道从两个到三个峰值过渡的放大；这里，横轴是  $\epsilon - \epsilon^*$ ，其中  $\epsilon^* = 4.122355 \times 10^{-3}$ 。虚线曲线对应鞍平衡，实曲线对应簇周期轨道  $\Gamma$ ；沿分支段的数字表明簇中峰值的数量。

## 2 三维 Morri-Lecar 模型

作为神经元行为模型的一个典型例子，我们考虑了由 Rinzel 和 Ermentrout [19] 引入的 Morris-Lecar 模型 [16] 的三维版本：

$$\begin{cases} \dot{V} = I - 0.5(V + 0.5) - 2w(V + 0.7) - 0.5 \left[ 1 + \tanh\left(\frac{V+0.01}{0.15}\right) (V - 1) \right], \\ \dot{w} = 1.15 \left( 0.5 \left[ 1 + \tanh\left(\frac{V+0.01}{0.15}\right) \right] - w \right) \cosh\left(\frac{V-0.1}{0.29}\right), \\ \dot{I} = \epsilon(-0.24 - V). \end{cases}$$

参数  $\epsilon$  表示慢变量和快变量之间的时间尺度比；我们假设  $0 < \epsilon \ll 1$ ，在这种情况下，变量  $V$  和  $w$  演化得比  $I$  快得多。图 1 显示了系统 (1) 的分岔图，其中绘制了平衡点的  $V$  坐标和周期轨道的最大和最小  $V$  坐标。系统 (1) 有一个唯一的平衡点，表示为  $E_1$ ，它不依赖于  $\epsilon$ ，总是一个鞍形的。与这个平衡共存的是一个周期轨道；如果  $\epsilon$  足够大，该轨道只有一个峰值，但随着  $\epsilon$  的减少，额外的峰值被添加，以创建一个明确定义的活动簇，然后是一个静息阶段。这些峰值通过周期轨道的鞍结点分岔一次添加一个。也就是说，存在一个指数小的  $\epsilon$  区间，其中有  $n$  个峰值的吸引周期轨与有  $n+1$  个峰值的吸引周期轨共存，以及鞍型周期轨。图 1b 显示了  $n = 2$  时这个过渡的放大。 $\epsilon$ -区间的宽度为  $10^{-10}$  阶，峰值个数增

加的过渡大约发生在  $4.122355619 \times 10^{-3} \leq \epsilon \leq 4.122355815 \times 10^{-3}$ ；因此，如果我们定义  $\epsilon^* = 4.122355 \times 10^{-3}$ ，那么我们有  $6.19 \times 10^{-10} \leq \epsilon - \epsilon^* \leq 8.15 \times 10^{-10}$ ，大约在这个过渡期间。

我们利用系统 (1) 中的奇异极限  $\epsilon \rightarrow 0$ ，得到了二维快子系统。在这个限制下，慢变量  $I$  可以看作是一个参数。图 2 显示了当  $\epsilon = 0.005$  时，系统 (1) 存在的簇周期轨道（橙色） $\Gamma$ ，快子系统的分岔图被叠加在  $\Gamma$  上。如图 1 所示，实线曲线和虚线曲线分别表示平衡轨道和/或周期轨道的稳定族和不稳定族；周期轨道再次用它们的最大  $V$  值和最小  $V$  值表示。临界流形是平衡点的 S-形分支；它们在下分支上是稳定的，在鞍结点分岔处变为鞍型，记为  $SN_1$ 。另一个鞍结点分岔，记为  $SN_2$ ，将鞍分支与上支的不稳定平衡分开。当这些平衡经过亚临界 Hopf 分岔 HB 时变得稳定。由 Hopf 分岔发出的周期轨道族（绿色）是不稳定的。在周期轨道的鞍结点分岔（SNP）后，周期轨道变得稳定，并在与鞍分支碰撞时终止于同宿分岔，记为 Hom。

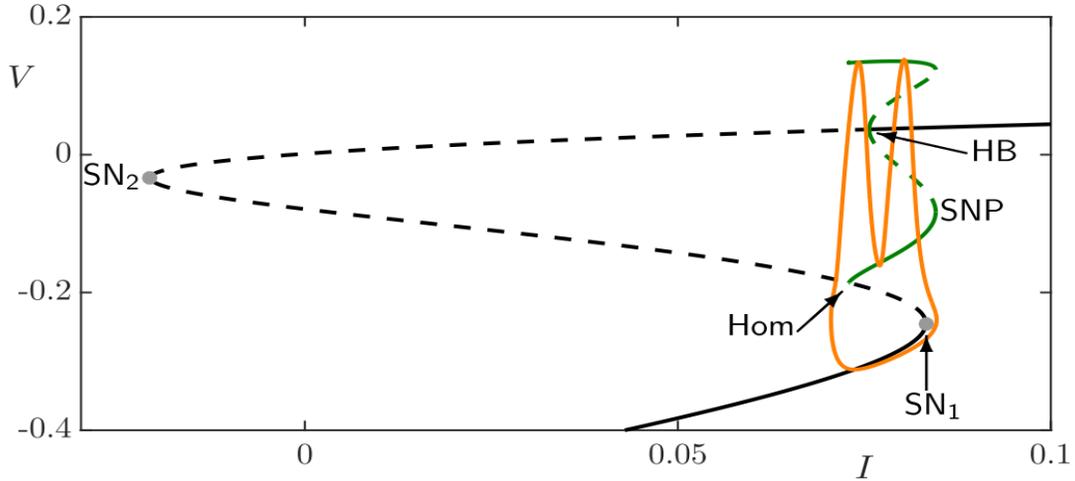


Figure 2:  $\epsilon = 0.005$  时系统 (1) 的（橙色）的簇周期轨道（橙色），叠加在  $(I, V)$  平面的快子系统的分岔图上。

注意，如果  $V < -0.24$ ， $I$  在增加，这意味着  $\Gamma$  追踪较低的吸引分支到  $SN_1$ ，跳到吸引周期轨道族，之后  $I < 0$ ， $\Gamma$  追踪这个族的方向，直到它到达 Hom；然后  $\Gamma$  下降到较低的吸引分支，轨迹重复。 $\epsilon = 0.005$  的簇周期轨道在簇期间出现了两个峰值。图 2 表明，随着  $\epsilon$  的减少，峰值的数量会增加，因为  $I$  向左的缓慢漂移将导致在快子系统吸引周期轨道的分支周围产生更多的振荡。然而，导致  $\Gamma$  显示出这个  $\epsilon$  值的两个峰值的精确几何机制并不能从这个图中推断出来。

就像 [15,20] 中的系统一样，SSM 的稳定流形局部划分了相空间；当簇轨道（局部）位于 SSM 稳定流形的一边时产生簇，当它移动到另一边时变得静息。我们的主要目标是用  $\epsilon = 0.005$  计算系统 (1) 的分隔线，并研究它的几何性质。我们首先给出一个所使用的算法的简要描述。

### 3 鞍慢流形的稳定流形

Fenichel 理论保证了由具有相同稳定性类型的平衡点组成的系统 (1) 的临界流形的分支与  $\epsilon > 0$  的慢流形一样持续存在，只要  $\epsilon$  足够小 [8,9]；特别是，鞍型平衡的分支作为一个 SSM 持续存在。我们注意到 SSM 并不是唯一的。相反，存在一个一维 SSM 族，它们都以指数形式接近于 [9]。每个这样的 SSM 都有相应的（非唯一的）二维稳定和不稳定流形，它们由分别后向和正向时间内收敛于 SSM 的轨迹组成。

不变慢流形的存在并不意味着可以直接计算这样一个流形。SSM 的数值近似是一个特别的挑战，因为这样的流形既具有排斥方向，又具有吸引快方向，从而导致指数累积的数值误差；即使使用极小的步长，经典的初始值问题求解器在这种情况下往往不起作用。有成熟的数值方法来计算吸引和排斥慢流形 [1,2]，但近似 SSM 的方法很少，我们只知道另外两种近似 SSM 稳定流形的方法。Guckenheimer 和 Kuehn [10] 将 SSM 近似为在临界流形的鞍分支上开始或结束的轨道段，然后通过后向时间积分计算其稳定流形，从快子系统的鞍平衡对应分支的稳定特征向量方向开始小距离计算。这种方

法产生了一个数值误差，它取决于系统奇异极限  $\epsilon = 0$  的扰动程度；类似方法参见 [3]。Kristiansen[14] 用一种应用于代数不变性方程的迭代方法来逼近 SSM。然后用一种基于 SSM 上的投影和另一个投影的迭代方法计算它的稳定流形。当  $\epsilon$  足够小时，保证了迭代方案的收敛性。

在本节中，我们简要回顾了了在 [7] 中引入的用于计算 SSM 的二维稳定流形的两点界值问题 (2PBVP)。我们的方法不同于 [3,10] 中描述的 2PBVP 方法，并且不使用快子系统的定义；它可以应用于  $\epsilon$  的任何值，尽管计算的精度会随着  $\epsilon$  的增加而降低，到系统不再表现出时间尺度的分离状态。

我们考虑一个特殊的 SSM，用  $S_\epsilon^x$  表示，和一个相关恶的稳定流形，表示为  $W^s(S_\epsilon^x)$ ，作为我们希望用数值方法近似的对象。松散地说， $S_\epsilon^x$  是在最长可能时间内保持接近临界流形（鞍支）的轨道段；其相关的稳定流形由所有轨道段组成，在进入  $S_\epsilon^x$  的一个小领域后，迅速收敛到  $S_\epsilon^x$ ，遵循慢时间尺度的  $O(1)$  时间区间，然后从  $S_\epsilon^x$  沿着一个不稳定的方向发散，再次很快地运动 [13]。我们在一个给定的区域的一个参数轨道段近似  $W^s(S_\epsilon^x)$ ，有以下特殊性质：当轨道段接近相应的鞍分支  $S_0^x$  临界流形，与其他轨道段同样接近  $S_0^x$  相比，它仍然接近最长的时间。通过制定适当的边界条件，我们建立了一个具有单参数解族的 2PBVP，并通过延续软件包 AUTO [4,5] 来求解

在时间重尺度系统中进行了系统 (1) 的轨道段的计算

$$\dot{\mathbf{u}} = TF(\mathbf{u}),$$

其中， $\mathbf{u} = (V, w, I) \in \mathbb{R}^3$  和  $F : \mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}^3$  是系统 (1) 的右侧。然后，在时间区间  $[0,1]$  上定义重新调整后的系统 (2) 的每个轨道段，并对应于在  $[0, T]$  上定义的原始系统 (1) 的一个轨道段。这种重新缩放的优点是，现在可以在  $t = 0$  和  $t = 1$  处施加边界条件，并且总积分时间  $T$  作为 2PBVP 的一部分进行求解。如果我们在  $t = 0$  处施加  $k$  个边界条件，在  $t = 1$  处施加  $3-k$  个边界条件，则系统 (2) 在给定的积分时间  $T$ （局部）下的轨道是局部唯一的，其中  $0 \leq k \leq 3$ 。注意，情况  $k = 0$  和  $k = 3$  分别是反向时间和前向时间的初值问题。

定义  $W^s(S_\epsilon^x)$  的轨道段族是通过满足 2PBVP 的第一个解的延续得到的。第一个轨道段是用同伦步长计算的，由两部分组成；第一部分有  $k = 1$ ，第二部分有  $k = 2$ 。注意，系统 (1) 临界流形的鞍分支  $S_0^x$  是一维的，我们可以将其与附近流动方向一致的方向联系起来。我们在尽可能接近  $S_0^x$  结尾的一个点上初始化系统 (2)。我们令  $k = 1$ ，从这个点提取一个轨道段，使末端的点非常接近  $S_0^x$ ，初始点被限制到一个平面，而  $T$  从 0 开始增加。如果我们只允许终点沿着一条直线移动，这个问题就很好。在第二部分中，我们令  $k = 2$ ，并允许初始条件只沿着一条直线移动。 $t = 1$  处的边界条件将末端点限制在一个平面上，我们改变  $T$  直到 AUTO 检测到相对于总积分时间的最大值；结果是终点从不稳定流形  $S_\epsilon^x$  的方向远离  $S_0^x$ ，但轨道段有一个子段在最长时间内接近  $S_0^x$ 。这个轨道段是定义  $W^s(S_\epsilon^x)$  族的一部分。

我们得到的整个族如下。我们切换回  $k = 1$ ，但也在  $t = 1$  处保持一个单一的边界条件。在  $t = 1$  处的附加约束是  $T$  保持最大，在双参数中检测到折分岔；这两个参数是识别  $t = 0$  处边界条件定义的平面上初始点的两个坐标。由此计算出的具有最大积分时间的所有轨道段的并集，形成了  $S_\epsilon^x$  的二维稳定流形。关于 2PBVP 的更多具体细节，请参考 [7]。

## 4 $W^s(S_\epsilon^x)$ 与簇周期轨 $\Gamma$ 之间的相互作用

我们现在用  $\epsilon = 0.005$  计算 Morris-Lecar 模型 (1) 的  $W^s(S_\epsilon^x)$ 。这个  $\epsilon$  值的簇周期轨  $\Gamma$  在活动阶段中有两个峰值，而  $W^s(S_\epsilon^x)$  在局部是活动阶段和静息阶段之间的分隔线。图 3 显示了  $W^s(S_\epsilon^x)$  的稳定流形  $W^s(S_\epsilon^x)$ （蓝色面）和  $\Gamma$ （橙色线）；黑色曲线是临界流形，鞍平衡  $E_1$ （绿色  $\times$ ）位于中间分支。我们还绘制了  $E_1$  的一维稳定流形  $W^s(E_1)$ （青色曲线），其中一个分支直接延伸到  $\infty$ ，而另一个分支在延伸到  $\infty$  之前，在临界流形的上分支周围有一个大的环。SSM  $S_\epsilon^x$  包含在  $W^s(S_\epsilon^x)$  中，因此  $W^s(S_\epsilon^x)$  有两个部分，在  $S_\epsilon^x$  的两侧。像  $W^s(E_1)$  一样， $W^s(S_\epsilon^x)$  的一边直接进入  $\infty$ ，而另一边则包裹着临界流形的上分支。因此，这个部分由将相空间划分为通过螺旋连接不同区域的层组成。当时间后向追踪时， $W^s(S_\epsilon^x)$  的轨道段螺旋出并远离临界流形的上分支。

从图 3 中可以注意， $W^s(S_\epsilon^x)$  的外层积累到  $W^s(E_1)$  上，而不是扩展到  $\infty$ 。事实上，可以预期， $W^s(S_\epsilon^x)$  与鞍点  $E_1$  的二维不稳定流形  $W^u(E_1)$  相交，这意味着在  $W^s(S_\epsilon^x)$  上存在来自  $E_1$  的轨道段。因此，在  $W^s(S_\epsilon^x)$  上一定存在附近的轨道段，它们任意接近  $E_1$ ，这意味着当它们在时间上后向追踪时，它们任意接近  $W^s(E_1)$ 。图 3 说明了在后向时间积累到

$W^s(E_1)$  只影响  $W^s(S_\epsilon^x)$  层的有限数, 这样当  $\Gamma$  在静息阶段接近  $E_1$ , 它可以绕着  $W^s(E_1)$  到达  $W^s(S_\epsilon^x)$  的另一边, 进入活动阶段。

图 4 更详细地说明了  $W^s(S_\epsilon^x)$  的分离性质。为了得到这个图, 我们使用平面  $V = 0.1$  来定义一个通过相空间的切片。图的上部分显示了  $W^s(S_\epsilon^x)$  与该平面的交点为粗 (黑色) 曲线,  $W^s(E_1)$  的交点为青色点;  $\Gamma$  与平面的交点用 (橙色) 符号  $\cdot$  或  $\times$  表示, 这取决于这些点上的流相对于  $V$  是增加还是减少。下面的图显示了当  $V \leq 0.1$  时  $W^s(S_\epsilon^x)$  和  $W^s(E_1)$  在整个相空间中沿着  $\Gamma$  (橙色) 的部分;  $W^s(S_\epsilon^x)$  与平面的交点用粗曲线显示, 便于可视化。请注意  $W^s(S_\epsilon^x)$  (蓝色) 的两个层如何螺旋旋转并在  $W^s(E_1)$  (青色) 上聚集。相对于图 4 所示而言, 在静息阶段中从  $\Gamma$  开始的一个点位于  $W^s(S_\epsilon^x)$  的后面, 它可以绕过靠近  $E_1$  的  $W^s(E_1)$  的后分支, 越过  $W^s(S_\epsilon^x)$  的顶部两层, 然后进入活动阶段。在活动阶段,  $\Gamma$  沿着  $W^s(S_\epsilon^x)$  的螺旋轨道段进行一次振荡, 然后进行第二次振荡到达  $W^s(S_\epsilon^x)$ , 从而可以再次闭合。

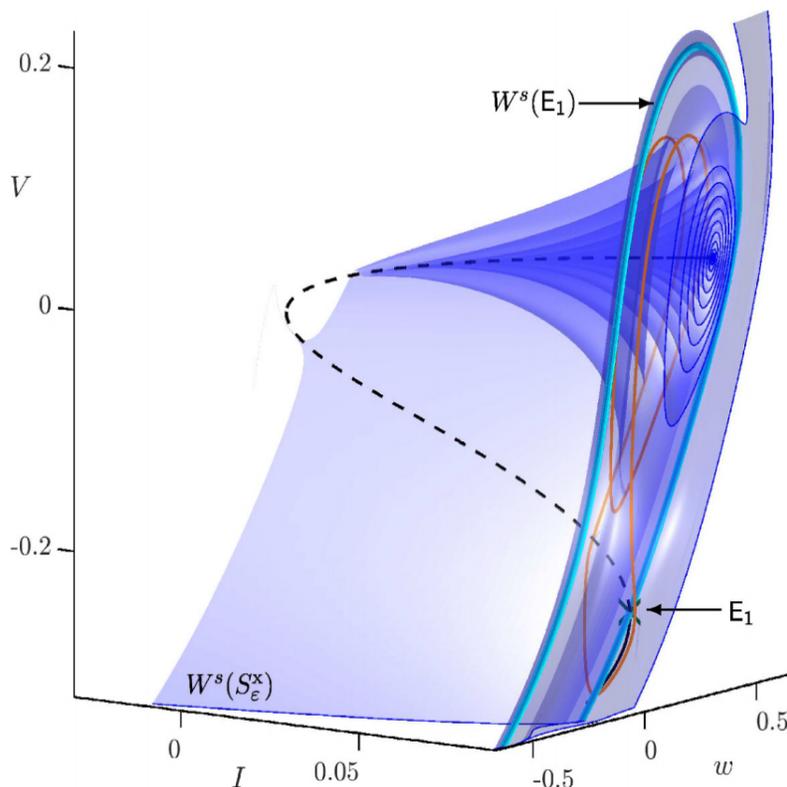


Figure 3: 对于  $\epsilon = 0.005$ ,  $S_\epsilon^x$  的稳定流形  $W^s(S_\epsilon^x)$  (蓝色) 以及系统 (1) 的簇周期轨道  $\Gamma$  (橙色)。具有一维稳定流形  $W^s(E_1)$  (青色) 的鞍平衡  $E_1$  (绿色  $\times$ ) 位于临界流形 (黑色) 的中间分支上。

减少  $\epsilon$  增加了  $\Gamma$  活动阶段的峰值数量。直观地说, 这是因为  $I$  的漂移较慢, 并且有更多的时间在快子系统的吸引周期轨道族周围振荡。从图 1 中回想一下, 新峰值的产生涉及周期轨道的一对鞍结点分岔, 使得三个周期轨道 (两个稳定和一个不稳定) 在一个指数小的参数区间内共存。在这个峰数增加区间中,  $W^s(S_\epsilon^x)$  表现出一个显著的几何变化, 这是非常难以捕获的数值变化, 因为参数的变化小于流形的计算精度。我们计算了  $\epsilon = \epsilon^* + 8.15 \times 10^{-10} = 4.122355815$  时的  $W^s(S_\epsilon^x)$ , 如图 5 所示; 这里, 我们只使用与图 4 相同的切片来显示双峰周期轨道。观察底部图中的  $\Gamma$  追踪  $S_0^x$  (虚线黑色曲线) 的过程。

$\epsilon$  的值使得  $\Gamma$  追随  $S_0^x$  的时间尽可能长, 根据  $W^s(S_\epsilon^x)$  的定义这意味着  $\Gamma \subset W^s(S_\epsilon^x)$ ;  $\epsilon$  的这个值几乎与破坏双峰周期轨道的第二鞍结点分岔的值相同。不幸的是, 另外两个共存的周期轨道在图 5 所示的放大尺度上无法区分。它们的显著区别在于它们先向上移动, 然后才向下移动到较低的分支, 即图 5 所示区域的左侧。

几何上,  $W^s(S_\epsilon^x)$  的层压缩到更小的  $I$  值。因此, 当我们沿着 S-形分支跟随  $\Gamma$  时,  $\Gamma$  穿过  $W^s(S_\epsilon^x)$ 。一旦  $\Gamma$  穿过  $W^s(S_\epsilon^x)$ , 就会产生一个新的峰值。图 6 显示了  $\epsilon = 0.004$  时, 当  $\Gamma$  是一个三峰周期轨道时  $W^s(S_\epsilon^x)$  和  $\Gamma$ ; 在这里, 我们

显示了与图 4 和图 5 相同的切片。观察到,  $W^s(S_\varepsilon^x)$  的前三个外层积累到  $W^s(E_1)$  上; 与之前一样,  $\Gamma$  绕过  $E_1$  附近的  $W^s(E_1)$  的背面分支, 穿过  $W^s(S_\varepsilon^x)$  的这些层, 在轨道再次到达  $W^s(S_\varepsilon^x)$  的背面之前, 在活动阶段产生三次振荡。

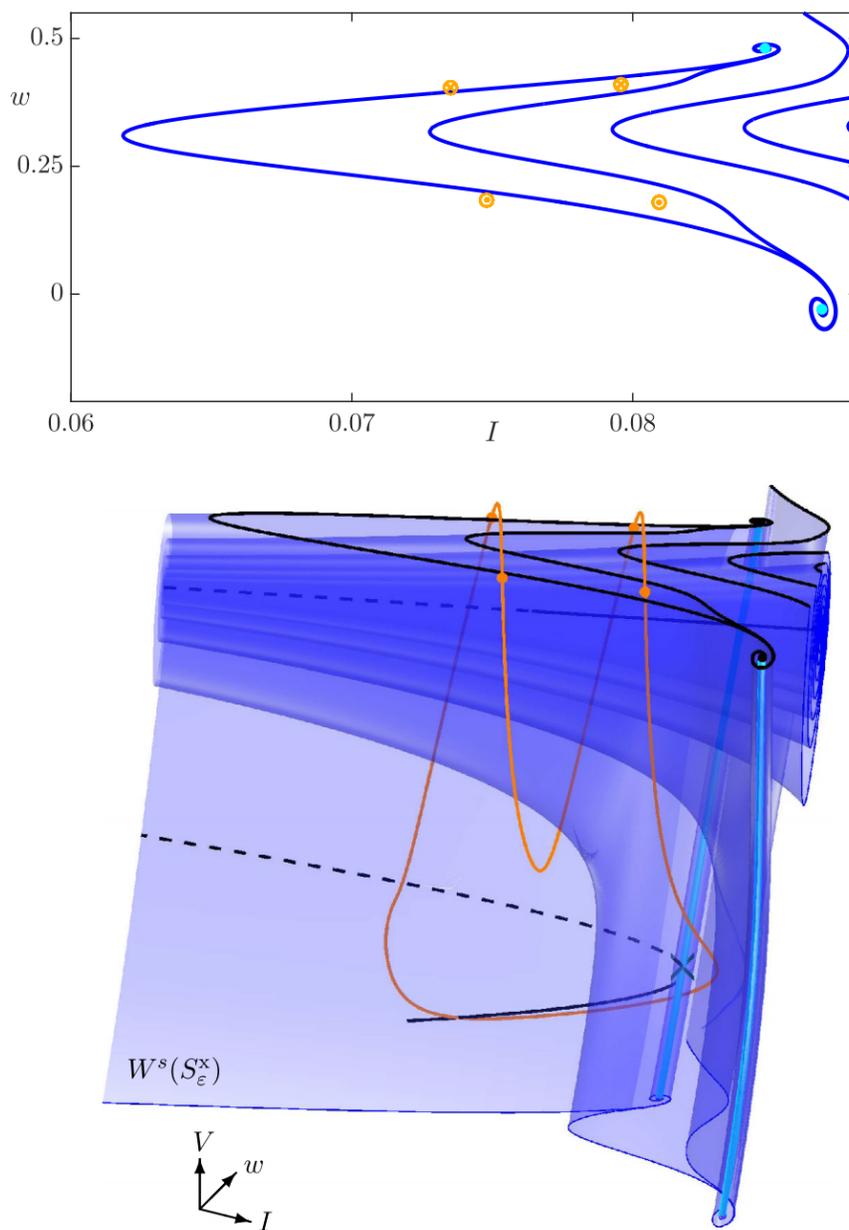


Figure 4:  $W^s(S_\varepsilon^x)$  (蓝色) 和  $W^s(S_\varepsilon^x)$  (青色) 与  $V = 0.1$  的交集, 显示在  $(I, W)$  平面 (上) 和  $W^s(S_\varepsilon^x)$  和  $W^s(E_1)$  段 (底部);  $\Gamma$  (橙色) 及其与  $V = 0.1$  的交点, 其中  $\cdot$  和  $\times$  分别表示交点处的流相对于  $V$  是增加还是减少。

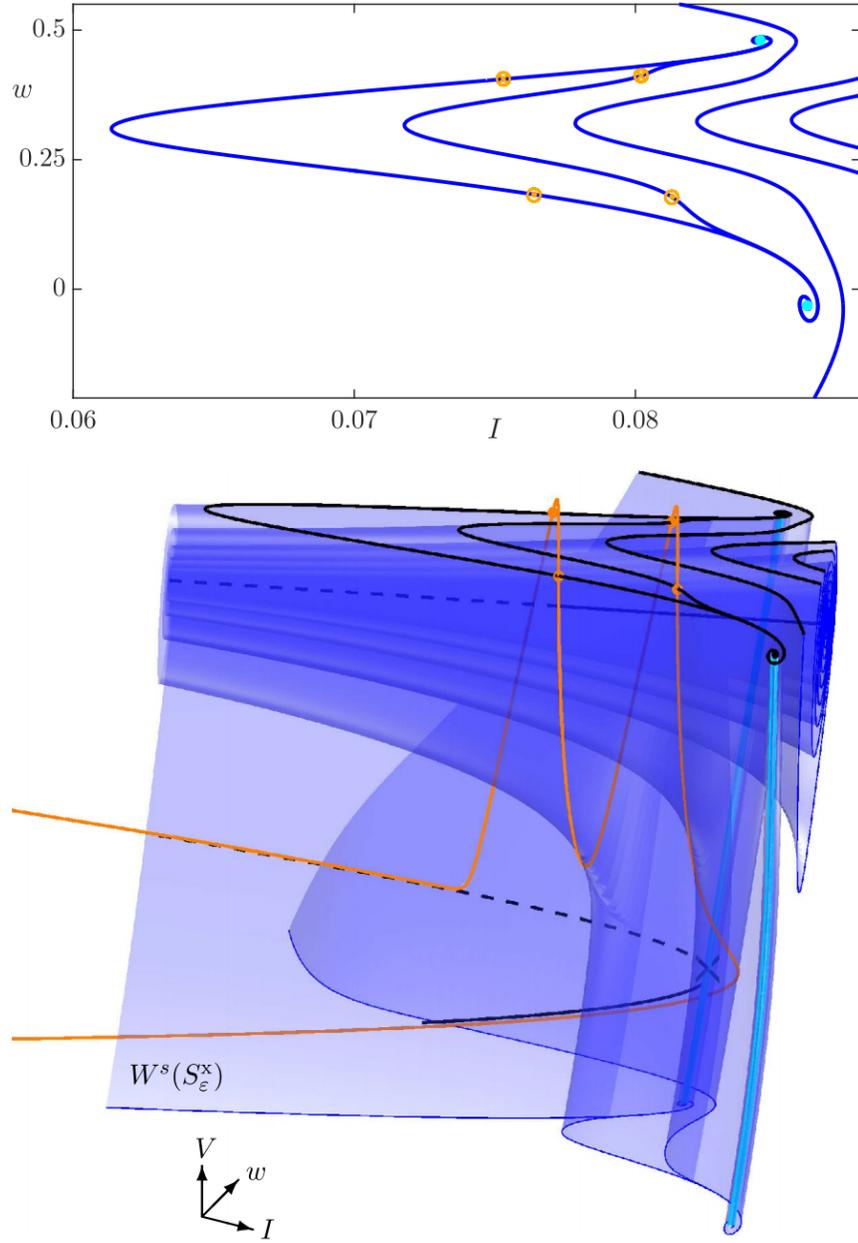


Figure 5:  $\epsilon = \epsilon^* + 8.15 \times 10^{-10}$  的稳定流形  $W^s(S_\epsilon^x)$  (蓝色) 和系统的簇周期轨道  $\Gamma$  (橙色), 大约在周期轨道的第二鞍结点分岔处, 双-峰簇周期轨道消失; 见图 1。图中显示  $W^s(S_\epsilon^x)$  (蓝色) 和  $W^s(E_1)$  (青色) 在  $(I, w)$  平面 (顶部) 的投影, 以及部分  $W^s(S_\epsilon^x)$  和  $W^s(E_1)$  的相空间 (底部); 参见图 4。

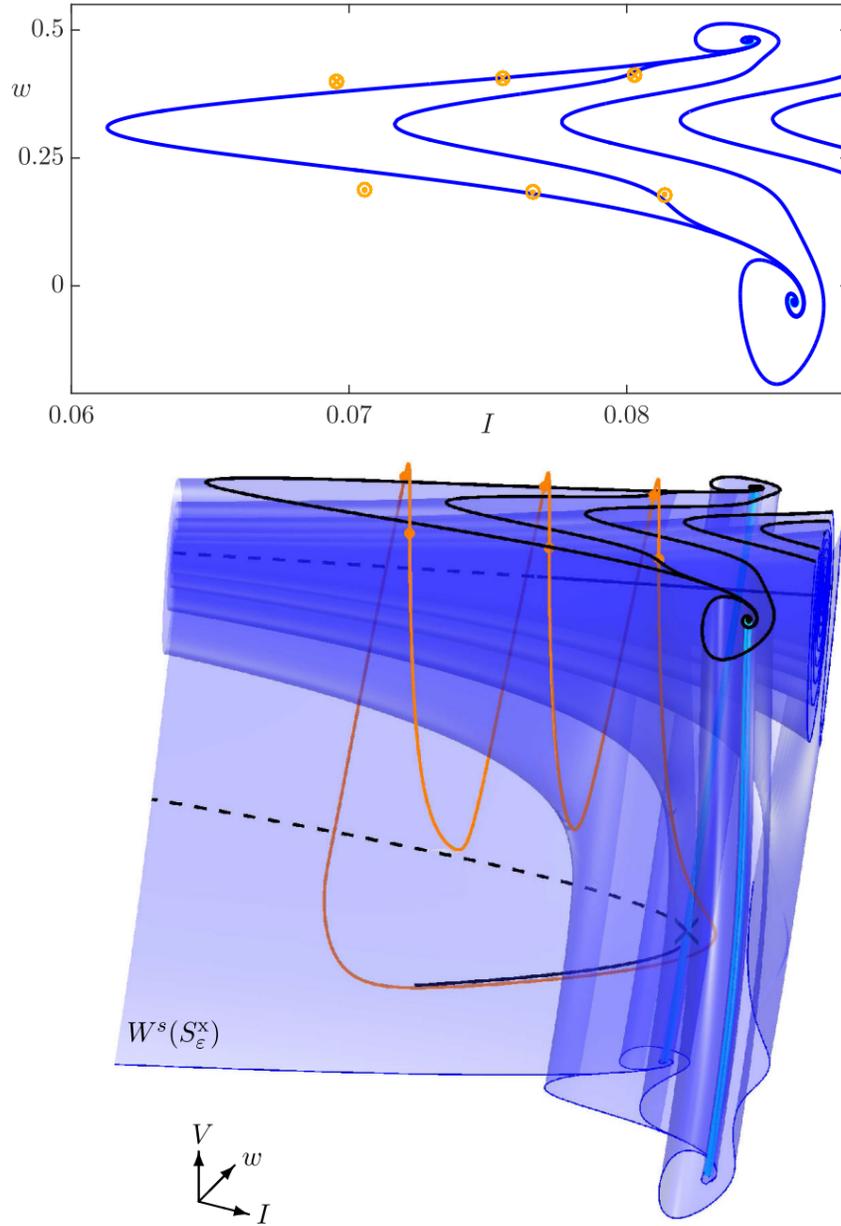


Figure 6: 当  $\epsilon = 0.004$  时, 稳定流形  $W^s(S_\epsilon^x)$  (蓝色) 和系统 (1) 的簇周期轨道  $\Gamma$  (橙色)。图中为  $W^s(S_\epsilon^x)$  (蓝色) 和  $W^s(E_1)$  (青色) 在  $(I, w)$  平面 (顶部) 的投影, 以及部分  $W^s(S_\epsilon^x)$  的相空间和  $W^s(E_1)$  (底部); 参见图 4 和图 5。

## 5 结论

我们计算了在 [19] 中给出的三维 Morris-Lecar 系统 (1) 的鞍慢流形的稳定流形  $W^s(S_\epsilon^x)$ , 以研究其在一个簇周期轨道  $\Gamma$  的活动阶段的峰值数量中的作用。采用 [7] 中提出的算法进行了计算。我们的计算显示, 如果  $\epsilon = 0.005$  和  $\Gamma$  在活动阶段出现了两个峰值, 则  $W^s(S_\epsilon^x)$  前两层与其他层的结构存在显著差异。前两层聚集在鞍平衡的一维稳定流形上, 而其他两层在反向时间内扩散到  $\infty$ 。  $\Gamma$  在进入活动阶段时的位置, 相对于  $W^s(S_\epsilon^x)$  的这些层, 决定了簇中峰值的数量。

我们改变了  $\epsilon$  来说明  $W^s(S_\epsilon^x)$  如何在峰值添加过程中与  $\Gamma$  相互作用。我们展示了从两个到三个峰值的转换的数值结果, 但我们的计算表明, 对于其他峰值添加转换的结果在定性上也是相同的。我们的研究结果不仅解释了  $W^s(S_\epsilon^x)$  在峰值添加中的作用, 而且还为计算的准确性提供了证据。事实上, 对于从两个到三个峰值的情况,  $\Gamma \subset W^s(S_\epsilon^x)$  精确地反映了我们期望的  $\epsilon$  值。

这项工作补充了在 [6,7] 中提出的结果, 在那里我们考虑了在一个大的扰动后观察到的瞬态行为中表现出簇的慢-快系统。在 [6,7] 中研究的系统的全局吸引子是一个平衡态, 而不是本文例子中的一个周期轨道。然而, 正如 [12] 中所定义的, SSM 的稳定流形也起着类似的作用: 具体来说, 它作为系统的兴奋性阈值, 控制瞬态簇的发生以及簇期间显示的峰值数量。我们注意到簇并不总是周期性现象; 例如, 簇轨道上的峰值数量可能会以非周期性的方式发生变化。我们推测, 关于 SSMs 作用的类似考虑将和非周期性簇的发生有关, 但将这种探索留给未来的工作。

## 参考文献

- [1] M. Desroches, J. Guckenheimer, B. Krauskopf, C. Kuehn, H.M. Osinga, M. Wechselberger, *SIAM Rev.* 54, 211 (2012)
- [2] M. Desroches, B. Krauskopf, H.M. Osinga, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* 7, 1131 (2008)
- [3] M. Desroches, B. Krauskopf, H.M. Osinga, *Discr. Contin. Dyn. Syst. S* 2, 807 (2009)
- [4] E.J. Doedel, *Congr. Numer.* 30, 265 (1981)
- [5] E.J. Doedel, B.E. Oldeman, AUTO-07p: Continuation and bifurcation software for ordinary differential equations (Concordia University, Montreal, Canada), with major contributions from A.C. Champneys, T.F. Fairgrieve, Yu.A. Kuznetsov, R.C. Paffenroth, B. Sandstede, X.J. Wang, and C. Zhang. Available at <http://cmvl.cs.concordia.ca/auto/>
- [6] S. Farjami, V. Kirk, H.M. Osinga, *Eur. Phys. J. Special Topics* 225, 2601 (2016)
- [7] S. Farjami, V. Kirk, H.M. Osinga, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* 17, 350 (2018)
- [8] N. Fenichel, *Indiana Univ. Math. J.* 21, 193 (1972)
- [9] N. Fenichel, *J. Differ. Equ.* 31, 53 (1979)
- [10] J. Guckenheimer, C. Kuehn, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* 8, 854 (2009)
- [11] A.L. Hodgkin, A.F. Huxley, *J. Physiol.* 117, 500 (1952)
- [12] E.M. Izhikevich, *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting* (The MIT Press, 2007)
- [13] C.K.R.T. Jones, N. Kopell, *J. Differ. Equ.* 108, 64 (1994)
- [14] K.U. Kristiansen, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* 14, 1189 (2015)
- [15] E. Lee, D. Terman, *J. Differ. Equ.* 158, 48 (1999) 614 *The European Physical Journal Special Topics*
- [16] C. Morris, H. Lecar, *Biophys. J.* 35, 193 (1981)
- [17] H.M. Osinga, K.T. Tsaneva-Atanasova, *Chaos* 23, 046107 (2013)
- [18] J. Rinzel, A formal classification of bursting mechanisms in excitable systems, in *Proc. Int. Congress Math.*, edited by A.M. Gleason (1986), Vol. 2, pp. 1578-1593
- [19] J. Rinzel, B. Ermentrout, Analysis of neural excitability and oscillations, in *Methods of Neural Modeling: From Synapses to Networks*, edited by C. Koch, I. Segev (1989), pp. 135 – 169
- [20] D. Terman, *SIAM J. Appl. Math.* 51, 1418 (1991)