

# Dinamika FitzHugh-Nagumo modela

---

Jelić, Ivona

Master's thesis / Diplomski rad

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:148140>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-16**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU**  
**PRIRODOSLOVNO–MATEMATIČKI FAKULTET**  
**MATEMATIČKI ODSJEK**

Ivona Jelić

**DINAMIKA FITZHUGH-NAGUMO  
MODELA**

Diplomski rad

Voditelj rada:  
doc. dr. sc. Maja Resman

Zagreb, studeni, 2018.

Ovaj diplomski rad obranjen je dana \_\_\_\_\_ pred ispitnim povjerenstvom u sastavu:

1. \_\_\_\_\_, predsjednik
2. \_\_\_\_\_, član
3. \_\_\_\_\_, član

Povjerenstvo je rad ocijenilo ocjenom \_\_\_\_\_.

Potpisi članova povjerenstva:

1. \_\_\_\_\_
2. \_\_\_\_\_
3. \_\_\_\_\_

# Sadržaj

<b>Sadržaj</b>	<b>iii</b>
<b>Uvod</b>	<b>2</b>
<b>1 Biološka pozadina</b>	<b>3</b>
<b>2 Matematički model</b>	<b>6</b>
2.1 Hodgkin-Huxley model . . . . .	6
2.2 FitzHugh-Nagumo model . . . . .	10
<b>3 Diskretizacija</b>	<b>13</b>
<b>4 Kvalitativna analiza diskretnog lokalnog FitzHugh-Nagumo modela</b>	<b>16</b>
4.1 Teorija dinamičkih sustava . . . . .	16
4.1.1 Kontinuirani dinamički sustavi . . . . .	17
4.1.2 Diskretni dinamički sustavi . . . . .	21
4.1.3 Klasifikacija kritičnih točaka kontinuiranih sustava i linearizacija	23
4.1.4 Hartman-Grobmanov teorem . . . . .	32
4.1.5 Diskretna verzija Hartman-Grobmanovog teorema i linearizacija	
diskretnih sustava . . . . .	33
4.2 Lokalna analiza FitzHugh-Nagumo modela . . . . .	36
4.2.1 Fiksne točke FitzHugh-Nagumo modela . . . . .	36
4.2.2 Stabilnost fiksnih točaka FitzHugh-Nagumo modela i lokalni fazni	
portreti u okolini fiksnih točaka . . . . .	38
4.3 Globalna analiza FitzHugh-Nagumo modela i bifurkacije . . . . .	41
4.3.1 Periodičke orbite FitzHugh-Nagumo modela i bifurkacije u fiksnim	
točkama . . . . .	41
4.3.2 Kaotično ponašanje orbita FitzHugh-Nagumo modela . . . . .	48
<b>Bibliografija</b>	<b>50</b>

# Uvod

U ovom radu proučavamo FitzHugh-Nagumo model. Radi se o modelu širenja impulsa kroz neuron, danom sustavom parcijalnih diferencijalnih jednačbi. Model je dvodimenzionalno pojednostavljenje Hodgkin-Huxley modela koji se sastoji od četiri diferencijalne jednačbe s četiri nepoznanice, za kojeg su autori Alan Lloyd Hodgkin i Andrew Fielding Huxley dobili Nobelovu nagradu za fiziologiju i medicinu 1963. godine. Iako je FitzHugh-Nagumo model pojednostavljena verzija Hodgkin-Huxley modela, i dalje sadrži sve temeljne značajke tog modela. Stoga je vrlo značajan u biologiji i srodnim znanostim, upravo zbog svoje jednostavnosti te činjenice da se neke značajke modela mogu opisati analitički, tj. kvalitativno, bez eksplicitnog rješavanja sustava. Model je dobio ime po američkom biofizičaru Richardu FitzHugh-u koji je predložio navedeni model 1961. godine pod imenom *Bonhoeffer-van der Pol model* te po japanskom matematičaru i fizičaru Jin-Ichi Nagumo, koji je iduće godine napravio strujni krug za simulaciju FitzHugh-ovog rada.

Model je dan sustavom:

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= -au(u - \theta)(u - 1) - bv + I + \kappa \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= cu - dv.\end{aligned}$$

Budući da se ovaj sustav ne može eksplicitno riješiti, okrećemo se kvalitativnoj analizi. Diskretizacijom prelazimo na diskretni model:

$$\begin{aligned}u_k(n+1) &= u_k(n) - Au_k(n)(u_k(n) - \theta)(u_k(n) - 1) - \alpha v_k(n), \\ v_k(n+1) &= \beta u_k(n) + \gamma v_k(n),\end{aligned}$$

u kojem smo zanemarili difuzijski član iz neprekidnog modela, tj. pretpostavljamo da nema interakcije pozicija. Stoga, dobiveni model nazivamo *lokalnim diskretnim FitzHugh-Nagumo modelom*.

Za ovako dobiveni diskretni dinamički sustav, fiksiramo sve parametre osim vodećeg parametra  $A$ , te u ovisnosti o parametru  $A$  analiziramo ponašanje orbita, tj. krivulja rješenja

sustava u vremenu. Promatramo kako se ponašanje orbita sustava mijenja promjenom parametra  $A$ . Pritom nam je cilj pokriti što veći spektar parametara. U radu uvodimo i osnovne pojmove iz teorije dinamičkih sustava i teorije bifurkacija.

Rad započinjemo biološkom pozadinom modela. U ovom poglavlju želimo objasniti stvarne procese koji se odvijaju u živčanoj stanici i oni će nam biti baza za konstrukciju našeg modela.

U idućem poglavlju bavimo se matematičkim modelima, Hodgkin-Huxley i FitzHugh-Nagumo modelom. Opisujemo kako smo konstruirali svaki od navedenih modela, pritom uvodeći neke fizikalne pojmove te pozivajući se na biološku pozadinu modela. Objasnjavamo kako je FitzHugh modifikacijom modela za Van der Pol-ov oscilator dobio FitzHugh-Nagumo model.

U trećem poglavlju diskretiziramo neprekidni model te, zanemarujući difuzijski član, model svodimo na njegov diskretni ekvivalent koji nazivamo lokalni diskretni FitzHugh-Nagumo model.

Nakon što dobijemo diskretni model i prije nego što uđemo u kvalitativnu analizu našeg modela, definiramo neke osnovne pojmove iz teorije dinamičkih sustava i spominjemo rezultate za općenite nelinearne sustave, kako bi ih onda mogli primjeniti na naš sustav. Najprije razvijamo teoriju za kontinuirane dinamičke sustave, pri čemu promatramo nelinearne sustave oblika

$$x'(t) = f(x(t)),$$

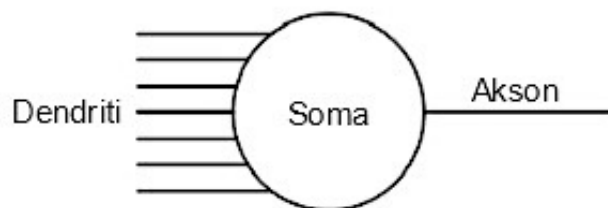
koji se zovu *autonomni sustavi*. Navodimo Fundamentalni teorem egzistencije i jedinstvenosti rješenja incijalnog problema za dani sustav autonomnih jednadžbi te definiramo razne pojmove poput toka sustava, dinamičkih sustava, orbita, faznog portreta i kritičnih točaka sustava. Razvijamo teoriju o linearizaciji nelinearnih sustava te iskazujemo Hartman-Grobmanov teorem koji nam govori da u blizini kritične točke nelinearan sustav ima istu kvalitativnu strukturu kao njegova linearizacija. Vodeći se tim rezultatom, klasificiramo kritične točke kontinuiranog sustava s obzirom na svojstvene vrijednosti matrice njegovog lineariziranog sustava. U posljednjoj sekciji ovog poglavlja povlačimo analogiju teorije razvijene za kontinuirane sustave na diskretne sustave.

U zadnjem poglavlju najprije radimo lokalnu analizu FitzHugh-Nagumo modela. Nađemo fiksne točke sustava te, u ovisnosti o svojstvenim vrijednostima matrice lineariziranog sustava i vrijednostima parametra  $A$ , klasificiramo njegove fiksne točke te analiziramo ponašanje orbita lokalno u okolini fiksnih točaka. Potom ulazimo u globalnu analizu modela. Definiramo periodičke orbite te pokazujemo da postoje dva niza bifurkacijskih parametara  $A$  pri kojima se rađaju nove stabilne periodičke orbite kojima se period udvostručuje. Takvo ponašanje se nastavlja do neke određene vrijednosti parametra  $A$ , nakon kojeg počinje kaotično ponašanje.

# Poglavlje 1

## Biološka pozadina

FitzHugh-Nagumo model biološki je model koji opisuje širenje impulsa kroz neuron. Neuron ili živčana stanica osnovna je jedinica živčanog sustava. Živčani sustav sastoji se od mnoštva međusobno povezanih neurona. Njihova uloga je prijenos živčanih podražaja u obliku električnih impulsa. Neuron se sastoji od dendrita, tijela stanice (soma) i aksona, kao što je prikazano slici 1.1.



Slika 1.1: Shematski prikaz strukture neurona ([1])

Neuron prima podražaje kroz dendrite, kojih može biti i nekoliko stotina, obrađuje ga u somi te šalje jedinstven izlazni impuls kroz akson, koji ga dalje šalje na druge živčane stanice, mišićna vlakna ili žlijezde. Akson je građen kao duga, cilindrična cijev te može biti dug od nekoliko mikrometara do jednog metra. Električni impulsi se šire duž vanjske membrane aksona, široke oko 50 do 70 Ångström-a<sup>1</sup>([4]). Membrana je selektivno propusna za različite kemijske ione, od kojih su najvažniji kalijevi ( $K^+$ ) i natrijevi ioni ( $Na^+$ ).

Posebna karakteristika neurona jest da je koncentracija pozitivnih i negativnih iona različita izvan i unutar stanične tekućine. Time dolazi do razlike potencijala, tj. napona.

---

<sup>1</sup>Ångström (simbol Å) je mjerna jedinica koja se najčešće upotrebljava za izražavanje veličine atoma, molekula, mikroskopskih bioloških struktura, dužina kemijskih veza i valnih dužina za spektr vidne svjetlosti. Jedan ångström jednak je  $10^{-10}$  metara ili 0.1 nanometara.

Prema [2], u nepodraženoj živčanoj stanici koncentracija  $Na^+$  iona 10 je puta veća izvan stanice od njihove koncentracije unutar stanice. Koncentracija  $K^+$  iona unutar stanice veća je od njihove koncentracije izvan stanice. U unutarstaničnoj tekućini se još nalazi visoka koncentracija različitih aniona pa tipična razlika potencijala između unutrašnjeg i vanjskog dijela stanice, tj. *membranski potencijal*, u stanju mirovanja iznosi oko  $-70$  milivolti (mV).

Ionski kanali su pore na membrani koje omogućuju prelazak pojedinih iona s jedne strane membrane na drugu. Ukoliko je podražaj dovoljno velik, on uzrokuje promjene na membrani tako što se otvaraju ionski kanali. U tom trenutku membrana postaje propusna za ione natrija te, zbog velikog koncentracijskog gradijenta <sup>2</sup>, oni ulaze u neuron. S obzirom da su ioni natrija pozitivno nabijeni, mijenja se razlika potencijala. Rezultat toga je da razlika potencijala na trenutak prelazi sa  $-70$  mV na otprilike  $+30$  mV (*depolarizacija*). Čim nastane obrat potencijala, pozitivno nabijeni ioni kalija izlaze iz stanice te, odnoseći pozitivan naboj, vraćaju stanični naboj u prvobitno stanje (*repolarizacija*). Nakon repolarizacije, na trenutak će membranski potencijal postati još negativniji, nego što je u stanju mirovanja (*hiperpolarizacija*). Naime,  $K^+$  kanali će ostati malo duže otvoreni, što znači da će još pozitivnih iona izaći iz neurona. Nakon što se kanali za kalijeve ione zatvore,  $Na^+/K^+$  crpka, čija je zadaća održavati membranski potencijal kao što je u stanju mirovanja, istovremeno pumpa kalijeve ione nazad u stanicu te natrijeve ione van stanice. Cijeli gore opisani proces zove se *akcijski potencijal* (Slika 1.2).

Napomenimo da je, tijekom stanja mirovanja, većina ionskih kanala zatvoreno. Razlikujemo nekoliko vrsta ionskih kanala, ovisno o tome na koji podražaj u stanici oni reagiraju otvaranjem/zatvaranjem. Kanali koji se otvaraju tijekom akcijskog potencijala su tzv. *naponski kanali*, jer reagiraju na promjenu potencijala. Primjerice, kanali koji reagiraju na podražaj živčane stanice, u trenutku podražaja depolarizirat će membranu s  $-70$  mV na  $-55$  mV. Kada membrana dosegne taj potencijal, otvaraju se natrijevi naponski kanali i započinje akcijski potencijal. Svaki manji podražaj, koji ne promijeni membranski potencijal na  $-55$  mV ili više, neće uzrokovati otvaranje natrijevih naponskih kanala, a time neće doći do akcijskog potencijala.

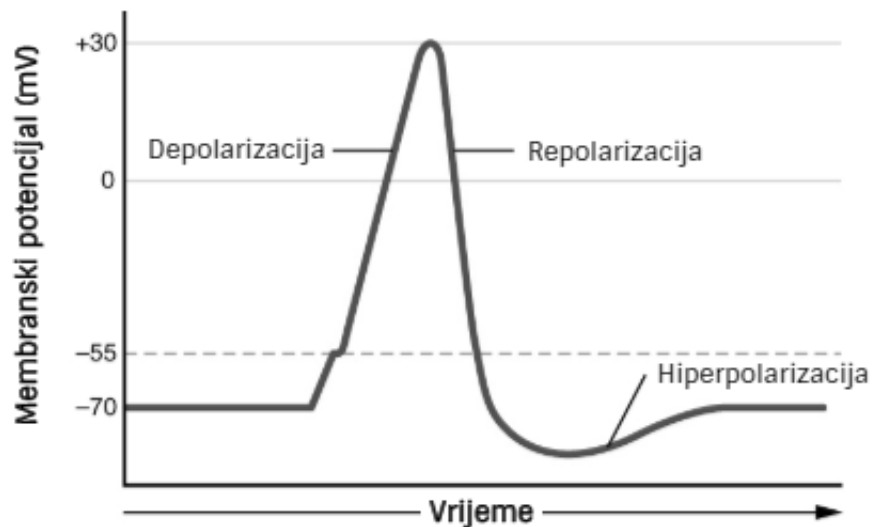
Dakle, akcijski potencijal ovisi o dva tipa kanala, naponskim  $Na^+$  kanalima i naponskim  $K^+$  kanalima. Naponski natrijevi kanali imaju dvojna vrata, aktivacijska vrata *m* i inaktivacijska vrata *h*. U stanju mirovanja, aktivacijska vrata *m* su zatvorena, a inaktivacijska vrata *h* otvorena. Aktivacijska vrata *m* otvaraju se u trenutku kada membranski potencijal dosegne  $-55$  mV. Inaktivacijska vrata *h* zatvaraju se na vrhuncu depolarizacije, kada stanica postane previše pozitivna. Tijekom repolarizacije, kada membranski potencijal ponovo prođe  $-55$  mV, aktivacijska vrata se zatvaraju. Nakon toga, inaktivacijska vrata se ponovo otvaraju, čineći kanal spremnim za novi proces. Napomenimo da  $Na^+$  ioni mogu prolaziti kroz kanal samo kad su oboja vrata otvorena.

<sup>2</sup>Omjer unutarstanične i izvanstanične koncentracije pojedinog iona.



Kalijevi naponski kanali imaju samo jedna vrata (vrata  $n$ ), koja su osjetljiva na membranski potencijal od  $-50mV$ . Međutim, ona se ne otvaraju jednako brzo kao kod natrijevog kanala. Moglo bi potrajati djelić milisekunde da se vrata otvore nakon što se dosegne potencijal od  $-50mV$ . To vrijeme se podudara s vrhuncem depolarizacije, kada se inaktivacijska vrata natrijevog kanala zatvore. Tijekom repolarizacije, kada potencijal prođe  $-50mV$ , kalijev kanal se zatvara, ali ponovo s malim kašnjenjem. To rezultira gore objašnjenom hiperpolarizacijom.

Akcijski potencijal koji nastane na jednom dijelu membrane podražuje susjedne dijelove membrane. Naime, u trenutku depolarizacije na jednom mjestu neurona, susjedno mjesto, koje nije podraženo, je u stanju mirovanja te time postoji razlika u naboju između dva susjedna mjesta. To uzrokuje stvaranje struja, koje na susjednom mjestu stvaraju depolarizaciju. Val depolarizacije se stoga premješta na susjedno mjesto i izaziva akcijski potencijal u njemu, dok je mjesto, koje je prethodno bilo zahvaćeno depolarizacijom, sada repolarizirano. Val depolarizacije tako prolazi cijelim aksonom, nakon čega slijedi val repolarizacije. Na taj način dolazi do širenja impulsa kroz neuron, što je osnova za prijenos informacija u mozgu.



Slika 1.2: Akcijski potencijal u neuronu ([2])

## Poglavlje 2

# Matematički model

Kako bi opisali širenje impulsa kroz neuron, matematički model mora sadržavati:

- (1) Vremensku promjenu akcijskog potencijala u danom mjestu aksona.
- (2) Širenje akcijskog potencijala duž aksona te, posljedično, električnih impulsa s jednog neurona na drugi.

Temeljni zakoni fizike nam govore o gibanju i međusobnoj interakciji pojedinih čestica u neuronu, no s obzirom da se u svakom aksonu gibaju milijarde iona, vrlo je teško uzimati pristup koji promatra svaku pojedinu česticu. Naime, za naš matematički model potrebna nam je samo šira slika, tj. makroskopska deskripcija sustava pa ne želimo ulazati u mikroskopski nivo pojedinih čestica, gdje su temeljni zakoni fizike primjenjivi. Stoga će se naš pristup temeljiti na znanju o funkcionalnoj strukturi sustava, zajedno s empirijskim promatranjima, tj. model će biti u skladu s fundamentalnom teorijom, ali neće biti direktno izveden iz iste.

Jedan od najjednostavnijih modela koji opisuju širenje impulsa kroz neuron jest FitzHugh-Nagumo model. Model je dobio ime po američkom biofizičaru Richardu FitzHugh, koji je predložio navedeni model 1961. godine te po japanskom matematičaru i fizičaru Jin-Ichi Nagumo, koji je iduće godine napravio strujni krug za simulaciju FitzHugh-ovog rada. FitzHugh-Nagumo model je zapravo pojednostavljena verzija *Hodgkin-Huxley modela*. Taj model sastoji se od četiri diferencijalne jednačbe s četiri varijable, dok je FitzHugh pojednostavio model na dvije diferencijalne jednačbe s dvije varijable, i dalje sadržavajući sve temeljne značajke Hodgkin-Huxley modela.

### 2.1 Hodgkin-Huxley model

Engleski fiziolozi i biofizičari Alan Lloyd Hodgkin i Andrew Fielding Huxley objavili su znanstveni rad koji opisuje navedeni model 1952. godine, za kojeg su dobili Nobelovu nagradu za fiziologiju i medicinu 1963. godine ([4]).

Označimo ukupnu struju u membrani aksona s  $I(t)$  te neka je ona pozitivnog smjera, tj. izlaznog smjera iz aksona. Struja  $I(t)$  zbroj je kapacitivne struje ( $I_C(t)$ ), koja je dana kao produkt vremenske promjene membranskog potencijala i kapaciteta membrane, i trenutne ionske struje ( $I_i(V_m, t)$ ) uzrokovane pojedinim ionima koji prolaze kroz membranu. Stoga imamo

$$I(t) = I_C(t) + I_i(V_m, t) = C \frac{dV_m(t)}{dt} + I_i(V_m, t), \quad (2.1)$$

gdje je  $C$  kapacitet membrane, a  $V_m(t)$  membranski potencijal. Kako su doprinosi natrijevih i kalijevih iona u stvaranju akcijskog potencijala najveći, model se pojednostavljuje na komponentu ionske struje natrija ( $I_{Na}$ ), kalija ( $I_K$ ), te tzv. *struju gubitaka* (engl. *leakage* –  $I_L$ ), koja predstavlja doprinos svih ostalih iona trenutnoj struji (ioni koji prolaze kroz kanale koji nisu naponski). Stoga možemo pisati

$$I_i = I_{Na} + I_K + I_L. \quad (2.2)$$

Prema [6], eksperimentalnim opažanjima Hodgkin i Huxley su zaključili da se ionske struje kalija i natrija ponašaju u skladu s *Ohmovim zakonom*, tj. da je ionska struja pojedinog kanala proporcionalna njegovoj vodljivosti i razlici potencijala za taj ionski kanal. Vrijedi

$$I_{ion}(V_m, t) = g_{ion}(V_m, t)(V_m - E_{ion}),$$

pri čemu je  $V_m$  membranski potencijal,  $g_{ion}$  vodljivost membrane za tu vrstu iona, a  $E_{ion}$  Nernstov potencijal<sup>1</sup>. Primjetimo da je  $g_{ion}$  funkcija koja ovisi o vremenu  $t$  i o membranskom potencijalu  $V_m$ . No, struja gubitaka  $I_L$  sastoji se od iona koji prolaze kanalima koji nisu naponski, tj. kanalima koji ne reagiraju na promjenu membranskog potencijala pa je vodljivost tih kanala  $g_L$  konstanta. Stoga imamo

$$\begin{aligned} I_{Na}(V_m, t) &= g_{Na}(V_m, t)(V_m - E_{Na}), \\ I_K(V_m, t) &= g_K(V_m, t)(V_m - E_K), \\ I_L &= g_L(V_m - E_L). \end{aligned} \quad (2.3)$$

Prisjetimo se da smo u Poglavlju 1 spomenuli da natrijevi naponski kanali imaju dvojna vrata  $m$  i  $h$ , dok kalijevi naponski kanali imaju jedna vrata  $n$ . Svaka od tih vrata mogu biti otvorena ili zatvorena. Kada su sva vrata za određeni kanal otvorena (*propusno stanje*), ioni prolaze kroz kanal i tada je vodljivost tog kanala veća od 0. Ako su vrata zatvorena (*nepropusno stanje*), ioni ne mogu proći kroz kanal i tada je vodljivost jednaka 0. Naponska vrata se otvaraju i zatvaraju ovisno o promjeni membranskog potencijala. Primjerice, tijekom depolarizacije, vjerojatnost da će kalijeva vrata  $n$  biti u propusnom stanju se povećava. Kod natrijevih kanala, tijekom depolarizacije, vjerojatnost da će aktivacijska vrata  $m$  biti

<sup>1</sup>Membranski potencijal pri kojem je koncentracijski gradijent određenog iona u ravnoteži, tj. nema protoka tih iona ni u jednom smjeru.

otvorena se povećava, dok se vjerojatnost da će inaktivacijska vrata  $h$  ostati otvorena smanjuje.

Općenito, označimo s  $y$  vjerojatnost da su pojedina vrata otvorena, tj. da su u propusnom stanju. Tada je  $(1 - y)$  vjerojatnost da su vrata u nepropusnom stanju. Također, s  $\alpha_y(V_m)$  označimo brzinu prelaska iz nepropusnog u propusno stanje, a s  $\beta_y(V_m)$  brzinu prelaska iz propusnog u nepropusno stanje. Vjerojatnost da će se vrata kanala otvoriti tijekom kratkog vremenskog intervala proporcionalna je vjerojatnosti da su vrata zatvorena pomnožena s brzinom otvaranja  $\alpha_y(V_m)(1 - y)$ . Obratno, vjerojatnost da će se vrata kanala zatvoriti tijekom kratkog vremenskog intervala proporcionalna je vjerojatnosti da su vrata otvorena pomnožena s brzinom zatvaranja  $\beta_y(V_m)y$ .

Brzina kojom se vjerojatnost otvaranja ionskih vrata mijenja s promjenom membranskog potencijala dana je ovom razlikom

$$\frac{dy}{dt} = \alpha_y(V_m)(1 - y) - \beta_y(V_m)y. \quad (2.4)$$

Vodljivosti iona natrija i kalija dane su izrazima

$$g_{Na}(V_m, t) = \bar{g}_{Na}m^3h, \quad (2.5)$$

$$g_K(V_m, t) = \bar{g}_Kn^4, \quad (2.6)$$

gdje su  $\bar{g}_{Na}$  i  $\bar{g}_K$  maksimalne vodljivosti natrija i kalija po jedinici površine (konstante), a  $m$ ,  $h$  i  $n$  vjerojatnosti otvaranja vrata  $m$ ,  $h$  i  $n$ , u ovisnosti o membranskom potencijalu  $V_m$  i vremenu  $t$ , čije su vrijednosti između 0 i 1.

Sada nam jednačbe (2.1), (2.2), (2.3), (2.5) i (2.6) daju

$$I(t) = C \frac{dV_m}{dt} + \bar{g}_{Na}m^3h(V_m - E_{Na}) + \bar{g}_Kn^4(V_m - E_K) + g_L(V_m - E_L). \quad (2.7)$$

Varijable  $m$ ,  $n$  i  $h$  određene su sljedećim diferencijalnim jednačbama, dobivenim iz jednačbe (2.4), uvrštavanjem vjerojatnosti otvaranja za pojedina vrata  $m$ ,  $n$  i  $h$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(V_m)(1 - m) - \beta_m(V_m)m,$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(V_m)(1 - n) - \beta_n(V_m)n, \quad (2.8)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(V_m)(1 - h) - \beta_h(V_m)h.$$

Funkcije  $\alpha_y(V_m)$  i  $\beta_y(V_m)$  određuju se empirijski. Jednačba (2.7) zajedno s jednačbama (2.8) čini 4-dimenzionalni sustav s varijablama  $V_m$ ,  $m$ ,  $n$  i  $h$  pod imenom Hodgkin-Huxley

model, kojeg su autori numerički riješili.

Zbog kompleksnosti ovog sustava jednažbi, mnogi jednostavniji matematički modeli su bili predloženi, no najpoznatiji je naš FitzHugh-Nagumo model kojeg ćemo detaljno izvesti u sljedećem poglavlju.

## 2.2 FitzHugh-Nagumo model

Prije samog modela, označimo najprije sve varijable koje ćemo koristiti i uvedimo neke pojmove koji će nam biti potrebni ([1]). Sa  $u(t)$  označimo akcijski potencijal u trenutku  $t$ . Prostornu dimenziju uvest ćemo kasnije.

Oscilator je fizikalni sustav koji titra, tj. koji se giba periodički oko ravnotežnog položaja. Ukoliko se tijekom vremena zbog unutarnjih i/ili vanjskih sila smanjuje amplituda<sup>2</sup> titranja, govorimo o oscilatoru s prigušenjem. S obzirom da se akcijski potencijal u neuronu ponekad mijenja periodički, možemo sustav grubo opisati jednadžbom *prigušenog harmonijskog oscilatora*

$$\ddot{u} + \zeta\dot{u} + cu = 0, \quad (2.9)$$

gdje je  $\zeta \geq 0$  konstanta prigušenja. Rješavanjem jednadžbe (2.9) dobivamo 3 rješenja, ovisno o konstantama  $\zeta$  i  $c$ .

1°  $\zeta^2 - 4c < 0$ :

Rješenje je oblika  $u(t) = e^{-\frac{\zeta}{2}t}(C_1 \cos(\omega t) + C_2 \sin(\omega t))$ , pri čemu  $C_1, C_2 \in \mathbb{R}$  te  $\omega = \frac{1}{2}\sqrt{4c - \zeta^2}$ . Primjenom trigonometrijskih formula, rješenje možemo zapisati kao

$$u(t) = Ae^{-\frac{\zeta}{2}t} \cos(\omega t + \phi),$$

pri čemu  $A = \sqrt{C_1^2 + C_2^2}$  te  $\phi = \arctan(C_2/C_1)$ .

2°  $\zeta^2 - 4c = 0$ :

Rješenje je oblika

$$u(t) = e^{-\frac{\zeta}{2}t}(C_1 + C_2 t),$$

pri čemu  $C_1, C_2 \in \mathbb{R}$ .

3°  $\zeta^2 - 4c > 0$ :

U ovom slučaju bi za  $\omega$  iz 1° dobili negativan korijen pa uvodimo  $\Gamma := \frac{1}{2}\sqrt{\zeta^2 - 4c}$ . Sada je rješenje oblika  $u(t) = C_1 e^{-(\frac{\zeta}{2} - \Gamma)t} + C_2 e^{-(\frac{\zeta}{2} + \Gamma)t}$ , pri čemu  $C_1, C_2 \in \mathbb{R}$ . Primjetimo da je eksponent prvog člana jednak  $-(\frac{\zeta}{2} - \Gamma)t = -\frac{1}{2}(\zeta - \sqrt{\zeta^2 - 4c})t$ , dok je eksponent drugog člana jednak  $-\frac{1}{2}(\zeta + \sqrt{\zeta^2 - 4c})t$ . S obzirom da je u ovom slučaju  $\zeta^2 - 4c > 0$ , za velike  $t$  drugi član rješenja postaje zanemariv u odnosu na prvi član pa rješenje možemo pisati kao<sup>3</sup>

$$u(t) \sim C_1 e^{-(\frac{\zeta}{2} - \Gamma)t}.$$

Sada, iz oblika rješenja, u svim slučajevima, lako možemo vidjeti kako koeficijent  $\zeta$  utječe na rješenje kako se vrijeme  $t$  povećava. Pogledajmo najprije prvi slučaj. Kad je

<sup>2</sup>U fizici, maksimalan pomak od ravnotežnoga položaja čestice pri titranju ili širenju valova.

<sup>3</sup>Oznaka  $\sim$  znači da je limes omjera  $\lim_{t \rightarrow \infty} (u(t)/C_1 e^{-(\frac{\zeta}{2} - \Gamma)t}) = 1$ .

$\zeta^2 < 4c$  (subkritično gušenje), u sustavu postoje oscilacije. Za  $\zeta = 0$  imamo kosinusoidu pa postoje samo oscilacije, dok za  $0 < \zeta < 2\sqrt{c}$  imamo oscilacije i eksponencijalno prigušenje kako vrijeme  $t$  raste u beskonačnost, jer se  $\zeta$  javlja u eksponencijalnoj funkciji s negativnim predznakom. Dakle, amplituda titranja se smanjuje. Kako  $t \rightarrow \infty$ , eksponencijalna funkcija teži u 0, a time  $u(t)$  teži ka ravnotežnom položaju  $u = 0$ . U drugom slučaju, za  $\zeta^2 = 4c$  (kritično gušenje), oscilacije prestaju, a rješenje trne eksponencijalno u vremenu. Slična situacija događa se i u trećem slučaju, ali ovdje rješenje sporije trne u vremenu nego kod kritičnog gušenja, s obzirom da je konstanta uz  $t$  u eksponentu eksponencijalne funkcije veća nego kod kritičnog gušenja. Iako je navedeni model prejednostavan za opis ponašanja neurona, za početak će biti dobra baza za izgradnju našeg modela.

Zapišimo sada (2.9) kao sustav običnih diferencijalnih jednadžbi prvog reda. U tu svrhu uvodimo pomoćnu varijablu  $v$ , koju definiramo kao  $\dot{v} := cu$  pa zbog (2.9) vrijedi

$$\dot{v} = -\ddot{u} - \zeta\dot{u}. \quad (2.10)$$

Iz (2.10) slijedi  $v = -\dot{u} - \zeta u$ . Sada je (2.9) ekvivalentan sustavu običnih diferencijalnih jednadžbi prvog reda

$$\begin{aligned} \dot{u} &= -\zeta u - v, \\ \dot{v} &= cu. \end{aligned}$$

Pustimo li koeficijent prigušenja da varira kao funkcija od  $u$  (konstantu  $\zeta$  zamijenimo funkcijom u ovisnosti o  $u$ ), dobit ćemo razne nelinearne prigušene oscilatore. Jedan od njih je *Van der Pol-ov oscilator*, kojeg je 1920. godine predložio nizozemski fizičar Balt-hasar van der Pol za modeliranje određenih strujnih krugova. Oscilator je opisan običnom diferencijalnom jednadžbom drugog reda

$$\ddot{u} + \zeta(u^2 - 1)\dot{u} + cu = 0. \quad (2.11)$$

Ponovo želimo dobiti sustav običnih diferencijalnih jednadžbi prvog reda pa koristimo istu pomoćnu varijablu  $\dot{v} = cu$  kao i prije te iz (2.11) dobivamo

$$\dot{v} = -\ddot{u} - \zeta(u^2 - 1)\dot{u} = -\ddot{u} - \zeta u^2 \dot{u} + \zeta \dot{u}. \quad (2.12)$$

Integriramo (2.12) i dobijemo

$$v = -\dot{u} - \zeta \frac{u^3}{3} + \zeta u = -\dot{u} + \zeta \left(u - \frac{u^3}{3}\right).$$

Sada (2.11) možemo zapisati kao

$$\begin{aligned} \dot{u} &= \zeta \left(u - \frac{u^3}{3}\right) - v, \\ \dot{v} &= cu. \end{aligned} \quad (2.13)$$

Modifikacijom sustava (2.13) za van der Pol-ov oscilator, Richard FitzHugh osmislio je *Bonhoeffer-van de Pol-ov model* za ponašanje akcijskog potencijala  $u(t)$  u neuronu. Uzimajući u obzir i prisutnost trenutne struje u membrani aksona  $I(t)$  dobio je

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - \frac{u^3}{3} - v + I, \\ \dot{v} &= cu - \gamma - dv,\end{aligned}\tag{2.14}$$

gdje su  $\gamma$ ,  $c$  i  $d$  fiksni parametri koje se određuju empirijski.

Promotrimo strukturu sustava (2.14). Derivacija  $\dot{v}$  linearno ovisi o varijablama  $u$  i  $v$ , dok derivacija  $\dot{u}$  linearno ovisi o  $v$  i  $I$ , te kroz polinom trećeg stupnja i o samoj sebi. Struktura sustava bitna je za analizu ponašanja rješenja pa se stoga sustav (2.14) često zapisuje u apstraktnijoj formi

$$\begin{aligned}\dot{u} &= ag(u) - bv + I, \\ \dot{v} &= cu - dv.\end{aligned}\tag{2.15}$$

Ovdje je  $g$  polinom trećeg stupnja, a  $a$ ,  $b$ ,  $c$  i  $d$  pozitivni parametri koje ovise o fizikalnim svojstvima sustava.

Uvedimo sada i prostornu dimenziju u sustav. Modeliramo akson tako da leži na pozitivnom dijelu  $x$ -osi. Neka  $u(x, t)$  označava akcijski potencijal na udaljenosti  $x$  od tijela stanice (soma) u trenutku  $t$ . Neka je  $v(x, t)$  pomoćna varijabla definirana kao i prije. Izaberemo kubni polinom  $g(u)$  kao  $g(u) = -u(u - \theta)(u - 1)$ , gdje je  $0 < \theta < 1$  te dodajmo prvoj jednadžbi u (2.15) difuzijski član kako bi omogućili širenje impulsa. Konačno, imamo FitzHugh-Nagumo model:

$$\begin{aligned}\frac{\partial u}{\partial t} &= -au(u - \theta)(u - 1) - bv + I + \kappa \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}, \\ \frac{\partial v}{\partial t} &= cu - dv.\end{aligned}\tag{2.16}$$

Primijetimo, ako prvu jednadžbu zapišemo u obliku sustava uvođenjem nepoznanice  $\mathbf{u}(t) = (u(t), v(t))^T$ , dobivamo oblik  $\dot{\mathbf{u}} = F(\mathbf{u}, t) + \kappa \Delta \mathbf{u}$ , što je nelinearna parabolička parcijalna diferencijalna jednadžba. Sustav jednadžbi (2.16) simulira širenje impulsa u formi valova koji se gibaju kroz razne medije poput srčanog tkiva i živčanog vlakna. Sustav je vrlo značajan u biologiji i srodnim znanostima zbog činjenice da se neke značajke modela mogu kvalitativno opisati bez eksplicitnog rješavanja sustava te stoga nisu uvijek potrebne računalne simulacije. No, globalno ponašanje rješenja sustava je prekomplikirano za analitički pristup i ne znamo ga eksplicitno riješiti.



## Poglavlje 3

# Diskretizacija

Sada kada imamo FitzHugh-Nagumo model za širenje akcijskog potencijala kroz akson u vremenu, zanima nas kako se ponašaju rješenja tog sustava. Željeli bismo da ona približno opisuju empirijski promatrana ponašanja pravih neurona. Sustav (2.16) nema egzaktnog rješenja pa se stoga okrećemo numeričkoj i kvalitativnoj analizi. Za aproksimaciju rješenja najprije *diskretiziramo* sustav ([1]).

Derivaciju aproksimiramo diferencijom unaprijed, uzimajući dovoljno mali  $\Delta > 0$ :

$$\frac{\partial u(x, t)}{\partial t} \approx \frac{u(x, t + \Delta) - u(x, t)}{\Delta},$$
$$\frac{\partial v(x, t)}{\partial t} \approx \frac{v(x, t + \Delta) - v(x, t)}{\Delta}.$$

Za aproksimaciju druge derivacije imamo:

$$\frac{\partial^2 u(x, t)}{\partial x^2} \approx \frac{u(x + \Delta, t) - 2u(x, t) + u(x - \Delta, t)}{\Delta^2}.$$

Ako zanemarimo utjecaj struje  $I$ , tj. pretpostavimo  $I = 0$ , tada cijeli sustav (2.16) možemo aproksimirati s:

$$\begin{aligned} \frac{u(x, t + \Delta) - u(x, t)}{\Delta} &= -au(x, t)(u(x, t) - \theta)(u(x, t) - 1) - bv(x, t) + \\ &\quad \kappa \frac{u(x + \Delta, t) - 2u(x, t) + u(x - \Delta, t)}{\Delta^2}, \end{aligned} \quad (3.1)$$
$$\frac{v(x, t + \Delta) - v(x, t)}{\Delta} = cu(x, t) - dv(x, t).$$

Pomnožimo prvu i drugu jednadžbu sustava (3.1) s  $\Delta$  te označimo s  $u_k(n) := u(k\Delta, n\Delta)$  vrijednost od  $u$  na poziciji  $k\Delta$  u trenutku  $n\Delta$  te, analogno,  $v_k(n) := v(k\Delta, n\Delta)$ . Sada imamo

da je sustav (3.1) ekvivalentan sustavu

$$\begin{aligned} u_k(n+1) &= u_k(n) - a\Delta u_k(n)(u_k(n) - \theta)(u_k(n) - 1) - b\Delta v_k(n) + \\ &\quad \frac{u_{k+1}(n) - 2u_k(n) + u_{k-1}(n)}{\Delta}, \\ v_k(n+1) &= v_k(n) + c\Delta u_k(n) - d\Delta v_k(n). \end{aligned}$$

Označimo sada s  $g(u(n))$  difuzijski član te označimo  $A := a\Delta$ ,  $\alpha := b\Delta$ ,  $\beta := c\Delta$  i  $\gamma := 1 - d\Delta$  pa imamo

$$\begin{aligned} u_k(n+1) &= u_k(n) - Au_k(n)(u_k(n) - \theta)(u_k(n) - 1) - \alpha v_k(n) + \kappa g(u(n)), \\ v_k(n+1) &= \beta u_k(n) + \gamma v_k(n). \end{aligned}$$

Difuzijski član koji u gornjem sustavu daje interakciju različitih pozicija u vremenu je malen pa ćemo tu interakciju zanemariti radi jednostavnosti analize i pretpostaviti da nema interakcije pozicija, tj. da je difuzijski član jednak 0. Drugim riječima, gledamo lokalnu sliku: stanje na nekoj poziciji ovisi samo o stanjima na toj istoj poziciji u vremenu. Zato ćemo takav model zvati *lokalnim diskretnim FitzHugh-Nagumo modelom*:

$$\begin{aligned} u_k(n+1) &= u_k(n) - Au_k(n)(u_k(n) - \theta)(u_k(n) - 1) - \alpha v_k(n), \\ v_k(n+1) &= \beta u_k(n) + \gamma v_k(n). \end{aligned} \tag{3.2}$$

S obzirom da  $\Delta$  možemo uzeti proizvoljno mali, pretpostavit ćemo da su parametri  $\alpha$  i  $\beta$  mali,  $\theta$  blizu  $\frac{1}{2}$  i  $\gamma$  blizu 1. Ti parametri kontroliraju linearne članove sustava (3.2), dok parametar  $A$  kontrolira nelinearni član tog sustava i zovemo ga *vodeći parametar*. Nelinearni član je najodgovorniji za sve zanimljivosti ponašanja sustava, a variranjem vrijednosti parametra  $A$  dobivamo različita fizikalna svojstva sustava i različita ponašanja modela. Stoga nas zanima kako se rješenje sustava (3.2) mijenja variranjem parametra  $A$ .

Neprekidni model (2.16) sada smo sveli na njegov diskretni sustav ekvivalent (3.2). Navedimo neke njegove značajke:

(1) Vrijednosti od  $u$  i  $v$  uzimamo samo na diskretnom skupu koji je podskup originalne domene. U originalnom FitzHugh-Nagumo modelu, funkcije  $u$  i  $v$  primaju dva realna argumenta, jedan za prostor i jedan za vrijeme pa je njihova domena  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}$ . U diskretnom modelu (3.2) vrijednosti od  $u$  i  $v$  promatramo samo na skupu  $\Delta\mathbb{Z} \times \Delta\mathbb{Z}$ , što je podskup skupa  $\mathbb{R} \times \mathbb{R}$ .

(2) Budući da smo zanemarili difuzijski član i utjecaj okolnih točaka, u svakom vremenskom koraku, vrijednost funkcija  $u$  i  $v$  na svakoj poziciji  $k$  primarno je određena vrijednošću od  $u$  i  $v$  na istoj poziciji u prethodnom vremenskom koraku. To možemo opisati 'lokalnim' preslikavanjem  $f : \mathbb{R}^2 \mapsto \mathbb{R}^2$ ,  $f(u, v) = (f_1(u, v), f_2(u, v))$ , gdje je

$$\begin{aligned} f_1(u, v) &= u - Au(u - \theta)(u - 1) - \alpha v, \\ f_2(u, v) &= \beta u + \gamma v. \end{aligned} \tag{3.3}$$

Dakle, za svaku poziciju  $k$  imamo

$$\begin{aligned}u_k(n+1) &= f_1(u_k(n), v_k(n)), \\v_k(n+1) &= f_2(u_k(n), v_k(n)).\end{aligned}$$

Puno je lakše proučavati diskretni sustav (3.2) nego početni model (2.16), ali će se, zbog aproksimacija koje smo učinili kako bi dobili diskretni model, sigurno pojaviti određena greška u rješenju sustava. Želimo da je ta greška što manja, tj. da što bolje aproksimira rješenje početnog sustava (2.16). No, za mnoge vrijednosti parametara koje nas zanimaju, greška raste relativno brzo te se može dogoditi da se ponašanja rješenja tih dvaju sustava uvelike razlikuju. U takvim slučajevima nam ponašanje diskretnog modela nije dobra aproksimacija ponašanja rješenja početnog sustava.

Kako bismo riješili ovaj problem možemo koristiti neku sofisticiraniju numeričku metodu. Metoda korištena u ovome poglavlju za dobivanje diskretnog modela poznata je kao *Eulerova metoda* i ona je najjednostavnija numerička metoda za aproksimaciju diferencijalnih jednadžbi. Druge, kompleksnije metode bi nam možda dale bolju aproksimaciju rješenja. U svakom slučaju, određena greška je neizbježna te će nam različite numeričke metode dati rješenja čija se kvalitativna svojstva mogu uvelike razlikovati.

Međutim, ono što nas najviše zanima je sami fizički fenomen širenja impulsa kroz neuron. Stoga, umjesto pitanja koliko dobro diskretni model aproksimira neprekidni model, mi ćemo se pitati koliko dobro diskretni model aproksimira fizičko širenje impulsa kroz neuron. Dakle, umjesto uspoređivanja rješenja sustava (3.2) sa rješenjima sustava (2.16), možemo ih usporediti direktno s prikupljenim podacima o stvarnim događajima u neuronu.

Znanstvenici su podijeljeni oko pitanja koji je od dva modela, diskretni ili neprekidni FitzHugh-Nagumo model, bolji. No, činjenica jest da to uvelike ovisi o tome koje vrijednosti parametara promatramo. Mi ćemo u nastavku proučavati diskretni model, jer će nam s matematičkog stajališta biti podobniji.

Unatoč činjenici da diskretni model (3.2) s lakoćom možemo koristiti za računalne simulacije, s obzirom da se radi o sustavu rekurzivnih jednadžbi, zapravo je vrlo teško opisati njegovo kvalitativno globalno ponašanje. Mi ćemo se u našoj analizi koncentrirati na gore navedeno pojednostavljenje: samo na kvalitativno proučavanje diskretnog sustava generiranog 'lokalnim' preslikavanjem (3.3), dakle, uz zanemarivanje interakcije pozicija, tj. difuzijskog člana.

## Poglavlje 4

# Kvalitativna analiza diskretnog lokalnog FitzHugh-Nagumo modela

U ovome poglavlju fokusirat ćemo se na preslikavanje (3.3) za lokalni diskretni FitzHugh-Nagumo model (3.2), opisano u Poglavlju 3. Pritom "lokalni" u nazivu sugerira da zanemarujemo difuzijski član. Fiksirajmo parametre  $\alpha, \beta, \gamma$  i  $\theta$  te neka vodeći parametar  $A$  varira. Primjetimo da tada zapravo promatramo familiju preslikavanja  $f_A$ , jer za svaku vrijednost od  $A$  imamo jedno preslikavanje. Ideja nam je *kvalitativna analiza* našeg diskretiziranog modela, tj. u ovisnosti o parametru  $A$  želimo analizirati ponašanje orbita u vremenu, bez eksplicitnog rješavanja sustava (3.2).

Prije nego što uđemo u kvalitativnu analizu, definirat ćemo neke pojmove iz teorije dinamičkih sustava te spomenuti neke rezultate za općenite sustave, kako bismo ih onda mogli primjeniti na naš sustav.

### 4.1 Teorija dinamičkih sustava

Prema [3], glavni cilj teorije dinamičkih sustava je razumijevanje asimptotičkih ponašanja vremenskih procesa. Razlikujemo kontinuirane i diskretne dinamičke sustave. Ako je proces diferencijalna jednačba čija je nezavisna varijabla vrijeme, teorija želi predvidjeti ponašanje rješenja jednačbe ili u dalekoj budućnosti ( $t \rightarrow \infty$ ) ili dalekoj prošlosti ( $t \rightarrow -\infty$ ). Ako imamo diskretan proces dan interacijama funkcija, teorija dinamičkih sustava želi predvidjeti asimptotsko ponašanje niza točaka

$$x, f(x), f^2(x), \dots, f^n(x), \dots,$$

kako se  $n$  povećava. Pritom koristimo notaciju  $f^2 = f \circ f, f^n = f \circ f^{n-1}$ , za  $n > 2$  i tu notaciju ćemo koristiti kroz cijeli rad.

Takav niz točaka nazivamo *trajektorijom* ili *orbitom* diskretnog dinamičkog sustava s

početnom točkom  $x_0$ . Mi ćemo se u ovom poglavlju baviti opisom ponašanja orbita za diskretni FitzHugh-Nagumo model u ovisnosti o različitim parametrima sustava  $A$ . Promjenu kvalitativnog ponašanja orbita promjenom parametra sustava nazivamo *bifurkacijom sustava*, a parametar *bifurkacijskim parametrom* ([5]).

### 4.1.1 Kontinuirani dinamički sustavi

Kontinuirani dinamički sustavi dani su sustavima diferencijalnih jednadžbi. Naziv kontinuiran dolazi od toga što je vrijeme kontinuirano ( $t \in \mathbb{R}$ ).

Promotrimo nelinearan sustav diferencijalnih jednadžbi oblika

$$\dot{x}(t) = f(x(t)). \quad (4.1)$$

Sustave oblika (4.1) zovemo *autonomni sustavi*. Naime postoje i neautonomni sustavi

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

gdje funkcija  $f$ , osim o zavisnoj varijabli  $x$ , ovisi i o nezavisnoj varijabli  $t$ .

**Definicija 4.1.1.** ([5]) *Pretpostavimo da je  $f \in C(E)$ , gdje je  $E \subseteq \mathbb{R}^n$  otvoren skup. Tada je funkcija  $x(t) : I \subseteq \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$  rješenje diferencijalne jednadžbe (4.1) na intervalu  $I$  ako je  $x(t)$  diferencijabilna na  $I$  te ako za sve  $t \in I$ ,  $x(t) \in E$  vrijedi*

$$\dot{x}(t) = f(x(t)).$$

Za dani  $x_0 \in E$ , kažemo da je funkcija  $x(t)$  rješenje Cauchyjevog problema

$$\begin{cases} \dot{x}(t) = f(x(t)) \\ x(t_0) = x_0 \end{cases} \quad (4.2)$$

na intervalu  $I$  ako  $t_0 \in I$ ,  $x(t_0) = x_0$  te  $x(t)$  rješenje diferencijalne jednadžbe (4.1) na intervalu  $I$ .

**Teorem 4.1.2.** ([5]) (Fundamentalni teorem egzistencije i jedinstvenosti rješenja Cauchyjevog problema)

*Neka je  $E \subseteq \mathbb{R}^n$  otvoren skup koji sadrži  $x_0$  te neka je  $f \in C^1(E)$ . Tada postoji  $a > 0$  takav da Cauchyjev problem (4.2) ima jedinstveno rješenje  $x(t)$  na intervalu  $[t_0 - a, t_0 + a]$ .*

Teorem 4.1.2 naziva se još *Picardov teorem*. Najširi interval oko  $t_0$  na kojem rješenje postoji zovemo *maksimalni interval egzistencije*. Radi jednostavnosti iduće definicije, pretpostavimo proširivost rješenja sustava (4.2) na čitav  $\mathbb{R}$ , za svaki  $x_0 \in E$ .

**Definicija 4.1.3.** ([5]) Neka je  $E \subseteq \mathbb{R}^n$  otvoren skup te neka je  $f \in C^1(E)$ . Za  $x_0 \in E$ , neka je  $x(t; x_0)$  rješenje Cauchyjevog problema (4.2). Tada jednoparametarsku familiju preslikavanja  $\{\phi_t\}_{t \in \mathbb{R}}$ ,  $\phi_t : E \rightarrow E$ , definiranu s:

$$\phi_t(x_0) := x(t; x_0), \quad x_0 \in E, t \in \mathbb{R},$$

zovemo tok sustava diferencijalnih jednadžbi (4.1)

Takva funkcija  $\phi$  zadovoljava sljedeća svojstva:

- i)  $\phi(0, x) = x$ ,  $x \in E$
- ii)  $\phi(t + s, x) = \phi(t, \phi(s, x))$ ,  $t, s \in \mathbb{R}$ ,  $x \in E$ .

Drugo svojstvo toka sustava diferencijalnih jednadžbi zapravo govori da je isto, u smislu završne točke, pomaknemo li se u vremenu  $t$  do neke točke pa iz te točke u vremenu  $s$  do druge točke ili se odmah u vremenu  $t + s$  pomaknemo do krajnje točke. To mora vrijediti zbog jedinstvenosti rješenja Cauchyevog problema (4.2) po Picardovom teoremu. Navedena svojstva motiviraju sljedeću općenitiju definiciju.

**Definicija 4.1.4.** ([5]) Neka je  $E \subseteq \mathbb{R}^n$  otvoren skup. Dinamički sustav na skupu  $E$  je funkcija  $\phi(t, x) : \mathbb{R} \times E \mapsto E$  klase  $C^1$  za koju vrijedi:

- i)  $\phi(0, x) = x$ ,  $x \in E$
- ii)  $\phi(t + s, x) = \phi(t, \phi(s, x))$ ,  $t, s \in \mathbb{R}$ ,  $x \in E$ .

Ako uvedemo oznaku  $\phi_t(x) = \phi(t, x)$ , onda svojstva dinamičkog sustava možemo zapisati i kao:

- i)  $\phi_0 = id$ ,
- ii)  $\phi_{t+s} = \phi_t \circ \phi_s$ .

Primjetimo da, zbog definicijskih svojstava dinamičkog sustava, očito vrijede i iduća svojstva:

- (1)  $(\phi_t \circ \phi_s) \circ \phi_u = \phi_t \circ (\phi_s \circ \phi_u)$ ,  $t, s, u \in \mathbb{R}$  (asocijativnost),
- (2)  $\phi_0 \circ \phi_t = \phi_t \circ \phi_0 = \phi_t$ ,  $t \in \mathbb{R}$  (postojanje neutralnog elementa),
- (3)  $\phi_t \circ \phi_{-t} = \phi_{-t} \circ \phi_t = \phi_0$ ,  $t \in \mathbb{R}$  (postojanje inverznog elementa).

Označimo sada  $\Xi := \{\phi_t : t \in \mathbb{R}\}$ . Drugo svojstvo dinamičkog sustava nam daje i komutativnost kompozicije pa je stoga  $(\Xi, \circ)$  komutativna ili Abelova grupa s neutralnim elementom  $\phi_0$ .

Ako fiksiramo početnu točku  $x_0$ , tada za maksimalni interval egzistencije rješenja inicijalnog problema (4.2)  $I = I(x_0)$  definiramo sliku preslikavanja  $\phi(\cdot, x_0) : I \mapsto E$  kao *krivulju rješenja*, *trajektoriju* ili *orbitu* sustava (4.1) kroz točku  $x_0 \in E$ .

Ako sustav (4.1) opisuje, primjerice, gibanje fluida, tada trajektorija od (4.1) opisuje gibanje jedne čestice fluida, dok tok sustava opisuje gibanje čitavog fluida.

Primjetimo da je tokom svakog autonomnog sustava običnih diferencijalnih jednadžbi (4.1), pod pretpostavkom da je svako rješenje tog sustava definirano na čitavom  $\mathbb{R}$  ([8]), definiran jedan dinamički sustav u smislu Definicije 4.1.4. Sljedeći teorem pokazuje obrat: ako je dan dinamički sustav kao u Definiciji 4.1.4, uvijek možemo naći autonomni sustav običnih diferencijalnih jednadžbi takav da je on tok tog sustava.

Napomenimo da, u slučaju da rješenja autonomnog sustava običnih diferencijalnih jednadžbi, odnosno dinamički sustav iz Definicije 4.1.4, nisu definirana globalno, nego lokalno u vremenu, vrijede lokalno slični rezultati, ali su iskazi kompliciraniji pa nećemo u to ulaziti.

**Teorem 4.1.5.** ([8]) *Zadan je dinamički sustav  $\phi : \mathbb{R} \times E \mapsto E$ . Neka je  $x(t) = \phi(t, x_0)$ , za neki  $x_0 \in E$ . Tada je funkcija  $x$  rješenje inicijalnog problema*

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x) \\ x(0) = x_0, \end{cases}$$

gdje je funkcija  $f$  definirana s

$$f(x) = \frac{\partial \phi}{\partial t}(0, x).$$

*Dokaz.* Neka je  $x(t) = \phi(t, x_0)$ . Tada je, prema prvom svojstvu dinamičkog sustava,  $x(0) = \phi(0, x_0) = x_0$ . Nadalje, koristeći drugo svojstvo dinamičkog sustava, imamo

$$\frac{dx}{dt}(t) = \frac{\partial}{\partial t} \phi(t, x_0) = \frac{\partial}{\partial t} \phi(0 + t, x_0) = \frac{\partial}{\partial t} \phi(0, \phi(t, x_0)) = \frac{\partial}{\partial t} \phi(0, x(t)) = f(x(t)).$$

Prema tome, funkcija  $x$  je rješenje sustava  $\dot{x} = f(x)$ . □

Primjetimo da orbita sustava (4.1) s početnom točkom  $x_0$  zapravo predstavlja sliku rješenja inicijalnog problema (4.2) s početnim uvjetom  $x_0$ . Ona zapravo pokazuje putanju početne točke  $x_0$  u prostoru s protokom vremena. Skup svih orbita u  $\mathbb{R}^n$ , za sve početne točke  $x_0 \in E$ , čini *fazni dijagram* ili *fazni portret* sustava ([5]). Iz faznog portera, za razliku od grafova funkcija rješenja, ne možemo vidjeti kako se konkretno mijenja položaj početne točke u ovisnosti o vremenu, nego možemo vidjeti samo putanju početne točke. Ipak, to je dovoljno za napraviti kvalitativnu analizu: odrediti kakve sve vrijednosti rješenja mogu poprimiti u vremenu te uočiti neke specifičnosti rješenja poput ograničenosti i periodičnosti. defn fazni portret

Poseban tip orbite čine orbite koje se sastoje od samo jedne točke. Dakle, slika pripadnog rješenja je jednočlan skup pa se radi o slici konstantnog rješenja. Neka je to rješenje dano s  $x \equiv x_0$ . Tada iz (4.1) slijedi  $f(x_0) = 0$ . Time dolazimo do sljedeće definicije.

**Definicija 4.1.6.** ([5]) *Točku  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  zovemo kritičnom ili ravnotežnom točkom sustava (4.1) ako vrijedi  $f(x_0) = 0$ .*

Primijetimo, ako je  $x_0 \in \mathbb{R}$  kritična točka sustava, tada je njezina orbita jednočlan skup  $\{x_0\}$ , tj.  $x \equiv x_0$  je konstantno rješenje Cauchyjevog problema (4.2) s početnom točkom  $x_0$ . Naime, po Picardovom teoremu znamo da postoji jedinstveno rješenje tog Cauchyjevog problema. Neka je ono dano s  $x(t), t \in I$ , pri čemu je  $I$  maksimalni interval egzistencije. Definirajmo sada konstantu funkciju  $z : I \subseteq \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$  sa  $z(t) := x_0, \forall t \in I$ . Budući da je  $\dot{z}(t) = 0, \forall t \in I$  te  $f(x_0) = f(z(t)) = 0, \forall t \in I$ , vidimo da vrijedi  $\dot{z}(t) = f(z(t)), \forall t \in I$  te  $z(t_0) = x_0$ . Po Definiciji 4.1.1, funkcija  $z$  je rješenje Cauchyjevog problema (4.2). Sada, zbog jedinstvenosti rješenja po Picardovom teoremu, mora vrijediti  $x \equiv z, \forall t \in I$ , tj.  $x(t) = x_0, \forall t \in I$ . Dakle, za  $x_0$  kritičnu točku sustava (4.1) i  $\phi_t : E \mapsto \mathbb{R}^n$  tok tog sustava, vrijedi

$$\phi_t(x_0) = x_0, \quad \forall t \in \mathbb{R}.$$

Stoga, točku  $x_0$  zovemo i *fiksnom točkom toka*  $\phi_t$  ([5]).

**Definicija 4.1.7.** ([5]) *Periodička orbita sustava (4.1) je bilo koja zatvorena krivulja rješenja od (4.1), koja nije kritična točka tog sustava.*



### 4.1.2 Diskretni dinamički sustavi

Općenito, diskretan skup je podskup topološkog prostora kojemu je svaka točka izolirana, tj. kojemu svaka točka ima otvorenu okolinu kojoj ne pripada niti jedna druga točka toga skupa. Takvi su primjerice skupovi  $\mathbb{N}$  i  $\mathbb{Z}$ , dok  $\mathbb{R}$  nije, jer između svaka dva realna broja postoji beskonačno mnogo realnih brojeva. Stoga, kada promatramo diskretne dinamičke sustave, vrijeme više nije kontinuirano ( $t \in \mathbb{R}$ ), već je diskretno ( $t \in \mathbb{Z}$ ). Dakle, diskretni dinamički sustav definiramo tako da u Definiciji 4.1.4 umjesto  $t \in \mathbb{R}$  stavimo  $t \in \mathbb{Z}$ . Najčešće se zadaje uređenim parom  $(X, f)$ , gdje je  $X$  topološki prostor, a  $f : X \rightarrow X$  neprekidno preslikavanje. Definirajmo

$$\phi(n, x) =: f^n(x).$$

Pišemo i  $x_n := \phi(n, x)$ . Tada je diskretni dinamički sustav zapravo tok *diferencijske* jednadžbe:

$$x_{n+1} = f(x_n), n \in \mathbb{N}.$$

Analogon početnog uvjeta za Cauchyjev problem je  $x_0 := x$ .

Definirajmo sada analogone orbitama te fiksnim i periodičkim točkama iz kontinuiranog slučaja za diskretni.

**Definicija 4.1.8.** ([3]) *Orbita unaprijed od  $x$  je skup točaka  $\{x, f(x), f^2(x), \dots\}$  te je označavamo s  $O_f^+(x)$ . Ako je funkcija  $f$  homeomorfizam<sup>1</sup>, tada definiramo punu orbitu od  $x$ ,  $O_f(x)$ , kao skup točaka  $\{f^n(x)\}_{n \in \mathbb{Z}}$  te orbitu unazad od  $x$ ,  $O_f^-(x)$ , kao skup točaka  $\{x, f^{-1}(x), f^{-2}(x), \dots\}$ .*

Primjetimo da orbitu unaprijed iz prethodne definicije možemo zapisati kao skup točaka  $\{x_n\}_{n \in \mathbb{N}}$ , definiranih s  $x_{n+1} = f(x_n) = f^{n+1}(x_0)$ , za početnu vrijednost  $x_0$ .

**Definicija 4.1.9.** ([3]) *Točka  $x \in X$  je fiksna točka diskretnog dinamičkog sustava  $(X, f)$  ako vrijedi  $f(x) = x$ .*

Primjetimo da je orbita unaprijed  $O_f^+(x)$  dinamičkog sustava  $(X, f)$  za fiksnu točku  $x$  jednočlan skup, tj.  $O_f^+(x) = \{x\}$ .

**Definicija 4.1.10.** ([3]) *Točka  $x \in X$  je periodička točka diskretnog dinamičkog sustava  $(X, f)$  perioda  $n \in \mathbb{N}$  ako vrijedi  $f^n(x) = x$ . Najmanji prirodni broj  $n \geq 1$  za kojeg vrijedi  $f^n(x) = x$  zovemo temeljni period od  $x$ .*

*Skup svih iteracija periodičkih točka čini periodičku orbitu.*

<sup>1</sup>Homeomorfizam je neprekidna bijekcija, čija je inverzna funkcija također neprekidna([3]).

<sup>2</sup>Oznaka  $f^{-k}$ , za  $k \in \mathbb{N}$ , znači  $(f^{-1})^{\circ k}$ .

Primjetimo da je fiksna točka periodička točka temeljnog perioda 1. Kao što smo pokazali, diskretni sustav kojeg promatramo, lokalni diskretni FitzHugh-Nagumo model (3.2), dan je lokalno iteracijama preslikavanja  $f$  iz (3.3). Vratimo se sada na analizu našeg diskretnog sustava. Općenito, ona se sastoji od dva koraka:

(1) Za određenu vrijednost parametra  $A$ , zanima nas kvalitativna analiza globalne geometrijske slike orbita preslikavanja  $f_A$ , tj. zanima nas promjena faznog portreta sustava u ovisnosti o parametru  $A$ . Stoga ćemo morati odrediti asimptotsko ponašanje svake orbite sustava, drugim riječima, ispitati što se događa s  $f_A^n(x)$  kada  $n \rightarrow \infty$ , u ovisnosti o početnoj točki  $x$ . Pokazat ćemo da postoje tri opcije:

- (a) Orbita konvergira k fiksnoj točki.
- (b) Orbita konvergira k periodičkoj orbiti.
- (c) Orbita fluktuiraju kaotično.

Također nas zanima kad se to asimptotsko ponašanje postiže. Može se dogoditi da orbite odmah počnu konvergirati k nekoj fiksnoj točki ili da, na primjer, kaotično fluktuiraju do nekog određenog vremena, kad počnu konvergirati. Također, može se dogoditi da istodobno postoje različite vrste ponašanja, tj. da dio orbita, za neke početne vrijednosti, konvergira, dok drugi dio fluktuiraju kaotično.

(2) Zanima nas kako se globalna slika orbita mijenja s promjenom parametra  $A$ . Obično se kvalitativno ponašanje orbita ne mijenja značajno za male promjene parametra  $A$ . Velike promjene ponašanja orbita za male promjene parametara događaju se samo za neke određene, obično izolirane vrijednosti parametra  $A$ , koje nazivamo *bifurkacijske vrijednosti*.

### 4.1.3 Klasifikacija kritičnih točaka kontinuiranih sustava i linearizacija

Uvedimo sada još neke pojmove iz teorije dinamičkih sustava koji će nam biti potrebni za ovo poglavlje.

**Definicija 4.1.11.** ([5]) Neka je  $E \subseteq \mathbb{R}^n$  otvoren skup,  $f \in C^1(E)$  i  $\phi_t : E \rightarrow E$  tok sustava (4.1) definiran za sve  $t \in \mathbb{R}$ . Tada kažemo da je skup  $S \subseteq E$  invarijantan za tok sustava  $\phi_t$  ako vrijedi  $\phi_t(S) \subseteq S$ , za svaki  $t \in \mathbb{R}$ .

**Definicija 4.1.12.** ([8]) Neka je dan sustav  $x' = f(x)$ , gdje je  $f : E \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n$ . Kažemo da je zatvoren skup  $A \subseteq E \subseteq \mathbb{R}^n$  atraktor sustava ako:

- i)  $A$  je invarijantan za tok sustava.
- ii) Postoji okolina  $U$  skupa  $A$  takva da za svaki  $x \in U$  vrijedi  $\phi_t(x) \in U$ ,  $t \geq 0$  te

$$\lim_{t \rightarrow \infty} d(\phi_t(x), A) = 0,$$

gdje je  $d : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$  euklidska metrika na  $\mathbb{R}^n$ .

- ii) Skup  $A$  sadrži orbitu koja je u njemu gusta.

Postoje i druge definicije atraktora, recimo iz [3], za dani diskretni dinamički sustav  $(X, f)$  atraktorom se naziva skup  $A \subseteq X$ , ako postoji okolina  $N$  od  $A$  takva da za zatvarač  $\overline{N}$  skupa  $N$  vrijedi  $f(\overline{N}) \subseteq \text{Int}(N)$ , tj.  $f(\overline{N})$  je sadržan u interioru od  $N$  te vrijedi:

$$A = \bigcap_{n \geq 0} f^n(U), \quad n \in \mathbb{N}.$$

Zbog neprekidnosti od  $f$ ,  $f^{n+1}(U)$ ,  $n \in \mathbb{N}$  je uvijek zatvoren pa imamo ugniježdene presjeke kompaktnih skupova te je taj presjek, po Cantorovom teoremu<sup>3</sup>, uvijek neprazan (i zatvoren kao presjek zatvorenih).

Nakon što nađemo kritične točke kontinuiranog sustava, sljedeći korak je odrediti njihovu lokalnu stabilnost, tj. odrediti lokalni fazni portret u okolini kritičnih točaka. Zanima nas jesu li one atraktori za obližnje orbite i na koji način se lokalni fazni portret mijenja mijenjanjem vrijednosti parametra  $A$ . U ovom poglavlju ćemo opisati kako se to radi u općenitom slučaju, za općenite kontinuirane sustave, a kasnije ćemo tu teoriju primjeniti na naš FitzHugh-Nagumo model.

Neka je dan općeniti nelinearni sustav (4.1) oblika:

$$\dot{x} = f(x), \quad f : E \subseteq \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n.$$

<sup>3</sup>Cantorov teorem tvrdi da je za silazan niz nepraznih zatvorenih skupova  $A_1 \supseteq A_2 \supseteq A_3 \supseteq \dots$ , takvih da je  $A_1$  omeđen, presjek  $\bigcap_{n \in \mathbb{N}} A_n$  neprazan.

Želimo opisati lokalno ponašanje sustava u blizini njegovih kritičnih točaka. Napraviti ćemo klasifikaciju kritičnih točaka tog nelinearnog sustava pomoću svojstvenih vrijednosti lineariziranog sustava.

Neka je  $x_0$  kritična točka sustava (4.1). Linearizacijom oko točke  $x_0$  dobivamo sustav

$$\dot{x} = A(x - x_0), \quad (4.3)$$

gdje je  $A = Df(x_0)$  ([5]).

**Definicija 4.1.13.** ([5]) *Linearni sustav (4.3) s matricom  $A = Df(x_0)$  zovemo linearizacijom sustava (4.1) u točki  $x_0$ .*

$Df(x_0)$  jest *Jacobijeva matrica* funkcije  $f$  u točki  $x_0$ . Budući da su domena i kodomena lokalnog preslikavanja za naš FitzHugh-Nagumo model  $\mathbb{R}^2$ , mi ćemo se u daljnjim rezultatima ograničiti na dvodimenzionalni slučaj, iako postoje rezultati i za višedimenzionalne slučajeve ([5]). Jacobijeva matrica za  $x \in \mathbb{R}^2$  dana je s  $Df(x) : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbf{M}_2(\mathbb{R})$ ,

$$Df(x) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(x) & \frac{\partial f_1}{\partial x_2}(x) \\ \frac{\partial f_2}{\partial x_1}(x) & \frac{\partial f_2}{\partial x_2}(x) \end{pmatrix}.$$

Za  $x_0$  kritičnu točku sustava (4.1) i uz pretpostavku da je  $f$  neprekidno diferencijabilna u okolini točke  $x_0$ , po *Taylorovom teoremu* vrijedi

$$f(x) = f(x_0) + Df(x_0)(x - x_0) + \dots$$

Dakle, u okolini od  $x_0$ , ponašanje od  $f$  'slično je' kao ponašanje linearnog preslikavanja danog matricom  $Df(x_0)$ . Stoga je razumno očekivati da je ponašanje nelinearnog sustava (4.1) u blizini točke  $x_0$  slično ponašanju njegove linearizacije (4.3) u blizini  $x_0$ .

Klasificirajmo sada kritične točke sustava (4.1) s obzirom na svojstvene vrijednosti matrice njegovog lineariziranog sustava ([5]).

**Definicija 4.1.14.** ([5]) *Kritičnu točku  $x_0$  zovemo hiperbolička točka sustava (4.1) ako matrica  $Df(x_0)$  nema svojstvenih vrijednosti s realnim dijelom nula.*

*Hartman-Grobmanov teorem* kojeg ćemo iskazati u sljedećem poglavlju tvrdi da se, pod pretpostavkom da je kritična točka hiperbolička, fazni portret u okolini kritične točke za sustav i njegovu linearizaciju kvalitativno podudaraju. Dokaz tog teorema je iznimno složen i može se naći u [5]. To opravdava sljedeću definiciju u kojoj se karakter kritične točke definira preko karaktera kritične točke lineariziranog sustava.

**Definicija 4.1.15.** ([5]) *Hiperbolička kritična točka  $x_0$  je ponor sustava (4.1) ako su sve svojstvene vrijednosti matrice  $Df(x_0)$  takve da im je realan dio manji od nule. S druge strane, ako su svi realni dijelovi svojstvenih vrijednosti veći od nule, onda tu točku zovemo izvor. Konačno, hiperbolička kritična točka  $x_0$  za koju matrica  $Df(x_0)$  ima barem jednu svojstvenu vrijednost s realnim dijelom manjim od nule i barem jednu svojstvenu vrijednost s realnim dijelom većim od nule naziva se sedlo.*

Sada ćemo promatratrati linearni sustav (4.3), za  $x \in \mathbb{R}^2$  i matricu sustava reda 2, tj.  $A \in \mathbf{M}_2(\mathbb{R})$ . Radi jednostavnosti ćemo promatrati samo kritičnu točku ishodište. Ukoliko je kritična točka  $x_0 \neq 0$ , umjesto tog sustava možemo promatrati pridruženi sustav kojemu je kritična točka u ishodištu, a koji se može dobiti jednostavnim zamjenama varijabli ([8]). Stavimo  $\tilde{x}(t) = x(t) - x_0$  pa je  $\dot{\tilde{x}}(t) = \dot{x}(t) = f(x(t)) = f(\tilde{x}(t) + x_0) =: g(\tilde{x}(t))$ . Stoga za pridruženi sustav  $\dot{x} = g(x)$ , kojemu je kritična točka u ishodištu, imamo  $Dg(0) = Df(x_0)$ . Dakle, matrica linearizacije sustava  $\dot{x} = g(x)$  jednaka je matrici linearizacije sustava  $\dot{x} = f(x)$  pa će i svojstvene vrijednosti biti jednake. S druge strane, kako su zamjene varijabli koje jedan sustav prevode u drugi samo translacije, fazni portret se također ne mijenja.

Analizirajmo sada fazni portret, tj. lokalno ponašanje orbita linearnog sustava (4.3) u blizini ishodišta. U ovisnosti o svojstvenim vrijednostima  $\lambda, \mu$  matrice  $A$  vidjet ćemo nekoliko slučajeva faznih porteta oko ishodišta:

1. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$  takve da  $\lambda, \mu > 0$ . Tada je ishodište *nestabilan čvor*.
2. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$  takve da  $\lambda, \mu < 0$ . Tada je ishodište *stabilan čvor*.
3. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$  takve da  $\lambda < 0 < \mu$ . Tada je ishodište *sedlo*.
4. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$  takve da  $Re(\lambda) > 0$ . Tada je ishodište *nestabilan fokus*.
5. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$  takve da  $Re(\lambda) < 0$ . Tada je ishodište *stabilan fokus*.
6. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$  takve da  $Re(\lambda) = 0$ . Tada je ishodište *centar*.

Napomenimo da su u slučajevima 4., 5., i 6. svojstvene vrijednosti  $\lambda$  i  $\mu$  kompleksno-konjugirani brojevi. Naime, kompleksne svojstvene vrijednosti realne matrice uvijek dolaze u kompleksno-konjugiranim parovima.

Objasnimo sada razlog za te nazive, tj. pogledajmo kako izgleda fazni portret za svaki od slučajeva ([5]). Pritom ćemo, umjesto sustava (4.3), promatrati sustav

$$\dot{y} = By,$$

pri čemu je  $y(t) = P^{-1}x(t)$  i  $B = P^{-1}AP$  Jordanova forma matrice  $A$ . Objasnimo najprije zašto možemo promatrati ovaj sustav umjesto početnog, tj. zašto sve svojstvene vrijednosti i fazni dijagram ostaju jednaki kao kod sustava (4.3).

Sustav  $\dot{y} = By$  dobili smo iz sustava  $\dot{x} = Ax$  zamjenom varijabli  $y(t) = P^{-1}x(t)$ , gdje je

$P$  regularna matrica. To ne mijenja fazni portret jer se radi samo o linearnoj transformaciji zakretanja sustava. Naime, lako se vidi kako  $P$  djeluje na kanonske vektore baze  $(1, 0)$  i  $(0, 1)$ : matrica  $P$  ih zakrene u neke vektore  $v_1$  i  $v_2$  koji su nekolinearni. To je rezultat regularnosti matrice  $P$ . Naime, matrica  $P \in \mathbf{M}_2(\mathbb{R})$  je regularna ako i samo ako je ranga 2. Dakle, stupci matrice  $P$  su nužno linearno nezavisni, a primjetimo da množenjem s kanonskim vektorima  $(1, 0)$  i  $(0, 1)$  dobivamo upravo vektore koji odgovaraju stupcima matrice  $P$ . Stoga vektori  $v_1$  i  $v_2$  razapinju novi koordinatni sustav. Svaki drugi vektor  $v$  iz  $\mathbb{R}^2$  dan je kao linearna kombinacija  $v = \alpha(1, 0) + \beta(0, 1)$ , za neke  $\alpha, \beta \in \mathbb{R}$ . Sada, zbog linearnosti,  $P$  djeluje na vektor  $v$  na način:  $Pv = \alpha v_1 + \beta v_2$ . Dakle, svaki vektor se zakreće točno onako kako zakrećemo sustav. Stoga se radi samo o zakretanju rješenja  $x(t)$  po navedenom pravilu te nema promjene faznog portreta. S druge strane, svojstvene vrijednosti matrice  $B$  iste su kao i svojstvene vrijednosti matrice  $A$ , jer iz izraza  $B = P^{-1}AP$  vidimo da su matrice  $A$  i  $B$  slične. To se lako može pokazati na sljedeći način, uzimajući u obzir da su svojstvene vrijednosti nultočke karakterističnog polinoma:

$$\begin{aligned} k_B(\lambda) &= \det(B - \lambda I) = \det(P^{-1}AP - \lambda I) = \det(P^{-1}AP - P^{-1}\lambda I P) = \det(P^{-1}(A - \lambda I)P) = \\ &= \det(P^{-1})\det(A - \lambda I)\det(P) = \det(A - \lambda I) = k_A(\lambda). \end{aligned}$$

Pritom smo u trećoj jednakosti koristili činjenicu da matrica  $\lambda I$  komutira s matricama  $P$  i  $P^{-1}$ , u petoj jednakosti činjenicu da za svaku  $A, B \in \mathbf{M}_n$  vrijedi  $\det(AB) = \det A \cdot \det B$  te u predzadnjoj jednakosti činjenicu da  $\det(P^{-1}) = 1/\det(P)$ .

Sada, po teoremu o *Jordanovoj formi* postoji regularna matrica  $P \in \mathbf{M}_2(\mathbb{R})$ , čiji su stupci generalizirani svojstveni vektori<sup>4</sup> matrice  $A$ , takva da:

$$B = P^{-1}AP,$$

pri čemu matrica  $B$  ima neku od sljedećih formi:

$$B = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{bmatrix}, \quad B = \begin{bmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{bmatrix}, \quad B = \begin{bmatrix} a & -b \\ b & a \end{bmatrix}.$$

U prva dva slučaja matrica  $A$  ima realne svojstvene vrijednosti, a u trećem kompleksno konjugirani par svojstvenih vrijednosti  $a \pm ib$ .

Sada, za svaku od navedenih formi matrice  $B$  želimo riješiti sustav  $\dot{y} = By$  uz neki početni uvjet  $y(0) = y_0$ . Najprije ćemo izraziti rješenje za svaki od slučajeva, a potom

<sup>4</sup>Generalizirani svojstveni vektor matrice  $A$  pridružen svojstvenoj vrijednosti  $\lambda$  je vektor  $v$  za koji je  $(A - \lambda I)^k v = 0$ , za neki  $k \in \mathbb{N}$ . Primjetimo da je za  $k = 1$ ,  $v$  svojstveni vektor matrice pridružen svojstvenoj vrijednosti  $\lambda$  ([8]).

ćemo, s obzirom na dobivena rješenja, odrediti kako izgleda fazni portret, tj. kako se orbite ponašaju u okolini ishodišta, za svaki tip kritične točke iz gornje klasifikacije.

**Slučaj I.**  $B = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{bmatrix}$

Uz oznaku  $y = \begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix}$ , rješavanje sustava  $\dot{y} = By$  ekvivalentno je s:

$$\begin{cases} y_1' = \lambda y_1 \\ y_2' = \mu y_2. \end{cases}$$

Također, uz iste oznake, početni uvjet  $y(0) = y_0$  možemo pisati kao  $y_1(0) = y_0^1$ ,  $y_2(0) = y_0^2$ . Sada imamo rješenje

$$\begin{cases} y_1(t) = y_0^1 e^{\lambda t} \\ y_2(t) = y_0^2 e^{\mu t}. \end{cases}$$

Primjetimo,  $y_2$  možemo izraziti preko  $y_1$ :

$$y_2 = C y_1^{\mu/\lambda}, \quad C = y_0^2 / (y_0^1)^{\mu/\lambda}.$$

Dakle, vidimo da će fazni portret ovisiti o svojstvenim vrijednostima  $\lambda$  i  $\mu$ :

- Ako su  $\lambda$  i  $\mu$  istog predznaka, takve da  $\lambda < \mu$ , eksponent  $\mu/\lambda$  je pozitivan broj, veći od 1. Tada su orbite krivulje tipa parabole. Ako su  $\lambda$  i  $\mu$  istog predznaka, takve da  $\lambda > \mu$ , eksponent  $\mu/\lambda$  je pozitivan broj između 0 i 1. Tada su orbite tipa grafa funkcije korijena. Razlika ova dva tipa je nagib tangente u ishodištu (0, odnosno  $+\infty$ ).
- Ako su  $\lambda$  i  $\mu$  suprotnog predznaka, orbite su hiperbole.
- Ako su  $\lambda$  i  $\mu$  jednake, orbite su pravci kroz ishodište, čiji je koeficijent smjera dan početnim uvjetom ( $y_0^2/y_0^1$ ).

Također, primjetimo da:

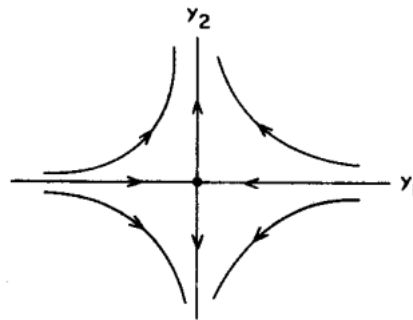
$$\lim_{t \rightarrow \infty} y_1(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} y_0^1 e^{\lambda t} = \begin{cases} +\infty, & \lambda > 0, y_0^1 > 0 \\ -\infty, & \lambda > 0, y_0^1 < 0 \\ 0, & \lambda < 0. \end{cases}$$

Ovo nam daje informaciju o horizontalnom smjeru orbita, tj. hoće li se orbite približavati ili udaljavati od ishodišta u horizontalnom smjeru. Analogna analiza se napravi za  $y_2(t)$ , što nam daje informaciju o vertikalnom smjeru orbita.

Sada možemo analizirati fazni portret oko ishodišta, u ovisnosti o svojstvenim vrijednostima  $\lambda$  i  $\mu$ .

**Slučaj I. a)  $\lambda < 0 < \mu$**

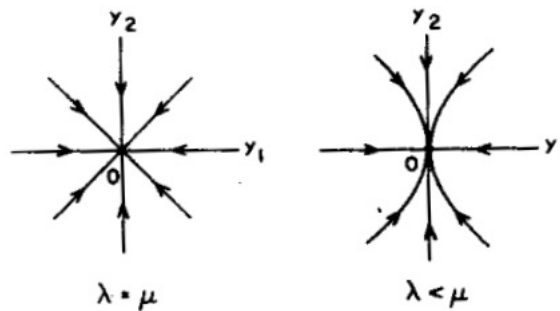
Po gornjoj klasifikaciji kritičnih točaka, ishodište je sedlo. Kao što je rečeno u prethodnoj analizi, orbite su hiperbole. S obzirom da je  $\lambda < 0$ , a  $\mu > 0$ , na Slici 4.1 vidimo da se orbite približavaju 0 u horizontalnom smjeru, a u vertikalnom idu u beskonačnost. Stoga, kad god matrica  $A$  ima dvije realne svojstvene vrijednosti suprotnih predznaka, fazni portret se može dobiti iz Slike 4.1 linearnim transformacijama koordinata, npr. za  $\mu < 0 < \lambda$  bismo promjenili smjer strelica.



Slika 4.1: Sedlo ([5])

**Slučaj I. b)  $\lambda \leq \mu < 0$**

Kao što smo spomenuli u gornjoj analizi, za  $\lambda = \mu$ , orbite su pravci kroz ishodište, a za  $\lambda < \mu$  parabole. U oba slučaja, s obzirom da su obje svojstvene vrijednosti negativne, orbite se približavaju ishodištu i u horizontalnom i u vertikalnom smjeru. Dakle, ishodište je stabilan čvor, a fazni portret dan je Slikom 4.2. Za  $\lambda \geq \mu > 0$ , strelice na Slici 4.2 su obrnutog smjera, tj. orbite se udaljavaju od ishodišta i tada je ishodište nestabilan čvor.



Slika 4.2: Stabilan čvor ([5])



**Slučaj II.**  $B = \begin{bmatrix} \lambda & 1 \\ 0 & \lambda \end{bmatrix}$

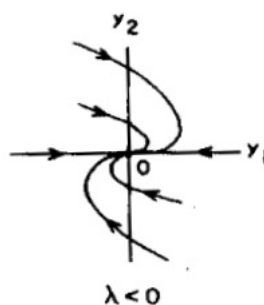
Koristimo iste oznake kao u slučaju (1) pa imamo:

$$\begin{cases} y_1' = \lambda y_1 + y_2 \\ y_2' = \lambda y_2. \end{cases}$$

Metodom varijacije konstanti (riješimo najprije drugu jednadžbu pa rješenje ubacimo u prvu), uz isti početni uvjet kao u (1) dobivamo rješenje:

$$\begin{cases} y_1(t) = (y_0^1 + y_0^2 t)e^{\lambda t} \\ y_2(t) = y_0^2 e^{\lambda t}. \end{cases}$$

Ovdje, kao i u Slučaju I.b), imamo stabilan čvor za  $\lambda < 0$ , jer se orbite približavaju ishodištu i u horizontalnom i u vertikalnom smjeru (Slika 4.3). No, s obzirom da je rješenje drukčije nego u Slučaju I.b), i fazni portret je nešto drukčiji. Za  $\lambda < 0$ , orbite se udaljavaju od ishodišta pa je ishodište nestabilan čvor (strelice su suprotnog smjera nego na Slici 4.3).



Slika 4.3: Stabilan čvor ([5])

**Slučaj III.**  $B = \begin{bmatrix} a & -b \\ b & a \end{bmatrix}$  za  $a \neq 0$

Uz iste oznake kao u Slučaju I., sustav  $\dot{x} = Bx$  ekvivalentan je s:

$$\begin{cases} y_1' = ay_1 - by_2 \\ y_2' = by_1 + ay_2. \end{cases}$$

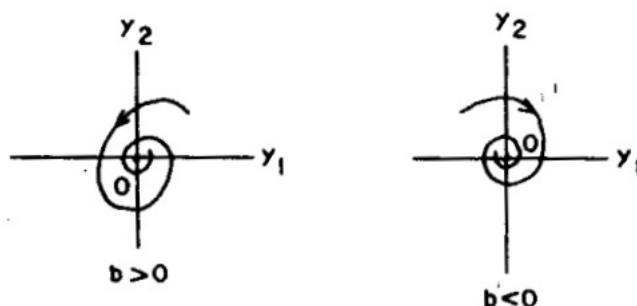
Prelaskom na polarne koordinate:  $y_1(t) = r(t)\cos\varphi(t)$ ,  $y_2(t) = r(t)\sin\varphi(t)$  dobivamo  $r'(t) = ar(t)$  i  $\varphi'(t) = b$ . Uz neke inicijalne uvjete  $r(0) = r_0$  i  $\varphi(0) = \varphi_0$ , rješenje možemo zapisati u obliku:

$$\begin{cases} r(t) = r_0 e^{at} \\ \varphi(t) = bt + \varphi_0. \end{cases}$$

Dakle, orbite su spirale. Znamo, po gornjoj klasifikaciji kritičnih točaka, da je ishodište fokus. Primjetimo da vrijedi:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} r(t) = \lim_{t \rightarrow \infty} r_0 e^{at} = \begin{cases} +\infty, & a > 0 \\ 0, & a < 0. \end{cases}$$

Dakle, za  $a < 0$ , orbite se približavaju ishodištu pa je ono stabilan fokus, kao što je prikazano na Slici 4.4. Za  $a > 0$ , orbite se udaljavaju od ishodišta kako  $t \rightarrow \infty$  pa je ishodište nestabilan fokus. O predznaku od  $b$  ovisi hoće li se orbite kretati u smjeru kazaljke na satu ili u smjeru suprotnom od kazaljke na satu.



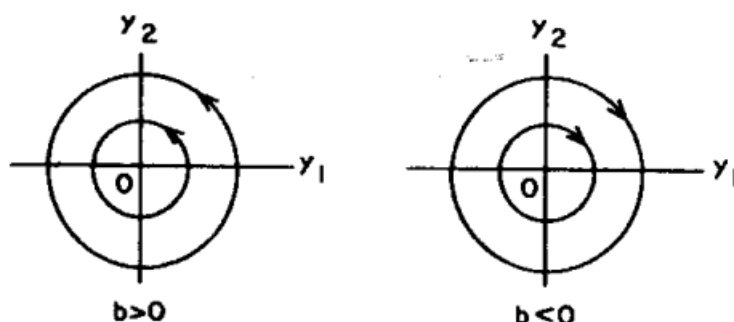
Slika 4.4: Stabilan fokus ([5])

**Slučaj IV.**  $B = \begin{bmatrix} 0 & -b \\ b & 0 \end{bmatrix}$

U ovom slučaju dobivamo da je rješavanje sustava  $\dot{y} = By$  ekvivalentno s:

$$\begin{cases} y_1' = -by_2 \\ y_2' = by_1. \end{cases}$$

Tada je  $\frac{dy_2}{dy_1} = \frac{-y_1}{y_2}$  pa separacijom varijabli i integriranjem dobivamo da orbite sustava pripadaju krivuljama oblika  $y_1^2 + y_2^2 = C$ ,  $C > 0$ . Dakle, orbite su koncentrične kružnice, pri čemu konstanta  $C > 0$  ovisi o početnom uvjetu. Fazni portret u ovom slučaju dan je slikom 4.5, a ishodište je centar. Ponovo, o predznaku od  $b$  ovisi hoće li se orbite kretati u smjeru kazaljke na satu ili u smjeru suprotnom od kazaljke na satu.



Slika 4.5: Centar ([5])

Primjetimo da je ishodište, u slučaju stabilnog čvora i stabilnog fokusa, atraktor sustava. Na kraju, kako bi objasnili pojmove *stabilni* čvor ili fokus, definirajmo precizno stabilnu i nestabilnu kritičnu točku.

**Definicija 4.1.16.** ([5]) *Neka je  $\phi_t$  tok sustava (4.1), definiran za sve  $t \in \mathbb{R}$ . Kažemo da je kritična točka  $x_0$  sustava (4.1) stabilna ako za svaki  $\epsilon > 0$  postoji  $\delta > 0$  takva da za svaki  $x \in N_\delta(x_0)$  i  $t \geq 0$  vrijedi:*

$$\phi_t(x) \in N_\epsilon(x_0).$$

*Kritična točka  $x_0$  je nestabilna ako nije stabilna.*

Notacija  $N_\delta(x_0)$  iz prethodne definicije označava  $\delta$ -okolinu od  $x_0$ , točnije skup svih točaka koje se nalaze na udaljenosti manjoj ili jednakoj  $\delta$  od točke  $x_0$ :

$$N_\delta(x_0) := \{x \in E : d(x, x_0) < \delta\},$$

gdje je  $d : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^n$  euklidska metrika na  $\mathbb{R}^n$ .

Na kraju, definirajmo pojam *asimptotske stabilnosti* kritične točke, što je jači zahtjev od stabilnosti kritične točke.

**Definicija 4.1.17.** ([5]) *Neka je  $\phi_t$  tok sustava (4.1), definiran za sve  $t \in \mathbb{R}$ . Kažemo da je kritična  $x_0$  sustava (4.1) asimptotski stabilna ako je stabilna te ako postoji  $\delta > 0$  takav da za svaki  $x \in N_\delta(x_0)$  vrijedi:*

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \phi_t(x) = x_0.$$

#### 4.1.4 Hartman-Grobmanov teorem

Precizirajmo sada našu tvrdnju da je u blizini točke  $x_0$  ponašanje funkcije  $f$  određeno matricom  $Df(x_0)$ . Iskazat ćemo vrlo važan rezultat iz lokalne kvalitativne teorije običnih diferencijalnih jednadžbi, pod imenom *Hartman-Grobmanov teorem*. Teorem govori da u blizini hiperboličke kritične točke  $x_0$ , nelinearan sustav (4.1) ima istu kvalitativnu strukturu kao linearni sustav (4.3). Ovdje ćemo također pretpostavljati da je kritična točka u ishodištu ([5]).

**Definicija 4.1.18.** ([5]) *Kažemo da su dva autonomna sustava diferencijalnih jednadžbi topološki ekvivalentni u blizini ishodišta ili da imaju istu kvalitativnu strukturu u blizini ishodišta ako postoji homeomorfizam  $H$  koji preslikava otvoreni skup  $U$  koji sadrži ishodište u otvoreni skup  $V$  koji sadrži ishodište te koji orbite prvog sustava preslikava u orbite drugog sustava, pritom čuvajući njihovu orijentaciju. Ako homeomorfizam  $H$  čuva i vremensku parametrizaciju, kažemo da su sustavi topološki konjugirani u blizini ishodišta.*

Prisjetimo se da iz faznog dijagrama ne možemo očitati točne vrijednosti rješenja u nekom trenutku, već nam dijagram daje samo pregled vrijednosti koje rješenja mogu poprimiti. Ako pomoću homeomorfizma promijenimo fazni dijagram, ne možemo više očitati ni točan skup vrijednosti rješenja, ali ipak vidimo neke karakteristike rješenja. Pokazuje se da pod djelovanjem homeomorfizma fazni dijagrami kvalitativno ostaju isti. Primjerice homeomorfizam zatvorene orbite preslikava u zatvorene orbite pa iz modificiranog dijagrama možemo vidjeti da sustav ima periodičko rješenje ([8]).

**Teorem 4.1.19.** (*Hartman-Grobmanov teorem*) *Neka je  $E \subseteq \mathbb{R}^2$  otvoren skup koji sadrži ishodište, neka je  $f \in C^1(E)$ . Pretpostavimo da je ishodište hiperbolička fiksna točka sustava (4.1). Tada postoji homeomorfizam  $H$  s nekog otvorenog skupa  $U \in \mathbb{R}^2$  koji sadrži ishodište u otvoren skup  $V \in \mathbb{R}^2$  koji sadrži ishodište, takav da  $H$  preslikava orbite sustava (4.1) u okolini ishodišta u orbite sustava (4.3) u okolini ishodišta, čuvajući vremensku parametrizaciju.*

Dokaz teorema je vrlo složen i može se naći u [5].

### 4.1.5 Diskretna verzija Hartman-Grobmanovog teorema i linearizacija diskretnih sustava

Budući da želimo napraviti kvalitativnu analizu lokalnog diskretnog FitzHugh-Nagumo modela (3.2), kriterije za prepoznavanje fiksnih točaka koje smo izveli u Sekciji 4.1.3, sada želimo razviti i za diskretni slučaj. Opet ćemo se ograničiti na dvodimenzionalni slučaj, s obzirom da je i preslikavanje (3.3) za diskretni FitzHugh-Nagumo model  $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$ .

Promatramo diskretni sustav:

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2, \quad (4.4)$$

u okolini fiksne točke  $x_0$  takve da je  $f(x_0) = x_0$ . Kao i kod kontinuiranih sustava, radi jednostavnosti, želimo promatrati fiksnu točku ishodište. Stoga, napravimo zamjenu varijabli (translaciju sustava):  $y = x - x_0$ , tj.  $y_n = x_n - x_0, n \in \mathbb{N}$  pa imamo  $y_{n+1} = x_{n+1} - x_0 = f(x_n) - x_0 = f(y_n + x_0) - x_0$ . Uvođenjem nove funkcije  $g(y) := f(y + x_0) - x_0$ , dobivamo sustav:

$$y_{n+1} = g(y_n),$$

za koji je fiksna točka 0, jer  $g(0) = f(x_0) - x_0 = 0$ , jer je  $x_0$  fiksna točka sustava  $x_{n+1} = f(x_n)$ .

Taj sustav u okolini fiksne točke 0 možemo aproksimirati lineariziranim sustavom:

$$y_{n+1} = Dg(0)y_n, \quad (4.5)$$

gdje je  $Dg(0)$  Jacobijeva matrica funkcije  $g$  u točki 0. Primijetimo da je preslikavanje  $y \mapsto Dg(0)y$  linearno. Diskretna verzija Hartman-Grobmanovog teorema navedena na kraju sekcije će nam dati da se, u slučaju hiperboličke fiksne točke, fazni portreti lineariziranog i originalnog sustava u okolini ishodišta podudaraju.

Napomenimo da je u diskretnom slučaju, hiperbolička fiksna točka  $y_0$  ona za koju  $Dg(y_0)$  nema svojstvenih vrijednosti koje su po modulu jednake 1. ([3]).

Sada, u ovisnosti o svojstvenim vrijednostima  $\lambda$  i  $\mu$  matrice  $Dg(0)$  razlikujemo nekoliko slučajeva faznih portreta lineariziranog sustava (4.5) oko ishodišta:

1. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$  takve da  $|\lambda| \leq |\mu| < 1$ . Tada je ishodište *stabilan čvor*.
2. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$  takve da  $|\lambda| \geq |\mu| > 1$ . Tada je ishodište *nestabilan čvor*.
3. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{R}$  takve da  $|\lambda| < 1 < |\mu|$ . Tada je ishodište *sedlo*.
4. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ , takve da  $|\lambda| = |\mu| < 1$ . Tada je ishodište *stabilan fokus*.
5. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ , takve da  $|\lambda| = |\mu| > 1$ . Tada je ishodište *nestabilan fokus*.
6. Neka su  $\lambda, \mu \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$ , takve da  $|\lambda| = |\mu| = 1$ . Tada je ishodište *centar*.

U slučajevima 4., 5. i 6., svojstvene vrijednosti  $\lambda$  i  $\mu$  su kompleksno konjugirani brojevi.

Dakle, za sustav (4.4), u slučaju da je njegova fiksna točka  $x_0$  hiperbolička, možemo odrediti je li ona stabilna ili nestabilna tako da provjerimo nalaze li se sve svojstvene vrijednosti matrice  $Df(x_0)$  njegovog pridruženog lineariziranog sustava, unutar ili izvan jedinične kružnice. Ako se sve svojstvene vrijednosti matrice  $Df(x_0)$  nalaze unutar jedinične kružnice, fiksna točka  $x_0$  je stabilna, a ako se sve nalaze izvan jedinične kružnice, fiksna točka  $x_0$  je nestabilna. Ukoliko  $Df(x_0)$  ima jednu svojstvenu vrijednost unutar i jednu izvan jedinične kružnice, radi se hiperboličkoj fiksnoj točki sedlo ([1]).

Priroda faznog portreta može se vidjeti kao i za kontinuirane sustave. Pogledajmo primjer.

**Primjer 1.** Stabilan čvor

Jordanove forme matrica iste su kao i u kontinuiranom slučaju. Analizirajmo fazni portret sustava

$$y_{n+1} = \begin{bmatrix} \lambda & 0 \\ 0 & \mu \end{bmatrix} y_n,$$

pri čemu su  $|\lambda| < |\mu| < 1$  pozitivni brojevi. Neka je  $y_0 = (y_0^1, y_0^2)^T$  početni uvjet. Dakle, gornji sustav je ekvivalentan s:

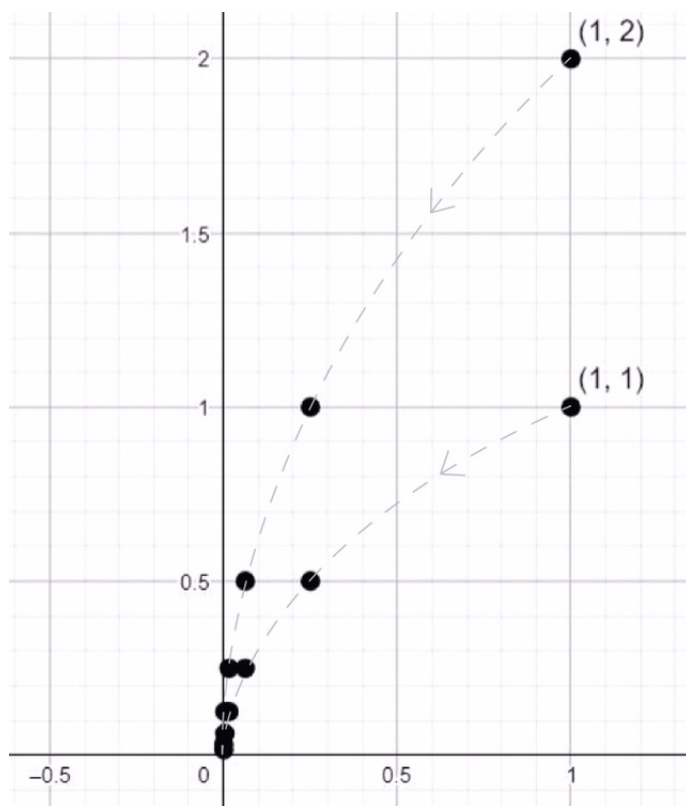
$$\begin{cases} y_{n+1}^1 = \lambda y_n^1 \\ y_{n+1}^2 = \mu y_n^2, \end{cases}$$

uz početni uvjet  $y_0$ . Dakle, zbog dijagonalne matrice sustava nema međuovisnosti koordinata. Riješimo sada ovu jednostavnu diferencijsku jednadžbu teleskopiranjem:

$$\begin{aligned} y_1^1 &= \lambda y_0^1, & y_1^2 &= \mu y_0^2 \\ y_2^1 &= \lambda(\lambda y_0^1) = \lambda^2 y_0^1, & y_2^2 &= \mu(\mu y_0^2) = \mu^2 y_0^2 \\ y_3^1 &= \lambda(\lambda^2 y_0^1) = \lambda^3 y_0^1, & y_3^2 &= \mu(\mu^2 y_0^2) = \mu^3 y_0^2 \\ & & & \vdots \\ y_n^1 &= \lambda^n y_0^1, & y_n^2 &= \mu^n y_0^2. \end{aligned}$$

Dakle, lako se zaključi da je rješenje oblika  $y_n^1 = \lambda^n y_0^1$ ,  $y_n^2 = \mu^n y_0^2$ . Zadajmo sada neke konkretne vrijednosti kako bi mogli ilustrirati ponašanje trajektorije. Neka je  $\lambda = 1/4$ ,  $\mu = 1/2$  te uzmimo dvije početne točke  $(1, 1)$  i  $(1, 2)$ . Tada su diskretne trajektorije dane Slikom 4.6.

Diferencijska jednadžba (4.5) za matricu u Jordanovoj formi može se slično riješiti u svim slučajevima 1.-6., te se slično mogu nacrtati i analizirati fazni portreti.



Slika 4.6: Primjer 1.

Navedimo konačno diskretnu verziju Hartman-Grobmanovog teorema, koji nam govori da je kvalitativno ponašanje diskretnog sustava (4.4) u okolini hiperboličke fiksne točke  $x_0$  istovjetno lokalnom kvalitativnom ponašanju njegove linearizacije  $x_{n+1} = Df(x_0)x_n$ .

**Teorem 4.1.20.** ([1]) *Neka je  $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$  neprekidno diferencijabilna u nekoj okolini fiksne točke  $x_0$  te pretpostavimo da je fiksna točka hiperbolička. Tada postoje otvoreni skup  $U$  koji sadrži fiksnu točku, otvoreni skup  $V$  koji sadrži ishodište te homeomorfizam  $h : U \rightarrow V$  takav da  $h(x_0) = 0$  i za svaki  $x \in U$  vrijedi:*

$$f(x) = h^{-1} \circ Df(x_0) \circ h(x).$$

*Drugim riječima, restrikcija  $f$  na okolinu  $U$  fiksne točke  $x_0$  je topološki konjugirana linearnom preslikavanju  $y \mapsto Df(x_0)y$ .*

Teorem zapravo kaže da se diskretne orbite sustava  $x_{n+1} = f(x_n)$  na  $U$  kvalitativno podudaraju s diskretnim orbitama njegove linearizacije  $x_{n+1} = Df(x_0)x_n$  na  $V$ , pri čemu se čuva i parametrizacija u vremenu. Dakle, fazni portreti su im istovjetni.

## 4.2 Lokalna analiza FitzHugh-Nagumo modela

### 4.2.1 Fiksne točke FitzHugh-Nagumo modela

Podsjetimo se da je preslikavanje (3.3) FitzHugh-Nagumo modela bilo oblika  $f : \mathbb{R}^2 \mapsto \mathbb{R}^2$ ,  $f(u, v) = (f_1(u, v), f_2(u, v))$ , gdje je

$$\begin{aligned} f_1(u, v) &= u - Au(u - \theta)(u - 1) - \alpha v, \\ f_2(u, v) &= \beta u + \gamma v, \end{aligned}$$

i gdje su  $\alpha, \beta > 0$  blizu 0,  $\theta \in (0, 1)$  blizu  $\frac{1}{2}$ ,  $\gamma \in (0, 1)$  blizu 1 fiksni parametri, a  $A > 0$  bifurkacijski parametar (varijabilan). Time je naš diskretni sustav dan s:

$$\begin{pmatrix} u_{n+1} \\ v_{n+1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} f_1(u_n, v_n) \\ f_2(u_n, v_n) \end{pmatrix}.$$

Pronađimo fiksne točke. Znamo da je, za neko preslikavanje  $f : \mathbb{R}^d \mapsto \mathbb{R}^d$  to ekvivalentno rješavanju jednadžbe  $f(x) = x$ . Stoga, za naše preslikavanje imamo sljedeće jednadžbe:

$$\begin{aligned} u &= u - Au(u - \theta)(u - 1) - \alpha v, \\ v &= \beta u + \gamma v. \end{aligned} \tag{4.6}$$

Iz druge jednadžbe u (4.6) slijedi

$$v = \frac{\beta u}{1 - \gamma}. \tag{4.7}$$

To je dobro definirano jer  $\gamma \in (0, 1)$ . Sada, uvrštavanjem dobivenog izraza (4.7) u prvu jednadžbu u (4.6) dobijemo

$$Au(u - \theta)(u - 1) + \frac{\alpha\beta}{1 - \gamma}u = 0.$$

Odmah vidimo da će ishodište  $(u, v) = (0, 0)$  biti jedna fiksna točka. Kako bi dobili ostale fiksne točke, podijelimo prethodnu jednadžbu s  $u \neq 0$  i dobijemo da svaka druga fiksna točka mora zadovoljavati

$$A(u - \theta)(u - 1) + \frac{\alpha\beta}{1 - \gamma} = 0.$$

Ako malo raspišemo prethodnu jednadžbu dobijemo

$$u^2 + u(-1 - \theta) + \theta + \frac{\alpha\beta}{A(1 - \gamma)} = 0. \tag{4.8}$$

Rješavanjem kvadratne jednadžbe (4.8) dobivamo da svaka fiksna točka koja nije ishodište mora, uz (4.7), zadovoljavati:

$$u = \frac{1}{2} \left( 1 + \theta \pm \sqrt{(1 - \theta)^2 - \frac{4\alpha\beta}{A(1 - \gamma)}} \right). \tag{4.9}$$



U ovisnosti o predznaku diskriminante  $D$  kvadratne jednadžbe (4.8), možemo odrediti koliko ćemo imati fiksnih točaka. Stoga riješimo nejednadžbu

$$(1 - \theta)^2 - \frac{4\alpha\beta}{A(1 - \gamma)} > 0 \iff \frac{A(1 - \gamma)(1 - \theta)^2 - 4\alpha\beta}{A(1 - \gamma)} > 0.$$

Prisjetimo se da su parametri  $\alpha, \beta, \gamma, \theta$  nekog zadanog FitzHugh-Nagumo modela fiksni, a fazne portrete analiziramo za razne vrijednosti bifurkacijskog parametra  $A$ . Budući da je parametar  $A$  pozitivan te  $\gamma \in (0, 1)$ , prethodna nejednadžba se svodi na rješavanje

$$A(1 - \gamma)(1 - \theta)^2 - 4\alpha\beta > 0.$$

Dakle, diskriminanta  $D$  će biti pozitivna ako i samo ako parametar  $A$  zadovoljava

$$A > \frac{4\alpha\beta}{(1 - \theta)^2(1 - \gamma)} := A_0.$$

Sada možemo iskazati slučajeve u ovisnosti o predznaku diskriminante  $D$ , tj. u ovisnosti o vrijednosti parametra  $A$ :

- (1) Za  $0 < A < A_0$ , ishodište je jedina fiksna točka preslikavanja.
- (2) Za  $A = A_0$ , uz ishodište postoji još točno jedna fiksna točka.
- (3) Za  $A > A_0$ , uz ishodište postoje još dvije fiksne točke  $p_1$  i  $p_2$ , dane s (4.9) i (4.7).

Dakle, vidimo da  $A_0$  označava granicu između dvije kvalitativno različite vrste ponašanja.

## 4.2.2 Stabilnost fiksnih točaka FitzHugh-Nagumo modela i lokalni fazni portreti u okolini fiksnih točaka

Sada ćemo upotrijebiti tehnike iz Sekcije 4.1.5 na FitzHugh-Nagumo model, kako bismo odredili stabilnost njegovih fiksnih točaka  $0$ ,  $p_1$  i  $p_2$ , u sva tri slučaja bifurkacijskog parametra  $A > 0$  ([1]). Za preslikavanje (3.3) Jacobijeva matrica je oblika:

$$Df(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - A\theta + 2A(1 + \theta)u - 3Au^2 & -\alpha \\ \beta & \gamma \end{pmatrix}. \quad (4.10)$$

Želimo naći svojstvene vrijednosti matrice (4.10) u fiksnim točkama, kako bismo mogli odrediti stabilnosti tih točaka. Međutim, eksplicitno računanje svojstvenih vrijednosti za te matrice je vrlo komplicirano.

Prisjetimo se da su parametri  $\alpha$  i  $\beta$  u FitzHugh-Nagumo modelu mali pozitivni parametri. Stoga ćemo, radi jednostavnosti, sada pretpostaviti da su jednaki  $0$  pa će time matrica (4.10) postati oblika:

$$Df(u, v) = \begin{pmatrix} 1 - A\theta + 2A(1 + \theta)u - 3Au^2 & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}. \quad (4.11)$$

S obzirom da je matrica (4.11) dijagonalna, svojstvene vrijednosti čitamo direktno. Jedna svojstvena vrijednost je uvijek  $\gamma$ . U modelu koji mi proučavamo, ta vrijednost je između  $0$  i  $1$ . Druga svojstvena vrijednosti ovisi o parametrima i fiksnim točkama pa ćemo posebno proučavati slučajeve za svaku fiksnu točku te za razne vrijednosti parametra  $A > 0$  (slučajevi (1)-(3) iz Sekcije 4.1.5).

Objasnimo zašto u našoj kvalitativnoj analizi možemo, umjesto originalnog modela, promatrati pojednostavljeni model u kojem je  $\alpha = \beta = 0$ . Naime, u svakoj fiksnoj točki i za fiksne parametra  $A$  i  $\theta$ , svojstvene vrijednosti matrice (4.10) su neprekidne funkcije parametara  $\alpha$  i  $\beta$ . To je rezultat činjenice da su koeficijenti matrice neprekidni u  $\alpha$  i  $\beta$  pa su i koeficijenti karakterističnog polinoma neprekidne funkcije  $\alpha$  i  $\beta$ , a time i njegove nultočke. Nadalje, račun fiksnih točaka našeg modela  $p_1$  i  $p_2$  iz prethodne sekcije pokazuje da fiksne točke također neprekidno ovise o  $\alpha$  i  $\beta$ . Stoga, možemo zaključiti da za svaki  $\epsilon > 0$  postoje dovoljno mali parametri  $\alpha$  i  $\beta$  te  $\delta > 0$ , takvi da su za  $0 < \alpha, \beta < \delta$  svojstvene vrijednosti pojednostavljene matrice (4.11)  $\epsilon$ -blizu originalnih svojstvenih vrijednosti, a fiksne točke pojednostavljenog modela s  $\alpha = \beta = 0$  također  $\epsilon$ -blizu originalnih fiksnih točaka. Stoga, za dovoljno male parametre  $\alpha, \beta > 0$ , fazni portret originalnog sustava se kvalitativno podudara s faznim portretom simplifikacije.

Kao što smo spomenuli u Sekciji 4.2.1, za  $A > A_0$  uz ishodište postoje još dvije fiksne točke  $p_1$  i  $p_2$ . Da bismo odredili ponašanje od  $f$  u blizini fiksnih točaka  $p_1$  i  $p_2$ , najprije

moramo odrediti njihovu lokaciju. Znamo da fiksne točke  $p_1$  i  $p_2$  moraju zadovoljavati (4.7) i (4.9). Budući da smo zanemarili parametre  $\alpha$  i  $\beta$ , iz (4.7) dobivamo  $v = 0$ , a iz (4.9)

$$u = \frac{1}{2}(1 + \theta \pm \sqrt{(1 - \theta)^2}).$$

Dakle,  $u_1 = 1$  i  $u_2 = \theta$  pa su fiksne točke  $p_1$  i  $p_2$  aproksimativno jednake  $(\theta, 0)$  i  $(1, 0)$ , redom. Kad kažemo *aproksimativno*, mislimo u smislu da za svaki  $\epsilon > 0$  postoji dovoljno mali  $\delta > 0$  takav da su, za parametre  $\alpha, \beta < \delta$  našeg modela, fiksne točke  $p_1$  i  $p_2$   $\epsilon$ -blizu točkama  $(\theta, 0)$  i  $(1, 0)$ , redom.

Odredimo sada stabilnost fiksnih točaka.

### (1) Fiksna točka ishodište

Za  $(u, v) = (0, 0)$  matrica (4.11) je oblika

$$Df(0, 0) = \begin{pmatrix} 1 - A\theta & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}.$$

Dakle, jedna svojstvena vrijednost jednaka je  $\gamma$ , a druga  $1 - A\theta$ . Znamo da je parametar  $\gamma \in (0, 1)$  pa je  $|\gamma| < 1$ . Također, parametar  $A$  je pozitivan pa imamo sljedeće slučajeve:

- Za  $|1 - A\theta| < 1 \iff A \in (0, 2/\theta)$ , ishodište je stabilan čvor.
- Za  $A > 2/\theta$ , ishodište je sedlo.

Prisjetimo se iz Sekcije 4.2.1, da se fiksne točke  $p_1$  i  $p_2$  pojavljuju za vrijednosti parametra  $A > A_0$ . Primijetimo da je za  $\alpha = \beta = 0$   $A_0 = 0$ , a za male pozitivne  $\alpha$  i  $\beta$  je  $A_0$  vrlo mali pozitivan broj.

### (2) Fiksna točka $p_1 = (\theta, 0)$

Za  $(u, v) = (\theta, 0)$  matrica (4.11) je oblika

$$Df(\theta, 0) = \begin{pmatrix} 1 - A\theta + 2A(1 + \theta)\theta - 3A\theta^2 & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}.$$

Dakle, jedna svojstvena vrijednost je  $\gamma$ , a druga  $1 - A\theta + 2A(1 + \theta)\theta - 3A\theta^2 = 1 + A\theta - A\theta^2 = 1 + A\theta(1 - \theta)$ . Budući da je  $\theta \in (0, 1)$ , a parametar  $A$  pozitivan, druga svojstvena vrijednost  $1 + A\theta(1 - \theta)$  veća je od 1. Također, znamo da je  $|\gamma| < 1$  pa je fiksna točka  $p_1$  sedlo za svaku vrijednost parametra  $A > A_0$ .

### (3) Fiksna točka $p_2 = (1, 0)$

Za  $(u, v) = (1, 0)$  matrica (4.11) je oblika

$$Df(1, 0) = \begin{pmatrix} 1 - A\theta + 2A(1 + \theta) - 3A & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}.$$

Dakle, jedna svojstvena vrijednost je  $\gamma$ , a druga  $1 - A\theta + 2A(1 + \theta) - 3A = 1 + A\theta - A$ . Ponovo, kako je  $|\gamma| < 1$ , imamo dva slučaja:

- $|1 + A\theta - A| < 1 \iff A \in (0, 2/(1 - \theta))$ . No, kao što spomenuli, fiksna točka  $p_2$  pojavljuje se za vrijednosti parametra  $A > A_0$ . Dakle, za  $A \in (A_0, 2/(1 - \theta))$   $p_2$  je stabilan čvor.
- Za  $A > 2/(1 - \theta)$ ,  $p_2$  je sedlo.

Napomenimo da smo, zanemarujući  $\alpha$  i  $\beta$ , tj. svodeći matricu (4.10) na (4.11) napravili određenu aproksimaciju. Kako smo već objasnili, za dani  $\epsilon > 0$  postoji  $\delta$  takav da se za  $\alpha, \beta < \delta$ , svojstvene vrijednosti matrice (4.10) nalaze na udaljenosti manjoj od  $\epsilon$  od svojstvenih vrijednosti matrice (4.11). Slično vrijedi i za fiksne točke originalnog i pojednostavljenog modela. Točka  $2/\theta$  koja kod ishodišta određuje granicu između dvije vrste ponašanja, stabilnog čvora i sedla, je izvedena iz svojstvenih vrijednosti matrice (4.11). Stoga, za matricu (4.10), tj. za preslikavanje (3.3) stvarna granica  $A_1$  se nalazi na nekoj udaljenosti manjoj od  $\epsilon$  od točke  $2/\theta$ . Isto vrijedi i za granicu  $A'_1 \approx 2/(1 - \theta)$  fiksne točke  $p_2$ .

## 4.3 Globalna analiza FitzHugh-Nagumo modela i bifurkacije

### 4.3.1 Periodičke orbite FitzHugh-Nagumo modela i bifurkacije u fiksnim točkama

Analiza faznog portreta našeg diskretnog FitzHugh-Nagumo sustava koju smo napravili u prethodnom poglavlju je samo *lokalna* analiza. Poznavajući fiksne točke preslikavanja  $f$  i njihovu stabilnost, dobivamo informacije o lokalnom ponašanju sustava, točnije, kako se ponašaju orbite u blizini fiksnih točaka.

Općenito, nije lako koristiti ove informacije kako bi složili globalnu sliku ponašanja orbita. Pokazat ćemo da, za određene vrijednosti parametra  $A$ , fiksne točke nisu dovoljne za opis globalnog faznog portreta. Krajnji cilj globalne kvalitativne analize je procijeniti asimptotsko ponašanje svake njegove orbite, za bilo koju početnu točku, a ne samo onih u okolini fiksnih točaka. Za mnoge modele to nije jednostavno i često globalna analiza modela nije potpuna. Jedan dodatan korak k razumijevanju globalnog faznog portreta diskretnog dinamičkog sustava je identificiranje njegovih periodičkih orbita. ([1]).

Prisjetimo se da smo u Sekciji 4.1.2 definirali periodičku točku perioda  $n \in \mathbb{N}$  preslikavanja  $f$  kao točku  $x$  za koju vrijedi  $f^n(x) = x$ . Skup svih iteracija periodičkih točaka nazvali smo periodičkom orbitom.

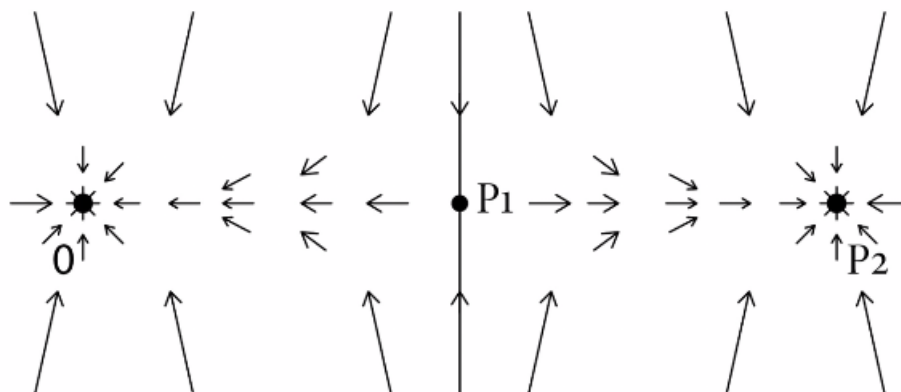
Pokušajmo sada složiti globalni fazni portet za naš FitzHugh-Nagumo model u ovisnosti o parametru  $A$ .

$$(1) A_0 < A < \min\{A_1, A'_1\}$$

Za vrijednosti parametra  $A_0 < A < \min\{A_1, A'_1\}$ , imamo tri fiksne točke:  $0$  i  $p_2$  su stabilni čvorovi, dok je  $p_1$  je sedlo. Znamo da je  $\theta \in (0, 1)$  pa se fiksna točka  $p_1$  nalazi između fiksnih točaka  $0$  i  $p_2$ . Ako se prisjetimo faznih porteta za stabilan čvor i sedlo iz Sekcije 4.1.3, Slikom 4.7 možemo prikazati orbite za sve tri točke za vrijednosti parametra  $A_0 < A < \min\{A_1, A'_1\}$ .

Primijetimo da je točka  $p_1$  sedlo te da za nju postoje jedan stabilni (vertikalna os) i jedan nestabilni smjer (horizontalna os). Vertikalnu os kroz  $p_1$  nazivamo *separatrisom* za globalnu dinamiku. Naime, ako orbita počinje lijevo od separatriše, približavat će se  $0$ , a ukoliko počinje desno od separatriše, približavat će se  $p_2$ . Po definiciji iz [5], separatriše sustava su krivulje invarijantne za tok sustava koje mogu biti ili rub hiperboličkog sektora ili zatvorene inarijantne krivulje ili kritične točke, takve da razgraničavaju kvalitativna ponašanja orbita.

Analizom u prethodnom poglavlju dobili smo da je za kritičnu točku ishodište parametarska vrijednost  $A_1 \approx 2/\theta$  točka lokalne bifurkacije: granica između dvije kvalitativno



Slika 4.7: Orbite od  $f$  za  $A_0 < A < \min\{A_1, A'_1\}$

različite vrste lokalnog ponašanja. Za vrijednosti parametra  $A < A_1$ , ishodište je stabilan čvor, dok za vrijednost parametra  $A > A_1$  ishodište postaje sedlo. No, primijetimo da se i unutar bifurkacijskih vrijednosti  $0 < A < A_1$ , dok je ishodište stabilan čvor, ponašanje orbita malo mijenja. Prva svojstvena vrijednost  $1 - A\theta$ , tj. ona koja odgovara horizontalnom smjeru je po apsolutnoj vrijednosti manja od 1. Dakle, postoji neka točka  $\tilde{A}_1 \approx 1/\theta$ , takva da je svojstvena vrijednost  $1 - A\theta$  jednaka 0. S obzirom da smo pokazali da je ponašanje od  $f$  u blizini kritične točke ishodišta određeno matricom  $Df(0)$  i s obzirom da je  $Df(0)$  dijagonalna matrica sa svojstvenim vrijednostima na dijagonali, možemo lako vidjeti kako svojstvena vrijednost  $1 - A\theta$  utječe na ponašanje točaka u blizini ishodišta. Jednostavnim računom:

$$Df(0,0) \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 - A\theta & 0 \\ 0 & \gamma \end{bmatrix} \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} (1 - A\theta)x \\ \gamma y \end{bmatrix},$$

vidimo da, ukoliko je svojstvena vrijednost  $(1 - A\theta)$  pozitivna, tj. za  $A < \tilde{A}_1$ , točke orbite koje se nalaze u blizini ishodišta, s desne strane, ostaju u idućoj iteraciji s desne strane, a točke koje se nalaze s lijeve strane ishodišta, ostaju s lijeve. Kada je negativna, za  $A > \tilde{A}_1$ , točke s lijeve strane ishodišta se preslikaju u točke s desne strane i obrnuto.

Nadalje, kako je  $|1 - A\theta| < 1$ , vidimo da se u svakoj iteraciji funkcije točke približavaju ishodištu. Zaključno, vidimo da diskretne orbite u slučaju  $A < \tilde{A}_1$  konvergiraju s lijeve i s desne strane prema ishodištu, dok za  $A > \tilde{A}_1$  konvergiraju prema ishodištu, ali pritom 'skaču' s lijeva na desno. U oba slučaja je ishodište stabilan čvor.

Slično ponašanje se događa i kod kritične točke  $p_2$ . Svojstvena vrijednost  $1 + A\theta - A$  jednaka je 0 za  $\tilde{A}'_1 \approx 1/(1 - \theta)$ . Za  $A < \tilde{A}'_1$ , svojstvena vrijednost  $1 + A\theta - A$  je pozitivna pa točke koje se nalaze u blizini kritične točke  $p_2$ , s desne strane, ostaju na desnoj strani, a

točke s lijeve strane ostaju na lijevoj strani. Za  $A > \tilde{A}'_1$  svojstvena vrijednost je negativna pa se točke s desne strane točke  $p_2$  preslikaju u točke s lijeve strane i obrnuto.

Do sad smo promatrali fazni portret za za vrijednosti parametra  $A < \min\{A_1, A'_1\}$ . Ako povećamo vrijednost parametra  $A$  u jednom trenutku ćemo doći ili do  $A_1$  ili do  $A'_1$ . Sad pretpostavimo da je  $A_1 < A'_1$ , tj. da kritična točke ishodište mijenja svoje ponašanje iz stabilnog čvora u sedlo, prije nego što to napravi kritična točka  $p_2$ .

(2)  $A_1 < A < A'_1$

Kako se vrijednost parametra  $A$  približava  $A_1$  odozdo, svojstvena vrijednost  $1 - A\theta$  se približava  $-1$  odozgo. Primijetimo da druga svojstvena vrijednost ostaje  $\gamma \in (0, 1)$ . Kao što smo pokazali,  $f$  se ponaša oko ishodišta otprilike kao  $Df(0)$ . Stoga, sve dok je svojstvena vrijednost  $1 - A\theta$  matrice  $Df(0)$  po modulu manja od 1, slika  $f(x)$  će biti bliža ishodištu nego sam  $x$  pa  $f^n(x) \rightarrow 0$  kad  $n \rightarrow \infty$  (tj. orbite s početnom točkom blizu ishodišta konvergiraju u ishodište te je ono stabilni čvor). Primijetimo da je, kako se prva svojstvena vrijednost približava  $-1$ , tj. kako ta svojstvena vrijednost postaje veća po modulu, konvergencija sve sporija i sporija. Kada ta svojstvena vrijednost prođe  $-1$  odozgo, ona po modulu postaje veća od 1 pa se, pod utjecajem linearne matrice, točke blizu ishodišta preslikavaju u točke koje su dalje od ishodišta, tj. orbite se 'odbijaju' od ishodišta. Jedina iznimka su točke na vertikalnoj osi koje se približavaju ishodištu duž vertikalne osi pod iteracijama. Sve ovo lako se vidi direktnom primjenom dijagonalne linearne matrice

$$Df(0, 0) = \begin{bmatrix} 1 - A\theta & 0 \\ 0 & \gamma \end{bmatrix} \text{ na proizvoljni vektor } \begin{bmatrix} x \\ y \end{bmatrix}.$$

Dakle, u bifurkacijskoj vrijednosti parametra  $A = A_1$ , ishodište postaje sedlo, sa stabilnim vertikalnim smjerom i nestabilnim horizontalnim smjerom.

No, sada dolazimo do trenutka kada shvaćamo da je naša dosadašnja slika bila nepotpuna. Naime, za vrijednosti parametra  $A_1 < A < A'_1$ , vidjeli smo da orbite napuštaju ishodište u horizontalnom smjeru, pritom alternirajući između lijeve i desne strane ishodišta, jer je prva svojstvena vrijednost negativna i veća od 1 po apsolutnoj vrijednosti. Ali, kamo idu te orbite? One se, naime, ne mogu odmah početi približavati fiksnoj točki  $p_1$ , jer je ona također sedlo i odbija orbite u horizontalnom smjeru.

Ono što nam ovdje nedostaje za globalnu sliku je *periodička orbita*. Definirajmo malo preciznije periodičku orbitu za diskretne dinamičke sustave.

**Definicija 4.3.1.** ([7]) *Periodičkom orbitom perioda  $n \in \mathbb{N}$  preslikavanja  $f$  nazivamo skup točaka:*

$$\{p_j = f^j(p_0) : j = 0, \dots, n - 1\}, \quad (4.12)$$

*takvih da  $f^n(p_0) = p_0$ .*

**Definicija 4.3.2.** ([3]) Za periodičku točku  $p$  perioda  $n \in \mathbb{N}$  preslikavanja  $f : \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}^2$  kažemo da je hiperbolička ako su sve svojstvene vrijednosti matrice  $Df^n(p)$  po modulu različite od 1.

Vidi se da je stabilnost periodičke orbite (4.12) perioda  $n$  (tj. privlači li ona okolne orbite od  $f$  ili ih odbija ili se, pak, ponaša kao sedlo), određena stabilnošću periodičkih točaka  $p_j$ ,  $j = 0, \dots, n-1$  u orbiti kao fiksnih točaka preslikavanja  $f^n$ , tj., po prethodnoj analizi, svojstvenim vrijednostima diferencijala  $Df^n(p_j)$ ,  $j = 0, \dots, n-1$ . Naime, ako neka orbita ima početnu točku u neposrednoj blizini periodičke orbite, recimo blizu  $p_0$ , prvih  $n$  iteracija zbog neprekidnosti funkcije  $f$  ostaje u blizini ostalih periodičkih točaka  $p_j$ ,  $j = 0, \dots, n-1$  redom. Tada  $n$ -ta iteracija funkcije  $f$  točno određuje ponašanje čitave orbite, ovisno o stabilnosti pojedinih periodičkih točaka u orbiti kao fiksnih točaka od  $f^n$ .

U našem modelu, u trenutku bifurkacije  $A = A_1$ , kad smo vidjeli da se stabilnost ishodišta mijenja (u horizontalnom smjeru, stabilni čvor u sedlo), oko ishodišta se rađa i privlačna periodička orbita perioda 2 te se sve orbite koje su odbijene od ishodišta približavaju toj periodičkoj orbiti. Za  $A > A_1$ , može se pokazati da u blizini ishodišta 'nastaju' dvije točke  $q_1$  i  $q_2$ , čije vrijednosti ovise o  $A$ , takve da vrijedi:

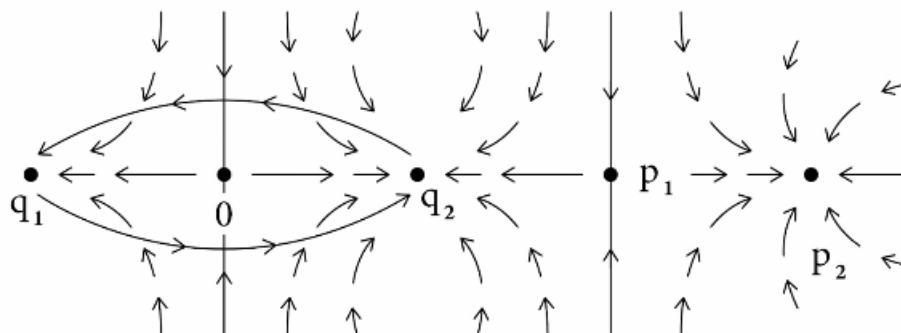
$$f(q_1) = q_2, \quad f(q_2) = q_1.$$

Primjetimo da tada vrijedi  $f^2(q_1) = f(f(q_1)) = f(q_2) = q_1$  te  $f^2(q_2) = f(f(q_2)) = f(q_1) = q_2$ . Dakle,  $q_1$  i  $q_2$  su periodičke točke perioda 2, a  $\{q_1, q_2\}$  periodička orbita perioda 2. Na Slici 4.8 možemo vidjeti gore opisanu analizu za vrijednost parametra  $A_1 < A < A'_1$ , tj. kako izgleda fazni portret nakon što se promijeni stabilnost ishodišta u trenutku bifurkacije  $A = A_1$ .

Primjetimo da periodičke točke od  $f$  perioda 2 odgovaraju fiksnim točkama od  $f^2$ . Dakle, stabilnost periodičke orbite perioda 2 je određena stabilnošću fiksnih točaka preslikavanja  $f^2$ , tj. svojstvenim vrijednostima matrica  $Df^2(q_1)$  i  $Df^2(q_2)$ . Kako bi izračunali te svojstvene vrijednosti, trebali bi najprije naći točke  $q_1$  i  $q_2$ , što podrazumijeva rješavanje jednadžbe  $f^2(u, v) = (u, v)$ . To je vrlo teško, čak i uz aproksimaciju  $\alpha = \beta = 0$ , jer se dobije polinom stupnja 9. Htjeli bismo odrediti stabilnost ove periodičke orbite, kako bismo eventualno zaključili da joj se približavaju orbite koje su odbijene od ishodišta te na taj način dopunili globalni fazni portret.

Za aproksimaciju  $\alpha = \beta = 0$ ,  $Df^2(u, v)$  će opet biti dijagonalna matrica i druga svojstvena vrijednost će biti jednaka  $\gamma^2$ , za bilo koju točku  $(u, v)$ . Budući da je  $\gamma \in (0, 1)$ , druga svojstvena vrijednost  $\gamma^2$  će uvijek po modulu biti manja od 1. No, računanje prve svojstvene vrijednosti je vrlo komplicirano. Ipak, numerički se može pokazati da je prva svojstvena vrijednost matrica  $Df^2(q_1)$  i  $Df^2(q_2)$ , tj. ona koja odgovara horizontalnom smjeru, pozitivna i malo manja od 1, kada je vrijednost parametra  $A$  malo veća od  $A_1$  ([1]).





Slika 4.8: Orbite od  $f$  za  $A_1 < A < A'_1$ : Orbite se odbijaju od ishodišta i od  $p_1$  pa kad dođu u blizinu točke  $q_2$  počnu naizmjenice 'skakati' iz okoline točke  $q_2$  do okoline točke  $q_1$  i natrag, približavajući se redom točkama  $q_1$  i  $q_2$ . Time se orbita približava asimptotski periodičnoj orbiti  $\{q_1, q_2\}$ . To je u skladu s činjenicom da su  $q_1$  i  $q_2$  stabilni čvorovi, ali za 2. iteraciju preslikavanja  $f, f^{\circ 2}$ .

Zaključujemo da je periodička orbita perioda 2 atraktor: za početne uvjete  $x_0$  bliske toj orbiti, orbita  $\{f^n(x_0)\}$  se približava toj periodičkoj orbiti kad  $n \rightarrow \infty$ . To motivira iduću definiciju.

**Definicija 4.3.3.** ([1]) Dinamički sustav  $f : \mathbb{R}^d \rightarrow \mathbb{R}^d$  zovemo Morse-Smaleov sustav ako ima konačan broj periodičkih orbita, od kojih je svaka atraktor, repulzor ili sedlo, tako da se, za bilo koji početni uvjet  $x_0$ , orbita  $\{f^n(x_0)\}_{n \in \mathbb{N}}$  približava jednoj od tih orbita.

Drugim riječima,  $f$  je Morse-Smale ako ima konačan broj periodičkih točaka, tako da su sve hiperboličke. Primijetimo da je za Morse-Smaleov sustav, nakon što odredimo sve periodičke točke i njihovu stabilnost, globalni fazni dijagram relativno jednostavan. Za vrijednosti parametra  $A$  koje smo do sada proučavali, preslikavanje (3.3) za diskretni lokalni FitzHugh-Nagumo model je Morse-Smaleov sustav pa je u tom smislu *pitom*. To ponašanje se nastavlja još neko vrijeme dok povećavamo parametar  $A$ .

Nadalje, za  $A$  malo veći od  $A_1$ , svojstvena vrijednost koja odgovara horizontalnom smjeru je malo manja od 1. Kako povećavamo vrijednost od  $A$  iznad  $A_1$ , ta svojstvena vrijednost se smanjuje. U nekom trenutku, svojstvena vrijednost padne ispod 0 i postane negativna. Sve dok je ta svojstvena vrijednost veća od  $-1$ , orbite u blizini periodičke orbite se približavaju periodičkoj orbiti, ali stalno mijenjaju stranu, s lijeve na desnu stranu svake periodičke točke, kao što smo opisali da se događa kod ishodišta kada je  $A$  veći od  $\tilde{A}_1 \approx 1/\theta$  ili kod fiksne točke  $p_2$ , kada je  $A$  veći od  $\tilde{A}'_1 \approx 1/(1 - \theta)$ .

**(3) A dalje raste: rađanje novih periodičkih orbita sve većeg perioda.**

Nastavimo li dalje povećavati vrijednost parametra  $A$ , doći ćemo do neke vrijednosti  $A = A_2$ , gdje svojstvena vrijednost postane manja od  $-1$ . Tada, periodička orbita prestaje biti atraktor i postaje sedlo, jer joj je horizontalan smjer sada nestabilan. Naime, točke  $q_1$  i  $q_2$ , kao fiksne točke preslikavanja  $f^2$ , u tom trenutku mijenjaju svoju stabilnost.

Prisjetimo se da je periodička orbita za preslikavanje  $f$  nastala u trenutku kada se promijenila stabilnost fiksne točke  $0$  (iz stabilnog čvora u sedlo s nestabilnim horizontalnim smjerom). Preslikavanje  $f^2$ , za kojeg su  $q_1$  i  $q_2$  fiksne točke se ponaša isto kao  $f$ . Kada točke  $q_1$  i  $q_2$  promjene stabilnost, nastat će dvije stabilne periodičke orbite perioda  $2$ , po jedna u blizini svake od ove dvije točke. Dakle, nastat će četiri periodičke točke perioda  $2$  za preslikavanje  $f^2$ . Primjetimo da ako je neka točka  $q$  periodička točka perioda  $2$  za preslikavanje  $f^2$ , tada vrijedi

$$(f^2)^2(q) = q \iff f^4(q) = q$$

pa je točka  $q$  periodička točka perioda  $4$  za preslikavanje  $f$ . Dakle, imamo četiri nove periodičke točke perioda  $4$  za preslikavanje  $f$ , po dvije u blizini svake od točaka  $q_1$  i  $q_2$ . Zajedno, one formiraju stabilnu periodičku orbitu perioda  $4$  za preslikavanje  $f$  oko ishodišta, tj. nalijevo od stabilnog smjera za  $p_1$ . Primjetimo da je sustav i dalje Morse-Smaleov sustav.

Takvo ponašanje se nastavlja. Periodička orbita perioda  $4$  u nekom trenutku prestane biti stabilna te u tom trenutku nastaje nova stabilna periodička orbita perioda  $8$  oko ishodišta, nalijevo od stabilnog smjera za  $p_1$ , i tako dalje. Zapravo, tako dobivamo niz bifurkacijskih parametara  $A_0 < A_1 < A_2 < \dots$  takav da za  $A \in (A_n, A_{n+1})$ , preslikavanje  $f$  ima stabilnu periodičku orbitu perioda  $2^n$  u okolini ishodišta, tj. lijevo od stabilne vertikalne separatriše fiksne točke  $p_1$ , te ima nestabilne periodičke orbite perioda  $2^k$  za sve  $0 \leq k \leq n - 1$ .

Primijetimo da za  $A_0 < A < A_1$   $f$  ima stabilnu fiksnu točku u ishodištu, tj. stabilnu periodičku orbitu perioda  $1$ , za  $A_1 < A < A_2$  ishodište postaje sedlo sa nestabilnim horizontalnim smjerom, a rađa se jedna stabilna periodička orbita perioda  $2$  oko ishodišta, za  $A_2 < A < A_3$  ta orbita perioda  $2$  postaje sedlo s nestabilnim horizontalnim smjerom, ishodište ostaje sedlo, a rađa se jedna nova stabilna orbita perioda  $4$  oko ishodišta, i tako dalje.

Cijela ova analiza napravljena je oko ishodišta, u trenutku kada mu se mijenja stabilnost. Prisjetimo se da se i kritičnoj točki  $p_2$  mijenja stabilnost u točki  $A'_1$ . Dakle, gore opisano ponašanje orbita događa se na faznom portretu na Slici 4.7 i s desne strane, u okolini fiksne točke  $p_2$ . Kad vrijednost parametra  $A$  prođe  $A'_1$  odozdo, u okolini fiksne točke

$p_2$  stvori se stabilna periodička orbita perioda 2. Također, imamo niz bifurkacijskih parametara  $A_0 < A'_1 < A'_2 < \dots$  takav da za  $A \in (A'_n, A'_{n+1})$ ,  $f$  ima stabilnu periodičku orbitu perioda  $2^n$  u okolini fiksne točke  $p_2$ , tj. desno od stabilne separatriše fiksne točke  $p_1$ , te ima nestabilne orbite perioda  $2^k$  za sve  $0 \leq k \leq n - 1$ .

Numerička analiza pokazuje da nizovi bifurkacijskih vrijednosti  $\{A_n\}_{n \in \mathbb{N}}$  i  $\{A'_n\}_{n \in \mathbb{N}}$  konvergiraju nekoj konačnoj vrijednosti  $A_\infty$  za  $n \rightarrow \infty$ . Pokazuje se da za  $A = A_\infty$  imamo periodičke orbite perioda  $2^n$  za bilo koji prirodni broj  $n$ . Dakle, tada imamo beskonačno mnogo periodičkih orbite pa time sustav više nije Morse-Smaleov. To je vrlo bitna promjena u kvalitativnom ponašanju diskretnog dinamičkog sustava generiranog preslikavanjem  $f$ . Naime, činjenica da je sustav za vrijednosti parametara  $A \in (0, A_\infty)$  Morse-Smaleov znači da je ponašanje sustava relativno jednostavno i lako za razumijeti i predočiti fazni dijagram. Za  $A \geq A_\infty$ , imamo beskonačno mnogo periodičkih orbita odjednom pa ponašanje sustava postaje mnogo kompleksnije.

### 4.3.2 Kaotično ponašanje orbita FitzHugh-Nagumo modela

U prethodnom poglavlju smo pokazali da za vrijednosti parametra  $A < A_\infty$ , imamo dva niza bifurkacijskih parametara pri kojima se udvostručuje period stabilnih periodičkih orbita. Jedan niz odgovara fiksnoj točki ishodište, pri kojem periodičke orbite nastaju lijevo od stabilne separatriše za točku  $p_1$ , a drugi fiksnoj točki  $p_2$ , pri kojem periodičke orbite nastaju desno od stabilne separatriše točke  $p_1$ .

Za  $A \geq A_\infty$ , situacija se mijenja i postaje puno kompleksnija ([1]). Ako bismo htjeli vizualirati udvostručavanje perioda povećavanjem parametra  $A$  te dobiti sliku što se događa kada  $A$  prođe bifurkacijsku vrijednost  $A_\infty$ , trebali bismo napraviti *bifurkacijski dijagram*. Bifurkacijski dijagram preslikavanja  $f$  je grafički prikaz koji u ovisnosti o vrijednosti parametra  $A$  koju nanosimo na os  $x$  prikazuje na osi  $y$   $x$ -koordinatu jedne generički izabrane orbite sustava za tu vrijednost parametra, s početnom točkom blizu ishodišta i nalijevo od stabilne separatriše točke  $p_1$ . Očekujemo na taj način, za parametre manje od  $A_\infty$ , konvergenciju orbite u periodičku orbitu te će nam dijagram prikazivati periodičke točke za razne izbore parametara. Na taj način bi trebao dobro prikazivati pojavu udvostručenja perioda. Ostale parametre sustava pritom držimo fiksnima. Takav bifurkacijski dijagram za FitzHugh-Nagumo sustav izrađen numeričkim računom može se naći u [1]. Mi se ovdje nećemo baviti numeričkim izračunima, već ćemo za kraj neprecizno, teoretski objasniti kako se naš FitzHugh-Nagumo sustav ponaša za velike vrijednosti parametra  $A$ , kada prestane biti Morse-Smaleov sustav.

Pokazuje se da su, za neke vrijednosti parametra  $A \geq A_\infty$ ,  $x$ -koordinate orbite bilo koje izabrane točke guste u Cantorovom skupu<sup>5</sup> ili čak čitavom intervalu. To možemo zamisliti kao da je orbita "raštrkana" po cijelom intervalu. Dakle, orbite počinju kaotično fluktuirati. To motivira sljedeću definiciju.

**Definicija 4.3.4.** ([3]) *Preslikavanje  $f : X \rightarrow X$  nazivamo topološki tranzitivnim ako za svaki par otvorenih skupova  $U, V \subset X$  postoji  $k > 0$  takav da*

$$f^k(U) \cap V \neq \emptyset.$$

Intuitivno, topološki tranzitivno preslikavanje iteriranjem 'miješa' točke iz bilo koje dvije otvorene okoline (točka iz svake okoline u nekom trenutku iteracije dosegne bilo koju drugu otvorenu okolinu). Stoga, ako preslikavanje ima orbitu koja je gusta u  $X$ , ono je topološki tranzitivno. Topološka tranzitivnost jedna je od karakteristika kaotičnog ponašanja preslikavanja([3]).

Ipak, događa se da za neke određene vrijednosti parametra  $A \geq A_\infty$ , ponašanje orbita

---

<sup>5</sup>Cantorov skup je podskup intervala  $[0, 1]$  koji preostaje kad se interval podijeli na tri jednaka podintervala, izbace sve točke iz srednjeg otvorenog podintervala, svaki od preostalih podintervala podijeli opet na tri podintervala, izbace sve točke iz srednjeg od svakog od tih triju i tako nastavi beskonačno mnogo puta. U limesu, on je neprebrojiv podskup skupa realnih brojeva te je nigdje gust skup u  $[0, 1]$ .

nije kaotično, već se svaka orbita približava nekoj periodičkoj orbiti. No, takvo ponašanje orbita je prolazno. Primjerice, zamislimo da za neku vrijednost parametra  $A$  imamo stabilnu periodičku orbitu perioda  $n$ . Ako nastavimo povećavati vrijednost parametra  $A$ , ta orbita će u nekom trenutku prestati biti atraktor i nastat će nova stabilna periodička orbita perioda  $2n$ . Nastavimo li dalje povećavati vrijednost parametra  $A$ , i ova orbita će postati odbojna u horizontalnom smjeru te će nastati nova stabilna periodička orbita perioda  $4n$  i tako dalje. Primjetimo da se se i za neke veće vrijednosti parametra  $A$  ponavlja ponašanje opisano u prethodnom poglavlju.

Za kraj spomenimo jednu zanimljivu činjenicu za naš model, vezanu uz brzinu udvostručenja perioda u skupu parametara. Spomenuli smo u prethodnoj sekciji da niz bifurkacijskih parametara udvostručenja perioda oko fiksne točke ishodišta  $\{A_n\}_n$  konvergira kad  $n \rightarrow \infty$  nekoj konačnoj vrijednosti. To znači da duljina intervala  $A_n - A_{n-1}$  konvergira u 0, kad  $n \rightarrow \infty$ . Može se pokazati da postoji broj  $\kappa > 0$  takav da vrijedi:

$$\kappa = \lim_{n \rightarrow \infty} \frac{1}{n} \ln(A_n - A_{n-1}) \quad (4.13)$$

Objasnimo sada na koji način  $\kappa$  dočarava brzinu konvergencije niza udvostručenja perioda. Naime, ako stavimo  $\delta := e^\kappa$ , (4.13) je ekvivalentno s:  $A_n - A_{n-1} \sim C\delta^n$ , za neki  $C > 0$ , kad  $n \rightarrow \infty$ . Napravimo li gornji račun za neki drugi niz bifurkacijskih parametara koji udvostručuju period stabilnih periodičkih orbita, primjerice za niz  $\{A'_n\}_{n \in \mathbb{N}}$  iz prethodnog poglavlja ili za bilo koji drugi niz koji se pojavljuje u "trenucima stabilnosti", čak i kad  $A \geq A_\infty$ , uvijek ćemo dobiti istu vrijednost  $\delta$ .

Broj  $\delta$  poznat je kao *Feigenbaum-ova konstanta*, a otkrio ju je Mitchell Feigenbaum. Feigenbaum je otkrio da je konstanta  $\delta = 4.669201609\dots$ , uz relativno blage zahtjeve na bifurkacijsku familiju preslikavanja, univerzalna za sve dinamičke sustave koji se približavaju kaotičnom ponašanju kroz udvostručavanje perioda stabilnih periodičkih orbita. Općenito, ako je za neki takav sustav niz  $\{A_n\}$  niz bifurkacijskih parametara takav da za  $A_n$  imamo  $n$ -to udvostručenje perioda, onda je konstanta  $\delta$  dana s  $\delta = e^\kappa$  za  $\kappa$  kao u (4.13), uvijek ista Feigenbaum-ova konstanta.

# Bibliografija

- [1] Y. Pesin, V. Climenhaga, *Lectures on Fractal Geometry and Dynamical Systems*, American Mathematical Soc., 2009.
- [2] OpenStax College, *Anatomy and physiology*, OpenStax CNX, 2016.
- [3] R.L. Devaney, *An Introduction to Chaotic Dynamical Systems*, Westview press, 2008.
- [4] J. D. Murray, *Mathematical biology I: An Introduction*, 2002.
- [5] L. Perko, *Differential Equations and Dynamical Systems*, Springer Science & Business Media, 2013.
- [6] J. H. Byrne, J. L. Roberts, *From molecules to networks*, Elsevier, 2009.
- [7] J. Moehlis, K. Josic, E.T. Shea-Brown, *Periodic orbit*, Scholarpedia (2006).
- [8] M. Starčević, *Dinamički sustavi*, (2017).

# Sažetak

U ovom radu proučavamo FitzHugh-Nagumo model. Radi se o modelu širenja impulsa kroz neuron, danom sustavom parcijalnih diferencijalnih jednačbi. Sustav se ne može eksplicitno riješiti pa se okrećemo kvalitativnoj analizi: pokušavamo predvidjeti ponašanje rješenja bez eksplicitnog rješavanja sustava. Diskretizacijom prelazimo s kontinuiranog modela na diskretni dinamički sustav u dvije dimenzije, ovisan o nekim parametrima. Fiksiramo sve parametre osim parametra koji kontrolira nelinearan član sustava, te u ovisnosti o tom parametru analiziramo ponašanje orbita sustava u vremenu te analiziramo kako se to ponašanje mijenja promjenom parametra. U radu uvodimo i osnovne pojmove iz teorije dinamičkih sustava i teorije bifurkacija.

# Summary

In this thesis we consider the FitzHugh-Nagumo model, a model which describes the propagation of an impulse through a neuron. The model is given by a system of partial differential equations. It is not possible to solve the system explicitly, so we turn to qualitative analysis: we predict the behavior of solutions without explicitly solving the system. By discretization of the system, we get a discrete dynamical two-dimensional system, which depends on some parameters. We fix all parameters except for the one controlling the non-linear part of the system, which we refer to as the leading parameter. We analyze the behaviour of orbits of the system over time, depending on the leading parameter. We describe how the behavior changes as the leading parameter varies. We also introduce some basic notions from theory of dynamical systems, bifurcation theory and chaos theory.



# Životopis

Rođena sam 16. siječnja 1993. godine u Zagrebu. Pohađala sam Osnovnu školu Retkovec te II. gimnaziju u Zagrebu. 2016. godine završavam Preddiplomski sveučilišni studij Matematika; smjer:nastavnički. Zadnji semestar tog studija provodim u Aarhusu u Danskoj u okviru Erasmus+ programa. Iste godine upisujem Diplomski sveučilišni studij Primijenjena matematika. Tokom cijelog diplomskog studija radim kao Quality Assurance Tester za hrvatsku edukativnu aplikaciju Photomath.