

细胞钙振荡模型的 Hopf 分岔与计算机仿真

左宏坤 季全宝 周毅

(淮南师范学院数学与计算科学系 淮南 232038)

摘要 利用中心流形定理和分岔理论,研究了 Borghans-Dupont 模型平衡点分岔现象,揭示了钙振荡现象发生机理。通过对系统分岔现象的理论分析,不仅证明了 Hopf 分岔的存在,而且也说明了振荡现象产生和消失的主要原因来源于两个分别为超临界和亚临界的 Hopf 分岔。利用计算机仿真,绘制了系统平衡点分岔图、相图与时序图,验证了理论分析的正确性。

关键词 钙振荡, Hopf 分岔, 中心流形, 平衡点, 稳定性, 极限环

中图分类号 O193 文献标识码 A

Hopf Bifurcation Analysis and Computer Simulation of Cell Calcium Oscillation Model

ZUO Hong-kun JI Quan-bao ZHOU Yi

(Department of Mathematics and Computer Science, Huainan Normal University, Huainan 232038, China)

Abstract The bifurcation mechanisms of the Borghans-Dupont model of calcium oscillation were investigated. By applying the centre manifold and bifurcation theory, a theoretical analysis of bifurcation in this model was first performed. The results not only exhibit the Hopf bifurcation but also show that the supercritical Hopf bifurcation and the subcritical Hopf bifurcation play a great role in the calcium oscillations. Our computer simulations, including the bifurcation diagram of fixed points, the bifurcation diagram of the system in two dimensional parameter space and time series, have been plotted in order to illustrate the correctness of the theoretical and dynamical analysis.

Keywords Calcium oscillation, Hopf bifurcation, Centre manifold, Equilibrium, Stability, Limit cycle

1 引言

细胞的钙离子(Ca^{2+})振荡在细胞生理活动的过程中起着调控的核心作用,它维持着细胞膜两侧的生物电位与正常的神经传导功能,例如在不同神经元、胰腺 β 细胞和肝细胞等的活动变化中,均有钙离子参与活动。研究也表明与钙离子振荡相关的生物信息是一类编码,不同的振荡可导致不同的生物信息编码,一些研究也强调了这类信息编码的重要性,而且不同种类的振荡可能进一步改变人们对细胞钙离子信号的理解,特别有助于对细胞耦合及同步现象的研究。从这点上来说,分析钙离子振荡的不同类型就显得尤为重要。

长期以来,国内外许多学者用快慢动力学的方法研究了钙离子的振荡行为,揭示了生物细胞系统中钙离子振荡行为的复杂的动力学本质,进而认识其产生的生理机制和产生的根源。除了大量的生物细胞实验结果之外,国际上 Goldbeter, Kummer 及 Borghans^[1-3] 等一大批生理科学家对各种理论模型进行了数值仿真及理论探讨,发现了丰富的周期、拟周期、混沌等振荡模式,以及各种振荡模式的转换方式。Borghans, Dupont 和 Goldbeter 基于产生复杂钙振荡行为的不同机理也给出了 3 类模型^[4],这些模型能够很好地模拟细胞内钙离子丰富的振荡形式,因此得到了非常广泛的研究,但

此类文献多以实验和数值仿真为主,很少从理论上分析钙振荡的原理。文献[5-8]分别利用中心流形方法和微分方程定性理论,从理论上分析了几类不同模型的动力学行为。本文以 Borghans-Dupont 钙振荡模型为研究对象,通过选取 k_{out} 为分岔参数,利用分岔理论^[9-11] 分析了模型平衡点的存在性、数目、类型及其稳定性,并运用中心流形定理,讨论了平衡点的分岔情况,从理论上证明了钙振荡现象的存在,并说明了它们产生和消失的原因。

2 Borghans-Dupont 钙振荡模型

Borghans 和 Dupont 基于钙触发钙振荡(CICR)机理,对一类非兴奋型细胞特别是上皮细胞和肝细胞进行了研究。在实验的基础上建立了能够模拟细胞内钙离子浓度振荡的数学模型,即 Borghans-Dupont 模型,具体描述如下:

$$\begin{cases} \frac{dCa_{cyt}}{dt} = J_{in} + J_{leak} - J_{pump} + J_{er} - J_{out} \\ \frac{dCa_{er}}{dt} = J_{pump} - J_{er} - J_{leak} \\ \frac{dIP_3}{dt} = J_A - J_D - J_C \end{cases} \quad (1)$$

式中, Ca_{cyt} 为胞液中的自由钙离子浓度, Ca_{er} 为内质网(ER)中的自由钙离子浓度, IP_3 表示胞液中的 IP_3 浓度; J_{in} 是胞

到稿日期:2013-02-18 返修日期:2013-04-27 本文受国家自然科学基金项目(11202083),安徽高校省级自然科学基金(KJ2013A240),安徽省高校自然科学基金(KJ2013B260),安徽高校省级自然科学基金项目(KJ2013Z309)资助。

左宏坤(1976-),男,硕士,讲师,主要研究方向为非线性分岔, E-mail: navyhero@yahoo. cn; 季全宝 博士,副教授; 周毅 硕士,助教。

外进入胞液的钙流, J_{leak} 为内质网中泄漏的钙流, J_{pump} 表示胞液中被泵入内质网的钙流, J_{out} 是从胞液流出的钙流, J_A, J_C 和 J_D 分别表示 IP_3 的合成和降解率, 满足如下关系:

$$J_{in} = k_{in1} \cdot r + k_{in2}, J_{pump} = k_{pump} \frac{Ca_{cyl}^2}{Ca_{cyl}^2 + K_2^2}, J_{out} = k_{out} Ca_{cyl},$$

$$J_{leak} = r \cdot k_{leak} \frac{IP_3^4}{IP_3^4 + K_a^4} \cdot \frac{Ca_a^2}{Ca_a^2 + K_y^2} \cdot \frac{Ca_{cyl}^4}{Ca_{cyl}^4 + K_z^4}, J_{er} =$$

$k_f Ca_{er},$

$$J_A = r \cdot k_p, J_D = k_d \frac{IP_3^2}{IP_3^2 + K_p^2} \cdot \frac{Ca_{cyl}^4}{Ca_{cyl}^4 + K_d^4}, J_C = \epsilon \cdot IP_3$$

模型中各参数取值如下:

$k_{leak} = 19.5 \mu M \cdot \min^{-1}, k_p = 2.5 \mu M \cdot \min^{-1}, k_d = 80 \mu M \cdot \min^{-1}, k_f = 1 \min^{-1}, K_2 = 0.1 \mu M, K_a = 0.4 \mu M, K_y = 0.2 \mu M, K_x = 0.3 \mu M, K_p = 0.1 \mu M, K_d = 0.4 \mu M, k_{pump} = 6.5 \mu M \cdot \min^{-1}, k_{in1} = 1 \mu M \cdot \min^{-1}, k_{in2} = 2 \mu M \cdot \min^{-1}, \epsilon = 0.1, r = 1.$

为了讨论方便, 令

$$x = Ca_{cyl}, y = Ca_{er}, z = IP_3$$

在下面的分析中, 讨论随着参数 k_{out} 变化, 系统平衡点的存在性、数目、类型和分岔情况。

3 平衡点稳定性与分岔分析

3.1 平衡点的存在性与稳定性

由分岔理论可知, 模型 (1) 的平衡点满足以下方程:

$$\begin{cases} x = \frac{k_{in2} + r \cdot k_{in1}}{k_{out}} \\ \frac{k_{pump} x^2}{K_2^2 + x^2} - k_f y - \frac{k_{leak} r x^4 y^2 z^4}{(k_x^4 + x^4)(K_y^2 + y^2)(k_z^4 + z^4)} = 0 \\ r \cdot k_p - \epsilon \cdot z - \frac{k_d z^2 (k_{in2} + r k_{in1})^4}{k_{out}^4 (K_p^2 + z^2) \cdot (\frac{k_{in2} + r k_{in1}}{k_{out}})^4 + K_d^4} = 0 \end{cases} \quad (2)$$

令 x_0, y_0, z_0 为式 (2) 的根, 做以下变换

$$x_1 = x - x_0, y_1 = y - y_0, z_1 = z - z_0$$

则模型 (1) 可写为

$$\begin{cases} \frac{dx_1}{dt} = f_1(x_1, y_1, z_1, k_{out}) \\ \frac{dy_1}{dt} = f_2(x_1, y_1, z_1, k_{out}) \\ \frac{dz_1}{dt} = f_3(x_1, y_1, z_1, k_{out}) \end{cases} \quad (3)$$

这里

$$f_1 = y_0 + y_1 - k_{out}(x_0 + x_1) - \frac{6.5(x_0 + x_1)^2}{(x_0 + x_1)^2 + 0.01} + \frac{19.5(x_0 + x_1)^4 (y_0 + y_1)^2 (z_0 + z_1)^4}{((x_0 + x_1)^4 + 0.0081)((y_0 + y_1)^2 + 0.04)((z_0 + z_1)^4 + 0.0256)} + 3.0$$

$$f_2 = \frac{6.5(x_0 + x_1)^2}{(x_0 + x_1)^2 + 0.01} - \frac{19.5(x_0 + x_1)^4 (y_0 + y_1)^2 (z_0 + z_1)^4}{((x_0 + x_1)^4 + 0.0081)((y_0 + y_1)^2 + 0.04)((z_0 + z_1)^4 + 0.0256)} - y_1 - y_0$$

$$f_3 = 2.5 - 0.1z_1 - \frac{80(x_0 + x_1)^4 (z_0 + z_1)^2}{((z_0 + z_1)^2 + 1)((x_0 + x_1)^4 + 0.0256)} - 0.1z_0$$

则 $(0, 0, 0)$ 为模型 (3) 的平衡点, 它与模型 (1) 平衡点有相同的特征, 我们可以计算模型 (3) 的 jacobian 矩阵 $A =$

$(a_{ij})_{3 \times 3}$, 得到对应的特征方程为:

$$\lambda^3 + Q_1 \lambda^2 + Q_2 \lambda + Q_3 = 0$$

这里

$$Q_1 = -(a_{11} + a_{22} + a_{33})$$

$$Q_2 = a_{11} a_{22} + a_{11} a_{33} + a_{22} a_{33} - a_{13} a_{31} - a_{12} a_{21} - a_{32} a_{23}$$

$$Q_3 = a_{31} a_{13} a_{22} + a_{12} a_{21} a_{33} + a_{32} a_{23} a_{11} - a_{11} a_{22} a_{33} - a_{12} a_{23} a_{31} - a_{13} a_{21} a_{32}$$

在以上分析基础上, 应用微分方程定性和稳定性理论可得以下结论:

- (1) 当 $1 < k_{out} < 9.77129$, 系统 (1) 仅有一稳定的平衡点;
- (2) 当 $k_{out} = 9.77129$ 时, 系统 (1) 有一非双平衡点;
- (3) 当 $9.77129 < k_{out} < 18.38928$ 时, 系统 (1) 有一鞍点;
- (4) 当 $k_{out} = 18.38928$ 时, 系统 (1) 有一非双曲平衡点;
- (5) 当 $k_{out} > 18.38928$ 时, 系统 (1) 有稳定的平衡点。

3.2 平衡点的分岔

当 $k_{out} = 9.77129$, 平衡点 $o_1 = (0.3070, 1.6687, 0.3684)$,

令 $n = k_{out} - 9.77129$, 则模型 (1) 可写为:

$$\frac{dx_1}{dt} = f_1(x_1, y_1, z_1, n), \frac{dy_1}{dt} = f_2(x_1, y_1, z_1, n) \quad (4)$$

$$\frac{dz_1}{dt} = f_3(x_1, y_1, z_1, n), \frac{dn}{dt} = 0$$

$o_1'(0, 0, 0, 0)$ 为模型 (4) 的平衡点。模型 (4) 的特征根为

$$\xi_1 = -0.2460, \xi_2 = 22.4807i, \xi_3 = -22.4807i, \xi_4 = 0 \quad (5)$$

令

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ y_1 \\ z_1 \\ n \end{pmatrix} = U \begin{pmatrix} u \\ v \\ w \\ s \end{pmatrix}$$

这里

$$U = \begin{pmatrix} -0.0528 & -0.5237 & 0.2276 & 0.0233 \\ -0.9983 & 0.6226 & 0 & 0.6698 \\ 0.0528 & 0.4178 & 0.3343 & -0.0467 \\ 0 & 0 & 0 & 0.7407 \end{pmatrix}$$

则模型 (1) 化为:

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \\ \dot{w} \\ \dot{s} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -0.2460 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 22.4807 & 0 \\ 0 & -22.4807 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} u \\ v \\ w \\ s \end{pmatrix}$$

$$\begin{pmatrix} u \\ v \\ w \\ s \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} g_1 \\ g_2 \\ g_3 \\ g_4 \end{pmatrix} \quad (6)$$

这里

$$g_1 = 0.6698s - 0.9983u + 0.6226v - \frac{6.5\sigma_1^2}{\sigma_1^2 + 0.01} - (0.7407s + 9.77129)\sigma_1 + \frac{19.5\sigma_1^4 \sigma_2^2 \sigma_3^2}{(\sigma_2^2 + 0.0256)(\sigma_1^4 + 0.0081)(\sigma_3^2 + 0.04)} + 4.6687 + 0.2460u$$

$$g_2 = 0.9983u - 0.6698s - 0.6226v + \frac{6.5\sigma_1^2}{\sigma_1^2 + 0.01} - \frac{19.5\sigma_1^4 \sigma_2^2 \sigma_3^2}{(\sigma_2^2 + 0.0256)(\sigma_1^4 + 0.0081)(\sigma_3^2 + 0.04)} - 1.6687 - 22.4807w$$

$$g_3 = 0.00467s - 0.00528u - 0.04178v - 0.03343w -$$

$$\frac{80\sigma_1^2\sigma_2^2}{(\sigma_1^2 + 0.0256)(\sigma_2^2 + 1)} + 2.46316 + 22.4807v$$

$$g_4 = 0$$

$$\sigma_1 = 0.2276w + 0.0233s - 0.0258u - 0.5237v + 0.3070$$

$$\sigma_2 = 0.0528u - 0.0467s + 0.4178v + 0.3343w + 0.3684$$

$$\sigma_3 = 0.6698s - 0.9983u + 0.6226v + 1.6687$$

利用中心流形存在理论,式(6)存在下面的中心流形:

$$W_{loc}^c(o_1) = \{(u, v, w, s) \in R^4 \mid u = h(v, w, s), h(0, 0, 0) = 0, Dh(0, 0, 0) = 0\}$$

这里令

$$h(v, w, s) = av^2 + bw^2 + cs^2 + dvw + evs + fws + \dots \quad (7)$$

利用中心流形近似计算,得到以下结论:

$$a = -194.7326072, b = 38.04640935, c = -1.069677951,$$

$$d = -33.55929729, e = 28.60687258, f = -1.702404224$$

(8)

则可得系统(6)的中心流形为

$$\begin{pmatrix} \dot{v} \\ \dot{w} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 22.4807 \\ -22.4807 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v \\ w \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f^1(v, w) \\ f^2(v, w) \end{pmatrix} \quad (9)$$

这里

$$f^1(v, w) = -194.4015618v^2 + 37.98173045w^2 - 22.50224649vw + \dots$$

$$f^2(v, w) = 1.028188166v^2 - 0.208850414w^2 + 0.1771930897vw + \dots$$

而且由 Hopf 分岔判定定理,得

$$\frac{1}{16} \{ (f_{vw}^1 + f_{wv}^1 + f_{vw}^2 + f_{wv}^2) + \frac{1}{-22.4807} [f_{vw}^1 (f_{vw}^1 + f_{vw}^2) - f_{vw}^2 (f_{vw}^1 + f_{vw}^2) - f_{vw}^1 f_{vw}^2 + f_{wv}^1 f_{wv}^2] \} |_{(0,0)} = -31.27555498 < 0$$

$$\frac{d\text{Re}(\xi(s))}{ds} |_{(0,0,0)} = 0.3799797148 > 0$$

利用分岔理论,得到以下结论:

结论 1 当 $k_{out} = 9.77129$, 系统(1)在平衡点 o_1 出现超临界 Hopf 分岔。当 $k_{out} > 9.77129$, 平衡点 o_1 失去稳定性,而且系统(1)将出现围绕 o_1 区域的极限环,并产生振荡现象。

当 $k_{out} = 18.38928$, 平衡点 $o_2 = (0.1631, 3.1630, 4.4823)$, 类似 $k_{out} = 9.77129$ 的分析,可得到中心流形:

$$\begin{pmatrix} \dot{v} \\ \dot{w} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -4.2971 \\ 4.2971 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} v \\ w \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} f^1(v, w) \\ f^2(v, w) \end{pmatrix}$$

这里

$$f^1(v, w) = 0.00001511294889v^2 + 1.00161091121w^2 - 0.0001047764349vw + \dots$$

$$f^2(v, w) = -0.001511294889v^2 - 1.61091121w^2 + 0.1047764349vw + \dots$$

而且

$$\frac{1}{16} \{ (f_{vw}^1 + f_{wv}^1 + f_{vw}^2 + f_{wv}^2) + \frac{1}{4.2971} [f_{vw}^1 (f_{vw}^1 + f_{vw}^2) - f_{vw}^2 (f_{vw}^1 + f_{vw}^2) - f_{vw}^1 f_{vw}^2 + f_{wv}^1 f_{wv}^2] \} |_{(0,0)} = 0.004763424481 > 0$$

$$\frac{d\text{Re}(\xi(s))}{ds} |_{(0,0,0)} = -0.1590980616 < 0$$

利用分岔理论,得到以下结论:

结论 2 当 $k_{out} = 18.38928$, 系统(1)在平衡点 o_2 出现亚临界 Hopf 分岔,当 $k_{out} > 18.38928$, 平衡点 o_2 变得稳定,而且围绕点 o_2 的极限环由稳定变为不稳定,系统(1)振荡现象消失。

4 计算机仿真结果

图 1 为系统(1)的平衡点分岔图,曲线上的实线部分表示稳定的平衡点状态,虚线部分表示不稳定的平衡点状态。由图 1 可看出,随着 k_{out} 的变化,系统(1)出现 2 个分岔点 HB1 与 HB2,分别为 $k_{out}^1 = 9.77121$ 和 $k_{out}^2 = 18.38928$,而且在对应分岔点处出现了周期轨。当 $k_{out} < k_{out}^1$ 时,存在一稳定的平衡点,而当 $k_{out}^1 < k_{out} < k_{out}^2$ 时,平衡点失去稳定性,而且出现极限环,并产生振荡现象。随着 k_{out} 的增加,又出现一稳定的平衡点,同时产生极限环。

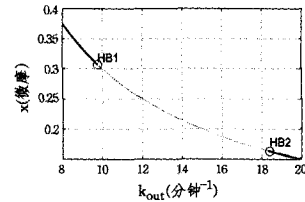


图 1 系统(1)随参数 k_{out} 变化的平衡点曲线,HB1 和 HB2 分别为超临界 Hopf 分岔点和亚临界 Hopf 分岔点

图 2 表示 $k_{out} = 11$ 时,系统(1)在 $(x-z)$ 相平面的一条稳定周期轨,图 3 是与其对应的时序图,其周期 $T \approx 0.44s$,系统(1)呈现出简单的周期峰振荡状态。

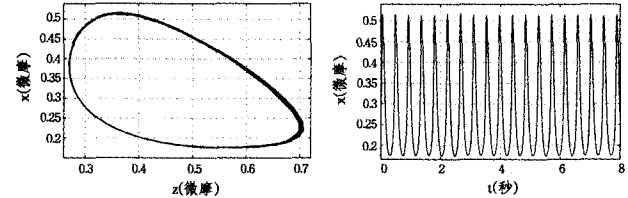


图 2 当 $k_{out} = 11$, 系统(1)的相图 图 3 当 $k_{out} = 11$, 系统(1)的周期峰振荡图

图 4 与图 5 分别表示 $k_{out} = 18.35$ 时,系统(1)的相图与时间历程图。图 5 表现的是系统(1)的一个点-环型周期簇振荡,与图 3 相比,每两个峰之间多了一段较平坦的变化过程(如图 5 中 t 从 2.5 到 5.5 所示),这就是我们说的慢通道效应。这种现象是因为系统(1)的轨线同时受到不稳定极限环排斥和稳定焦点吸引所共同产生的。

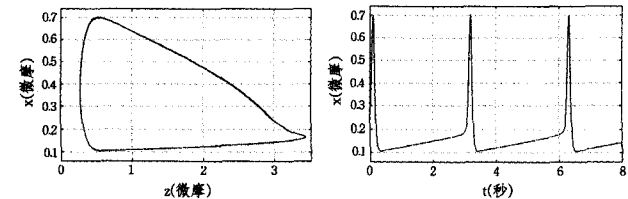


图 4 当 $k_{out} = 18.35$, 系统(1)的相图 图 5 当 $k_{out} = 18.35$, 系统(1)的周期簇振荡图

图 6 和图 7 分别表示 $k_{out} = 9.86$ 时系统(1)的相图和时序图,此时细胞内钙离子浓度呈现出一种拟周期簇振荡。这种簇振荡的产生机制是由于系统遇到了一个超临界 Neimark-Sacker 分岔,其特征是第一和第二李雅普诺夫指数均为零。

(下转第 263 页)

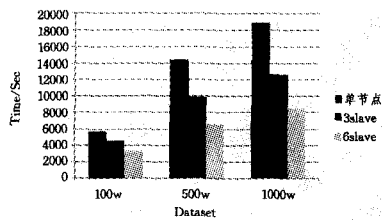


图4 循环次数为10时的实验结果

第2组实验计算量是第一次的10倍,但计算时间只增加4倍左右,这表明随着数据量的增加,计算效率在提高。通过两次实验的比较可以看出,数据量越大,计算越复杂,受限玻尔兹曼机算法在Hadoop集群上的优势越显著。

结束语 本文主要针对受限玻尔兹曼机传统实现算法在数据量较大时计算效率较低的问题,提出利用云计算Hadoop平台实现受限玻尔兹曼机推荐的方法。在分析经典受限玻尔兹曼机推荐过程的基础之上,提出一种基于云平台的受限玻尔兹曼机推荐算法,并详细说明了推荐原理和实现过程。最后,通过一系列实验来验证其可行性和有效性。在大体量数据集的实验条件下,当输入数据集为set1时,Hadoop平台的计算时间与单节点的计算时间持平。随着数据量和计算节点增加,Hadoop逐渐表现出较大的优势,计算效率明显提高。这说明Hadoop在大体量数据集环境下能有效提高受限玻尔兹曼机推荐算法的计算效率。然而,受Hadoop集群节点少、物理机配置较低等条件的限制,此实验还未完全体现Hadoop的计算优势。下一步工作将从解决这些问题出发,进一步改进算法,充分发挥Hadoop在受限玻尔兹曼机推荐计算中的作用。

参考文献

- [1] 范波,程久军. 用户间多相似度协同过滤推荐算法[J]. 计算机科学,2012(1):23-26
- [2] 张光卫,李德毅,李鹏,等. 基于云模型的协同过滤推荐算法[J]. 软件学报,2007(10):2403-2411
- [3] 许海玲,吴潇,李晓东,等. 互联网推荐系统比较研究[J]. 软件学报,2009(2):350-362
- [4] 马宏伟,张光卫,李鹏. 协同过滤推荐算法综述[J]. 小型微型计算机系统,2009(7):1282-1288
- [5] 李乔,郑啸. 云计算研究现状综述[J]. 计算机科学,2011(04):32-37
- [6] Salakhutdinov R, Mnih A, Hinton G. Restricted Boltzmann Machines for Collaborative Filtering[C]//Proceedings of the 24th International Conference on Machine Learning. 2007:791-798
- [7] Hinton G. A Practical Guide to Training Restricted Boltzmann Machines[EB/OL]. <http://www.cs.toronto.edu/~hinton/absps/guideTR.pdf>, 2010-08-02
- [8] Fischer A, Igel C. An Introduction to Restricted Boltzmann Machines[C]//Progress in Pattern Recognition, Image Analysis, Computer Vision and Applications. 2012:14-36
- [9] Cueto M A, Morton J, Sturmfels B. Geometry of the Restricted Boltzmann Machine[C]//AMS Special Session on Algebraic Methods in Statistics and Probability. 2010,516:135-153
- [10] Jeffrey D, Sanjay G. Mapreduce: Simplified data processing on large clusters[C]//Proceedings of the Sixth Symposium on Operating Systems Design and Implementation. 2004:137-149
- [11] Apache HDFS Architecture[EB/OL]. http://hadoop.apache.org/docs/hdfs/current/dfs_design.html, 2011-04-12

(上接第250页)

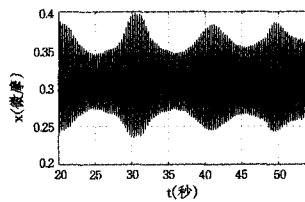
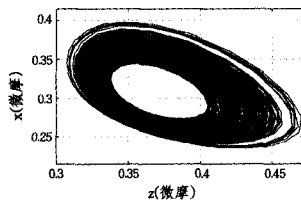


图6 当 $k_{out} = 9.86$, 系统(1)的相图
图7 当 $k_{out} = 9.86$, 系统(1)的拟周期簇振荡图

结束语 Borghans-Dupont 系统较为复杂,用传统的频域分析方法^[12,13]需要进行拉普拉斯变换,并构造传输矩阵,理论分析较繁琐,算法特性不强。我们利用构造中心流形的方法,算法设计思想清晰,而且执行效率高,并且通过设计的中心流形算法和对所得数据的分析,也获得了系统产生钙振荡的理论判据,发现这种振荡现象的产生与消失是由于Hopf分岔导致的。而且通过分析发现,系统随着分岔参数的改变,出现了两类不同的Hopf分岔,分别为超临界Hopf分岔和亚临界Hopf分岔。最后利用计算机仿真,绘制了系统的分岔图,并通过选取分岔区域中不同分岔参数,绘制了相应的相图与时序图,仿真的结果说明了振荡现象的存在,也验证了理论分析的结果。

参考文献

- [1] Kummer U, Olsen L F, Dixon C J, et al. Switching from simple to complex oscillations in calcium signaling[J]. Biophys J, 2000, 79:1188-1195

- [2] Woods N M, Kuthbertson K S R, Cobbold P H. Agonist-induced oscillations in hepatocytes[J]. Cells Calcium, 1987, 8:79-100
- [3] Goldbeter A. Biochemical oscillations and cellular rhythms[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996
- [4] Borghans J A M, Dupont G, Goldbeter A. Complex intracellular calcium oscillations. A theoretical exploration of possible mechanisms[J]. Biophys Chem, 1997, 66(1):25-41
- [5] Nabajyoti D, Tarini K D. Determination of supercritical and subcritical Hopf bifurcation on a two-dimensional chaotic model[J]. International Journal of Advanced Scientific and Technical Research, 2012, 1:207-220
- [6] Jing X, Yu Z X, Yuan R. Stability and Hopf bifurcation in a symmetric lotka-volterra predator system with delays[J]. Electric Journal of Differential Equations, 2013:1-16
- [7] 严传魁,刘深泉. 动态 IP_3 - Ca^{2+} 振荡模型的数值分析[J]. 生物数学学报, 2005, 21(5):339-344
- [8] 周莉莉,李旭东,常玉. Houart-Dupont 钙振荡模型的复杂动态[J]. 北京化工大学学报, 2010, 37(3):134-139
- [9] Wiggins S. Introduction to applied nonlinear dynamical systems and chaos[M]. Berlin: Springer, 1990
- [10] Jing Z J, Chang Y, Guo B L. Bifurcation and chaos in discrete FitzHugh Nagumo systems[J]. Chaos Solitons and Fractals, 2004, 21(3):701-710
- [11] 王青云,石霞,陆启韶. 神经元耦合系统的同步动力学[M]. 北京:科学出版社, 2008
- [12] 李绍文. 连续时延神经网络模型的Hopf分岔分析[J]. 计算机科学, 2002, 29(9):47-49
- [13] Gentile F S, Moiola J L, Paolini E E. On the study of bifurcation in delay-differential equations; A frequency-domain approach[J]. Int J Bifurcation Chaos, 2012, 22(6):125-137