

УДК 517.9

## Двухчастотные колебания обобщенного уравнения импульсного нейрона с двумя запаздываниями

Глызин С. Д., Овсянникова Е. О.<sup>1</sup>

*Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова*

*e-mail: glyzin@uniyar.ac.ru, katerinakiseleva@mail.ru*

*получена 20 ноября 2010*

**Ключевые слова:** запаздывание, нормальная форма, квазиполином, бифуркации, автоколебания

Изучается динамика обобщенного уравнения импульсного нейрона с двумя запаздываниями. Проведен локальный анализ потери устойчивости ненулевого состояния равновесия задачи. С учетом полученных асимптотических формул численно проанализированы фазовые перестройки, происходящие с изучаемым уравнением.

**Постановка задачи.** В классической статье А. Ходжкина и Э. Хаксли [1] убедительно продемонстрировано, что моделирование электрической активности импульсного нейрона связано с описанием ионного обмена через клеточную мембрану. Учитывая, что определяющую роль в этом процессе играет транспорт ионов калия и натрия, а также тот факт, что ионам калия при прохождении канала приходится преодолевать большее число ворот и эти ворота открываются с некоторой задержкой, в [2,3] было предложено использовать следующее дифференциальное уравнение с запаздыванием:

$$\dot{u} = \lambda [-1 - f_{\text{Na}}(u) + f_{\text{K}}(u(t-1))]u, \quad (1)$$

учитывающее задержки при прохождении через каналы ионов калия. Здесь  $u(t)$  — мембранный потенциал нейрона, функции

$$f_{\text{Na}}(u) = r_1 \exp(-u^2) \quad \text{и} \quad f_{\text{K}}(u(t-1)) = r_2 \exp(-u^2(t-1)) \quad (2)$$

характеризуют проводимости натриевых и калиевых каналов клетки соответственно, время пронормировано так, что запаздывание калиевого тока равно единице. Естественным обобщением (1) является уравнение

$$\dot{u} = \lambda [-1 - r_1 \exp(-u^2(t-h)) + r_2 \exp(-u^2(t-1))]u, \quad (3)$$

---

<sup>1</sup>Работа выполнена при финансовой поддержке целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (государственный контракт №02.740.11.0197).

в котором запаздывание учтено и для натриевого канала.

Перемещение ионов калия и натрия в нейроне называется активным транспортом, но электрохимическая активность нейрона обеспечивается также с помощью механизма пассивного распределения [4]. Он представляет собой переход ионов калия, притягиваемых отрицательно заряженными молекулами  $A^-$ , внутрь клетки с одновременным перемещением анионов хлора  $Cl^-$  в межклеточное пространство. Таким образом, процесс пассивного распределения ионов в нейронной клетке также может моделироваться уравнением с двумя запаздываниями

$$\dot{u} = \lambda [-1 + r_1 \exp(-u^2(t-h)) + r_2 \exp(-u^2(t-1))]u \quad (4)$$

с той лишь разницей, что направление токов (знак при  $r_1$ ) противоположно.

Рассмотрим простейшие динамические свойства уравнений (3) и (4), связанные с введением дополнительного запаздывания.

### 1. Устойчивость ненулевого состояния равновесия модели

Уравнения (3) и (4) при условиях  $r_2 \pm r_1 > 1$  имеют ненулевое состояние равновесия

$$u = u_* = \sqrt{\ln(r_2 \pm r_1)}. \quad (5)$$

Здесь плюс берется для уравнения (4), а минус — для уравнения (3). Устойчивость данного состояния равновесия определяется характеристическим квазиполиномом

$$P(\mu) \equiv \mu + 2\lambda u_*^2 \left( \frac{r_2}{r_2 \pm r_1} \exp(-\mu) \pm \frac{r_1}{r_2 \pm r_1} \exp(-\mu h) \right). \quad (6)$$

После введения дополнительных обозначений

$$a = \frac{r_2}{r_2 \pm r_1}, \quad r = 2\lambda \ln(r_2 \pm r_1), \quad (7)$$

характеристический квазиполином (6) допускает более простой вид

$$P(\mu) \equiv \mu + r(ae^{-\mu} + (1-a)e^{-\mu h}), \quad (8)$$

общий для уравнений (3) и (4). Заметим, что квазиполином (8) совпадает с характеристическим квазиполиномом обобщенного уравнения Хатчинсона с двумя запаздываниями, которое в ряде работ используется в качестве нейроподобного элемента. Проблема устойчивости квазиполинома (8) изучалась в [5], [6] при  $0 < a < 1$ .

### 2. Исследование характеристического квазиполинома

Полагая  $\lambda = i\omega$  и приравняв к нулю вещественные и мнимые части квазиполинома (8), получаем систему

$$\varphi(\omega) \equiv a \cos \omega + (1-a) \cos \omega h = 0, \quad (9)$$

$$r(\omega) \equiv \frac{\omega}{a \sin \omega + (1-a) \sin \omega h}. \quad (10)$$

Найдем значения параметров  $a$ ,  $r$ ,  $h$ , при которых корни квазиполинома (8) попадают на мнимую ось.

Пусть в системе (9)-(10)

$$\varphi(\omega_0) = 0, \quad r = r(\omega_0) + \varepsilon, \quad \lambda = \tau(\varepsilon) + i\omega(\varepsilon),$$

где  $\tau(0) = 0$ ,  $\omega(0) = \omega_0$ . Положим

$$\text{sign } \tau'_0 = -\text{sign } \varphi'(\omega_0) \left( \tau'_0 = \frac{d}{d\varepsilon} \tau(\varepsilon) \Big|_{\varepsilon=0} \right). \quad (11)$$

Далее, пусть  $\omega_j, j = 1, 2, \dots$  — положительные корни уравнения (9), занумерованные в порядке возрастания с учетом их кратности. Из (11) следует, что числа  $\pm i\omega_j$  в случае нечетных  $j$  при увеличении  $r$  приходят из левой полуплоскости, а в случае четных — из правой. Кроме того, при любых фиксированных  $a, h$  и при достаточно малом  $r$  все корни характеристического квазиполинома (8) лежат слева от мнимой оси.

Рассмотрим задачу о максимальном числе корней квазиполинома (8), находящихся на мнимой оси, и проблему главных резонансов между ними. Эта задача существенно зависит от величины параметра  $a$ . Будем изучать отдельно два следующих случая:  $0 < a < 1$  и  $a > 1$ .

**Случай  $0 < a < 1$ .** При выполнении этого условия значение запаздывания  $h$ , не ограничивая общности, можно считать принадлежащим промежутку  $(0, 1)$ . При значениях  $h > 1$  с помощью замен

$$h \rightarrow 1/h, \quad rh \rightarrow r, \quad \lambda h \rightarrow \lambda \quad 1 - a \rightarrow a \quad (12)$$

квазиполином (8) переходит в себя с  $h \in (0, 1)$ .

Следующие две леммы и теорема, доказанные в [6], позволяют узнать, сколько пар корней может одновременно находиться на мнимой оси в данном случае.

**Лемма 1.** Пусть параметр  $h > 0$  достаточно мал, тогда существует счетное число таких значений  $a_k(h), r_k(h), k = 1, 2, \dots$ , что при  $a = a_k(h)$  и  $r < r_k(h)$  корни характеристического квазиполинома (8) лежат в левой комплексной полуплоскости, а при  $r = r_k(h)$  две пары корней  $\pm i\omega_1(h)$  и  $\pm i\omega_2(h)$  выходят на мнимую ось. Кроме того, имеют место асимптотические формулы

$$a_k(h) = \frac{1}{2} - \frac{\pi^2}{12}(2k+1)^2(2k+3)^2 h^4 + O(h^5), \quad (13)$$

$$r_k(h) = \frac{1}{h} \left[ 1 + \frac{\pi^2}{3}(4k^2 + 8k + 5)h^2 + O(h^3) \right], \quad (14)$$

$$\omega_{k1}(h) = \pi(2k+1) \left[ 1 - h + h^2 + \frac{\pi^2(2k+3)^2 - 3}{3} h^3 + O(h^4) \right], \quad (15)$$

$$\omega_{k2}(h) = \pi(2k+3) \left[ 1 - h + h^2 + \frac{\pi^2(2k+1)^2 - 3}{3} h^3 + O(h^4) \right], \quad (16)$$

где  $k = 1, 2, \dots$

Приведенная лемма показывает, что при достаточно малых положительных  $h$  квазиполином (8) может иметь на мнимой оси не более двух пар чисто мнимых собственных чисел, а формулы (15), (16) показывают, что эти пары не связаны резонансами. Для того, чтобы две пары корней  $\pm i\omega_1$  и  $\pm i\omega_2$  квазиполинома (8) оказались на мнимой оси, в соответствии с формулами (9), (10) имеем

$$a \cos \omega_1 + (1 - a) \cos \omega_1 h = 0, \quad a \cos \omega_2 + (1 - a) \cos \omega_2 h = 0, \\ r(\omega_1) = \frac{\omega_1}{a \sin \omega_1 + (1 - a) \sin \omega_1 h} = r(\omega_2) = \frac{\omega_2}{a \sin \omega_2 + (1 - a) \sin \omega_2 h}. \quad (17)$$

Формулы (13) определяют вырожденные кривые  $a = a_k(h)$  для  $0 < h \ll 1$ . Рассмотрим теперь условия, при которых эти кривые могут прерваться. Выше уже отмечалось, что  $\omega_{k1}(h)$  и  $\omega_{k2}(h)$  — два соседних нечетных решения уравнения (9). Понятно, что при некоторых значениях  $h$  нечетное и четное решения (9) могут совпадать, и  $\omega_{k1}(h)$  становится в этом случае кратным корнем уравнения (9). При увеличении  $h$  соответствующий корень  $\omega_{k1}(h)$  перестает существовать. Таким образом, для определения крайних точек описанных кривых можно воспользоваться системой (17), дополненной уравнением

$$\varphi'(\omega_1) = -a \sin \omega_1 - (1 - a)h \sin \omega_1 h = 0. \quad (18)$$

После несложных преобразований системы (17) и уравнения (18) для отыскания  $k$ -й крайней точки получаем систему

$$a \cos \omega_2 + (1 - a) \cos \omega_2 h = 0, \\ \omega_2 (a \sin \omega_1 + (1 - a) \sin \omega_1 h) = \omega_1 (a \sin \omega_2 + (1 - a) \sin \omega_2 h), \\ \omega_1 = 2\pi k - \arccos \left[ -\sqrt{\frac{a^2 - h^2(1 - a)^2}{a^2(1 - h^2)}} \right], \quad (19) \\ h\omega_1 = \arccos \left[ \sqrt{\frac{a^2 - h^2(1 - a)^2}{(1 - a)^2(1 - h^2)}} \right],$$

которая может быть решена численно. В таблице 1 приведены координаты конечных точек первых четырех нейтральных кривых, вычисленные в соответствии с (19). При достаточно большом  $k$  выполнено следующее утверждение.

Таблица 1

№ кривой	$h$	$a$	$r$	$\omega_1$	$\omega_2$
1	0.2995	0.3447	8.9792	3.6738	6.8154
2	0.1359	0.2001	14.7813	9.9848	13.1263
3	0.0880	0.1402	20.9531	16.2720	19.4136
4	0.0651	0.1079	27.1863	22.5565	25.6981

**Лемма 2.** Пусть  $k$  — номер нейтральной кривой на плоскости параметров  $t, h$ , тогда для конечных точек этих кривых при достаточно большом  $k$  выполнены

следующие асимптотические формулы:

$$a_k = \frac{\sqrt{\pi^2 + 4}}{8k} \left( 1 - \frac{\pi\sqrt{\pi^2 + 4} + 4\omega_0}{8\pi k} + O(k^{-2}) \right), \quad (20)$$

$$h_k = \frac{1}{4k} - \frac{\pi + 2\omega_0}{16\pi k^2} + \frac{(\pi + 2\omega_0)^2}{64\pi^2 k^3} + O(k^{-4}), \quad (21)$$

где  $\omega_0 = -\arccos\left[-\frac{\pi}{\sqrt{\pi^2+4}}\right]$ ,  $k = 1, 2, \dots$ . При этом для  $\omega_{k1}$ ,  $\omega_{k2}$ ,  $r_k$  выполнено

$$\omega_{k1} = 2\pi k + \omega_0 + O(k^{-2}), \quad \omega_{k2} = (2k + 1)\pi + \omega_0 + O(k^{-2}), \quad (22)$$

$$r_k = \frac{1}{4\pi^2} \left( \pi^2 + 4 + 2\sqrt{\pi^2 + 4} \right) \left( 8\pi k - 4\omega_0 + \pi\sqrt{\pi^2 + 4} + O(k^{-1}) \right). \quad (23)$$

С помощью утверждений лемм 2, 1 удается ответить на вопрос о характере потери устойчивости ненулевого состояния равновесия уравнения (4).

**Теорема 1.** Потеря устойчивости ненулевого состояния равновесия уравнения (4) не может происходить так, чтобы на мнимой оси находились три пары, а при наличии двух пар не может быть резонансов 1:1 и 1:3. Резонанс 1:2 реализуется при

$$a = a_* = \frac{9 - \sqrt{6}}{18}, \quad h = h_* = \frac{1}{\omega_*} \arccos \left( \sqrt{\frac{a_*}{2(1 - a_*)}} \right), \quad (24)$$

$$r = r_* = \frac{\omega_*}{a_* \sin \omega_* + (1 - a_*) \sin \omega_* h_*},$$

где  $\omega_* = 2\pi - \arccos\left[\frac{-2-3\sqrt{6}}{10}\right]$ .

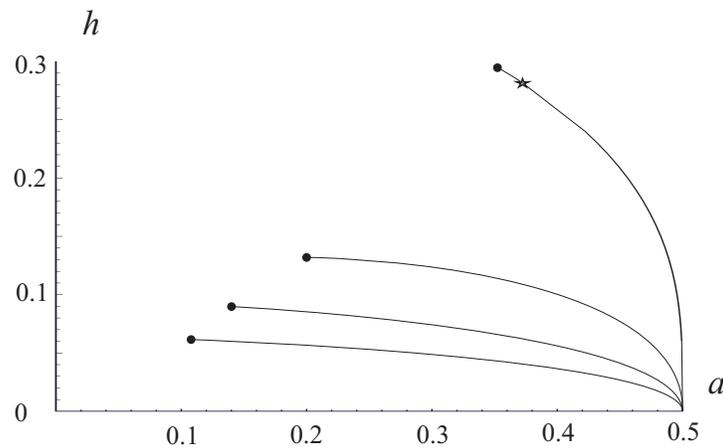


Рис. 1. Графики нейтральных кривых при  $0 < a < 1$

На рис. 1 представлены графики нейтральных кривых, для которых квазиполином (8) имеет при критическом значении параметра  $r$  две пары чисто мнимых

корней. Жирные точки на концах кривых соответствуют значениям из таблицы 1. Звездочкой на первой кривой обозначена точка, в которой реализуется резонанс 1:2 (см. соотношения (24)). В силу лемм 2, 1 таких кривых счетное число, причем на каждой из них  $a \rightarrow 0.5$  при  $h \rightarrow 0$ . При малых  $h$  эти кривые  $a_k = a_k(h)$  не пересекаются в силу соотношений (13) леммы 1. При значениях  $h$ , не близких к нулю и к крайним точкам (20), (21), для построения нейтральных кривых использовались численные методы. Оказалось, что кривые не пересекаются при всех  $h$ , для которых определена каждая из них.

**Случай  $a > 1$ .** Рассмотрим характеристический квазиполином (8) при  $a > 1$ . Сразу отметим, что в данном случае нельзя ограничиться рассмотрением значений  $0 < h < 1$ , поскольку замены типа (12) не переводят (8) в себя (нарушается условие  $a > 0$ ). Тем не менее, в этой ситуации можно действовать аналогичными предыдущему случаю методами. Как оказалось, при  $a > 1$  и  $h > 1$ , как и ранее, можно построить на плоскости  $(h, a)$  кривые, для значений на которых можно выбрать величину  $r$  так, чтобы две пары корней выходили на мнимую ось при потере устойчивости состояния равновесия уравнения (3).

Используя систему (17), нетрудно численно построить графики нейтральных кривых (см. рис. 2).

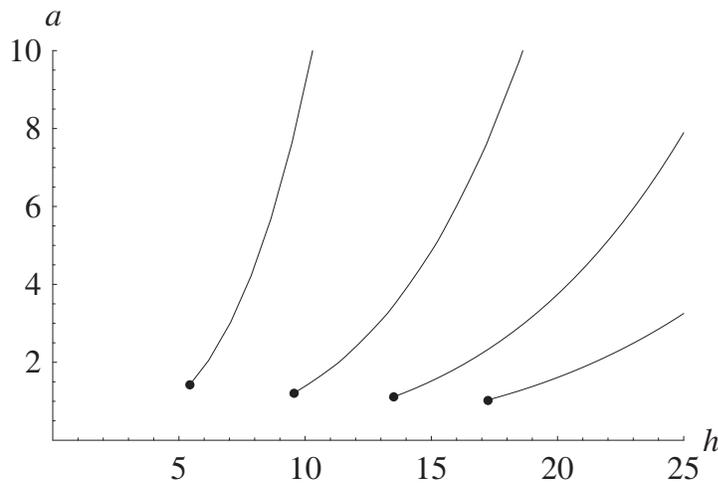


Рис. 2. График зависимости величин  $a(h)$  при  $h > 1$

При достаточно больших значениях параметра  $h$  нейтральные кривые допускают асимптотическое представление.

**Лемма 3.** Пусть параметр  $h > 0$  достаточно велик, тогда существует счетное число таких значений  $a_k(h)$ ,  $r_k(h)$ ,  $k = 1, 2, \dots$ , что при  $a = a_k(h)$  и  $r < r_k(h)$  корни характеристического квазиполинома (8) лежат в левой комплексной полуплоскости, а при  $r = r_k(h)$  две пары корней  $\pm i\omega_1(h)$  и  $\pm i\omega_2(h)$  выходят на мнимую ось. Кроме того, имеют место асимптотические формулы

$$a_k(h) = \frac{3}{16k^2(k+1)^2\pi^4} \left( h^4 + 4h^3 + \frac{1}{15}(90 + 13(1 + 2k + 2k^2)\pi^2)h^2 + O(h) \right), \quad (25)$$

$$r_k(h) = \frac{8}{3}k^2(k+1)^2\pi^4 \left( h^{-4} - 4h^{-5} + \left( 10 - \frac{1}{5}(1+2k+2k^2)\pi^2 \right) h^{-6} + O(h^{-7}) \right), \quad (26)$$

$$\omega_{k1}(h) = 2\pi k \left[ h^{-1} - h^{-2} + h^{-3} + \frac{1}{3}(4\pi^2(k+1)^2 - 3)h^{-4} + \frac{1}{3}(3 - 16\pi^2(k+1)^2)h^{-5} + O(h^{-6}) \right], \quad (27)$$

$$\omega_{k2}(h) = 2\pi(k+1) \left[ h^{-1} - h^{-2} + h^{-3} + \frac{1}{3}(4\pi^2k^2 - 3)h^{-4} + \frac{1}{3}(3 - 16\pi^2k^2)h^{-5} + O(h^{-6}) \right], \quad (28)$$

где  $k = 1, 2, \dots$

Крайние точки графиков нейтральных кривых, изображенных на рис. 2, вычисляются из системы (19). Первые четыре из них представлены в следующей таблице.

Таблица 2

№ кривой	$h$	$a$	$r$	$\omega_1$	$\omega_2$
1	5.3533	1.5154	2.4863	1.2771	1.864
2	9.3545	1.2461	1.986	1.4034	1.7393
3	13.3511	1.1613	1.838	1.4541	1.6894
4	17.3611	1.1198	1.7661	1.4802	1.6612

Сформулируем основное утверждение, полученное на основе леммы 3.

**Теорема 2.** Потеря устойчивости ненулевого состояния равновесия уравнения (3) не может происходить так, чтобы на мнимой оси находились три пары, а при наличии двух пар не может быть резонансов 1:1, 1:2 и 1:3.

Нетрудно видеть, что отличие теоремы 2 от 1 состоит лишь в том, что в первом случае наблюдается резонанс 1:2, а во втором — нет. Доказательство невозможности резонансов проверяется аналогично [6] от противного. Следует отметить, что формулы (25)–(28) дают удовлетворительное приближение кривых  $a_k(h)$  и значений параметров  $r_k(h)$ ,  $\omega_{k1}(h)$ ,  $\omega_{k2}(h)$ , на всем промежутке изменения  $h$ .

### 3. Построение нормальной формы обобщенного нейронного уравнения в критическом случае двух пар на мнимой оси

Для исследования окрестности нетривиального состояния равновесия уравнений (3) и (4) сдвинем мембранный потенциал в ненулевое состояние равновесия  $u = v + u_*$  и произведем разложение правых частей в ряды до кубических членов

$$\dot{v} = r \left[ (1-a) \left( -2u_*v(t-h) + (2u_*^2 - 1)v^2(t-h) + \left( 2u_* - \frac{4}{3}u_*^3 \right) v^3(t-h) \right) + a \left( -2u_*v(t-1) + (2u_*^2 - 1)v^2(t-1) + \left( 2u_* - \frac{4}{3}u_*^3 \right) v^3(t-1) \right) \right] (v + u_*), \quad (29)$$

где параметры  $a$  и  $r$  вычисляются по формулам (7).

Предположим, что величины  $a = a_0$  и  $h = h_0$  выбраны так, что характеристический квазиполином (8) может иметь две пары чисто мнимых корней  $\pm i\omega_1$ ,  $\pm i\omega_2$ . Тогда по формуле (17) можно найти такое критическое значение  $r_0 = r(\omega_1) = r(\omega_2)$ , при котором происходит потеря устойчивости нулевого состояния равновесия (29).

Рассмотрим уравнение (29) в близком к критическому случае  $r = r_0 + \varepsilon$ . Для построения нормальной формы выполним стандартную замену

$$v(t, s) = \sqrt{\varepsilon}(z_1(s) \exp(i\omega_1 t) + z_2(s) \exp(i\omega_2 t) + \text{к.с.}) + \varepsilon v_1(t, s) + \varepsilon^{3/2} v_2(t, s) + \dots, \quad (30)$$

где  $s = \varepsilon t$  — медленное время, под к.с. подразумевается выражение комплексно сопряженное данному в той же скобке. Приравнивание коэффициентов при одинаковых степенях  $\sqrt{\varepsilon}$  приводит на первом шаге к верному тождеству. На втором шаге для определения  $v_1(t, s)$  имеем линейное дифференциальное уравнение с запаздыванием. Определяя решение этого уравнения в виде суммы гармоник, на которые распадается его правая часть, получаем следующее выражение для функции  $v_1$ :

$$v_1 = w_0(|z_1|^2 + |z_2|^2) + (w_{11}z_1^2 \exp(2i\omega_1 t) + w_{22}z_2^2 \exp(2i\omega_2 t) + w_{12}z_1 z_2 \exp(i(\omega_1 + \omega_2)t) + w_{21}z_1 \bar{z}_2 \exp(i(\omega_1 - \omega_2)t) + \text{к.с.}), \quad (31)$$

где

$$w_0 = 2u_* - \frac{1}{u_*}, \quad w_{jj} = \frac{(2u_*^2 - 1)(P(2i\omega_j) - 2i\omega_j) + 2i\omega_j}{2u_*P(2i\omega_j)},$$

$$w_{jk} = \frac{1}{u_*P(i(\omega_1 + (-1)^k\omega_2))} \left( i(\omega_1 + (-1)^k\omega_2) + (2u_*^2 - 1)(P(i(\omega_1 + (-1)^k\omega_2)) - i(\omega_1 + (-1)^k\omega_2)) \right), \quad (32)$$

$$j, k = 1, 2, \quad j \neq k.$$

Наконец, на третьем шаге в результате приравнивания коэффициентов при  $\varepsilon^{3/2}$  получаем уравнение, из условий разрешимости которого среди функций с частотами  $\omega_1$  и  $\omega_2$  по  $t$  получается система обыкновенных дифференциальных уравнений

$$\begin{aligned} z_1' &= \Phi_1 z_1 + (A_{11}|z_1|^2 + A_{12}|z_2|^2)z_1, \\ z_2' &= \Phi_2 z_2 + (A_{21}|z_1|^2 + A_{22}|z_2|^2)z_2, \end{aligned} \quad (33)$$

представляющая собой укороченную нормальную форму. Штрихом в системе (33) обозначены производные функций  $z_1(s)$ ,  $z_2(s)$  по  $s$ , а параметры вычисляются по формулам

$$\Phi_j = \frac{i\omega_j}{\lambda P'(i\omega_j)},$$

$$\begin{aligned} A_{jj} &= \frac{1}{u_*P'(i\omega_j)} \left( -i\omega_j((2u_*^2 - 1)(w_0 + w_{jj}) + (3u_* - 2u_*^3) + (w_{jj} - w_0)) + \right. \\ &\quad \left. + (P(2i\omega_j) - 2i\omega_j)(u_* - w_{jj} - 1/(2u_*)) + 2\lambda u_*(2u_*^2 - w_0 u_* - 1) \right), \quad j = 1, 2, \end{aligned}$$

$$A_{12} = \frac{1}{u_* P'(i\omega_1)} \left( (P(i(\omega_1 + \omega_2)) - i(\omega_1 + \omega_2))(2u_* - w_{12} - 1/u_*) + \right. \\ \left. + (P(i(\omega_1 - \omega_2)) - i(\omega_1 - \omega_2))(2u_* - w_{21} - 1/u_*) + 2\lambda u_* (2u_*^2 - w_0 u_* - 1) - \right. \\ \left. - i\omega_1 ((2u_*^2 - 1)(w_0 + w_{12} + w_{21}) + 2(3u_* - 2u_*^3) - w_0) + i\omega_2 (w_{21} - w_{12}) \right),$$

$$A_{21} = \frac{1}{u_* P'(i\omega_2)} \left( (P(i(\omega_1 + \omega_2)) - i(\omega_1 + \omega_2))(2u_* - w_{12} - 1/u_*) + \right. \\ \left. + (P(i(\omega_2 - \omega_1)) - i(\omega_2 - \omega_1))(2u_* - \bar{w}_{21} - 1/u_*) + 2\lambda u_* (2u_*^2 - w_0 u_* - 1) - \right. \\ \left. - i\omega_2 ((2u_*^2 - 1)(w_0 + w_{12} + \bar{w}_{21}) + 2(3u_* - 2u_*^3) - w_0) + i\omega_1 (\bar{w}_{21} - w_{12}) \right),$$

$$P'(i\omega) = 1 - r_0 (a_0 \exp(-i\omega) + (1 - a_0) h_0 \exp(-i\omega h_0)).$$

Для упрощения системы (33) выполним в ней полярную замену  $z_j = \xi_j \exp(i\tau_j)$ ,  $j = 1, 2$ . В полученной системе

$$\xi_1' = \varphi_1 \xi_1 + (a_{11} \xi_1^2 + a_{12} \xi_2^2) \xi_1, \quad (34)$$

$$\xi_2' = \varphi_2 \xi_2 + (a_{21} \xi_1^2 + a_{22} \xi_2^2) \xi_2, \quad (35)$$

$$\tau_1' = \psi_1 + b_{11} \xi_1^2 + b_{12} \xi_2^2, \quad (36)$$

$$\tau_2' = \psi_2 + b_{21} \xi_1^2 + b_{22} \xi_2^2, \quad (37)$$

где  $\varphi_j + i\psi_j = \Phi_j$ ,  $a_{jk} + ib_{jk} = A_{jk}$ ,  $j, k = 1, 2$ , первые два уравнения не зависят от третьего и четвертого, поэтому их можно изучать отдельно. Для системы амплитудных переменных (34) – (35), как известно, выполнено *утверждение о соответствии*, состоящее в данном случае в том, что ее экспоненциально устойчивым (дихотомичным) состояниям равновесия и циклам соответствуют циклы и торы исходного уравнения той же устойчивости.

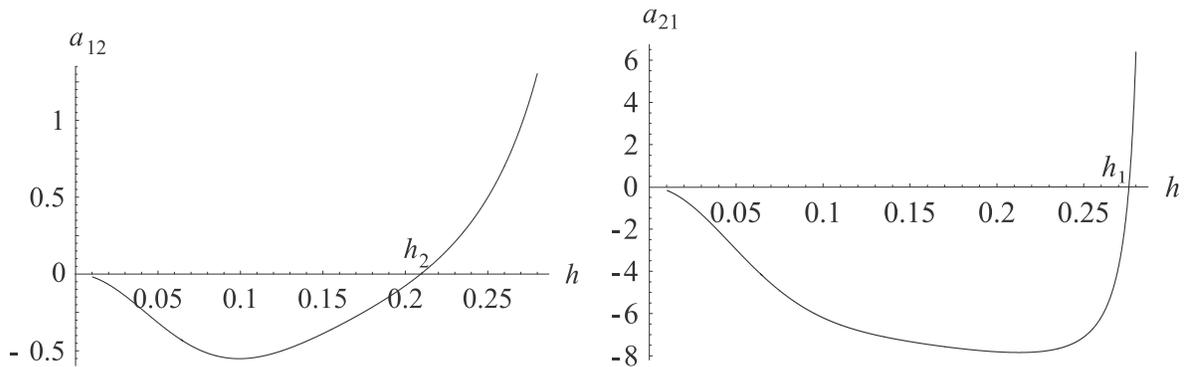


Рис. 3. Графики зависимости величин  $a_{11}(h)$ ,  $a_{22}(h)$

Формулы для коэффициентов системы (34) – (35) являются, очевидным образом, общими для уравнений (3) и (4). Ниже построим фазовые портреты системы (34) – (35) для первых нейтральных кривых, изображенных на рисунках 1 и 2.

**Случай уравнения (4).** Начнем, как и ранее, с уравнения (4), которому соответствует квазиполином (8) при условии  $0 < a < 1$ .

Для анализа динамики системы (34) – (35) рассмотрим сначала вопрос о её диссипативности. Учитывая, что при изменении величины  $r_2$  общий вид графиков функций  $a_{ij}, \varphi_j, i, j = 1, 2$  остается прежним и, тем самым, поведение системы (34) – (35) качественно не изменяется, будем вести дальнейшее изложение для случая  $r_2$ , равного 3. Промежуток изменения запаздывания  $h$  выберем от нуля до крайней точки первого графика  $h_* = 0.2995$  (см. таблица 1, первая строка). Рассмотрим знаки величин  $a_{ij}, i, j = 1, 2$  при  $h \in (0, 0.2995)$ . Непосредственные вычисления  $a_{11}, a_{22}$  показали, что они отрицательны на всем промежутке  $(0, h_*)$ . Графики зависимостей параметров  $a_{12}, a_{21}$  системы (34) – (35) от величины запаздывания  $h$  приведены на рисунке 3. Оказалось, что  $a_{12}(h) < 0$  при  $0 < h < h_2$ , где  $h_2 \approx 0.2093$ ;  $a_{21}(h) < 0$  при  $0 < h < h_1$ , где  $h_1 \approx 0.2759$ . Таким образом, на промежутке  $(h_1, h_*)$  обе величины  $a_{12}(h)$  и  $a_{21}(h)$  положительны. В этой ситуации для диссипативности системы (34) – (35) необходимо дополнительно проверить условие Каменкова

$$\Delta(h) \equiv a_{11}(h)a_{22}(h) - a_{12}(h)a_{21}(h) > 0.$$

График зависимости  $\Delta(h)$  приведен на рисунке 4, при этом  $\Delta(h) < 0$  при  $0 < h < h_4$ , где  $h_4 \approx 0.1448$ . Очевидно, что  $h_4 < h_1$ , следовательно, нормальная форма (34) – (35) диссипативна всюду в рассматриваемом промежутке  $0 < h < h_*$ .

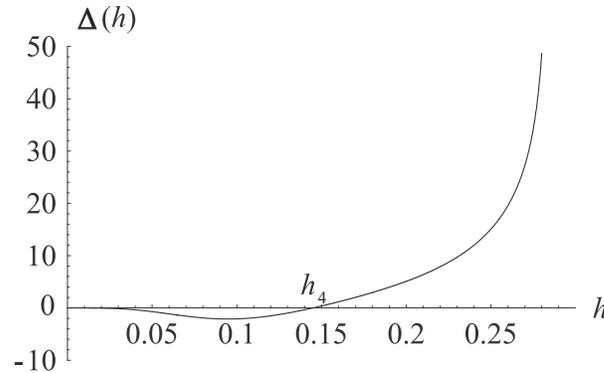


Рис. 4. Зависимость  $\Delta(h)$

Теперь обратимся к изучению существования и устойчивости состояний равновесия системы (34) – (35). Помимо нулевого состояния равновесия она может иметь еще три неподвижные точки, две из которых лежат на осях, а третья располагается в первом квадранте плоскости  $(\xi_1, \xi_2)$

$$\left(0, \sqrt{-\frac{\varphi_2}{a_{22}}}\right), \left(\sqrt{-\frac{\varphi_1}{a_{11}}}, 0\right), \left(\sqrt{\frac{\Delta_1}{\Delta}}, \sqrt{\frac{\Delta_2}{\Delta}}\right), \quad (38)$$

где  $\Delta = a_{11}a_{22} - a_{12}a_{21}$ ,  $\Delta_1 = -\varphi_1a_{22} + \varphi_2a_{12}$ ,  $\Delta_2 = -\varphi_2a_{11} + \varphi_1a_{21}$ . На рисунке 5 изображены кривые зависимостей  $\Delta_1(h)/\Delta(h)$  и  $\Delta_2(h)/\Delta(h)$  для изучаемой нами

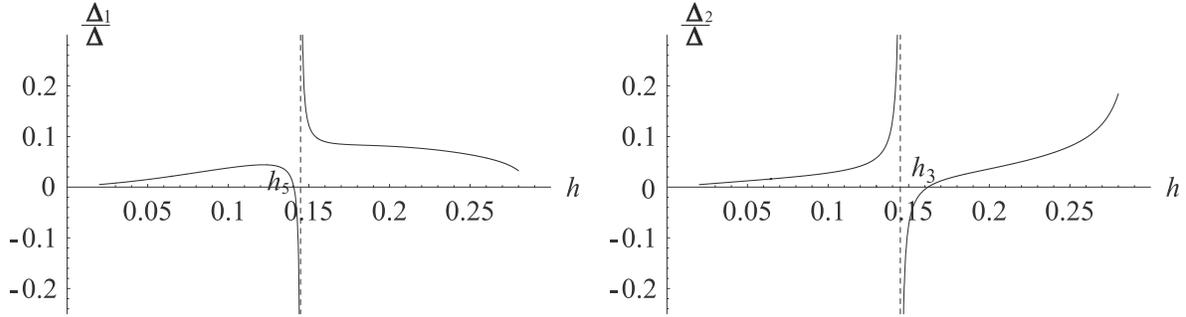


Рис. 5. Зависимости  $\Delta_1(h)/\Delta(h)$  и  $\Delta_2(h)/\Delta(h)$  от  $h$

системы. При этом  $\Delta_1/\Delta > 0$  при  $h \in (0, h_5) \cup (h_4, h_*)$ ,  $\Delta_1/\Delta < 0$  при  $h \in (h_5, h_4)$ ,  $h_5 \approx 0.1406$ ;  $\Delta_2/\Delta > 0$  при  $h \in (0, h_4) \cup (h_3, h_*)$ ,  $\Delta_2/\Delta < 0$  при  $h \in (h_4, h_3)$ ,  $h_3 \approx 0.162$ .

Фазовый портрет системы (34) – (35) определяется выбором значений параметра  $h$ . В зависимости от его величины в системе (34) – (35) могут наблюдаться три различных ситуации.

1. Пусть  $h \in (h_3, 0.28)$ , тогда имеем  $\Delta > 0$ ,  $\Delta_1/\Delta > 0$ ,  $\Delta_2/\Delta > 0$ , и, следовательно, система (34) – (35) диссипативна и имеет три состояния равновесия, причем устойчивым является состояние равновесия внутри первого квадранта. Схематический фазовый портрет системы (34) – (35) в этом случае представлен на рисунке 6. Из утверждения о соответствии получаем, что исходное уравнение (3) при значениях параметров, близких к критическим, имеет устойчивые двухчастотные колебания.
2. Пусть теперь  $h \in (0, h_5)$ , тогда  $\Delta < 0$ , а величины  $\Delta_1/\Delta$ ,  $\Delta_2/\Delta$  остаются положительными, то есть состояний равновесия по-прежнему три, но устойчивыми являются состояния равновесия на осях. В этом случае схематический фазовый портрет системы (34) – (35) изображен на рисунке 7, а у исходного уравнения (3) сосуществуют устойчивые одночастотные колебания с частотами  $\omega_1$  и  $\omega_2$ .
3. Наконец, пусть  $h \in (h_5, h_4) \cup (h_4, h_3)$ , тогда  $\Delta < 0$ , а величины  $\Delta_1/\Delta$ ,  $\Delta_2/\Delta$  имеют разные знаки. В этом случае фазовый портрет системы (34) – (35) принимает вид, представленный на рисунке 8 (с точностью до замены  $\xi_1$  на  $\xi_2$ ). В этой ситуации у исходного уравнения (3) от состояния равновесия ответвляется одночастотный режим.

**Случай уравнения (3).** Пусть теперь  $a > 1$ . Рассмотрим динамические свойства нормальной формы (34) – (35) для первой из кривых наибольшего вырождения, изображенных на рис. 2. Как и в предыдущем случае, изменение  $r_2$  не приводит к качественным изменениям вида зависимостей  $a_{ij}$ ,  $\varphi_j$ ,  $i, j = 1, 2$  и, соответственно, динамики системы (34) – (35). В связи с этим зафиксируем  $r_2 = 3$  и определим численно коэффициенты нормальной формы. Левую границу промежутка изменения

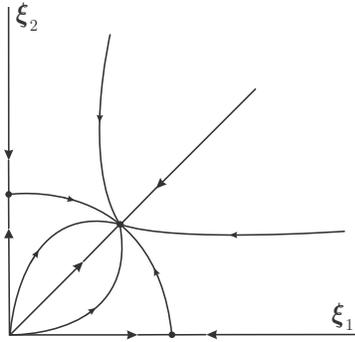


Рис. 6.

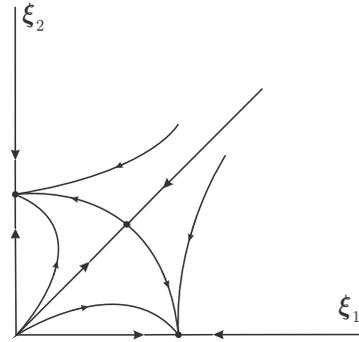


Рис. 7.

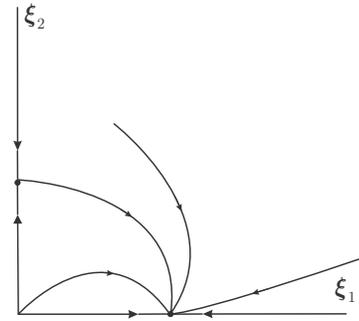


Рис. 8.

параметра  $h$  выберем совпадающей с началом первой кривой наибольшего вырождения (в соответствии с первой строкой таблицы 2  $h_L \approx 5.3533$ ). При увеличении  $h$  значение  $a$  на этой кривой также растет, в связи с этим существует такое значение  $h$ , при котором перестанет выполняться неравенство  $r_2 - r_1 > 1$ . Из формулы (7) имеем  $r_2 - r_1 = r_2/a$ , тем самым при  $a > r_2$  условия существования состояния равновесия  $u_*$  будут нарушены, что позволяет выбирать правую границу изменения  $h$  как корень уравнения

$$a(h) = r_2. \tag{39}$$

Значению  $r_2 = 3$  соответствует корень  $h_R \approx 6.987$  уравнения (39). Ниже считаем, что  $h \in (h_L, h_R)$ . Выясним, может ли нормальная форма (34) – (35) иметь устойчивые состояния равновесия или циклы при  $h$  из данного промежутка. Сразу отметим, что  $\varphi_j(h) > 0, j = 1, 2$  и нулевое состояние равновесия неустойчиво. На рисунке 9 приведены графики зависимостей  $a_{11}$  и  $a_{22}$  от  $h$ , нетрудно видеть, что на всем промежутке  $(h_L, h_R)$  выполнены неравенства  $a_{11} > 0$  и  $a_{22} < 0$ . Из последних соотношений сразу следует недиссипативность системы (34) – (35), поскольку ее решения уходят на бесконечность вдоль инвариантного направления  $\xi_2 = 0$ . На рисунках 10 приведены

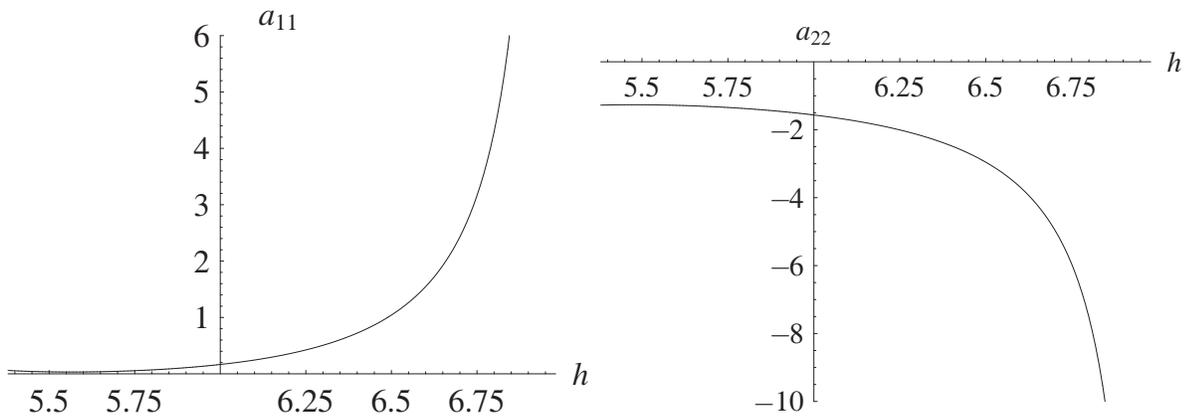


Рис. 9. Графики зависимости величин  $a_{11}(h), a_{22}(h)$

зависимости от  $h$  значений  $\Delta_1(h)/\Delta(h)$  и  $\Delta_2(h)/\Delta(h)$ , которые определяют координаты состояния равновесия внутри первого квадранта, учитывая отрицательность величины  $\Delta_2(h)/\Delta(h)$ , заключаем, что такого состояния равновесия у системы (34) – (35) нет. Тем самым, система (34) – (35) имеет два состояния равновесия: неустойчивое нулевое и состояние равновесия на оси  $\xi_1 = 0$  с координатами  $(0, \sqrt{-\frac{\varphi_2}{a_{22}}})$ . Собственными числами матрицы устойчивости для этого состояния равновесия являются  $-2\varphi_2$  и  $-\Delta_1/a_{22}$ , поэтому при положительном  $\varphi_2$  эта неподвижная точка устойчива при  $\Delta_1/a_{22} > 0$ . График зависимости  $-\Delta_1/a_{22}$ , представленный на рисунке 11, показывает, что на всем промежутке изменения  $h$  система (34) – (35) не имеет устойчивых состояний равновесия. Более того, у данной системы нет никаких других устойчивых режимов, и все решения из первого квадранта уходят на бесконечность. Отсюда следует неприменимость в данном случае локальных методов.

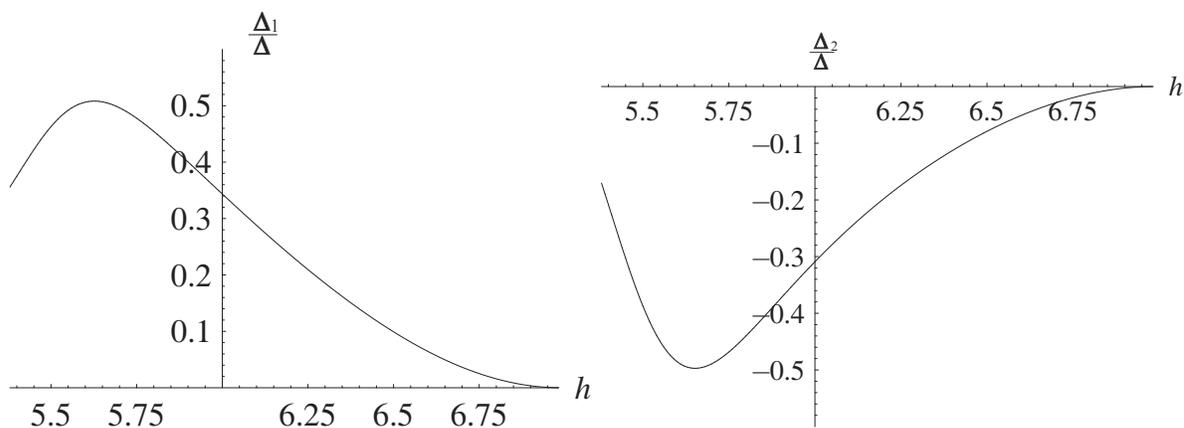


Рис. 10. Графики зависимости величин  $\Delta_1(h)/\Delta(h)$ ,  $\Delta_2(h)/\Delta(h)$

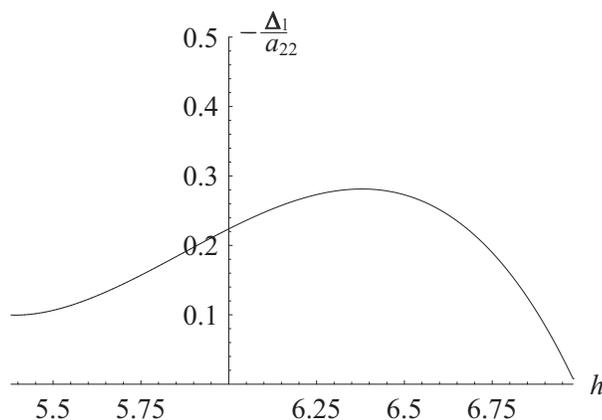


Рис. 11. Зависимость  $-\Delta_1(h)/a_{22}(h)$

#### 4. Построение нормальной формы обобщенного нейронного уравнения в случае внутреннего резонанса 1:2

Теперь определим нормальную форму для обобщенного уравнения нейронного типа с двумя запаздываниями в случае внутреннего резонанса 1:2. Считаем, что  $r = r_*$ ,  $a = a_*$ ,  $h = h_*$  удовлетворяют соотношениям (24), формула (5) задает ненулевое состояние равновесия  $u_*$ .

Как и в предыдущем случае, сдвинем в уравнении (4) мембранный потенциал в состояние равновесия  $u_*$  и рассмотрим уравнение (29).

Для построения нормальной формы уравнения (29) выполним аналогичную (30) замену переменной

$$v(t, s) = \varepsilon(z_1(s) \exp(i\omega_* t) + z_2(s) \exp(2i\omega_* t) + \text{к.с.}) + \varepsilon^2 v_2(t, s) + \varepsilon^3 v_3(t, s) + \dots, \quad (40)$$

где  $s = \varepsilon t$ ,  $z_j(s)$  — медленно меняющиеся комплексные амплитуды,  $j = 1, 2$ ,  $v_k(t, s)$  — подлежащие определению  $2\pi/\omega_*$ -периодические функции ( $k = 2, 3, \dots$ ). Отметим, что в отличие от подстановки (30) по степеням  $\sqrt{\varepsilon}$ , используемой в предыдущем пункте, в данном случае используется разложение по  $\varepsilon$ .

Приравнивая коэффициенты при одинаковых степенях  $\varepsilon$ , на втором шаге при  $\varepsilon^2$  получаем уравнение, из условий разрешимости которого в классе  $2\pi/\omega_*$ -периодических функций получаем аналогичную системе (33) укороченную нормальную форму

$$\begin{aligned} z_1' &= \Phi_1 z_1 + A_1 \bar{z}_1 z_2, \\ z_2' &= \Phi_2 z_2 + A_2 z_1^2, \end{aligned} \quad (41)$$

где значения параметров определяются соотношениями

$$\begin{aligned} \Phi_1 &= \frac{i\omega_*}{\lambda_* P'(i\omega_*)}, & \Phi_2 &= \frac{2i\omega_*}{\lambda_* P'(2i\omega_*)}, \\ A_1 &= \frac{-2i\omega_*(u_*^2 - 1)}{u_* P'(i\omega_*)}, & A_2 &= \frac{-2i\omega_*(u_*^2 - 1)}{u_* P'(2i\omega_*)}. \end{aligned} \quad (42)$$

Здесь, как и выше, используется обозначение

$$P'(\mu) = 1 - 2\lambda_* u_*^2 ((1 - a_*) h_* e^{-\mu h_*} + a_* e^{-\mu}).$$

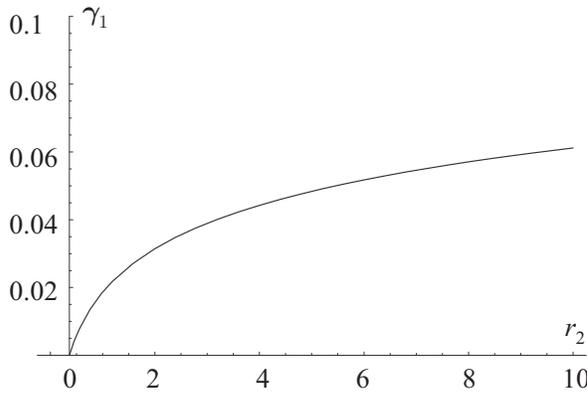
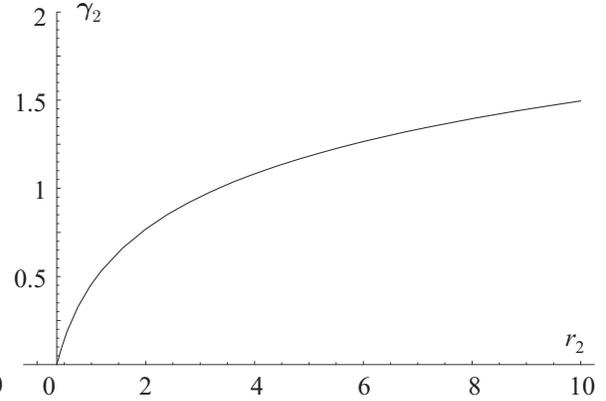
После применения к системе (41) полярной замены переменных  $z_j = \xi_j e^{i\varphi_j}$ ,  $j = 1, 2$ , приходим к системе медленных переменных

$$\begin{aligned} \dot{\xi}_1 &= \gamma_1 \xi_1 + k_1 \xi_1 \xi_2 \cos(\theta + \delta_1), \\ \dot{\xi}_2 &= \gamma_2 \xi_2 + k_2 \xi_1^2 \cos(\theta + \delta_2), \\ \dot{\theta} &= c - 2k_1 \xi_2 \sin(\theta + \delta_1) - k_2 \frac{\xi_1^2}{\xi_2} \sin(\theta + \delta_2), \end{aligned} \quad (43)$$

где  $\theta = \varphi_2 - \varphi_1$ , а константы в правых частях определяются формулами

$$\begin{aligned} \gamma_1 &= \text{Re}\Phi_1, \quad \gamma_2 = \text{Re}\Phi_2, \quad c = \text{Im}\Phi_2 - 2\text{Im}\Phi_1, \\ k_1 &= |A_1|, \quad k_2 = |A_2|, \quad \delta_1 = \arg(A_1), \quad \delta_2 = \arg(A_2). \end{aligned} \quad (44)$$

Отметим полезное утверждение, касающееся устойчивости состояний равновесия системы (43).

Рис. 12. Зависимость  $\gamma_1(r_2)$ Рис. 13. Зависимость  $\gamma_2(r_2)$ 

**Лемма 4.** Пусть  $\gamma_1 > 0, \gamma_2 > 0$ , тогда любое состояние равновесия системы (43) является неустойчивым.

*Доказательство* элементарно. Рассмотрим след матрицы Якоби  $A$  системы (43) на некотором состоянии равновесия  $(\xi_1^*, \xi_2^*, \theta^*)$ :

$$\text{tr}A = \gamma_1 + k_1 \xi_2^* \cos(\theta^* + \delta_1) + \gamma_2 - 2k_1 \xi_2^* \cos(\theta^* + \delta_1) - k_2 \frac{\xi_1^{*2}}{\xi_2^*} \cos(\theta^* + \delta_2).$$

Учитывая, что для состояния равновесия

$$k_1 \xi_2^* \cos(\theta^* + \delta_1) = -\gamma_2, \quad k_2 \frac{\xi_1^{*2}}{\xi_2^*} \cos(\theta^* + \delta_2) = -\gamma_2,$$

получаем

$$\text{tr}A = 2(\gamma_1 + \gamma_2).$$

Так как мы предполагаем, что  $\gamma_1, \gamma_2 > 0$ , то любое состояние равновесия системы (43) является неустойчивым, что завершает доказательство леммы 2.

Для определения знака параметров, входящих в систему амплитудных и фазовых переменных, на рисунках 12, 13 изображены их зависимость от  $r_2$  (отметим, что на всех рисунках следует рассматривать только те значения  $r_2$ , для которых  $r_2 > a_* = (9 - \sqrt{6})/18 \approx 0.36392$ ). Параметры  $\gamma_1, \gamma_2$  при  $r_2 > a_*$  принимают положительные значения, следовательно, выполнена лемма 4 и устойчивые режимы отсутствуют.

Таким образом, учитывая что все состояния равновесия системы (43) неустойчивы и система недиссипативна, на основе численного анализа (43) получаем, что устойчивых решений у данной системы нет и, тем самым, решения исходной задачи уходят за пределы применимости локальной теории.

## 5. Численный анализ обобщенного нейронного уравнения с двумя запаздываниями

Перейдем теперь к численному анализу исходного уравнения (4), поскольку только в этом случае в результате локального анализа были получены устойчивые состояния равновесия нормальной формы (34) – (35), которым в данном уравнении при значениях параметров, близких к критическим, должны соответствовать устойчивые циклы и торы.

Проиллюстрируем фазовые перестройки в (4) в критическом случае двух пар собственных значений на мнимой оси. Фиксируем  $r_2 = 3$  и будем выбирать значения  $h$  из каждой из трех областей, полученных с помощью локального анализа в пункте 3.

1. Пусть сначала  $h_0 = 0.2$ , тогда  $a_0 \approx 0.4562$ . Из соотношения

$$a_0 \cos \omega + (1 - a_0) \cos \omega h_0 = 0 \quad (45)$$

численно определим значения частот  $\omega_1, \omega_2$ , при которых на мнимую ось выходят две пары корней характеристического квазиполинома. Для выбранных значений параметров  $\omega_1 \approx 2.978$ ,  $\omega_2 \approx 7.854$ . Учитывая соотношения (7), найдем критическое значение бифуркационного параметра  $\lambda_{кр} \approx 2.085$ , при этом  $r_1 \approx 3.576$ . Зафиксируем остальные параметры и будем изменять  $\lambda$ , наблюдая за фазовыми перестройками уравнения (4). Получаем следующую последовательность бифуркаций:

- 1) при  $0 < \lambda < \lambda_{кр}$  устойчиво состояние равновесия  $u = u_*$ ;
- 2) при  $\lambda = \lambda_{кр}$  от состояния равновесия мягко ответвляется тор, который сохраняет свою устойчивость при  $\lambda_{кр} < \lambda < 3.224$ . На рисунке 14 изображен тор для  $\varepsilon = 0.2$  ( $\lambda = 2.285$ );
- 3) при  $\lambda \approx 3.2236$  тор стягивается в цикл, который остается единственным устойчивым режимом при  $\lambda > 3.2236$ .

2. Пусть теперь  $h_0 = 0.15$ , тогда  $a_0 \approx 0.4826$ ,  $\lambda_{кр} \approx 2.394$ ,  $r_1 \approx 3.216$ . Для выбранных значений параметра при  $\lambda = \lambda_{кр}$  от ненулевого состояния равновесия мягко ответвляется устойчивый цикл (см. рис. 15 при  $\lambda = 2.545$ ), который и остается устойчивым при  $\lambda > \lambda_{кр}$ . В рамках проведенного численного эксперимента других устойчивых режимов обнаружено не было.

3. Пусть теперь  $h_0 = 0.08$ , тогда  $a_0 \approx 0.498$ ,  $\lambda_{кр} \approx 3.803$ ,  $r_1 \approx 3.024$ . Для выбранных значений параметра при  $\lambda > \lambda_{кр}$  сосуществуют два устойчивых цикла (см. рис. 16 при  $\lambda = 4.1$ ).

При дальнейшем увеличении параметра  $\lambda$  циклы, представленные на рисунке 16, теряют устойчивость и возникает режим с несколькими колебаниями большой амплитуды на периоде. Проекция этого режима на псевдофазовую плоскость  $(u(t), u(t-1))$  изображена на рисунке 17, а график зависимости координаты от времени представлен на рисунке 19, где наблюдаются три всплеска большой амплитуды на периоде.

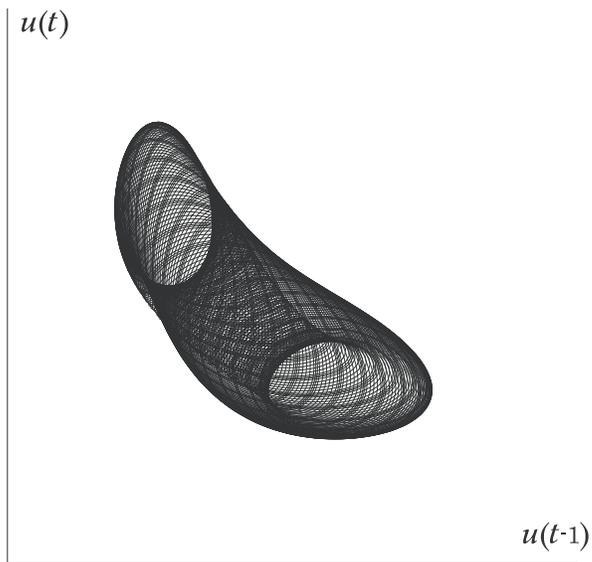


Рис. 14. Двухчастотные колебания при  $h = 0.2$ ,  $\lambda = 2.285$

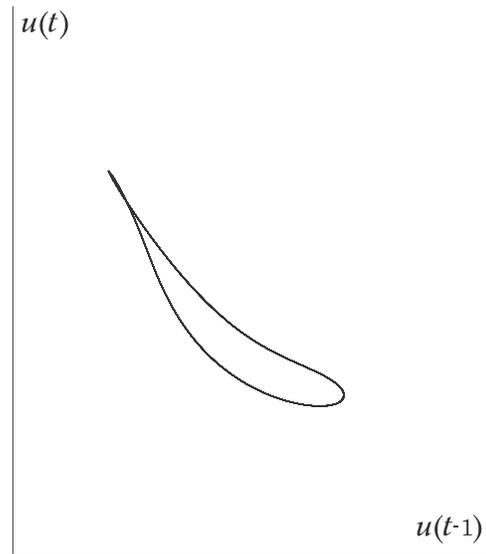


Рис. 15. Цикл при  $h = 0.15$ ,  $\lambda = 2.545$

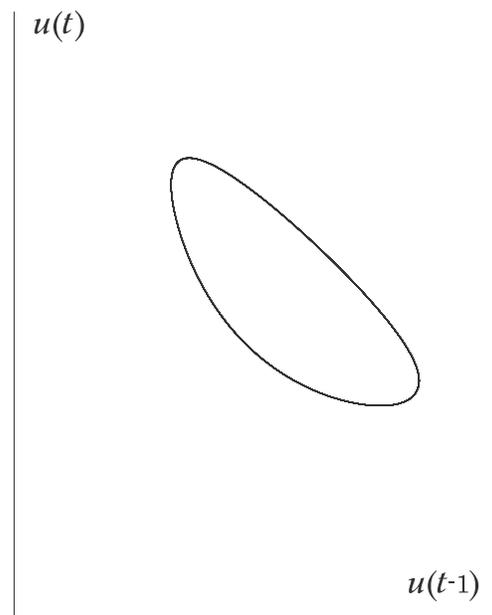
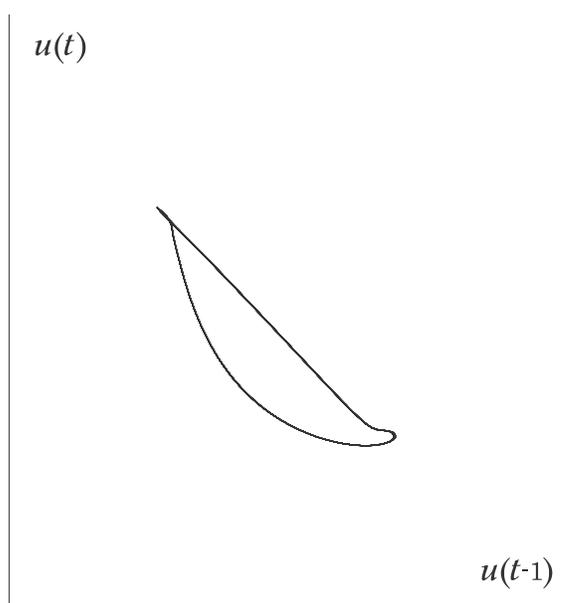


Рис. 16. Сосуществующие циклы при  $h = 0.08$ ,  $\lambda = 4.1$

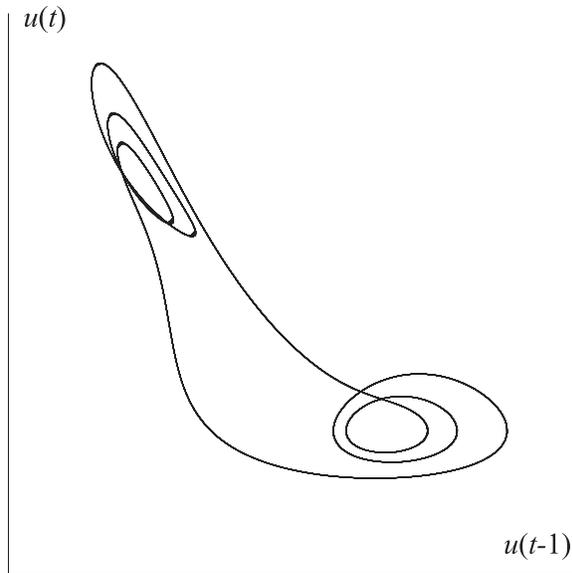


Рис. 17. Цикл с несколькими всплесками на периоде при  $h = 0.08$ ,  $\lambda = 7.8$

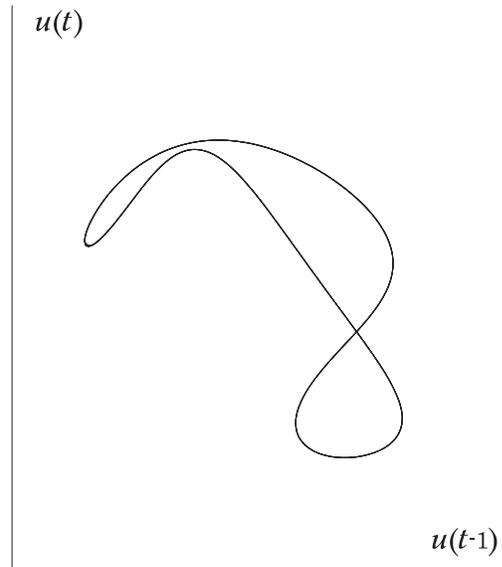


Рис. 18. Цикл в случае резонанса 1:2 при  $h \approx 0.287$ ,  $\lambda = 2.2$

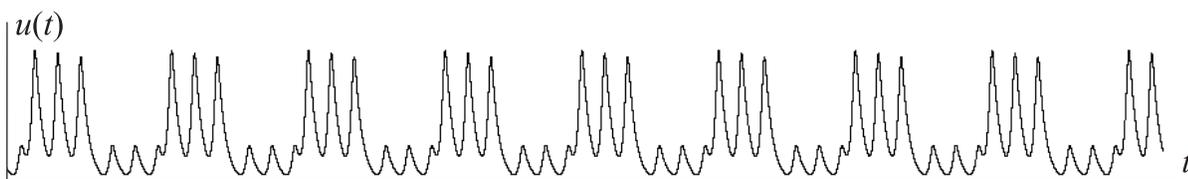


Рис. 19. Зависимость  $u(t)$  при  $h = 0.08$ ,  $\lambda = 7.8$

Рассмотрим теперь фазовые перестройки, наблюдаемые в уравнении (4) в критическом случае внутреннего резонанса 1:2. Зафиксируем значение  $r_2 = 3$ , остальные значения параметров определим из формул (7). Для выбранного значения  $r_2$  получаем  $r_1 \approx 5.244$ ,  $h_0 \approx 0.287$ ,  $\lambda_{кр} \approx 2.034$ . Опишем фазовые перестройки уравнения (4) при увеличении параметра  $\lambda$ , сохраняя остальные параметры неизменными:

- 1) при значениях  $0 < \lambda < 1.908$  в рамках численного эксперимента устойчиво только состояние равновесия  $u = u_*$ ;
- 2) при докритическом значении  $\lambda = 1.9077$  к устойчивому состоянию равновесия добавляется устойчивый цикл, эти два режима сосуществуют вплоть до  $\lambda = \lambda_{кр} \approx 2.0348$ ;
- 3) при  $\lambda = \lambda_{кр} \approx 2.03475$  состояние равновесия  $u = u_*$  жестко теряет устойчивость, при  $\lambda > \lambda_{кр}$  устойчивым остается лишь предельный цикл (см. рис. 18).

**Заключение.** Подведем некоторые итоги. Выполненный для уравнений (3), (4) локальный анализ оказался особенно результативным для уравнения (4). В этой ситуации удалось доказать, что при потере устойчивости состояния равновесия  $u_*$  от него ответвляется двухчастотный колебательный режим, который наблюдается на счете во вполне заметной области параметров. Представляет интерес и случай ветвления двух сосуществующих устойчивых циклов, поскольку, как показал численный эксперимент, эти циклы при увеличении бифуркационного параметра  $\lambda$  преобразуются в колебательный режим с несколькими всплесками большой амплитуды на периоде. Эта нелокальная фазовая перестройка требует дополнительного широкого численного эксперимента, а получающиеся в ее результате режимы могут служить отправной точкой для анализа уравнения (4) уже методом большого параметра. Что же касается уравнения (3), то использование для него асимптотических методов локального анализа показало лишь, что потеря устойчивости ненулевым состоянием равновесия происходит жестко и уже при докритических значениях бифуркационного параметра  $\lambda$  уравнение (3) имеет сосуществующий с решением  $u_*$  цикл.

## Список литературы

1. *Hodgkin A.L., Huxley A.F.* A quantitative description of membrane current and application to conduction and excitation in nerve // *Journal Physiol.* 1952. 117. P. 500–544.
2. *Кащенко С. А., Майоров В. В.* Об одном дифференциально-разностном уравнении, моделирующем импульсную активность нейрона // *Математическое моделирование.* 1993. Т. 5, № 12. С. 13–25.
3. *Майоров В. В., Мышкин И. Ю.* Математическое моделирование нейронов сети на основе уравнений с запаздыванием // *Математическое моделирование.* 1990. Т. 2, № 11. С. 64–76.

4. *Izhikevich E. M.* Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting. Cambridge, Mass.: MIT Press, 2007.
5. *Глызин С. Д.* Двухчастотные колебания фундаментального уравнения динамики популяций насекомых // Нелинейные колебания и экология: Межвуз. сб. / Ярослав. ун-т. Ярославль, 1984. С. 91–116.
6. *Глызин С. Д.* Учет возрастных групп в уравнении Хатчинсона // Моделирование и анализ информационных систем. 2007. Т. 14, № 3. С. 50 - 63.
7. *Глызин С. Д., Киселева Е. О.* Динамика взаимодействия пары осцилляторов нейронного типа // Моделирование и анализ информационных систем. 2008. Т. 15, № 2. С. 75–88.

## Quasi-periodic oscillations of a neuron equation with two delays

Glyzin S. D., Ovsyannikova E. O.

**Keywords:** delay, normal form, bifurcations, autooscillations

The dynamics of a generalized impulse neuron equation with two delays is studied. A local analysis of a loss of stability for a nonzero equilibrium state has been made. Phase reorganizations have been numerically analyzed with the help of the obtained asymptotic formulas.

### Сведения об авторах:

**Глызин Сергей Дмитриевич,**

Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова,  
д-р физ.-мат. наук, зав. кафедрой компьютерных сетей;

**Овсянникова Екатерина Олеговна,**

Департамент финансов Ярославской области,

главный специалист отдела внедрения

автоматизированной системы финансовых расчетов.