

УДК 517.926

Неклассические релаксационные колебания в нейродинамике

Глызин С. Д.*, Колесов А. Ю.*, Розов Н. Х.**

** Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова
150000 Россия, г. Ярославль, ул. Советская, 14*

*** Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119991 Россия, г. Москва, Ленинские горы, 1*

e-mail: glyzin@uniyar.ac.ru, kolesov@uniyar.ac.ru, fro.mgu@mail.ru

получена 10 ноября 2013

Ключевые слова: нейронная модель ФитцХью–Нагумо, релаксационный цикл, асимптотика, устойчивость, буферность

Предлагается новая математическая модель функционирования отдельного нейрона, являющаяся сингулярно возмущенной системой обыкновенных дифференциальных уравнений с одной быстрой и одной медленной переменными и представляющая собой модификацию известной модели ФитцХью–Нагумо. Исследуются вопросы о существовании и устойчивости в рассматриваемой системе так называемого неклассического релаксационного цикла, у которого медленная компонента асимптотически близка к разрывной функции, а быстрая компонента δ -образна. На основе свойств уединенного сингулярно возмущенного генератора изучается динамика континуальной цепочки однонаправленно связанных нейронов. Для полученной цепочки показано существование сколь угодно большого числа бегущих волн. Для иллюстрации наличия у системы нарастающего с уменьшением бифуркационного параметра числа устойчивых бегущих волн привлекались численные методы.

1. Основной результат

Предлагаемый ниже способ моделирования нейронной активности опирается на базовую идею из [1], [2] о замене биологического нейрона эквивалентным генератором электрических колебаний. А именно, рассмотрим автогенератор, блок-схема которого показана на рис. 1. Будем считать, что в данном генераторе используется некий виртуальный нелинейный элемент N , вольт-амперная характеристика $i = f(u)$ которого изображена на рис. 2. Существенными здесь являются два обстоятельства. Во-первых, в отличие от характеристики туннельного диода теперь функция $f(u)$ имеет только один экстремум (максимум) и стремится к конечному положительному пределу при $u \rightarrow +\infty$; во-вторых, все точки пересечения графиков функций

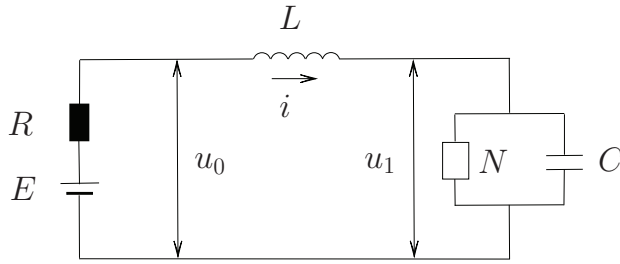


Рис. 1.

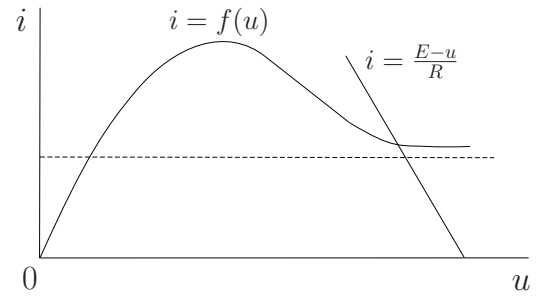


Рис. 2.

$i = f(u)$ и $i = (E - u)/R$ (множество таких точек заведомо не пусто) лежат на падающем участке характеристики $i = f(u)$.

При выводе математической модели интересующего нас генератора обратимся к законам Ома и Киркгофа, из которых для напряжений u_0 , u_1 и тока i (см. рис. 1) получаем соотношения

$$i = C \frac{du_1}{dt} + f(u_1), \quad L \frac{di}{dt} = u_0 - u_1, \quad E - u_0 = Ri. \quad (1)$$

Далее, исключая из (1) переменную u_0 и полагая $u_1 = u$, для компонент u , i приходим к системе

$$C \frac{du}{dt} = i - f(u), \quad L \frac{di}{dt} = E - u - Ri. \quad (2)$$

И наконец, в предположении о малости $\varepsilon = R^2C/L$ после нормировок $Rt/L \rightarrow t$, $v = Ri$ и переобозначений $a = E$, $g(u) = Rf(u)$ система (2) преобразуется к виду

$$\varepsilon \dot{u} = v - g(u), \quad \dot{v} = a - u - v, \quad (3)$$

где $0 < \varepsilon \ll 1$, $a = \text{const} > 0$.

Отдельно остановимся на свойствах функции $g(u) \in C^\infty(\mathbb{R})$ из (3). В соответствии с описанными выше требованиями на характеристику $i = f(u)$ будем считать, что она удовлетворяет следующим ограничениям.

Условие 1.1. Найдется такое $u = u_* > 0$, что

$$\begin{aligned} g(0) = 0, \quad g'(u) > 0 \text{ при } u \in (-\infty, u_*), \quad g'(u) < 0 \text{ при } u \in (u_*, +\infty), \\ g'(u_*) = 0, \quad g''(u_*) < 0, \quad a - u_* - g(u_*) > 0. \end{aligned} \quad (4)$$

Условие 1.2. Считаем, что при $u \rightarrow +\infty$ имеет место асимптотическое представление

$$g(u) = \alpha_0 + \sum_{k=1}^{\infty} \frac{\alpha_k}{u^k}, \quad \alpha_0 > 0, \quad (5)$$

сохраняющее силу при дифференцировании по u любое число раз.

Примерный график функции $g(u)$ имеет тот же вид, что и в случае $f(u)$ (см. рис. 2), а в качестве конкретного представителя такой функции можно взять

$$g(u) = c_1 u \exp(-u) + c_2 (1 - \exp(-u)), \quad c_1, c_2 = \text{const} > 0. \quad (6)$$

Нетрудно увидеть, что условие 1.2 здесь заведомо выполняется, причем в разложении (5) коэффициент α_0 равен c_2 , а все остальные α_k , $k \geq 1$ нулевые. Далее, фигурирующее в (4) значение u_* задается равенством $u_* = 1 + c_2/c_1$, а требование $a - u_* - g(u_*) > 0$ эквивалентно условию

$$\left[a - u - c_1 u \exp(-u) - c_2(1 - \exp(-u)) \right] \Big|_{u=1+c_2/c_1} > 0 \quad (7)$$

на параметры a , c_1 , c_2 .

Предложенная нами система (3) представляет собой некоторую модификацию известной системы ФитцХью–Нагумо [3], имеющей вид:

$$\varepsilon \dot{u} = v + u - u^3/3 + c, \quad \dot{v} = a - u - bv, \quad (8)$$

где $0 < \varepsilon \ll 1$, $a, b = \text{const} > 0$, $c = \text{const} \in \mathbb{R}$. К недостаткам системы (8) следует отнести то обстоятельство, что колебания компоненты $u = u(t)$ в ней не вполне соответствуют колебаниям мембранного потенциала реального нейрона. Действительно, для последних характерно наличие кратковременных и достаточно высоких всплесков (спайков), чередующихся с участками медленного изменения мембранного потенциала. В случае же системы (8) при $\varepsilon \rightarrow 0$ и при подходящем выборе параметров a , b , c реализуются так называемые классические релаксационные колебания [4], не обладающие требуемыми свойствами.

Новая система (3) избавлена от указанного недостатка, поскольку она допускает устойчивый неклассический релаксационный цикл или цикл импульсного типа. Согласно принятой в [5] терминологии таковым будем называть цикл $(u, v) = (u_*(t, \varepsilon), v_*(t, \varepsilon))$ этой системы периода $T_*(\varepsilon)$, компонента $v_*(t, \varepsilon)$ которого при $\varepsilon \rightarrow 0$ сходится поточечно к некоторой разрывной функции, $T_*(\varepsilon)$ стремится к конечному пределу $T_* > 0$, а компонента $u_*(t, \varepsilon)$ с течением времени меняется δ -образно.

Перед формулировкой строгого результата о существовании и устойчивости цикла импульсного типа введем некоторые обозначения. С этой целью положим

$$v_* = g(u_*), \quad v_{**} = 2\alpha_0 - v_*, \quad u_{**} = \varphi(v)|_{v=v_{**}}, \quad x_{int}^* = v_* - v_{**}, \quad x_{max}^* = v_* - \alpha_0, \quad (9)$$

где $u = \varphi(v)$, $v \in (-\infty, v_*]$ – единственный корень уравнения $g(u) = v$ из промежутка $(-\infty, u_*]$. Заметим, далее, что в силу свойств (4), (5) выполняются неравенства $x_{int}^* > 0$, $x_{max}^* > 0$, $u_{**} < u_*$ и, кроме того, заведомо положительна величина

$$T_* = \int_{u_{**}}^{u_*} \frac{g'(u) du}{a - u - g(u)}. \quad (10)$$

Помимо постоянных (9), (10) в дальнейшем нам потребуются функции $u_*(t)$, $v_*(t)$, где $u_*(t) = \varphi(v_*(t))$, а $v_*(t)$ определяется из задачи Коши

$$\dot{v} = a - \varphi(v) - v, \quad v|_{t=0} = v_{**}. \quad (11)$$

Нетрудно увидеть, что будучи продолженными с отрезка $0 \leq t \leq T_*$ на всю ось t по закону T_* -периодичности, эти функции оказываются разрывными в точках $t = kT_*$, $k \in \mathbb{Z}$.

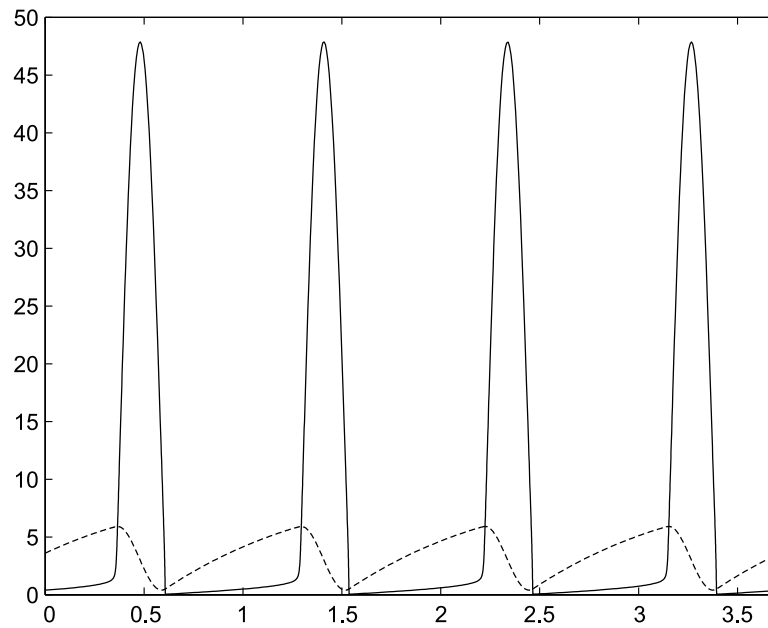


Рис. 3.

Теорема 1.1. Пусть выполнены условия 1.1, 1.2. Тогда найдется такое достаточно малое $\varepsilon_0 > 0$, что при всех $0 < \varepsilon \leq \varepsilon_0$ у системы (3) существует экспоненциально орбитально устойчивый релаксационный цикл

$$\Gamma_*(\varepsilon) = \{(u, v) : u = u_*(t, \varepsilon), v = v_*(t, \varepsilon), 0 \leq t \leq T_*(\varepsilon)\} \quad (12)$$

периода $T_*(\varepsilon)$, причем $u_*(0, \varepsilon) \equiv u_* + 1$. Для этого цикла справедливы предельные равенства

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} T_*(\varepsilon) = T_*, \quad (13)$$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \int_0^{t_*(\varepsilon)} u_*(t, \varepsilon) dt = x_{int}^*, \quad \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \max_t (\sqrt{\varepsilon} u_*(t, \varepsilon)) = x_{max}^*, \quad (14)$$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \max_{\delta_1 \leq t \leq T_*(\varepsilon) - \delta_2} (|u_*(t, \varepsilon) - u_*(t)| + |v_*(t, \varepsilon) - v_*(t)|) = 0. \quad (15)$$

Здесь $t_*(\varepsilon) = O(\sqrt{\varepsilon})$ – первый положительный корень уравнения $u_*(t, \varepsilon) = u_* + 1$, а постоянные $\delta_1, \delta_2 \in (0, T_*/2)$ произвольно фиксированы.

Наглядное представление о свойствах релаксационного цикла импульсного типа дает рис. 3, на котором приведены графики зависимости от времени его компонент. Указанные графики получены с помощью численного интегрирования системы (3) в случае (6), (7) при $\varepsilon = 0.005$, $a = 12$, $c_1 = 10$, $c_2 = 3$ (сплошной линией изображен график $u_*(t+c, \varepsilon)$, а пунктирной – график $v_*(t+c, \varepsilon)$, где $c \in \mathbb{R}$ – некоторый фазовый сдвиг).

Доказательство теоремы 1.1, проводящееся в следующем разделе, опирается на некоторые дополнительные конструкции. Для их описания фиксируем произвольно отрезок Ω , принадлежащий множеству $(g(u_* + 1), +\infty)$ и такой, что v_* является

внутренней точкой Ω . Далее, введем в рассмотрение семейство решений $(u, v) = (u(t, v_0, \varepsilon), v(t, v_0, \varepsilon))$, $t \geq 0$ системы (3) с начальными условиями

$$u|_{t=0} = u_* + 1, \quad v|_{t=0} = v_0 \in \Omega, \quad (16)$$

а через $t_1(v_0, \varepsilon)$ и $t_2(v_0, \varepsilon)$ обозначим первый и второй положительные корни уравнения

$$u(t, v_0, \varepsilon) = u_* + 1 \quad (17)$$

соответственно (если они существуют). И наконец, зададим отображение последования Пуанкаре $\Pi_\varepsilon : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ с помощью равенства

$$\Pi_\varepsilon(v_0) = v(t, v_0, \varepsilon)|_{t=t_2(v_0, \varepsilon)}. \quad (18)$$

Дальнейший план действий таков. Сначала мы покажем, что отображение (18) переводит отрезок Ω в себя и является сжимающим. После этого убедимся, что устойчивое периодическое решение (12) системы (3), отвечающее единственной неподвижной точке отображения Π_ε , обладает требуемыми асимптотическими свойствами (13) – (15), в которых постоянные T_* , x_{int}^* , x_{max}^* и функции $u_*(t)$, $v_*(t)$ заданы равенствами (9) – (11).

2. Доказательство теоремы 1.1

Рассмотрим кривую

$$\Gamma(\varepsilon) = \{(u, v) : u = u(t, v_0, \varepsilon), v = v(t, v_0, \varepsilon), 0 \leq t \leq t_2(v_0, \varepsilon)\}, \quad (19)$$

где, напомним, $u(t, v_0, \varepsilon)$, $v(t, v_0, \varepsilon)$ – компоненты решения задачи Коши (3), (16). Наша ближайшая цель – получить для нее асимптотические представления на различных отрезках изменения t .

Анализ кривой (19) начнем с ее участка $\Gamma_1(\varepsilon)$, отвечающего значениям $0 \leq t \leq \tau_1(v_0, \varepsilon)$, где $t = \tau_1(v_0, \varepsilon)$ – первый положительный корень уравнения

$$u(t, v_0, \varepsilon) = \varepsilon^{-3/8}. \quad (20)$$

Поскольку, как будет показано ниже, момент времени $\tau_1(v_0, \varepsilon)$ асимптотически мал и на рассматриваемом промежутке изменения t компонента $u(t, v_0, \varepsilon)$ монотонно растет от $u_* + 1$ до $\varepsilon^{-3/8}$, то участок $\Gamma_1(\varepsilon)$ будем называть участком взлета. Примерный вид $\Gamma_1(\varepsilon)$ показан на рис. 4.

В формулируемом ниже утверждении в качестве параметра на $\Gamma_1(\varepsilon)$ вместо времени t взята переменная $u \in [u_* + 1, \varepsilon^{-3/8}]$.

Лемма 2.1. *Участок взлета $\Gamma_1(\varepsilon)$ задается равенством*

$$\Gamma_1(\varepsilon) = \{(u, v) : v = \tilde{v}(u, v_0, \varepsilon), u_* + 1 \leq u \leq \varepsilon^{-3/8}\}, \quad (21)$$

где функция $\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)$ при $\varepsilon \rightarrow 0$ допускает равномерные по $v_0 \in \Omega$, $u \in [u_* + 1, \varepsilon^{-3/8}]$ асимптотические представления

$$\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon) = v_0 + \varepsilon \int_{u_*+1}^u \frac{a-s-v_0}{v_0-g(s)} ds + O(\varepsilon^2 u^4), \quad (22)$$

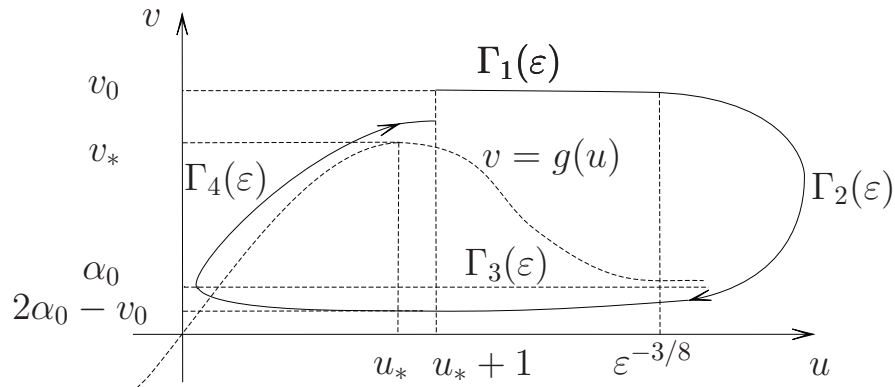


Рис. 4.

$$\frac{\partial \tilde{v}}{\partial v_0}(u, v_0, \varepsilon) = 1 + \varepsilon \frac{\partial}{\partial v_0} \left(\int_{u_*+1}^u \frac{a-s-v_0}{v_0-g(s)} ds \right) + O(\varepsilon^2 u^4), \quad (23)$$

$$\frac{\partial \tilde{v}}{\partial u}(u, v_0, \varepsilon) = \varepsilon \frac{a-u-v_0}{v_0-g(u)} + O(\varepsilon^2 u^3). \quad (24)$$

Доказательство. Из (3), (16) очевидным образом следует, что на кривой $\Gamma_1(\varepsilon)$ переменная v как функция от u должна удовлетворять задаче Коши

$$\frac{dv}{du} = \varepsilon F(u, v), \quad v|_{u=u_*+1} = v_0 \quad (25)$$

с правой частью

$$F(u, v) = \frac{a-u-v}{v-g(u)}. \quad (26)$$

Для выявления асимптотических свойств этой задачи сделаем некоторые предварительные построения.

Фиксируем отрезок $\Omega' \subset (g(u_*+1), +\infty)$, содержащий внутри себя отрезок Ω . Из свойств (4), (5) вытекает, что в этом случае

$$v - g(u) > 0, \quad v - \alpha_0 > 0 \quad \forall u \geq u_* + 1, \quad \forall v \in \Omega'. \quad (27)$$

Рассмотрим, далее, множество

$$\Sigma = \{(u, v) : u_* + 1 \leq u \leq \varepsilon^{-3/8}, \quad v \in \Omega'\}. \quad (28)$$

Опираясь на явный вид (26) функции F и соотношения (4), (5), (27), нетрудно убедиться, что

$$|F(u, v)| \leq M_1 u, \quad |F'_v(u, v)| \leq M_2 u, \quad |F''_{vv}(u, v)| \leq M_3 u \quad \forall (u, v) \in \Sigma. \quad (29)$$

Здесь и ниже через M , M_1 , M_2 и т.д. обозначаются различные универсальные положительные постоянные, точные значения которых несущественны. В частности, фигурирующие в (29) константы M_1 , M_2 , M_3 не зависят от u , v , ε , но зависят от выбора отрезка Ω' из (28).

Кроме множества (28), нам потребуется еще банахово пространство X . Его элементами являются функции $v(u, v_0)$, непрерывные по $(u, v_0) \in [u_* + 1, \varepsilon^{-3/8}] \times \Omega$ вместе с частной производной $\partial v / \partial v_0$. Норму в X зададим равенством

$$\|v\| = \max_{(u, v_0) \in [u_* + 1, \varepsilon^{-3/8}] \times \Omega} \left(|v(u, v_0)| + \left| \frac{\partial v}{\partial v_0}(u, v_0) \right| \right).$$

Обратимся теперь непосредственно к задаче Коши (25) и будем искать ее решение $v = \tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)$ как неподвижную точку оператора

$$\mathcal{L}(v)(u, v_0) = v_0 + \varepsilon \int_{u_* + 1}^u F(s, v(s, v_0)) ds, \quad (30)$$

определенного на множестве функций

$$\left\{ v(u, v_0) : v(u, v_0) \in \Omega', \left| \frac{\partial v}{\partial v_0}(u, v_0) \right| \leq 2 \right\} \subset X \quad (31)$$

и принимающего значения в X . Несложная проверка показывает, что для любых элементов $v(u, v_0)$, $v_1(u, v_0)$, $v_2(u, v_0)$ из области определения (31) оператора (30) справедливы оценки

$$\begin{aligned} |\mathcal{L}(v)(u, v_0) - v_0| &\leq \frac{\varepsilon}{2} M_1 u^2, \quad \left| \frac{\partial}{\partial v_0} \mathcal{L}(v)(u, v_0) - 1 \right| \leq \varepsilon M_2 u^2, \\ |\mathcal{L}(v_1)(u, v_0) - \mathcal{L}(v_2)(u, v_0)| &\leq \varepsilon M_2 \int_{u_* + 1}^u s |v_1(s, v_0) - v_2(s, v_0)| ds, \\ \left| \frac{\partial}{\partial v_0} \mathcal{L}(v_1)(u, v_0) - \frac{\partial}{\partial v_0} \mathcal{L}(v_2)(u, v_0) \right| &\leq \varepsilon M_2 \int_{u_* + 1}^u s \left| \frac{\partial v_1}{\partial v_0}(s, v_0) - \frac{\partial v_2}{\partial v_0}(s, v_0) \right| ds + \\ &+ 2\varepsilon M_3 \int_{u_* + 1}^u s |v_1(s, v_0) - v_2(s, v_0)| ds \quad \forall u \in [u_* + 1, \varepsilon^{-3/8}], \quad \forall v_0 \in \Omega, \end{aligned}$$

где M_1, M_2, M_3 – постоянные из (29). А отсюда очевидным образом вытекают следующие факты, имеющие место при всех достаточно малых $\varepsilon > 0$.

Во-первых, оператор $\mathcal{L}$ преобразует множество (31) в себя и является сжимающим (с константой сжатия порядка $\varepsilon^{1/4}$). Во-вторых, для его неподвижной точки $\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)$ (существование и единственность которой гарантирует принцип сжимающих отображений) равномерно по $u \in [u_* + 1, \varepsilon^{-3/8}]$, $v_0 \in \Omega$ справедливы асимптотические представления

$$\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon) = v_0 + O(\varepsilon u^2), \quad \frac{\partial \tilde{v}}{\partial v_0}(u, v_0, \varepsilon) = 1 + O(\varepsilon u^2), \quad \varepsilon \rightarrow 0. \quad (32)$$

На завершающем этапе доказательства обратимся к равенству

$$\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon) = v_0 + \varepsilon \int_{u_* + 1}^u F(s, \tilde{v}(s, v_0, \varepsilon)) ds, \quad (33)$$

а также к равенствам, получающимся из (33) при дифференцировании по u, v_0 . Подставим, далее, в их правые части соотношения (32) и переразложим получившиеся выражения по ε . В итоге приходим к требуемым асимптотическим представлениям (22) – (24). Лемма 2.1 доказана.

Завершая рассмотрение участка взлета $\Gamma_1(\varepsilon)$, напомним, что ему соответствуют значения $t \in [0, \tau_1(v_0, \varepsilon)]$, где $\tau_1(v_0, \varepsilon)$ – первый положительный корень уравнения (20). Из формул (22) – (24) следует, что для этого корня справедливо равномерное по $v_0 \in \Omega$ асимптотическое представление

$$\tau_1(v_0, \varepsilon) \stackrel{\text{def}}{=} \varepsilon \int_{u_*+1}^{\varepsilon^{-3/8}} \frac{ds}{\tilde{v}(s, v_0, \varepsilon) - g(s)} = \frac{\varepsilon^{5/8}}{v_0 - \alpha_0} + O(\varepsilon^{7/8}). \quad (34)$$

Обратимся, далее, к очередному участку $\Gamma_2(\varepsilon)$ кривой (19), отвечающему значениям $t \in [\tau_1(v_0, \varepsilon), \tau_2(v_0, \varepsilon)]$, где $\tau_2(v_0, \varepsilon)$ – второй положительный корень уравнения (20). Данный участок характерен тем, что он целиком лежит в полуплоскости $\{(u, v) : u \geq \varepsilon^{-3/8}\}$ и при движении по нему, которое длится время порядка $\sqrt{\varepsilon}$, точка (u, v) сначала покидает прямую $u = \varepsilon^{-3/8}$, а затем снова возвращается на нее (см. рис. 4). В связи с этим данный участок будем называть участком поворота, а в качестве параметра на нем возьмем переменную v .

Лемма 2.2. Для участка поворота $\Gamma_2(\varepsilon)$ имеет место равенство

$$\Gamma_2(\varepsilon) = \{(u, v) : u = \sqrt{x(v, v_0, \varepsilon)/\varepsilon}, \bar{v}(v_0, \varepsilon) \leq v \leq \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)\}, \quad (35)$$

где

$$x(v, v_0, \varepsilon)|_{v=\bar{v}(v_0, \varepsilon), \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)} = \varepsilon^{1/4}, \quad x(v, v_0, \varepsilon) > \varepsilon^{1/4} \text{ при } v \in (\bar{v}(v_0, \varepsilon), \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)). \quad (36)$$

Кроме того, при $\varepsilon \rightarrow 0$ для функций $\bar{v}(v_0, \varepsilon), \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)$ справедливы равномерные по $v_0 \in \Omega$ асимптотические представления

$$\bar{v}(v_0, \varepsilon) = 2\alpha_0 - v_0 + \frac{\varepsilon^{1/4}}{2(v_0 - \alpha_0)} + O(\sqrt{\varepsilon}), \quad \frac{\partial \bar{v}}{\partial v_0}(v_0, \varepsilon) = -1 - \frac{\varepsilon^{1/4}}{2(v_0 - \alpha_0)^2} + O(\varepsilon^{3/8}), \quad (37)$$

$$\bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon) = v_0 - \frac{\varepsilon^{1/4}}{2(v_0 - \alpha_0)} + O(\sqrt{\varepsilon}), \quad \frac{\partial \bar{\bar{v}}}{\partial v_0}(v_0, \varepsilon) = 1 + \frac{\varepsilon^{1/4}}{2(v_0 - \alpha_0)^2} + O(\sqrt{\varepsilon}), \quad (38)$$

а для функции $x(v, v_0, \varepsilon)$ – равномерные по $v_0 \in \Omega, v \in [\bar{v}(v_0, \varepsilon), \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)]$ представления:

$$x(v, v_0, \varepsilon) = \gamma(v, v_0) + O(\sqrt{\varepsilon}), \quad \frac{\partial x}{\partial v}(v, v_0, \varepsilon) = \frac{\partial \gamma}{\partial v}(v, v_0) + O(\varepsilon^{3/8}), \quad (39)$$

$$\frac{\partial x}{\partial v_0}(v, v_0, \varepsilon) = \frac{\partial \gamma}{\partial v_0}(v, v_0) + O(\varepsilon^{3/8}), \quad (40)$$

где $\gamma(v, v_0) = (v_0 - v)(v - 2\alpha_0 + v_0)$.

Доказательство. Отметим прежде всего, что фигурирующая в (35) функция $v = \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)$ определяется посредством равенств

$$\bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon) = \tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)|_{u=\varepsilon^{-3/8}}, \quad \frac{\partial \bar{\bar{v}}}{\partial v_0}(v_0, \varepsilon) = \frac{\partial \tilde{v}}{\partial v_0}(u, v_0, \varepsilon) \Big|_{u=\varepsilon^{-3/8}}, \quad (41)$$

где $\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)$ – функция из (21). Что же касается формул (38), то они получаются из (41) после подстановки соотношений (22), (23) и переразложения по ε .

Для отыскания оставшихся функций $x(v, v_0, \varepsilon)$, $\bar{v}(v_0, \varepsilon)$ обратимся к системе (3), выполним в ней замену $u = \sqrt{x/\varepsilon}$ и переразложим ее правые части по ε с учетом свойства (5). В результате убеждаемся, что $x = x(v, v_0, \varepsilon)$ удовлетворяет задаче Коши вида

$$\frac{dx}{dv} = -2(v - \alpha_0) + \Phi(x, v, \varepsilon), \quad x|_{v=\bar{v}(v_0, \varepsilon)} = \varepsilon^{1/4}. \quad (42)$$

При этом явное выражение для функции $\Phi(x, v, \varepsilon)$ опустим, так как в дальнейшем оно не потребуется. Отметим только, что при $\forall (x, v) \in \Sigma$, где

$$\Sigma = \{(x, v) : x \geq d\varepsilon^{1/4}, v \in J\}, \quad d = \text{const} \in (0, 1), \quad (43)$$

$$J = [2\alpha_0 - v_0 + c_1\varepsilon^{1/4}, v_0 - c_2\varepsilon^{1/4}], \quad c_1, c_2 = \text{const} > 0, \quad (44)$$

$$0 < c_1, c_2 < \min_{v_0 \in \Omega} \frac{1}{2(v_0 - \alpha_0)}, \quad (45)$$

имеют место оценки вида

$$|\Phi(x, v, \varepsilon)| \leq M_1 \sqrt{\frac{\varepsilon}{x}}, \quad |\Phi'_x(x, v, \varepsilon)| \leq M_2 \frac{\sqrt{\varepsilon}}{x^{3/2}}. \quad (46)$$

Свойства (46) свидетельствуют о том, что задача (42) представляет собой регулярное возмущение системы

$$\frac{dx}{dv} = -2(v - \alpha_0), \quad x|_{v=\bar{v}(v_0, \varepsilon)} = \varepsilon^{1/4}.$$

Тем самым, решение $x(v, v_0, \varepsilon)$ этой задачи при тех значениях $v \in J$, для которых

$$(x(v, v_0, \varepsilon), v) \in \Sigma, \quad (47)$$

допускает асимптотические представления

$$x(v, v_0, \varepsilon) = \varepsilon^{1/4} + (\bar{v}(v_0, \varepsilon) - \alpha_0)^2 - (v - \alpha_0)^2 + O(\sqrt{\varepsilon}), \quad (48)$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial x}{\partial v}(v, v_0, \varepsilon) &= -2(v - \alpha_0) + O(\varepsilon^{3/8}), \\ \frac{\partial x}{\partial v_0}(v, v_0, \varepsilon) &= 2(\bar{v}(v_0, \varepsilon) - \alpha_0) \frac{\partial \bar{v}}{\partial v_0}(v_0, \varepsilon) + O(\varepsilon^{3/8}). \end{aligned} \quad (49)$$

Формула (48) нуждается в некоторых пояснениях. Действительно, из свойств (46) непосредственно следует, что

$$x(v, v_0, \varepsilon) = \varepsilon^{1/4} + (\bar{v}(v_0, \varepsilon) - \alpha_0)^2 - (v - \alpha_0)^2 + O(\varepsilon^{3/8}).$$

Далее, подставляя получившееся равенство в правую часть интегрального уравнения

$$x(v, v_0, \varepsilon) = \varepsilon^{1/4} + (\bar{v}(v_0, \varepsilon) - \alpha_0)^2 - (v - \alpha_0)^2 + \int_{\bar{v}(v_0, \varepsilon)}^v \Phi(x(s, v_0, \varepsilon), s, \varepsilon) ds$$

и снова опираясь на оценки (46), приходим к уточненному асимптотическому представлению (48).

Следует отметить, что соотношения (48), (49) преобразуются к требуемому виду (39), (40). Для того чтобы убедиться в этом, достаточно подставить в (48), (49) уже установленные асимптотические формулы для $\bar{v}(v_0, \varepsilon)$ (см. (38)) и переразложить результаты по ε .

Зададимся теперь вопросом о том, при каких же именно значениях v выполняется априорное условие (47). В связи с этим обратим внимание, что из явного вида функции $\gamma(v, v_0)$ и из отмеченной выше априорной информации (48), (49) вытекает существование у уравнения $x(v, v_0, \varepsilon) = \varepsilon^{1/4}$ такого корня $v = \bar{v}(v_0, \varepsilon)$, что, во-первых, при $\varepsilon \rightarrow 0$ равномерно по $v_0 \in \Omega$ для него справедливы равенства (37); во-вторых, на интервале $\bar{v}(v_0, \varepsilon) < v < \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)$ имеет место требуемая в (36) оценка

$$x(v, v_0, \varepsilon) > \varepsilon^{1/4}. \quad (50)$$

Следует также добавить, что в силу выбора c_1, c_2 (см. (45)) точки $v = \bar{v}(v_0, \varepsilon)$, $v = \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)$ принадлежат отрезку (44).

Неравенство (50) и оценка $d < 1$ (см. (43)) гарантируют выполнение условия (47) на множестве $[\bar{v}(v_0, \varepsilon), \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)] \subset J$. Более того, уменьшая, если это необходимо, константу d в (43), можно добиться справедливости данного условия на всем отрезке J . Таким образом, при $v \in J$ обретают законную силу как сами равенства (39), (40), так и вытекающие из них соотношения (37), (50). Лемма 2.2 доказана.

Заканчивая исследование участка поворота $\Gamma_2(\varepsilon)$, отметим, что второй положительный корень $\tau_2(v_0, \varepsilon)$ уравнения (20), о котором говорилось выше, задается соотношением

$$\tau_2(v_0, \varepsilon) \stackrel{\text{def}}{=} \tau_1(v_0, \varepsilon) + \sqrt{\varepsilon} \int_{\bar{v}(v_0, \varepsilon)}^{\bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)} \frac{ds}{\sqrt{x(s, v_0, \varepsilon) - \sqrt{\varepsilon}(a - s)}}. \quad (51)$$

Заметим, далее, что в силу формул (37) – (39) имеет место равномерное по $v_0 \in \Omega$, $v \in J$ асимптотическое представление

$$\frac{\sqrt{\varepsilon}}{\sqrt{x(v, v_0, \varepsilon) - \sqrt{\varepsilon}(a - v)}} = \frac{\sqrt{\varepsilon}}{\sqrt{\gamma(v, v_0)}} + O\left(\frac{\varepsilon}{\gamma^{3/2}(v, v_0)}\right). \quad (52)$$

Подставляя затем равенства (34), (52) в (51) и учитывая, что

$$\varepsilon \int_{\bar{v}(v_0, \varepsilon)}^{\bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)} \frac{ds}{\gamma^{3/2}(s, v_0)} = O(\varepsilon^{7/8}),$$

окончательно получаем:

$$\tau_2(v_0, \varepsilon) = \sqrt{\varepsilon} \int_{2\alpha_0 - v_0}^{v_0} \frac{ds}{\sqrt{\gamma(s, v_0)}} + O(\varepsilon^{5/8}) = \sqrt{\varepsilon} \pi + O(\varepsilon^{5/8}). \quad (53)$$

Следующий участок $\Gamma_3(\varepsilon)$ кривой (19) соответствует значениям t из отрезка времени $[\tau_2(v_0, \varepsilon), t_1(v_0, \varepsilon)]$, где, напомним, $t_1(v_0, \varepsilon)$ – первый положительный корень

уравнения (17) (существование которого еще предстоит доказать). В дальнейшем будет показано, что длина данного отрезка асимптотически мала, причем за это время компонента $u(t, v_0, \varepsilon)$ монотонно убывает от $\varepsilon^{-3/8}$ до значения $u_* + 1$ (см. рис. 4). Тем самым, участок $\Gamma_3(\varepsilon)$ уместно назвать участком возвращения. Как и в случае $\Gamma_1(\varepsilon)$, в качестве параметра на нем возьмем переменную u .

Лемма 2.3. *Для участка возвращения $\Gamma_3(\varepsilon)$ справедливо аналогичное (21) представление*

$$\Gamma_3(\varepsilon) = \{(u, v) : v = \tilde{v}(u, v_0, \varepsilon), u_* + 1 \leq u \leq \varepsilon^{-3/8}\}. \quad (54)$$

Здесь функция $\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)$ такова, что, во-первых,

$$\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)|_{u=\varepsilon^{-3/8}} = \bar{v}(v_0, \varepsilon); \quad (55)$$

во-вторых, при $\varepsilon \rightarrow 0$ равномерно по $v_0 \in \Omega$, $u \in [u_* + 1, \varepsilon^{-3/8}]$ выполняются асимптотические равенства

$$\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon) = 2\alpha_0 - v_0 + O(\varepsilon^{1/4}), \quad \frac{\partial \tilde{v}}{\partial v_0}(u, v_0, \varepsilon) = -1 + O(\varepsilon^{1/4}), \quad \frac{\partial \tilde{v}}{\partial u}(u, v_0, \varepsilon) = O(\varepsilon u). \quad (56)$$

Доказательство. Поскольку обоснование леммы 2.3 во многом аналогично изложенному выше доказательству леммы 2.1, то здесь опустим ряд технических деталей.

В данном случае для определения фигурирующей в (54), (55) функции $v = \tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)$ имеем дело с аналогичной (25) задачей Коши

$$\frac{dv}{du} = \varepsilon F(u, v), \quad v|_{u=\varepsilon^{-3/8}} = \bar{v}(v_0, \varepsilon), \quad (57)$$

где $F(u, v)$ – функция (26). При ее исследовании нам потребуется аналогичное (28) множество

$$\Sigma = \{(u, v) : u_* + 1 \leq u \leq \varepsilon^{-3/8}, v \in \Omega''\}, \quad (58)$$

где Ω'' – образ отрезка Ω' под действием отображения $v_0 \rightarrow 2\alpha_0 - v_0$. Из соотношений (4), (5) следует, что на множестве (58) имеют место аналогичные (27) неравенства $v - g(u) < 0$, $v - \alpha_0 < 0$, а значит, сохраняются и оценки вида (29).

Последующие рассуждения повторяют соответствующий фрагмент доказательства леммы 2.1. А именно, в данном случае в том же самом банаховом пространстве X вместо (30) рассматриваем оператор

$$\mathcal{L}(v)(u, v_0) = \bar{v}(v_0, \varepsilon) + \varepsilon \int_{\varepsilon^{-3/8}}^u F(s, v(s, v_0)) ds.$$

Опираясь, далее, на оценки (29) и формулы (37), убеждаемся, что, во-первых, этот оператор переводит аналогичное (31) множество функций

$$\left\{ v(u, v_0) : v(u, v_0) \in \Omega'', \left| \frac{\partial v}{\partial v_0}(u, v_0) \right| \leq 2 \right\} \subset X$$

в себя и является сжимающим; во-вторых, для его неподвижной точки $v = \tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)$ имеют место равномерные по $v_0 \in \Omega$, $u \in [u_* + 1, \varepsilon^{-3/8}]$ асимптотические равенства

$$\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon) = \bar{v}(v_0, \varepsilon) + O(\varepsilon^{1/4}), \quad \frac{\partial \tilde{v}}{\partial v_0}(u, v_0, \varepsilon) = \frac{\partial \bar{v}}{\partial v_0}(v_0, \varepsilon) + O(\varepsilon^{1/4}), \quad \frac{\partial \tilde{v}}{\partial u}(u, v_0, \varepsilon) = O(\varepsilon u),$$

из которых в силу (37) вытекают требуемые формулы (56). Лемма 2.3 доказана.

В дополнение к установленной лемме отметим, что упоминавшийся выше первый положительный корень $t = t_1(v_0, \varepsilon)$ уравнения (17) в силу (53), (56) допускает при $\varepsilon \rightarrow 0$ равномерное по $v_0 \in \Omega$ асимптотическое представление

$$t_1(v_0, \varepsilon) \stackrel{\text{def}}{=} \tau_2(v_0, \varepsilon) + \varepsilon \int_{\varepsilon^{-3/8}}^{u_*+1} \frac{ds}{\tilde{v}(s, v_0, \varepsilon) - g(s)} = \tau_2(v_0, \varepsilon) + O(\varepsilon^{5/8}) = \sqrt{\varepsilon} \pi + O(\varepsilon^{5/8}). \quad (59)$$

Оставшийся участок $\Gamma_4(\varepsilon)$ кривой (19), целиком лежащий в полуплоскости $\{(u, v) : u \leq u_* + 1\}$ (см. рис. 4), будем называть участком классических релаксационных колебаний. Подобное название мотивировано тем обстоятельством, что его асимптотика хорошо известна и подробно описана в монографиях [4], [5], результаты которых уже стали классическими. Поэтому здесь ограничимся лишь минимальной необходимой информацией об асимптотическом поведении при $t \geq t_1(v_0, \varepsilon)$ компонент $u(t, v_0, \varepsilon)$, $v(t, v_0, \varepsilon)$ решения задачи Коши (3), (16).

Сначала происходит "падение" на устойчивый участок кривой медленных движений $v = g(u)$, которое длится время порядка $\varepsilon \ln(1/\varepsilon)$. За это время фазовая точка $(u, v) = (u(t, v_0, \varepsilon), v(t, v_0, \varepsilon))$, двигаясь в асимптотически малой (порядка $\varepsilon^{1/4}$) окрестности отрезка $\{(u, v) : v = 2\alpha_0 - v_0, \varphi(2\alpha_0 - v_0) \leq u \leq u_* + 1\}$, попадает в $\varepsilon^{1/4}$ -окрестность точки $(u, v) = (\varphi(2\alpha_0 - v_0), 2\alpha_0 - v_0)$ (здесь $\varphi(v)$ – функция, фигурирующая в (9), (11)).

После падения наступает так называемая фаза медленного движения, которая длится время порядка единицы. Точнее говоря, на любом отрезке вида $\delta_1 \leq t \leq T(v_0) - \delta_2$, где

$$T(v_0) = \int_{\varphi(2\alpha_0 - v_0)}^{u_*} \frac{g'(u) du}{a - u - g(u)}, \quad 0 < \delta_1, \delta_2 < \min_{v_0 \in \Omega} (T(v_0)/2), \quad (60)$$

выполняется предельное равенство

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \max_{\substack{\delta_1 \leq t \leq T(v_0) - \delta_2 \\ v_0 \in \Omega}} \left(|u(t, v_0, \varepsilon) - u(t, v_0)| + \left| \frac{\partial u}{\partial v_0}(t, v_0, \varepsilon) - \frac{\partial u}{\partial v_0}(t, v_0) \right| + \right. \\ \left. + |v(t, v_0, \varepsilon) - v(t, v_0)| + \left| \frac{\partial v}{\partial v_0}(t, v_0, \varepsilon) - \frac{\partial v}{\partial v_0}(t, v_0) \right| \right) = 0. \quad (61)$$

Здесь $u(t, v_0) = \varphi(v(t, v_0))$, а $v(t, v_0)$ – решение аналогичной (11) задачи Коши

$$\dot{v} = a - \varphi(v) - v, \quad v|_{t=0} = 2\alpha_0 - v_0. \quad (62)$$

Фазовая точка $(u, v) = (u(t, v_0, \varepsilon), v(t, v_0, \varepsilon))$ по окончании участка медленного движения попадает в асимптотически малую окрестность точки срыва (u_*, v_*) (см.

рис. 4), а затем движение продолжается в асимптотически малой (порядка $\varepsilon^{2/3}$) окрестности отрезка $\{(u, v) : u_* \leq u \leq u_* + 1, v = v_*\}$. Время прохождения этого участка асимптотически мало.

Объединяя леммы 2.1 – 2.3 с результатами из [4], [5], кратко описанными выше, приходим к следующим выводам. Во-первых, второй положительный корень $t = t_2(v_0, \varepsilon)$ уравнения (17) существует и допускает равномерную по $v_0 \in \Omega$ асимптотику

$$t_2(v_0, \varepsilon) = T(v_0) + O(\varepsilon^{1/4}), \quad (63)$$

где $T(v_0)$ – функция из (60). Во-вторых, для отображения (18) имеем

$$\max_{v_0 \in \Omega} \left(|\Pi_\varepsilon(v_0) - v_*| + |\Pi'_\varepsilon(v_0)| \right) \leq M\varepsilon^{2/3} \quad (64)$$

(здесь штрих означает производную по v_0).

Подведем промежуточный итог. Оценка (64) свидетельствует о том, что отображение (18) переводит отрезок Ω в себя и является сжимающим. Тем самым, оно допускает единственную неподвижную точку

$$v_0 = v_*(\varepsilon), \quad v_*(\varepsilon) = v_* + O(\varepsilon^{2/3}), \quad (65)$$

которой в исходной системе (3) отвечает экспоненциально орбитально устойчивый цикл (12) периода

$$T_*(\varepsilon) = t_2(v_0, \varepsilon)|_{v_0=v_*(\varepsilon)}. \quad (66)$$

Что же касается предельных равенств (13), (15) и второго предельного соотношения из (14), то они – очевидные следствия формул (35), (39), (60) – (66).

Для завершения обоснования теоремы 1.1 осталось убедиться в справедливости первого предельного равенства из (14). В связи с этим нам потребуется следующее утверждение.

Лемма 2.4. *При $\varepsilon \rightarrow 0$ равномерно по $v_0 \in \Omega$ выполняется асимптотическое представление*

$$\int_0^{t_1(v_0, \varepsilon)} u(t, v_0, \varepsilon) dt = 2(v_0 - \alpha_0) + O(\sqrt{\varepsilon}). \quad (67)$$

Доказательство. Обозначим через $I_k(v_0, \varepsilon)$, $k = 1, 2, 3$ интегралы от функции $u(t, v_0, \varepsilon)$ по отрезкам времени $0 \leq t \leq \tau_1(v_0, \varepsilon)$, $\tau_1(v_0, \varepsilon) \leq t \leq \tau_2(v_0, \varepsilon)$ и $\tau_2(v_0, \varepsilon) \leq t \leq t_1(v_0, \varepsilon)$ соответственно. Для первого из них согласно формулам (21) – (24) имеем

$$\begin{aligned} I_1(v_0, \varepsilon) &= \varepsilon \int_{u_*+1}^{\varepsilon^{-3/8}} \frac{u du}{\tilde{v}(u, v_0, \varepsilon) - g(u)} = \varepsilon \int_{u_*+1}^{\varepsilon^{-3/8}} u \left(\frac{1}{v_0 - g(u)} + O(\varepsilon u^2) \right) du = \\ &= \frac{\varepsilon^{1/4}}{2(v_0 - \alpha_0)} + O(\sqrt{\varepsilon}). \end{aligned} \quad (68)$$

Далее, соотношения (35) – (40) приводят к равенствам

$$\begin{aligned} I_2(v_0, \varepsilon) &= \int_{\bar{v}(v_0, \varepsilon)}^{\bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)} \frac{\sqrt{x(v, v_0, \varepsilon)}}{\sqrt{x(v, v_0, \varepsilon)} - \sqrt{\varepsilon}(a - v)} dv = \int_{\bar{v}(v_0, \varepsilon)}^{\bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon)} \left(1 + O\left(\frac{\sqrt{\varepsilon}}{\sqrt{\gamma(v, v_0)}}\right) \right) dv = \\ &= \bar{\bar{v}}(v_0, \varepsilon) - \bar{v}(v_0, \varepsilon) + O(\sqrt{\varepsilon}) = 2(v_0 - \alpha_0) - \frac{\varepsilon^{1/4}}{v_0 - \alpha_0} + O(\sqrt{\varepsilon}), \quad (69) \end{aligned}$$

а из формул (54) – (56) вытекает, что

$$\begin{aligned} I_3(v_0, \varepsilon) &= \varepsilon \int_{u_*+1}^{\varepsilon^{-3/8}} \frac{u du}{g(u) - \tilde{v}(u, v_0, \varepsilon)} = \varepsilon \int_{u_*+1}^{\varepsilon^{-3/8}} u \left(\frac{1}{g(u) - 2\alpha_0 + v_0} + O(\varepsilon^{1/4}) \right) du = \\ &= \frac{\varepsilon^{1/4}}{2(v_0 - \alpha_0)} + O(\sqrt{\varepsilon}). \quad (70) \end{aligned}$$

И наконец, объединяя получившиеся соотношения (68) – (70), приходим к требуемому асимптотическому представлению (67). Лемма 2.4 доказана.

Возвращаясь к обоснованию теоремы 1.1, заметим, что фигурирующий в (14) момент времени $t_*(\varepsilon)$ задается формулой $t_*(\varepsilon) = t_1(v_0, \varepsilon)|_{v_0=v_*(\varepsilon)}$ и в силу (59), (65) имеет порядок $\sqrt{\varepsilon}$. Само же первое предельное равенство (14) – очевидное следствие формул (65), (67). Теорема 1.1 полностью доказана.

3. Автоколебания в континуальной кольцевой цепочке однонаправленно связанных нейронов

Рассмотрим сначала дискретную кольцевую цепочку однонаправленно связанных нейронов, считая, что каждый отдельно взятый нейрон описывается системой (3). В результате приходим к системе

$$\varepsilon \dot{u}_j = v_j - g(u_j) + \frac{\mu m}{2\pi} (u_{j+1} - u_j), \quad \dot{v}_j = a - u_j - v_j, \quad j = 1, \dots, m, \quad (71)$$

где $u_{m+1} = u_1$, $\mu > 0$ – параметр связи. Далее, при условии $m \gg 1$ аппроксимируем величину $2\pi j/m$ непрерывным индексом $x \in [0, 2\pi] \pmod{2\pi}$, а слагаемое $m(u_{j+1} - u_j)/2\pi$ в (71) заменим производной $\partial u / \partial x$. В итоге получаем краевую задачу

$$\begin{aligned} \varepsilon \frac{\partial u}{\partial t} &= v - g(u) + \mu \frac{\partial u}{\partial x}, \quad \frac{\partial v}{\partial t} = a - u - v, \\ u(t, x + 2\pi) &\equiv u(t, x), \quad v(t, x + 2\pi) \equiv v(t, x), \end{aligned} \quad (72)$$

представляющую собой математическую модель континуальной кольцевой цепочки однонаправленно связанных нейронов.

Будем интересоваться специальными периодическими решениями задачи (72) – так называемыми бегущими волнами, имеющими вид

$$u = u_n(\xi, \varepsilon, \mu), \quad v = v_n(\xi, \varepsilon, \mu), \quad \xi = \omega_n(\varepsilon, \mu)t - nx. \quad (73)$$

Здесь $\omega_n(\varepsilon, \mu) > 0$, $n \in \mathbb{N}$, а 2π -периодические по ξ функции $u_n(\xi, \varepsilon, \mu)$, $v_n(\xi, \varepsilon, \mu)$ удовлетворяют системе

$$(\varepsilon\omega_n(\varepsilon, \mu) + n\mu) \frac{du}{d\xi} = v - g(u), \quad \omega_n(\varepsilon, \mu) \frac{dv}{d\xi} = a - u - v. \quad (74)$$

Установленная нами теорема 1.1 позволяет разобраться с вопросом о существовании бегущих волн (73), (74). Для того чтобы сделать это, рассмотрим вспомогательную систему

$$\tilde{\varepsilon} \frac{du}{d\xi} = v - g(u), \quad \omega \frac{dv}{d\xi} = a - u - v, \quad (75)$$

считая, что $0 < \tilde{\varepsilon} \ll 1$, а параметр $\omega > 0$ имеет порядок единицы и меняется на некотором конечном отрезке. Применяя, далее, к системе (75) упомянутую теорему, убеждаемся, что при всех достаточно малых $\tilde{\varepsilon} > 0$ она допускает периодическое решение

$$u = u(\xi, \tilde{\varepsilon}, \omega), \quad v = v(\xi, \tilde{\varepsilon}, \omega), \quad u(0, \tilde{\varepsilon}, \omega) \equiv u_* + 1 \quad (76)$$

периода $T(\tilde{\varepsilon}, \omega)$, причем

$$T(\tilde{\varepsilon}, \omega) = \omega T_* + O(\tilde{\varepsilon}^{1/4}), \quad \tilde{\varepsilon} \rightarrow 0, \quad (77)$$

где T_* – константа (10). В свою очередь, из асимптотического представления (77) следует, что уравнение

$$T(\tilde{\varepsilon}, \omega)|_{\tilde{\varepsilon}=\varepsilon\omega+n\mu} = 2\pi \quad (78)$$

для нахождения частоты ω имеет хотя бы одно решение

$$\omega = \omega_n(\varepsilon, \mu), \quad \omega_n(\varepsilon, \mu) = 2\pi/T_* + O((\varepsilon + \mu)^{1/4}), \quad \varepsilon, \mu \rightarrow 0.$$

Остается добавить, что тройка функций $\omega_n(\varepsilon, \mu)$, $u_n(\xi, \varepsilon, \mu)$, $v_n(\xi, \varepsilon, \mu)$, где

$$u_n(\xi, \varepsilon, \mu) = u(\xi, \tilde{\varepsilon}, \omega)|_{\tilde{\varepsilon}=\varepsilon\omega_n(\varepsilon, \mu)+n\mu, \omega=\omega_n(\varepsilon, \mu)},$$

$$v_n(\xi, \varepsilon, \mu) = v(\xi, \tilde{\varepsilon}, \omega)|_{\tilde{\varepsilon}=\varepsilon\omega_n(\varepsilon, \mu)+n\mu, \omega=\omega_n(\varepsilon, \mu)},$$

является искомой, т.е. обращает соотношения (74) в верные равенства.

Проделанные построения приводят к следующему утверждению.

Теорема 3.1. *По любому натуральному N можно указать такие достаточно малые $\varepsilon_N > 0$, $\mu_N > 0$, что при всех $0 < \varepsilon \leq \varepsilon_N$, $0 < \mu \leq \mu_N$ краевая задача (72) допускает бегущие волны (73), (74) с номерами $n = 1, \dots, N$.*

Интересно отметить, что в случае

$$\mu = \varepsilon d, \quad d = \text{const} > 0 \quad (79)$$

у краевой задачи (72) могут существовать и бегущие волны вида

$$u = u_n(\xi, \varepsilon), \quad v = v_n(\xi, \varepsilon), \quad \xi = \omega_n(\varepsilon)t + nx. \quad (80)$$

Здесь, как и ранее, $\omega_n(\varepsilon) > 0$, $n \in \mathbb{N}$, а 2π -периодические по ξ функции $u_n(\xi, \varepsilon)$, $v_n(\xi, \varepsilon)$ определяются из аналогичной (74) системы

$$\varepsilon(\omega_n(\varepsilon) - nd) \frac{du}{d\xi} = v - g(u), \quad \omega_n(\varepsilon) \frac{dv}{d\xi} = a - u - v. \quad (81)$$

Отыскание фигурирующих в (80) функций $\omega_n(\varepsilon)$, $u_n(\xi, \varepsilon)$, $v_n(\xi, \varepsilon)$ проводится по той же схеме, что и выше. А именно, рассмотрим аналогичную (75) вспомогательную систему

$$\varepsilon(\omega - nd) \frac{du}{d\xi} = v - g(u), \quad \omega \frac{dv}{d\xi} = a - u - v, \quad (82)$$

где параметры $\omega, d > 0$ имеют порядок единицы и связаны неравенством $nd < \omega$. Теорема 1.1 гарантирует существование у системы (82) при всех достаточно малых $\varepsilon > 0$ аналогичного (76) периодического решения

$$u = u_n(\xi, \varepsilon, \omega), \quad v = v_n(\xi, \varepsilon, \omega), \quad u_n(0, \varepsilon, \omega) \equiv u_* + 1 \quad (83)$$

периода

$$T_n(\varepsilon, \omega) = \omega T_* + O(\varepsilon^{1/4}), \quad \varepsilon \rightarrow 0. \quad (84)$$

Далее, из (84) очевидным образом следует, что аналогичное (78) уравнение $T_n(\varepsilon, \omega) = 2\pi$ имеет хотя бы одно решение

$$\omega = \omega_n(\varepsilon) = 2\pi/T_* + O(\varepsilon^{1/4}), \quad \varepsilon \rightarrow 0. \quad (85)$$

Что же касается фигурирующих в (80), (81) функций $u_n(\xi, \varepsilon)$, $v_n(\xi, \varepsilon)$, то они получаются из (83) после подстановки соотношения (85). Таким образом, установлено следующее утверждение.

Теорема 3.2. *Предположим, что при некотором натуральном N выполняется неравенство $Nd < 2\pi/T_*$. Тогда при условии (79) и при всех достаточно малых $\varepsilon > 0$ краевая задача (72) допускает бегущие волны (80), (81) с номерами $n = 1, \dots, N$.*

Вопрос об устойчивости бегущих волн в метрике фазового пространства $(u, v) \in W_2^1 \times W_2^1$ (W_2^1 – соболевское пространство 2π -периодических функций) сводится к исследованию спектра некоторых краевых задач. В случае бегущих волн (73), (74) процедура вывода соответствующей спектральной задачи состоит в следующем. Перейдем в задаче (72) к бегущей пространственной переменной $\xi = \omega_n(\varepsilon, \mu)t - nx$, а затем линеаризуем ее на состоянии равновесия $u = u_n(\xi, \varepsilon, \mu)$, $v = v_n(\xi, \varepsilon, \mu)$. Далее, подставим в получившуюся линейную систему соотношения $u = h_1(\xi) \exp(\lambda t)$, $v = h_2(\xi) \exp(\lambda t)$, $\lambda \in \mathbb{C}$. В результате для отыскания $h_1(\xi)$, $h_2(\xi)$, λ приходим к задаче

$$\begin{aligned} \varepsilon \lambda h_1 + (\varepsilon \omega_n(\varepsilon, \mu) + n\mu) \frac{dh_1}{d\xi} &= h_2 - g'(u_n(\xi, \varepsilon, \mu))h_1, \\ \lambda h_2 + \omega_n(\varepsilon, \mu) \frac{dh_2}{d\xi} &= -h_1 - h_2, \quad h_j(\xi + 2\pi n) \equiv h_j(\xi), \quad j = 1, 2. \end{aligned} \quad (86)$$

Исследование расположения собственных значений λ задачи (86), а также аналогичной краевой задачи для бегущих волн (80), (81) представляет собой отдельную и пока не решенную проблему. Поэтому ограничимся результатами численного анализа краевой задачи (72), показывающими принципиальную возможность существования у нее устойчивых бегущих волн.

При проведении соответствующего численного эксперимента в отличие от (71) аппроксимируем первую производную по x симметричным разностным оператором, т.е. положим

$$\begin{aligned} u_j(t) &= u(t, x)|_{x=2\pi j/m}, \quad u_j(t) = u(t, x)|_{x=2\pi j/m}, \\ \frac{\partial u}{\partial x}(t, x)|_{x=2\pi j/m} &\approx \frac{m}{4\pi} (u_{j+1}(t) - u_{j-1}(t)), \quad j = 1, \dots, m. \end{aligned}$$

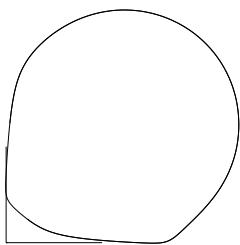


Рис. 5.

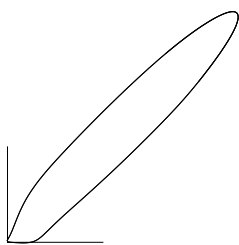


Рис. 6.

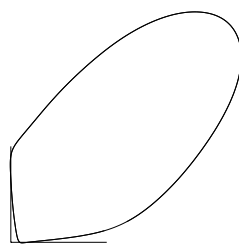


Рис. 7.

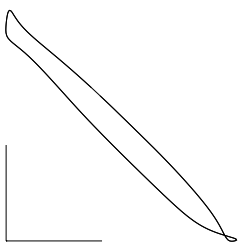


Рис. 8.

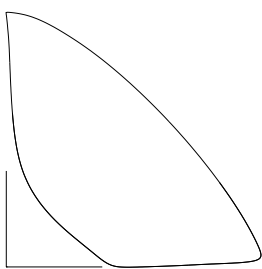


Рис. 9.

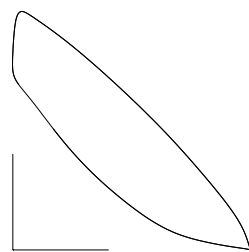


Рис. 10.

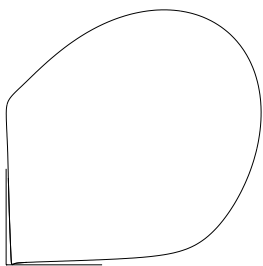


Рис. 11.

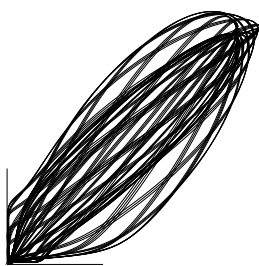


Рис. 12.

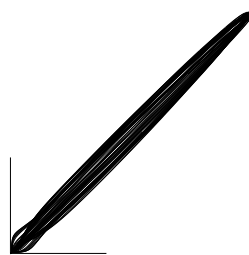


Рис. 13.

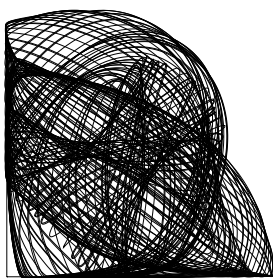


Рис. 14.

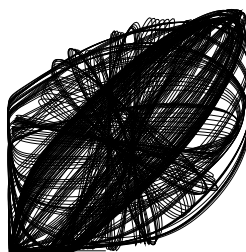


Рис. 15.

В результате для переменных $u_j(t)$, $v_j(t)$ после замены $\mu/2\pi \rightarrow \mu$ получаем систему

$$\varepsilon \dot{u}_j = v_j - g(u_j) + \frac{m}{2} \mu (u_{j+1} - u_{j-1}), \quad \dot{v}_j = a - u_j - v_j, \quad j = 1, \dots, m, \quad (87)$$

где $u_0 = u_m$, $u_{m+1} = u_1$.

Численный анализ системы (87) проводился методом Рунге–Кутты четвертого порядка точности с постоянным шагом $h = 10^{-4}$ при условиях (6), (7) и при значениях параметров $m = 21$, $a = 15$, $c_1 = 3$, $c_2 = 1$, $\varepsilon = \mu = 0.01$ (использовался пакет программ Трасер 3.70, разработанный Д.С. Глызиным). Было установлено, что при данном наборе параметров она имеет 7 устойчивых периодических решений типа бегущих волн и 4 устойчивых двумерных инвариантных тора. Проекции данных аттракторов на плоскость (u_1, u_{18}) представлены на рис. 5 – 15 (первые семь из этих рисунков соответствуют циклам, а остальные четыре – инвариантным торам).

В заключение отметим, что предложенная в настоящей статье новая математическая модель функционирования отдельного нейрона весьма содержательна. Действительно, лежащая в ее основе идея неклассических релаксационных колебаний позволяет добиться нужной формы колебаний мембранного потенциала, характерной для реального биологического объекта. Кроме того, соответствующая системе (3) краевая задача (72) демонстрирует нетривиальную динамику, а именно, феномен буферности. В связи с этим напомним, что буферность (сосуществование любого наперед заданного конечного числа аттракторов) характерна для нейронных систем, о чем свидетельствуют результаты работ [6] – [9].

Список литературы

1. *Hodgkin A.L., Huxley A.F.* A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // *J. Physiol.* 1952. V. 117. P. 500 – 544.
2. *Nagumo J., Arimoto S., Yoshizawa S.* An active pulse transmission line simulating nerve axon // *Proc IRE.* 1962. V. 50. P. 2061 – 2070.
3. *FitzHugh R.* Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane // *Biophys. J.* 1961. V. 1. P. 445 – 466.
4. *Мищенко Е. Ф., Розов Н. Х.* Дифференциальные уравнения с малым параметром и релаксационные колебания. М.: Наука, 1975. 248 с. [English transl.: *Mishchenko E. F., Rozov N. Kh.* Differential equations with small parameters and relaxation oscillations. Plenum Press, 1980. 228 p.]
5. *Мищенко Е. Ф., Колесов Ю. С., Колесов А. Ю., Розов Н. Х.* Периодические движения и бифуркационные процессы в сингулярно возмущенных системах. М.: Физматлит, 1995. [*Mishchenko E. F., Kolesov Yu. S., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh.* Periodicheskiye dvizheniya i bifurkatsionnyye protsessy v singulyarno vozmushchennykh sistemakh. М.: Fizmatlit, 1995 (in Russian)].
6. *Глызин С.Д., Колесов А.Ю., Розов Н.Х.* Феномен буферности в нейродинамике // *ДАН.* 2012. Т. 443. № 2. С. 168 – 172. [English transl.: *Glyzin S., Kolesov A., Rozov N.* Buffer phenomenon in neurodynamics // *Doklady Mathematics.* 2012. V. 85, № 2. P. 297–300.]

7. Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х. Дискретные автоволны в нейронных системах // Журнал вычислительной математики и математической физики. 2012. Т. 52, № 5. С. 840–858. [English transl.: Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh. Discrete autowaves in neural systems // Computational Mathematics and Mathematical Physics. 2012. V. 2, № 5. P. 702–719.]
8. Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х. Релаксационные автоколебания в нейронных системах. III // Дифференц. уравнения. 2012. Т. 48, № 2. С. 155 – 170. [English transl.: Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh. Relaxation self-oscillations in neuron systems: III // Differential Equations. 2012. V. 48, № 2. P. 159–175.]
9. Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х. Релаксационные автоколебания в сетях Хопфилда с запаздыванием // Изв РАН. Сер. матем. 2013. Т. 77. № 2. С. 53 – 96. [English transl.: Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh. Relaxation self-oscillations in hopfield networks with delay // Izvestiya. Mathematics. 2013. V. 77, № 2. P. 271–312.]

Non-Classical Relaxation Oscillations in Neurodynamics

Glyzin S. D.*, Kolesov A. Yu.*, Rozov N. Kh.**

* P.G. Demidov Yaroslavl State University,
Sovetskaya str., 14, Yaroslavl, 150000, Russia

** M.V. Lomonosov Moscow State University,
Leninskie Gory, Moscow, 119991, Russia

Keywords: impuls neuron, FitzHugh–Nagumo model, relaxation cycle, asymptotics, stability, buffering

A modification of the well-known FitzHugh–Nagumo model from neuroscience is proposed. This model is a singularly perturbed system of ordinary differential equations with a fast variable and a slow one. The existence and stability of a nonclassical relaxation cycle in this system are studied. The slow component of the cycle is asymptotically close to a discontinuous function, while the fast component is a δ -like function. A one-dimensional circle of unidirectionally coupled neurons is considered. It is shown the existence of an arbitrarily large number of traveling waves for this chain. In order to illustrate the increasing of the number of stable traveling waves numerical methods were involved.

Сведения об авторах:

Глызин Сергей Дмитриевич,

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

Колесов Андрей Юрьевич,

Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
д-р физ.-мат. наук, профессор кафедры дифференциальных уравнений

Розов Николай Христович,

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
д-р физ.-мат. наук, профессор, член-корреспондент РАЕН, декан факультета
педагогического образования