Модел. и анализ информ. систем. Т. **20**, № **6** (2013) 179–199
©*Глызин С. Д., Марушкина Е. А.,* 2013

УДК 517.9

Релаксационные циклы в обобщенной нейронной модели с двумя запаздываниями[1]

Глызин С. Д., Марушкина Е. А.

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

e-mail: glyzin@uniyar.ac.ru, lenochka_s24@mail.ru

получена 30 октября 2013

Ключевые слова: дифференциально-разностные уравнения, релаксационный цикл, автоволны, устойчивость, буферность, bursting-эффект

Предложен способ моделирования феномена "bursting behavior" в нейронных системах, основанный на использовании уравнений с запаздыванием. Рассматривается сингулярно возмущенное скалярное нелинейное дифференциально-разностное уравнение вольтерровского типа, являющееся математической моделью отдельного импульсного нейрона и содержащее одну функцию без запаздывания и две функции с различными запаздываниями. Установлено, что у этого уравнения при подходящем выборе параметров существует устойчивое периодическое движение с любым наперед заданным количеством всплесков на отрезке времени длины периода. Для доказательства данного утверждения сначала выполняется переход к уравнению релейного типа, затем определяется асимптотика решения сингулярно возмущенного уравнения и на основе этой асимптотики строится оператор последования Пуанкаре. Полученный оператор переводит замкнутое, ограниченное выпуклое множество начальных условий в себя, что позволяет утверждать, что он имеет хотя бы одну неподвижную точку. Выполненная в работе оценка производной Фреше оператора последования позволяет доказать единственность и устойчивость полученного релаксационного периодического решения.

1. Введение

Как известно, автоколебательным процессам в нейронных системах присуща одна характерная особенность, получившая специальные название: bursting-эффект. Эта особенность заключается в чередовании пакетов импульсов (наборов из нескольких подряд идущих интенсивных всплесков) с относительно спокойными участками изменения мембранных потенциалов.

[1]Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Правительства РФ по постановлению № 220, договор № 11.G34.31.0053.

Исследованию "bursting behavior" посвящена обширная литература (см., например, работы [1–5] и имеющуюся в них библиографию). Как правило, для математического моделирования этого эффекта привлекаются сингулярно возмущенные системы обыкновенных дифференциальных уравнений с одной медленной и двумя быстрыми переменными, в которых при определенных условиях могут существовать устойчивые bursting-циклы (периодические движения с bursting-эффектом). Однако возможен и другой подход к решению данной проблемы, связанный с учетом запаздываний по времени. Перейдем к математическому описанию такого подхода.

Моделирование динамики изменения электрического потенциала нервных клеток связано, в первую очередь, с работами А.Л. Ходжкина и А.Ф. Хаксли [6, 7]. Этим авторам в статье [7] впервые удалось представить феноменологическую модель, полученную на основе соотношений балансного типа, так, чтобы ее динамика при надлежащем выборе параметров обладала основными качественными свойствами, характерными для нервных клеток, наблюдаемых в эксперименте. Модель Ходжкина–Хаксли довольно сложна и содержит большое количество параметров, зависимость от которых весьма значительна. При этом во многих случаях данная модель имеет вполне удовлетворительное не только качественное, но и количественное соответствие экспериментальным данным.

С момента появления модели Ходжкина–Хаксли предпринимались многочисленные попытки ее упрощения с сохранением основных эффектов, характерных для динамики нейронов. В суммирующих статьях [3, 4] приведен ряд критериев, которым должна удовлетворять модель импульсного нейрона, и перечислено большое число модельных систем. Естественно, что наиболее простые из них удовлетворяют далеко не всем требованиям. Среди этих требований наиболее важным является условие существования у модели устойчивого периодического режима импульсного типа. Еще одной важной особенностью поведения нейросистем является появление у них при некоторых значениях параметров bursting-эффекта.

Для формирования модели одиночного импульсного нейрона будем пользоваться рассуждениями из [8]. В первую очередь отметим, что в [8] во внимание принимаются только калиевые и натриевые токи, в качестве начала отсчета принимается уровень наибольшей поляризации мембраны и отклонение потенциала от этого уровня обозначается $u(t)$. Уравнение баланса токов при условии пренебрежения токами утечки записывается в виде:

$$c\dot{u} = I_{\mathrm{Na}} + I_{\mathrm{K}}, \tag{1}$$

где коэффициент пропорциональности $c > 0$ обычно называется емкость. Относительно токов I_{Na} и I_{K} сделаем следующее предположение.

Условие 1. *Считаем, что токи I_{Na} и I_K можно представить следующим образом:*

$$I_{Na} = \chi_{Na}(u) \cdot u, \qquad I_K = \chi_K(u) \cdot u, \tag{2}$$

где $\chi_{Na}(u)$ и $\chi_K(u)$ – функции, определяющие натриевую и калиевую проводимости.

Обратимся к анализу зависимости $\chi_{\mathrm{Na}}(u)$. В состоянии сильной поляризации ($u \ll 1$) на внутренней поверхности мембраны наблюдается избыток ионов натрия. Работа ионных насосов состоит в их откачивании из клетки (см. [7]). В силу положительности заряда ионов натрия данный процесс уменьшает мембранный потенциал, поэтому $\chi_{\mathrm{Na}}(u) < 0$ при $u \ll 1$. С другой стороны, электрический импульс (спайк)

связан с током положительных ионов натрия внутрь клетки, что приводит к росту величины u. Таким образом, при значении u выше некоторого уровня проводимость $\chi_{\mathrm{Na}}(u) > 0$. В результате получаем вид зависимости проводимости $\chi_{\mathrm{Na}}(u)$, который изображен на рис. 1а.

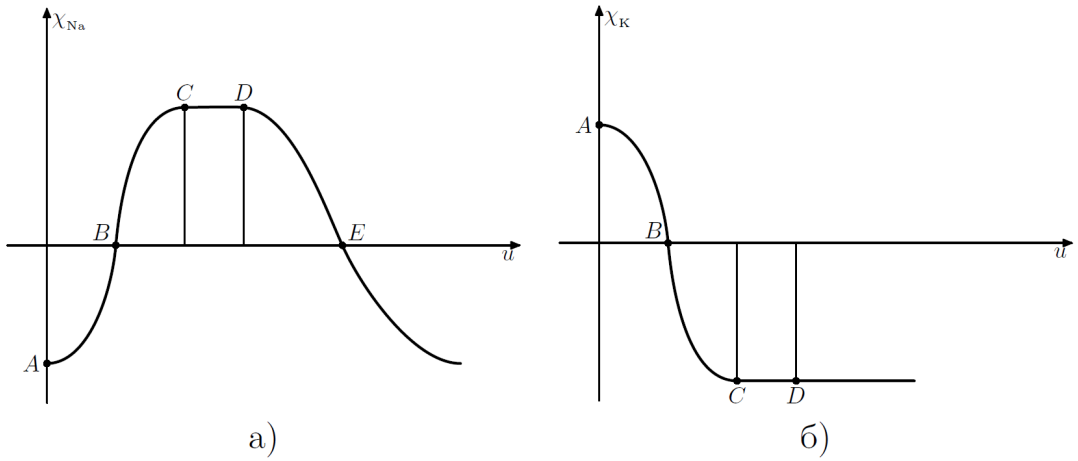

Рис. 1. Вид кривых натриевой (а) и калиевой (б) проводимостей (воспроизводится по книге [8])

Перейдем к обсуждению зависимости калиевой проводимости от мембранного потенциала. В книге [8] принята гипотеза о том, что она запаздывает по отношению к текущему значению мембранного потенциала. Примем это запаздывание за единицу времени и будем считать, что $\chi_{\mathrm{K}} = \chi_{\mathrm{K}}(u(t-1))$. В состоянии сильной поляризации поток ионов калия направлен внутрь клетки, что способствует росту мембранного потенциала, а поэтому $\chi_{\mathrm{K}}(u) > 0$ при $u \ll 1$. После прохождения максимума пика потенциала действия поток ионов калия меняет свое направление. Таким образом, существует такой уровень, что при значении $u(t-1)$ выше него проводимость $\chi_{\mathrm{K}}(u(t-1)) < 0$. Суммируя данные рассуждения, приходим к виду зависимости $\chi_{\mathrm{K}}(u)$, изображенному на рис. 1б.

Предсказать более детально вид кривых $\chi_{\mathrm{Na}}(u)$ и $\chi_{\mathrm{K}}(u)$ затруднительно, отметим лишь, что в состоянии сильной поляризации мембранный потенциал медленно растет, поэтому считаем выполненным следующее предположение.

Условие 2.

$$\chi_{Na}(0) + \chi_{K}(0) > 0. \tag{3}$$

Для упрощения зависимости $\chi_{\mathrm{Na}}(u)$ в книге [8] указывается на то, что участки относительной стабилизации проводимостей $\chi_{\mathrm{Na}}(u)$ и $\chi_{\mathrm{K}}(u)$ (участки CD графиков) достаточно велики, и на этом основании предполагается, что в процессе функционирования нейрона задействован лишь участок AD кривой $\chi_{\mathrm{Na}}(u)$. В связи с этим ниспадающий участок DE игнорируется. Введение обозначений

$$\chi_{\mathrm{Na}}(u) = a - (b-a)f_{\mathrm{Na}}(u), \quad \chi_{\mathrm{K}}(u) = (b-a)f_{\mathrm{K}}(u) - b, \quad \lambda = (b-a)/c > 0, \tag{4}$$

где $a > 0$ и $b > 0$ — константы, характеризующие установившиеся значения $\chi_{\mathrm{Na}}(u)$ и $\chi_{\mathrm{K}}(u)$ на промежутке CD, а $f_{\mathrm{Na}}(u)$ и $f_{\mathrm{K}}(u)$ — достаточно гладкие функции, имеющие нулевые пределы при $u \to \infty$, позволяет перейти к уравнению

$$\dot{u} = \lambda\left[-1 - f_{\mathrm{Na}}(u) + f_{\mathrm{K}}(u(t-1))\right]u, \tag{5}$$

свойства решений которого при $\lambda \gg 1$ подробно изучены в [11–14]. Серьезным недостатком модели (5) является отсутствие у нее устойчивых циклов с несколькими всплесками на периоде.

Для формирования содержательной модели с двумя запаздываниями, обладающей bursting-эффектом, в работе [15] сделаны несколько дополнительных предположений.

Условие 3. *Считаем, что $\chi_{Na}(0) = -\alpha_0$, и при $u \to \infty$ $\chi_{Na}(u) \to -\beta_0$, причем $\beta_0 > \alpha_0$, где α_0, β_0 – положительные константы.*

Условие 4. *Полагаем $\chi_K(0) = \alpha_1$, и $\chi_K(u) \to -\beta_1$ при $u \to \infty$, где α_1, β_1 – также положительные константы.*

Важной характеристикой ионных каналов является запаздывание величины их проводимости по времени.

Условие 5. *Будем считать, что величина калиевой проводимости запаздывает по отношению к текущему значению мембранного потенциала, и примем это запаздывание за единицу времени, то есть полагаем, что $\chi_K = \chi_K(u(t-1))$, запаздывание величины натриевой проводимости примем за $0 < h < 1$ и положим, что $\chi_{Na} = \chi_{Na}(u(t-h))$.*

При условиях 1–5 из (1) получаем

$$c\dot{u} = [\chi_{\mathrm{Na}}(u(t-h)) + \chi_{\mathrm{K}}(u(t-1))]u. \tag{6}$$

Нетрудно видеть, что модель (6) при $h = 1$ сводится к обобщенному уравнению Хатчинсона, подробно исследованному в [9, 10].

Для формирования модельного уравнения обозначим

$$\chi_{\mathrm{Na}}(u) = (\chi_{\mathrm{K}}(0) + \chi_{\mathrm{Na}}(0))f(u) - \chi_{\mathrm{K}}(0),\ \chi_{\mathrm{K}}(u) = \chi_{\mathrm{K}}(0) - (\chi_{\mathrm{K}}(0) + \chi_{\mathrm{Na}}(0))g(u),$$
$$\lambda = (\chi_{\mathrm{K}}(0) + \chi_{\mathrm{Na}}(0))/c. \tag{7}$$

Тогда от (6) приходим к уравнению

$$\dot{u} = \lambda[f(u(t-h)) - g(u(t-1))]u. \tag{8}$$

Здесь $u(t) > 0$ – по-прежнему мембранный потенциал нейрона, параметр $\lambda > 0$ характеризует скорость протекания электрических процессов в системе и предполагается большим, а параметр h фиксирован и принадлежит интервалу $(0, 1)$. Относительно функций $f(u)$, $g(u) \in C^1(\mathbb{R}_+)$, $\mathbb{R}_+ = \{u \in \mathbb{R} : u \geq 0\}$, предполагаем, что они обладают свойствами:

$$f(0) = 1,\ \ g(0) = 0;$$
$$f(u) = -a_0 + \mathcal{O}(1/u),\ uf'(u) = \mathcal{O}(1/u),\ g(u) = b_0 + \mathcal{O}(1/u),\ ug'(u) = \mathcal{O}(1/u), \tag{9}$$
$$\text{при } u \to +\infty,$$

где $a_0 = -\dfrac{\alpha_1 - \beta_0}{\alpha_1 - \alpha_0}$, $b_0 = \dfrac{\alpha_1 + \beta_1}{\alpha_1 - \alpha_0}$ – положительные константы. Примерами таких функций являются

$$f(u) = a_0(1-u)/(a_0+u), \;\; g(u) = b_0 u/(1+u). \tag{10}$$

Естественным обобщением данной модели является следующее уравнение, содержащее еще одну функцию, которая соответствует еще одному току без запаздывания:

$$\dot{u} = \lambda[r(u) + f(u(t-h)) - g(u(t-1))]u. \tag{11}$$

Здесь функции $f(u)$ и $g(u)$ по-прежнему обладают свойствами (9), а относительно функции $r(u) \in C^1(\mathbb{R}_+)$ предполагается, что

$$r(0) = -r_0, \quad r(u) = r_1 + \mathcal{O}(1/u), \; ur'(u) = \mathcal{O}(1/u), \quad \text{при } u \to +\infty, \tag{12}$$

где r_0, r_1 — положительные константы. Примером такой функции, как и выше, может служить выражение

$$r(u) = -r_0 r_1(1-u)/(r_1 + r_0 u). \tag{13}$$

Условие 2 при этом модифицируется и принимает вид

$$-r_0 + 1 > 0, \tag{14}$$

кроме того, ниже потребуется выполнение неравенства

$$r_1 - a_0 < 0. \tag{15}$$

Основные результаты, представленные в настоящей работе, касаются релаксационных свойств уравнения (11). Важно отметить, что полученная модель является вполне содержательной, поскольку при подходящем выборе параметров она обладает как режимами с одним всплеском на периоде (например, при $h = 1$), так и любым наперед заданным количеством таких всплесков. В частности, ниже показано, что по любому фиксированному натуральному n можно так подобрать фигурирующие в (9), (11), (12) параметры h, a_0, b_0, r_0, r_1, что при всех достаточно больших λ уравнение (11) будет иметь экспоненциально орбитально устойчивый цикл $u = u_*(t, \lambda)$ периода $T_*(\lambda)$, где $T_*(\lambda)$ при $\lambda \to \infty$ стремится к некоторому конечному пределу $T_* > 0$. При этом функция $u_*(t, \lambda)$ на отрезке времени длины $T_*(\lambda)$ допускает ровно n подряд идущих асимптотически высоких (порядка $\exp(\lambda h)$) всплесков, а все остальное время – асимптотически мала. Иными словами, при указанном выборе параметров $u_*(t, \lambda)$ является bursting-циклом.

Представление о релаксационных свойствах bursting-цикла $u_*(t, \lambda)$ дает его график на плоскости (t, u) (см. рис. 2), построенный в масштабе 25 : 1 для случая $h = 1/26$, $\lambda = 75$ и для функций (10), (13) при $a_0 = 2$, $b_0 = 4$, $r_0 = 0.3$, $r_1 = 1.5$.

2. Основной результат

При исследовании вопроса о существовании и устойчивости у уравнения (11) релаксационного bursting-цикла удобно сделать в (11) замену $u = \exp(\lambda x)$. Указанная замена преобразует интересующее нас уравнение к виду

$$\dot{x} = R(x, \varepsilon) + F(x(t-h), \varepsilon) - G(x(t-1), \varepsilon), \tag{16}$$

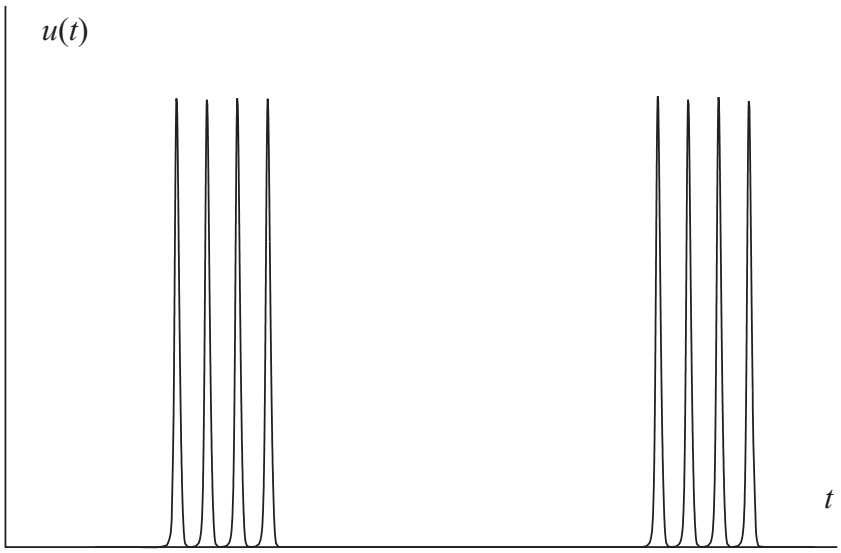

Рис. 2.

где $R(x,\varepsilon) = r(\exp(x/\varepsilon))$, $F(x,\varepsilon) = f(\exp(x/\varepsilon))$, $G(x,\varepsilon) = g(\exp(x/\varepsilon))$, $\varepsilon = 1/\lambda \ll 1$. Далее, из свойств (9), (12) функций $r(u)$, $f(u)$, $g(u)$ вытекает, что

$$\lim_{\varepsilon\to 0} R(x,\varepsilon) = H_1(x),\ \lim_{\varepsilon\to 0} F(x,\varepsilon) = H_2(x),\ \lim_{\varepsilon\to 0} G(x,\varepsilon) = H_3(x),$$
$$H_1(x) = \begin{cases} -r_0 & \text{при } x < 0, \\ r_1 & \text{при } x > 0, \end{cases} \quad H_2(x) = \begin{cases} 1 & \text{при } x < 0, \\ -a_0 & \text{при } x > 0, \end{cases} \tag{17}$$
$$H_3(x) = \begin{cases} 0 & \text{при } x < 0, \\ b_0 & \text{при } x > 0. \end{cases}$$

Равенства (17), в свою очередь, позволяют перейти от (16) к рассмотрению предельного релейного уравнения с запаздываниями

$$\dot{x} = H_1(x) + H_2(x(t-h)) - H_3(x(t-1)). \tag{18}$$

Как и в работах [9, 11–13, 17], понятие решения уравнения (18) определим конструктивно. С этой целью фиксируем произвольно натуральное n и предположим, что параметры h, a_0, b_0, r_0, r_1 из (8), (9), (12) удовлетворяют условиям

$$\frac{(a_0-r_1)(1-r_0)}{(n+1)(1+a_0)(1-r_0+a_0-r_1)} < h < \left(\frac{(n+1)(1+a_0)}{a_0-r_1} + 1 + \frac{(1+a_0)n}{1-r_0}\right)^{-1}, \tag{19}$$

$$b_0 > 1 + a_0, \quad b_0 > 1 + r_0, \quad a_0 > r_1, \quad r_0 < 1. \tag{20}$$

Далее, фиксируем некоторое достаточно малое $\sigma_0 > 0$ (оценка сверху на этот параметр будет уточнена в последующем) и рассмотрим множество функций

$$\varphi(t) \in C[-1-\sigma_0, -\sigma_0],\ \ \varphi(t) < 0\ \ \forall\, t \in [-1-\sigma_0, -\sigma_0],\ \ \varphi(-\sigma_0) = -\sigma_0(1-r_0). \tag{21}$$

Обозначим через $x_\varphi(t)$, $t \geq -\sigma_0$, решение уравнения (18) с произвольной начальной функцией (21).

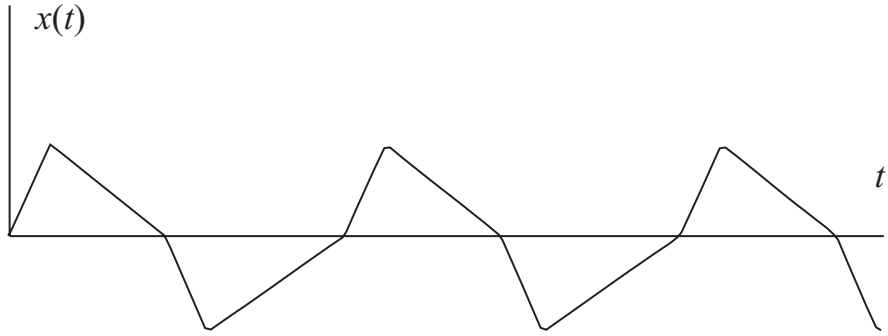

Рис. 3.

При интегрировании уравнения (18) следует иметь в виду, что его правая часть представляет собой кусочно-постоянную функцию и меняется лишь тогда, когда одна из функций $x(t)$, $x(t-h)$ или $x(t-1)$ меняет знак. В частности, при $-\sigma_0 \leq t \leq -\sigma_0 + h$ имеем одновременно $\varphi(t-h) < 0$ и $\varphi(t-1) < 0$. Поэтому на указанном промежутке времени согласно (18), (21) функция $x_\varphi(t)$ является решением задачи Коши $\dot{x} = 1 - r_0$, $x(-\sigma_0) = -\sigma_0(1 - r_0)$, а значит, задается равенством

$$x_\varphi(t) = (1 - r_0)t. \tag{22}$$

Ясно также, что формула (22) сохраняется до тех пор, пока $x_\varphi(t) < 0$, $x_\varphi(t-h) < 0$ и $x_\varphi(t-1) < 0$. Тем самым, она заведомо справедлива на отрезке времени $-\sigma_0 \leq t \leq 0$.

При $0 \leq t < 1$ в силу уже проделанных построений имеем $x_\varphi(t-1) < 0$ и, следовательно, $H_3(x_\varphi(t-1)) = 0$. Таким образом, на данном промежутке времени интересующее нас решение $x_\varphi(t)$ удовлетворяет вспомогательному уравнению

$$\dot{x} = H_1(x) + H_2(x(t-h)). \tag{23}$$

Что же касается уравнения (23), то его свойства были изучены в статье [11]. В упомянутой работе, в частности, установлено, что любое решение $x(t)$ этого уравнения, такое что $x(t) < 0$ при $-h \leq t < 0$, $x(0) = 0$, при всех $t \geq 0$ совпадает с периодической функцией

$$x_0(t) = \begin{cases} (r_1 + 1)t & \text{при } 0 \leq t \leq h, \\ (r_1 - a_0)(t-h) + (r_1 + 1)h & \text{при } h \leq t \leq t_0, \\ -(r_0 + a_0)(t - t_0) & \text{при } t_0 \leq t \leq t_0 + h, \\ (1 - r_0)(t - t_0 - h) - (r_0 + a_0)h & \text{при } t_0 + h \leq t \leq T_0, \end{cases} \tag{24}$$
$$x_0(t + T_0) \equiv x_0(t),$$

где

$$t_0 = \frac{a_0 + 1}{a_0 - r_1}h, \quad T_0 = t_0 + h + \frac{r_0 + a_0}{1 - r_0}h. \tag{25}$$

График функции $x_0(t)$ при $a_0 = 2$, $r_0 = 0.3$, $r_1 = 1.2$, $h = 0.033$ представлен на рис. 3.

Возвращаясь к исходному уравнению (18) и принимая во внимание все вышесказанное, приходим к равенству

$$x_\varphi(t) = x_0(t), \;\; 0 \le t \le 1. \tag{26}$$

Для последующего анализа нам потребуется специальная функция $y_0(t)$, являющаяся решением задачи Коши

$$\dot{x} = 1 - r_0 - H_3(x_0(t)), \;\; x|_{t=0} = 0. \tag{27}$$

Привлекая формулы (24), нетрудно увидеть, что при $t \ge 0$ она задается соотношениями

$$\begin{aligned} y_0(t) = &\begin{cases} -(b_0 + r_0 - 1)t & \text{при } 0 \le t \le t_0, \\ (1 - r_0)t - b_0 t_0 & \text{при } t_0 \le t \le T_0, \end{cases} \\ y_0(t) = &(k-1)((1-r_0)T_0 - b_0 t_0) + y_0(t - (k-1)T_0) \\ &\text{при } \; (k-1)T_0 \le t \le kT_0, \;\; k \in \mathbb{N}, \;\; k \ge 2. \end{aligned} \tag{28}$$

Перейдем к рассмотрению очередного отрезка времени $1 \le t \le 1 + h$ и заметим, что неравенства (19) обеспечивают принадлежность момента времени $t = 1$ интервалу $(nT_0 + t_0 + h, (n+1)T_0)$. Тем самым, в силу (24), (26) имеем $x_\varphi(t - h) < 0$ при $t \in [1, 1 + h]$ и, следовательно, на указанном отрезке функция $x_\varphi(t)$ является решением аналогичной (27) задачи Коши

$$\dot{x} = 1 - r_0 - H_3(x_0(t-1)), \;\; x|_{t=1} = x_0(1).$$

А отсюда заключаем, что при $1 \le t \le 1 + h$ справедлива формула

$$x_\varphi(t) = x_0(1) + y_0(t-1). \tag{29}$$

На следующем этапе обратим внимание, что при априорном условии

$$x_\varphi(t - h) < 0 \tag{30}$$

равенство (29) сохраняется на отрезке $1 \le t \le 2$. Но это условие действительно выполняется, поскольку согласно (19), (20), (24), (25), (28)

$$x_0(1) = x_0(1 - nT_0) = (1 - r_0)(1 - (n+1)T_0) < 0, \;\; y_0(t-1) < 0 \;\; \text{при } \forall\, t > 1. \tag{31}$$

Таким образом, при $1 \le t \le 2$ соотношение (29) обретает законную силу.

При рассмотрении значений $t \ge 2$ будем предполагать, что наряду с (30) имеет место априорная оценка

$$x_\varphi(t-1) < 0. \tag{32}$$

В этом случае интересующее нас решение $x_\varphi(t)$ определяется из задачи Коши

$$\dot{x} = 1 - r_0, \quad x|_{t=2} = x_0(1) + y_0(1),$$

а значит, задается вытекающей из (28), (31) формулой

$$x_\varphi(t) = (1 - r_0)(t - T_*), \;\; T_* = (n+1)\left(T_0 + \frac{b_0 t_0}{1 - r_0}\right). \tag{33}$$

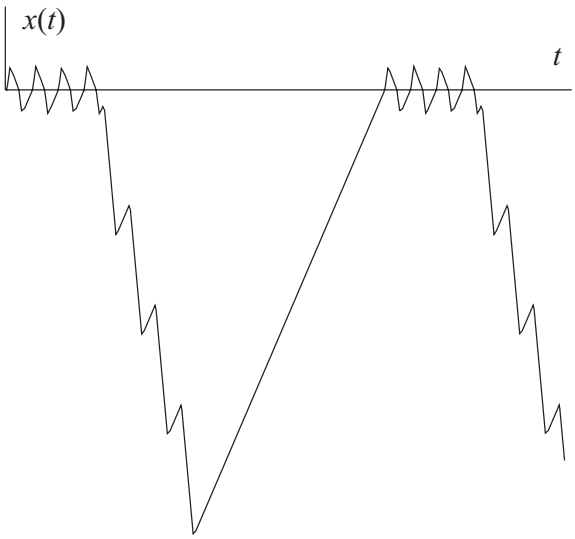

Рис. 4.

Остается добавить, что согласно (29), (33) априорные требования (30), (32) заведомо выполняются на промежутке $2 \le t \le T_*$, длина которого в силу неравенства $T_* - 2 > 0$ (являющегося следствием оценок (19), (20)) положительна.

Распорядимся теперь имеющимся в запасе свободным параметром σ_0 (см. (21)). Из проделанных выше построений следует, что при условии

$$\sigma_0 < \min\big\{(r_0 + a_0)h, (n+1)T_0 - 1\big\}, \tag{34}$$

которое всюду ниже считаем выполненным, функция $x_\varphi(t + T_*)$, $-1 - \sigma_0 \le t \le -\sigma_0$ принадлежит введенному выше множеству (21). А это значит, что на промежутках $kT_* - \sigma_0 \le t \le (k+1)T_* - \sigma_0$, $k = 1, 2, \ldots$ весь описанный выше процесс построения $x_\varphi(t)$ повторяется снова и снова. Следовательно, при всех $t \ge -\sigma_0$ каждое решение $x_\varphi(t)$ с начальным условием (21) совпадает с одной и той же T_*-периодической функцией $x_*(t)$, задающейся равенствами

$$x_*(t) = \begin{cases} x_0(t) & \text{при } 0 \le t \le 1, \\ x_0(1) + y_0(t-1) & \text{при } 1 \le t \le 2, \\ (1 - r_0)(t - T_*) & \text{при } 2 \le t \le T_*, \end{cases} \qquad x_*(t + T_*) \equiv x_*(t). \tag{35}$$

График этой функции при $a_0 = 2$, $b_0 = 4$, $r_0 = 0.3$, $r_1 = 1.2$, $h = 0.033$ показан на рис. 4 (при выбранных значениях параметров неравенства (19) выполняются для $n = 4$).

Перейдем к вопросу о связи между периодическими решениями уравнений (16) и (18). Справедливо следующее утверждение.

Теорема 1. *При всех достаточно малых $\varepsilon > 0$ уравнение* (16) *имеет единственный орбитально экспоненциально устойчивый цикл $x_*(t, \varepsilon)$, $x_*(-\sigma_0, \varepsilon) \equiv -\sigma_0(1 - r_0)$ периода $T_*(\varepsilon)$, удовлетворяющий предельным равенствам*

$$\lim_{\varepsilon \to 0} \max_t |x_*(t, \varepsilon) - x_*(t)| = 0, \ \lim_{\varepsilon \to 0} T_*(\varepsilon) = T_*. \tag{36}$$

Доказательство сформулированной теоремы, содержащееся в разделах 3, 4, опирается на некоторые дополнительные конструкции. Для их описания наряду с константой σ_0, подчиненной условию (34), фиксируем постоянные $q_1 > \sigma_0$, $q_2 \in (0, \sigma_0)$ и обозначим через $S(\sigma_0, q_1, q_2) \subset C[-1-\sigma_0, -\sigma_0]$ замкнутое, ограниченное и выпуклое множество функций $\varphi(t)$, удовлетворяющих требованиям

$$-q_1 \le \varphi(t) \le -q_2, \quad \varphi(-\sigma_0) = -\sigma_0. \tag{37}$$

Затем для произвольной функции $\varphi \in S(\sigma_0, q_1, q_2)$ рассмотрим решение $x = x_\varphi(t, \varepsilon)$, $t \ge -\sigma_0$ уравнения (16) с начальным условием $\varphi(t)$, $-1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0$, а через $t = T_\varphi$ обозначим положительный корень уравнения $x_\varphi(t-\sigma_0, \varepsilon) = -\sigma_0$ с номером $2n+2$ (в предположении, что это уравнение имеет на полуоси $t > 0$ не менее $(2n+2)$-х корней, занумерованных в порядке возрастания). И наконец, зададим оператор последования Пуанкаре $\Pi_\varepsilon : S(\sigma_0, q_1, q_2) \to C[-1-\sigma_0, -\sigma_0]$ с помощью равенства

$$\Pi_\varepsilon(\varphi) = x_\varphi(t + T_\varphi, \varepsilon), \quad -1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0. \tag{38}$$

Дальнейший план действий стандартен (см. аналогичные места в работах [9, 11, 14–17]). Сначала мы установим асимптотические формулы для $x_\varphi(t, \varepsilon)$ на различных промежутках изменения t, из которых будет следовать, что при подходящем выборе параметров σ_0, q_1, q_2 оператор (38) определен на множестве $S(\sigma_0, q_1, q_2)$ и преобразует его в себя. Затем проведем анализ уравнения в вариациях на решении $x_\varphi(t, \varepsilon)$ и покажем, что Π_ε является сжимающим.

3. Существование релаксационного bursting-цикла

Построение асимптотики функции $x_\varphi(t, \varepsilon)$ начнем с отрезка $-\sigma_0 \le t \le 1-\sigma_0$. Опираясь на неравенства из (37) и свойства функции $g(u)$ (см. (9)), замечаем, что равномерно по $t \in [-\sigma_0, 1-\sigma_0]$, $\varphi \in S(\sigma_0, q_1, q_2)$

$$G(\varphi(t-1), \varepsilon) = \mathcal{O}(\exp(-q_2/\varepsilon)). \tag{39}$$

Формула (39), в свою очередь, позволяет отбросить соответствующее слагаемое в правой части из (16) и перейти к исследованию аналогичного (23) вспомогательного уравнения

$$\dot{x} = R(x, \varepsilon) + F(x(t-h), \varepsilon), \tag{40}$$

которое к настоящему времени уже изучено (см. [11, 14]).

Для того чтобы воспользоваться асимптотическими равенствами, полученными в работах [11, 14] выполним переобозначения

$$x = (a_0 - r_1)x^*, \quad t = t^* h, \quad r^*(u) = \frac{r_1 - r(u)}{r_0 + r_1}, \quad f^*(u) = \frac{f(u) + a_0}{1 + a_0},$$
$$\alpha = \frac{1 + a_0}{a_0 - r_1}, \quad \beta = \frac{r_0 + r_1}{a_0 - r_1} \quad \varepsilon^* = \frac{\varepsilon h}{a_0 - r_1} \tag{41}$$

тогда уравнение (40) преобразуется в

$$\dot{x^*} = -1 + \alpha f^*(\exp(x^*(t^* - 1)/\varepsilon) - \beta r^*(\exp(x^*/\varepsilon), \tag{42}$$

которое и изучалось в [11,14]. Прежде, чем перейти к построению асимптотических формул для решений уравнения (40), уточним выбор параметра σ_0. Следуя [11,14], будем считать, что он удовлетворяет условию

$$2\sigma_0 < \min(h,\ t_0 - h). \tag{43}$$

Кроме того, предполагаем дополнительно, что

$$2\sigma_0 < \min\big(1 - nT_0 - t_0 - h,\ 2((n+1)T_0 - 1)\big). \tag{44}$$

Итак, обратимся непосредственно к асимптотическому анализу интересующего нас решения $x_\varphi(t,\varepsilon)$ уравнения (16). Объединяя равенство (39) с асимптотическими формулами из [11] и учитавая переобозначения (41), приходим к следующим фактам.

1) На временных промежутках $-\sigma_0 + kT_0 \le t \le \sigma_0 + kT_0$, $k = 0, 1, \ldots, n$ справедливы асимптотические представления

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = \varepsilon v_0(\tau)\Big|_{\tau=(t-kT_0)/\varepsilon} + \Delta_\varphi(t,\varepsilon), \tag{45}$$

где функция $v_0(\tau)$, $\tau \in \mathbb{R}$ задается равенством

$$v_0(\tau) = V^{-1}(z)|_{z=(1-r_0)\tau}, \quad \tau \in \mathbb{R}. \tag{46}$$

Здесь $V^{-1}(z)$ – функция, обратная к

$$V(z) = z - \int\limits_{-\infty}^{z} \frac{r_0 - r(\exp s)}{1 + r(\exp s)}\, ds, \quad z \in \mathbb{R}. \tag{47}$$

и обладает свойствами [11]:

$$\begin{aligned} v_0(\tau) &= (1 - r_0)\tau + \mathcal{O}(\exp(1 - r_0)\tau), \quad \tau \to -\infty, \\ v_0(\tau) &= (1 + r_1)\tau + c_0 + \mathcal{O}(\exp(-(1 + r_1)\tau)), \quad \tau \to +\infty. \end{aligned} \tag{48}$$

$$\text{где} \quad c_0 = \frac{1 + r_1}{1 - r_0} \int\limits_0^1 \frac{r_0 + r(u)}{u(1 + r(u))} du + \int\limits_1^\infty \frac{r_1 - r(u)}{u(1 + r(u))} du.$$

Через Δ_φ в формуле (45) и далее обозначаются различные остатки, модули которых имеют экспоненциальный порядок малости (т.е. порядок $\exp(-q/\varepsilon)$, $q = \mathrm{const} > 0$) равномерно по φ, t.

2) Для отрезков времени $\sigma_0 + kT_0 \le t \le h - \sigma_0 + kT_0$, $k = 0, 1, \ldots, n$ решение $x_\varphi(t,\varepsilon)$ удовлетворяет следующему асимптотическому представлению:

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = (r_1 + 1)(t - kT_0) + \varepsilon c_0 + \Delta_{2,\varphi}(t,\varepsilon). \tag{49}$$

3) На промежутках $h - \sigma_0 + kT_0 \le t \le h + \sigma_0 + kT_0$, $k = 0, 1, \ldots, n$ выполнены асимптотические формулы

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = (r_1 + 1)h + \varepsilon\big[(r_1 + 1)\tau + c_0 + \gamma(\tau)\big]\Big|_{\tau=(t-h-kT_0)/\varepsilon} + \Delta_{3,\varphi}(t,\varepsilon), \tag{50}$$

где функция $\gamma(\tau)$, $\tau \in \mathbb{R}$, имеет вид

$$\gamma(\tau) = \int\limits_{-\infty}^{\tau} (f(\exp v) - 1)|_{v=v_0(s)}\, ds. \tag{51}$$

Предельное поведение данной функции описывается следующими формулами:

$$\begin{aligned} &\gamma(\tau) = \mathcal{O}(\exp(1-r_0)\tau),\ \tau \to -\infty; \\ &\gamma(\tau) = -\tau + \gamma_0 + \mathcal{O}(\exp(-(1+r_1)\tau)),\ \tau \to +\infty, \end{aligned} \tag{52}$$

где $\gamma_0 = \dfrac{a_0 - r_1}{1+a_0} \displaystyle\int\limits_0^1 \frac{-1+f(u)}{u(1+r(u))} du - \frac{a_0 - r_1}{1-r_0} \int\limits_0^1 \frac{r_0 + r(u)}{u(1+r(u))} du +$

$$+ \frac{a_0 - r_1}{1+a_0} \int\limits_1^{\infty} \frac{a_0 + f(u)}{u(1+r(u))} du.$$

4) На отрезках времени $h+\sigma_0+kT_0 \le t \le t_0-\sigma_0+kT_0$, $k = 0, 1, \ldots, n$ при условии (43) решение $x_\varphi(t,\varepsilon)$ допускает представления

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = -(a_0 - r_1)(t - t_0 - kT_0) + \varepsilon c_1 + \Delta_{4,\varphi}(t,\varepsilon), \quad c_1 = c_0 + (1+a_0)\gamma_0. \tag{53}$$

5) При $t_0 - \sigma_0 + kT_0 \le t \le t_0 + \sigma_0 + kT_0$, $k = 0, 1, \ldots, n$ для $x_\varphi(t,\varepsilon)$ имеем асимптотические формулы

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = \varepsilon w_0(\tau)|_{\tau=(t-t_0-kT_0)/\varepsilon} + \Delta_{5,\varphi}(t,\varepsilon), \tag{54}$$

где, по аналогии с формулами (46), (47)

$$w_0(\tau) = W^{-1}(z)|_{z=-(a_0-r_1)\tau+c_1}, \quad \tau \in \mathbb{R}, \tag{55}$$

причем $W^{-1}(z)$ – функция, обратная к $W(z) = z + \displaystyle\int\limits_z^{+\infty} \frac{r_1 - r(\exp s)}{a_0 - r(\exp s)}\, ds$.

$$\begin{aligned} &w_0(\tau) = -(a_0 - r_1)\tau + c_1 + \mathcal{O}(\exp((a_0 - r_1)\tau)), \quad \tau \to -\infty; \\ &w_0(\tau) = -(r_0 + a_0)\tau + c_2 + \mathcal{O}(\exp(-(a_0 + r_0)\tau)), \quad \tau \to +\infty, \end{aligned} \tag{56}$$

где

$$c_2 = (r_0 + a_0)\left[c_1 + \frac{a_0 - r_1}{a_0 + r_0} \int\limits_0^1 \frac{r_0 + r(u)}{u(a_0 - r(u))}\, du - \int\limits_1^{+\infty} \frac{r_1 - r(u)}{u(a_0 - r(u))}\, du\right]. \tag{57}$$

6) На отрезках $t_0 + \sigma_0 + kT_0 \le t \le t_0 + h - \sigma_0 + kT_0$, $k = 0, 1, \ldots, n$ для $x_\varphi(t,\varepsilon)$ получаем асимптотику

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = -(r_0 + a_0)(t - t_0 - kT_0) + \varepsilon c_2 + \Delta_{6,\varphi}(t,\varepsilon). \tag{58}$$

7) На временных промежутках $t_0+h-\sigma_0+kT_0 \le t \le t_0+h+\sigma_0+kT_0$, $k=0,1,\dots,n$ для $x_\varphi(t,\varepsilon)$ приходим к формулам

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = -(r_0+a_0)h+ \\ +\varepsilon\big[-(r_0+a_0)\tau + c_2 + (1+a_0)b(\tau)/(a_0-r_1)\big]|_{\tau=(t-t_0-h-kT_0)/\varepsilon} + \Delta_{7,\varphi}(t,\varepsilon), \quad (59)$$

где функция $b(\tau)$, $\tau\in\mathbb{R}$, задается аналогичным (51) равенством

$$\beta(\tau) = \int\limits_{-\infty}^{\tau} f(\exp w)|_{w=w_0(s)}\,ds \quad (60)$$

и обладает асимптотическими свойствами

$$\begin{aligned} &\beta(\tau) = \mathcal{O}(\exp((a_0-r_1)\tau), \quad \tau\to-\infty;\\ &\beta(\tau) = \tau+\beta_0+\mathcal{O}(-(a_0+r_0)\tau), \quad \tau\to+\infty; \end{aligned} \quad (61)$$

$$\beta_0 = \frac{r_1-a_0}{1+a_0}\int\limits_0^1 \frac{f(u)-1}{u(a_0-r(u))}\,du + \frac{1}{1+a_0}\int\limits_1^{+\infty} \frac{a_0^2+r_1+(a_0-r_1)f(u)-(1+a_0)r(u)}{u(a_0-r(u))}\,du - c_1.$$

8) При $t_0+h+\sigma_0+kT_0 \le t \le (k+1)T_0-\sigma_0$, $k=0,1,\dots,n-1$ решение $x_\varphi(t,\varepsilon)$ задается соотношениями

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = (1-r_0)(t-t_0-h-kT_0) - (r_0+a_0)h + \varepsilon c_3 + \Delta_{8,\varphi}(t,\varepsilon), \quad (62)$$

где $c_3 = c_2+(1+a_0)\beta_0/(a_0-r_1)$. В свою очередь, на отрезке $t_0+h+\sigma_0+nT_0 \le t \le 1-\sigma_0$ (длина которого в силу (44) положительна) справедливо равенство

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = (1-r_0)(t-(n+1)T_0) + \varepsilon c_3 + \Delta_{9,\varphi}(t,\varepsilon). \quad (63)$$

Следующий этап связан с рассмотрением отрезка $1-\sigma_0 \le t \le 2-\sigma_0$. Будем считать, что при указанных t выполняется априорная оценка

$$x_\varphi(t-h,\varepsilon) \le -q, \quad (64)$$

где $q>0$ – некоторая универсальная (не зависящая от t, ε, φ) постоянная. В этом случае в силу свойств (9) равномерно по t, φ

$$R\big(x_\varphi(t,\varepsilon),\varepsilon\big) + F\big(x_\varphi(t-h,\varepsilon),\varepsilon\big) - 1 + r_0 = \mathcal{O}(\exp(-q/\varepsilon)), \quad q=\mathrm{const}>0. \quad (65)$$

При этом для функций $x_\varphi(t-1,\varepsilon)$, $t\in[1-\sigma_0, 2-\sigma_0]$ справедливы асимптотические равенства (45) – (63), в которых t следует заменить на $t-1$.

Таким образом, на рассматриваемом промежутке времени согласно (16), (65) получается дифференциальное уравнение

$$\dot x = 1-r_0-G(x_\varphi(t-1,\varepsilon),\varepsilon) + \mathcal{O}(\exp(-q/\varepsilon)), \quad q=\mathrm{const}>0, \quad (66)$$

правая часть которого уже известна.

Выполним асимптотический анализ уравнения (66) с помощью метода математической индукции (см. [15]). Рассмотрим следующие отрезки:

$$\Lambda_0 = [t_0 + h + nT_0 + \sigma_0, 1 - \sigma_0]; \;\; \Lambda_k = [1 + t_0 + (k-1)T_0 + \sigma_0, 1 + kT_0 - \sigma_0],$$
$$k = 1, \ldots, n; \quad \Lambda_{n+1} = [1 + t_0 + nT_0 + \sigma_0, 2 - \sigma_0],$$

и выполним переход от отрезка Λ_k к Λ_{k+1}, в котором и будет состоять шаг индукции.

Зафиксируем номер k, $0 \le k \le n$ и предположим, что на отрезке Λ_k уже получено асимптотическое представление

$$x_\varphi(t, \varepsilon) = (1 - r_0)\big(t - (n+1)T_0 - kb_0t_0\big) + \varepsilon\alpha_k + \Delta_\varphi(t, \varepsilon), \tag{67}$$

где α_k – некоторая константа, а $\Delta_\varphi(t, \varepsilon)$ — экспоненциально мало. Отметим, что при $k = 0$ равенство вида (67) имеет место (см. (63)) и в этом случае $\alpha_0 = c_3$. Таким образом, остается убедиться в справедливости аналогичного (67) представления при $t \in \Lambda_{k+1}$.

Рассмотрим сначала отрезок $1 + kT_0 - \sigma_0 \le t \le 1 + kT_0 + \sigma_0$, длина которого в силу (43) меньше h. А поскольку длина отрезка Λ_k больше h (что также следует из условия (43)), то согласно (67) функция $x_\varphi(t - h, \varepsilon)$ при указанных t нам известна. Известной является и функция $x_\varphi(t-1, \varepsilon)$ (для нее выполняется равенство (45) при замене t на $t - 1$). Таким образом, в данном случае решение $x_\varphi(t, \varepsilon)$ определяется из задачи Коши

$$\begin{gathered} \dot{x} = 1 - r_0 - G(\varepsilon v_0((t - 1 - kT_0)/\varepsilon) + \omega_1(t, \varepsilon), \varepsilon) + \omega_2(t, \varepsilon), \\ x|_{t=1+kT_0-\sigma_0} = (1 - r_0)\big(1 - (n+1)T_0 + k(T_0 - b_0t_0) - \sigma_0\big) + \varepsilon\alpha_k + \omega_3(\varepsilon), \end{gathered} \tag{68}$$

где ω_j, $j = 1, 2, 3$ – известные экспоненциально малые по модулю добавки.

Решение задачи (68) будем искать в виде

$$\begin{aligned} x_\varphi(t, \varepsilon) = (1 - r_0)\big(1 - (n+1)T_0 + k(T_0 - b_0t_0)\big) + \varepsilon\alpha_k + \\ + \varepsilon v_1(\tau)\big|_{\tau=(t-1-kT_0)/\varepsilon} + \Delta_\varphi(t, \varepsilon), \;\; 1 + kT_0 - \sigma_0 \le t \le 1 + kT_0 + \sigma_0, \end{aligned} \tag{69}$$

где

$$v_1(\tau) = \tau - \int_{-\infty}^{\tau} g(\exp s)ds. \tag{70}$$

Для остатка Δ_φ как и в статье [15] удается доказать экспоненциальную малость.

Перейдем теперь к отрезку $1 + kT_0 + \sigma_0 \le t \le 1 + kT_0 + t_0 - \sigma_0$. Здесь имеем дело с уравнением (66), в котором $x_\varphi(t - 1, \varepsilon)$ задается соответственно формулами (49), (50), (53) (при замене в них t на $t - 1$). Для всех этих случаев справедлива оценка

$$x_\varphi(t - 1, \varepsilon) \ge q, \tag{71}$$

где в качестве q можно взять любое число из интервала $(0, \min(\sigma_0,\, a_0\sigma_0))$. Данное неравенство и свойства (9) приводят к асимптотическому представлению

$$G\big(x_\varphi(t - 1, \varepsilon), \varepsilon\big) = b_0 + \mathcal{O}(\exp(-q/\varepsilon)), \quad q = \mathrm{const} > 0, \tag{72}$$

которое, как и аналогичное ему соотношение (65), справедливо равномерно по φ, t. Подставляя (72) в (66) и применяя уже упоминавшийся выше метод шагов (т.е. рассматривая последовательные отрезки времени длины h), убеждаемся, что

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = (1-r_0)\big(1-(n+1)T_0 + k(T_0 - b_0 t_0)\big) + \varepsilon(\alpha_k - d_0) - \\ - (b_0 - 1 + r_0)(t - 1 - kT_0) + \Delta_\varphi(t,\varepsilon), \;\; 1 + kT_0 + \sigma_0 \le t \le 1 + kT_0 + t_0 - \sigma_0. \quad (73)$$

где

$$d_0 = \int_0^1 \frac{g(u)}{u} du + \int_1^{+\infty} \frac{g(u) - b_0}{u} du. \quad (74)$$

На очередном отрезке $1 + kT_0 + t_0 - \sigma_0 \le t \le 1 + kT_0 + t_0 + \sigma_0$ функция $x_\varphi(t-1,\varepsilon)$ задается формулой, получающейся из (53) при замене, как обычно, t на $t-1$. А отсюда и из (66), (73) для нахождения $x_\varphi(t,\varepsilon)$ приходим к аналогичной (68) задаче Коши

$$\dot{x} = 1 - r_0 - G\big(-(a_0 - r_1)(t - 1 - t_0 - kT_0) + \varepsilon c_1 + \omega_1(t,\varepsilon), \varepsilon\big) + \omega_2(t,\varepsilon), \\ x\big|_{t=1+kT_0+t_0-\sigma_0} = (1-r_0)\big(1-(n+1)T_0 + k(T_0 - b_0 t_0)\big) + \\ + \varepsilon(\alpha_k - d_0) - (b_0 - 1 + r_0)(t_0 - \sigma_0) + \omega_3(\varepsilon),$$

где, как и ранее, через ω_j, $j = 1,2,3$ обозначены некоторые уже известные экспоненциально малые добавки. Решение данной задачи отыскивается в виде

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = (1-r_0)\big(1-(n+1)T_0 + k(T_0 - b_0 t_0)\big) + \varepsilon(\alpha_k - d_0) - (b_0 - 1 + r_0)t_0 + \\ + \varepsilon w_1(\tau)\big|_{\tau=(t-1-kT_0-t_0)/\varepsilon} + \Delta_\varphi(t,\varepsilon), \;\; 1 + kT_0 + t_0 - \sigma_0 \le t \le 1 + kT_0 + t_0 + \sigma_0, \quad (75)$$

где

$$w_1(\tau) = -(b_0 - 1 + r_0)\tau - \int_{-\infty}^{\tau} \big[g\big(\exp(-a_0 s + c_0)\big) - b_0\big] ds. \quad (76)$$

Как и выше для фигурирующего в (75) остатка Δ_φ можно доказать его равномерную по t, φ экспоненциальную малость.

Выполненный асимптотический анализ позволяет связать отрезки Λ_k и Λ_{k+1}. Перейдем теперь непосредственно к Λ_{k+1} и заметим, что при $t \in \Lambda_{k+1}$ функция $x_\varphi(t-1,\varepsilon)$ определяется равенствами (58), (59), (62) или (63), в которых, как и во всех остальных подобных случаях, следует заменить t на $t-1$. При указанных t из данных равенств может быть получена оценка

$$x_\varphi(t-1,\varepsilon) \le -q, \quad (77)$$

где $q = \mathrm{const} \in \big(0, \min(a_0\sigma_0, (n+1)T_0 - 1)\big)$. Отсюда и из свойств (9) имеем равномерное по t, φ асимптотическое представление

$$G\big(x_\varphi(t-1,\varepsilon),\varepsilon\big) = \mathcal{O}(\exp(-q/\varepsilon)), \quad q = \mathrm{const} > 0. \quad (78)$$

Итак, подставим соотношение (78) в (66) и дополним получившееся дифференциально-разностное уравнение начальной функцией $x_\varphi(t,\varepsilon)$ на промежутке времени $1+t_0+kT_0+\sigma_0-h \le t \le 1+t_0+kT_0+\sigma_0$, асимптотика которой уже построена (см. (73),

(75), (76)). Далее, разобьем, как обычно, отрезок Λ_{k+1} на части длины, не большей h, и будем последовательно интегрировать упомянутое уравнение, имеющее вид

$$\dot{x} = 1 - r_0 + \mathcal{O}(\exp(-q/\varepsilon)), \quad q = \mathrm{const} > 0, \tag{79}$$

на соответствующих промежутках. В результате приходим к аналогичному (67) асимптотическому представлению

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = (1-r_0)\big(t-(n+1)T-(k+1)b_0t_0\big) + \varepsilon\alpha_{k+1} + \Delta_\varphi(t,\varepsilon), \;\; t \in \Lambda_{k+1}, \tag{80}$$

где

$$\alpha_{k+1} = \alpha_k - c_0b_0/a_0 - (1+1/a_0)d_0. \tag{81}$$

Таким образом, сделан шаг индукции, который состоял в переходе от отрезка Λ_k к Λ_{k+1}. Кроме того, уравнение (81) с начальным условием $\alpha_0 = c_3$ дает возможность вычислить постоянные α_k, $k = 0, 1, \ldots, n+1$, для которых имеют место явные формулы

$$\alpha_k = -k(c_1b_0/a_0 + (1+1/a_0)d_0) + c_3, \;\; k = 0, 1, \ldots, n+1. \tag{82}$$

Индуктивный процесс, описанный выше, позволяет за конечное число шагов добраться до последнего отрезка Λ_{n+1} и получить требуемые асимптотические формулы для решения $x_\varphi(t,\varepsilon)$ на всем промежутке $1-\sigma_0 \le t \le 2-\sigma_0$. Данные построения были выполнены при априорном предположении (64). Найденные асимптотические формулы показывают, что при любом фиксированном $q \in \big(0,\, \min(a_0\sigma_0,\, (n+1)T_0-1)\big)$ неравенство (64) действительно выполняется, тем самым, все наши условные конструкции обретают законную силу.

На заключительном этапе построения асимптотики решения $x_\varphi(t,\varepsilon)$ рассмотрим отрезок времени $2-\sigma_0 \le t \le T_* - \sigma_0/2$ и предположим, что на нем имеют место априорные оценки (64), (77). В этом случае в силу условий (9) уравнение (16) примет вид (79). Дополним его начальным условием $x_\varphi(t,\varepsilon)$, $1-\sigma_0 \le t \le 2-\sigma_0$, известным из предыдущих построений. Интегрируя затем получившуюся задачу Коши методом шагов, приходим к асимптотическому представлению

$$x_\varphi(t,\varepsilon) = (1-r_0)(t-T_*) + \varepsilon\alpha_{n+1} + \Delta_\varphi(t,\varepsilon), \;\; 2-\sigma_0 \le t \le T_* - \sigma_0/2, \tag{83}$$

где постоянная α_{n+1} задается формулой (82) при $k = n+1$.

Для придания изложенным построениям необходимой строгости заметим, что из самого равенства (83) и из установленных ранее асимптотических формул для $x_\varphi(t,\varepsilon)$ при $1-\sigma_0 \le t \le 2-\sigma_0$ вытекает справедливость априорных предположений (64), (77). А именно, несложная проверка показывает, что эти неравенства действительно выполняются на отрезке $2-\sigma_0 \le t \le T_* - \sigma_0/2$, если в качестве константы q в них взять любое число из интервала $(0, \sigma_0/2)$.

Подведем некоторый итог. Из полученных выше асимптотических формул для решения $x_\varphi(t,\varepsilon)$ (см. (45) – (63), (67), (69), (73), (75), (80)) заключаем, что

$$\max_{-\sigma_0 \le t \le T_* - \sigma_0/2} |x_\varphi(t,\varepsilon) - x_*(t)| = \mathcal{O}(\varepsilon), \tag{84}$$

где $x_*(t)$ – функция (35), а остаток равномерен по $\varphi \in S(\sigma_0, q_1, q_2)$. Далее, опираясь на (84) и учитывая оценки (43), (44), наложенные на параметр σ_0, приходим к

выводу, что интересующий нас $(2n+2)$-ой по счету положительный корень $t = T_\varphi$ уравнения $x_\varphi(t-\sigma_0,\varepsilon) = -\sigma_0$ принадлежит отрезку $2-\sigma_0 \le t \le T_* - \sigma_0/2$. А отсюда из формул (79), (83) очевидным образом следует, что T_φ определяется однозначно, причем равномерно по $\varphi \in S(\sigma_0, q_1, q_2)$

$$T_\varphi = T_* - \varepsilon\alpha_{n+1} + \mathcal{O}(\exp(-q/\varepsilon)), \;\; q = \mathrm{const} > 0. \tag{85}$$

Формулы (84), (85) свидетельствуют о том, что оператор (38) действительно определен на множестве $S(\sigma_0, q_1, q_2)$ и равномерно по φ

$$\max_{-1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0} |x_\varphi(t+T_\varphi,\, \varepsilon) - x_*(t)| = \mathcal{O}(\varepsilon). \tag{86}$$

В свою очередь, в силу (86) включение $\Pi_\varepsilon\big(S(\sigma_0, q_1, q_2)\big) \subset S(\sigma_0, q_1, q_2)$ будет заведомо выполняться при всех достаточно малых $\varepsilon > 0$ при условии

$$x_*(t) \in \widehat{S}(\sigma_0, q_1, q_2), \tag{87}$$

где $\widehat{S}(\sigma_0, q_1, q_2)$ – множество функций, получающееся из $S(\sigma_0, q_1, q_2)$ при замене в (37) нестрогих неравенств строгими. Напомним, далее, что на параметр σ_0 нами уже наложено ограничение (34), обеспечивающее свойства $x_*(-\sigma_0) = -\sigma_0$ и $x_*(t) < 0$ при $-1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0$. Поэтому справедливости включения (87) добиваемся за счет имеющихся в запасе параметров q_1, q_2, предполагая, что

$$q_1 > -\min_{-1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0} x_*(t), \quad 0 < q_2 < -\max_{-1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0} x_*(t). \tag{88}$$

Итак, оператор Π_ε, являющийся очевидным образом компактным, при выполнении условий (34), (43), (44), (88) на параметры σ_0, q_1, q_2 преобразует в себя замкнутое, ограниченное и выпуклое множество $S(\sigma_0, q_1, q_2)$. А отсюда в соответствии с известным принципом Шаудера заключаем, что этот оператор имеет в $S(\sigma_0, q_1, q_2)$ по крайней мере одну неподвижную точку $\varphi = \varphi_*(t,\varepsilon)$. Ясно также, что решение $x_*(t,\varepsilon)$ уравнения (16) с начальной функцией $\varphi_*(t,\varepsilon)$, $-1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0$ оказывается периодическим с периодом $T_*(\varepsilon) = T_\varphi\big|_{\varphi=\varphi_*}$ и в силу (84) – (86) удовлетворяет требуемым свойствам (36).

4. Доказательство устойчивости релаксационного цикла

Перейдем теперь ко второй части обоснования теоремы 1, т.е. к доказательству единственности и устойчивости релаксационного цикла $x_*(t,\varepsilon)$ с нулевым приближением (35). Из явной формулы (38) для оператора Π_ε вытекает, что он непрерывно дифференцируем по φ, а его производная Фреше $\partial_\varphi \Pi_\varepsilon(\varphi)$ задается равенством

$$\partial_\varphi \Pi_\varepsilon(\varphi) g_0 = \mathrm{g}(t+T_\varphi,\, \varepsilon) - \frac{\mathrm{g}(T_\varphi - \sigma_0,\, \varepsilon)}{\dot{x}_\varphi(T_\varphi - \sigma_0,\, \varepsilon)}\, \dot{x}_\varphi(t+T_\varphi,\, \varepsilon), \quad -1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0. \tag{89}$$

Здесь функция $\mathrm{g}_0(t)$ представляет собой произвольный элемент пространства

$$C_0 = \{\mathrm{g}_0(t) \in C[-1-\sigma_0, -\sigma_0], \quad \mathrm{g}_0(-\sigma_0) = 0\},$$

а через $\mathrm{g}(t,\varepsilon)$, $-\sigma_0 \le t \le T_\varphi - \sigma_0$ обозначено решение линейного уравнения

$$\begin{gathered}\dot{\mathrm{g}} = A(t,\varepsilon)\mathrm{g}(t-h) + B(t,\varepsilon)\mathrm{g}(t-1) + C(t,\varepsilon)\mathrm{g},\\ A(t,\varepsilon) = \frac{1}{\varepsilon}\left(f'(\exp x)\exp x\right)\big|_{x=x_\varphi(t-h,\,\varepsilon)/\varepsilon}, \quad B(t,\varepsilon) = \\ = -\frac{1}{\varepsilon}\left(g'(\exp x)\exp x\right)\big|_{x=x_\varphi(t-1,\,\varepsilon)/\varepsilon},\ C(t,\varepsilon) = -\frac{1}{\varepsilon}\left(r'(\exp x)\exp x\right)\big|_{x=x_\varphi(t,\,\varepsilon)/\varepsilon}\end{gathered} \tag{90}$$

с начальной функцией $\mathrm{g}_0(t)$, $-1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0$.

Из явной формулы (89) следует, что проблема оценки нормы линейного оператора $\partial_\varphi \Pi_\varepsilon(\varphi)$ в пространстве C_0 с нормой $||\mathrm{g}_0|| = \max\limits_{-1-\sigma_0 \le t \le -\sigma_0} |\mathrm{g}_0(t)|$ сводится к анализу введенного выше решения $\mathrm{g}(t,\varepsilon)$ уравнения (90). Покажем, что для этого решения выполняется неравенство вида

$$\max_{-\sigma_0 \le t \le T_\varphi - \sigma_0} |\mathrm{g}(t,\varepsilon)| \le M\exp(-q/\varepsilon)||\mathrm{g}_0|| \tag{91}$$

с некоторыми универсальными (не зависящими от ε, φ, g_0) постоянными $M, q > 0$.

Рассмотрим сначала отрезок $-\sigma_0 \le t \le h - \sigma_0$, на котором из (90) для $\mathrm{g}(t,\varepsilon)$ имеем явную формулу

$$\mathrm{g}(t,\varepsilon) = \int_{-\sigma_0}^{t} \Big(A(s,\varepsilon)\mathrm{g}_0(s-h) + B(s,\varepsilon)\mathrm{g}_0(s-1)\Big)\exp\Big\{\int_s^t C(\tau,\varepsilon)d\tau\Big\}\,ds. \tag{92}$$

Напомним, далее, что при рассматриваемых t функция $x_\varphi(t-h,\varepsilon)$ совпадает с функцией $\varphi(t-h)$, а для $x_\varphi(t-1,\varepsilon)$ равенство $x_\varphi(t-1,\varepsilon) = \varphi(t-1)$ имеет место даже на более широком отрезке $-\sigma_0 \le t \le 1-\sigma_0$. Объединяя эти соотношения с фигурирующими в (37) оценками и свойствами функций $f(u)$, $g(u)$ и $r(u)$ (см. (9)), приходим к выводу, что

$$\begin{gathered}\max_{-\sigma_0 \le t \le h-\sigma_0} |A(t,\varepsilon)| \le M_1\exp(-q/\varepsilon), \quad \max_{-\sigma_0 \le t \le 1-\sigma_0} |B(t,\varepsilon)| \le M_2\exp(-q/\varepsilon),\\ \int\limits_{-\sigma_0}^{T_\varphi-\sigma_0} |A(t,\varepsilon)|\,dt \le M_3, \quad \int\limits_{-\sigma_0}^{T_\varphi-\sigma_0} |B(t,\varepsilon)|\,dt \le M_4, \quad \int\limits_{-\sigma_0}^{T_\varphi-\sigma_0} |C(t,\varepsilon)|\,dt \le M_5,\end{gathered} \tag{93}$$

где M_j, $j = 1,\ldots,5$, $q > 0$ – некоторые универсальные константы. Учитывая теперь (93) в (92), убеждаемся, что при $-\sigma_0 \le t \le h - \sigma_0$

$$\max_t |\mathrm{g}(t,\varepsilon)| \le M\exp(-q/\varepsilon)||\mathrm{g}_0||. \tag{94}$$

Для распространения оценки (94) на оставшийся отрезок $[h-\sigma_0, T_\varphi - \sigma_0]$ изменения t воспользуемся методом шагов. А именно, разобьем указанный промежуток времени на отрезки $[(k+1)h-\sigma_0\,(k+2)h-\sigma_0]$, $k = 0,1,\ldots,k_0$ и $[(k_0+2)h-\sigma_0,\, T_\varphi - \sigma_0]$, где $k_0 = \lfloor (T_\varphi - 2h)/h \rfloor$, $\lfloor * \rfloor$ – целая часть. Опираясь, далее, на равномерные по $\varphi \in S(\sigma_0, q_1, q_2)$ асимптотические формулы

$$\max_{h-\sigma_0 \le t \le T_\varphi - \sigma_0} |A(t,\varepsilon)| = \mathcal{O}(1/\varepsilon), \quad \max_{1-\sigma_0 \le t \le T_\varphi - \sigma_0} |B(t,\varepsilon)| = \mathcal{O}(1/\varepsilon)$$

и свойства (93), замечаем, что из равенства

$$\mathrm{g}(t,\varepsilon) = \mathrm{g}(1-\sigma_0+k,\varepsilon)\exp\Big\{\int_{1-\sigma_0+k}^{t} C(\tau,\varepsilon)d\tau\Big\}+$$
$$+\int_{1-\sigma_0+k}^{t}\Big(A(s,\varepsilon)\mathrm{g}(s-h)+B(s,\varepsilon)\mathrm{g}(s-1)\Big)\exp\Big\{\int_{s}^{t}C(\tau,\varepsilon)d\tau\Big\}\,ds,\ t\geq 1-\sigma_0+k$$

и из уже полученных оценок вида (94) на отрезках с номерами $j=0,1,\ldots,k-1$ вытекает требуемая оценка на k-м отрезке изменения t.

Возвращаясь к оператору Π_ε и учитывая установленное выше неравенство (91) в (89), приходим к оценке

$$\sup_{\varphi\in S(\sigma_0,q_1,q_2)} ||\partial_\varphi \Pi_\varepsilon(\varphi)||_{C_0\to C_0} \leq M\exp(-q/\varepsilon).$$

Остается добавить, что эта оценка обеспечивает как сжимаемость оператора Π_ε (а значит, единственность его неподвижной точки $\varphi=\varphi_*(t,\varepsilon)$ в множестве $S(\sigma_0,q_1,q_2)$), так и экспоненциальную орбитальную устойчивость соответствующего цикла $x_*(t,\varepsilon)$. Теорема 1 полностью доказана.

В дополнение к установленной теореме отметим, что релаксационный цикл

$$u_*(t,\lambda) = \exp\big(x_*(t,\varepsilon)/\varepsilon\big)\big|_{\varepsilon=1/\lambda} \tag{95}$$

исходного уравнения (8) обладает требуемыми асимптотическими характеристиками, т.е. является bursting-циклом. Действительно, для его периода $T_*(\lambda)$ справедлива вытекающая из (85) формула

$$T_*(\lambda) = T_0 - \alpha_{n+1}/\lambda + \mathcal{O}\big(\exp(-q\lambda)\big),\quad q=\mathrm{const}>0,\ \ \lambda\to+\infty.$$

Кроме того, на отрезке времени $0\leq t\leq T_*(\lambda)$ цикл (95) имеет $n+1$ подряд идущих асимптотически высоких (порядка $\exp(\lambda h)$) всплеска. Этим всплескам соответствуют интервалы $kT_0 < t\ \ < t_0+kT_0$, $k=0,1,\ldots,n$ положительности функции (35). Если же t фиксировано и принадлежит множеству $[0,T_*]\setminus\bigcup_{k=0}^{n}[kT_0,t_0+kT_0]$, то в указанный момент времени функция $u_*(t,\lambda)$ имеет порядок $\exp(-\lambda q)$, $q=\mathrm{const}>0$.

Список литературы

1. *Chay T. R., Rinzel J.* Bursting, beating, and chaos in an excitable membrane model // Biophys. J. 1985. V. 47, №3. P. 357 – 366.

2. *Ermentrout G. B., Kopell N.* Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation // SIAM J. Appl. Math. 1986. V. 46, №2. P. 233 – 253.

3. *Izhikevich E.* Neural excitability, spiking and bursting // International Journal of Bifurcation and Chaos. 2000. V. 10(6). P. 1171–1266.

4. *Rabinovich M. I., Varona P., Selverston A. I., and Abarbanel H. D. I.* Dynamical principles in neuroscience // Rev. Mod. Phys. 2006. V. 78. P. 1213–1265.

5. *Coombes S., Bressloff P. C.* Bursting: the genesis of rhythm in the nervous system. World Scientific Publishing Company, 2005.

6. *Hodgkin A. L., Huxley A. F.* Action potentials recorded from inside a nerve fiber // Nature. 1939. V. 144. P. 710–711.

7. *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.

8. *Кащенко С. А., Майоров В. В.* Модели волновой памяти. М.: Книжный дом «ЛИБРОКОМ», 2009. 288 с. (*Kashchenko S. A., Mayorov V. V.* Modeli volnovoy pamyati. M.: Knizhnyy dom «LIBROKOM», 2009. 288 s. [in Russian].)

9. *Колесов А. Ю., Мищенко Е. Ф., Розов Н. Х.* Об одной модификации уравнения Хатчинсона // Журнал вычислительной математики и математической физики. 2010. Т. 50, № 12. С. 2099 – 2112. (English transl.: *Kolesov A. Yu., Mishchenko E. F., Rozov N. Kh.* A modification of Hutchinson's equation // Computational Mathematics and Mathematical Physics. 2010. V. 50, no. 12. P. 1990–2002.)

10. *Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х.* Экстремальная динамика обобщенного уравнения Хатчинсона // Журнал вычислительной математики и математической физики. 2009. Т. 49, № 1. С. 76 – 89. (English transl.: *Glyzin S.D., Kolesov A.Yu., and Rozov N.Kh.* Extremal dynamics of the generalized Hutchinson equation // Computational Mathematics and Mathematical Physics. 2009. V. 49. № 1. P. 71–83.)

11. *Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х.* Релаксационные автоколебания в нейронных системах. I // Дифференц. уравнения. 2011. Т. 47, № 7. С. 919 – 932. (English transl.: *Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh.* Relaxation self-oscillations in neuron systems: I // Differential Equations. 2011. V. 47, № 7. P. 927–941. DOI: 10.1134/S0012266111070020.)

12. *Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х.* Релаксационные автоколебания в нейронных системах. II // Дифференц. уравнения. 2011. Т. 47, № 12. С. 1675 – 1692. (English transl.: *Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh.* Relaxation self-oscillations in neuron systems: II // Differential Equations. 2011. V. 47, № 12. P. 1697–1713. DOI: 10.1134/S0012266111120019.)

13. *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. DOI: 10.1134/S0012266112020012.)

14. *Глызин С. Д.* Релаксационные колебания электрически связанных нейроподобных осцилляторов с запаздыванием // Моделирование и анализ информационных систем. 2010. Т. 17, № 2. С. 28–47. (*Glyzin S. D.* Relaxation oscillations of electrically coupled neuron-like systems with delay // Modeling and Analysis of Information Systems. 2010. V. 17, № 2. P. 28 – 47 [in Russian].)

15. *Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х.* Моделирование эффекта взрыва в нейронных системах // Матем. заметки. 2013. Т. 93, № 5. С. 684–701. (English transl.: *Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh.* Modeling the Bursting Effect in Neuron Systems // Mathematical Notes. 2013. V. 93, № 5. С. 676–690. DOI: 10.4213/mzm9293.)

16. *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. DOI: 10.1134/S0965542512050090)

17. *Колесов А. Ю., Мищенко Е. Ф., Розов Н. Х.* Реле с запаздыванием и его C^1-аппроксимация // Тр. МИАН. Т. 216. М.: Наука, 1997. С. 126–153. (English transl.: *Kolesov A. Yu., Mishchenko E. F., Rozov N. Kh.* Relay with delay and its C^1-approximation // Dynamical systems and related topics. Proceedings of the Steklov Institute of Mathematics. 1997. V. 216. P. 119–146.)

Relaxation Cycles in a Generalized Neuron Model with Two Delays

Glyzin S. D., Marushkina E. A.

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

Keywords: difference-differential equations, relaxation cycle, sustained waves, stability, buffering, bursting-effect

A method of modeling the phenomenon of bursting behavior in neural systems based on delay equations is proposed. A singularly perturbed scalar nonlinear differential-difference equation of Volterra type is a mathematical model of a neuron and a separate pulse containing one function without delay and two functions with different lags. It is established that this equation, for a suitable choice of parameters, has a stable periodic motion with any preassigned number of bursts in the time interval of the period length. To prove this assertion we first go to a relay-type equation and then determine the asymptotic solutions of a singularly perturbed equation. On the basis of this asymptotics the Poincare operator is constructed. The resulting operator carries a closed bounded convex set of initial conditions into itself, which suggests that it has at least one fixed point. The Frechet derivative evaluation of the succession operator, made in the paper, allows us to prove the uniqueness and stability of the resulting relax of the periodic solution.

Сведения об авторах:
Глызин Сергей Дмитриевич,
Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
д-р физ.-мат. наук, зав. кафедрой компьютерных сетей;
Марушкина Елена Александровна,
Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
аспирант