

©Глызин С.Д., Колесов А.Ю., Марушкина Е.А., 2016

DOI: 10.18255/1818-1015-2017-1-82-93

УДК 517.9

Релаксационные автоколебания в системе из двух синаптически связанных импульсных нейронов

Глызин С.Д., Колесов А.Ю., Марушкина Е.А.¹

получена 25 октября 2016

Аннотация. Рассматривается математическая модель синаптического взаимодействия пары импульсных нейронных элементов. Моделью каждого из отдельных нейронов является сингулярно возмущенное дифференциально-разностное уравнение с запаздыванием. Связь между элементами предполагается пороговой, кроме того, в ней учитывается запаздывание по времени. Изучаются вопросы о существовании и устойчивости в полученных системах релаксационных периодических движений. Как оказалось, принципиальным является соотношение между запаздыванием, обусловленным внутренними факторами в модели одиночного импульсного нейрона, и запаздыванием в цепи связи между осцилляторами. При условии, что запаздывание в цепи связи меньше, чем обусловленный внутренним запаздыванием период колебаний уединенного осциллятора, доказываются существование и устойчивость однородного цикла задачи. Увеличение запаздывания приводит к усложнению синфазного режима, в частности, показано, что за счет подходящего выбора этой величины релаксационные колебания в изучаемой системе могут усложняться и на промежутке периода система может иметь не один, а несколько всплесков большой амплитуды. Это означает, что bursting-эффект может возникать в системе из двух синаптически связанных осцилляторов нейронного типа за счет запаздывания в цепи связи.

Ключевые слова: нейронные модели, дифференциально-разностные уравнения, релаксационные колебания, асимптотика, устойчивость, синаптическая связь

Для цитирования: Глызин С.Д., Колесов А.Ю., Марушкина Е.А., "Релаксационные автоколебания в системе из двух синаптически связанных импульсных нейронов", *Моделирование и анализ информационных систем*, 24:1 (2017), 82–93.

Об авторах:

Глызин Сергей Дмитриевич, orcid.org/0000-0002-6403-4061, д-р физ.-мат. наук, зав. кафедрой компьютерных сетей, Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, ул. Советская, 14, г. Ярославль, 150003 Россия, ведущий научный сотрудник, ИЦ РАН, ул. Лесная, д. 9, г. Черноголовка, Московская область, 142432 Россия, e-mail: glyzin@uniyar.ac.ru

Колесов Андрей Юрьевич, д-р физ.-мат. наук, профессор кафедры дифференциальных уравнений Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, ул. Советская, 14, г. Ярославль, 150003 Россия, e-mail: kolesov@uniyar.ac.ru

Марушкина Елена Александровна, канд. физ.-мат. наук, научный сотрудник Лаборатории дискретной и вычислительной геометрии им. Б.Н. Делоне, Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова, ул. Советская, 14, г. Ярославль, 150003 Россия, e-mail: marushkina-ea@yandex.ru

Благодарности:

¹ Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 16-31-60039 мол_а_дк.

1. Постановка задачи

Рассматривается новый подход к моделированию химических синапсов, сформулированный в статье [1]. С точки зрения применяемых методов асимптотического анализа наша работа является продолжением начатого в статьях [2–6] цикла исследований, посвященных релаксационным автоколебаниям в нейронных системах с запаздыванием.

В основе нашего подхода лежит соответствующим образом модифицированная идея быстрой пороговой модуляции (fast threshold modulation или FTM). Этот феномен, впервые описанный в работах [7, 8], представляет собой специальный способ связи динамических систем. Характерная особенность этого способа состоит в том, что правые части соответствующих дифференциальных уравнений меняются скачкообразно при переходе некоторых управляющих переменных через свои критические значения. В нейронных системах идея FTM реализуется, как правило, следующим образом.

Предположим, что напряжение $u = u(t)$ и сила тока $v = v(t)$ в отдельной нейронной клетке удовлетворяют системе дифференциальных уравнений

$$\varepsilon \dot{u} = f(u, v), \quad \dot{v} = g(u, v). \quad (1)$$

Здесь $\varepsilon > 0$ – малый параметр, а на правые части $f, g \in C^\infty$ наложены стандартные ограничения [9], обеспечивающие существование устойчивого релаксационного цикла. Типовым примером модели (1) служит известная система ФитцХью–Нагумо [10].

Рассмотрим, далее, простейшую сеть, состоящую из двух синаптически связанных нейронов. В этом случае согласно выработанным к настоящему времени представлениям (см., например, [11]) соответствующие им электрические переменные (u_j, v_j) , $j = 1, 2$ удовлетворяют системе уравнений

$$\begin{aligned} \varepsilon \dot{u}_1 &= f(u_1, v_1) + b s_2(u_2)(u_* - u_1), & \dot{v}_1 &= g(u_1, v_1), \\ \varepsilon \dot{u}_2 &= f(u_2, v_2) + b s_1(u_1)(u_* - u_2), & \dot{v}_2 &= g(u_2, v_2). \end{aligned} \quad (2)$$

Здесь b – положительный параметр, характеризующий максимальную проводимость синапса, u_* – потенциал покоя (или потенциал Нернста), а функции $s_j(u_j)$, $j = 1, 2$ – постсинаптические проводимости, зависящие от пресинаптических потенциалов u_j .

Следует отметить, что существует несколько различных способов выбора функций $s_j(u_j)$, описание которых можно найти в [11]. Мы же, руководствуясь идеей FTM, остановимся на простейшем из них. А именно, будем считать, что

$$s_j(u_j) = H(u_j - u_{**}), \quad H(x) = \begin{cases} 0 & \text{при } x < 0, \\ 1 & \text{при } x > 0, \end{cases} \quad (3)$$

где u_{**} – порог, начиная с которого одна клетка влияет на другую. Например, если $u_1 < u_{**}$, то первый нейрон не действует на второй, а если $u_1 > u_{**}$, то действует.

Наша основная задача заключается в том, чтобы адаптировать приведенный выше способ моделирования химических синапсов для дифференциально-разностных уравнений вольтерровского типа. В связи с этим будем считать, что функционирование отдельного нейрона моделируется уравнением вида

$$\dot{u} = \lambda f(u(t-1))u \quad (4)$$

для мембранного потенциала $u = u(t) > 0$. Здесь параметр $\lambda > 0$, характеризующий скорость протекания электрических процессов в системе, предполагается большим, а функция $f(u) \in C^2(\mathbb{R}_+)$, $\mathbb{R}_+ = \{u \in \mathbb{R} : u \geq 0\}$ обладает свойствами:

$$f(0) = 1; \quad f(u) + a, \quad u f'(u), \quad u^2 f''(u) = O(1/u) \quad \text{при } u \rightarrow +\infty, \quad (5)$$

где $a = \text{const} > 0$. Примером такой функции служит

$$f(u) = (1 - u)/(1 + u/a). \quad (6)$$

Уравнение (4), представляющее собой некоторую модификацию известного уравнения Хатчинсона [12], было предложено и исследовано в статье [13]. В упомянутой работе показано, что при всех $\lambda \gg 1$ оно допускает экспоненциально орбитально устойчивый релаксационный цикл $u_*(t, \lambda) > 0$ периода $T_*(\lambda)$, удовлетворяющий предельным соотношениям

$$\lim_{\lambda \rightarrow \infty} T_*(\lambda) = T_0, \quad \max_{0 \leq t \leq T_*(\lambda)} |x_*(t, \lambda) - x_0(t)| = O(1/\lambda), \quad \lambda \rightarrow \infty, \quad (7)$$

где $T_0 = (1 + a)t_0$, $t_0 = 1 + 1/a$, $x_*(t, \lambda) = (1/\lambda) \ln(u_*(t, \lambda))$, а T_0 -периодическая функция $x_0(t)$ задается равенствами

$$x_0(t) = \begin{cases} t & \text{при } 0 \leq t \leq 1, \\ 1 - a(t-1) & \text{при } 1 \leq t \leq t_0 + 1, \\ t - T_0 & \text{при } t_0 + 1 \leq t \leq T_0, \end{cases} \quad x_0(t + T_0) \equiv x_0(t). \quad (8)$$

Наглядное представление о релаксационных свойствах этого цикла дает его график на плоскости (t, u) , построенный численно для случая (4), (6) при $\lambda = 5$, $a = 2$ (см. рис. 1).

Предположим теперь, что имеет место синаптическое взаимодействие пары нейронов, причем это взаимодействие носит запаздывающий по времени характер (см. также [14, 15]). В этом случае, руководствуясь описанной выше методикой, мы можем перейти от уравнения (4) к аналогичной (2) системе

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= \lambda f(u_1(t-1))u_1 + b s_2(u_2(t-h))(u_* - u_1), \\ \dot{u}_2 &= \lambda f(u_2(t-1))u_2 + b s_1(u_1(t-h))(u_* - u_2), \end{aligned} \quad (9)$$

где функции s_1, s_2 заданы равенствами (3), а положительный параметр h отвечает за запаздывание в цепи связи между осцилляторами.

Вместе с тем, в данной ситуации можно отказаться от общепринятых представлений (см. [1]) и в качестве математической модели рассматриваемой нейронной сети взять несколько иную систему

$$\begin{aligned} \dot{u}_1 &= [\lambda f(u_1(t-1)) + b g(u_2(t-h)) \ln(u_*/u_1)]u_1, \\ \dot{u}_2 &= [\lambda f(u_2(t-1)) + b g(u_1(t-h)) \ln(u_*/u_2)]u_2, \end{aligned} \quad (10)$$

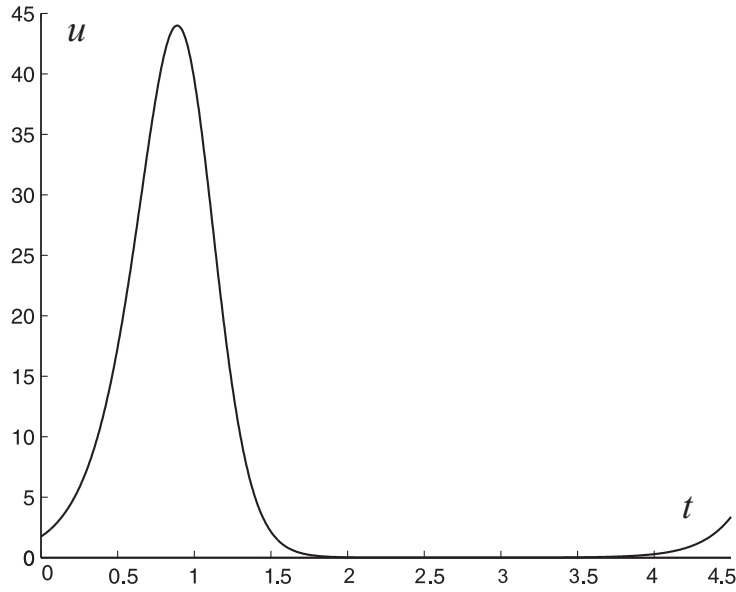


Рис. 1.

в которой $b = \text{const} > 0$, $u_* = \exp(c\lambda)$, $c = \text{const} \in \mathbb{R}$, а функция $g(u) \in C^2(\mathbb{R}_+)$ такова, что

$$\begin{aligned} g(u) > 0 \quad \forall u > 0, \quad g(0) = 0; \quad g(u) - 1, \quad ug'(u), \\ u^2 g''(u) = O(1/u) \quad \text{при } u \rightarrow +\infty. \end{aligned} \quad (11)$$

Мотивы, по которым в [1] выбор был остановлен на системе (10), состоят в следующем. Во-первых, при переходе от (9) к (10) общий качественный характер синаптической связи сохраняется, поскольку в обоих случаях соответствующие связующие слагаемые $b s_2(u_2(t-h))(u_* - u_1)$, $b s_1(u_1(t-h))(u_* - u_2)$ и $b g(u_2(t-h))u_1 \ln(u_*/u_1)$, $b g(u_1(t-h))u_2 \ln(u_*/u_2)$ меняют знак с "+" на "-" при увеличении потенциалов u_1 , u_2 и при прохождении их через критическое значение u_* . Во-вторых, и это самое главное, для системы (10) удастся корректно определить предельный объект, которым оказывается некоторая релейная система с запаздыванием.

Действительно, после перехода к новым переменным $x_j = (1/\lambda) \ln u_j$, $j = 1, \dots, m$ система (10) записывается в виде

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= F(x_1(t-1), \varepsilon) + b(c - x_1)G(x_2(t-h), \varepsilon), \\ \dot{x}_2 &= F(x_2(t-1), \varepsilon) + b(c - x_2)G(x_1(t-h), \varepsilon), \end{aligned} \quad (12)$$

где $\varepsilon = 1/\lambda \ll 1$, $F(x, \varepsilon) = f(\exp(x/\varepsilon))$, $G(x, \varepsilon) = g(\exp(x/\varepsilon))$. Далее, обратим внимание, что в силу свойств (5), (11) справедливы предельные равенства

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} F(x, \varepsilon) = R(x) \stackrel{\text{def}}{=} \begin{cases} 1 & \text{при } x < 0, \\ -a & \text{при } x > 0, \end{cases} \quad \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} G(x, \varepsilon) = H(x), \quad (13)$$

где $H(x)$ – функция из (3). А отсюда, в свою очередь, следует, что при $\varepsilon \rightarrow 0$ система

(12) переходит в релейную систему

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= R(x_1(t-1)) + b(c - x_1)H(x_2(t-h)), \\ \dot{x}_2 &= R(x_2(t-1)) + b(c - x_2)H(x_1(t-h)). \end{aligned} \quad (14)$$

Наличие предельного объекта (14) существенно облегчает проблему отыскания аттракторов системы (12) и позволяет, в частности, применить к ней общие результаты из [16] о соответствии между устойчивыми циклами релейной и релаксационной систем.

Поставим задачу отыскания у системы (12) простейших релаксационных режимов.

2. Отыскание однородного решения с одним всплеском на периоде

В первую очередь отметим, что у системы (12) имеется синхронное решение $x_1 \equiv x_2$. Поэтому от системы (12) можно перейти к уравнению

$$\dot{x} = F(x(t-1), \varepsilon) + b(c - x)G(x(t-h), \varepsilon). \quad (15)$$

Решение системы (12) такое, что $x_1 \equiv x_2 \equiv x(t)$, где $x(t)$ — решение уравнения (15) будем далее называть однородным.

Исследуем вопрос о существовании у вспомогательного уравнения (15) релаксационного периодического движения. В связи с этим в первую очередь, опираясь на свойства (13), перейдем от (15) к соответствующему релейному уравнению

$$\dot{x} = R(x(t-1)) + b(c - x)H(x(t-h)). \quad (16)$$

Его анализ будем проводить при дополнительных условиях

$$t_0 + 1 < h < T_0, \quad (17)$$

где величины t_0, T_0 те же, что и в (7), (8). Смысл данных ограничений прояснится в последующем.

Как и в работах [2–6, 17, 18], понятие решения уравнения (16) определим конструктивно. С этой целью фиксируем некоторое достаточно малое $\sigma_0 > 0$ (оценка сверху на σ_0 в дальнейшем будет уточнена), рассмотрим множество функций

$$\varphi(t) \in C[-h - \sigma_0, -\sigma_0], \quad \varphi(t) < 0 \quad \forall t \in [-h - \sigma_0, -\sigma_0], \quad \varphi(-\sigma_0) = -\sigma_0 \quad (18)$$

и обозначим через $x_\varphi(t)$, $t \geq -\sigma_0$ решение уравнения (16) с произвольным начальным условием из класса (18).

При интегрировании уравнения (16) существенно то обстоятельство, что фигурирующие в его правой части функции $R(x(t-1))$, $H(x(t-h))$ кусочно-постоянны и меняются лишь тогда, когда $x(t-1)$ или $x(t-h)$ меняет знак. В частности, в силу (17), (18) при $-\sigma_0 \leq t \leq 1 - \sigma_0$ имеем одновременно $\varphi(t-1) < 0$ и $\varphi(t-h) < 0$. Поэтому на указанном промежутке функция $x_\varphi(t)$ является решением задачи Коши

$$\dot{x} = 1, \quad x|_{t=-\sigma_0} = -\sigma_0,$$

а значит, задается формулой

$$x_\varphi(t) = t. \quad (19)$$

Добавим еще, что равенство (19) можно "протянуть" по t до тех пор, пока выполняются условия $x_\varphi(t-1) < 0$ и $x_\varphi(t-h) < 0$. Следовательно, оно заведомо справедливо на отрезке времени $-\sigma_0 \leq t \leq 0$.

При $0 \leq t \leq h$ из уже проделанных построений вытекает, что $x_\varphi(t-h) < 0$ и в силу этого $H(x_\varphi(t-h)) = 0$. Таким образом, на данном промежутке времени интересующее нас решение $x_\varphi(t)$ удовлетворяет уравнению

$$\dot{x} = R(x(t-1)). \quad (20)$$

Что же касается уравнения (20), то его свойства были изучены в статье [13]. В упомянутой работе, в частности, установлено, что любое решение $x(t)$ этого уравнения, такое что $x(t) < 0$ при $-1 \leq t < 0$, $x(0) = 0$, при всех $t \geq 0$ совпадает с функцией $x_0(t)$ (см. (8)).

Возвращаясь к исходному уравнению (16) и принимая во внимание все вышесказанное, приходим к равенству

$$x_\varphi(t) = x_0(t), \quad 0 \leq t \leq h. \quad (21)$$

Дальнейший анализ связан с отрезком времени $h \leq t \leq h + t_0$, где, напомним, t_0 – момент времени, фигурирующий в (8). Из уже установленной формулы (21) и свойств функции $x_0(t)$ вытекает, что при $t \in (h, h+t_0)$ имеет место оценка $x_\varphi(t-h) > 0$, а значит, $H(x_\varphi(t-h)) = 1$. Кроме того, мы а priori предполагаем, что

$$x_\varphi(t) < 0 \quad \text{при} \quad h \leq t \leq h + t_0. \quad (22)$$

Объединяя соотношения (8), (21), (22) с условиями (17), убеждаемся, что $x_\varphi(t-1) < 0$ при $h \leq t \leq h + t_0$ и, следовательно, при рассматриваемых значениях t решение $x_\varphi(t)$ удовлетворяет задаче Коши

$$\dot{x} = 1 + b(c - x), \quad x|_{t=h} = h - T_0.$$

Несложный ее анализ приводит к очередному равенству

$$x_\varphi(t) = (h - T_0 - c - 1/b) \exp(-b(t-h)) + c + 1/b, \quad h \leq t \leq h + t_0. \quad (23)$$

Следует, однако, напомнить, что формула (23) получена нами при априорном предположении (22). Справедливость же последнего эквивалентна условию

$$c + 1/b < \frac{T_0 - h}{\exp(bt_0) - 1}, \quad (24)$$

которое всюду ниже считаем выполненным.

При $h + t_0 < t \leq h + t_0 + 1$ в силу (8), (21), (22) имеем $x_\varphi(t-1) < 0$, $x_\varphi(t-h) < 0$. Поэтому в данном случае решение $x_\varphi(t)$ определяется из задачи Коши

$$\dot{x} = 1, \quad x|_{t=h+t_0} = x_\varphi(h + t_0)$$

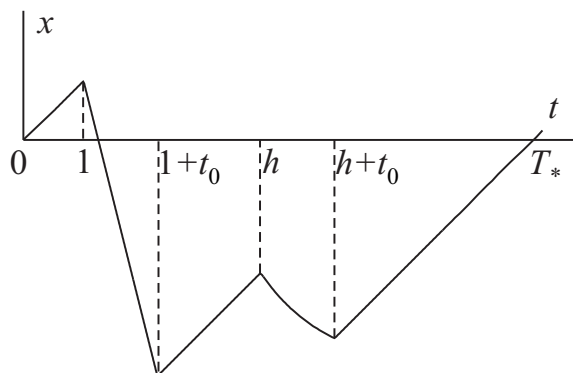


Рис. 2.

и задается равенством

$$x_\varphi(t) = t - T_*, \quad \text{где } T_* = h + t_0 - x_\varphi(h + t_0) > 0. \quad (25)$$

Добавим еще, что формула (25) сохраняется при тех $t > h + t_0$, для которых одновременно $x_\varphi(t - 1) < 0$, $x_\varphi(t - h) < 0$. Тем самым, она заведомо применима при $h + t_0 \leq t < T_* + 1$.

Распорядимся теперь выбором свободного параметра σ_0 из (18). В дальнейшем будем считать выполненным условие

$$\sigma_0 < \min(T_* - h - t_0, T_0 - h), \quad (26)$$

обеспечивающее принадлежность функции $x_\varphi(t + T_*)$, $-h - \sigma_0 \leq t \leq -\sigma_0$ множеству (18). Кроме того, из (26) следует, что уравнение $x_\varphi(t - \sigma_0) = -\sigma_0$ имеет на промежутке $(0, T_* + 1]$ ровно два корня $t = t_0 + \sigma_0/a$, $t = T_*$ (данный факт необходим для обоснования приведенной ниже теоремы 1).

Итак, при условии (26) на параметр σ_0 процесс построения решения $x_\varphi(t)$ на отрезках времени $rT_* - \sigma_0 \leq t \leq (r + 1)T_* - \sigma_0$, $r = 1, 2, \dots$ циклически повторяется. А это значит, что при $t \geq -\sigma_0$ любое решение $x_\varphi(t)$ с начальным условием (18) совпадает с T_* -периодической функцией

$$x_*(t) = \begin{cases} x_0(t) & \text{при } 0 \leq t \leq h, \\ (h - T_0 - c - 1/b) \exp(-b(t - h)) + c + 1/b & \text{при } h \leq t \leq h + t_0, \\ t - T_* & \text{при } h + t_0 \leq t \leq T_*. \end{cases} \quad (27)$$

График функции (27) при $a = 4$, $b = 0.9$, $c = -5$, $h = 4$ представлен на рис. 2.

Перейдем к вопросу о связи между периодическими решениями уравнений (15) и (16). Справедливо следующее утверждение.

Теорема 1. Пусть выполнены условия (17), (24), (26) на параметры a , b , c , h , σ_0 . Тогда найдется такое достаточно малое $\varepsilon_0 > 0$, что при всех $\varepsilon \in (0, \varepsilon_0]$ уравнение (15) допускает единственный экспоненциально орбитально устойчивый цикл $x_*(t, \varepsilon)$, $x_*(-\sigma_0, \varepsilon) \equiv -\sigma_0$ периода $T_*(\varepsilon)$, удовлетворяющий предельным равенствам

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \max_{0 \leq t \leq T_*(\varepsilon)} |x_*(t, \varepsilon) - x_*(t)| = 0, \quad (28)$$

$$\lim_{\varepsilon \rightarrow 0} T_*(\varepsilon) = T_*.$$

Доказательство данной теоремы опустим, поскольку оно выполняется по той же схеме, что и доказательство соответствующего утверждения в [1].

3. Устойчивость однородного решения

Рассмотрим теперь вопрос устойчивости полученного однородного решения для системы (12). Предположим, что начальные функции релейной системы (14) выбраны так, что одна из них отрицательна при $t < 0$ на промежутке $[-h, 0)$ длины запаздывания и равна нулю в точке ноль, а вторая обращается в ноль в точке $\Delta > 0$ и также отрицательна при $t < \Delta$ на промежутке длины запаздывания. Величина Δ находится в нашем распоряжении и выбирается подходящим образом малой. В этом случае релейная система (14) легко интегрируется шагами и можно вычислить моменты времени, когда функции $x_1(t)$, $x_2(t)$ имеют при $t > \Delta$ второй подряд идущий ноль. Сравнивая расстояние между порученными корнями, можно будет выяснить, приближаются ли решения друг другу, а значит, судить об устойчивости однородного решения системы. Анализ системы (14), как и в предыдущем пункте, выполним при соблюдении условий (17). При интегрировании системы (14) существенно используется кусочная постоянность функций $R(x(t-1))$, $H(x(t-h))$, которые меняются лишь тогда, когда $x_j(t-1)$ или $x_j(t-h)$ ($j = 1, 2$) меняют знак. В частности, в силу (17) и отрицательности $x_j(t)$ ($j = 1, 2$) при $t < 0$ имеем $H(x_j(t-h)) = 0$ при $\Delta < t < 1$. Поэтому на указанном промежутке функции $x_{j\varphi}(t)$ являются решением начальной задачи Коши

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= 1, & x_1|_{t=\Delta} &= \Delta, \\ \dot{x}_2 &= 1, & x_2|_{t=\Delta} &= 0, \end{aligned}$$

и задаются формулами

$$x_{1\varphi}(t) = t, \quad x_{2\varphi}(t) = t - \Delta. \quad (29)$$

Учитывая, что при $\Delta < t < h$ слагаемое, содержащее $H(x_j(t-h))$, остается нулевым, нетрудно видеть, что на этом промежутке $x_{1\varphi}(t) = x_0(t)$, а $x_{2\varphi}(t) = x_0(t - \Delta)$.

На промежутке $h < t < h + \Delta$ уравнение для x_1 сохраняет свой вид, а значит, выполнено равенство $x_{1\varphi}(t) = x_0(t)$, а второе уравнение системы (14) принимает вид

$$\dot{x}_2 = 1 + b(c - x_2), \quad x_2|_{t=h} = h - \Delta - T_0,$$

тем самым, на данном промежутке имеем

$$x_{1\varphi}(t) = x_0(t), \quad x_{2\varphi}(t) = 1/b + c + (h - \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-b(t-h)). \quad (30)$$

На следующем промежутке $h + \Delta < t < t_0 + h$ начальная задача Коши, определяющая решение релейной системы (14), оказывается следующей:

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= 1 + b(c - x_1), & x_1|_{t=h+\Delta} &= h + \Delta - T_0, \\ \dot{x}_2 &= 1 + b(c - x_2), & x_2|_{t=h+\Delta} &= 1/b + c + (h - \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-b\Delta), \end{aligned}$$

при этом первая компонента ее решения имеет вид

$$x_{1\varphi}(t) = 1/b + c + (h + \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-b(t-h-\Delta)), \quad (31)$$

а вторая вычисляется по формуле (30).

Следующий промежуток $t_0 + h < t < t_0 + h + \Delta$, на котором вычисляется решение релейной системы (14), характеризуется тем, что на нем $x_1(t - h)$ снова оказывается отрицательным, а значит $H(x_1(t - h))$ становится равным нулю. Это приводит к начальной задаче Коши

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= 1 + b(c - x_1), & x_1|_{t=t_0+h} &= 1/b + c + (h + \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-b(t_0 - \Delta)), \\ \dot{x}_2 &= 1, & x_2|_{t=t_0+h} &= 1/b + c + (h - \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-bt_0). \end{aligned}$$

Первая компонента решения этой задачи вычисляется по формуле (31), а вторая имеет вид

$$x_{2\varphi}(t) = t - t_0 - h + 1/b + c + (h - \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-bt_0). \quad (32)$$

Последним для релейной системы (14) рассмотрим промежуток $t > t_0 + h + \Delta$. На нем имеем начальную задачу Коши

$$\begin{aligned} \dot{x}_1 &= 1, & x_1|_{t=t_0+h+\Delta} &= 1/b + c + (h + \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-bt_0), \\ \dot{x}_2 &= 1, & x_2|_{t=t_0+h+\Delta} &= \Delta + 1/b + c + (h - \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-bt_0), \end{aligned}$$

вторая компонента которой имеет вид (32), а первая оказывается равной

$$x_{1\varphi}(t) = t - t_0 - h - \Delta + 1/b + c + (h + \Delta - T_0 - 1/b - c) \exp(-bt_0). \quad (33)$$

По формулам (32), (33) нетрудно найти точки $T_{1\varphi}$, $T_{2\varphi}$ такие, что $x_{1\varphi}(T_{1\varphi}) = 0$, $x_{2\varphi}(T_{2\varphi}) = 0$. По разности $\bar{\Delta} = T_{2\varphi} - T_{1\varphi}$ между этими числами можно судить об устойчивости однородного решения релейной системы (14). Учитывая, что

$$\bar{\Delta} = \Delta(2 \exp(-bt_0) - 1), \quad (34)$$

для всех значений параметров, при которых существует однородное решение $x_*(t)$, величина $2 \exp(-bt_0) - 1$ меньше по модулю единицы, можно сделать вывод, что это решение устойчиво. Этот результат совместно с доказанной теоремой 1 позволяет утверждать, что при выполнении условий данной теоремы однородный цикл $x_1 \equiv x_2 \equiv x_*(t, \varepsilon)$ является экспоненциально орбитально устойчивым решением системы (12).

Подводя итог, отметим, что система (10), моделирующая синаптическое взаимодействие импульсных нейронов, имеет при подходящем выборе параметра запаздывания h в цепи связи однородный цикл более сложной структуры по сравнению с циклом задачи без взаимодействия.

4. Заключение

Результаты данной работы получены при серьезных ограничениях на величину запаздывания h , которая должна удовлетворять неравенствам (17). Учитывая, что параметр h моделирует задержку в цепи связи и эта величина может быть большой, представляет интерес задача о релаксационных колебаниях системы (10) при увеличении h , когда эта величина близка к нескольким периодам решения уединенного осциллятора (T_0). В этом случае уравнение с двумя запаздываниями (15)

может иметь периодическое решение с несколькими участками положительности, что соответствует такому же количеству асимптотически больших всплесков на периоде у однородного цикла системы (10). Как известно, для автоколебательных процессов в реальных нейронных системах также характерно чередование пакетов импульсов (наборов из нескольких подряд идущих интенсивных всплесков) с относительно спокойными участками изменения мембранного потенциала, которое будем называть «bursting-эффект» («bursting behavior»). Исследованию bursting-эффекта посвящена достаточно обширная литература (см., например, работы [19–23]). Как правило, для математического моделирования этого эффекта привлекаются сингулярно возмущенные системы обыкновенных дифференциальных уравнений с двумя быстрыми и одной медленной переменными, в которых при определенных условиях могут существовать устойчивые bursting-циклы (периодические движения с bursting-эффектом). В статье [17] нами предложен иной подход к решению данной проблемы, связанный с введением в модель импульсного нейрона нескольких запаздываний по времени.

Структура уравнения с двумя запаздываниями (15) близка структуре модельного уравнения импульсного нейрона из [17]. В частности, при решении релейного уравнения (16) при всех $0 \leq t \leq h$ задача сводится к тому же уравнению

$$\dot{x} = R(x(t-1)),$$

что и в [17]. Это означает, что выбор параметра h в соответствии с ограничениями

$$n(2 + a + 1/a) + 2 + 1/a < h < (n + 1)(2 + a + 1/a) \quad (35)$$

приведет к появлению у исходной системы (10) однородного цикла с n всплесками на периоде, остается лишь подобрать остальные параметры задачи так, чтобы после указанных всплесков на промежутке длины не менее h решение было асимптотически мало.

Решение данной задачи и определение значений параметров, при которых существует и устойчив один однородный цикл с наперед заданным числом всплесков на периоде, позволит утверждать, что bursting-эффект может возникать в системе из двух синаптически связанных осцилляторов нейронного типа за счет запаздывания в цепи связи.

Список литературы / References

- [1] Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х., “Об одном способе математического моделирования химических синапсов”, *Дифференциальные уравнения*, **49**:10 (2013), 1227–1244; [Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh., “On a Method for Mathematical Modeling of Chemical Synapses”, *Differential Equations*, **49**:10 (2013), 1193–1210].
- [2] Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х., “Релаксационные автоколебания в нейронных системах. I”, *Дифференциальные уравнения*, **47**:7 (2011), 919–932; [Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh., “Relaxation self-oscillations in neuron systems: I”, *Differential Equations*, **47**:7 (2011), 927–941].
- [3] Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х., “Релаксационные автоколебания в нейронных системах. II”, *Дифференциальные уравнения*, **47**:12 (2011), 1675–1692; [Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh., “Relaxation self-oscillations in neuron systems: II”, *Differential Equations*, **47**:12 (2011), 1697–1713].

- [4] Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х., “Релаксационные автоколебания в нейронных системах. III”, *Дифференц. уравнения*, **48:2** (2012), 155–170; [Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh., “Relaxation self-oscillations in neuron systems: III”, *Differential Equations*, **48:2** (2012), 159–175].
- [5] Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х., “Дискретные автоволны в нейронных системах”, *ЖВМ и МФ*, **52:5** (2012), 840–858; [Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh., “Discrete autowaves in neural systems”, *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, **52:5** (2012), 702–719].
- [6] Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х., “Релаксационные автоколебания в сетях импульсных нейронов”, *УМН*, **70:3(423)** (2015), 3–76; [Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh., “Self-excited relaxation oscillations in networks of impulse neurons”, *Russian Math. Surveys*, **70:3** (2015), 383–452].
- [7] Somers D., Kopell N., “Rapid synchronization through fast threshold modulation”, *Biol. Cybern.*, **68** (1993), 393–407.
- [8] Somers D., Kopell N., “Anti-phase solutions in relaxation oscillators coupled through excitatory interactions”, *J. Math. Biol.*, **33** (1995), 261–280.
- [9] Мищенко Е. Ф., Розов Н. Х., *Дифференциальные уравнения с малым параметром и релаксационные колебания*, М., 1975, 247 с.; [Mishchenko E. F., Rozov N. Kh., *Differentsialnye uravneniya s malym parametrom i relaksatsionnye kolebaniya*, Moskva, 1975, 247 pp., (in Russian)].
- [10] FitzHugh R. A., “Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane”, *Biophysical J.*, **1** (1961), 445–466.
- [11] Terman D., “An Introduction to Dynamical Systems and Neuronal Dynamics”, *Tutorials in Mathematical Biosciences I, Lecture Notes in Mathematics*, **1860** (2005), 21–68.
- [12] Hutchinson G. E., “Circular causal systems in ecology”, *Ann. N. Y. Acad. of Sci.*, **50** (1948), 221–246.
- [13] Колесов А. Ю., Мищенко Е. Ф., Розов Н. Х., “Об одной модификации уравнения Хатчинсона”, *ЖВМ и МФ*, **50:12** (2010), 2099–2112; [Kolesov A. Yu., Mishchenko E. F., Rozov N. Kh., “A modification of Hutchinson’s equation”, *Computational Mathematics and Mathematical Physics*, **50:12** (2010), 1990–2002].
- [14] Глызин С. Д., Киселева Е. О., “Учет запаздывания в цепочке связи между осцилляторами”, *Модел. и анализ информ. систем*, **17:2** (2010), 133–143; [Glyzin S. D., Kiseleva E. O., “The account of delay in a connecting element between two oscillators”, *Model. Anal. Inform. Syst.*, **17:2** (2010), 133–143 (in Russian)].
- [15] Глызин С. Д., Солдатова Е. А., “Фактор запаздывания и десинхронизация колебаний связанных осцилляторов ФитцХью–Нагумо”, *Модел. и анализ информ. систем*, **17:3** (2010), 134–143; [Glyzin S. D., Soldatova E. A., “The factor of delay in a system of coupled oscillators FitzHugh–Nagumo”, *Model. Anal. Inform. Syst.*, **17:3** (2010), 134–143 (in Russian)].
- [16] Колесов А. Ю., Мищенко Е. Ф., Розов Н. Х., “Реле с запаздыванием и его C^1 -аппроксимация”, *Тр. Мат. ин-та им. В. А. Стеклова РАН*, **216** (1997), 126–153; [Kolesov A. Yu., Mishchenko E. F., Rozov N. Kh., “Relay with delay and its C^1 -approximation”, *Proceedings of the Steklov Institute of Mathematics*, **216** (1997), 119–146].
- [17] Глызин С. Д., Колесов А. Ю., Розов Н. Х., “Моделирование эффекта взрыва в нейронных системах”, *Матем. заметки*, **93:5** (2013), 684–701; [Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Rozov N. Kh., “Modeling the Bursting Effect in Neuron Systems”, *Math. Notes*, **93:5** (2013), 676–690].
- [18] Глызин С. Д., Марушкина Е. А., “Релаксационные циклы в обобщенной нейронной модели с двумя запаздываниями”, *Модел. и анализ информ. систем*, **20:6** (2013), 179–199; [Glyzin S. D., Marushkina E. A., “Relaxation Cycles in a Generalized Neuron Model with Two Delays”, *Model. Anal. Inform. Syst.*, **20:6** (2013), 179–199 (in Russian)].

- [19] Chay T. R., Rinzel J., “Bursting, beating, and chaos in an excitable membrane model”, *Biophys. J.*, **47**:3 (1985.), 357–366.
- [20] Ermentrout G. B., Kopell N., “Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation”, *SIAM J. Appl. Math.*, **46**:2 (1986), 233–253.
- [21] Izhikevich E., “Neural excitability, spiking and bursting”, *International Journal of Bifurcation and Chaos*, **10**(6) (2000), 1171–1266.
- [22] Rabinovich M. I., Varona P., Selverston A. I., and Abarbanel H. D. I., “Dynamical principles in neuroscience”, *Rev. Mod. Phys.*, **78** (2006), 1213–1265.
- [23] Coombes S., Bressloff P. C., *Bursting: the genesis of rhythm in the nervous system.*, World Scientific Publishing Company, 2005.

Glyzin S. D., Kolesov A. Yu., Marushkina E. A., "Relaxation Oscillations in a System of Two Pulsed Synaptically Coupled Neurons", *Modeling and Analysis of Information Systems*, **24**:1 (2017), 82–93.

DOI: 10.18255/1818-1015-2017-1-82-93

Abstract. We consider a mathematical model of synaptic interaction between two pulse neuron elements. Each of the neurons is modeled by a singularly-perturbed difference-differential equation with delay. Coupling is assumed to be at the threshold, and time delay is taken into consideration. Problems of existence and stability of relaxation periodic movements for obtained systems are considered. It turns out that the ratio between the delay due to internal causes in a single neuron model and the delay in the coupling link between oscillators is crucial. Existence and stability of a uniform cycle of the problem is proved for the case where the delay in the link is less than a period of a single oscillator that depends on the internal delay. As the delay grows, the in-phase regime becomes more complex, particularly, it is shown that by choosing a suitable delay, we can obtain more complex relaxation oscillation and inside a period interval the system can exhibit not one but several high-amplitude splashes. This means that bursting-effect can appear in a system of two synaptic coupled oscillators of neuron type due to a delay in a coupling link.

Keywords: neural models, differential-difference equations, relaxation oscillations, asymptotic behavior, stability, synaptic coupling

On the authors:

Sergei D. Glyzin, orcid.org/0000-0002-6403-4061, Doctor, Professor,
P.G. Demidov Yaroslavl State University, 14 Sovetskaya str., Yaroslavl 150003, Russia,
Scientific Center in Chernogolovka RAS, 9 Lesnaya str., Chernogolovka, Moscow region, 142432, Russia
e-mail: glyzin@uniyar.ac.ru

Andrey Yu. Kolesov, Doctor, Professor,
P.G. Demidov Yaroslavl State University,
14 Sovetskaya str., Yaroslavl 150003, Russia,
e-mail: kolesov@uniyar.ac.ru

Elena A. Marushkina, PhD, Researcher
P.G. Demidov Yaroslavl State University,
14 Sovetskaya str., Yaroslavl 150003, Russia, e-mail: marushkina-ea@yandex.ru

Acknowledgments:

¹The reported study was funded by RFBR, according to the research project No. 16-31-60039 mol_a_dk.