

*Федеральное государственное автономное учреждение  
высшего профессионального образования*  
**НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
«ВЫСШАЯ ШКОЛА ЭКОНОМИКИ»**

**Московский институт электроники и математики им. А.Н. Тихонова**

*Выполнили:  
Зайцев Сергей Сергеевич (БПМ203) и  
Латышев Семён Сергеевич (БПМ203)  
студенты факультета МИЭМ*

*Руководитель проекта:  
Синельщиков Дмитрий Игоревич*

**Отчет  
по проектной деятельности**  
**«Нелинейная динамика и бифуркации в моделях одиночных нейронов»**

Москва 2022

## Введение

История моделирования активности нейронов начинается с середины двадцатого века, с тех пор было выделено 2 основных направления моделирования.

Первый способ подразумевает представление нейронов как элементов, способных осуществлять преобразование вход-выход над векторами входных сигналов, дополненных векторами весовых коэффициентов. В результате могут получаться новые вектора, подающиеся на вход другим нейронам, и таким образом производится моделирование нейронной сети. Этот способ имеет широкое применение при решении различных научных и инженерных задач.

Другой способ, который рассматривается в данной работе, больше подходит для нейрофизиологических исследований, так как более адекватно отражает поведение реальных нервных клеток. Этот способ заключается в описании поведения нейрона при помощи нелинейных динамических систем и отражает эволюционный характер процессов, происходящих в нейронах, а также работу ионных токов, отвечающих за активность нейрона. Существует множество подобных моделей, одни из которых отличаются высокой степенью точности описания нейрофизиологических процессов, другие - удобством и простотой вычислений. К числу этих моделей относятся системы Ходжкина-Хаксли, Морриса-Лекара, Хиндмарша-Роуза. В данной работе будет рассмотрена наиболее простая и распространенная модель ФитцХью-Нагумо.

## Физические свойства нейрона

### Строение нейрона. Передача сигналов между нейронами. Возбудимость нейронов.

Нейрон представляет собой клеточное тело размером порядка 10-100 nm, окруженное двойным слоем липидов - клеточной мембраной. Мембрана обладает отрицательной разностью потенциалов между внешней и внутренней поверхностью за счёт содержащихся внутри нейрона отрицательно заряженных ионов. Колебания мембранного потенциала, электрические импульсы, лежат в основе передачи сигналов между нейронами.

Распространяются сигналы по специальным отросткам: аксонам и дендритам. Аксон имеет большую длину и служит для передачи сигнала от нейрона к другим клеткам, дендриты - это более короткие разветвленные отростки, с помощью которых нейрон принимает сигналы.

Основная форма электрической активности нейрона называется потенциалом действия или спайком, она характеризуется резким возрастанием мембранного потенциала до некоторого положительного значения, после чего потенциал падает до значения немного меньшего, чем исходный потенциал (потенциал покоя). Затем мембранный потенциал возрастает и становится равным потенциалу покоя. Процессы перехода нейрона в возбужденное состояние связаны с транспортом через клеточную мембрану ионов  $K^+$ ;  $Na^+$ ;  $Ca^{2+}$ ;  $Cl^-$ . Сама мембрана не способна пропускать ионы, однако в неё встроены 2 типа белковых систем осуществляющих транспорт. К этим системам относятся ионные насосы и ионные каналы. Ионные

насосы способны переносить ионы против градиента концентрации, с их помощью удаётся поддерживать неодинаковые концентрации ионов снаружи и внутри нейрона. Так, в состоянии покоя концентрация калия внутри выше, а натрия - ниже. Ионные каналы способны под влиянием различных факторов изменять свою пропускную способность вплоть до полного закрытия. Также ионные каналы обладают свойством селективности т.е. пропуска ионов конкретного химического элемента. Выделяют потенциалозависимые, хемочувствительные ионные каналы, светочувствительные и другие каналы, однако основную роль в образовании мембранного потенциала играют потенциалозависимые.

## Динамика нейрона на примере одиночного спайка.

Рассмотрим нейрон, находящийся в состоянии покоя:

- заряд нейрона отрицательный за счёт отрицательных ионов внутри него
- внутри высокая концентрация ионов  $K^+$  и низкая концентрация ионов  $Na^+$
- снаружи низкая концентрация ионов  $K^+$  и высокая концентрация ионов  $Na^+$

Движение нейронов по градиенту концентрации тормозят закрытые ионные каналы в мембране.

Ионы натрия начинают движение по градиенту концентрации (внутрь нейрона), вследствие чего мембранный потенциал возрастает. При достижении порогового напряжения начинает действовать положительная обратная связь со стороны ионных каналов для натрия: они резко увеличивают свою пропускную способность. Поток ионов натрия в нейрон ускоряется, происходит скачок напряжения (спайк). Параллельно с этим происходят более медленные процессы выхода ионов калия из нейрона и действия блокирующего механизма, постепенно закрывающего каналы для натрия. В конечном итоге совокупность действия блокирующего механизма и выхода ионов калия приводят к снижению напряжения ниже потенциала покоя. В момент достижения потенциала покоя блокирующий механизм прекращает свою работу (в модели ФитцХью-Нагумо это соответствует значениям  $W \leq 0$ ) и мембранный потенциал возрастает до потенциала покоя.

## Модель ФитцХью-Нагумо

Модель ФитцХью-Нагумо задается системой из двух обыкновенных дифференциальных уравнений следующего вида:

$$\begin{cases} V_t = V - \frac{V^3}{3} - U + I \\ \tau U_t = V - \beta U - \alpha \end{cases}$$

Здесь поведение нейрона описывается через мембранный потенциал  $V[t]$ , совокупное воздействие медленных ионных токов, восстанавливающих мембранный потенциал (блокирующий механизм)  $U[t]$ .  $I$  - переменная, характеризующая внешнее воздействие на нейрон.  $\tau$ ,  $\beta$  и  $\alpha$  - константы:  $\alpha$  и  $\beta$  характеризуют проводимость ионных каналов, а  $\tau$  - относительную скорость изменения медленных ионных токов.

## Задачи проекта

Исследование системы включает в себя:

- Поиск стационарных точек системы, определение их типа и устойчивости, бифуркации (корузмерности 1) с выбором величины внешнего воздействия в качестве параметра бифуркации.
- Построение численных решений системы, предельных точек/циклов, определение зависимости вида решения от параметра бифуркации.
- Написание программного обеспечения для визуализации решений системы.
- Определение особых точек и режимов работы обобщения системы с добавлением воздействия внешнего электрического поля.
- Определение вида решений обобщения системы с переменным внешним воздействием, построение сечения Пуанкаре.

## Актуальность работы

Система ФитцХью-Нагумо активно используется в нейробиологии как наиболее простой двумерный способ моделирования поведения нейрона. Однако она имеет недостатки, так как описывает свойства, диктуемые переносом ионов  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  через мембрану, не учитывая ионы  $\text{Ca}^{2+}$ , При этом на основе этой системы возможно построение более сложных моделей большей размерности, 2 из которых рассматриваются в данной работе. В ходе работы используется инструментарий различных библиотек языка Python, платформы MATLAB и Wolfram Mathematica.

## Распределение задач при работе над проектом

Изучение базовых принципов работы нейронов, системы ФитцХью-Нагумо в её классическом виде проводилось обоими участниками проекта. Затем роли были распределены следующим образом: Латышев Семен рассматривал обобщение системы ФитцХью-Нагумо с переменным внешним воздействием, изменяющимся по гармонической функции; сечения Пуанкаре. В процессе использовался Python с различными математическими библиотеками. Зайцев Сергей рассматривал обобщение системы с добавлением третьей переменной - внешнего электрического поля, а также бифуркацию Хопфа в классической системе. Работа велась в программах MATLAB и Wolfram Mathematica. Исходный код в Python и Matlab включен в документацию проекта.

## Вывод уравнений ФитцХью-Нагумо, шкалированная форма записи.

Модель должна отражать поведение ключевых характеристик системы, в данном случае это быстрые механизмы (мембранный потенциал) и медленные механизмы блокирования.

Моделирование мембранного потенциала опирается на задание трех ключевых значений: максимального напряжения, напряжения покоя и порогового напряжения. Для удобства введём новую переменную  $\tilde{V}$ , линейно зависящую от  $V$ , которая принимает значение 0, при напряжении покоя, 1 при максимальном напряжении и при пороговом -  $a$ :

$$\tilde{V} = 0; \tilde{V} = 1; \tilde{V} = a$$

Подставим  $\tilde{V}(V) = mV + b$  в первые 2 уравнения и выразим коэффициенты  $m$  и  $b$  через  $V_{\text{rest}}$ ;  $V_{\text{max}}$ .

$$\begin{cases} mV_{\text{rest}} + b = 0 \\ m V_{\text{max}} + b = 1 \end{cases}$$

$$b = -mV_{\text{rest}}$$

$$m = \frac{1}{V_{\text{max}} - V_{\text{rest}}}$$

Зная зависимость новой переменной от старой, продолжим вывод с новой переменной. Зависимость скорости проникновения ионов натрия от мембранного потенциала даёт следующее соотношение:  $\frac{d\tilde{V}}{dt} = \tilde{V}$ .

Наличие максимального напряжения описывается добавлением следующего множителя:  $\frac{d\tilde{V}}{dt} = \tilde{V} (1 - \tilde{V})$

. При достижении переменной  $\tilde{V}$  значения 1 рост напряжения прекращается

Пороговое напряжение описывается добавлением ещё одного множителя:

$\frac{d\tilde{V}}{dt} = \tilde{V} (1 - \tilde{V}) (\tilde{V} - a)$ . Теперь при  $\tilde{V} < a$  нейрон не демонстрирует положительной обратной связи, но при  $\tilde{V} > a$  каналы для ионов натрия открываются и процесс роста потенциала ускоряется.

Блокирующий механизм  $W$ , связанный с динамикой нейронов калия, пропорционален значению мембранного потенциала с коэффициентом  $\epsilon$ :  $\frac{dW}{dt} = \epsilon \tilde{V}$ . Для блокирующего механизма существует некоторое максимальное значение мембранного потенциала, после которого он не может сдерживать рост напряжения.  $\frac{dW}{dt} = \epsilon (\tilde{V} - \gamma W)$ .

Будут отражены следующие свойства поведения нейрона: при некотором значении напряжения  $\tilde{V} = \gamma W$  блокирующий механизм равен нулю, что зависит от параметра параметра  $\gamma$ ; в состоянии покоя ( $\tilde{V} = 0$ ) производная по времени мембранного потенциала принимает отрицательное значение ( $-\epsilon \gamma W$ )

. Таким образом, параметр  $\epsilon$  характеризует скорость достижения блокирующим механизмом нулевого значения, а  $\gamma$  - напряжение при котором это значение достигается. Вычтем из значения мембранного потенциала значение блокирующего механизма, чтобы описать воздействие этого механизма. Получим итоговую систему:

$$\begin{cases} \frac{d\tilde{V}}{dt} = \tilde{V} (1 - \tilde{V}) (\tilde{V} - a) - W \\ \frac{dW}{dt} = \epsilon (\tilde{V} - \gamma W) \end{cases}$$

Перейдя от переменной  $\tilde{V}$  к  $V$ , переобозначив параметры и добавив в уравнение для мембранного потенциала внешнее воздействие, можно перейти к более распространенному способу записи системы ФитцХью-Нагумо.

Таким образом, система ФитцХью-Нагумо моделирует только процессы связанные с движением ионов калия и натрия, игнорируя ионы кальция, которые не вносят значительных изменений в поведение нейрона, но участвуют в более медленных процессах и оказывают влияние на больших промежутках времени.

## Фазовый портрет системы. Режимы работы системы.

### Бифуркация Хопфа.

Перепишем систему в следующем виде:

$$\begin{cases} V'[t] = V[t] - \frac{V[t]^3}{3} - W[t] + \sigma \\ W'[t] = \epsilon(V[t] - \beta W[t] - \alpha) \end{cases}$$

Примем параметры равными:  $\epsilon \rightarrow 0.08, \alpha \rightarrow -0.7, \beta \rightarrow 0.8$

. Эти значения взяты из источника (6). Выпишем особые точки системы:

$$\begin{cases} V[t] - \frac{V[t]^3}{3} - W[t] + \sigma = 0, \\ \epsilon(V[t] - \beta W[t] - \alpha) = 0 \end{cases}$$

Решив систему, получим 3 особых точки, 2 из которых комплексно сопряжены и одна точка вещественная:

$$V[t] \rightarrow - \left( (3 \cdot 2^{1/3}(-1 + \beta)) / \left( -81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma + \sqrt{-2916(-1 + \beta)^3\beta^3 + (-81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma)^2} \right)^{1/3} \right) - \\ \frac{1}{3 \cdot 2^{1/3}\beta} \left( -81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma + \sqrt{-2916(-1 + \beta)^3\beta^3 + (-81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma)^2} \right)^{1/3}, \\ W[t] \rightarrow$$

$$\frac{1}{\beta} \left( -\alpha + (3 \cdot 2^{1/3}) / \left( -81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma + \sqrt{-2916(-1 + \beta)^3\beta^3 + (-81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma)^2} \right)^{1/3} - \right. \\ \left. (3 \cdot 2^{1/3}\beta) / \left( -81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma + \sqrt{-2916(-1 + \beta)^3\beta^3 + (-81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma)^2} \right)^{1/3} - \right. \\ \left. \frac{1}{3 \cdot 2^{1/3}\beta} \left( -81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma + \sqrt{-2916(-1 + \beta)^3\beta^3 + (-81\alpha\beta^2 - 81\beta^3\sigma)^2} \right)^{1/3} \right)$$

Запишем матрицу Якоби системы:

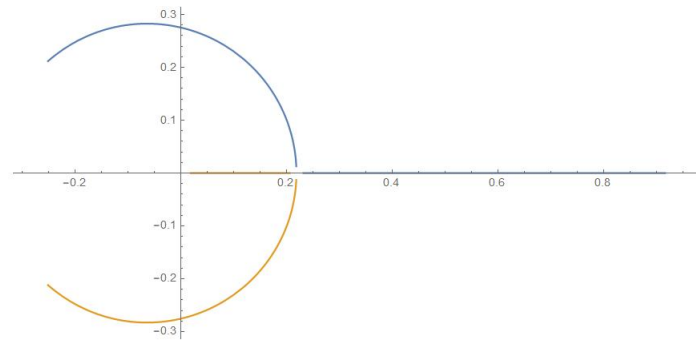
$$\begin{pmatrix} 1 - V^2 & -1 \\ \epsilon & -\epsilon\beta \end{pmatrix}$$

Рассмотрим её собственные значения:

$$\frac{1}{2} \left( 1 - V^2 - \beta\epsilon - \sqrt{(-1 + V^2 + \beta\epsilon)^2 - 4(\epsilon - \beta\epsilon + V^2\beta\epsilon)} \right),$$

$$\frac{1}{2} \left( 1 - V^2 - \beta\epsilon + \sqrt{(-1 + V^2 + \beta\epsilon)^2 - 4(\epsilon - \beta\epsilon + V^2\beta\epsilon)} \right)$$

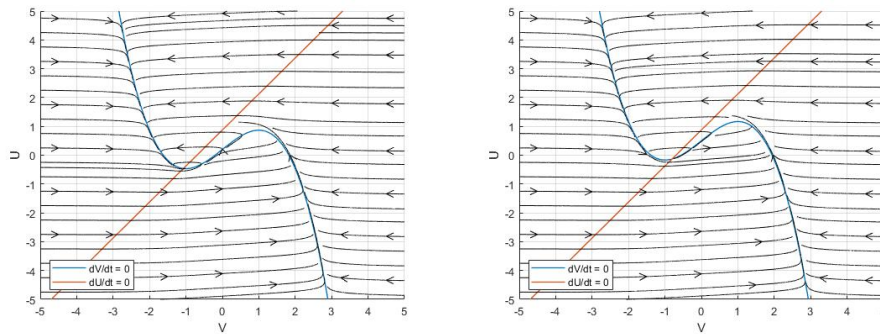
Построим параметрически заданный график в осях действительной и мнимой части собственных значений в ранее заданной особой точке. Используются ранее указанные коэффициенты, а в качестве параметра выступает внешнее воздействие  $\sigma$ , варьирующееся в пределах от 0 до 1.



Видим, что графики собственных значений пересекают мнимую ось, что соответствует бифуркации Хопфа. При этом тип особой точки изменяется и происходит мягкая потеря устойчивости: из устойчивого фокуса точка становится неустойчивым фокусом, окруженным устойчивым предельным циклом.

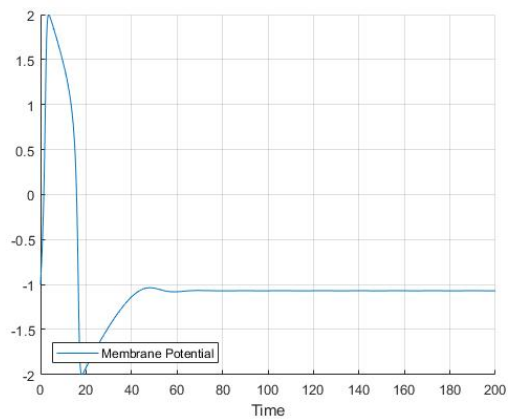
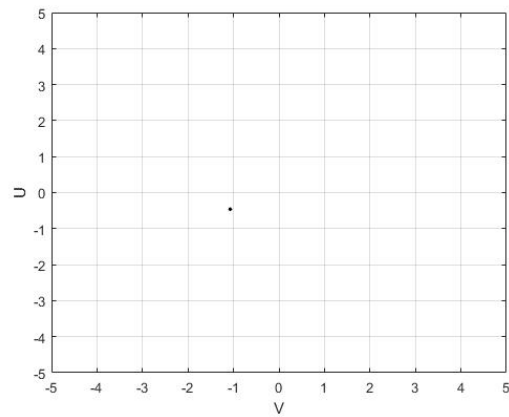
Приравняв действительную часть собственного значения нулю, получим значение параметра, при котором происходит бифуркация:  $\{\sigma \rightarrow \text{"0.331281"}\}$

Фазовые портреты системы при  $\sigma = 0.2$  и  $\sigma = 0.5$ :

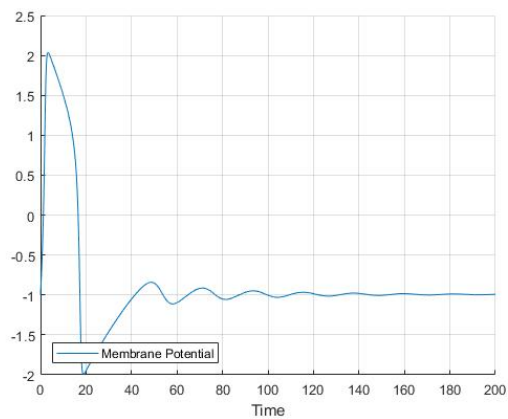


Действительно, при построении решения с начальными условиями  $V[0] = -1$ ,  $U[0] = -1$  при значении  $\sigma = 0.2$ , получаем предельную точку. График мембранного потенциала строится на промежутке времени от 0 до 300, для получения предельной точки (в др. случаях - цикла) решение отображается в значениях

времени от 120 до 200. График мембранного потенциала от времени в данном случае представляет собой одиночный спайк, после которого мембранный потенциал становится равным потенциалу покоя, что и даёт предельную точку.



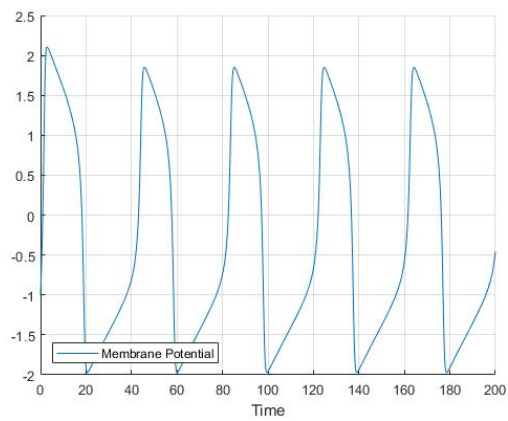
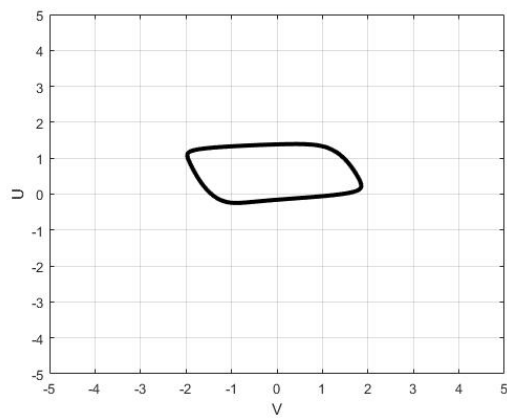
При выборе параметра близким к значению бифуркации можно после спайка будут наблюдаться предпороговые колебания, так, при  $\sigma = 0.3$  график имеет вид:



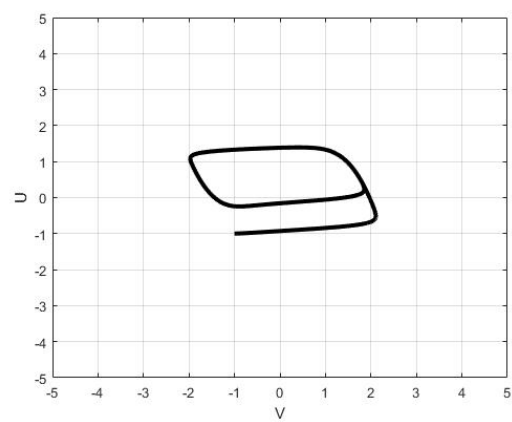
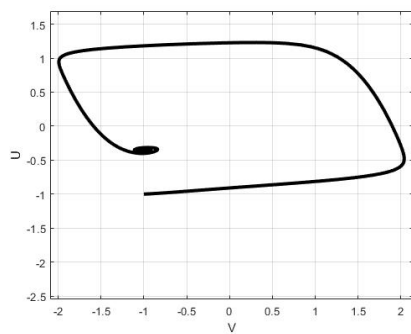
При значениях больше значения бифуркации вид решений изменяется. В случае  $\sigma = 0.5$  решение системы выходит на большой предельный цикл, при этом график



мембранного потенциала от времени демонстрирует периодически генерируемые спайки.



Можно также построить решения на всём промежутке времени, чтобы показать процесс выхода решения на предельный цикл (в предельную точку).



Далее варьируя параметр, можно проследить эволюцию предельного цикла. Кроме того, при выборе других коэффициентов системы и начальных условий можно

получить другие режимы, например предпороговые колебания в виде малого предельного цикла вблизи особой точки. Более подробно возможные режимы работы описаны в статьях (5) , (1).

## Обобщения системы ФитцХью-Нагумо

### Гармонически изменяющееся внешнее воздействие

#### Выбор средства разработки

Для реализации этой части проекта был выбран язык программирования Python 3 из-за своей простоты и многообразия полезных библиотек. При этом, это почти не отразилось на скорости работы программ, поэтому на эффективность полученного программного обеспечения наш выбор не повлиял. Редактором кода был выбран Jupyter Notebook из тех же соображений: просто, быстро и удобно.

#### Подключение необходимых библиотек

Подключим библиотеки такие, как: «numpy», «scipy», «matplotlib», «math». Разберемся, зачем нужна каждая из них. «Numpy» нужен был лишь для применения одной функции- «linspace()». Она позволяет сгенерировать последовательность чисел с одинаковым размером, для чисел с плавающей точкой. Это было важно для создания массива времени для нашей системы. Далее - «scipy»: данная библиотека является самой важной частью программы, так как именно из нее взята функция - «odeint», которая получает численные решения исходной системы. Для ее использования уравнение должно быть приведено к стандартному виду:

$$\frac{dy}{dx} = f(x, y),$$

Как раз таки к стандартному виду система приводится в функциях «ode» и в начале функции «calcODE». Библиотека «matplotlib» необходима для визуализации полученных результатов- построения графиков. И, наконец, из библиотеки «math» нужна была только константа  $\pi$ .

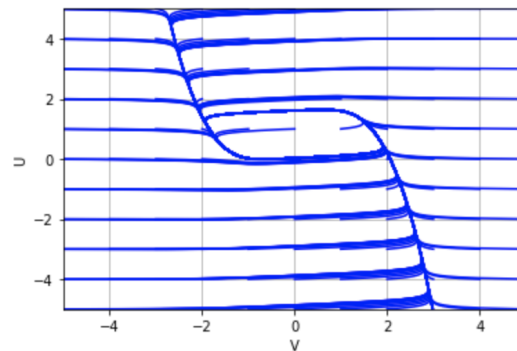
#### Модель ФитцХью — Нагумо

Первое, что нужно было сделать- реализовать и разобраться с уже известной и изученной моделью- моделью ФитцХью — Нагумо:

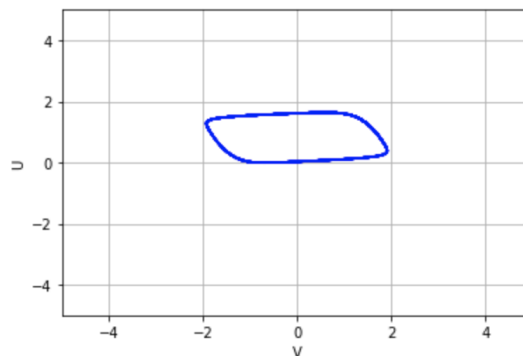
$$\begin{cases} V_t = V - \frac{V^3}{3} - U + I \\ \tau U_t = V - \beta U - \alpha \end{cases}$$

Сначала задаем необходимые константы:  $I = 0.8$ ,  $\frac{1}{\tau} = 0.08$ ,  $\beta = 0.8$ ,  $\alpha = -0.7$ . В функции «ode» задаем вектор переменных состояния удобным для дальнейших вычислений образом. В функции «calcODE» задаем переменные состояния, время,

как последовательность чисел и, с помощью функции «odeint» ищем решения нашей дифференциальной системы уравнений. «drawPhasePortrait» иллюстрирует все полученные решения системы в виде графика.



Функция «drawPhasePortrait\_ending» изображает часть фазового портрета, полученного в конце: из 2000 решений только последние 200 изображены на графике.

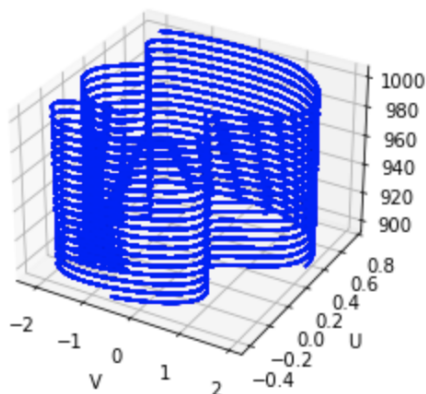


Благодаря этому, становится понятно, что происходит с системой на самом деле, так как в начале наблюдаются различные переходные процессы, которые нас не интересуют.

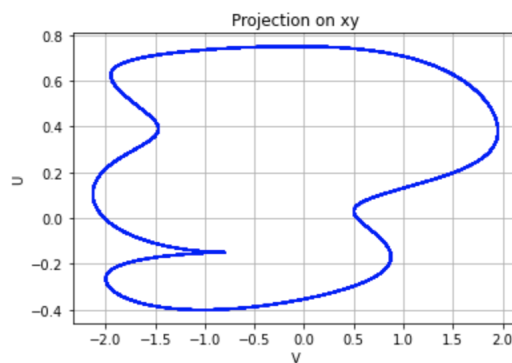
### Случай трех переменных. Зависимость от времени.

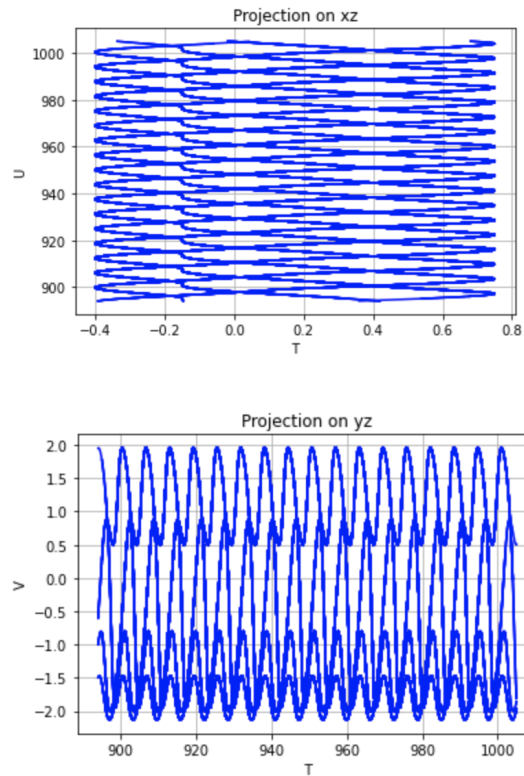
Далее, добавим к нашей классической модели ФитцХью — Нагумо третью переменную:  $\theta' = \omega$ , где  $\omega$ - константа. Тогда взяв интеграл по времени, получим, что  $\theta = \omega * t + t_0$ . Для однозначности, добавим начальное условие, что  $\theta(0) = 0$ , тогда  $t_0 = 0$ . Добавим теперь в нашу систему из уже трех переменных зависимость от времени, которую только что получили. «I» в первом уравнении заменим

на « $I_0 * \sin(\theta)$ », где « $I_0$ » - очередная константа системы. Зафиксируем  $\omega = 1$  и  $I_0 = 1$ . Функция «ode» изменилась лишь тем, что теперь вектор переменных состояния имеет длину 3. То же самое произошло и с «calcODE». Теперь с помощью «drawPhasePortrait\_t» построим фазовый портрет трех переменных.



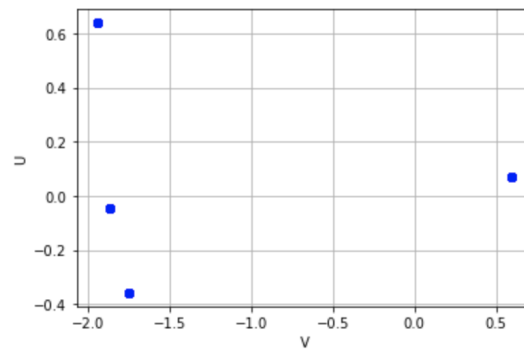
Также, удобно построить графики проекций на плоскости. Это реализованно с помощью функций «projection\_xy», «projection\_xz», «projection\_yz» соответственно.



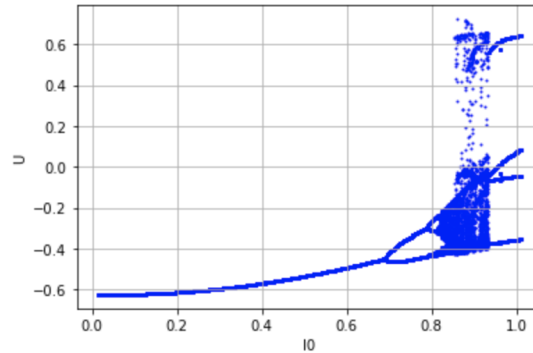


## Сечение Пуанкаре

Сечение Пуанкаре показывает изменение динамических переменных за один период внешнего воздействия. То есть берем  $\theta = const$  и смотрим, как эта плоскость будет пересекать траекторию фазового портрета за период равный:  $\theta = \frac{2\pi k}{\omega}$ , где «k» - целое число, которое будем изменять. В результате, мы должны получить плоскость, на которые будут нанесены все точки пересечения сечения Пуанкаре с фазовой траекторией. Будем брать только часть решений, чтобы опять таки исключить переходные процессы, которые происходят в начале. Таким образом, «Puankare\_section» строит такую плоскость.



Можно заметить, что при фиксированном параметре  $I_0 = 1$  на сечении Пуанкаре будет всего 4 точки. Это означает, что при периоде равном  $2\pi$  ( $\omega = 1$ ) фазовый портрет принимает всего лишь 4 разные точки. Теперь хочется понять что будет, при изменении  $I_0$ . Для этого построим график зависимости одной из переменных системы от параметра  $I_0$ . Функция «parametr\_changing» будет возвращать лист, со значением переменной  $U$  при заданном  $I_0$ . Таким образом, нужно просто пройтись циклом, в котором будет меняться  $I_0$  и будем получать два вектора, в которых значения идут парами. В конце просто строим график зависимости переменной  $U$  от параметра  $I_0$ :



## Система ФитцХью-Нагумо с учётом воздействия электромагнитного поля.

### Выбор средства разработки

Данная часть работы выполнялась на платформе MATLAB, что позволило осуществить построение численных решений системы на различных промежутках времени, в частности получать вид предельных циклов и точек. Также могут быть построены фазовый портрет системы, графики зависимости мембранного потенциала от времени и аналогичные графики для блокирующего механизма.

### Вид системы при данном обобщении

В силу того, что ионы являются заряженными частицами, их движение создаёт электромагнитное поле. Рассмотрим систему с добавлением третьей переменной  $E$  - электромагнитного поля, описанную в статье (3):

$$\begin{cases} V_t = V - \frac{V^3}{3} - U + I \\ \tau U_t = V - \beta U - \alpha + rE \\ E_t = kU + E_{\text{ext}} \end{cases}$$

Кроме того в систему входит параметр  $E_{\text{ext}}$ , который характеризует воздействие внешнего поля на систему. Выберем следующие значения параметров:  $a \rightarrow 1, b \rightarrow -1, d \rightarrow 0, r \rightarrow 0.1, k \rightarrow 1, E_{\text{ext}} \rightarrow 0.45$ . Они взяты из источника (3).

## Особые точки

Рассмотрим особые точки системы.

$$\begin{cases} V[t] - \frac{V[t]^3}{3} - U[t] + \sigma = 0 \\ V[t] + bU[t] + d + r * Ee[t] = 0 \\ k * U[t] + Ex = 0 \end{cases}$$

Имеем 3 особые точки, 2 из которых комплексно-сопряженные и одна вещественная точка следующего вида:

$$\begin{aligned} V[t] &\rightarrow -\frac{3 \cdot 2^{1/3}}{\left(-"36.45" + \sqrt{-2916 + ("36.45" - 81\sigma)^2 - 81\sigma}\right)^{1/3} - \frac{\left(-"36.45" + \sqrt{-2916 + ("36.45" - 81\sigma)^2 - 81\sigma}\right)^{1/3}}{3 \cdot 2^{1/3}}}, \\ U[t] &\rightarrow -"0.45", \\ Ee[t] &\rightarrow -"10." \left( "0.45" - \frac{3 \cdot 2^{1/3}}{\left(-"36.45" + \sqrt{-2916 + ("36.45" - 81\sigma)^2 - 81\sigma}\right)^{1/3} - \frac{\left(-"36.45" + \sqrt{-2916 + ("36.45" - 81\sigma)^2 - 81\sigma}\right)^{1/3}}{3 \cdot 2^{1/3}}} \right) \end{aligned}$$

Запишем матрицу

Якоби системы:

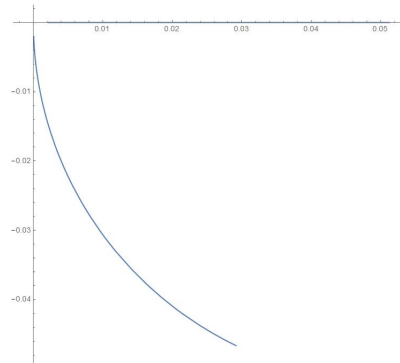
$$\begin{pmatrix} 1 - V^2 & -1 & 0 \\ a & b & r \\ 0 & k & 0 \end{pmatrix}$$

Собственные значения матрицы Якоби с подстановкой ранее указанных параметров.

$$\begin{aligned} &\text{Root} [kr - krV^2 + (a + b - kr - bV^2) \#1 + (-1 - b + V^2) \#1^2 + \#1^3 \& , 1] , \\ &\text{Root} [kr - krV^2 + (a + b - kr - bV^2) \#1 + (-1 - b + V^2) \#1^2 + \#1^3 \& , 2] , \\ &\text{Root} [kr - krV^2 + (a + b - kr - bV^2) \#1 + (-1 - b + V^2) \#1^2 + \#1^3 \& , 3] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} &\{\text{Root} ["0.1" - "0.1"V^2 + (-"0.1" + V^2) \#1 + V^2\#1^2 + \#1^3 \& , 1] , \\ &\text{Root} ["0.1" - "0.1"V^2 + (-"0.1" + V^2) \#1 + V^2\#1^2 + \#1^3 \& , 2] , \\ &\text{Root} ["0.1" - "0.1"V^2 + (-"0.1" + V^2) \#1 + V^2\#1^2 + \#1^3 \& , 3] \} \end{aligned}$$

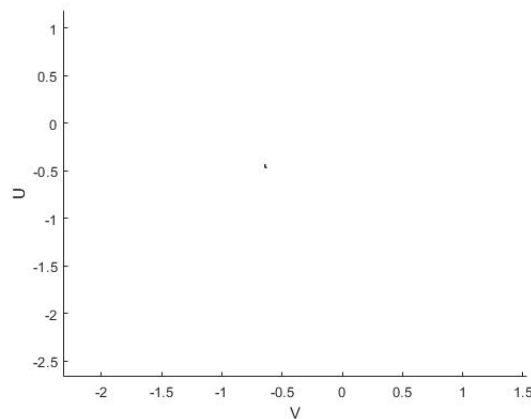
Получим собственных значения в выбранной особой точке, среди которых 2 будут комплексно сопряженными с отрицательной действительной частью. В качестве параметра выступает внешнее воздействие  $\sigma$ . Параметрический график третьего собственного значения имеет следующий вид:



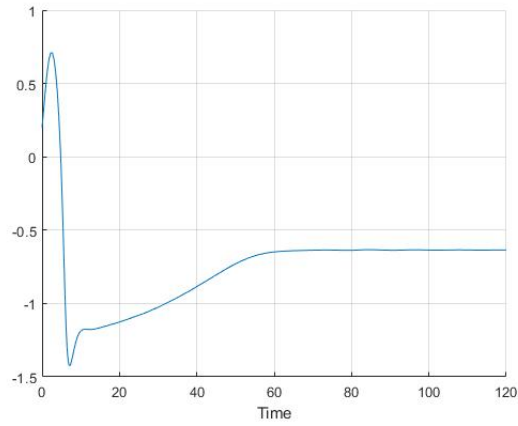
## Режимы работы

Построим различные одиночные решения в проекции на оси  $V$ ,  $U$  и начальными условиями  $V = 0.2$ ;  $U = 0.01$ ;  $E = 0.3$ . Значения времени идут от 0 до 200, для построения предельных циклов и точек берётся часть промежутка от 160 до 200. (последний график - на всём промежутке).

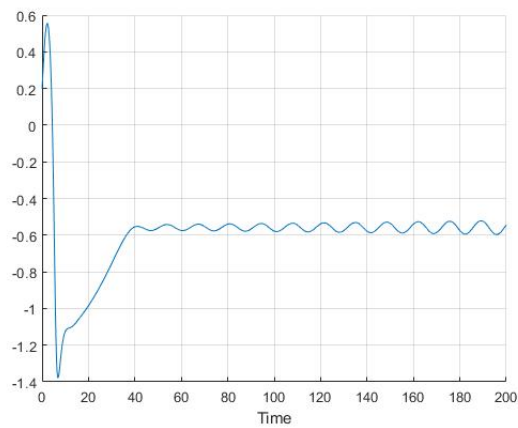
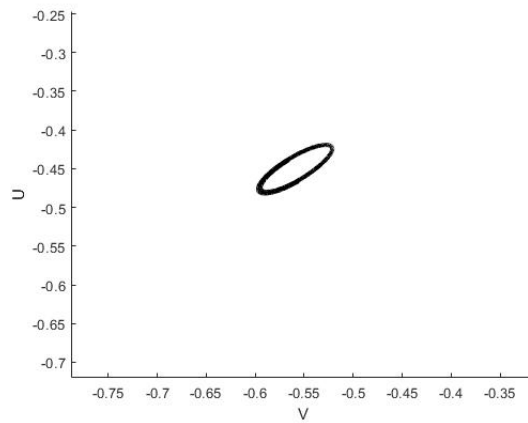
При  $\sigma = 0.1$  решение имеет предельную точку, и график мембранного потенциала от времени, соответственно имеет вид одиночного спайка.



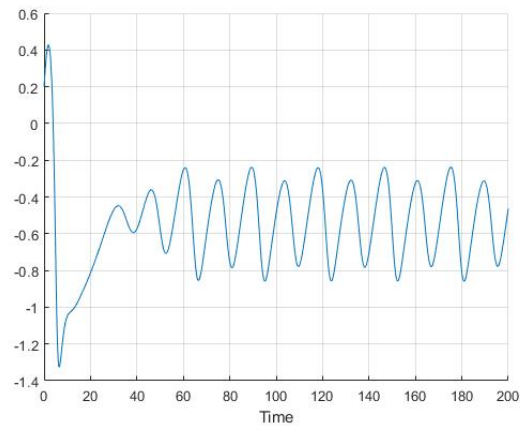
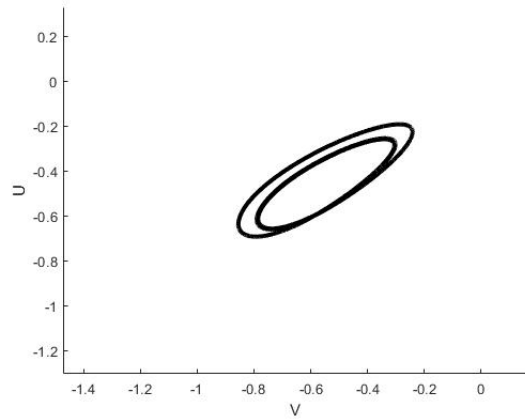




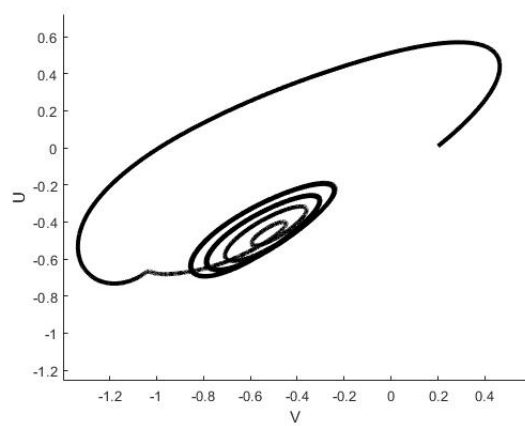
При  $\sigma = 0.05$  решение попадает на предельный цикл, и график мембранного потенциала демонстрирует периодические колебания.

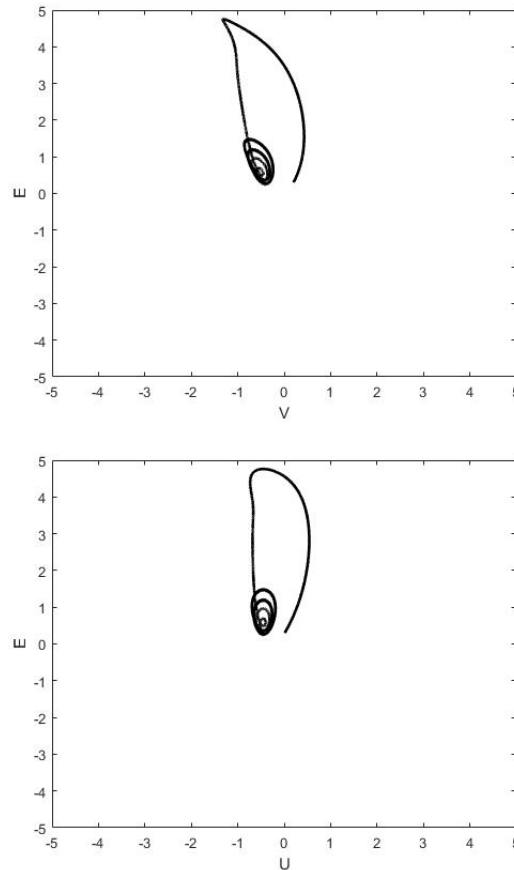


Существуют и более сложные режимы работы, так, при малом значении  $\sigma = 0.01$  наблюдается одиночный спайк, а затем 2 периодически повторяющиеся спайка разной амплитуды:



Видим, что проекция на оси  $U$ ,  $V$  имеет вид "двойного предельного цикла где каждый цикл соответствует одному из спайков в паре. При построении этого решения с нулевого момента времени получается следующая траектория (проекции на оси  $V$ ,  $U$ ;  $V,E$ ;  $U,E$  соответственно):





## Полученные результаты

В ходе работы над проектом был решён следующий ряд задач:

- Определена связь поведения реального нейрона и рассмотренной модели, осуществлен вывод уравнений системы ФитцХью-Нагумо с опорой на физические свойства нейрона.
- Найдены особые точки системы в зависимости от величины внешнего воздействия.
- Определен тип бифуркации (бифуркация Хопфа), происходящей в классической модели ФитцХью-Нагумо. Определены типы особых точек системы (устойчивый / неустойчивый фокус) в зависимости от параметра бифуркации (величины внешнего воздействия). Построены численные решения, имеющие различный вид на бесконечности в зависимости от типа особой точки и начальных условий (предельная точка; большой / малый предельный цикл).
- Для обобщения с периодическим внешним воздействием построено сечение Пуанкаре, показывающее изменение динамических переменных за один период.

- Написан код, позволяющий строить численные решения системы, графики зависимости мембранного потенциала и блокирующего механизма от времени, фазовый портрет системы и сечение Пуанкаре (для обобщения с периодическим воздействием).

## Список литературы

- [1] Izhikevich E. M. Neural excitability, spiking and bursting //International journal of bifurcation and chaos. – 2000. – Т. 10. – №. 06. – С. 1171-1266.
- [2] Abbasian A. H., Fallah H., Razvan M. R. Symmetric bursting behaviors in the generalized FitzHugh–Nagumo model //Biological cybernetics. – 2013. – Т. 107. – №. 4. – С. 465-476.
- [3] Yan B. et al. Further dynamical analysis of modified Fitzhugh–Nagumo model under the electric field //Nonlinear Dynamics. – 2020. – Т. 101. – №. 1. – С. 521-529.
- [4] Дмитричев А. С. и др. Нелинейные динамические модели нейронов: Обзор //Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. – 2018. – Т. 26. – №. 4. – С. 5-58.
- [5] Khiari A. Analysing neural firing with the Fitz-Hugh Nagumo model : дис. – University of New Brunswick., 2015.
- [6] [http://www.scholarpedia.org/article/Bonhoeffer-van\\_der\\_Pol\\_oscillator](http://www.scholarpedia.org/article/Bonhoeffer-van_der_Pol_oscillator)