

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ  
ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

Библиотека Исследовательской школы  
«Колебательно-волновые процессы в природных и искусственных средах»

М.А. Мищенко, В.В. Матросов

## НЕЙРОПОДОБНАЯ ДИНАМИКА В ФАЗОВЫХ СИСТЕМАХ

*Учебно-методические материалы для магистрантов и аспирантов*

Нижний Новгород, 2014

НЕЙРОПОДОБНАЯ ДИНАМИКА В ФАЗОВЫХ СИСТЕМАХ: Составители: Мищенко М.А., Матросов В.В. Учебно-методические материалы для магистрантов и аспирантов Исследовательской школы «Колебательно-волновые процессы в природных и искусственных средах». – Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет, 2014. – 35 с.

Учебно-методические материалы предназначены для аспирантов ННГУ, обучающиеся по направлению подготовки 03.06.01 «Физика и астрономия» (специальности 01.04.03 – «Радиофизика», 01.04.06 – «Акустика») и магистрантов ННГУ, обучающиеся по направлениям подготовки 011800 – «Радиофизика», 010300 – «Фундаментальная информатика и информационные технологии». Рассматривается возможность использования фазовых моделей для задач моделирования динамики нейронов. Описаны как широко известные модели, так и вновь предложенные авторами.

Учебно-методические материалы подготовлены в соответствии с Программой повышения конкурентоспособности Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского среди ведущих мировых научно-образовательных центров на 2013 – 2020 годы и Программой развития Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского как национального исследовательского университета на 2009 – 2018 годы.

© М.А. Мищенко, В.В. Матросов, 2014

© Нижегородский госуниверситет  
им. Н.И. Лобачевского, 2014

# Содержание

<b>1</b>	<b>Введение</b>	<b>4</b>
<b>2</b>	<b>Биологически-правдоподобные модели нейронов</b>	<b>8</b>
<b>3</b>	<b>Фазовые модели нейронов</b>	<b>9</b>
3.1	Модель Курамото . . . . .	9
3.2	Каноническая модель Ermentrout — Kopell . . . . .	10
3.3	Модель VCON . . . . .	10
<b>4</b>	<b>Система ФАП как модель нейрона</b>	<b>15</b>
4.1	Анализ биений в системе ФАП с идеализированным фильтром . . . . .	17
4.2	Анализ биений в системе ФАП с фильтром первого порядка . . . . .	19
4.3	Нейроподобная динамика в системе ФАП с фильтром верхних частот .	21
4.4	Генерация нейроноподобных колебаний и их классификация . . . . .	23
4.5	Разбиение пространства параметров на области, соответствующие различным типам нейроноподобных движений . . . . .	23
<b>5</b>	<b>Заключение</b>	<b>32</b>

# 1 Введение

Исследование динамики ансамблей нейронов является одной из наиболее актуальных, интересных и сложных задач, которая привлекает внимание учёных как в области эксперимента, так и в области моделирования. При этом, в силу сложности постановки эксперимента с живыми нейронами, моделирование является очень удобным и незаменимым инструментом изучения нейронных сетей. В человеческом мозге содержится приблизительно  $10^{11}$  нейронов и каждый нейрон в среднем имеет около  $10^4$  соединений. При этом нейроны значительно отличаются по пространственной структуре (форме) в зависимости от расположения в том или ином регионе мозга, а также от выполняемых нейроном функций. Каждый нейрон способен демонстрировать достаточно сложную внутреннюю динамику, вплоть до хаотической, что делает задачу исследования ансамблей связанных нейронов очень трудной.

На рис. 1а изображена схема нейрона [1]. Для построения адекватной динамической модели нейрона принципиальным является, что окружающая его мембрана представляет собой эквипотенциальную поверхность. Поэтому несмотря на вполне макроскопические размеры нейрона (размер тела клетки  $\sim 10$  мкм), при анализе его электрической активности клетку можно рассматривать как сосредоточенную в пространстве систему. Другими словами, переменные, описывающие состояние нейрона (мембранный потенциал, концентрацию тех или иных ионов и т.д.), можно рассматривать только как функции времени. Основным показателем нейронной активности является мембранный потенциал. Мембранный потенциал нейрона может меняться за счёт прохождения по ионным каналам, расположенных на мембране, ионов из внутриклеточного пространства во внеклеточное, либо в обратном направлении (рис. 1б). Поэтому для моделирования активности, вообще говоря, следует использовать кинетическое описание диффузионных процессов. Однако, когда мы интересуемся нейроном как генератором импульсных сигналов такое описание избыточно.

Генерируемый импульс, называемый потенциалом действия или спайком, имеет стандартную форму и длительность около 1 мс. В зависимости от типа нейрона и приложенного внешнего воздействия, одиночный элемент может демонстрировать различное поведение: одиночные импульсы, разделяемые промежутками подпороговых колебаний, пачечную активность, квазирегулярную активность, активность с переменным интервалом между импульсами и иногда даже хаотическую активность (рис. 2). Так как форма импульса, генерируемого нейроном, является стандартной, то можно предположить, что информация содержится не в форме или амплитуде импульса, а во временных характеристиках последовательности импульсов. Исходя из данного предположения, можно сказать, что в качестве модели нейрона может быть использована система, качественно отображающая динамику (в особенности времен-

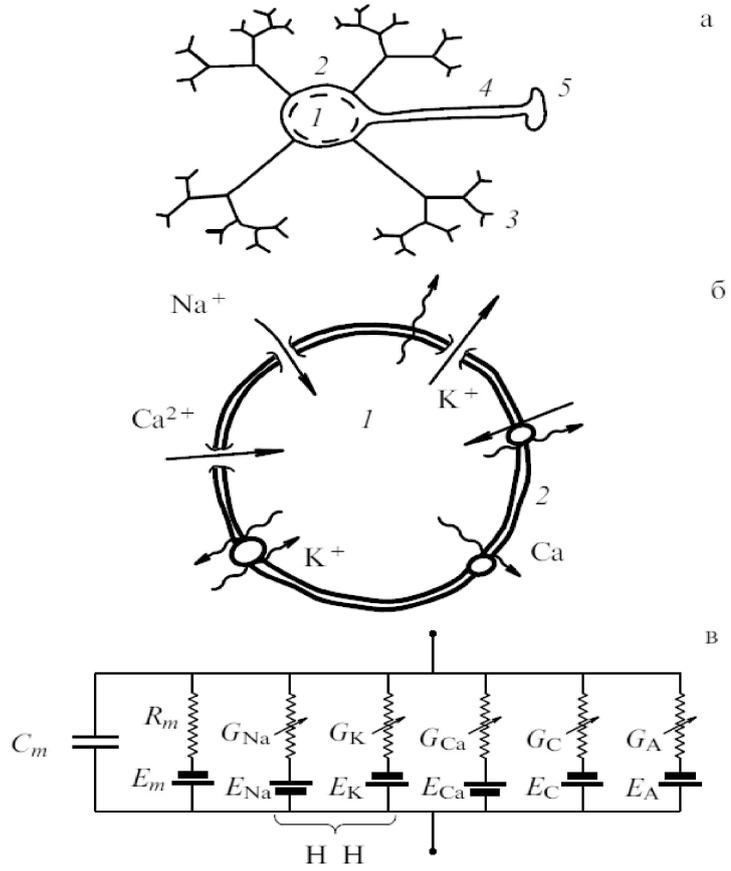


Рис. 1: Схематическое изображение нейрона [1]

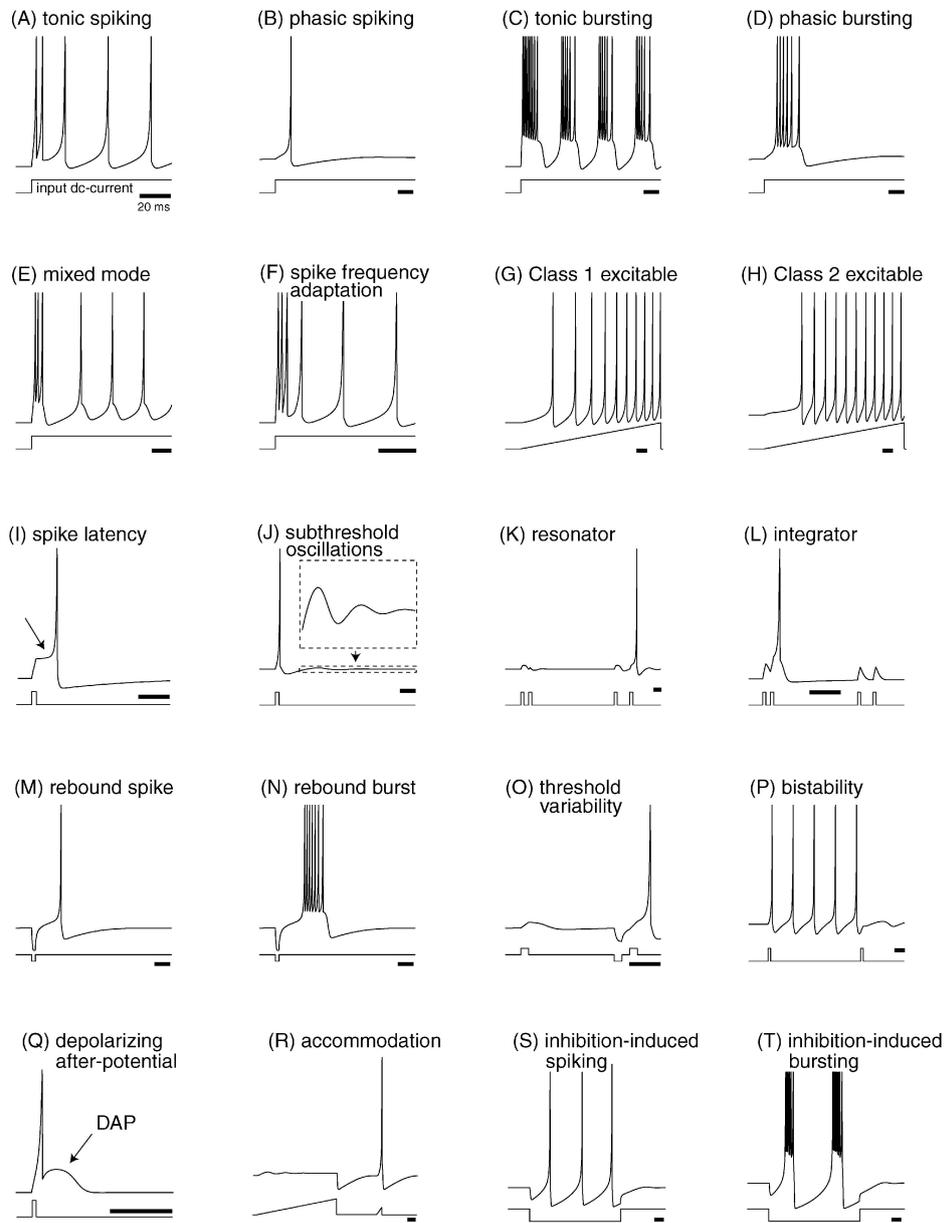


Рис. 2: Экспериментальные записи изменения мембранного потенциала нейрона [2]

ные характеристики) мембранного потенциала нейрона, без учёта количественных показателей (амплитуда, форма импульса).

Поскольку нейрон способен демонстрировать очень широкий спектр динамических режимов, то для теоретического изучения необходимы модели, отображающие необходимое в данной задаче поведение, типичное для конкретного типа нейронов. При этом существует два пути развития моделей: построение биологически правдоподобных моделей, описывающих изменение мембранного потенциала нейрона под воздействием меняющихся концентраций ионов внутри и вне нейрона, и использование феноменологических моделей, качественно повторяющих динамические режимы нейрона. Биологически правдоподобные модели позволяют более точно исследовать поведение нейронов, изучать влияние химических факторов на динамику, но из-за большой вычислительной сложности, данные модели неудобны для проведения расчёта с большим количеством взаимодействующих элементов. Для анализа коллективной динамики используются более простые модели, демонстрирующие качественное сходство в динамике с живыми нейронами.

## 2 Биологически-правдоподобные модели нейронов

Одной из самых распространённых и известных моделей является модель нейрона Ходжкина-Хаксли [3]. Эта модель описывает изменение мембранного потенциала нейрона под воздействием ионных токов через мембрану. На основании этой модели было построено множество моделей, отличающихся друг от друга количеством учитываемых ионных каналов [1, 4–7], а также полученные путём аппроксимаций упрощённые модели [1, 4, 8–11].

Типичная обобщённая модель Ходжкина-Хаксли (в широком смысле — conductance-based model) имеет вид

$$\begin{aligned} C \frac{dV}{dt} &= I - \sum_{i=1}^N g_i a_i^{p_i}(t) b_i^{q_i}(t) [V(t) - V_i] \\ \frac{da_i}{dt} &= \frac{a_{\infty i}(V) - a_i}{\tau_{a_i}(V)} \\ \frac{db_i}{dt} &= \frac{b_{\infty i}(V) - b_i}{\tau_{b_i}(V)} \end{aligned} \quad (1)$$

где  $V(t)$  — электрический потенциал клеточной мембраны,  $C$  характеризует электрическую ёмкость мембраны,  $i$  обозначает вид тока, текущего через мембрану, или тип ионного канала (калиевого, натриевого, кальциевого канала, канала утечки),  $g_i$  — максимальная проводимость,  $V_i$  — равновесный потенциал для  $i$ -го канала,  $a_i$  и  $b_i$  — переменные, описывающие активацию и инактивацию  $i$ -го канала (эти переменные можно рассматривать как вероятность открытия или закрытия того или иного канала), а  $p_i$  и  $q_i$  представляют собой число управляющих частиц, достаточное, чтобы открыть или закрыть канал.  $a_{\infty i}(V)$  и  $b_{\infty i}(V)$  — стационарные состояния уровня активации и инактивации, они зависят от  $V$  сигмоидным образом, так же как и характерные времена релаксации  $\tau_{a_i}(V)$  и  $\tau_{b_i}(V)$ . В классической работе Ходжкина и Хаксли [3]  $N=3$ . Эквивалентная схема данной модели приведена на рис. 1в.

Как упоминалось выше, путём упрощения модели Ходжкина-Хаксли были построены модели, которые описывают основные особенности динамики нейронов, но теряют явную связь с биофизическими параметрами. Примером таких моделей служат модели ФитцХью-Нагумо [8,9], Морриса-Лекара [10] и Хиндмарш-Розе [11]. Однако системы Морриса-Лекара и ФитцХью-Нагумо описываются дифференциальными уравнениями второго порядка, поэтому они не способны описывать сложную динамику мембранного потенциала (например, хаотическую активность), поскольку странный аттрактор, отвечающий сложному поведению, не может быть вложен в двумерное фазовое пространство. Поэтому широкое распространение получили трёхмерные модели, например модель Чей [12], опирающаяся на формализм Ходжкина-Хаксли, и другие.

### 3 Фазовые модели нейронов

Поскольку в нейронных ансамблях довольно часто встречается ритмическая активность, то существует класс фазовых осцилляторных моделей, описывающих колебательную динамику различной степени сложности. В работах [2, 13, 14] была рассмотрена возможность использования фазовых осцилляторов или фазовых систем в качестве модели нейрона.

Использование фазовых моделей в нейродинамике оправдано, поскольку в ансамблях нейронов достаточно часто встречается ритмическая активность со слабым межэлементным взаимодействием. Поэтому влиянием взаимодействия на амплитуду можно пренебречь и рассматривать только динамику фаз.

Если нелинейная динамическая система  $x' = f(x)$  имеет периодическую траекторию  $\gamma$  и определена начальная точка  $x_0$ , находящаяся на  $\gamma$ , то любая точка на периодической орбите может быть определена как время  $\theta$  с момента последнего посещения  $x_0$ . Переменная  $\theta$  называется **фазой колебаний** и ограничена величиной периода  $T$ . Часто фазу нормируют на величину  $T$  или  $T/2\pi$ , тогда она ограничена 1 или  $2\pi$  соответственно.

Замена переменной  $x(t) = \gamma(\theta(t))$  превращает нелинейную систему в окрестности  $\gamma$  в эквивалентную, но более простую фазовую модель

$$\theta' = 1.$$

Такая замена переменных устраняет амплитуду, но сохраняет фазу колебаний. Часто бывает удобно предположить, что фаза  $\theta$  определена на единичной окружности.

#### 3.1 Модель Курамото

В работе [15] была предложена модель ансамбля осцилляторов со слабыми связями для описания ритмической активности нейронов. Система имеет вид

$$\frac{d\theta_i(t)}{dt} = \omega + \sum_j H_{ij}(\theta_i(t) - \theta_j(t)) \quad (2)$$

где  $\theta_i$  — фаза  $i$ -го нейрона с почти периодической активностью, а  $H_{ij}$  — функция связи, отображающая взаимное влияние взаимодействующих нейронов. Данная модель имеет очень ограниченную область применения, но достаточно удобна для изучения динамики большого ансамбля взаимодействующих нейронов с осцилляторной динамикой по причине небольшой вычислительной сложности. На основании данной модели были выполнены работы по исследованию феномена ассоциативной памяти, который связан с эффектом синхронизации групп нейронов, например [16].

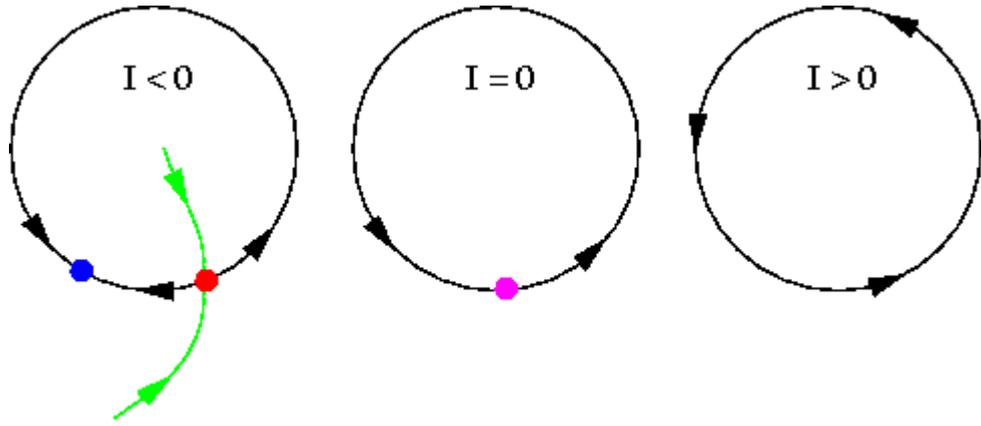


Рис. 3: Фазовый портрет системы (3) [17].

### 3.2 Каноническая модель Ermentrout — Kopell

Схожее поведение демонстрирует фазовая модель, описанная в работах [17, 18], известная как «тета – модель» («theta – model»). Модель имеет следующую форму:

$$\frac{d\theta}{dt} = 1 - \cos \theta + (1 + \cos \theta)I(t) \quad (3)$$

где  $I(t)$  - входы модели, переменная  $\theta$  лежит на единичной окружности и изменяется в интервале от 0 до  $2\pi$ . Когда  $\theta$  принимает значение равное  $\pi$ , считается что нейрон генерирует потенциал действия.

Изменение фазового портрета при изменении параметра  $I$ , отвечающего за внешнее воздействие, представлено на рис. 3.

Динамика данной модели основана на наличии седлоузловой бифуркации на фазовой окружности. На рис. 3 показано изменение фазового портрета при прохождении параметра  $I$  через критическое значение  $I = 0$ . Когда  $I < 0$  система (3) имеет пару состояний равновесия — устойчивое и неустойчивое. Применительно к нейродинамике, устойчивое состояние равновесия выступает в качестве порога возбуждения модели. При  $I = 0$  состояния равновесия сливаются и исчезают при  $I > 0$ , порождая вращательные колебания на фазовой окружности.

### 3.3 Модель VCON

Так как в описанных выше фазовых моделях каждый элемент представлен дифференциальным уравнением первого порядка и существует в одномерном фазовом пространстве, то он способен демонстрировать только квазирегулярную активность. Для отображения более сложного поведения, как пачечная активность, хаотические колебания, необходимы модели более высокого порядка.

В работе [19] рассматривалась модель нейрона на основе осциллятора, управляемого напряжением (voltage controlled oscillator neuron model, VCON). Модель имеет

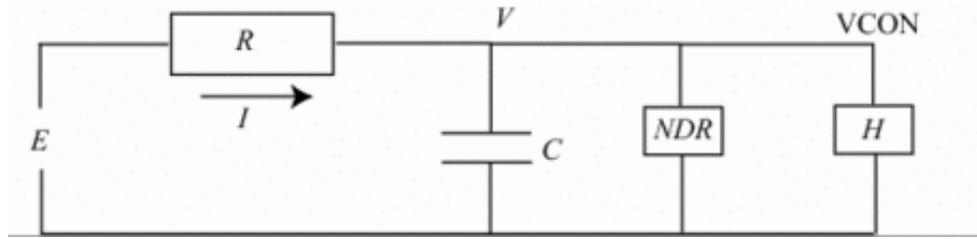


Рис. 4: Эквивалентная электрическая схема модели VCON (4) [19].

вид

$$\tau\ddot{\theta} + F(\dot{\theta}) + A \sin \theta = \omega \quad (4)$$

где  $\dot{\theta}$  интерпретируется в качестве мембранного потенциала нейрона.

Модель VCON базируется на четырех принципах нейродинамики:

- Мембрана нейрона способна разграничивать заряженные частицы;
- равновесный потенциал определяется внутринейронными процессами;
- эти процессы стабилизируют равновесный потенциал;
- нарушение равновесного потенциала иногда приводит к генерации потенциала действия.

Эти принципы вдохновили разработку многих электронных схем, в том числе модели Ходжкина – Хаксли и VCON. Преимуществом модели VCON является возможность реализации ее в виде устройства, например электрической схемы.

Компонентами схемы являются:

- Конденсатор, для разделения зарядов;
- источник тока (батарея и резистор), для создания равновесного потенциала;
- генератор, управляемый напряжением (ГУН, VCO), выполняющий роль гомеостатических механизмов (роль калиевых каналов в модели Ходжкина – Хаксли);
- элемент с отрицательным сопротивлением, для нарушения равновесного потенциала (сравнимо с ролью натриевых каналов в модели Ходжкина – Хаксли).

Схема, представленная на рис. 4, показывает взаимодействие описанных компонентов. Ток  $I$  разделяется между параллельными участками в соответствии с их вольт-амперными характеристиками:

- Ток через конденсатор  $C\dot{V}$ ;

- ток через элемент с отрицательным сопротивлением (NDR)  $I_N = f(V)$ , где  $f(V)$  —  $N$ -образная функция;
- ток через ГУН (Н)  $I_H = \alpha \sin(\gamma \int_0^t V(t') dt')$  [20].

Поскольку  $\int V$  появляется только как аргумент периодической функции, то мы можем определить его как новую угловую переменную  $\theta(t) = \gamma \int_0^t V(t') dt'$ . Как результат, мы получаем мгновенное значение частоты тока через ГУН пропорциональное  $V$ : то есть  $\dot{\theta}(t) = \gamma V(t)$ . Подобные соотношения, связывающие частоту и напряжение справедливы для электронных устройств на различных масштабах: от квантовых джозефсоновских контактов, интегральных устройств фазовой автоподстройки частоты, до различных роторов электрических генераторов и турбин на электростанциях.

Модель VCON основана на законе Кирхгоффа для баланса токов

$$I = C\dot{V} + I_H + I_N$$

и законе Ома для напряжений

$$RI = E - V.$$

Используя тот факт, что  $\gamma V(t) = \dot{\theta}(t)$  мы получаем:

$$\begin{aligned} \dot{\theta} &= \gamma V \\ \tau \dot{V} &= E - V - R(f(V) + \alpha \sin \theta) \end{aligned} \quad (5)$$

где  $\tau = RC$  — постоянная времени. Подставляя первое уравнение во второе получаем дифференциальное уравнение второго порядка для  $\theta$

$$\tau \ddot{\theta} + F(\dot{\theta}) + A \sin \theta = \omega$$

где  $A = R\alpha\gamma$ ,  $F(\dot{\theta}) = \dot{\theta} + R\gamma f(\dot{\theta}/\gamma)$  и  $\omega = \gamma E$ .

Полученное уравнение имеет хорошо известные частные случаи. Линеаризация  $\sin \theta \approx \theta$  дает уравнение ван дер Поля. Если положить  $f \equiv 0$ , то получим маятниковое уравнение. Несмотря на то, что эти уравнения хорошо известны по отдельности, полученная модель имеет некоторые интересные и полезные особенности, такие как наличие бифуркации петли сепаратрисы седлоузла и бифуркации Андронова – Хопфа, что порождает сосуществование двух типов колебаний.

Совместное существование колебательного и вращательного аттракторов представлено на рис. 5. Верхний аттрактор, соответствующий бесконечному нарастанию переменной  $\theta$ , охватывает фазовый цилиндр  $C = \theta \bmod 2\pi, V$ ; нижний аттрактор остаётся на одной стороне цилиндра. Также в фазовом пространстве существует седловое состояние равновесия с координатами  $(\pi/2 + \arcsin 0.6, 0)$ . Сепаратриса этого седла,

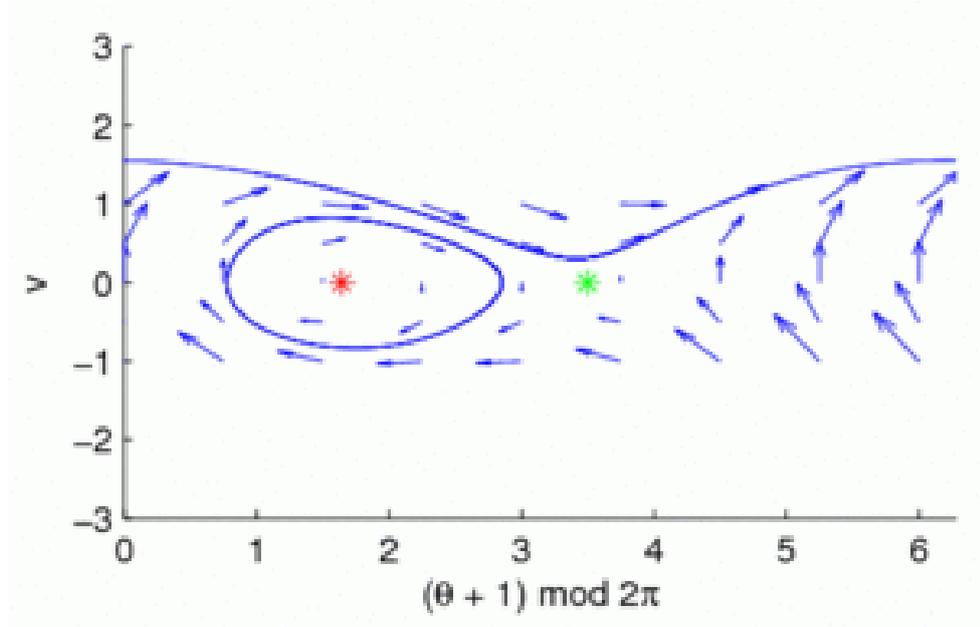


Рис. 5: Фазовый портрет модели VCON (4) в случае  $\ddot{\theta} + 0.5\dot{\theta}(\dot{\theta}^2 - 0.5) + \sin \theta = 0.6$  [19].

входящая сверху, ограничена вращательным предельным циклом, и, следовательно, должна приходить из области  $V = -\infty$ . Колебательный предельный цикл появляется в результате бифуркации Андронова – Хопфа. Кроме того, по мере увеличения  $\omega$ , происходит седлоузловая бифуркация, что приводит к исчезновению колебательного предельного цикла. Внутри колебательного предельного цикла существует неустойчивое состояние равновесия с координатами  $(\arcsin 0.6, 0)$ .

Внешнее воздействие может быть добавлено в модель (4) несколькими возможными способами. При исследовании систем фазовой автоподстройки частоты предлагались варианты параметрического воздействия (например,  $A \propto \cos \mu t$ ) и аддитивного воздействия (например,  $\omega = \Omega(t)$ ).

Частоту выходных колебаний можно определить как

$$\rho = \limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{\theta(t)}{2\pi t} = \limsup_{t \rightarrow \infty} \frac{\gamma}{2\pi t} \int_0^t V(t') dt'.$$

Как следствие, выходной ток пропорционален выражению  $\sin \rho t - \phi(t)$ , где  $\phi(t)$  — девиация фазы колебаний [21].

На рис. 6 показан эффект захвата частоты системой VCON с внешним воздействием

$$\ddot{\theta} + \dot{\theta} + 3(1 + \cos 2\pi t) \sin \theta = 2\pi\omega.$$

Получившаяся «дьявольская лестница» показывает, что модель VCON имеет множество собственных частот.

Получившиеся значения частоты  $\rho$  говорят о том, что на выходе системы имеются колебания. Поскольку модель VCON представляет собой вариацию маятникового

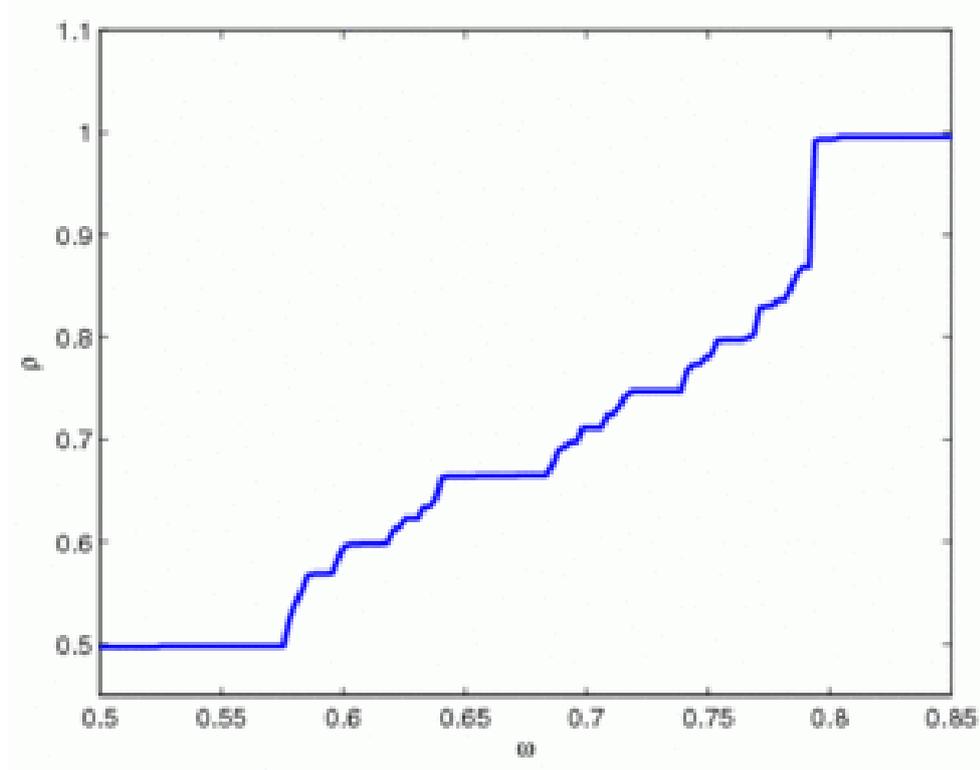


Рис. 6: «Дьявольская лестница» для модели VCON (4) под внешним воздействием в случае  $\ddot{\theta} + \dot{\theta} + 3(1 + \cos 2\pi t) \sin \theta = 2\pi\omega$  [19].

уравнения, то колебания могут быть вызваны несколькими небольшими воздействиями в необходимые моменты времени. Характерный интервал между этими воздействиями должен быть порядка периода собственных колебаний  $2\pi/\rho$ . Таким образом в системе может наблюдаться резонансное возбуждение колебаний, что соответствует резонансному возникновению потенциалов действия в нейронах. Пример такой динамики представлен на рис. 7 для системы

$$\ddot{\theta} + (1 + p(t)(\dot{\theta}^2 - 10))\dot{\theta} + 3 \sin \theta = 1.2\pi,$$

где  $p(t)$  представляет собой последовательность из двух импульсов. На рис. 7 представлены три случая: короткого межимпульсного интервала ( $\tau = 3.5$ ), среднего ( $\tau = 4$ ) и длинного ( $\tau = 8$ ). Осциллятор отвечает полноценным колебанием только во втором случае, что показывает чувствительность системы к временам входных воздействий.

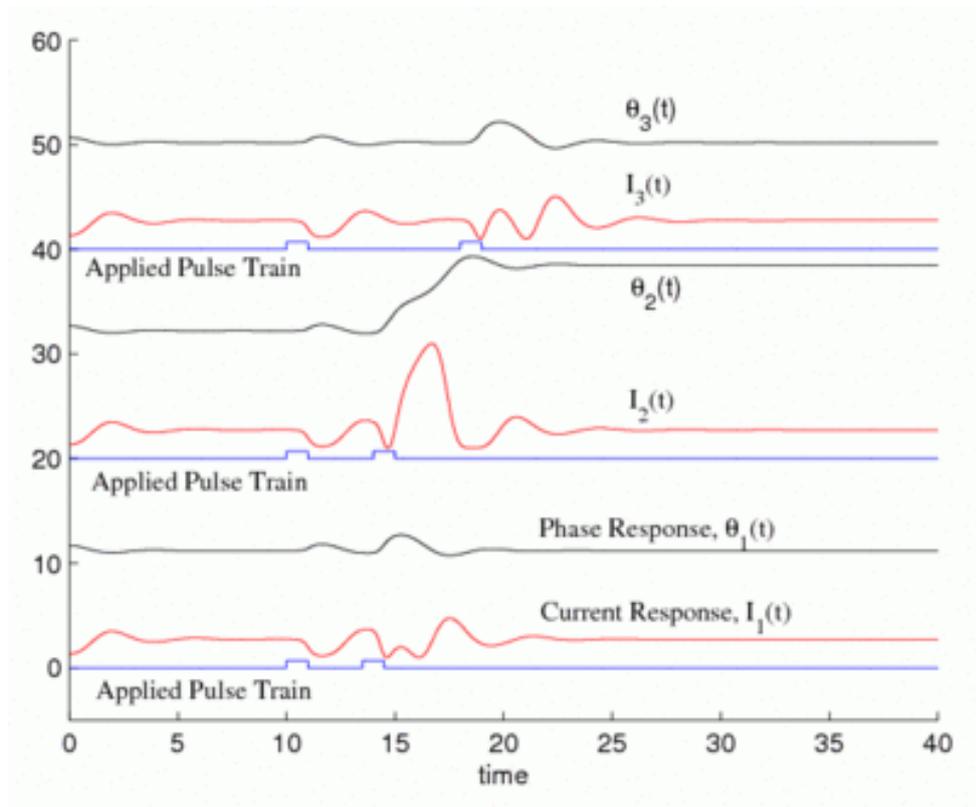


Рис. 7: Резонансное возбуждение колебаний в модели VCON (4) [19].

## 4 Система ФАП как модель нейрона

Описанные выше системы (3–4) одновременно являются математическими моделями систем фазовой синхронизации [17, 19]. Это показывает, что системы фазовой синхронизации способны демонстрировать динамические режимы, характерные для нейронов, и могут быть использованы как феноменологические модели нейронов.

Структурная схема системы фазовой автоподстройки представлена на рис. 8. Основными элементами системы являются: подстраиваемый автогенератор ( $\Gamma$ ), фазовый дискриминатор ( $\Phi Д$ ), фильтр ( $\Phi$ ) и управляющий элемент ( $У$ ). Схема функционирует по следующему принципу. Периодический сигнал с выхода генератора  $\Gamma$  с те-

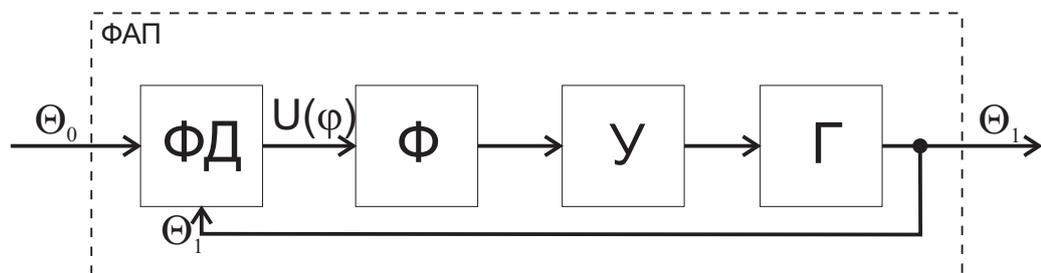


Рис. 8: Структурная схема системы фазовой автоподстройки [22]

кущим значением фазы  $\theta_1$  сравнивается на фазовом дискриминаторе с колебаниями опорного сигнала с текущей фазой  $\theta_0$ , в результате чего на выходе ФД формируется сигнал, зависящий от разности фаз  $\varphi = \theta_0 - \theta_1$ . Далее сигнал с выхода ФД проходит через фильтр, устраняющий из сигнала высокочастотные компоненты, и поступает на управляющий элемент, который изменяет частоту подстраиваемого генератора, приводя её в соответствие с частотой опорного сигнала. Математическая модель такой системы ФАП может быть представлена следующим уравнением [22, 23]:

$$\frac{p\varphi}{\Omega} + K(p)F(\varphi) = \gamma \quad (6)$$

где  $p \equiv d/dt$  — оператор дифференцирования,  $\Omega$  — максимальная расстройка по частоте, которую может скомпенсировать цепь управления,  $\gamma = \Omega_H/\Omega$ ,  $\Omega_H$  — начальная частотная расстройка колебаний,  $K(p)$  — коэффициент передачи фильтра в операторной форме,  $F(\varphi)$  — нормированная характеристика фазового дискриминатора. Для любого конкретного фильтра с коэффициентом передачи  $K(p)$  от символической записи модели (6) можно перейти к ФАП в форме конкретного дифференциального уравнения, порядок которого определяется типом фильтра  $K(p)$ .

Из приведённого уравнения (6) следует, что опорный и подстраиваемый генераторы будут работать синхронно, если  $\varphi = const$ . В этом режиме частоты опорного и подстраиваемого генераторов равны, а медленные изменения параметров, определяющих эти частоты, практически полностью компенсируются действием системы автоподстройки. В фазовом пространстве математической модели режиму синхронизации соответствует устойчивое состояние равновесие.

Иногда в системах ФАП реализуется режим, при котором имеется периодическая модуляция частоты подстраиваемого генератора около стабилизированной по опорному сигналу средней частоты. Будем называть такой режим режимом квазисинхронизации. В фазовом пространстве этому режиму отвечают колебательные (ограниченные по координате  $\varphi$ ) аттракторы системы. Колебательные движения могут быть как регулярными, так и хаотическими, поэтому квазисинхронные режимы делятся на регулярные и хаотические.

Также в фазовом пространстве моделей могут существовать аттракторы, у которых амплитуда по координате  $\varphi$  превышает  $2\pi$ , но при этом число набегов по координате  $\varphi$  на  $2\pi$  компенсируется числом набегов на  $-2\pi$ . В силу ограниченности фазовых траекторий по координате  $\varphi$  такие аттракторы являются колебательными аттракторами с проворотом, а соответствующие им режимы ФАП — квазисинхронными режимами с проворотом фазы.

В случае, когда разность фаз опорного и подстраиваемого сигналов неограниченно нарастает, говорят о режиме биений. Этому режиму в фазовом пространстве соответствуют вращательные или колебательно-вращательные аттракторы. Вращатель-

ные и колебательно-вращательные аттракторы отличаются друг от друга тем, что на вращательных аттракторах координата  $\varphi$  нарастает непрерывно, а на колебательно-вращательных процесс нарастания содержит колебательные стадии. Аналогично квазисинхронным режимам, режимы биений могут быть разделены на регулярные и хаотические.

Перейдем к анализу биений в системах ФАП с различными типами фильтров. Будем рассматривать системы с синусоидальной характеристикой фазового дискриминатора, то есть  $F(\varphi) = \sin \varphi$ , хотя результаты могут быть обобщены на другие типы характеристик.

#### 4.1 Анализ биений в системе ФАП с идеализированным фильтром

Начнём рассмотрение с простейшего случая, когда  $K(p) = 1$ . При этом уравнение (6) имеет первый порядок [23]:

$$\frac{d\varphi}{d\tau} + \sin \varphi = \gamma \quad (7)$$

где  $\tau = t\Omega$ . Такую систему называют системой первого порядка [23]. Она близка к реальной системе ФАП с очень широкой полосой пропускания фильтра. Фазовым пространством такой системы является окружность.

Из анализа уравнения (7) можно увидеть, что в системе при  $\gamma < 1$  существует пара состояний равновесия — устойчивое и неустойчивое. Устойчивое состояние равновесия в системе ФАП соответствует режиму синхронизации опорного и подстраиваемого генераторов. При  $\gamma > 1$  состояния равновесия исчезают, и в системе реализуется режим биений. Режиму биений соответствует изменение частоты подстраиваемого генератора около начальной частоты  $\gamma$ .

Теоретический анализ такой системы был проведен в работе [23].

С помощью пакета программ «Динамика нелинейных систем» получены осциллограммы, демонстрирующие изменение переменных  $\varphi(\tau)$  и  $\dot{\varphi}(\tau)$  вне области синхронизации. Они представлены на рис. 9. Из осциллограмм видно, что разность фаз опорного и подстраиваемого генераторов  $\varphi$  непрерывно нарастает во времени, а разность частот  $\dot{\varphi}(\tau)$  совершает колебания около некоторого среднего значения, близкого к  $\gamma$ .

При  $\gamma > 1$  в системе (7) существуют периодические колебания. Посчитанная методом численного моделирования зависимость частоты колебаний  $\nu$  от  $\gamma$  изображена на рис. 10. Так как колебаниям в системе (7) в фазовом пространстве соответствует движение по окружности, то частота колебаний может быть вычислена по формуле:

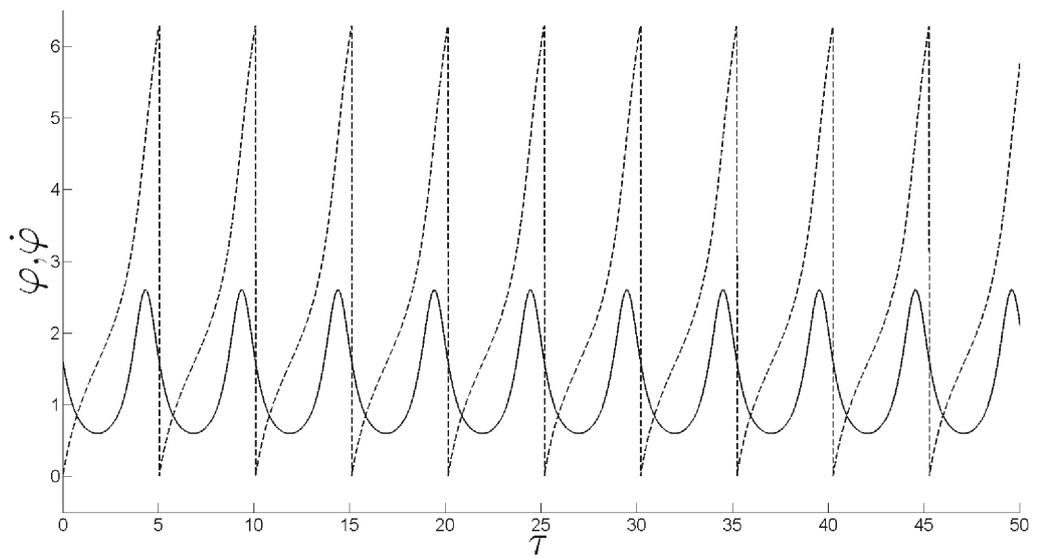


Рис. 9: Осциллограммы  $\varphi(\tau)$  (пунктирная линия) и  $\dot{\varphi}(\tau)$  (сплошная линия) системы (7) при  $\gamma = 1.6$

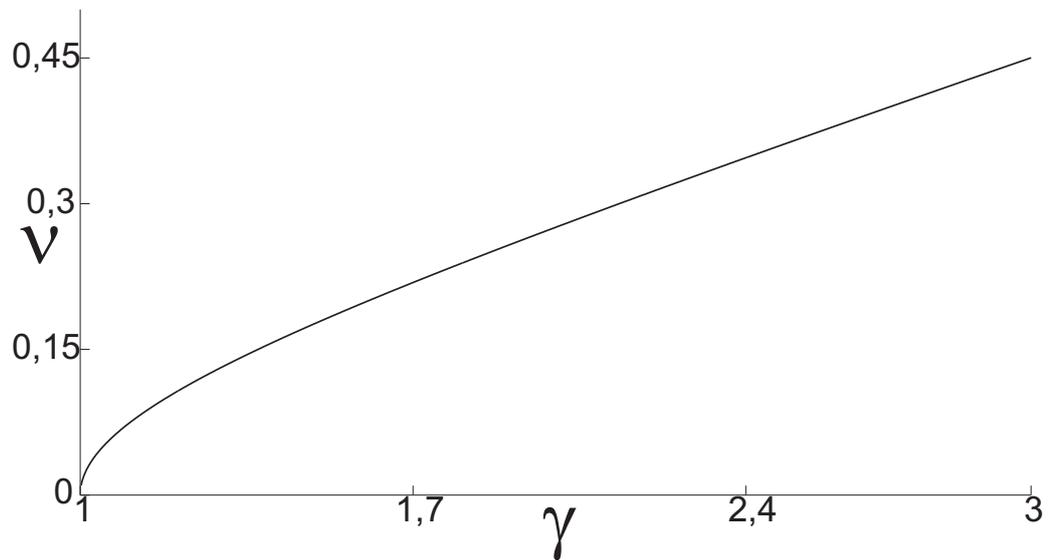


Рис. 10: Зависимость частоты биений в системе (7) от  $\gamma$

$\nu = \lim_{\tau \rightarrow \infty} \frac{\varphi(\tau)}{2\pi\tau}$ . Как можно увидеть из рис. 10 параметр  $\gamma$  позволяет плавно менять частоту колебаний на выходе системы.

## 4.2 Анализ биений в системе ФАП с фильтром первого порядка

Рассмотрим систему ФАП с пропорционально-интегрирующим фильтром  $K(p) = (1 + nTp)/(1 + Tp)$ , где  $T$  — постоянная времени фильтра, параметр  $0 \leq n \leq 1$ . Уравнение (6) для такого фильтра может быть записано в виде системы двух дифференциальных уравнений первого порядка:

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi}{d\tau} &= y, \\ \varepsilon \frac{dy}{d\tau} &= \gamma - \sin \varphi - (1 + n \cos \varphi)y, \end{aligned} \quad (8)$$

где  $\tau = \Omega t$  — безразмерное время,  $\varepsilon = \Omega T$  и  $n$  — безразмерные параметры фильтра нижних частот. Данная система определена на фазовом цилиндре  $(\varphi \pmod{2\pi}, y)$ . На рис. 11а представлены приведенные в [22] графики разбиения плоскости параметров  $(\gamma, \varepsilon)$  при  $n = \text{const}$  на области  $D_1, D_2, D_3, D_4$ , соответствующие различным режимам работы. Расположение фазовых траекторий на фазовой поверхности для значений параметров, удовлетворяющих областям  $D_1, D_2, D_3$  и  $D_4$ , представлено на рис. 11б-г.

Как можно увидеть из рис. 11б, в области  $D_1$  существует устойчивое состояние равновесия  $O_1$  и состояние равновесия типа седло  $O_2$ ; в области  $D_2$  кроме двух указанных выше состояний равновесия, существует устойчивый вращательный предельный цикл  $L$ , которому соответствует режим биений с периодической колебательной динамикой (рис. 11в). Граница между областями  $D_1$  и  $D_2$  соответствует бифуркационной кривой петли сепаратрис второго рода. В области  $D_3$  также существует неустойчивый предельный цикл  $\Gamma$ , который сливается с предельным циклом  $L$  на границе между областями  $D_3$  и  $D_1$  и влипают в петлю сепаратрис седла  $O_2$  на границе областей  $D_3$  и  $D_2$ . При переходе через прямую  $\gamma = 1$  происходит слияние состояний равновесия  $O_1$  и  $O_2$  через бифуркацию седло-узла, поэтому в области  $D_4$  существует только устойчивый предельный цикл второго рода  $L$  (рис. 11г).

Таким образом, интересующие нас режимы биений имеют место в областях  $D_4, D_2$  и  $D_3$ . Проанализируем биения в наиболее характерной области  $D_4$ . На рис. 12 представлена зависимость частоты периодических колебаний в области  $D_4$  от параметра  $\gamma$  при трёх различных значениях параметра  $\varepsilon$ . Качественно она аналогична зависимостям, полученным для системы первого порядка, изображенной на рис. 10. Однако при  $\gamma = 1$  частота колебаний ненулевая, поскольку предельный цикл, соответствующий режиму колебаний в фазовом пространстве, образуется при пересече-

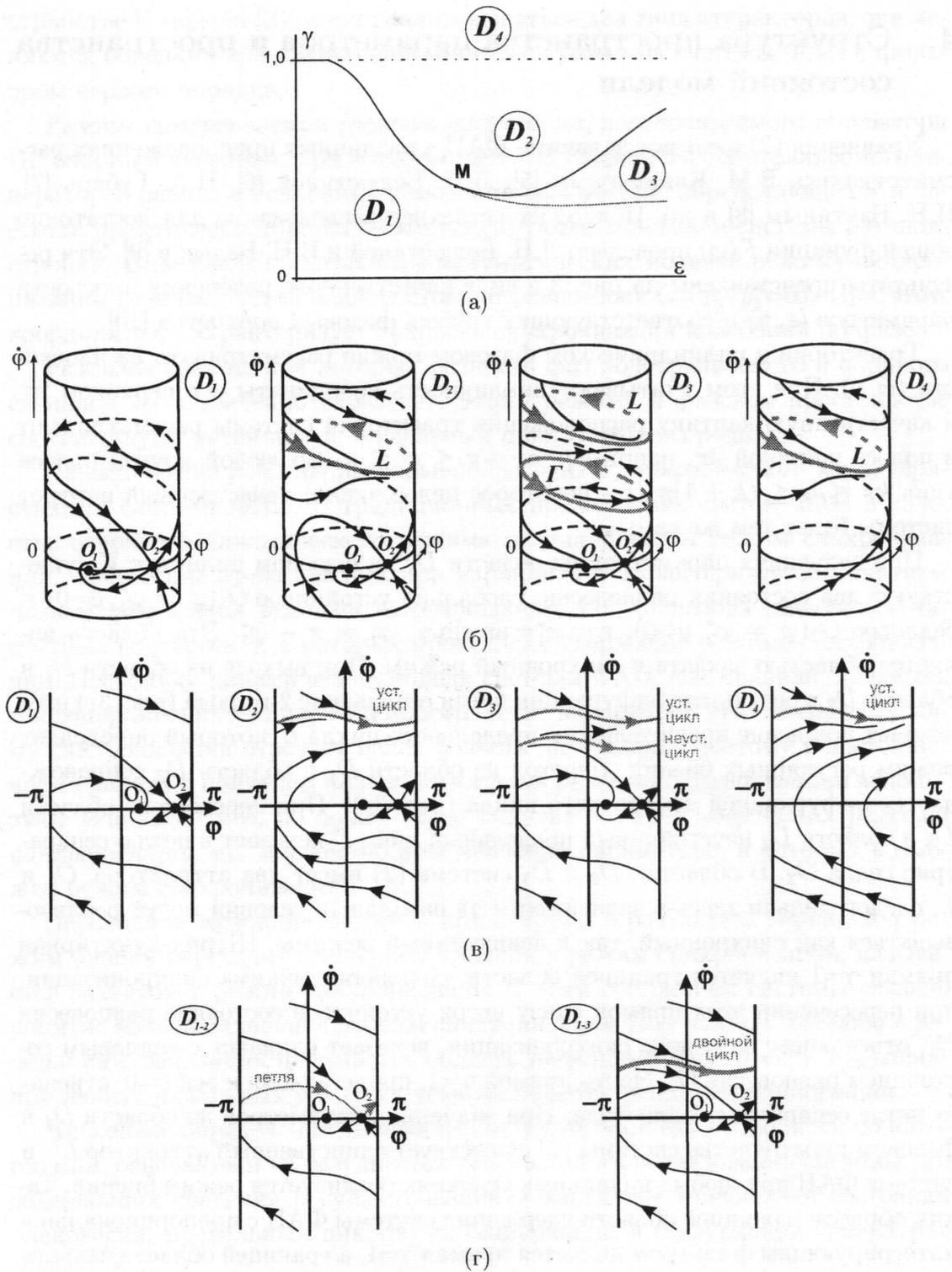


Рис. 11: Разбиение плоскости параметров  $(\gamma, \varepsilon)$  модели (8) на области с различным динамическим поведением (а); фазовые портреты (б) и развертки фазовых цилиндров (в) для областей  $D_1, D_2, D_3$ ; развертки фазовых цилиндров для бифуркационных значений параметров (г) [22]

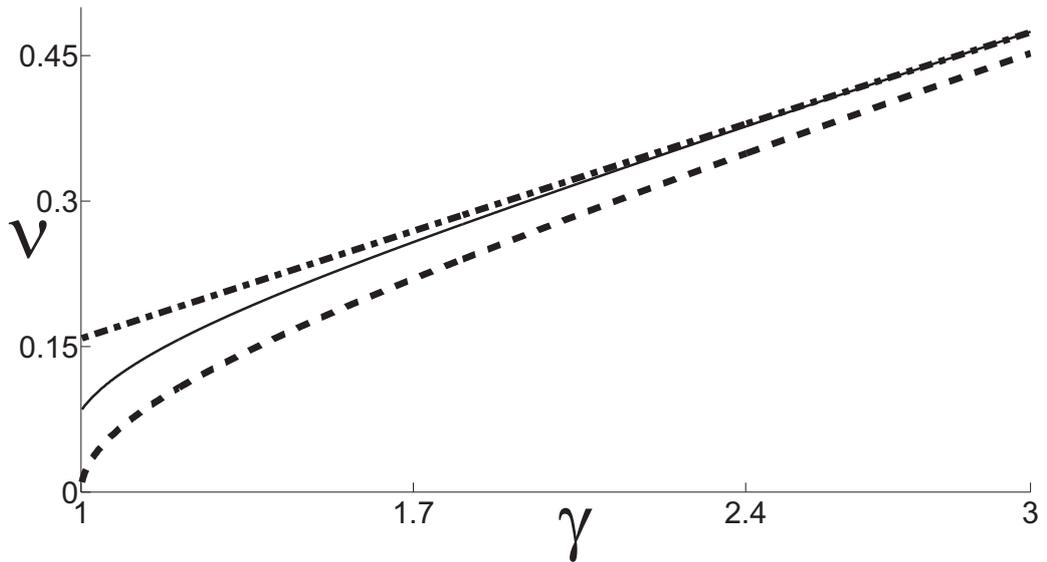


Рис. 12: Зависимость частоты колебаний в системе (8) от  $\gamma$  для трёх значений  $\varepsilon = 0.1$  (сплошная линия),  $\varepsilon = 1$  (пунктирная линия),  $\varepsilon = 10$  (штрихпунктирная линия)

нии бифуркационной кривой петли сепаратрисы седла (граница областей  $D_1$  и  $D_2$ ) при  $\gamma < 1$ .

Таким образом, видно, что в системах ФАП первого и второго порядков биения являются достаточно простыми, изменение частоты при биениях является периодическим, и частота биений  $\nu$  связана с величиной параметра  $\gamma$  – чем больше  $\gamma$ , тем больше частота биений  $\nu$ . А появления более сложных биений следует ожидать в системах ФАП третьего порядка и выше.

### 4.3 Нейроподобная динамика в системе ФАП с фильтром верхних частот

Наблюдаемые в моделях (7) и (8) колебания аналогичны динамике, описываемой моделями (2), (3) и (4), которые используются для моделирования регулярной колебательной активности нейрона [16, 21, 24–26]. На основании этого можно сделать вывод о том, что рассмотренные системы ФАП могут быть использованы для моделирования нейроподобной динамики.

Однако такие модели могут использоваться только для моделирования регулярной колебательной активности, а для моделирования более сложных динамических режимов нейрона (рис. 2) необходимы модели более высокого порядка, в фазовом пространстве которых могут существовать сложные аттракторы, в том числе хаотические. Для эффективного решения задачи генерации таких колебаний целесообразно найти такой вариант системы ФАП, который до минимума уменьшает области синхронизации и квазисинхронизации и по максимуму увеличивает области генера-

ции биений. Таким целям отвечает специальный вариант системы ФАП с фильтром верхних частот в цепи управления, предложенный в работах [27, 28]. Особенностью такой системы является отсутствие состояний равновесия в фазовом пространстве и, как следствие, отсутствие режима синхронизации. То есть при любых значениях параметров реализуется режим генерации биений различной сложности.

В качестве примера системы ФАП третьего порядка рассмотрим предложенную в работах [23, 27, 28] систему с разделительной ёмкостью в цепи управления. В случае включения конденсатора в цепь управления образуется фильтр верхних частот. Такой тип фильтров применяется, к примеру, в импульсных системах ФАП для изоляции управляющего элемента по постоянному току от выхода фазового детектора. Коэффициент передачи фильтра в данной ситуации имеет вид

$$K(p) = \frac{T_1 p}{1 + T_1 p} * \frac{1}{1 + T_2 p} = \frac{T_1 p}{1 + (T_1 + T_2) + T_1 T_2 p^2},$$

где  $T_1$  и  $T_2$  — постоянные времени фильтров верхних и нижних частот соответственно. Тогда система (6) примет вид:

$$\begin{aligned} \frac{d\varphi}{d\tau} &= y, \\ \frac{dy}{d\tau} &= z, \\ \varepsilon_1 \varepsilon_2 \frac{dz}{d\tau} &= \gamma - (\varepsilon_1 + \varepsilon_2)z - (1 + \varepsilon_1 \cos \varphi), \end{aligned} \tag{9}$$

где  $\tau = \Omega t$  — безразмерное время,  $\varepsilon_1 = T_1 \Omega$  и  $\varepsilon_2 = T_2 \Omega$  — параметры инерционности фильтров. Система (9) определена в автономном цилиндрическом фазовом пространстве  $U = (\varphi(\text{mod}2\pi), y, z)$ .

В такой системе отсутствуют состояния равновесия, но установлено существование предельного цикла, который при изменении параметров системы может менять период, кратность и превращаться в хаотический аттрактор. Как установлено в [29], реализующиеся в такой системе режимы качественно отображают некоторые режимы изменения мембранного потенциала нейрона, например регулярную импульсную активность и пачечные разряды с различным числом импульсов в пачке, а также квазихаотические колебания. Поэтому такую систему фазовой синхронизации можно рассматривать как модель нейрона.

Применительно к динамике нейрона, в системе (9) переменную  $y$  можно интерпретировать как описывающую изменение мембранного потенциала, параметры  $\varepsilon_1$  и  $\varepsilon_2$  позволяют задавать необходимый динамический режим, а  $\gamma$  оказывает воздействие, сходное с воздействием внешнего тока в модели Ходжкина - Хаксли.

## 4.4 Генерация нейроноподобных колебаний и их классификация

На рис. 13 представлены примеры аттракторов и осциллограмм модели (9), характеризующие различные динамические режимы. Периодическую активность нейрона иллюстрирует рис. 13а, пачечную активность — рис. 13б–е. Для регулярных движений количество импульсов в пачке совпадает с кратностью предельного цикла. Будем называть пачечные режимы соответственно  $\langle 1 \rangle$  (рис. 13б),  $\langle 2 \rangle$  (рис. 13в),  $\langle 3 \rangle$  (рис. 13г) и так далее. На рис. 13е представлен режим пачечной активности, когда вместо предельного цикла имеет место хаотический аттрактор. В этом случае число импульсов в пачке есть случайная величина.

Из сравнительного анализа осциллограмм, представленных на рис. 13 и примеров активности мембранного потенциала реального нейрона (рис. 2) можно сделать вывод о том, что движения, описываемые моделью (9), качественно похожи на колебания мембранного потенциала реальных нейронов.

Все приведенные режимы реализуются в модели (9) при изменении параметров  $\gamma$ ,  $\varepsilon_1$ ,  $\varepsilon_2$ , в результате чего имеется возможность регулировать количество импульсов в пачке, интервалы между пачками, амплитуду импульсов.

Рассмотрим зависимость частоты биений в системе (9) от параметра  $\gamma$ . Будем вычислять частоту регулярных биений (рис. 13а) и пачечных биений с одним импульсом в пачке (рис. 13б) по формуле  $\nu = \varphi/2\pi\tau$ , поскольку одному колебанию переменной  $y$  соответствует приращение переменной  $\varphi$  на  $2\pi$ . Таким образом при достаточно больших  $\tau$  переменная  $\nu$  будет показывать количество колебаний в единицу времени, то есть частоту. Для пачечных биений мы будем рассматривать зависимость частоты следования пачек от  $\gamma$ , а не частоту следования импульсов. Таким образом частота биений с двумя импульсами в пачке (рис. 13в) будет вычисляться по формуле  $\nu = \varphi/4\pi\tau$ , а для случая биений с тремя импульсами в пачке (рис. 13г) — по формуле  $\nu = \varphi/6\pi\tau$ . Полученные зависимости представлены на рис. 14. Как можно увидеть, частота биений возрастает при увеличении параметра  $\gamma$ .

Интервалы изменения  $\gamma$  обусловлены особенностью разбиения пространства параметров на области существования динамических режимов, представленного на рис. 15.

## 4.5 Разбиение пространства параметров на области, соответствующие различным типам нейроноподобных движений

На рис. 15 представлены разбиения сечений  $(\varepsilon_1, \gamma)$  и  $(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$  пространства параметров модели (9) на области с различным динамическим поведением. Внутри

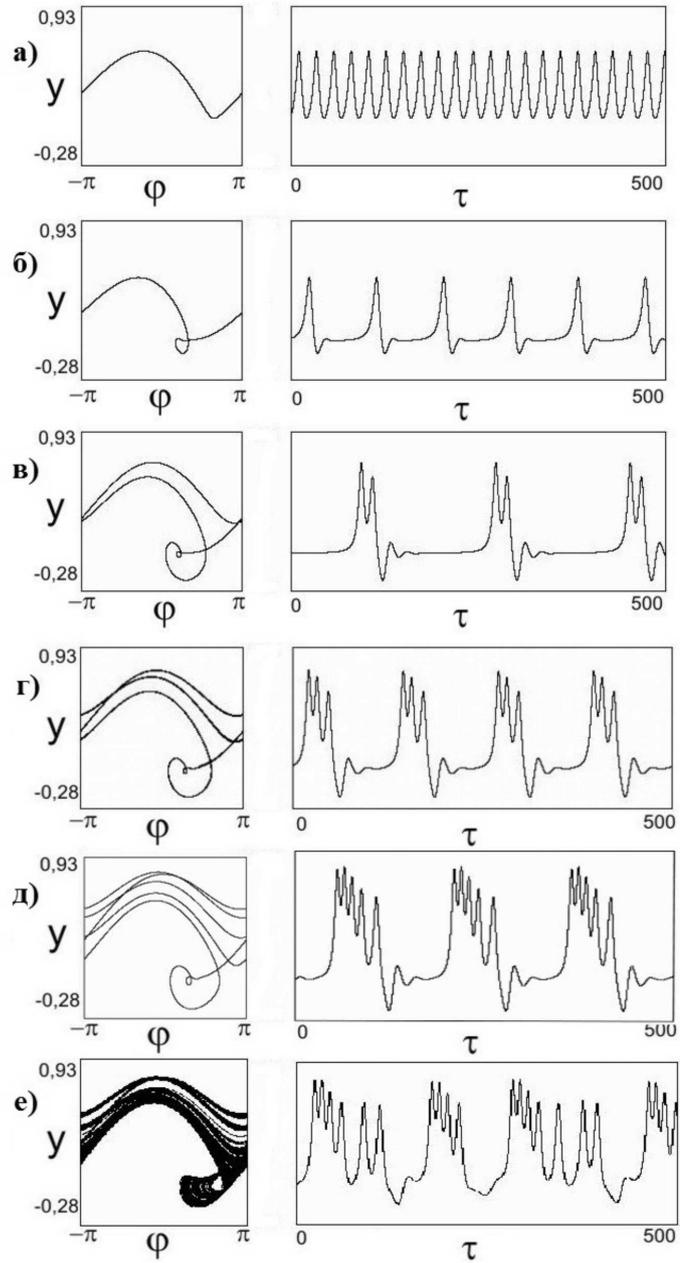
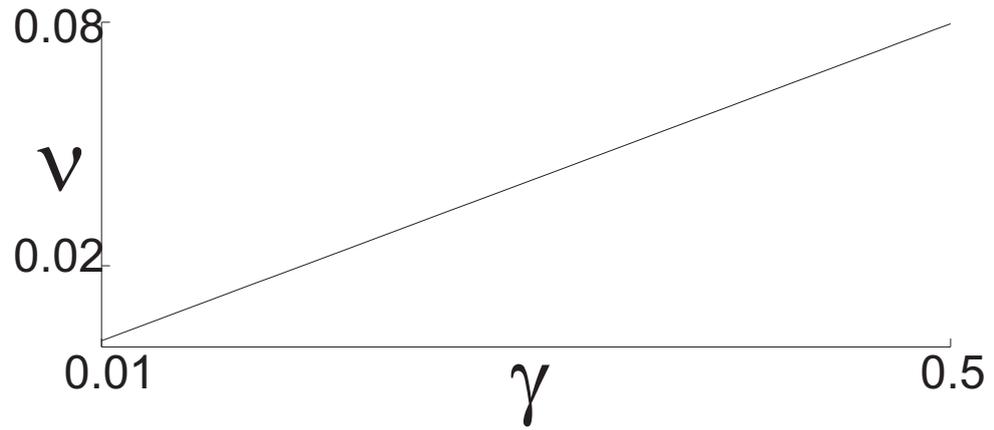
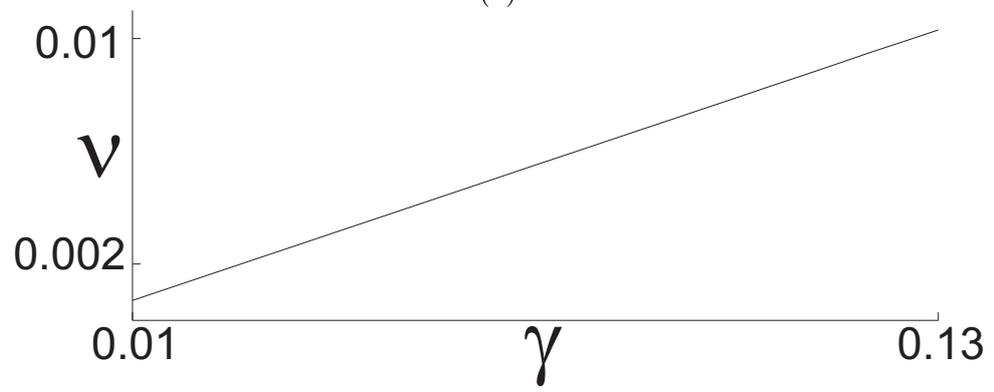


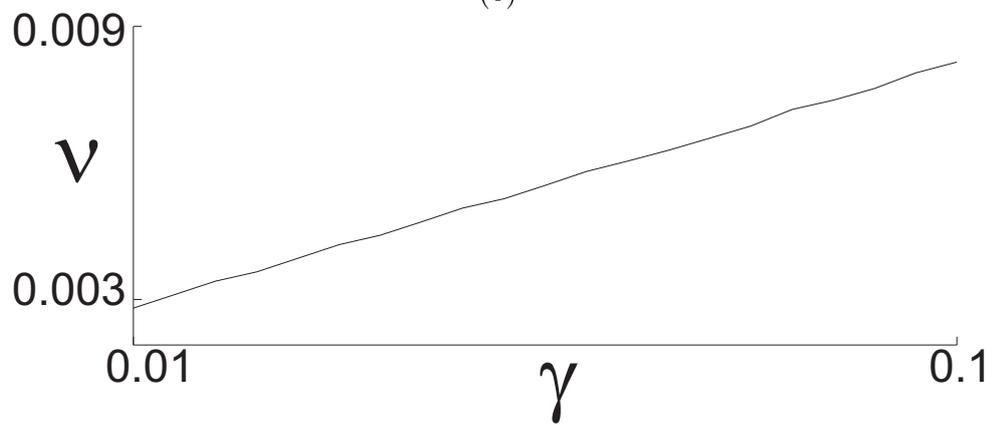
Рис. 13: Проекции аттракторов и осциллограммы модели (9)



(a)

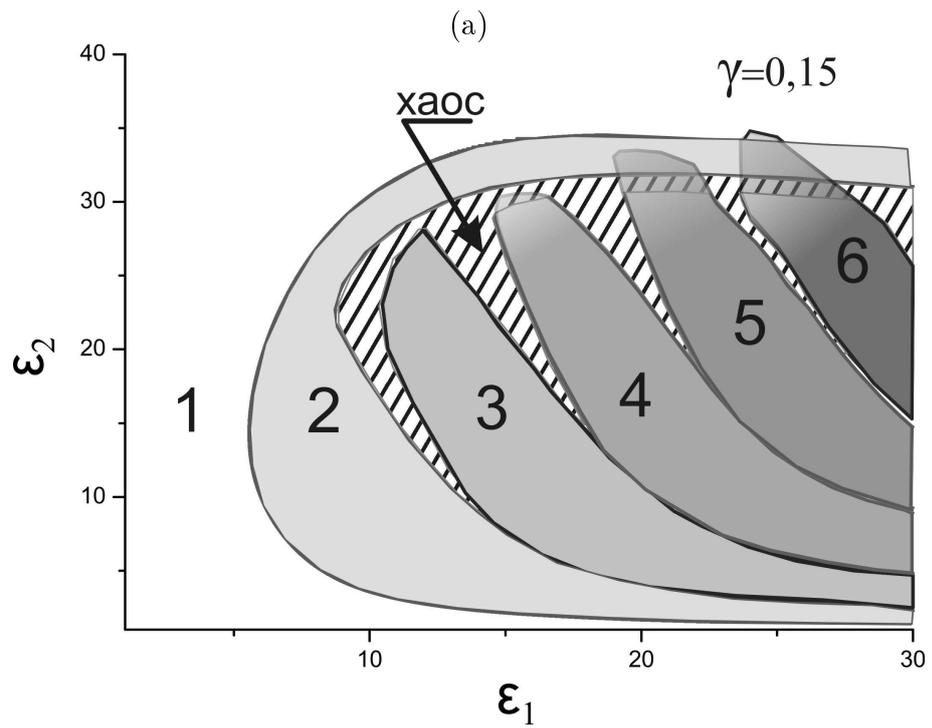
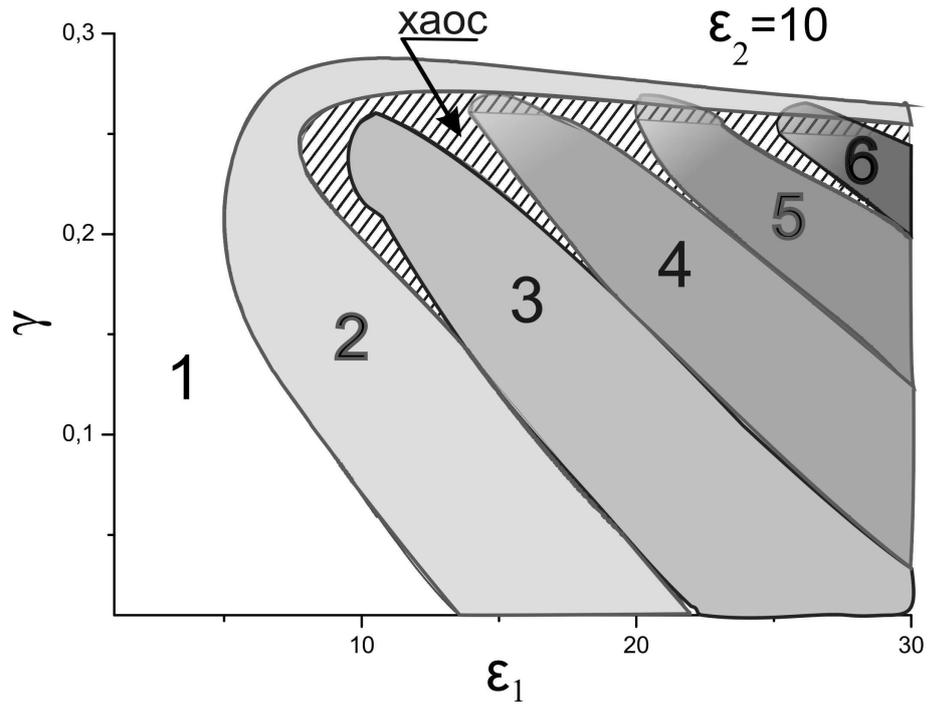


(б)



(в)

Рис. 14: Зависимость частоты биений в системе (9) от параметра  $\gamma$  для регулярных биений  $[\varepsilon_1 = 4, \varepsilon_2 = 10]$  (а); пачечных биений с двумя импульсами в пачке  $[\varepsilon_1=13, \varepsilon_2 = 10]$  (б); пачечных биений с тремя импульсами в пачке  $[\varepsilon_1 = 24, \varepsilon_2 = 10]$  (в)



(б)

Рис. 15: Структуры сечений пространства параметров модели (9) при  $\varepsilon_2 = 10$ (а) и  $\gamma = 0.15$ (б)

каждой области реализуется один из возможных режимов. В области **1** реализуется режим периодической активности (рис. 13а) и пачечный режим  $\langle 1 \rangle$  с одним импульсом в пачке (рис. 13б), в области **2** — режим  $\langle 2 \rangle$  (рис. 13в), в области **3** — режим  $\langle 3 \rangle$  (рис. 13г) и так далее. Области параметров, где реализуются хаотические режимы (рис. 13е) на рис. 15 отмечены штриховкой. При изменении параметров модели внутри области тип режима сохраняется, меняются только характеристики колебаний (интервал между пачками, амплитуда и т.д.). Из рис. 15 видно, что области существования различных режимов могут перекрываться, порождая области мультистабильного поведения. Было установлено перекрытие области **4** с областью хаотических колебаний, области **5** с областью хаотических колебаний и областью **2**, области **6** с областью хаотических колебаний и областями **2** и **1**. Пример бифуркационной диаграммы отображения Пуанкаре, иллюстрирующей сопутствующее перекрыванию областей явление мультистабильности, приведен на рис. 16.

Рассмотрим подробнее механизмы переходов между режимами. Изменение в поведении динамической системы связано с бифуркациями особых траекторий. Области **1** и **2** разделяет бифуркационная кривая удвоения периода. При переходе из области **1** в область **2** цикл  $L_1$  становится неустойчивым, в фазовом пространстве появляется предельный цикл удвоенного периода  $L_2$ , соответствующий режиму  $\langle 2 \rangle$ .

Тип бифуркационной кривой, разделяющей области **2**, **3**, **4**,... на рис. 15а при малых  $\gamma$ , на рис. 15б при малых  $\varepsilon_2$  или при больших  $\varepsilon_1$  не установлен. При пересечении этих участков границ циклы одного типа исчезают, а другого типа появляются, в частности, цикл  $L_2$  замещается циклом  $L_3$ , цикл  $L_3$  — циклом  $L_4$ , и т.д., при этом модули мультипликаторов соответствующих предельных циклов в единицу не обращаются. Здесь картины перестроек фазового портрета аналогичны картинам, наблюдаемым в модели кольца из двух ФАП в окрестности бифуркационных кривых, отвечающих за образование сепаратрисных контуров [30]. Однако, в рассматриваемой модели упомянутые бифуркации реализовываться не могут, в силу отсутствия состояний равновесия. Возможно, что рассматриваемые переходы от одного динамического режима к другому происходят через образование сложных структур, области существования которых настолько малы, что мы не смогли их зафиксировать в численном эксперименте.

Наличие разделяющих областей со сложной динамикой обнаружено в модели (9) при немалых  $\gamma$  на рис. 15а, и немалых  $\varepsilon_2$  на рис. 15б. Возникновению сложной динамики предшествуют бифуркации соответствующих предельных циклов. В процессе вычислительных экспериментов установлены следующие бифуркации:

- двукратного предельного цикла (касательная или седло-узловая бифуркации), когда один из мультипликаторов цикла принимает значение  $+1$ ;

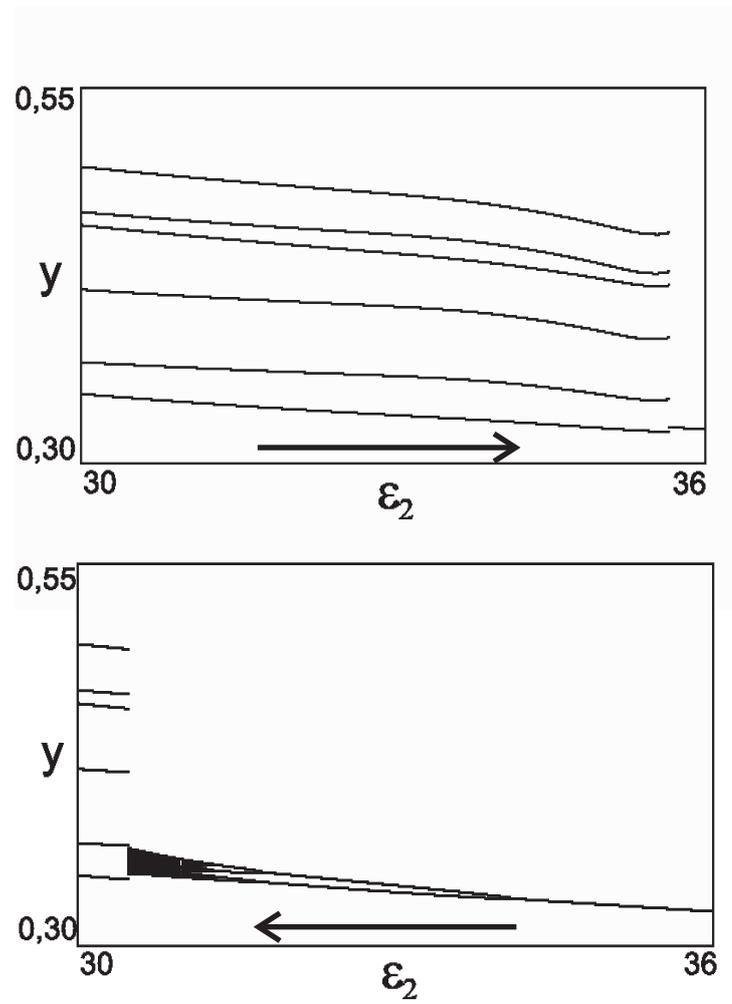


Рис. 16: Пример мультистабильности в системе (9): бифуркационные диаграммы отображения Пуанкаре при  $\gamma = 0.15, \varepsilon_1 = 24.5$ , построенные при увеличении и уменьшении параметра  $\varepsilon_2$

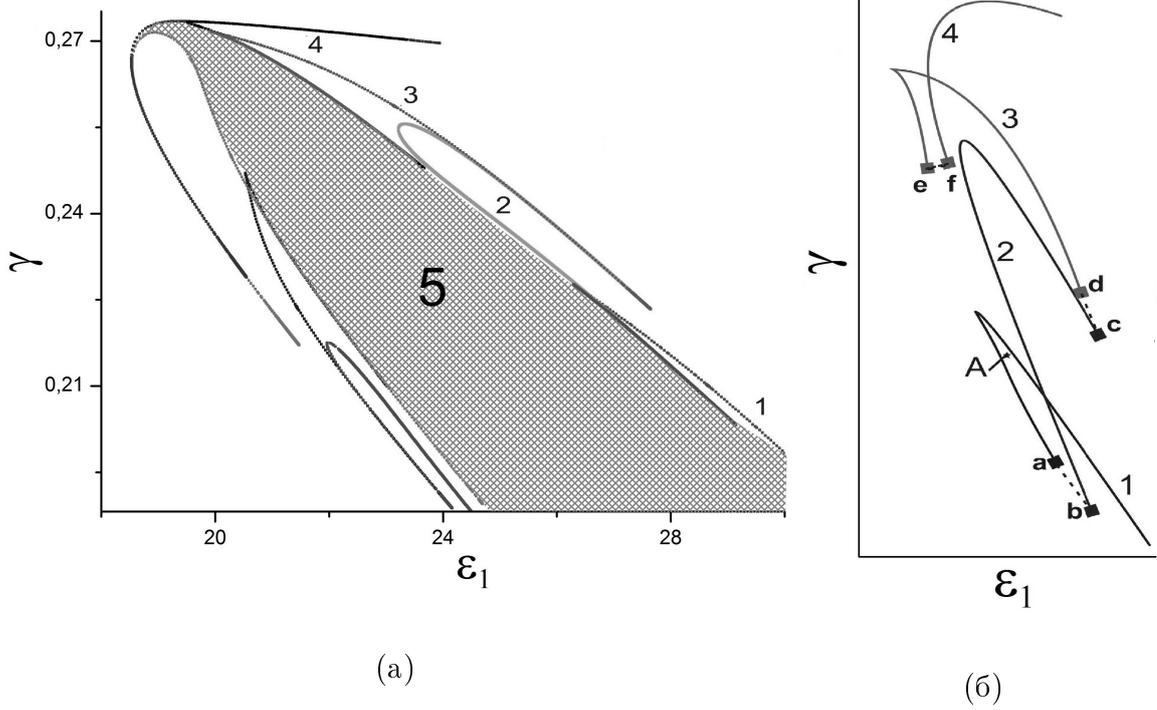


Рис. 17: Структура границы области **5** режима  $\langle 5 \rangle$  (а) и схематическое изображение правой части границы (б)

- удвоения периода, когда один из мультипликаторов цикла равен  $-1$ ;
- Неймарка-Сакера, когда мультипликаторы комплексно-сопряженные по модулю равные  $1$ .

Таким образом, правая граница области существования цикла  $L_2$  и границы областей **3**, **4**, **5**,... состоят из нескольких бифуркационных кривых, расположение этих кривых на плоскости параметров для различных областей одинаково. Структуру границ рассмотрим на примере границы области **5** (рис. 17).

Внутри области **5** существует единственный предельный цикл  $L_5$  кратности пять (рис. 13д). Левая и правая границы области **5** устроены аналогично, поэтому рассмотрим поведение системы при выходе из области **5** с увеличением параметра  $\epsilon_1$ , то есть через правую границу, схематическое изображение которой приведено на рис. 17б. Рассматриваемая граница включает в себя участки следующих бифуркационных кривых: двукратного предельного цикла (линии 1 и 3), удвоения периода (линии 2 и 4), Неймарка-Сакера (пунктирные линии соединяющие точки  $a$  и  $b$ ,  $c$  и  $d$ ,  $e$  и  $f$ ). Точки  $a$ ,  $d$ ,  $e$  и точки  $b$ ,  $c$ ,  $f$  есть точки нейтральности, где предельные цикл  $L_5$  имеет два мультипликатора соответственно равные  $+1$  и  $-1$ . Заметим, что при движении вдоль бифуркационной кривой Неймарка-Сакера, например от точки  $a$  к точке  $b$ , показатель степени  $\psi$  мультипликаторов  $\mu_{1,2} = e^{i\psi}$  непрерывно меняется от значений  $\psi = 0$  до  $\psi = \pi$ . В зависимости от значений параметров здесь

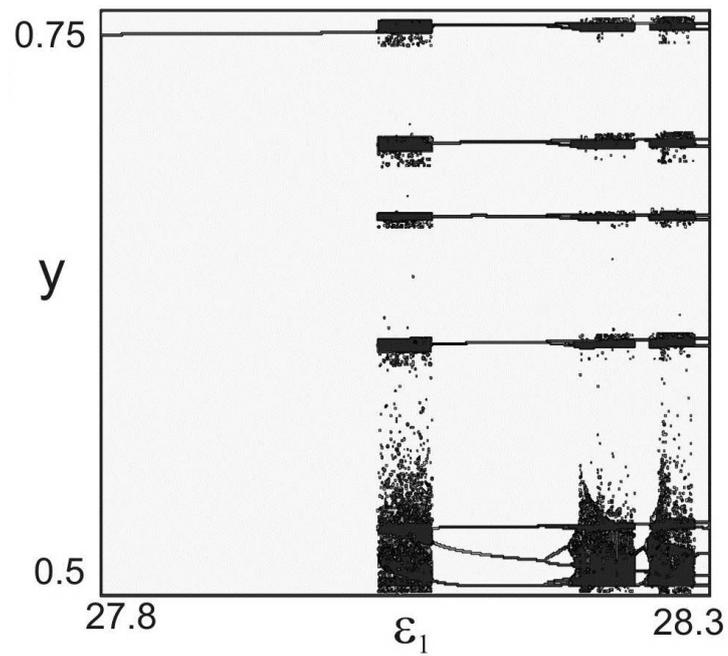
могут представиться случаи рождения как инвариантных торов, так и периодических движений седлового типа с пересекающимися инвариантными многообразиями, а также случаи, когда рождаются устойчивые периодические движения различной кратности. Эти особые бифуркации могут приводить к возникновению хаотических движений [31].

Существуют иные механизмы возникновения хаотической динамики, в частности, через перемежаемость первого рода и через каскад бифуркаций удвоения периода. Эти сценарии иллюстрируют однопараметрические бифуркационные диаграммы отображения Пуанкаре кратности пять, приведенные на рис. 18а и 18б соответственно.

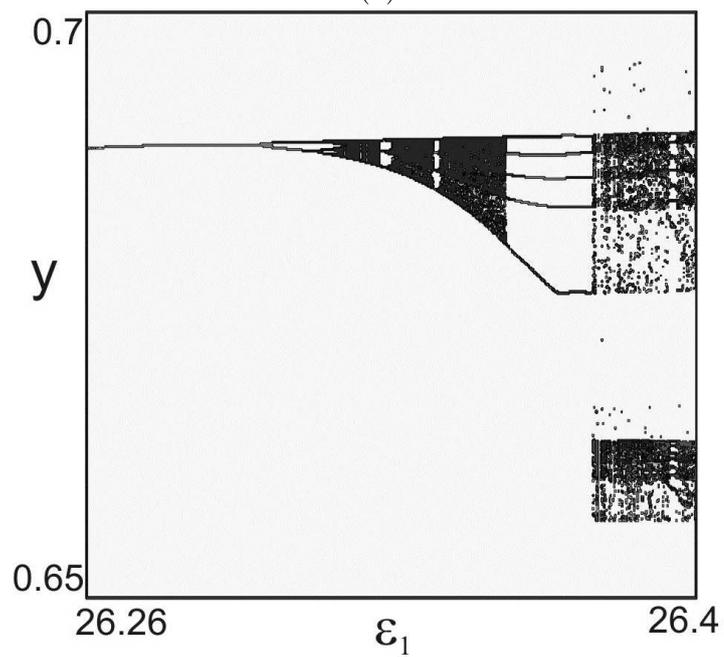
Стартовым состоянием для построения диаграмм служил предельный цикл  $L_5$ . Построенное отображение имеет кратность пять, поэтому на диаграмме предельному циклу  $L_5$  отвечает одна линия. Диаграмма на рис. 18а показывает поведение системы (9) при выходе из области **5** через *линию 1*. Здесь предельный цикл  $L_5$  исчезает в результате касательной бифуркации, а на его месте формируется хаотический аттрактор. Диаграмма на рис. 18б иллюстрирует поведение системы (9) при выходе из области **5** через *линию 2*. Здесь при увеличении  $\varepsilon_2$  наблюдается переход к хаосу по сценарию Фейгенбаума.

Заметим, что бифуркационные кривые, участвующие в формировании границы области **5**, имеют неоднозначное определение. Например, при значении  $\gamma = 0.215$  кривая 1 имеет две ветви, образуя некоторое подобие <клюва>. На левой ветви этой кривой при  $\varepsilon_1 = 27.82$  происходит бифуркация рождения устойчивого предельного цикла  $L'_5$  кратности 5, который разрушается при пересечении бифуркационной кривой 2 через бифуркацию удвоения периода. Предельный цикл  $L_5$  разрушается через касательную бифуркацию на правой ветви кривой 1 при  $\varepsilon_1 = 28.04$ . Таким образом, между кривыми 1 и 2 в точке А (рис. 17б) существует два предельных цикла кратности 5:  $L_5$  и  $L'_5$ , которые имеют одинаковый период, но различимы в фазовом пространстве (рис. 19). При  $\gamma = 0.226$  также происходит рождение предельного цикла  $L'_5$  на левой ветви бифуркационной кривой 1 при  $\varepsilon_1 = 26.51$ , но сначала происходит разрушение предельного цикла  $L_5$  на правой ветви кривой 1 при  $\varepsilon_1 = 26.53$ , а затем разрушение цикла  $L'_5$  на кривой 2 при  $\varepsilon_1 = 26.54$ .

Таким образом, проведенное исследование показывает, что модель (9) может быть использована в качестве модели нейрона. Также методами численного моделирования было проведено разбиение сечения пространства параметров на области существования динамических режимов и бифуркационные механизмы переходов между режимами.



(a)



(б)

Рис. 18: Бифуркационные диаграммы отображения Пуанкаре кратности 5 системы (9) при  $\gamma = 0.2, \varepsilon_2 = 10$  (а) и при  $\gamma = 0.215, \varepsilon_2 = 10$  (б)

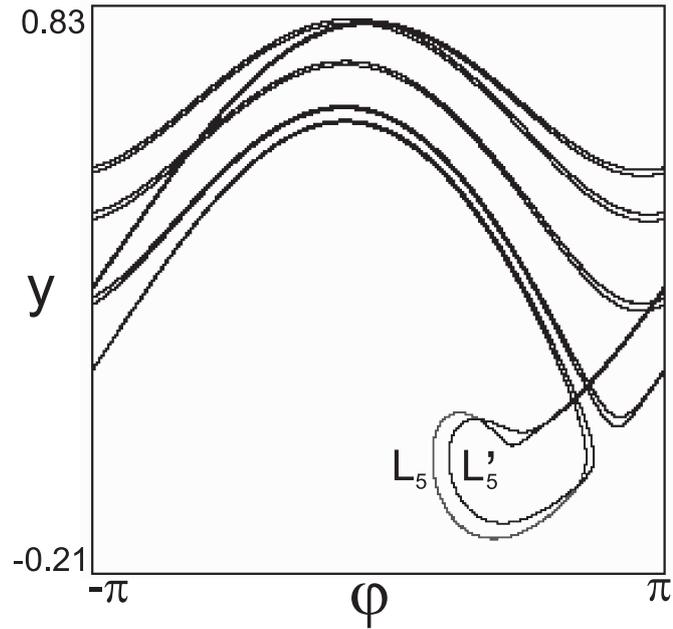


Рис. 19: Проекция предельных циклов  $L_5$  и  $L'_5$  модели (9) при  $\gamma = 0.215$ ,  $\varepsilon_1=27.9$ ,  $\varepsilon_2=10$

## 5 Заключение

В методическом пособии были рассмотрены различные модели, описывающие динамику нейрона. Общей чертой выбранных к рассмотрению моделей являлся фазовый подход к описанию динамики. Основной переменной при данном подходе принимается фаза колебаний, а остальные характеристики, такие как амплитуда, задаются как функция от фазы.

Были описаны как широко известные модели Курамото, каноническая модель Ermentrout-Kopell, модель VCON, активно используемые для описания динамики нейронов, особенно регулярной колебательной активности, так и вновь предложенная авторами модель нейроподобного генератора на основе системы фазовой автоподстройки частоты с фильтром верхних частот в цепи управления. Было показано, что в отличие от перечисленных выше моделей, описываемых дифференциальными уравнениями первого или второго порядка, предложенная модель может демонстрировать гораздо более богатый репертуар динамических режимов, поскольку определена в трехмерном фазовом пространстве.

Кроме того, большая часть фазовых моделей нейронов имеет близкие по динамике системы в технике, механике, что в перспективе позволяет перейти к аппаратному моделированию таких систем и созданию устройств обработки информации, воспроизводящих принципы обработки информации мозгом.

## Список литературы

- [1] Синхронизация в нейронных ансамблях / Г. Д. И. Абарбанель, М. И. Рабинович, А. Селверстон и др. // Успехи физических наук. — 1996. — Т. 166, № 4. — С. 363–390.
- [2] Izhikevich, E. M. Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting (Computational Neuroscience) / Eugene M Izhikevich. — 1 edition. — The MIT Press, 2007.
- [3] Hodgkin, A. L. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve / A L Hodgkin, A F Huxley // The Journal of Physiology. — 1952. — Vol. 117, no. 4. — P. 500–544.
- [4] Dynamical principles in neuroscience / Mikhail Rabinovich, Pablo Varona, Allen Selverston, Henry Abarbanel // Reviews of Modern Physics. — 2006. — Vol. 78, no. 4. — P. 1213–1265.
- [5] Chay, T. Electrical bursting and intracellular  $\text{Ca}^{2+}$  oscillations in excitable cell models / T.R. Chay // Biological Cybernetics. — 1990. — Vol. 63, no. 1. — P. 15–23.
- [6] Mathematical model of an identified stomatogastric ganglion neuron / F. Buchholtz, J. Golowasch, I.R. Epstein, E. Marder // Journal of Neurophysiology. — 1992. — Vol. 67. — P. 332–340.
- [7] Golomb, D. Reduction of a channel-based model for a stomatogastric ganglion LP neuron / D. Golomb, J. Guckenheimer, S. Gueron // Biological Cybernetics. — 1993. — Vol. 69, no. 2. — P. 129–137.
- [8] FitzHugh, R. Impulses and Physiological States in Theoretical Models of Nerve Membrane / Richard FitzHugh // Biophysical Journal. — 1961. — Vol. 1, no. 6. — P. 445–466.
- [9] Nagumo, J. An Active Pulse Transmission Line Simulating Nerve Axon / J. Nagumo, S. Arimoto, S. Yoshizawa // Proceedings of the IRE. — 1962. — Vol. 50, no. 10. — P. 2061–2070.
- [10] Morris, C. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. / C Morris, H Lecar // Biophysical journal. — 1981. — Vol. 35, no. 1. — P. 193–213.
- [11] Hindmarsh, J. L. A Model of Neuronal Bursting Using Three Coupled First Order Differential Equations / J. L. Hindmarsh, R. M. Rose // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. — 1984. — Vol. 221, no. 1222. — P. 87–102.

- [12] Chay, T. R. Chaos in a three-variable model of an excitable cell / T. R. Chay // *Physica D: Nonlinear Phenomena*. — 1985. — Vol. 16, no. 2. — P. 233–242.
- [13] Осцилляторные нейронные сети. Математические результаты и приложения / Г. Н. Борисюк, Р. М. Борисюк, Я. Б. Казанович и др. // *Математическое моделирование*. — 1992. — Т. 4, № 1. — С. 3–43.
- [14] Izhikevich, E. M. Phase model / E. M. Izhikevich, B. Ermentrout // *Scholarpedia*. — 2008. — Vol. 3, no. 10. — P. 1487.
- [15] Cohen, A. The nature of the coupling between segmental oscillators of the Lamprey spinal generator for locomotion: a mathematical model / A.H. Cohen, P.J. Holmes, R.H. Rand // *Journal of mathematical biology*. — 1982. — Vol. 13. — P. 345–369.
- [16] Hoppensteadt, F. C. Pattern recognition via synchronization in phase-locked loop neural networks. / F C Hoppensteadt, E M Izhikevich // *IEEE transactions on neural networks / a publication of the IEEE Neural Networks Council*. — 2000. — Vol. 11, no. 3. — P. 734–8.
- [17] Ermentrout, B. Ermentrout-kopell canonical model / B. Ermentrout // *Scholarpedia*. — 2008. — Vol. 3, no. 3. — P. 1398.
- [18] Ermentrout, G. Frequency plateaus in a chain of weakly coupled oscillators, i. / G. Ermentrout, N. Kopell // *SIAM Journal on Mathematical Analysis*. — 1984. — Vol. 15, no. 2. — P. 215–237.
- [19] Hoppensteadt, F. Voltage-controlled oscillations in neurons / F. Hoppensteadt // *Scholarpedia*. — 2006. — Vol. 1, no. 11. — P. 1599.
- [20] Horowitz, P. The art of electronics / Paul Horowitz, Winfield Hill, Thomas C Hayes. — Cambridge university press Cambridge, 1989. — Vol. 2.
- [21] Hoppensteadt, F. Weakly connected neural networks / FC Hoppensteadt, Eugene M Izhikevich; Ed. by J.E. Marsden, L. Sirovich. — New York: Springer-Verlag, 1997.
- [22] Матросов, В. В. Динамический хаос в фазовых системах / В. В. Матросов, В. Д. Шалфеев. — Нижний Новгород: Издательство Нижегородского государственного университета, 2009.
- [23] Шахгильдян, В. В. Системы фазовой автоподстройки частоты / В. В. Шахгильдян, А. А. Ляховкин. — 2-е изд. изд. — Москва: «СВЯЗЬ», 1972. — С. 497.

- [24] Flaherty, J. E. Frequency entrainment of a forced van der pol oscillator / Joseph E Flaherty, FC Hoppensteadt // Interim Report Rensselaer Polytechnic Inst., Troy, NY. Dept. of Mathematical Sciences. — 1977. — Vol. 1.
- [25] Hoppensteadt, F. Biologically Inspired Circuits: Coalition Formation in Aggregates / Frank Hoppensteadt // International Journal of Bifurcation and Chaos. — 2006. — Vol. 16, no. 11. — P. 3349–3355.
- [26] Heuristics for the Hodgkin–Huxley system / Aniello Buonocore, Antonio Di Crescenzo, Odo Diekmann et al. // Mathematical Biosciences. — 2013. — Vol. 245, no. 1. — P. 56–60.
- [27] Шалфеев, В. Д. Исследование динамики системы фазовой автоподстройки частоты с разделительным конденсатором в цепи управления / В. Д. Шалфеев // Известия вузов. Радиофизика. — 1968. — Т. 11, № 3. — С. 397–406.
- [28] Шалфеев, В. Д. Система ФАП с разделительной емкостью / В. Д. Шалфеев // Радиотехника. — 1970. — Т. 10. — С. 63–65.
- [29] Мищенко, М. А. Нейроподобная модель на основе системы фазовой автоподстройки частоты / М. А. Мищенко // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. — 2011. — Т. 5, № 3. — С. 279–282.
- [30] Матросов, В. В. Нелинейная динамика ансамбля из двух фазоуправляемых генераторов с кольцевым типом объединения / В. В. Матросов, А. В. Шмелев // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. — 2010. — Т. 18, № 4. — С. 67–80.
- [31] Неймарк, Ю. И. Стохастические и хаотические колебания / Ю. И. Неймарк, П. С. Ланда. — Москва: Наука, 1987.