

**Нелинейные динамические модели нейронов: Обзор**

*А. С. Дмитричев, Д. В. Касаткин, В. В. Клиньшов, С.Ю. Кириллов,  
О. В. Масленников, Д. С. Щапин, В. И. Некоркин*

Институт прикладной физики РАН

Россия, 603950 Нижний Новгород, БОКС-120, Ульянова, 46

E-mail: admityr@neuron.appl.sci-nnov.ru, kasatkin@appl.sci-nnov.ru,

vladimir.klinshov@gmail.com,

skirillov@ipfran.ru, olmaov@ipfran.ru, shapinds@mail.ru,

vnekorkin@neuron.appl.sci-nnov.ru

*Поступила в редакцию 01.06.2018, принята к публикации 28.06.2018*

**Тема исследования.** Представлен обзор основных динамических моделей нейронной активности и обсуждаются индивидуальные особенности их поведения, которые могут быть в последующем использованы как основа при разработке и построении различных конфигураций нейронных сетей. Работа содержит как новые оригинальные результаты, так и обобщение уже известных, опубликованных ранее в разных журналах. **Цель** – познакомить читателя с базовыми динамическими свойствами нейронов, такими как наличие состояния покоя и генерация потенциала действия; сформировать у него общее представление о динамических механизмах, лежащих в основе отмеченных свойств и используемых при построении моделей нейронной активности различного уровня детализации. **Исследуемые модели.** С математической точки зрения модели нейронов делятся на два класса. Первый класс представлен моделями с непрерывным временем в форме систем обыкновенных дифференциальных уравнений. Моделям этого класса посвящена вторая часть данного обзора. Открывает эту часть наиболее детализированная модель Ходжкина–Хаксли, являющаяся канонической моделью нейронной активности в нелинейной динамике. Затем приводятся упрощенные модели – двумерная модель Моррис–Лекара для спайкинга и трехмерная модель Хиндмарша–Роуза для бёрстинга. Наиболее подробно описана модель ФитцХью–Нагумо, для которой проведен детальный бифуркационный анализ. Также приведены модели, описывающие нейроны со специфическими свойствами – модель нейрона с постдеполяризацией и модель нейрона нижних олив. Завершает эту часть наиболее простая модель типа «накопление–сброс». Второй класс образуют модели с дискретным временем, представляющие собой точечные отображения. Такие модели в последнее время приобретают все большую популярность в виду богатства демонстрируемых динамических режимов и простоты численного моделирования. Моделям этого класса посвящена третья часть данного обзора. В частности, приведены такие модели как модель Киалво, модель Ижикевича, модель Рулькова и модель Курбажа–Некоркина. **Результаты.** Изложены базовые физические принципы построения математических моделей нейронной активности, основанные на ионном транспорте. На примере модели ФитцХью–Нагумо изучены основные свойства и механизмы возникновения режимов мультипорогового

возбуждения в нейронах. Раскрыт механизм формирования бёрстовых колебаний в модели Хиндмарша–Роуза. Описан динамический механизм временного понижения порога возбуждения и возникновения периодических колебаний в модели нейрона с постдеполяризацией. Описано формирование в нейронах нижних олив ( $\text{Ca}^{2+}$ )- и ( $\text{Na}^{2+}$ )-зависимых спайков. Описаны динамические механизмы формирования основных регулярных и хаотических режимов нейронной активности в дискретных моделях Киалво, Ижикевича, Рутькова и Курбажа–Некоркина. **Обсуждение.** В заключении кратко резюмируется содержание обзора.

Ключевые слова: динамические системы, нейроны, бифуркации.

<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-4-5-58>

Образец цитирования: Дмитричев А.С., Касаткин Д.В., Клиньшов В.В., Кириллов С.Ю., Масленников О.В., Щапин Д.С., Некоркин В.И. Нелинейные динамические модели нейронов // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2018. Т. 26, No 4. С. 5–58. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-226-4-5-58>

### **Nonlinear dynamical models of neurons: Review**

*A. S. Dmitrichev, D. V. Kasatkin, V. V. Klinshov, S. Yu. Kirillov,  
O. V. Maslennikov, D. S. Shchapin, V. I. Nekorkin*

Institute of Applied Physics of RAS

46, Ul'yanov st., 603950 Nizhny Novgorod, Russia

E-mail: [admitry@neuron.appl.sci-nnov.ru](mailto:admitry@neuron.appl.sci-nnov.ru), [kasatkin@appl.sci-nnov.ru](mailto:kasatkin@appl.sci-nnov.ru),  
[vladimir.klinshov@gmail.com](mailto:vladimir.klinshov@gmail.com),  
[skirillov@ipfran.ru](mailto:skirillov@ipfran.ru), [olmaov@ipfran.ru](mailto:olmaov@ipfran.ru), [shapinds@mail.ru](mailto:shapinds@mail.ru),  
[vnekorkin@neuron.appl.sci-nnov.ru](mailto:vnekorkin@neuron.appl.sci-nnov.ru)

*Received 01.06.2018, accepted for publication 28.06.2018*

**Topic.** A review of the basic dynamical models of neural activity is presented and individual features of their behavior are discussed, which can be used as a basis for the subsequent development and construction of various configurations of neural networks. The work contains both new original results and generalization of already known ones published earlier in different journals. **Aim** is to familiarize the reader with the basic dynamical properties of neurons, such as the existence of a rest state and the generation of the action potential; to outline the dynamical mechanisms underlying these properties which are used in the development of neural models with various levels of detailing. **Investigated models.** From the mathematical point of view, neuron models are divided into two classes. The first class is represented by models with continuous time described by ordinary differential equations. The section devoted to continuous-time models starts from the most detailed Hodgkin–Huxley model, which is a canonical model for neural activity in nonlinear dynamics. Further we describe simplified models, such as a two-dimensional model of Morris–Lecar for spiking and a three-dimensional model of Hindmarsh–Rose for bursting. The FitzHugh–Nagumo model is described in detail, and detailed bifurcation analysis is presented. We also present

models for neurons with specific properties, namely a neuron with afterdepolarization and an inferior olives neuron. The last and the simplest model is the «integrate–fire» model. The second class of neural models are systems with discrete time represented by discrete maps. Such models have recently gained increasing popularity due to the richness of the demonstrated dynamics and the ease of numerical simulations. We describe such models as the Chialvo model, the Izhikevich model, the Rulkov model, and the Courbage–Nekorkin model. **Results.** The basic physical principles underlying the construction of mathematical models of neural activity, based on ion transport, are outlined. Using the FitzHugh–Nagumo model as an example, the main properties and mechanisms of the emergence of multithreshold excitation regimes in neurons are described. The mechanism of formation of burst oscillations in the Hindmarsh–Rose model is outlined. A dynamic mechanism for temporal decline of the excitation threshold and the emergence of periodic oscillations in a neuron with afterdepolarization are described. The formation of (Ca<sup>2+</sup>)- and (Na<sup>2+</sup>)-dependent spikes in inferior olive neurons is described. Dynamic mechanisms of formation of the major regular and chaotic regimes of neural activity in discrete models of Chialvo, Izhikevich, Rulkov and Courbage–Nekorkin are described. **Discussion.** In the Conclusion we briefly summarize the content of the survey.

Keywords: dynamical systems, neurons, bifurcations.

<https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-4-5-58>

References: Dmitrichev A.S., Kasatkin D.V., Klinshov V.V., Kirillov S.Yu., Maslennikov O.V., Shchapin D.S., Nekorkin V.I. Nonlinear dynamical models of neurons. *Izvestiya VUZ, Applied Nonlinear Dynamics*, 2018, vol. 26, iss. 4, pp. 5–58. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-4-5-58>