



---

**ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ**

УДК: 519.21

MSC 2010: 37N20, 60H10

## **Индукцированные шумом колебания больших амплитуд в модели нейрона Моррис – Лекара с возбудимостью класса 1**

**Е. С. Слепухина**

В работе рассматривается модель нейрона Моррис–Лекара с набором параметров, соответствующим возбудимости класса 1. Изучается воздействие случайных возмущений на модель в параметрической зоне, в которой единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие. Показывается, что под действием шума в системе происходит генерация колебаний больших амплитуд. Это явление подтверждается изменениями распределения случайных траекторий и межспайковых интервалов. Для анализа этого феномена используется техника функций стохастической чувствительности и метод доверительных эллипсов. Предлагается критерий оценки пороговых значений интенсивности шума, приводящих к стохастической генерации колебаний.

Ключевые слова: модель Моррис – Лекара, возбудимость, стохастическая генерация колебаний больших амплитуд, стохастическая чувствительность, бифуркации

### **Введение**

Моделирование процессов, происходящих в нервных клетках, является одним из интенсивно развивающихся направлений нелинейной динамики. В настоящее время получено большое количество новых результатов о физиологии нейронов и типах нейронной активности [15, 23]. Кроме того, изучение сложных моделей нейродинамики требует разработки новых математических методов описания и анализа таких систем.

---

Получено 23 мая 2016 года

После доработки 25 июня 2016 года

---

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 16-11-10098).

---

Слепухина Евдокия Сергеевна

[evdokia.slepukhina@urfu.ru](mailto:evdokia.slepukhina@urfu.ru)

Уральский федеральный университет

620083, Россия, г. Екатеринбург, пр. Ленина, д. 51



Особый интерес представляет исследование воздействий случайных возмущений на поведение нейронных моделей. Было обнаружено, что даже небольшие стохастические флуктуации могут привести к значительным качественным изменениям в динамике. Например, в модели нейрона Фицхью–Нагумо [11] в зоне устойчивого равновесия вблизи точки бифуркации Андронова–Хопфа под действием шума могут возбуждаться колебания больших амплитуд [20, 21, 27], что сопровождается эффектом когерентного резонанса [19, 27].

Основной моделью для теоретического анализа стохастической динамики является уравнение Фоккера–Планка–Колмогорова (ФПК). Оно дает наиболее детальное вероятностное описание стохастических аттракторов, однако напрямую использовать его технически сложно даже в простых случаях, поэтому были разработаны различные асимптотики и аппроксимации. Для аппроксимации решений уравнения ФПК могут быть использованы метод квазипотенциала [2, 8] и техника функций стохастической чувствительности [1, 6, 7].

В данной статье изучается динамика модели нейрона Моррис–Лекара (МЛ) [25]. Она представляет собой двумерную систему обыкновенных дифференциальных уравнений и является упрощенным вариантом классической модели Ходжкина–Хаксли [13]. Несмотря на относительную простоту, модель МЛ воспроизводит широкий диапазон различных нейрофизиологических явлений и соответствующих им динамических режимов.

Детальный бифуркационный анализ детерминированной модели МЛ в различных параметрических зонах представлен, например, в работах [22, 30]. Стохастический вариант модели исследовался в [9, 10, 16, 17, 24, 26, 29].

Одним из основных свойств нейрона является возбудимость, то есть переход из покоящегося состояния к генерации периодических спайков (резких изменений электрического потенциала на мембране клетки). Различают два основных типа возбудимости [12]. Нейроны класса 1 могут возбуждать спайки с любой произвольно низкой частотой, нарастающей с увеличением внешнего тока. В классе 2 спайки генерируются в определенном довольно узком диапазоне частот, относительно не зависящих от изменения внешнего тока. В динамических системах тип возбудимости определяется типом бифуркации перехода от равновесия к предельному циклу. Классу 1 соответствует седло-узловая бифуркация на инвариантной кривой, а класс 2 проявляется в моделях с бифуркациями Андронова–Хопфа или седло-узловыми бифуркациями [14].

Возбудимость в модели МЛ изучалась в работе [28]. Было показано, что модель может описывать оба класса, в зависимости от значений параметров системы.

В данной статье рассматривается модель МЛ с возбудимостью класса 1. Целью работы является исследование и анализ воздействия случайных возмущений на динамику системы.

Данная статья построена следующим образом.

В разделе 1 дается описание основных свойств и бифуркаций детерминированной модели МЛ с набором параметров, соответствующим возбудимости класса 1.

Раздел 2 посвящен исследованию воздействия случайных возмущений на модель МЛ в зоне параметров, в которой единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие. Показано, что под действием шума в системе происходит генерация колебаний больших амплитуд, что подтверждается изменениями распределения случайных траекторий и межспайковых интервалов. Для анализа этого феномена предлагается метод, основанный на технике функций стохастической чувствительности. Предлагается критерий оценки пороговых значений интенсивности шума, приводящего к стохастической генерации колебаний.

## 1. Детерминированная система

Рассмотрим модель Моррис – Лекара (МЛ) [25]:

$$\begin{aligned} C\dot{x} &= -g_{Ca}m_{\infty}(x)(x - V_{Ca}) - g_Ky \cdot (x - V_K) - g_l(x - V_l) + I, \\ \dot{y} &= \varphi \frac{y_{\infty}(x) - y}{\tau_y(x)}, \end{aligned} \quad (1.1)$$

где

$$\begin{aligned} m_{\infty}(x) &= 0.5 \left( 1 + \tanh \left( \frac{x - V_1}{V_2} \right) \right), \\ y_{\infty}(x) &= 0.5 \left( 1 + \tanh \left( \frac{x - V_3}{V_4} \right) \right), \\ \tau_y(x) &= \left( \cosh \left( \frac{x - V_3}{2V_4} \right) \right)^{-1}. \end{aligned}$$

Переменные  $x$  и  $y$  обозначают, соответственно, мембранный потенциал и активацию тока  $K^+$ . Первое уравнение системы, описывающее динамику мембранного потенциала  $x$ , содержит четыре члена, соответствующие току  $Ca^{2+}$ , току  $K^+$ , общему току утечки и внешнему току  $I$ . Параметры  $g_{Ca}$ ,  $g_K$  и  $g_l$  определяют максимальные проводимости трансмембранных токов, а  $V_{Ca}$ ,  $V_K$  и  $V_l$  — соответствующие реверсивные потенциалы. Функции  $m_{\infty}(x)$  и  $y_{\infty}(x)$  обозначают долю открытых каналов  $Ca^{2+}$  и  $K^+$  при фиксированном значении  $x$  мембранного потенциала. Функция  $\tau_y(x)$  описывает скорость притока калия в клетку. Константа  $\varphi$  является масштабирующим параметром для скорости открытия канала  $K^+$ .

В данной статье мы фиксируем следующий набор параметров, при котором система описывает мембрану с возбудимостью класса 1 [28]:  $V_K = -84$  mV,  $V_l = -60$  mV,  $V_{Ca} = 120$  mV,  $C = 20$   $\mu F/cm^2$ ,  $g_l = 2.0$   $\mu S/cm^2$ ,  $g_{Ca} = 4.0$   $\mu S/cm^2$ ,  $g_K = 8.0$   $\mu S/cm^2$ ,  $V_1 = -1.2$  mV,  $V_2 = 18$  mV,  $V_3 = 12$  mV,  $V_4 = 17.4$  mV,  $\varphi = 0.064$ . Динамика системы рассматривается при изменении параметра внешнего тока  $I$ .

На рисунке 1 представлена фазопараметрическая (бифуркационная) диаграмма системы:  $x$ -координаты положений равновесия и экстремальные значения  $x$  предельных циклов в зависимости от значения параметра  $I$ . При  $I < I_0 \approx -9.95$  в системе имеется единственное устойчивое равновесие — узел. При переходе через точку  $I = I_0$  происходит седло-узловая бифуркация, и появляются два новых равновесия — неустойчивый фокус и седло. Три равновесия в системе наблюдаются при  $I_0 < I < I_1 \approx 39.96$ . При переходе через точку  $I_1$  происходит седло-узловая бифуркация на инвариантной кривой, при этом узел, сливаясь с седлом, теряет устойчивость и аттрактором системы становится устойчивый предельный цикл. Предельный цикл является единственным аттрактором при  $I_1 < I < I_2 \approx 99$ . При переходе через точку  $I_2$  фокус становится устойчивым. В зоне  $I_2 < I < I_3 \approx 117.4$  сосуществуют устойчивое равновесие и устойчивый предельный цикл, бассейны притяжения которых разделены неустойчивым предельным циклом. При переходе через точку  $I_3$  устойчивый цикл сливается с неустойчивым, теряет устойчивость и исчезает. В зоне  $I > I_3$  единственным аттрактором системы является устойчивое равновесие.

В данной статье изучается динамика системы в параметрической зоне  $I_0 < I < I_1 \approx 39.96$ , в которой система является возбудимой. На рисунке 2 показан типичный фазовый портрет системы в этой зоне на примере  $I = 39.5$ . В системе имеются три равновесия: устойчивый узел, неустойчивый фокус и седло. Траектория, выпущенная из точки вблизи

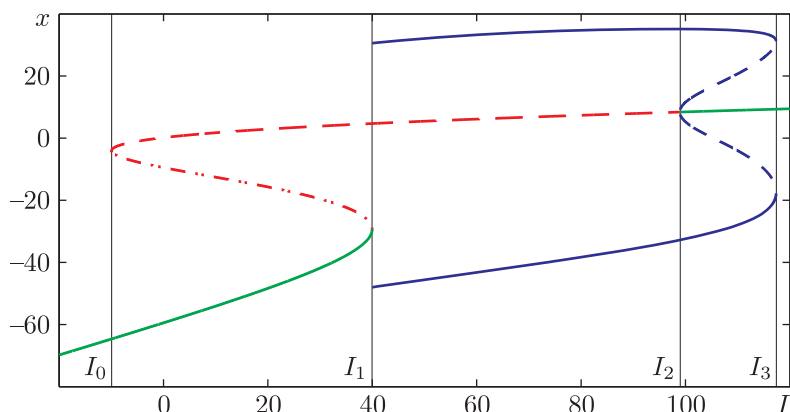


Рис. 1. Фазопараметрическая (бифуркационная) диаграмма: устойчивые (сплошная) и неустойчивые (пунктир, штрихпунктир) состояния равновесия, экстремумы устойчивых (сплошная) и неустойчивых (пунктир) предельных циклов.

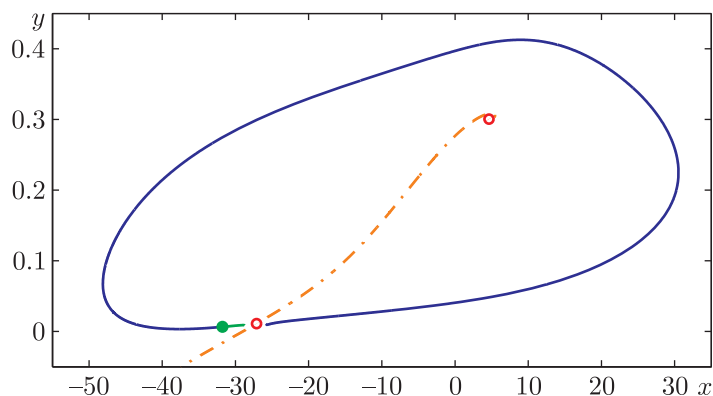


Рис. 2. Детерминированный фазовый портрет при  $I = 39.5$ : устойчивые (закрашенный кружок) и неустойчивые (незакрашенный кружок) состояния равновесия, сепаратриса (штрихпунктир), детерминированные траектории (сплошная).

устойчивого равновесия, приближается к нему, но характер переходного процесса зависит от положения начальной точки относительно сепаратрисы седла. Если начальная точка находится слева от сепаратрисы, то траектория проходит близко к равновесию. Положение начальной точки справа от сепаратрисы приводит к траектории большой амплитуды, проходящей далеко от устойчивого равновесия. Это соответствует возникновению потенциала действия.

## 2. Стохастическая система

Рассмотрим стохастическую модель Моррис–Лекара:

$$\begin{aligned} C\dot{x} &= -g_{Ca}m_{\infty}(x)(x - V_{Ca}) - g_{K}y \cdot (x - V_K) - g_l(x - V_l) + I + \varepsilon\dot{w}, \\ \dot{y} &= \varphi \frac{y_{\infty}(x) - y}{\tau_y(x)}, \end{aligned} \quad (2.1)$$

где  $w$  является стандартным винеровским процессом с параметрами  $E(w(t) - w(s)) = 0$ ,  $E(w(t) - w(s))^2 = |t - s|$  и  $\varepsilon$  — интенсивность шума.

Исследуем воздействие случайных возмущений на систему в параметрической зоне  $I_0 < I < I_1 \approx 39.96$ . Рассмотрим значение  $I = 39.5$ . На рисунке 3 представлены стохастические траектории, стартующие с устойчивого равновесия и соответствующие реализации процесса  $x(t)$  для двух значений интенсивности шума. Под воздействием случайных возмущений траектории системы (2.1) покидают устойчивое равновесие и в установившемся режиме формируют стохастический аттрактор. При относительно малой интенсивности шума ( $\varepsilon = 0.1$ ) состояния этого аттрактора сконцентрированы около равновесия (см. рис. 3а). Если интенсивность шума выше некоторого порогового значения ( $\varepsilon = 0.4$ ), стохастические траектории могут пересечь сепаратрису седла и перед тем, как приблизиться к устойчивому равновесию, могут уйти достаточно далеко от него (см. рис. 3б). При этом наблюдается генерация колебаний больших амплитуд. На графике  $x(t)$  отчетливо заметно чередование подпороговых колебаний в окрестности равновесия и спайков.

Отметим, что подобный эффект генерации колебаний больших амплитуд под действием шума наблюдается и в других моделях нейронной активности, например в модели Фицхью–Нагумо [21, 27]. Это стохастическое явление связано с важным свойством нейрона, возбудимостью. В динамических системах тип возбудимости определяется типом бифуркации перехода от равновесия к предельному циклу: классу 1 соответствует седло-узловая бифуркация на инвариантной кривой, а класс 2 проявляется в моделях с бифуркациями Андронова–Хопфа или седло-узловыми бифуркациями [14]. Рассматриваемая модель Моррис–Лекара относится к классу 1, тогда как модель Фицхью–Нагумо демонстрирует возбудимость класса 2.

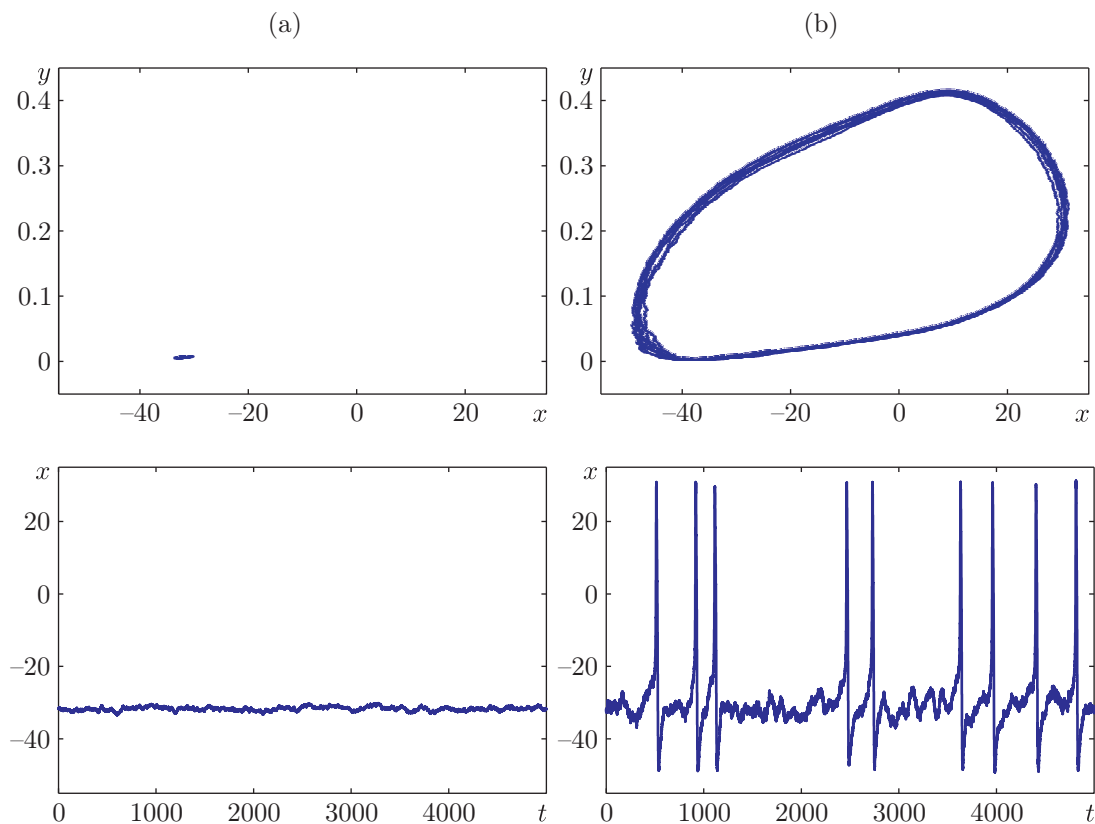


Рис. 3. Стохастическая генерация колебаний при  $I = 39.5$ : (а)  $\varepsilon = 0.1$ , (б)  $\varepsilon = 0.4$ .

Рассмотрим, как шум меняет разброс случайных траекторий при различных значениях параметра  $I$  в зоне  $I_0 < I < I_1$ . На рисунке 4 для трех значений  $I$  показаны детали распределения случайных состояний в зависимости от интенсивности шума:  $y$ -координаты точек пересечения случайных траекторий с прямой  $x = \bar{x}$  (где  $\bar{x}$  —  $x$ -координата точки равновесия). Заметим, что при малых интенсивностях шума случайные состояния концентрируются около равновесия. При увеличении шума появляются состояния с большими  $y$ -координатами, свидетельствующие о наличии траекторий больших амплитуд. Чем ближе значение параметра  $I$  к точке бифуркации  $I_1$ , тем меньше критическая интенсивность шума, при котором происходит стохастическая генерация колебаний больших амплитуд.

Эффект стохастической генерации колебаний больших амплитуд подтверждается изменением плотности распределения траекторий. На рисунке 5 изображены графики плотности распределения  $p(y)$   $y$ -координат точек пересечения случайных траекторий с прямой  $x = \bar{x}$  при разных значениях интенсивности шума. При малом шуме ( $\varepsilon = 0.1$ ) график плотности имеет один пик, расположенный над устойчивым равновесием. При воздействии шума, интенсивность которого выше некоторого порогового значения, наблюдается появление второго пика плотности, площадь под которым увеличивается при дальнейшем увеличении  $\varepsilon$ .

С помощью графиков плотности распределения  $p(y)$  можно эмпирически оценить значение критической интенсивности шума. На рисунке 6 для различных значений  $I$  показаны графики вероятности  $P(\varepsilon)$  появления колебаний больших амплитуд, то есть площади под графиком  $p(y)$  для  $y > 0.1$  в зависимости от интенсивности шума  $\varepsilon$ . Оценим критическую

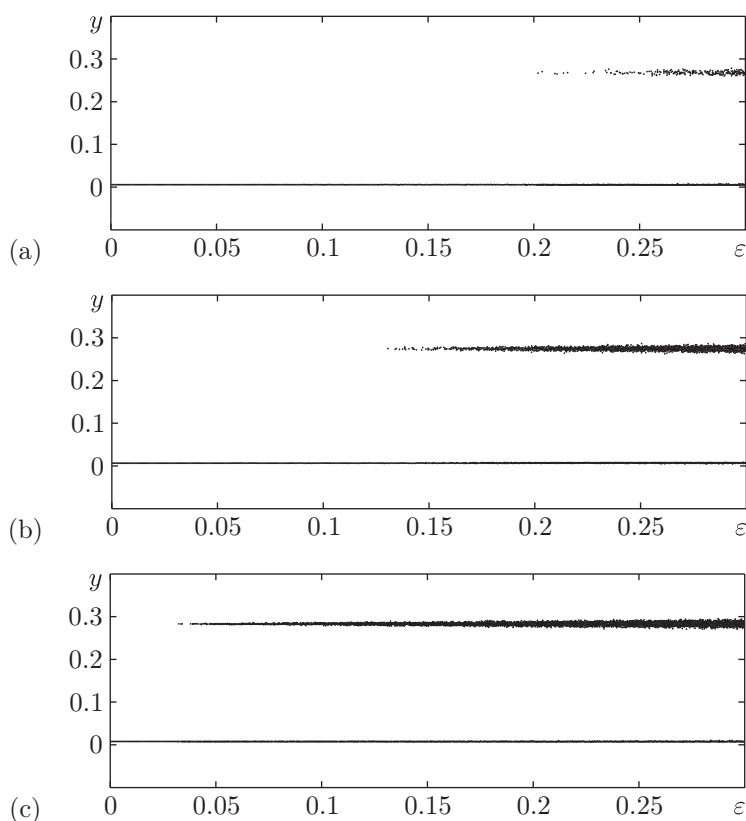


Рис. 4.  $y$ -координаты точек пересечения случайных траекторий с прямой  $x = \bar{x}$  при различных значениях параметра внешнего тока: (а)  $I = 39.0$ , (б)  $I = 39.5$ , (с)  $I = 39.9$ .

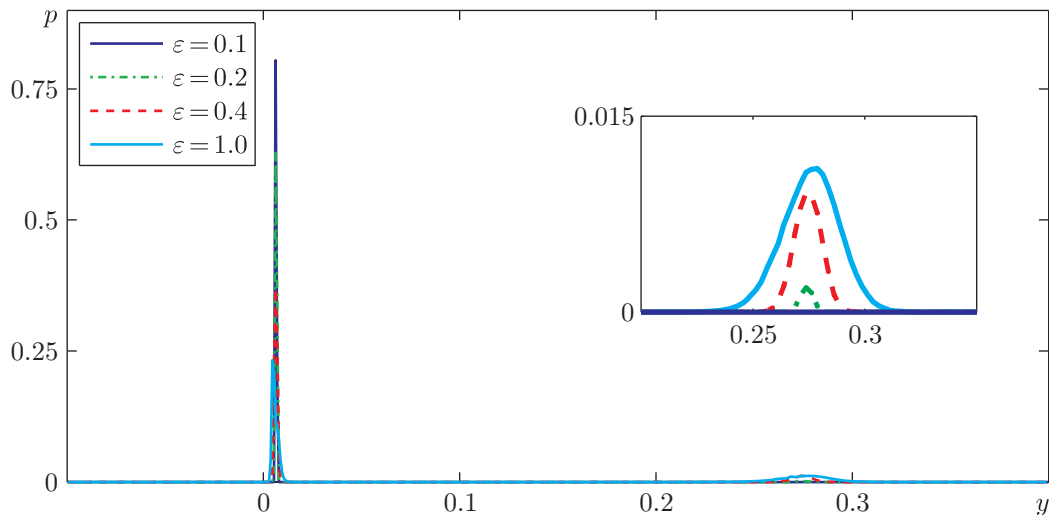


Рис. 5. Плотность распределения  $y$ -координат точек пересечения случайных траекторий с прямой  $x = \bar{x}$  при  $I = 39.5$ .

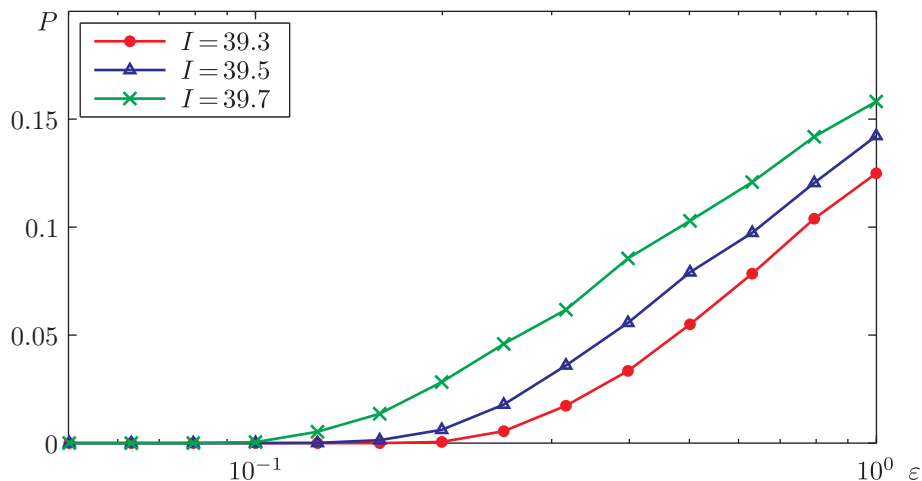


Рис. 6. Вероятность появления колебаний больших амплитуд.

интенсивность шума  $\varepsilon^*$  как значение  $\varepsilon$ , при котором вероятность  $P$  становится больше некоторой пороговой величины  $P(\varepsilon) > 0.01$ .

Изменения в стохастической динамике традиционно измеряются статистическими характеристиками межспайковых интервалов (ISI)  $\tau$ , такими как среднее значение  $m = \langle \tau \rangle$  и коэффициент вариации  $C_v$ , определяемый как отношение стандартного отклонения ISI к среднему ISI:  $C_v = \frac{\langle (\tau - m)^2 \rangle}{m}$ .

На рисунке 7 показаны графики  $m(\varepsilon)$  и  $C_v(\varepsilon)$  для различных значений параметра  $I$ . Для стохастически возмущенного равновесия при малом шуме, когда спайки генерируются очень редко, средний межспайковый интервал близок к бесконечности. При увеличении шума средний межспайковый интервал резко уменьшается, что свидетельствует о начале стохастической генерации спайков. При этом коэффициент вариации  $C_v$  близок к нулю при малых шумах и резко возрастает при достижении интенсивности шума порогового значения.

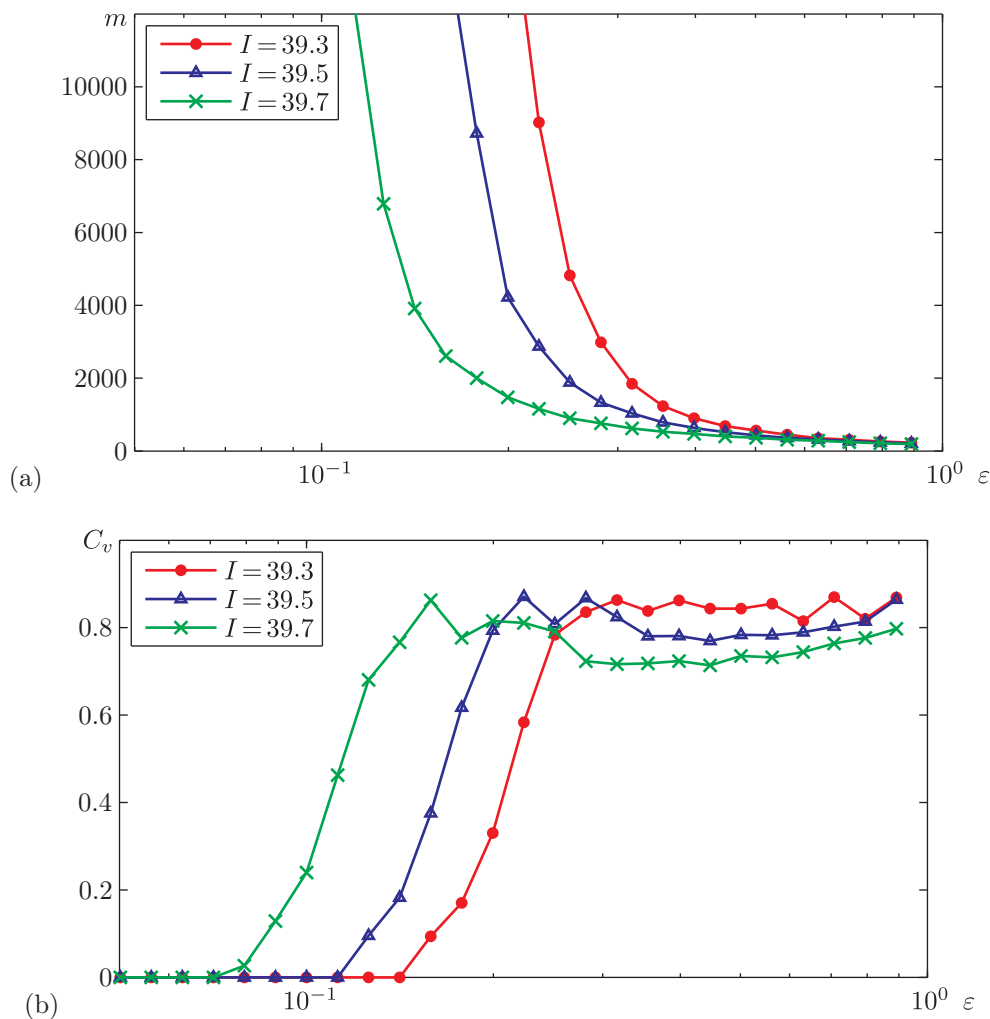


Рис. 7. Межспайковые интервалы: (а) среднее, (б) коэффициент вариации.

Графики  $m(\varepsilon)$  и  $C_v(\varepsilon)$  также позволяют оценить пороговую интенсивность шума, при этом полученные значения согласуются с найденными с помощью графиков  $P(\varepsilon)$ . Для  $I = 39.3$  получим  $\varepsilon_{emp}^* = 0.3$ , для  $I = 39.5$  имеем  $\varepsilon_{emp}^* = 0.25$  и для  $I = 39.7$  — значение  $\varepsilon_{emp}^* = 0.16$ .

Для анализа механизма стохастической генерации колебаний больших амплитуд применим технику функций стохастической чувствительности (ФСЧ). Необходимый математический аппарат ФСЧ дается в приложении.

Матрица стохастической чувствительности отражает особенности пространственного распределения случайных траекторий вокруг детерминированных аттракторов. Если аттрактором является равновесие, это распределение можно оценить с помощью доверительного эллипса. Собственные векторы матрицы стохастической чувствительности определяют положение эллипса, а собственные значения — его размер.

На рисунке 8 показаны собственные значения матрицы стохастической чувствительности для равновесия в зоне  $I_0 < I < I_1$ . Можно заметить, что стохастическая чувствительность неограниченно возрастает при приближении к точке бифуркации потери устойчивости равновесия  $I_1$ .



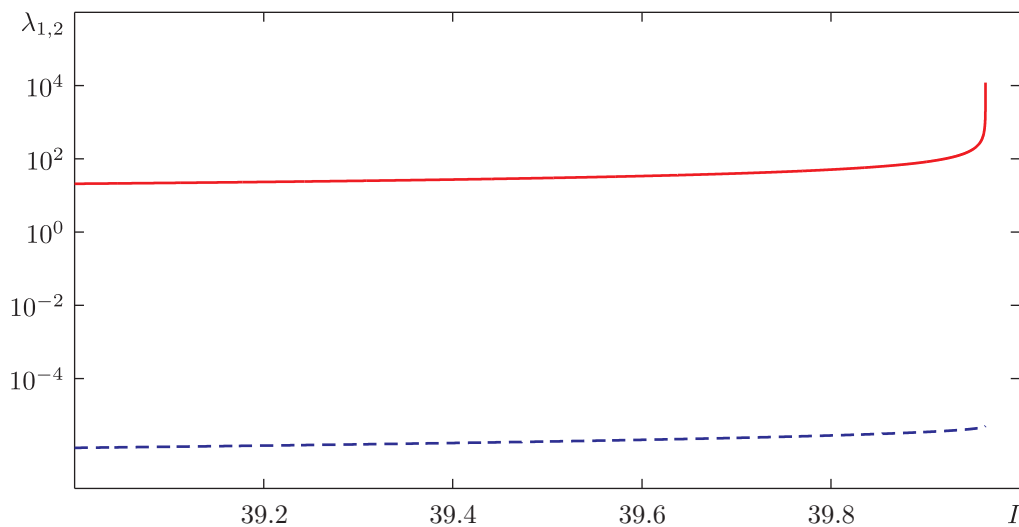


Рис. 8. Стохастическая чувствительность равновесия.

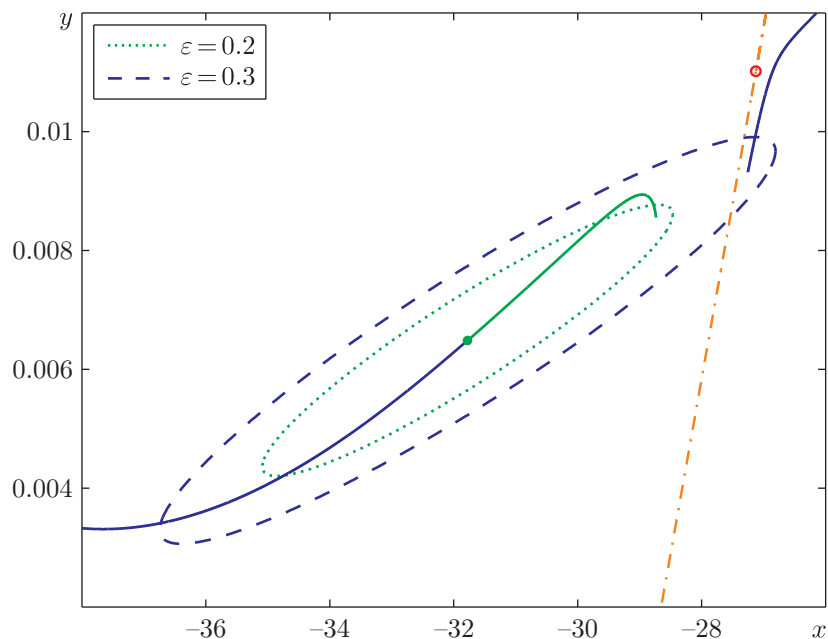
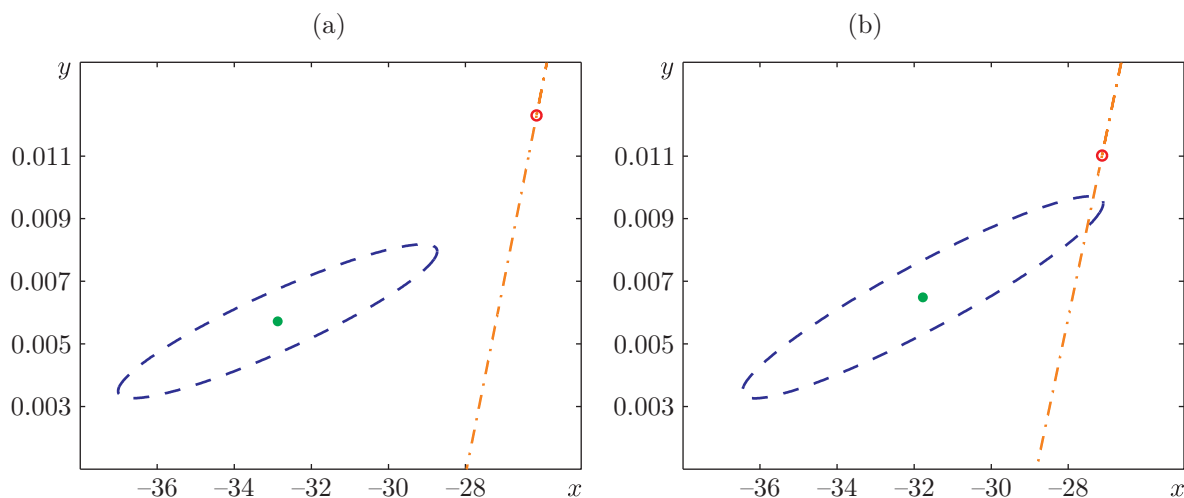
Отметим также значительные различия собственных значений матрицы стохастической чувствительности при каждом фиксированном значении  $I$ . Это свойство указывает на то, что случайные состояния системы (2.1) распределены вокруг равновесия неравномерно.

Появление колебаний большой амплитуды можно объяснить особенностями фазового портрета детерминированной системы в зоне  $I_0 < I < I_1$ . Траектории, начинающиеся вблизи устойчивого равновесия, стремятся к нему, но характер переходного процесса зависит от начального отклонения и положения начальной точки относительно сепаратрисы седла (см. рис. 2). Действительно, если отклонение относительно мало и начальная точка находится слева от сепаратрисы, траектории проходят близко к устойчивому равновесию. Если начальная точка находится за сепаратрисой справа, то переходный процесс имеет траекторию большой амплитуды.

На рисунке 9 показаны доверительные эллипсы при  $I = 39.5$  для двух значений интенсивности шума и доверительной вероятности  $P = 0.99$ . При  $\varepsilon = 0.2$  доверительный эллипс расположен вблизи устойчивого равновесия. При увеличении шума ( $\varepsilon = 0.3$ ) эллипс расширяется и пересекает сепаратрису. Это означает, что с высокой вероятностью случайные траектории могут выйти в область справа от сепаратрисы, в которой генерируются траектории большой амплитуды.

Доверительные эллипсы позволяют оценить критическое значение интенсивности шума, при котором начинается стохастическая генерация колебаний больших амплитуд. Это значение, при котором доверительный эллипс касается сепаратрисы. Для  $I = 39.3$  получим  $\varepsilon_{ssf}^* = 0.4$ , для  $I = 39.5$  имеем  $\varepsilon_{ssf}^* = 0.3$  и для  $I = 39.7$  — значение  $\varepsilon_{ssf}^* = 0.2$ . Полученные с помощью метода доверительных эллипсов аналитические оценки достаточно хорошо согласуются с эмпирическими.

Стохастическая генерация колебаний больших амплитуд зависит как от стохастической чувствительности равновесия, так и от взаимного расположения устойчивого равновесия и седла. На рисунке 10 показаны положения равновесий системы и доверительные эллипсы для фиксированной интенсивности шума  $\varepsilon = 0.3$  при двух значениях параметра  $I = 39.0$  и  $I = 39.5$ . Заметим, что при  $I = 39.5$  расстояние между устойчивым равновесием и седлом

Рис. 9. Доверительные эллипсы для  $I = 39.5$ ,  $P = 0.99$ .Рис. 10. Взаимное расположение сепаратрисы седла и доверительных эллипсов для  $\varepsilon = 0.3$ ,  $P = 0.99$  при (a)  $I = 39.0$ , (b)  $I = 39.5$ .

меньше, чем при  $I = 39.0$ , и доверительный эллипс при  $I = 39.5$  больше, чем при  $I = 39.0$ , и пересекает сепаратрису, тогда как при  $I = 39.0$  — не пересекает. Можно сделать вывод, что при приближении параметра  $I$  к точке бифуркации  $I_1$  появление колебаний больших амплитуд может наблюдаться при сколь угодно малых интенсивностях шума, поскольку одновременно с увеличением чувствительности сокращается расстояние между устойчивым равновесием и седлом. Это предположение подтверждается графиком зависимости критических значений интенсивности шума от параметра  $I$ , изображенном на рисунке 11. Он показывает, что при приближении параметра  $I$  к точке бифуркации  $I_1$  значения  $\varepsilon^*$  резко уменьшаются.

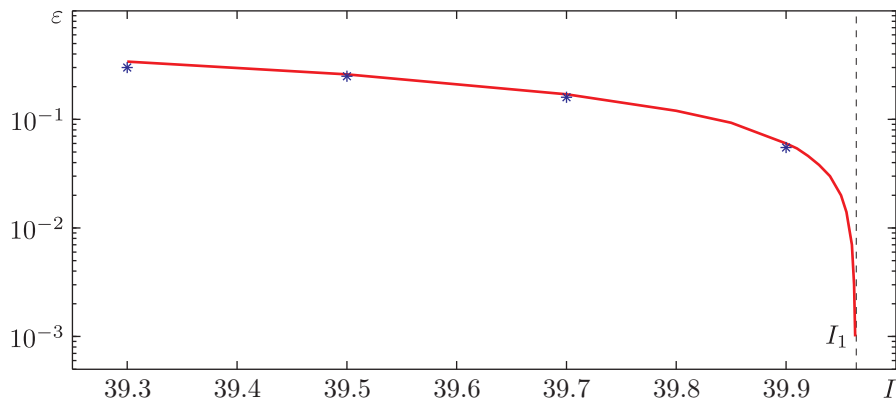


Рис. 11. Оценки критической интенсивности шума: аналитические (сплошная линия) и эмпирические (звездочки).

## Заключение

В работе исследовано воздействие случайных возмущений на модель нейрона Моррис–Лекара с возбудимостью класса 1. Показано, что в зоне параметров, в которой единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие, под действием шума происходит генерация колебаний больших амплитуд. Этот феномен подтверждается изменениями распределения случайных траекторий и межспайковых интервалов. Для анализа этого явления используется техника функций стохастической чувствительности и метод доверительных эллипсов. Предложен критерий оценки пороговых значений интенсивности шума, приводящих к стохастической генерации колебаний. Показано, что полученные значения хорошо согласуются с результатами прямого численного моделирования.

## Приложение

Стандартной математической моделью систем со случайными возмущениями являются стохастические дифференциальные уравнения. Рассмотрим общую  $n$ -мерную стохастическую систему уравнений Ито [4]

$$dx = f(x) dt + \varepsilon \sigma(x) dw(t), \quad (2.2)$$

где  $x$  —  $n$ -вектор,  $w(t)$  —  $m$ -мерный стандартный винеровский процесс,  $f(x)$  и  $\sigma(x)$  — достаточно гладкие функции соответствующих размерностей,  $\varepsilon$  — параметр интенсивности возмущений.

В результате действия невырожденных шумов случайные траектории системы (2.2) покидают детерминированный аттрактор и формируют вокруг него некоторый стохастический аттрактор. Детальное вероятностное описание случайных траекторий в терминах плотности распределения дается уравнением Фоккера–Планка–Колмогорова (ФПК) [3].

Если характер переходного процесса является несущественным, а основной интерес представляет установившийся режим, то можно ограничиться рассмотрением стационарной плотности распределения  $\rho(x, \varepsilon)$ , задаваемой стационарным уравнением ФПК. Непосредственное использование этого уравнения уже в двумерном случае весьма затруднительно, поэтому применяются различные аппроксимации и асимптотики [5, 18, 21]. В настоящее

время развивается подход, основанный на методе квазипотенциала [2, 8] и технике функции стохастической чувствительности [1, 6, 7].

Рассмотрим случай стохастического равновесия. Пусть детерминированная система, соответствующая (2.2), имеет экспоненциально устойчивое равновесие  $\bar{x}$ . С помощью соответствующей квадратичной аппроксимации квазипотенциала вблизи равновесия можно записать экспоненциальную гауссовскую асимптотику

$$\rho(x, \varepsilon) = K \exp \left( -\frac{(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x}))}{2\varepsilon^2} \right).$$

Для экспоненциально устойчивого равновесия  $\bar{x}$  матрица  $W$  является единственным решением матричного уравнения

$$FW + WF^{\top} = -S, \quad F = \frac{\partial f}{\partial x}(\bar{x}), \quad S = GG^{\top}, \quad G = \sigma(\bar{x}).$$

Матрица  $W$  связывает стохастический вход ( $\varepsilon^2$ ) и стохастический выход (ковариационную матрицу  $D$ ):  $D(\varepsilon) = \varepsilon^2 W$ . Таким образом, матрицу  $W$  можно рассматривать в качестве функции стохастической чувствительности системы к случайным возмущениям. Будем называть ее матрицей стохастической чувствительности. Она характеризует пространственное расположение и размеры стационарно распределенных случайных состояний системы (2.2) около детерминированного равновесия  $\bar{x}$ .

Для случая  $n = 2$  соответствующий доверительный эллипс задается следующим уравнением:

$$(x - \bar{x}, W^{-1}(x - \bar{x})) = 2k^2\varepsilon^2,$$

где  $\varepsilon$  — интенсивность возмущений,  $k^2 = -\ln(1 - P)$ , а  $P$  — доверительная вероятность. Это означает, что случайные состояния системы (2.2) находятся внутри эллипса с вероятностью  $P$ .

Доверительные эллипсы являются достаточно простыми и наглядными геометрическими моделями пространственного описания случайных состояний около детерминированного равновесия  $\bar{x}$ .

## Список литературы

- [1] Башкирцева И. А., Ряшко Л. Б. Метод квазипотенциала в исследовании локальной устойчивости предельных циклов к случайным возмущениям // Изв. вузов. ПНД, 2001, т. 9, № 6, с. 104–113.
- [2] Вентцель А. Д., Фрейдлин М. И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. Москва: Наука, 1979. 424 с.
- [3] Гардинер К. В. Стохастические методы в естественных науках. Москва: Мир, 1986. 538 с.
- [4] Гихман И. И., Скороход А. В. Стохастические дифференциальные уравнения и их приложения. Киев: Наукова думка, 1982. 612 с.
- [5] Мильштейн Г. Н., Ряшко Л. Б. Первое приближение квазипотенциала в задачах об устойчивости систем со случайными невырожденными возмущениями // ПММ, 1995, т. 59, № 1, с. 53–63.
- [6] Bashkirtseva I., Ryashko L. Analysis of excitability for the FitzHugh – Nagumo model via a stochastic sensitivity function technique // Phys. Rev. E, 2011, vol. 83, no. 6, 061109, 8 pp.
- [7] Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B. Stochastic sensitivity of 3D-cycles // Math. Comput. Simulation, 2004, vol. 66, no. 1, pp. 55–67.



- [8] Dembo A., Zeitouni O. Large deviations techniques and applications. 2nd ed. (Appl. of Math. (New York), vol. 38.) New York: Springer, 1998. 396 pp.
- [9] Ditlevsen S., Greenwood P. The Morris–Lecar neuron model embeds a leaky integrate-and-fire model // *J. Math. Biol.*, 2013, vol. 67, no. 2, pp. 239–259.
- [10] Ditlevsen S., Samson A. Estimation in the partially observed stochastic Morris–Lecar neuronal model with particle filter and stochastic approximation methods // *Ann. Appl. Stat.*, 2014, vol. 8, no. 2, pp. 674–702.
- [11] FitzHugh R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane // *Biophys. J.*, 1961, vol. 1, no. 6, pp. 445–466.
- [12] Hodgkin A.L. The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon // *J. Physiol.*, 1948, vol. 107, no. 2, pp. 165–181.
- [13] Hodgkin A.L., Huxley A.F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // *J. Physiol.*, 1952, vol. 117, no. 4, pp. 500–544.
- [14] Izhikevich E.M. Dynamical systems in neuroscience: The geometry of excitability and bursting. Cambridge, Mass.: MIT Press, 2007. 521 pp.
- [15] Izhikevich E.M. Neural excitability, spiking and bursting // *Internat. J. Bifur. Chaos Appl. Sci. Engrg.*, 2000, vol. 10, no. 6, pp. 1171–1266.
- [16] Jia B., Gu H.-G., Li Y.-Y. Coherence-resonance-induced neuronal firing near a saddle-node and homoclinic bifurcation corresponding to type-I excitability // *Chinese Phys. Lett.*, 2011, vol. 28, no. 9, 090507, 4 pp.
- [17] Jia B., Gu H.-G. Identifying type I excitability using dynamics of stochastic neural firing patterns // *Cogn. Neurodyn.*, 2012, vol. 6, no. 6, pp. 485–497.
- [18] Kurrer C., Schulten K. Effect of noise and perturbations on limit cycle systems // *Phys. D*, 1991, vol. 50, no. 3, pp. 311–320.
- [19] Lacasta A.M., Sagués F., Sancho J.M. Coherence and anticoherence resonance tuned by noise // *Phys. Rev. E*, 2002, vol. 66, no. 4, 045105(R), 4 pp.
- [20] Lindner B., García-Ojalvo J., Neiman A., Schimansky-Geier L. Effects of noise in excitable systems // *Phys. Rep.*, 2004, vol. 392, no. 6, pp. 321–424.
- [21] Lindner B., Schimansky-Geier L. Analytical approach to the stochastic FitzHugh–Nagumo system and coherence resonance // *Phys. Rev. E*, 1999, vol. 60, no. 6, pp. 7270–7276.
- [22] Liu C., Liu X., Liu Sh. Bifurcation analysis of a Morris–Lecar neuron model // *Biol. Cybernet.*, 2014, vol. 108, no. 1, pp. 75–84.
- [23] Llinás R.R. Intrinsic electrical properties of mammalian neurons and CNS function: A historical perspective // *Front. Cell. Neurosci.*, 2014, vol. 8, pp. 320–323.
- [24] Ly C., Ermentrout G.B. Analytic approximations of statistical quantities and response of noisy oscillators // *Phys. D*, 2011, vol. 240, no. 8, pp. 719–731.
- [25] Morris C., Lecar H. Voltage oscillations in the Barnacle giant muscle fiber // *Biophys. J.*, 1981, vol. 35, no. 1, pp. 193–213.
- [26] Newby J.M. Spontaneous excitability in the Morris–Lecar model with ion channel noise // *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.*, 2014, vol. 13, no. 4, pp. 1756–1791.
- [27] Pikovsky A.S., Kurths J. Coherence resonance in a noise-driven excitable system // *Phys. Rev. Lett.*, 1997, vol. 78, no. 5, pp. 775–778.
- [28] Rinzel J., Ermentrout G.B. Analysis of neural excitability and oscillations // *Methods in neuronal modeling: From synapses to networks* / Ch. Koch, I. Segev (Eds.). Cambridge, Mass.: MIT Press, 1989. P. 135–169.
- [29] Tateno T., Pakdaman K. Random dynamics of the Morris–Lecar neural model // *Chaos*, 2004, vol. 14, no. 3, pp. 511–530.
- [30] Tsumoto K., Kitajima H., Yoshinaga Y., Aihara K., Kawakami H. Bifurcations in Morris–Lecar neuron model // *Neurocomputing*, 2006, vol. 69, nos. 4–6, pp. 293–316.

**Noise-induced large amplitude oscillations in the Morris – Lecar neuron model with class 1 excitability**

Evdokia S. Slepukhina

Ural Federal University

Lenina 51, Ekaterinburg, Russia, 620083

evdokia.slepukhina@urfu.ru

We consider the Morris – Lecar neuron model with a parameter set corresponding to class 1 excitability. We study the effect of random disturbances on the model in the parametric zone where the only attractor of the deterministic system is a stable equilibrium. We show that under noise the stochastic generation of large amplitude oscillations occurs in the system. This phenomenon is confirmed by changes in distributions of random trajectories and interspike intervals. This effect is analyzed using the stochastic sensitivity function technique and the method of confidence domains. We suggest a criterion for the estimation of threshold values of noise intensity leading to the stochastic generation of oscillations.

MSC 2010: 37H20, 60H10

Keywords: Morris – Lecar model, excitability, stochastic generation of large amplitude oscillations, stochastic sensitivity, bifurcations

Received May 23, 2016, accepted June 25, 2016

Citation: *Rus. J. Nonlin. Dyn.*, 2016, vol. 12, no. 3, pp. 327–340 (Russian)