



Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Физика. 2026. Т. 26, вып. 1. С. 19–30
Izvestiya of Saratov University. Physics, 2026, vol. 26, iss. 1, pp. 19–30
<https://fizika.sgu.ru>

<https://doi.org/10.18500/1817-3020-2026-26-1-19-30>, EDN: CPXIFD

Научная статья
УДК 517.938:530.182



Четыре сценария перехода к спайковой активности в новой модели нейрона

В. П. Еремеев, Г. В. Осипов[✉]

Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Россия, 603950, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23

Еремеев Владимир Петрович, магистрант кафедры теории управления и динамики систем, eremeev-03@inbox.ru, <https://orcid.org/0009-0004-6167-5041>

Осипов Григорий Владимирович, доктор физико-математических наук, заведующий кафедрой теории управления и динамики систем, grosipov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2841-8399>, AuthorID: 19695

Аннотация. В работе представлена новая двумерная модель нейрона, описывающая переход от состояния покоя к режиму регулярной спайковой активности. Предложенная система уравнений включает одну быструю и одну медленную переменную и позволяет в едином параметрическом пространстве воспроизвести четыре ключевых сценария возбуждения, известных в теории динамических систем. Проведён аналитический и численный бифуркационный анализ поведения системы. Показано, что при изменении параметров система реализует бифуркацию Андронова–Хопфа, бифуркацию инвариантной кривой седло-узла, гомоклиническую бифуркацию и бифуркацию двукратного предельного цикла. Каждый из сценариев сопровождается изменением топологии фазовых траекторий и характером перехода от стационарного состояния к устойчивому предельному циклу, что определяет различные типы нейронного возбуждения. Для каждого механизма перехода приведены фазовые портреты и временные реализации, демонстрирующие динамику переменных модели вблизи критических значений параметров.

Ключевые слова: нейронная модель, бифуркационный анализ, спайковая активность, предельный цикл, бифуркация Андронова–Хопфа, бифуркация двукратного предельного цикла, гомоклиническая бифуркация, бифуркация инвариантной кривой седло-узла

Благодарности: Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № 22-12-00348-П).

Для цитирования: Еремеев В. П., Осипов Г. В. Четыре сценария перехода к спайковой активности в новой модели нейрона // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Физика. 2026. Т. 26, вып. 1. С. 19–30. <https://doi.org/10.18500/1817-3020-2026-26-1-19-30>, EDN: CPXIFD

Статья опубликована на условиях лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International (CC-BY 4.0)

Article

Four scenarios for the transition to spiking activity in a new neuron model

V. P. Ereemeev, G. V. Osipov[✉]

National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, 23 Gagarin Avenue, Nizhny Novgorod 603950, Russia

Vladimir P. Ereemeev, eremeev-03@inbox.ru, <https://orcid.org/0009-0004-6167-5041>

Grigory V. Osipov, grosipov@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-2841-8399>, AuthorID: 19695

Abstract. Background and Objectives: Understanding the mechanisms underlying the generation of spike activity in neurons is a central problem of modern theoretical neuroscience. Neurons encode and transmit information through short electrical impulses, and transitions from the resting state to periodic spiking are governed by distinct bifurcation mechanisms. Although several mathematical neuron models have been developed – such as the Hodgkin-Huxley, FitzHugh-Nagumo, Morris-Lecar, and Izhikevich models – most of them reproduce only a limited subset of bifurcation scenarios or are too complex for detailed qualitative analysis. The object of this study is a novel two-dimensional neuron model that, despite its minimal form, reproduces all four classical scenarios of transition from rest to spiking activity known in the theory of dynamical systems. The purpose of this work is to identify and describe these mechanisms analytically and numerically, and to demonstrate the correspondence between the model's phase-space structures and distinct types of neuronal excitability. **Materials and Methods:** The model is formulated as a system of two coupled nonlinear differential equations with one fast and one slow variable. Analytical investigation of equilibrium states and their stability was performed by examining the Jacobian matrix. The bifurcation structure was explored using continuation methods and parametric analysis on the (b, k) plane, revealing the boundaries of qualitative transitions between dynamical regimes. Numerical integration of the system and phase-plane visualization were conducted to confirm the theoretical predictions and illustrate the phase portraits, trajectories, and time series corresponding to each scenario. **Results:** The analysis has revealed four distinct bifurcation mechanisms responsible for the onset of spiking activity: (1) the



Andronov-Hopf bifurcation, where a stable equilibrium loses stability and a small-amplitude limit cycle emerges; (2) the saddle-node on invariant circle (SNIC) bifurcation, characterized by the merging of a saddle and a node on a closed trajectory leading to low-frequency oscillations; (3) the homoclinic bifurcation, associated with the reconnection of a saddle separatrix and the generation of large-period oscillations; and (4) the fold bifurcation of two limit cycles, in which a stable and an unstable cycle collide and disappear. Each mechanism corresponds to a specific type of neuronal excitability, determining the threshold and the temporal structure of spike generation. The constructed bifurcation diagram in the parameter plane clearly separates the domains corresponding to steady, periodic, and bistable dynamics. **Conclusion:** The proposed minimal neuron model successfully unifies four key bifurcation scenarios within a single framework, combining analytical tractability with rich dynamical behavior. Such universality makes it a convenient tool for studying transitions between quiescent and oscillatory activity, as well as for modeling hybrid networks of neurons with diverse excitability types. The results contribute to the theoretical understanding of neuronal dynamics and can serve as a foundation for the development of reduced models of biological neurons and for the analysis of collective activity in neural ensembles.

Keywords: neuron model, bifurcation analysis, spiking activity, limit cycle, Andronov–Hopf bifurcation, fold of two limit cycles, homoclinic bifurcation, saddle-node on invariant circle bifurcation

Acknowledgements: This work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. 22-12-00348-П).

For citation: Eremeev V. P., Osipov G. V. Four scenarios for the transition to spiking activity in a new neuron model. *Izvestiya of Saratov University. Physics*, 2026, vol. 26, iss. 1, pp. 19–30 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/1817-3020-2026-26-1-19-30>, EDN: CPXIFD

This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution 4.0 International License (CC-BY 4.0)

Введение

Нейронные сети головного мозга отвечают за выполнение сложных когнитивных функций, таких как восприятие и принятие решений [1, 2]. Основным способом передачи информации между нейронами являются короткие электрические импульсы (спайки) [3], поэтому понимание механизмов перехода одиночного нейрона в режим регулярной спайковой активности имеет фундаментальное значение для нейрофизиологии и моделей искусственных сетей [4].

Существует множество математических моделей нейронной активности, однако большинство из них либо избыточно сложны для детального бифуркационного анализа, либо воспроизводят лишь ограниченный набор динамических режимов. В связи с этим актуальна разработка упрощённых моделей, доступных для качественного исследования, но при этом способных отражать основные сценарии бифуркационных переходов [5, 6].

Так, модель Ходжкина–Хаксли [7] включает четыре нелинейных уравнения и восемь параметров, обеспечивая детальное воспроизведение ионных токов, но затрудняя качественный анализ. Упрощённая модель Фитцхью–Нагумо [8], модель Моррисиса–Лекара [9] и модель Ижикевича [10] состоят из двух уравнений и демонстрируют лишь некоторые бифуркации, ограничивая спектр возможных переходов. Это определяет необходимость ещё более минималистичного формата, способного охватить все четыре ключевых механизма перехода к спайковой активности.

В настоящей работе предложена двумерная модель с одной быстрой и одной медленной

переменными, позволяющая воспроизвести четыре характерных сценария перехода от режима покоя к спайковой активности – в фазовом пространстве рассматриваемой системы рождается устойчивый предельный цикл: бифуркацию Андронова–Хопфа, бифуркацию инвариантной кривой седло-узла, гомоклиническую бифуркацию и бифуркацию двукратного предельного цикла. В работе определены и описаны эти сценарии с помощью аналитических и численных методов, а также проиллюстрированы фазовыми портретами и временными реализациями.

1. Математическая модель

1.1. Уравнения модели

Предлагается двумерная модель нейрона с «быстрой» переменной x и «медленной» переменной y :

$$\begin{cases} \mu \dot{x} = -2e^{-x} + e^{-2x} + y, \\ \dot{y} = -x + ky + b, \end{cases} \quad (1)$$

где x – быстрое динамическое состояние (аналог мембранного потенциала); y – медленная переменная восстановления; $\mu > 0$ – малый параметр, задающий разделение временных шкал ($\mu \ll 1$); k, b – бифуркационные параметры.

Функциональная форма нелинейности в уравнении (1) выбрана так, чтобы обеспечить наличие нескольких критических точек и выразительные бифуркационные переходы при изменении параметров b и k . Экспоненциальные члены e^{-x} и e^{-2x} моделируют быстрое «выключение» мембранных токов при больших значениях x , а линейная зависимость от y добавляет медленный восстановительный компонент. Такая



комбинированная структура позволяет системе демонстрировать широкий набор динамических режимов при минимальном числе параметров и фазовых переменных.

Во всех численных расчётах модели принималось $\mu = 0.01$, что обеспечивает чёткое разделение временных масштабов.

1.2. Расположение изоклин

При фиксированном малом значении параметра μ проводится детальный анализ состояний равновесия и предельных циклов в зависимости от параметров b и k . Устойчивые состояния равновесия соответствуют режиму покоя нейрона, а устойчивые предельные циклы соответствуют режиму периодической спайковой активности. Особое внимание в работе уделено изучению бифуркаций, приводящих к возникновению устойчивых предельных циклов. Для наглядной классификации характера стационар-

ных точек системы при различных параметрах b и фиксированном k используются следующие графические обозначения: устойчивые состояния равновесия (устойчивые узлы или фокусы) – чёрный круг ●; неустойчивые состояния равновесия (неустойчивые узлы или фокусы) – белый круг ○ с чёрным контуром; седло-узловые точки – круг наполовину чёрный, наполовину белый ◐; седловые точки – ⊗ круг с крестиком внутри.

На рис. 1 представлены графики изоклин системы (1) и указаны состояния равновесия для положительного угла наклона прямой – изоклины вертикальных наклонов векторного поля системы (1) для различных значений параметра b . В зависимости от значения b имеет место различное количество и тип состояний равновесия. Значения b выбраны так, что для каждой пары (b, k) реализуется своя, отличная от других, топология поведения фазовых траекторий.

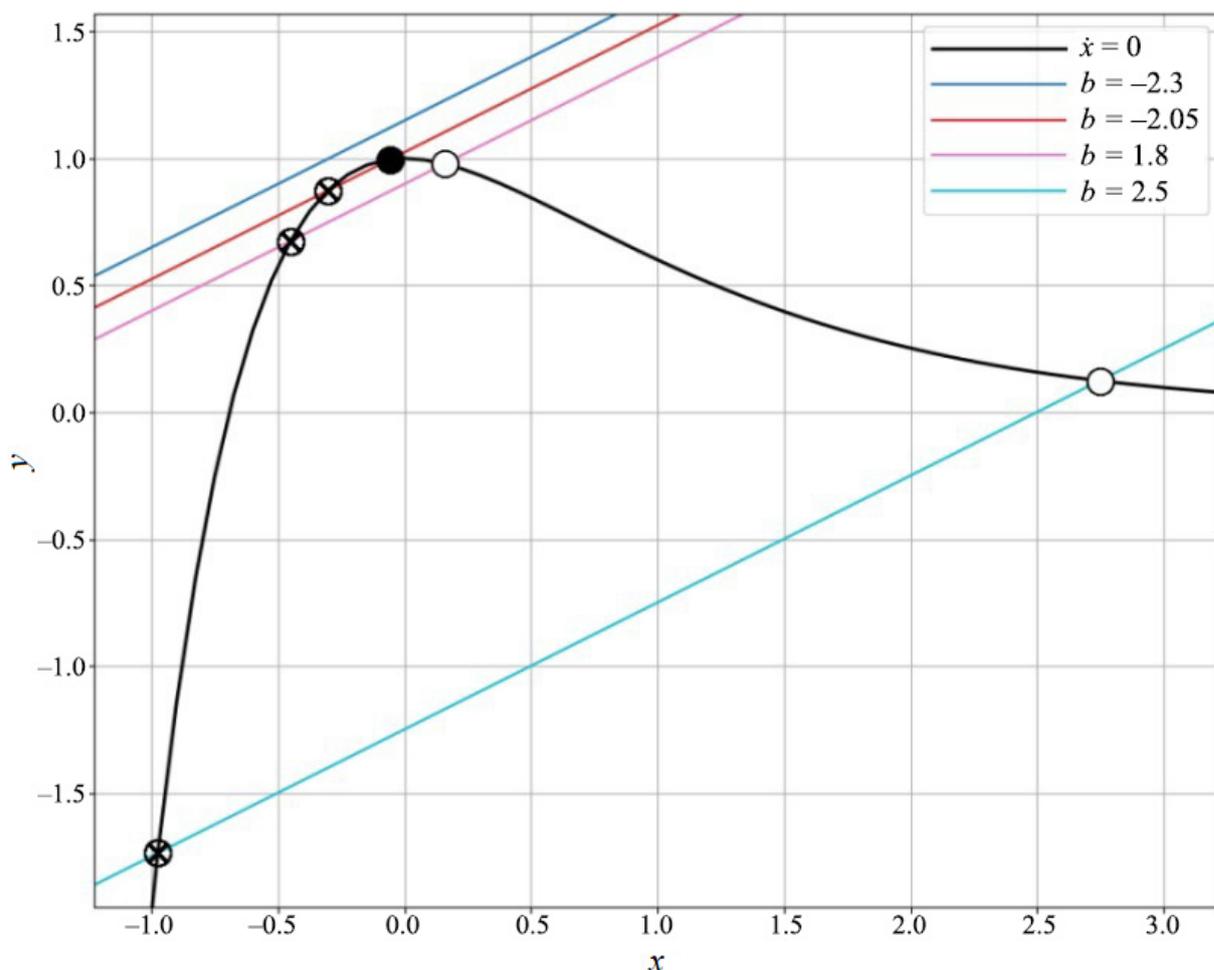


Рис. 1. Графики изоклин вертикальных наклонов при $k = 2$ (цвет онлайн)

Fig. 1. Plots of vertical-slope isoclines for $k = 2$ (color online)



Для $k = 2$ и различных выделенных значений b число и типы стационарных решений системы (1) следующие:

- при $b = -2.3$ состояний равновесия нет;
- при $b = -2.05$ – два состояния равновесия (седло и устойчивый фокус);
- при $b = -1.8$ – два состояния равновесия (седло и неустойчивый фокус);
- при $b = 2.5$ – два состояния равновесия (седло и неустойчивый фокус), автоколебания.

Из приведенного перечисления видно, что в зависимости от значения параметра b возможна существенная эволюция динамики системы (1). Сделаем детальный анализ происходящих в рассматриваемой системе перестроек фазового портрета.

2. Бифуркационный анализ

2.1. Бифуркационная диаграмма

Бифуркационная диаграмма системы на плоскости параметров (b, k) дана рис. 2. Типы областей бифуркационной диаграммы охарактеризованы в табл. 1. Области и их границы обозначены символами G_i и l_i соответственно ($i = 1, 2, \dots, 10$).

2.1. Бифуркационные кривые

В табл. 2 перечислены все бифуркационные кривые l_i , разделяющие области G_i на плоскости

параметров (b, k) , и указаны их типы. Эти кривые соответствуют переходам между разными режимами возбудимой и спайковой активности в модели.

3. Сценарии перехода к спайковой активности

В этом разделе даются обобщенные характеристики каждого сценария возникновения периодической спайковой активности, представлены фазовые портреты в двух состояниях (до и после бифуркации) и соответствующие временные реализации. Представленный далее анализ позволяет выделить отличительные особенности и общие черты суперкритической и субкритической бифуркаций Андронова–Хопфа, бифуркации инвариантной кривой седло-узла, гомоклинической бифуркации и бифуркации двукратного предельного цикла.

3.1. Бифуркация Андронова–Хопфа

Суперкритическая бифуркация Андронова–Хопфа. Суперкритическая бифуркация Андронова–Хопфа в предложенной модели проявляется при плавном изменении параметра b . Теоретически этот переход происходит при пересечении парой комплексно-сопряженных собственных значений мнимой оси; знак первого коэффициента Ляпунова определяет критичность: $l_1 < 0$ – суперкритическая, $l_1 > 0$ – субкритическая. Вблизи стационарной точки

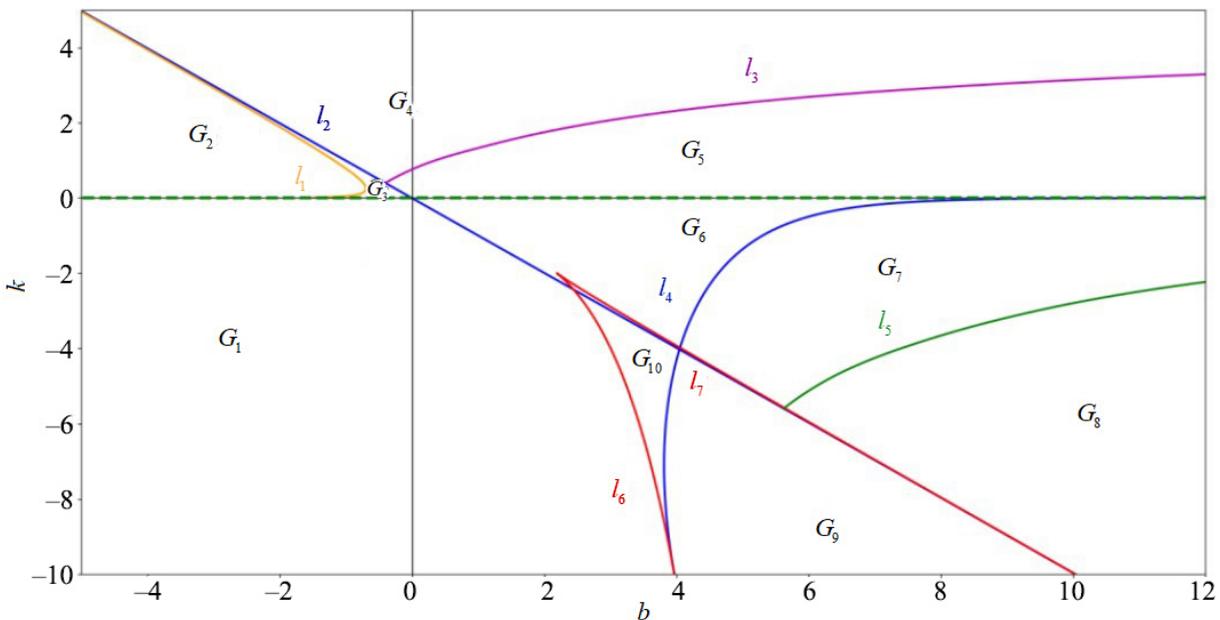


Рис. 2. Бифуркационная диаграмма на плоскости параметров (b, k) (цвет онлайн)

Fig. 2. Bifurcation diagram on the (b, k) parameter plane (color online)



Таблица 1 / Table 1

Типы областей G_i на бифуркационной диаграмме
Types of dynamics in different regions G_i

№ п/п / No.	Количество состояний равновесия (СР) / Number of equilibria	Тип СР / Type of equilibria	Предельный цикл (ПЦ) / Limit cycle (LC)
1	1	Устойчивый узел/фокус / Stable node/focus	Нет / None
2	0	Нет / None	Нет / None
3	2	Устойчивый узел/фокус / Stable node/focus Седло / Saddle	Нет / None
4	2	Неустойчивый узел/фокус / Unstable node/focus Седло / Saddle	Нет / None
5	2	Неустойчивый узел/фокус / Unstable node/focus Седло / Saddle	Устойчивый ПЦ / Stable LC
6	1	Неустойчивый узел/фокус / Unstable node/focus	Устойчивый ПЦ / Stable LC
7	1	Устойчивый узел/фокус / Stable node/focus	Устойчивый и неустойчивый ПЦ / Stable and unstable LC
8	1	Устойчивый узел/фокус / Stable node/focus	Нет / None
9	3	Устойчивый узел/фокус / Stable node/focus Устойчивый узел/фокус / Stable node/focus Седло / Saddle	Неустойчивый ПЦ / Unstable LC
10	3	Неустойчивый узел/фокус / Unstable node/focus Устойчивый узел/фокус / Stable node/focus Седло / Saddle	Нет / None

Таблица 2 / Table 2

Классификация бифуркационных кривых l_i
Classification of bifurcation curves l_i

№ кривой / No. of curve	Тип бифуркации / Bifurcation type
l_1	Седло-узловая / Saddle-node
l_2	Суперкритическая бифуркация Андронова–Хопфа / Supercritical Andronov–Hopf bifurcation
l_3	Гомоклиническая / Homoclinic bifurcation
l_4	Субкритическая бифуркация Андронова–Хопфа / Subcritical Andronov–Hopf bifurcation
l_5	Бифуркация двукратного предельного цикла / Double limit-cycle bifurcation (fold of limit cycles)
l_6	Седло-узловая / Saddle-node
l_7	Бифуркация инвариантной кривой седло-узла / Saddle-node on invariant circle

малые амплитуды возникающего предельного цикла пропорциональны квадратному корню отклонения параметра от критического значения, что обеспечивает мягкий, непрерывный старт колебаний. Рассмотрим состояния равновесия предложенной системы (1).

Состояния равновесия имеют координаты:

$$\begin{cases} -x^* + k(2e^{-x^*} - e^{-2x^*}) + b = 0 \\ y^* = 2e^{-x^*} - e^{-2x^*} \end{cases} .$$

Якобиан системы:

$$J = \begin{pmatrix} \frac{1}{\mu} (2e^{-x^*} - 2e^{-2x^*}) & \frac{1}{\mu} \\ -1 & k \end{pmatrix}. \quad (2)$$

Обозначим:

$$a(x^*) = \frac{1}{\mu} (2e^{-x^*} - 2e^{-2x^*}).$$

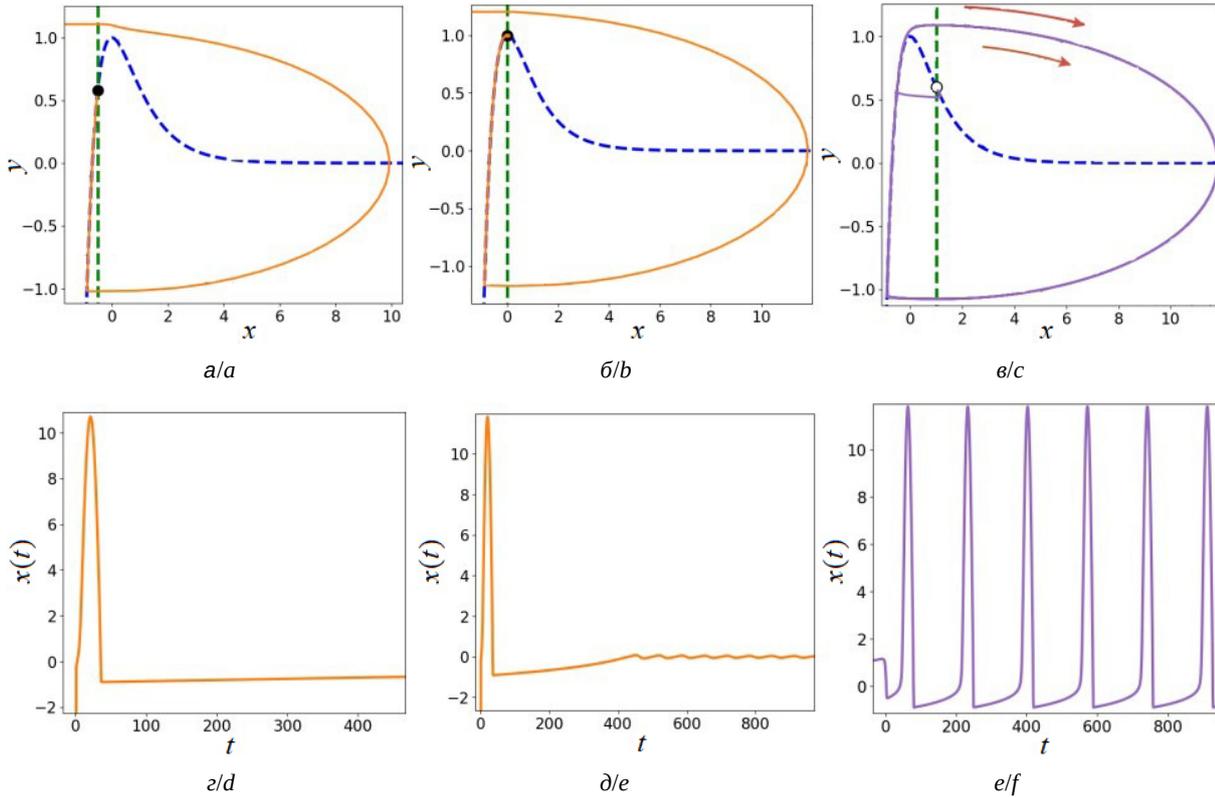


Рис. 3. Динамика нейрона при суперкритической бифуркации Андронова–Хопфа: а, г – фазовый портрет и временная реализация до бифуркации, аттрактор – устойчивый фокус; б, д – фазовый портрет и временная реализация в точке бифуркации; в, е – фазовый портрет и временная реализация после бифуркации, аттрактор – устойчивый предельный цикл (цвет онлайн)

Fig. 3. Dynamics of the neuron under a supercritical Andronov–Hopf bifurcation: a, d – phase portrait and time series before the bifurcation; attractor – stable focus; b, e – phase portrait and time series at the bifurcation point; c, f – phase portrait and time series after the bifurcation; attractor – stable limit cycle (color online)

Условия бифуркации Андронова–Хопфа:

$$\begin{aligned} \text{tr}(J) = a(x^*) + k = 0 &\Rightarrow k(x^*) = -a(x^*) = \\ &= -\frac{1}{\mu} (2e^{-x^*} - 2e^{-2x^*}). \end{aligned}$$

После несложных вычислений получим параметрически заданную кривую, соответствующую суперкритической бифуркации Андронова–Хопфа:

$$\begin{aligned} k(x^*) &= -\frac{1}{\mu} (2e^{-x^*} - 2e^{-2x^*}), \\ b(x^*) &= x^* + \frac{1}{\mu} (4e^{-2x^*} - 6e^{-3x^*} + 2e^{-4x^*}). \end{aligned}$$

Динамику нейрона при суперкритической бифуркации Андронова–Хопфа отражает рис. 3. До бифуркации (рис. 3, а, г; $b = -0.5, k = 0$, область G_1) все траектории сходятся к устойчивому фокусу, а в динамике $x(t)$ наблюдаются затухающие колебания.

В точке бифуркации (рис. 3, б, д; $b = 0, k = 0$; бифуркационная кривая l_2): фокус теряет устойчивость, начинает зарождаться малый цикл, что видно по слабым колебаниям и едва заметному замыканию траекторий.

После бифуркации (рис. 3, в, е; $b = 0.5, k = 0$; область G_6): устойчивый предельный цикл сформирован: траектории на фазовом портрете образуют замкнутую кривую, а $x(t)$ демонстрирует регулярные автоколебания постоянной амплитуды.

Важным свойством возникшего предельного цикла является широкая область параметрической устойчивости: небольшие изменения ключевых параметров не приводят к исчезновению колебаний, что обеспечивает надежность работы модели в присутствии разнообразных внешних возмущений. Это позволяет использовать предложенную систему в задачах моделирования спайковой активности нейронов в условиях изменяющейся среды, сохраняя основные динами-

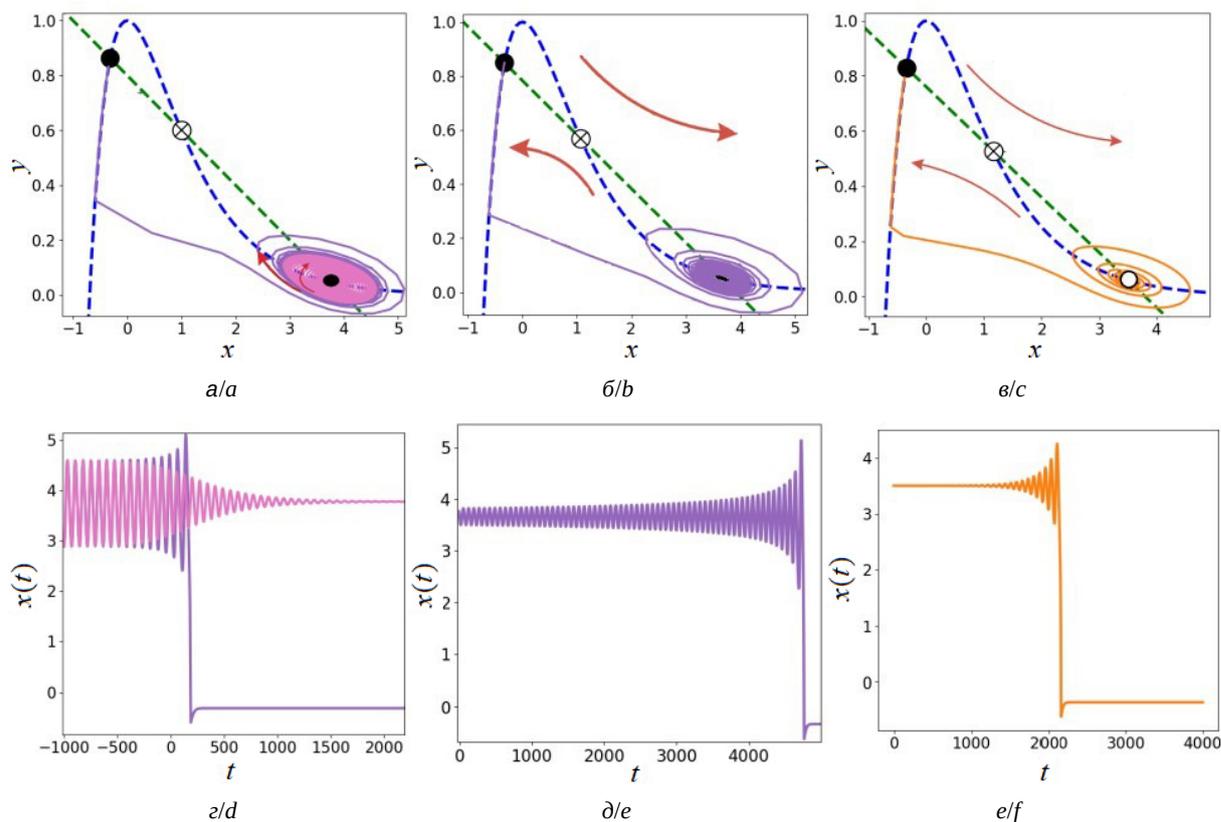


Рис. 4. Динамика нейрона при субкритической бифуркации Андронова–Хопфа: *a, z* – фазовый портрет и временная реализация до бифуркации; бистабильность (два устойчивых фокуса); *б, д* – фазовый портрет и временная реализация в точке бифуркации; *в, е* – фазовый портрет и временная реализация после бифуркации; аттрактор – устойчивый фокус (цвет онлайн)

Fig. 4. Dynamics of the neuron under a subcritical Andronov–Hopf bifurcation: *a, d* – phase portrait and time series before the bifurcation; bistability (two stable focus); *б, д* – phase portrait and time series at the bifurcation point; *в, е* – phase portrait and time series after the bifurcation; attractor – stable focus (color online)

ческие характеристики при вариациях входных сигналов.

Субкритическая бифуркация Андронова–Хопфа. В отличие от суперкритической, субкритическая бифуркация характеризуется тем, что неустойчивый предельный цикл возникает уже до потери устойчивости фокуса (рис. 4).

До бифуркации (рис. 4, *a, z*; $b = 4, k = -5$; область G_{10}): Существует два аттрактора: Для начальных условий внутри неустойчивого предельного цикла траектории затухающими колебаниями сходятся к фокусу. Для начальных условий снаружи этого цикла система уходит к удалённому устойчивому равновесию на левой ветви изоклины.

В точке бифуркации (рис. 4, *б, д*; $b = 3.916, k = -5$; бифуркационная кривая l_4): Радиус неустойчивого цикла стремится к нулю, и цикл сливается с фокусом. В состоянии равно-

весия наблюдается резкое увеличение времени релаксации и медленное спиральное удаление.

После бифуркации (рис. 4, *в, е*; $b = 3.8, k = -5$; область G_9): фокус теряет устойчивость и становится неустойчивым; малый предельный цикл исчез: все траектории покидают окрестность фокуса и направляются к удалённому устойчивому состоянию равновесия за пределами исчезнувшего цикла.

3.2. Гомоклиническая бифуркация

Еще один сценарий перехода от режима покоя к спайковой активности связан с гомоклинической бифуркацией: неустойчивая и устойчивая сепаратрисы седла сливаются, образуя гомоклиническую орбиту. На фазовых портретах сепаратрисы выделены красным пунктиром (рис. 5).

До бифуркации (рис. 5, *а, z*; $b = 0, k = 1$; область G_4): в фазовом пространстве присутствуют

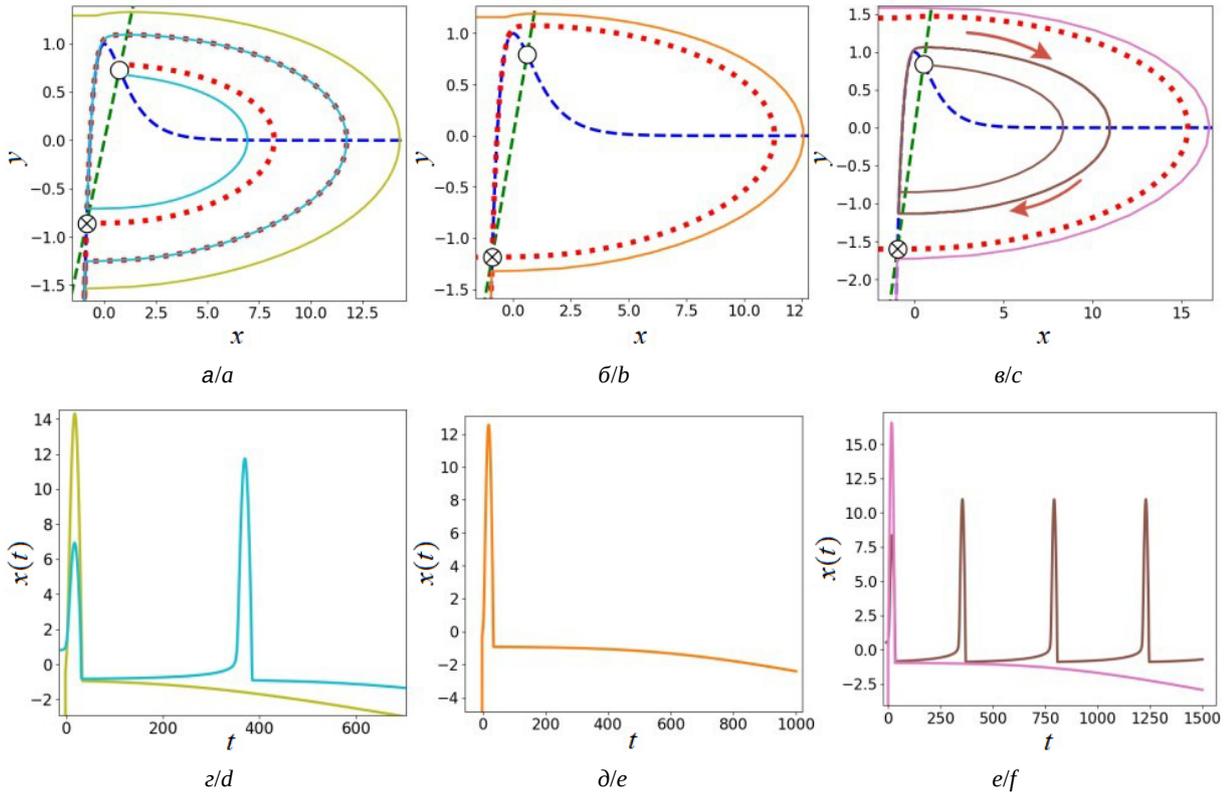


Рис. 5. Динамика нейрона при гомоклинической бифуркации: а, г – фазовый портрет и временная реализация до бифуркации, нет аттрактора; б, д – фазовый портрет и временная реализация в точке бифуркации, гомоклиническая орбита; в, е – фазовый портрет и временная реализация после бифуркации, аттрактор – устойчивый предельный цикл (цвет онлайн)

Fig. 5. Dynamics of the neuron under a homoclinic bifurcation: a, d – phase portrait and time series before the bifurcation; no attractor; b, e – phase portrait and time series at the bifurcation point; homoclinic orbit; c, f – phase portrait and time series after the bifurcation; attractor – stable limit cycle (color online)

седловая точка и неустойчивый фокус, при этом предельный цикл отсутствует. Все траектории уходят на изоклину медленных движений и при $t \rightarrow \infty$ стремятся к $y \rightarrow -\infty$.

В точке бифуркации (рис. 5, б, д; $b = 0$, $k = 0.766$; бифуркационная кривая l_3): неустойчивая и устойчивая ветви сепаратрисы седла соединяются, образуя гомоклиническую петлю. Период движения по орбите стремится к бесконечности.

После бифуркации (рис. 5, в, е; $b = 0$, $k = 0.6$; область G_5): появляется устойчивый предельный цикл. Траектории между сепаратрисами сходятся к этому циклу, тогда как траектории, начавшиеся вне бассейна притяжения предельного цикла, уходят на медленную ветвь и при $t \rightarrow \infty$ стремятся к $y \rightarrow -\infty$.

Седловая величина при $b = 0$ и $k = 0.766$ определяется как сумма собственных чисел якобиана:

$$\sigma = \lambda_s + \lambda_u = 7.334 + 0.006 = -7.328. \quad (3)$$

Здесь $\lambda_s < 0$ и $\lambda_u > 0$ – собственные значения якобиана в седловой точке по устойчивому и неустойчивому направлениям соответственно; $\sigma = \lambda_s + \lambda_u$ – седловая величина. При $\sigma < 0$ реализуется суперкритическая гомоклиническая бифуркация: разрушение гомоклинической петли порождает устойчивый предельный цикл большой амплитуды; при $\sigma > 0$ – наоборот, цикл неустойчив.

3.3. Бифуркация двукратного предельного цикла

Четвертый сценарий рождения спайковой активности имеет место через бифуркацию двукратного (или двойного) предельного цикла. При бифуркации двукратного предельного цикла в модели при изменении параметра b в окрестности критического значения b_f в фазовом пространстве возникает пара циклов – устойчивый и неустойчивый (рис. 6).

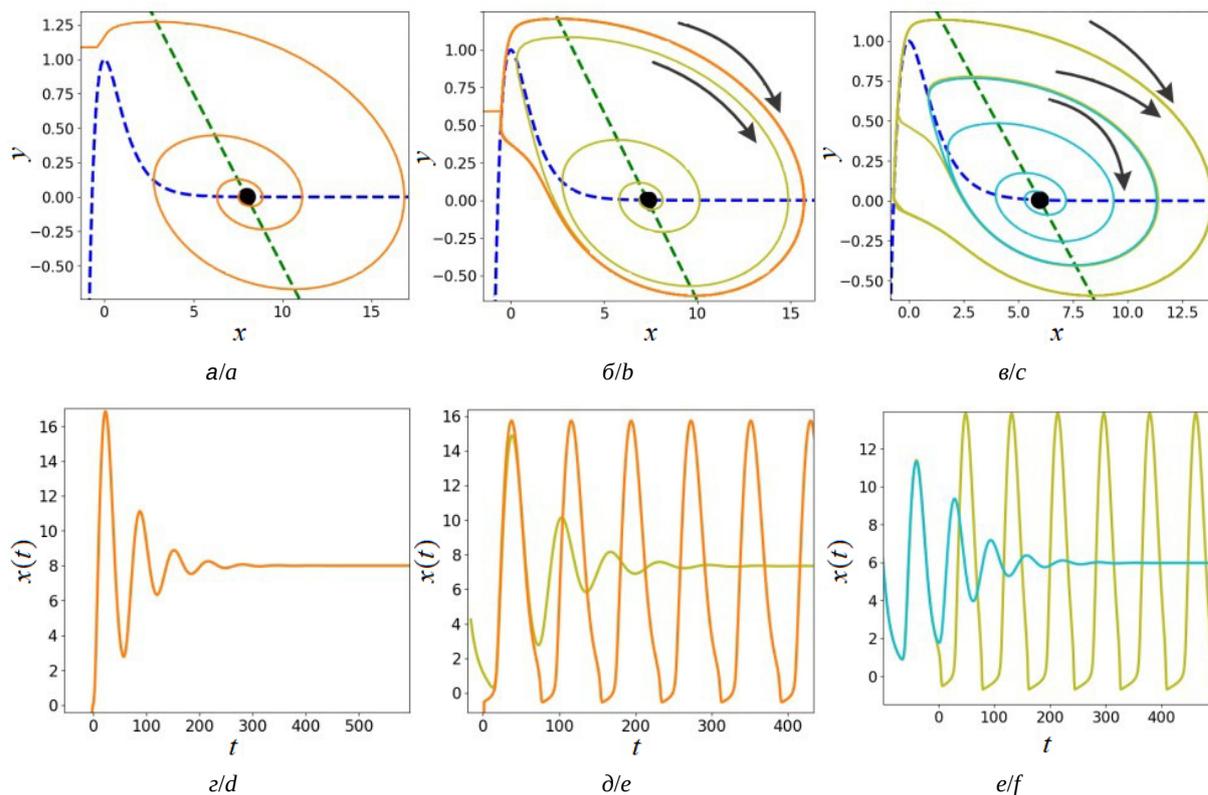


Рис. 6. Динамика нейрона при бифуркации двукратного предельного цикла: а, г – фазовый портрет и временная реализация до бифуркации, аттрактор – устойчивый фокус; б, д – фазовый портрет и временная реализация в точке бифуркации, двукратный предельный цикл; в, е – фазовый портрет и временная реализация после бифуркации, бистабильность: аттракторы – устойчивый предельный цикл и устойчивый фокус (цвет онлайн)

Fig. 6. Dynamics of the neuron under a fold of limit cycles bifurcation: a, d – phase portrait and time series before the bifurcation; attractor – stable focus; б, e – phase portrait and time series at the bifurcation point; double limit cycle; в, f – phase portrait and time series after the bifurcation; bistability: attractors – stable limit cycle and stable focus (color online)

До бифуркации (рис. 6, а, г; $b = 8, k = -4$; область G_8): существует только устойчивый фокус, к которому сходятся все траектории. Предельные циклы отсутствуют.

В точке бифуркации (рис. 6, б, д; $b = 7.336, k = -4$; бифуркационная кривая l_5): при изменении параметра устойчивый предельный цикл приближается к неустойчивому, они сливаются. В точке слияния периодическая полуустойчивая орбита: она устойчива для начальных условий со стороны, отвечающей устойчивому предельному циклу и неустойчива со стороны, отвечающей неустойчивому.

После бифуркации (рис. 6, в, е; $b = 6, k = -4$; область G_7): траектории, стартующие внутри неустойчивого цикла, направляются к фокусу, а стартующие снаружи – устремляются к внешнему устойчивому предельному циклу.

Важной особенностью данного сценария является бистабильность: для b чуть меньше бифуркационного значения нейрон остаётся

в покое, а для b чуть выше – переходит на устойчивый цикл. Это обеспечивает пороговое поведение и возможность резкого возбуждения при незначительном изменении внешнего воздействия.

3.4. Бифуркация инвариантной кривой седло-узла

Обнаружена бифуркация инвариантной кривой седло-узла, т. е. седло-узловая бифуркация с дополнительным условием: она возникает на инвариантной замкнутой кривой (рис. 7).

До бифуркации (рис. 7, а, г; $b = 3.005, k = -3.4$; область G_{10}): в фазовом пространстве сосуществуют седло и узел; неустойчивые ветви сепаратрис седла направляются к узлу; предельного цикла нет.

В точке бифуркации (рис. 7, б, д; $b = 3.005, k = -2.897$; бифуркационная кривая l_7): при подходе параметров к критическому значению седло и узел сливаются в точку типа седло-узел на инвариантной кривой. Траектории вырожда-

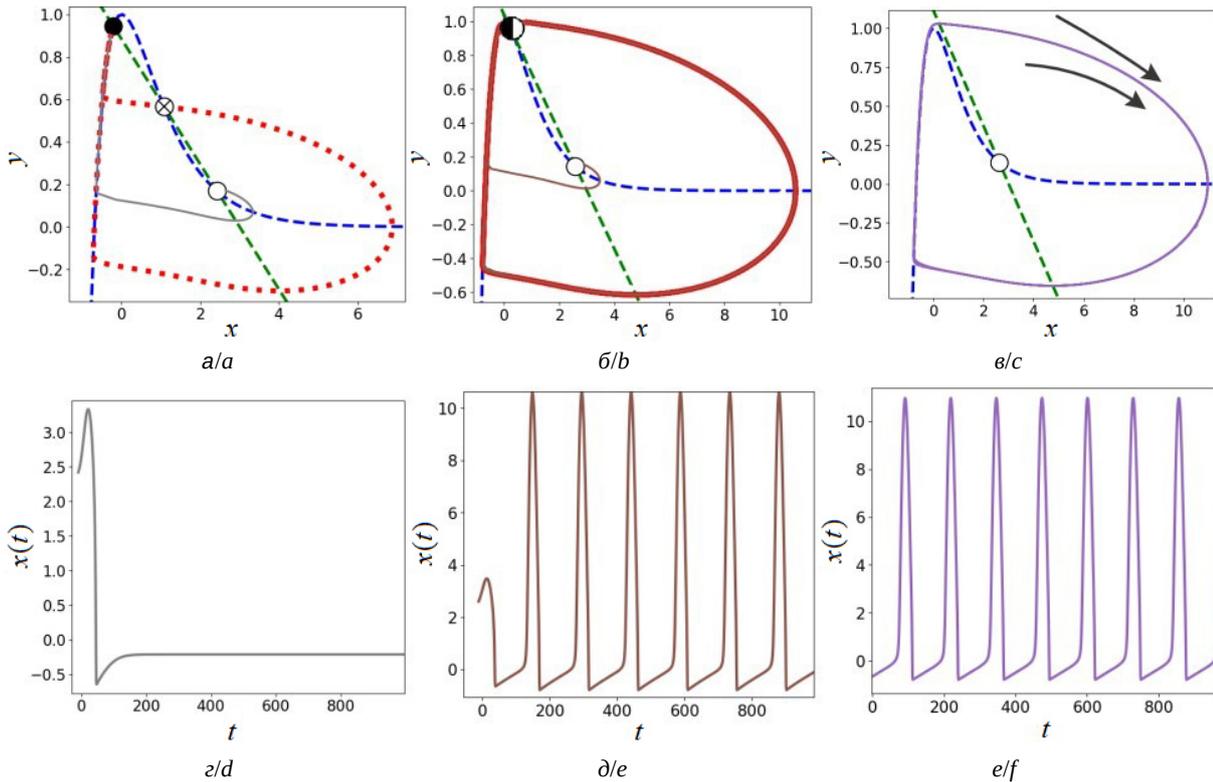


Рис. 7. Динамика нейрона при бифуркации инвариантной кривой седло-узла: *a, z* – фазовый портрет и временная реализация до бифуркации, аттрактор – устойчивый фокус; *б, д* – фазовый портрет и временная реализация в точке бифуркации, инвариантная замкнутая кривая; *в, e* – фазовый портрет и временная реализация после бифуркации, аттрактор – устойчивый предельный цикл (цвет онлайн)

Fig. 7. Dynamics of the neuron under a saddle-node on invariant circle (SNIC) bifurcation: *a, d* – phase portrait and time series before the bifurcation; attractor – stable focus; *b, e* – phase portrait and time series at the bifurcation point; saddle-node on invariant circle (SNIC); *c, f* – phase portrait and time series after the bifurcation; attractor – stable limit cycle (color online)

ются в замкнутую инвариантную окружность, проходящую через точку седло-узел.

После бифуркации (рис. 7, *в, e*; $b = 3.005$, $k = -2.7$; область G_6): возникает устойчивый предельный цикл; при удалении от критического значения система переходит в режим регулярной спайковой активности.

Заключение

В данной работе предложена двумерная математическая модель нейрона, специально разработанная для детального анализа ключевых сценариев перехода от состояния покоя к генерации периодических импульсов (спайковой активности). Модель обладает минимальной структурой с одной быстрой и одной медленной переменной, однако, несмотря на простоту, она демонстрирует богатство бифуркационных явлений.

Проведённый аналитический анализ позволил определить условия для бифуркации

Андропова–Хопфа: были найдены явные выражения параметрических зависимостей, задающих границы переходов от стационарных режимов к автоколебаниям. Аналитические выражения для параметров $b(x)$ и $k(x)$ было дополнены подробным численным моделированием, подтверждающим теоретические выводы и позволяющим наглядно продемонстрировать динамическое поведение системы в окрестности бифуркационных значений параметров.

Численное исследование модели позволило построить подробную бифуркационную диаграмму на плоскости параметров (b, k) , разделяющую различные режимы поведения нейрона. Были выявлены четыре основных сценария перехода к спайковой активности:

- суперкритическая бифуркация Андронова–Хопфа, характеризующаяся рождением из устойчивого фокуса устойчивого предельного цикла. Это соответствует мягкому возбуждению нейронной мембраны;



- гомоклиническая бифуркация, связанная с образованием гомоклинической орбиты седла и последующим рождением устойчивого предельного цикла большой амплитуды, характерной для систем с ярко выраженными возбуждающими свойствами;
- бифуркация двукратного предельного цикла, ведущая к одновременному возникновению устойчивого и неустойчивого циклов и сопровождающаяся явным гистерезисом и бистабильностью, важной для описания пороговых эффектов в нейронах;
- бифуркация инвариантной кривой седло-узла, описывающая возникновение устойчивого предельного цикла на месте исчезновения пары состояний равновесия (седла и узла), характеризующаяся постепенным увеличением периода колебаний при приближении к бифуркационной точке и переходом к медленным, но устойчивым автоколебаниям.

Кроме того, в модели также присутствует субкритическая бифуркация Андронова–Хопфа, при которой из неустойчивого фокуса рождается неустойчивый предельный цикл. Этот тип бифуркации не приводит к возникновению устойчивых автоколебаний, но сопровождается бистабильностью и скачкообразным переходом к колебаниям большой амплитуды.

Для каждого из перечисленных сценариев были построены детальные фазовые портреты и временные ряды, иллюстрирующие качественные изменения динамики нейрона. Это позволило наглядно продемонстрировать отличительные черты и динамическую специфику каждого типа бифуркации. Особенно значимым оказался выявленный широкий диапазон устойчивости режимов автоколебаний, который подтверждает практическую применимость модели в условиях реалистичных нейрофизиологических исследований, где внешние воздействия часто подвергаются случайным шумам.

Таким образом, предложенная двумерная модель нейрона не только расширяет класс доступных для анализа минималистичных моделей, но и обеспечивает высокую степень универсальности и наглядности при изучении основных механизмов генерации спайковой активности. Полученные результаты демонстрируют, что даже минималистичные модели способны точно воспроизводить широкий спектр

бифуркационных сценариев, характерных для биологических нейронных систем.

Перспективными направлениями дальнейшего развития данной работы могут стать следующие исследования:

- анализ влияния случайных воздействий и шума на устойчивость и динамические характеристики предельных циклов в рамках предложенной модели;
- построение сети из нескольких взаимодействующих нейронов, описанных данной моделью, и изучение коллективных режимов активности, таких как синхронизация и хаотическая динамика;
- исследование возможностей управления режимами нейронной активности с помощью внешних параметров и применения методов оптимального управления для стабилизации и переключения между различными динамическими состояниями нейрона.

Результаты работы имеют непосредственную фундаментальную значимость для исследований в области нейродинамики и могут быть полезны при моделировании нейрофизиологических процессов, связанных с восприятием, обучением и принятием решений, а также для конструирования нейроподобных вычислительных систем.

Список литературы

1. Dayan P., Abbott L. F. *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems*. Cambridge : MIT Press, 2001. 548 p.
2. Koch C. *Biophysics of Computation: Information Processing in Single Neurons*. New York : Oxford University Press, 1999. 562 p. <https://doi.org/10.1093/oso/9780195104912.001.0001>
3. 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: обзор // Известия вузов. Прикладная нелинейная динамика. 2018. Т. 26, № 4. С. 5–58. <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-4-5-58>
4. Ermentrout G. B., Terman D. H. *Mathematical Foundations of Neuroscience*. Springer : New York, NY, 2010. xiii+421 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87708-2>
5. Андронов А. А., Витт А. А., Хайкин С. Э. Теория колебаний / перераб. и доп. Н. А. Железцова. 2-е изд. М. : Физматгиз, 1959. 915 с.
6. Арнольд В. И., Афраймович В. С., Ильяшенко Ю. С., Шильников Л. П. Теория бифуркаций. Теория катастроф // Итоги науки и техники. Современные проблемы математики. Фундаментальные направления. М. : ВИНТИ, 1986. Т. 5. Динамические системы. С. 5–277.



7. 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, iss. 4. P. 500–544. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1952.sp004764>
8. FitzHugh R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane // *Biophys. J.* 1961. Vol. 1, iss. 6. P. 445–466. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(61\)86902-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(61)86902-6)
9. Morris C., Lecar H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber // *Biophys. J.* 1981. Vol. 35, iss. 1. P. 193–213. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(81\)84782-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(81)84782-0)
10. Izhikevich E. M. Simple model of spiking neurons // *IEEE Trans. Neural Netw.* 2003. Vol. 14, iss. 6. P. 1569–1572. <https://doi.org/10.1109/TNN.2003.820440>
- 2018, vol. 26, no. 4, pp. 5–58 (in Russian). <https://doi.org/10.18500/0869-6632-2018-26-4-5-58>
4. Ermentrout G. B., Terman D. H. *Mathematical Foundations of Neuroscience*. New York, Springer, 2010. xiii+421 p. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87708-2>
5. Andronov A. A., Vitt A. A., Khaikin S. E. *Theory of Oscillators*. Oxford, Pergamon Press, 1966. xxxii+808 p.
6. Arnold V. I., Afrajmovich V. S., Il'yashenko Yu. S., Shil'nikov L. P. *Bifurcation Theory and Catastrophe Theory. Springer Series "Encyclopaedia of Mathematical Sciences"*, vol. 5. *Dynamical Systems V*. Berlin, Springer, 1994. ix+274 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-57884-7>
7. 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, iss. 4, pp. 500–544. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1952.sp004764>
8. FitzHugh R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophys. J.*, 1961, vol. 1, pp. 445–466. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(61\)86902-6](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(61)86902-6)
9. Morris C., Lecar H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophys. J.*, 1981, vol. 35, iss. 1, pp. 193–213. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(81\)84782-0](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(81)84782-0)
10. Izhikevich E. M. Simple model of spiking neurons. *IEEE Trans. Neural Netw.* 2003, vol. 14, iss. 6, pp. 1569–1572. <https://doi.org/10.1109/TNN.2003.820440>

References

Поступила в редакцию 21.10.2025; одобрена после рецензирования 07.11.2025; принята к публикации 21.11.2025; опубликована 31.03.2026
The article was submitted 21.10.2025; approved after reviewing 07.11.2025; accepted for publication 21.11.2025; published 31.03.2026