

На правах рукописи



СЛЕПУХИНА ЕВДОКИЯ СЕРГЕЕВНА

**МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ И АНАЛИЗ  
СТОХАСТИЧЕСКИХ ФЕНОМЕНОВ НЕЙРОННОЙ ДИНАМИКИ**

05.13.18 – математическое моделирование, численные методы  
и комплексы программ

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата физико-математических наук

Екатеринбург – 2018

Работа выполнена в Федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина».

Научный руководитель: доктор физико-математических наук,  
профессор Ряшко Лев Борисович

Официальные оппоненты: Нейман Александр Борисович,  
доктор физико-математических наук,  
Университет Огайо (г. Атенс, США),  
профессор Факультета физики и астрономии

Смолюк Леонид Тимофеевич,  
кандидат физико-математических наук,  
Федеральное государственное бюджетное  
учреждение науки Институт иммунологии  
и физиологии Уральского отделения  
Российской академии наук (г. Екатеринбург),  
старший научный сотрудник  
Лаборатории биологической подвижности

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего  
образования «Челябинский государственный  
университет»

Защита состоится «13» июня 2018 года в 13:00 на заседании диссертационного совета Д 212.285.25 на базе ФГАОУ ВО «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина» по адресу: 620000, г. Екатеринбург, пр. Ленина, 51, к. 248.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГАОУ ВО «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина» (<http://lib.urfu.ru/mod/data/view.php?d=51&rid=277884>).

Автореферат разослан «    »                      2018 года.

Ученый секретарь  
диссертационного совета Д 212.285.25,  
доктор физико-математических наук, профессор



Пименов В. Г.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность исследования.**

Математическое моделирование нейронной активности и исследование нейронных моделей методами нелинейной динамики и теории бифуркаций занимают важное место в современной науке. В настоящее время интенсивно развиваются математические методы, связанные с анализом аттракторов, их бассейнов притяжения и бифуркаций, применительно к нейронным моделям.

В основе современной нейродинамики лежит одно из важнейших открытий XX века — исследование британских физиологов А. Ходжкина и Э. Хаксли (1952) [1]. Ученые предложили первую наиболее полную математическую модель для описания генерации потенциала действия в нейроне. Она учитывает динамику ионных каналов, способных пропускать или не пропускать ионы через мембрану в зависимости от разности потенциалов между внутренним и внешним пространством клетки (трансмембранным потенциалом). Модель Ходжкина-Хаксли представляет собой четырехмерную систему обыкновенных дифференциальных уравнений. Она до сих пор остается базой для описания механизмов нейронной активности, основанных на ионной проводимости; более современные физиологические модели отличаются от нее, в основном, тем, что учитывают большее количество типов ионов.

Более простые феноменологические модели основаны на принципах классической модели Ходжкина-Хаксли, но описываются системами меньшей размерности. Наиболее известными и хорошо изученными моделями такого типа являются двумерные модели ФитцХью-Нагумо (1961) [2], Моррис-Лекара (1981) [3], двумерный и трёхмерный варианты модели Хиндмарш-Роуз (1984) [4].

Одновременно с экспериментальными исследованиями в физиологии интенсивно развивались такие отрасли математики, как нелинейная динамика и теория бифуркаций, и их методы стали активно применяться в исследовании нейронных моделей. Значительные достижения в области исследования динамических свойств нейронных моделей и описания связи типов нейронной активности с бифуркациями и динамическими режимами были сделаны Р. ФитцХью, Дж. Ринцелем, Дж. Б. Эрментроутом, Е. М. Ижикевичем и др. [5, 6].

Важнейшим свойством нейрона, которое воспроизводят рассматриваемые модели, является возбудимость — способность скачкообразно менять трансмембранный потенциал при внешних воздействиях, т. е. генерировать потенциал действия (спайк). На языке нелинейной динамики это означает переход из состояния покоя к периодическим колебаниям. Основными типами колебательной активности нейрона являются тонический спайкинг и бёрстинг (пачечный режим). В первом случае спайки генерируются постоянно и с одной амплитудой и частотой, а во втором — группы периодических спайков (пачки) чередуются с участками покоя. Также нейронные модели могут демонстрировать большое

разнообразии других сложных динамических режимов, таких как мультимодальные колебания, амплитудно-модулированный спайкинг, бистабильные режимы, хаос.

По своей биологической природе нервная клетка очень восприимчива к случайным возмущениям. Внешние (аддитивные) и внутренние (параметрические) возмущения могут быть разного происхождения. К основным источникам шума в нейронах относят случайное открытие и закрытие ионных каналов (канальный шум) и случайные сигналы от других нейронов, поступающие через синапс (синаптический шум).

Исследование воздействия случайных возмущений на нелинейные системы с автоколебаниями было начато Л. С. Понтрягиным, А. А. Андроном и А. А. Виттом (1933) [7] и в последствии было продолжено Р. Л. Стратоновичем [8], В. С. Анищенко [9] и многими другими учеными. В ходе изучения взаимосвязи нелинейности и стохастичности обнаружен широкий круг новых явлений, таких как индуцированные шумом переходы [10], стохастические бифуркации [11], стохастический резонанс [12], вызванные шумом переходы между порядком и хаосом [13].

Подобные явления, свидетельствующие об организующей роли шума, обнаружены во многих нелинейных стохастических моделях живых систем и, в частности, в нейродинамике. Например, в стохастических нейронных моделях могут наблюдаться такие специфические явления, как стохастическая возбудимость [14], вызванные шумом колебания смешанных мод [15], индуцированный шумом бёрстинг [16], когерентный резонанс [17], стохастический резонанс [18].

Одним из наиболее распространенных приемов исследования нелинейных стохастических систем является прямое численное моделирование случайных траекторий с их последующей статистической обработкой. Но этот метод требует больших затрат вычислительных ресурсов и машинного времени. Поэтому актуальной задачей является разработка аналитических методов, позволяющих проводить параметрические исследования разнообразных стохастических режимов изучаемых математических моделей. Полное вероятностное описание стохастических режимов в системе задает уравнение Фоккера-Планка-Колмогорова, однако напрямую использовать его сложно даже в простых случаях. Выходом из этой ситуации является применение различных аппроксимационных подходов. Для систем с малыми случайными возмущениями в работе А. Д. Вентцеля и М. И. Фрейдлина (1979) [19] предложен метод, позволяющий получить асимптотику стационарной плотности в форме нормального распределения с помощью некоторой специально конструируемой функции, названной квазипотенциалом. Этот подход получил развитие в работах И. А. Башкирцевой и Л. Б. Ряшко, которые предложили методику функций стохастической чувствительности (ФСЧ) [20, 21]. Аппарат ФСЧ был развит и применен для анализа стохастиче-

ских явлений многих нелинейных систем, как непрерывных, так и дискретных.

**Цель работы** заключается в математическом моделировании и анализе вероятностных механизмов стохастических феноменов в моделях нейронной активности с различными типами бифуркаций.

**Методы исследования**, использованные в данной работе, включают в себя прямое численное моделирование детерминированных и стохастических траекторий динамических систем, статистическую обработку результатов численного моделирования, аппарат функций стохастической чувствительности.

### **Основные положения, выносимые на защиту**

1. Разработаны новые математические методы моделирования и анализа вероятностных механизмов стохастических феноменов нейронной динамики.
2. Развита аналитическая методика исследования стохастических бифуркаций, основанная на аппарате функций стохастической чувствительности, применительно к моделям нейронной активности.
3. Проведено комплексное исследование индуцированных шумом явлений в нескольких моделях нейронной активности (Моррис-Лекара, двух- и трёхмерная Хиндмарш-Роуз, ФитцХью-Нагумо), представляющих различные типы детерминированных бифуркаций, с применением разработанных новых технологий математического моделирования и вычислительного эксперимента.
4. Разработаны комплексы проблемно-ориентированных программ, позволяющие проводить вычислительные эксперименты для исследования стохастических моделей нейронной активности.

**Научная новизна.** Проведенное комплексное исследование ряда моделей нейронной активности позволило выявить новые индуцированные шумом явления в этих моделях и их взаимосвязь с типами бифуркаций в детерминированных системах. Выявлены закономерности в вероятностных механизмах рассмотренных стохастических феноменов, которые позволили разработать новые универсальные аналитические методы их исследования. Разработанные методы и алгоритмы реализованы в новых программных комплексах, позволяющих проводить компьютерные эксперименты для изучения стохастических моделей нейронной активности.

**Достоверность полученных результатов.** Достоверность результатов диссертационной работы обуславливается строгостью используемого математического аппарата. Представленные в работе результаты, полученные с помощью разработанных теоретических методов, согласуются с данными компьютерного моделирования. Корректность и эффективность разработанных методов и программных комплексов были протестированы на модельных примерах и подтверждены результатами численных экспериментов.

**Теоретическая и практическая значимость.** Теоретическая значимость диссертационной работы заключается в разработанных общих методах анализа вероятностных механизмов стохастических феноменов в моделях нейронной активности и предложенной методике использования аппарата функций стохастической чувствительности применительно к таким задачам. Практическая значимость состоит в применении разработанных методов к различным моделям нейронной активности, выявлении основных типов стохастических феноменов и бифуркаций в этих моделях. Практическую ценность также представляют разработанные комплексы программ.

**Личный вклад автора.** Основные результаты работы, а именно детальное исследование индуцированных шумом явлений в различных моделях нейронной активности, разработка новых методов и алгоритмов анализа вероятностных механизмов стохастических феноменов нейронной динамики, разработка и тестирование программных комплексов получены автором лично. Формулирование цели, постановка задач диссертационной работы, а также защищаемых положений, выбор общих методик исследований выполнены совместно с научным руководителем. В совместных публикациях соавторам принадлежат выбор моделей, постановки задач и идеи возможных подходов исследования, а автору диссертации принадлежит проведение численных экспериментов и анализа, подготовка результатов к публикации.

**Апробация результатов.** Основные положения и результаты диссертации были представлены в форме устных и стендовых докладов на 17 международных и всероссийских научных конференциях: 44-й, 45-й, 46-й, 47-й, 48-й, 49-й Всероссийской (международной) молодежной школе-конференции «Современные проблемы математики» (Екатеринбург, 2013-2018), 17-й Международной Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология — наука XXI века» (Пущино, 2013), III Всероссийской междисциплинарной молодежной научной конференции «Информационная школа молодого ученого» (Екатеринбург, 2013), Международной конференции, посвященной 90-летию со дня рождения академика Н.Н. Красовского «Динамика систем и процессы управления» (Екатеринбург, 2014), Международной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения профессора Л.П. Шильникова «Shilnikov Workshop 2014» (Нижний Новгород, 2014), Международной конференции-школе «Динамика бесконечных размерностей, диссипативные системы и аттракторы» (Нижний Новгород, 2015), Восьмой Конференции Евро-Американского Консорциума по распространению применения математики в технических и естественных науках (Албена, Болгария, 2016), Международной конференции-школе «Динамика, бифуркации и хаос» (Нижний Новгород, 2016), Второй Международной конференции по математической нейробиологии (Жуан-ле-Пен, Франция, 2016), 23-й и 24-й международной конференции «Математика. Компьютер. Образование» (Дубна, 2016;

Пушино, 2017), IV Международной молодежной научной конференции «Физика. Технологии. Инновации» (Екатеринбург, 2017) и опубликованы в 9 трудах и 10 тезисах.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 33 работы. Основные результаты, выносимые на защиту, представлены в 11 статьях в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК РФ для публикаций результатов диссертационных исследований (среди них 8 — в изданиях, входящих в систему цитирования Scopus, 6 — в журналах, индексируемых базой данных Web of Science), и 1 комплексе программ, зарегистрированном в Роспатенте.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, шести глав основного содержания, заключения и списка цитируемой литературы. Общий объем диссертации составляет 159 страниц машинописного текста. Диссертация содержит 97 рисунков, 102 ссылки на литературные источники, 1 приложение.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **введении** обоснована актуальность выбранной темы, сформулирована цель диссертационной работы, описаны научная новизна, теоретическая и практическая значимость работы. Введение содержит основные положения, выносимые на защиту, и сведения о достоверности и апробации результатов.

**Первая глава «Техника функций стохастической чувствительности и доверительных областей. Методы и алгоритмы»** посвящена теоретическим основам вероятностного анализа стохастических систем, в ней излагаются методы функции стохастической чувствительности и доверительных областей, а также предлагаются новые методы и алгоритмы анализа стохастических феноменов применительно к моделям нейронной активности.

В **разделе 1.1** представлены основы техники функции стохастической чувствительности (ФСЧ) и доверительных областей [20, 21]. **Подраздел 1.1.1** посвящен анализу стохастической чувствительности равновесия, а **подраздел 1.1.2** рассматривает случай предельного цикла. ФСЧ описывает ковариацию отклонения случайной траектории от детерминированного аттрактора и тем самым может выступать в качестве конструктивной асимптотики, характеризующей реакцию системы на малые внешние возмущения. Она позволяет аппроксимировать стационарное распределение случайных состояний системы около детерминированного аттрактора с помощью доверительных областей. Для равновесия трёхмерной (двумерной) системы такой доверительной областью является эллипсоид (эллипс). Для описания разброса стохастических траекторий вокруг предельного цикла трёхмерной (двумерной) системы может быть использован доверительный тор (полоса). Доверительные области являются простыми и наглядными характеристиками пространственного расположения и размеров стохастических аттракторов.

В разделе 1.2 описываются новые методы анализа стохастических феноменов нейронной динамики на основе техники функций стохастической чувствительности и доверительных областей.

В ходе данной работы при исследовании различных стохастических феноменов в нейронных моделях была замечена общая закономерность. Возникновение таких явлений, как индуцированные шумом переходы между аттракторами, стохастическая генерация мультимодальных колебаний и др., может быть объяснено двумя основными причинами.

Первая причина связана с особенностями детерминированного фазового портрета. В фазовом пространстве можно определить некоторый порог, который разделяет зоны, соответствующие разным типам динамики (подпороговую и надпороговую зоны). В бистабильных системах порогом является сепаратриса, разделяющая бассейны притяжения сосуществующих аттракторов. В моностабильных системах траектории всегда стремятся к единственному аттрактору, но характер переходного процесса может различаться. Если траектория стартует из подпороговой зоны вблизи аттрактора, то она монотонно приближается к аттрактору. Если траектория начинается в надпороговой зоне, то она сначала уходит далеко от аттрактора прежде, чем начать приближаться к нему. Такое поведение характерно для нейронных моделей и связано со свойством возбудимости нервной клетки. Пороговая кривая или поверхность, разделяющая разные типы переходных режимов, была названа «псевдосепаратрисой».

Индуцированные шумом феномены также могут быть связаны с высокой стохастической чувствительностью аттракторов. Для анализа механизма возникновения этих явлений в диссертации разрабатываются методы, учитывающие особенности геометрии детерминированного фазового портрета системы и стохастическую чувствительность. Общая идея этих методов заключается в рассмотрении взаимного расположения доверительной области и сепаратрисы (псевдосепаратрисы).

В подразделе 1.2.1 рассматривается случай, когда аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие. Предлагаются различные варианты алгоритмов оценки критической интенсивности шума, соответствующей возникновению стохастического феномена в зоне устойчивого равновесия. Для трехмерной системы в случае, когда одно из собственных значений матрицы стохастической чувствительности значительно больше двух других, удобно воспользоваться методом главных направлений и рассматривать доверительные интервалы в направлении собственного вектора, соответствующего наибольшему собственному значению матрицы СЧ (Алгоритм 1.1). Если два собственных значения  $\lambda_1$ ,  $\lambda_2$  матрицы СЧ для равновесия трехмерной системы имеют примерно один порядок, но существенно больше третьего значения  $\lambda_3$ , можно рассматривать доверительные эллипсы в «главной» плоскости (се-



чении Пуанкаре), образованной собственными векторами  $v_1, v_2$ , соответствующими значениям  $\lambda_1, \lambda_2$  (**Алгоритм 1.2**). В общем случае рассматривается взаимное расположение доверительных эллипсоидов и сепаратной поверхности (**Алгоритм 1.3**).

В подразделе **1.2.2** рассматривается случай, когда аттрактором детерминированной системы является устойчивый предельный цикл. Для двумерных систем предлагается алгоритм анализа возникновения стохастических феноменов и оценки критической интенсивности шума с помощью доверительных полос (**Алгоритм 2.1**). Для трехмерных систем предлагается метод анализа и оценки критической интенсивности шума с помощью доверительных эллипсов в нормальных плоскостях (**Алгоритм 2.2**).

В анализе индуцированных шумом переходов важную роль играет расстояние между детерминированным аттрактором и сепаратрисой (псевдосепаратрисой). Для этого предлагается использовать метрику Махаланобиса [22], которая учитывает как геометрию аттракторов, так и их стохастическую чувствительность. Выход из бассейна притяжения аттрактора происходит через ту часть сепаратрисы, которая ближе к аттрактору по метрике Махаланобиса.

В следующих четырех главах предложенные методы применяются к исследованию вероятностных механизмов стохастических феноменов в четырех моделях нейронной активности (двумерные системы ФитцХью–Нагумо и Моррис–Лекара, двумерный и трёхмерный варианты модели Хиндмарш–Роуз). Выбранные модели демонстрируют различные типы детерминированных бифуркаций. В рамках этих моделей исследуется, к каким качественным изменениям в динамике (стохастическим бифуркациям) приводит воздействие шума.

Во второй главе «Двумерная модель Моррис–Лекара» изучается влияние случайных возмущений на двумерную модель Моррис–Лекара (МЛ). Рассматривается следующий стохастический вариант модели:

$$\begin{aligned} C\dot{x} &= -g_{Ca}m_\infty(x)(x - V_{Ca}) - g_Ky(x - V_K) - g_l(x - V_l) + I + \varepsilon(\sigma_1\dot{w}_1 + \sigma_2x\dot{w}_2) \\ \dot{y} &= \varphi \frac{y_\infty(x) - y}{\tau_y(x)}, \end{aligned} \tag{1}$$

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 ионных токов,  $w_1, w_2$  — независимые стандартные винеровские процессы с параметрами  $E(w_i(t) - w_i(s)) = 0$ ,  $E(w_i(t) - w_i(s))^2 = |t - s|$  ( $i = 1, 2$ ),  $\varepsilon$  —

интенсивность шума,  $\sigma_1 \geq 0$  и  $\sigma_2 \geq 0$  — коэффициенты аддитивного и мультипликативного (параметрического) шума соответственно. Динамика системы изучается при изменении параметра внешнего тока  $I$ . Другие параметры модели ( $C, V_K, V_{Ca}, V_l, g_K, g_{Ca}, g_l, V_1, V_2, V_3, V_4, \varphi$ ) фиксируются, при этом в работе рассматривается два стандартных набора значений, при которых модель МЛ описывает мембрану с возбудимостью Класса 1 и Класса 2 [5].

В разделе **2.1** рассматривается детерминированная динамика модели МЛ. Она характеризуется наличием параметрических зон моно- и бистабильности и нескольких типов бифуркаций переходов от устойчивого равновесия к предельному циклу: жесткой бифуркации Андронова-Хопфа, седло-узловой на инвариантной кривой, седло-узловой бифуркации предельных циклов.

В разделе **2.2** изучается стохастическая динамика модели МЛ в различных параметрических зонах.

В подразделе **2.2.1** исследуется влияние стохастических возмущений на модель с возбудимостью Класса 2 в зоне параметров, где единственным аттрактором исходной детерминированной системы является устойчивое равновесие. Показывается, что в этой зоне вблизи жесткой бифуркации Андронова-Хопфа и седло-узловой бифуркации предельных циклов происходит стохастическая генерация мультимодальных колебаний. Этот феномен подтверждается изменениями плотности распределения стохастических траекторий и спектральной плотности мощности. Причины возникновения этого явления анализируются с помощью метода доверительных эллипсов.

В разделе **подразделе 2.2.2** модель изучается в параметрической зоне бистабильности, где в детерминированной системе сосуществуют устойчивое равновесие и предельный цикл. Показывается, что под действием шума в этой зоне происходят индуцированные шумом переходы между аттракторами. С помощью метода доверительных областей проводится анализ механизма возникновения этого феномена и даются оценки пороговых значений интенсивности шума. Найденные оценки хорошо согласуются со статистиками межспайковых интервалов, вычисленными с помощью прямого численного моделирования.

В подразделах 2.2.1 и 2.2.2 также проводится сравнение воздействия на систему аддитивного и параметрического шума, и показывается, что при параметрическом шуме рассматриваемые стохастические феномены происходят при меньших значениях интенсивности возмущений.

В разделе **подразделе 2.2.3** обнаружено, что в другой зоне моностабильности с устойчивым равновесием при приближении к точке седло-узловой бифуркации на инвариантной кривой под действием шума также происходит стохастическая генерация мультимодальных колебаний. В ходе анализа этого явления с помощью метода доверительных эллипсов (рис. 1а) показывается, что при приближении параметра  $I$  к точке бифуркации критические значения интенсив-

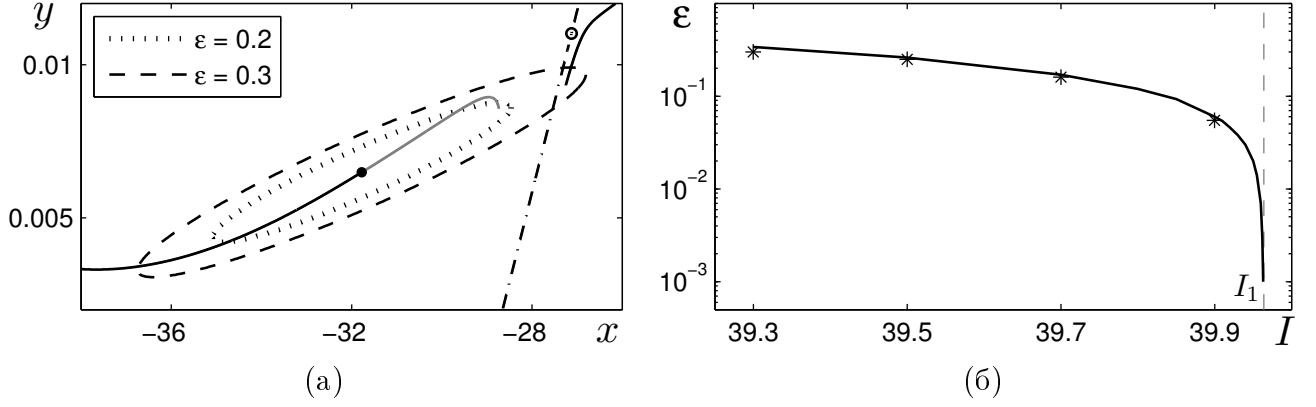


Рисунок 1: Стохастическая генерация мультимодальных колебаний в модели Моррис–Лекара (1) в зоне моностабильности с равновесием вблизи седло-узловой бифуркации на инвариантной кривой: (а) метод доверительных эллипсов ( $I = 39.5$ ); (б) оценки критической интенсивности шума.

ности шума, при которых происходит генерация мультимодальных колебаний, резко уменьшаются (рис. 1б). Таким образом, стохастические мультимодальные колебания в этой зоне могут возникать даже при очень малых случайных возмущениях.

В разделе **подразделе 2.2.4** изучается вариант феномена стохастической генерации мультимодальных колебаний при приближении к седло-узловой бифуркации предельных циклов и жесткой бифуркации Андронова-Хопфа для модели с возбудимостью Класа 1. Показывается, что этот феномен отличается от изученного в разделе 2.2.1 и объясняются причины этих различий. Возникновение мультимодальных колебаний связано с наличием в фазовой плоскости особого типа псевдосепаратрисы, обозначающей зону концентрации детерминированных траекторий.

В **третьей главе «Двумерная модель Хиндмарш-Роуз»** изучается стохастический вариант двумерной модели Хиндмарш-Роуз (2D-ХР):

$$\begin{aligned} \dot{x} &= y - ax^3 + 3x^2 + c - I + \varepsilon\dot{w} \\ \dot{y} &= b - 5x^2 - y, \end{aligned} \quad (2)$$

где  $x$  — мембранный потенциал,  $y$  — восстановительная переменная,  $w$  является стандартным винеровским процессом с параметрами  $E(w(t) - w(s)) = 0$ ,  $E(w(t) - w(s))^2 = |t - s|$  и  $\varepsilon$  — интенсивность шума. Динамика модели изучается при изменении параметра  $I$  и фиксированных значениях  $a$ ,  $b$ ,  $c$ .

В **разделе 3.1** изучаются детерминированные аттракторы и бифуркации системы 2D-ХР. Детерминированная динамика этой модели характеризуется наличием параметрических зон бистабильности. В одной из них сосуществуют два устойчивых равновесия, а в другой — устойчивые предельный цикл и равновесие. Кроме того, эта система демонстрирует особый тип бифуркации перехода

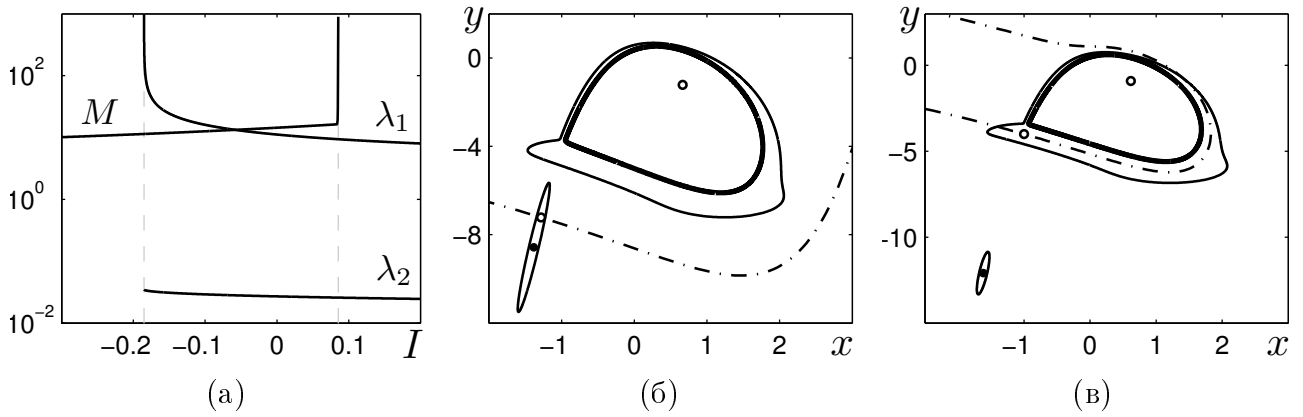


Рисунок 2: Индуцированные шумом переходы в двумерной модели Хиндмарш–Роуз (2) зоне сосуществования цикла и равновесия: (а) стохастическая чувствительность аттракторов; доверительные области при  $\varepsilon = 0.1$  для  $I = -0.18$  (б) и  $I = 0$  (в).

от предельного цикла к равновесию — гомоклиническую бифуркацию влипания предельного цикла в петлю сепаратрисы седла.

В связи с этими особенностями детерминированной системы 2D-ХР, в **подразделе 3.2.1** изучается воздействие шума на эту модель в зоне сосуществования двух устойчивых равновесий, а в **подразделе 3.2.2** исследуется влияние стохастических возмущений в зоне бистабильности с предельным циклом и равновесием. Показывается, что в обоих случаях в системе происходят индуцированные шумом переходы между сосуществующими аттракторами, которые приводят к возникновению бёрстовых колебаний. Проводится анализ этих явлений с помощью техники функций стохастической чувствительности и метода доверительных областей. Показывается, что стохастическая чувствительность аттракторов определяет, какой из них «доминирует» в системе при индуцированных шумом переходах (см. рис 2).

В **подразделе 3.2.3** изучается феномен стохастической генерации мульти-модальных колебаний вблизи гомоклинической бифуркации. В этой зоне исходная детерминированная система имеет три равновесия, одно из которых устойчивое. Возникновения стохастических мультимодальных колебаний в этом случае связано с прохождением траекторий вблизи сепаратрисы седла. С помощью анализа взаимного расположения доверительных эллипсов и сепаратрисы находятся оценки критической интенсивности шума, приводящих к генерации колебаний. Показывается, что полученные значения находятся в соответствии с результатами прямого численного моделирования.

В **подразделе 3.2.4** исследуется взаимосвязь рассмотренных стохастических феноменов с поведением старшего показателя Ляпунова. Показывается, что индуцированные шумом переходы в системе 2D-ХР сопровождаются трансформациями между порядком и хаосом. Изучаются различные сценарии «порядок — хаос», «хаос — порядок», «порядок — хаос — порядок». Показывается,

что система демонстрирует стохастические  $P$ - и  $D$ -бифуркации.

**Четвертая глава «Трёхмерная модель Хиндмарш-Роуз»** посвящена индуцированным шумом явлениям в трёхмерной модели Хиндмарш-Роуз (3D-ХР). Эта модель рассматривается в двух вариантах: классическом, предложенном в оригинальной работе [4], и в модифицированном [23].

Модель 3D-ХР в классическом варианте с добавлением случайных возмущений описывается следующей системой:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= y - x^3 + 3x^2 + I - z + \varepsilon\dot{w} \\ \dot{y} &= 1 - 5x^2 - y \\ \dot{z} &= r(s(x - x_0) - z).\end{aligned}\tag{3}$$

Динамика системы изучается при изменении параметра  $I$  и фиксированных значениях остальных параметров:  $r = 0.002$ ,  $s = 4$ ,  $x_0 = -1.6$ .

Вторая рассматриваемая стохастическая модель 3D-ХР задается системой

$$\begin{aligned}\dot{x} &= sax^3 - sx^2 - y - bz + \varepsilon\dot{w} \\ \dot{y} &= \varphi(x^2 - y) \\ \dot{z} &= r(s\alpha x + \beta - kz).\end{aligned}\tag{4}$$

Здесь фиксируются параметры  $a = 0.5$ ,  $b = 10$ ,  $k = 0.2$ ,  $s = -1.95$ ,  $\alpha = -0.1$ ,  $\varphi = 1$ ,  $r = 10^{-5}$ , и динамика системы исследуется при изменении параметра  $\beta$ .

В обоих случаях переменная  $x$  описывает мембранный потенциал, переменные  $y$ ,  $z$  отвечают за активацию и дезактивацию ионных токов,  $w$  является стандартным винеровским процессом с параметрами  $E(w(t) - w(s)) = 0$ ,  $E(w(t) - w(s))^2 = |t - s|$ , а  $\varepsilon$  задает интенсивность шума.

В **разделе 4.1** изучается детерминированная динамика системы 3D-ХР в классическом варианте. Она характеризуется многообразием динамических режимов и бифуркаций, среди них: различные виды колебаний (спайковые и бёрстовые разных типов), сосуществование аттракторов, бифуркации добавления и удвоения периода, хаотические режимы.

В **разделе 4.2** изучается воздействие шума на модель 3D-ХР в классическом варианте (3) в различных параметрических зонах.

В **подразделе 4.2.1** проводится анализ стохастической генерации мульти-модальных (бёрстовых) колебаний в зоне, где единственным аттрактором детерминированной системы является устойчивое равновесие, вблизи седло-узловой бифуркации предельных циклов. Показывается, что при этом количество спайков в генерируемых бёрстах может быть различным. Проводится анализ этого феномена (см. рис. 3) с помощью метода доверительных интервалов в главном направлении. Находятся интервалы, отвечающие зонам разного количества спайков в переходном процессе и соответствующие критические значения интенсивности шума.

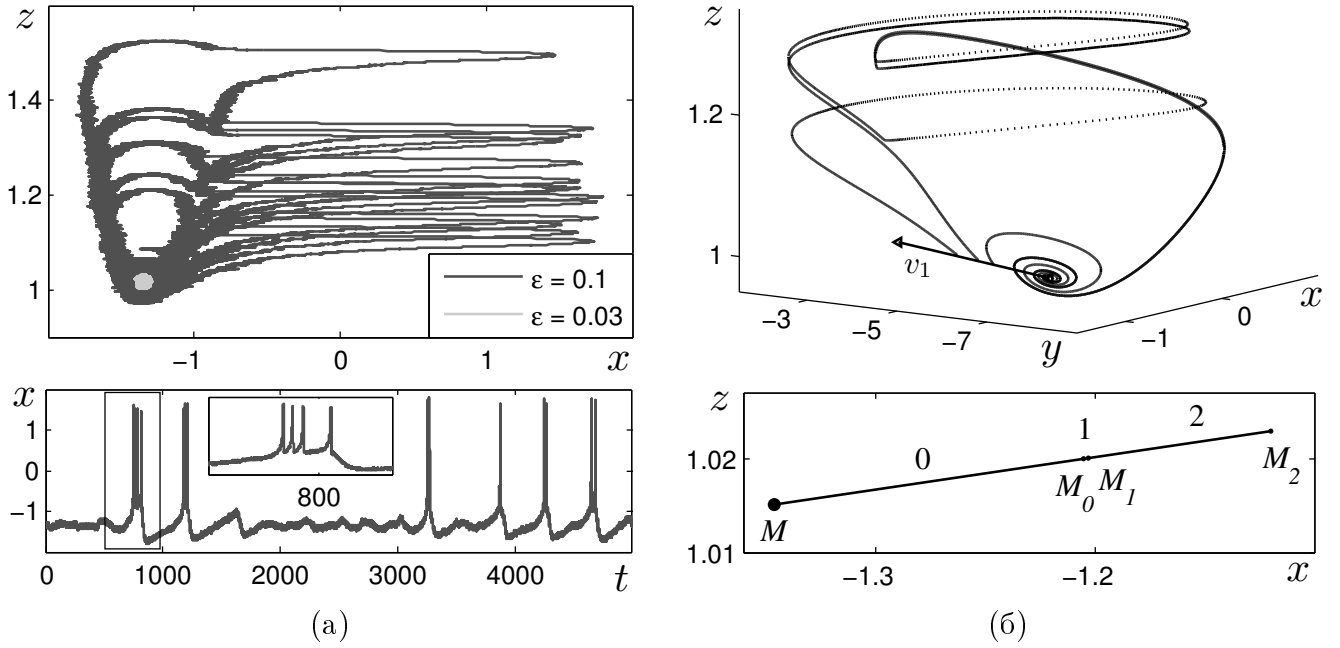


Рисунок 3: Стохастическая генерация бёрстовых колебаний в трёхмерной модели Хиндмарш–Роуз (3) при  $I = 1.2$ : (а) стохастические траектории и временные ряды; (б) метод доверительных интервалов в главном направлении.

В подразделе 4.2.2 изучаются индуцированные шумом переходы в зоне бистабильности модели, где сосуществуют бёрстовый предельный цикл и равновесие. Показывается, что в системе происходят стохастические  $P$ -бифуркации, связанные с качественными изменениями плотности распределения стохастических траекторий. Эмпирически оценивается вероятность нахождения в бассейнах притяжения аттракторов и пороговые значения интенсивности шума, соответствующие стохастическим переходам. С помощью метода главных направлений проводится анализ этого феномена и находятся оценки критических значений интенсивности шума. Показывается, что полученные аналитические оценки хорошо согласуются с эмпирическими.

В подразделе 4.2.3 исследуется влияние случайных возмущений на систему в зоне, где единственным аттрактором детерминированной системы является спайковый предельный цикл, вблизи каскада бифуркаций удвоения периода. Показывается, что в этой зоне шум приводит к трансформации спайковых колебаний в бёрстовые, что подтверждается изменениями распределения стохастических траекторий. Это явление изучается с помощью статистик межспайковых интервалов, и показывается, что в системе происходят стохастические  $P$ -бифуркации, связанные с качественными изменениями плотности распределения межспайковых интервалов. Графики коэффициента вариации межспайковых интервалов показывают, что в системе происходит антикогерентный резонанс. Механизм стохастической генерации бёрстов в этой зоне анализируется с помощью метода доверительных эллипсов в нормальной плоскости.

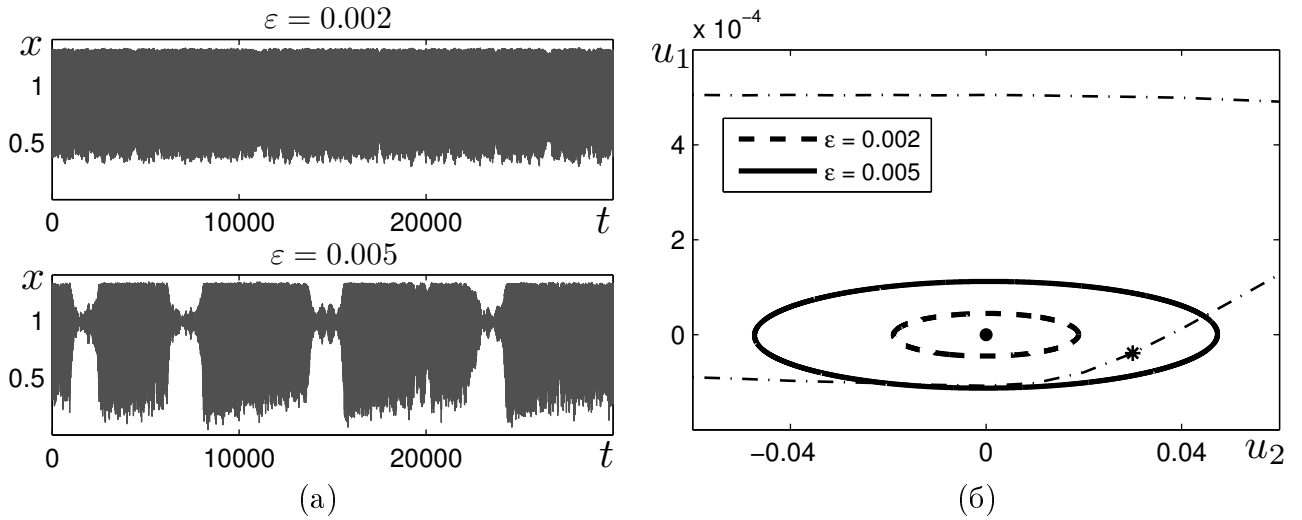


Рисунок 4: Стохастическая трансформация спайковых колебаний в тороидальные бёрстовые в трёхмерной модели Хиндмарш–Роуз (4) при  $\beta = -0.15$ : (а) временные ряды стохастической системы; (б) метод доверительных эллипсов в нормальной плоскости.

В разделе 4.3 рассматриваются особенности детерминированных аттракторов и бифуркаций модифицированной системы 3D-XP. Отличительной чертой этого варианта модели является наличие инвариантных торов, которые воспроизводят особый тип бёрстовых колебаний.

В разделе 4.4 исследуются стохастические феномены в модифицированной модели 3D-XP (4).

В подразделе 4.4.1 изучается воздействие шума в зоне, где единственным аттрактором детерминированной системы является предельный цикл. Показывается, что в этой зоне вблизи бифуркации Неймарка-Сакера под действием случайных возмущений в системе генерируется стохастический тор, при этом колебания трансформируются из спайковых в тороидальные бёрстовые. Этот феномен представлен на рис. 4 для значения параметра  $\beta = -0.15$ . Проводится анализ этого явления с помощью метода доверительных эллипсов в нормальной плоскости с применением метрики Махаланобиса. Аналитически находятся критические значения интенсивности шума, которые хорошо согласуются с различными эмпирическими характеристиками (плотность распределения случайных траекторий, спектральная плотность мощности, статистики межспайковых интервалов).

В подразделе 4.4.2 изучается воздействие шума на систему в другой параметрической зоне, в которой единственным аттрактором исходной детерминированной системы является устойчивое равновесие. Показывается, что в этом случае также происходит стохастическая генерация тороидальных колебаний, что подтверждается изменениями спектральной плотности мощности, средних значений и коэффициента вариации межспайковых интервалов. Этот феномен изучается с помощью метода доверительных эллипсов в главной плоскости.

Также в разделах 4.2 и 4.4 изучается взаимосвязь рассматриваемых стохастических феноменов с поведением старшего показателя Ляпунова, и показывается, что эти явления сопровождаются индуцированной шумом хаотизацией.

В пятой главе «Расщепление стохастических циклов» на примере двумерной модели ФитцХью–Нагумо (ФХН) изучается новое необычное явление — расщепление стохастических циклов.

Рассматривается следующий стохастический вариант модели ФХН:

$$\begin{aligned}\delta\dot{x} &= x - \frac{x^3}{3} - y \\ \dot{y} &= x + a + \varepsilon\dot{w}.\end{aligned}\tag{5}$$

Здесь  $x$  — мембранный потенциал,  $y$  — восстановительная переменная,  $\delta > 0$  — малый параметр временного масштаба,  $a$  — управляющий параметр, определяющий порог возбуждения,  $w$  — стандартный винеровский процесс с параметрами  $E(w(t) - w(s)) = 0$ ,  $E(w(t) - w(s))^2 = |t - s|$ , а  $\varepsilon$  — интенсивность возмущений. Динамика системы рассматривается при изменении параметра  $a$  и фиксированном  $\delta = 0.1$ .

В разделе 5.1 изучаются особенности детерминированной динамики модели ФХН. Это модель отличается высокой чувствительностью к вариациям параметров и начальных условий и наличием особых решений — циклов-канардов.

В разделе 5.2 в параметрической зоне циклов-канардов модели ФХН исследуется явление расщепления пучка стохастических траекторий, которое сопровождается перемежаемостью колебаний больших и малых амплитуд. Наряду с расщеплением амплитуд наблюдается также и частотное расщепление. Показано, что при увеличении интенсивности шума графики плотности распределения случайных траекторий из унимодальных трансформируются в бимодальные, что соответствует особой стохастической  $P$ -бифуркации, связанной с качественным изменением формы плотности распределения случайных состояний стохастического цикла. С помощью техники ФСЧ для модели ФХН представлена методика поиска и анализа циклов, для которых  $P$ -бифуркация расщепления происходит уже при весьма малых шумах. Также изучается явление индуцированной шумом хаотизации в стохастической модели ФХН. Показывается, что  $P$ -бифуркация расщепления стохастического цикла сопровождается  $D$ -бифуркацией индуцированной шумом хаотизации. На рис. 5 показаны графики плотности распределения стохастических траекторий и график старшего показателя Ляпунова при изменении интенсивности шума для значения параметра  $a = 0.986313$ , иллюстрирующие стохастические  $P$ - и  $D$ -бифуркации в системе (5).



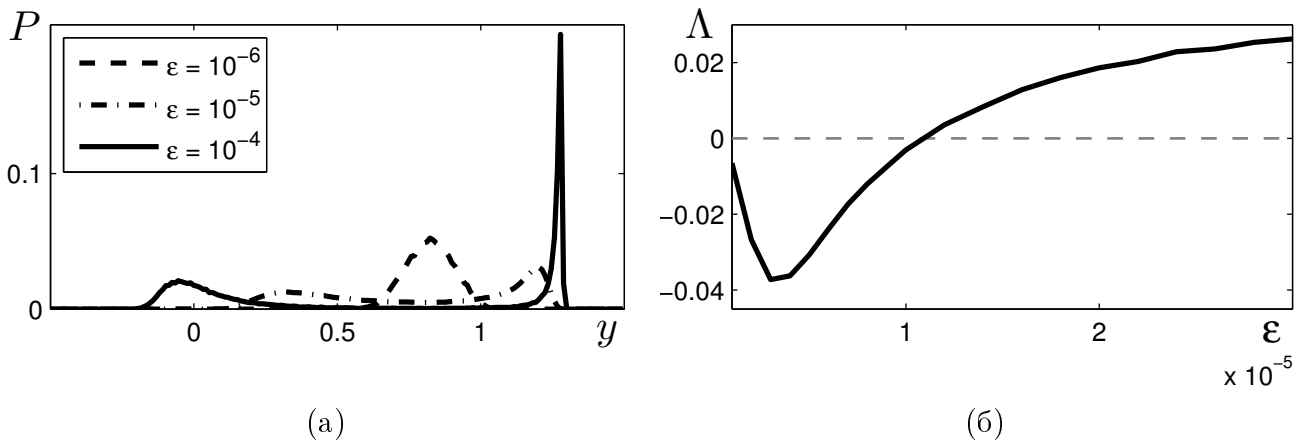


Рисунок 5: Стохастические  $P$ - и  $D$ -бифуркации в модели ФитцХью–Нагумо (5) при  $a = 0.986313$ : (а) плотность распределения случайных траекторий ( $P$ -бифуркация); (б) старший показатель Ляпунова (индуцированный шумом переход к хаосу).

**Шестая глава «Программные комплексы для исследования стохастической динамики нейронной активности»** посвящена описанию разработанных программных комплексов, позволяющих проводить компьютерные эксперименты для исследования стохастических систем нейронной активности, и реализующих предложенные алгоритмы анализа стохастических феноменов. Программные комплексы разработаны для изучаемых в диссертации моделей нейронной активности (МЛ, ФХН, 2D-ХР, 3D-ХР). В них реализованы методы моделирования и визуализации решений стохастических систем, поиска и анализа устойчивости детерминированных аттракторов, алгоритмы анализа стохастических феноменов, процедуры визуализации и обработки результатов, разработаны графические пользовательские интерфейсы. Программные комплексы написаны на языке программирования Java с использованием библиотек AWT и Swing для создания графического интерфейса. Программный комплекс, разработанный для модели ФитцХью–Нагумо, зарегистрирован в Роспатенте. Свидетельство о государственной регистрации программ для ЭВМ представлено в **приложении**.

В **заключении** подведены итоги диссертационной работы, сформулированы **основные результаты и выводы**.

1. Разработаны новые методы анализа вероятностных механизмов стохастических феноменов нейронной динамики, основанные на технике функций стохастической чувствительности и доверительных областей.
2. С помощью разработанных методов проведено комплексное исследование индуцированных шумом явлений в нескольких моделях нейронной активности (Моррис-Лекара, двух- и трёхмерная Хиндмарш-Роуз, ФитцХью-Нагумо) с различными типами детерминированных бифуркаций.

3. Для этих нейронных моделей выявлены основные типы стохастических феноменов, которые определяются динамическим режимом и видом бифуркации в исходных детерминированных системах:
- Стохастическая генерация мультимодальных колебаний в моностабильных системах с устойчивым равновесием и
    - мягкой бифуркацией Андронова-Хопфа;
    - жесткой бифуркацией Андронова-Хопфа;
    - седло-узловой бифуркацией равновесий;
    - седло-узловой бифуркацией на инвариантной кривой;
    - гомоклинической бифуркацией влипания цикла в петлю сепаратрисы седла;
    - седло-узловой бифуркацией предельных циклов;
    - бифуркацией Неймарка-Сакера (генерация квазипериодических колебаний).
  - Индуцированные шумом переходы между аттракторами в бистабильных системах с
    - двумя равновесиями;
    - равновесием и предельным циклом.
  - Стохастическая трансформация колебаний из унимодальных в мультимодальные в моностабильных системах с устойчивым предельным циклом и
    - каскадом бифуркаций удвоения периода;
    - бифуркацией Неймарка-Сакера (генерация квазипериодических колебаний);
    - предельными циклами-канардами (стохастическое расщепление циклов).
4. Обнаружены и исследованы стохастические P- и D-бифуркации, связанные с выявленными стохастическими феноменами в нейронных моделях.
5. Разработанные методы и алгоритмы реализованы в новых программных комплексах, позволяющих проводить компьютерные эксперименты для изучения стохастических моделей нейронной активности (Моррис-Лекара, двух- и трёхмерной Хиндмарш-Роуз, ФитцХью-Нагумо). Корректность и эффективность разработанных методов и программных комплексов были протестированы на модельных примерах и подтверждены результатами численных экспериментов.

## Список литературы

- [1] Hodgkin A. L., Huxley A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve // *J Physiol.*, 1952. V. 117. P. 500–544.
- [2] FitzHugh R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane // *Biophys. J.*, 1961. V. 1, N. 6. P. 445–466.
- [3] Morris C., Lecar H. Voltage oscillations in the Barnacle giant muscle fiber // *Biophys. J.*, 1981. V. 35. P. 193–213.
- [4] Hindmarsh J. L., Rose R. M. A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations // *Proc R Soc Lond B Biol Sci*, 1984. V. 221, N. 1222. P. 87–102.
- [5] Rinzel J., Ermentrout G. B. Analysis of neural excitability and oscillations // *Methods in Neuronal Modeling* / ed. by C. Koch, I. Segev. Cambridge : MIT Press, 1989. P. 135–169.
- [6] Izhikevich E. M. *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*. — Cambridge : MIT Press, 2007. — 521 p.
- [7] Понтрягин Л. С., Андронов А. А., Витт А. А. О статистическом рассмотрении динамических систем // *ЖЭТФ*, 1933. Т. 3, № 3. С. 165–180.
- [8] Стратонович Р. Л. *Избранные вопросы теории флуктуаций в радиотехнике*. — М. : Сов. радио, 1961. — 600 с.
- [9] Анищенко В. С. *Стохастические колебания в радиофизических системах*. — Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1985.
- [10] Horsthemke, W., Lefever R. *Noise-Induced Transitions*. — Berlin : Springer, 1984. — 338 p.
- [11] Arnold L. *Random Dynamical Systems*. — Berlin : Springer-Verlag, 1998. — 600 p.
- [12] Gammaitoni L., Hanggi P., Jung P., Marchesoni F. Stochastic resonance // *Rev. Mod. Phys.*, 1998. V. 70, N. 1. P. 223–287.
- [13] Gassmann F. Noise-induced chaos-order transitions // *Phys. Rev. E*, 1997. V. 55, N. 3. P. 2215–2221.
- [14] Lindner B., Garcia-Ojalvo J., Neiman A., Schimansky-Geier L. Effects of noise in excitable systems // *Physics Reports*, 2004. V. 392. P. 321–424.
- [15] Berglund N., Landon D. Mixed-mode oscillations and interspike interval statistics in the stochastic FitzHugh–Nagumo model // *Nonlinearity*, 2012. V. 25, N. 8. P. 2303.
- [16] Neiman A. B., Yakusheva T. A., Russell D. F. Noise-induced transition to bursting in responses of paddlefish electroreceptor afferents // *J. Neurophysiol.*, 2007. V. 98. P. 2795.
- [17] Pikovsky A. S., Kurths J. Coherence resonance in a noise-driven excitable system // *Phys. Rev. Lett.*, 1997. V. 78, N. 5. P. 775–778.

- [18] Longtin, A. Autonomous stochastic resonance in bursting neurons // Phys. Rev. E, 1997. V. 55, N. 1. P. 868–876.
- [19] Вентцель А. Д., Фрейдлин М. И. Флуктуации в динамических системах под действием малых случайных возмущений. — М. : Наука, 1979. — 424 с.
- [20] Башкирцева И. А., Ряшко Л. Б. Метод квазипотенциала в исследовании локальной устойчивости предельных циклов к случайным возмущениям // Изв. вузов. Прикл. нелинейная динамика, 2001. Т. 9, № 6. С. 104–113.
- [21] Bashkirtseva I. A., Ryashko L. B. Stochastic sensitivity of 3D-cycles // Mathematics and Computers in Simulation, 2004. V. 66, N. 1. P. 55–67.
- [22] Mahalanobis P. C. On the generalised distance in statistics // Proceedings of the National Institute of Sciences of India, 1936. V. 2, N. 1. P. 49–55.
- [23] Tsaneva-Atanasova K., Osinga H. M., Riess T., Sherman A. Full system bifurcation analysis of endocrine bursting models. // J. Theor. Biol., 2010. V. 264, N. 4. P. 1133–1146.

#### ПУБЛИКАЦИИ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

**Статьи, опубликованные в рецензируемых научных журналах и изданиях, определенных ВАК:**

1. Башкирцева И.А., Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Бифуркация расщепления стохастических циклов в модели ФитцХью-Нагумо. // Нелинейная динамика, 2013. Т. 9, № 2. С. 295-307. (0.8 п.л. / 0.27 п.л.)
2. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Анализ индуцированных шумом пачечных колебаний в двумерной модели Хиндмарш-Розе. // Компьютерные исследования и моделирование, 2014. Т. 6, № 4. С. 605-619. (0.6 п.л. / 0.3 п.л.)
3. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Стохастическая генерация колебаний больших амплитуд в двумерной модели Хиндмарш-Розе. // Вестник Удмуртского Университета. Математика. Механика. Компьютерные науки, 2014. № 2. С. 76-85. (0.9 п.л. / 0.45 п.л.)
4. Bashkirtseva I., Ryashko L., Slepukhina E. Noise-induced oscillation bistability and transition to chaos in FitzHugh-Nagumo model. // Fluctuation and Noise Letters, 2014. V.13, № 1. P. 1450004. (1 п.л. / 0.33 п.л.) (Scopus, WoS)
5. Bashkirtseva I., Ryashko L., Slepukhina E. Order and chaos in the stochastic Hindmarsh-Rose model of the neuron bursting. // Nonlinear Dynamics, 2015. V. 82, № 1. P. 919-932. (0.9 п.л. / 0.3 п.л.) (Scopus, WoS)
6. Ryashko L.B., Slepukhina E.S. Stochastic Generation of Bursting Oscillations in the Three-dimensional Hindmarsh–Rose Model. // Journal of Siberian Federal University. Mathematics and Physics, 2016. V. 9, № 1. P. 79-89. (Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Стохастическая генерация пачечных колебаний в трехмерной модели Хиндмарш–Роуз. // Журнал Сибирского федерального университета. Математика и физика, 2016. Т. 9, № 1. С. 79-89) (0.7 п.л. / 0.35 п.л.) (Scopus)

7. Слепухина Е.С. Индуцированные шумом колебания больших амплитуд в модели нейрона Моррис–Лекара с возбудимостью класса 1. // *Нелинейная Динамика*, 2016. Т. 12, № 3. С. 327-340. (0.8 п.л.) (Scopus)
8. Bashkirtseva I., Fedotov S., Ryashko L., Slepukhina E. Stochastic Bifurcations and Noise-Induced Chaos in 3D Neuron Model. // *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2016. V. 26, № 12. P. 1630032. (1.3 п.л. / 0.33 п.л.) (Scopus, WoS)
9. Slepukhina E. Stochastic sensitivity analysis of noise-induced mixed-mode oscillations in Morris–Lecar neuron model. // *Mathematical modeling of natural phenomena*, 2017. V. 12, № 4. P. 74-90. (1 п.л.) (Scopus, WoS)
10. Ryashko L., Slepukhina E. Noise-induced torus bursting in the stochastic Hindmarsh-Rose neuron model. // *Physical Review E*, 2017. V. 96. P. 032212. (0.8 п.л. / 0.4 п.л.) (Scopus, WoS)
11. Bashkirtseva I., Ryashko L., Slepukhina E. Methods of stochastic analysis of complex regimes in the 3D Hindmarsh-Rose neuron model. // *Fluctuation and noise letters*, 2018. V. 17, № 1. P. 1850008. (1.2 п.л. / 0.6 п.л.) (Scopus, WoS)

#### **Патенты и программы:**

12. Башкирцева И. А., Слепухина Е. С. Свидетельство о государственной регистрации программы для ЭВМ № 2015616550 «Стохастическая возбудимость модели Фитцхью-Нагумо». Федеральная служба по интеллектуальной собственности (Роспатент). Зарегистрировано 15.06.2015.

#### **Другие публикации:**

13. Ryashko L.B., Slepukhina E.S. Analysis of noise-induced transitions between spiking and bursting regimes in Hindmarsh-Rose neuron model. // *CEUR Workshop Proceedings*, 2016. V. 1662. P. 306-314. (0.6 п.л. / 0.3 п.л.)
14. Bashkirtseva I., Ryashko L., Slepukhina E. Analysis of stochastic phenomena in 2D Hindmarsh-Rose neuron model. // *AIP Conference Proceedings*, 2016. V. 1773. P. 060003. (0.5 п.л. / 0.17 п.л.)
15. Ryashko L., Slepukhina E., Nasyrova V. Noise-induced bursting in Rulkov model. // *AIP Conference Proceedings*, 2016. V. 1773. P. 060006. (0.3 п.л. / 0.1 п.л.)
16. Bashkirtseva I., Fedotov S., Ryashko L., Slepukhina E. Stochastic dynamics and chaos in the 3D Hindmarsh-Rose model. // *AIP Conference Proceedings*, 2016. V. 1790. P. 150007. (0.25 п.л. / 0.06 п.л.)
17. Ryashko L.B., Slepukhina E.S. Analysis of stochastic torus-type bursting in 3D neuron model. // *CEUR Workshop Proceedings*, 2017. Vol. 1894. P. 310-317. (0.5 п.л. / 0.25 п.л.)
18. Ryashko L.B., Slepukhina E.S. Noise-induced quasi-periodic oscillations in Hindmarsh-Rose neuron model. // *AIP Conference Proceedings*, 2017. Vol. 1886, 020084 (8 pages). (0.5 п.л. / 0.25 п.л.)

19. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Анализ воздействия аддитивного и параметрического шума на модель нейрона Моррис-Лекара. // Компьютерные исследования и моделирование, 2017. Т. 9, № 3. С. 449-468. (1.2 п.л. / 0.6 п.л.)
20. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Стохастическая динамика модели нейронной активности Хиндмарш-Розе. // III Информационная школа молодого ученого: сб. научных трудов / ЦНБ УрО РАН, Екатеринбург, 2013. С. 296-305. (0.1 п.л. / 0.05 п.л.)
21. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Анализ стохастической модели Хиндмарш-Розе. // Современные проблемы математики и её приложений: труды 45-й Международной молодежной школы-конференции. Екатеринбург: Институт математики и механики УрО РАН, Уральский федеральный университет, 2014. С. 266-269. (0.1 п.л. / 0.05 п.л.)
22. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Анализ стохастической возбудимости в модели нейрона Хиндмарш-Розе. // Динамика систем и процессы управления: тезисы докладов Международной конференции, посвященной 90-летию со дня рождения академика Н.Н. Красовского. Екатеринбург: Институт математики и механики УрО РАН, Уральский федеральный университет, 2014. С. 169-170. (0.3 п.л. / 0.15 п.л.)
23. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Стохастическая генерация пачечных колебаний в модели Хиндмарш-Розе. // Современные проблемы математики и её приложений: труды 46-й Международной молодежной школы-конференции. Екатеринбург: Институт математики и механики УрО РАН, Уральский федеральный университет, 2015. С. 174-178. (0.1 п.л. / 0.05 п.л.)
24. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Расщепление стохастического цикла в системе ФитцХью-Нагумо. // Современные проблемы математики: тезисы Международной (44 Всероссийской) молодежной школы-конференции. Екатеринбург: Институт математики и механики УрО РАН, 2013. С. 136-139. (0.1 п.л. / 0.05 п.л.)
25. Ryashko L.B., Slepukhina E.S. Stochastic dynamics of the FitzHugh-Nagumo neuron model in the limit cycles zone. // Тезисы 17-й Международной Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология — наука XXI века», Россия, г. Пущино, 2013. С. 85-86. (0.05 п.л. / 0.025 п.л.)
26. Слепухина Е.С. Стохастическая динамика модели нейрона ФитцХью-Нагумо. // Тезисы студенческих научных работ: Направление «Естественные науки» (XVI Обл. конкурс студ. науч.-исслед. работ «Научный Олимп» — Екатеринбург: Урал. федерал. ун-т, 2013. С. 21-22. (0.1 п.л.)
27. Ryashko L.B., Slepukhina E.S. Stochastic bifurcations in the Hindmarsh-Rose model. // Международная конференция-школа «Динамика бесконечных размерностей, диссипативные системы и аттракторы»: сборник тезисов. г. Нижний Новгород, 2015. С. 16. (0.05 п.л. / 0.025 п.л.)
28. Ryashko L.B., Slepukhina E.S. Noise-induced bursting in the spiking zone of the Hindmarsh-Rose model. // Тезисы 23-й международной конференции «Ма-

- тематика. Компьютер. Образование». Москва-Ижевск, 2016. С. 137. (0.05 п.л. / 0.025 п.л.)
29. Ryashko L., Slepukhina E., Nasyrova V. Noise-Induced Bursting in Rulkov Model. // Сборник тезисов Восьмой Конференции Евро-Американского Консорциума по распространению применения математики в технических и естественных науках, Албена, Болгария, 2016. С. 65. (0.06 п.л. / 0.02 п.л.)
  30. Ryashko L., Slepukhina E. Analysis of Stochastic Phenomena in 2D Hindmarsh-Rose Neuron Model. // Сборник тезисов Восьмой Конференции Евро-Американского Консорциума по распространению применения математики в технических и естественных науках, Албена, Болгария, 2016. С. 66. (0.06 п.л. / 0.03 п.л.)
  31. Bashkirtseva I., Ryashko L., Slepukhina E. Complex dynamic regimes in the stochastic Hindmarsh-Rose model. // Международная конференция-школа «Динамика, бифуркации и хаос»: сборник тезисов. г. Нижний Новгород, 2016. С. 39-40. (0.06 п.л. / 0.02 п.л.)
  32. Ryashko L.B., Slepukhina E.S. Stochastic sensitivity analysis of noise-induced phenomena in Morris-Lecar model. // Тезисы 24-й международной конференции «Математика. Компьютер. Образование», г. Пущино, 23-28 января 2017. Москва-Ижевск: Ижевский институт компьютерных исследований, 2017. С. 95. (0.06 п.л. / 0.03 п.л.)
  33. Ряшко Л.Б., Слепухина Е.С. Индуцированные шумом квазипериодические осцилляции в модели нейрона Хиндмарш-Роуз. // Тезисы докладов IV Международной молодежной научной конференции (Секции 3, 4, 5): Физика. Технологии. Инновации ФТИ-2017 (15–19 мая 2017 г.) Екатеринбург: УрФУ, 2017. С. 164-165. (0.06 п.л. / 0.03 п.л.)