

# FitzHugh-Nagumo 模型

**摘要:** FitzHugh-Nagumo (FH-N) 模型是以 Richard Fitzhugh (1922-2007) 和 J. Nagumo 等人命名。Richard Fitzhugh 在 1961 年提出该系统的, J. Nagumo 在第二年创造了等效电路。该模型是对 Hodgkin-Huxley (H-H) 模型进行了全面简化。到目前为止, 许多的研究者对 FH-N 模型的数学性质进行了深入的研究与讨论。本文就是对当前 FH-N 模型研究现状的做简单总结概述。

## 一、引言

Alan Lloyd Hodgkin 和 Andrew Fielding Huxley 在 1952 年建立的 Hodgkin-Huxley (H-H) 模型, H-H 模型是根据测定乌贼巨型轴突细胞膜与离子电导的时间特征而建立的模型, 是一个描述如何发起和传递神经元动作电位的数学模型, 从而解释了乌贼巨型轴突中动作电位的发起和传递的离子机制。H-H 模型是一组非线性微分方程, 是一个连续时间模型。之后 Richard Fitzhugh 在 H-H 模型基础上于 1961 年对其进行了简化后得出的一个较为简单的描述神经兴奋数学模型。在 1952 年 Nagumo 等人随后设计、实施并分析了与之等效的电路。用实验模拟了 FitzHugh 所简化的二阶非线性模型。

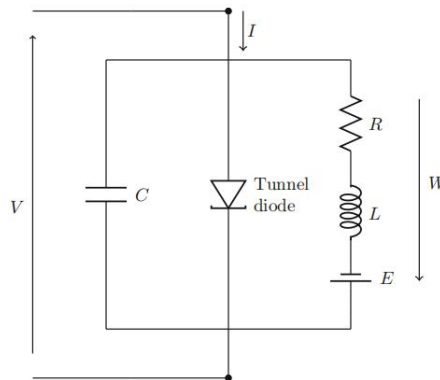


图 1 Nagumo 等人设计的等效电路【来自[1]】

FH-N 模型由两个耦合的非线性常微分方程组成, 其中一个方程描述了神经元膜电压的快速演化, 另一个方程表示钠通道失活和钾通道失活的缓慢“恢复”作用。该模型是用非线性正反馈膜电压来描述“再生自应激”, 用线性负反馈门电压来描述“再生自应激”。FH-N 模型是相对简单的, 并又保留了 H-H 模型的许多定性特征(分析性质和数值性质)的模拟神经元动力学行为的数学模型。本文主要分为两个部分对 FH-N 模型展开说明。第一部分主要介绍 FH-N 模型的数学模型方程。第二部分主要介绍 FH-N 模型的相关数学性质。例如: FH-N 系统的相位图分析、分岔分析、混沌行为和振荡。

## 二、FitzHugh-Nagumo 数学模型方程 (Mathematical Model Equation)

FH-N 模型具体的简化后的系统方程如下:

$$\begin{aligned} \dot{V} &= V - \frac{V^3}{3} - W + I_{ext} \\ \tau \dot{W} &= V + a - bW \end{aligned} \quad (1)$$

其中，变量  $V$  代表神经元的膜电位，它是一个快变量，参数  $I_{ext}$  为外部施加电流， $W$  为“恢复”变量，它是一个慢变量，代表钠通道失活和钾通道失活的综合效应。这里  $a$ 、 $b$  和  $\tau$  为正常数。

在 FH-N 模型中，如果外部刺激  $I_{ext}$  超过某个阈值，系统将在变量  $V$  和  $W$  松弛回到其静止值之前，在相空间中表现出特征偏移，所以 FH-N 模型是一个张弛振荡器（Relaxation oscillator）。

其实，FitzHugh 在构造 FH-N 方程时，是通过张弛振荡的 Bonhoeffer–van der Pol 模型的方程式做轻微修改而得到的。最初的 van der Pol 方程是一个二阶线性微分方程：

$$\ddot{V} + (V^2 - 1)\dot{V} + \frac{1}{\tau}V = 0 \quad (2)$$

该方程可以通过 Lienard 变换  $W = -\dot{V} + V - V^3/3$ ，变换为两个一阶微分方程：

$$\begin{aligned} \dot{V} &= V - V^3/3 - W \\ \dot{W} &= \frac{1}{\tau}V \end{aligned} \quad (3)$$

对于所有的  $\frac{1}{\tau} > 0$ ，系统方程（2）中的原点是一个不稳定的不动点（fixed point），被一个全局稳定的极限环（limit cycle）包围着。FitzHugh 在等式（2）中增加了线性项，使不动点移动，并使其稳定，即得 FH-N 模型方程（1）。

Christopher E. Elmer 和 Erik S. Van Vleck[2]主要考虑具有连续和离散扩散的 FH-N 系统的前向解（front solutions）和脉冲解（pulse solutions），该方程包含表示神经轴突去极化和超极化的项。从而使人们能够比较和对比由空间连续和空间离散的动作电位传播模型产生的动力学。利用分段线性双稳态非线性，将问题简化为一个线性非齐次方程，用变换方法可以得到该方程的候选解（candidate solutions）。然后证明了候选解与拟设的前向解或脉冲解是一致的，这是存在的必要条件。他们在文中主要是研究了 1-前向解和 1-脉冲解，并用两种方法证明了它们的存在：（1）他们证明无限区间解的一致性可以降低到有限区间上的一致性；（2）他们使用隐函数定理，从而证明了用摄动参数可以得到一致性。最后，他们提出了 FH-N 模型的一种具有 McKean 非线性性的描述兴奋性的特殊版本，一个既包括空间离散，又包含空间连续的微分方程。

Stefano Bonaccorsi 和 Elisa Mastrogiacomo[3]主要研究了随机 FH-N 方程，这是神经生物学模型中一类具有耗散非线性的随机微分方程组。它由两个变量组成，第一个变量  $V$  代表电压变量，第二个变量  $W$  代表恢复变量，与轴突中钾离子的浓度有关。除了证明初始数据的存在性、唯一性和连续依赖性外，他们主要关注解的渐近性并证明了一个与过渡半群  $P_t$  相关的不变遍历测度的存在性，进一步证明了它在空间  $L^2(H; \nu)$  中的无穷小生成器。

Browne, E. Momoniat 和 F.M. Mahomed[4]研究了经典 FH-N 方程到广义 FH-N 方程的映射。这些映射是可逆的并把经典 FH-N 方程的解转化为本文所考虑的广义 FH-N 方程的解。这些映射是通过考虑经典 FH-N 方程和文中考虑的广义 FH-N 方程所满足的李点对称性（Lie point symmetries）而得到的。之后给出了一个满足经典 FH-N 方程边界条件的广义 FH-N 方程的具体例子。文中还采用直线法得到了不满足经典 FH-N 方程边界条件的广义 FH-N 方程的数值解。其中所谓的经典 FH-N 方程是忽略了 FH-N 系统中的慢变量，如下

$$V_t = V_{xx} + V(V - a)(1 - V), \quad 0 < a < 1 \quad (4)$$

其中  $V(t, x)$  是穿过细胞膜的电势，初始条件

$$V(0, x) = f(x) \quad (5)$$

和边界条件

$$\left. \frac{\partial V}{\partial x} \right|_{x \rightarrow \pm\infty} = 0 \quad (6)$$

经典 FH-N 方程 (4) 是由 Fitzhugh[5] 和 Nagumo 等人[6] 得出。Kawahara 和 Tanaka[7] 已经确定了满足初始条件 (5) 和边界条件 (6) 的经典 FN 方程 (4) 的精确解

$$V(t, x) = \frac{a\beta_1 e^{\frac{1}{2}(\sqrt{2ax+a^2}t)} + \beta_2 e^{\frac{1}{2}(\sqrt{2x+t})}}{\beta_1 e^{\frac{1}{2}(\sqrt{2ax+a^2}t)} + \beta_2 e^{\frac{1}{2}(\sqrt{2x+t})} + \beta_3 e^{at}}$$

$$V(t, x) = \frac{1}{1 + \beta_4 e^{\frac{1}{2}((2a-1)t + \sqrt{2x})}}$$

$$V(t, x) = \frac{a}{1 + a\beta_5 e^{\frac{1}{2}((2a-a^2)t + \sqrt{2ax})}}$$

$$V(t, x) = \frac{e^{\beta_6 + \frac{1}{2}(1+a)t + \frac{ax}{\sqrt{2}}} - ae^{a(\beta_6 + \frac{1}{2}(1+a)t + \frac{x}{\sqrt{2}})}}{e^{\beta_6 + \frac{1}{2}(1+a)t + \frac{ax}{\sqrt{2}}} - e^{a(\beta_6 + \frac{1}{2}(1+a)t + \frac{x}{\sqrt{2}})}}$$
(7)

之后, Nucci 和 Clarkson[8] (稍后由 Clarkson 和 Mansfield[9]) 使用 Bluman 和 Cole[10] 开发的非经典 (条件) 对称方法, 以系统的方式获得这些解。为了确定满足扰动后的 (4) 的近似解, Shih 等人[11] 使用了近似条件对称方法。其中扰动与  $V$  成比例。Slavova 和 Zecca[12] 推导了 FH-N 方程组的细胞神经网络模型, 该模型是比 FH-N 系统更通用和用途更全的神经传导模型。

### 三、FitzHugh-Nagumo 模型的相位图分析 (Phase plane analysis)

对于 FH-N 模型方程 (1), 实验确定的参数  $a=0.7$ ,  $b=0.8$ ,  $\tau=1/0.08$ 。即

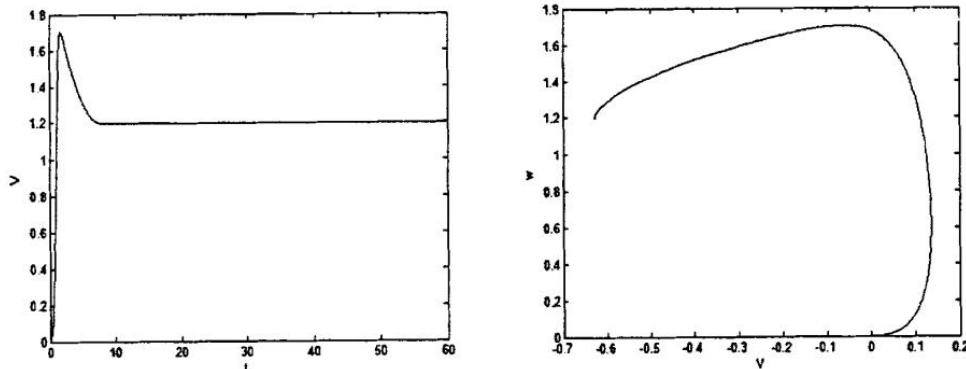
$$\begin{aligned} \dot{V} &= V - \frac{V^3}{3} - W + I_{ext} \\ \dot{W} &= 0.08(V + 0.7 - 0.8W) \end{aligned} \quad (8)$$

FH-N 模型的主要目的是从钠和钾离子流的电学性质中分离出发起和传递的基本数学性质。模型中包括

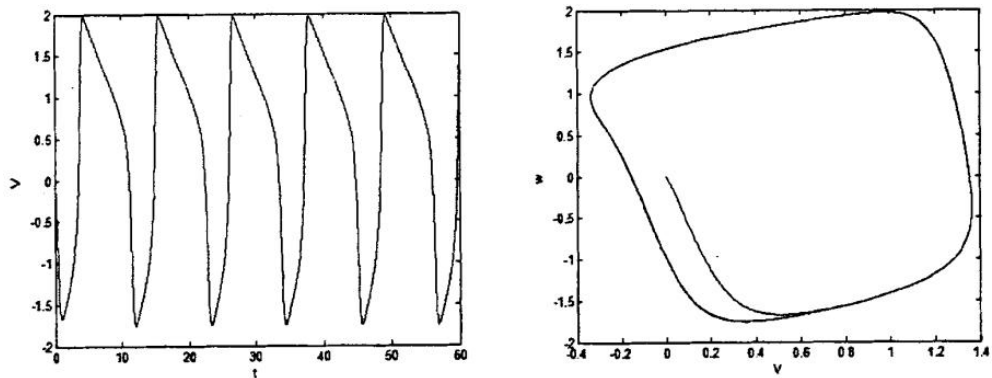
- ◎一种具有三次非线性的类电压变量, 允许通过正反馈进行恢复的自我应激;
- ◎一种具有线性动力学的恢复变量, 提供较慢的负反馈。

可令  $I_{ext}=-0.4$ 、 $I_{ext}=0$  和  $I_{ext}=1$ , 当  $I_{ext}=0$  时, 达到静息状态 (quiescent) (图 2a), 当  $I_{ext}=-0.4$  和  $I_{ext}=1$  时, 与  $I_{ext}=0$  时相比在图上可以观察到明显的膜电位脉冲放电和相位图都发生了明显的变化。

(a)  $I_{ext}=0$



(b)  $I_{ext} = -0.4$



(c)  $I_{ext} = 1$

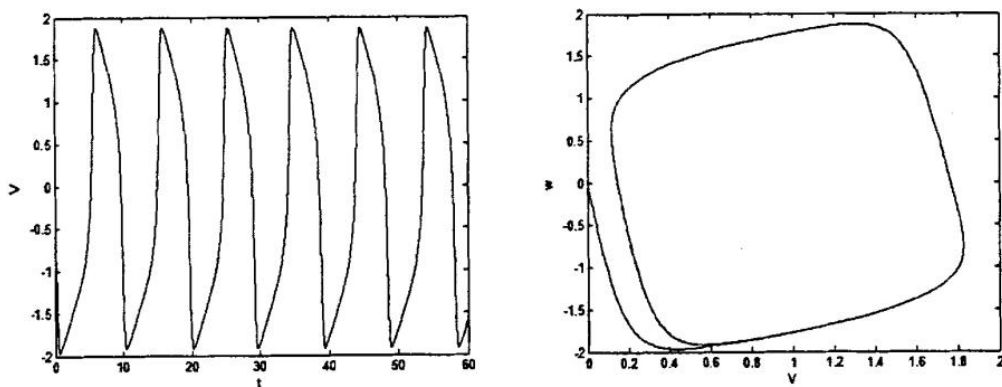


图2 神经元在不同的电流强度值下的脉冲放电（左）和相位图（右）【来自[]】

当令  $\dot{V} = 0$ 、 $\dot{W} = 0$  时，此时 FH-N 模型系统方程 (1) 达到稳定状态，可以确定两条零斜率线 (nullcline)，如下：

快变量  $V$  - 零斜率线： $W = V - \frac{V^3}{3} + I_{ext}$ ；

慢变量  $W$  - 零斜率线： $W = \frac{(V + a)}{b}$ 。

它们是组织 FH-N 系统动力学的相平面结构的基础。同样可令  $I_{ext} = 0$  和  $I_{ext} = 0.5$ ，在这两个不同的参数下，零斜率线在相平面的曲线图如下：

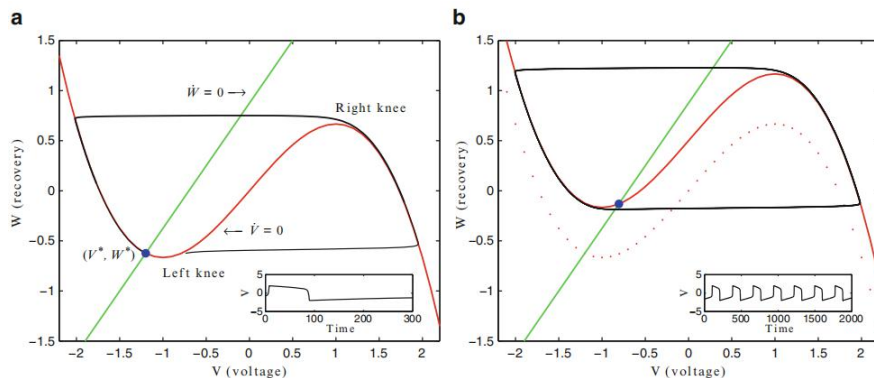


图3 a: 静息状态,  $I_{ext} = 0$ ,  $(V^*, W^*)$  为稳定的; b: 兴奋尖峰,  $I_{ext} = 0.5$ ,  $(V^*, W^*)$  为不稳定的【来自[]】

在图2中可以观察到  $V$  - 零斜率线的 (左) 局部最小值和 (右) 局部最大值通常称为“膝

盖”。膝盖将  $V$ -零斜率线分为三个“分支”、左、中和右。FH-N 系统的不动点位于沟壑的交汇处。（在  $1-2b/3 < a < 1$ 、 $0 < b < 1$  和  $b > 1/\tau^2$  条件下，恰好有一个固定点。）当固定点位于  $V$ -零斜率线的左分支上时，该固定点对于施加电流  $I$  的低值是稳定的，因此系统保持静止，除非受到扰动如图 2a 所示。随着  $I$  的增加， $V$ -零斜率线向上移动，并且平衡位置向中间分支移动。当不动点到达  $V$ -零斜率线的左膝时，它经历了 Hopf 分岔，产生了一个极限环。因此，对于足够大的  $I$  值，FH-N 系统模拟兴奋尖峰 (Tonic spiking)，如图 2b 所示。FitzHugh-Nagumo 模型的相图分析中主要涉及到三个区域即震荡区域 (Oscillation region)、双稳态区域 (Bistable region) 和兴奋区域 (Excitation region)。在震荡区域内，状态点将沿着极限环移动，在双稳态区域内，状态点将缓缓地回到某一个稳定的定点，此点移动到定点的位置是由初始条件决定的。兴奋区域是最重要的区域，因为神经元的动作电位就是在该区域产生。电压变量的曲线定性描述了在真实神经元上观测到的动作电位。但相平面的轨迹图仅体现了放电幅值的变化，没有表征放电频率的变化情况，所以需要进一步分析。FH-N 神经元模型的放电模式取决于平衡点的稳定性，若平衡点是稳定的，神经元处于静息态；若平衡点是不稳定的，神经元处于周期放电。

#### 四、FitzHugh-Nagumo 模型的分岔分析 (Bifurcation analysis)

Tanya Kostova 等人[13]研究了非扩散 FH-N 方程的几个方面。文中证明了 FH-N 系统超临界和亚临界 Hopf 分岔的存在且证明了所有分岔图的数目都是 8，但是连续发生的分岔可能非常丰富。他们对一个例子进行了数值研究，这个例子展示了一系列不同的分岔，在他们所研究的系统的各种情况下，FH-N 系统具有不稳定的周期解，这些周期解通过次临界 Hopf 分岔出现。在其他情况下，会发生超临界 Hopf 分岔。Bogdanov-Takens (B-T) 分岔 (Kuznetsov[14]) 也是该系统的特征。他们在文中还展示了平衡和周期解的同宿分岔和鞍节点分岔。他们所考虑的是无扩散的 FH-N 方程：

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= \varepsilon g(V) - W + I_{ext} \\ \frac{dW}{dt} &= V - aW \end{aligned} \quad (9)$$

其中  $g(V) = V(V - \lambda)(1 - V)$ ， $0 < \lambda < 1$  且  $a, \varepsilon > 0$ 。虽然方程组 (9) 已经被许多研究者在不同的背景下进行了研究 Armbruster[15]；Dangelmayr 和 Guckenheimer[16]；Rajasekar 和 Lakshmanan[17][18]；Sato 和 Doi[19]，但是他们没有从非线性动力学理论的角度来对该系统的动力学进行详细的处理。本文的目的是对 FH-N 系统 (9) 进行详细的分析，并证明了系统表现出许多已知的分岔类型，其中一些是以非典型的方式产生的。

Seiji Tanabe 和 K. Pakdaman[20]分析的主要指导点是 S. Tanabe, S. Sato 和 K. Pakdaman[21] 中的噪声诱导转变引导他们对现象学随机分岔 L. Arnold[22]的研究，即在随机系统中，参数值的变化导致相应 Fokker-Planck 方程的平稳解发生质的变化。然而，对这种分岔的分析仍然很困难，因为没有对这种变化的一般代数描述，例如，用于描述确定性系统的局部分岔。尽管如此，这表明在一个适当定义的确定性近似中，将现象学随机分岔捕获为确定性分岔是可能的。他们的目的是定义这种近似，并将其应用于噪声强度增加时 FH-N 模型随机分岔的研究。他们的出发点是用 Rodriguez 和 Tuckwell (RT) 的高效和系统的方法来计算模型变量的瞬态动力学 R. Rodriguez 和 H. C. Tuckwell[23]、H. C. Tuckwell 和 R. Rodriguez[24]、R. Rodriguez 和 H. C. Tuckwell[25]。更准确地说，RT 的方法是假设当波动很小时，系统状态变量的分布呈高斯形状。在这一假设下，从耦合随机微分方程的大网络模拟中抽取的统计估计被第一个一阶和二阶矩的纯确定性微分方程系统所取代。他们为 FH-N 模型[24]建立了瞬态

方程。接收白高斯噪声的标准 FH-N 模型由以下随机微分方程描述：

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= A(x, y) + I + \xi(t) \\ \frac{dy}{dt} &= B(x, y)\end{aligned}\quad (10)$$

其中函数  $A(x, y) = ax^3 + bx^2 + cx + hy$  和  $B(x, y) = ex + fy + g$  和噪声项  $\xi(t)$  同时满足  $E[\xi(t)] = 0$  和  $E[\xi(t)\xi(s)] = \sigma^2\delta(t - s)$ 。假设变量的分布近似为高斯形式，这样它们就可以完全由它们的一阶矩和二阶矩（即平均值、方差和协方差）来表征。然后利用  $x$  和  $y$  的矩表达式的二阶泰勒展开式，利用奇数阶矩为零的事实，推导出矩方程为

$$\begin{aligned}\frac{dm_1}{dt} &= F_1(m_1, m_2, S_1) = A(m_1, m_2) + \frac{1}{2} A_{xx}(m_1, m_2)S_1 + I_{ext} \\ \frac{dm_2}{dt} &= F_2(m_1, m_2) = B(m_1, m_2) \\ \frac{dS_1}{dt} &= F_3(m_1, S_1, C_{12}) = 2[A_x(m_1, m_2)S_1 + A_y(m_1, m_2)C_{12}] + \sigma^2 \\ \frac{dS_2}{dt} &= F_4(m_2, S_2, C_{12}) = 2[B_x(m_1, m_2)C_{12} + B_y(m_1, m_2)S_2] \\ \frac{dC_{12}}{dt} &= F_5(m_1, S_1, S_2, C_{12}) = B_x(m_1, m_2)S_1 + A_y(m_1, m_2)S_2 + [A_x(m_1, m_2) + B_y(m_1, m_2)]C_{12}\end{aligned}\quad (11)$$

在所有模型中，它们的近似值与随机系统在低噪声振幅下的瞬态特性非常吻合。然而，正如他们所指出的，在一段时间之后，它们的近似值可能会崩溃。因此，他们的方法不适合于分析有噪声神经元模型的渐近行为。因此，我们首先修改他们的方法，使之适应于可兴奋噪声神经元模型中状态变量的平稳分布分析。然后，他们证明了这些修正矩方程中的确定性分岔可以用来描述有噪声 FH-N 中的现象学随机分岔。有关 FH-N 分岔的最新综合研究，请参考 [26]。

## 五、FitzHugh-Nagumo 模型的混沌行为 (Chaotic behaviour)

S.Rajasekar 和 M. Lakshmanan[27]从数值角度研究了在 Bonhoeffer-van der Pol 振荡器中输入带有偏压  $A_0$  的周期性电流  $A_1 \cos t$  的作用。由于在保持其他参数不变的情况下，参数  $A_1$  在没有偏压的情况下而发生变化，因此发现典型的倍周期分岔序列会导致混沌动力学现象。在[7]中利用周期性膜电流  $A_1 \cos t$  和偏压  $A_0$  的 BVP 振荡器，方程（1）可以写为

$$\begin{aligned}\dot{V} &= V - \frac{V^3}{3} - W + A_0 + A_1 \cos t \\ \dot{W} &= \frac{1}{\tau}(V + a - bW)\end{aligned}\quad (12)$$

同样，为了我们的进一步研究，他们将参数固定在  $a=0.7$ ,  $b=0.8$ ,  $c=0.1$ ,  $A_0=0$ ，并从较小的值变化  $A_1$ 。对于  $0 < A_1 < 0.648$ ，数值模拟表明存在周期  $T$  的极限周期吸引子。可以定性地说，这种极限周期行为对应于编码神经组织中单个神经纤维的脉冲序列（H. Treutlein、K. Schuhen 和 Ber. Bunsen. Ges[28]）。当  $A_1=0.648$  时就会出现分岔，形成一个周期为  $2T$  的极限环。当  $T=0.7$  时，对应于两个脉冲列的周期为  $2t$  的极限环变得不稳定，并产生周期为  $4T$  的极限环（四个脉冲列）。他们还分别在  $T=0.714$  和  $T=0.717$  下获得了周期为  $8T$  和周期为  $16T$  的极限环。这种分岔累积在  $A_1$  约为  $0.74$ 。通过寻找  $W$  的极小值，绘制了倍周期分岔图（3），在实际的生物系统中，我们可以把  $n$ -周期轨线看作一个  $n$ -脉冲列，它对单个神经纤维的信号进行编码。通过周期加倍处理混沌的方法与 Feigenbaum 方案（M.J. Feigenbaum 和 J. Stat[29]、[30]）一致。

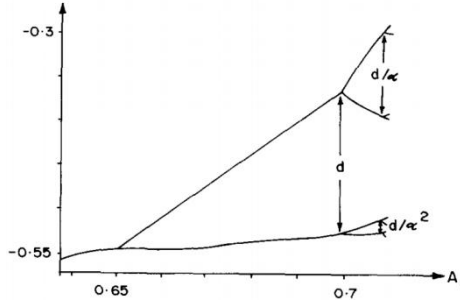


图4 BVP 振荡器的倍周期分岔图【来自[]】

Efstratios K. Kosmidis 和 K. Pakdaman[31]检验了 FH-N 模型。他们将研究重点放在分岔点附近。这项工作揭示了一个不可靠的分岔来源，即随机混沌（Stochastic chaos），这是神经元固有的尖峰产生机制。他们首次证明了白高斯输入可以使 FH-N 网络模型处于混沌状态。他们使用随机动力系统理论（Arnold[32]）中的方法来证明可靠性损失与随机混沌的发生有关。我们将混沌响应与一个正的第一李雅普诺夫指数联系起来，描述了控制随机 FH-N 的吸引子的形状，并讨论了这些结果在神经编码理论中的重要性。

## 六、FitzHugh-Nagumo 模型的振荡（Oscillation）

JianZhong Su[33]研究了 FH-N 方程

$$\begin{aligned} V_t &= DV_{xx} - f(V) - W + I(x, t) \\ W_t &= bV - b\gamma W \end{aligned} \quad (13)$$

的 Hopf 分岔点的慢通道问题，其中  $f(V) = V(V - 1)(V - a)$ ， $I(x, t) = I_0 + \varepsilon t$ ， $D$ ， $b$  和  $\gamma$  是正常数，且  $0 < a < 1/2$ 。当  $\varepsilon = 0$  系统在  $I = I_*$  处具有 Hopf 分岔，Jakobson 和 Guttman 的实验结果表明当  $\varepsilon$  为较小的正值时，大振幅振荡仅在  $I$  达到  $I_*$  值以上时才发生。S.M.Baer T. Erneux 和 J. Rinzel[34]的论文对这些现象进行了数值研究，并对系统的激发（跳跃）时间进行了预测。具体的分析过程可见[9]的第七部分。

Mathieu Desroches、Bernd Krauskopf 和 Hinke M. Osinga[35]研究了自耦合 FH-N 系统中混合模振荡的产生。他们考虑的自耦合 FH-N 方程形式如下：

$$\begin{aligned} V' &= h - \frac{V^3 - V + 1}{2} - \gamma s V \\ h' &= -\varepsilon(2h + 2.6V) \\ s' &= \beta H(V)(1 - s) - \varepsilon \delta s \end{aligned} \quad (14)$$

变量  $V$  代表神经元膜的电压电位， $h$  代表钠通道失活， $s$  代表网络中的突触耦合。参数  $\gamma$  是耦合强度， $\beta$  是激活率， $\varepsilon$  和  $\delta$  决定了失活  $h$  和突触  $s$  的衰变率，系统（14）利用赫维赛德函数（Heaviside function） $H(V)$ ，当  $V < 0$  时  $s$  变化缓慢（静默相）的特征， $V > 0$  时  $s$  变化较快（活跃相）。注意，参数  $\beta$  仅在系统处于激活阶段时起作用。实际上， $\varepsilon$  作为奇异摄动参数， $h$  和  $s$  的失活在比电压  $V$  慢得多的时间尺度上演化。他们在文中所研究的这种类型的振荡可以解释为张弛振荡和小振幅振荡的组合，它们由与临界流形上的折奇点相关的鸭解控制。自耦合 FH-N 系统具有一个三次临界流形和一个相关的节点型折奇点。因此，有相应的吸引和排斥慢流形交叉在鸭解处。他们提出了一种计算二维慢流形（光滑表面）的通用技术。这种技术基于一种边界值问题方法，即将流形计算为轨道段的一个参数族。计算表面的可视化使得对系统的几何结构有了前所未有的了解。特别是，他们的技术允许将鸭解识别为吸引和排斥慢流形的交叉曲线。

Maciej Krupa 和 Jonathan D. Touboul[36]主要研究了具有时滞的 FH-N 系统:

$$\begin{aligned}x_t' &= x_t - \frac{x_t^3}{3} + y_t + J(x_t - x_{t-\tau}) \\y_t' &= \varepsilon(a - x_t)\end{aligned}\quad (15)$$

当时滞变化时, 系统会出现各种复杂的振荡。系统 (15) 是慢/快的, 在快速方程中, 时间尺度比率由一个小参数  $\varepsilon$  和一个任意有限尺度的延迟  $\tau \geq 0$  给出。它可以看作是神经网络的一个简单模型, 其中延迟模拟了信息通过轴突和突触的典型传输时间, 此内容具体可见[11]的第 1.2 节。他们发现的大多数动力机制与他们的模型系统相比, 在更一般的环境中是相关的。他们方法的独创性是在延迟方程中使用几何奇异摄动理论 (GSPT) (Jones[37]; Rinzel[38])。

从定性上讲, 将看到随着延迟的增加, 系统 (15) 可以经历两种类型的从稳态到振荡动力学的转变: 一种是通过延迟诱导的鸭现象 (Benoit 等人[39]; Baer 和 Erneux [40]; Dumortier 和 Roussarie [41]), 以及由于快速动力学延迟导致的慢流形的失稳。在第 5 节中详细介绍了具有时滞的 FH-N 系统的混合模式振荡。

许多研究者证明了 FH-N 方程的行波解接近于该方程的一个奇异极限。Christopher K. R. T. Jones[42]证明了这些波相对于完整的偏微分方程组是稳定的, 也就是说, 行波的初值 (在超范数中) 会导致解衰减到波在时间上的某些平移。所使用的技术是线性稳定原则; Evans[43-45]给出了在这种情况下使用的框架。对谱的搜索导致了线性常微分方程组的产生。证明使用动力学系统的论点来分析这些接近奇异极限的情况。行波在反应扩散方程理论中起着核心作用。已经开发了许多技术来发现这种波, 即证明它们的存在; 可以参见 Conley 和 Gardner[46]、Gardner 和 Smoller[46]和 Dunbar[49]以获得最近的结果。然而, 它们相对于偏微分方程的稳定性方程仍然相当开放。标量方程现在已经被很好地理解了; 可以参见 Fife[50]、Fife 和 Mcleod[51]和 Bramson[52]。Feroe[53]对 FH-N 方程的稳定性问题进行了一些数值计算, 并对非线性项进行了分段线性假设。[42]将证明 FH-N 方程的行波解的稳定性结果。

在弱恢复状态下, 得到了离散 FH-N 方程的快行波脉冲的存在性。FH-N 方程系统展示了一个快速波分支, 该分支从奇异脉冲解分岔出来。Hermen Jan Hupkes 和 Bjorn Sandstede[54]考虑了离散 FH-N 方程

$$\begin{aligned}\dot{V}_i(t) &= \alpha[V_{i+1}(t) + V_{i-1}(t) - 2V_i(t)] + g(V_i(t)) - W_i(t) \\W_i &= \varepsilon(V_i(t) - \gamma W_i(t))\end{aligned}\quad (16)$$

其中对每个  $i \in \mathbb{Z}$ ,  $V_i, W_i \in \mathbb{R}$ , 非线性函数  $g$  取自  $g(V; a) = V(1-V)(V-a)$  的双稳态非线性项, 其中  $0 < a < 1$ 。我们考虑任意正耦合系数  $\alpha > 0$ , 取  $0 < \varepsilon$  且远小于 1, 假设  $\gamma > 0$  且不是太大, 因此  $\{(V_i, W_i)\}_{i \in \mathbb{Z}} = (0, 0)$  是 (16) 的唯一  $i$ -独立静止状态; 这要求对于所有  $W \neq 0$  时有  $g(\gamma W) \neq W$ 。在[13]中还提到了 FH-N 系统的行波和离散 FH-N 系统的行波。具体内容可以阅读文中的 1.1 和 1.3 节。

FH-N 模型参数之一是两个时间尺度的比值  $\frac{1}{\tau}$ , 在神经轴突的典型模拟中, 该比值取 0.001 到 0.1 之间的值。基于在  $\frac{1}{\tau} = 0$  处存在一个 (奇异) 极限, 表明了 FH-N 方程在足够小的  $\frac{1}{\tau} > 0$  下允许一个稳定的行波脉冲解。Gianni Arioli 和 Hans Koch[55]证明了  $\frac{1}{\tau} = 0.01$  的解的存在性, 无论是对于无限长的圆形轴突还是轴突。详细介绍可以参考[55]的第 2 和第 3 节。



## 总结和讨论

本次对 FitzHugh-Nagumo 模型的综述,主要是对 FH-N 模型的来源及数学模型方程进行了简单的介绍,之后对 FH-N 模型的相关数学性质,如: FH-N 系统的相位图分析、分岔分析、混沌行为和振荡的研究现状进行了简要的总结。但是这还是不够全面的,还可以在 FH-N 系统的稳定性、噪声情况、随机共振及想干共振等方面进行拓展总结。特别是在 FH-N 系统的混沌与同步都值得深入研究。

## 参考文献:

- [1] William Erik Sherwood.FitzHugh–Nagumo Model. DOI 10.1007/978-1-4614-7320-6\_147-1.
- [2] C. E. Elmer and E. S. Van Vleck,Spatially discrete FitzHugh–Nagumo equations,SIAM J.Appl.Math.,65(2005),pp.1153–1174.
- [3] Bonaccorsi, S. , & Mastrogiacomo, E. . (2008). Analysis of the stochastic fitzhugh–nagumo system. *Infinite Dimensional Analysis, Quantum Probability and Related Topics*, 11(03), 427-446.
- [4] Browne P,Momoniat E,Mahomed F M.A generalized Fitzhugh–Nagumo equation[J].Nonlinear Analysis Theory Methods & Applications,2008,68(4):1006-1015.
- [5] R. Fitzhugh, Impulse and physiological states in models of nerve membrane, *Biophys. J.* 1 (1961) 445–466.
- [6] J.S.Nagumo,S.Arimoto,S.Yoshizawa,An active pulse transmission line simulating nerve axon,Proc.IRE 50(1962)2061–2071.
- [7] T.Kawahara,M.Tanaka,Interactions of traveling fronts:An exact solution of a nonlinear diffusion equation,Phys.Lett.97A (1983)311–314.
- [8] M.C. Nucci, P.A. Clarkson, The nonclassical method is more general than the direct method for symmetry reductions. An example of the Fitzhugh–Nagumo equation, *Phys. Lett. A* 164 (1992) 49–56.
- [9] P.A. Clarkson, E.L. Mansfield, Symmetry reductions and exact solutions of a class of nonlinear heat equations, *Physica D* 70 (1993) 250–288.
- [10] G.W. Bluman, J.D. Cole, The general similarity of the heat equation, *J. Math. Mech.* 18 (1969) 1025–1042.
- [11] M. Shih, E. Momoniat, F.M. Mahomed, Approximate conditional symmetries and approximate solutions of the perturbed Fitzhugh–Nagumo equation, *J. Math. Phys.* 46 (2005) 023503.
- [12] A. Slavova, P. Zecca, CNN model for studying dynamics and travelling wave solutions of Fitzhugh–Nagumo equation, *J. Comput. Appl. Math.* 151 (2003) 13–24.
- [13] Kostova, T. , Ravindran, R. , & Schonbek, M. . (2004). Fitzhugh–nagumo revisited: types of bifurcations, periodical forcing and stability regions by a lyapunov functional. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 14(03), 913-925.
- [14] Kuznetsov, Yu. [1995] *Elements of Applied Bifurcation Theory* (Springer-Verlag, Berlin).
- [15] Armbruster, D. [1997]“The (almost) complete dynamics of the FitzHugh Nagumo equations,”*Nonlinear Dynamics*, ed. Guran, A. (World Scientific, Singapore),pp. 89–102.
- [16] Dangelmayr, G. & Guckenheimer, J. [1987]“On a four parameter family of planar vector fields,”*Arch. Rat.Mech. Anal.* 97, 321–352.
- [17] Rajasekar, S. & Lakshmanan, M. [1988a]“Period doubling route to chaos for a BVP oscillator with periodic external force,”*J. Theor. Biol.* 133, 473–477.
- [18] Rajasekar, S. & Lakshmanan, M. [1988b] “Period doubling bifurcations, chaos, phase locking and Devil’s staircase in a BVP oscillator,” *Physica D*32, 146–152.
- [19] Sato,S.&Doi,S.[1992]Response characteristics of the BVP neuron model to periodic pulse input,*Math.Biosci.*112,243–259.
- [20] Tanabe S,Pakdaman K.Dynamics of moments of FitzHugh–Nagumo neuronal models and stochastic bifurcations[J].Physical Review E,2001, 63(3):031911.
- [21] S. Tanabe, S. Sato, and K. Pakdaman, *Phys. Rev. E* 60, 7235(1999).
- [22] L. Arnold, *Random Dynamical Systems* (Springer-Verlag, Berlin, 1998).
- [23] R. Rodriguez and H. C. Tuckwell, *Phys. Rev. E* 54, 5585 (1996).

- [24] H. C. Tuckwell and R. Rodriguez, *J. Comput. Neurosci.* 5, 91(1998!).
- [25] R. Rodriguez and H. C. Tuckwell, *BioSystems* 48, 187 (1998).
- [26] H. Lecar and R. Nossal, *Biophys. J.* 11, 1048(1971); H. Lecar, *Biophys. Soc. Abstracts* 13, 158a (1973).
- [27] Rajasekar S, Lakshmanan M. Period-doubling bifurcations, chaos, phase-locking and devil's staircase in a Bonhoeffer-van der Pol oscillator[J]. *Physica D Nonlinear Phenomena*, 1988, 32(1):146-152.
- [28] H. Treutlein and K. Schuhen, *Ber. Bunsen. Ges. Phys. Chem.* 89 (1985) 710.
- [29] M.J. Feigenbaum, *J. Stat. Phys.* 19 (1978) 25.
- [30] M.J. Feigenbaum, *Los Alamos Science* 1 (1980) 4.
- [31] Kosmidis, E. K. , & Pakdaman, K. . (2006). Stochastic chaos in a neuronal model. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 16(02), 395-410.
- [32] Arnold, L. [1998] *Random Dynamical Systems* (Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg).
- [33] Su J Z . Delayed Oscillation Phenomena in the FitzHugh Nagumo Equation[J]. *Journal of Differential Equations*, 1993, 105(1):180-215.
- [34] Baer S M , Erneux T , Rinzel J . The Slow Passage through a Hopf Bifurcation: Delay, Memory Effects, and Resonance[J]. *SIAM Journal on Applied Mathematics*, 1989, 49(1):55-71.
- [35] Desroches M . Mixed-mode oscillations and slow manifolds in the self-coupled FitzHugh-Nagumo system[J]. *Chaos An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, 2008, 18(1):6191-63.
- [36] Krupa M , Touboul J D . Complex Oscillations in the Delayed FitzHugh–Nagumo Equation[J]. *Journal of Nonlinear Science*, 2015, 26(1):43-81.
- [37] Jones, C.K.: *Geometric singular perturbation theory*. In: *Dynamical systems*, pp. 44–118. Springer (1995)
- [38] Rinzel, J.: *A formal classification of bursting mechanisms in excitable systems*. In: *Mathematical Topics in Population Biology, Morphogenesis and Neurosciences*, pp. 267–281. Springer (1987)
- [39] Benoit, E., Callot, J., Diener, F., Diener.: *Chasse au canard* (première partie). *Collectanea Mathematica* 32(1), 37-76 (1981)
- [40] Baer, S.M., Erneux, T.: *Singular Hopf bifurcation to relaxation oscillations*. *SIAM J. Appl. Math.* 46(5), 721–739 (1986)
- [41] Dumortier, F., Roussarie, R.H.: *Canard Cycles and Center Manifolds*, vol. 577. American Mathematical Society, Providence (1996)
- [42] Jones C K R T . Stability of the Travelling Wave Solution of the Fitzhugh-Nagumo System[J]. *Transactions of the American Mathematical Society*, 1984, 286(2):431-469.
- [43] J. W. Evans, *Nerve axon equations. I: Linear approximations*, *Indiana Univ. Math. J.* 21 (1972), 877-955.
- [44] J. W. Evans, *Nerve axon equations. II: Stability at rest*, *Indiana Univ. Math. J.* 22 (1972), 75-90.
- [45] J. W. Evans, *Nerve axon equations III: Stability of the nerve impulse*, *Indiana Univ. Math. J.* 22 (1972), 577-594.
- [46] C. Conley and R. Gardner, *An application of the generalized Morse index to travelling wave solutions of a competitive reaction-diffusion model*, *Indiana Univ. Math. J.* 33 (1984), 319-343.
- [47] R. Gardner and J. Smoller, *The existence of periodic travelling waves for singularly perturbed*
- [48] *predator-prey equations via the Conley index*, *J. Differential Equations* 47 (1983), 133-161.
- [49] S. Dunbar, *Travelling waves of diffusive Volterra-Lother interaction equations*, Pfc.D. Thesis. Univ. Of Minnesota, 1981.
- [50] P. Fife, *Mathematical aspects of reacting and diffusing systems*. *Lecture Notes in Biomath.* Vol. 28, Springer-Verlag, Berlin, 1979.
- [51] P. Fife and J. B. McLeod, *The approach of solutions of nonlinear diffusion equations to travelling front solutions*. *Arch. Rational Mech. Anal.* 65 (1977), 335-361.
- [52] M. Bramson, *Kolmogorov nonlinear diffusion equations*, *Mem. Amer. Math. Soc.* (to appear).
- [53] J. Feroe, *Temporal stability of solitary impulse solutions of a nerve equation*, *Biophys. J.* 21 (1978), 103-110
- [54] Hupkes H J , Sandstede B . Stability of pulse solutions for the discrete FitzHugh–Nagumo system[J]. *Transactions of the American Mathematical Society*, 2012, 365(1):251-301.
- [55] Arioli G , Koch H . Existence and stability of traveling pulse solutions of the FitzHugh–Nagumo equation[J]. *Nonlinear Analysis Theory Methods & Applications*, 2015, 113(113):51-70.