УДК 530.182

## ДИНАМИКА ЦЕПОЧКИ ВЗАИМОДЕЙСТВУЮЩИХ НЕЙРОНОВ С НЕЛОКАЛЬНОЙ СВЯЗЬЮ, ЗАДАННОЙ ОПЕРАТОРОМ ЛАПЛАСА ДРОБНОГО И ПЕРЕМЕННОГО ПОРЯДКОВ С НЕЛИНЕЙНЫМИ ФУНКЦИЯМИ МОДЕЛИ ХИНДМАРШ–РОУЗ

И.С. Фатеев, А.А. Полежаев

Предложена модель, описывающая динамику одномерной цепочки взаимодействующих нейронов, объединенных нелокальной связью, основанная на свойствах дробного лапласиана, как с постоянным, так и с переменным показателем. В результате численного моделирования распространения потенциала действия для различных типов нелокальных взаимодействий (с постоянным набором параметров, соответствующих нелинейным функциям модели Хиндмарш-Роуз, а также коэффициентов диффузии) установлено возникновение различных пространственно-временных режимов. При заданных параметрах, в случае классической диффузии наблюдается общая тенденция к синхронному поведению. В супердиффузионном случае формируются режимы кластерного возбуждения потенциала действия. Для систем с переменным показателем дробного лапласиана характерна пространственная анизотропия возникающих структур. Продемонстрировано, что внедрение дальнодействующих связей, реализуемых в системе введением дробного оператора Лапласа, способно предоставить дополнительные возможности описания динамических свойств взаимодействующих нейронов.

Ключевые слова: коллективная динамика нейронов, модель Хиндмарш–Роуз, дробный оператор Лапласа, дифференциальные операторы с переменным порядком.

ФИАН, 119991 Россия, Москва, Ленинский пр-т, 53; e-mail: i.fateev@lebedev.ru, apol@lpi.ru.

Введение. Совокупность взаимодействующих нейронов представляет собой сложную динамическую систему с богатыми внутренними свойствами. Разнообразные характеристики таких систем, начиная от частотных параметров активации конкретных нервных клеток, заканчивая пространственно-временной динамикой их совокупностей, описываются системами нелинейных дифференциальных уравнений. В частности, для описания распределенных систем используют реакционно-диффузионные уравнения и соответствующее им шаблоны разностной аппроксимации (см., напр., [1–4]). Было показано, что в рамках систем с данной кинетикой могут возникать спирали и гексагональные структуры, которые объясняют некоторые особенности коллективной динамики локально (элемент взаимодействует лишь с соседними элементами) взаимодействующих нервных клеток [5, 6]. Обоснование диффузионного подхода, в такой постановке, отождествляют с переносом ионов  $K^+$  [7]. Не менее важным инструментом описания систем нелокально (элемент взаимодействует с несколькими другими элементами) или глобально (элемент взаимодействует со всеми элементами) взаимодействующих нейронов являются интегро-дифференциальные уравнения [8–10]. Конкретные варианты их применения можно найти в работах [11, 12]. Альтернативой представленным континуальным подходам может служить множество дискретных систем, в которых роль диффузии и интегральных операторов отдается операторам суммирования в сочетании с определенным типом взаимосвязи между элементами [13–16].

Данные методы уже принесли многочисленные интересные результаты и для одномерных систем. Так, в цепочках взаимодействующих нейронов были обнаружены состояния, называемые химерами, сочетающие в себе как области с высокой степенью когерентности, так и инкогерентные участки [17–20]. Важной особенностью таких состояний является пространственная неоднородность возникающих структур. Эмпирические данные, которые соответствуют химерным состояниям, представлены в [21]. Аналогично многомерным моделям, одномерные системы представляют особый интерес и дают качественное понимание процессов коллективной нейронной активности [22, 23].

Последние исследования демонстрируют наличие связи между групповой активностью нейронов и супердиффузионным кинетическим механизмом [24, 25], описание которого производится в терминах полетов Леви. В таком ключе, особую роль приобретают степенные законы, которые также связывают с универсальным механизмом образования нейронных лавин [26], вероятностно топологическими характеристиками развитых крупномасштабных сетей [27], а также с некоторыми закономерностями в социально-поведенческих приложениях [28]. Эти данные могут служить предпосылками для применения иного подхода к изучению кинетики распространения потенциала действия в нервной ткани, основанного на дробно-дифференциальном подходе.

В рамках данного исследования мы рассматриваем пространственно-временную динамику в одномерном случае для совокупности взаимодействующих нервных клеток. Для описания нелокальных связей в качестве основы модели мы выбираем аппарат супердиффузии с дробным оператором Лапласа, постоянного и переменного порядков, а также сравниваем данную систему с классической, кинетика которой задается стандартным лапласианом и его трехточечной схемой аппроксимации, формирующей собой локальный тип соединения. Ввиду общей математической лаконичности и богатого внутреннего функционала, способного описать практически все известные примеры динамического поведения точечного нейрона [29], мы используем нелинейные функции, соответствующие модели Хиндмарш–Роуз. Для сравнения различных типов соединений (локального и нелокального) был использован единый набор параметров, соответствующий однородному режиму пульсаций классической системы.

Цель текущего исследования в демонстрации возможностей дробнодифференциального подхода с постоянным и переменным порядком пространственной производной для описания коллективной динамики нелокально взаимодействующих нервных клеток в одномерном случае. Мы показываем, что показатель дробного лапласиана может являться дополнительным параметром, влияющим на коллективную динамику нелокально связанных нейронов. Более того, его переменная форма определяет топологию соединений и может использоваться в качестве универсального механизма организации синаптических связей.

Одномерная модель супердиффузионной связи нейронов.

*А. Одномерная модель с постоянным порядком.* Совокупность взаимодействующих нервных клеток может быть описана системой нелинейных дифференциальных уравнений, модифицированных путем добавления некоторого оператора, ответственного за тип связи:

$$\hat{\mathbf{K}}u(\vec{r},t) = \int_{\Omega} w(\vec{r}-\vec{r}')\hat{\mathbf{L}}u(\vec{r},t)d\vec{r}'.$$
(1)

Конкретные реализации данного оператора, помимо уже упомянутых работ [8–10], можно обнаружить также в [30]. В свою очередь, во многих задачах современной физики и биологии для описания нелокального поведения исследуемых величин часто используется дробно-дифференциальный подход [31]. В данном случае, нелокальность может быть обусловлена степенной асимптотикой в поведении исследуемых решений. Для описания подобных систем пользуются обобщением классического оператора Лапласа на его дробный аналог [32, 33].

$$(-\Delta)^{\nu} f(\vec{r}) = \frac{\Gamma(\nu + d/2)}{2^{-2\nu} \pi^{d/2} \Gamma(-\nu)} \int_{\mathbf{R}_d} \frac{[f(\vec{r}\,') - f(\vec{r})]}{|\vec{r} - \vec{r}\,'|^{2\nu + d}} d\vec{r}\,', \ \nu \in (0, 1),$$
(2)

где d – размерность пространства,  $\nu$  – показатель дробного лапласиана,  $\Gamma(x)$  – гаммафункция. Данный оператор является частным случаем (1) с заданным степенным ядром. Иное представление оператора (2) может быть записано в терминах преобразования Фурье следующим образом [31–33]:

$$\hat{\mathbf{F}}\left\{(-\Delta)^{\alpha/2}f(\vec{r})\right\}(\vec{k}) = |\vec{k}|^{\alpha}\tilde{f}(\vec{k}).$$
(3)

Прямое указание на супердиффузионный кинетический механизм [24, 25], связь степенных функций с нейронными лавинами [26] и вероятностно-топологическими особенностями крупных сетей [27], а также следствие дробно-дифференциального подхода из общей концепции нелокального взаимодействия, свидетельствуют о потенциале моделей с дробным оператором Лапласа для задач нейронаук. Более того, данный метод способен предоставить дополнительную связь между нелокальным и глобальным подходами, основанными на применении интегро-дифференциальных уравнений и реакционно-диффузионными системами, ответственными, как правило, за локальный тип взаимодействия.

На основе данных определений, для описания нелокальных свойств динамических сетей взаимодействующих нейронов, мы вводим следующую одномерную трехкомпонентную систему:

$$\begin{cases} du(x,t)/dt = -D_u(-\Delta_x)^{\alpha_u/2}u(x,t) + v(x,t) - au^3(x,t) + bu^2(x,t) - m(x,t) + I_{\text{ext}} \\ dv(x,t)/dt = -D_v(-\Delta_x)^{\alpha_v/2}v(x,t) + c - du^2(x,t) - v(x,t) \\ dm(x,t)/dt = -D_m(-\Delta_x)^{\alpha_m/2}m(x,t) + r\left(s(u(x,t) - u_0) - m(x,t)\right), \end{cases}$$

$$\tag{4}$$

в которой u(x,t) – потенциал действия, v(x,t) и m(x,t) описывают динамику переноса ионов  $K^+$  и  $Ca^+$  через внешнюю мембрану нервной клетки в точках x в момент времени t,  $I_{\text{ext}}$  – внешний стимул,  $D_u, D_v, D_m$  – коэффициенты диффузии соответствующих компонент ( $D_u \gg D_v; D_u \gg D_m$ ). Наличие дробной диффузии во всех уравнениях системы (4) является обобщением идеи обыкновенной диффузии компонент v и m при наличии супердиффузионного режима для компоненты *u*. Аналогичный подход развивается, в частности, в работах [34–38]. Нелинейные функции, стоящие в правых частях, соответствуют модели Хиндмарш–Роуз и качественно описывают локальную динамику отдельного нейрона. Одномерный оператор Лапласа, в предположении об отсутствии влияния областей, находящихся за пределами рассматриваемого диапазона [*a*, *b*], может быть представлен в следующей форме:

$$(-\Delta_x)^{\alpha/2} f(x) = \frac{1}{2\cos(\pi\alpha/2)} \bigg[ {}_a D_x^{\alpha} f(x) +_x D_b^{\alpha} f(x) \bigg],$$
(5)

где правосторонняя  $_{a}D_{x}^{\alpha}$  и левосторонняя  $_{x}D_{b}^{\alpha}$  дробная производная задаются соотношениями:

$${}_{a}D_{x}^{\nu}f(x) = \frac{1}{\Gamma(1-\{\nu\})}D_{x}^{[\nu]+1}\int_{a}^{x}\frac{f(x')dx'}{(x-x')^{\{\nu\}}}, \ \nu > 0,$$
(6)

$${}_{x}D_{b}^{\nu}f(x) = \frac{(-1)^{[\nu]+1}}{\Gamma(1-\{\nu\})}D_{x}^{[\nu]+1}\int_{x}^{b}\frac{f(x')dx'}{(x'-x)^{\{\nu\}}}, \ \nu > 0.$$

$$\tag{7}$$

Тут  $\{\nu\}$  – дробная часть показателя, а  $[\nu]$  – целая [32, 33]. При показателе  $\alpha = 2$  мы переходим к производной второго порядка и, как следствие, к системе классических нелинейных реакционно-диффузионных уравнений.

В. Одномерная модель с переменным порядком. Дробно-дифференциальные уравнения с переменным порядком производных являются актуальным инструментом описания многочисленных явлений в задачах физики и биологии [39]. На данный момент уже существуют исследования, которые выделяют конкретные преимущества данного подхода [40]. Мы предлагаем использовать аппарат дробного дифференцирования переменного порядка для выделения пространственных областей с различными типами межклеточного взаимодействия. Система дифференциальных уравнений в таком случае может быть представлена:

$$\begin{cases} du(x,t)/dt = -D_u(-\Delta_x)^{\alpha_u(x,t)/2}u(x,t) + v(x,t) - au^3(x,t) + bu^2(x,t) - m(x,t) + I_{\text{ext}} \\ dv(x,t)/dt = -D_v(-\Delta_x)^{\alpha_v(x,t)/2}v(x,t) + c - du^2(x,t) - v(x,t) \\ dm(x,t)/dt = -D_m(-\Delta_x)^{\alpha_m(x,t)/2}m(x,t) + r\left(s(u(x,t) - u_0) - m(x,t)\right), \end{cases}$$

$$\tag{8}$$

где лапласиан переменного порядка задается аналогично (3) в терминах преобразования Фурье [41]. Предполагается, что данный подход способен предоставить дополнительные возможности для описания сложно организованных сетей взаимосвязанных нейронов. Модель (8), в случае постоянных коэффициентов диффузии, сводится к явной итерационной схеме, представленной в [42]:

$$\begin{cases} u_{i}^{k+1} = u_{i}^{k} + D_{u}r_{i,k}^{(1)}\sum_{j=0}^{i+1}g_{i+1,k}^{(j)}u_{i-j+1}^{k} + D_{u}r_{i,k}^{(2)}\sum_{j=0}^{X_{\max}-i+1}g_{i-1,k}^{(j)}u_{i+j-1}^{k} + dtf_{1}(u_{i}^{k}, v_{i}^{k}, m_{i}^{k}) \\ v_{i}^{k+1} = v_{i}^{k} + D_{v}r_{i,k}^{(1)}\sum_{j=0}^{i+1}g_{i+1,k}^{(j)}v_{i-j+1}^{k} + D_{v}r_{i,k}^{(2)}\sum_{j=0}^{X_{\max}-i+1}g_{i-1,k}^{(j)}v_{i+j-1}^{k} + dtf_{2}(u_{i}^{k}, v_{i}^{k}, m_{i}^{k}) \\ m_{i}^{k+1} = m_{i}^{k} + D_{m}r_{i,k}^{(1)}\sum_{j=0}^{i+1}g_{i+1,k}^{(j)}v_{i-j+1}^{k} + D_{m}r_{i,k}^{(2)}\sum_{j=0}^{X_{\max}-i+1}g_{i-1,k}^{(j)}m_{i+j-1}^{k} + dtf_{3}(u_{i}^{k}, v_{i}^{k}, m_{i}^{k}). \end{cases}$$

$$\tag{9}$$



Рис. 1: Основная часть: весовые функции  $g_{\alpha_i^k}^{(j)} = g_{i,k}^{(j)}$  (для различных постоянных показателей  $\alpha$  дробного лапласиана  $(-\Delta)^{\alpha/2}$ ), фигурирующие в (9). Вставка: схематичное представление воздействия одномерного дробного оператора Лапласа и его связь с особенностями соединения для i-го элемента динамической системы. Линии, отображенные пунктиром, соответствуют локальному соединению ( $\alpha_{i-1}^k = \alpha_{i+1}^k = 2$ ). Сплошные линии характеризуют супердиффузионный режим с  $\alpha_{i-1}^k = \alpha_{i+1}^k < 2$ .

Функции  $f_1(u, v, m), f_2(u, v, m), f_3(u, v, m)$  соответствуют нелинейным функциям модели Хиндмарш–Роуз. Множители перед оператором суммы определены как  $r_{i,k}^{(1)} = -\frac{\sec(\pi\alpha_i^k/2)}{2}dt(dx)^{-\alpha_{i+1}^k}$  и  $r_{i,k}^{(2)} = -\frac{\sec(\pi\alpha_i^k/2)}{2}dt(dx)^{-\alpha_{i-1}^k}$ . Второе и третье слагаемые в правой части есть конечные разности для левосторонней и правосторонней производной, соответственно из (5). Весовые функции определяются следующим соотношением:

$$g_{i,k}^{(j)} = (-1)^j \begin{pmatrix} a_i^k \\ j \end{pmatrix} = \frac{(-1)^j \Gamma(\alpha_i^k + 1)}{\Gamma(\alpha_i^k - j + 1)\Gamma(j + 1)}.$$
 (10)

Рассчитанные  $g^{(j)}$  для постоянных значений  $\alpha$ , а также схематичное представление воздействия одномерного дробного лапласиана и его влияние на взаимосвязь элементов системы представлены на рис. 1. В случае, когда  $\alpha_i^k = 2$  переходим к классической явной схеме решения диффузионного уравнения.



Рис. 2: (а) Поведение точечной системы при заданных параметрах с начальными условиями  $u_{init} = u^* - 1$ ,  $v_{init} = v^* + 1$ ,  $m_{init} = m^* - 10$ . Ось абсцисс соответствует времени t, а ось ординат – компонентам u, v, m. (b) Динамика точечной системы в пространстве компонент u, v, m со сценарием перехода к стационарному режиму.

Результаты. Для проведения численных расчетов были использованы следующие значения параметров системы (4):  $a = 1, b = 3, c = 1, d = 5, r = 0.008, s = 4, u_0 = -1.6,$  $I_{\text{ext}} = 1.315$ , при которых точечная система имеет устойчивую стационарную точку. На рис. 2 показана динамика возврата системы к стационару после начального отклонения. Фрагмент (а) демонстрирует поведение компонент u, v, m точечного нейрона при заданных параметрах нелинейной модели. На фрагменте (b) представлена динамика то-



Рис. 3: 1) расчетные данные для классической модели ( $\alpha_i = 2$ ). 2), 3) расчетные данные для модели (4) с показателями  $\alpha_u = 1.8$  и  $\alpha_u = 1.2$ , соответственно, при классической схеме распространения двух других компонент ( $\alpha_v = 2, \alpha_m = 2$ ). 4) описывает пространственно-временную динамику в случае  $\alpha_u = 1.5$  и  $\alpha_v = 1.8, \alpha_m = 1.8$ . Область (a)зона, в которой имеется синхронизация, при внедрении нелокальных соединений; (b) зона с нарушением синхронизации; (c) зона перехода системы к стационару. Горизонтальные пунктирные линии внедрены для удобства сопоставления активационного процесса.

чечной системы в фазовом пространстве и ее сходимость к устойчивому стационарному состоянию  $\{u^*, v^*, m^*\}$ .

Моделирование распределенной системы было организовано на последовательности из 100 точек с пространственно-временной дискретизацией: dx = 0.005, dt = 0.05, а также разделением по физическим процессам, где кинетическая часть рассчитывалась по явной итерационной схеме (9), а нелинейная обратная связь методом Рунге–Кутты 4-го порядка. Также, были выбраны следующие значения коэффициентов диффузии:  $D_u = 10^{-4}, D_v = 10^{-5}, D_m = 10^{-5}$ . В качестве начальных условий во всей пространственной области были заданы значения, соответствующие стационарному состоянию точечной системы:  $u^* = -1.317, v^* = -7.678, m^* = 1.130$ . Несколько центральных элементов были выведены из стационарного состояния:  $u_{\text{init}} = u^* - 1, v_{\text{init}} = v^* + 1,$  $m_{\text{init}} = m^* - 10$ . Для исключения возникновения вторичного динамического процесса с образованием дополнительных волн, а также для демонстрации развития динамики исключительно центральной части, в качестве краевых условий были использованы стационарные значения.

Расчетные данные для различных комбинаций  $\alpha_u, \alpha_v, \alpha_m$  представлены на рис. 3. Фрагмент 1): При заданных параметрах, в рамках классической локальной схемы диффузионной связи ( $\alpha_u = \alpha_v = \alpha_m = 2$ ) наблюдается режим общей синхронизации процесса активации нейронов ввиду повышенной связности локально взаимодействующих элементов. Фрагмент 2): Внедрение нелокальных связей ( $\alpha_u = 1.8, \alpha_v = \alpha_m = 2$ ) приводит к нарушению синхронизации и, как следствие, к иным пространственно-временным структурам, по сравнению с классической схемой взаимодействия (см. области 1, b) и 2, b)). Фрагмент 3): Уменьшение показателя  $\alpha_u$  ( $\alpha_u = 1.2, \alpha_v = \alpha_m = 2$ ) приводит к более ранней десинхронизации системы (см. область 3, а)). Фрагмент 4): Супердиффузионный режим для всех трех компонент ( $\alpha_u = 1.5, \alpha_v = \alpha_m = 1.8$ ) приводит к ещё большей рассинхронизации и формированию кластерной структуры. Рис. 3 демонстрирует общую тенденцию запаздывания перехода системы к стационарному состоянию (см. область с) для всех изображений.

Вычисления, при заданных параметрах нелинейной модели, а также коэффициентах диффузии, проделаны для конкретных конфигураций связей взаимодействующих нейронов и значений показателей  $\alpha_i(x)$ , соответственно. Тем самым, система была разделена на области с различным типом соединений между элементами. Данные представлены на рис. 4. Полученные результаты демонстрируют общие черты анизотропного динамического поведения системы при ее переходе к стационарному состоянию (фрагмент 1), область а)). При введении переменной связи по всем компонентам повышенная кластеризация проявляется анизотропно (фрагмент 2), область b)). Наконец, данные, представленные на рис. 5, демонстрируют пространственно-временную динамику при изменении типа соединений между элементами, в случае, когда дальнодействующие связи постепенно заменяются на локальные. Данное изменение приводит к увеличению



Рис. 4: Расчетные данные для модели (9) с конкретными формами зависимостей  $\alpha_i(x)$ , представленными справа от диаграммы. Параметры 1) рисунка:  $\alpha_u = \alpha_u(x)$ ,  $\alpha_v = \alpha_m = 2$ . Для 2) характерны зависимости  $\alpha_i(x)$  для всех трех компонент.

масштаба структур (см. область внутри пунктирной линии). Сам процесс может быть отождествлен с изменением синаптических связей между нейронами (подробнее в [43]).

Характерным общим отличием супердиффузионной модели, как и модели с переменным дробным показателем, является степенной спад компонент u, v, m относительно возмущенного состояния. В дополнении отметим, что повышенная кластеризация в супердиффузионном случае и в случае систем с переменным порядком, может быть связана с масштабными преобразованиями структур, которые наблюдаются в системах с дробными производными (см., напр., [44–46]). Мы полагаем, что совокупность параметров, ответственных за нелокальность ( $\alpha_i$ ) и силу взаимной связи между элементами ( $D_i$ ), а также их взаимная организация, могут служить адекватными инструментами



Рис. 5: Расчетные данные для модели (9) с динамической зависимостью  $\alpha_u(x,t)$  при заданных  $\alpha_v = \alpha_m = 2$ . Область внутри пунктирной линии демонстрирует изменение масштаба структур, вызванное изменением типа соединений.

для формирования сложных топологий сетей, основанных на универсальном законе взаимодействия (2).

Заключение. В данной работе была рассмотрена пространственно-временная динамика связанных нейронов с учетом различного характера промежуточных нелокальных взаимодействий между ними, организованная с использованием дробного оператора Лапласа постоянного и переменного порядков. Произведено сравнение классического диффузионного переноса ( $\alpha = 2$ ) с супердиффузионным ( $\alpha < 2$ ), а также разобран случай с функциональной зависимостью  $\alpha_i(x)$  и  $\alpha_u(x,t)$  при равных общих параметрах, соответствующих модели Хиндмарш–Роуз и коэффициентах диффузии  $D_i$ . Показано, что при единых начальных и граничных условиях система, с внедренным супердиффузионным взаимодействием, демонстрирует иное пространственно-временное поведение на больших временах. Для совокупности параметров, при которых классическая система ( $\alpha_i = 2$ ) демонстрирует режим общей синхронизации, системы с постоянными показателями  $\alpha_i < 2$  воспроизводят переход к кластерному режиму возбуждения, а пульсации поддерживают больший промежуток времени. Если кинетика задается несколькими супердиффузионными уравнениями, темпы развития кластерных структур выше. При конкретных формах показателей  $\alpha(x)$  проявляется анизотропия пространственно-временных структур в рассматриваемом масштабе. Системы с пространственно-временной зависимостью показателя  $\alpha_u(x,t)$  способны описать поведение изменчивой сети взаимодействующих элементов. В тех областях пространства, в которых задано нелокальное взаимодействие, происходит развитие структур на больших временах.

На наш взгляд, параметры, ответственные за нелокальность взаимодействия между элементами системы в общем и супердиффузионный подход в частности, способны предоставить дополнительные возможности для описания режимов возбуждения цепочки связанных нейронов. В работе показано, что вышеизложенное справедливо даже для тех совокупностей параметров нелинейных функций, для которых в случае обычной диффузионной связи имеет место синхронное поведение.

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ (грант № 22-21-00546).

## ЛИТЕРАТУРА

- S. K. Sharma, A. Mondal, A. Mondal, et al., International Journal of Bifurcation and Chaos **31**, 1 (2021). DOI: 10.1142/S0218127421300305.
- [2] A. Mondal, R. K. Upadhyay, A. Mondal, S. K. Sharma, Applied Mathematics and Computation 423, 1 (2022). DOI: 10.1016/j.amc.2022.127010.
- [3] K. Wang, Z. Teng, H. Jiang, Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation 17, 3866 (2012). DOI: 10.1016/j.cnsns.2012.02.020.
- [4] M. Jun, Y. He-Ping, L. Yong, L. Shi-Rong, Chinese Physics B 18, 98 (2009). DOI: 10.1088/1674-1056/18/1/017.
- [5] A. Keane, P. Gong, The Journal of Neuroscience 35, 1591 (2015). DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1669-14.2015.
- [6] R. G. Townsend, P. Gong, PLOS Computational Biology 14, 1 (2015). DOI: 10.1371/journal.pcbi.1006643.

- [7] D. M. Durand, E. Park, A. L. Jensen, Phil. Trans. R. Soc. B 365, 2347 (2010). DOI: 10.1098/rstb.2010.0050.
- [8] Si. Amari, Biological cybernetics 27, 77 (1977). DOI: 10.1007/BF00337259.
- [9] S. I. Amari, Bulletin of mathematical biology 42, 339 (1980). DOI: 10.1016/S0092-8240(80)80055-3.
- [10] B. Ermentrout, Reports on progress in physics 61, 353 (1998). DOI: 10.1088/0034-4885/61/4/002.
- K. A. Richardson, S. J. Schiff, B. J. Gluckman, Physical review letters 94, 028103 (2005). DOI: 10.1103/PhysRevLett.94.028103.
- [12] X. Huang, W. C. Troy, Q. Yang, et al., Journal of Neuroscience 24, 9897 (2004). DOI: 10.1523/JNEUROSCI.2705-04.2004.
- [13] Z. T. Njitacke, S. S. Muni, S. Seth, et al., Physica Scripta 98, 045210 (2023). DOI: 10.1088/1402-4896/acbdd1.
- S. S. Muni, Z. Njitacke, C. Feudjio, et al., Chaos Theory and Applications 4, 119 (2022).
   DOI: 10.51537/chaos.1144123.
- [15] D. Linaro, M. Righero, M. Biey, M. Storace, Synchronization properties in networks of Hindmarsh-Rose neurons and their PWL approximations with linear symmetric coupling. 2009 IEEE International Symposium on Circuits and Systems, pp. 1685–1688. DOI: 10.1109/ISCAS.2009.5118098.
- [16] Q. Zheng, J. Shen, Applied Mathematics and Computation 381, 125304 (2020). DOI: 10.1016/j.amc.2020.125304.
- [17] J. Hizanidis, V. G. Kanas, A. Bezerianos, T. Bountis, International Journal of Bifurcation and Chaos 24, 1 (2014). DOI: 10.1142/S0218127414500308.
- [18] B. K. Bera, D. Ghosh, M. Lakshmanan, Physical Review E 93, 012205 (2016). DOI: 10.1103/PhysRevE.93.012205.
- [19] Z. Wei, F. Parastesh, H. Azarnoush, et al., Europhysics Letters 123, 48003 (2018). DOI: 10.1209/0295-5075/123/48003.
- [20] Z. Wang, Y. Xu, Y. Li, et al., Chaos, Solitons and Fractals 148, 110976 (2021). DOI: 10.1016/j.chaos.2021.110976.
- [21] S. Majhi, B. K. Bera, D. Ghosh, Physics of life reviews 28, 100 (2019). DOI: 10.1016/j.plrev.2018.09.003.
- [22] A. Mondal, S. K. Sharma, R. K. Upadhyay, et al., Phys. Rev. E 99, 1 (2019). DOI: 10.1103/PhysRevE.99.042307.

- [23] A. Mondal, A. Mondal, S. K. Sharma, R. K. Upadhyay, Nonlinear Dynamics 105, 3515 (2021). DOI: 10.1007/s11071-021-06787-4.
- [24] G. Chen, P. Gong, Science Advances 8, 1 (2022). DOI: 10.1126/sciadv.abl4995.
- [25] Y. Qi, P. Gong, Nature communications **13**, 1 (2022). DOI: 10.1038/s41467-022-32279-z.
- [26] J. M. Beggs, D. Plenz, The Journal of Neuroscience 23, 11167 (2003). DOI: 10.1523/JNEUROSCI.23-35-11167.2003.
- [27] A. L. Barabasi, R. Albert, Science **286**, 509 (1999). DOI: 10.1126/science.286.5439.509.
- [28] A. Baronchelli, F. Radicchi, Chaos, Solitons and Fractals 56, 101 (2013). DOI: 10.1016/j.chaos.2013.07.013.
- [29] M. Storace, D. Linaro, E. de Lange, Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science 18, 033128 (2008). DOI: 10.1063/1.2975967.
- [30] F. Parastesh, S. Jafari, H. Azarnoush, et al., Physics Reports 898, 1 (2021). DOI: 10.1016/j.physrep.2020.10.003.
- [31] R. Klages, G. Radons, I. M. Sokolov, Anomalous Transport. Foundations and Applications (WILEY-VCH Verlag GmbH and Co. KGaA, 2008).
- [32] В. В. Учайкин, Метод дробных производных (Ульяновск, Артишок, 2008).
- [33] S. G. Samko, A. A. Kilbas, O. I. Marichev, Fractional Integrals and Derivatives. Theory and Applications (Gordon and Breach, Yverdon, 1993).
- [34] Y. Wu, J. Xu, D. He, D. J. Earn, Chaos, Solitons and Fractals 23, 1605 (2005). DOI: 10.1016/j.chaos.2004.06.077.
- [35] X. Li, C. Han, Y. Wang, Fractal and Fractional 6, 136 (2022). DOI: 10.3390/fractalfract6030136.
- [36] F. Liu, I. Turner, V. Anh, et al., Anziam Journal 54, 608 (2012). DOI: 10.21914/anziamj.v54i0.6372.
- [37] F. Liu, P. Zhuang, I. Turner, et al., Journal of Computational Physics 293, 252 (2015).
   DOI: 10.1016/j.jcp.2014.06.001.
- [38] Q. Zheng, J. Shen, Applied Mathematics and Computation 381, 1 (2020). DOI: 10.1016/j.amc.2020.125304.
- [39] S. Patnaik, J. P. Hollkamp, F. Semperlotti, Proc. R. Soc. A 476, 1 (2020). DOI: 10.1098/rspa.2019.0498.
- [40] H. G. Sun, W. Chen, H. Wei, Y. Q. Chen, The european physical journal special topics 193, 185 (2011). DOI: 10.1140/epjst/e2011-01390-6.

- [41] M. D. Ruiz-Medina, V. V. Anh, J. M. Angulo, Stochastic Analysis and Applications 22, 775 (2004). DOI: 10.1081/SAP-120030456.
- [42] P. Zhuang, F. Liu, V. Anh, I. Turner, Siam J. Numer. Anal. 3, 1760 (2009). DOI: 10.1137/080730597.
- [43] G. Mongillo, S. Rumpel, Y. Loewenstein, Current opinion in neurobiology 46, 7 (2017). DOI: 10.1016/j.conb.2017.06.006.
- [44] H. G. Lee, Journal of Computational and Applied Mathematics 333, 395 (2018). DOI: 10.1016/j.cam.2017.09.007.
- [45] A. Bueno-Orovio, K. Burrage, Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation, 107120 (2023). DOI: 10.1016/j.cnsns.2023.107120.
- [46] K. M. Owolabi, B. Karaagac, D. Baleanu, Mathematical Methods in the Applied Sciences 44(5), 4018 (2021). DOI: 10.1002/mma.7007.

Поступила в редакцию 13 февраля 2023 г.

После доработки 4 мая 2023 г.

Принята к публикации 5 мая 2023 г.