

Morris-Lecar 神经模型的随机动力学

Takashi Tateno^{a)}

剑桥大学生理学系, 唐宁街, 剑桥 CB2 3EG,
英国

Khashayar Pakdaman^{b)}

Inserm U444 Me'decine Saint Antoine 27, rue Chaligny 75571, 巴黎塞德克斯 12 号, 法国

(2003 年 11 月 25 日收到; 2004 年 4 月 8 日接受; 2004 年 6 月 10 日在线发布)

确定神经元对类似于现实刺激的波动类噪声输入的响应特性对于理解神经元编码是必不可少的。本研究通过提供由白高斯噪声电流驱动的 Morris-Lecar 神经模型的随机动态系统分析来解决该问题。根据参数选择, 确定性 Morris-Lecar 模型可以被认为是广泛遇到的神经元膜类别的规范原型, 称为 I 类和 II 类膜。从可兴奋到振荡区域的过渡都与不同的分岔情景有关。这项工作考察了随机扰动如何影响这两个分岔情景。首先在数值上表明, 由高斯白噪声电流驱动的 Morris-Lecar 模型往往在相空间中具有独特的静态分布。数值评估还揭示了确定性系统分岔附近的这种分布的定量和定性变化。然而, 尽管有这些变化, 我们的数值模拟表明系统的 Lyapunov 指数在这些参数区域仍然是负的, 表明没有动态随机分岔发生。此外, 无论确定性系统的渐近动力学, 我们的数值模拟证实了, 随机 Morris-Lecar 模型在一个独特的平稳随机过程中稳定。在随机动力系统理论方面, 我们的分析表明, 增加的噪声破坏了上述分岔序列, 这些分岔序列是 Morris-Lecar 模型中 I 类和 II 类机制的特征。根据神经元编码对该结果的解释是, 尽管 I 类和 II 类膜的确定性动力学存在差异, 但它们对类噪声刺激的响应呈现出可信的特征。© 2004 美国物理学会。

[DOI: 10.1063/1.1756118]

理解神经系统中信息编码的一个基本问题是神经元可信性。正如 Movshon¹所指出的, 对体内相同刺激的神经反应不时地不可信。传递给神经元的相同刺激从未在重复试验中引起精确反应。最近, 在实验和计算神经科学研究中, 已经对神经变异性及其对信号处理的重要性进行了最深入的研究。然而, 从理论和分析的角度来看, 几乎没有进行过。从随机动力系统理论的角度来看, 我们针对一个简单但逼真的神经模型 Morris-Lecar (ML) 方程解决了这个问题。ML 模型中响应特征的定性差异产生两个分岔情景。我们发现增加的随机扰动完全破坏了分岔情景。换句话说, 类噪声刺激不会引起任何随机动力分岔。此外, 我们发现由类噪声刺激引起的 ML 模型具有渐近稳定的随机吸引子。这意味着如果 ML 模型在不同的状态点处启动并且重复地呈现相同的类噪声输入, 则在瞬时之后将引发相同的响应。从这个意义上说, 这种类似噪声的输入引起的 ML 模型响应是可信的。这些结果应有助于阐明实际神经系统中的神经编码。

I. 介绍

神经元通过产生短暂电脉冲序列 (称为动作电位) 来响应刺激。动作电位的形式变化不大, 因此关于刺激的信息不能通过它们的形状容易地传达。相反, 这些放电的时间是依赖于刺激的, 因此阐明神经元编码主要包括确定某些刺激与其引起的放电序列之间的关系。该研究通过分析经典膜模型 (即 Morris-Lecar (ML) 模型) 对白高斯噪声电流刺激的响应来解决这个问题, 该高斯噪声电流刺激被认为是体内一些神经元输入的真实模型。

神经元对周期性刺激(如正弦电流)以及周期性脉冲序列的反应已经得到了广泛的研究。这些刺激表明这种刺激引起了不同的发放模式,即相位同步,拟周期或混沌。从动力系统的几何理论的角度出发,大量的理论分析致力于表征这些行为,并通过系统的分岔分析确定它们的发生条件(例如,参考文献 7,8 和其中的参考文献)。

在这项研究中,我们关注神经元对不同形式的刺激的反应,即白高斯噪声电流。高斯电流刺激已经用于体外实验,其试图再现神经元对真实刺激的反应。实际上,中枢神经系统的一些神经元(例如新皮质细胞)接收的输入可以通过高度波动的非周期性信号(例如高斯过程的取样途径)很好地近似。

在一项具有开创性的研究中,Bryant 和 Segundo 观察到,这种刺激会引起可信的放电时间,从这个意义上说,当神经元以相同的高斯取样途径反复受到刺激时,从一个试验到另一个试验的动作电位时间变化很小。Bryant 和 Segundo 利用海蛞蝓海兔的神经元进行了他们的实验。从那时起,他们的观察一直在各种各样的制剂中重复出现,例如受高斯机械刺激的大鼠肌肉纺锤、大鼠新皮层神经元、海兔颊部起搏细胞以及受非周期波动光刺激的昆虫和脊椎动物视觉系统的各个阶段。

在这项研究中,我们对白高斯噪声电流的响应进行了神经行为的数值分析。如上所述,动力系统理论的几何方法在阐明神经元对周期性刺激的反应方面非常成功。在这里,我们使用一种不同的方法,基于随机动力系统(RDS)理论。高斯噪声强迫系统的随机动力学可能与它们的确定性对应物有很大不同。这种差异的高度说明性的例子是各种分岔的破坏,例如标量系统中的叉形分岔和随机 Brusselator 中的增加的高斯白噪声的 Hopf 分岔,或者嘈杂的 Kramer 振荡器中的随机混沌的开始。

以往的随机动力学系统应用于神经元模型的研究也表明,神经元模型对白高斯噪声的响应可以表现为多种形式,例如,主动旋转和 Hodgkin-Huxley 模型不存在动态随机分岔,相反,fitzugh-nagumo 可以转换为随机混沌的状态。

这项工作与 ML 模型的随机动力学有关。这个模型最初是用来解释藤壶肌肉纤维的电活动的,从那时起,它就成为一个典型的神经元模型,因为对于不同的参数状态,它显示了两种重要的神经元行为形式。从动力学系统几何理论的观点来看,这些形式对应于稳定平衡点和稳定极限环之间的两种不同的分岔情形。在第一种情况下,极限环是通过鞍形结点分界线环分岔出现的,而在第二种情况下,是通过双重极限环分岔,然后是亚临界 Hopf 分岔。本文的主要目的是分析随机扰动对这两种情况的影响。事实上,我们的研究表明,增加的噪声破坏了随机分岔理论意义上的两个分岔序列。然而,我们也表明,与随机 ML 模型相关的平稳随机过程的特性既取决于噪声强度,也取决于确定性系统的行为。

本文的结构如下:第 II 节,我们介绍确定性 ML 模型并回顾它显示的两种类型的行为。在第 III 节,描述了随机 ML 模型。在第 IV 节,解释了随机方法,并给出了数值结果。在第 V 节,解决了 RDS 方法。在第 VI 节,提供了 RDS 方法的数值结果。在第 VII 节,我们最后讨论了我们的结果。

II. 决定性的 MORRIS-LECAR 模型

本节首先介绍了 ML 模型,然后回顾了该模型在两个不同参数组中的动力学,这两个参数组再现了 I 类和 II 类神经元膜的行为。Rinzel 和 Ermentrout 首先描述了这些,我们的介绍与他们的非常接近。

A. Morris-Lecar 模型

ML 模型是藤壶肌纤维的数学模型,属于电导型膜模型的大家族,其中 Hodgkin-Huxley 模型是一个著名的原型。ML 方程表示一个等效于细胞膜的电路,由三种不同的跨膜电流纵横交错,分别称为电压门控 Ca^{2+} 电流、电压门控延迟整流 K^+ 电流和泄漏电流。图 1 显示

了藤壶肌纤维肌膜的一个空间钳夹片的等效电路。

原始 ML 模型是 Hodgkin - Huxley 形式的三阶非线性系统，其变量代表电压和 Ca^{2+} 和 K^+ 激活。利用第二个变量比第三个变量快得多的事实，Morris 和 Lecar 通过假设 Ca^{2+} 激活瞬间达到其稳态值而将原始模型简化为二维系统。我们的研究关注的是这个简化的版本，该模型在文献中被广泛称为 ML 模型。ML 模型由以下二阶系统表示：

$$C \frac{dv_t}{dt} = -g_{Ca} m_\infty(v_t)(v_t - V_{Ca}) - g_K w_t(v_t - V_K) - g_L(v_t - V_L) + I, \quad (1a)$$

$$\frac{dw_t}{dt} = \Phi \frac{w_\infty(v_t) - w_t}{\tau_w(w_t)}, \quad (1b)$$

其中，

$$m_\infty(v) = 0.5 \left[1 + \tanh\left(\frac{v - V_1}{V_2}\right) \right], \quad (2a)$$

$$w_\infty(v) = 0.5 \left[1 + \tanh\left(\frac{v - V_3}{V_4}\right) \right], \quad (2b)$$

$$\tau_w(v) = \left[\cosh\left(\frac{v - V_3}{2V_2}\right) \right]^{-1}, \quad (2c)$$

式 (1a) 右侧的三项依次表示电压门控 Ca^{2+} 电流、电压门控延迟整流 K^+ 电流和泄露电流。

式 (1) 中，变量 v_t 和 w_t 代表膜电压和延迟整流 K^+ 电流的激活。参数 g_{Ca} 、 g_K 和 g_L 是与三种跨膜电流相关的最大电导， V_{Ca} 、 V_K 和 V_L 是相应的反电势。输入电流用 I 表示。最后

等式 (1b) 中的常数 Φ 决定了 K^+ 通道打开速率的比值。

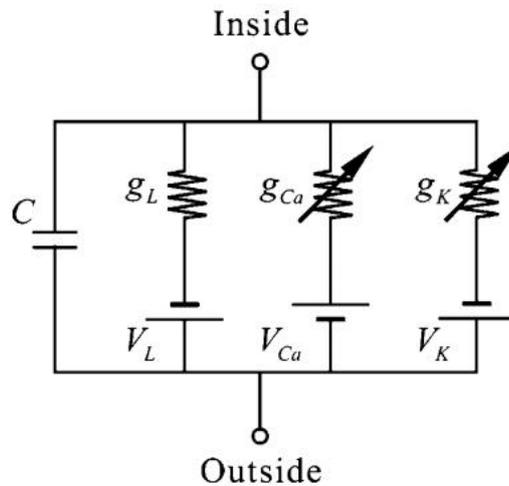


图 1.一小块被空间钳夹住的藤壶肌膜的等效电路。膜电流可分为四个通路：一个是电容性的，三个是与相

关的反转电位串联的导电通路，如电池。

本研究中使用的两个参数集与 Rinzel 和 Ermentrout 所描述的相同。附录中列出了它们的值。选择这两个参数集的理由将在下一节中解释，该节还描述了这些参数值的确定性 ML 模型的动态性。

B. I 类和 II 类膜

在这里，我们简要解释一下我们在本文中提到的 I 类和 II 类兴奋性。神经元膜产生短暂的电脉冲，称为动作电位或尖峰。粗略地说，膜可以是可兴奋的或振荡的。在前者中，膜电位稳定在静止状态，而在后者中，由于动作电位的周期性产生，它经历周期性振荡。如果由足够强的输入（例如足够大的电流脉冲）刺激，则可兴奋的膜也可以产生动作电位。在这种情况下，将刺激开始与动作电位开始分开的时间间隔称为尖峰延迟。它代表刺激和膜反应之间的延迟。

通过改变实验条件，可兴奋的膜可以转变为振荡膜，反之亦然。例如，在一些实验制剂中，可兴奋的膜，即稳定在恒定静息电位的膜，可以通过注入经过良好调节的恒定直流电流而被兴奋，从而被迫周期性地产生动作电位。

将膜分离成 I 类和 II 类是基于可兴奋和振荡方式的现象学描述，以及两者之间的过渡。在对青蟹的孤立轴突对矩形电流刺激的各种振幅的响应的系统研究中，Hodgkin 发现一些振荡轴突可以以任意低的响应频率发放，而其他振荡的轴突则不能。后一类的放电频率轴突位于一个狭窄的范围内，明显不同于零。此外，第一个轴突可能显示出相当大的尖峰延迟，而在第二个轴突中，刺激和响应之间的时间延迟并不大。Hodgkin 称第一类膜为 I 类，第二类为 II 类。Hodgkin 的结果与其他制剂中获得的结果基本一致，例如黄道蟹轴突以及青蛙和鱿鱼的脱钙神经。因此，Hodgkin 的分类被认为是多种神经元行为的代表。

与实验制剂一样，理论神经科学中常用的 Hodgkin - Huxley 型单神经元模型也可分为 I 类或 II 类。Rinzel 和 Ermentrout 根据数学模型的相图和分岔图对这些膜类进行了解释，由于他们使用 ML 模型进行了分析，该模型已成为研究每类膜特性的典型系统。为了实现自包容，本文简要分析了一类和二类情形下的 ML 模型，并给出了相应的分岔图。

1. I 类

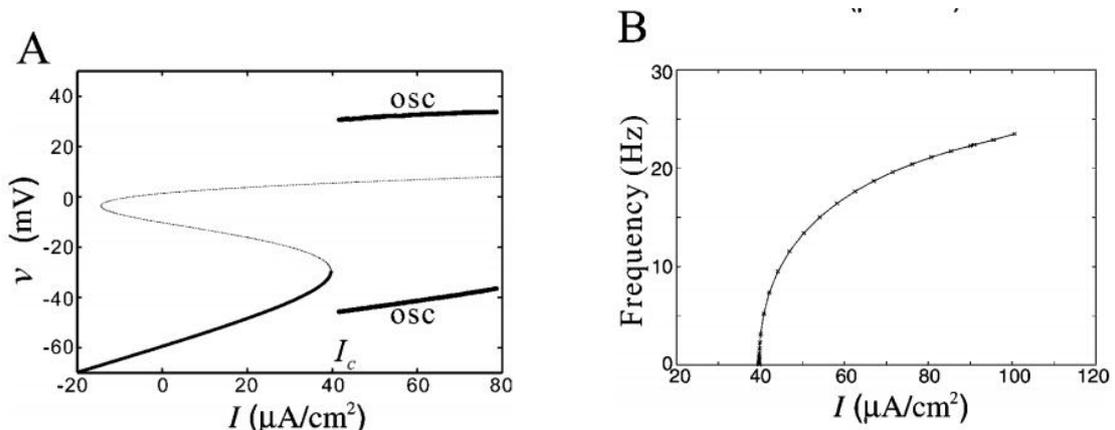


图 2. (A) I 类 ML 模型的分岔图。粗曲线代表稳定的解决方案，细曲线代表不稳定的解决方案。对于临界电流 $I_c \approx 40 \mu\text{A}/\text{cm}^2$ 发生重复发放，其中稳定的静止状态和鞍点合并。标记为“osc”的分枝分别表示

每个周期解中 v 的最大值和最小值。横坐标：刺激电流强度 $I(\mu\text{A}/\text{cm}^2)$ ，纵坐标：膜电压 $v(\text{mV})$ 。(B)

稳定周期解与 I 的频率随着电流强度的增加，频率在临界电流时从零频率单调增加

图 2 (A) 是具有 I 类参数集的 ML 模型的分岔图。图 2 (A) 中表示稳态电压 v 与 I 的线，以及周期解的最大电压和最小电压。对于 $I < I_c \approx 40 \mu A/cm^2$ ，有三个平衡点，下面一个是稳定结点，中间一个是鞍点，上面一个是不稳定焦点。对于 $I > I_c$ ，只有不稳定点在稳定极限环的包围下存在。在 $I = I_c$ ，稳定结点、鞍点和极限环碰撞形成鞍点环，也称为不变环上的鞍点。

上述分岔情况表明，向重复发放的过渡是以任意低频为标志的。也就是说，通过输入电流(FI)的连续响应频率，可以观察到 I 类膜。如图 2(B)所示，曲线显示了任意低频产生的振荡。此极限环近似为恒定振幅，但周期取决于输入电流 I 的振幅。因此，FI 曲线表明，I 类电池可以产生大范围的发放频率，并且当 $I = I_c$ 时，极限环具有无限的周期。

在可兴奋的状态中，鞍点的稳定流形充当发放阈值。根据它们的强度，稳定平衡点的电脉冲扰动可以使系统位于该流形的任一侧。与稳定平衡位于同一侧的那些产生阈下响应。其他引起放电，即系统沿着鞍点和稳定平衡点之间的较长的异宿连接返回到稳定平衡点。有一个关键的扰动会使系统正好在鞍点的稳定流形上。这称为阈值扰动：对于这个精确值，系统不会返回稳定平衡，而是收敛到鞍点。扰动幅度越接近该值，系统返回平衡点所需的时间越长。这种现象解释了长的尖峰延迟时间，以及它们对扰动幅度的依赖性。

2. II 类

具有 II 类参数集的 ML 模型的分岔方案与上面描述的方案有很大不同[图 3 (a)]。在这种情况下，系统对 I 的所有值都具有唯一的平衡点。对于 $I \leq I_H \approx 93.86 \mu A/cm^2$ ，该平衡点是稳定的，超过该点是不稳定的。稳定性的失去是通过亚临界 Hopf 分岔发生的。从这个分岔处出现的不稳定周期解的分枝扩大到 I 的较低值，直到 $I_{DC} \approx 88.29 \mu A/cm^2$ ，在那里它们在一个双周期分岔处与一个分枝碰撞一个稳定周期解。后者适用于 $I > I_{DC}$ ，直到 $216.9 \mu A/cm^2$ 。图中显示，系统在 $I < I_{DC}$ 的唯一平衡点处稳定，而除 $I \geq I_H$ 的不稳定平衡外，所有初始条件的轨迹在极限环处稳定。在这两个值之间，即 $I_{DC} \leq I \leq I_H$ ，稳定平衡和极限环共存，不稳定极限环分离各自的吸引盆地。二类 ML 模型的分岔情形说明了具有非零频率振荡的不连续 FI 曲线。如图 3 (b) 所示，响应频率范围很窄，很大程度上与电流 I 无关。

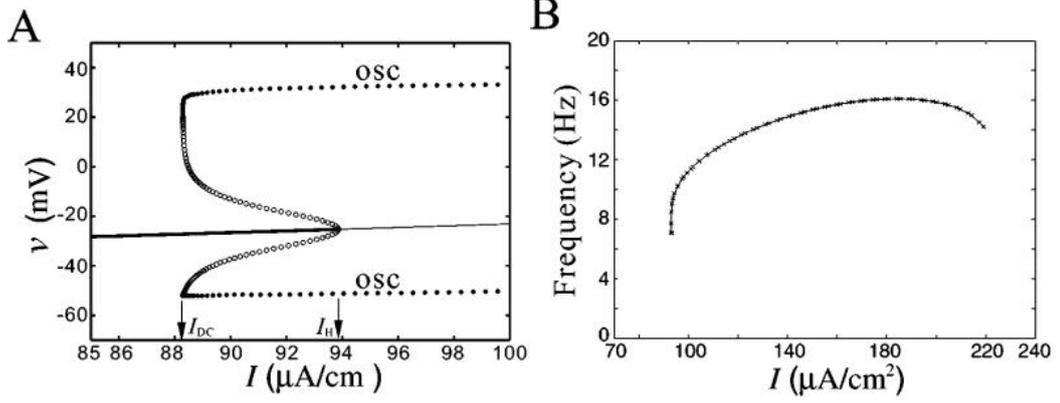


图 3. (A) II 类 ML 模型的分岔图。系统在此处显示的参数区域中具有 I 的所有值的唯一平衡点。粗曲线代表 $I < I_H \approx 93.86(\mu A/cm^2)$ 的稳定平衡点，细曲线代表不稳定曲线。稳定周期解的幅度（标记为“osc”）由 $I > I_{DC} \approx 88.29(\mu A/cm^2)$ 的一个周期的 v 的最大值和最小值表示。周期解的稳定性也显示为填充（稳定）以及未填充（不稳定）环。横坐标：刺激电流强度 $I(\mu A/cm^2)$ ，或者：膜电压 $v(mV)$ 。
(B) 稳定周期解的频率与 I 。频率在周期解的 I 参数范围内是单调的，并且最小发放频率具有非零值。

I 类和 II 类 ML 模型的兴奋状态也不同，后者没有出现峰值的真正阈值。在这种情况下，ML 模型的响应不是“全部”或“没有”现象。当脉冲刺激诱发尖峰时，尖峰的振幅可取决于脉冲刺激的大小。与 I 类膜相比，峰值延迟对阈上刺激的大小不太敏感，峰值延迟时间仍有限制。

III. 随机 Morris-Lecar 模型

本文的目的是分析波动噪声类扰动对 ML 模型 I 类和 II 类状态的影响。这种扰动由加在薄膜电压上的高斯白噪声电流表示。受到这种刺激的 ML 模型的动力学由以下随机微分方程 (SDES) 描述：

$$Cdv_t = [-g_{Ca}m_\infty(v_t)(v_t - V_{Ca}) - g_K w_t(v_t - V_K) - g_L(v_t - V_L) + I]dt + \sigma dW_t, \quad (3a)$$

$$dw_t = \Phi \frac{w_\infty(v_t) - w_t}{\tau_w(v_t)} dt, \quad (3b)$$

其中 I 是外部电流， σ 是噪声强度。在这里， W_t 代表标准的 Wiener 过程。更准确地说，设 Ω 是连续函数的空间 $\omega: R \rightarrow R$ ， F 是 Ω 的子集的 Borel σ -代数，而 P 是 Wiener 测度 (W 的分布) 在 F 上。因此，三元组 (Ω, F, P) 像往常一样被称为概率空间。我们用 W_t 表示每个 ω 的给定取样途径，并写入 $W_t = \{W_t(\omega)\}(0 \leq t < \infty)$ 。

可以从不同的角度对噪声扰动的动力系统进行分析。在这里，我们描述其中两个。为了避免歧义，我们将第一个称为随机描述，将第二个称为 RDS 理论。鉴于 RDS 理论的新颖性以及从这个角度对神经元模型的研究很少这一事实，我们在下一节中提供了两种随机和 RDS 方法的启发式描述，以阐明它们之间的差异。然后，我们将他们的应用程序呈现给 ML 模型。Lasota 和 Mackey 以及 Arnold 给出了随机和 RDS 理论的综合处理。

IV. 随机方法

在光滑确定性系统中，初始条件唯一地决定了系统在未来任何时候的状态。在受噪声干扰的系统中，系统在未来时刻的状态不仅取决于初始状态，还取决于对系统的噪声实现。不同的噪声实现导致不同的状态。噪声的实现有一定的概率。这个概率决定了从初始条件开始在给定时间到达相空间某一区域的概率。例如，让 X_0 和 $X = (x_1, \dots, x_n)$ 成为状态空间中的两点。从 X_0 开始，存在一定的转移概率，用 $P(t, X, X_0)dx_1dx_2\dots dx_n$ ，表示在时间 t 达到 X 的一个小邻域。随机方法，而不是在单个噪声取样途径的影响下检验初始条件 X_0 的演化，研究了从 X_0 开始的解的分布 P 的变化。值得注意的是，随机方法决定了概率密度函数 (pdf) $P(t, X, X_0)$ 从长远来看是否以 $t \rightarrow +\infty$ 的形式稳定在唯一确定的函数 $\rho(X)$ 上，与初始状态 X_0 无关。我们将这样一个函数 ρ （当它存在时）称为系统的平稳分布。 ρ 的形状取决于系统参数和噪声强度。在不同的参数值或不同的噪声强度下， ρ 的形状可能在定量地有所不同。从一种形状到另一种形状的变化称为现象学随机分岔，简称为 P-分岔¹⁶。表征 P-分岔是检测噪声系统行为变化的一种方法。在本节的其余部分中，我们将研究在 I 类和 II 类状态下，ML 模型中是否出现这种分岔。

在确定 P-分岔之前，我们需要讨论随机 ML 模型的平稳分布 ρ 的存在性和唯一性。据我们所知，没有严格的证据证明这一事实，一些与参考文献 18 中所述类似的正式论据以及大量的数值探索表明这是事实。因此，从现在开始，我们假设随机 ML 模型的所有过渡 pdf，无论是在 I 类还是 II 类状态下，都稳定在一个唯一的平稳分布 r 上。

确定随机 ML 是否存在 P-分岔是基于平稳分布 ρ 的数值估计。实际上，不同参数集的 ρ 估计是根据附录中描述的数值模拟得出的。我们继续计算了足够长的时间，并观察到在最后一次之前密度的形状没有明显的变化，除了第一个瞬时周期。

A. I 类区域的平稳分布

在 I 类体系中，本质上有两种类型的确定性动力学。或者，系统是可兴奋的，或者是振荡的。对于每种类型的动力学，我们描述了平稳分布 ρ 的形状如何随着噪声强度的变化而变化。

当 ML 模型可兴奋时， ρ 在低噪声强度下呈近似高斯分布的形状，集中在稳定平衡点上（图 4 中的 A1 图）。这说明弱扰动的影响主要是在稳定平衡点附近引起小扰动。然而，这并不排除偶尔出现的大噪声引起的偏移，使系统超出了发放阈值（鞍点的稳定流形）。在低噪声水平下，此类逃逸极为罕见，通常通过鞍点发生。因此，除了以稳定平衡为中心的高斯型峰外，平稳分布 ρ 也呈现出从鞍点到稳定平衡点的异宿连接的环形分布。在低噪声水平下，这个环几乎看不见，但是，随着噪声强度的增加，它变得更加突出，同时，高斯型峰值的峰值减小，宽度增加（图 4 中的面板 A2）。噪声强度的进一步增加放大了这些效果（图 4 中面板 A3）。当相位空间中噪声引起的波动更大时，阻尼峰和环都会扩展到更宽的区域。

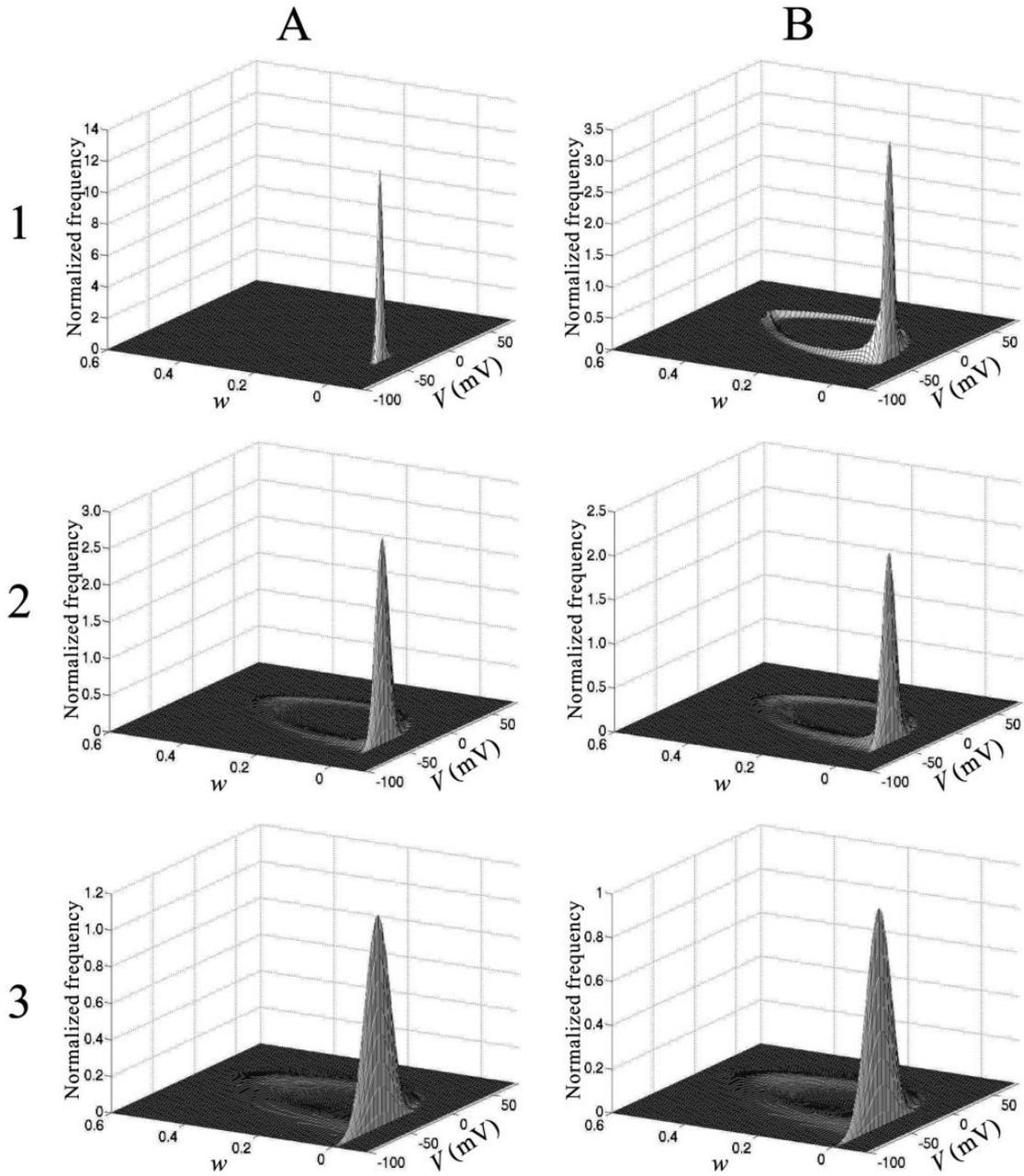


图4 可兴奋的(图A列)和振荡的(图B列)中的I类ML模型的固定分布对应行图1,2和3中三个不同的噪声强度值,在鞍结点分界环分岔($I_c \approx 40$)附近。参数:(A) $I = 39.0(\mu A/cm^2)$ 和(B) $I = 45.0(\mu A/cm^2)$ 。 $1\sigma_0 = 0.5$, $2\sigma_0 = 3.0$ 和 $3\sigma_0 = 7.0$ 。静态分布作为 $v-w$ 相平面中所有点的最终位置的三维直方图出现,并由总数归一化。Heun方案用于方程(3)的数值计算,时间步长为 $\Delta t = 0.001$ 。在丢弃前104个时间单位后,对109个时间单位进行数值计算。附录中描述了数值计算的更详细说明。

当ML模型振荡时,低噪声静止分布在极限环内呈现环状。在环的每个横截面上,它具有类高斯形式。然而,环状沿极限环不均匀分布。它显示了峰和谷(在图4中的图B1中)。峰值代表沿极限环的动力学缓慢的区域,相反,低谷反映了更快的动力学。随着噪声强度增

加，这些之间的差异趋于减小，同时，环状分布变宽并且进一步远离极限环（图 4 中的图 B3）。

上述描述表明，无论是在可兴奋范围还是振荡范围内，增加噪声强度，同时产生平稳分布的定量变化，都不会导致任何定性的变化。换言之，基于数值探索，我们不能得出系统中存在噪声诱导的 P-分岔的结论。

类似地，可以在固定的噪声强度下比较可兴奋和振荡的 I 类 ML 模型的静态分布 ρ 的形状。显然，在大的噪声强度下， ρ 的形状是定性相似的（比较图 4 中的图 A3 和 B3）。低噪声密度与高噪声密度定性相似。换句话说，随机 I 类 ML 模型中没有 P-分岔，因为从可兴奋范围移动到振荡范围。启发式地，P-分岔的缺失可以通过考虑 P-分岔有时被表征为静止分布 ρ 的峰值数量的变化来解释，并且这些峰值是随机系统花费大部分时间的区域的指标。在可兴奋范围内，峰值位于稳定的平衡点。在从可兴奋区域到振荡区域的鞍形环路分岔处，峰值位于鞍形结点处，其中动力学减慢。在分岔之外，在振荡状态中，沿着极限环的动力学在靠近鞍形结点的前一位置的相空间区域中减慢。因此，振荡区域中的静止分布 ρ 也呈现出与在可兴奋区域中观察到的类似的明显峰值。总之，尽管确定性系统存在分岔，随机系统的平稳分布形状不会发生任何质的变化。

B. II 类区域的平稳分布

在本节中，我们描述了 II 类 ML 模型的平稳分布特性，重点讨论了两类模型之间的相似性和差异性。在 II 类体系中，从可兴奋态到振荡态的转变经历了一个双稳态过程，稳定平衡点和稳定极限环共存，但不在 I 类体系中。当电流和噪声强度设置为分岔参数，其他参数固定时，II 类 ML 模型的平稳分布基本上可以由以下中的一个形成 (i) 平衡点附近的一个峰，(ii) 一个反映了尖峰轨迹的绕环，或 (iii) 一个包括 I 类 ML 模型这两项的组合。然而，在存在噪声的情况下，在所有情况下，即可兴奋的、双稳态的和振荡的情况下，系统都不存在双稳性，因此系统承认一种独特的平稳分布。在 I 类 ML 模型的情况下，我们已经论证了在我们研究的参数范围内没有 P-分岔的证据。对于 II 类 ML 模型，由于双稳态的存在，情况更加复杂。我们所做的数值探索并不排除 P-分岔的发生。在下面，我们描述了在 II 类 ML 模型的各个状态下观察到的一些典型的平稳分布形状。

如上所述，I 类和 II 类 ML 模型之间的主要相似之处在于，两者都表现出兴奋和振荡状态。因此，II 类随机 ML 模型的平稳分布 ρ 的形状超出了过渡范围（双稳态范围），也就是说，在可兴奋和振荡状态下，与 I 类模型中的情况类似（参见图 4 中的图 A 和 B，并与图 5 中的图 A 和 B 进行比较）。实际上，分布 ρ 有一个峰和一个环形凸起。在可兴奋状态下，后者仅在足够大的噪声强度下可见。在振荡状态下，环处于动作电位轨迹上，峰代表动力学较慢的区域。

在双稳态系统中，情况更加复杂。一个原因是在低噪声水平下存在亚稳态分布。事实上，在低噪声水平下，稳定平衡点和稳定极限循环之间可能不会发生跳跃，反之亦然。在这种情况下，在接近稳定平衡点的初始条件下开始的模拟产生类似于高斯的分布，并集中在平衡点上（图 6 中的图 A1），而在极限环附近开始的则会导致环状分布（图 6 中的图 B1）比如振荡状态的那个。然而，平稳分布是唯一的，独立于点的初始分布。此外，由于噪声引起的跳跃，人们期望平稳分布在平衡点附近有一个峰值，在稳定极限环上有一个环。因此，数值计算得到的分布不是平稳分布，而是亚稳态分布。它们最终会聚成独特的平稳分布。然而，随着噪声强度的降低，这一过程的持续时间趋于无穷长，因此，从解样本路径的数值模拟中，实际上不可能获得任意低噪声水平下的平稳分布。

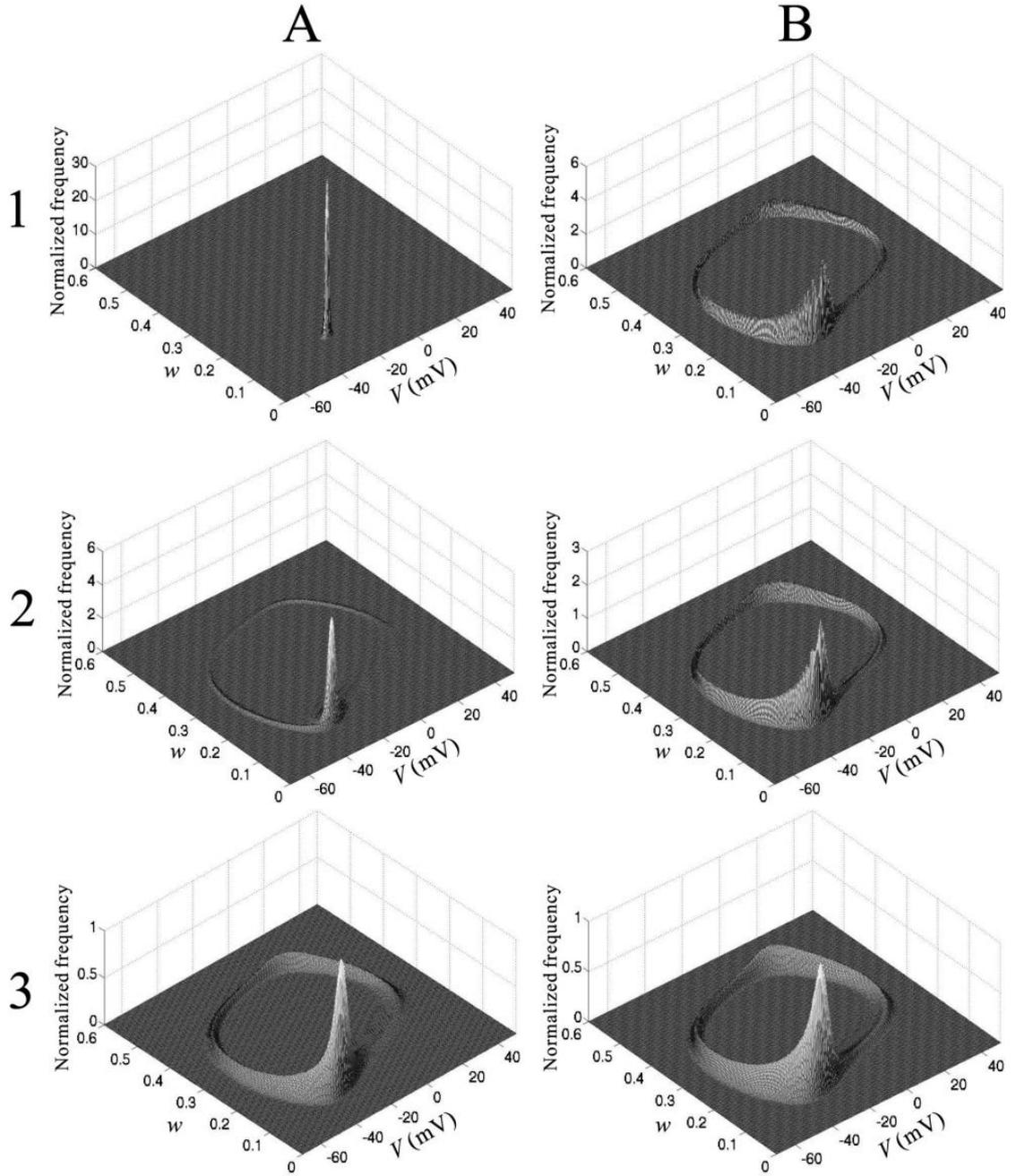


图 5. II 类 ML 模型在靠近双循环分岔点 ($I_{DC} \approx 88.29$) 的可兴奋状态 (图 A 列) 下和在 Hopf 分岔点 ($I_H \approx 93.86$) 附近的振荡状态 (图 B 列) 下的平稳分布, 对应于行图 1、2 和 3 中的三个不同噪声强度值。参数: (A) $I = 88.2(\mu A/cm^2)$ 和 (B) $I = 94.0(\mu A/cm^2)$ 。(1) $\sigma_0 = 0.2$, (2) $\sigma_0 = 0.5$, 以及 (3) $\sigma_0 = 1.0$ 。

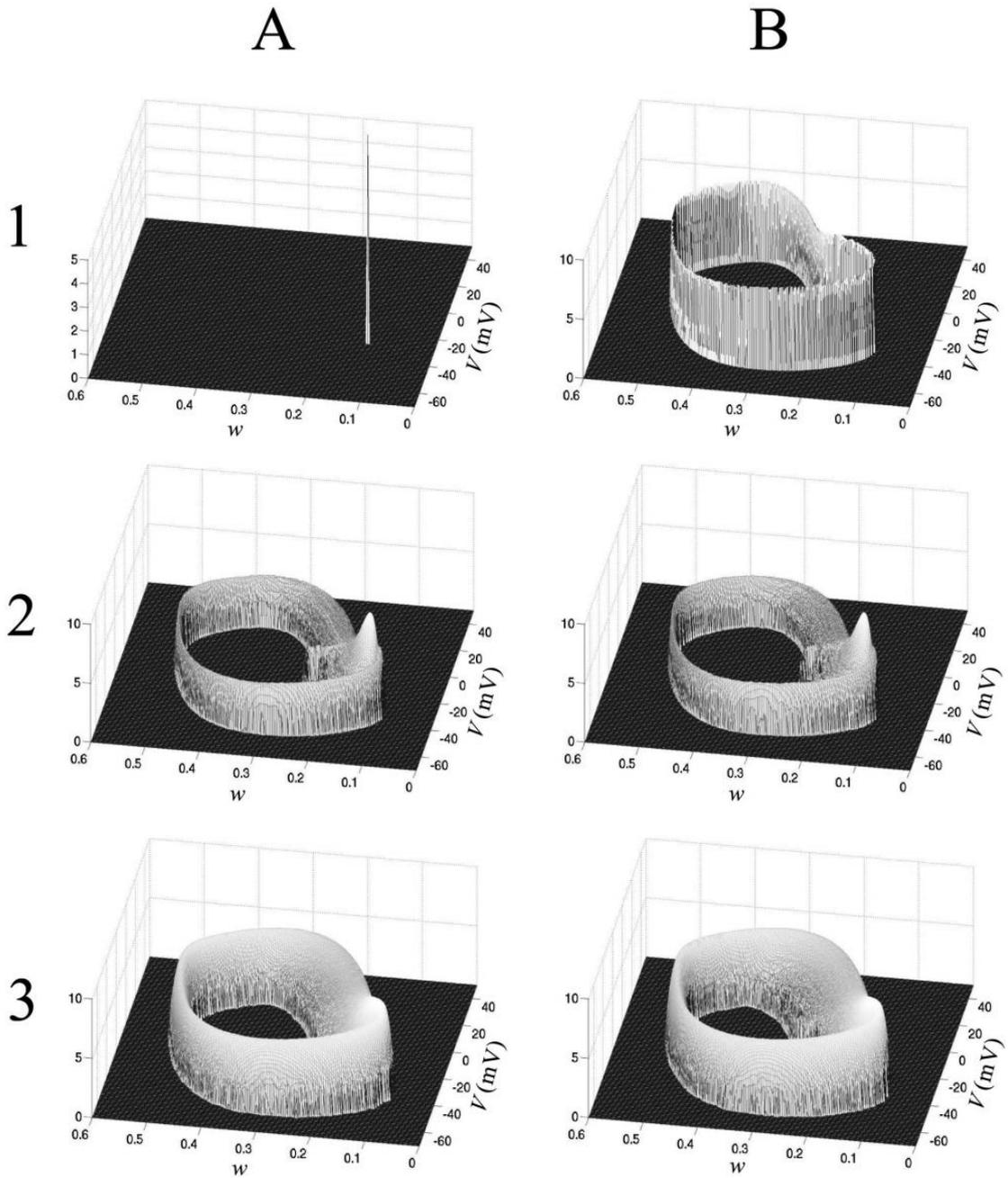


图 6. II 类 ML 模型在双稳态下的稳态分布。初始条件为平衡点（图 A 列）以及稳定极限环（图 B 列）对于行图 1、2 和 3 中的三个不同噪声强度值。为了使微小的变化可见，使用了垂直轴上的对数刻度 ($\log(1+z)$)。参数：(A) 还有 (B) $I = 88.3(\mu A/cm^2)$ 。(1) $\sigma_0 = 0.0001$,

(2) $\sigma_0 = 0.3$ ，以及 (3) $\sigma_0 = 0.8$ 。

为了避免这种适用于双稳态的问题，我们系统地计算了两个初始条件下的分布，一个是平衡条件，另一个是稳定极限环条件。只有当这两个结果在视觉上不可区分时，我们才认为它们代表了系统平稳分布的适当数值估计。图 6 中的行表示从平衡点和稳定极限环上的两个不同初始条件开始的固定参数集的分布的数值估计。除了第一行的两个分布明显不同之外，其他的分布也是相似的。

如上所述，典型的双稳态分布在稳定平衡点上出现峰值，在稳定极限环上出现环状。这个环状本身不均匀，在极限环缓慢的范围内有一个最大值。因此，我们期望平稳分布显示出明显的最大值，一个与平衡时的峰值有关，另一个与环（图 6 中的图 A2 和 B2）周围的最大值有关。

当噪声强度变大时，不可能区分不同的峰值。事实上，在这种情况下，噪声引起的跳跃变得频繁。系统在平衡点和稳定极限环的紧密邻接中所花费的时间与从一个到另一个以及探索相空间更广区域所花费的时间具有相同的量级。图 6 第三行的图说明了这一现象。总之，数值估计表明，随着噪声的增加，平稳分布的明显最大值合并。平稳分布形状的这种变化可能会使人想起 P-分岔。

最大值的类似合并发生在双稳态的任一端，即在双环和亚临界 Hopf 分岔处。在双环分岔中，它是与环在平衡点上接近峰相关联的最大值，而在亚临界 Hopf 分岔中，它是与在极限环上移动的平衡点相关联的峰值。只要噪声强度足够大，就可以观察到这些变化。它们也可能表明模型中 P-分岔的发生。

图 6 所示的例子描述了在双稳态系统中观察到的稳态分布的复杂变化。这些变化可能与 P-分岔有关。然而，据我们所知，目前还没有通用的、普遍适用的分析工具，能够使我们确认或使之失效。本文的目的不是为了说明 P-分岔的发生，而是为了描述 I 类和 II 类两种状态之间的定性差异。我们的分析清楚地表明，(i) I 类和 II 类 ML 模型在可兴奋和振荡状态下的稳态分布相当相似 (ii) 然而，这些分布的形状及其对模型参数和噪声强度的依赖性在从兴奋性到振荡的过渡范围内存在显著差异。

V. RDS 方法

一种仅基于一组随机微分方程在 $t \geq 0$ 处解 X 的概率分布所获得的信息的方法称为一点法³¹。正如我们已经讨论过的，例如，平稳分布是一个单点物体。另外，由两点 X 和 Y 的联合分布得到的一个概念，在时间 t 上同时找到对应初始点 X_0 和 Y_0 ($X_0 \neq Y_0$) 的两个解，称为两点这样一个概念。类似地，可以定义多点的概念，甚至可以定义无限点的概念。从上面的意义上说，大致来说，随机描述是基于单点概念，而 RDS 理论则是基于另一种方法，即多点概念，我们将在下面详细解释。

RDS 理论从不同的角度考虑噪声系统。也就是说，RDS 理论分析了在相同噪声实现下不同初始条件的动态。粗略地说，随机方法考虑了初始条件（即一点的概念）在所有可能的噪声实现下，RDS（多点的概念）承担所有初始条件的演变，在一个噪音下实现。通过这种方式，对于每个噪声实现，RDS 研究非自治动力系统的动态。原则上，我们拥有与噪声实现一样多的动态系统：每个噪声实现都对应一个不同的非自治动力系统。因此，我们拥有一族非自主动力系统。实际上，噪声实现的随机选择被解释为来自该族的一个系统的随机选择。噪声实现可以采用多种形式，因此分析族中的所有系统似乎是不可能完成的任务。然而，值得注意的是，在广泛的条件下，对于几乎所有的噪声实现，族内非自治系统的动态将非常相似。这种相似性使得描述族的典型动态成为可能。在以下段落中，我们提供了 RDS 的简要概述，并介绍了我们研究中使用的关键概念。如需综合治疗，请参阅 Arnold。¹⁶

与单点概念不同的是，一个普通的微分方程 (ODE) $dx/dt = f(x)$ 通常可以生成一个动力学系统，即 n 维空间 R^n 中每个 x 的一个流 $(\varphi(t))_{t \in R}$ 。简而言之，如果空间自映射的族 $(\varphi(t))_{t \in R}$ 满足 $\varphi(0) = id$ 和 $\varphi(t+s) = \varphi(t) \circ \varphi(s)$ ，则称为流，其中 $s, t \in R$ ， \circ 表示复合。流

不仅描述一点的运动，而且描述任意多点的同时运动。换言之，流不仅“记住”所有单个的一点运动，而且还执行任意多个点的同时运动。流的概念在确定性动力系统的分析中起着核心作用。这个概念也可以扩展到随机版本。在 RDS 理论中，共环将流的概念扩展到系统受到随机扰动的情況。例如，随机过程是通过任意求解公式 3 的多个仿式得到的，具有相同的 Wiener 过程实现，但具有所有不同的初始条件。这个对象被称为随机流，特别是对于每个 $x \in R^n$ 、 $s, t \in R$ 和所有 $\omega \in \Omega$ ， $\varphi_{st}(\omega, x)$ 是在时间间隔 $[s, \infty]$ 中的时间处 t 的随机微分方程的解，其中，在时间 $s < t$ 处有初始点 x ，它被称为双参数流 $(\varphi_{st}(\omega)) := (\varphi_{st}(\omega, \cdot))$ 。在这种情况下，我们还具有两个参数流性质：对于所有 $0 \leq s \leq r \leq t$ 和所有 $\omega \in \Omega$ ，

$$\varphi_{ss}(\omega, x) = id_{R^n}, \quad \varphi_{st}(\omega) = \varphi_{rt}(\omega) \circ \varphi_{sr}(\omega), \quad (4)$$

其中 \circ 表示复合。从一个随机微分方程构造一个流 $(\varphi_{st})_{s \leq t}$ 是一个很大的进步，因为 $\varphi_{st}(\omega)$ 现在可以用 x 来区分，也就是说， φ_{st} 是一个差分同态，它的几何结构可以分析。关于更精确的条件和随机流的一般理论，我们请读者参考 Kunita 的书。³² 随机流 φ_{st} 仍然是一个静态对象，而不是一个（随机的）动力系统。也就是说，对于每一个 ω ， R^n 的差分同态的族 $(\varphi(\omega))_{0 \leq s \leq t}$ ，其中 n 是一个整数，在 ω 被冻结的意义上，是一个确定的双参数流。然而，在这一点上，不同 ω 的流是不相关的。当我们试图在公式 4 的双参数流属性中通过令 $s = 0$ 抑制一个时间参数时，就会出现这种关系。为此，我们需要将驱动 Wiener 过程描述为一个动力学系统。换句话说，在我们继续解释协同循环之前，需要一个度量动力学系统来模拟白噪声，因为一个 RDS 或一个协同循环包含两个基本成分：一个噪声模型和一个受噪声扰动的系统模型。

设 $(W_t)_{t \in R}$ 是 R 中 $W_0 = 0$ 的标准 Wiener 过程。把 $\Omega = \{\omega \mid \omega \in C(R), \omega(0) = 0\}$ ， F 是 Borel σ -代数， P 是对由 W 生成的 F 产生的（Wiener）测度。 Ω 上的偏移定义为 $\theta_t \omega(s) := \omega(t+s) - \omega(t)$ 。那么 θ 是三元组 (Ω, F, P) 上的遍历度量动力系统，并且 $W_t(\omega) = \omega(t)$ 是布朗运动。接下来，我们定义一个协同循环，它模拟受白噪声干扰的系统。设 $(\Omega, F, P, (\theta_t)_{t \in R})$ 是上面定义的度量动力系统。让

$$\varphi: R \times \Omega \times R^n \rightarrow R^n, \quad (t, \omega, x) \mapsto \varphi(t, \omega, x) \quad (5)$$

是具有以下属性的映射：

(i) $\varphi(0, \omega) = id_{R^n}$,

(ii) 对所有的 $s, t \in R$ 以及所有的 $\omega \in \Omega$ ，都有

$$\varphi(t+s, \omega) = \varphi(t, \theta_s \omega) \circ \varphi(s, \omega), \quad (6)$$

其中， \circ 代表映射的复合。

第二个属性称为协同循环属性。注意 $\varphi(t, \omega)x = \varphi_{0t}(\omega, x)(t \geq 0)$ 。

动力系统中最基本的研究对象之一是不变测度。例如，对确定性系统的长期动力学的分析经历了平衡点、极限环等的确定，换句话说，长期分析检查了在确定流下保持不变的结构。

由 ODE $dx/dt = f(x)$ 生成的流 φ 的不变测度 ρ 由 $\varphi(t)\rho = \rho$ 定义，并且 $t \in \mathbb{R}$ 。注意，如果

ρ 是一个度量， φ 是一个可测量的映射，那么 $\varphi\rho$ ， φ 下 ρ 的图像，是由 $\varphi\rho(\cdot) = \rho(\varphi^{-1}(\cdot))$ 定

义的度量。另外，不变测度的无穷小形式是 Liouville 方程 $\text{div}(\rho f) = 0$ 。

由于 Liouville 方程的随机模拟是 Fokker-Planck 方程，将 SDE 的不变测度定义为解决 Fokker-Planck 方程 $L^*\rho = 0$ ，其中 L^* 是相应 SDE 的 Fokker-Planck 的运算符。在 RDS 理论

中，这实际上是称为平稳测度而不是不变测度的观点。平稳测度在应用中起着突出的作用，

因为它通常是实际上可观察到的。在上下文中， $(\mathbb{R}^d, \mathcal{B}^d)$ 上的概率测度 ρ ，其中 \mathcal{B}^d 是 \mathbb{R}^d

中的 Borel 集，如果它在 $P(t, x, \cdot)$ 下是不变的并且满足以下关系，则称为 SDE 的平稳的

$$\rho(\cdot) = \int_{\mathbb{R}^n} P(t, x, \cdot) \rho(dx) \quad \text{对于所有 } t > 0, \quad (7)$$

其中 $P(t, x, \cdot)$ 是转移概率，即 $P(t, x, B) = P\{X_t \in B \mid X_0 = x\}$ ，它与 SDE 产生的 Markov

过程 X_t 有关。平稳测度显然是一个点对象。值 $\rho(B)$ 给出了 SDE 的解 X_t 与初始值 x 在集合

B 中花费的时间比例。

然而，在 RDS 理论中，存在第二种扩展确定性定义的可能性，这种定义似乎同样自然，但更为一般。因此，RDS 分析遵循另一种方法，因为它涉及随机不变测度的确定。让 φ 成

为 RDS。如果对于所有 $t \in \mathbb{R}$ ，在 $(\mathbb{R}^d, \mathcal{B}^d)$ 上的随机概率测度 $\omega \mapsto \mu_\omega$ 被认为在 φ 下是不变

的

$$\varphi(t, \omega)\mu_\omega = \mu_{\theta_t \omega} \quad P-a.s., \quad (8)$$

其中 $P-a.s.$ 几乎可以肯定地表示 P 。公式 7 给出的平稳测度的概念比相应的 SDE 生成的 RDS φ 的不变测度更古老和更具限制性。然而，在平稳测度 ρ 和一个特殊的随机不变测度之

间存在一对一的对应关系，用 μ_ω 表示，称为 Markov 不变测度。

$$\rho \mapsto \mu_\omega := \lim \varphi(t, \theta_{-t} \omega) \rho, \quad \mu_\omega \mapsto \rho := E[\mu], \quad (9)$$

其中 $E[\cdot]$ 表示期望运算符。

在确定性动力系统中，通过矩阵的谱理论来评估平衡的局部稳定性，为我们提供了特征

值和特征空间。简而言之，在所谓局部理论的研究中，由 ODE $dx/dt = f(x)$ 和 $f(0) = 0$ 在 0 附近产生的确定动力系统 φ 的稳定性，是基于线性动力系统 $\Phi(t) = (\partial/\partial x)\varphi(t, x)|_{x=0}$ 的动力学，即线性 ODE $dv/dt = Df(0)v$ ，完全由 Jacobian 矩阵 $Df(0)$ 特征值的计算确定的。在 RDS 理论中，我们知道确实存在一个随机版本的谱理论，用于对协同循环 φ 的线性化 $D\varphi(t, \omega, x)$ ，但不只是在固定点，而是在 φ 不变测度 μ 下的一般参考解。Oseledets(1968)³³ 证明的乘法遍历定理为我们提供了在 RDS 中进行局部理论所需要的精确对象类型。此外，该定理是通过变分方程（线性化）的解的指数增长率，即 Lyapunov 指数，研究确定性非线性系统长期行为的基础。对于一个 RDS，随机不变测度的局部稳定性由其相关的 Lyapunov 指数决定。基于 Oseledets 的乘法遍历定理，³³ 定义如下：

$$\lambda(\omega, x, v) := \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|D\varphi(t, \omega, x)v\|, \quad (10)$$

对于 $v \neq 0$ 。

动态随机分岔，用 D-分岔表示，一般被定义为与协同循环相关的随机相位图中的定性变化。类似于确定性动力系统的情况，其中平衡点的 Jacobian 矩阵的特征值（的实部）的符号变化表征了局部分岔，局部 D-分岔与 Lyapunov 指数的符号变化有关。

上述考虑对 ML 模型的意义在于，实际上，对系统随机动力学的分析主要需要对系统的 Lyapunov 指数进行数值估计。值得注意的是，我们关注的是确定性系统分岔附近指数的潜在符号变化。

VI. RDS 方法的数值结果

A. Lyapunov 指数

如上所述，与随机不变量测量相关的 Lyapunov 指数的符号变化是 D-分岔的指标。在本节中，我们报告了 I 类和 II 类机制中 ML 模型的 Lyapunov 指数如何随恒定电流和噪声强度而变化。

随机 ML 模型具有两个 Lyapunov 指数 $\lambda_1 \geq \lambda_2$ ，它们是对应于方程 3 的线性化（变分方程）解的指数增长率。较大的 Lyapunov 指数 λ_1 实际上可以计算为以下指数增长率：

$$\lambda_1 = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \log \|V(t)\|, \quad (11)$$

其中 $V(t) = (v_t, w_t)$ 是与式 3 相关的变分方程的对于除原点之外的任何确定的初始值的解。

实际上，我们用附录中描述的方法估计了较大的 Lyapunov 指数。

对于确定性动力学和随机分析，我们依次描述了 I 类和 II 类系统中的 Lyapunov 指数。

1. I 类系统

在讨论随机 ML 模型的 Lyapunov 指数之前，讨论这些量在确定性可兴奋和振荡范围内的变化以及两者之间的过渡是适当的。

在可兴奋范围内，ML 模型的 Lyapunov 指数等于在稳定平衡点处评估的 Jacobian 矩阵的特征值。因此，它们都是负的，并且当参数 I 接近发生鞍环分岔的临界值时，较大的指数

趋向于零。在这个临界点，较大的指数消失，而第二个指数保持负数。在分岔点之外，即在振荡范围内，Lyapunov 指数等于稳定极限环的 Floquet 特征值。因此，较大的指数保持为零，反映了极限环对沿极限环的扰动的中立稳定。相反，第二指数是负的，反映了极限环对横向扰动的稳定性。

当噪声强度接近零时，随机 ML 模型的指数趋于确定性系统的指数。其中，I 类 ML 模型在不同 I 值下的 Lyapunov 指数用噪声强度 σ_0 表示，上图 (a) 在图 7 (A) 中说明了这一点。在 I 的两个较低值，即 $I = 30$ 和 38.5 ，对于系统是可兴奋的，较大的指数趋向于确定值为 $\sigma_0 \rightarrow 0$ 。这两个值对应于在稳定平衡点上评估的 Jacobian 矩阵的最大特征值。对于系统振荡的两个较大的 I 值，即 $I = 40$ 和 50 ，指数趋向于零，如预期的那样。

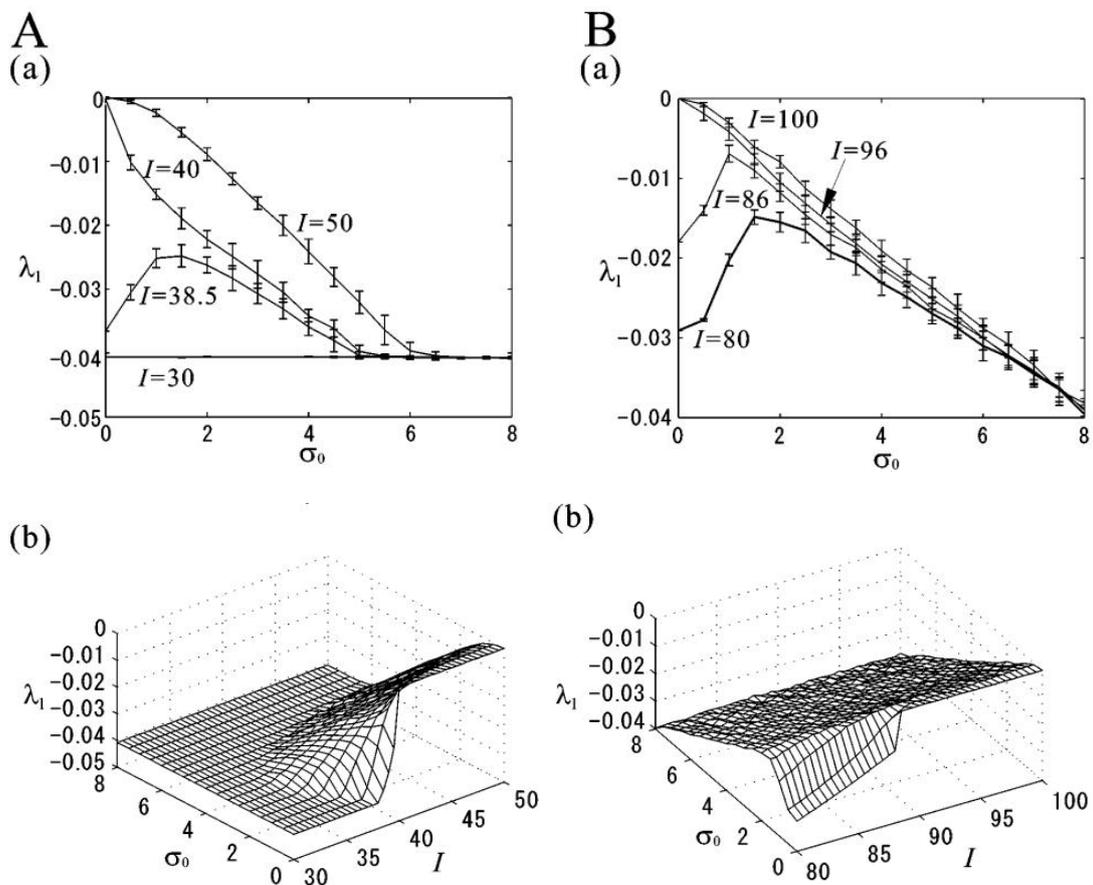


图 7. 随机 ML 模型的较大的 Lyapunov 指数。(A) I 级 ML 模型。(a) 针对四种不同电流值 ($I = 30$ 、 38.5 、 40 和 $50 \mu A/cm^2$) 的噪声强度，显示了较大的 Lyapunov 指数的平均值和标准偏差。前两种是兴奋的，后一种是振荡的。在噪声强度为 $0 \sim 8$ 的 0.5 阶跃条件下，计算了 20 种不同噪声实现的 Lyapunov 指数 $\sigma_0 (= \sigma/C)$ 。(b) 参数平面 $I - \sigma_0$ 上的平均较大的 Lyapunov 指数 λ_1 。Lyapunov 指数的计算方法与 (a) 部分相同。(B) II 级 ML 模型。(a) 四种不同电流值 ($I = 80$ 、 86 、 96 和 $100 \mu A/cm^2$) 下，较大的 Lyapunov 指数相对于噪声强度的平均值和标准偏差。前两个处于兴奋状态，后两个处于振荡状态。Lyapunov 指数的计算方法与 A 列相同，噪声强度为 $0 \sim 8$ ，阶跃为 0.5 。(b) 参数平面 $I - \sigma_0$ 上的平均的较

大的 Lyapunov 指数 λ_1 。

中间噪声强度和大噪声强度的指数取决于确定性系统的动态。当 I 在兴奋区域中被固定并增加时, Lyapunov 指数首先增加, 然后在某些噪声强度处具有一定的最大值, 并且减小[例如, 图 7 (Aa) 中的 $I = 38.5$ 标记的曲线]。在整个过程中, 指数仍为负数。在振荡状态下, 随着噪声强度的增加, Lyapunov 指数单调递减。这同样适用于确定性系统经历鞍点环分岔的临界值。在振荡状态和分岔点处的较大的 Lyapunov 指数之间的主要差异在曲线的斜率处在 $\sigma_0 = 0$ 处观察到。在振荡状态中, 斜率为零, 而在分岔点处, 它具有负值。

尽管表示不同 I 值的较大的 Lyapunov 指数与噪声强度的曲线形状不同, 但所有情况共同的一个观察结果是指数对于所有 $\sigma_0 > 0$ 都是负的。当 Lyapunov 指数用 $I - \sigma$ 参数空间[图 7(Ab)]表示时, 这一点显而易见。在较大的 Lyapunov 指数中没有符号变化表明在 I 类随机 ML 模型中没有 D-分岔, 或者换句话说, 增加的噪声破坏了确定性系统的分岔。

2. II 类系统

在 II 类制度中, 确定性 ML 模型在可兴奋范围内的 Lyapunov 指数都是在平衡点处系统的 Jacobian 矩阵的一对复共轭特征值的 (负的) 实部。在振荡范围内, 类似于 I 类方案, 指数等于极限环的 Floquet 特征值, 因此较大的指数为零, 第二个为负值。在过渡范围内, 系统是双稳态的, 因此它拥有两对 Lyapunov 指数, 一个与稳定平衡点相关, 另一个与稳定极限环相关。

与 I 类 ML 模型一样, 在可兴奋和振荡状态下, 系统的较大的 Lyapunov 指数趋于确定值当 $\sigma_0 \rightarrow 0$ 。在双稳态范围内, 随机系统与确定性系统不同, 只有一对 Lyapunov 指数。

在低噪声水平下, 当系统接近双环分岔时, 这些指数趋于平衡指数; 相反, 当系统接近亚临界 Hopf 分岔时, 这些指数趋于极限环指数。这一观察结果与先前报道的平稳分布 ρ 一致。事实上, 即使在双稳态范围内, 系统从平衡点附近跳到稳定极限环附近, 反之亦然, 两个邻域的相对时间也很大程度上取决于系统参数。在接近双环分岔的情况下, 系统主要局限于平衡点附近, 而在接近亚临界 Hopf 分岔的情况下, 则相反, 系统主要保持在极限环附近。这种不对称性解释了双稳范围两端 Lyapunov 指数低噪声演化的差异。

Lyapunov 指数的低噪声估计受到亚稳定区域的阻碍, 其方法与平稳分布 ρ 的估计方法相同。为了确保在亚稳态瞬态结束后, 该估计与该区域相一致, Lyapunov 指数是从平衡状态和非平衡状态下的初始条件估计出来的。另一个位于极限环上。

图 7 (B) 显示了 II 类 ML 模型的 Lyapunov 指数。如图 7 (B) 所示, 对于可兴奋和振荡状态中的四个固定电流强度, II 类 ML 模型中 Lyapunov 指数变化的趋势类似于 I 类 ML 模型中的变化趋势。更准确地说, 在振荡状态中, 随着噪声强度的增加, 较大的指数单调减小, 而在可兴奋的情况下, Lyapunov 指数在某个中间噪声水平呈现峰。总的来说, 如图 7 (Bb) 所示, Lyapunov 指数在 $I - \sigma$ 参数空间中总是负的。因此, 以与 I 类方案相同的方式, 在该系统中没有 D-分岔: 增加的噪声破坏了确定性系统的分岔(双循环和亚临界 Hopf 分岔)。

B. 随机 ML 模型的吸引子

基于 Lyapunov 指数的计算, 对 ML 模型的 D-分岔进行了分析。实际上, 系统的 Lyapunov 指数中的符号变化是 Markov 不变测度中定性变化的指标。我们没有检测到这种符号变化,

因此得出结论，无论是 I 类还是 II 类，ML 模型中都没有发生 D-分岔。在这一部分中，我们通过计算 Markov 随机不变测度的支持来继续这一分析。数值研究表明，它实际上被简化为一个点。

Markov 随机不变测度支持度计算的基本关系式为建立了平稳分布 ρ 与 Markov 随机不变测度之间的关系公式 9。值得注意的是，公式 9 中左边的关系说明如何从平稳分布中导出随机不变测度。此过程称为回调方法。实际上，它包括在某一时刻启动系统，使点按照分布 ρ 分布，在“过去”某些时间 $t = t' < 0$ ，并在噪声实现 ω 的影响下发展到现在的 $t = 0$ 。 $t = 0$ 的结果是一个随机（即取决于噪声实现）的测量，这取决于开始时间 t' 。当初始起始时间 t' 被拉回 $-\infty$ ，这个随机测度倾向于 Markov 随机不变测度（弱收敛意义上）。¹⁶

我们用 $A(\omega)$ 表示 Markov 随机不变测度的支持。这个符号强调了这样一个事实：集合 $A(\omega)$ 实际上是一个随机集合，并且对于不同的噪声实现， ω 和 ω' 可能对应不同的集合 $A(\omega)$ 和 $A(\omega')$ 。系统的 Lyapunov 指数为负的事实使对于几乎所有的 ω ， $A(\omega)$ 由有限 n 个点组成， n 独立于 ω ，而且 (ii) 除了 Lebesgue 测量零点的一组可能与 ω 有关的初始条件外，初始条件 x 的轨迹接近 A ，在这个意义上，几乎所有 ω ，

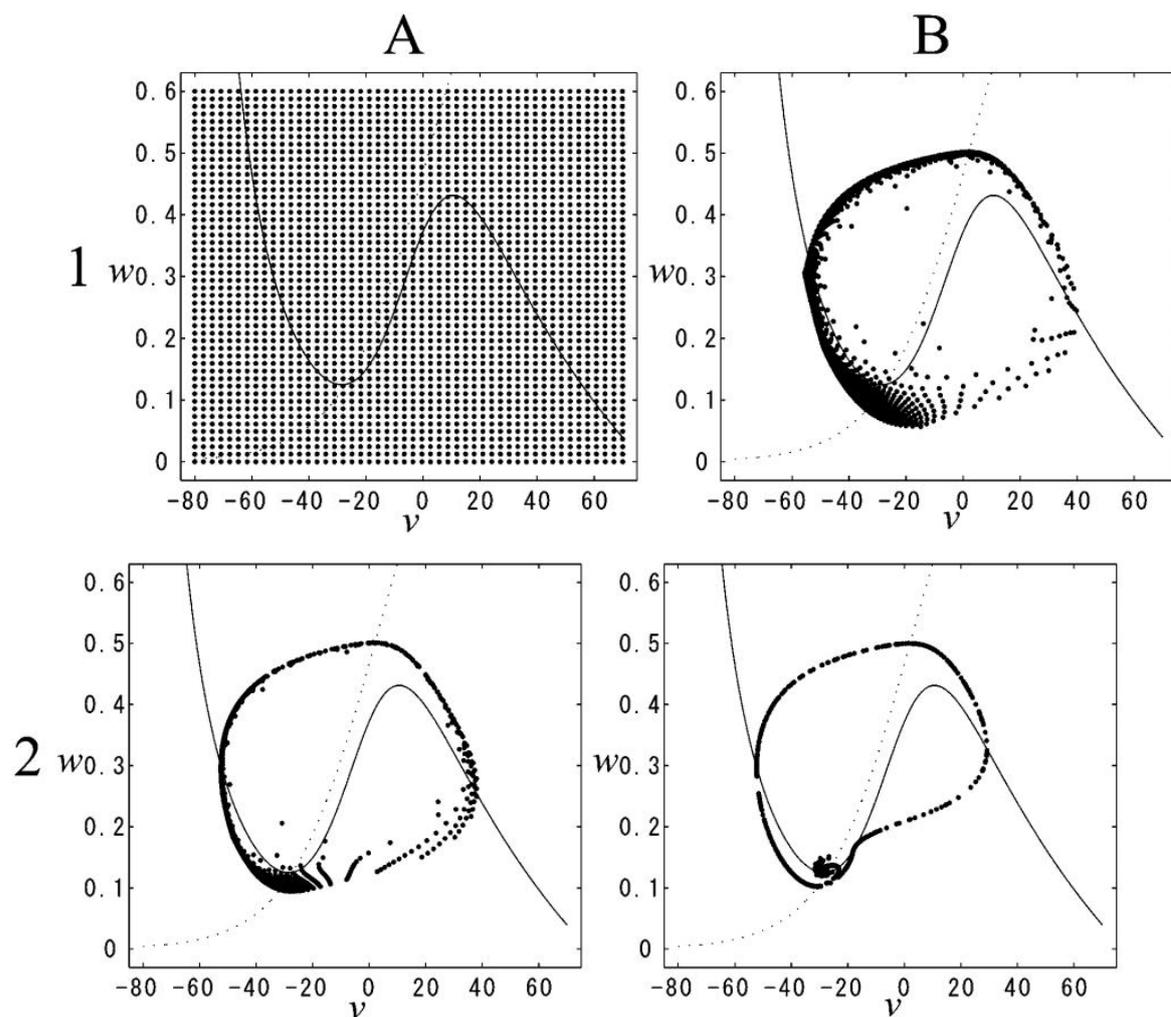
$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \text{dist}[\varphi(t, \omega, x), A(\theta_t \omega)] = 0, \quad (12)$$

其中 $\text{dist}[\varphi(t, \omega, x), A(\theta_t \omega)]$ 表示 $\{\varphi(t, \omega, x)\}$ 与 $A(\theta_t \omega)$ 之间的距离，等于 $\varphi(t, \omega, x)$ 点与 $A(\theta_t \omega)$ 中 n 点之间 n 距离的最小值。这样，随机集 $A(\omega)$ 就为系统起到了吸引集的作用。

在实际应用中，我们利用回调方法，对随机 ML 模型在不同状态和不同参数值下的吸引集 $A(\omega)$ 进行了估计。在所有情况下，我们都得到 $A(\omega)$ 被简化为一个点，即 $n = 1$ 。图 8 说明了推导 $A(\omega)$ 的一个示例。它代表了噪声强度为 $\sigma = 2.0$ 的振荡状态下 II 类 ML 模型的不同阶段的回调过程。拉回的初始条件是按照平面[图 8 (A1)]上的规则矩形网格展开的，而不是遵循平稳分布 ρ 。由于 $t = t'$ 处的初始时间返回负方向，因此在相空间中，所有点的形成在 $t = 0$ 处缩小到更窄的区域。在图中，每个状态点分散的区域形成一个环，包括一个确定平衡点和环形尖峰轨迹的附近。随着初始时间逐渐向后移动，该区域成为一个由较薄的环和平衡点（如图 8 (A2) 和 8 (B2) 所示。）周围的集中点组成的组合。当初始时间向后移动时，点集形成一些弧和一个集中区域[图 8 (A3)]。随着 t' 时间的推移，这些点在平衡点附近聚集，或者在平衡点周围形成一个环，如图 8 (B3) 所示。最后，它们都崩溃成一个紧密的群体，在视觉上无法区分彼此。这个紧密的群体可以被同化为一个点。它在进一步缩短时间的情况下保持不变。这样，它代表了集合 $A(\omega)$ 的数值估计，并表明该集合由一个点组成，我们用 $(v^*(\omega), w^*(\omega))$ 表示。实际上 $(v^*(\theta_t \omega), w^*(\theta_t \omega))$ 是一个平稳的随机过程，即随

机平衡点。从极限 12, 我们得出, 对于几乎所有的噪声取样途径 ω , 初始条件的轨迹, 除了可能的一组测量零点外, 趋向于这个独特的平稳随机过程。

尽管可能非空的初始条件集的轨迹不会收敛到随机平衡点, 但它的测度为零, 它可以对系统的动态产生一些影响。可兴奋的 I 类和 II 类 ML 模型说明了这一点。在前者中, 在鞍点的稳定流形的零测度闭合处引发的轨迹不会收敛到稳定平衡点。相反, 在后者中, 即可兴奋的 II 类 ML 模型, 所有轨迹都毫无例外地收敛到稳定平衡点, 这是全局渐近稳定的。显然, 正是一组测度为零的动力学差异允许分离 I 类和 II 类系统。这里的问题是随机模型中是否存在这种差异。更确切地说, 确定性可兴奋 I 类和 II 类 ML 模型的稳定平衡的吸引盆地之间存在差异, 并且相应的随机 ML 模型可以继承该差异。在一组测度为零的动态方面的这种差异不会对先前关于 Lyapunov 指数的估计, 旋转数或 Markov 不变测度的支持的结果产生任何影响。然而, 在确定性情况下, 这种差异在于 I 类和 II 类膜之间区别的基础, 因此研究它是否也存在于随机 ML 模型中可能具有生物学意义。



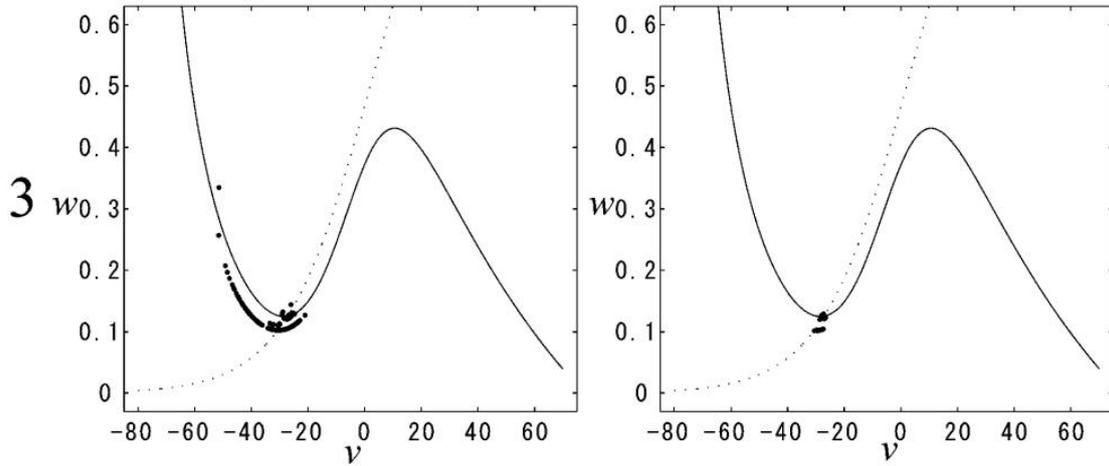


图 8. $I = 88.4(\mu A/cm^2)$ 振荡状态下随机 II 类 ML 模型的回撤。对于 $\sigma = 2.0$, $t = 0$ 处状态点的快照在 2500 初始条件的启动网络的相位空间中进行了说明, 这些初始条件定期定位在 $t' = 0ms(A1)$, $t' = -20ms(B1)$, $t' = -30ms(A2)$, $t' = -200ms(B2)$, $t' = -450ms(A3)$, $t' = -700ms(B3)$ 处的矩形网格中。

可兴奋的 I 类和 II 类膜的区别的根源在于后者具有单一平衡点, 而前者具有三个平衡点, 其中两个不稳定。我们的研究表明, 无论是在 I 类或 II 类状态下, 无论是确定性动力学, 随机 ML 模型始终具有单一的稳定随机平衡。然而, 这些研究集中在 Markov 随机不变测度上, 系统可能具有非 Markov 随机不变测度。在确定性系统中, 它们起着类似于鞍点和不稳定源平衡点的作用。问题是确定随机 ML 模型中是否存在这样的随机不变测度。

通过计算相应矢量场的零点, 可以很容易地确定确定性系统的平衡点。然而, 对于增加的噪声的随机系统, 如随机 ML 模型, 却没有这样简单的过程。除了支持 Markov 不变测度的回调方法外, 还没有直接计算随机不变测度的系统方法。Arnold 等人¹⁸使用了一种方法来克服这一点。这包括分析时间反转系统。如果对于几乎所有的 ω , 除了可能在一组度量零上的初始条件的的时间反转轨迹变得无界, 那么我们可以认为时间反转系统不具有任何 Markov 随机不变测度。此过程排除了随机不变测度的存在, 这些随机不变测度的作用类似于在时间向前系统中不稳定的源 (结点或焦点)。虽然它不一定能显示鞍点的存在, 但它提供了关于系统随机相位图的额外信息。我们将时间反转法应用于随机 ML 系统。我们在一个规则的矩形网格上启动了轨迹, 并计算了在相同的噪声取样途径影响下的时间反转轨迹。我们假设, 如果一个解的电压 v 的模量大于某个定值, 它最终会变得无界。数值模拟在不同的区域和不同的噪声强度下进行。在所有情况下, 所有计算出的轨迹最终都超出了计算范围。由此可知, 时间反转随机 ML 模型不具有任何 Markov 随机不变测度。

上面报告的数值探索表明, 没有随机不变测度“对未来是稳定的”, 鞍型随机不变测度的情况仍然是开放的。然而, 我们推测它们不存在于数值探索的参数范围内。换句话说, 我们建议, 对于几乎所有的噪声实现, ML 模型的随机平衡吸引所有初始条件的轨迹。从这个意义上讲, 我们认为噪声破坏了 I 类和 II 类状态的分岔情形, 并且在这两个状态的渐近随机动力学方面没有区别。

C. 旋转数

在 I 类或 II 类情形下，对 ML 模型的 Lyapunov 指数进行了系统的数值估计，结果表明，尽管存在确定性系统的分岔，但在随机系统中没有发生 D-分岔。进一步的分析表明，事实上，在所有探索的情况下，几乎所有的噪声实现，所有的轨道最终稳定在一个唯一定义的平稳随机过程。这表明，从 RDS 的角度来看，噪声消除了确定性系统不同状态之间存在的差异。尽管有噪声的影响，但系统中仍存在由噪声引起的变化。事实上，与确定性平衡不同，随机平衡显示了动力学。随机平衡是一个平稳随机过程。公式 9 中的第二个关系一般来说，它在固定时间的分布是由平稳分布 ρ 给出的，因此可以经历 P-分岔。在这一部分中，我们用一个不同的工具，即旋转数来研究这个平稳随机过程的变化。与系统相关的旋转数的计算提供了与 D-分岔不一定相关的噪声诱导变化的信息。这些信息不能从系统的 Lyapunov 指数中收集到。从这个意义上讲，旋转数提供了关于噪声系统动力学的补充信息。

旋转数定义为

$$\gamma = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \arctan \frac{w_t}{v_t}, \quad (13)$$

式中 (v_t, w_t) 是与公式 3 有关的变分方程的对于除原点之外的任何确定的初始值的解。

为了解释旋转数及其命名的起源，首先考虑两种确定性情况是很有帮助的。对于在平衡点稳定的确定性系统，旋转数等于平衡时 Jacobian 矩阵特征值的虚部。相反，当确定性系统稳定在一个极限环时，旋转数是沿着极限环运动的平均角速度。

有了这些解释，我们可以看到确定的 I 类和 II 类膜的旋转数有着明显的区别。对于 I 类膜，可兴奋区的旋转数为零，然后从可兴奋区向振荡区过渡后，旋转数从零持续增加。从这个意义上讲，旋转数遵循确定的 I 类膜的发放率的演变。在 II 类膜中，振荡状态与 I 类膜相似：旋转数反映了系统的发放率。然而，在可兴奋的的时候，情况是不同的。旋转数的非零值等于 Jacobian 矩阵复共轭特征值的虚部。最后，在双稳态范围内，我们有两个旋转数，一个与稳定平衡时 Jacobian 矩阵特征值的虚部有关，另一个与稳定极限环上的发放率有关。

噪声的增加以多种方式改变了上面描述的图片。在随机 ML 模型中，旋转数是唯一定义的，其值不依赖于初始条件的选择。此外，几乎所有噪声取样途径的值都相同。从这个意义上说，我们可以讨论随机 ML 模型的旋转数。在下文中，我们讨论了不同状态和膜类中旋转数对噪声强度的依赖性。

噪声对振荡区旋转数的影响与噪声引起的系统发放率变化相一致。在 I 类和 II 类状态下，噪声加速了 ML 模型的发放速率。同时，旋转次数随着噪声强度 σ 的增加而增加。

在可兴奋的状态下，情况更加复杂。在低噪声强度下，当动作电位很少时，旋转数是阈下噪声诱发振荡速率的一个指标。在低噪声强度下，I 类 ML 模型中的旋转数接近于零，II 级 ML 模型中的旋转数接近于非零值（平衡点 Jacobian 矩阵特征值的虚部）。这与在确定性条件下得到的旋转数的值是一致的。在较大的噪声强度下，情况会有所不同，因为噪声引起的发放频率越来越高，事实上，与阈下振荡相比，这种情况占主导地位。在这种情况下，旋转数将成为噪音引发发放速率的指示器。在对旋转数的低噪声极限和大噪声极限的解释中，这种差异在图 9 中可见。这两个极端之间的过渡是渐进和平稳的，但发生在一个狭窄的噪声强度范围内。在噪声的中间范围内，旋转数反映阈下和阈上波动的速率。

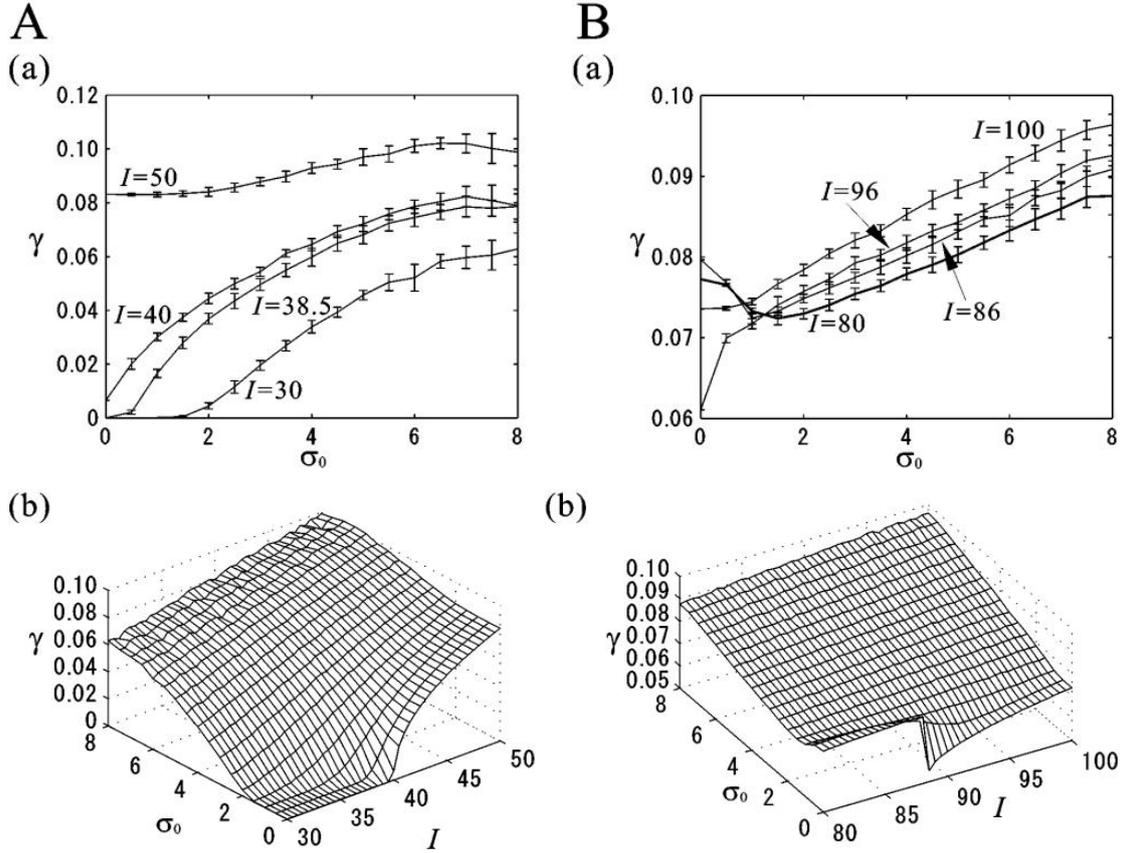


图9.随机 ML 模型的旋转数。(A) I 级 ML 模型。(a) 针对四种不同电流值 ($I = 30$ 、 38.5 、 40 和 $50 \mu A/cm^2$) 的噪声强度, 显示旋转数的平均值和标准偏差。前两种是兴奋的, 后一种是振荡的。在噪声强度为 $0 \sim 8$, 步进为 0.5 的情况下, 计算了每次实现 20 种不同噪声的旋转数。(b) 参数平面 $I - \sigma_0$ 上的旋转数 γ 。旋转数的计算方法与 (a) 部分相同。(B) II 级 ML 模型。(a) 四种不同电流值 ($I = 80$ 、 86 、 96 和 $100 \mu A/cm^2$) 下旋转数相对于噪声强度的平均值和标准偏差。前两种是兴奋的, 后一种是振荡的。(b) 参数平面 $I - \sigma_0$ 上的平均旋转数 γ 。

这些关于可兴奋状态下旋转数的观察结果与第四节报告的平稳分布的定量变化一致。旋转数接近其确定值的噪声范围对应于平稳分布呈高斯型的范围, 其峰值集中在平衡点上。随着平稳分布的环形驼的增大, 峰高减小, 峰宽增大, 旋转数由确定值向平均发放速率移动。

在 I 类 ML 模型中, 当靠近分离可兴奋和振荡状态的分岔时, 在旋转数在向发放速度移动之前保持在接近零 (其确定值) 时, 噪声范围降低 [在图 9 (A) 中, 图 (a) 中标有 $I = 30$ 和 $I = 38.5$ 的曲线以及图 (b) 中的三维表示]。这与当系统接近分岔点时, 噪声诱导的发放频率更高的事实是一致的。在分岔点, 即使是微弱的噪声引起的波动也会导致动作电位的产生, 因为系统不再具有发放阈值 [图 9 (A) 图 (a) 中用 $I = 40$ 标记的曲线]。因此, 旋转数在零噪声级开始时, 如在可兴奋状态下, 随着噪声的增加, 如在振荡状态下, 沿着发放速率移动。从这个意义上讲, 分岔点处旋转数的噪声依赖性介于可兴奋状态和振荡状态之间。

与 I 类 ML 模型相比, II 类 ML 模型在从可兴奋状态到振荡状态的转变过程中, 旋转数

的变化更为复杂。然而，它们与平稳分布的变化是一致的。在低噪声水平下，旋转数接近与稳定平衡和稳定极限环相关的确定系统的两个旋转数的某个平均值。粗略地说，每个确定的旋转数对随机旋转数的贡献是由系统在相应吸引集（即稳定平衡和稳定极限环）附近所花费的相对时间加权的。因此，在参数和噪声强度范围内，平稳分布要么强烈且几乎完全集中在稳定平衡点上，要么集中在极限环上，旋转数接近确定的旋转数之一，并反映阈下或阈上振动的速率。这两种情况发生在双稳区的两端，主要是在弱噪声强度下。因此，在低噪声水平下，当一个人从可兴奋状态或振荡状态移动到双稳态状态时，旋转数没有急剧变化。从稳定平衡时的 Jacobian 矩阵特征值的虚部附近的旋转数到稳定极限环上的系统发放率附近的旋转数在双稳态范围内发生转变，同时平稳分布的形状也发生改变，从主要集中在平衡点到主要集中在极限环上。

只要噪声强度能够区分阈下和阈上噪声引起的波动，上述考虑就可以成立。在较大的噪声水平下，在平衡峰与极限环上的环形峰合并的双稳态过程中发生的定性的密度变化超出了可行的范围，不能作出这样的区分。在这个噪声范围内，旋转数反映了系统的整体波动率，而阈下动力学和阈上动力学之间没有特别的区别。

总之，模型旋转数的变化反映了模型的平稳分布。在 I 类系统中，不发生 P-分岔，随机 ML 模型的旋转数随着从可兴奋状态到振荡状态的变化而随平稳分布的定量变化而变化。在 II 类系统中，当系统可能发生 P-分岔时，旋转数的变化重新反映了这一现象。图 9 中的两个底部面板显示了随机 I 类和 II 类膜之间的主要区别，显示了 I 类（左图）和 II 类（右图）模型电流 I 值和噪声强度 σ 值的旋转数的三维表示。在低噪声水平下，当从可兴奋状态移动到振荡状态时，这两种形式之间的差异是显而易见的。虽然在两种情况下，在较大的噪声级下过渡是平滑的，但在右图中，在较低的噪声级下过渡实际上是突然的，给人的印象是它是不连续的。

VII. 讨论

本文从随机神经元理论的角度对随机神经元模型进行了系统的分析。研究噪声对神经元行为的影响有着悠久的历史。³⁵ 然而，那些与 RDS 分析神经元对类似噪声的取样途径的反应有关的研究很少。²⁰⁻²³ 我们的工作首次提出了 ML 膜模型的 RDS 分析。在本节中，我们将从 RDS 和神经科学的角度讨论我们的结果。

随机扰动对确定性分岔的影响以及随机 D-分岔对确定性分岔的影响的 RDS 分析是一个活跃的研究领域。正如 Arnold,¹⁶ 所言，这一领域还没有充分发展。仔细而系统的数值探索有助于进一步发展这一理论。对于受增加的噪声干扰的系统，这一点尤为重要，因为对于增加的噪声，不可能轻易地应用 RDS 理论的分析方法。在这方面，我们的研究关注其他的研究，例如与 Brusselator¹⁸ 有关的研究，对随机扰动分岔进行了数值分析。

我们的数值分析对 RDS 理论的贡献在于探索噪声对 ML 方程中两种不同分岔情况的影响。第一种情况是在 I 类 ML 类模型中，鞍环分岔分离可兴奋和振荡状态。在随机 ML 模型具有唯一的随机平衡吸引所有的轨迹的意义上，噪声破坏了这种分岔。据我们所知，这是第一次分析附加噪声对鞍环分岔的影响。第二种情况是双环分岔，然后是亚临界 Hopf 分岔。我们以前研究过噪声对 Fitzhugh–Nagumo(FHN)模型^{22, 23} 中这一情况的影响。与该研究类似，我们发现低噪声强度会破坏分岔列。然而，在较大的噪声强度下，II 类 ML 和 FHN 的随机动力学彼此不同。正如本文所报道的，在所有噪声强度下，ML 模型的较大 Lyapunov 指数仍然为负。反之，FHN 模型的较大 Lyapunov 指数在一定的中间噪声范围内为正，表明存在随机混沌。我们将 FHN 模型中随机混沌的发生归因于类鸭解的存在。这类解在 ML 模型中的影响较小，因此说明了两种模型之间的差异。

我们的工作从实践的角度介绍了 RDS，作为一种研究生物动力问题的方法。更准确地

说，我们利用 RDS 理论解决了神经元对类噪声实际刺激的反应可信性问题。虽然这个问题是解释神经元编码的基础，但理论研究很少。这就是这项工作的贡献所在。

如第二节所述，实验研究根据膜对各种刺激的不同反应特性，将膜分为 I 类和 II 类。使用 ML 模型，这是一个广泛使用的原型，这两个类，我们检查了响应这些类噪声实际刺激。通过检验 Lyapunov 指数的符号，我们发现修正平均刺激 I 或类噪声刺激的强度不会引起任何动态随机分岔。从神经元编码的角度来看，随机吸引子的渐近稳定性意味着，对于每一个类噪声的输入实现，都有一个唯一的渐近响应。这意味着，如果 ML 模型在不同的状态点启动，并且重复地以相同的输入实现呈现，那么在一个短暂的时间之后，同样的响应将被兴奋。从这个意义上说，由类噪声的输入所引起的反应是可信的。

这些观察得出了我们的主要结论，即就放电时间可信性而言，I 类和 II 类 ML 模型之间没有差异。尽管确定性机制存在差异，但在对单阶和跃阶电流的响应中，ML 模型在所有机制中都具有相同的渐近随机动力学。此外，这种渐近行为与可信的发放相对应：放电时间序列（可能在某一瞬间结束后已经过去）不取决于初始条件。它对应于稳定的随机平衡点。

尽管如此，对于不同的噪声取样途径和不同的参数集，仍然存在不同的随机平衡。正是在后一个方面，I 类和 II 类 ML 模型之间的差异影响系统对类噪声刺激的响应。事实上，与确定性平衡不同，随机平衡本身就是动态对象。随机平衡是平稳随机过程。这些过程的特征，例如它们的分布，可以依赖于模型参数。我们的研究表明，对于平稳分布和旋转数而言，I 类和 II 类 ML 模型的随机平衡存在差异。在神经元编码方面，这一结果表明，虽然 I 类和 II 类膜都是可信的，但它们可能对不同的刺激特性敏感，因此使用不同的“编码”。

根据峰值特性和持续电流的响应模式，神经膜一般可分为两类。各种神经准备的事实是众所周知的，而很少有人研究那些在中枢神经系统，如皮质神经元。新皮质神经元一般可分为三种电生理类型：规则峰发放 (RS)，快速峰发放 (FS) 以及本质簇发放。³⁶ 最近，Robinson 报道在体感皮层中，RS 和 FS 类型分别显示出 I 类和 II 类阈值行为。³⁷ 此外，当外加电流不足以诱发持续的峰生成时，FS 细胞通常显示阈下振荡，而 RS 细胞则不显示。这意味着本研究中所研究的特征可能通过调节实际神经系统（如新皮层电路）的放电时间变化来影响神经编码。

一般考虑：在本研究中，我们假设随机 ML 模型的所有跃迁 pdfs，无论是在 I 类还是 II 类状态下，都稳定在一个唯一的平稳分布。然而，在确定 P-分岔之前，我们需要讨论随机 ML 模型平稳分布的存在性和唯一性。据我们所知，没有严格的证据证明这一事实，它们仍然是开放的问题，而这种例外的尝试是在参考文献 19 中进行的。另外，对于 P-分岔，在没有 Fokker-Planck 方程解析解的情况下，寻找平稳密度的形状变化实际上是一项困难的工作。此外，本研究主要采用数值计算方法。原因在于，由于高斯白噪声输入对 ML 模型起到了增加的扰动的作用，因此它没有留下确定性系统不变集的解。正如 Arnold 等人所论证的，¹⁸ 这使得直接应用随机分岔理论的分析方法成为不可能的。

致谢

我们感谢休·P·C·罗宾逊博士（剑桥大学）的宝贵意见。作者之一（T.T.）谢谢佐藤顺介教授和野村教授（大阪大学）的支持。这项工作在一定程度上得到了资助，用于科学研究（B）（2）12480086 和日本科学促进会海外研究博士后奖学金以及 BBSRC 资助。

附录

1. 参数

我们使用的 ML 方程的参数值与 Rinzel 和 Ermentrout 描述的模型的参数值相同。²⁴ I 类膜模型的参数值为： $V_K = -84mV$ ， $V_L = -60mV$ ， $V_{Ca} = 120mV$ ， $C = 20\mu F/cm^2$ ，

$g_L = 2.0\mu S/cm^2$, $g_{Ca} = 4.0\mu S/cm^2$, $g_K = 8\mu S/cm^2$, $V_1 = -1.2mV$, $V_2 = -18mV$,
 $V_3 = -12mV$, $V_4 = -17.4mV$ 并且 $\Phi = 0.067$ 。对于 II 类膜模型, 它们与上述相同, 除了
 $V_3 = 2mV$, $V_4 = 30mV$, $g_{Ca} = 4.4\mu S/cm^2$ 和 $\Phi = 0.04$ 。

2. 分岔图

图 2 和图 3 中的分岔图用 AUTO (参考文献 7) 构建, AUTO 是 XPPAUT 软件的一个组件。有关 XPPAUT 软件的更多详细信息, 请参阅参考资料。³⁸

3. 数值积分

为了获得精确的近似, 前向改进的 Euler 或 Heun 方法用于公式 (3) 的数值积分, 时间步长为 $\Delta t = 0.001$ 。该方法给出了比参考文献 39 中解释的简单欧拉方法更高阶的离散化误差。只要需要更高的准确度, 我们就会缩短时间步长。但是, 我们主要通过这里给出的所有数值分析使用 $\Delta t = 0.001$ 的固定时间单位。

4. 平稳分布

对于平稳分布, 位于网格上的 200×140 点 $\{(v, w) | -100 \leq v \leq 100, 0 \leq w \leq 1\}$ 在 $v-w$ 相平面中迭代以进行公式 3 的数值计算, 时间步长为 $\Delta t = 0.001$ 。在丢弃前 104 个时间单位后, 对 109 个时间单位进行数值计算。如果需要更高的空间分辨率, 则网格上的 600×420 点用于分布。用相同的 I_0 和 σ 对点进行刺激。平稳分布作为归一化后相平面中所有点的最终位置的三维直方图出现。

5. Lyapunov 指数和旋转数

使用参考文献 39 中描述的算法估计系统的较大 Lyapunov 指数。它们是根据所研究的系统遍历的个别轨迹计算出来的。模拟运行的时间足以确保收敛。实际上, 在丢弃前 10000 个时间单位的结果之后, 模拟时间是 10^9 个时间单位。为了估计旋转数, 我们首先计算状态点在相平面中的各个轨迹上的连续两个位置的每个角度, 并在模拟时间期间累积角度。在将角度除以模拟周期之后最终获得旋转数。20 个试验中的平均值和标准偏差用于忽略由于不同实现而引起的变化。

6. 回调

对于图 8 中的图的回调, 使用规则地定位在相空间中的 2500 个点的起始网格作为初始条件。所有试验都是在相同的输入噪声实现下进化的。

1 J. A. Movshon, "Reliability of neuronal responses," *Neuron* 27, 412–414(2000).

2C. Morris and H. Lecar, "Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber," *Biophys. J.* 35, 193–213 (1981).

3K. Aihara and G. Matsumoto, "Chaotic oscillations and bifurcation in squid giant axons," in *Chaos*, edited by A. V. Holden (Manchester University Press, Manchester, 1986), pp. 250–269.

- 4D. T. Kaplan, J. R. Clay, T. Manning, L. Glass, M. R. Guevara, and A. Shrier, "Subthreshold dynamics in periodically stimulated squid giant axons," *Phys. Rev. Lett.* 76, 4074–4077 (1996).
- 5D. H. Perkel, J. H. Schulman, T. H. Bullock, G. P. Moore, and J. P. Segundo, "Pacemaker neurons: Effects of regularly spaced synaptic input," *Science* 145, 61–63 (1964).
- 6N. Takahashi, Y. Hanyu, T. Musha, R. Kubo, and G. Matsumoto, "Global bifurcation structure in periodically stimulated giant axons of squid," *Physica D* 43, 318–334 (1990).
- 7E. Doedel and J. P. Kernevez, "AUTO: Software for continuation and bifurcation problems in ordinary differential equations," Applied Mathematics Report, California Institute of Technology, 1986.
- 8K. Yoshino, T. Nomura, K. Pakdaman, and S. Sato, "Synthetic analysis of periodically stimulated excitable and oscillatory membrane models," *Phys. Rev. E* 59, 956–969 (1999).
- 9Z. F. Mainen and T. J. Sejnowski, "Reliability of spike timing in neocortical neurons," *Science* 268, 1503–1506 (1995).
- 10H. Bryant and J. P. Segundo, "Spike initiation by transmembrane current: a white noise analysis," *J. Physiol. (London)* 260, 279–314 (1976).
- 11 J. Krollner, O. J. Grüssler, and L. R. Weiss, "Observations on phase-locking within the response of primary muscle spindle afferents to pseudo-random stretch," *Biol. Cybern.* 59, 49–54 (1988).
- 12 J. D. Hunter, J. G. Milton, P. J. Thomas, and J. D. Cowan, "Resonance effect for neural spike time reliability," *J. Neurophysiol.* 80, 1427–1438 (1998).
- 13M. J. Berry, D. K. Warland, and M. Meister, "The structure and precision of retinal spike trains," *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 94, 5411–5416 (1997).
- 14 J. Haag and A. Borst, "Encoding of visual motion information and reliability in spiking and graded potential neurons," *J. Neurosci.* 17, 4809–4819 (1997).
- 15P. Reinagel, "Information theory in the brain," *Curr. Biol.* 10, 542–544 (2000).
- 16L. Arnold, *Random Dynamical Systems* (Springer, Berlin, 1998).
- 17H. Crauel and F. Flandoli, "Additive noise destroys a pitchfork bifurcation," *J. Dynam. Differ. Eqs.* 10, 259–274 (1998).
- 18L. Arnold, G. Bleckert, and K. R. Schenk-Hoppe', "The stochastic Brusselator: Parametric noise destroys Hopf bifurcation," in *Stochastic Dynamics*, edited by H. Crauel and M. Gundlach (Springer-Verlag, New York, 1999), pp. 71–90.
- 19L. Arnold and P. Imkeller, "The Kramers oscillator revisited," in *Stochastic Processes in Physics, Chemistry, and Biology*, edited by A. Freund and T. Poschel (Springer-Verlag, Berlin, 2000), pp. 280–291.
- 20K. Pakdaman, "The reliability of the stochastic active rotator," *Neural Comput.* 14, 781–792 (2002).
- 21K. Pakdaman and S. Tanabe, "Random dynamics of the Hodgkin–Huxley neuron model," *Phys. Rev. E* 64, 050902(R) (2001).
- 22E. K. Kosmidis and K. Pakdaman, "Analysis of reliability in the FitzHugh–Nagumo neuron model," *J. Comput. Neurosci.* 14, 5–22 (2003).
- 23E. K. Kosmidis and K. Pakdaman, "Stochastic chaos in a neural model," *Int. J. Bif. Chaos* (in press).
- 24 J. Rinzel and G. B. Ermentrout, "Analysis of neural excitability and oscillations," in *Methods in Neural Modeling*, edited by C. Koch and I. Segev (The MIT Press, Cambridge, 1989), pp.

135–171.

25A. L. Hodgkin and A. F. Huxley, “A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve,” *J. Physiol. (London)* 463, 391–407 (1952).

26A. L. Hodgkin, “The local electric changes associated with repetitive action in a nonmedullated axon,” *J. Physiol. (London)* 107, 165–181 (1948).

27A. Arvanitaki, “Recherches sur la re’sponse oscillatoire locale de l’axone ge’ant isole’ de sepie,” *Arch. Int. Physiol.* 49, 209–256 (1939).

28F. Brink, D. W. Bronk, and M. G. Larrabee, “Chemical excitation of nerve,” *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 47, 457–485 (1946).

29A. Lasota and M. C. Mackey, *Chaos, Fractals, and Noise* (Springer-Verlag, New York, 1998).

30Y. Liang and N. Sri Namachchivaya, “P-bifurcations in the noisy Duffing–van der Pol equation,” in *Stochastic Dynamics*, edited by H. Crauel and M. Gundlach (Springer-Verlag, New York, 1999), pp. 49–70.

31L. Arnold, “The unfolding of dynamics in stochastic analysis,” *Matemática Aplicada e Computacional* 16, 3–25 (1997).

32H. Kunita, *Stochastic Flows and Stochastic Differential Equations* (Cambridge University Press, Cambridge, 1990).

33V. I. Oseledets, “A multiplicative ergodic theorem. Lyapunov characteristic numbers for dynamical systems,” *Trans. Moscow Math. Soc.* 19, 197–231 (1968).

34P. Ashwin and G. Ochs, “Convergence to local random attractors,” *Dynamical Systems* 18, 139–158 (2003).

35 J. P. Segundo, J.-F. Vibert, K. Pakdaman, M. Stiber, and O. Diez-Martí’nez, “Noise and the neurosciences: A long history with a recent revival (and some theory),” in *Origins: Brain and Self Organization*, edited by K. Pribram (Lawrence Erlbaum Associates, Hillsdale, 1994), pp. 299–331.

36M. J. Gutnick and W. E. Grill, “The cortical neuron as an electrophysiological unit,” in *The Cortical Neurons*, edited by M. J. Gutnick and I. Mody (Oxford University Press, New York, 1995), pp. 33–51.

37H. P. C. Robinson, “The biophysical basis of firing variability in cortical neurons,” in *Computational Neuroscience: A Comprehensive Approach*, edited by J. F. Feng (CRC Press, London, 2004) ~in press!.

38B. Ermentrout, *Simulating, Analyzing, and Animating Dynamical Systems: A Guide to XPPAUT for Researchers and Students* (Society for Industrial and Applied Mathematics, Philadelphia, 2002).

39P. E. Kloeden and E. Platen, *Numerical Solution of Stochastic Differential Equations* (Springer-Verlag, Berlin, 1999).