

分岔和稳定性：慢节奏出现神经微电路的数值研究

S. M. A. Komarov¹, G. V. Osipov¹, J. A. K. Suykens¹, and M. I. Rabinovich²

¹ 俄罗斯教研室, 诺夫哥罗德州大学控制系

² 美国加利福尼亚州拉霍亚大学, 非线性科学

2008年12月收到; 2009年2月9日受理; 2009年3月31日在线

还有就是延缓大脑节律是由简单的抑制性神经网络产生越来越多的证据体。补药尖峰活动的顺序切换是一个普遍现象, 例如节律底层。一个现实的生成模型说明这样再现的开关是一个动态系统, 它采用一个封闭的异稳定信道 SHC 在其相空间。尽管在 SHC 的存在有力的证据, 其在一个扣球网络出现的情况目前还不清楚。在本文中, 我们分析了三个尖峰单位最小的, 相互连接电路, 并探讨它们之间的所有可能的动力机制和转变。我们表明, SHC 产生是由于不稳定周期的 Neimark - Sacker 分岔。物理学©2009 年美国研究所。

DOI: 10.1063 / 1.3096412

动态模型的有效性可以当他们的解决方案, 解释调查的现象是结构稳定只能证实。穷举扫过控制参数启发在参数空间这样的解决方案的两个区域, 并且更有意思的是, 在沿着参数的特定变化的性能质量的演变。最近的实验观察的是脑节律本地抑制网络产品的启发, 我们已经分析了三种神经元的最小抑制电路的动态。所考虑的微电路能够产生不依赖于个别单位的扣球活动的详细全球节奏。我们已经表明, 这种行为的数学图像是鞍极限环和连接它们的异轨道的封闭异通道封闭轮廓。我们的分岔分析得出的出现和这个政权的结构稳定性的条件。

I 引言

振荡活动, 在复杂的神经系统和大脑中的强烈不同频率的外观和时序关系是神经科学的关键问题之一。许多实验表明, 扣球和爆破动力参与不同的方式在神经微电路的功能和大脑节奏产生。1-4 特别是扣球时间和爆破率活动可以是独立的代码, 不同的实体或感官变量 0.5 什么是慢节奏产生的动力起源? 我们分析扣球由朋霍费尔面包车建模德波尔方程神经元的最小抑制神经回路。在这里, 我们表明, 亚临界 Neimark-Sacker 分岔导致结构稳定的渠道异 SHC 的外观。该通道的骨架是一个异轮廓, 它由鞍极限周期和连接它们的异轨道。当网络连接的不对称性程度超过一个临界水平它发生。

类似的问题在文献进行了研究。6. 工作的作者比较了来自补药尖峰活动到爆代分叉序列在霍奇金赫胥黎神经元与相肖像的定性转换的序列的抑制性网络, 其通向异周期中的框架的外观相同的网络的时间平均速率模型, 发现这些序列是相同的。在本文中, 我们直接计算极限周期的 Floquet 乘子和确定临界的参数值, 当两个复共轭乘法器达到单元模量。所观察到的分歧导致尖峰神经元的活动的顺序切换的结构稳定的政权的外观。由于结构稳定, 缓慢的节奏产生几乎不依赖于神经网络模型。这仅取决于连接参数。但是, 要详细研究分支, 我们需要使用一个颇具代表性的模型, 一方面, 但也比较方便, 另一方面分析。

II 网络模型

我们认为在图 1 所示的三个尖峰神经网络, 由朋霍费尔-范德波尔方程建模,

$$\tau_1 \frac{dx_i(t)}{dt} = x_i - \frac{1}{3} x_i^3(t) - y_i(y) - z_i(t)(x_i(t) - v) + S_i$$

$$\frac{dy_i(t)}{dt} = x_i - by_i(y) + a, i=1, \dots, 3 \quad (1)$$

突触抑制通过耦合滋吨，这是由 $z_i(t)$ 连接的定义

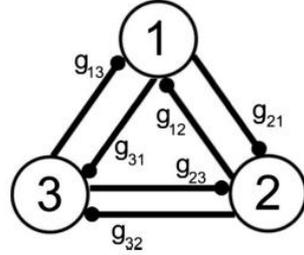


图 1. 神经网络：3 个往复抑制耦合神经元的基序。

$$\tau_2 \frac{dz_i(t)}{dt} = \sum_j g_{ij} F(x_j) - z_i(t). \quad (2)$$

这里 $x_i(t)$ 表示第 i 个神经元的膜电位， $z_i(t)$ 对应于所有的离子电流的动作可变， S_i 上的外部刺激到每个神经元， v 反转电位， g_{ij} 第 i 之间的耦合系数和第 j 个神经元和 $F(x_j) = 1/(1 + \exp((0.5 - x_j)/20))$ 。各参数的值是固定的在所有模拟到 $a = 0.7, b = 0.8, \tau_1 = 0.08, \tau_2 = 3.1, v = -1.5$ ，和我们选择了参数的 $S_i > 0.35$ 对应于的补药尖峰制度个别非耦合神经元。根据抑制耦合的不对称性的水平，这个简单的网络演示了多种动力制度。

- 一个神经元是活性尖峰振荡和其他两个神经元被抑制亚阈值振荡。时间序列示于图 2a 中。
- 两个神经元是活性尖峰振荡和一个神经元被抑制亚阈值振荡。时间序列示于图 2b 中。
- 所有三个神经元， $x_1 = x_2 = x_3$ 的同步同相尖峰振荡的制度。时间序列示于图 2c 中。
- 神经元的激活顺序的各种制度。时间序列显示在图 2d-f。

III 分布控制参数空间

图 3a 和 3b 出现在平面 (g_1, g_2) 分岔图，在系统 1 和 2 的制度的 G_2 。对于主要结果的更好的表示，我们假定 $g_1 = g_{12} = g_{23} = g_{31}$ 为顺时针耦合和 $g_2 = g_{21} = g_{32} = g_{13}$ 为逆时针耦合。因为在合奏相同的神经元，该图是对称的相对于所述对角线，其特点是 $g_1 = g_2$ 。图 3b 为图 2 中的详细区域 3a 中。在足够大的和对称 $g_1 \approx g_2$ 联轴器区域 A 中，6 个极限环可以被观察到。第一，三个极限环我们表示它们 $L_{1,2,3}^1$ 对应于动态当三个神经元之一产生周期性尖峰和抑制所述两个其他神经元的尖峰活性。

第二，三个极限环我们表示它们 $L_{1,2,3}^2$ 对应于当三个神经元之一被其他两个活性相尖峰振荡

神经元图抑制亚阈值振荡的动态。2b上。在从区域A到区域B的过渡，极限周期 $L_{1,2,3}^2$ 通过实数乘法器的鞍结极限循环分叉一个H2消失曲线上达到的1的值。在区域B中，系统1和2只有三个极限环 $L_{1,2,3}^1$ 。在区域C中，在系统1和2只存在一个制度：所有神经元图周期性顺序激活。2d。从区域B到区域C的边界线h1的过渡是非常重要的，因为它对应于参数的最现实的值：一个耦合是足够强的强抑制，而另一耦合是相当小的或不存在的。出于这个原因上线h1分叉的详细说明，现在给出。区域d是7极限环共存的区域：三个限周期 $L_{1,2,3}^1$ ，三个极限环 $L_{1,2,3}^2$ ，和对应于所有的三个神经元的同步同相振荡参加有一个极限环我们由L3表示它；时间序列示于图2c中。在区域E，可以观察到4个稳定的极限循环：三个周期L1,2,3和极限循环L3。从d到E的过渡是伴随着极限环 $L_{1,2,3}^1$ 的亚临界Neimark-Sacker分岔。区域F具有复杂的结构。有存在的区域，这三个极限环 $L_{1,2,3}^2$ 共存与限制循环L3。在静止有顺序动态和稳定的极限循环 L^3 共存。从区域E到区域F通向三个限循环 $L_{1,2,3}^2$ 通过鞍结极限循环分叉和顺序动力学的外观的消失的转变。这种过渡的更详细的描述将在下面给出。在区域G中，仅限制循环 L^3 对应于相同的行为， $x_1=x_2=x_3$ 是稳定的。

上选自F至G曲线H3过渡的边界，对应于连续的动力学极限周期消失。一个该循环的乘数的到达1的值，即具有双倍周期的鞍极限周期的稳定的极限循环的合并。然而，区域F曲线H4的顶部边界上时，限制循环 L^3 经由亚临界Neimark-Sacker分岔失去稳定性。最后在曲线H2，区域E和G之间，三个极限环 $L_{1,2,3}^2$ 消失穿过鞍结分岔。因此，区域G是其中仅一个极限周期L3存在的区域。系统1和2还具有图中所示的区域。其中，存在其对应于两个神经元的反相同步尖峰活性和一个神经元的亚阈值振荡三个限周期。

IV Neimark-Sacker 分岔：出苗异宿序列

为了研究导致的顺序切换的制度的上线h1图3所涉及的外观分叉，我们计算在耦合系数之间的关系极限循环的乘法器的依赖性 $\alpha_i = g_{ij}/g_{ji}$ ，其中GIJ是顺时针耦合的系数和 g_{ji} 是在实验中的逆时针方向耦合的系数的逆时针方向耦合的系数保持不变，并等于0.5。据发现，所述一对复数乘法器极限周期 L_1^1 由 L_1 表示进一步的 μ_2 到达与在突触接头 $\alpha_1 = g_{12}/g_{21}$ 图4的关系的降低单元模量。

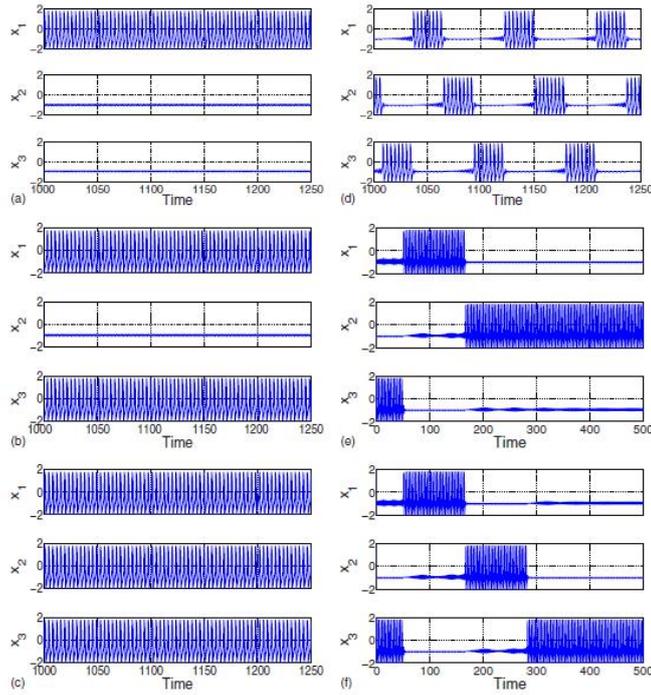


图 2. 颜色网上一个一个神经元被激活, 并抑制其他两个神经元的活动。参数: $g_{ij} = g_{ji} = 0.5$ 和 $i, j = 1, \dots, 3$ 。B 两个神经元是活性并抑制其他神经元参数的活性: $g_{ij} = g_{ji} = 0.3$ 和 $i, j = 1, \dots, 3$ 。同步同相, $x_1 = x_2 = x_3$ 尖峰模式。参数: $g_{ij} = g_{ji} = 0.03$ 和 $i, j = 1, \dots, 3$; 神经元 d 期刊顺序激活。参数: $g_{12} = g_{23} = g_{31} = 0.5$, $g_{21} = g_{32} = g_{13} = 0.5$, e 和 f 暂态连续神经元的激活。参数: $g_{12} = g_{23} = g_{31} = 0$, $g_{21} = g_{32} = g_{13} = 0.5$

对应于乘法器单值矩阵的特征向量 $\mu_{1,2}$ 仅取决于 $x_2 = y_2$ 。因此, 我们能够推出庞加莱截面, 让我们来研究系统详细 1 和 2 的可能分岔。平面的映射 $\Pi_1 = \{x_1 = 0, y_1 = -0.18, z_1 = 0, z_2 = 0.01, x_3 = -0.9, y_3 = -0.32, z_3 = 0.018\}$ 本身的变量的所有值极限周期 L_1 以外的变量 x_2, y_2 使我们能够检测所述鞍圆环 T_1 的存在。图 5 示出与平面 1 鞍圆环 T_1 的段。

从区域 A 所示。5, 所有轨迹转到第一元件, 即, 在平面 1 的映射到其自身的固定点的稳定的极限循环 L_1 无限尖峰振荡。从区域 B 中, 所有轨迹转到第二个元件的稳定的极限循环 L_2 无限尖峰振荡。当减少 1, 鞍座圆环 T_1 前进到稳定的极限循环 L_1 , 并且在 1 分叉值, 它与所述极限周期相接, 并通过它的不稳定性图。5b 上。因此, 亚临界 Neimark - Sacker 分岔需要。不同的初始条件示出了数值研究, 该分叉之前从不稳定的鞍环面的附近的所有轨迹转到稳定的极限循环 L_1 或至稳定的极限循环 L_2 图。图 6 示出了环面不稳定 T_1 和在变换后的坐标的子空间中的稳定的极限循环。

图 7 示出了几个轨迹, 从不稳定的圆环 T_1 到稳定的极限循环 L_2 的附近去。为了更好的表现, 轨迹在两个子绘制位: 靠近 T_1 子空间 (ξ_1, ξ_2, ξ_3) 和相位点的轨迹将在稳定的极限循环 L_2 子空间 $(x_1 + x_2, y_2, 10z_1)$ 。

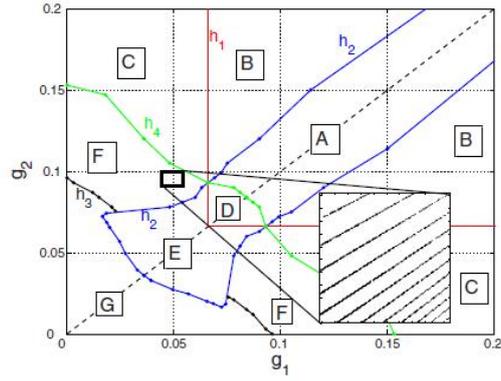


图 3. 在三个抑制耦合的神经元的集合制度的颜色在线分岔图。区域 A: 三个极限环 $L_{1,2,3}^1$ 图 1 中共存。图 2a 和三个限制周期 $L_{1,2,3}^2$ 所示。 2b 上。区域 B: 三个极限环 $L_{1,2,3}^1$ 共存。 C 区: 所有神经元之间的活动周期顺序切换。图 2c。区域 d: 三个极限环 $L_{1,2,3}^1$, 三个极限环 $L_{1,2,3}^2$ 共存, 和极限循环 L_3 所示。 2 d。区域 E: 三个极限环共存 $L_{1,2,3}^1$ 和极限循环 L_3 。区域 F: 结构复杂的区域。在插入的图中对应于三个限制循环共存的黑色区域 $L_{1,2,3}^2$ 与限制循环 L_3 。白色区域是连续动态的共存和稳定的极限环 L_3 的领域。区域 G: 极限循环 L_3 的存在。

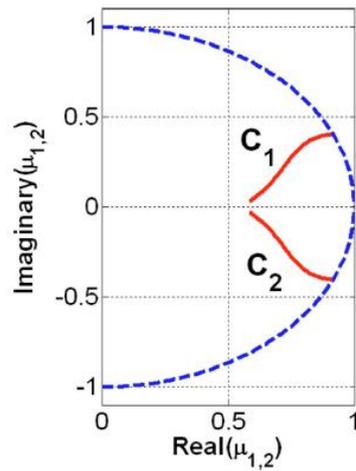


图 4. 乘数极限周期 L_1 的色彩在线实虚部。在 $\alpha_1 \approx 0.1362$, 乘法器的绝对值等于 1。

有必要注意到, 这样的分叉是典型的其他极限环 L_2 和 L_3 。随着降低 G_{23} 和 G_{31} , 亚临界 Neimark-Sacker 分叉发生为 L_2 和 L_3 相应。该轨迹的行为每个限制周期 L_1, L_2, L_3 示出在图的分岔前的 $\alpha_1 = 0.1384$, $\alpha_2 = 0.1404$, 和 $\alpha_3 = 0.1464$ 轨迹。红色曲线 T_2 和 T_3 的鞍

环面的交点 T_2 和 T_3 与平面 2 和 3 的相应平面 2 和 3 中类似的方式被选为 1。带箭头的黑线，它从 T_1 变为 L_2 ，表示的一组从鞍圆环 T_1 的附近转到稳定的极限循环 L_2 图轨迹。

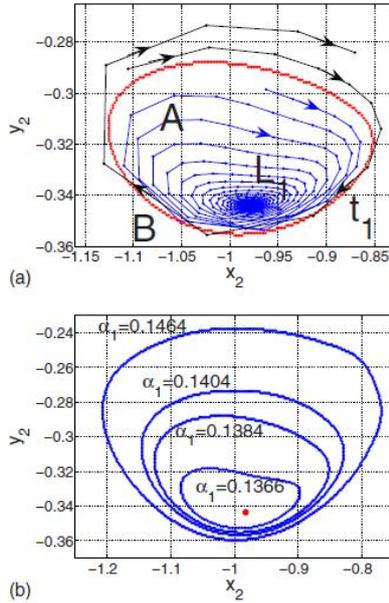


图 5. 颜色在线飞机 1 对自身的定位。红线 T_1 ：具有平面 1 鞍圆环 T_1 的交点。从区域 A 中，所有轨迹转到第一元件，即，在平面 1 的映射到其自身的固定点的稳定的极限循环 L_1 无限尖峰振荡。从区域 B 中，所有轨迹走所述第二元件的稳定的极限循环 L_2 无限尖峰振荡。 $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = 0.1384$ 。 b. 在耦合强度 $1 = 0.1464$, 0.1404 , 0.1384 和 0.1366 的不同值圆环 T_1 与平面 1 的交叉口。当减少 1，鞍座圆环 T_1 变得更接近稳定的极限循环 L_1 ，并且以 1:1 的分叉值，它与所述极限周期合并，并将其传递其不稳定性。

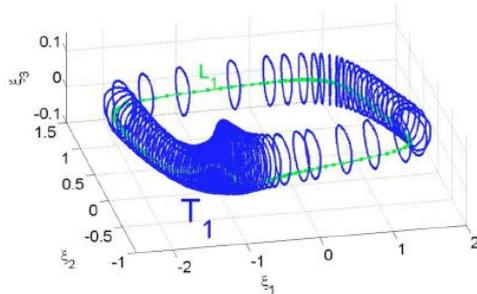


图 6. 颜色鞍环面 T_1 和在子空间的稳定的极限循环 L_1 绿色曲线的在线插图。交点封闭不同的平面中示出圆环 T_1 的蓝色曲线。

根据参考文献 8 和 9 已表明在动力系统的相空间异轨道和鞍点之间异轨道的序列的数学图像在通过改进的 Lotka-Volterra 模型速率模型建模的网络顺序的活性。在我们的情况下，稳定的异宿轨道的产生也是在顺序点火的起源。让我们考虑当 0.1362 约等于临界值时，亚临界 Neimark - Sacker 分叉发生和鞍环形铁心 T 合并与稳定的极限周期 L_1 。分叉之前，轨迹组的那张从 T_3 的附近 L_1 。因此，在鞍圆环 T_3 和不稳定极限周期 L_1 中，该组异轨道出现之间的分叉的时刻。这样的一组鞍座模式之间异轨道是在活动的顺序切换的相位空间的数学图

像。轨迹和时间序列的示意图示于图。图 9 和 2 相应地即在鞍环面 T_3 的区域 B 在图 5 附近的初始条件提供第三元件图有限振荡。图 9 和图 2e。接着，由于圆环 T_3 的不稳定，相位点叶 T_3 附近的异宿轨道附近，并前进到与箭头图 1 中的不稳定 L_1 黑线 9。然后，由于 L_2 的不稳定，相位点保持位于 L_1 的一定时间附近。这一事实提供了第一元件和其它元件尖峰振荡的抑制的有限振荡。最后，相位点叶 L_1 的附近，然后进到稳定的极限循环 L_2 中的其它元素的第二元素和抑制的无限振荡。当进一步降低 T_3 和 L_1 之间的异宿轨道消失，但切换行为 .8,9 因此，我们可以要求一个 SHC. 10 的存在。

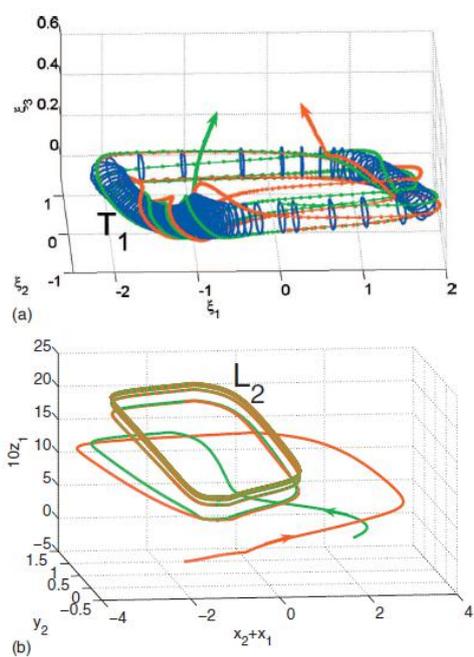


图 7. 色彩鞍圆环 T_1 和几个轨迹从 T_1 附近到稳定的极限循环 L_2 去。 b 继续在绘制的轨迹：轨迹去稳定极限周期 L_2 。此处 $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = 0.1464$ 。

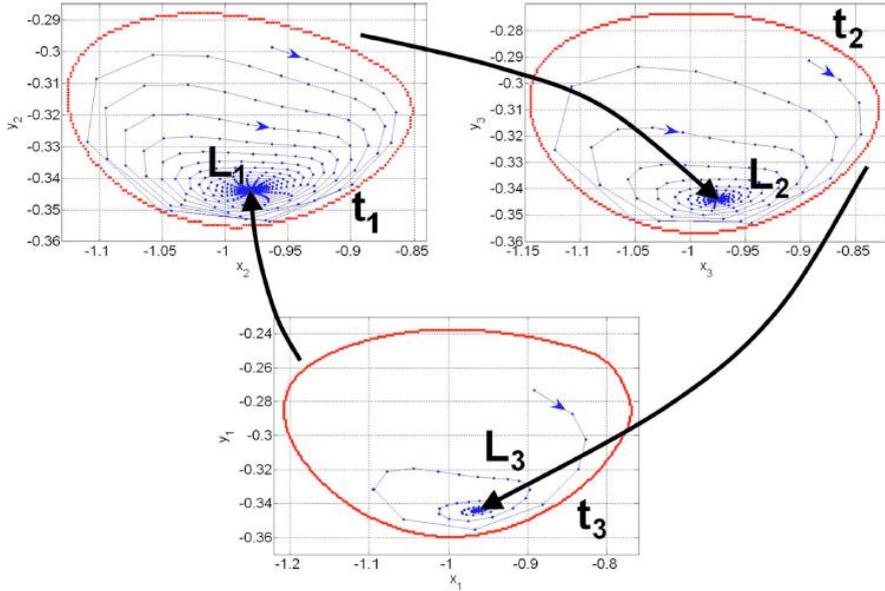


图 8. 颜色轨迹的在线示意图在 $\alpha_1 = 0.1384$, $\alpha_2 = 0.1404$, 和 $\alpha_3 = 0.1464$ 。黑线用箭头示出了轨迹组从鞍环面的稳定的极限循环图的附近去的。

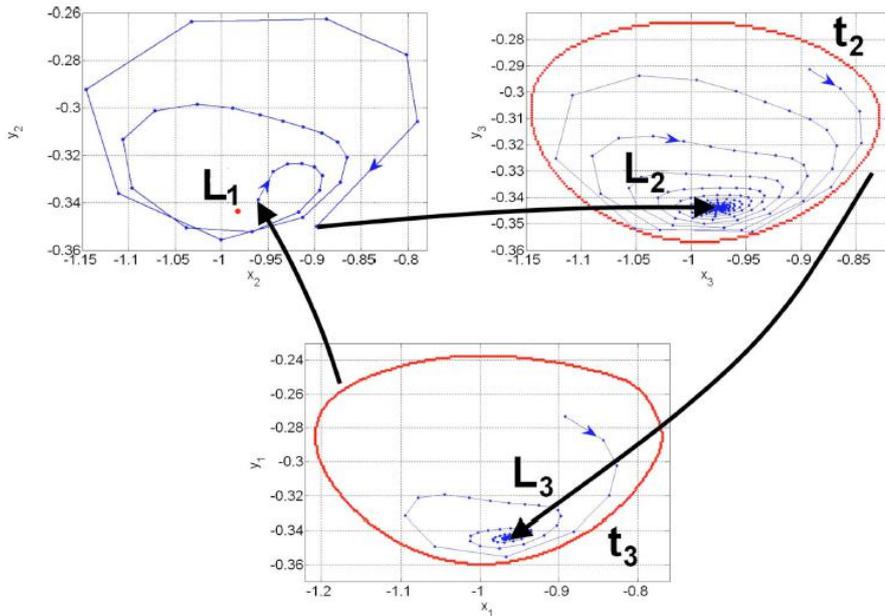


图 9. 颜色轨迹的在线插图 $\alpha_1 = 0.1344$, $\alpha_2 = 0.1404$, 和 $\alpha_3 = 0.1464$ 。从图 2e 中提出了一个异宿轨道形成的时间序列产生的活动的顺序切换。

当同时降低 1 和 2 分叉值，鞍模式之间异轨道的序列出现：i 鞍圆环 T3 和鞍座极限周期 L_1 和 ii 的异宿轨道鞍极限之间之间的异宿轨道周期 L_1 和鞍座极限周期 L_2 。这样的序列也崩溃时进一步降低，但异通道保持稳定达到耦合强度的零个值。轨迹和时间序列的示意图分别是图 10 和 2(f)。

连续活动的产生也是在有限的时间，但现在它涵盖了所有的神经元。我们注意到，异通道建设相空间中能够以描述神经元集合爆破波，不同于稳定的极限周期，这是周期性的活动

图像的瞬间产生。最后，在所有三个耦合系数和引线到鞍座极限环 L_1 , L_2 , 和 L_3 之间异轨道的形成同时降低。当进一步降低电导, 所述异轮廓折叠和在其附近的稳定的极限循环出现。它是在合奏图中出现的周期性连续活动的图像 11(2d)。

需要注意的是类似的形成一个稳定的极限循环的, 表现为对轮廓的破坏的分叉, 在参考文献被分析研究。图 6 和 8. 在区域 E 和 F 之间的边界 H2, 来自周期动力学顺序切换活性的过渡也进行了观察。请记住, 在区域 E 三个稳定极限环 L_1, L_2, L_3 共存。每个限制周期对应于两个神经元的周期性尖峰活性和第三神经元的亚阈值振荡的时间序列示于图 2b 中。结果发现, 在相空间中其他三个极限环存在。但是他们是鞍周期。这些周期的稳定的歧管分离的稳定周期 L_3 的景点的盆地。当在边界 H2 的比率 G_1/G_2 的降低, 稳定的极限循环的乘法器中的一个达到的 1 的值。这意味着, 与鞍周期各稳定极限环合并。此时的异轮廓当进一步降低 G_1/G_2 , 该轮廓折叠和对应于顺序爆破活动不规则行为集合, 如图 12 所示。

V. 结论

那就是与亚临界 Neimark - Sacker 分岔的调制不稳定性是缓慢振荡产生的一种通用机制。在具有非对称连接的抑制性网络, 例如缓慢振荡的周期是通过抑制循环确定, 并且不依赖于神经活动扣球的细节。没有一个神经元可以指向作为节奏的领导者。这是一个已经被建议在参考无赢家竞争原则。本文的结果表明, 顺序切换的抑制耦合尖峰神经元的网络中的封闭异轮廓的数学图像是结构稳定的物体。所讨论的缓慢振荡的结构稳定性是用于理解信息处理的可能机制在脑中的重要点。特别地, 尖峰和破裂动力学之间的相互作用是工作记忆的机理, 在感官系统不同的编码策略, 马达指令生成的机制, 和神经微电路. 微电路的合奏, 其产生在大脑的不同部位的节奏的同步, 可以是虽然我们调查了在本文中一个最小抑制网络不同脑节律. 1 的原点, 扣球准静止状态, 这是典型的异轮廓之间的神经元顺序切换活动的现象, 已在体内观察到味觉皮层 12 和其系统。

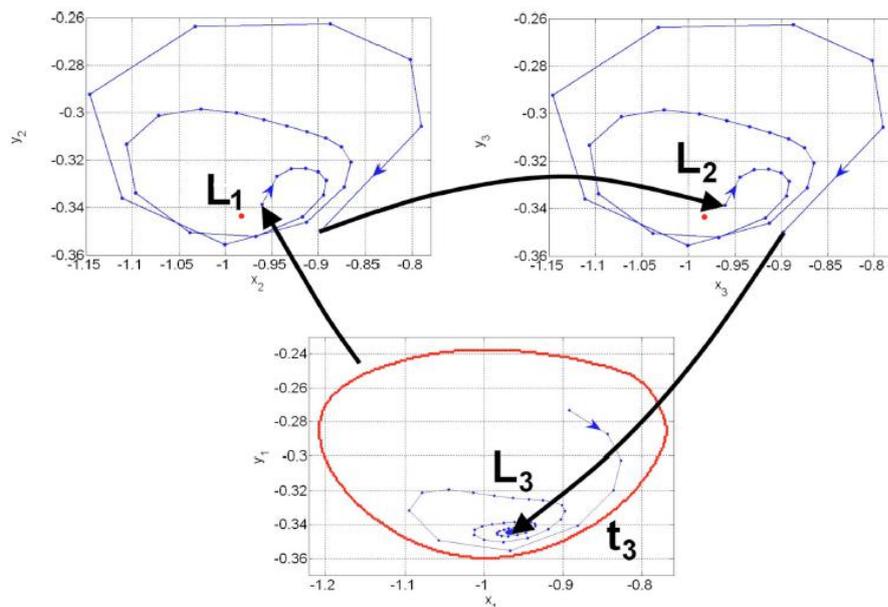


图 10. 对应于 $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.1344$ 和 $\alpha_3 = 0.1464$ 10 颜色在线轨迹。从图 2 呈现的异宿轨道形成的时间序列产生的活动的顺序切换。

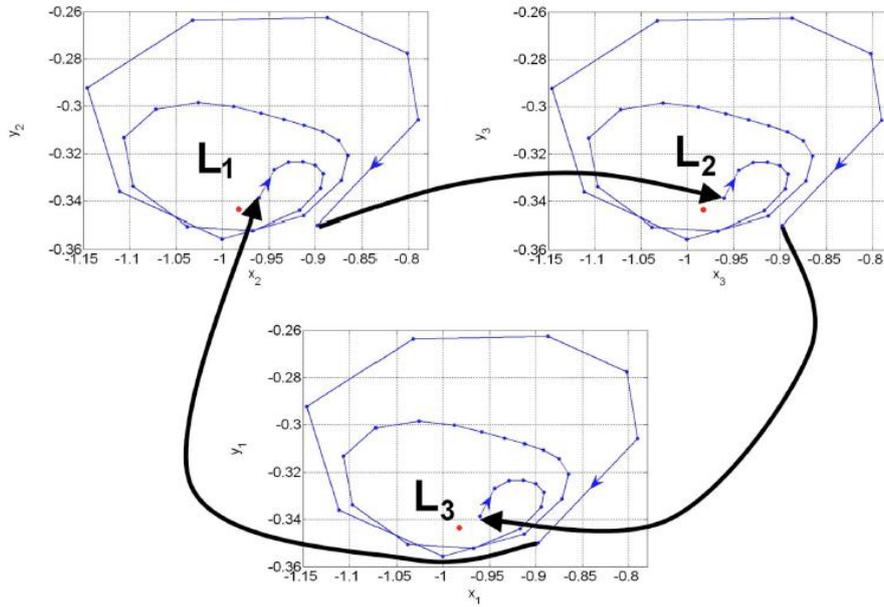


图 11. 对应于 $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = 0.1344$ 11. 颜色在线轨迹。周期生成顺序的活性示于图 2 中 d 给出的时间序列。极限周期产生在鞍极限周期之间的异序列的附近。

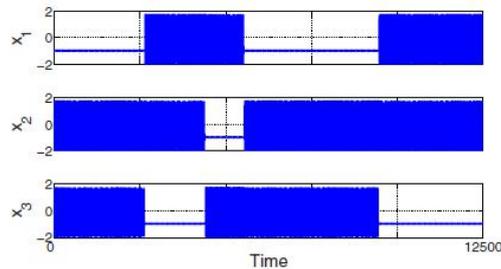


图 12. 在区域 F. 神经元的 12 色在线不规则顺序启动。

致谢

感谢五 Afraimovich 和 V. Belykh 了富有成果的讨论。这项工作是从 RFBR 财政支持完成，在项目编号 06-02-16596, 08-02-97049, 并 08-02-92004。J. A. K. Suykens 确认来自 K. U. 鲁汶，弗拉芒政府，FWO 和比利时联邦科学政策办公室 FWO 合同编号支持 G. 0226.06, 欧洲委员会的合同号 EF / 05/006, GOA AMBioRICS, IUAP DYSCO, 和 BIL / 05/43。M. 一拉比诺维奇承认下批准号 N00014-071-0741 由 ONR 支持。

参考文献

- 1G. Buzsáki, *Rhythms of the Brain* Oxford University Press, Oxford, 2006.
- 2M. I. Rabinovich, P. Varona, A. I. Selverston, and H. D. I. Abarbanel, *Rev. Mod. Phys.* **78**, 1213 2006.
- 3R. H. R. Hahnloser, A. A. Kozhevnikov, and M. S. Fee, *Nature London* **419**, 65 2002. 4O. Mazor and G. Laurent,

[Neuron](#) **48**, 661 2005.

5J. Huxter, N. Burgess, and J. O'Keefe, [Nature London](#) **425**, 8282003.

6T. Nowotny and M. I. Rabinovich, [Phys. Rev. Lett.](#) **98**, 128106 2007.

7E. Ott, *Chaos in Dynamical Systems* Cambridge University Press, Cambridge,1993.

8V. S. Afraimovich, M. I. Rabinovich, and P. Varona, [Int. J. Bifurcation Chaos Appl. Sci. Eng.](#) **14**, 1195 2004.

9V. S. Afraimovich, V. P. Zhigulin, and M. I. Rabinovich, [Chaos](#) **14**, 1123 2004.

10M. I. Rabinovich, R. Huerta, P. Varona, and V. S. Afraimovich, [PLOS Comput. Biol.](#) **4**, e1000072 2008.

11M. Rabinovich, A. Volkovskii, P. Lecandra, R. Huerta, H. D. I. Abarbanel, and G. Laurent, [Phys. Rev. Lett.](#) **87**, 068102 2001.

12L. M. Jones, A. Fontanini, B. F. Sadacca, P. Miller, and D. B. Katz, [Proc.Natl. Acad. Sci. U.S.A.](#) **104**, 18772 2007.

13M. Rabinovich, R. Huerta, and G. Laurent, [Science](#) **321**, 48 2008.