

非线性动力学在合作生存神经元中的体现

MIKHAIL I. RABINOVICH^L

PABLO VARONA; HENRY D. I. ABARBANEL

斯克里普斯海洋学研究所加州大学圣地亚哥分校, 拉霍亚大学
非线性科学, 物理系和海洋物理实验室

摘要

目前的实验证据表明, 神经元往往产生振荡, 以实现其功能目标大幅体。因此, 它们表现为, 尽管由于其施工环境噪声和不完善之处, 我们观察到波动的动力系统。在神经行为的观察这些振荡可以出现固有的”如在中枢模式发生器(日用消费品)的节律性脉冲或可以响应出现于刺激振荡作为投射神经元的嗅觉操作或甚至在动态响应的动作皮质神经元。当神经元的组件进行振荡, 它们的集体行为在很大程度上都是由两个所确定的个体的非线性动力学在装配和由神经电路的结构。一个组件内部神经元可以同步, 可能带有一个明显的时间差, 以产生控制动物的有节奏的肌肉活动, 如在CPG操作特定图案。成分的神经元可以以动态的方式相互竞争解决模式识别的问题, 如在皮层。他们可以共同响应来自感官系统的刺激SPECI-C形成产生丰富的时空行为。这是这些现象它们在语言中的非线性动态系统, 包括同步和竞争的描述熟悉讨论的评论。我们举例说明从实验和模型模拟数据为个人的神经元和神经元的组件我们的想法。

1. 介绍

什么是神经单元的生活系统中的作用? 在最简单的动物神经元到最复杂的组件被组织来解决的往往难以预测与动物的功能行为的问题, 肯定是不不断变化的, 有时具有挑战性的环境。在这种变化面前, 他们稳健, 可靠和可重复迪气味和声音之间必须确定肌肉的动作来获取和消化的食物, 并在人类提供的内存和难以捉摸的是行为, 我们将此视为意识。这些和其他任务由完成(1)生产节奏或振荡控制动物的节律行为, 以及从环境接收(2)处理的信息的特定时空模式的。这些操作需要的活性是动态, 在时间和/或空间, 和非线性的发展, 要求驱动力, 外部或内部非比例响应的丰富结构。这在非线性的描述和物理和工程系统合作行为预测的研究方面积累的经验已证明是理解组织和神经系统的正常工作非常有价值。在神经系统组织的许多层面, 我们观察到有关的解剖结构和系统的功能目标复杂的时空行为。的实验证据大幅体表明神经元往往产生振荡, 以实现它们的功能的目标, 并且以这种方式用作动力系统并显示它们的时间渐进行为有两种方式: (1) 它们往往产生统计平稳时间依赖性活性, 其数学图像是, 一个吸引子, 周期性的或奇特, 和(2) 它们产生瞬态动力学, 其对应于轨迹状态空间这对于一个有限时间稳定。吸引动力学”通常的小神经组件, 例如中枢模式发生器(日用消费品)的振荡中发现, 并且这也可在哺乳动物皮质的一些功能找到。瞬时行为在许多感觉系统观察。

每一种行为风格是同步和生活神经元迪组之间的动态竞争的结果。这些现象和它们在动物的神经活动的迪层次多样的表现是这次审查的主题。活着的动物的每个活动是由特定的神经组件来完成。节奏的行为, 例如游泳, 跑步, 呼吸等由神经元的小基团作为一个CPG的成员进行控制。这个类神经组件通常利用尽可能少的几十元的。感官系统的范围从在无脊椎动物几千神经元至数百万的脊椎动物。然而, 另一个量级似乎参与哺乳动物的学习和“智能”活动。哪有这些不完善, 不相同的部件, 其中的许多表现出分离时乱振荡, 一起工作在一个嘈杂的, 往往是不可靠的环境?

如何神经元产生这样的设置或有节奏的行为? 为了解决这些问题, 我们必须包含的神经回路的神经元之间转向的合作行为的基本机制。大脑是一个高度组织系统, 其中, 它的组成

单元,所述神经元,串联连接在二时装和分层级别。在每个子系统 中的神经元通常具有二形态,二固有特性,并且作为结果,二活动模式。我们将讨论涉及节律的产生和信息处理三个层次的神经系统的企业几种机制:(i)在细胞中的小号码组对照马达的节律,在日用消费品;(ii)以中等数量的感知和中继在嗅觉系统外部刺激神经元的合奏;和(iii)在小脑的神经元的非常大的阵列。

2. 神经元的神经振荡

该膜是脂质的薄双层该隔离细胞内介质的外介质。这个障碍产生的电化学势。蛋白质插入到膜形成通道控制离子的流入和流出。有几种活性的离子通道,其渗透性的程度取决于膜电势的值,并于特定的离子物种如钙的浓度。神经元的膜电位也改变,如通过其无源和有源离子通道的内在生物物理性质的刺激的函数。

神经元的典型的输出是一个动作电位或尖峰。这是膜电位持续大约 1 毫秒的快速变化。沿着神经元和沿行进轴突其他神经元的体,其中它引起神经递质的释放该高频电活动传播结合于接受神经元的在化学突触的神经受体。这导致受体神经元,这反过来又可以发展自己的动作电位和参加合作活跃连接的神经组件的局部膜电位的改变。在某些情况下,神经元的膜电压活性可以通过直接电连接或它们的膜的间隙连接影响其邻居。一些刺激可以在同一时间到达,所有的人都通过膜的生物物理机制处理。当他们足够强大,会产生另一个动作电位。神经元的扣球活动可以在任何时间与刺激的持续接收或者,当环境合适,它的缺席一起持续。动作电位可以观察到作为分离事件,在重复的环的活性与二频率和适应周期和膜电位的去极化缓慢波称为爆裂活性的顶部。我们从图中显示的实验室此类活动的例子 1. 这些时间序列来自于膜电位的细胞内记录一对强电耦合 PD 或幽门扩张器的神经元中的一个,从断沟龙虾的幽门 CPG,龙虾中断法[Elson 等人, 1998]。其中 PD 神经元是由很强的负电流注入停用。其他神经元被注入一个小的正外部直流电流 I_1 。这使我们能够改变来自混沌爆裂/尖峰的行为,图 1 (a) 中,以接近周期性尖峰,图 1 (b) 中,以及为所有中间振荡。

这种扣球猝发活动多年来一直被广泛模仿。所述膜可以被描述为一组等电位的隔室,其数学实施例从它们表示的膜的一部分的等效电路获得的。我们在图表明这一点。2. 在这些模型中的活性通道通过由霍奇金{赫胥黎[霍奇金黎 1952]形式主义描述电导变量控制。这些模型的各成分的详细电压依赖性可以从实验中记录的神经元实际获得。非常详细的模型可用于研究在产生单个细胞和电路的活性的二环图案亚细胞过程的作用。对于大的电路,简化 ED 整合和重新动态模型,基本上从霍奇金{赫胥黎描述的细节减少可以使用的科赫&塞格夫, 1998]。从幽门 CPG 模型 LP 神经元的典型尖峰猝发行为示于图 7 中秒。 3.2. 该模型是用来研究的混沌行为的发生,并在 CPG 神经元的规范化机制慢钙动力学的作用。这项研究需要非常详细的模型

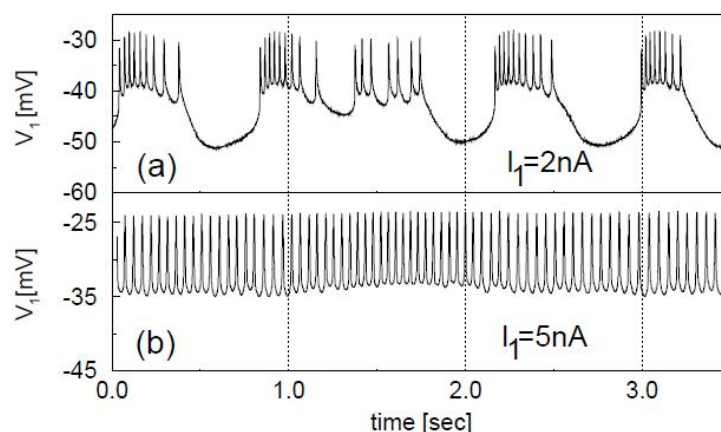


图 1. 通过施加两个二注入电流获得在神经元振荡 1. 两个二制度。上图：爆破行为。底部：尖峰行为[Eelson 等人, 1998]

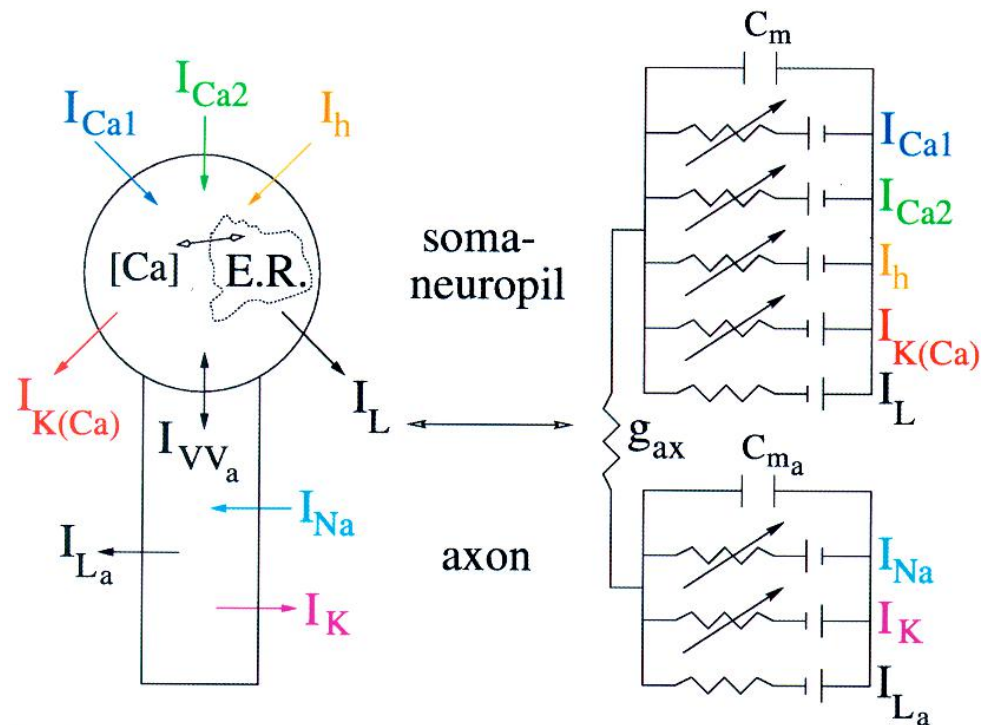


图 2. stomatogastric 神经元，其包括在神经元中的内质网的钙离子浓度存储和二延髓的详细表征 2. 一种隔室模型。电容器代表膜电容，电阻代表离子电导（有源和无源）和电池为代表的二离子物质逆转电位[Falcke 等人, 2000]。

在图 2 中所描绘的，具有双室结构，其中使用的 6 个活性的离子电流被分布在这取决于它们的慢/快演进两个隔室和轴突。为胞体隔室的详细钙动力学包括钙离子存储在通过管腔并通过胞质膜的内质网和钙离子二延髓。建模和实验技术的整合是测试假设有用的和生理数据从神经系统解释得出的重要结论。

3. 同步和竞争最小的电路

早在 70 年代它表明无脊椎动物的节奏运动活动的高度重复的模式可能没有任何感觉的刺激持续，没有任何外部影响或不从高级功能的神经信号。”如果 CPG 从动物体内取出并放置在保持细胞存活的盐溶液，这 CPG 仍可产生用于只要许多小时基本上通常电机输出模式。有神经元已知的几个基本最小电路”产生特征振荡行为。有电路负责的同行为，有节奏的活动和神经信号的正规化起效快。例如，在中枢模式发生器，平行抑制和电互连，并平行抑制和令人兴奋的互连遇到[四处, 1989; Grillner 等人, 1991; Selverston 等人, 1997; 克里斯坦, 1980]。因此要了解的神合奏同步现象，我们必须从最简单的电路开始原点：两个神经元连接在一起。

我们从我们的实验室，以及从模拟这种从图中描绘龙虾日用消费品采取神经元的个人或小的藏品基本上是自主振荡的结果，现在讨论几个实验结果 3。

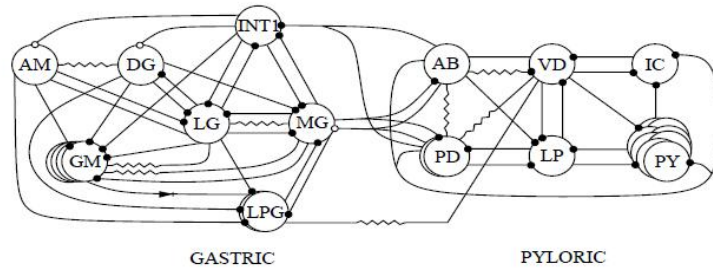


图 3. 网络组织在龙虾幽门和胃日用消费品。神经元的类型大圆圈内表示[Selverston 等人, 1997]。实心圆圈表示抑制连接和空心圆的兴奋连接。从 GM 连接到 LPG 的整流电紧张。

3.1 实验

同步的实验研究中的一对神经元,通过天然存在的电耦合相互作用已在[Elson 等人,1998 年, 1998]已报告的。其中一些实验都从加利福尼亚龙虾的幽门 CPG 进行了两个 PD 的神经元。天然的电耦合的强度可以通过使用用于该目的通过 N. F. Rulkov 构建的反馈装置的制剂的观察过程中改变。天然存在的联接器,其特征在于大约 200 纳秒的电导产生同步的缓慢破裂振荡,但尖峰不受此耦合强度同步。

个别地,这些神经元可产生高度不规则扣球猝发活性[图图 1 (a)]。改变控制参数注入直流电流和中间神经元电导我们发现行为的以下制度[Elson 等人, 1998, 1999.]:天然耦合产生状态依赖性同步如图 4.很少或没有施加电流时,神经元重新在不规则脉冲串,其中在所述尖峰不是缓慢振荡被很好地同步尖峰;这示于图 4 (a) 中。更改电耦合重构的合作力度的大小和符号。增加耦合强度既产生不规则缓慢振荡和快速尖峰完全同步。补偿大约 200 纳秒导致独立不规则脉动如图发作的自然耦合。图 4 (b) 。与净负耦合,神经元突发反相,但现在以规则的图案,如图 4 (c) 所示。当正 DC 去极化当前,这两个神经元,我们示出了图重新同步尖峰连续图案。图 4 (d) 。在此古尔是外部控制的电导水平。改变外部耦合电导缓慢振荡的动力学被改变。与天然耦合 $g_a = 0$,如图 3 所示的缓慢振荡留了下来同步。

图 5 (a) ,即使每个神经元显示如图 5 所示非常复杂的动力学。5 (b) 或图 4 (a) 中。额外耗散耦合 ($g_a < 0$) 导致失步。该非同步缓慢振荡仍然复杂和非周期性就像我们在图看

到。图 5 (c) 和 5 (d) ;还参见图 4b. 添加另外的负耦合电导这可能代表一个抑制性突触连接引起神经元彼此和行为在如图中所示的反相的方式竞争。5 (e) 中。的反相行为这一制度的特点是更经常周期”爆发正如我们在图看到的发作。5 (f) 。

我们现在考虑更详细的神经元之间的竞争。神经活动的时空模式可以由细胞间的竞争机制产生。竞争意味着几个单元处于活动状态的同时,通过该组件的神经元之间的抑制,即使在同时激励,它们的状态交替为反相爆裂我们两个 PD 神经元与如图 10 所示的负耦合电耦合。图 5 (e) 。从另一个实验在我们实验室有两个迪神经元 (与从 PD 到 LP 的抑制连接幽门 CPG LP 和 PD) 结果表明,神经元在接近周期性交替的时空格局及其各自的混乱活动猝发

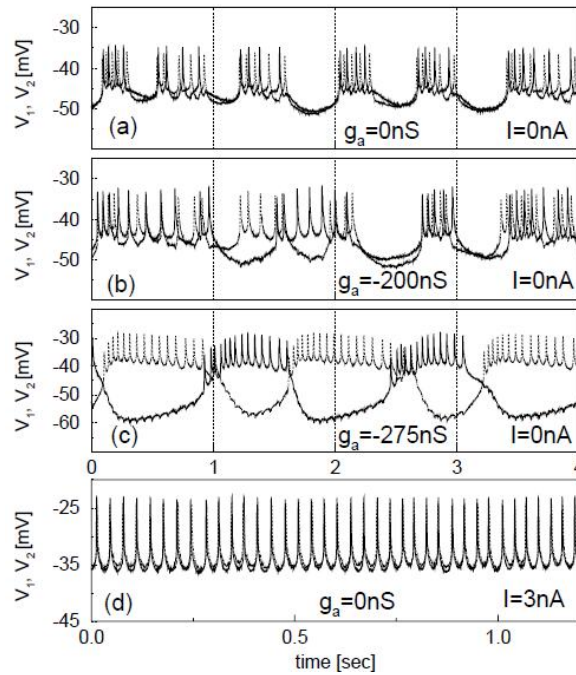


图 4. 中从二耦合电导 GA 的断沟龙虾的 stomatogastric 神经节两个耦合的 PD 神经元振荡的规制。在第一个三排显示两个神经元同步的迪层次的爆破行为。最后一行显示了同步尖峰行为 [Elson 等人, 1998, 1999]。

被正规化 [Elson 等人, 1998]。当相互连接的一个极性改变为激发下, 破裂行为的正规化丢失。神经元之间的抑制性突触连接, 似乎在神经元组件发挥独特的, 甚至是关键性的作用。这种类型的非线性振荡器之间的连接通常不会在物理系统中发现, 这样的教训, 从生物学本身就代表了非线性振荡器的集合的动力系统研究的一个重要新方向。

3.2 分岔和建模

我们刚才所描述的实验结果表明, 缓慢破裂振荡, 这两个神经元的扣球快速振荡有同步的发作不同的阈值。这可以在两种类型的电压信号, 同步的二机制的原点的二空间位点的角度来理解, 并且二传导途径和衰减因子参与。背后爆裂活性的慢电压振荡出现如在神经送过程的膜电压依赖性离子通道活性的结果。求和电压信号将苏 ER 一些衰减它传播通过神经纤维的泄漏电缆阵列中的局部的电流流动。然而, 有两个因素有利于神经元之间的其电子传输 (a) 所述的电耦合位点接近慢波生成的部位的位置, 和 (b) 的电压信号本身的慢时间过程。在组合中, 这些应该允许不规则慢振荡器之间相对强的和持续的相互作用。这种机制类似于在耦合混沌电路 [Afraimovich 等人, 1986 看到的同步 Heagy 等人 1994]。相比之下, 快速扣球信号遭受强衰减, 因为他们穗启动区之间传播的轴突的起源和

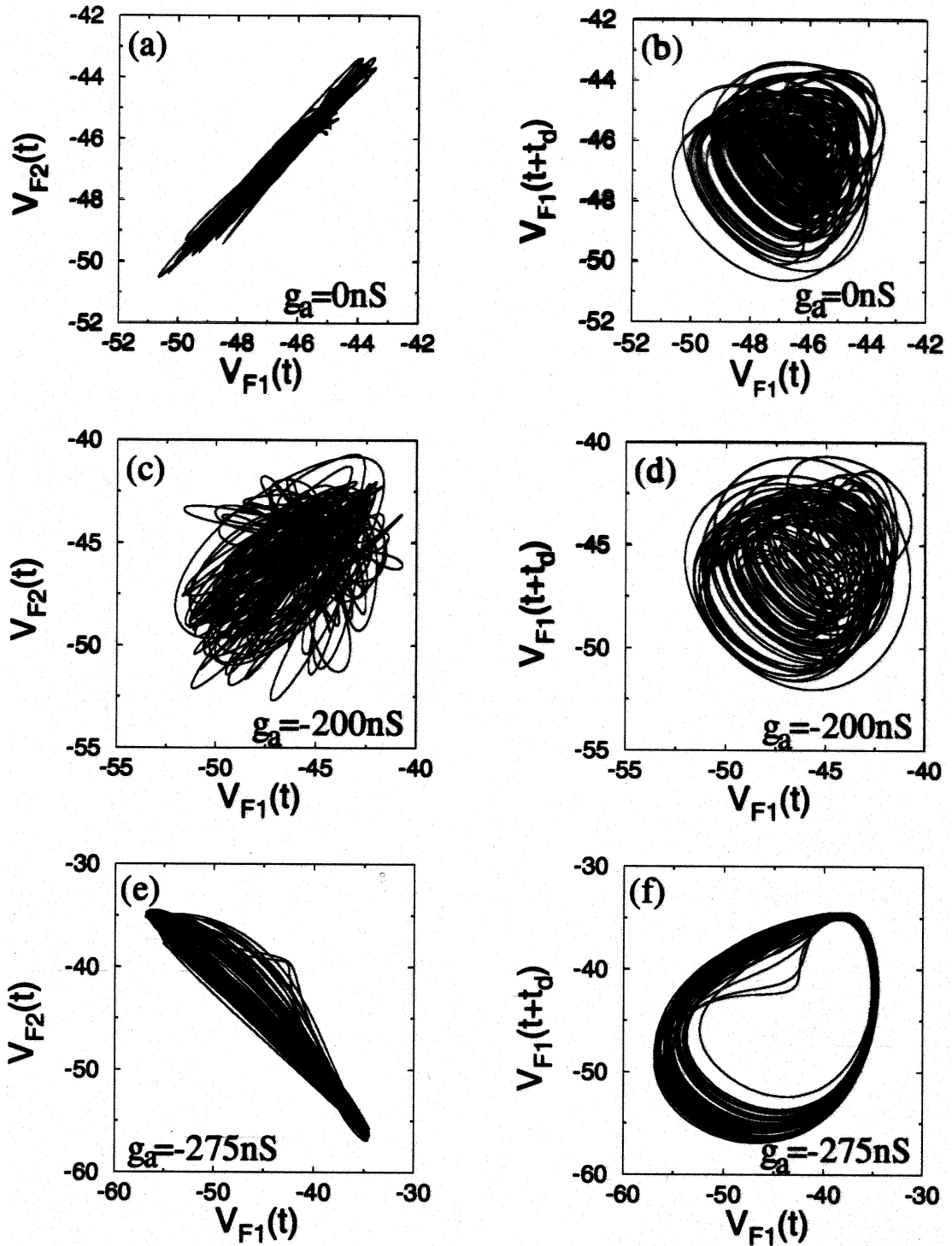


图 5. 在两个耦合的 PD 神经元作为外部电导的函数的振荡的慢组分相图。的坐标是两个神经元的过滤的膜电位 [Eilson 等人, 1998] ($V_{F1}(t)$, $V_{F2}(t)$) 的在左栏中。在右列中, 其中 $TD = 0; 3$ 秒。没有外部注入的直流电流在这里。

该连接部位的神经纤维。这些因素主张尖峰发电机之间的电流弱。如果神经元的尖峰发生器是足够接近其阈值时, 从耦合通路中的瞬态电流可将其驱动至锁相环。在电路中, 这种类型的混沌脉冲同步的被称作阈值的同步 [Rulkov & Volkovskii, 1993]。随着自然耦合, 这些阈值

制可以同步在进补环秒杀活动，但在不是在爆破方案。当神经元产生缓慢的电压振荡，离子通道在神经传送过程中打开，从而降低了膜电阻。此分流尖峰引起的电流，因为它们在它们的连接通路流动，从而导致阈值的同步失败。净耦合的强度降低时，缓慢振荡保持不规则与波形变化不大，但是使从同步到异步行为的急剧过渡（参见图 5）。当净耦合达到预期的，负电导，缓慢振荡重新同步反相，成为常规。这些分支主张不规则的神经元活动的动力根源。根据这些意见，我们已经建立了从 stomatogastric 神经节神经元的二室模型。该模型结合六个活动离子

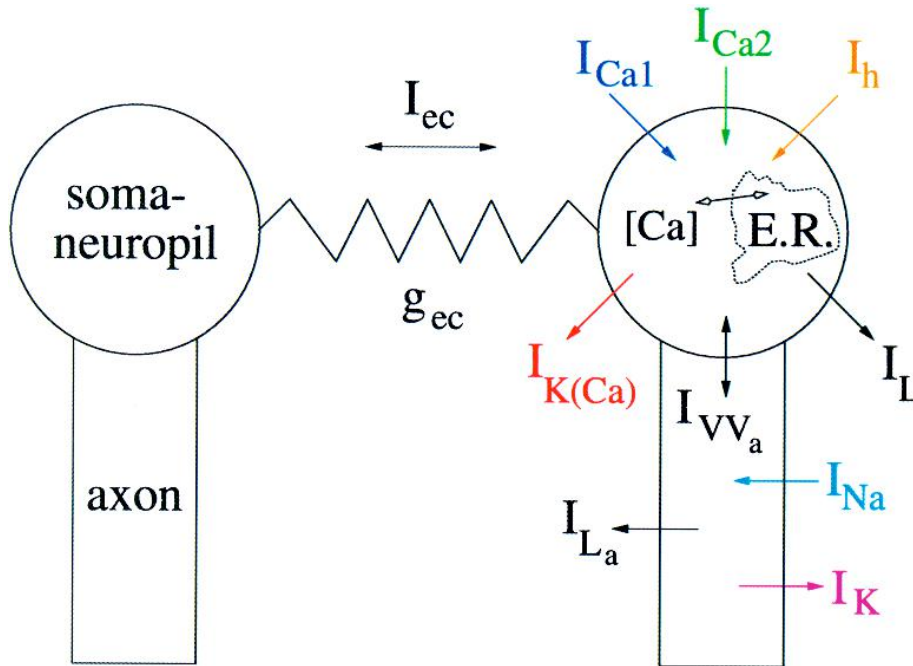


图 6. 两个 stomatogastric 模型的神经元，其包括在每个神经元的内质网的钙离子浓度存储和二延髓的详细表征。每个模型神经元有两个隔室：一个表示胞体-神经纤维的活性，而另一个表示轴突包括神经元的尖峰产生区。除关键另外的钙离子动态的，这是这类神经元的许多霍奇金(赫胥黎模型的简单扩展。如果此钙动力学不存在或浓度的钙离子在一些值被固定的，该模型的神经元不显示混乱振荡，并且它同样不再现这些神经元[拉比诺维奇等人，1999 年]的行为。

电流分布在各个胞体-神经纤维和轴突。它也占缓慢，细胞内钙离子动态。两个这样的模型神经元，当电连接时，再现所有已经在我们的实验中发现类型的行为与制度之间的过渡与观测[瓦罗纳，1999]一致。

我们从龙虾幽门 CPG PD 神经元模型的示意性描述示于图 6，我们耦合的两个这些模型的神经元具有电，所谓的间隙连接的耦合，以研究我们的模型的神经元如何再现的结果实验在我们实验室埃尔森等人，1998 年，1999 年。

当两个模型神经元加上零或小耦合电导，GEC 0: 001 S，独立混沌行为观察。在[Felcke 等，2000]我们提出的单个神经元模型，以及与我们的实验模型行为的详细比较混沌的详细特征。膜电位脉冲串的范围从半秒两秒无周期性，因为我们可以从图看到的。图 7 (a)。尖峰对缓慢破裂波的顶部的数目也从突发改变为突发。注意，胞质钙浓度的局部最大值（钙离子）标记的突发的高原的末端。内质网内钙浓度（钙离子浓度 ER）的发展缓慢，从而调节在反相位方式细胞质的钙离子的更快振荡和影响电压平台的长度。我们将讨论这三个变量迪耦合力，GEC 的演变。

对于所有三种情况下所讨论的，到目前为止，小，中，高的正耦合电导，爆裂活性保持不规则无论同步程度的。因此，同步发生在没有正则化。当两个神经元加上一个小的负电导

$G_{ec} = -0.001 \text{ S}$ ，从而反相电流在两个神经元的电耦合来的符号，反相位同步是在膜电位观察到，如图 7 所示 7 (d)。此外，这两个神经元调节的意义上他们的破裂行为是突发的长度

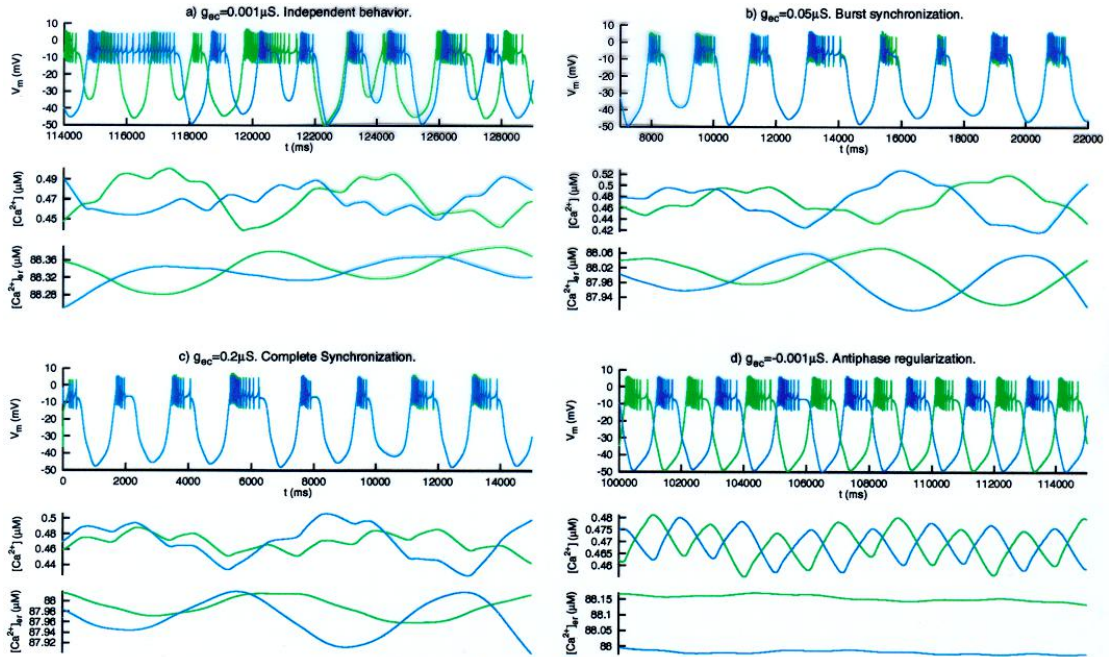


图 7. 四个二集体行为观察到当两个 PD 模型的神经元被耦合电作为图 2 中 [Elson 等人, 1998.]: 当所产生 $g_{ec} = 0$ 的 (a) 独立混沌爆破活动: (b) 中充斥着各种 $g_{ec} = 0.05 \text{ S}$, (c) 中总的同步相关联的同步出现时 $g_{ec} = 0$, 和 (d) 与正则化的抗相位同步, 其正值当 $g_{ec} = -0.001 \text{ S}$. 对于神经元一个活动绘制与暗迹, 而神经元 2 与光轨迹表示。在每一个我们显示, 从顶部至底部的曲线图: 膜电位 VM, 胞质钙浓度的钙离子, 和钙离子浓度的内质网的钙离子 ER 内。该模型描述了分布在这取决于它们的快/慢演化两个区间 (胞体-神经纤维和轴突) 六个活动离子电流。为胞体隔室的详细钙动力学包括钙离子存储在通过管腔并通过胞质膜的内质网和钙离子二延髓。

保持均匀。注意, 在图 7 (d), 钙离子浓度 ER 仍然是两个神经元几乎恒定, 而的 $[Ca^{2+}]_i$ 振荡经常但在反相位相对于其它神经元。在前面的情况下, 钙离子浓度 ER 慢慢以大振幅振荡。在我们的模型中, 混沌行为在单个神经元模型时的钙离子 ER 振荡存在持续。如果的钙离子浓度 ER 保持恒定, 该模型产生定期破裂活性。对于小的负的电耦合, 在每个神经元的 ER 钙动力学保持恒定, 由于钙在细胞质中的快速振荡是足够快的和定期的足有穿过内质网膜上较慢的钙二延髓没有影响。同样, 如果在 ER 中的钙浓度保持恒定时, 发生混乱行为的正则化。当通过周期性驱动通过电流注入的小周期性脉冲和所获得的正规化, 也观察到这种现象时, 两个神经元被耦合以相互抑制化学突触。

3.3 从造型小巧组件

在本节中的经验教训, 我们描述了基于使用来自加州龙虾的 stomatogastric 神经节和我们对这个 CPG 的小分支电路模拟和实验的幽门 CPG 实验对单个神经元两个我们的工作。我们发现, 出现在自然网段的抑制性突触耦合是制造混乱的振荡普遍在孤立的神经元的动态调控是必不可少的。再者我们需要另外慢动力学过程, 超越了传统的霍奇金{赫胥黎离子电流, 如果我们要考虑在单个神经元中观察到的混乱。

在我们的模型, 我们认为, 这更多的慢动态是由于细胞内的介质和内质网之间的钙交换。这是目前正在各个实验室, 包括我们自己, 我们正在尝试建立这种钙动力学的定性存在测试。

与单个神经元的描述开始，我们建立了进一步论证的那种，我们通过从幽门 CPG 比较两个电耦合 PD 神经元的观察我们的相同的情况下进行建模建模。在实验中，以及在模型中，我们建立了两者之间有着明显的定量比较。这是值得注意的是，实验还包括一个外部施加的导电率的变化，从而在模型中的实验中所描述和可见动力学行为的范围内是相当广泛的重要：从同步尖峰环外的相位振荡不同步的混沌振荡。

对于这一点，然后我们建立了一套明确的模型，其生物成分明确的和可测试性，其动力学行为，我们可以理解。有这方面的知识合作，我们现在要继续前进，探索在更广阔的舞台上抑制连接的神经元之间的重要性。我们将第二，在我们的介绍表明，每个部件，特别是与神经组件抑制连接相关的架构的神经动力学的两个细节提供上，我们可以理解这些组件的复杂和丰富的行为暗示性的基础上，和此外，示范行为，至少在定性的意义反映了许多观测知这种组件的现象。

4. 感觉相关动态

4.1 神经合奏

与拮抗耦合当我们看作是一个动态系统小电路中的一个具有其生物参数中的相同设置的多个吸引微型，我们拥有多稳态的情况。这吸引胜”取决于系统的初始条件，并且我们可以应用的各种特性刺激复位”的初始条件。我们在这里讨论两种基本的例子振荡的神经回路振荡的迪状态之间切换的能力。我们模型中的两个截然不同的小神经回路，这是在呈现图 8。

图 8 (左) 显示神经耦合来自龙虾 stomatogastric 神经节 (STG) (参见 LG {MG 连接在图 3 中) [Selverston & 穆兰, 1987], 和图 8 (右) 的典型脊椎动物丘脑皮层 (RETC) 电路 [斯泰里亚德等人, 1993]。虽然由这些电路所起的功能性作用是非常二，电路的二部分之间拮抗联轴器的存在使得它们表现出共同的动力学特征。的 STG 电路由通过两个间隙连接和抑制性突触连接的两个神经元。第二互连由丘脑皮层继电器的连接对和丘脑网络传递感觉信息到大脑皮质。两个电路都具有对称的部分之间的相互矛盾的耦合。在丘脑皮层模型具有兴奋性和抑制连接和 STG 模型具有相互抑制和电耦合。我们通过霍奇金 {赫胥黎类型的基于电导普通二方程式描述这些电路中的单个神经元的动态。两个模型电路表现出的耦合强度的较宽的区域的双稳性和磁滞。

行为的两种主要方式是在同相和异相的网络的对称部分的振荡。我们研究了这些电路的响应兴奋尖峰列车与间隔峰峰和具有相当小幅度的脉冲变化。这些是从感觉神经元由基本电路接收到的脉冲序列的简单表示。

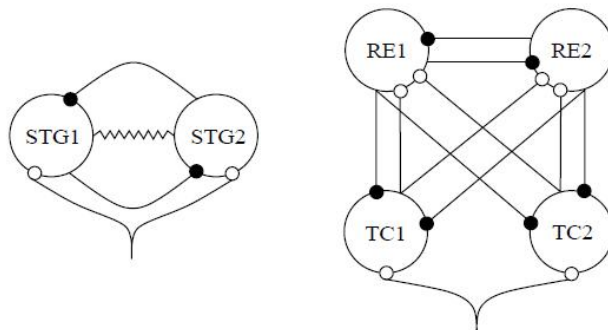
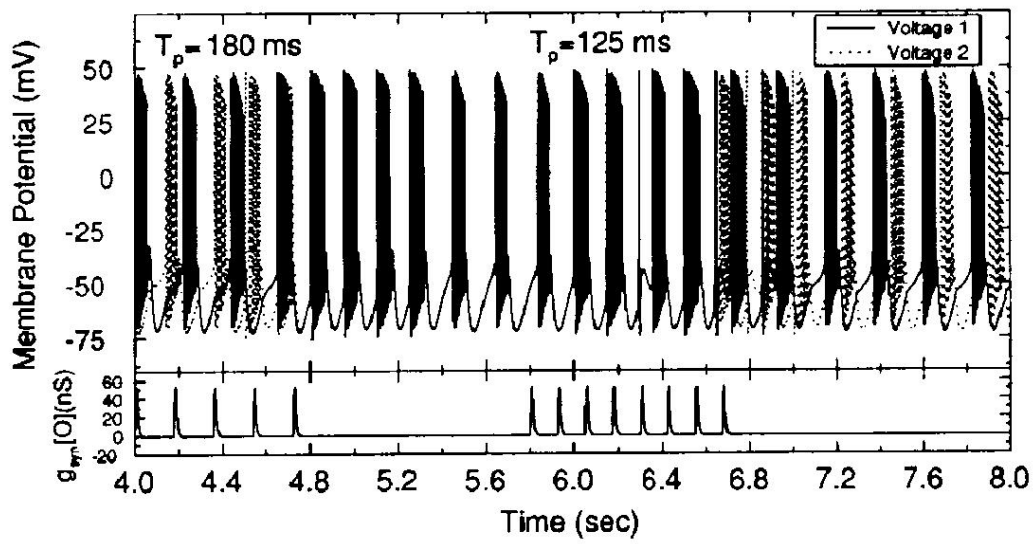
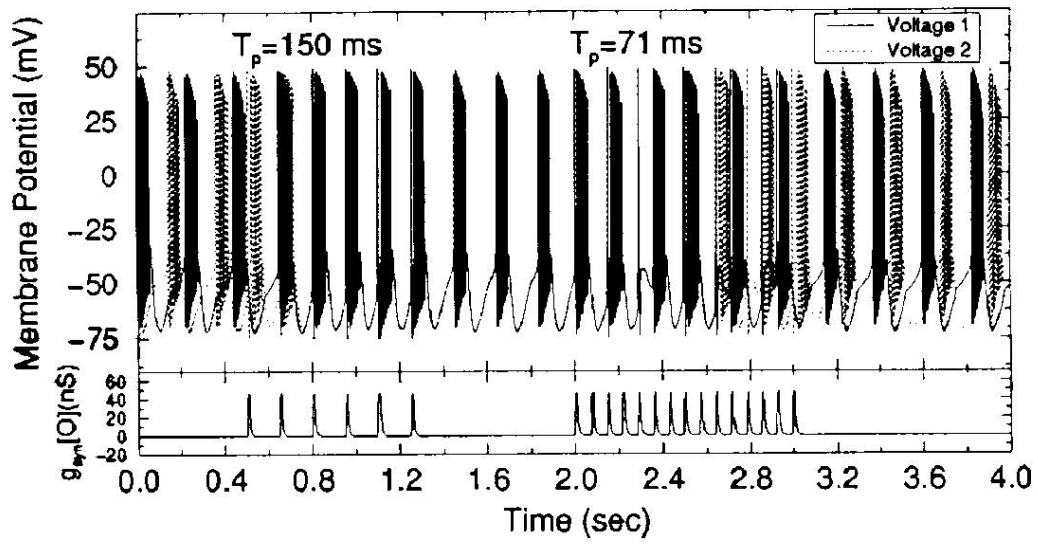


图 8. 的两个基本神经微电路。左，一个 STG 电路和右边，一个 thalamocortical 电路。实心圆圈表示抑制连接和空心圆圈的兴奋连接。在 STG 电路电阻符号表示间隙连接，这两个神经元之间的电连接。



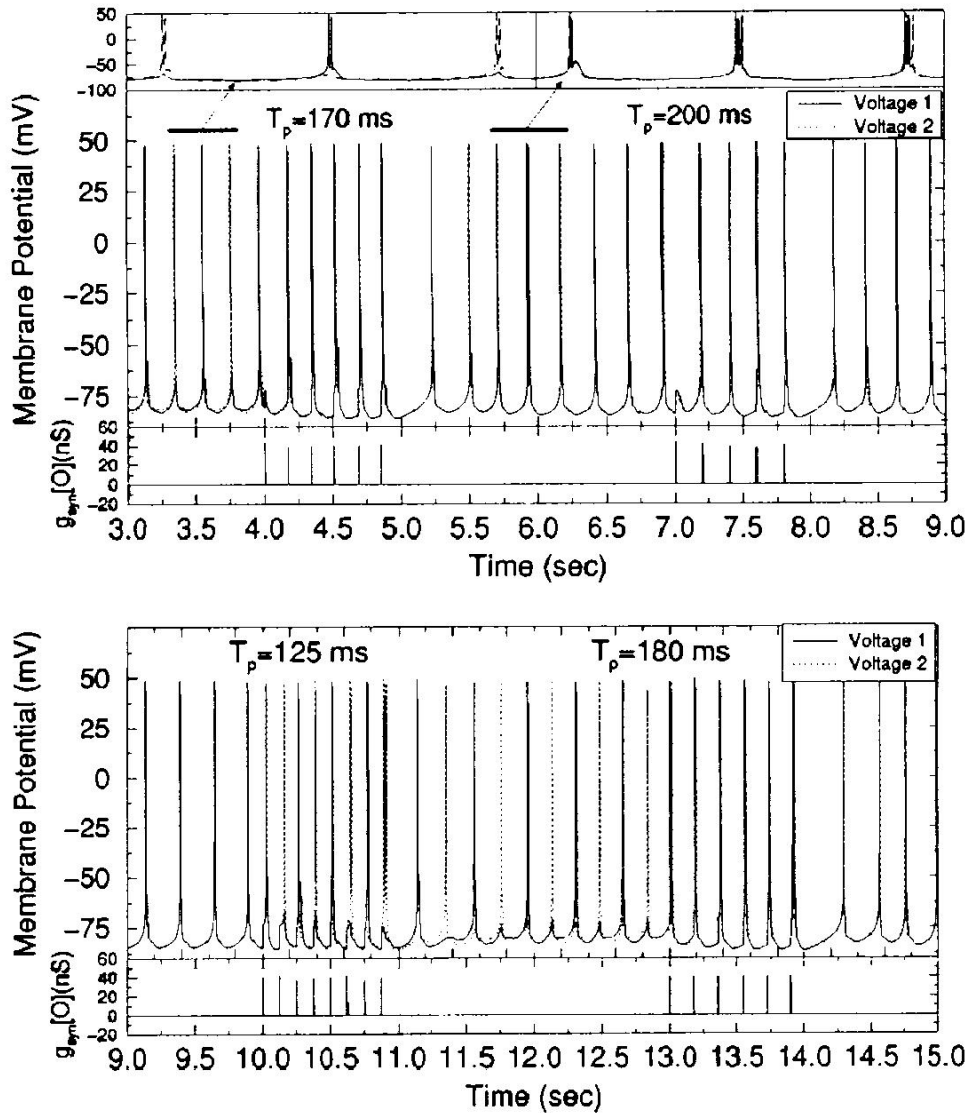


图9 左：时间序列示出在TP的几个值的周期性外部迫使在CPG电路1S的电子ECT：150，71，180和125毫秒。右：周期性迫使在RETC电路在TP的相同的值的1秒的电子ECT如CPG电路。有一个在RETC电路上面板[拉比诺维奇等人，1998]上面的膜电压的放大时间尺度视图。

电路中的双稳态区域中操作是到的这些兴奋性输入钛敏感的Ti的变化导致从同相到失相协调，或者反之亦然的变化。包含在穗列车驱动网络的信令信息可以将电路分成一个或取决于间隔峰峰另一种状态。需要注意的是这种情况发生了几尖峰内，然后将这些状态是由基本的电路维护的输入信号完成后，与电路保持在复位状态，直到接收到另一个Ti的新穗列车是很重要的。当正确的新的信号进入电路，状态可以再次切换。我们的主要结果示于图9。参见[拉比诺维奇等人，1998]为进一步的细节。

双稳态当有到基于电导二方程两个不同的解决方案描述电路，其共存的范围内的在方程中的各种参数的设置发生。在[拉比诺维奇等人，1998]我们探讨了一系列电耦合的在其上STG电路有两个不同的解决方案和我们调查的范围在其上RETC细胞以相同的方式起作用的抑制耦合的强度的。在该系统的状态空间，我们看到两种不同的轨道或两个解集相图。这些代表耗散神经动力学两个不同的吸引。是否，在经过最初的瞬态行为，该电路上的一个吸引结束或另一取决于初始条件为二方程的解。在状态空间中的每个吸引具有一组使溶液达到它的

初始条件，并且该集合的初始条件被称为它的吸引盆。图 10 示出了两个吸引为 RE {TC 系统在相同的状态的空间。

人们可以看到，这两个吸引相当接近在这个空间里，支持的事实，它们之间的转换可以通过我们介绍的周期性脉冲序列来容易诱发。两个潜在的用途可以由双稳态电路的复位能力。首先，在龙虾 STG 电路，已知神经调节可以改变神经振荡的字符根据所选择的功能行为 [Selverston & 穆兰, 1987]。感觉穗列车的复位功能也可用于实现这一目标。其次，这种复位功能可以为其中的神经元解释信息来自感官的来源和重新格式化来用于进一步沿着方式

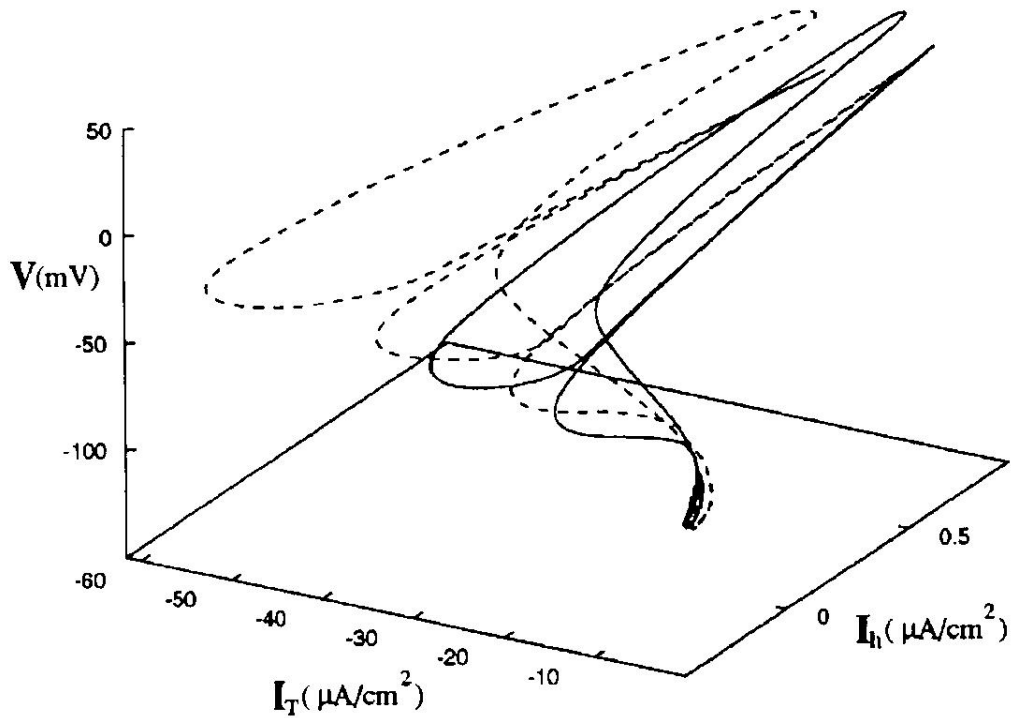


图 10. 两个共存吸引为 RE TC 系统 10 的状态空间的画像。实线是在 $[V(t)$ 的轨道; $I_T(T)$; 同相振荡的 $I_h(t)$] 的空间。虚线是由外的相位振荡在相同的状态空间而采取的路径。两个吸引导致与适当的 TP 穗列车可以在它们之间引起转换的难易程度的接近程度。

动物的处理和决策系统。如果此学习”功能是正确的，其机制可能是短期记忆中有用，更复杂的电路将是这样一个目的复位。这两个基本的神经回路的行为是什么，我们称之为“计算与吸引。”在神经的相位空间的示例组件以吸引数量可能非常大，如果他们的盆地足够广泛的分离，使得系统可以功能作为一个关联存储器 (见 [镇压特里维斯, 1998] 综述和参考文献)。最近的实验结果表明，与吸引计算”是不是感觉系统太典型了。让我们用嗅觉系统为例，详细讨论了这个问题。

4.2. 嗅觉系统瞬态动力学

考虑嗅觉系统中，脊椎动物或昆虫触角叶 (AL) 嗅球 (OB) 的即动作的气味处理的第一个阶段。的 OB 或 AL 接收关于通过称为肾小球特殊端子或接线盒从感觉神经元的气味信息，然后将它们重新组织时空方式与感官尖峰序列相关联的空间信息和在脊椎动物或蘑菇其呈现给皮质体昆虫;我们描述这个图 11. OB 或 AL 起着对比剂“和放大器儿”的感觉信息的

作用。无论 OB 和 AL 由两种类型的神经元。该首先是其将信息发送到皮质代表或投影仪的神经元。这些都是在 AL PN 神经元，并在 OB 二尖瓣和簇绒细胞。另一种类型是一个中间神经元 (IN)，其中 OB 或 AL 本身内起作用。该 PN 是兴奋性神经元，而中抑制。

在 OB 或 AL 复杂抑制连接是组织了感官刺激的时空表示极为重要。特别地，该连接建立 PN 细胞之间复杂的拮抗相互作用与形成气味对立的“研究目标”的机制，从而防止某些气味条件被同时报告[皮尔斯, 1997]。在非线性动力学语言此气味对立”源于竞争的 PN 细胞之间。这种机制可能是类似于颜色”机制在颜色感知找到。在视觉系统，神经节细胞可以通过一个特定的频率被激励，但由另一[森&牧羊犬, 1994]抑制。PN 电池的组之间的竞争是不仅对不同气味的简单二机制，而且还用于在时空方式的单一的气味的表示重要。如实验 [Laurent 等, 1996]和建模[拉比诺维奇等人, 1998, 1999 年 b]表明 AL 表示传入感觉信息向

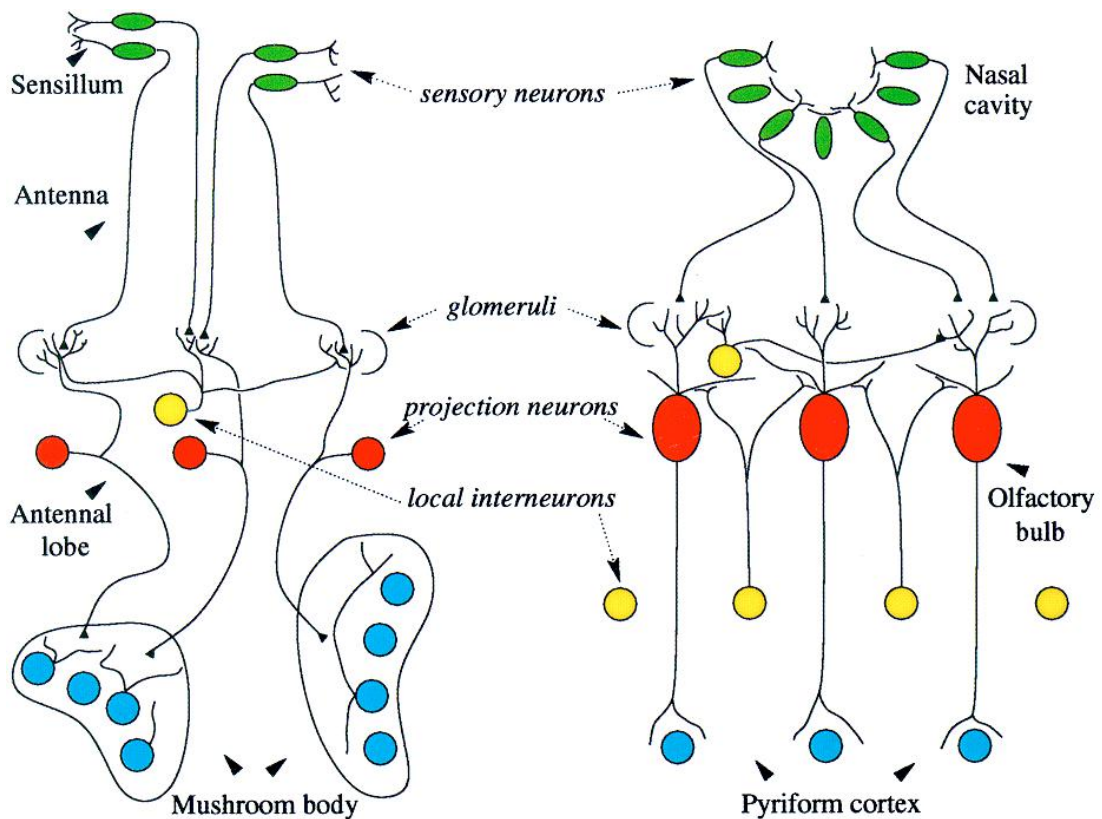


图 11. 在昆虫嗅觉系统的主要神经回路 (左) 和脊椎动物 (右)。

使用的空间和时间的竞争，以及之间的 PN 时间同步蘑菇体。这种气味 SPECIFIC 时间行为对噪声是极其坚固和显著地可再现的，当电路的初始条件是二当刺激到达。响应于跨越神经元的单一气味的模式的一个例子示于图 4.2。我们推测 AL 的内抑制负责的感觉信息在“赢家较少的竞争”时尚[拉比诺维奇等人, 1999 年 b]的时间编码。

4.3. 从感官依赖神经动力学

教训广泛使用的领域采取基本的神经回路的简单模型显示基本的行为同样双稳。传入尖峰序列可以通过改变它们的间隔峰峰其中重置在一个吸引或另一个的吸引域的电路选择这样的系统的许多可能的吸引子的一个进行。短期“存储器”可以通过设置在一些吸引子的电路和离开它那里，只要需要，以实现一些期望的行为来完成。

通过抑制连接的架构中的组件的神经元之间的竞争允许传入感觉信号的鲁棒阳离子以及允许它们用于进一步处理由更高皮质功能进行格式化。可靠信号阳离子发生对于一个非常

大的范围的初始条件，并显示针对在神经回路外部以及内部噪声相当健壮。

5. 在大神经装配

5.1 同步的平均场

粗粒混沌神经元动力学时空顺序或异质神经合奏相干结构的出现具有不规则行为单独的元件是在诠释最有趣的问题之一。

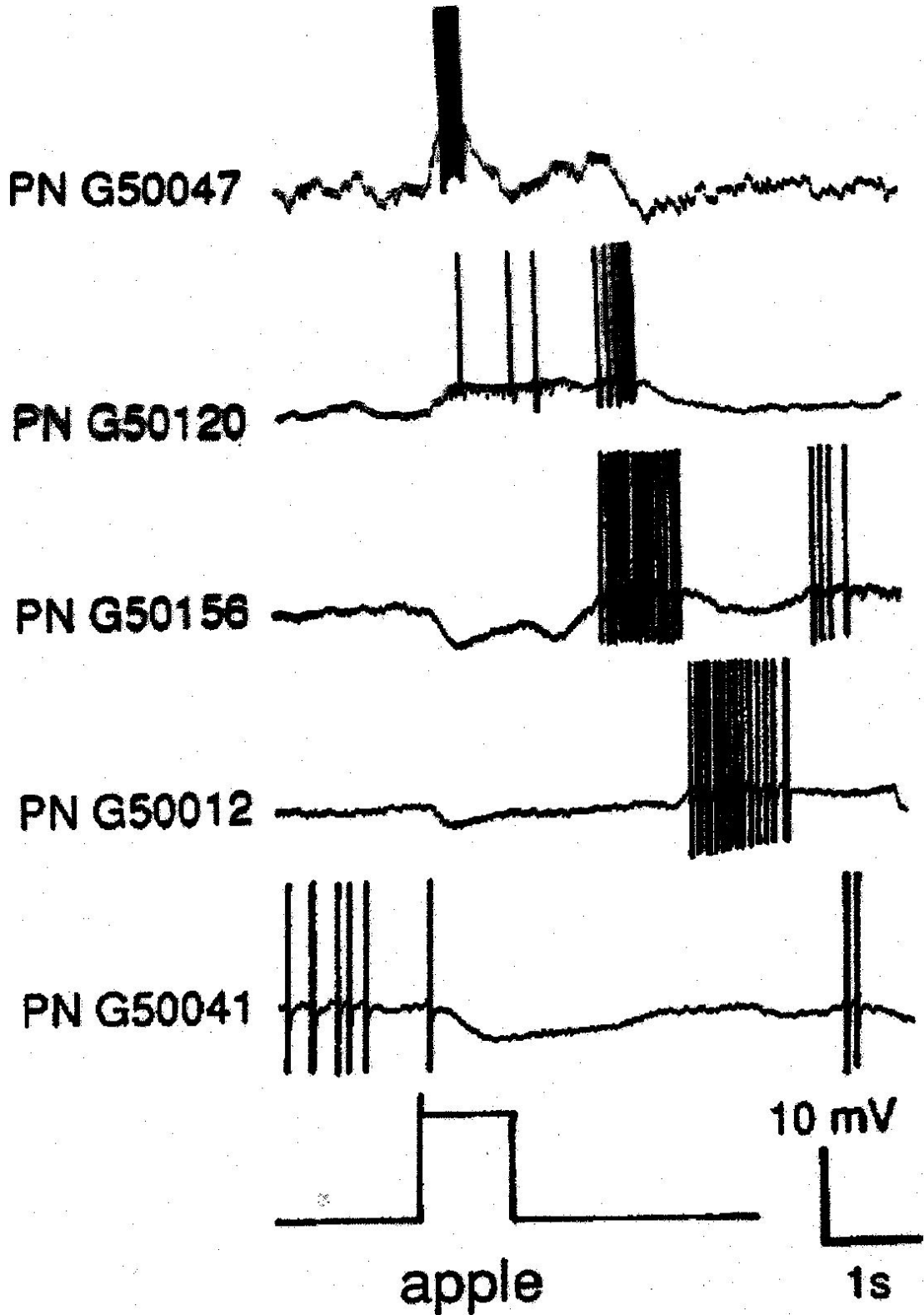


图 12. 响应于跨越神经元的单一气味的模式的时间范围。的时间响应模式已经二触角叶的 PN 响应于苹果的气味。记录（所有细胞内）经 3.5 小时的时间在相同的动物顺序地执行。痕迹一直在气味脉冲对准。从 [Laurent 等, 1996]。

神经科学。在动物和人类的大脑皮层在过去十年螺旋模式已经观察到 [Prechtl 等, 1997; Shevelev 等人, 1993]。我们已经调查“订单创建”使用简单, 一个双时间混乱的神经元以及测试模型的这种现象。我们认为混沌神经元的晶格电耦合到其最近的邻居。我们选择作为网络三维欣德马什玫瑰 (HR) [欣德马什 & 玫瑰, 1984 中的构成要素; 王, 1993; 韦尔塔等人, 1997] 模型的神经元。我们描述方程 HR 等元素组成的二维方程:

$$\frac{dx_i}{dt} = y_i + ax_i^2 - x_i^3 - z_i + e_i - g \sum_j (x_i - x_j)$$

$$\frac{dy_i}{dt} = b - cx_i^2 - y_i$$

$$\frac{1}{\mu} \frac{dz_i}{dt} = -z_i + s(x_i + d)$$

索引 i 运行在 $[0; N]$, 并用单元 i 的四个最近邻索引 j 运行。该常数; b ; c ; d ; s , EI , 并且模型参数, 其中 1 引起破裂慢动力学, 和 g 是相邻单元之间的耦合均匀强度。建立与异构 HR 神经元的二维晶格的数值模拟表明, 该元件之间的协作行为产生大规模的相干结构与慢周期振荡, 即使电路从它们可被分别混沌二神经元建。我们示出了图这样的相干图形。14. E 为从随机选择的集合, 使网络的行为二的各个部件参数。

为了了解这些大型相干结构的起源, 我们研究这种混乱的神经元 [拉比诺维奇等, 1999c] 集群的合作行为。我们发现了一个惊人的新现象: 当这个簇的大小是苏足够大的平均活动正规化。相比之下, 神经元的小基团明显地显示出三迪 erent 种混沌动力学取决于二值 usive 耦合克: (i) 发达的混乱, 其尺寸与混沌神经元的用于联接的小的值的数量增加, (ii) 所述突发振荡中度耦合混沌同步, 和 (iii) 完整的两个尖峰和脉冲串为强耦合 [Afraimovich 等人, 1986 的混沌同步。皮科拉 & 卡罗尔, 1990]。

动力机制导致集群的有序平均行为依赖于晶内的神经元的活动的同步和正规化。与整个集群的平均活性的单一神经元的同步的程度依赖于耦合强度, 正如人们可以从图 2 的左侧面板看到 13. 在定期行为的情况下, 当单个神经元的活动是高度周期性的平均场同步。为 $g=0.05$, 平均场和个体行为之间的同步消失, 并且观察到一个时空病症的是在图 1 的右侧面板可见的。13. 因此, 对于 g 的中等值的神经元的行为的簇作为单个元素与周期性慢动态。这种机制振荡无序神经组件正规化可能是许多系统相当一般原则。

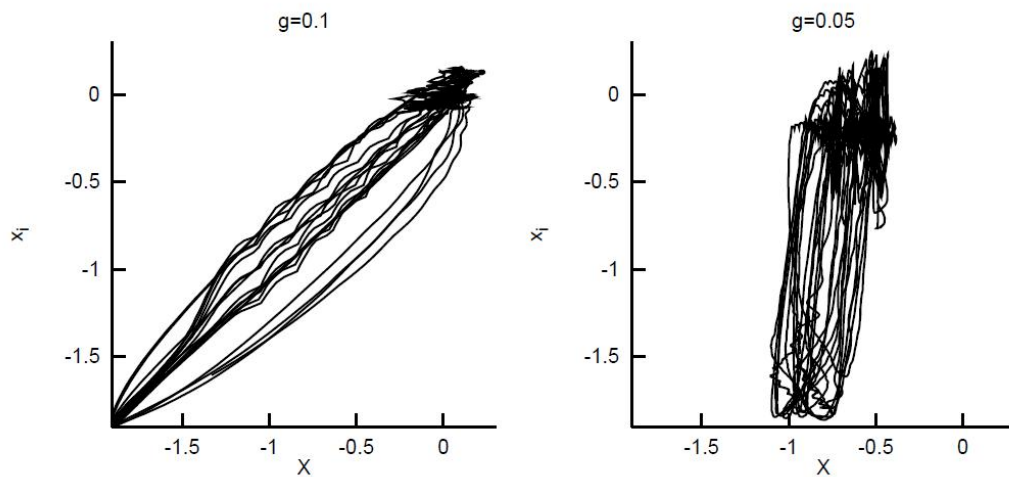


图 13. 单个 HR 单元 x_i 相对于平均活性 x 的活性，其中 M 是神经元集群中的数目，用于耦合克两个值。

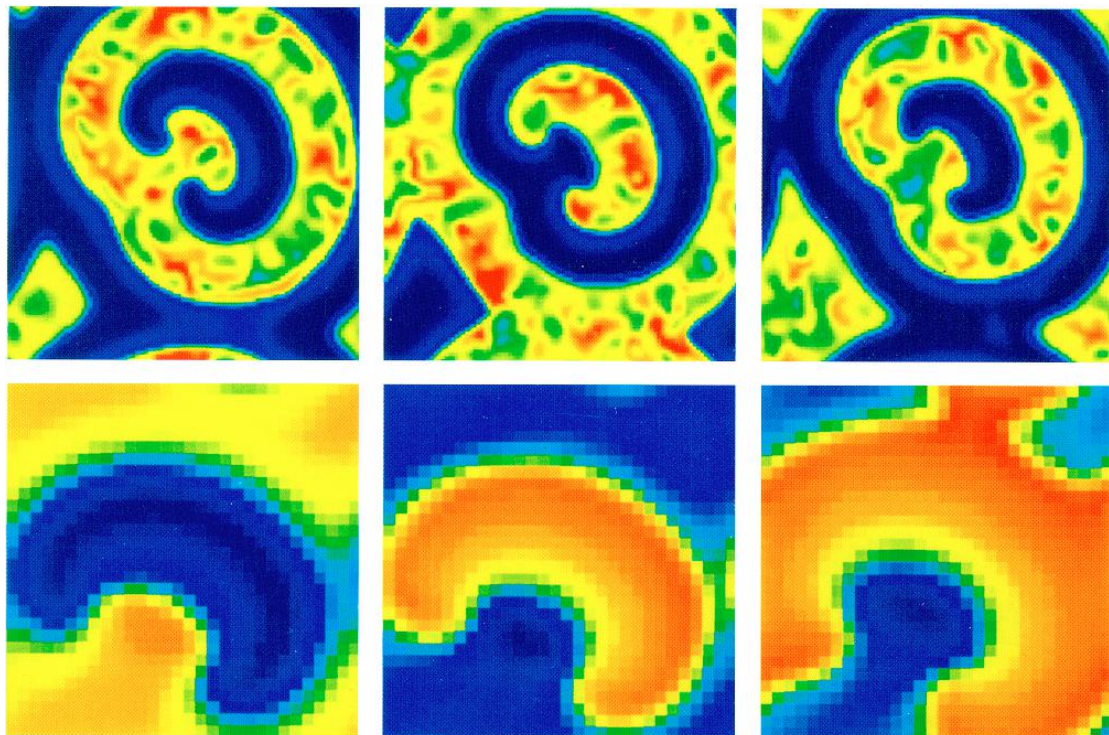


图 14. 上排：周期性时空模式的演进 100*100 欣德马什 HR 元件的网络中观察到的。底排：周期性时空模式 30*30 粗粒元件的网络中观察到的。

5.2. 无序神经组件定期时空模式

现在我们可以解释其延伸覆盖大量单个组件的神经元的神经合奏定期时空模式的存在。首先，这种大规模的结构的存在是不可能的在弱扩散合奏因为本地振荡相邻的神经元不为小联轴器克和相关组件的平均场变得均匀和稳定的。用于耦合的粗颗粒为适度的值组件应表现出常规的时空图案。由于这个猜想的 CON 息，我们已经检查了由粗的网络行为细粒度的单位慢周期的行为。结果示于图 14 [拉比诺维奇等人，1999c]。

因此，大型的相干结构在由 HR 混沌神经元与快和慢振荡具有两个关键特征的神经网络的形成。所述 RST 是内部神经元混乱，即粗颗粒的簇正规化现象。从快速脉动的平均活动

在缓慢粗动作行为结果的这粒正规化动态。第二个特征是在认为是粗粒元素的集合神经网络均质振荡模式的不稳定。

6. 同步与竞争下橄榄核

我们开始对动力学建模的理解神经活动的作用几句话的活动。当我们谈论神经系统，造型可以有相当目标。例如，很清楚需要什么样的工作触角神经叶的。它必须对比度和放大有关气味的信息由感觉神经元提供给它，然后它必须将这个信息发送到蘑菇体进行进一步的处理来完成识别和存储。我们现在并没有关于触角神经叶的体系结构的详细解剖知识，但我们仍然可以模拟这种明确的功能，我们可以建立实现这个功能几种通用的方法。

这种情况并非总是如此。例如，下橄榄核的架构和哺乳动物的小脑电路已经解剖学和生理学的很详细调查。然而，这些复杂的电路的功能性作用仍不清楚[Llinas 等人, 1997]。与在嗅觉处理的情况下，我们的挑战是利用这种详细的知识和理解这样的系统能够做什么。现在，我们尝试解决这个回答这个问题。下橄榄核 (IO) 已被提出作为一个系统，控制并协调二通过各个 IO 神经元和另一组在该系统中的神经元的调制抑制的本征振荡特性的节奏：在小脑核[Llinas & 威尔士, 1993]。我们在图表明这一点。15. 下橄榄核细胞被电耦合，并且具有强振荡的活性。

它们的轴突传送的同步和节奏的兴奋性突触输入到两个小脑核细胞和小脑的浦肯野细胞。浦肯野细胞的相位响应为抑制性输入到小脑核细胞被发送。因此，核细胞通过下橄榄核细胞激发并随后从浦肯野细胞的抑制。这抑制导致反弹的激励。核细胞也发抑制反馈到下橄榄核，从而关闭这个循环。该 IO 神经元生成阈下振荡和尖峰活性示于图 16。在此古尔所示的时间序列来自在构造与近邻之间的间隙连接连接，使得小区的网络中使用的模型 IO 神经元。这些网络包括一个简单的反馈抑制了实现小脑核神经元的作用。该模型是现实的，足以产生阈下振荡以及在幅度和频率范围尖峰行为报告的下橄榄核神经元。

振荡频率可以通过施加恒定的直流电流，以该模型的神经元来获得。网络体系结构建起来，以电连接到其最近的邻居，并与来自核的抑制性反馈 200 个 200 神经元。这些抑制连接被建模而不既不详细实施参与抑制环的其它细胞类型（浦肯野细胞或小脑核）的。一个简单的集成和重新单元考虑一组相邻 IO 神经元（通常为三个 9 份）的是否具有同步尖峰事件（在 5 毫秒的时间窗），它在 IO 神经元的这个小簇唤起延迟 IPSP。然后整合和重新神经元有不应期，如不能在短时间内重新。实际电路和我们的抑制环的简化阳离子示于图 15 在此架构中，网络能够生成时空模式如图 10 所示的那些。6. 序列从左至右推移 RST 在第 1 行，并继续在第 2 行区域具有相同的颜色有同步行为。光色的意思去极化的潜力。时空模式由传播波阵面的

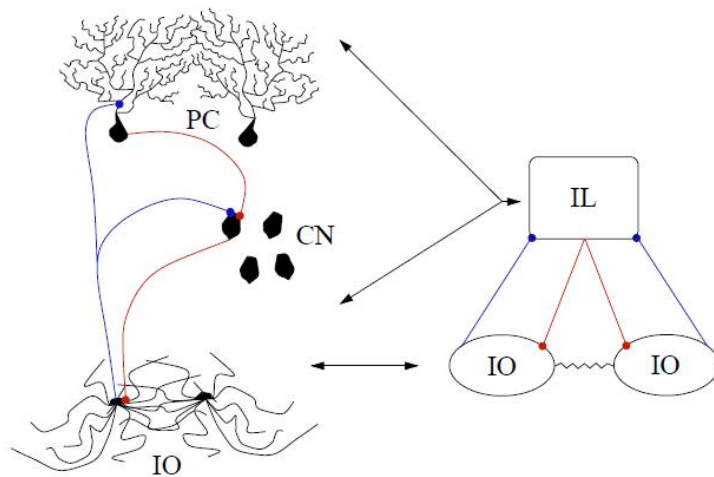


图 15. 左：小脑抑制环的表示。IO：下橄榄神经元；CN：小脑核；PC：浦肯野细胞。黑暗连接是兴奋，轻的有抑制作用。右：在我们的模型中使用的抑制环（IL）的示意图简化阳离子。

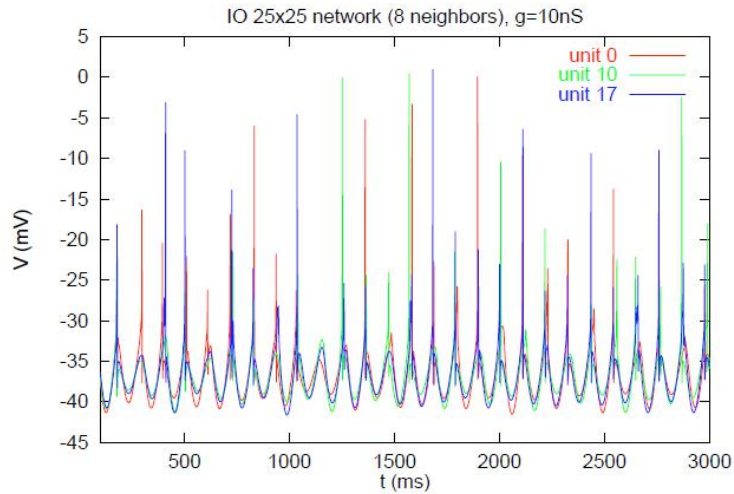


图 16. 时间序列的亚阈值的和尖峰活性下橄榄的模型。电耦合的合奏三个神经元件的膜电位被示出。有引起间隙连接的高度同步。

尖峰活动的，可以在网络的一个区域中保持有界。

我们已经调查了调控网络中的扣球行为的频率几种成分。三个主要因素已经 identified: 电耦合电导; 的耦合强度的较高值则增加所述同步电平并减少尖峰行为的频率。电耦合邻居的数目也减少尖峰行为的频率，

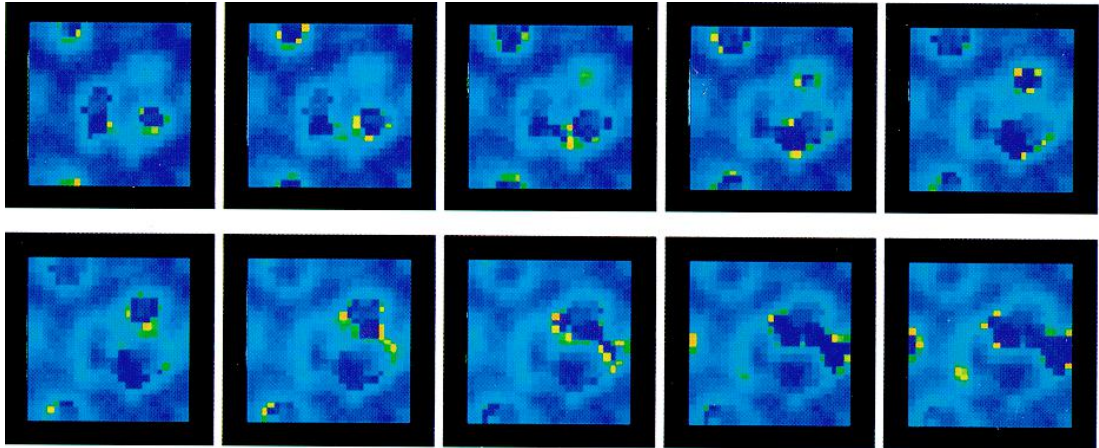


图 17. 与 30 个 30 下橄榄神经网络产生的时空图案电耦合到其最近的邻居。程序进行，从左至右，从上到下。搭配同色系的地区有同步行为。光色的意思去极化的潜力。

但只有足够强大的耦合。在这种情况下小区中同步的程度越高虽然阈下振荡的频率保持下的所有这些变化是恒定的。抑制性的化学突触来自小脑核未来的存在改变两个尖峰频率和亚阈值振荡的频率。用于耦合电导和最近的邻居的一个固定的数的给定值，所述抑制通常降低尖峰活动的频率。一些仿真结果表明，频率也可以根据用于实现抑制性突触的时间常数增加。

我们用这个模型，以了解该 IO 振荡可以编码和控制几个同步的节奏。输入上的系统活性的固有调制，由电耦合感应同步的共存的重要性，以及所造成的抑制环的竞争已经编出通过使用本模型的。逼真的模型，如这也可以解释一些亚细胞过程和观察节奏产生特定的神经生理学的作用。

7. 讨论

我们已经说明了对迪层次的神经回路是如何使用的同步和竞争机制,生产节奏和信息处理。几个重要的问题浮现在脑海中,当我们想了解这些机制如何一般都可以。单个神经元及其互连什么形态和生理特征是必不可少的,执行一个特定协作功能?什么是一个节奏的产生或信息的神经元的动态异质性的处理显着性?难道迪电路架构背后迪处理功能?

我们简要地讨论这些问题。在过去的几年中许多神经科学家都认为,单个神经元的显著性的传统观点在动力正在消失”和也有从实验和理论工作,对大脑皮层的迹象,我们是在革命的门槛,其中单个神经元的霸将更加面向电路的概念”[道格拉斯&马丁,1991]来代替。我们是否同意这个观点?因为实际上很多实验表明,经常集团在微电路组织神经元表现为一个动力单元,但神经元是个别复杂,电容和系统,改变神经化学分组流成电波形非线性器件,其操作模式在本质上是依赖于时间的,并且,因此,其在电路中的功能或作用不能由它们在电路结构位置的限制。特别是,有很多例子暗示的个体神经动力学的细节的重要性:学习和存储的神经活动,需要神经元 SPECIFIC 如阈下振荡特征的刺激表现;几个输入等之间的时间延迟的编码然而,在一般情况下,所述微电路的概念是非常有用的和强大的[镇压特里维斯,1998]。

当然,所有的神经元迪 erent,但我们发现上述两个同步和竞争现象,在结构上是稳定的。该观察结果暗示单个神经元的参数的变异,其产生协同行为可以是大的组内,然而的功能要求组件被很好地满足作为体系结构的结果。真正的神经系统可以实现一些这种稳定一些冗余的结果以及[拉比诺维奇&阿巴伯内尔,1999c]的。

是否神经回路都具有独特的架构,从而实现一个特定的 C 函数?如果是这样,严格的规则目前还不知道。与迪架构的电路都能够做同样的工作[入门,1989;Ullstrom 等人,1998]。相反,具有固定的结构的电路可以在接收二输入时起到作用。即使到达迪倍相同的输入,结果可能巴蒂尔的神经回路的反应可能会相当依赖于状态。我们的神经组件的输入/输出动力系统的观点引起我们揭示神经活动的一些比较普遍的原则。在本文所提出的例子,其中包括个人,往往是复杂的,非线性的神经振荡器中抑制连接的重要作用。在我们的讨论很多的平均或粗粒行为的发生装配与当它们配上一套全球抑制连接的个人一个简化模型编辑。同时我们看到扣球/在实现这些网络功能目标爆破神经元的细节的必要和重要的作用。亚阈值振荡的下橄榄和嗅觉处理以及这些神经元中抑制耦合的特定图案的重要性的关键作用加入能产生精确,鲁棒和可靠的功能网络。

致谢

本文是在与我们的同事众多的关键,往往激烈讨论的结果国际有毒(铝 Selverston, 罗布·埃森森,阿提拉 Szucs, 华金·托雷斯, 马丁 Falcke, 拉蒙·韦尔塔, 尼古拉 Rulkov 和亚历山大 Volkovskii), 加州理工学院(吉尔·劳伦), 以及其他地方(鲁道夫 Llinas, 约翰 Rinzel, 戈登牧羊犬, 特里·塞杰瑞斯基, 马克西姆巴热诺夫, 和许多其他)。这项工作由美国国家科学基金会来部分支持授予 NCR-9612250 和 IBN-96334405。米哈伊尔·拉比诺维奇承认从能源补助 DE-FG03-96ER14592 的美国国务院的支持。巴勃罗瓦罗纳由 MEC 的支持。亨利·阿巴伯内尔部分由能源补助 DE-FG03-90ER14138 的美国部, 由美国国家科学基金会资助 NCR-9612250 部分支持。部分支持还从研究和开发的 CIA / OCE 通过项目第 98 号 - F135000-000 接收。

参考文献

- Abarbanel, H. D. I., Huerta, R., Rabinovich, M. I., Rulkov, N. F., Rowat, P. & Selverston, A. I. [1996] Synchronized action of synaptically coupled chaotic model neurons," *Neural Comput.* 8, 1567.
- Afraimovich, V. S., Verichev, N. N. & Rabinovich, M. I. [1986] Stochastic synchronization in dissipative systems," *Izv. VUZ Radiofiz.* 29, 795.
- Bal, T., Nagy, F. & Moulins, M. [1998] The pyloric central pattern generator in crustacea: A set of conditional neuronal oscillators," *J. Comparative Physiol.* A163, 715.
- Berridge, M. J. [1998] \Neuronal calcium signaling," *Neuron* 21, 13.
- Douglas, R. J. & Martin, K. C. [1991] \Opening the grey box," *TINS* 14(7), 286.
- Elson, R., Selverston, A. I., Huerta, R., Rabinovich, M. I. & Abarbanel, H. D. I. [1998] \Synchronous behavior of two coupled biological neurons," *Phys. Rev. Lett.* 81(25), 5692.
- Elson, R., Huerta, R., Abarbanel, H. D. I., Rabinovich, M. I. & Selverston, A. I. [1999] \Dynamical control of irregular bursting in an identified neuron of an oscillatory circuit," *J. Neurophysiol.* 82, 115.
- Falcke, M., Huerta, R., Rabinovich, M. I., Abarbanel, H. D. I., Elson, R. & Selverston, A. [2000] Modeling observed chaotic oscillations in bursting neurons: The role of calcium dynamics and IP₃," *Biol. Cybern.* 82, (May).
- Getting, P. A. [1989] \Emerging principles governing the operation of neural networks," *Ann. Rev. Neurosci.* 12, 185.
- Grillner, S., Wallen, P. & Brodin, L. [1991] Neuronal network generating locomotor behavior in lamprey: Circuitry, transmitters, membrane properties, and simulation," *Ann. Rev. Neurosci.* 14, 169.
- Heagy, J. F., Pecora, L. M. & Carroll, T. L. [1994] Synchronous chaos in coupled oscillator systems," *Phys. Rev. E* 50, 1874.
- Hindmarsh, J. L. & Rose, R. M. [1984] A model of neuronal bursting using three first order differential equations," *Proc. R. Soc. Lond.* B221, 87.
- Hodgkin, A. L. & Huxley, A. F. [1952] A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve," *J. Physiol.* 117, 500.
- Huerta, R., Rabinovich, M. I., Abarbanel, H. D. I. & Bazhenov, M. [1997] Spike-train bifurcation scaling in two coupled chaotic neurons," *Phys. Rev. E* 55, R2108.
- Huerta, R., Bazhenov, M. & Rabinovich, M. [1998] Clusters of synchronization and bistability in lattices of chaotic neurons," *Europhys. Lett.* 43, 719.
- Koch, C. & Segev, I. [1998] *Methods in Neuronal Modeling* (MIT Press).
- Kristan, W. B. [1980] *Generation of rhythmic motor patterns*, Information Processing in the Nervous System (Raven Press, NY).
- Laurent, G., Wehr, M. & Davidowitz, H. [1996] Temporal representation of odors in an olfactory network," *The J. Neurosci.* 16(2), 3837.
- Li, Y.-X., Keizer, J., Stojilkovic, S. S. & Rinzel, J. [1995] Ca²⁺ excitability of the ER membrane: An explanation for IP₃-induced Ca²⁺ oscillations," *Am. J. Physiol.* 269(5 Pt 1), C1079.
- Li, Y.-X., Rinzel, J. & Stojilkovic, S. S. [1995] Spontaneous electrical and calcium oscillations in unstimulated pituitary gonadotrophs," *Biophys. J.* 69, 785.
- Li, Y.-X., Stojilkovic, S. S., Keizer, J. & Rinzel, J. [1997] Sensing and releasing calcium stores in an excitable cell," *Biophys. J.* 72, 1080.
- Llinas, R., Lang, E. J. & Welsh, J. P. [1997] The cerebellum, LTD, and memory: Alternative views," *Learning & Memory* 3, 445.
- Llinas, R. & Welsh, J. P. [1993] On the cerebellum and motor learning," *Curr. Opin. Neurobiol.* 3, 958.

- Mori, K. & Shepherd, G. M. [1994] Emerging principles of molecular signal processing by mitral/tufted cells in the olfactory bulb," *Seminars in Cell Biol.* 5(1),65.
- Otsu, H., Yamamoto, A., Maeda, N., Mikoshiba, K. & Tashiro, Y. [1990] Immunogold localization of inositol 1, 4, 5-trisphosphate (InsP₃) receptor in mouse cerebellar purkinje cells using three monoclonal antibodies," *Cell Structure and Function* 15, 163.
- Parker, T. S. & Chua, L. O. [1989] *Practical Numerical Algorithms for Chaotic Systems* (Springer, NY).
- Pearce, T. C. [1997] Computational parallels between the biological olfactory pathway and its analogue 'the electronic nose'," *Biosyst.* 41(1), 43.
- Pecora, L. M. & Carroll, T. L. [1990] Synchronization in chaotic systems," *Phys. Rev. Lett.* 64, 821.
- Prechtel, J. C., Cohen, L. B., Pesaran, B., Mitra, P. P. & Kleinfeld, D. [1997] Visual stimuli induce waves of electrical activity in turtle cortex," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94, 7621.
- Rabinovich, M. I., Huerta, R., Bazhenov, M., Kozlov, A. K. & Abarbanel, H. D. I. [1998a] Computer simulations of stimulus dependent state switching in basic circuits of bursting neurons," *Phys. Rev. E* 58, 6418.
- Rabinovich, M., Bazhenov, M., Huerta, R., Abarbanel, H. D. I. & Laurent, G. [1998b] A model of transient synchronization in locust antennal lobe circuits," *Soc. Neurosci. Abst.* 24, 359.6.
- Rabinovich, M. I. & Abarbanel, H. D. I. [1998c] The role of chaos in neural systems," *Neurosci.* 87(1), 5.
- Rabinovich, M. I., Varona, P., Torres, J. J., Huerta, R. & Abarbanel, H. D. I. [1999a] Slow dynamics and regularization phenomena in ensembles of chaotic neurons," *Physica A* 263, 405.
- Rabinovich, M., Huerta, R., Volkovskii, A., Abarbanel, H. D. I. & Laurent, G. [1999b] Sensory coding with dynamically competitive networks," available at <http://arXiv.org/abs/neuro-sys/9905002v2>.
- Rabinovich, M., Torres, J. J., Varona, P., Huerta, R. & Weidman, R. [1999c] Origin of coherent structures in a discrete chaotic medium," *Phys. Rev. E* 60, R1130.
- Richardson, K. A., Imho, T. T., Grigg, P. & Collins, J. J. [1998] Encoding chaos in neural spike trains," *Phys. Rev. Lett.* 80(11), 2485.
- Rolls, E. T. & Treves, A. [1998] *Neural Networks and Brain Function* (Oxford University Press).
- Rulkov, N. F. & Volkovskii, A. R. [1993] Threshold synchronization of chaotic relaxation oscillators," *Phys. Lett. A* 179, 332.
- Satoh, T., Ross, Ch. A., Villa, A., Supattapone, S., Pozzan, T., Snyder, S. H. & Meldolesi, J. [1990] The inositol 1, 4, 5-trisphosphate receptor in cerebellar purkinje cells: Quantitative immunogold labeling reveals concentration in an ER subcompartment," *The J. Cell Biol.* 111, 615.
- Selverston, A. I. & Moulins, M. [1987] *The Crustacean Stomatogastric System* (Springer-Verlag, Berlin).
- Selverston, A. I., Pachin, Y. V., Arshavsky, Y. I. & Orlovsky, G. N. [1997] Shared features of invertebrate central pattern generators," *Neurons, Networks and Motor Behavior* (MIT Press).
- Shevelev, I. A., Tsicalov, E. N., Gorbach, A. M., Budko, K. P. & Sharaev, G. A. [1993] Thermoimaging of brain," *J. Neurosci. Methods* 46, 49.
- Steriade, M., McCormick, D. A. & Sejnowski, T. J. [1993] Thalamocortical oscillations in the sleeping and arousal brain," *Science* 262, 679.
- Ullstrom, M., Kotaleski, J. H., Tegner, J., Aurell, E., Grillner, S. & Lansner, A. [1998] Activity-dependent modulation of adaptation produces a constant burst proportion in a model of the lamprey spinal locomotorgenerator," *Biol. Cybern.* 79(1), 1.

Varona, P., Torres, J. J., Huerta, R., Rabinovich, M. I. & Abarbanel, H. D. I. [1999] "Regulation mechanisms in the bursting behavior of central pattern generator neurons: A modeling study," to be submitted to J. Neurophysiol.

Walton, P. D., Airey, J. A., Sutko, J. L., Beck, C. F., Mignery, G. A., Südhof, T. C., Deerinck, T. J. & Ellisman, M. H. [1991] "Ryanodine and inositol trisphosphate receptors coexist in avian cerebellar purkinje neurons," The J. Cell Biol. 113, 1145. Wang, X.-J. [1993] Physica D6, 263.

Int. J. Bifurcation Chaos 2000.10:913-933. Downloaded from www.worldscientific.com

by