
Principle of neural computation

神经微回路中慢节奏出现的数值研究: 分岔 和稳定性

Numerical studies of slow rhythms emergence in neural microcircuits
Bifurcations and stability

Chaos

Numerical studies of slow rhythms emergence in neural microcircuits: Bifurcations and stability

Cite as: Chaos 19, 015107 (2009); <https://doi.org/10.1063/1.3096412>

Submitted: 02 December 2008 . Accepted: 09 February 2009 . Published Online: 31 March 2009

M. A. Komarov, G. V. Osipov, J. A. K. Suykens, and M. I. Rabinovich



View Online



Export Citation

原著 M. A. Komarov, G. V. Osipov, J. A. K. Suykens,
and M. I. Rabinovich

翻译 Song Jian (School of Mathematics in SCUT)

Chaos REVIEW
scitation.org/journal/cha

Author information

Numerical studies of slow rhythms emergence in neural microcircuits Bifurcations and stability

Cite as: Chaos 19, 015107 (2009); <https://doi.org/10.1063/1.3096412>

Submitted: 02 December 2008 . Accepted: 09 February 2009 . Published Online: 31 March 2009

M.A.Komarov,^{1,2} *G.V.Osipov*,^{1,2} *J.A.K.Suykens*,² and *M.I.Rabinovich*³

¹Department of Control Theory, Nizhny Novgorod University, 23 Gagarin Avenue, 603950 Nizhny Novgorod, Russia

²ESAT-SCD/SISTA, K.U. Leuven, Kasteelpark Arenberg 10, B-3001 Leuven (Heverlee), Belgium

³Institute for Nonlinear Science, University of California, San Diego, 9500 Gilman Drive 0402, La Jolla, California 92093-0402, USA

Received 2 December 2008; accepted 9 February 2009; published online 31 March 2009

摘要【ABSTRACT】

越来越多的证据表明，缓慢的大脑节律是由简单的抑制性神经网络产生的。在这种节律下，强直性尖峰活动的顺序转换是一种普遍存在的现象。一个现实的生成模型解释了这种可再现的开关是一个动态系统，它采用了一个封闭稳定的异宿通道 (*stable heteroclinic channel, SHC*) 在其相空间。尽管有强有力的证据表明 SHC 的存在，但它在尖峰网络中出现的条件尚不清楚。本文分析了一个由三个尖峰单元组成的最小互连线路，并探讨了它们之间的所有可能的动力学状态和跃迁。我们证明了 SHC 是由于不稳定环的 Neimark-Sacker 分岔引起的。© 2009 American Institute of Physics.

只有动力学模型的解在结构上是稳定的，才能证实动力学模型的有效性。对控制参数的彻底扫过可以在参数空间中找到这类解决方案的两个区域，更有趣的是，可以沿着参数中特定变化的行为质量的演变。基于最近的实验观察，脑节律是局部抑制网络的产物，我们分析了三个神经元的最小抑制回路的动力学。所考虑的微回路能够产生一种全局节奏，这种节奏不依赖于单个单元的峰值活动的细节。我们证明了这种行为的数学图像是一个封闭的异宿轨道包围鞍极限环和连接它们的异宿轨道。我们的分岔分析得出了这一制度的出现和结构稳定性的条件。

1 引言【INTRODUCTION】

复杂神经网络和大脑中不同频率的振荡活动的出现和时序关系是神经科学的关键问题之一。许多实验表明，在神经元微回路功能和大脑节律的产生中，脉冲和脉冲动力学以不同的方式参与，脉冲时间和爆发率活动可以是独立的，并且编码不同的实体或感觉变量。5 慢节奏产生的动力来源是什么？我们分析了由 Bonhoeffer-vanderpol 方程模拟的尖峰神经元的最小抑制神经回路。我们发现，亚临界 Neimark-Sacker 分岔导致结构稳定的异宿通道 SHC 的出现。该通道的骨架是由鞍形极限环和连接鞍形极限环的异宿轨道组成的异宿轮廓。当网络连通性的非对称程度超过一个临界水平时，就会发生这种情况。

类似的问题也在参考文献 6 中进行了研究。这项工作的作者比较了霍奇金-赫胥黎神经元抑制网络中从强直尖峰活动到爆发产生的分岔序列和导致神经元中出现异宿环的相图的质的转换序列建立了同一网络的时均速率模型，发现这些序列是相同的。本文直接计算极限环的 Floquet 乘子，并确定当两个复共轭乘子达到单位模时的临界参数值。观察到的分岔导致了结构稳定的机制，即尖峰神经元活动的顺序转换。由于结构的稳定性，慢节奏的产生实际上并不依赖于神经模型。它只取决于连接参数。然而，要详细研究分岔，一方面需要使用一个比较有代表性的模型，另一方面也需要比较方便的分析。

2 NETWORK MODEL

我们考虑由三个尖峰神经元组成的网络 (如图 1 所示)，由 Bonhoeffer Van der Pol 方程建模

$$\begin{aligned} \tau_1 \frac{dx_i(t)}{dt} &= x_i - \frac{1}{3}x_i^3(t) - y_i(t) - z_i(t)(x_i(t) - v) + S_i \\ \frac{dy_i(t)}{dt} &= x_i(t) - by_i(t) + a, \quad i = 1, \dots, 3 \end{aligned} \quad (2.1)$$

突触抑制通过偶联 $z_i(t)$ 连接，其定义为

$$\tau_2 \frac{dz_i(t)}{dt} = \sum_j g_{ij} F(x_j) - z_i(t) \quad (2.2)$$

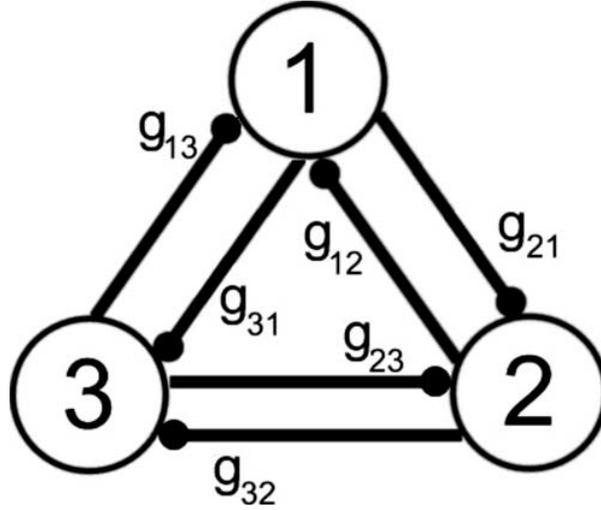


图 1: 神经网络: 三个相互抑制耦合神经元的模体。

这里, $x_i(t)$ 定义了第 i 神经元的膜电位, $y_i(t)$ 是与所有离子电流作用相对应的变量, S_i 是对每个神经元的外部刺激, v 逆转电位, g_{ij} 是第 i 和第 j 神经元之间的耦合系数, 并且 $F(x_j) = 1 / (1 + \exp((0.5 - x_j) / 20))$. 在所有的模拟中, 参数的值是固定的 $a = 0.7, b = 0.8, \tau_1 = 0.08, \tau_2 = 3.1$, 和 $v = -1.5$, 而且我们选择了参数 $S_i > 0.35$, 该参数对应于单个解耦神经元的紧张性峰值。根据抑制耦合的非对称性水平, 这个简单的网络显示了动力学机制的多样性。

- 一个神经元是活跃的 (峰值振荡), 另外两个神经元是被抑制的 (阈下振荡)。时间序列如图 2(a) 所示。
- 两个神经元是活跃的 (峰值振荡), 一个神经元是被抑制的 (阈下振荡)。时间序列如图 2(b) 所示。
- 3 个神经元的同步同相脉冲振荡机制 ($x_1 = x_2 = x_3$), 时间序列如图 2(c) 所示。
- 神经元连续激活的各种机制。时间序列如图 2(d-f) 所示。

3 DISTRIBUTION OF THE CONTROL PARAMETERS SPACE

图 3a 和 3b 给出了系统 1 和系统 2 中区域的平面 (g_1, g_2) 中的分岔图。为了更好地表示主要结果, 我们假设 $g_1 = g_{12} = g_{23} = g_{31}$ 表示顺时针耦合, $g_2 = g_{13} = g_{32} = g_{21}$ 表示逆时针耦合。由于集合中有相同的神经元, 该图相对于对角线是对称的, 其特征是 $g_1 = g_2$ 。图 3b 是图 3a 中的详细区域。在足够大且对称的 $g_1 \approx 1g_2$ 耦合区 A, 可以观察到六个极限环。首先, 三个极限环 $L_{1,2,3}^1$ 对应于三个神经元中的一个产生周期性尖峰并抑制另外两个神经元的尖峰活动时的动力学。图 2a。

第二, 我们将三个极限环表示为 $L_{1,2,3}^2$, 这三个极限环对应于当三个神经元中的一个被另外两个活跃的同相尖峰振荡神经元抑制阈下振荡时的动力学。在区域 A 向区域 B 过渡时, 曲线 h_2 上的极限环 $L_{1,2,3}^2$ 通过鞍点极限环分岔消失, 其中一个实乘子达到 +1。在区域 B 中, 系统 1 和 2 只有三个极限环 $L_{1,2,3}^1$ 。在 C 区, 系统 1 和系统 2 中只有一个区域: 所有神经元的周期性顺序激活。图 2d。从区域 B 到区域 C 边界线 h_1 的过渡非常重要, 因为它对应于参数的最实际值: 一个耦合足够强, 另一个耦合相当小或不存在。基于这个原因, 现在将给出 h_1 线上分岔的详细描述。

D 区是七个极限环共存的区域: 三个极限环 $L_{1,2,3}^1$, 三个极限环 $L_{1,2,3}^2$, 一个极限环对应于所有三个神经

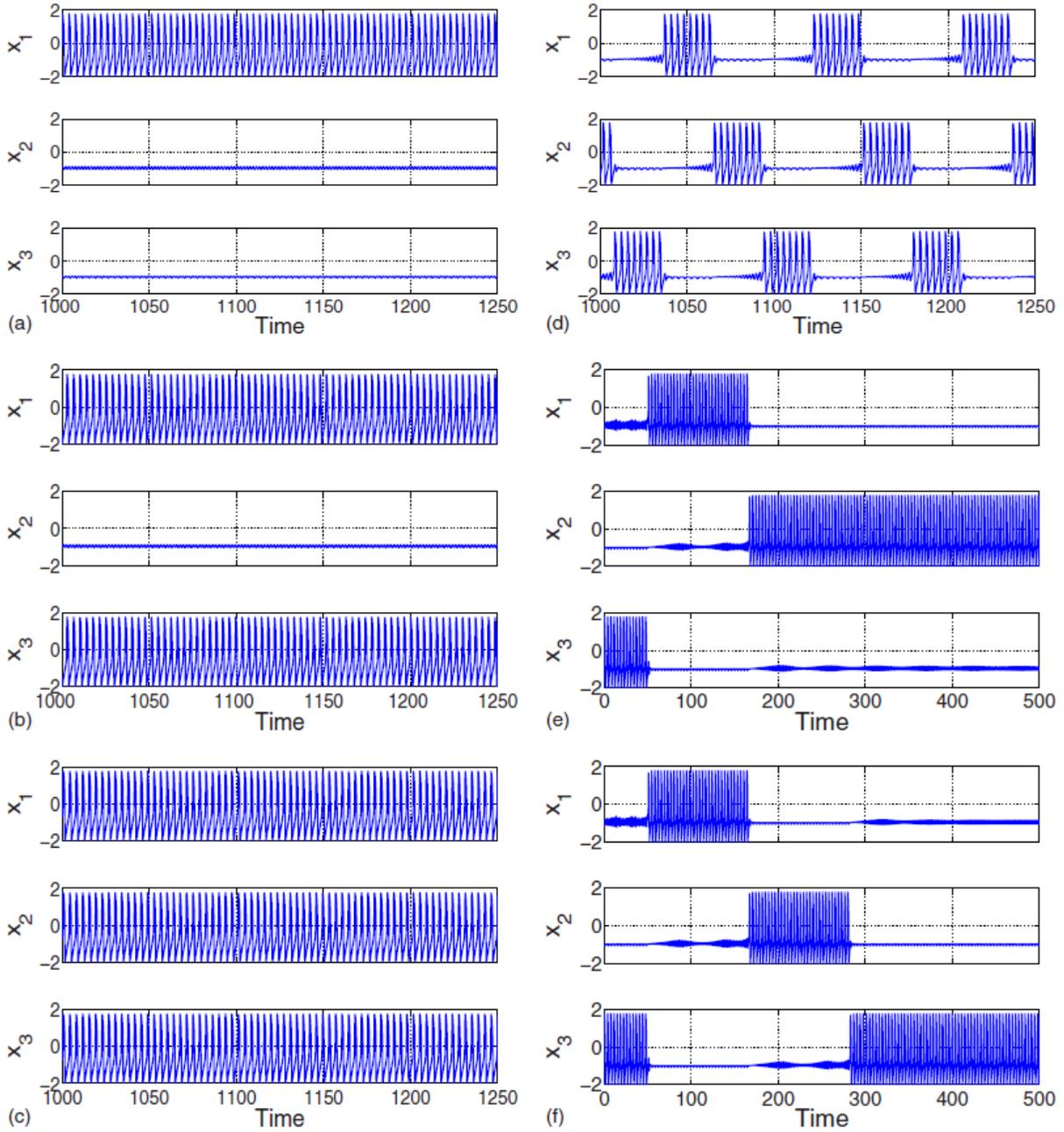


图 2: (a) 一个神经元是活跃的, 抑制其他两个神经元的活动。参数: $g_{ij} = g_{ji} = 0.5$ 且 $i, j = 1, \dots, 3$ 。(b) 两个神经元是活跃的, 抑制其他神经元的活动。参数 $g_{ij} = g_{ji} = 0.3$ and $i, j = 1, \dots, 3$ 。(c) 相同步 ($x_1 = x_2 = x_3$) 尖峰模式。参数: $g_{ij} = g_{ji} = 0.03$ 且 $i, j = 1, \dots, 3$; (d) 神经元的周期性顺序激活。参数: $g_{12} = g_{23} = g_{31} = 0.5, g_{21} = g_{13} = g_{32} = 0.05$, 且 $(\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = 0.1)$ 。(e) and (f) 神经元的短暂顺序激活。参数: (e) $g_{12} = 0.06, g_{23} = 0.07, g_{31} = 0.0732, g_{21} = g_{32} = g_{13} = 0.5$ ($\alpha_1 = 0.12, \alpha_2 = 0.1404, \alpha_3 = 0.1464$) (f) $g_{12} = g_{23} = 0.06, g_{31} = 0.0732, g_{21} = g_{32} = g_{13} = 0.5$ ($\alpha_1 = \alpha_2 = 0.12, \alpha_3 = 0.1464$)

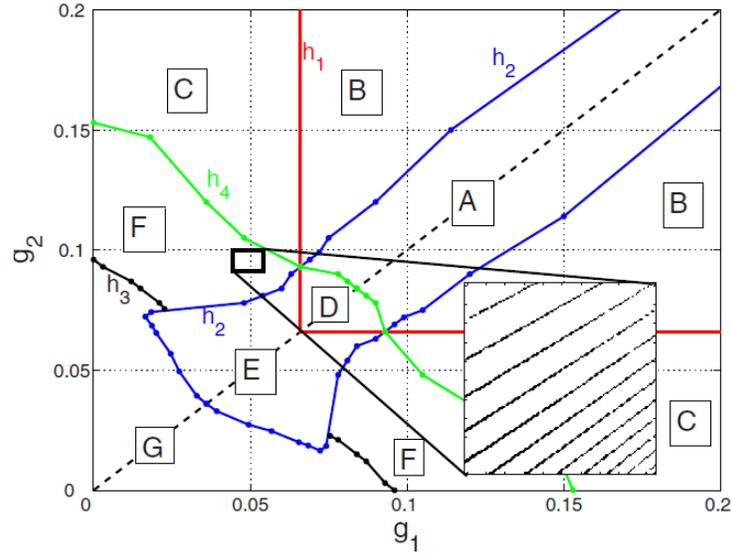


图 3: (Color online) Bifurcation diagram of regimes in an ensemble of three inhibitory coupled neurons. Region A: coexistence of three limit cycles $L_{1,2,3}^1$ [Fig. 2(a)] and three limit cycles $L_{1,2,3}^2$ [Fig. 2(b)]. Region B: coexistence of three limit cycles $L_{1,2,3}^1$. Region C: periodic sequential switching of activity between all neurons [Fig. 2(c)]. Region D: coexistence of three limit cycles $L_{1,2,3}^1$, three limit cycles $L_{1,2,3}^2$, and limit cycle L^3 [Fig. 2(d)]. Region E: coexistence of three limit cycles $L_{1,2,3}^1$ and limit cycle L^3 . Region F :region with complex structure. The black areas in the inserted figure correspond to the coexistence of the three limit cycles $L_{1,2,3}^2$ with the limit cycle L^3 . The white regions are the areas of the coexistence of the sequential dynamics and the stable limit cycle L^3 . Region G: the existence of limit cycle L^3 .

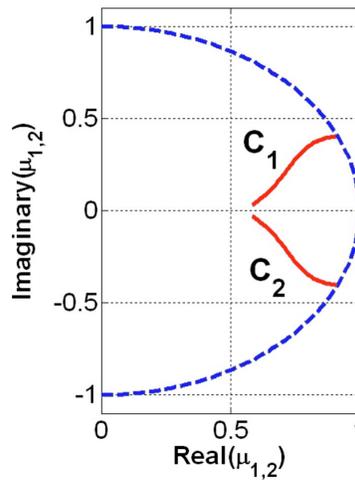


图 4: (Color online) Real and imaginary parts of multipliers $\mu_{1,2}$ of the limit cycle L_1 . At $\alpha_1 \approx 0.1362$, the absolute values of the multipliers are equal to 1 .

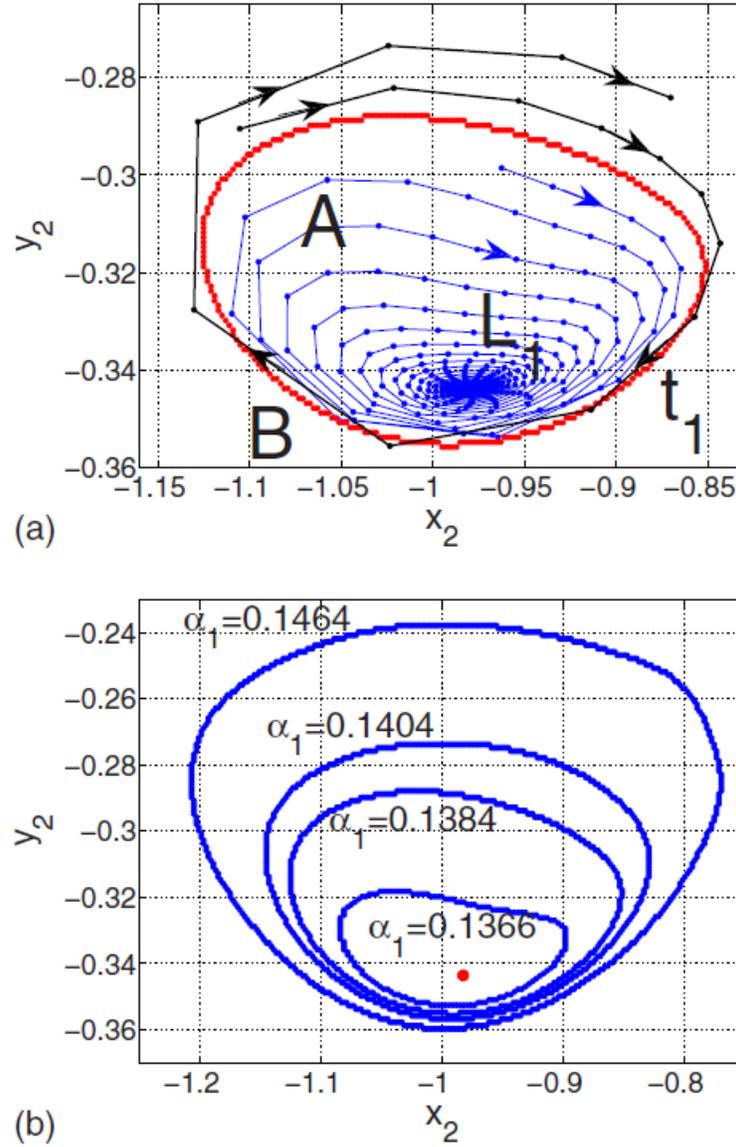


图 5: (Color online) (a) Mapping of the plane Π_1 to itself. Red line t_1 : intersection of the saddle torus T_1 with plane Π_1 . From region A, all trajectories go to the stable limit cycle L_1 (infinite spiking oscillation of the first element, i.e., fixed point in mapping of the plane Π_1 to itself). From region B, all trajectories go the stable limit cycle L_2 (infinite spiking oscillations of the second element). $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = 0.1384$. (b) Intersections of the torus T_1 with plane Π_1 at different values of the coupling strength $\alpha_1 = 0.1464, 0.1404, 0.1384,$ and 0.1366 . When decreasing α_1 , the saddle torus T_1 becomes closer to the stable limit cycle L_1 , and at a bifurcation value of α_1 , it merges with the limit cycle and passes it its instability.

元的同步同相尖峰振荡，我们用 L^3 表示；时间序列如图 2c 所示。在 E 区，可以观察到四个稳定的极限环：三个极限环 $L_{1,2,3}^2$ 和极限环 L^3 。从 D 到 E 的转变伴随着极限环 $L_{1,2,3}^1$ 的亚临界 Neimark-Sacker 分岔。有三个极限环 $L_{1,2,3}^2$ 与极限环 L^3 共存的区域。其余的是序列动力学和稳定极限环 L^3 共存。从 E 区到 F 区的转变通过鞍节点极限环分岔和序列动力学的出现导致了三个极限环 $L_{1,2,3}^2$ 的消失。下文将对这种过渡作更详细的描述。在区域 G 中，只有对应于相同行为 $x_1 = x_2 = x_3$ 的极限环 L^3 是稳定的。

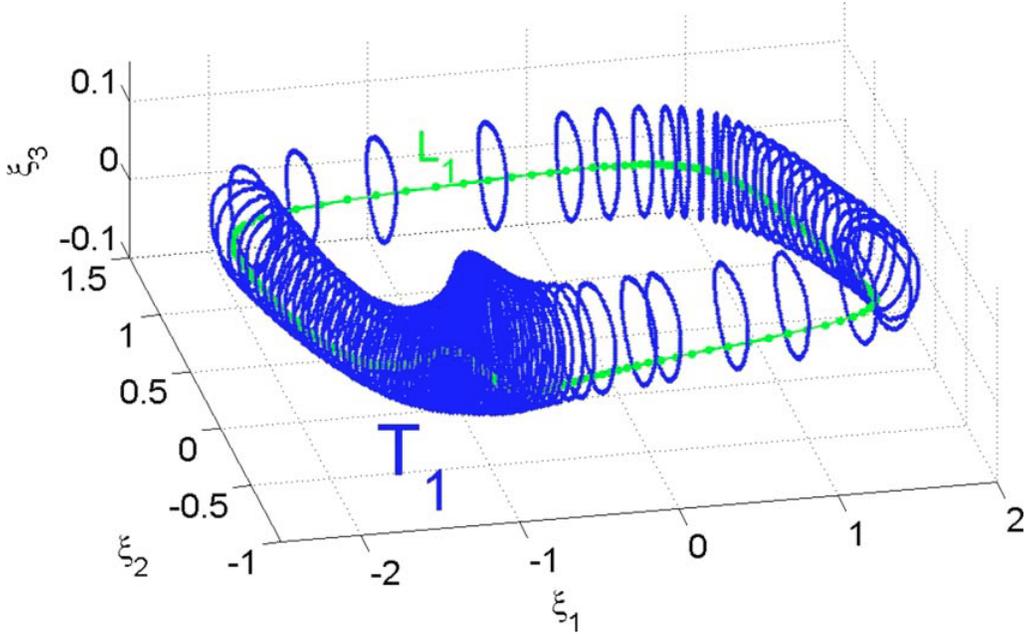


图 6: (Color online) Illustration of the saddle torus T_1 and the stable limit cycle L_1 (green curve) in the subspace (ξ_1, ξ_2, ξ_3) . The intersections (closed blue curves) of torus T_1 with different planes are shown.

在 h_3 曲线从 F 到 G 的过渡边界上，对应于序列动力学的极限环消失。该环的一个乘子达到 1，即稳定极限环与双倍周期的鞍型极限环合并。然而，在 F 曲线 h^4 区域的上边界，极限环 L^3 通过一个亚临界的 Neimark-Sacker 分岔而失去稳定性。最后在 h_2 曲线上，在 E 区和 G 区之间，三个极限环 $L_{1,2,3}^2$ 通过鞍结分岔消失。因此，区域 G 是仅存在一个极限环 L^3 的区域。系统 1 和 2 在图 3 中也有区域，其中存在三个极限环，对应于两个神经元的反相同步尖峰活动和一个神经元的阈下振荡。

4 NEIMARK SACKER BIFURCATION: EMERGENCE OF HETEROCLINIC SEQUENCE

为了研究导致图 3 h_1 线上出现顺序切换区域的分岔，我们计算了极限环乘数对耦合系数 $\alpha_i = g_{ij}/g_{ji}$ 关系的依赖性，其中 g_{ij} 是顺时针耦合的系数， g_{ji} 是逆时针耦合的系数。在实验中，逆时针耦合的系数保持不变，等于 0.5。结果发现，用 L_1 表示的极限环 L_1^1 的一对复乘子 $\mu_{1,2}$ 达到单位模量，突触耦合关系 $\alpha_1 = g_{12}/g_{21}$ 减小，图 4。

对应于乘子 $\mu_{1,2}$ 的单单矩阵特征向量仅依赖于 x_2 和 y_2 。因此我们可以介绍 Poincaré，这一节允许我们详细研究系统 (1) 和 (2) 中可能的分岔。该平面的映射关系是一个平面的映射关系，该平面的映射关系为：

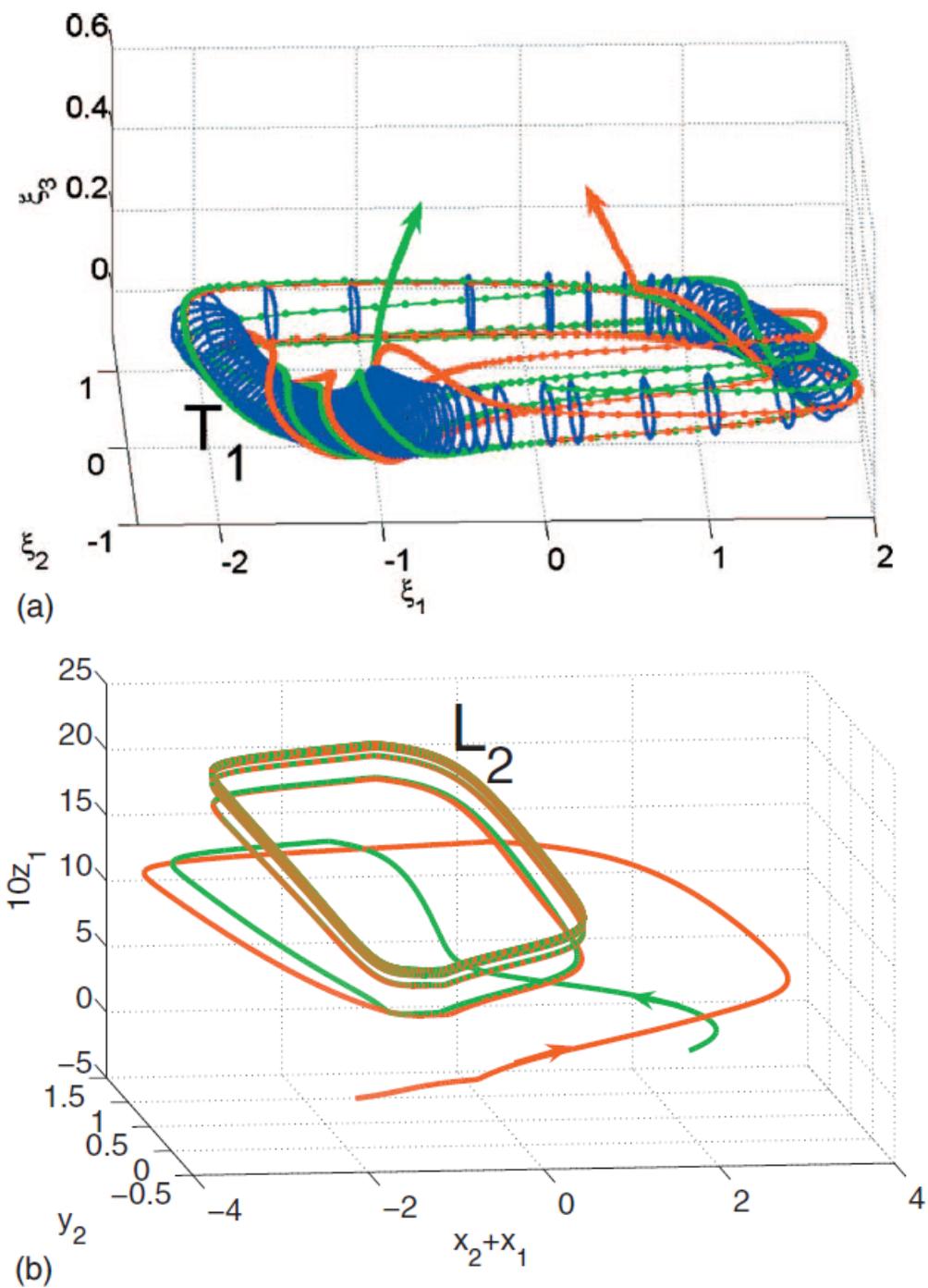


图 7: (Color) (a) Saddle torus T_1 and a few trajectories going from the vicinity of T_1 to the stable limit cycle L_2 . (b) Continuing of the trajectories plotted in (a): the trajectories go to the stable limit cycle L_2 . Here $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = 0.1464$.

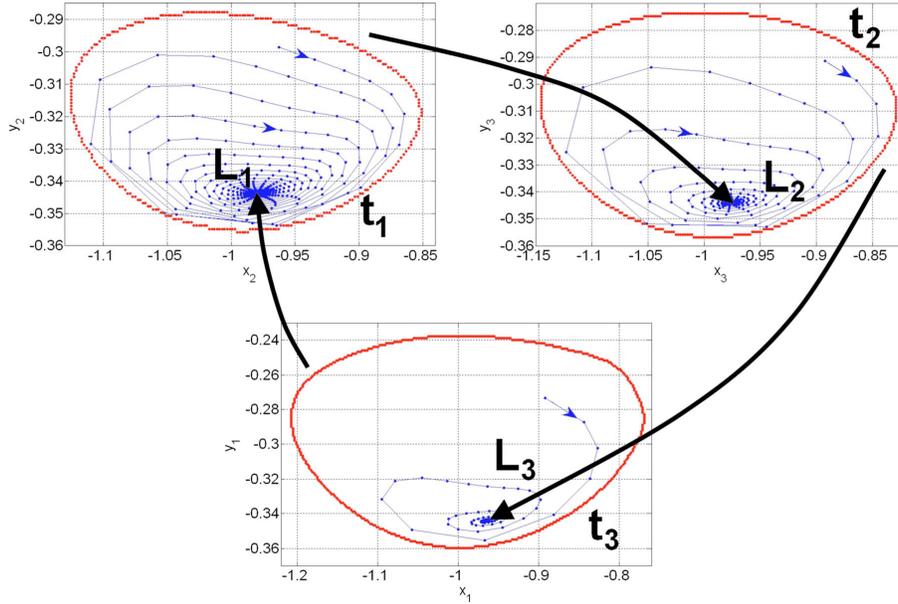


图 8: (Color online) Schematic illustration of the trajectories at $\alpha_1 = 0.1384, \alpha_2 = 0.1404$, and $\alpha_3 = 0.1464$. The black lines with the arrows illustrate the set of trajectories going from the vicinity of the saddle tori to the stable limit cycles (Fig. 7).

$\Pi_1 = \{x_1 = 0, y_1 = -0.18, z_1 = 0, z_2 = 0.01, x_3 = -0.9, y_3 = -0.32, z_3 = 0.018\}$ 到它自身。我们来检测鞍形环面 T_1 的存在。(所有变量值都选自极限环 L_1 除了变量 x_2, y_2) 允许我们检测鞍形环 T_1 的存在。图 5 显示了平面为 Π_1 的鞍形圆环体 T_1 的部分。

来自区域 A[图 5(a)], 所有轨迹都进入稳定极限环 L_1 (第一个元素的无限尖波振荡, 即平面 Π_1 映射到自身的不动点)。从区域 B 开始, 所有轨迹都进入稳定极限环 L_2 (第二元素的无限峰值振荡)。当 α_1 递减时, 鞍环 T_1 变成稳定极限环 L_1 , 在 α_1 的分岔值处, 鞍环与极限环合并并通过其不稳定性 [图 5 (b)]. 因此, 发生了次临界的 Neimark-Sacker 分岔 [7]。对不同初始条件的数值研究表明, 在分岔前, 从不稳定鞍环附近的所有轨迹都趋向于稳定极限环 L_1 或稳定极限环 L_2 。[Figs. 5(a), 5(f), 5(i), 5(g) 和 7]. 图 6 显示了在变换坐标的子空间中不稳定环面 T_1 和稳定极限环 L_1 , 变换如下:

$$\xi_1 = x_1 + x_2 \cos(\theta); \xi_2 = y_1 + x_2 \sin(\theta), \xi_3 = y_2 + 10z_1, \theta = \arctg(y^1/x \cdot 1)$$

图 7 显示了一些从不稳定环面 T_1 到稳定极限环 L_2 的轨迹。为了更好的表示, 轨迹被绘制在两个子空间中: 位于 T_1 [子空间 (ξ_1, ξ_2, ξ_3)] 和相位点趋向稳定极限环 L_2 [子空间 $(x_2 + x_1, y_2, 10z_1)$] 附近的轨迹。

需要注意的是, 这种分岔对于其他的极限环 L_2 和 L_3 是典型的。随着 g_{23} 和 g_{31} 的减小, L_2 和 L_3 发生次临界 Neimark-Sacker 分岔。在每个极限环分岔 $L_{1,2,3}$ 之前, $\alpha_1 = 0.1384, \alpha_2 = 0.1404, \alpha_3 = 0.1464$ 处的轨迹行为如图 8 所示。红色曲线 T_2 和 T_3 是鞍形圆环 T_2 和 T_3 与平面 Π_2 和 Π_3 的交点 (平面 Π_2 和 Π_3 以类似的方式选择为 (Π_1))。带箭头的黑线从 T_1 到 L_2 , 表示从鞍环 T_1 到稳定极限环 L_2 的轨迹集 (图 7)。

参考文献 [8] 和 [9] 证明了动力系统相空间中鞍点间的异宿轨道和异宿轨道序列是用改进的 Lotka-Volterra 模型 (速率模型) 模拟的网络中序列活动的数学图象。在我们的例子中, 稳定的异宿轨道的产生也是顺序发射的起源。当 0.1362 近似等于临界值时, 考虑发生次临界 Neimark-Sacker 分岔, 鞍环面 T_1 与稳定极限环 L_1

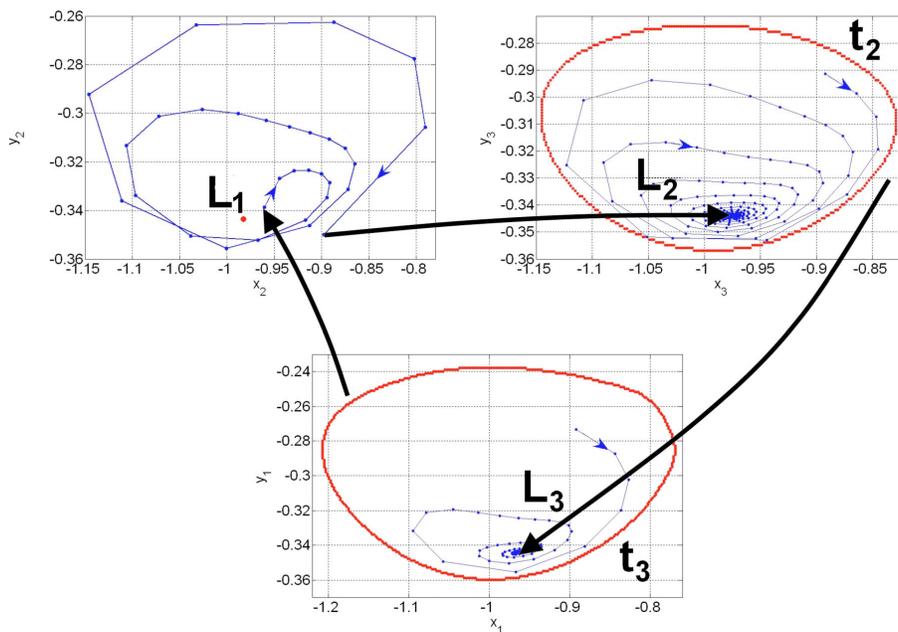


图 9: (Color online) Illustration of the trajectories for $\alpha_1 = 0.1344$, $\alpha_2 = 0.1404$, and $\alpha_3 = 0.1464$. Sequential switching of the activity arising from a heteroclinic orbit formation [time series presented in Fig. 2(e)].

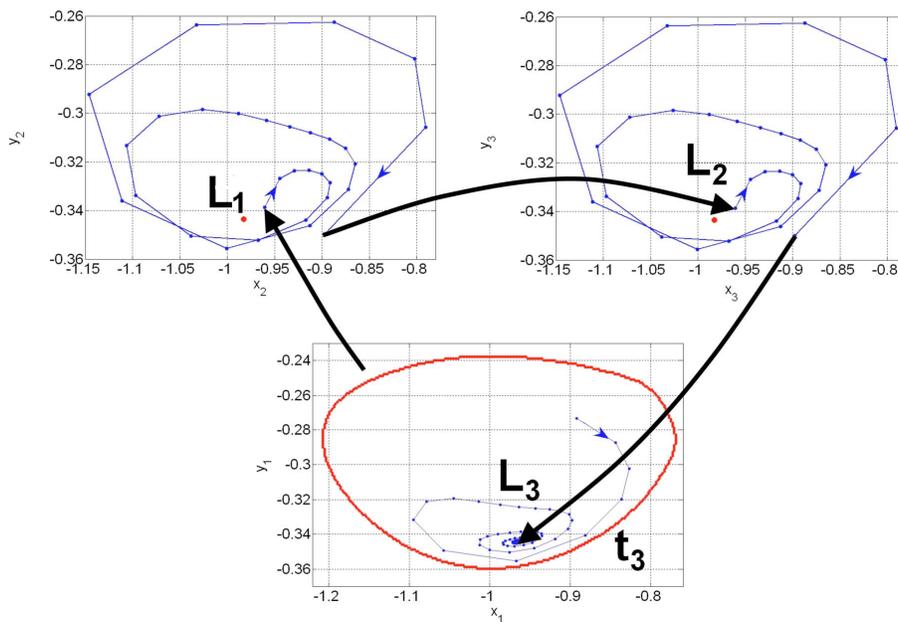


图 10: (Color online) Trajectories corresponding to $\alpha_1 = \alpha_2 = 0.1344$ and $\alpha_3 = 0.1464$. Sequential switching of the activity arising from a heteroclinic orbit formation [time series presented in Fig. 2(f)].

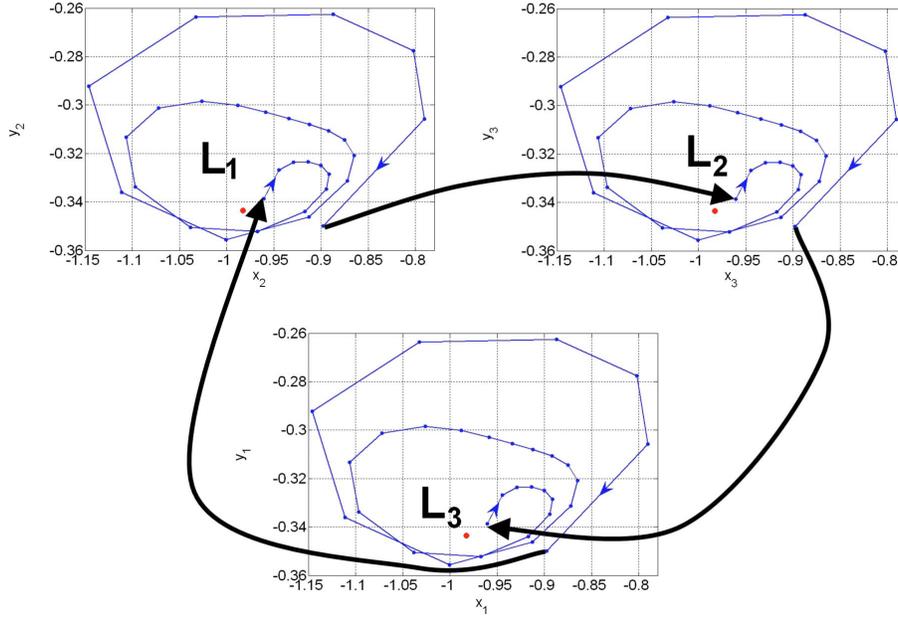


图 11: (Color online) Trajectories corresponding to $\alpha_1 = \alpha_2 = \alpha_3 = 0.1344$. The periodic generation of sequential activity is shown [time series presented in Fig. 2 (d)]. A limit cycle arises in the vicinity of the heteroclinic sequence between the saddle limit cycles.

合并的情况。在分岔之前，轨迹集从 T_3 附近到 L_1 。因此，在鞍环面 T_3 和不稳定极限环 L_1 分岔的时刻，出现了异宿轨道集。这样一组鞍模间的异宿轨道是活动顺序转换相空间中的数学图像。轨迹和时间序列的示意图如图 9 和 2e 对应所示。鞍环 T_3 附近的初始条件 [图 5a 中的区域 B] 提供了第三个单元的有限振荡 [图 9 和 2e]。接下来，由于环 T_3 的不稳定性，相位点离开异宿轨道附近的 T_3 附近并转到不稳定的 L_1 (图 9 中带箭头的黑线)。然后，由于 L_1 的不稳定性，相位点在 L_1 附近保持一定时间。这个事实提供了第一个元素的有限振荡和其他元素的尖峰振荡抑制。最后，相位点离开 L_1 附近，进入稳定极限环 L_2 ，第二个元素的无限振荡和其他元素的抑制。当进一步减小 α 时， T_3 和 L_1 之间的异宿轨道消失，但切换行为仍然存在。^[8,9] 因此我们可以断言 SHC 的存在。^[10]

当 α_1 和 α_2 同时减小到分岔值时，鞍模之间的异宿轨道序列出现：(i) 鞍环 T_3 和鞍极限环 L_1 之间的异宿轨道和 (ii) 鞍极限环 L_1 和鞍极限环 L_2 之间的异宿轨道。当进一步减小 α_1 和 α_2 时，这样的序列也会崩溃，但是异宿通道在耦合强度为零时保持稳定。轨迹和时间序列的示意图如图所示。分别为 10 和 2f。

连续活动的产生在时间上也是有限的，但现在它覆盖了所有的神经元。让我们注意到，异宿通道是相空间中的结构，能够描述神经元群中爆发波的瞬时产生，不同于稳定极限环，稳定极限环是周期性活动的图像。最后，同时降低所有三个耦合系数 g_{12} 、 g_{23} 和 g_{31} 导致鞍极限环 L_1 、 L_2 和 L_3 之间形成异宿轨道。当进一步降低电导率时，异宿轮廓崩溃，并在其附近出现稳定的极限环。它是在集合中发生的周期性连续活动的图像 (图 11 和 2d)。

注意，在参考文献中分析研究了稳定极限环形成的一个类似分支，它表现为异临床轮廓的破坏。在 E 区和 F 区之间的 h_2 边界上，还观察到了从周期动力学到连续开关活动的转变。记住，在 E 区，三个稳定的极限环 $L_{1,2,3}^2$ 共存。每个极限环对应于两个神经元的周期性尖峰活动和第三个神经元的阈下振荡 (时间序列如

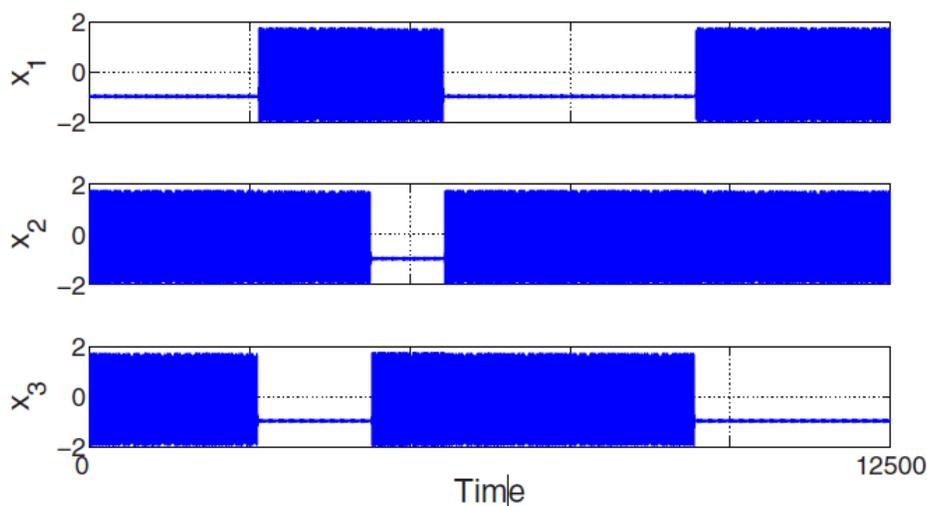


图 12: F 区神经元的不规则顺序激活。

图 2b 所示)。结果表明，在相空间中还存在其他三个极限环。然而，它们是鞍环。这些旋回的稳定流形分隔了稳定旋回 $L_{1,2,3}^2$ 的吸引盆地。当边界 h_2 上的 g_1/g_2 比值减小时，稳定极限环的一个乘数达到 $+1$ ，这意味着每个稳定极限环与鞍形环合并。此时异宿轮廓出现。^[6] 当进一步降低 g_1/g_2 时，该轮廓塌陷，并设置与连续爆破活动相对应的不规则行为，如图 12 所示。

5 CONCLUSION

与亚临界 Neimark-Sacker 分岔有关的调制不稳定性是产生慢振荡的一般机制。在非对称连接的抑制网络中，这种慢振荡的周期由环抑制决定，而不依赖于神经元尖峰活动的细节。没有一个神经元可以被认为是节律的领导者。这是一个无赢家的竞争原则，已经提出了。本文的结果表明，封闭异宿轮廓（抑制性耦合尖峰神经网络中顺序开关的数学图像）是一个结构稳定的对象。所讨论的慢振荡的结构稳定性是理解大脑信息处理可能机制的一个重要方面。特别是，脉冲和爆发动力学之间的相互作用被确定为工作记忆机制、感觉系统中的不同编码策略、运动指令生成机制和神经微回路协调机制。^[2] 微回路集合的同步，它在大脑的不同部位产生节律，可以是不同脑节律的起源。虽然我们在本文中研究了最小抑制网络，但在味觉皮质^[12] 和其他系统中，在体内观察到了准静态状态之间尖峰神经元的顺序切换活动现象，这是异宿轮廓的典型现象。^[13]

6 ACKNOWLEDGMENTS

We thank V. Afraimovich and V. Belykh for fruitful discussions. This work is done with financial support from RFBR, under Project Nos. 06-02-16596, 08-02-97049, and 08-02-92004. J. A. K. Suykens acknowledges support from K. U. Leuven, the Flemish government, FWO, and the Belgian federal science policy office FWO Contract No. G.0226.06, CoE Contract No. EF/05/006, GOA AMBioRICS, IUAP DYSCO, and BIL/05/43. M. I. Rabinovich acknowledges support from ONR under Grant No. N00014-07-1-0741.

7 REFERENCE

- 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, 828 2003.
- 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. Zhitlukhin, 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.