

Physical Review E **71**, 056214 (2005)

双稳态的机制。神经元模型中的强直棘波和突发现象

安德烈·希尔尼科夫*

美国佐治亚州立大学数学与统计系，乔治亚州亚特兰大市，30303，美国

Ronald L. Calabrese

美国佐治亚州亚特兰大市埃默里大学生物系，30322。

Gennady Cymbalyuk

美国佐治亚州立大学物理和天文学系，佐治亚州亚特兰大，30303，美国

(2004年3月30日收到；2004年7月16日收到修订稿；2005年5月31日出版)

神经元可以表现出各种类型的活动；在电生理实验中经常观察到音调突变、爆裂以及沉默的神经元。应用于生物物理学上现实的神经元模型的慢-快系统的定性理论方法可以描述这些活动制度如何产生以及它们之间如何转换的基本情况。在这里，我们证明了一个一维的分叉可以解释强直突发行为和突发行为之间的过渡。也就是说，我们认为具有非中心同调的鞍节点周期性轨道的卢基扬诺夫-希尔尼科夫分叉可以启动在确定的药理学条件下的水蛭心脏间神经元模型中观察到的双稳态。这个模型可以表现出两种共存的振荡类型：强直性棘波和突发，取决于神经元模型的初始状态。此外，当一个控制参数接近对应于马鞍或马鞍节点周期性轨道的同向分叉值时，该神经元模型也会产生弱混沌突发。

DOI:

10.1103/PhysRevE.71.056214 PACS编号:

I. 简介

观察到的神经元有三种基本的、一般定义的模式之一：沉默、强直突刺和突发。在最近的理论和实验研究中，突发的功能作用被积极讨论。人们一致认为，它是控制节律性运动的重要模式，在控制运动行为的中央模式发生器和神经网络中经常观察到。最近，爆裂已被确定为具有其他功能。它被认为是

记忆形成的可靠性
处于突发模式的神经元在传递信息和对刺激作出反应的能力方面与处于强直突发模式的神经元不同。似乎在正常状态下，信息传递和处理发挥着重要作用。共存，以及不同突发模式之间的共存，这种复杂性为神经系统增加了潜在的灵活性。
这种多重性可能由神经调节器控制，从而反映神经系统的功能状态。多重性对动态记忆和神经系统有许多潜在的影响。

神经元中的形成处理
单个神经元的数学模型要显示出与实验中观察到的相似的状态。在这一过程中，某些生物物理参数的变化会对神经元产生影响。

*电子地址：ashilnikov@mathstat.gsu.edu

行政部

2021-05-13 14:09:02

模型可

根据初始条件或扰动

行政部

2021-05-13 14:09:33

在特定的参数范围内

行政部

摄取行为已经在一个

2021-05-13 14:10:13

慢速系统的定性理论

17-19年的全面审查。

行政部

2021-05-13 14:10:52

补强性棘波和非补强

迸发20-24。一些过渡

混乱的行为，这是由

鞍座（或鞍座焦点）

奇异扰动系统的点22。

报告了一种新的、独特

躺在床上，从强直棘

也是正方形的，但不

鞍节点周期性轨道，

机制解释了在强直性

神经元的尖峰和突发

双稳态性是指一对

在相空间中7中分离。

鞍节点周期性轨道的

轨道，这就为这一现

图1是这样鞍节点

也就是说，在它分裂

在相空间中的一个最

稳定的周期性轨道我

型外然我们我们我

慢-

快动态系统的周期性解

现象学

行政部

2021-05-13 14:14:20

行政部

2021-05-13 14:08:09

行政部

2021-05-13 14:08:09

行政部

2021-05-13 14:08:09

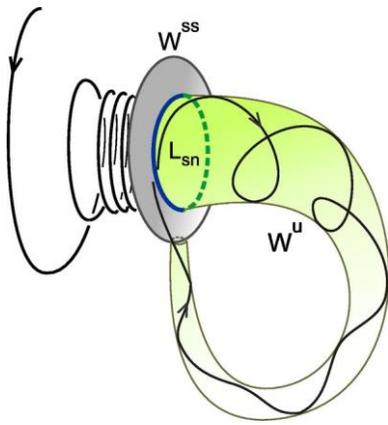


图1.(彩色在线)具有非中心同调的鞍节点周期性轨道 L_{sn} : 不稳定流形 W^u 回到 L_{sn} , 横向穿过非稳定流形 W^{ss} 。后者将周期性轨道 L_{sn} 稳定的节点区域(来自 W^{ss} 的右侧)与包含不稳定流形 W^u 的鞍区域分开, 后者由时间趋于-的轨迹汇聚到 L_{sn} 。

我们描述了这些系统中具有非中心同调的鞍节点周期性轨道的Lukyanov-Shilnikov分岔。我们展示了这种分叉是如何在一个通用的神经元模型中创造出一种双倍的能力。在整个报告中, 我们将现象学描述与单个水蛭神经元模型的精确数字分叉分析相提并论。所开发的技术适用于一类广泛的神经元模型。我们的结果为未来的实验研究做出了可行的预测。

II. 神经元模型

爆发制度反映了各种膜离子电流动态的复杂性, 在不同的时间尺度上运行。离子电流通常通过电压钳实验进行量化, 并根据Hodgkin和Huxley26提出的formalism进行建模。一个完整的神经元模型, 包括所有在实验中确定的电流, 对于彻底的研究是相当复杂的。

无脊椎动物神经系统中的神经元数量相对较少, 而且可以从不同的准备工作中识别大部分神经元, 这些都使这些可识别的神经元对动态系统分析具有吸引力。在这里, 我们利用了已识别的振荡器间神经元, 它们是水蛭心跳中央模式发生器的一部分。

当药理学方法将其与其他网状结构隔离时工作这些神经元显示出自主的爆发行为

27
在这些神经元中, 有八种电压依赖性的离子电流已被很好地鉴定和表征 (见28,29和其中的参考文献)。按其离子特异性分类, 这些电流被分成四组。第一组包括两种钠电流: 快速钠电流 (I_{Na}) 和持久性钠电流 (I_{NaP})。第二组包括三种钾电流: 延迟整流型钾电流 (I_{K1})、持久性钾电流 (I_{K2}) 和快速

瞬态钾 (I_{Ka})。第三组由两个低阈值的钙离子电流组成: 一个快速 (I_{CaF}), 一个缓慢失活 (I_{CaS})。最后一组由钠和钾携带的单一电流组成: 超极化激活的电流 (I_h)。

所有这些电流, 除了快速钠电流, 都在电压钳实验中被量化了29。 I_{Na} 电流的模型方程借用了Hodgkin和Huxley的原始工作, 根据水蛭动力学进行了调整。这些电流都不依赖于任何特定离子的细胞内浓度。一个单一神经元的典型模型已经被构筑和调整, 以重现实验观察到的BE-Haviors

27。它由14个普通微分方程组成, 在多个时间尺度上运行, 从几百万分之一秒到几秒钟不等。如上所述, 对这个模型进行全面的分析将是相当困难和具有挑战性的。

阻断活体心脏间质的电流组, 简化了神经元的动力学, 并引起了特征行为。这些特征行为从动力系统理论的角度提出了有趣的研究现象。通常观察到的特征行为之一是在阻断 Ca^{2+} 曲线的情况下观察到的。在水蛭神经元中, 应用二价离子如 Co^{2+} , 阻断 Ca^{2+} 电流, 同时部分阻断外向电流, 引起缓慢的高原振荡, 周期可达60秒, 高原持续时间可达20秒。在阻断 I_h 后, 这种现象持续存在。

以前, 在我们的建模研究中11, 我们解决了这些缓慢的时间特性是如何由一个基于更快的时间尺度(所涉及的离子电流的时间常数不超过1秒)的动态系统产生的问题。我们通过考虑到实验条件消除或减少了某些电流对神经元动力学的贡献, 得出了一个简化的神经元模型。这个简化的模型, 基于 I_{Na} 和 I_{K2} 电流的动态, 被描述为一个由三个微分方程组成的系统。我们表明, 由于窗口电流的特性, 瞬态 Na^+ 电流的经典模型足以产生高原行为(瞬态 Na^+ 电流在一定的膜电位值范围内可以成为持久的"窗口"电流)。简化的模型(1)也可以产生具有足够长的高原期的缓慢的高原型振荡。

为了使29中建立的14D典型模型与上述实验条件相一致, 我们从模型中删除了描述阻断电流的方程和条款。c aFCaSh为简单起见, 我们假设部分阻断外向电流的现象完全消除了 I_{K1} , 以及 I_{KA} , 而减少了 I_{K2} 。为简单起见, 忽略了电流 I_{NaP} 。11中描述的结果模型如下。

$$CV = -(\bar{g}_{K2} m^2 (V - E_K) + g_1 (V - E_1))$$

$$+ \bar{g}_{Na} f^m$$

$$f(-8)$$

$$R =$$

行政部
2021-05-13 14:29:50
当从药理学上将这些神经元从网络的其他部分分离出来时, 这些神经元表现出了自主的爆发行为。 τ_{K2}

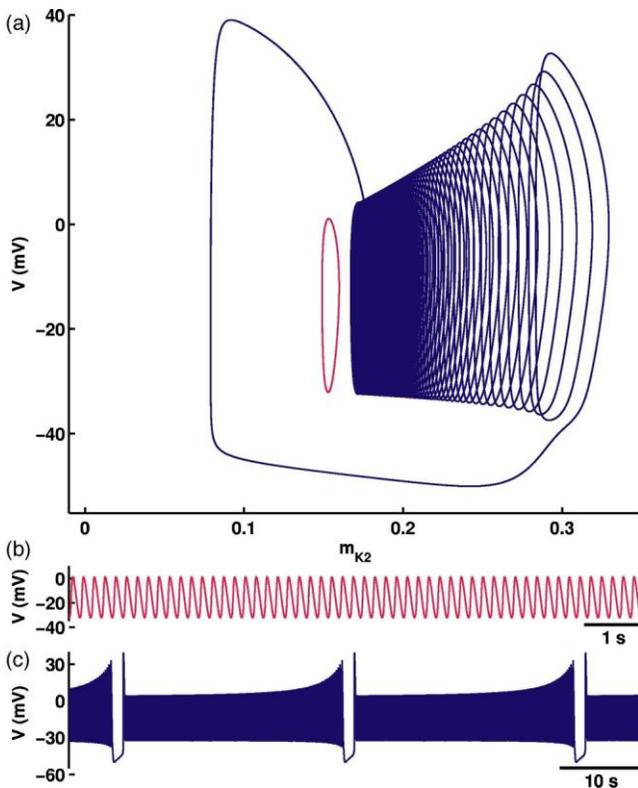


图2.(彩色在线)在模型(1)中，在 (m_{K2}, V) 的投影中， V^{shift} 的尖峰和突发模式的共存性。导致强直棘波和爆发的初始条件是 $(V, m_{K2}, h_{Na}) = (0.0, 0.164, 0.08)$ 和 $(0.0, 0.165, 0.08)$ ，分别为有意义的。(a)中的小圆形周期性轨道对应于(b)中所示的强直尖峰；较大的、突发的周期对应于(c)中所示的波形。图3和图5(d)说明了突发的拓扑结构。

$$\dot{V} = \frac{f(500, 0.03391, V) - h_{Na}}{C}, \quad (1)$$

其中变量 V 、 m_{K2} 和 h_{Na} 分别是膜电位、 I_{K2} 的激活和 I_{Na} 的失活。参数如下。 C 是膜电容， \bar{g}_{K2} 是 I_{K2} 的最大电导； E_K 和 E_{Na} 分别是 K^+ 和 Na^+ 的反转电位。 \bar{g}_{Na} 是 I_{Na} 的最大电导； g_1 和 E_1 分别是泄漏电流的电导和反转电位； τ_{K2} 和 τ_{Na} 分别是 I_{K2} 的激活和 I_{Na} 的失活的时间常数； V^{shift} 是 I_{K2} 的半失活的膜电位从其典型值的移动； f^{K2} 是波兹曼函数： $f(x, y, z) = 1/(1 + e^{x(y+z)})$ 。本研究使用的参数值为： $C = 0.5$ nF, $\bar{g}_{K2} = 30$ nS, $E_K = -0.07$ V, $E_{Na} = 0.045$ V, $\bar{g}_{Na} = 200$ nS, $g_1 = 8$ nS, $E_1 = -0.046$ V, τ_{K2}

我们用 V^{shift} 作为分叉点的半径。

模型(1)的特点之一是双稳态，即稳定的强直棘波与突发模式并存。如图2所示。

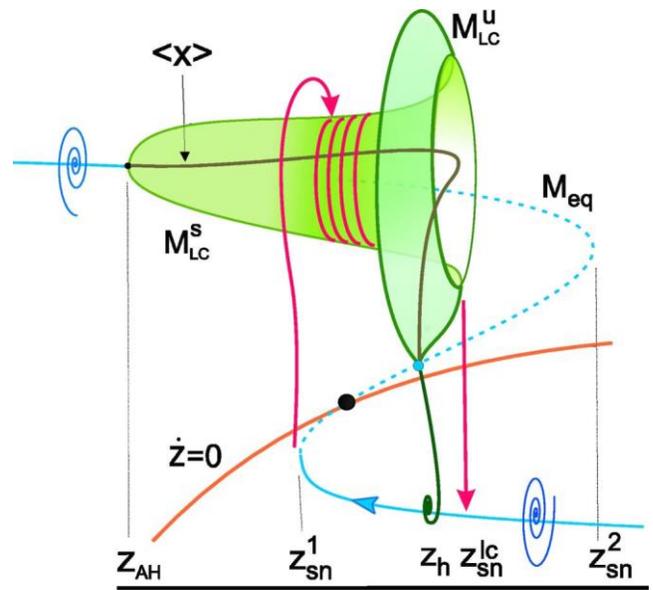


图3.(彩色在线)快速子系统在 (z, x) 扩展相位面的分岔图。曲线 M_{eq} 由相位子系统的等分点组成；其极限循环跨越表面 M_{LC} 。曲线 (x) 给出了极限循环的平均 x 坐标。空心线 $z=0$ 与 M_{eq} 的不稳定分支相交于一个点，对应于整个系统的不稳定平衡状态。带箭头的曲线概述了一个爆发的开始和结束。图5(d)显示了神经元系统(1)的匹配相位空间。

III. 现象学描述

在模型(1)中，电流 I_{K2} 的激活时间常数比膜电位 V 和电流 I_{Na} 的失活时间常数大20倍以上。因此，我们将 m_{K2} 作为慢相变量， V 和 h_{Na} 作为快相变量。这使我们可以把(1)看作是一个以下列形式书写的奇异扰动系统。

$$\dot{x} = F(x, z), \quad \dot{z} = \mu G(x, z, e), \quad (2)$$

其中 $x \in \mathbb{R}^n$ ($n \geq 2$)和 $z \in \mathbb{R}^1$ 分别是快速和慢速相空间变量， e 是控制参数的向量， $0 < \mu \ll 1$ 。 F 和 G 这两个函数都足够平滑，此外， $G = g(x, e) - z$ ，从离子的激活和失活变量的表述中可以看出。根据Hodgkin-Huxley形式主义，电流。

当 $\mu = 0$ 时，快速和慢速子系统被解耦。现在，变量 z 作为快速子系统的管理参数。假设函数 F 满足系统(1)的一些典型条件。它们在图3中得到说明。第一个条件是，根据 z ，快速子系统有一个或三个双曲平衡状态。快速系统的平衡点的坐标可以从方程 $F(x, z) = 0$ 中找到，该方程定义了一条空心线 M_{eq} 。在投影到 (z, x) 平面上时，有一个独特的Z形。 M 上的两个转折点，在 z^1 和 z^2 ，对应于快速子系统中的鞍节点分岔，其中一对平衡状态凝聚在一起。在区间 $z^1 < z < z^2$ ，系统(2)有三个平衡点。中间部分

M_{eq} ，是由鞍点组成的。空心线 M_{eq} 的上、下分支分别对应于神经元的去极化和超极化状态。 M_{eq} 的超极化（实心）分支是由快速子系统的稳定平衡组成的。据推测，上层分支的稳定焦点通过一般的（一维）安德罗诺夫-霍普夫分岔变得不稳定，当 z 通过临界值 z_{AH} 。这种分岔有两种类型：亚临界和超临界。在亚临界情况下，当一个排斥性的极限循环塌陷到它里面时，稳定的焦点就变得不稳定了。如果在 z_{AH} 之前没有其他平衡状态，那么这个不稳定的循环可能只来源于极限循环的鞍节点分叉。这种鞍节点分叉也会产生一个稳定的极限循环，它同时超越了平衡状态和不稳定的极限循环。在超临界情况下，稳定极限循环从焦点中出现，因为 z 增加到分叉值 z_{AH} 。在任何一种情况下，超临界的Andronov-Hopf分叉或极限循环的鞍节点分叉都会产生仅由快速子系统的稳定极限循环组成的表面 M^s 。随着 z 的进一步增加，稳定极限循环的后续演化可以以两种不同的方式发展。例如，分支 M^s 可能终止于由中间分支上的鞍点的豪莫克里特分叉处的，就像在22,23中一样，即稳定的极限循环成为一个鞍点的同曲线轨道，鞍点值为负，是快速子系统鞍点的特征指数之和。相反，如果鞍点值是正的，那么随着 z 的增加，另一个不稳定的极限循环从同曲线轨道分叉出来，通过 z_h ，从而构成了“不稳定”的表面 M^u 。因此，当 z 趋向于 z_{sn} 值，稳定和不稳定的极限循环越来越接近，最后在 z^c 处合并成一个双循环。这个值对应于快速子系统中极限周期的鞍节点分叉。最后一种情况使得联合面 $M_{LC} = M^s \cup M^u$ 看起来像是内翻见图3中的草图和图5(d)中的数字重建。

在稳定的极限循环在 z^c 的马鞍节点分叉处消失后，相邻的相点开始寻求另一个吸引子，见图3和5（b）。这样的吸引子是 M_{eq} 下部分支上的稳定平衡状态。随着参数 z 现在的减少，相点沿着这个超极化分支走向低膝点在 z^1 。在 $z < z^1$ 的情况下，这个稳态吸引器的消失会触发相位点切换到 M^s 上的稳定循环。LC接下来，我们讨论整体的动态，奇异的当 $0 < \mu_i \ll 1$ 时，扰动系统（2）。引入另一条空心线 $z'=0$ ，即由 $G(x, z, e)=0$ 给出的曲面（见图3）。让 z' 在 M 上为负数 e_{eq} ，只要它低于虚线，并在其上方为正。这条空线与空线 M_{eq} （其中 $x'=0$ ）的交点是整个系统的平衡状态。为了使系统具有爆裂行为，让这个平衡状态是不稳定的，即在 M_{eq} 的不稳定（虚线）分支上。从Fenichel 30的工作中可以看出， M_{eq} 和 M_{LC} 这两个面在足够小的 μ 下也将持续作为不变流形。此外，这两个面都保持着与原始流形相近的 μ_0 。

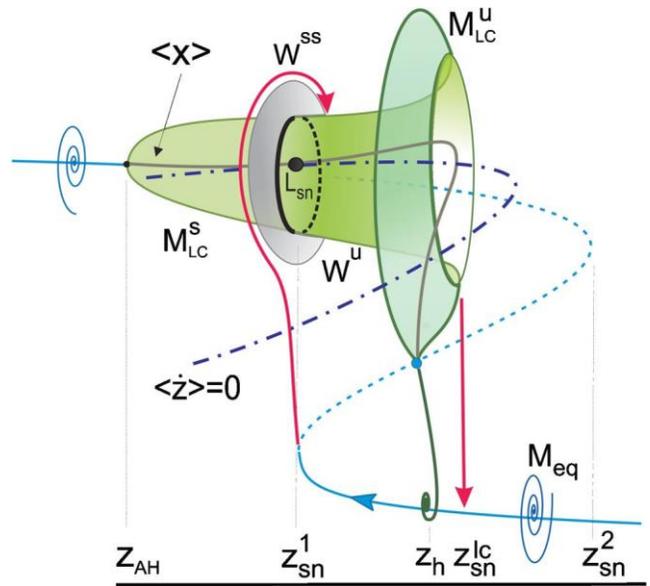


图4. (彩色在线)空心线 $z=0$ 和 x 之间的切线构成一个鞍节点周期性轨道 L_{sn} 。其二维不稳定流形 W^u （由曲面 M^s 之间的一段组成。 z^1 和 z^c 以及 M_{eq} 的超极化分支）回到了分叉轨道 L_{sn} ，沿非领导流形 W （灰盘）。垂直向量表示各分支之间的快速跳跃点。这幅草图是图1的奇异扰动的类似物。

因此，整个系统的相位点将在 (z, x) 相空间中遵循相同的路径，也就是说，它沿着 M_{LC} 分支缓慢向左平移直到折叠处。然后，它迅速地垂直跳上了表面 M_{LC} 。之后，它缓慢地向右移动线圈。在 L_{LC} 到达 M_{LC} 的边缘 z^c ，相位点直接下降到 M_{eq} ，开始一个新的循环。这种轨迹行为与神经元模型中的突发有关。爆发中的尖峰数量是相位点围绕 M_{LC} 的完整旋转次数。

在下一节中，我们讨论了系统在表面 M^s 上有一个稳定的周期性轨道的条件，该轨道对应于强直性棘突。这个轨道的存在不会让系统的轨迹，在 M^s 周围循环，通过整个轨道。

平均空心线和周期性轨道

表面 M_{LC} 是由快速系统在 $\mu = 0$ 时的极限周期组成的。让我们介绍一下在给定的 z 时周期为 $T(z)$ 的这种极限周期 $q_i(t)$ ； z 的 x 坐标的平均值 $\langle x(z) \rangle = 1/T(z) \int_0^T q_i(t) dt$ 。通过改变 z ，我们在 (z, x) 空间定义了相应的连续曲线（见图4）。显然，它起源于 z_{AH} 的Andronov-Hopf分叉，终止于 z_h 的同曲线分叉。该曲线在 z^c 有一个明显的膝点，与快速子系统的稳定和不稳定极限周期的鞍节点分叉相呼应。

在第一种近似情况下，围绕 M^s 的奇异扰动系统的动力学是确定的，方法如下

双稳态都是双曲的地方（
例如，远离分叉的地方），都是双曲。

"平均"的慢速子系统 *Physical Review E* **71**, 056214 (2005)

$$\dot{z} = \mu_i(G(z, \mathbf{e})) - \frac{\mu_i}{T(z)} G(qi(t; z), z, \mathbf{e}) dt. \quad (3)$$

因此, 如果 $(G(z, \mathbf{e}))_0$ 在 $z^1 :: S z^c$ 在某个 \mathbf{e} , 则

对于系统(2)的解决方案来说, M_{LC} 是反式的, 它围绕 M_{LC}

缓慢地 (以 $-\mu$ 的速度) 向右平移, 让 z^1 和 z^c 之间的某个 z^0 是一个简单的零点。

这个零点也是这个平均慢速子系统的平衡状态。如果 $(G(z^0, \mathbf{e}))_z < 0$, 这个平衡状态是稳定的, 否则就是不稳定的。那么, 从庞特里亚金-罗迪金理论³¹可以看出, (G) 的每一个零点都对应于一个周期性的轨道。

整个奇异扰动系统。x方向上的近似轨道的稳定性是由快速子系统在给定的z方向上的相应极限周期 M_{LC} 决定的⁰。回顾一下, M^s 和 M^u 的组成部分 M_{LC} 是由快速子系统的稳定和不安定的极限周期组成的。因此, 为了研究单体扰动系统的稳定佩里德轨道的分岔, 我们需要研究对应于稳定分量 M^s 的曲线 (x) 的上支。

还记得 μ 函数 G 在 Z 中是线性的: $G(x, z, \mathbf{e}) = g(x, \mathbf{e}) - z$ 。定义一个平均无效线 $(z)=0$ 为基准线。衡量的曲线

$$z = (g()), x = (x())$$

与

$$(g()) = 1/T() \int_0^{\mu} g(qi(t; z), \mathbf{e}) dt$$

和 $(x()) = 1/T() \int_0^{\mu} qi(t; z) dt$ 。它的任何一个交点曲线 (x) 由一对 $(z, (x(z)))$ 组成, 与 (G) 的零 z^0 , 即与我们系统的周期轨道相呼应。请注意, 如果 G 对 x 和 z 都是线性的, 那么平均空心线 $(z) = 0$ 和规则空心线 $(z) = 0$ 是同一条曲线。显而易见, 这不是一般情况。此外, 与曲线 $(z) = 0$ 相比, 可以通过分析找到, 分析平均空心线 $(z) = 0$ 在 (z, x) 空间的位置和形状需要数字模拟。图4、图5(c)和图6

显示了神经元模型(1)在不同的分叉参数 μ^{shift} 的情况下, 相应的平均无效线 (V) 和 $(x) = 0$ 。接下来让我们阐述一下平均无效线 (z) 如何

$= 0$ 可能取决于系统的慢速方程中的控制参数 \mathbf{e} 。假设 \mathbf{e} 被引入, 使空弦 $(x) = 0$ 穿过曲线的上部稳定分支 (x) 两次, 对于某些 \mathbf{e}^* 。然后, 这些交点对应于对周期性轨道, 一个是稳定的, L_n , 一个是鞍型的, L_s , 见图5 (a) 和 5 (c)。通过减少 \mathbf{e} , 轨道之间的距离减少, 当平均空心线 $(z) = 0$ 与曲线 (x) 在某个 \mathbf{e}^* , 那么系统拥有一个鞍型的节点周期性轨道 L_{sn} , 对于 $\mathbf{e} < \mathbf{e}^*$, 它消失了, 见图5(d)。此外, 我们要求 $(G(z^0, \mathbf{e}^*))_e = i$ 。如果是这样, 分叉周期轨道之间的距离就被评估为

作为 $\sqrt{\mathbf{e} - \mathbf{e}^*}$ 。当 $\mathbf{e} < \mathbf{e}^*$, 即没有周期性轨道时, 在 M^s , 成为反式的, 那么神经元就表现为

辽宁省 仅仅是迸发式的活动。

IV. 双稳态和同轴心鞍节点分岔

为了揭示双稳态的起源, 我们继续研究

在系统中分岔的现象学描述 (2) 和神经元系统的经验研究 (1) 之间得出相似的结论。我们还将讨论一种引起系统中混沌发生的机制。在这两种情况下, 主要作用是由鞍座的同向分叉和鞍座节点的周期性轨道来扮演。由于晚期是我们结构的组织中心, 让我们首先从它的分析开始。

一个空间鞍节点周期轨道有两个唯一的流形, 强稳定的 W^{ss} 和不稳定的 W^u ; 在 R^3 的特殊情况下, 这两个流形的维数都是 2。强稳定流形 W^{ss} 将鞍节点周期性轨道 L_{sn} 的附近分成两个区域: 节点和鞍部。在节点区域, 鞍节点周期轨道是稳定的, 也就是说, 当时间趋于 $+$ 时, 轨迹会收敛到它。相反, L_{sn} 在鞍部区域是排斥的, 在那里它有不稳定的流形 W^u , 由在后退时间内收敛到鞍部节点的轨道组成。我们对这个不稳定流形的全局状况感兴趣, 更具体地说, 它是否可以同曲线的, 也就是偏向于鞍节点的正交轨道。缓慢流形的解决方案的重复性行为。图2中描述的快速系统支持这一论断。

在本文中, 我们考虑一种特殊情况, 即鞍节点周期性轨道的不稳定流形 W^u , 回到沿强稳定流形的轨道上

W^{ss} 的鞍节点周期性轨道 L_{sn} ; 见图中的草图。

图1.

在33中发现并分析了 W^u 从节点区域回来时转了无限多圈的情况, 即所谓的蓝天灾难, 用于神经元系统 (1)。请注意, 由于 R^3 中两个表面的交点是横向的, 所以与马鞍节点的非中心霍-莫克林连接的存在不会提高分岔的维度。这种分岔是由 L ukyanov 和 Shilnikov 首次提出并研究的^{34,35}。让我们阐述一下它的基本特性。图6是该分岔的展开图。这个分岔最好用一个二维的 Poincaré 地图来描述, 这个地图定义在横向于周期性轨道的某个截面上。周期性轨道碰到横截面的点是 Poincaré 地图的固定点。如果该固定点是稳定的, 那么相应的周期性轨道也是稳定的。在马鞍节点周期性轨道的情况下, 有一个马鞍节点类型的固定点, 其单一乘数等于 +1。因此, 当鞍节点周期性轨道 L_{sn} 分解为稳定的 L_n 和鞍节点的 L_s 时, 相应的鞍节点固定点也分解为两个点: 一个稳定的和一个鞍节点类型的固定点。让这种情况发生在图6中相应的分叉曲线 SN 上面。因为马鞍节点固定点有非中心同调轨道, 由其不稳定和固定点的横向交叉产生。

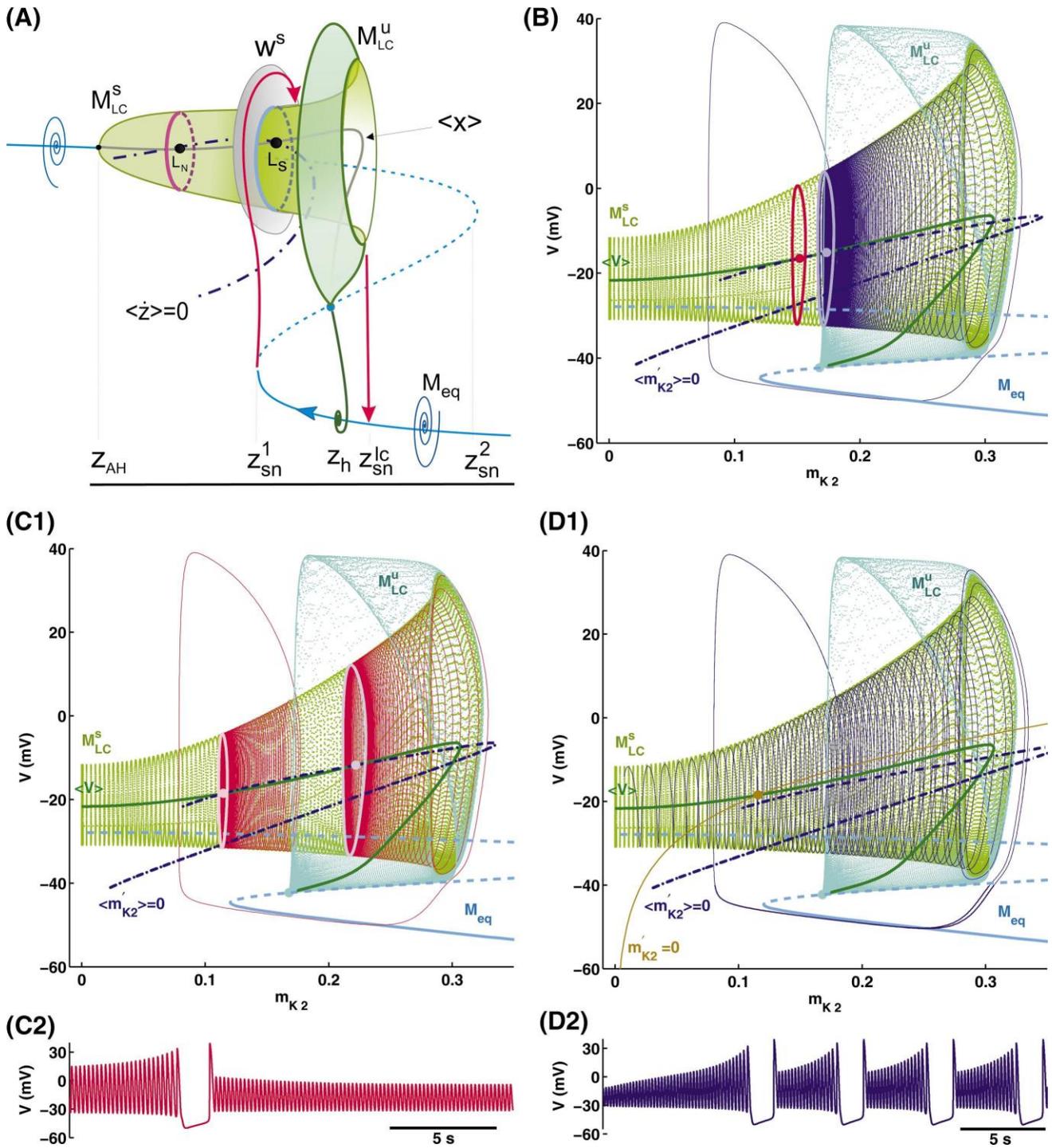


图5.(彩色) (a) 平均空线 $\langle x \rangle = 0$ 与 $\langle z \rangle = 0$ 的交点产生一个稳定的, L_n , 和一个鞍状的, L_n , 奇异扰动系统的周期轨道。鞍状周期轨道 L_s 的稳定流形 W^s 与 L_n 的吸引盆地相接。这种情况对应于图6中的(b)和插图4。(b)空弦 $\langle x \rangle = 0$ 和 $\langle V \rangle$ 的交点产生神经元系统(1)的稳定和鞍状周期轨道。与(a)相比, 爆裂和强直活动的波形如图2所示。(c) (C1)中的鞍状周期轨道不再将爆裂的基点与对应于强直尖峰活动的稳定周期轨道的基点分开。(C2)在 $V_{K2}^{shift} = -0.027$ V。这种类型的行为发生在图6中分叉曲线 B_2 (插图2)的左边。(d)几何学(D1)和(D2)在 $V_{K2} = -0.027$ V时, 神经元模型(1)中吸引突发的波形(D2)。空线 $\langle x \rangle = 0$ 和 M_{eq} 的交点是(1)的不稳定平衡状态。 M_{LC} 的表面是由随着控制参数 V^{shift} 的变化而持续的周期性轨道组成。平均无效线 $\langle x \rangle = 0$ 和 $\langle V \rangle$ 之间没有交集。相应地, 所示的轨迹盘绕着 M_{LC} 向右平移, 并收敛到爆裂吸引子。与图3比较。

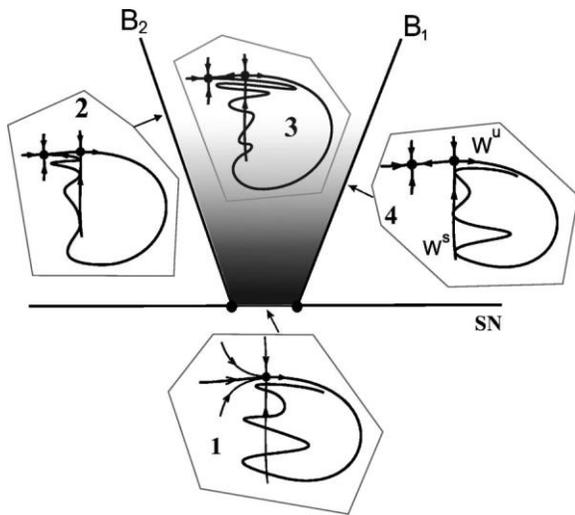


图6.(彩色在线) 在展开的卢基扬诺夫-希尔尼科夫分岔中, 有三条主要的分岔曲线, 用于具有非中心同调的鞍节点固定点 (插图1显示了Poincaré图)。两条分岔曲线, B_1 和 B_2 , 是暗部的边界, 对应于马鞍固定点的稳定集 W^s 和不稳定集 W^u 之间的第一个 (插图4) 和最后一个 (插图2) 同轴切线。在这个扇形区域存在的复杂双曲结构是由于这些集合的跨节同向交叉造成的 (插图3)。这种结构在马鞍节点消失后也将持续存在。分叉曲线SN

强稳定流形, 由此可见, 在分裂之后, 鞍点也继承了横向同曲线结构。横向同曲线轨道的存在意味着斯麦尔马蹄形的存在、丰富的马鞍轨迹和混沌, 即使在马鞍节点消失在指定扇形之下后, 这些混沌仍然存在。这是这类鞍节点分岔的主要特征。

在这里, 稳定的 L_n 和鞍状的 L_s 周期轨道在管子 M^s 上共存。这里特别感兴趣的是右边的边界 B_1 (图6中的插图4)。这个边界对应于马鞍周期轨道的稳定 W^s 和不稳定 W^u 马尼折之间的第一个切点。在 B_1 的右边, 鞍状轨道的稳定流形 W^s 界定了稳定周期轨道的吸引盆地。这种情况对应于神经元中强直突发和爆发活动的共存, 也就是双稳态。从几何上看, 系统 (2) 动力学中的双稳态是在以下情况下发生的 $z^1 - M$ 上左膝点的坐标 eq 是在右边

从表面 M_{LC} 上的鞍状周期轨道 L_s , 见图5(a)。让我们回到对图6插图3中的分叉曲线 B_1 和 B_2 之间的双稳态部门的系统2的解决行为的考虑。

在我们的现象学描述中, 我们假设相位点在慢速运动表面 M_{eq} 和 M_{LC} 之间进行瞬间的垂直跳跃。在神经元模型中, 这些跳跃的外观可能在相位空间的投影之间变化 (例如比较图2和图9), 分别预先发送 (m_{K2}, V) 和 ($m_{K2}, -h_{Na}$) 相位肖像。

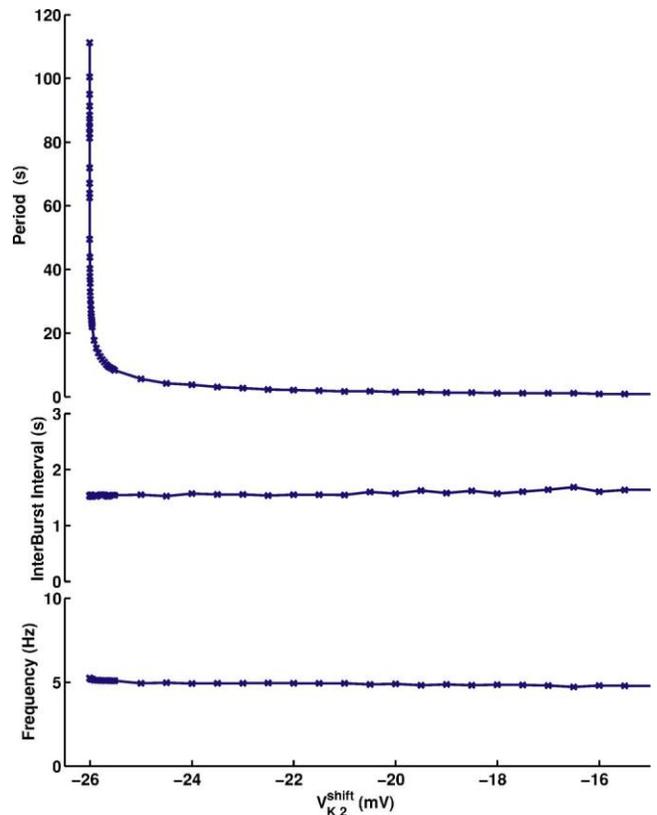


图7.(彩色在线) 爆裂恩的时间特征峰值的路线。爆发期 (上图) 的增加是随着 $-\ln(V_{K2}^{shift} + 0.260)$ (图8中给出了突发持续时间对数拟合。爆发间歇期 (中间) 和尖峰频率 (底部) 几乎保持不变。

图5(b)说明了神经元模型 (1) 中的双稳态。根据初始条件, 如果初始点在稳定的周期性轨道的吸引域中, 系统可能产生强直棘波, 或者产生突发活动。鞍形周期轨道将这些吸引域分开。对慢-快系统解决方案的拓扑结构的了解, 使人们对不同种类的刺激如何在强直突发和突发模式之间转换神经元的操作有了清晰的直觉。刺激对慢速变量的影响, m_{K2} , 显然是最重要的。对于图5(b)中的参数体系, 如果

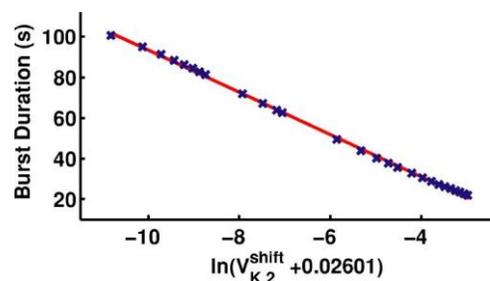


图8.(彩色在线) 突发持续时间对控制参数 V 的依赖性的对数拟合。请注意, 突发持续时间服从相同的规律, 因为在指定的参数区间内, 突发间隔几乎没有变化。

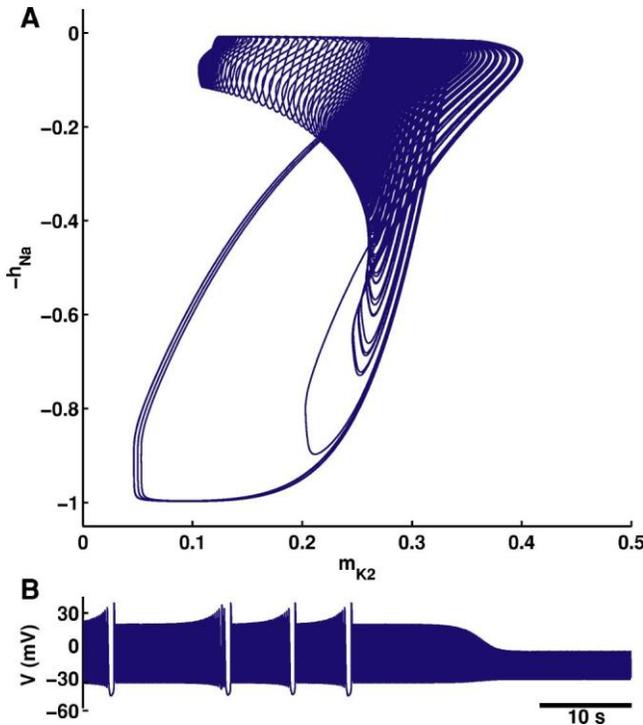


图9. (彩色在线) 间歇性过渡到强直棘波。在稳定的周期性轨道捕捉到相位点之前，会产生一些突发事件，如在投影到 $(-h_{Na}, m_{K2})$ -相平面(a)和作为电压-时间序列(b)。模型 (1) 在控制参数 $V^{shift} = 0.03367$ V。这个间歇对应于图6的区域 (3)。

选择在0.16以下，观察到的是强直性棘波，而在 V 和 h 的初始值相同的情况下，超过阈值0.17就会发生突发。 Na 。当控制参数 V^{shift}_{K2} 减少时，稳定和不稳定的周期轨道相距更远，因此马鞍轨道的不稳定流形不能再约束稳定轨道的吸引盆地，在那里相位点趋向于当它跳出爆裂的超极化相位，如图5(c)所示。这种情况对应于图6中曲线B左侧的插图2。在这里，神经元可能只表现出强直性棘波。请注意，当控制参数向两个制度之间的过渡值移动时，突发阶段的持续时间可能无限制地增长，而突发间期几乎保持不变(见图7和8)。爆发期增长的估计值由 $T(z^*) / \ln(\dots)$ 给出，其中 z^* 是控制参数从边界 B_1 进入爆发区的偏差， $T(z^*)$ 是给定 z 时快速子系统表面 M_{LC} 的极限周期。还请注意，爆发这里的行为不一定是规律的，可能是混乱的，因为

好，特别是当相位点可能经过稳定的周期性轨道附近时(见图10)。在边界B的左边，双稳态结束，因此强直性棘波成为主导的制度。对于模型 (2)，当左膝点在 z^1 ，变成在 M^*

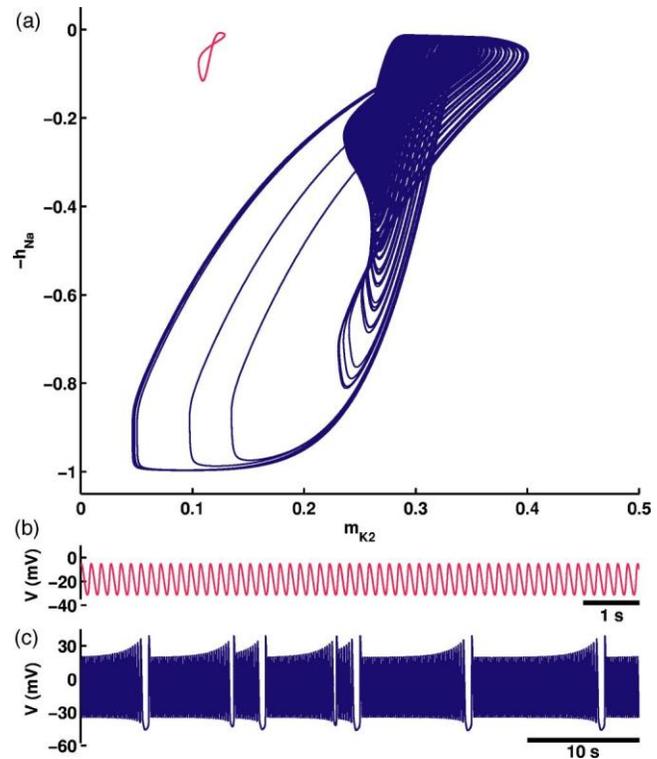


图10. (彩色在线) 混沌 在 $(-h_{Na}, m_{K2})$ 平面上的投影中 = 0.0336709 V 呈现在 $(-h_{Na}, m_{K2})$ 平面上的投影中 (a)和作为电压-时间序列(b)。如图2所示，调整 V^{shift}_{K2} ，可使突发现象正规化。

褶皱 W^s 的鞍状周期轨道将在一个周期的突发后被吸引到稳定的轨道上 (见图6中的插图2)。图5(c)显示了神经元系统(1)相应的相位空间图。系统的间歇性发生在边界 B_1 和 B_2 之间(见图6的插图3)。在这里，系统在开始发射连续的尖峰之前可能会产生一系列突发。脉冲串的确切数量和每个脉冲串的持续时间是无法预测的。这也是图6(插图3)中所示的由于 $homoclinic$ wiggles而产生的复杂移位动态的结果。图10显示了一个由四个脉冲组成的混沌列车。与间歇性对应的参数区间的宽度为 $1/\mu$ 的奇异扰动系统中是很小的。此外，它与不稳定流形的管子的直径成正比， μ ，它在收缩的同时也在恢复。到鞍节点周期性轨道(见图1中的草图)。回顾一下， M_{eq} 的低超极化分支是由快速子系统的稳定平衡组成的。根据Liouville定理，体积压缩的低估计值为：1。可以用 $e^{(\text{div} + \mu) \cdot T}$ ，其中 $-r = (z^{lc} - z^1) / \mu$ 。AAA 的鞍状周期轨道 L_s 的左边时，这种情况就会发生。任何从稳定的马尼--的右边开始的轨迹都会出现。

在 M 的分支上卡达布雷斯和辛巴柳克 $< 0_{eq}$ 。因此，如果 μ 是小的，那么不稳定流形 W 的管子的直径也是 μ ，并且。因此，是参数空间中间歇性区间的大小。这使得这种间歇性转换在奇异扰动的系统中很难找到。另一方面，它的存在可以作为系统不在多个时间尺度上运行的间接证据。

V. 结论

我们提出了一种新的、在强直棘波和突发之间过渡的一般情况。这一机制也解释了系统中的双稳态，即突发模式与强直棘波共存，因此，通过适当的初始条件选择，可以达到任何一种模式。该机制的核心是基于一个具有非中心同曲线轨道的马鞍节点周期性轨道的二维分叉。

我们在水蛭神经元模型中发现了这种情况 (1)。这种分叉现象首次被证明发生在一个描述物理实体动力学的自主模型。我们认为，它是基于霍奇金-赫胥黎形式主义的慢-快系统的典型。此外，我们还开发了一个几何框架，以用于平均化正向扰动系统的方法。它构成了对神经元模型中周期性轨道进行有效检测和分叉分析的有力工具。

我们的描述并不局限于给定的三维神经元模型，对更高的维度也是适用的。由于该方案的关键分叉是密码性的，它可以在电生理实验中得到揭示。关键分叉的特征是：(1)强直突发和猝死同时存在；(2)两种制度之间的平稳过渡；(3)猝持续时间在走向强直突发过程中的对数增长；以及(4)瞬时猝死转为强直突发的混乱间歇性。

鸣谢

我们感谢D. Turaev的有益评论。系统(1)的数值分析使用了软件包CON-TENT 36. A.S.感谢RFBR赠款No.02-01-00273, No.05-01-00558和No.01-00975. G.C.和R.L.C.得到了美国国立卫生研究院NS43098号拨款的支持。A.S.和G.C.感谢GSU内部研究团队和大脑与行为的资助。

-
- 1 E. Marder和R. L. Calabrese, *Physiol.Rev.* **76**, 687 (1996).
 - 2 M. Steriade, D. A. McCormick, and T. J. Sejnowski, *Science* **262**, 679 (1993).
 - 3 E. Izhikevich, N. Desai, E. Walcott, and F. Hoppensteadt, *Trends Neurosci.* **26**, 161 (2003).
 - 4 J. Lisman, *Trends Neurosci.* **20**, 38 (1997).
 - 5 J. Hartings, S. Temereanca, and D. Simons, *J. Neurosci.* **23**, 5264 (2003).
 - 6 P. Reinagel, D. Godwin, S. M. Sherman, and C. Koch, *J. Neurophysiol.* **81**, 2558 (1999).
 - 7 C. C. Canavier, D. A. Baxter, L. Clark, and J. Byrne, *J. Neurophysiol.* **69**, 2252 (1993).
 - 8 C. C. Canavier, D. A. Baxter, J. Clark, and J. Byrne, *J. Neurophysiol.* **72**, 872 (1994).
 - 9 R. Bertram, *Biol.Cybern.* **69**, 257 (1993).
 - 10 R. Butera, *Chaos* **8**, 274 (1998).
 - 11 G. S. Cymbalyuk和R. L. Calabrese, *Neurocomputing* **159**, 159 (2001).
 - 12 J. Hounsgaard和O. Kiehn, *J. Physiol. (London)* **414**, 265 (1989).
 - 13 H. Lechner, D. Baxter, C. Clark, and J. Byrne, *J. Neurophysiol.* **75**, 957 (1996).
 - 14 G. Turrigiano, E. Marder, and L. Abbott, *J. Neurophysiol.* **75**, 963 (1996).
 - 15 E. Marder, L. Abbott, G. Turrigiano, Z. Liu, and J. Golowasch, *Proc.Natl. Acad.Sci. U.S.A.* **26-93**(24), 13481 (1996)。
 - 16 X. J. Wang, *Neuroscience* **59**(1), 21 (1994).
 - 17 E. Izhikevich, *J. Bifurcation Chaos* **10** (6), 1171, (2000).
 - 18 J. Rinzel, *Lect.Notes Math.* **1151**, 304 (1985).
 - 19 J. Rinzel, *Lect.Notes Biomath.* **71**, 267 (1987).
 - 20 V. N. Belykh, I. V. Belykh, M. Colding-Joregensen和E. Mosekilde, *Eur.Phys. J. E* **3**, 205, (2000).
 - 21 E. Mosekilde, B. Lading, S. Yanchuk, and Yu.Maistrenko, *BioSystems* **63.3** (2001).
 - 22 D. Terman, *J. Nonlinear Sci.* **2**, 135 (1992).
 - 23 X. J. Wang, *Physica D* **62**, 263 (1993).
 - 24 B. Doiron, C. Laing, and A. Longtin, *Comp.Neurosci.* **12**, 5 (2002).
 - 25 B. Deng and G. Hines, *Chaos* **12**, 533 (2002).
 - 26 A.L. Hodgkin和A. F. Huxley, *J. Physiol. (London)* **117**, 500 (1952).
 - 27 G. S. Cymbalyuk, Q. Gaudry, M. A. Masino, and R. L. Calabrese, *J. Neurosci.* **22**, 10580, 2002.
 - 28 C. A. Opdyke和R. L. Calabrese, *J. Comp.Physiol.* **175**, 781 (1994).
 - 29 A. Hill, J. Lu, M. Masino, O. Olsen, and R. L. Calabrese, *J. Comput.Neurosci.* **10**, 281 (2001).
 - 30 N. Fenichel, *J. Diff.Eqns.* **31**, 53 (1979).
 - 31 L. S. Pontryagin and L. V. Rodygin, *Sov. 数学. Dokl.* **1**, 611 (1960).
 - 32 L. Shilnikov, A. Shilnikov, D. Turaev, and L. Chua, *Methods Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics*, Vol. I (World Scientific, Singapore, 1998), Vol. II (2001).
 - 33 A. Shilnikov and G. Cymbalyuk, *Phys. Rev. Lett.* **94**, 048101 (2005).
 - 34 V. Lukaynov和L. Shilnikov, *Sov.Math.Dokl.* **19**(6), 1314 (1978).
 - 35 A. Shilnikov, L. Shilnikov, and D. Turaev, *Mosc.Math.J.* **5**(1), 205 (2005).
 - 36 篇内容可在<ftp://ftp.cwi.nl/pub/CONTENT>。
 - 37 G. Cymbalyuk和A. L. Shilnikov, *J. Comput.Neurosci.* **18**(3), 255 (2005).