
Principle of neural computation

双稳定性的机制: 神经元模型中的强直性尖峰和迸发

Mechanism of bistability: Tonic spiking and bursting in a neuron model

PHYSICAL REVIEW E
covering statistical, nonlinear, biological, and soft matter physics

Highlights Recent Accepted Collections Authors Referees Search Press About Staff

Access by South China Univ of Tech [Go Mobile >](#)

Mechanism of bistability: Tonic spiking and bursting in a neuron model

Andrey Shilnikov, Ronald L. Calabrese, and Gennady Cymbalyuk
Phys. Rev. E **71**, 056214 – Published 31 May 2005

[Twitter](#) [Facebook](#) [More](#)

Article References Citing Articles (102) [PDF](#) [HTML](#) [Export Citation](#)

原著 Andrey Shilnikov, Ronald L. Calabrese, and Gennady Cymbalyuk
翻译 Song Jian (School of Mathematics in SCUT)

PHYSICAL REVIEW E

journal homepage: <https://journals.aps.org/pre/abstract/10.1103/PhysRevE.71.056214>

Author information

Mechanism of bistability: Tonic spiking and bursting in a neuron model

Article history:

Published 31 May 2005

Andrey Shilnikov, Ronald L. Calabrese, and Gennady Cymbalyuk

AFFILIATIONS

Department of Mathematics and Statistics, Georgia State University, Atlanta, GA 30303, USA

摘要【ABSTRACT】

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-快系统的定性理论的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。

文章导航

1 引言【INTRODUCTION】	5
2 神经元模型	6
3 现象学描述	8
3.1 平均零斜轨道和周期轨道	9
4 双稳定性和同宿鞍节分叉	12
5 结论	16
6 致谢	16
7 参考文献	16

1 引言【INTRODUCTION】

观察到的神经元有三种基本的、普遍定义的模式之一：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，并经常在控制运动行为的中央模式产生器和神经网络中观察到 [1]。另外，在睡眠和病理大脑状态中也广泛观察到了突发 [2]。最近，爆裂已开始被确认具有其他功能。它已被提出来改善记忆形成的可靠性 [3,4]。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上与处于强直突发模式的神经元不同，似乎在神经系统正常状态下的信息传递和处理中发挥着重要作用 [5,6]。在建模 [7-11] 和实验 [12-14] 研究中已经观察到突发和强直棘波模式的共存，以及不同突发模式之间的共存，这种复杂性给神经系统增加了潜在的灵活性。这种多变性可能由神经调节剂控制，从而反映了神经系统的功能状态。多重性对神经元的动态记忆和信息处理有许多潜在影响 [7,8,14-16]。

单个神经元的数学模型要展示与实验中观察到的相似的制度。此外，模型中某些生物物理参数的变化可能导致这些制度之间的适当过渡。取决于初始条件或扰动，这些制度可能在某些参数范围内共存。爆发行为在慢-快系统的定性理论方法框架内得到了很好的描述；见 [17-19] 中的综合评论。特别值得关注的是强直棘波和突发之间的各种转换机制 [20-24]。一些过渡与混沌行为有关，这是由于在奇异扰动系统的马鞍状分叉点附近产生的转移动力学 [22,23,25]。在这里，我们报告了一种新的、不同的情况，即从强直棘波过渡到爆发的分叉也是同曲线的，但不同的是，它采用了一个马鞍或马鞍节点的周期性轨道，而不是马鞍平衡。这种机制解释了神经元的强直突发和突发活动之间的平稳过渡。

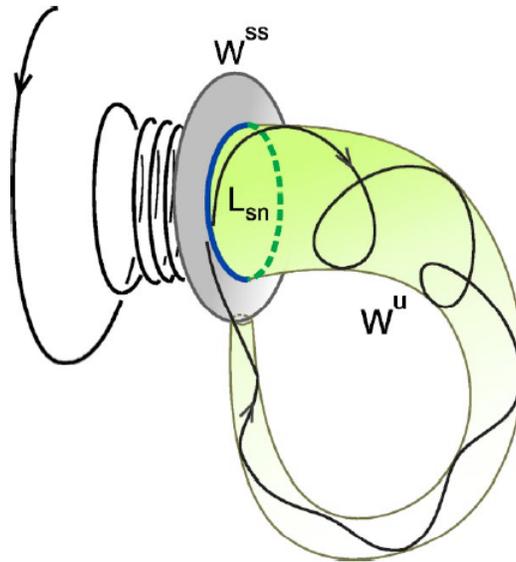


图 1: 具有非中心同域的鞍节点周期轨道 L_{sn} : 不稳定流形 W^u 与非稳定流形 W^{ss} 横交回到 L_{sn} 。后者将周期轨道 L_{sn} 稳定的节点区域与包含不稳定流形 W^u 的鞍区域分开，这些流形由时间趋于 $-\infty$ 时收敛到 L_{sn} 的轨迹组成。

双稳态意味着一对吸引子在相空间中分离共存 [37]。我们描述了马鞍节点周期性轨道与同曲线轨道的全局分叉，这为这种现象提供了解释。这样的鞍节点周期性轨道在图 1 中被勾勒出来。也就是说，当它在相空间中分裂成一个稳定的周期轨道和一个马鞍轨道后，后者的稳定流形可以将突发的吸引盆地与代表强直尖峰的

稳定周期轨道分开。此外，我们在模型（1）中确定了一个生理上合理的参数，可以控制突发的持续时间，即突发中第一个和最后一个尖峰之间的时间间隔。

在本文中，首先我们介绍了一个单一水蛭神经元的模型。然后，我们为分析慢-快动态系统的周期性解决方案建立了一个一般的几何框架。它使我们能够对这些系统中具有非中心同调的鞍节点周期性轨道的卢基扬诺夫-希尔尼科夫分岔给出一个一般的现象学描述。我们展示了这种分叉如何在一个通用的神经元模型中产生双稳态。在整个报告中，我们将现象学描述与单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。

2 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 Huxley[26] 介绍的形式主义进行建模。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的神经元，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。

当从药理学上与网络的其他部分分离时，这些神经元表现出自主的爆发行为。在这些神经元中，8 种依赖于电压的离子电流已被很好地识别和表征，见 [28、29] 及其参考文献。根据它们的离子特异性，这些电流分为四组。第一组由两种钠电流组成：快速钠电流 (I_{Na}) 和持久钠电流 (I_{NaP})。第二组由三种钾电流组成：一种类似于延迟整流器的钾电流 (I_{K1})，一种持续钾电流 (I_{K2}) 和一种快速瞬态钾电流 (I_{KA})。第三组由两个低阈值钙电流组成：一个是快速失活的 (I_{CaF})，另一个是缓慢失活的 (I_{CaS})。最后一组由钠和钾同时携带的单一电流组成：超极化激活电流 (I_h)。除快钠电流外，其余电流均在电压箝位实验 [29] 中量化。 I_{Na} 电流的模型方程借用了霍奇金和赫胥黎的原始著作，并根据水蛭动力学进行了调整。这些电流都不依赖于细胞内任何特定离子的浓度。我们建立了一个单一神经元的典型模型，并对其进行了调整，以重现实验观察到的 [27] 行为。它由 14 个常微分方程组成，运行在从几毫秒到几秒不等的多个时间尺度上。如上所述，对该模型进行综合分析将是相当困难和具有挑战性的。

阻断活体心脏 interneurons 中的电流组可以简化神经元的动力学，并引起特征行为。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+} 电流的情况下观察到的。在水蛭神经元中，应用阻断 Ca_{2+} 电流的二价离子（如 Co_{2+} ），加上部分阻断外向电流，会引起缓慢的高原型振荡，周期可达 60 秒，高原持续时间可达 20 秒，这种现象在阻断 I_h 后仍然存在。

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征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。这个简化模型以 I_{Na} 和 I_{K2} 电流的动态为基础，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（在一定的膜电位值范围内，瞬态 Na^+ 电流可以是持久的窗口电流）。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塞电流的方程和条款。 I_{CaF} , I_{CaS} , 和 I_h 。为简单起见，我们假设部分阻断外向型电流完全消除了 I_{K1} 以及 I_{KA} ，而它减少了

I_{K2} 。为简单起见， I_{NaP} 电流被忽略了。[11] 中描述的结果模型如下

$$\begin{aligned} C\dot{V} &= -(\bar{g}_{K2}m_{K2}^2(V - E_K) + g_l(V - E_l) + \bar{g}_{Na}f(-150, 0.0305, V)^3h_{Na}(V - E_{Na})) \\ \dot{m}_{K2} &= \frac{f(-83, 0.018 + V_{K2}^{\text{shift}}, V) - m_{K2}}{\tau_{K2}} \\ \dot{h}_{Na} &= \frac{f(500, 0.0333, V) - h_{Na}}{\tau_{Na}} \end{aligned} \quad (1)$$

其中变量 V, m_{K2} 和 h_{Na} 是膜电位, I_{K2} 的激活, I_{Na} 的失活变量。参数是: 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^+ 的逆转电位; \bar{g}_{Na} 是 I_{Na} 的最大电导; g_l 和 E_l 分别是泄漏电流的最大电导和逆转电位; τ_{K2} 和 τ_{Na} 分别是 I_{K2} 和 I_{Na} 的时间常数; V_{K2}^{shift} 为半激活 I_{K2} 的膜电位与其正则值的偏移。函数 f 是一个玻尔兹曼函数: $f(A, B, V) = 1/(1 + e^{A(B+V)})$ 。本研究使用的参数值为 $C = 0.5\text{nF}$, $\bar{g}_{K2} = 30\text{nS}$, $E_K = -0.07\text{ V}$, $E_{Na} = 0.045\text{ V}$, $\bar{g}_{Na} = 200\text{nS}$, $g_l = 8\text{nS}$, $E_l = -0.046\text{ V}$, $\tau_{K2} = 0.25\text{sec}$ 和 $\tau_{Na} = 0.0405\text{sec}$ 。我们使用 V_{K2}^{shift} 作为分支参数。

模型 (1) 的特征之一是双稳定性, 其中稳定的主频脉冲与爆发模式共存, 如图 2 所示。

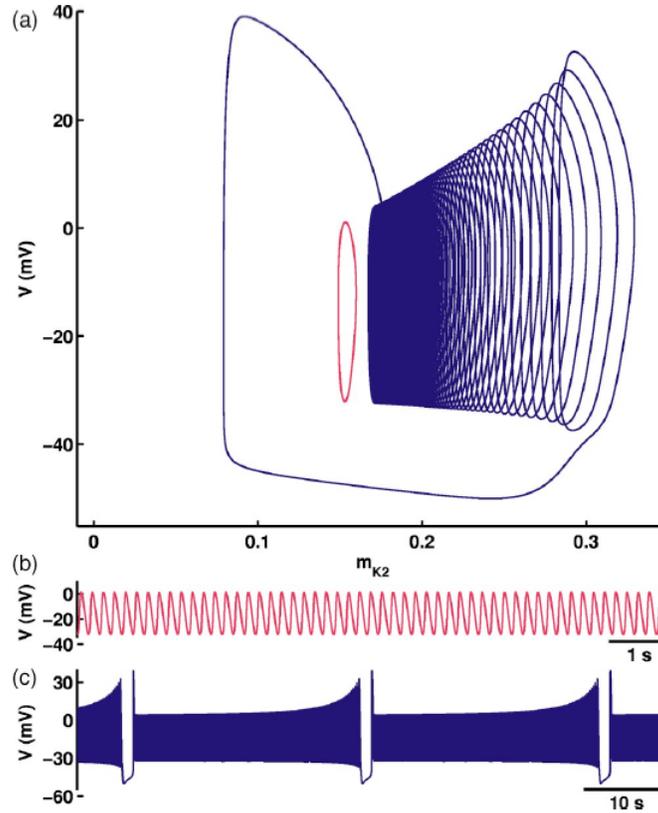


图 2: (彩色在线) 在 (m_{K2}, V) -投影中为 $V_{K2}^{\text{shift}} = 0.02598\text{ V}$ 。导致强韧突增和破裂的初始条件分别为 $(V, m_{K2}, h_{Na}) = (0.0, 0.164, 0.08)$ 和 $(0.0, 0.165, 0.08)$ 。(a) 中的小圆周期轨道对应于 (b) 中的强音尖峰; 更大的爆发周期对应于 (c) 所示的波形。爆发的拓扑如图 3 和 5(d) 所示。

都产生了仅由快速子系统的稳定极限环组成的曲面 M_{LC} 。随着 z 的进一步增加, 稳定极限环的后续演化可以以两种不同的方式发展。例如, 分支 M_{LC}^s 可能终止同宿分岔的微地震的鞍点在中间分支, 就像 [22, 23], 也就是说, 稳定极限环成为同宿轨道-鞍的鞍点的价值, 这是一笔的特征指数的鞍点快子系统。反之, 如果鞍值为正, 则另一个不稳定极限环在 z 增加到 z_h 时从同宿轨道分叉, 从而构成不稳定曲面 M_{LC}^u 。因此, 当 z 接近 z_{sn}^{lc} 时, 稳定极限环和不稳定极限环变得更接近, 并最终在 z_{sn}^{lc} 处合并为一个双极限环。

这个值对应于快子系统中极限环的鞍节点分岔。最后一种情况使联合表面 $M_{LC} = M_{LC}^s \cup M_{LC}^u$ 看起来像被翻转了出来 [见图 3 中的示意图和图 5(d) 中的数值重建]。

在 $z > z_{sn}^{lc}$ 处鞍分叉中稳定极限环消失后, 相邻相点开始寻找另一个吸引子 [见图 3 和图 5(b)]。这种吸引子是 M_{eq} 下支的稳定平衡态。随着参数 z 现在减小, 相点跟随这个超极化分支走向 z_{sn}^1 处的低膝点。当 $z < z_{sn}^1$ 的稳态吸引子消失时, 相位点切换回 M_{LC} 上的稳定极限环。

接下来我们讨论整个奇异扰动系统 (2) 在 $0 < \mu \ll 1$ 时的动力学。引入另一个零线 $\dot{z} = 0$, 即由 $G(x, z, \varepsilon) = 0$ 给出的曲面, (见图 3)。让 \dot{z} 在零值线以下的地方在 M_{eq} 上为负值, 在零值线以上为正值。这个零值线与零值线 M_{eq} 的交点, 即 $\dot{z} = 0$ 的地方是整个系统的平衡状态。为了使系统表现出爆裂行为, 让这个平衡状态是不稳定的, 即在 M_{eq} 的不稳定 (dotted) 分支上。从 Fenichel[30] 的工作中可以看出, M_{eq} 和 M_{LC} 这两个曲面在足够小的 m 下也将持续作为不变流形。此外, 每一个面在通常是双曲的地方, 例如远离分岔的地方, 都保持着与原面的 m 接近。因此, 整个系统的相点将在 (z, x) -相空间中遵循相同的路径。也就是说, 它沿着 M_{eq} 的下部分支缓慢地向左平移, 直到折返。然后, 它迅速垂直跳到表面 M_{LC} 上。之后, 它缓慢地向右移动, 盘绕 M_{LC} 。在到达 M_{LC} 的边缘 z_{sn}^{lc} 时, 相位点直接落到 M_{eq} 上, 开始新的循环。这种轨迹行为与神经元模型中的突发有关。爆发中的尖峰数是相位点围绕 M_{LC} 的完整转数。

在下一节中, 我们将讨论系统在对应用于强直性尖峰的 M_{LC} 面上具有稳定周期轨道的条件。这个轨道的存在不会让绕 M_{LC} 旋转的系统轨迹穿过它。

3.1 平均零斜轨道和周期轨道

表面 M_{LC} 是由 $\mu = 0$ 的快速系统的极限周期组成的。让我们引入这样一个极限循环 $\varphi(t; z)$ 的 x 坐标在给定 z 时的平均值 $\langle x(z) \rangle = [1/T(z)] \int_0^{T(z)} \varphi(t; z) dt$ 。通过改变 z , 我们在 (z, x) 空间定义相应的连续曲线 (见图 4)。显然, 它起源于 z_{AM} 的 Andronov-Hopf 分岔, 终止于 z_1 的同曲线分岔-该曲线在 z_a^k 有一个明显的膝点, 对应于快速子系统的稳定和不稳定极限周期的鞍节点分岔。

在第一个近似中, 奇摄动系统在 M_{LC}^C 附近的动力学是由“平均”慢子系统确定的:

$$z = \mu \langle G(z, \varepsilon) \rangle = \frac{\mu}{T(z)} \int_0^{T(z)} G(\varphi(t; z), z, \varepsilon) dt. \quad (3)$$

因此, 如果 $\langle G(z, \varepsilon) \rangle > 0$ 在 $z_{sm}^1 \leq z \leq z_m^k$ 在某个 ε 时, 那么对于缓慢地 (以 $\sim \mu$ 的速度) 围绕 M_{LC} 向右平移的系统 (2) 的解, 表面 M_{LC} 是反式的。

让 z^0 在 z_{sm}^1 和 z_{si}^k 之间的某个 z^0 是函数 $\langle G((z, \varepsilon)) \rangle$ 在某个固定 ε 的一个简单零。这个零点也是这个平均慢子系统的一个平衡状态。如果 $\langle (G(z^0, \varepsilon)) \rangle_2 < 0$, 这个平衡状态是稳定的, 否则就是不稳定的。那么, 根据 Pontryagin-Rodygin 理论 [31], $\langle G \rangle$ 的每一个零点都对应于整个奇异扰动系统的一个周期轨道。周期性轨道在 x 方向的稳定性由快速子系统在给定 z^0 处的相应极限周期 M_{Lc} 决定。回顾一下, M_{LC} 和 M_{LC}^a 的组成部分是由快速子系统的稳定和不稳定极限周期组成。因此, 为了研究单体扰动系统的稳定周期轨道的分岔, 我们需要考察与稳定分量 M_{LC}^s 相对应的曲线 $\langle x \rangle$ 的上支。

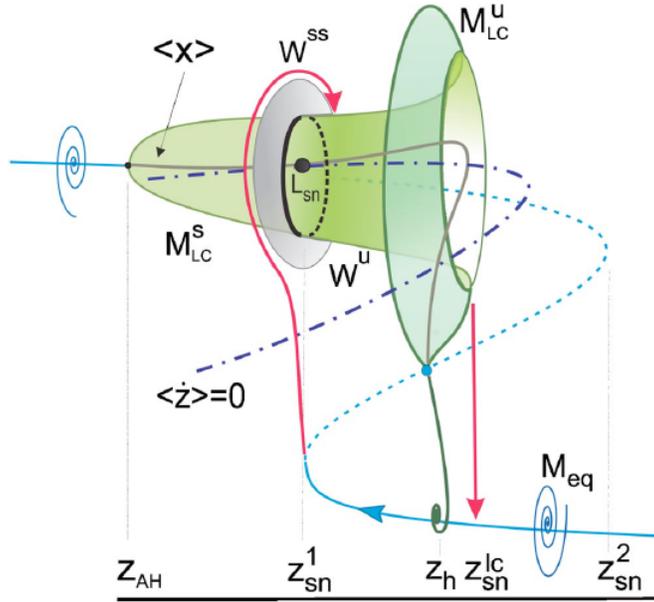


图 4: 零值线 $\langle z \rangle = 0$ 和 $\langle x \rangle$ 之间的切线构成一个鞍节点周期轨道 L_{sa} 。它的 2D 不稳定流形 Π^u (由位于 z_{sn}^1 和 z_{sn}^c 和 M_{eq} 之间的曲面 M_{LC} 和 M_{sin} 沿非导流形 Π^{s5} (灰色盘) 返回分叉轨道 L_{sin} 。垂直向量表示树枝间快速跳跃的点。这个示意图是图 1 的奇异摄动模拟。

回想一下函数 G 在 $z : G(x, z, \varepsilon) = G(x, \varepsilon) - z$ 中是线性的。定义一个平均 nullcline $\langle z \rangle = 0$ 作为参数给定的曲线

$$[z = \langle g(\zeta) \rangle, x = \langle x(\zeta) \rangle] \tag{4}$$

和

$$\langle g(\zeta) \rangle = [1/T(\zeta)] \int_0^{\pi\zeta} g(\varphi(t; \zeta), \varepsilon) dt \tag{5}$$

和 $\langle x(\zeta) \rangle = [1/T(\zeta)] \int_0^{\pi\zeta} \varphi(t; \zeta) dt$ 。它与曲线 $\langle x \rangle$ 的任何交点 [由一对 $(z, \langle x(z) \rangle)$ 组成] 对应于 $\langle G \rangle$ 的零点 z^0 ，即对应于我们系统的一个周期轨道。请注意，如果 G 对 x 和 z 都是线性的，那么平均空心线 $\langle z \rangle = 0$ 和规则空心线 $z = 0$ 是同一条曲线。显而易见，这不是一般的情况。此外，与可以通过分析找到的曲线 $z = 0$ 相比，分析 (z, x) 空间中的平均空心线 $\langle z \rangle = 0$ 的位置和形状需要进行数值模拟。图 4,5(c) 和图 6 显示了神经元模型 (1) 在不同的分叉参数 V_{K2}^{thin} 下相应的平均空心线 $\langle V \rangle$ 和 $\langle m'_{K2} \rangle = 0$ 。

接下来，让我们详细说明平均零值线 $\langle z \rangle = 0$ 如何取决于系统慢速方程中的控制参数 ε 。假设 ε 被引入，使零值线 $\langle x \rangle = 0$ 在某些 $\varepsilon > \varepsilon^*$ 的情况下两次穿过曲线 $\langle x \rangle$ 的上部稳定分支。然后，这些交点对应于一对周期性轨道，一个是稳定的， L_a ，一个是 L_s ，是鞍型的 [见图 5(a) 和 5(c)]。通过减少 ε ，轨道之间的距离减少，当平均零值线 $\langle x \rangle = 0$ 与曲线 $\langle x \rangle$ 在某个 ε^* 处相切时，则系统拥有一个鞍节点周期性轨道 L_{su} ，当 $\varepsilon < \varepsilon^*$ 时，该轨道消失 [见图 5 (d)]。此外，我们要求 $\langle G(z^0, \varepsilon^*) \rangle_\varepsilon \neq 0$ 。如果是这样，分叉的周期轨道之间的距离被评估为 $\sqrt{\varepsilon - \varepsilon^*}$ 。当 $\varepsilon < \varepsilon^*$ 时，即 M_{L_0} 上没有周期性轨道，这时，神经元只表现出突发活动。

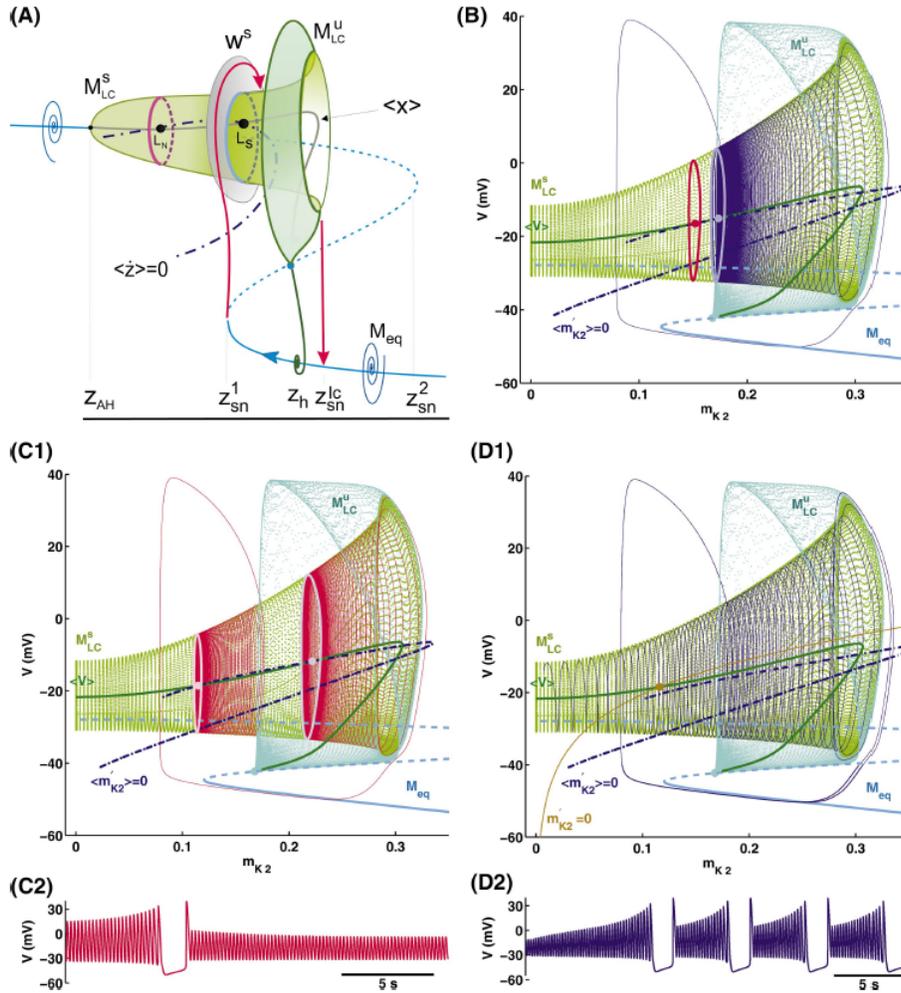


图 5: (a) 奇异摄动系统的平均线 $\langle x \rangle - 0$ 与 $\langle \dot{x} \rangle$ 的交点产生一个稳定轨道 L_a 和一个鞍轨道 L_a , 即奇异摄动系统的周期轨道。鞍周期轨道 L_2 的稳定流形 π^* 约束 L_n 的吸引盆。这种情况对应于图 6 中的 (b) 和插图 4。(b) 零值线 $(m'_K) = 0$ 和 $\langle V \rangle$ 的交点产生了神经元系统的稳定和鞍周期轨道 (1)。与 (a) 相比。图 2 显示了激发和滋养活动的波形。(c) (C1) 中的鞍状周期轨道不再将爆发的基与对应于 $V_{K2} = -0.027V$ 的强子峰活动的稳定周期轨道的基分开。这种类型的行为发生在图 6 中分叉曲线 B2(插图 2) 的左侧。(d) 神经元模型 (1) 在 $V_{K2} = -0.027V$ 时吸引爆发的几何形状 (D1) 和波形 (D2)。零值线 $m'_{K2} = 0$ 和 m_{eq} 的交点是 (1) 的不稳定平衡态。 m_{LC} 的表面是由连续的周期轨道组成的, 其控制参数 V_{K2}^{aif} 是变化的。平均线 $\langle m'_K \rangle = 0$ 和 $\langle V \rangle$ 之间不存在交点。因此, 围绕 M_{LC} 的线圈向右平移并收敛于爆发吸引子。与图 3 对比。

4 双稳定性和同宿鞍节分叉

为了揭示双稳态的起源, 我们继续画之间的相似之处的现象学描述系统中的分支, s_2d 和神经元的实证研究系统 (1), 我们还将讨论一个机制, 产生了系统中出现混乱。在这两种情况下, 主要作用是由鞍和鞍节点周期轨道的同宿分岔。由于后者是我们建设的组织中心, 让我们先从分析它开始。

空间鞍节点周期轨道具有两种独特的流形: 强稳定 W^{ss} 和不稳定 W^s ; 在 R^3 中, 两者都是二维 [32]。强稳定流形 W^{ss} 将鞍-节点周期轨道附近分解为两个区域: 节点和鞍。在节点区域, 鞍节点周期轨道是稳定的, 即当时间趋于 $+\infty$ 时, 轨迹收敛于鞍节点周期轨道。相反, L_{sn} 在鞍区是排斥的, 在鞍区有由轨道组成的不稳定流形 W^u , 它向后收敛到鞍区。我们感兴趣的是这个不稳定流形的整体行为, 更具体地说, 它是否可以同宿的, 即是否对鞍节点周期轨道是双渐近的。图 2 中所示的慢-快系统的解的周期性行为支持这一断言。

本文考虑了一种特殊情况, 即鞍节点周期轨道的不稳定流形 W^u 沿着鞍节点周期轨道的强稳定流形 W^{ss} 返回轨道 L_{sn} ; 示意图见图 1。

在 [33] 神经元系统 (1) 中发现并分析了 W^u 从节点区域进行无限次旋转回来的情况, 即所谓的蓝天灾难。注意, 由于 R^3 中两个曲面的交点是横向的, 因此与鞍节点的非中心同宿连接的存在不会提高分叉的余维数。这种分岔最早是由 Lukyanov 和 Shilnikov 提出并研究的 [33,35]。让我们详细说明它的基本性质。分支的展开如图 6 所示。这种分岔最好是用一个二维 Poincaré 地图来描述, 该地图定义在一些横向到周期轨道的横截面上。周期轨道与横截面相交的点是 Poincaré 地图上的一个固定点。如果不动点是稳定的, 那么相应的周期轨道也是稳定的。对于鞍节点周期轨道, 存在一个单乘子为 $+1$ 的鞍节点型不动点。因此, 当鞍节点周期轨道 L_{sn} 分解为稳定的 L_n 和鞍周期轨道 L_s 时, 对应的鞍节点不动点也分解为两个点: 一个稳定的和一个鞍型不动点。让这发生在图 6 中对应的分岔曲线 SN 上方。由于鞍点不动点具有非中心同宿轨道, 这是非中心同宿轨道是由其不稳定和强稳定流形的横向交叉所产生的, 因此, 鞍点分裂后也继承了横向同宿结构。横向同宿轨道的存在意味着 Smale 马蹄铁的存在, 鞍轨的丰富和混沌的存在, 即使在鞍节点在指示的扇区下方消失后, 这种混乱仍然存在。这是这类鞍节点分岔的主要特征。

这里, 稳定的 L_n 轨道和鞍轨道共存于管状 M_{LC}^s 上。这里特别有趣的是右边界 B_1 (图 6 中插入 4)。这个边界对应于鞍周期轨道的稳定 W^s 和不稳定 W^u 流形之间的第一切线。从 B_1 开始, 鞍轨道的稳定流形 W^s 定义于稳定周期轨道的吸引盆。这种情况对应于神经元中张力脉冲和脉冲活动共存, 即双稳态。几何上, 当 M_{eq} 上左膝点的 z_{sn}^1 -坐标与 M_{LC} 面上的鞍周期轨道 L_s 的坐标向右时, 系统 (2) 的动力学双稳性发生 [见图 5(a)]。

让我们回过头来考虑系统 2 在图 6 中插图 3 中分岔曲线 B_1 和 B_2 之间的双稳扇区的解的行为。

在我们的现象学描述中, 我们假设相点在慢速运动表面 M_{eq} 和 M_{LC} 之间有瞬间的垂直跳跃。在神经元模型中, 这些跳跃的出现可能在相空间的投影中有所不同, 例如图 2 和图 9d, 分别呈现了 (m_{K2}, V) -和 (m_{K2}, h_{Na}) 相图。

神经元模型 (1) 的双稳定性如图 5(b) 所示。根据初始条件, 如果初始点在稳定周期轨道的吸引域内, 系统可能产生强直脉冲, 或者产生爆发活动。鞍期轨道分离了这些吸引域。对慢-快系统解的拓扑结构的了解, 使我们对不同类型的刺激如何使神经元的操作在紧张刺激和突发模式之间切换有了清晰的直观认识。刺激对缓慢变量 m_{K2} 的影响显然是最重要的。对于图 5(b) 所示的参数区域, 如果 m_{K2} 选择低于 0.16, 则观察到强直性峰值, 而当 V 和 h_{Na} 的初始值相同时, 超过阈值 0.17 则发生爆裂。

当控制参数 V_{K2} 转变是下降的, 稳定的和不稳定的周期轨道移动的距离, 这样的不稳定流形鞍轨道可以不再局限盆地的吸引力的稳定轨道阶段点往往因为它跳的超极化阶段破裂, 如图 5 所示化合物。这种情况对应于

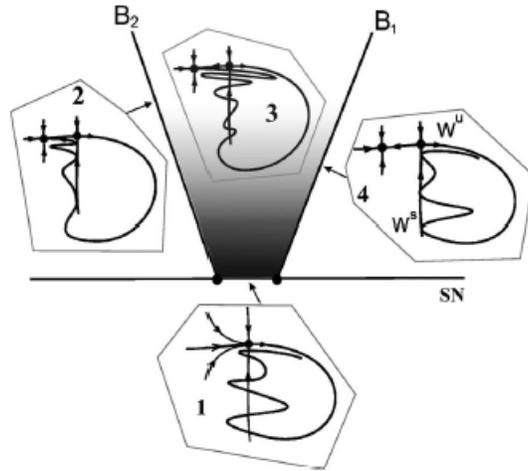


图 6: 有三个主要的分支曲线在展开一个悲伤节点不动点的 Lukyanov-Shilnikov 分支与非中心同形诊所 (插图 1 显示 Poincaré 地图)。暗区边界 B_1 和 B_2 这两条分岔曲线对应于鞍不动点集 W^* 和不动点集 W^n 之间的第一个 (图 4) 和最后一个 (图 2) 同宿切线。在这个扇区中存在的复杂双曲结构是由于这些集合的横向同宿交叉 (插图 3)。在分叉曲线 SN 上所示的线段下方的鞍节点消失后, 这个结构也将继续存在。

图 6 中曲线 B_2 左侧的插图 2。在这里, 神经元可能只表现出强直性尖峰。

可以看到, 随着控制参数向两个区域之间的过渡值移动, 爆发阶段的持续时间可以无限制地增长, 而爆发间隔几乎保持不变, (见图 7 和图 8)。爆炸周期增长的估计由 $T(z, \alpha^*)|\ln(\alpha - \alpha^*)|$ 给出, 其中 α^* 是控制参数从边界 B_1 到爆炸区域的偏差, $T(z, \alpha^*)$ 为给定 z 处快子系统的曲面 M_{LC} 上的极限环的周期。还要注意破裂行为不一定是普通但也可以混乱, 尤其是当相位点可能通过关闭的稳定周期轨道 (图 10)。

在边界 B_2 的左侧, 双稳结束, 使主音脉冲成为主导区域。对于模型 (2), 当 z_{sn}^l 处左膝点位于 M_{LC}^s 上鞍周期轨道 L_s 左侧时, 会出现这种情况。任何轨迹开始在右边的稳定流形 W_s 鞍稳定周期轨道会吸引一个后一个周期的破裂 (见插图 2 图 6)。相应的神经元系统的相空间的肖像 (1) 图 5 所示 (c)。

系统的间歇发生在 B_1 和 B_2 边界之间 (见图 6 中的插图 3)。在这里, 系统在开始发射连续的峰值之前可能会产生一系列的突发。火车上爆发的确切次数和每次爆发的持续时间是无法预测的。这是图 6(插图 3) 所示的同宿摆动导致的复杂位移动力学的另一个结果。图 10 显示了由 4 个突发组成的混沌列车。在具有 $\mu \ll 1$ 的奇摄动系统中, 与间歇相对应的参数区间宽度很小。此外, 它与不稳定流形 W^u 的管径成正比, 当它回到鞍节点周期轨道时, 管径会收缩, 如图 1d 所示。回想一下, M_{eq} 的低超极化分支是由快速子系统的稳定平衡态组成的。利用 Liouville 定理, $e^{(\text{div}F + \mu)\tau}$ 在 M_{eq} 的低支上给出了体积压缩的一个低估计, $\tau \simeq (z_{sn}^{lc} - z_{sn}^l)$, $\text{div}F < 0$ 。因此, 如果 μ 很小, 则不稳定流形 W^u 的管径也很小, 因此, 是参数空间中间歇区间的大小。这使得在奇异摄动系统中很难发现这种间歇过渡。另一方面, 它的存在可以作为系统没有多个时间尺度上运行的间接证据。

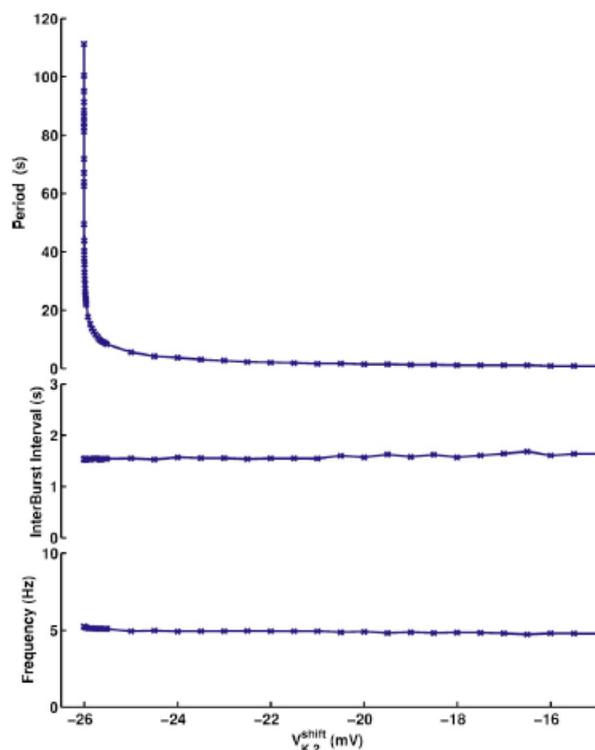


图 7: 突变过程中的时间特征。破裂期 (顶表) 随着 $\sim |\ln(V_{K2}^{\text{Mift}} + 0.2600866)|$ 。突发持续时间的对数拟合如图 8 所示。脉冲间隔 (中间) 和峰值频率 (底部) 几乎保持不变。

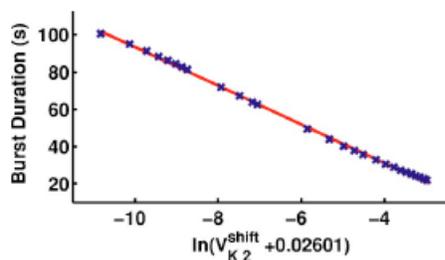


图 8: 爆发持续时间与控制参数 V_{K2} 的对数拟合。需要注意的是, 突发持续时间遵循同样的规律, 因为在指定的参数区间内, 突发间隔几乎没有变化。Logarithmic fit of the dependence of the burst duration on the control parameter V_{K2} .

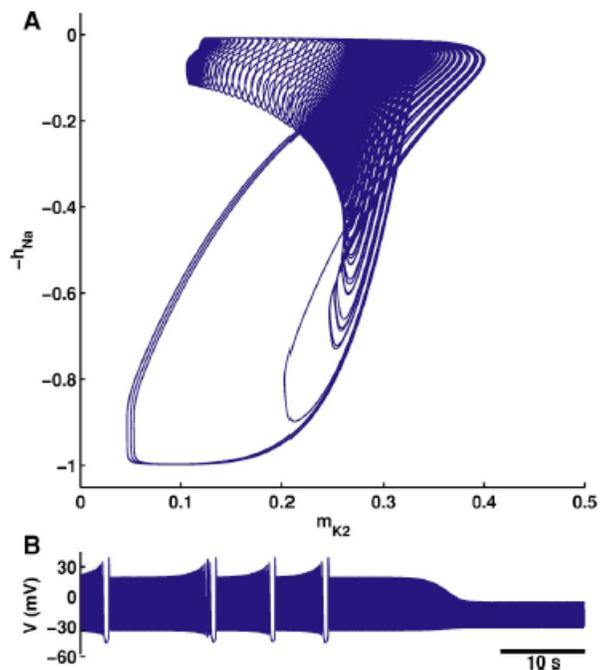


图 9: 间歇性过渡到强直性尖峰。在稳定的周期轨道捕获相位点之前, 产生了许多爆发, 如图中的投影所示。($-h_1, m_K$) (a) 和作为电压-时间序列 (b)。模型 (1) 在控制参数 $V_{K2} = 0.03367$ V。这种间歇性对应于图 6 中的区域 (3)。

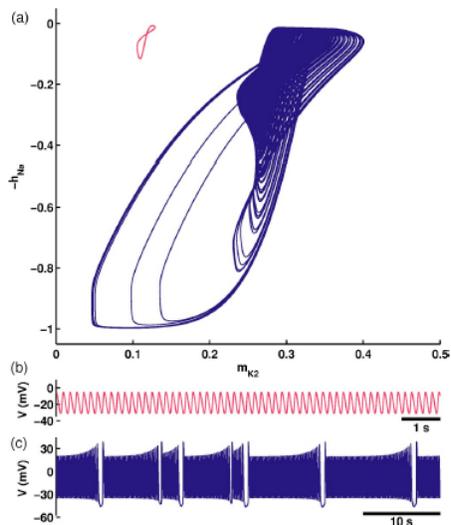


图 10: 在 $V_{K2} = 0.0336709$ V 的混沌爆发在 $(-h_2, m_K)$ 平面上的投影 (a) 和电压-时间序列 (b)。如图 2 所示, 调整 V_{K2}^{sifit} 可使突发现象正规化。

5 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马鞍节点周期性轨道与非中心同曲线轨道的一维分叉。

我们在一个水蛭神经元模型 (1) 中确定了这种情况。这种分叉首次被证明发生在描述物理实体动力学的自主模型中。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，我们为奇异扰动系统的平均化方法开发了一个几何框架。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一维的，它可以在电生理实验中被发现。关键分叉的特征是：(1) 强直突发和突发共存；(2) 两种制度之间的平稳过渡；(3) 突发持续时间在走向强直突发过程中的对数增长；以及 (4) 瞬时突发转为强直突发的混乱间歇。

6 致谢

We thank D. Turaev for helpful comments. The numeric analysis of system (1) utilized the software packages CONTENT [36]. A.S. acknowledges the RFBR Grants No. 02-01- 00273, No. 05 01 00558 and No. 01-01-00975. G.C. and R.L.C. were supported by NIH Grant No. NS43098. A.S and G.C. appreciate a GSU internal research team and Brains and Behavior grants.

7 参考文献

- [1] E. Marder and R.L. Calabrese, *Physiol. Rev.* 76, 687 (1996),
- [2] M. Stetiade, D. A. McComnick, and T. J. Sejaowski, *Science* 262, 679 (1993).
- [3] E. Tehikevich, N. Desai, E. Walcott, and F. Hoppensteadt, *Trends Neurosci.* 26, 161 (2003).
- [4] J. Lisman, *Trends Neurosci.* 20, 38 (1997).
- [5] I. 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] CC 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 and R.L. Calabrese. *Neurocomputing* 159, 159 (2001).
- [12] J. Hounsgaard and O. Kien, *J. Physiol. (London)* 414, 265 (1989),
- [13] H. Lechner, D. Baxter, C. Clark, and J. Byrne, *J. Neurophysiol.* 75, 957 (1996)
- [14] G. Tortigiano, E. Marder, and L. Abbott, *J. Neurophysiol.* 75, 963 (1996).
- [15] E. Marder, L. Abbott, G. Tunigiano, Z. Lin, and J. Golowasch, *Proc. Natl. Acad. Sci. US.A.* 26.93(24), 13481 (1996).
- [16] X. J. Wang, *Neuroscience* 9(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 Biomati. 71, 267 (1987)
- [20] V. N. Belykh, I. V. Belykh, M. Colding-Joregensen, and 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] AL. Hodgkin and AF. Husley, J. Physiol. (London) 117, 500 (1952).
- [27] G. 8. Cymbatyuk, Q. Gaudry, M.A. Masino, and RL. Cala- brese J. Neurosci. 22, 10580, 2002.
- [28] C. A. Opdyke and R.L. Calabrese, J. Comp. Physiol. 175, 781 (1994).
- [29] A. Hil, J. Lu, M. Masino, O. Olsen, and RL. 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. Math. Dokl. 1, 611 (1960).
- [32] L. Shilnikov, A. Shilnikov, D. Turaev, and L. Chua, Methods Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics, Vol. 1 (World Sci- entific, Singapore, 1998), Vol. I (2001).
- [33] A. Shilnikov and G. Cymbalyuk, Phys. Rev. Lett. 94, 048101 (2005).
- [34] V. Lukaynov and L. Shilnikov, Sov. Math. Dold. 19(6), 1314 (1978).
- [35] A. Shilnikov, L. Shilnikov, and D. Turaev, Mose. Math. J 5(1), 205 (2005).
- [36] conTENT is available at <ftp://ftp.cwi.nl/pub/CONTENT>.
- [37] G. Cymbalyuk and A. L. Shilnikov, J. Comput. Neurosci. 118(3), 255 (2005)

Temporary page!

\LaTeX was unable to guess the total number of pages correctly. As there was some unprocessed data that should have been added to the final page this extra page has been added to receive it.

If you rerun the document (without altering it) this surplus page will go away, because \LaTeX now knows how many pages to expect for this document.