
Principle of neural computation

多功能中心模式发生器中多节奏迸发的序参量

Order parameter for bursting polyrhythms in multifunctional central pattern generators

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](#)

Order parameter for bursting polyrhythms in multifunctional central pattern generators

Jeremy Wojcik, Robert Clewley, and Andrey Shilnikov
Phys. Rev. E **83**, 056209 – Published 16 May 2011

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

Article References Citing Articles (32) PDF HTML Export Citation

原著 Jeremy Wojcik, Robert Clewley, and Andrey Shilnikov
翻译 Song Jian (School of Mathematics in SCUT)

PHYSICAL REVIEW E

journal homepage: <https://journals.aps.org/pre/abstract/10.1103/PhysRevE.83.056209>

Author information

Order parameter for bursting polyrhythms in multifunctional central pattern generators

Article history:

Published 16 May 2011

Jeremy Wojcik, Robert Clewley, and Andrey Shilnikov

AFFILIATIONS

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

摘要【ABSTRACT】

我们研究了在由三个抑制性突触相互耦合的霍奇金-赫胥黎型细胞组成的中央模式发生器网络中几种共存的突发模式的多稳定性。我们认为，神经元的占空比等时间特性和耦合强度的不对称性决定了脉冲多节律及其分支之间的切换控制。提出了一种计算上有效的方法，将九维网络的动力学简化为中间神经元间相位滞后的二维庞加莱返回映射。

文章导航

1 引言【INTRODUCTION】	5
2 致谢	7
3 APPENDIX	9
4 参考文献	10

1 引言【INTRODUCTION】

中央模式发生器（CPG）是一个由细胞组成的神经微循环，其协同作用在没有感觉输入的情况下，有节奏地产生突发模式，决定动物和人类的运动行为，如心跳、呼吸和运动 [1]。虽然一个专门的 CPG 能稳健地产生单一的模式，但一个多功能的 CPG 能灵活地产生不同的节奏，如暂时不同的游泳与爬行，以及水蛭的血液循环模式的交替 [2,3]。这种节律之间的切换归因于 CPG 的吸引子之间的输入依赖性切换。

在此，我们分析了由三个内源性爆发的水蛭心间神经元 [4] 通过快速抑制性化学突触 [5] 耦合（互惠）的九维（9D）模型中的节律模式的多稳定性和转变。我们使用快速阈值调节 [6] 意味着，当驱动细胞的电压低于（高于）突触阈值时，突触后的电流为零（最大化）。这是一种固有的双向不对称的耦合形式。许多解剖学和生理学上不同的 CPG 电路涉及三细胞的图案 [7]，包括刺龙虾幽门网络、Tritonia 游泳电路和 Lymnaea 呼吸性 CPG [8]。我们展示了多稳态图案的节奏是如何通过生理上合理的扰动来改变突发的相对时间来选择的。我们还展示了如何通过改变突发的占空比和改变环周围的耦合来控制可能的节律结果的集合。

我们提出了一个新的计算工具，用于详细检查具有耦合不对称性和任意耦合强度的生物物理 CPG 模型中的多节奏爆发情况。该工具将大型网络中爆发节律的稳定性和存在性问题简化为对相位滞后的 Poincare 返回映射的固定点（FPs）的分叉分析。我们的方法是基于细胞从抑制状态的延迟释放，并补充了相位重置技术，允许彻底探索网络动力学与尖峰细胞 [9]。它表明，更一般的抑制性网络拥有稳定的突发模式，而这种模式在类似的具有间隙连接耦合的三振荡器图案中是不会出现的，因为它是双向对称的 [10]。

突发的占空比（DC），是细胞突发期的一部分，已被证明是一个秩序参数，调节动机同步特性 [5,11]。直流对大多数细胞的固有参数的波动是敏感的，并受到应用和突触电流的影响 [4,5]。我们把 DC 隐含地视为一个分叉参数，它定义了短（DC20%）、中（DC50%）和长（DC80%）的突发模式。DC 由中间神经元的两个内在参数控制，它改变了水蛭心脏中间神经元中钾电流的激活。

在这项研究中，我们考虑使用最大电导率 $\tilde{g}_{syn} = 5 \times 10^{-4} nS$ 的标称值来考虑一个充分的弱耦合的图案。这种耦合强度保证了瞬态相对缓慢地收敛到动机的锁相状态，因此允许我们可视化平滑的轨迹，详细地暴露了相位滞后返回图的结构，在这种情况下定性地类似于时间连续的平面矢量场。在这种情况下获得的研究结果为用同样的技术理解强耦合、非同质图案中更复杂的模式奠定了基础。该图案的不对称性受另一个分叉参数 g_{\odot} 的制约，该参数从标称值 \tilde{g}_{syn} 中强制（削弱）逆时针（顺时针）耦合强度 $g_c^{cc} = \tilde{g}_{syn}(1 \pm g_{\odot})$ $0 \leq g_{\odot} \leq 1$ 。

由于网络振荡的周期可以在时间上波动，我们定义了细胞 2（绿色）和细胞 3（红色）相对于参考细胞 1（蓝色）在电压 V_i 增加通过阈值 $\Theta_{th} = -40mV$ 时开始爆发的延迟（图 1）。最初的延迟是由细胞 2 和 3 从抑制中及时释放控制的（图 2）。随后的延迟在细胞 1 的周期内归一化，定义了一个序列或前向轨迹 $\{\Delta\phi_{21}^{(n)}, \Delta\phi_{31}^{(n)}\}$ 的相位滞后返回图，在环形的 $[0, 1] \times [0, 1]$ 上有 $\Delta\phi_{i1} \bmod 1$ 。这些地图在 $40/ \times 40$ (或更多) 的初始点网格上被列出。迭代结果在图 3-5 中被连接起来以保持秩序。然后，我们研究这些地图的动态特性，找到固定点并评估其稳定性，检测周期性和异轴性轨道，并在参数 DC 和 g_0 变化时确定基本分岔。

图 3(a) 显示了 $(\Delta\phi_{31}, \Delta\phi_{21})$ 的 S_3 对称、中等爆裂图案的相位滞后图。该图有五个稳定的 FP，对应于共存的锁相节奏。在 $(\Delta\phi_{31} \approx \frac{1}{2}, \Delta\phi_{21} \approx 0)$ 的（红色）FP，（绿色）FP $(0, \frac{1}{2})$ ，（蓝色）FP $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$ ，（黑色）FP $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ ，以及（紫色）FP $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ 。FP 的吸引盆地被六个鞍座（相图中的小灰点）的分离矩阵（传入和传出集）所划分。 $(0,0)$ 的邻域在高倍镜下有一个复杂的结构（未显示），但实际上是排斥的。由于爆发之间的重叠和相互作用，以及瞬间相位的测量和定义的轻微模糊性，FP 的位置并不对应于准确的分数。

FP 的坐标决定了图案的爆发节奏内的相位锁定状态，其符号表示如下。 $(1 \prec 2 \prec 3)$ 和 $(1 \prec 3 \prec 2)$ 分别代表顺时针和逆时针方向的突发波，围绕着环 [图 2 中电压轨迹的第 (ii) 和 (iii) 节] 分别对应于位于 $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ 和

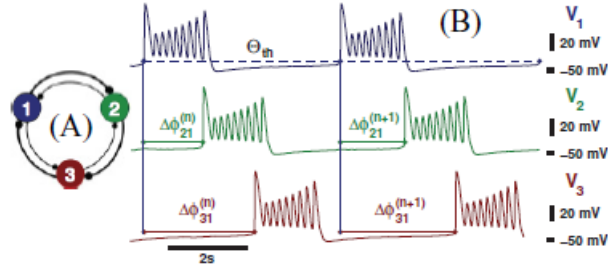


图 1: (Color online) (a) Three-cell motif with asymmetric clockwise vs counterclockwise connection strengths. (b) Voltage traces: the phase (mod 1) of reference cell 1 (blue) is reset when V_1 reaches threshold $\Theta_{th} = -40$ mV. The time delays between the burst onset in the reference cell 1 and the burst onset in cells 2 (green) and 3 (red), normalized over the recurrent time of cell 1, define a sequence of phase lags $\{\Delta\phi_{21}^{(n)}, \Delta\phi_{31}^{(n)}\}$.

$(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ 附近的 FP。

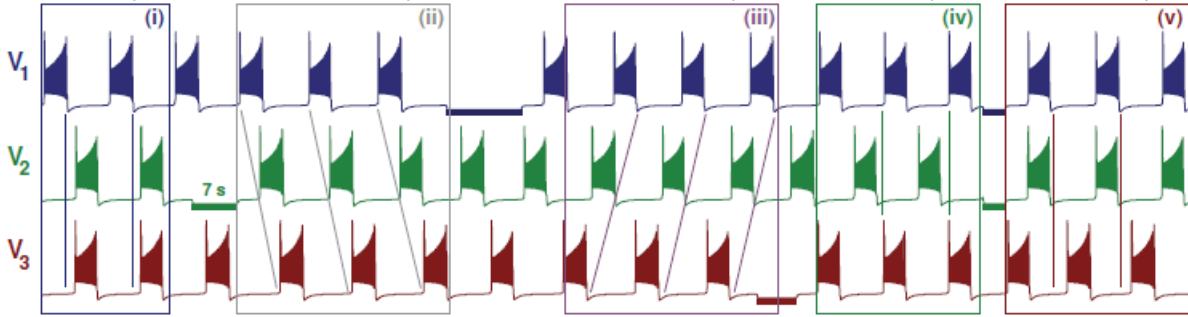


FIG. 2. (Color online) Five polyrhythms in the medium bursting motif at $g_{syn} = 5 \times 10^{-3}$ (increased to secure short transients for the purpose of illustration). Inhibitory pulses (horizontal bars) suppress the targeted cells, thus causing switching between co-existing rhythms: $(1 \perp \{2||3\})$ in episode (i), traveling waves $(1 < 2 < 3)$ in (ii) and $(1 < 3 < 2)$ in (iii), followed by $(2 \perp \{1||3\})$ led by cell 2 in (iv). Having released cells 1 and 2 simultaneously, cell 3 leads the motif in the $(3 \perp \{1||2\})$ rhythm in the last episode.

图 2: (Color online) Five polyrhythms in the medium bursting motif at $g_{syn} = 5 \times 10^{-3}$ (increased to secure short transients for the purpose of illustration). Inhibitory pulses (horizontal bars) suppress the targeted cells, thus causing switching between co-existing rhythms: $(1 \perp \{2||3\})$ in episode (i), traveling waves $(1 < 2 < 3)$ in (ii) and $(1 < 3 < 2)$ in (iii), followed by $(2 \perp \{1||3\})$ led by cell 2 in (iv). Having released cells 1 and 2 simultaneously, cell 3 leads the motif in the $(3 \perp \{1||2\})$ rhythm in the last episode.

除了对称图案中的这些节律(其稳定性先验未知),其他三个 FP 对应于一个细胞反相发射的节律 ($\Delta\phi \sim \frac{1}{2} \perp$) 对抗两个细胞同时反相爆发 ($\Delta\phi = 0 \parallel$)。在 $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$ 的稳定 FP 对应于 $(1 \perp \{2||3\})$ 模式 [图 2 的情节 (i)]; FP $(0, \frac{1}{2})$ 对应 $(2 \perp \{1||3\})$ 模式 [插曲 (iv)]; FP $(\frac{1}{2}, 0)$ 对应 $(3 \perp \{1||2\})$ 模式 [插曲 (v)]。我们注意到,在水蛭心跳心电图 [3] 和 Tritonia 心跳图中,在蠕动和同步节律之间的切换时,都记录到了这种反相模式。在 Tritonia CPG 的逃逸游泳过程中 [8]。

多功能基序中节律结果的选择取决于细胞的初始相位分布。对图 3(a) 中 FP 吸引池的评估表明,当细胞同时从外部抑制中释放时,例如在初始阶段重置时,介质爆发基序可以产生五种几乎相等的强劲节奏之一。相

位滞后图的几何形状也告诉我们如何通过特定的相位方向上干扰母题来切换到特定的节奏，即推进或延迟细胞。从生物物理学上讲，控制开关的一种可行的方法是应用适当时间的超极化脉冲来暂时抑制目标细胞。图 2 演示了对称的中等爆破 motif 的方法。

对称图案在介质情况下的映射比较 [图 3 和 5(b)]、短脉冲 (图 4) 和长脉冲 (图 5(a)) 表明直流电是一个生理学上合理的参数，它决定了主要的可观察节律。也就是说，短爆发使得对称母题中不可能同时出现顺时针 ($1 \prec 2 \prec 3$) 和逆时针 ($1 \prec 3 \prec 2$) 行波，因为对应的 FPs 一开始是不稳定的。相反，对称的长爆破 motif 不太可能产生反相位节律，因为对应的 FPs 具有狭窄的吸引盆，在行波对应的 FPs 之间平均分配。

接下来，我们研究了相位差图的 FP 的分岔，因为该图案通过增加 g_0 变得 Z_3 旋转 (a) 对称，这就执行了逆时针，削弱了时钟导向的突触。极限 $g_0 \rightarrow 1$ 使该图案成为单向耦合，只有 ($1 \prec 2 \prec 3$) 的节奏可以观察。在这里，位于 $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ 的 FP 在整个相位范围内扩大了其吸引盆地。图 3 和 5(b) 显示了中爆发动机的相位滞后图的中间阶段的结构转变。首先，当 g_0 增加到 0.154 时，三个鞍座远离 $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ 处的 FP，从而增加其吸引盆地，并接近对应于反相爆发节奏的稳定 FP。同时，其他三个马鞍向 $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ 对应于 ($1 \prec 2 \prec 3$) 节奏的 FP 移动，缩小其盆地。随着 g_0 的进一步增加，单元格右下方的吸引子和马鞍通过马鞍节点 (SN) 分叉而合并和消失。增加 g_0 使得 ($1 \prec 2 \prec 3$) 节奏的 FP $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ 成为全局主导 [图 5(b)]，在附近的三个马鞍塌陷到 FP $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ 之后。长爆裂图案中的分岔也类似，只是 SN 分岔发生在较小的 g_0 值上。

短距离爆发图案中的分叉序列有质的不同：SN 分叉发生在较高的不对称度 ($g_0 \approx 0.48$)，被另一个分叉延迟，使顺时针方向的旅行模式成为该图案的全局吸引子。为了变得稳定，位于 $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ 的相应 FP 经历了二次超临界的 Andronov-Hopf 或 torus 分岔。图 4(b) 描述了在 $g_0 = 0.2$ 时的地图，显示了在给定的 FP 周围三个鞍座之间的异线连接附近的稳定不变曲线。该不变曲线与电压轨迹中 ($1 \prec 2 \prec 3$) 节奏内缓慢相位抖动的出现有关。一旦它在 $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ 处塌陷到 FP 上，不对称图案就会获得一个新的强有力的 ($1 \prec 2 \prec 3$) 节奏，从而产生四个可能的爆发结果。

相位延迟图中 FPs 的稳定性事实上证明了由一个主题产生的匹配节奏结果的可观察性，无论对称与否。虽然某些节奏的存在，如通用的 ($1 \prec 2 \prec 3$) 和 ($1 \prec 3 \prec 2$)，在一个三细胞的基序中，可以用对称论证假设地推断，但节奏的稳健性和可观察性必须通过精确的计算验证来证明。因为它们的稳定性与爆破细胞的时间特性密切相关。利用所提出的计算技术，将 9D 三细胞图案的动力学减少到对突发细胞之间的无方程二维映射的分析。我们利用所提出的计算技术，将 9D 三细胞图案的动力学还原为对爆发细胞之间相位滞后的无方程二维映射的分析，证明了互为抑制的 (非) 同质网络可以是多态的，也就是说，它可以产生几种不同的多节奏爆发模式。研究表明，三细胞图案的可观察节律不仅由其 (a) 对称性决定，而且还由占空比决定，占空比是突发网络的秩序参数的作用。对这个由神经元模型组成的 9D 图案中多节奏的存在性、稳定性和可能的分叉的了解，对于推导出具有混合性、抑制性和兴奋性突触的非均质生物 CPG 的缩小的、现象学上准确的相位模型至关重要。方程式和数值算法的细节见附录。

2 致谢

We thank W. Kristan, A. Neiman, P. Ashwin, C. Laing, and R. Lin for valuable suggestions, and M. Brooks for taking part in the pilot phase of the project. We acknowledge support from NSF Grants CISE/CCF-0829742 (to R.C.), DMS-1009591, RFFI Grant No. 08-01-00083 (to A.S.) and Grant opportunities for Russian scientists living abroad Project No. 14.740.11.0919, and the GSU Brains & Behavior program.

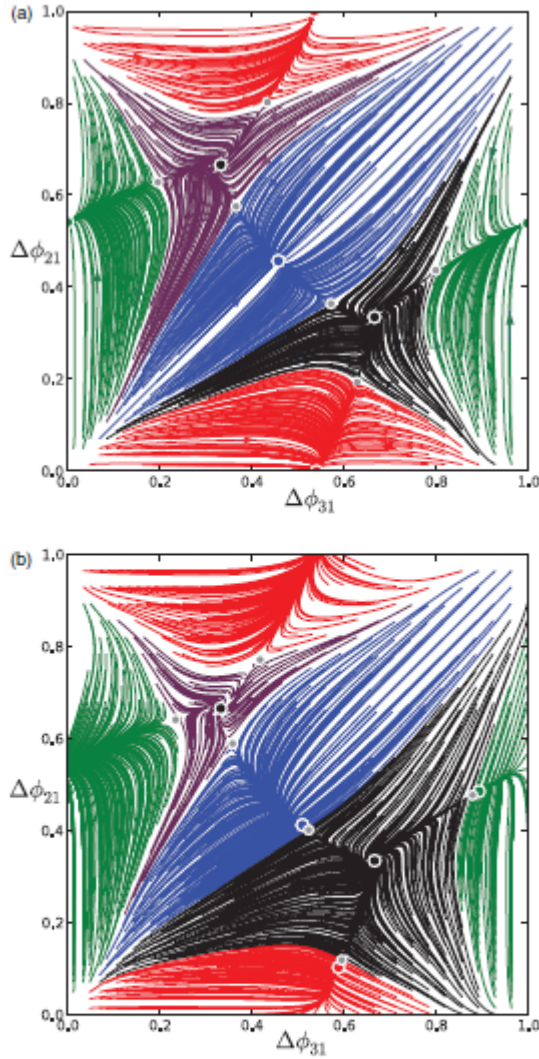


FIG. 3. (Color online) (a) Phase-lag map for the symmetric, medium bursting motif showing five stable FPs: (red) dot at $\sim (\frac{1}{2}, 0)$, (green) $(0, \frac{1}{2})$, (blue) $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$, (black) $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$, and (purple) $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$, corresponding to the antiphase $(3 \perp [1 \parallel 2])$, $(2 \perp [1 \parallel 3])$, $(1 \perp [2 \parallel 3])$ bursts, and traveling clockwise $(1 < 2 < 3)$ and counterclockwise $(1 < 3 < 2)$ waves; the attraction basins are divided by “separatrices” (stable sets) of six saddles (small grey dots). Arrows indicate the forward iterate direction in the phase plane. (b) Asymmetric motif at $g_{\perp} = 0.154$ near the saddle-node bifurcations annihilating three stable FPs for antiphase bursting rhythms.

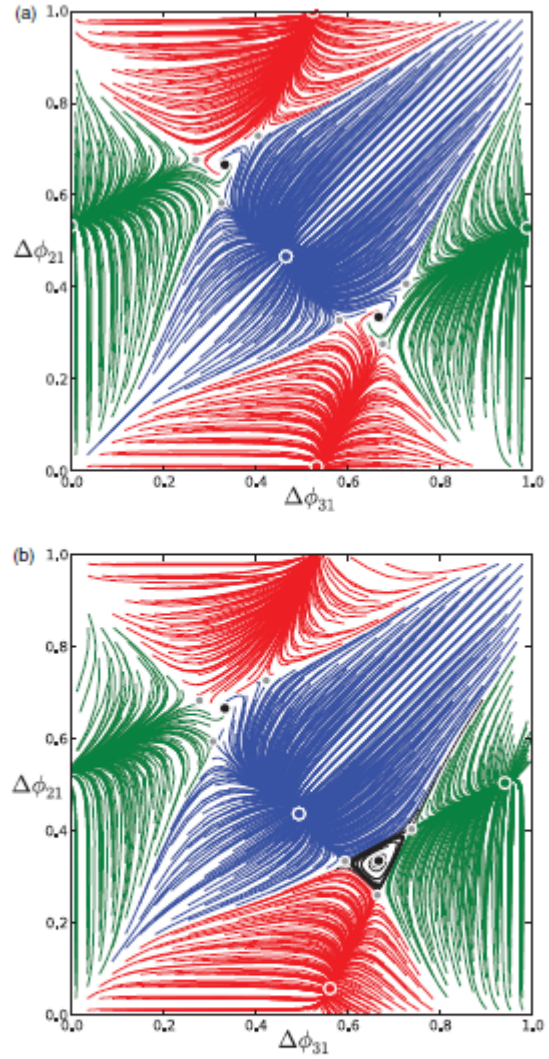


FIG. 4. (Color online) (a) Phase-lag map for the symmetric, short bursting motif showing only three stable FPs [blue dot at $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$, red dot at $(\frac{1}{2}, 0)$, and green dot at $(0, \frac{1}{2})$] corresponding to antiphase rhythms where one cell bursts followed by synchronized bursts in the other two cells. Unstable FPs at $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ and $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ exclude the clockwise $(1 < 2 < 3)$ and counterclockwise $(1 < 3 < 2)$ traveling waves from the repertoire of the short bursting motif. (b) Map for the asymmetric motif ($g_{\perp} = 0.2$) depicting a stable invariant curve near a three-saddle connection around the FP at $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$.

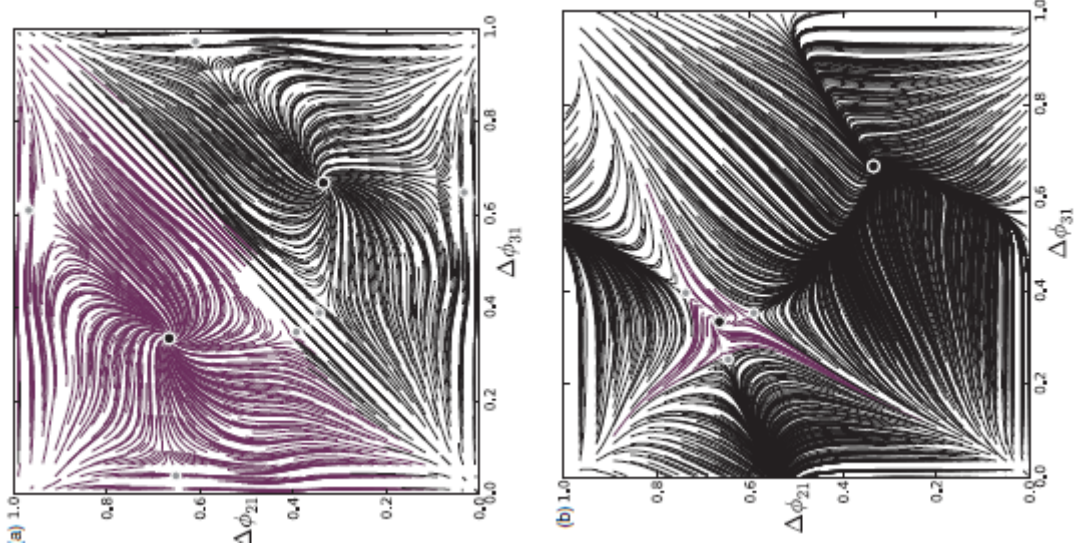


图 3: (Color online) (a) Phase-lag map for the symmetric, long bursting motif revealing two equally dominant attractors: $(\frac{2}{3}, \frac{1}{3})$ and $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ for $(1 < 2 < 3)$ and $(1 < 3 < 2)$ traveling rhythms. (b) Map for the asymmetric ($g_0 = 0.3$) medium bursting motif depicting two persistent attractors: the one for the clockwise ($1 < 2 < 3$) rhythms prevails over the attractor for the counterclockwise ($1 < 3 < 2$) rhythm. Further increase in g_0 leads to the only observable ($1 < 2 < 3$) rhythm, after FP at $(\frac{1}{3}, \frac{2}{3})$ merges with three nearby saddles.

3 APPENDIX

模型: 水蛭心脏中间神经元的简化模型由以下三组非线性耦合微分方程给出:

$$\begin{aligned}
 C \frac{dV}{dt} &= -I_{Na} - I_{K2} + I_L - I_{app} - I_{syn+} \\
 I_L &= \bar{g}_1 (V - E_1) \\
 I_{K2} &= g_{K2} m_{K2}^2 (V - E_K) \\
 I_{N2} &= \bar{g}_{N2} m_{Na2} h_{Na2} (V - E_{Na}) \\
 m_{Na} &= m_{N2}^\infty(V) \\
 \tau_{N2} \frac{dh_N}{dt} &= h_{Na}^\infty(V) - h \\
 \tau_{K2} \frac{dm_{K2}}{dt} &= m_{K2}^\infty(V) - m_{K2}
 \end{aligned}$$

这里, $C = 0.5\text{nF}$ 是膜电容; V 是膜电位, 单位为 V; I_{Na} 是具有缓慢失活 h_{Na} 和快速激活 m_{Na} 的钠电流。 I_{K2} 是激活 m_{K2} 的慢速持久钾电流; I_L 是泄漏电流, $I_{app} = 0.006\text{nA}$ 是外加电流。最大电导值为 $\bar{g}_{K2} = 30\text{nS}$, $\bar{g}_{Na} = 200\text{nS}$, 和 $g_L = 8\text{nS}$ 。反转电位为 $E_{Na} = 0.045\text{ V}$, $E_K = -0.07\text{ V}$, 以及 $E_L = -0.046\text{ V}$ 。门控变量的时间常数为 $\tau_{K2} = 0.9\text{ s}$ 和 $\tau_{Na} = 0.0405\text{ s}$ 。门控变量的稳态值, $h_{Na}^\infty(V)$, $m_{Na}^\infty(V)$, $m_{K2}^\infty(V)$, 由以下玻尔兹曼方程给出 $h_{Na}^\infty(V) = \{1 + \exp[500(V + 0.0325)]\}^{-1}$,

$$m_{Na}^\infty(V) = \{1 + \exp[-150(V + 0.0305)]\}^{-1}, \quad (\text{A1})$$

$$m_{K2}^\infty(V) = \{1 + \exp[-83(V + 0.018 + V_{K2}^{\text{shin}})]\}^{-1}.$$

突触电流通过快速阈值调制范式建模如下：

$$I_{\text{syn}} = \sum_{j=1}^n \tilde{g}_{\text{syn}} (1 \pm g_0) (E_{\text{syn}}^{\text{inh}} - V_i) \Gamma(V_j - \Theta_{\text{syn}}) \quad (\text{A2})$$

逆转电位 $E_{\text{syn}}^{\text{inh}} = -0.0625$ 被设定为小于 $V_i(t)$ ，即突触为抑制性。突触耦合函数是由正态函数来模拟的 $\Gamma(V_j) = 1/(1 + \exp[-1000(V_j - \Theta_{\text{syn}})])$ 。阈值 $\Theta_{\text{syn}} = -0.03$ V 的选择是为了使突发中的每个尖峰都能达到它。这意味着突触前第 j 个神经元的突触电流在其膜电位超过突触阈值后，一旦该神经元开始活动，就会启动。

该模型的内在分叉参数 $V_{\text{K2}}^{\text{sth}}$ 是偏离 $V_{1/2} = 0.018$ V，对应于 $m_{\text{K2}}^{\infty} = 1/2$ 的半激活钾通道。在公式 (A1) 中，减少 $V_{\text{K2}}^{\text{shift}}$ 会延迟 m_{K2} 的激活。给定的神经元模型的分叉参数的爆发范围是 $[-0.024235, -0.01862]$ ；对于较小的 $V_{\text{K2}}^{\text{shift}}$ ，模型进入强直突发模式，或在上值时成为超极化静止状态。通过改变 V_{K2} （或者 I_{app} ），我们可以改变突发的占比（[突发持续时间]/[突发周期] 的比率），从 1 到 0，在本研究中，我们使用 $V_{\text{K2}} = -0.01895$ V, $V_{\text{K2}}^{\text{N2}} = -0.021$ V 和 $V_{\text{K2}}^{\text{N1}} = -0.0225$ V，分别对应于短（~ 20%）、中（~ 50%）和长（~ 80%）爆裂。关于通过蓝天灾变的突发和强直棘波之间的过渡，以及通过蓝天灾变的强直棘波，以及在这个水蛭心脏间神经元模型中的分叉的进一步细节可以在参考文献 [10] 中找到。

数值方法：所有数值模拟和相位分析均使用 PYDSTOOL 动态系统软件环境 (版本 0.88)[12] 进行。这个软件是免费提供的。本研究中网络的具体说明和辅助文件将根据需要提供。

从 9D 网络模型中构建 2D 相位映射的算法是基于这样的观察：单个模型的两个解 $\mathbf{x}(t) = \psi(\mathbf{x}_0; t)$ 和 $\mathbf{x}(t) = \psi(\mathbf{x}_0; t + \tau)$ 的单个模型可以被认为是在不同的初始时间通过 \mathbf{x}_0 的初始 T 周期性爆裂轨道的同一个解。通过从 \mathbf{x}_0 释放不同延迟 τ , ($0 < \tau < T$) 的解，我们可以产生一组密集的初始点，在足够弱的耦合情况下，这些初始点为网络的解提供了良好的一阶近似。

图中绘制的每个相位滞后序列 $\{\Delta\phi_{31}^{(n)}, \Delta\phi_{21}^{(n)}\}$ 从初始滞后 $(\Delta\phi_{31}^{(0)}, \Delta\phi_{21}^{(0)})$ 开始。这是相对于细胞 1 的复发时间，每次其电压增加到阈值 $\Theta_{\text{th}} = -40$ mV 时测量的相位差。 Θ_{th} 标志着一个突发事件的尖峰段的开始。由于细胞的相互作用，该复现时间是先验的，我们通过选择猜测值 $(\Delta\phi_{31}^*, \Delta\phi_{21}^*)$ 来估计它，直至一阶，作为同步解的周期 T_{synch} 的一部分。同步解对应的是 $\Delta\phi_{31} = \Delta\phi_{21} = 0$ 。通过在 $V_1 = \Theta_{\text{th}}$ 与 $\phi = 0$ 的时刻确定 $t = 0$ ，我们可以通过时间 ($0 \leq t < T_{\text{synch}}$) 或相位滞后 ($0 \leq \Delta\phi < 1$) 来参数化这个解。对于弱耦合和小滞后，递归时间接近 T_{synch} , and $(\Delta\phi_{31}^*, \Delta\phi_{21}^*) \approx (\Delta\phi_{31}^{(0)}, \Delta\phi_{21}^{(0)})$ 。我们使用以下算法将真实的初始滞后期均匀地分布在覆盖相位图的 40×40 的方形网格上。

我们从 $V_1 = \Theta_{\text{th}}$ 时的同步解的 (V^0, n^0, h^0) 初始化单元 1 在 $t = 0$ 的状态。然后，我们在模拟中通过抑制单元 2 和 3 的持续时间 $t = \Delta\phi_{21}^0 T_{\text{synch}}$ 和 $\Delta\phi_{31}^0 T_{\text{synch}}$ 分别创建初始相位滞后状态。释放时，单元 2 和单元 3 从初始点 (V^0, n^0, h^0) 初始化。在耦合后的第二个周期，我们开始记录单元 2 和 3 与参考单元 1 之间的相位滞后序列，将网络周期调整到远离 T_{synch} 。在更强的耦合（通过 g_0 增加不对称性）的情况下， T_{synch} 和单元 1 的第一个递归时间之间的差距扩大，我们使用“射击”算法追溯调整初始相位，使初始相位滞后充分接近方形网格上的均匀分布位置。

4 参考文献

1.L. Glass, Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. <https://doi.org/10.1073/pnas.0504511102> 102, 10409 (2005).
Google ScholarCrossref

- 2.E. Marder and R. L. Calabrese, *Physiol. Rev.* 76, 687 (1996). Google ScholarCrossref
- 3.C. M. Gray and W. Singer, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* <https://doi.org/10.1073/pnas.86.5.1698> 86, 1698 (1989). Google ScholarCrossref
- 4.M. Bazhenov, M. Stopfer, M. Rabinovich, R. Huerta, H. D. I. Abarbanel, T. J. Sejnowski, and G. Laurent, *Neuron* [https://doi.org/10.1016/S0896-6273\(01\)00284-7](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(01)00284-7) 30, 553 (2001). Google ScholarCrossref
- 5.M. R. Mehta, A. K. Lee, and M. A. Wilson, *Nature (London)* <https://doi.org/10.1038/nature00807> 417, 741 (2002). Google ScholarCrossref
- 6.J. Rinzel, *Lecture Notes in Biomathematics (Springer-Verlag, Berlin, 1987)*, Vol. 71, pp. 251–291. Google Scholar
- 7.D. Terman, *SIAM J. Appl. Math.* <https://doi.org/10.1137/0151071> 51, 1418 (1991). Google ScholarCrossref
- 8.V. N. Belykh, I. V. Belykh, M. Colding-Joergensen, and E. Mosekilde, *Eur. Phys. J. E* <https://doi.org/10.1007/s101890073> 3, 205 (2000). Google ScholarCrossref
- 9.E. M. Izhikevich, *Int. J. Bifurcation Chaos Appl. Sci. Eng.* <https://doi.org/10.1142/S0218127400000840> 10, 1171 (2000). Google ScholarCrossref
- 10.A. Shilnikov and G. Cymbalyuk, *Phys. Rev. Lett.* <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.94.048101> 94, 048101 (2005). Google ScholarCrossref
- 11.A. Shilnikov, R. Calabrese, and G. Cymbalyuk, *Phys. Rev. E* <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.71.056214> 71, 056214 (2005). Google ScholarCrossref
- 12.P. Chanell, G. Cymbalyuk, and A. Shilnikov, *Phys. Rev. Lett.* <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.98.134101> 98, 134101 (2007). Google ScholarCrossref
- 13.E. M. Izhikevich, *SIAM Rev.* <https://doi.org/10.1137/S0036144500382064> 43, 315 (2001). Google ScholarCrossref
- 14.C. van Vreeswijk and D. Hansel, *Neural Comput.* <https://doi.org/10.1162/08997660151134280> 13, 959 (2001). Google ScholarCrossref
- 15.M. Dhamala, V. K. Jirsa, and M. Ding, *Phys. Rev. Lett.* <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.92.028101> 92, 028101 (2004). Google ScholarCrossref
- 16.I. Belykh, E. de Lange, and M. Hasler, *Phys. Rev. Lett.* <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.94.188101> 94, 188101 (2005). Google ScholarCrossref
- 17.X.-J. Wang and J. Rinzel, *Neural Comput.* <https://doi.org/10.1162/neco.1992.4.1.84> 4, 84 (1992). Google ScholarCrossref
- 18.D. Golomb and J. Rinzel, *Phys. Rev. E* <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.48.4810> 48, 4810 (1993). Google ScholarCrossref
- 19.D. Terman, N. Kopell, and A. Bose, *Physica D* [https://doi.org/10.1016/S0167-2789\(97\)00312-6](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(97)00312-6) 117, 241 (1998). Google ScholarCrossref
- 20.R. C. Elson, A. I. Selverston, H. D. I. Abarbanel, and M. I. Rabinovich, *J. Neurophysiol.* 88 1166 (2002). Google ScholarCrossref
- 21.J. Rubin and D. Terman, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* <https://doi.org/10.1137/S111111110240323X> 1, 146 (2002). Google ScholarCrossref
- 22.N. Kopell and G. B. Ermentrout, in *Handbook of Dynamical Systems*, edited by B. Fiedler (Elsevier,

- Amsterdam, 2002), Vol. 2, pp. 3–54. Google Scholar
23. T. Lewis and J. Rinzel, *J. Comput. Neurosci.* <https://doi.org/10.1023/A:1023265027714> 14, 283 (2003). Google ScholarCrossref
24. N. Kopell and G. B. Ermentrout, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* <https://doi.org/10.1073/pnas.0406343101> 101, 15482 (2004). Google ScholarCrossref
25. M. Bazhenov, N. Rulkov, J.-M. Fellous, and I. Timofeev, *Phys. Rev. E* <https://doi.org/10.1103/PhysRevE.72.041903> 72, 041903 (2005). Google ScholarCrossref
26. M. I. Rabinovich, P. Varona, A. I. Selverston, and H. D. I. Abarbanel, *Rev. Mod. Phys.* <https://doi.org/10.1103/RevModPhys.78.1213> 78, 1213 (2006). Google ScholarCrossref
27. J. Rubin and D. Terman, *Neural Comput.* <https://doi.org/10.1162/089976600300015727> 12, 597 (2000). Google ScholarCrossref
28. I. Belykh and A. Shilnikov, When inhibition synchronizes strongly desynchronizing networks of bursting neurons, *Phys. Rev. Lett.* (accepted). Google Scholar
29. G. S. Cymbalyuk, Q. Gaudry, M. A. Masino, and R. L. Calabrese, *J. Neurosci.* 22, 10580 (2002). Google ScholarCrossref
30. O. Sporns and R. Kötter, *PLoS Biol.* 2, e369 (2004). Google ScholarCrossref
31. R. Milo, S. Shen-Orr, S. Itzkovitz, N. Kashtan, D. Chklovskii, and U. Alon, *Science* <https://doi.org/10.1126/science.298.5524.824> 298, 824 (2002). Google ScholarCrossref
32. M. Barahona and L. M. Pecora, *Phys. Rev. Lett.* <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.89.054101> 89, 054101 (2002). Google ScholarCrossref
33. V. N. Belykh, I. V. Belykh, and M. Hasler, *Physica D* <https://doi.org/10.1016/j.physd.2004.03.012> 195, 159 (2004). Google ScholarCrossref
34. I. V. Belykh, V. N. Belykh, and M. Hasler, *Physica D* <https://doi.org/10.1016/j.physd.2004.03.013> 195, 188 (2004). Google ScholarCrossref
35. L. Zemanova, C. Zhou, and J. Kurths, *Physica D* <https://doi.org/10.1016/j.physd.2006.09.008> 224, 202 (2006). Google ScholarCrossref
36. I. Lodato, S. Boccaletti, and V. Latora, *Europhys. Lett.* <https://doi.org/10.1209/0295-5075/78/28001> 78, 28001 (2007). Google ScholarCrossref
37. A. Yu. Pogromsky, G. Santoboni, and H. Nijmeijer, *Physica D* [https://doi.org/10.1016/S0167-2789\(02\)00654-1](https://doi.org/10.1016/S0167-2789(02)00654-1) 172, 65 (2002). Google ScholarCrossref
38. I. V. Belykh, V. N. Belykh, K. V. Nevidin, and M. Hasler, *Chaos* <https://doi.org/10.1063/1.1514202> 13, 165 (2003). Google ScholarScitation
39. M. Golubitsky, I. Stewart, and A. Torok, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.* <https://doi.org/10.1137/040612634> 4, 78 (2005). Google ScholarCrossref
40. M. Golubitsky and I. Stewart, *Bull., New Ser., Am. Math. Soc.* 43, 305 (2006). Google ScholarCrossref
41. Y. Wang and M. Golubitsky, *Nonlinearity* <https://doi.org/10.1088/0951-7715/18/2/010> 18, 631 (2005). Google ScholarCrossref
42. V. Matveev, A. Bose, and F. Nadim, *J. Comput. Neurosci.* <https://doi.org/10.1007/s10827-007-0026-x> 23, 169 (2007). Google ScholarCrossref

- 43.G. S. Cymbalyuk and R. L. Calabrese, *Neurocomputing* 38 40, 159 (2001). Google ScholarCrossref
- 44.D. Somers and N. Kopell, *Biol. Cybern.* <https://doi.org/10.1007/BF00198772> 68, 393 (1993). Google ScholarCrossref
- 45.A. N. Tikhonov, *Mat. Sb.* 22, 193 (1948). Google Scholar
- 46.L. S. Pontryagin and L. V. Rodygin, *Sov. Math. Dokl.* 1, 611 (1960). Google Scholar
- 47.N. Fenichel, *J. Differ. Equations* [https://doi.org/10.1016/0022-0396\(79\)90152-9](https://doi.org/10.1016/0022-0396(79)90152-9) 31, 53 (1979). Google ScholarCrossref
- 48.D. V. Turaev and L. P. Shilnikov, *Dokl. Math.* 51, 404 (1995). Google Scholar
- 49.A. Shilnikov, L. Shilnikov, and D. Turaev, *Mosc. Math. J.* 5, 205 (2005). Google Scholar
- 50.A. Shilnikov and G. Cymbaluyk, *Regular Chaotic Dyn.* 3(9), 281 (2004). Google ScholarCrossref
- 51.A. L. Shilnikov, R. Calabrese, and G. Cymbaluyk, *Neurocomputing* <https://doi.org/10.1016/j.neucom.2004.10.107> 65, 869 (2005). Google ScholarCrossref
- 52.G. Cymbalyuk and A. L. Shilnikov, *J. Comput. Neurosci.* <https://doi.org/10.1007/s10827-005-0354-7> 18, 255 (2005). Google ScholarCrossref
- 53.T. G. Brown, *Proc. R. Soc., London, Ser. B* <https://doi.org/10.1098/rspb.1911.0077> 84, 308 (1911). Google ScholarCrossref
- 54.T. Nowotny and M. I. Rabinovich, *Phys. Rev. Lett.* <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.98.128106> 98, 128106 (2007). Google ScholarCrossref
- 55.K. L. Briggman and W. B. Kristan, Jr., *Annu. Rev. Neurosci.* <https://doi.org/10.1146/annurev.neuro.31.060407.125552> 31, 271 (2008). Google ScholarCrossref