International Journal of Bifurcation and Chaos | Vol. 18, No. 08, pp. 2141-2168 (2008) | Tutorials and Reviews

No Access

METHODS OF THE QUALITATIVE THEORY FOR THE HINDMARSH-ROSE MODEL: A CASE STUDY – A TUTORIAL

ANDREY SHILNIKOV and MARINA KOLOMIETS

https://doi.org/10.1142/S0218127408021634 | Cited by: 112

Next >

PDF/EPUB

Tools Share Recommend To Library

# *Hindmarsh-Rose* 模型的定性理论方法: 以个案为例

# METHODS OF THE QUALITATIVE THEORY FOR THE HINDMARSH-ROSE MODEL: A CASE STUDY. A TUTORIAL

**Author**: ANDREY SHILNIKOV, MARINA KOLOMIETS

**Keywords**: 神经元模型; 尖峰; 爆发; 过渡; 分岔; 快慢动力学.

**DOI**: 10.1142/S0218127408021634

**Dates**: Received March 20, 2008; Revised April 3, 2008

Translated by Ke He, School of Mathematics, SCUT.
Link to the Journal: https://doi.org/10.1142/S0218127408021634

International Journal of Bifurcation and Chaos
Vol. 18, No. 8 (2008) 2141–2168

2022 年 11 月 13 日

# METHODS OF THE QUALITATIVE THEORY FOR THE HINDMARSH-ROSE MODEL: A CASE STUDY. A TUTORIAL

ANDREY SHILNIKOV
*The Neuroscience Institute and Department of Mathematics and Statistics, Georgia State University, Atlanta, USA*

MARINA KOLOMIETS
*Department of Mathematics, Academy of Agricultural Sciences, Nizhniy Novgorod, Russia*

平衡点和周期轨的同宿分岔被认为是理解 Hindmarsh-Rose 模型动力学的关键，以及一些霍奇金-赫胥黎类型神经元的方波爆发模型。它们很好地解释了模型中主尖峰和爆发振荡之间的各种转变。我们提出了一种通过平均技术构造 Poincaré 返回映射的方法。我们证明了一个修正的模型可以表现出蓝天分岔，也有共存主尖峰和爆发震荡的双稳定性。本文还提出了一种新的定位慢运动流形及其周期轨道的方法。

**关键词：神经元模型; 尖峰; 爆发; 过渡; 分岔; 快慢动力学**

## Contents

# 1. 引言

Hindmarsh-Rose 模型 [Hindmarsh & Rose, 1984]：

$$
\begin{aligned}
x' &= y - ax^3 + bx^2 + I - z = P(x, y, \alpha) - z \\
y' &= c - dx^2 - y = Q(x, y, \alpha) \\
z' &= \varepsilon\left(s\left(x - x_0\right) - z\right) = \varepsilon R(x, z, \alpha)
\end{aligned} \tag{1}
$$

仍然是最流行的数学模型之一，见 [Holden & Fan, 1992; Wang, 1993; Huerta et al., 1997; Izhikevich, 2004; Rosenblum & Pikovsky, 2004; Belykh et al., 2005a; Belykh et al., 2005b; Coombses & Bressloff, 2005] 和其中的参考文献，定性地描述了使用霍奇金-赫胥黎 (HH) 形式导出的某一类神经元模型的动力学 [Hodgkin & Huxley, 1952]。

作为一个非线性系统的神经元模型，预计至少能证明三种基本的细胞活动类型，如静止、强韧峰值和爆发 [Coombses & Bressloff, 2006; Kopell, 1988; Rinzel, 1985; Rinzel & Ermentrout, 1989; Wang & Rinzel, 1995; Terman, 1992; Bertram, 1993; Bertram et al, 2000; Izhikevich, 2000]。模型的非线性往往会导致共存细胞活性的双稳定性或多稳定性，这些活性由相同参数值下的初始条件选择 [Canavier, 1993; Butera, 1998; Cymbalyuk et al, 2002; Bazhenov, 2000; Shilnikov, 2005; Cymbalyuk & Shilnikov, 2005; Shilnikov, 2005; Frohlich & Bazhenov, 2006]。一个好的神经元模型是一个多参数的微分方程族，它可以充分描述这些活动之间的转换，这些活动被解释为一些局部和全局同宿分岔的发生 [Terman, 1992; Shilnikov, 2005; Guckenheimer, 1993; Kuznetsov & Rinaldi, 1996; Belykh, 2000; Feudel, 2000; Deng, 2002; Shilnikov & Cymbalyuk, 2004; Shilnikov & Cymbalyuk, 2007; Channell et al, 2007a, 2007b]。在 HR 模型中，状态变量 $x$ 被视为细胞膜上的电压，而“门控”变量 $y, z$ 描述了某些电流 (秒) 的激活。此外，由 $z$ 引起的电流是一种慢电流，其变化率与小参数 $0 < \varepsilon << 1$. 因此，HR 模型可以称为具有 $(x, y)$-快子系统和单个慢动力学方程的慢-快系统。在本研究中，我们设置模型的参数为:$(a = 1, b = 3, c = -3, d = 5, s = 4)$; 在这里 $I = 5$，代表“突触”电流。很容易看到, 无论是 $I, c$ 是自由变量, 因此本文讨论的所有分支将基于对 $I$ 和 $c$ 的讨论而进行。参数 $x_0$ 是主要的分岔参数, 尽管我们还会考虑其他值 $a$，以及范围 $\varepsilon \in [0.002 : 0.02]$, 为了深入分析他们的角色在变形的动力学和条件分岔模型本身和其快速子系统。

众所周知，HR 模型几乎演示了大多数 HH 模型通用的所有类型的常见现象。它还允许对爆破活动进行一些调节，这经常被提及 [Rinzel, 1985; Rinzel & Ermentrout, 1989; Terman, 1992] 作为方波爆发，已在各种神经元模型中确定，见 [Butera, 1998; Cymbalyuk, 2002; Bazhenov et al, 2000; Chay & Keizer, 1983; Chay, 1985; Bertram & Sherman, 2000; Hill et al, 2001; Gu et al, 2003; Yang et al, 2006]，以及其中的参考文献。根据 [Bertram, 2000] 和 [Izhikevich, 2000] 提出的分类，这种类型的爆发也被命名为折/同斜，这表明爆发的慢-快峰值和慢静息的终端阶段分别通过发生在模型快速子系统中的马鞍平衡态的同斜分岔和鞍-节点平衡分岔来定义。这里值得注意的是，鞍点设置了一个阈值，将神经元的两种共存 (或瞬态) 状态分开，对应的是: 去极化状态和超极化静止状态周围的主尖峰振荡。正是它们的重叠在系统中产生了迟滞，导致了爆发振荡，此时系统的解在上述状态之间快速切换，如图1所示。人们可以从波形中观察到脉冲间间隔在脉冲结束时增长，这是由于前面提到的鞍的同斜分叉造成的方波脉冲的特征。让我们指出，这种增加并不总是发生在其他方波爆发 [Shilnikov & Cymbalyuk, 2004, 2005; Shilnikov et al, 2005a, 2005b; Best et al, 2005]，其中快速子系统中周期轨道的鞍-节点分岔负责爆发的终端阶段。

区分神经元模型中各种爆发类型的分类方案仅仅基于区分奇异极限 $\varepsilon = 0$ 中“冻结”快子系统的极限轨道 (如平衡环和极限环) 组成的所谓慢运动流形的启动或终止机制。利用基于慢-快分解的明显几何方法，其中慢的 $Z$ 变量成为控制参数，可以检测和跟踪快速平面子系统中的平衡和极限环的分支。请注意，这些极限集的分岔已经为人所知近一个世纪了 [Andronov & Leontovich, 1937; Andronov et al., 1971]，因此，对这些子系统的完整研究在今天是相当微不足道的问题。已知在小 $\varepsilon \neq 0$ 处的奇摄动系统的动力学是由这些慢动作流形的吸引块所决定并以其为中心的 [Andronov, 1966; Gradstein, 1946; Tikhonov, 1848; Pontryagin, 1960; Fenichel, 1979; Mischenko & Rozov, 1980; Mis-

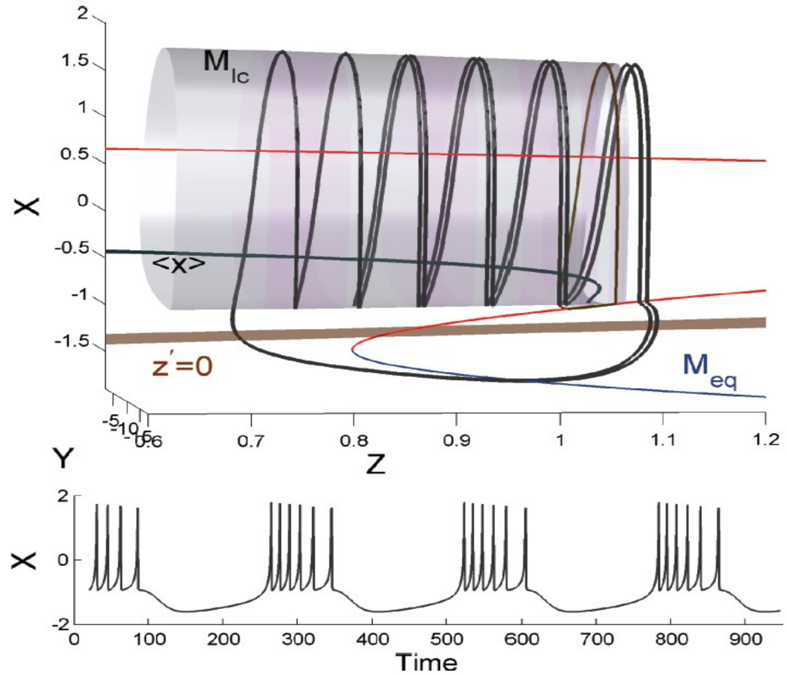



图 1. 对于 $x_0 = -1.3, a = 1$ 和 $\varepsilon = 0.002$，HR 模型中的方波爆发活动和相应的“电压”迹。脉冲内的脉冲数是脉冲轨道围绕脉冲流形 $M_{\rm lc}$ 进行的完整旋转数，该流形由快子系统 (2) 的极限环组成。注意，脉冲间的间隔在脉冲结束时增长: 这是方波爆发的信号，因此表明相位点接近于分割神经元超极化 (低) 和去极化 (上) 状态的 $M_{\rm eq}$ 中间部分的鞍点。

chenko et al., 1994; Arnold, 1994]。它们构成了相应的慢-快神经元模型中活动模式的骨架。典型的 Hodgkin-Huxley 模型拥有一对这样的流形 [Rinzel, 1985;Jones Kopell, 1994]: 静态峰值和充发性峰值，在图1中分别用 $M_{\rm eq}$ 和 $M_{\rm lc}$ 表示。限制慢快系统理论进一步发展的一个基本问题是对冻结系统所表现出的动力学与整个慢快系统的动力学之间的关系还没有完全了解。慢-快分解允许剧烈的简化，让人清楚地描述一个奇异摄动系统的动力学。简单地将两个子系统的动力学结合起来，就可以充分地描述全慢快系统中的各种动力学现象; 这种有价值的信息在所有其他设置中都很难获得。

分解方法的缺点也很明显，因为它没有考虑到慢动态和快动态之间的相互作用，通常是复杂的相互作用，这会导致整个系统中出现潜在的新分叉。尽管奇摄动系统长期以来一直是一个颇受欢迎的研究主题，但在慢-快系统中许多已观测到的动力学类型无法用常规分离方法加以解释，这并不令人惊讶; 然而，未被触及或未完成的问题的数量仍然相当大 [Guckenheimer, 1996]。例如，在许多神经元模型的复杂爆发振荡中出现的新的动力学现象的范围超过了理论的现有状态。所以，这样的非局域分岔，比如蓝天大灾难和鞍形和鞍形周期轨道的其他一些全局分岔 [Shilnikov & Cymbalyuk, 2004, 2005; Shilnikov et al, 2005; Channell et al, 2007] 在简化的心脏间神经元模型中，是 codimension-one，即通用的，因此可以在其他模型中观察和检测 [Doiron et al, 2002; Laing, 2003]。这对于在神经元模型中产生突然混沌爆发的马鞍平衡的其他奇怪同宿分岔也成立 [Huerta et al, 2007; Terman, 1992; Deng et al, 2002; Belykh et al, 2002; Feudel et al, 2000; Channell et al, 2007b; Belykh & Shilnikov, 2008; Shilnikov et al, 2008; Malaschenko et al, 2008]。

在 HR 模型中还讨论了马鞍平衡态的奇异摄动同斜分岔。我们将证明，从快子系统中的同斜环中产生的周期轨道的简单分岔，当奇摄动时，会退化为同斜轨道翻转分岔 [Shilnikov, 1998, 2001]。我们将认为，在余维-2 的同斜分叉理论框架内，可以完全理解模型中主力峰值和爆发之间的过渡，余维-2 被证明是这种慢-快系统的一般属性。轨道翻转分岔的一个特征是，它的展开包括周期轨道的周期加倍分岔的快速级联。回想一下，这样的分岔序列导致或先于在各种方波爆发中从紧张性尖峰到爆发的过渡中经常观察到的动力学混沌现象 [Terman, 1992; Shilnikov et al, 2005; Cymbalyuk &

Shilnikov, 2005; Rowat & Elson, 2004]。

在本文的最后部分，我们将讨论一些几何重排和条件下，HR 模型可以显示两个不同的同斜分岔的鞍节点周期轨道。其中之一就是蓝天大灾难 [Turaev & Shilnikov, 1999; Shilnikov & Turaev, 1997]。这个引人注目的术语 [Abraham, 1985] 被用来描述周期轨道七个已知的基本 (即余维一) 稳定边界中的最后一个。尽管人们知道前六个边界已经有 70 年了 [Andronov & Leontovich, 1937; Andronov et al, 1971]，蓝天灾难是最近才发现和分析的 [Shilnikov & Turaev, 2000; Gavrilov & Shilnikov, 2000; Shilnikov et al, 2004; Shilnikov et al, 2001]。这种分岔被证明是多尺度系统的典型现象 [Shilnikov et al, 2001; Shilnikov et al, 2005]。特别重要的是它对计算神经科学的视角，在简化的心脏间神经元模型中，“蓝天大灾难”描述了周期性爆发和主尖峰之间的连续可逆转化 [Shilnikov & Cymbalyuk, 2004, 2005]。

第二个分岔的动力学特征是系统中同时存在的主尖峰和爆发的双稳定性 [Shilnikov et al, 2005; Cymbalyuk et al, 2005]。这种构型的组织中心是由 Lukyanov 和 Shilnikov[1978] 首次提出的另一个鞍节点分岔，它描述了具有所谓非中心同宿的鞍节点周期轨道的消失。此外，在这个分岔附近，HR 模型显示在稳定到周期性的进补峰值吸引子之前，会触发一个不可预测的、混沌数量的突发序列。这种间歇性是模型中 Smale-horseshoe 位移动力学的结果 [Channell et al, 2007a, 2007b; Gavrilov & Shilnikov, 1973]。

基于定性理论 [Shilnikov et al, 1998, 2001] 的方法和对 Hindmarsh-Rose 模型的数值实现 [Kuznetsov, 1998] 的严格结果不仅限于此，而且可以有效地用于皮质神经元的各种模型和形成中枢节律发生器的模型的研究。

## 2. 2 维 Hindmarsh-Rose 模型

限制 $\varepsilon = 0$ 便定义了快子系统：

$$\begin{aligned} x' &= y - ax^3 + 3x^2 + 5 - z = P(x, y, \alpha) - z, \\ y' &= -3 - 5x^2 - y = Q(x, y, \alpha), \end{aligned} \tag{2}$$

其中冻结的 $z$-变量现在是分岔参数。我们将开始分析它的均衡及其在 $z$ 变化时的分岔。分析的数值部分是使用软件包 Content[Kuznetsov, 1998] 进行的。

系统 (2) 的平衡点位于 $(x, y)$ 相平面的两个零斜线的交点处，分别为 $P(x, y\ \alpha) - z = 0$ 和 $Q(x, y\ \alpha) = 0$。$z$ 的变化使前者的图在相平面上移动; 平衡态也是同步的。快速子系统的右侧是由模型的作者专门定制的，因此它通常会有一个或三个平衡状态。(2) 的平衡态对 $z$ 的坐标依赖性如图2所示。在扩展的 $(z, x, y)$-相空间中，标记为 $M_{\rm eq}$ 的空间曲线由 (2) 的所有平衡态组成，其稳定段和不稳定段 (读平衡) 分别用蓝色和红色表示。$M_{eq}$ 的主要特征是它的 $Z$-形,其中上分支和下分支与神经元相关。从图2的分岔图可以看出，当参数 $Z$ 较小时，快速子系统有一个稳定的平衡状态，对应于神经元的去极化状态。随着 $Z$ 的增加，该平衡态通过一个超临界 Andronov-Hopf 分岔变得不稳定。分岔的类型和分岔平衡态的稳定性是由第一李雅普诺夫系数的符号决定的，在这种情况下，第一李雅普诺夫系数的符号是负的。这意味着当 $Z$-参数增加时，从平衡态产生一个单一的稳定极限环。通过改变 $z$，我们可以延续由快子系统的极限环组成的抛物面形分支 $M_{\rm lc}$。图2中标注为 $x_{\max}$ 和 $x_{\min}$ 的空间曲线可以帮助我们了解极限环变化的大小。这是参数延续技术的核心，在平面情况下是如此明显。我们将在下面增强这种方法，以便在整个模型中定位相似的 (尽管不那么简单) 流形。用 $\langle x \rangle$ 图中显示了极限环的“重心”坐标的依赖性，即其坐标在其周期内的平均值:

$$\langle \mathbf{x}(z) \rangle = \frac{1}{T(z)} \int_0^{T(z)} \phi(t; z) dt \tag{3}$$

这里 $\mathbf{x} = \phi(t; z)(\mathbf{x} = (x, y))$ 表示快子系统中周期为 $T(z)$ 的极限环方程。从图2中可以观察到，随着 $z$ 的增加，分支 $\langle x \rangle$ 接近 $x_{\min}$。

在两个分支合并之前，(2) 的另一个平衡态出现在鞍-结分岔中。这发生在前面提到的零斜线的切线上，产生了一个双平衡状态，进一步分裂为一个节点 $O_h$ 和一个鞍节点 $O_s$。这种分岔发生在褶皱或流形 $M_{\rm eq}$ 的下转折点上。快速子系统 (2) 的相平面及其三个平衡态如图3所示。

为了确定节点的稳定性，需要计算 (2) 的雅可比

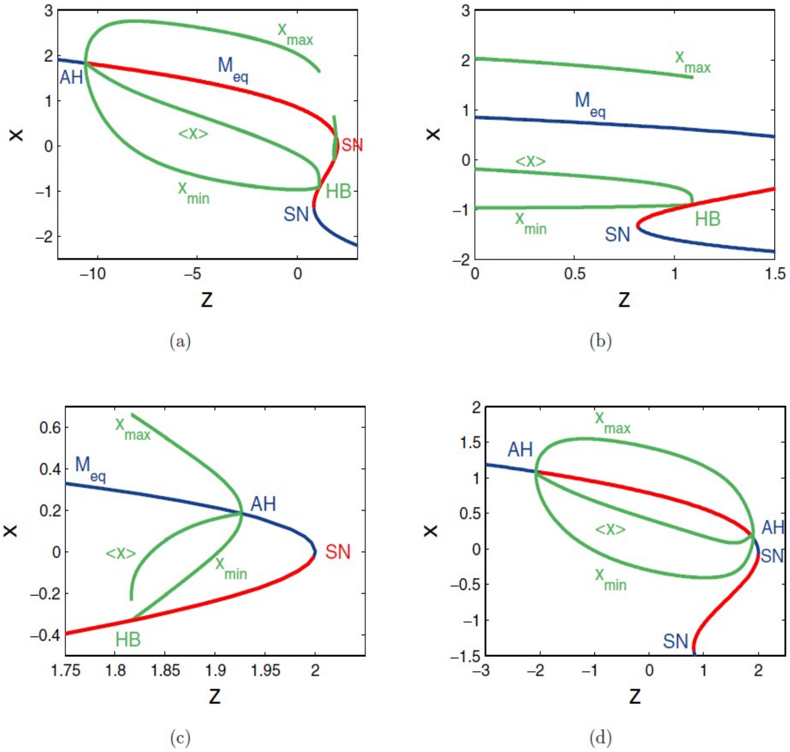



图 2. (a)-(c) 中 $a=1$，(d) 中 $a=1.6$ 时，快子系统 (2) 的平衡态和极限环的 $x$-坐标对控制参数 $z$ 的依赖分岔图。红色和蓝色表示的是 (2) 的不稳定平衡和稳定平衡组成的段。这里，$x_{\min}, x_{\max}$ 和 $\langle x\rangle$ 分别代表极限环坐标的最小值、最大值和平均值。注意，在 (a)-(c) 插图中，极限环分支通过 $M_{\rm eq}$ 中间部分的鞍形同斜分叉终止。相反，在图 (d) 中，由于 $a=1.6$ 时 $z$-参数路径不再通过同斜分岔，因此该分支同时出现并通过超临界 Andronov-Hopf 分岔结束，如图4所示。

矩阵 $\begin{vmatrix} P_x & P_y \\ Q_x & Q_y \end{vmatrix}$ 在分分支点的轨迹 $P_x+Q_y$。如果它是负的，在我们的例子中就是这样，那么节点就是稳定的。稳定节点和马鞍分支的延续完成了快速子系统平衡态的 $Z$ 形分支 $M_{\rm eq}$。由稳定平衡态组成的 $M_{\rm eq}$ 的下分支与神经元的超极化态有关。

$M_{\rm eq}$ 的去极化和超极化分支都由快子系统 (2) 的鞍点组成的阈值段桥接。每个鞍点的所谓鞍值 $\sigma$ 的符号由平面情况下上述雅可比矩阵的迹号决定。通过构造，这个鞍值 $\sigma$ 是鞍的正负特征指数之和。这些指数决定了与马鞍的一维稳定和不稳定分割线相切的不稳定和稳定方向，见图3。从图中可以观察到，稳定 (传入) 分离矩阵打破 $(x,y)$ 相平面，进入稳定极限环和稳定超极化节点 $O_h$ 的吸引盆地。

稳定和不稳定分离在约 $z_h\simeq 1.0856$ 处重合，从而形成鞍形同斜环。这种构型对应于系统中一个简单的码次一同斜分岔。在 [Andronov & Leontovich, 1937] 中指出，如果鞍值 $\sigma\neq 0$，这种分岔在相平面上产生一个单的、简单的极限环。$\sigma$ 的符号决定了极限环的稳定性: 当 $\sigma<0$ 时，它天生稳定，否则不稳定。同斜分岔理论中另一个值得注意的事实是极限环的周期以对数速度增长，即当它接近鞍点时，为 $-\ln|z_h-z|$，如图3所示。这解释了图1中脉冲结束时穗间间隔的增加。此外，由于极限环的大小是有限的，极限环的平均分支 $\langle x\rangle$ 与 $M_{cy}$ 的鞍段相切。

让我们指出，(2) 右侧多项式项的因子的选择是相当准确的。这意味着，如果因子有细微的差别，则很容易在参数 $a$ 更大的地方忽略 $z$-参数路径上的同斜分岔。这一点如图2(d) 所示，其中极限环分岔 $M_{lc}$ 都通过正、反超临界 Andronov-Hopf 分岔开始和结束。实际上，这两个分岔都发生在快子系统 $(2)(z,a)$-参数平面上的同一分岔曲线上。通过 z 通道两次。可以清楚地看到，与 $a=1$ 时的“同斜点”情况相比，a 升高到 1.6 意味着对应的 z 路径不再穿过图4(a) 所示的分岔图中的同斜点分岔曲线。我们将在下面回到这一事实的后果，我们将在 HR 模型 (图8) 中考虑从方波到高原状爆发的过渡。同时，人们可能想知道起源于反向 AH 分岔的次级分支 $M^2_{\rm le}$。如图2中的 (c) 所示，在 $a=1$ 时，

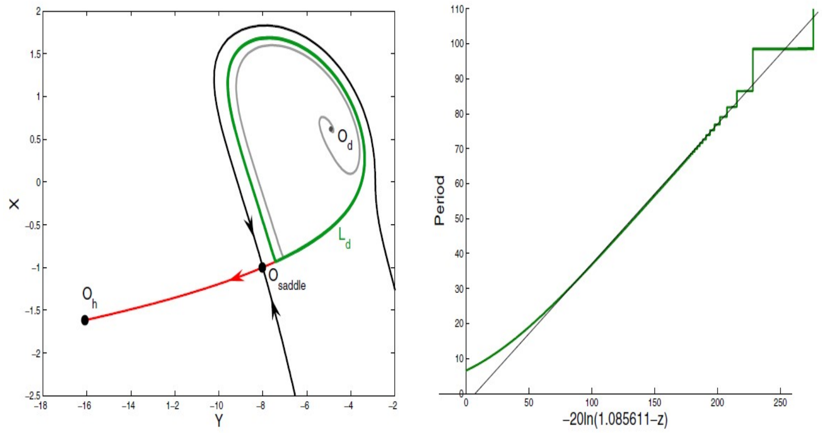
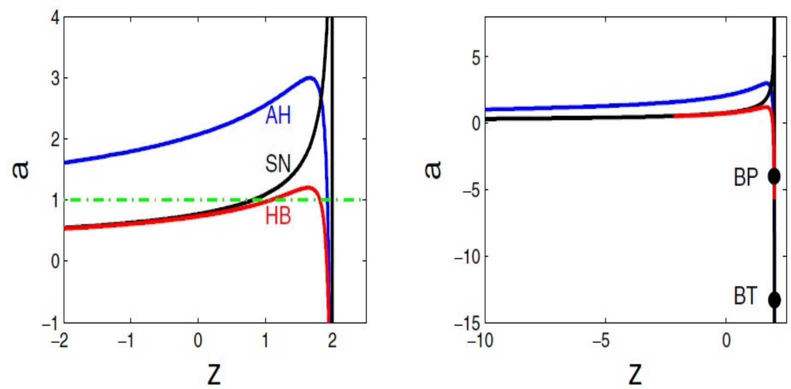



图 3. (左) 快速子系统 (2) 在 $z=1$ 时的相位图。鞍态 $O_s$ 的稳定分界将相平面分为稳定极限环 $L_d$ 和稳定超极化态 $O_h$ 的吸引盆。对于 $a=1$，当 $z$ 进一步增加时，极限环接近鞍点成为其同斜环。(右) 极限环的周期在 $z \simeq 1.0856$ 处以对数速度向同斜分岔增长。




(a) (b)

图 4. 快子系统 (2) 的 $(z,a)$-参数平面。标签 AH、SN 和 HB 分别代表 Andronov-Hopf、鞍-节点和同斜分岔。Bautin 点 BP 将 ah 曲线分解为超临界和亚临界分支。AH 曲线起源于这个余维-2 点，在这里系统具有双零特征指数的平衡态，即所谓的 Bogdanov-Takens (BT) 分岔。$a=1$ 处的 $z$-路径贯穿所有三条分岔曲线。然而，使大于 1.213281 抬高通路，使其上不发生同斜分叉。这意味着循环必须经历反向 Andronov-Hopf 分岔，当 $z$ 增加时，它坍缩回去极化焦点 $O_d$，见图2( d)。

$z$-通路在 $z \simeq 1.82$ 处存在一个次级同宿分岔。有趣的是, 这可能导致 HR 模型中特殊形状的爆发振荡，当相位点沿着鞍状分支漂移，然后通过向下下降到 $M_{eq}$ 的超极化分支或上升到 $M_{lc}^2$ 的次级峰值分支进行切换。

## 3. Hindmarsh‑Rose 模型中的分岔

当 $\varepsilon$ 不再是零，那么 $z$ 不再是冻结的，而是一个缓慢的动态变量。由于 HR 模型 (1) 的最后一个方程在 $x$ 和 $z$ 中都是线性的，所以 $z$ 的变化率为 $\varepsilon$。此外，这种线性帮助人们更好地理解我们对模型的分析，尽管人们不应该依赖于这种性质。在我们的模拟中，我们将保持 $\varepsilon$ 相当小。

由于慢速方程不包含 $y$-变量，在 HR 模型的 $(z,y,x)$-相空间中，时间导数 $z'$ 消失的平面称为慢速零斜线。可以看到 $z'<0$ 和 $z'>0$ 在这个 nullcline 的上下。通过改变分岔参数 $x_0$，我们降低和提高相空间中的零斜。

### 3.1. 平衡点状态

HR 模型的平衡态坐标不依赖于 $\varepsilon$，但其稳定性依赖于 $\varepsilon$。因此，在 HR 模型的相空间中，即其快子系统的扩展相空间中，平衡态是慢零斜函数 $z' = 0$ 穿过前面介绍的由快子系统的平衡态组成的一维空间分支 $M_{\mathrm{eq}}$ 的点。因此，通过改变参数 $x_0$，我们移动慢零斜线，从而移动交点，从而使平衡态沿 $M_{\mathrm{eq}}$ 滑动，如图5所示。因此，为了在相空间中定位所需要的分支 $M_{\mathrm{eq}}$，我们可以跳过慢速分解，直接向下追踪 $M_{\mathrm{eq}}$ 作为由整个系统的平衡态组成的 $x_0$-参数分支。这一简单的观察结果为在具有多个时间尺度的高维神经元模型中找到这种缓慢的流形提供了一种非常有效的方法，在这些时间尺度下，正确的解剖往往是有问题的。基本上，我们所需要的就是找出最慢的方程，并在其中选择一个“扫描”参数，使其在不改变零斜线的情况下变化。此外，这种参数甚至可以人为地引入，以达到类似的目的，如外部注入电流。对 $M_{\mathrm{eq}}$ 的均衡分岔的解释是另一个问题。

让我们解释并找出快速完整系统中 $M_{\mathrm{eq}}$ 上的分岔之间的关系。我们将遵循图5所示的 $x_0$-参数路径，其中 $x_0$ 从 5 下降到 $-2$。让慢空渐变 $z' = 0$ 首先通过 $M_{\mathrm{eq}}$ 到 $M_{\mathrm{eq}}$ 上 AH 点的左侧。在这里，平衡态在 $(y, x)$-空间中是稳定的，在 $z$ 中也是稳定的，因为在缓慢的零斜线下面，由于限制在缓慢流形 $M_{\mathrm{eq}} z' > 0$ 以上和 $z' < 0$ 以下。对应的特征指数保持较小的 $\varepsilon$ 阶。接下来，当 $x_0$ 降低到平衡态坐标的 $z \sim 11$ 对应的值时，它在快子系统中经历了超临界 Andronov-Hopf 分岔。在这个分岔处，平衡态有一对“快”共轭复数，它们向右穿过虚轴。当 $x_0$ 进一步减少时，$M_{\mathrm{eq}}$ 上的下一个分支出现在上折叠的正上方; 它是相同的反向 AH 分岔，但由于快子系统。然而，接下来的两个 AH 分岔，在图5中用 $AH/SN$ 标记，主要是不同的，因为它们是慢速子系统和快速子系统相互作用的结果。例如，考虑 $x_0 = -2.3$，其中存在稳定的超极化平衡态，具有三个不同的实特征值，其中一个约为 $-\varepsilon$。增加 $x_0$ 会提高缓慢的零斜线，使平衡状态通过较低的折叠点，并爬上 $M_{\mathrm{eq}}$ 的中间不稳定段，在那里它成为一个具有两个正指数和一个负指数的鞍型。我们可以看到平衡状态在两个零斜线的横向交点处持续存在，因此在整个褶皱的过渡处没有出现鞍结分叉。这将我们的考虑范围缩小到 AH 分支。回想一下，折叠点对应于快速子系统中的鞍-节点分岔，其中平衡态的两个特征值中的一个消失了。为了找到整个系统中相关平衡态的稳定性，我们需要求出相应特征方程的根。因为这个方程是三次的，那么随着 $x_0$ 的增加，消失的“快”根变成了小根 $\sim -\varepsilon$ 的顺序，之后两个小根连接起来，形成一个二重根，转换成一对复杂的小共轭根。当平衡态在整个折叠过程中被拖拽时，这一对会向右穿过虚轴，使其不稳定，然后形成另一个双根，最后分裂。此外，由于这些新的正指数中的一个保持 $\varepsilon$ 的顺序，所有三个指数的和始终保持为负。回想一下，中间平衡态的鞍值，流形 $M_{\mathrm{eq}}$ 的阈值段在快子系统中为负。因此，要在 $M_{\mathrm{eq}}$ 的下褶处成为一个马鞍 (实际上是一个马鞍焦点)，HR 模型的平衡状态经历了 Andronov-Hopf 分岔的另一个奇异扰动版本。这种分岔的类型以及围绕分岔平衡态的周期轨道的稳定性是由 Lyapunov 系数的符号决定的，而 Lyapunov 系数很容易通过快子系统的多项式项来计算 [Arnold et al, 1994]。值得注意的是，这种分岔导致了被称为鸭解的特殊解的出现 [Callot et al, 1978; Benoit et al, 1981; Krupa & Szmolyan, 2001]。

### 3.2. 小 $\varepsilon$ 处的周期轨

HR 模型的相空间中的相点在 $\varepsilon = 0$ 处收敛于其快速子系统的吸引子。吸引子要么是稳定的平衡，要么是稳定的极限环。当这个快速系统的吸引子指数稳定时，它平滑地依赖于 $z$。通过改变 $z$，我们得到一个光滑的吸引不变流形，它可以是相空间中的 $M_{\mathrm{eq}}$ 这样的空间曲线，也可以是由快子系统的极限环张成的二维圆柱 $M_{\mathrm{lc}}$。此外，如果该流形是由快子系统的指数稳定平衡态或极限环构成的，则该流形也是系统的中心流形。由于中心流形存在于一个封闭系统中，因此对于 $\varepsilon$ 足够小的系统，光滑的吸引不变流形 $M_{\mathrm{eq}}(\varepsilon)$ 和 $M_{\mathrm{lc}}(\varepsilon)$ 也将存在于完整系统中 [Tikhonov, 1948; Pontryagin & Rodygin, 1964; Fenichel, 1979; Shilnikov et al, 1998, 2001]。

小 $\varepsilon$ 处的奇扰动慢速系统的相位点表现如下: 在有限时间内，它到达 $M_{\mathrm{eq}}$ 或 $M_{\mathrm{lc}}$ 的一个小邻域，因此它的 z 分量几乎保持不变。然后，它沿着所选流形以 $\varepsilon$ in $z$ 的顺序变化率缓慢漂移; 或者与此同时，它将在

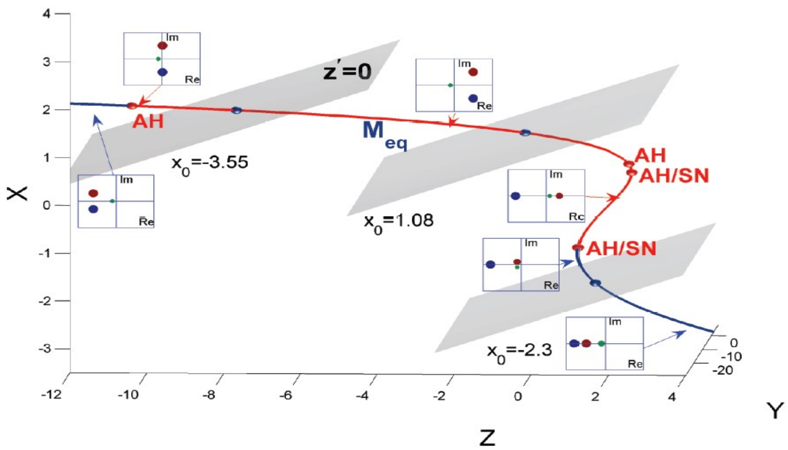



图 5. 分支 $M_{eq}$ 与慢零斜线 $z^{'}=0$ 的交点表示 HR 模型在给定 $x_0$ 处的平衡状态。插图表示复平面平衡态的特征指数: 红色、蓝色和绿色的点分别是由于快子系统和慢子系统。

$M_{\rm lc}$ 附近快速旋转。

沿着 $M_{\rm eq}$ 的慢运动要么被限制在它上面的稳定平衡状态，要么相位点从它跳到慢运动流形 $M_{\rm lc}$ 的地方达到一个折叠，这是快速子系统的鞍-节点平衡状态的输出分离矩阵的 $\omega$-极限集。

为了确定圆柱形流形 $M_{\rm lc}$ 附近的轨迹动力学，设方程 $\mathbf{x}=\phi(t;z)$ 的 $T(z)-$ 周期极限环在每个 $z$ 处已知。把这个方程代入慢速方程的右边然后在极限环的周期内取平均值，我们就得到了平均方程:

$$z'=\varepsilon\langle R(x)\rangle\equiv\frac{\varepsilon}{T(z)}\int_0^{T(z)}R(z,\phi(t;z))dt \qquad (4)$$

在特殊情况下，方程变为:

$$z'=\varepsilon\left(4\left(\langle x\rangle-x_0\right)-z\right), \qquad (5)$$

给出了峰值流形 $M_{\rm lc}$ 附近相点的 $z$ 分量演化的一阶近似 [Pontryagin & Rodygin, 1964]。由于空间曲线 $\langle x\rangle$ 的形状已知，见 (3) 和图2，我们可以用图6图形化地描述这个平均方程的动力学。

当 $\langle R\rangle$ 仅有一个零，HR 模型在流形 $M_{\rm lc}$ 上有一个稳定的周期轨道。它的位置取决于缓慢的零斜线 $z'=0$ 切 $M_{\rm lc}$ 的位置。通过改变 $x_0$，我们可以在尖峰流形上的不同位置找到这样的周期轨道; 更具体地说，是在平均支路 $\langle x\rangle$ 的慢零斜的交点附近，如方程 (5) 所示。在远离 $M_{\rm lc}$ 的“同斜”边的情况下，HR 模型始终具有单一稳定周期轨道，因为在 $z'=0$ 的平面下，在递减支路 $\langle x\rangle$ 上始终存在单一交点，如图7所示。这个稳定轨道对应于模型中周期性的进补尖峰活动。其周期可粗略估计为快子系统去极化平衡态特征指数虚数部的倒数。

我们在这里要强调的是，分支 $\langle x\rangle$ 连接 AH 和同宿分岔，因此相应地设置了方程 (5) 中的变量的范围。请注意，如果慢速方程在 $x$ 内不是线性的，那么这个平均分支和慢速零斜线的交点将不再是所选周期轨道的“重心”; 因为通常 $\langle x^2\rangle\neq\langle x\rangle^2$。这一事实在各种具有非线性慢零斜的神经元模型的研究中经常被忽略。相反，我们必须检查最初在 [Cymbalyuk & Shilnikov, 2005; Shilnikov et al, 2005; Shilnikov & Cymbalyuk, 2005] 给出了在峰值流形 $M_{\rm lc}$ 上定位周期轨道和探测其局部和全局分岔的正确信息。

最后我们想要得出另一个重要的结论: 已知小 $\varepsilon$ 处的 HR 模型的一个简单的圆周期解为 $\varepsilon$-接近从快子系统引入的尖峰流形 $M_{\rm lc}$。它在 $M_{\rm lc}$ 上的位置取决于 $x_0$。通过改变 $x_0$，使其沿着 $M_{\rm lc}$ 滑动。因此，为了定位流形 $M_{\rm lc}$，我们在周长上继续由全系统的周期轨道叶状排列的相应分支。这意味着要在给定模型中定位和检查慢运动流形 $M_{\rm eq}$ 和 $M_{\rm lc}$，不需要慢-快分解，而需要继续给定系统的平衡和周期轨道的相应分支。同样，这种方法对高维模型尤其有效 [Shilnikov & Kolomiets, 2008]，包括 14D 标准水蛭心脏中间神经元和 13D 皮质神经元模型 (例如)。

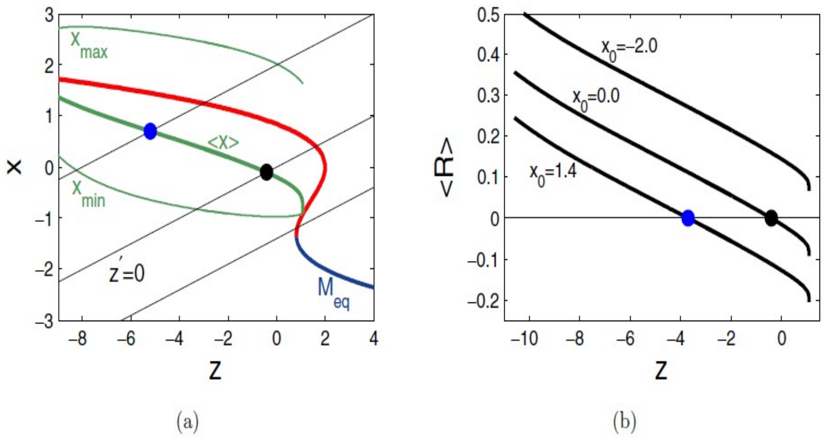



图 6. (a) 慢零斜线 $z'=0$ 与 $(z,x)$ 投影中的平均分支 $\langle x\rangle$ 的交点是系统 (5) 的平衡状态。函数的右边图如 (b) 所示，对于 (a) 中相同的分岔参数 $x_0$ 的三个不同值。函数的零是 (5) 的平衡态，对应于 HR 模型在尖峰流形 $M_{\rm lc}$ 上的周期轨道。点/轨道在 $z$ 中的稳定性取决于 $\langle R\rangle$ 的图在给定的零点是否减小。当函数没有 0 时，比如在 $x_0=-2.0$ 处，那么 HR 模型就会爆发。

## 4. 快慢现象中的爆发

HR 模型描述了方波爆发在霍奇金-赫胥黎类型的各种神经元模型中自然发生所需的最典型的慢流形配置之一 [Bertram, 1993; Chay, 1983, 1985; Butera, 1998]，见图1。首先，静态流形模型需要独特的 $Z$-形状。其较低的 (稳定的) 分支对应于神经元的超极化静止状态。上面的去极化支路在这种构型中是不稳定的，并且被快速子系统的稳定极限环所构成的穗状流形 $M_{\rm lc}$ 所包围。这个流形通过发生在快子系统中的同斜分岔而终止。在超极化褶皱与此同斜点之间，系统产生了一个滞后而产生了冲击。在爆发体系中，HR 模型的相点在达到各自的终点后，在峰值的 $M_{\rm lc}$ 和静止的 $M_{\rm eq}$ 流形之间反复切换。此外，对于 (1) 的通过解，两个流形都必须是瞬态的。对于 $M_{\rm eq}$，这意味着缓慢的零斜线没有从超极化折叠点的右侧通过它，而是穿过 $M_{\rm eq}$ 下面的 $M_{\rm lc}$ 的中间鞍支。后一个条件保证了 $M_{\rm lc}$ 对于模型的轨迹也是瞬态的，当它绕着 $M_{\rm lc}$ 时，它会缓慢地平移到与前面提到的同斜分岔相对应的边缘。因此，从 $M_{\rm eq}$ 上的低点向 $M_{\rm lc}$ 的快速跳跃表明了爆发的尖峰期的开始，随后是爆发间阶段，当相位点沿着 $M_{\rm eq}$ 向同斜分岔后的褶皱缓慢漂移时。相位点围绕尖峰流形 $M_{\rm lc}$ 的完整旋转数给出了脉冲内尖峰数，见图1和图8。因此，所描述的慢流形的配置可作为爆发的几何范式 [Rinzel 1985; Rinzel & Ermentraut, 1989; Bertram et al, 2000; Izhikevich, 2000]。很明显，当像图7中那样在尖峰流形上有一个周期轨道时，那么模型反而是紧张性发射的。下面我们将讨论当参数 $x_0$ 降低时，主力性峰值活动转换为爆发的方式。显然这是伴随着周期轨道的消失。我们将在 HR 模型本身中考虑这类自然原因的例子，以及只有在相应修改其缓慢方程之后才在模型中实现的一些其他特殊机制。

我们可以看到，相位点在 $M_{\rm lc}$ 附近的匝数，或每次爆发的尖峰数，是由它从 $M_{\rm eq}$ 上的超极化褶皱漂移到 $M_{\rm 1c}$ 上的同斜边所需的时间决定的。反过来，这个时间，或爆发持续时间，由平均方程 (5) 来计算。简单地说，它取决于图6(b) 中 $\langle R\rangle$ 的图大于零的距离，或者由缓慢的零斜 $z'=0$ 和分支 $\langle x\rangle$ 之间的距离决定。通过模型的特殊构造，函数 $\langle R\rangle$ 可以保持正，但只有在同斜分岔附近才接近零。这意味着对于给定的线性慢零斜线，在模型中没有有效的调节爆破节律发生的机制，除非它的形状以某种方式改变，或与我们在本文最后一节中建议的不同。调节爆发活动的时间特征还有一个简单的解决方案，即降低小参数 $\varepsilon$，以延长爆发的峰值周期。然而，这也要付出代价，因为间隔爆发时间也会按比例增加。

总之，我们指出在 HR 模型中也存在其他类型的爆发，如高原状振荡。这不是通过子系统之间的相互作用实现的，而是完全通过快速子系统中的变化实现的，参见图2(a) 和图2(d)。此外，在过渡时可以观察到两种类型的爆发之间的混沌改变。新的爆发持续时间是原来的两倍; 这一事实在 [Bazhenov 等人，2000] 中被解

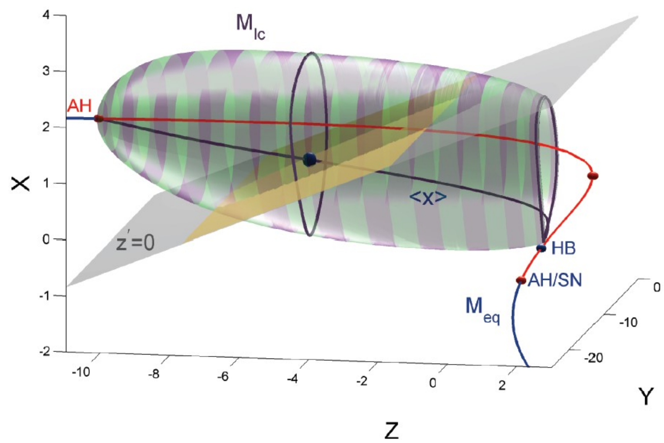



图 7. 图 6(a) 的三维版本。蓝点是 HR 模型稳定周期轨道的重心，在 $x_0 = 1.8$ 处，描述在主调峰值流形 $M_{\rm lc}$ 上。它位于慢零斜线 $z' = 0$ 与平均空间曲线 $\langle x \rangle$ 的交点附近。当相位点绕 $M_{\rm lc}$ 旋转时，只要它在 $z' > 0$ 的空斜之上，就会被流向右推，当它在空斜之下时就会被推回左。当这些相反的力被抵消时，相位点围绕“重心”旋转，即停留在所需的周期轨道上。

释为 HR 神经元之间的抑制突触耦合的结果。事实上，这仅仅是模型的快速子系统和它右边多项式项的精细选择的产物。

回想一下，慢动作流形 $M_{lc}$ 的末端相位对于参数 a 的不同值是不同的。若 $a = 1$，那么这是鞍形的同斜环，但是如果 $a = 1.66$，这是反向的 AH 分岔。从图4可以看出某中间值 $a = 1.2133$，$z$ 通道与 $(z, a)$ 参数平面上的同斜曲线 HB 相切。这导致分支 $M_{lc}$ 不再是横向的，而是在连接点上与 $M_{eq}$ 的鞍状分支相切的圆柱形。图8显示了由于这一事实，HR 模型中交替爆发的两种类型。这种跃迁可以导致方波突发的一个非常特殊的性质，即当围绕 $M_{eq}$ 的相位点恰好经过快分系统的鞍部时，它可以沿着鞍部分支一直走到上面的去极化折叠点。在此过程中，相点最终会在 $M_{eq}$ 的沉积和超极化分支上产生零星的快速跳升。事实上，这种轨迹行为呈现了另一种鸭翼，即不稳定分支的特殊解，正如它们现在被广泛理解的那样。

## 5. 庞加莱映射

在本节中，我们开始研究模型中从强韧峰值活动到方波爆发的转变，并揭示其背后的全局分岔。在这个 [Wang, 1993] 以及许多其他 HH 模型中，过渡的特征是它发生在狭窄的 (在参数意义上的) 混沌窗口内 [Terman,1992]。因此，我们需要比平均方程 (5) 更先进的工具来理解模型中的混沌动力学。虽然可以很好地解释周期轨道的稳定性和局部分岔，如周期轨的鞍点，但平均方程对于包括倍周期在内的其他分岔就变得不那么有用了。相反，我们展示了这个单一方程可以转换为一维 Poincaré 映射的方法 [Shilnikov et al., 2001; Shilnikov et al., 2005; Medvedev, 2006] 处理周期加倍分岔异常好。

Poincaré 映射技术被证明是在分岔理论以及许多其他动力学领域中非常有效的方法。在慢-快系统框架中，这种映射是由描述轨道行为不同阶段的 Poincaré 映射的几个连续分段的组成。因此，对应于慢动作的 Poincaré 映射通过 (5) 计算，而对应于快跳的映射在中的一阶由快子系统在临界值处的积分决定。通常，最技术性的部分是计算在慢速和快速运动分支之间的转换附近的 Poincaré 映射，这里所谓的“放大”方法 [Dumortier & Roussarie, 1996; Krupa & Szmolyan, 2001] 或缩放范式方法将被用于类似于 [Terman, 1992; Deng & Hines, 2002]。事实上，这种组合技术与研究同斜分岔的一返回映射非常接近 [Shilnikov et al.，1998,2001]，在研究同斜分岔的一返回映射时，对平均技术进行了改进，得到了一维 Poncaré 映射，以检验慢快系统中的蓝天分岔 [Shilnikov et al.，2001;Shilnikov et al.，2005]。该方法首次在 [Shilnikov 等人，2001;Shilnikov 等人，2005c] 中出现，让我们定义一个空间曲线 $M_{lc}$ 上的一维 Poincaré 映射，该空间曲线 $M_{lc}$ 在脉冲流形 $M_{lc}$ 上，它横向于系统的振荡轨道; 例如，在最小值处 $x' = 0$。

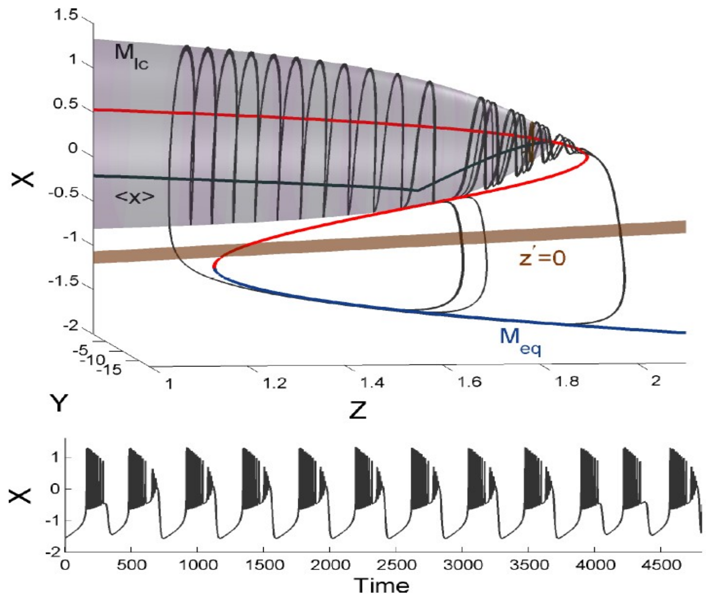



图 8. 方波爆发 (图 1) 在尖峰流形 $M_{\rm lc}$ 与 $M_{\rm eq}$ 的中间鞍支相切，并通过 $M_{eq}$ 去极化支上的反向 Andronov-Hopf 分岔进一步终止后，方波爆发 (图 1) 成为一个类高原爆发。爆发的形式和它们在波列中的持续时间变化混乱。观察相位点在接近鞍点后跟随中间支路时的脉冲窗口。

然后将映射重构为:

$$z_{n+1} = z_n + \varepsilon \langle R(z_n, x_0) \rangle T(z_n) + o(\varepsilon) \qquad (6)$$

形式上，这是将平均微分方程 (5) 写成差 1 的形式，其时间步长等于未摄动系统中形成 $M_{\rm lc}$ 的轨道的周期。具体来说，它的主要特征是基于轨道周期对 $z$ 的依赖: 当轨道流入同斜环时，它的增长没有上限。

让我们研究一下 Poincaré 映射 (6) 的一些性质。第一个性质很明显: 它的不动点是图7所示函数 $\langle R \rangle$ 的同一个零点。可以看到映射图主要是由 $\langle R \rangle$(来自图6) 和周期 $T(z)$(来自图3) 的乘积决定的，由小参数加权。已知周期在鞍点同斜分叉处以对数速度增加为 $-\ln(z_h - z)$; 这里 $z_h$ 是 HR 模型中同斜鞍的坐标。

让我们讨论一下对应于 HR 模型的 Poincaré 映射的演变，当 $x_0$ 为 $\varepsilon = 0.01$ 而减少时，参见图9。它的单不动点先稳定，再通过双牙周分叉失去稳定。当它靠近地图上较陡的部分时，就会发生这种情况，该部分的垂直部分被解释为马鞍的同斜环。回想一下，周期 $T$ 变得无限大，而函数 $\langle R \rangle$ 仍然是有限的，并且在同门诊分岔之前取负值。这是必要的，因为它使映射图变得向下凹，并且当 $z_n$ 接近同斜值时具有无限陡峭的负斜率。

就在倍周期分岔之后，该模型触发了可以称为二联的尖峰，然后在第二个倍周期分岔之后触发了四联，以此类推，直到它的动力学变得混乱，出现了不规则的脉冲，尖峰的数量不可预测。如果爆炸轨道靠近固定点，这个数字就会增加。注意，与经典抛物线情况不同的是，在这种情况下，倍增周期级联在系统开始爆发之前可能是有限的。

倍周期级联，无论是否完整，都是方波爆发类神经元模型中在主音尖峰活动向爆发活动过渡过程中的常见现象 [Wang, 1993; Chay, 1983, 1985; Rowat et al, 2004; Medvedev, 2006]。我们强调，其原因不仅限于终止同宿分岔的情况 [Shilnikov & Rulkov, 2003; Deng, 2004]; 例如，在心脏中间神经元的简化模型 [Cymbalyuk & Shilnikov, 2005] 中，在破裂出现之前的完全周期加倍级联是由于主音峰值流形 $M_{lc}$ 上的折叠，而这可能导致环面分岔 [Shilnikov & Rulkov, 2004]，如果快子系统是一个更高的 (3 个或更多) 维 [Cymbalyk & Shilnikov, 2005;Kramer et al, 2008]。

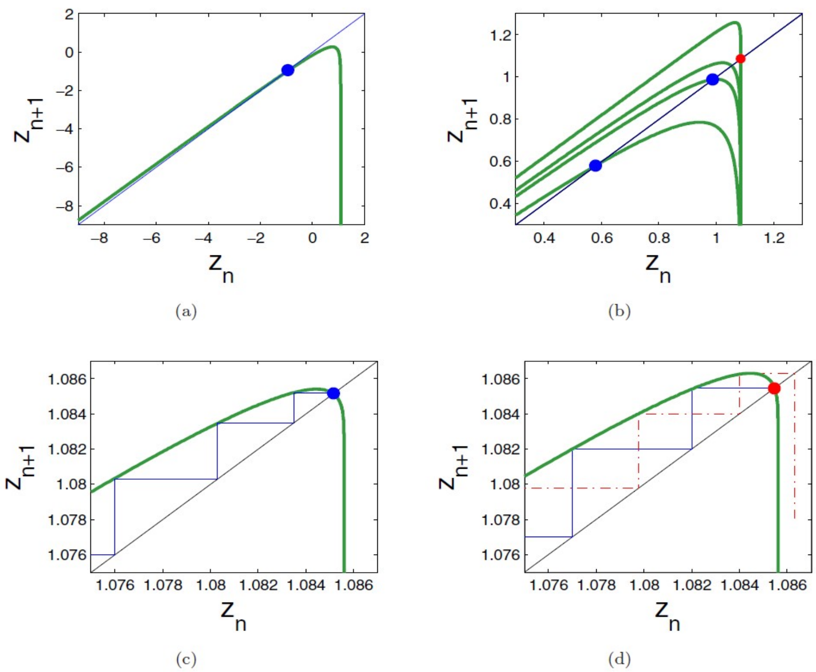



图 9. $\varepsilon = 0.01$ 时的 1D Poincaré 映射，它被选择为相当大的视觉清晰度; 在较小的值时，映射图与等分线无法区分。(a) 在 $x_0 = 0.5$ 处的 Poincaré 映射: 它的稳定不动点对应于当 $x_0$ 进一步减小时流入鞍的同斜环 (对应于垂直斜率) 的稳定周期轨道。(b) 在 $x_0 = (-0.5, -0.8, -0.9, -1.0)$ 处的映射: 随着其图形变得更陡，不动点通过周期加倍分岔失去稳定性。图 (c) 显示了收敛到稳定不动点的瞬态迭代。在它变得不稳定之后，当爆发轨道接近这个排斥不动点 (d) 时，系统可能会爆发，每次爆发都有不可预测的峰值数量。

# 6. 同宿分岔

我们之前说过方波爆破的形成机制 [Rinzel, 1985;Bertram et al . 2005]，或者“折/同宿”爆发 [Izhikevich, 2001] 与 HR 模型的慢子系统中发生的同宿分岔直接相关，该分岔发生在某个 $z_h$ 处。当慢零斜线穿过鞍处的分支 $M_{\mathrm{eq}}$ 与对应坐标 $z_h$ 的分支 $M_{\mathrm{eq}}$ 时，整个模型在某临界值 $x_0$ 处的主调峰值与爆发活动之间的过渡处发生关联分岔。从一般的角度来看，这是一种特殊的余维-2 同宿分岔的简并类型称为轨道翻转，参见 [Shilnikov 等人，2001] 在其中的参考文献中对 cod-2 同宿分岔的详细描述。方法和结果来自 [Shilnikov, 1986, 1993; 罗宾逊,1989;Rychlik, 1990; 邓,1993;Shilnikov 等人，1993] 也可以直接应用于研究慢-快系统中的同宿分岔。这种同斜分岔的特征包括倍周期分岔，并因此很好地解释了在许多方波爆发模型中从周期性强音尖峰过渡到爆发的混沌动力学的开始。

让我们从平面情况 $\varepsilon = 0$ 开始，在这种情况下，稳定的周期轨道变成马鞍平衡态的同斜环。用 $-\lambda_1 < 0 < \lambda_2$ 表示它的特征指数; 它们必须满足一个条件: 鞍点值 $\sigma_1 = -\lambda_1 + \lambda_2 < 0$ 或索引鞍点索引 $\nu = |\lambda_1|/\lambda_2 > 1$[Shilnikov et al, 199,2001]。使用简单的一维 Poincaré 映射来检查非漫游集 (包括周期轨道) 在鞍环附近的分岔:

$$\bar{x} = \mu + Ax^{\nu}, \tag{7}$$

其中分离系数 $0 < a < 1$ 的条件在平面上成立; 这里 $\mu$ 是一个小的分岔参数，局部控制在马鞍附近，它的稳定和不稳定流形之间的距离。Leontovich[1951] 表明，当鞍点不共振时，即 $\sigma \neq 0$(或 $\nu \neq 1$)，则此 co 维度-1 同宿分岔在平面上产生一个单一极限环。如果 $\sigma < 0$，则此循环是稳定的。让我们检验 $varepsilon \neq 0$ 的整个 HR 模型中的同斜鞍。正如我们前面所说 (回想一下，参见图 5)，除了“快速”的不稳定特征指数外，马鞍还会得到另一个 $\lambda_3 \simeq \varepsilon$。这使得拓扑类型 $(1, 2)$ 的鞍在 $R^3$ 中; 即它有一个一维稳定的 $W^s$ 和一个二维不稳定流形 $W^u$。Shilnikov[1965] 表明，在 $R^3$ 及更高的条件下，一个编码维数为 1 的同宿分岔产生一个周

期轨道必须另外满足两个条件:(1) 和前面一样，鞍值 $\sigma = -\lambda_1 + \min\lambda_{2,3} \neq 0$;(2) 稳定分离矩阵沿 $\min\lambda_{2,3}$ 确定的领先方向返回马鞍为 $t \to -\infty$; 最后 (3) 分离系数 $A \neq 0$。最后一个条件解释如下: 如果 $a > 0$，2D 不稳定流形的闭包与一个圆柱同构，如果 $a < 0$，闭包与一个 Möbious 带同构。这也意味着新生的周期轨道将分别有一对正或负的 Floquet 乘子。同斜分叉的进一步细节可在 [Shilnikov 等人，2001] 中找到。

当上述条件不满足时，同斜分叉退化，其余维增加到 2。例如同斜共振鞍的展开包括周期轨道的鞍-节点分岔 [Shilnikov, 1986, 1992; Nozdracheva, 1992; Chow et al, 1990]。

若破坏了第二个或第三个条件，当 $\sigma > 0$ 分别导致了叫做倾斜翻转和轨道翻转的分岔。两者的作用相似，因此有相似的展开，包括倍周期，鞍结和次级同宿分叉。

很明显，当 $\varepsilon$ 变为非零且保持较小时，鞍的领先不稳定方向发生变化，使得一维稳定分线开始在逆向时间沿切于 $M_{\rm eq}$ 的分支方向回归平衡状态。因此，$\varepsilon = 0$ 对应一个单一的轨道翻转分岔。图10和12显示了同斜环在 $\varepsilon$ 从 0 增加时的转换阶段。观察图10中 $\langle x\rangle$ 的投影可以被误解为在充力峰值流形 $M_{\rm lc}$ 上的新褶皱，这对应于快子系统中极限环的新的鞍-节点分岔。

下面让我们考虑将上述 Shilnikov 定理应用于远离轨道翻转分岔的 HR 模型。为了确定同斜环产生的周期轨道的稳定性，我们必须对系统中的时间进行反转。之后鞍点变成 $(2,1)$ 类型，即有一维不稳定流形，沿与 $M_{eq}$ 中间支路相切的方向返回鞍点。第一个鞍值 $\sigma$ 然后被计算为 $\lambda_1 + \varepsilon > 0$; 第二个鞍值 $\sigma_2 = \sigma + \lambda_2$ 的正性意味着三维相体积的扩展。因此，只有鞍形周期轨道才能从同斜环中出来。这个周期轨道在时间变回后仍然保持马鞍型。有人可能会想，轨道是如何稳定的，远离同斜鞍形轨道，在分岔之前变成鞍形轨道的? 从图10中可以看出，平均分支 $\langle x\rangle$ 与慢零斜线的交点一直贯穿同斜分岔。这就排除了鞍结分岔的可能性。然后，我们的选择范围缩小到倍周期分岔，图 8 中的映射证实了这一点。因此，当交点经过图10中的折叠点时，周期轨道通过倍周期分岔 (图9) 失去稳定性。通过重复这些论点，我们断言新诞生的稳定周期-2 轨道可能不会在类似的同斜分岔中消失，然后应该很快也会发生另一个倍周期分岔，以此类推。这一观察结果很好地解释了通过同斜分叉从强韧突波过渡到突发性突波时经常观察到的短周期加倍级联现象。

例如，从图2(c) 和图2(d) 和图10中可以看到，平均分支 $\langle x\rangle$ 原来终止于 $M_{\rm eq}$，并且在 $\varepsilon = 0$ 处垂直切线，现在在 $varepsilon \neq 0$ 处切线为 $M_{\rm eq}$。而且，它可以从任意一侧摆动进入马鞍平衡态。根据 Eq.(7)(见 8)，这意味着在有向的“+”到无向的“-”情况下分离矩阵值 $A$ 的符号发生了变化。图 12 说明了这一点: 位于 $z = z_h$ 平面上的同斜平面轨道变成了一个空间曲线，当 $t \to -\infty$ 与 $M_{\rm eq}$ 相切时进入鞍形，因为 $\varepsilon = 0.0127$。

最后，我们推测，这个奇异轨道翻转分岔的展开可以用以下 1D Poincaré 映射充分解释 [Shilnikov et al, 2001; Shilnikov & Turaev, 2008]:

$$\bar{x} = \mu \pm \varepsilon x^{\varepsilon} + Ax^{\nu}, \tag{8}$$

其中新的小项是由于奇异摄动，而第二个是来自快速子系统的遗迹。由于 $\pm$sign 的存在，该同宿分岔的展开包含了三条分岔曲线，分别对应于周波加倍、鞍节点和次级同宿分岔 [Shilnikov et al, 2001]。这种奇异映射的一个特征是混沌动力学，如图13所示。这一分岔是在 $M_{\rm eq}$ 上极化折叠点发生 Shilnikov 鞍焦点的第一步 [Deng & Hines, 2002]。

# 7. 相异分岔

## 7.1. 融化流形

让我们回到图1，图1显示了在 $\varepsilon = 0.002$ 时 HR 模型中典型的方波爆发。我们可以看到，这个小参数每次爆发给出大约 5 个峰值，这是在 $M_{\rm le}$ 附近相位点的完整旋转数，而它的 z 分量从 $M_{\rm eq}$ 上的低超极化褶皱通过 $M_{lc}$ 的同斜楔增加。增加 $\varepsilon$ 应该会减少这些断点之间的飞行时间。然而，这似乎是正确的，只是远远不是爆裂和紧张性尖峰之间过渡的同斜分叉。的确，在 $\varepsilon$ 较高的值时，同斜轨道扭转使 $M_{\rm fc}$ 看起来像在端点之外得到某种“下巴”，见图14。这导致了由这一分岔诱导的更发达的查子的出现，当相点更接近现在不稳定的尖峰周期轨道时，爆发获得更多的尖峰 (图11)。进一步增加会导致更加矛盾的结果，即混沌爆发获得

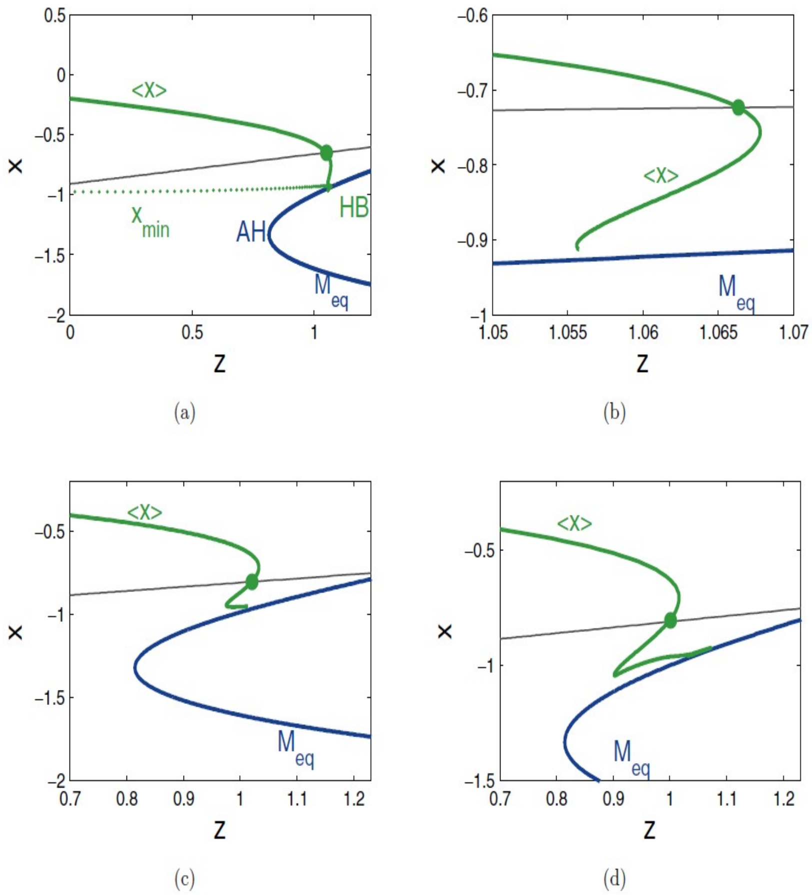



图 10. (a) 尖刺歧管 $M_{\mathrm{lc}}$ 的平均分支 $\langle x\rangle$ 与 $\langle z\rangle$ 对应，为 (a) $\varepsilon=0.001$，(b) $\varepsilon=0.004$，(c) $\varepsilon=0.008$ 和 (d) $\varepsilon=0.0127$。$\langle x\rangle$ 上折叠的形成可能被误解为 $M_{\mathrm{lc}}$ 上的鞍点分岔; 实际上，当同斜轨道经历轨道翻转分岔时，这就是这个分支投影到 $(z,x)$ 平面的方式。当 $\langle x\rangle$ 的慢零斜交点低于折叠点时，相应的周期轨道发生周期加倍分岔。

阈下振荡，如图15所示。为了找出其原因，我们应用参数衰减技术来确定峰值流形 $M_{\mathrm{les}}$，如图14和图15所示。我们称其为熔化流形，类似于 S.Dali 的绘画。导致 $M_{\mathrm{le}}$ 形状急剧变化的原因是类似的: 在 $\varepsilon=0.02$ $x_0$-参数路径不再由即: 在 $\varepsilon=0.02$ $x_0$–参数路径不再由用于终止周期轨道分支的参数空间。现在 $M_{\mathrm{lc}}$ 通过围绕 $M_{\mathrm{eq}}$ 的下褶的 Andronov-Hopf 分岔结束 (见图6中的分岔图和那里的讨论)。这个 AH 分岔是快子系统和慢子系统动态交互的结果。动态地说，这种爆发活动具有相当大的振幅阈下振荡，然而，由于特征空间或发生 AH 分岔的局部中心流形与 $x$-轴正交，在 $x$-变量上的投影具有相当小的量级，如图15所示。通常称为混合模式振荡。

## 7.2. 蓝天灾难

由于 HR 模型的慢零斜线在 $x$ 和 $z$ 上都是线性的，因此其图形是模型三维相空间中的一个平面。由于这种线性，寻找模型的周期轨道并不困难: 零斜线与空间平均曲线 $\langle x\rangle$ 产生所需轨道的重心。自从 $\langle x\rangle$ 由于同斜分岔的存在，从 AH 分岔开始向终点下降，始终存在单一交点。这就排除了在强韧刺突流形 $M_{eq}$ 上存在鞍-结分岔的可能性，这种分岔可能会导致模型中非常奇特的分岔，并可能意味着长时间的爆发，以及模型中强韧刺突或去极化沉默和爆发活动的共存 [Cymbalyuk & Shilnikov, 2005; Shilnikov et al, 2005; Shilnikov & Cymbalyuk, 2005]。

第一个机制描述了在给定环境下神经元模型中峰值和爆发之间可逆和连续的转变，该机制基于一种代号为“蓝天突变”的分型 [Shilnikov & Turaev,

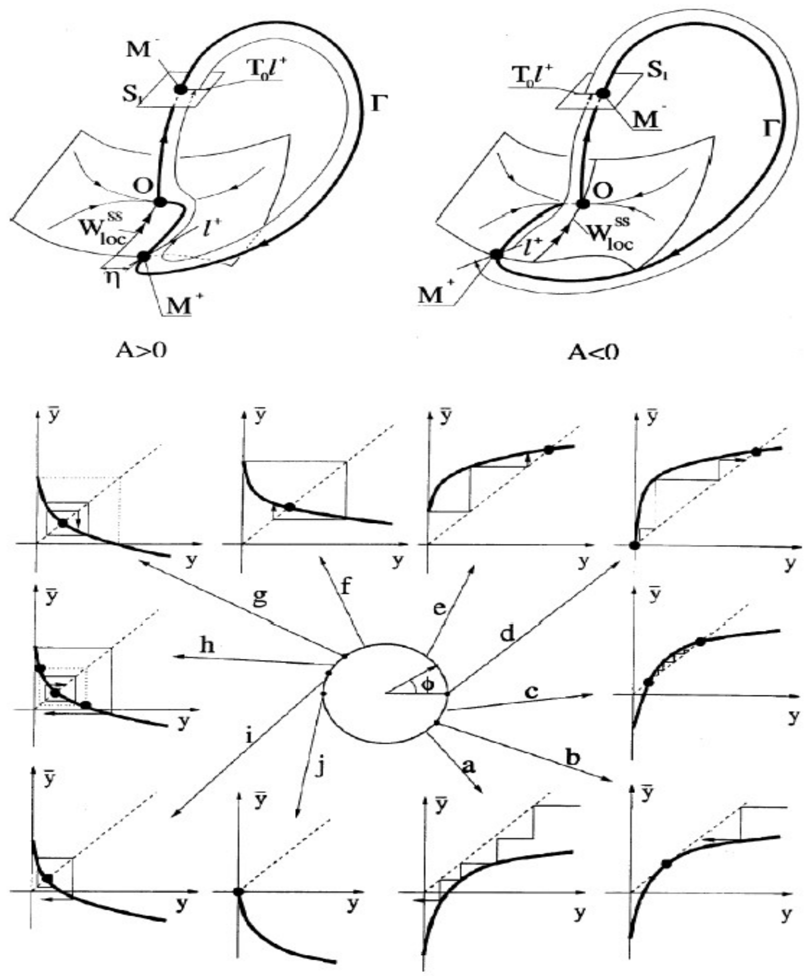



图 11. 轨道翻转分岔: 在有向、$A>0$ 和无向、$A<0$ 的情况下，不稳定分岔从强稳定 (非前导) 流形 $W^{ss}$ 的任意一侧进入鞍形。在相应的 Poincaré 映射中展开的分岔显示了鞍-节点分岔、倍周期分岔和次生同斜分岔 [Shilnikov et al, 2001]。

199,2000; Shilnikov et al.,2001]。在参考文献 [Shilnikov et al, 2005c] 中给出了奇异摄动系统中蓝天大灾难的严格证明和三种情景。

如果通过改变慢方程来改变慢速零斜线的线性形状，则会在 HR 模型中发生蓝天灾难：

$$\dot{z}=\varepsilon\left(s\left(x-x_0\right)-z-\frac{\alpha}{\left(z-z_0\right)^2+0.03}\right) \tag{9}$$

使缓慢的零斜线获得一个“驼峰”，见图16; 这里 $\alpha$ 调节它的高度，而 $z_0$ 决定它沿 $z$-轴的位置。通过改变 $\alpha$，我们控制了当驼峰穿过平均分支 $\langle x\rangle$ 时发生的鞍-节点分岔 (因为驼峰设置得足够窄)。通过提升慢零斜，我们得到了两个新的交点，因此在尖峰流形 $M_{\mathrm{lc}}$ 上有两个新的周期轨道。回想一下，$M_{\mathrm{lc}}$ 在 $(x,y)$-子空间中是稳定的，因为它由快速子系统的稳定极限环组成。就 $z$ 中这些轨道的稳定性而言，一个是稳定的，另一个是不稳定的。这使得第一个周期轨道在相空间中是稳定的，而第二个周期轨道是马鞍型的，具有二维的稳定和不稳定流形。局部，$M_{\mathrm{lc}}$ 表示鞍轨道的不稳定流形。很明显，当驼峰降低，不留下交点时，流形 $M_{\mathrm{lc}}$ 就准备爆发了。

周期轨道的局部鞍结分岔只构成了慢-快系统中蓝天巨灾的第一个组成部分。$\mathbb{R}^3$ 中的一个简单鞍节点周期轨道有两个惟一的流形。强稳定流形 $W^s$ 在鞍点轨道附近局部划分为两个区域: 节点和鞍点，如图 17(左) 所示。在节点区域，轨道被吸引到鞍节点周期轨道上。在鞍区，周期轨道相互排斥。它的不稳定流形 $W^u$ 由向后时间中被吸引到周期轨道上的轨迹组成。在前进的时间里，$W^u$ 上的一个相位点沿着爆发路径: 当它绕着 $M_{\mathrm{lc}}$ 转动时，它缓慢地向右漂移，然后落在 $M_{\mathrm{eq}}$ 的

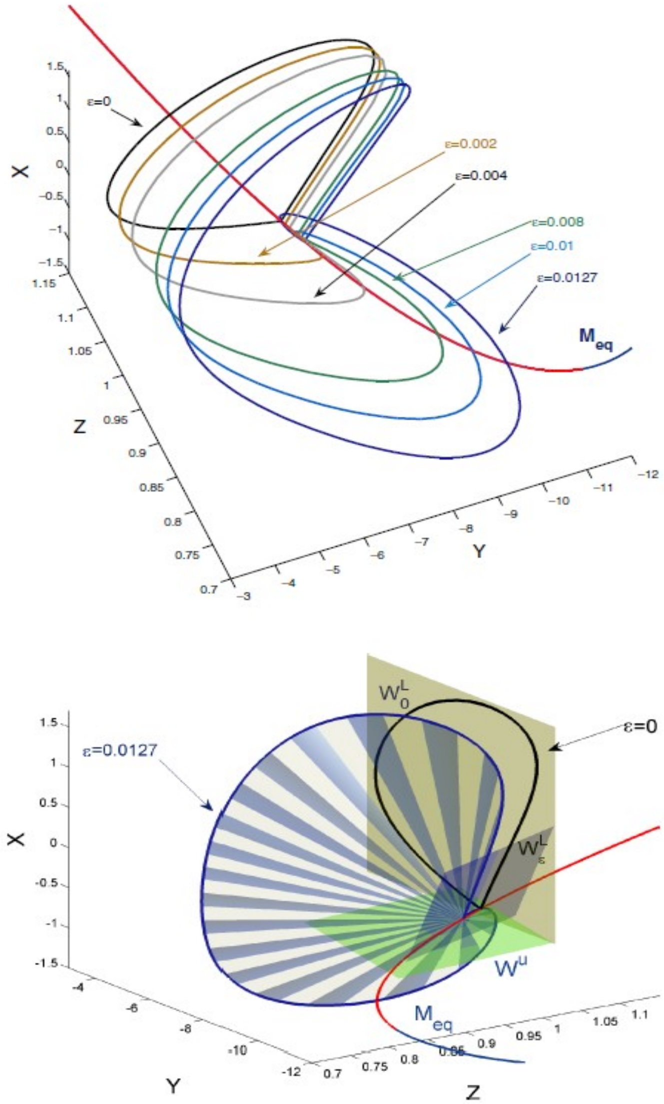



图 12. (上)$(x,y)$ -鞍点 $(x,y)$ -“平”同斜环在 $\varepsilon = 0$ 处的演化阶段，因为小参数从 $0.002, 0.004, 0.008, 0.001$ 增加到 $0.0127$。同斜轨道在 2D 不稳定流形 $W^u$ 为 $t \to -\infty$ 时发生了一个轨道翻转分岔，改变了一维稳定分岔入鞍的方式: 由于参数小，稳定的前导不稳定方向切线 $M_{\rm eq}$ 由特征指数决定。这里 $W_0^L$ 表示未摄动摄动模型中马鞍的前不稳定和稳定特征向量张成的前导子空间。

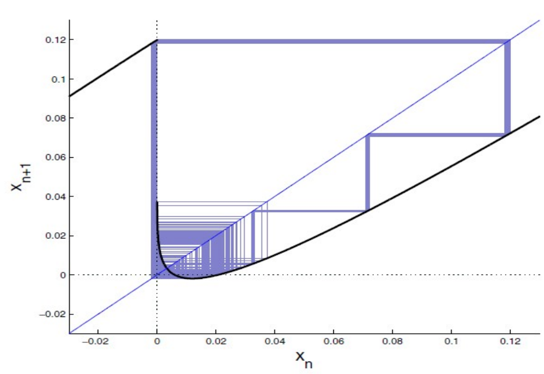



图 13. 1D Poincaré 映射 (8) 中的混沌。左侧分支是由于通过低超极化分支形成间爆发周期的再感染机制所致。从图中可以看出，当相点接近不稳定不动点时，“规则的”四尖峰爆发变为混沌。

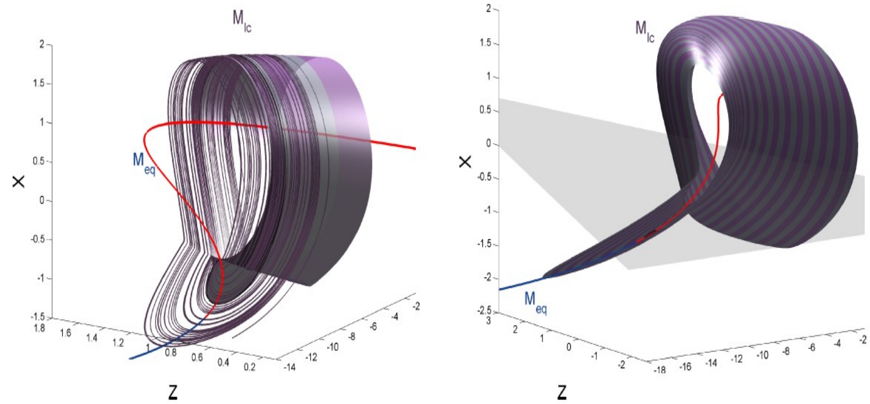



图 14. (左)$\varepsilon = 0.0127$ 时模型的同斜混沌爆发。(右)HR 模型中在 $\varepsilon = 0.02$ 处的“融化”强调音尖峰流形通过靠近下褶皱的鸭翼启动 AH 分岔终止。

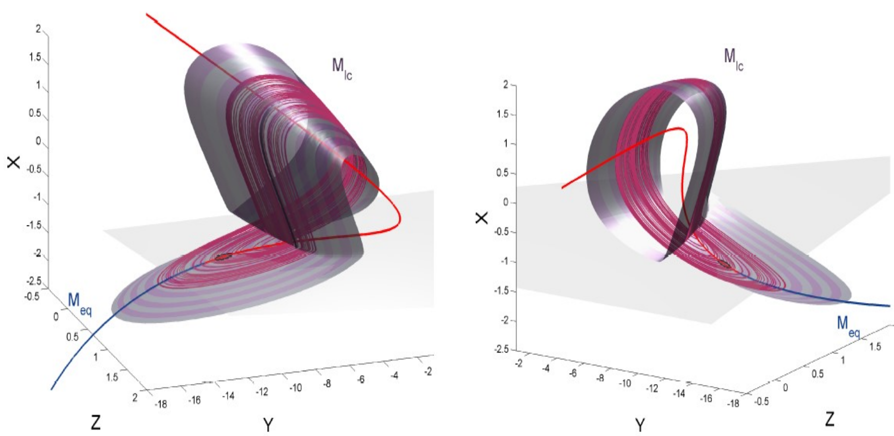



图 15. AH 分岔附近快慢时间动力学相互作用引起的混沌爆发。

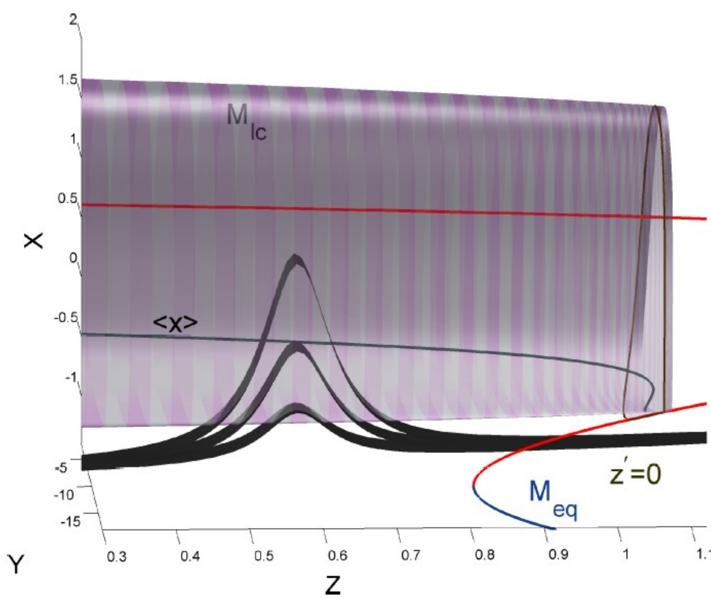



图 16. 把慢零斜的驼峰抬高，就产生了慢零斜与平均支路 $\langle x \rangle$，并由此产生了稳定和鞍形周期轨道在尖峰流形 $M_{lc}$ 上的出现。

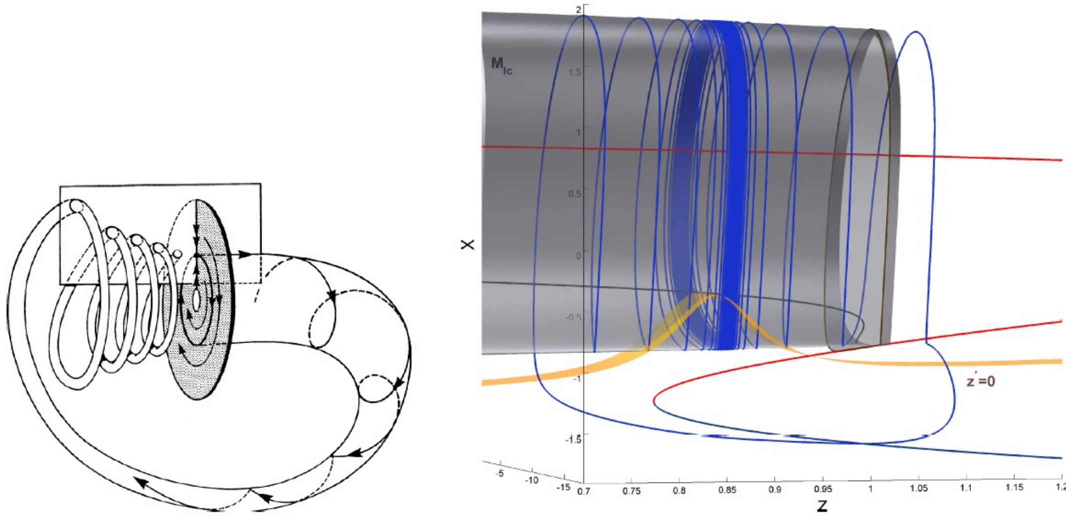



图 17. (左)Shilnikov 和 Turaev 提出的蓝天灾难的构形，来自 [Shilnikov et al, 2001]。(右)HR 模型在 $\varepsilon = 0.002, x_0 = -1.4\ \alpha = 0.0083, z_0 = 0.9$ 时的蓝天巨灾。当经过鞍节点周期轨道的幻影时，爆发的那个获得了更多的尖峰，从而提高了它的周期。爆发间隔几乎保持不变。

超极化分支上，沿着它向左滑向褶皱，从那里它起飞落回到 $M_{\rm lc}$ 上。相位点落在鞍节点周期轨道左侧的 $M_{\rm lc}$ 上，对于蓝天突变是必要的。这可以通过移动驼峰到 $M_{\rm eq}$ 上相对较低的折叠位置来实现。因此，不稳定流形 $W^u$ 与鞍节点周期轨道同斜; 这是这场蓝天大灾难的第二个组成部分。

因此，在某 $\alpha_0$ 的分岔处，系统具有鞍节点周期轨道 $L_{\rm sn}$，其二维不稳定流形 $W^u$ 返回周期轨道，在强稳定流形 $W^{ss}$ 左侧的节点 (吸引) 区域进行无穷次旋转。当我们降低 $\alpha < \alpha_0$ 的驼峰时，切线消失了，鞍-节点周期轨道消失了。蓝天分岔具有沿 $M_{\rm eq}$ 超极化分支的横向强收缩特性，该分支由 HR 模型的慢子系统的稳定平衡所组成，它导致了一个新的周期和长度无限的稳定周期轨道的出现。周期爆发的无限周期是由于相位点缓慢通过消失的鞍形 ode 轨道的“幻影”。这与模型中的长爆发相对应。系统离分岔越远，爆炸轨道越短。因此，通过接近或离开分岔值，我们可以很有效地控制爆发持续时间，其取值为 $1/\sqrt{\alpha - \alpha_0}$ 遵循鞍节点分岔定律。控制爆发持续时间已经被证明是中枢节律发生器节奏发生的关键技能 [Belykh & Shilnikov, 2008] 和 [Shilnikov et al.,2008]。注意，这些操作不影响爆发间隔。因此，通过改变系统的单个参数，可以实现从爆发到持续尖峰的连续过渡。

### 7.3. Lukyanov-Shilnikov 分岔和双稳态

蓝天灾难发生在慢速时滞系统参数空间的一个码次面上。该曲面的边界对应于相位点从流形 $M_{ex}$ 超极化分支的低叠点跳到快速振荡曲面 $M_{\rm le}$ 上鞍节点周期轨道的强稳定流形 $W^{x8}$ 上。这种构型导致了慢-快系统中 Lukyanow-Shilnikov 分岔的发生 [Lukyanov & Shilnikov, 1978]。这导致了庞加莱同斜轨道的出现，在系统中引起了复杂的位移动力学。在奇摄动系统中，同斜纠缠的大小约为 $\sim e^{-1/\varepsilon}$，这使得混沌动力学很难被探测到。然而，这种分岔的另一个更明显的特征是 bj-稳定性，即峰值稳定周期轨道与大爆发轨道共存 [Cymbalyuk & Shilnikov, 2005; 希尔尼康等，2005;Cymbalyuk 等，2005]。HR 模型的图 19 说明了这种双稳定性。当爆炸轨迹与分离鞍形周期轨道成为同斜轨道时 (图 20)，该双稳定性就被抓住了。此外，爆发的周期随着 $|\ln(\alpha - \alpha_0)|$ 的对数快速增加，就像鞍轨道的所有 ld -1 同斜分岔一样。这一观察结果将有助于我们区分神经元模型中神经张力峰值和爆发之间的各种过渡。

Lukyanow-Shilnikov 分岔描述了一个稳定周期轨道与一个马鞍周期轨道的合并，前者表示系统中的进补峰值振荡，后者具有横向同斜轨迹，表示极限下的爆发。这意味着在关键参数值时，系统将表现出混沌间歇性，即在最终稳定为周期性峰值之前，产生一个任意长的脉冲特征，每个脉冲中有不可预测的数量变

化的峰值。这种间歇性也是 Smale 马蹄动力学的结果 [Gavriloy & Shilnikov, 1973]。

由于 $\mathbb{R}^3$ 中两个 2D 曲面的典型交点是横向的，非中心同斜连接到鞍节点轨道的存在不会提高这个分岔的余维。分岔的展开如图18(右) 所示。这种分岔最好的描述方法是在周期轨道横向的截面上使用二维 Poincaré 映射定义。周期轨道撞击横截面的点是 Poincaré 地图上的一个固定点。不动点的稳定性与周期轨道的稳定性相匹配。在鞍周期轨道的情况下，有一个乘子等于 $+1$ 的不动点; 这发生在图18的分岔曲线 SN 上。

由于鞍节点不动点具有由其不稳定强稳定流形的横向交叉产生的非中心同斜轨道，因此鞍节点不动点解耦后将继承横向同斜结构; 这意味着对于楔体内 SN 以上的参数值，系统必须具有复杂的位移动力学。它的边界对应于鞍形不动点的稳定流形和不稳定流形之间的第一次和最后一次接触。由于鞍点的稳定流形和不稳定流形的横向交叉，该区域的这种动力学与 Smale 马蹄的存在有关。当这两个点通过鞍-节点分岔消失时，双曲子集仍然存在，因此在指示扇形下的参数区域仍然可以观察到复杂的动力学。它是同斜鞍结分岔的主要特征。

HR 模型的双稳定性如图19所示。根据初始条件的不同，如果初始点在稳定周期轨道的吸引域内，系统可能产生进补峰值，否则系统可能产生爆发活动。鞍形周期轨道将两种体系的吸引域分开。

当 $\alpha$ 参数增大时，稳定周期轨道与不稳定周期轨道之间的距离增大，使得鞍轨道的不稳定流形不再与稳定轨道的吸引盆相结合。在这里，模型能够在转换为周期性峰值之前产生任意长的混沌爆发序列，如图20所示。观察到，随着相位点靠近鞍形周期轨道，控制参数向两种状态之间的过渡值移动，爆发相位持续时间可能增加，但没有上限; 与以前一样，这不会影响爆发间隔。

模型中的这种间断发生在图18中相应的边界 $\mathrm{B}_1$ 和 $\mathrm{B}_2$ 之间。这是由于同斜摆动而产生的复杂位移动力学的另一个结果。在奇摄动系统中，与间歇相对应的参数区间的宽度很小。此外，它与不稳定流形的管径 $W^u$ 成正比，当它回到鞍节点周期轨道时，管径不断缩小。回想一下，$M_{\mathrm{eq}}$ 的低超极化分支是由 HR 模型的快子系统的稳定平衡组成的。根据 Liouville 定理，用 $e^{-\lambda\tau}$ 给出了体积压缩的估计，其中 $\tau$ 是爆发间区间，$-\lambda$ 是构成 $M_{\mathrm{eq}}$ 这支的稳定平衡的最大 Lyapunov 指数。这使得在一个缓慢快速的系统中发现间歇性很难，但却是值得的。

## 致谢

We are grateful to Rene Gordon for comments and suggestions. A. L. Shilnikov’s research is supported by the GSU Brains & Behavior Program and RFFI Grant No. 050100558.

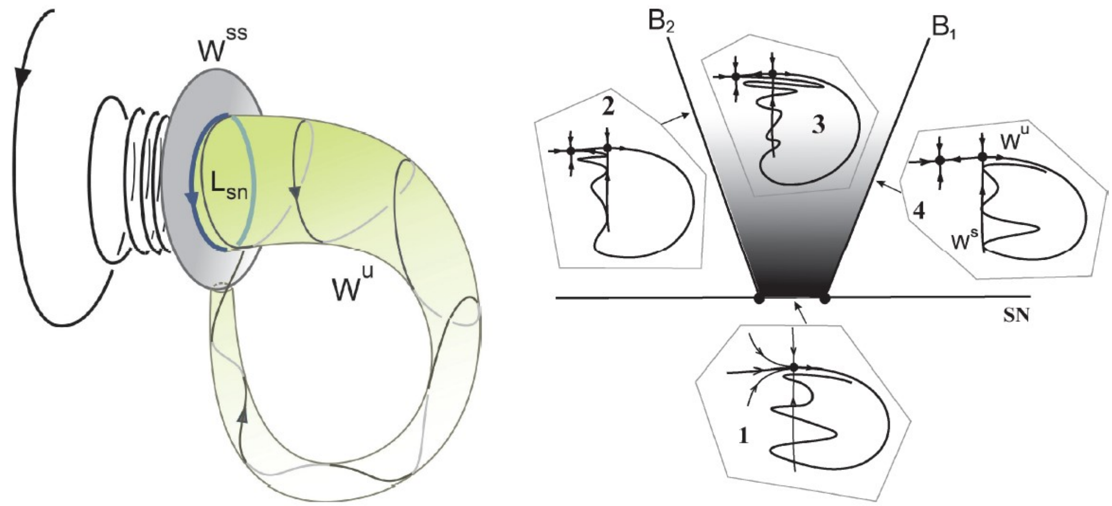



图 18. (左) 具有非中心同斜轨道的鞍节点周期轨道 $L_{\rm sn}$: 它的不稳定流形 $W^u$ 横过它的非前导或强稳定流形 $W^{ss}$ 回到轨道。后者将分岔周期轨道稳定的节点区域 (在 $W^{ss}$ 的左边) 与鞍区分开。(右)lukyanov -Shilnikov 分岔的部分展开。这里的稳定不动点和鞍形不动点对应的是相同类型的周期轨道。两条分岔曲线 $\rm B_1$ 和 $\rm B_2$ 分别对应鞍轨道稳定流形和不稳定流形之间的主同斜切线和终同斜切线。简单地说: 在 $B_1$ 的右侧，系统显示双稳定性，而在 $\rm B_2$ 的左侧，主音尖峰吸引子支配着动态。在这两者之间，动力学为有限位移型，即系统产生混沌爆发行为，或早或晚终止于规则的进补峰值。当分岔曲线 SN 下的鞍节点消失后，复杂动力学依然存在。段的尺寸为到达鞍节点轨道时的不稳定流形的尺寸 $W^u$。来自 [Shilnikov 等人，2005]。

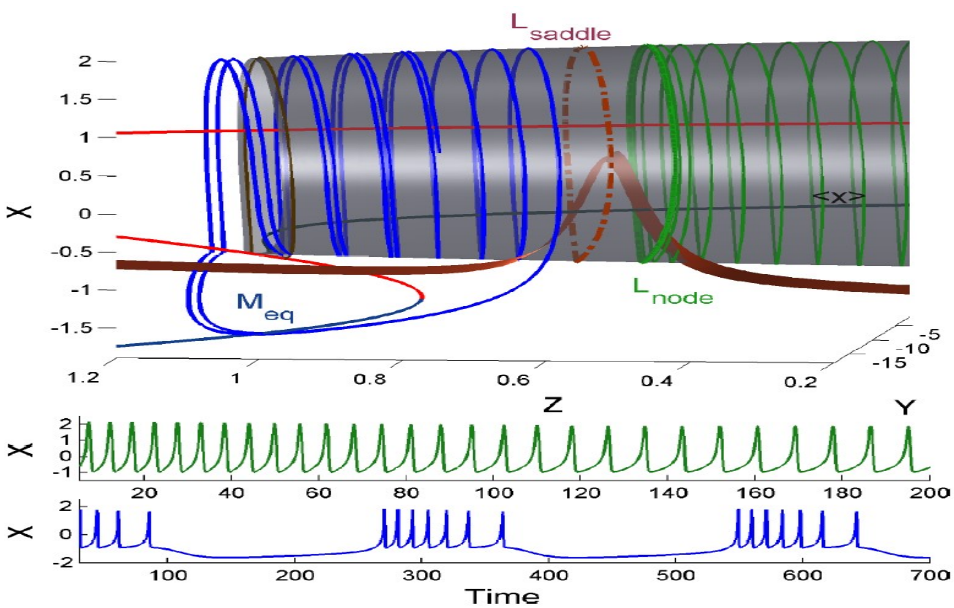



图 19. HR 模型中滋补峰值与爆发的共存。这种类型的行为发生在图 18 中分叉曲线 $B_2$(图2) 的左侧。

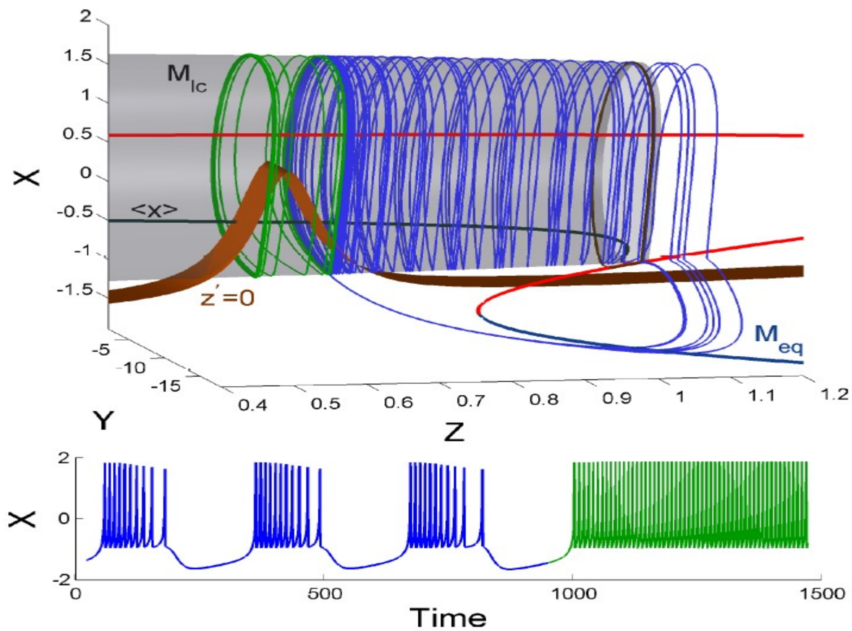



图 20. 瞬态爆发变成主音尖峰: 在 $\alpha = 0.02$ 和 $z_0 = 0.5814335$ 时，在模型进入主音尖峰之前生成了许多爆发。这对应于图 18 中的插图 3。

## 8. 参考文献


Abraham, R. H. [1985] “Chaostrophes, intermittency, and noise,” in Chaos, Fractals, and Dynamics, Conf .

Univ. Guelph/Can. 1981 and 1983, Lecture Notes Pure Appl. Math. 98, pp. 3–22.

Andronov, A. A. & Leontovich, E. A. [1937] “Some cases of dependence of limit cycles on a parameter,” Uchenye zapiski Gorkovskogo Universiteta 6, 3–24.

Andronov, A. A., Vitt, A. A. & Khaikin, S. E. [1966] Theory of Oscillations, International Series of Monographs in Physics, Vol. 4 (Pergamon Press, Oxford).

Andronov, A . A . Leontovich , E . A . Gordon , I . E . & Maier, A. G. [1971] The Theory of Bifurcations of Dynamical Systems on a Plane, Israel Program of Scientific Translation, Jerusalem.

Arnold, V. I., Afrajmovich, V. S., Ilyashenko, Yu. S. & Shil’nikov, L. P. [1984] Bifurcation Theory, Dynamical Systems V, Encyclopaedia of Mathematical Sciences (Springer-Verlag).

Bazhenov, M., Timofeev, I., Steriade, M. & Sejnowski, T. J. [2000] “Spiking-bursting activity in the thalamic reticular nucleus initiates sequences of spindle oscillations in thalamic networks,” J. Neurophysiol. 84, 1076–1087.

Belykh, V. N., Belykh, I. V., Colding-Joregensen, M. & Mosekilde, E. [2000] “Homoclinic bifurcations leading to bursting oscillations in cell models,” Eur. Phys. J. E3, 205–214.

Belykh, V., Belykh, I. & Mosekilde, E. [2005a] “The hyperbolic Plykin attractor can exist in neuron models,” Int. J. Bifurcation and Chaos 15, 1112–1130.

Belykh, I., de Lange, E. & Hasler, M. [2005b] “Synchronization of bursting neurons: what matters in the network topology,” Phys. Rev. Lett. 94, 188101–188105.

Belykh, I. V. & Shilnikov, A. [2008] “When weak inhibition synchronizes strongly desynchronizing network of bursting neurons,” Phys. Rev. Lett., i n p r e s s .

Benoit, E., Callot, J.-L., Diener, F. & Diener, M. [1981] “Chasse au canard,” Collect. Math. 32, 37–119.

Bertram, R. [1993] “A computational study of the effects of serotonin on a molluscan burster neuron,” Biol. Cybern. 69, 257–267.

Bertram, R. ,Butte, M . J . , Kiemel, T . & Sherman , A [1995] “Topological and phenomenological classification of bursting oscillations,” Bull. Math. Biol. 57, 413–439.

Bertram, R. & Sherman, A. [2000] “Dynamical complexity and temporal plasticity in pancreatic beta-cells,” J. Biosci. 25, 197–209.

Best, J., Borisyuk, A, Rubin, J., Terman, D. & Wechselberger, M. [2005] “The dynamic range of bursting in a model respirator pacemaker network,” SIAM J. Appl. Dyn. Syst. 4, 1107–1139.

Butera, R. [1998] “Multirhythmic bursting,” Chaos 8, 274–282.

Callot, J.-L., Diener, F. & Diener, M. [1978] “Le probléme de la chasse au canard,” C. R. Acad. Sci. 286, 1059.

Canavier, C. C., Baxter, D. A., Clark, L. & Byrne, J. [1993] “Nonlinear dynamics in a model neuron provide a novel mechanism for transient synaptic inputs to produce long-term alterations of postsynaptic activity,” J. Neurophysiol. 69, 2252–2270.

Channell, P., Cymbalyuk, G. & Shilnikov, A. L. [2007a] “Applications of the Poincare mapping technique to analysis of neuronal dynamics,” Neurocomputing 70, 10-12.

Channell, P., Cymbalyuk, G. & Shilnikov, A. L. [2007b] “Origin of bursting through homoclinic spike adding in a neuron model,” Phys. Rev. Lett. 98, 134101-134105.

Chay, T. R. & Keizer, J. [1983] “Minimal model for membrane oscillations in the pancreatic beta-cell,” Biophys. J. 42, 181-190.

Chay, T. R. [1985] “Chaos in a three-variable model of an excitable cell,” Physica D 16, 233-242.

Chow, S.-B., Deng, B. & Fiedler, B. [1990] “Homoclinic bifurcations of resonant eigenvalues,” J. Dyn. Diff. Eqs. 2, 177-245.

Coombses, S. & Bressloff, P. (eds.) [2005] Bursting: The Genesis of Rhythm in the Neurvous System (World Scientific, Singapore).

Cymbalyuk, G. S. & Calabrese, R. L. [2001] “A model of slow plateau-like oscillations based upon the fast Na+ current in a window mode,”Neurocomputing 38-40, 159-166.

Cymbalyuk, G., Gaudry, Q., Masino, M. A. & Calabrese, R. L. [2002] “A model of a segmental oscillator in the leech heartbeat neuronal network,” J. Neurosci. 22, 10580-10587.

Cymbalyuk, G. & Shilnikov, A. L. [2005] “Coexistent tonic spiking modes in a leech neuron model,” J. Comput. Neurosci. 18, 255-263.

Deng, B. [1993] “Homoclinic twisting bifurcation and cusp horseshoe maps,” J. Dyn. Diff. Eqs. 5, 417-467.

Deng, B. & Hines, G. [2002] “Food chain chaos due to Shilnikov’s orbit,” Chaos 12, 533-538.

Deng, B. [2004] “Food chain chaos with canard explosion,” Chaos 14.

Doiron, B., Laing, C. & Longtin, A. [2002] “Ghost-bursting: A novel neuronal burst mechanism,” Comp. Neurosci. 12, 5-15.

Dumortier, F. & Roussarie, R. [1996] “Canard cycles and center manifolds,” Mem. Amer. Math. Soc. 121, 101-121.

Ermentrout, B. & Kopell, N. [1991] “Multiple pulse interactions and averaging in systems of coupled neural oscillators,” J. Math. Biol. 29, 195-217.

Fenichel, N. [1979] “Geometric singular perturbation theory for ordinary differential equations,” J. Diff. Eqs. 31, 53-98.

Feudel, U., Neiman, A., Pei, X., Wojtenek, W., Braun, H., Huber, M. & Moss, F. [2000] “Homoclinic bifurcation in a Hodgkin-Huxley model of thermally sensitive neurons,” Chaos 10, 231-239.

Frohlich, F. & Bazhenov, M. [2006] “Coexistence of tonic firing and bursting in cortical neurons,” Phys. Rev. E 74, 031922-031929.

Gavrilov, N. K. & Shilnikov, L. P. [1973] “On threedimensional dynamical systems close to systems with a structurally unstable homoclinic curve,” Math. USSR-Sb. 19, 139-150.

Gavrilov, N. K. & Shilnikov, A. L. [2000] “Example of a blue sky catastrophe,” in Methods of Qualitative Theory of Differential Equations and Related Topics, AMS Transl. Series II, 200, pp. 99-105.

Gradstein, I. S. [1946] “On behaviour of solutions of systems of linear differential equations degenerating in the limit,” Dokl. Acad. Sci. URSS 53, 391-394.

Gu, H., Yang, M., Li, L., Liu, Z. & Ren, W. [2003] “Dynamics of autonomous stochastic resonance in neural period adding bifurcation scenarios,” Phys. Lett. A 319, 89-96.

Guckenheimer, J. [1996] “Towards a global theory of singularly perturbed systems,” in Progr. Nonlin. Diff. Eqs. Their Appl. 19, 214-225.

Guckenheimer, J. & Willms, A. [2000] "Analysis of a subcritical Hopf-homoclinic bifurcation," Physica D 139, 195–216.

Hill, A., Lu, J., Masino, M., Olsen, O. & Calabrese, R. L.

[2001] "A model of a segmental oscillator in the leech heartbeat neuronal network," J. Comput. Neurosci. 10, 281–302.

Hindmarsh, J. L. & Rose, R. M. [1984] "A model of neuronal bursting using three coupled first-order differential equations," Proc. Roy. Soc. Lond. B 221, 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, 500–544.

Holden, A. V. & Fan, Y. S. [1992] "From simple to simple bursting oscillatory behaviour via intermittent chaos in the Rose–Hindmarsh model for neuronal activity," Chaos Solit. Fract. 2, 221–230.

Huerta, R., Rabinovich, M., Abarbanel, H. & Bazhenov, M. [1997] "Spike-train bifurcation scaling in two coupled chaotic neurons," Phys. Rev. E 55, 2108–2110.

Izhikevich, E. M. [2000] "Neural excitability, spiking and bursting," Int. J. Bifurcation and Chaos 10, 1171–1266.

Izhikevich, E. M. [2004] "Which model to use for cortical spiking neurons?" IEEE Trans. Neural Networks 12, 1063–1107.

Jones, C. K. R. T. & Kopell, N. [1994] "Tracking invariant manifolds with differential forms in singularly perturbed systems," J. Diff. Eqs. 108, 64–88.

Kopell, N. [1998] "Toward a theory of modelling central pattern generators," in Neural Control of Rhythmic Movements in Vertebrates, e d s . C o h e n , A . H . R o s s i g nol, S. & Grillner, S. (Wiley, NY), pp. 23–33.

Kramer, M. A., Traub, R. D. & Kopell, N. [2008] New Dynamics in Cerebeller Purkinje Cells: Torus Canards.

Krupa, M. & Szmolyan, P. [2001] "Extending geometric singular perturbation theory to nonhyperbolic points —fold and canard points in two dimensions," SIAM J. Math. Anal. 33, 286–314.

Kuznetsov, Yu. A. & Rinaldi, S. [1996] "Remarks on food chain dynamics," Math. Biosciences 134, 1–33.

Kuznetsov, Yu. A. [1998] Elements of Applied Bifurcation Theory, 2nd updated ed., Applied Mathematical Sciences, Vol. 112 (Springer, NY). CONTENTS is available at ftp://ftp.cwi.nl/pub/CONTENT.

Laing, C. R., Doiron, B., Longtin, A., Noonan, L., Turner, R. W. & Maler, L. [2003] "Type I burst excitability," J. Comput. Neurosci. 14, 329–335.

Leontovich, E. A. [1951] "On birth of limit cycles from separatrices," DAN SSSR 74, 641–644.

Lukyanov, V. & Shilnikov, L. P. [1978] "On some bifurcations of dynamical systems with homoclinic structures," Sov. Math. Dokl. 19, 1314–1318.

Malaschenko, T., Shilnikov, A. L. & Cymbalyuk, G. [2008] "Subtheshold oscillations in a neuron model," J. Comp. Neurosci., to be submitted.

Medvedev, G. M. [2006] "Transition to bursting via deterministic chaos,"Phys. Rev. Lett. 97, 048102.

Mischenko, E. F. & Rozov, N. Kh. [1980] Differential Equations with Small Parameters and Relaxation Oscillations (Plenum Press).