

Synergetics pp 197–209 | [Cite as](#)

Chaotic Dynamics in Neural Systems

[Krishna Pusuluri](#), [Huiwen Ju](#) & [Andrey Shilnikov](#) 

Reference work entry | [First Online: 31 July 2020](#)

543 Accesses | **1** Citations

Part of the [Encyclopedia of Complexity and Systems Science Series](#) book series (ECSSS)

神经网络中的混沌动力学

Chaotic dynamics in neural system

作者: Krishna Pusuluri, Huiwen Ju and Andrey Shilnikov

组织: Krishna Pusuluri Neuroscience Institute, Georgia State University, Petit Science Center, 100 Piedmont Avenue, Atlanta, Georgia 30303, USA. e-mail: pusuluri.krishna@gmail.com

Huiwen Ju Neuroscience Institute, Georgia State University, Petit Science Center, 100 Piedmont Avenue, Atlanta, Georgia 30303, USA. e-mail: hju5@student.gsu.edu

Andrey Shilnikov Neuroscience Institute, and Department of Mathematics and Statistics, Georgia State University, Petit Science Center, 100 Piedmont Avenue, Atlanta, Georgia 30303, USA. e-mail: ashilnikov@gsu.edu

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: [Encyclopedia of Complexity and Systems Science Series](#)

摘要

本文讨论了现象学和生物学上可信的模型中混沌动力学的几个基本机制。我们发现，混沌发生在神经元的一般活动类型之间的过渡边界，如紧张性尖峰、爆发和静止，在这些情况下系统也可以成为双稳态。这些跃迁背后的分岔引起了倍周期级联、各种同宿和鞍形现象、环面破裂和混沌混合模式振荡。

1 引言

神经元表现出的各种活动机制和状态转变反映了其内在的离子通道行为和调节状态。神经元活动的基本类型可以广义地定义为静止、阈下和紧张性尖峰振荡，以及由尖峰活动和静止的交替周期组成的爆发。单个神经元可以内源地表现出各种爆发模式，随着突触的外部影响或通道噪声等内在因素而变化。单个神经元可以内源地表现出各种爆发模式，随着突触的外部影响或通道噪声等内在因素而变化。在 [1,2,3,4,5] 模型和实验性的 [6,7,8] 研究中，已经观察到爆发和紧张性尖峰的共存，以及几种不同的爆发模式。这种复杂性增强了神经和运动系统的灵活性 [9]。

混沌行为的功能作用，以及它们在峰值、爆发和静止等神经活动类型之间的过渡时发生的动态和分岔机制，一直是各种理论和实验研究的焦点。突发是多时间尺度动力学的表现，由重复的快速紧张性峰值和缓慢的静止阶段组成。它已经在各个科学领域被观察到，如食物链生态系统 [10]，非线性光学 [12]，人类免疫系统 [11] 的医学研究和神经科学中 [13]。各种爆发模式，无论是规则的还是混乱的，内生的还是突发的网络现象，都是由中央模式发生器 (CPG) 产生的自然节奏 [14,15,16,17,18]。cpg 是由少量组成神经元组成的神经网络，通常控制各种重要的重复运动功能 [16]，如人类的行走和呼吸，或水蛭的游泳和爬行 [19,20,21,22]。在多功能 CPG 回路中也观察到多节律性爆发动力学，这些回路产生几种共存的稳定振荡模式或爆发节律，每一种都与动物的一种特定类型的运动活动有关 [23,24,25]。在病理脑状态中也经常观察到爆发 [26,27]，特别是在癫痫发作的期间 [28,29]。爆发模式下的神经元在其传递信息和响应刺激的能力上与紧张性尖峰模式下的神经元不同，因此在神经系统正常状态下的信息传递和处理中起着重要作用。

理解和建模调节神经元连接和不同神经活动模式之间的转换的一般机制，包括发生在神经元模型和网络中的全局分岔，对数学神经科学提出了基本的挑战 [30]。分岔的范围和动力学现象潜在的爆发超越了现有状态的理论 [31,32,33,34,35,36,37,39,38,40,41]：这包括蓝天灾难 [42,43]，环面角形成和分解，和同宿倾斜/轨道翻转分岔，在大多数方波和椭圆爆发器中，所有这都可以发生在过渡路线破裂的情况下。对破裂的研究需要非局部同宿分岔分析，这通常是基于庞加莱回归映射 [44]。回归映射已被用于 [45,46,47,48] 中的计算神经科学。由时间序列构造的映射的一个缺点是稀疏性，因为它们只反映系统的主要吸引子。在某些情况下，可以通过对系统 [51] 的相位变量进行慢速尺度分解来实现一维或二维映射。[53] 提出了一种新的计算机辅助方法，用来构建一个完整的膜电位映射族，以更好地理解神经元模型中的简单和复杂的动力学，包括现象学和 Hodgkin-Huxley 型 [52] 模型。通过这种方法，我们可以研究，例如，水蛭心脏神经元间模型中的尖峰添加跃迁，以及两者之间的混沌动力学是如何与某些阈值鞍周期轨道 [54] 的同宿纠缠分岔相关联的。一个系统过渡时活性的定性变化通常揭示了与过渡相关的某些生物物理特征的变化定量信息。这种方法已被证明是神经科学的典范，以理解沉默和紧张性尖峰活动之间的过渡 [55]。此外，关于分岔（过渡）的知识预测了被识别类型的互相联系的神经元的合作行为 [56]。

在本章中，我们讨论了一般的、具有代表性的神经动力学模型中的非局部分岔，由通过 Hodgkin-Huxley 形式推导出的高阶微分方程来描述。我们考虑了一些与神经科学相关的应用，以揭示在这些模型中导致复杂动力学和混沌的开始多样性的原因及其分岔机制。

2 神经元的活动和过渡机制

本章讨论的是神经元模型，无论是生物学上可信的还是现象学的，它们可以产生复杂和独特的动力学，如紧张性峰值、爆发、静止、混沌和混合模式振荡 (MMOs)，代表快速脉冲序列与阈下振荡交替。MMOs 是许多描述各种 (电) 化学反应的可激发系统的典型特征，包括著名的贝鲁索夫-扎博丁丁反应和椭圆爆发 [57] 模型。在 [49,50,55] 中率先提出了慢速爆破神经元模型的几何结构，并在 [58,59,60] 中进一步发展。这种奇异摄动系统的动力学是由慢动流形的吸引部分决定并以其为中心的。这些都是由快速子系统 [61,62,63,64,65,66,67,68] 的平衡点和极限环组成的，它们反过来又构成了神经元模型中爆发模式的主干。利用基于慢-快解剖的几何方法，其中最慢的变量成为控制参数，可以检测并跟踪快速子系统平衡环和极限环的分支。慢速分解允许剧烈的简化，让一个人清楚地描述一个奇异摄动系统的动力学。一个典型的霍奇金赫胥黎模型具有一对这样的流形 [50,67]：分别是静止的和强直的尖峰。慢-快速解剖在远离分岔点的爆发神经元的低阶数学模型中被证明是有效的。然而，这种方法没有解释慢速和快速动力学之间相互的，通常是复杂的相互作用，导致了新的动力学现象和分岔的出现。在这样的活动过渡附近，爆发行为变得非常复杂，并可以表现出确定性的混沌 [32,37,39,71,72,73,74,75,76]。

慢速分解

许多 Hodgkin-Huxley 型模型可以被视为一个通用的慢速系统：

$$\mathbf{x}' = \mathbf{F}(\mathbf{x}, z) \quad z' = \mu G(\mathbf{x}, z, \alpha) \quad (1)$$

其中 $0 < \mu \ll 1$, $\mathbf{x} \in R^n, n \geq 2$ 和 z 是一个标量，或者可以是 R^2 中的一个向量 (如扩展植物模型)； α 是一个控制参数，在相空间中移动慢零斜，由 $G(\mathbf{x}, \alpha) = 0$ 给出。在奇异极限 $\mu = 0$ 中， z 变量成为快速子系统的参数，用于检测和继续平衡状态 (ES)，由 $\mathbf{F}(\mathbf{x}, z) = 0$ 和快速子系统的极限环 (LC) 给出。只要它们 (ES/LC) 保持指数稳定，通过改变 z ，就可以追踪到 (1) 相空间中的光滑不变流形，例如 M_{eq} ，具有许多 Hodgkin-Huxley 型模型典型的独特 z 形 (见图 1)，而极限环形成一个圆柱形的表面 M_{lc} 。在局部，由于 [61,62,63]，要么是 (1) 在封闭系统中持久化的中心流形 M_{eq} 的稳定上、下分支分别对应于神经元的去极化和超极化稳态。在 M_{eq} 上的 fold 对应于快速子系统的鞍形平衡态。 M_{eq} 的不稳定去极化分支可以被强直尖峰流形 M_{lc} 包围，通常通过 Andronov-Hopf 分岔出现，并通过同宿分岔结束，这是快速的关键特征方波爆发 [77]，像 Hindmarsh-Rose 模型 [78] 和 Chay 模型 [47] (下面讨论)。

庞加莱映射

为了详细说明复杂振荡的性质，通常需要研究使用庞加莱回归映射的非局部分岔 [45,46,47,72,79,80,81,82,83]。地图的一个明显的缺点由电压时间序列是稀疏性，因为他们通常可以揭示一些点吸引子的系统轨迹快速收敛，除非有一个噪声或小扰动添加得到一个更完整的底层结构。在某些情况下，可以通过慢相变量 [42,44,51] 的慢速分解实现低维映射。我们提出并开发了一种新的计算机辅助算法，用于构建 Hodgkin-Huxley 型神经元模型中膜电位的密集映射族 [38]。这样的地图让我们找到并详细地检查稳定和不稳定解；此外，不稳定点通常是全局控制模型动力学的主要组织中心。这样的图的构建从模型中的强直尖峰流形 M_{lc} 的定位开始，使用参数延续技术或慢速解剖，见图 1。然后， M_{lc} 上定义一条曲线，它对应于最小 (最大) 电压值，用 V_0 表示。绕着 M_{lc} 转了一圈之后，通过构造一维映射 M 将这条曲线上的所有 V_0 (输出解) 回归自身，即 $M : V_0 \rightarrow V_1$ 。图 1 和 2 中描述了两幅这样的地图。我们可以看到，这些都是不可逆的 [84,85]，具有单个临界点 [86,87] 的单峰映射，这恰好是许多其他正方形的普遍特征在神经科学应用中的波浪爆发。有了这样的映射，我们就可以充分研究吸引子、排斥子和它们的分岔，包括鞍结点、同宿轨道、尖峰增加和周期加倍。我们注意到，在模型的相空间中检测鞍形周期轨道的同线通常是最先进的，而庞加莱图技术使我们能够轻松地定位它们。

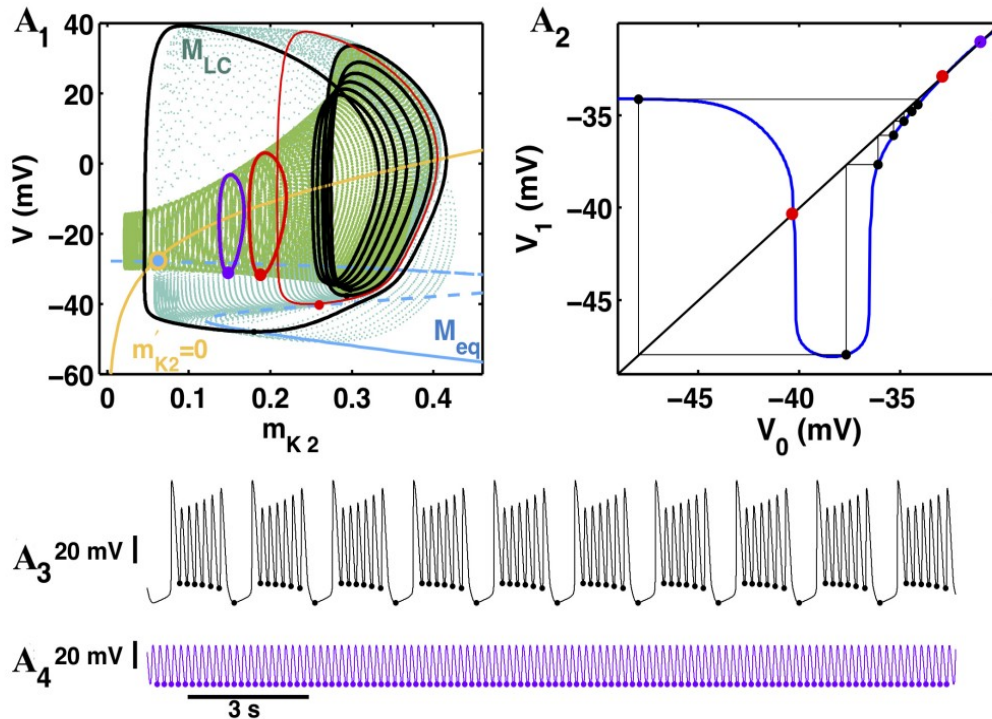


图 1: (A1) 水蛭心脏间神经元模型的三维相空间中共存的紧张性尖峰和爆发的双稳定性 (3)。插图 A2 描绘了对应的一维庞加莱图的形状, 其稳定不动点对应于单一电压最小值的脉冲周期轨道 (紫色) 和 2 个不稳定不动点 (红色): 右边的分离了脉冲 (A4) 和爆发 (A3) 活动的吸引盆地, 左边的在添加过渡时引起混沌动力学, 见图 2。

爆发分类

现有的爆破分类 [49,50,55,58,59,60] 是基于平面上动力系统的分岔机制, 在慢速神经元模型的相空间中启动或终止慢运动流形之间的快速轨迹转换。这些分类使我们能够通过将数学和现实模型细分为以下子类来挑出破裂类: 椭圆或跳折叠子类 ((FitzHugh-Rinzel [57] 和 Morris-Lecar 模型)、方波爆发或 fold 亚类 (Hindmarsh-Rose 模型 [40,88], 胰腺 β 细胞模型、pre-Botzinger 复合体的细胞, 以及新皮层的本质破裂和振动神经元); 抛物线或环-子环 (软体动物 [4,24] 腹神经节的 R15 细胞模型, 在一定参数值下减少的水蛭中间神经元模型); fold 亚类, 或礼帽模型 [69], 包括下面讨论的简化心脏间神经元模型 (3)。

过渡路线

目前对紧张性尖峰和爆发活动之间的过渡路线的描述是不完整的, 仍然是神经科学和动力系统理论的一个基本问题。在 [71] 中揭示的第一个理论机制, 解释了所谓的方波爆发之间的混沌爆发 [50]。后来, 发现并解释了在相当新的同宿体尖峰周期轨道失去稳定性时发生的两个全局分岔。第一个转变, 可逆和连续的, 在水蛭心脏间神经元 [32,36] 的简化模型和方波爆发 [40,44] 的改进后 Hindmarsh-Rose 型中发现, 是基于蓝天灾难 [44,89,90,91,92]。这在 [42] 中被证明是慢-快系统的典型分岔。这个引人注目的术语 [93], 即蓝天灾难, 代表了鞍结点周期轨道的一个新的分岔, 一个二维不稳定流形回归到进行无限多次旋转的轨道上。在分岔之后, 这种同宿连接转变为一个具有无限多个峰值的长爆发周期轨道。在过渡附近轨道的爆发持续时间用 $1/\sqrt{\alpha}$ 计算, 其中 $0 < \alpha \ll 1$ 是一个分岔参数。第二种跃迁机制是由于具有非中心同线 [94] 的鞍结点周期轨道。这种转变的一个重要特征是在神经元模型中同时存在的紧张性尖峰和爆发活动的双稳定性, 见图 1。因此, 向过渡的突发持续时间与 $|\ln(\alpha)|$ 一样快。这种分岔的另一个特征是瞬态混沌, 神经元在开始调性峰值之前产生不可预测数量的突发序列。这一现象是系统 [95] 中 Smale 马蹄形有限位移动力学的直接结果, 这对于这种慢-快系统是一个相当非典型的现象。

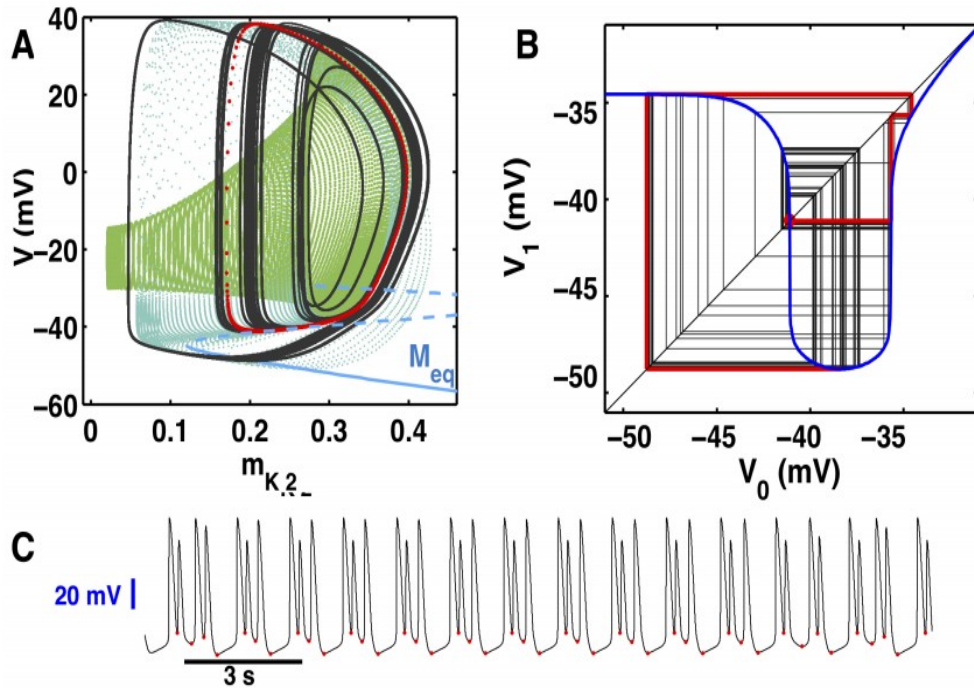


图 2: (A) 混沌爆炸的相空间水蛭心脏神经元模型 (3) 和相应的地图 (B) 过渡两个和三个之间的峰值每爆发电压跟踪 (C) 由于邻近的主要同宿轨道排斥固定点 (红色) 对应于一个 (A) 中最小的鞍周期轨道 (红色)。

3 神经元模型中的混沌

在本节中，我们将介绍各种生物物理现实的神经元模型中导致混沌的基本机制和途径，这些模型表现出丰富和复杂的动力学，包括紧张性尖峰、爆发和静止。描述神经元活动之间过渡的分岔通常发生在鞍轨道（不稳定）附近，是涉及模型的慢和快速动力学的相互作用的结果。这种相互作用导致了新的动态现象和分岔的出现，这些现象只能发生在整个模型中，而不能发生在慢速或快速子系统中。这种相互作用导致了新的动态现象和分岔的出现，这些现象只能发生在整个模型中，而不能发生在慢速或快速子系统中。混沌动力学的特征可能是在爆发和/或阈下的活动阶段，峰值数量的不可预测的变化振荡。这种混沌动力学现象在慢速系统中通常是不典型的，因为它只发生在靠近过渡边界的狭窄参数窗口内。事实上，慢-快神经元模型的稳健和规律的动态对比了真正的爆发神经元，表现出显著的时间依赖变异性。

水蛭心脏间神经元模型：倍周期级联和蓝天灾难

我们首先说明并讨论了在水蛭心脏中间神经元的简化 (3D) 模型中混沌动力学的开始 (见附录中的公式 (3))。这是一个典型的慢速 Hodgkin-Huxley 型 (HH) 模型，描述了一个单一的慢变量——持续钾电流、 I_{K2} 和两个快速变量——钠电流、 I_{Na} 和膜电压 V 的动态相互作用，可以用以下的通用形式 [36,37,77,96]：

$$CV_i' = - \sum_j I_j - \sum_i I_i^{syn}, \quad \tau_h h' = f_\infty(V) - h, \quad (2)$$

其中 C 是膜电容， V 是跨膜电压， I_j 代表各种内/向外电流，包括突触， $0 \leq h \leq 1$ 代表门控（概率）变量， f_∞ 是一个 s 型函数， τ_h 是一个快或慢特定电流的时间尺度。

该模型显示了一组丰富的动力学，可以产生各种类型的复杂混沌和双稳态行为，包括从强直尖峰到爆发 [32,39] 的倍周期级联，以及各种类型的同宿混沌。在周期加倍级联之后，该模型展示了一个混沌的强直尖峰的终端阶段，它与另一个周期性的强直尖峰活动共存。对于与周期加倍级联不同的参数值集，该模型还可以显示出蓝天突变作为一个连续和可逆的爆发和紧张性峰值之间过渡的机制。图 1 解释了双稳定性的本质在这个模

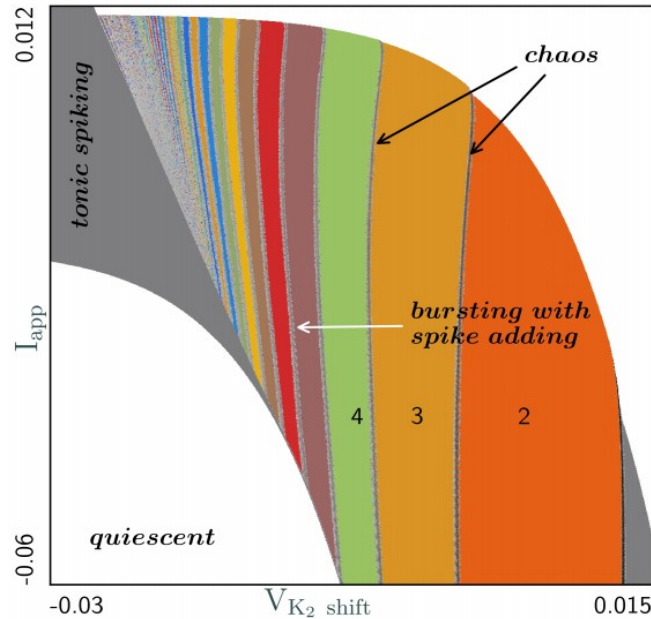


图 3: 使用符号工具包确定性混沌探测器 [97,98,99] 的双参数扫描水蛭心脏间神经元模型 (3) 来处理波形痕迹，并揭示静止行为、紧张性尖峰以及尖峰添加级联的爆发活动区域：从 2 尖峰（橙色区域）到 3 尖峰（黄色区域），接着是 4 尖峰（浅绿色区域）等等。尖峰添加边界附近的噪声区域揭示了混沌的发生，而主音尖峰与爆发之间的噪声边界描绘了无限长爆发对应的蓝天灾难 [32]。

型，因为它展示了共存的主峰和破裂振荡对应的稳定不动点 (FP) (紫色) 和 7 轨道一维地图，其盆地由一个不稳定的 FP 代表鞍周期轨道 (红色) 在三维相空间的二维流形 M_{1c} 。另一种不稳定 (红色) FP 的作用如图 2 所示。结果表明，爆发中的尖峰增加伴随着由同宿轨道和涉及另一个鞍轨道的分岔协调的混沌动力学的开始，详见 [43,54,57,77,78,88,96]。图 3 显示了系统的分岔图，使用我们之前开发的符号工具包确定性混沌浏览器 [97,98,99] 构建为一个参数扫描，以处理从波形轨迹中提取的符号序列，并分析活动类型和潜在的分岔。这个分岔图确定了静止，强音的尖峰，以及充满尖峰增加的级联的区域。峰值添加边界附近的噪声区域揭示了混沌的发生。此外，蓝天突变发生在爆发和紧张性峰值边界附近的噪声区域。

在 Chay 模型中的倍周期

Chay 模型是一个简单的，真实的生物物理模型，产生内源性混沌行为 (见其方程式 (5) 附件中的附录)。该模型通过周期加倍的分岔从强制峰值过渡到爆发，由此混沌动力学也可以产生。图 4 显示了具有周期为 4 的轨道和混沌爆发轨道的 Chay 模型的二维 (V , Ca) 相空间投影，以及相应的庞加莱回归图。随着分岔参数 $g_{K,C}$ 的增加，该模型经历了一个周期倍增的级联，然后立即发生混沌爆发。

接下来，我们考虑了基于牛蛙 [130,131,132,133] 囊状毛细胞基底外侧离子电流的实验研究的毛细胞模型。这是在 [132] 中开发的 Hodgkin-Huxley 型模型的进一步扩展，该模型包括 12 个耦合的非线性常微分方程，其详细描述见 [96]。在这个模型中，从爆发到紧张性尖峰的转变是由于一个环面分岔 (TB) 导致了准周期动力学的开始。在更接近这个分岔时，环面分解导致系统中的混沌爆发。在超临界 TB 的情况下，一个稳定的环面出现在紧张性尖峰流形 M_{LC} 的折叠处 (如图 1 中的一个)，它的发展-增长和分解可以用庞加莱回归图很好地研究。例如，图 5a 描述，在毛细胞模型中超临界 TB 之后，一个稳定的环面 (不变圆) 从稳定的主-峰值周期轨道出现，随着分岔参数 g_{K1} 的增加，从光滑和遍历到非光滑增长到共振。之后，当环面分解时 (从 $g_{K1} = 29.213nS$ 开始)，如庞加莱图 (图 5B) 所示，爆炸变得混乱。图 5c 显示了从环面主力尖峰到混沌动力学爆发的路径。

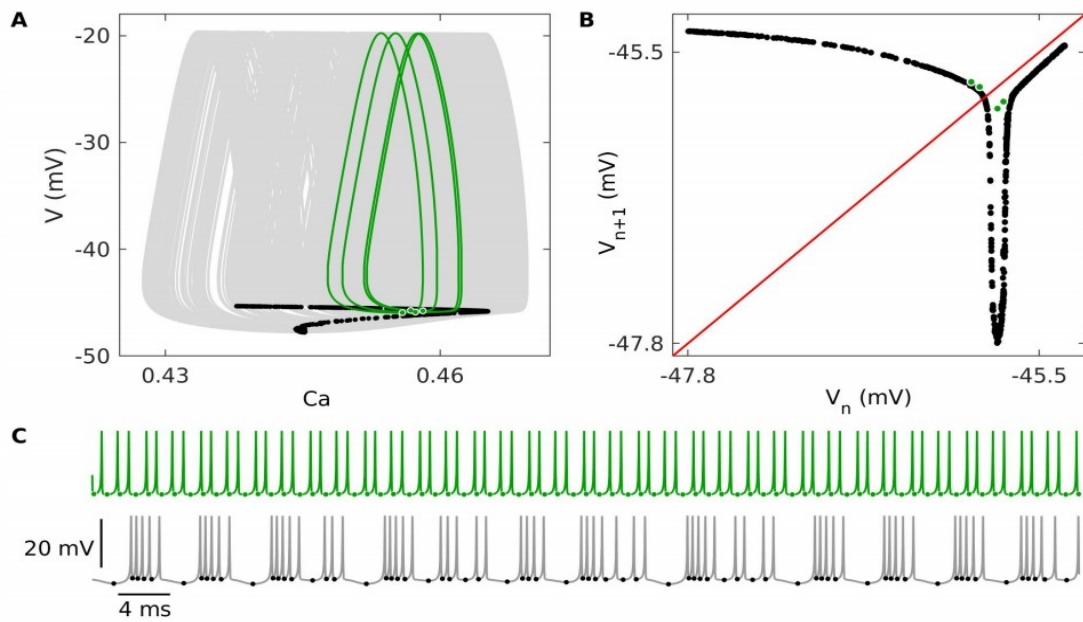


图 4: A (V, Ca) 相空间投影覆盖了由 Chay 模型生成的周期轨道 (绿色, $g_{K,C} = 11.12$) 和混沌爆发轨迹 (灰色, $g_{K,C} = 11.5$)。这里的 V_{\min} - 最小值, 在电压轨迹 (C) 中标记为绿点和黑点, 用于生成 1D 庞加莱回归图: 插图 B 中的 $V_{\min}^{(n)} \rightarrow V_{\min}^{(n+1)}$ 。

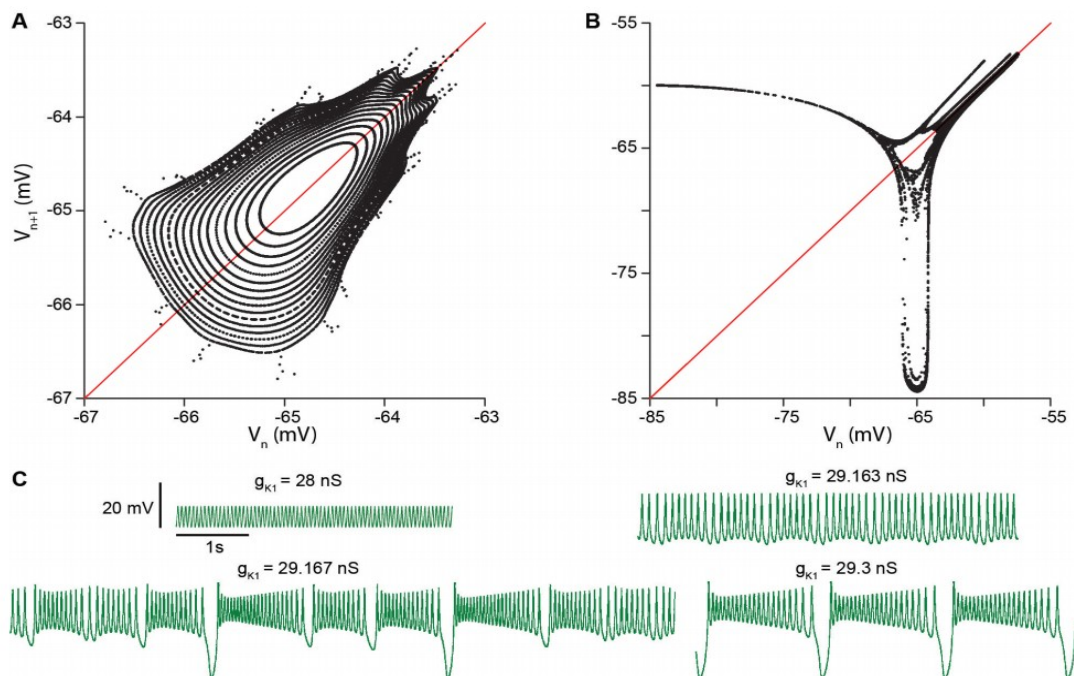


图 5: 庞加莱回归图 $V_{\min}^{(n)} \rightarrow V_{\min}^{(n+1)}$, 为由毛细胞模型生成的电压轨迹中的连续 V_{\min} 值。A 随着参数 g_{K1} 从 29.185 增加到 29.2073nS, 稳定不变圆 (IC) 从遍历演化到共振, 非光滑环面击穿。B 在 $g_{K1} = 29.213nS$ 处的环面破裂后的混沌破裂。图的平坦稳定部分对应超极化静止, 而多个尖锐的褶皱显示去极化范围内非光滑 IC 的幽灵。C 在从紧张性尖峰到规律爆发的过程中, 电压轨迹经历了准周期性和混沌爆发。这个图像是改编自 [129]。

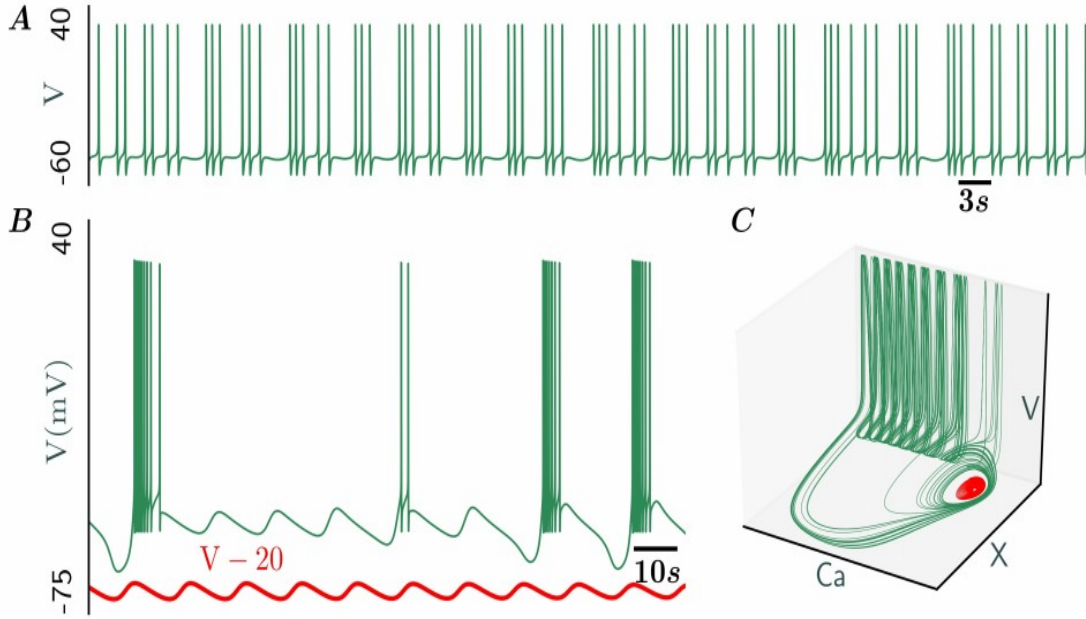


图 6: 扩展的植物模型可以在强直峰边界附近出现混沌爆发和添加峰的 (A), 在添加峰爆发和超极化静止的过渡附近出现混沌混合模式振荡 (绿色) 和超极化静止 (红色) 的双稳定性 (B) 的双稳态对应的相空间投影, 如图 (C) 所示在亚临界 Andronov-Hopf 分岔之后, 鞍周期轨道 (未见) 将混沌混合模式爆发 (绿色) 与螺旋收敛的超极化静止状态 (红色) 分开。

扩展装置模型中的混合模式的混沌振荡

基于电导的内源性抛物型爆发的植物模型最初是为了模拟加利福尼亚鼻塞猪海兔 [4] 腹神经节中的 R15 神经元。这后来被扩展和适应模型的 Melibe Leonina 游泳 CPG, 见 [24] 的细节模型和方程。该模型可以在紧张性峰值和爆发活动的边界附近产生混沌爆发活动, 如图 6a 所示。此外, 该模型在爆发和共存的超极化静止态之间的过渡附近表现出复杂的混沌混合模式振荡 (MMOs)。图 6b 显示了产生尖峰变化的脉冲和小振幅的亚阈值振荡的模型。这种混沌 MMOs 与超极化静止状态共存, 导致双稳定性, 这是由于亚临界 Andronov-Hopf 分岔, 产生了鞍周期轨道, 其稳定流形将混沌爆发活动 (绿色) 与稳定 (螺旋) 超极化静止状态 (红色) 分离开来, 如图 6c 所示。随着参数的逐渐变化, 系统从这种双稳态转变为系统单稳态超极化静止, 或对主要的爆发活动。

附录

水蛭心脏间神经元模型

由 Hodgkin-Huxley 的形式主义推导出来的简化的水蛭心脏模型是:

$$\begin{aligned} CV' &= -I_{Na} - I_{K2} - I_{leak} + I_{app} \\ \tau_{Na} h'_{Na} &= h_{Na}^{\infty}(V) - h \\ \tau_{K2} m'_{K2} &= m_{K2}^{\infty}(V) - m_{K2} \end{aligned} \quad (3)$$

$I_{leak} = 8(V + 0.046)$, $I_{K2} = 30m_{K2}^2(V + 0.07)$, $I_{Na} = 200[m_{Na}^{\infty}(V)]^3 h_{Na}(V - 0.045)$ 其中 V 为膜电位, $C = 0.5$; $h_{Na}C$ 是 I_{Na} 的快速 ($\tau_{Na} = 0.0405\text{sec}$) 激活, 而 m_{K2} ; I_L 描述了 I_{K2} 的缓慢 ($\tau_{K2} = 0.25\text{sec}$) 激活, I_{app}

是一种应用电流。门控变量的稳态 $h_{\text{Na}}^\infty(V)$, $m_{\text{Na}}^\infty(V)$, $m_{\text{K2}}^\infty(V)$ 由 Boltzmann 方程给出:

$$\begin{aligned} h_{\text{Na}}^\infty(V) &= [1 + \exp(500(0.0333 + V))]^{-1} \\ m_{\text{Na}}^\infty(V) &= [1 + \exp(-150(0.0305 + V))]^{-1} \\ m_{\text{K2}}^\infty(V) &= [1 + \exp(-83(0.018 + V_{\text{K2}}^{\text{shift}} + V))]^{-1} \end{aligned} \quad (4)$$

模型的分岔参数 $V_{\text{K2}}^{\text{shift}}$ 与实验确定的半活化钾通道对应的电压 $V_{1/2} = 0.018 \text{ V}$ 的偏差, 即 $m_{\text{K2}}^\infty(0.018) = 1/2$ 。在其范围内 $V_{\text{K2}}^{\text{shift}}$ 在 $[-0.025; 0.0018] \text{ V}$ 内, 上边界对应神经元的超极化静止状态, 而模型在低端值 $V_{\text{K2}}^{\text{shift}}$ 产生尖峰振荡, 在两者之间产生爆发。

Chay 模型

3D Hodgkin-Huxley 型 Chay 模型的内容如下:

$$\begin{aligned} V' &= -g_I m_\infty^3 h_\infty (V - V_I) - g_{K,V} n_\infty^4 (V - V_K) - g_{K,C} \frac{C}{1+C} (V - V_K) - g_L (V - V_L) \\ n' &= (n_\infty[V] - n) / \tau_n [V] \\ C' &= \rho \{ m_\infty^3 h_\infty (V_C - V) - k_C C \} \end{aligned} \quad (5)$$

其中, n 表示电压敏感的 K^+ 通道的门控变量, C 表示细胞内游离钙浓度。详细描述见 [47]。

参考文献

1. G.S. Cymbalyuk, Q. Gaudry, M.A. Masino, R.L. Calabrese. Bursting in leech heart interneurons: cell autonomous and network based mechanisms. *J. Neuroscience* 22, 10580-10592, 2002.
2. R. Bertram, A Computational Study of the Effects of Serotonin on a Molluscan Burster Neuron. *Biol. Cybern.* 69, 257-267, 1993.
3. C.C. Canavier, D.A. Baxter, Clark L, J. Byrne, 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, 1993.
4. R. Butera, Multirhythmic bursting, *J. Chaos*, 8, 274-282, 1998.
5. F. Frohlich and M. Bazhenov. Coexistence of tonic firing and bursting in cortical neurons. *Physical Review E* 74(3), 031922-031929, 2006.
6. J. Hounsgaard, O. Kiehn. Serotonin-induced bistability of turtle motoneurons caused by a nifedipine-sensitive calcium plateau potential. *J. Physiol.* 414, 265, 1989.
7. H. Lechner, D. Baxter, C. Clark, J. Byrne. Bistability and its regulation by serotonin in the endogenously bursting neuron R15 in Aplysia. *J. Neurophysiol.* 75, 957, 1996.
8. G. Turrigiano, E. Marder, L. Abbott. Cellular short-term memory from a slow potassium conductance. *J. Neurophysiol.* 75, 963-966, 1996.
9. M. Rabinovich, P. Varona, A.L. Silverston, and H.D. Abarbanel, Dynamics principles in neuroscience. *Reviews of Modern Physics* 78(4), 1213-1265, 2006.
10. S. Rinaldi and S. Muratori, Slow-fast limit cycles in predator-prey models. *Ecol. Modell.* 61, 287, 1992.
11. E. Shochat and V. Rom-Kedar, Novel strategies for granulocyte colony-stimulating factor treatment of severe prolonged neutropenia suggested by mathematical modeling. *Clinical Cancer Research* 14, 6354-6363, 2008.
12. D.J. DeShazer, J. Garcia-Ojalv, R.Roy, Bursting dynamics of a fiber laser with an injected signal. *Phys. Rev. E* 67(3), 036602, 2003.
13. M. Steriade, E.G. Jones, R.R. Llinás, Thalamic oscillations and signaling. New York: John Wiley, 1990.
14. K.L. Briggman and W.B. Kristan, Multifunctional pattern-generating circuits. *Annu. Rev. Neurosci.* 31, 271-294, 2008.

15. N. Kopell, Toward a theory of modeling central pattern generators. in *Neural Control of Rhythmic Movements in Vertebrates* (eds., A.H.Cohen, S.Rossignol, and S.Grillner), Wiley, New York. 23, 1988.
16. E. Marder, R.L. Calabrese, Principles of rhythmic motor pattern generation. *Physiol. Rev.* 76, 687-713, 1996.
17. P.S. Katz, *Tritonia*, Scholarpedia, 2(6), 3504, 2008.
18. A.L. Shilnikov, R. Gordon, and I. Belykh, Polyhythmic synchronization in bursting network motifs. *J. Chaos*, 18, 037120, 2008.
19. W.B. Kristan, R.L. Calabrese, and W.O. Friesen, Neuronal control of leech behavior. *Progress in Neurobiology*, 76, 279-327, 2005.
20. W.B. Kristan and P. Katz, Form and function in systems neuroscience. *Current Biology*, 16, R828-R831, 2006.
21. W.B. Kristan Jr., R.L. Calabrese, W.O. Friesen, Neuronal control of leech behavior. *Prog Neurobiol.* 76(5), 279-327, 2005.
22. K.L. Briggman and W.B. Kristan Jr., Imaging dedicated and multifunctional neural circuits generating distinct behaviors. *J Neuroscience* 18, 26(42), 10925-3
23. S. Jalil, D. Allen, J. Youker, and A. Shilnikov, Toward robust phase-locking in melibe swim central pattern generator models. *J. Chaos* 23(4) 046105, 2013.
24. D. Alacam, A. Shilnikov, Making a swim central pattern generator out of latent parabolic bursters, *J. Bifurcations and Chaos* 25(7), 1540003, 2015.
25. J. Wojcik, J. Schwabedal, R. Clewley, and A. L. Shilnikov, Key bifurcations of bursting polyrhythms in 3-cell central pattern generators. *PloS One* 9(4), e92918, 2014.
26. M. Steriade, D.A. McCormick, T.J. Sejnowski, Thalamocortical oscillations in the sleeping and aroused brain. *Science* 262, 679-685, 1993.
27. J. Rubin and D. Terman, High frequency stimulation of the subthalamic nucleus eliminates pathological thalamic rhythmicity in a computational model, *J. Computational Neuroscience* 16, 211, 2004.
28. M. Bazhenov, I. Timofeev, M. Steriade, T.J. Sejnowski. Spiking-bursting activity in the thalamic reticular nucleus initiates sequences of spindle oscillations in thalamic networks. *J. Neurophysiology* 84, 1076 – 1087, 2000.
29. I. Timofeev, M. Bazhenov, T. Sejnowski and M. Steriade, Cortical hyperpolarization activated depolarizing current takes part in the generation of focal paroxysmal activities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 9, 99(14), 9533-7, 2002.
30. J. Guckenheimer, Towards a global theory of singularly perturbed systems. *Progress in Nonlinear Differential Equations and Their Applications* 19, 214-225, 1996.
31. V.N. Belykh, I.V. Belykh, M. Colding-Joregensen, E. Mosekilde. Homoclinic bifurcations leading to bursting oscillations in cell models. *Eur. Phys. J.*, 3, 205, 2000.
32. A. Shilnikov, G. Cymbalyuk, Homoclinic saddle-node orbit bifurcations en a route between tonic spiking and bursting in neuron models. Invited paper. *Regular & Chaotic Dynamics* 3(9), 281-297, 2004.
33. B. Doiron, C. Laing, A. Longtin. Ghostbursting: A novel neuronal burst mechanism. *J. Comp. Neuroscience* 12, 5, 2002.
34. C.R. Laing, B. Doiron, A. Longtin, L. Noonan, R. W. Tumer, L. Maler. Type I burst excitability. *J. Comput. Neuroscience* 14, 329, 2003.
35. P.F. Rowat and R.C. Elson, State-dependent effects of Na-channel noise on neuronal burst generation. *J. Comp. Neuroscience* 16, 87-0112, 2004.
36. A. Shilnikov, G. Cymbalyuk, Transition between tonic-spiking and bursting in a neuron model via the blue-sky catastrophe. *Phys. Review Letters* 94, 048101, 2005.
37. A. Shilnikov, R. Calabrese, G. Cymbalyuk, Mechanism of bi-stability: tonic spiking and bursting in a neuron model, *Phys. Review E* 71(1), 205, 2005.
38. P. Channell, G. Cymbalyuk and A.L. Shilnikov, Origin of bursting through homoclinic spike adding in a neuron model. *Phys. Rev. Letters* 98, 134101, 2007.

39. G. Cymbalyuk and A.L. Shilnikov, Co-existent tonic spiking modes in a leech neuron model, *J. Comp. Neuroscience* 18 (3), 255-263, 2005.
40. Shilnikov, A.L and M.L. Kolomiets. Methods of the qualitative theory for the Hindmarsh-Rose model: a case study. *Tutorial. Inter. J. Bifurcation and Chaos* 18(7), 1-32, 2008.
41. M.A. Kramer, R.D. Traub RD, and N.J. Kopell. New dynamics in cerebellar Purkinje cells: torus canards. *Phys Rev Lett.* 8, 101(6), 068103, 2008.
42. A.Shilnikov, L.Shilnikov, D.Turaev. Blue sky catastrophe in singularly perturbed systems. *Moscow Math. Journal* 5(1), 205-218, 2005.
43. L. P. Shilnikov, A. L. Shilnikov, and D. V. Turaev, Showcase of blue sky catastrophes. *J. Bifurcations and Chaos* 24(8), 1440003, 2014.
44. L.P Shilnikov, A.L Shilnikov, D.V Turaev, L. Chua, *Methods of qualitative theory in nonlinear dynamics. Volumes I and II*, World Scientific, Singapore, 1998 and 2001.
45. A.L. Shilnikov and N.F. Rulkov, Origin of chaos in a two-dimensional map modeling spikingbursting neural activity, *J. Bifurcations and Chaos* 13(11), 2003.
46. A.L. Shilnikov and N.F Rulkov, Subthreshold oscillations in a map-based neuron model, *Physics Letters A* 328, 177-184, 2004.
47. T.R. Chay, Chaos in a three-variable model of an excitable cell. *Physica D* 16(2), 233-242, 1985.
48. G.M. Medvedev, Reduction of a model of an excitable cell to a one-dimensional map. *Physica D* 202(1-2), 87-106, 2005.
49. X.J. Wang and J. Rinzel, Oscillatory and bursting properties of neurons, *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, M. Arbib, ed. MIT Press, 686-691, 1995.
50. J. Rinzel. Bursting oscillations in an excitable membrane model, in *Ordinary and Partial Differential Equations*, *Lecture Notes in Mathematics* 1151, 304, 1985.
51. R.E. Griffiths and M.C. Pernarowski, Return map characterizations for a model of bursting with two slow variables. *SIAM J. Appl. Math.* 66(6), 1917-1948, 2006.
52. Hodgkin, A.L. and A.F. Huxley, A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117(4), 500-544, 1952.
53. P. Channell, G. Cymbalyuk, and A.L. Shilnikov, Applications of the Poincare mapping technique to analysis of neuronal dynamics, *Neurocomputing* 70,10-12, 2007.
54. P. Channell, I. Fuwape, A. B. Neiman, and A. L. Shilnikov, Variability of bursting patterns in a neuron model in the presence of noise. *J. Comp. Neuroscience* 27(3), 527, 2009.
55. J. Rinzel and B. Ermentrout, Analysis of neural excitability and oscillations, in *Methods of Neural Modeling: From Synapses to Networks*, C. Koch and I. Segev, eds., MIT Press, 135-169, 1989.
56. B. Ermentrout, Type I membranes, phase resetting curves, and synchrony, *Neural Computation* 8, 979-1001, 1996. *Physica D* 62(1-4), 338-346, 1993.
57. J. Wojcik and A. Shilnikov, Voltage interval mappings for activity transitions in neuron models for elliptic bursters. *Physica D* 240(14-15) 1164-1180, 2011.
58. R. Bertram, M.J. Butte, T. Kiemel, A. Sherman, Topological and phenomenological classification of bursting oscillations. *Bull. Math. Biol.* 57(3), 413-439, 1995.
59. E.M. Izhikevich. Neural excitability, spiking and bursting. *Intern. J. Bifurcation and Chaos*, 10(6), 1171 – 1266, 2000.
60. E.M. Izhikevich, *Dynamical systems in neuroscience. The geometry of excitability and bursting.* MIT Press, Cambridge, Mass., 2007.
61. A.N. Tikhonov, On the dependence of solutions of differential equations from a small parameter, *Mat. Sb.*, 22(64), 193-204, 1948.

62. L.S.Pontryagin, L.V.Rodygin, Periodic solution of a system of ordinary differential equations with a small parameter in the terms containing derivatives, *Sov. Math., Dokl.*, 1, 611-61, 1960.
63. N.Fenichel, Geometric singular perturbation theory for ordinary differential equations, *J. Differ. Equations*, 31, 53-98, 1979.
64. E.F.Mischenko, N.Kh.Rozov. *Differential Equations with Small Parameters and Relaxation Oscillations*. Plenum Press, 1980.
65. A.A.Andronov, A.A.Vitt, S.E.Khaikin, *Theory of oscillations*, International Series of Monographs in Physics. Oxford Pergamon Press, 1966.
66. E.F.Mischenko, Yu.S.Kolesov, A.Yu.Kolesov, N.Kh.Rozov. *Asymptotic methods in singularly perturbed systems*. Monographs in Contemporary Mathematics. Consultants Bureau, New York, 1994.
67. C. K. R. T. Jones and N. Kopell. Tracking invariant manifolds with differential forms in singularly perturbed systems. *J. Differential Equations* 108, 64-88, 1994.
68. V.I.Arnold, V.S.Afrajmovich, Yu.S.Ilyashenko, L.P.Shil'nikov. *Bifurcation Theory, Dynamical Systems V*. Encyclopedia of Mathematical Sciences. Springer-Verlag, 1994.
69. J. Best, A. Borisyuk, J. Rubin, D. Terman, M. Wechselberger, The Dynamic Range of Bursting in a Model Respiratory Pacemaker Network, *SIAM J. Applied Dynamical Systems* 4(4), 1107-1139, 2005.
70. D. Terman. chaotic spikes arising from a model of bursting in excitable membranes. *SIAM J. Appl. Math.* 51(5), 1418-1450, 1991.
71. D. Terman. The transition from bursting to continuous spiking in an excitable membrane model. *J. Nonlinear science* 2, 133-182, 1992.
72. Holden, A.V. and Y.S. Fan. From simple to simple bursting oscillatory behavior via intermittent chaos in the Rose-Hindmarsh model for neuronal activity. *Chaos, Solutions & Fractals* 2(3), 221 – 0236, 1992.
73. X.J. Wang. Genesis of bursting oscillations in the Hindmarsh-Rose model and homoclinicity to a chaotic saddle. *Physica D* 62, 263-274, 1993.
74. U.Feudel, A.Neiman, X.Pei, W.Wojtenek, H.Braun, M.Huber, F.Moss, Homoclinic bifurcation in a Hodgkin-Huxley model of thermally sensitive neurons. *J. Chaos* 10(1), 231 – 239, 2000.
75. B. Deng and G. Hines. Food chain chaos due to Shilnikov's orbit. *J. Chaos* 12(3), 533-538, 2002.
76. R.C. Elson, A.I. Selverston, H.D.I. Abarbanel, and M.I. Rabinovich. Dynamic Control of Irregular Bursting in an Identified Neuron of an Oscillatory Circuit. *J. Neurophysiology* 88, 1166, 2002.
77. A. Shilnikov, Complete dynamical analysis of a neuron model. *J. Nonlinear Dynamics* 68(3) 305 – 328, 2012.
78. R. Barrio, M. Angeles Martínez, S. Serrano, and A. Shilnikov, Macro-and micro-chaotic structures in the Hindmarsh-Rose model of bursting neurons. *J. Chaos* 24(2), 023128, 2014.
79. B. Deng, Glucose-induced period-doubling cascade in the electrical activity of pancreatic β cells. *Mathematical Biology* 38(1), 28, 1999.
80. A. Hutt, P. beim Graben, Sequences by metastable attractors: interweaving dynamical systems and experimental data. *Frontiers in Applied Mathematics and Statistics*, 3(11), 2017.
81. P. beim Graben, K. K. Sellers, F. Fröhlich and A. Hutt, Optimal estimation of recurrence structures from time series. *Europhysics Letters* 114(3), 38003, 2016.
82. P. beim Graben and A. Hut, "Detecting metastable states of dynamical systems by recurrencebased symbolic dynamics," *Physical Review Letters*, 110, 154101, 2013.
83. P. beim Graben and A. Hutt, Detecting event-related recurrences by symbolic analysis: Applications to human language processing. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, 114(3), 373,20140089, 2015.
84. C. Mira, *Chaotic dynamics from the one-dimensional endomorphism to the two-dimensional diffeomorphism*. World Scientific, Singapore, 1987.

85. C. Mira and A.L. Shilnikov, Slow and fast dynamics generated by non-invertible plane maps, *J. Bifurcations and Chaos* 15(11), 2005.
86. R. Devaney, *A first course in chaotic dynamical systems*. Westview Press, 1992.
87. A.N. Sharkovsky, S.F. Kolyada, A.G. Sivak, and V.V. Fedorenko. *Dynamics of onedimensional maps*. Mathematics and its Applications, vol. 407, Kluwer Academic Publ., 1997
88. R. Barrio and A. Shilnikov, Parameter-sweeping techniques for temporal dynamics of neuronal systems: case study of hindmarsh-rose model. *J. Math. Neuroscience* 1(1), 6, 2011.
89. D.V. Turaev, L.P. Shilnikov, Blue sky catastrophes. *Dokl. Math.* 51, 404-407, 1995.
90. L.P. Shilnikov, D.V. Turaev, On simple bifurcations leading to hyperbolic attractors, *Comput. Math. Appl.* 34, 441-457, 1997.
91. L. Shilnikov, D. Turaev, A new simple bifurcation of a periodic orbit of blue sky catastrophe type, in *Methods of qualitative theory of differential equations and related topics*, AMS Transl. Series II, 200, 165-188, 2000.
92. N. Gavrilov, A. Shilnikov, Example of a blue sky catastrophe, in *Methods of qualitative theory of differential equations and related topics. Dedicated to the memory of E.A. Leontovich Andronova*. Amer. Math. Soc. Transl., II Ser. 200, AMS, Providence, RI, 99-105, 2000.
93. R.H. Abraham, Chaostrophes, intermittency, and noise, in *Chaos, fractals, and dynamics*, Conf. Univ. Guelph/Can. 1981 and 1983, Lect. Notes Pure Appl. Math. 98, 3-22, 1985.
94. V. Lukyanov, L. Shilnikov, On some bifurcations of dynamical systems with homoclinic structures. *Soviet Math. Dokl.* 19(6), 1314-1318, 1978.
95. N.K. Gavrilov and L.P. Shilnikov, On three-dimensional dynamical systems close to systems with a structurally unstable homoclinic curve. *I. Math. USSR-Sb.* 17(4), 467-484, 1972.
96. A. B. Neiman, K. Dierkes, B. Lindner, L. Han, and A. L. Shilnikov, Spontaneous voltage oscillations and response dynamics of a Hodgkin-Huxley type model of sensory hair cells. *J. Math. Neuroscience* 1(1), 11, 2011.
97. K. Pusuluri, A. Pikovsky, and A. Shilnikov, Unraveling the chaos-land and its organization in the Rabinovich system. in *Advances in Dynamics, Patterns, Cognition*, Springer, 41-60, 2017.
98. K. Pusuluri and A. Shilnikov, Homoclinic chaos and its organization in a nonlinear optics model. *Physical Review E* 98(4), 040202, 2018.
99. K. Pusuluri and A. Shilnikov, Symbolic representation of neuronal dynamics. in *Advances on Nonlinear Dynamics of Electronic Systems*, World Scientific, 97-102, 2019.
100. D. Somers and N. Kopell, Rapid synchronization through fast threshold modulation. *Biol. Cybern.* 68, 393, 1993.
101. A. Hill, J. Lu, M. Masino, O. Olsen, R.L. Calabrese. A model of a segmental oscillator in the leech heartbeat neuronal network. *J. Comput. Neuroscience* 10, 281-302, 2001.
102. G.S. Cymbalyuk and R.L. Calabrese, A model of slow plateau-like oscillations based upon the fast Na^+ current in a window mode. *Neurocomputing* 38, 159-166, 2001.
103. <ftp://ftp.cwi.nl/pub/CONTENT>.
104. Yu.A. Kuznetsov, *Elements of applied bifurcation theory*. 2nd updated ed. Applied Mathematical Sciences. 112. New York, NY: Springer. 1998.
105. P. Glendenning and T. Hall, Zeros of the kneading invariant and topological entropy for Lorenz maps. *Nonlinearity* 9, 999-1014, 1006.
106. Y.S. Fan and A.V. Holden Bifurcations, bursting, chaos and crises in the Rose-Hindmarsh model for neuronal activity. *Chaos, Solitons and Fractals* 3, 439-449, 1995.
107. Z. Yang, L. Qishao, and L. Li, The genesis of period-adding bursting without bursting-chaos in the Chay model. *Chaos, Solitons and Fractals* 27(3), 689-697, 2006.
108. L. Glass, Multistable spatiotemporal patterns of cardiac activity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102, 10409, 2005.

109. G.S. Cymbalyuk, Q. Gaudry, M.A. Masino, R.L. Calabrese, Bursting in leech heart interneurons: cell autonomous and network based mechanisms, *J. Neuroscience* 22, 10580, 2002.
110. A.-E. Tobin, R.L. Calabrese, Endogenous and half-center bursting in morphologically inspired models of leech heart interneurons, *J. Neurophysiol.* 96, 2089-2109, 2006.
111. P.A. Getting, Emerging principles governing the operation of neural networks, *Annu. Rev. Neurosci.* 12, 185-204, 1989.
112. E. Marder, N. Kopell, and K. Sigvardt, How computation aids in understanding biological networks, in *Neurons, Networks, and Motor Behavior* (eds., Stein, A. Selverston, and S.Grillner), MIT Press, Cambridge. 139-150, 1998.
113. X.-J. Wang and J. Rinzel, Alternating and synchronous rhythms in reciprocally inhibitory model neurons, *Neural Comput.* 4, 84, 1992.
114. N. Kopell and G.B. Ermentrout, Mechanisms of phase-locking and frequency control, in *Handbook of Dynamical Systems*, vol. 2, B. Fiedler, ed. (Elsevier, Amsterdam), 3-54, 2002.
115. C.C. Canavier, D.A. Baxter, J.W. Clark, and J.H. Byrne, Control of multistability in ring circuits of oscillators, *Biol. Cybern.* 80, 87-102, 1999.
116. D.A. Baxter, H.A. Lechner, C.C. Canavier, R.J. Butera, A.A. Franceschi, J.W. Clark, and J.H. Byrne, Coexisting stable oscillatory states in single cell and multicellular neuronal oscillators, in *Oscillations in Neural Systems* (eds., D.S. Levine, V.R. Brown, V.T. Shirey), Lawrence Erlbaum Associates, 51-78, 1999.
117. I. Belykh and A. Shilnikov, When weak inhibition synchronizes strongly desynchronizing networks of bursting neurons. *Phys.Rev.Lett.* 101(7), 078102, 2008.
118. D. Golomb and J. Rinzel, Clustering in globally coupled inhibitory neurons, *Phys. Rev. E* 48, 4810, 1993.
119. A. Sherman, Anti-phase, asymmetric, and aperiodic oscillations in excitable cells I. Coupled bursters, *Bull. Math. Biol.* 56, 811-835, 1994.
120. D. Terman, N. Kopell, and A. Bose, Dynamics of two mutually coupled slow inhibitory neurons, *Physica D* 117, 241, 1998.
121. J. Rubin and D. Terman, Synchronized activity and loss of synchrony among heterogeneous conditional oscillators, *SIAM J. Appl. Dyn. Sys.*, 1, 146, 2002.
122. J. Milnor and W. Thurston, On iterated maps of the interval. *Dynamical systems*, Lecture Notes in Math., 1342, 465563, Springer, Berlin, 1988.
123. J. Rubin and D. Terman, Geometric singular perturbation analysis of neuronal dynamics, in *Handbook of Dynamical Systems*, vol. 2, B. Fiedler, ed., Elsevier, Amsterdam, 93-146, 2002.
124. N. Kopell and G.B. Ermentrout, Chemical and electrical synapses perform complementary roles in the synchronization of interneuronal networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 101, 15482, 2004.
125. T. Bem and J. Rinzel, Short duty cycle distabilizes a half-center oscillator, by gap junctions can restabilize the anti-phase pattern. *J. Neurophysiol.* 91, 693-703, 2004.
126. G.S. Cymbalyuk, E.V. Nikolaev, R.M. Borisyuk, In-phase and anti-phase self-oscillations in a model of two electrically coupled pacemakers. *Biol. Cybern.* 71, 153160, 1994.
127. A.L. Shilnikov, L. P. Shilnikov D.V. Turaev, Mathematical aspects of classical synchronization theory, *Tutorial. J. Bifurcations and Chaos* 14(7), 2004.
128. Ju, H., Neiman, A., Shilnikov, A., Bottom-up approach to torus bifurcation in neuron models. *J. Chaos* 28, 106317, 2018.
129. H. Ju, A. B. Neiman, and A. L. Shilnikov, Bottom-up approach to torus bifurcation in neuron models. *J. Chaos* 28(10) 106317, 2018.
130. A. Hudspeth and R. Lewis, Kinetic analysis of voltage- and ion-dependent conductances in saccular hair cells of the bull-frog, *rana catesbeiana*. *J. Physiol.* 400, 237-274, 1988.

131. L. Catacuzzeno, B. Fioretti, and F. Franciolini, Voltage-gated outward K-currents in frog saccular hair cells. *J. Neurophysiol.* 90(6), 3688-3701, 2003.
132. L. Catacuzzeno, B. Fioretti, P. Perin, and F. Franciolini, Spontaneous low-frequency voltage oscillations in frog saccular hair cells. *J. Physiol.*, 561, 685-701, 2004.
133. M. Rutherford and W. Roberts, Spikes and membrane potential oscillations in hair cells generate periodic afferent activity in the frog sacculus. *J. Neurosci.*, 29(32), 10025-10037, 2009.