

NEURAL EXCITABILITY, SPIKING AND BURSTING

EUGENE M. IZHIKEVICH

<https://doi.org/10.1142/S0218127400000840> | Cited by: 1361

Next 



 Tools  Share  Recommend To Library

神经兴奋性、峰值和簇发放的分岔机制

Section 4: 簇发放

NEURAL EXCITABILITY, SPIKING AND BURSTING

Author: Eugene M. Izhikevich

DOI: 10.1142/S0218127400000840

Dates: Received June 9, 1999

Translated by Na Zhao, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: [10.1142/S0218127400000840](https://doi.org/10.1142/S0218127400000840)

International Journal of Bifurcation and Chaos
Vol. 24, No. 8 (2014) 1440003

2023 年 3 月 30 日

* 这篇论文发表于 1999 年，引用量已经高达两千多。Izhikevich 在该文里详细介绍了神经元兴奋性、峰值和簇发放所涉及的详细分岔机制。对于神经动力学的读者而言，该文提供了详细的理论基础。由于该文内容冗长，特意将其拆封成多个部分，以便读者准确定位到自己所需。这是 Sec. 4: 簇发放。

NEURAL EXCITABILITY, SPIKING AND BURSTING

EUGENE M. IZHIKEVICH

The Neurosciences Institute, 10640 John Jay Hopkins Drive, San Diego, CA 92121, USA
*Center for Systems Science Engineering, Arizona State University, Tempe, AZ 85287-7606, USA**

本文综述了神经元产生动作电位 (尖峰) 所涉及的分岔机制。我们展示了分岔的类型如何决定细胞的神经计算特性。例如, 当稳态接近鞍-结点分岔时, 细胞可以以任意低频发放全有或全无尖峰, 它具有明确定义的阈值流形, 并且充当积分器; 即输入脉冲的频率越高, 它放电的越快。相反, 当稳态接近 Andronov-Hopf 分岔时, 细胞在特定频率范围内发放, 其尖峰不是全有或无, 它没有明确定义的阈值流形, 它可以响应抑制脉冲充当谐振器; 即它优先响应输入的某个 (共振) 频率。增加输入频率实际上可能会延迟或终止其触发。

我们还描述了神经簇发放现象, 使用几何分岔理论扩展了现有的簇发放分类, 包括许多新类型。我们讨论了 burster 的类型如何定义其神经计算属性, 并且我们展示了不同的 burster 可以不同地交互、同步和处理信息。

Contents

1. 快速慢速簇发放	3	3.20. 子类型	21
1.1. 经典的奇异扰动理论	3	4. 平面环-环簇发放	21
1.2. 平均	3	4.1. “同宿/同宿簇发放	21
1.3. 等效电压	3	4.2. “同宿/Hopf”簇发放	36
2. 分类	4	4.3. “同宿/折环”簇发放	36
2.1. 命名是什么?	4	4.4. “同宿/环”簇发放	36
3. 平面点-环簇发放	5	4.5. “折环/折环”-簇发放	36
3.1. 慢波簇发放	5	4.6. “折环/同宿”簇发放	43
3.2. 滞后环簇发放	5	4.7. “折环/环”簇发放	43
3.3. 点-点滞后环路	7	4.8. “折环/Hopf”簇发放	43
3.4. “环/环” (抛物线) 簇发放	7	5. 中间的 μ	43
3.5. “折/同宿” (“方波”) 簇发放	8	5.1. 调制的兴奋性	44
3.6. “折/环” (“三角形”) 簇发放	13	5.2. 点-点簇发放器	45
3.7. “环/同宿”簇发放	13	5.3. 簇发放器的同步化	45
3.8. “折/Hopf” (“锥形”) 簇发放	13	5.4. 尖峰同步	46
3.9. “环/折环”簇发放	15	5.5. 簇发放同步	47
3.10. “环/Hopf”簇发放	15	5.6. 簇发放的延迟开始	50
3.11. “折/折环”簇发放	15	5.7. 锁定的速率	52
3.12. “亚 Hopf/同宿”簇发放	15		
3.13. “Hopf/同宿”簇发放	15		
3.14. “Hopf/环”簇发放	15		
3.15. “亚 Hopf/环”簇发放	15		
3.16. “Hopf/折环”簇发放	15		
3.17. “亚 Hopf/Hopf”簇发放	15		
3.18. “亚 Hopf/折环” (“椭圆”) 簇发放	15		
3.19. “Hopf/Hopf”簇发放	16		

* Eugene.Izhikevich@nsi.edu;

到目前为止，我们已经考虑了假设神经元的所有参数都是固定的尖峰机制。从现在开始，我们放弃这个假设，考虑以下形式的神经系统

$$\dot{x} = f(x, u), \quad (20)$$

其中 u 代表系统中缓慢变化的参数。

准静态分岔参数。我们将 (20) 中的 u 视为控制神经行为的准静态分岔参数的一个向量。这个神经元可以是可兴奋的、双稳态的或尖峰的，取决于 u 的值；见图 43。

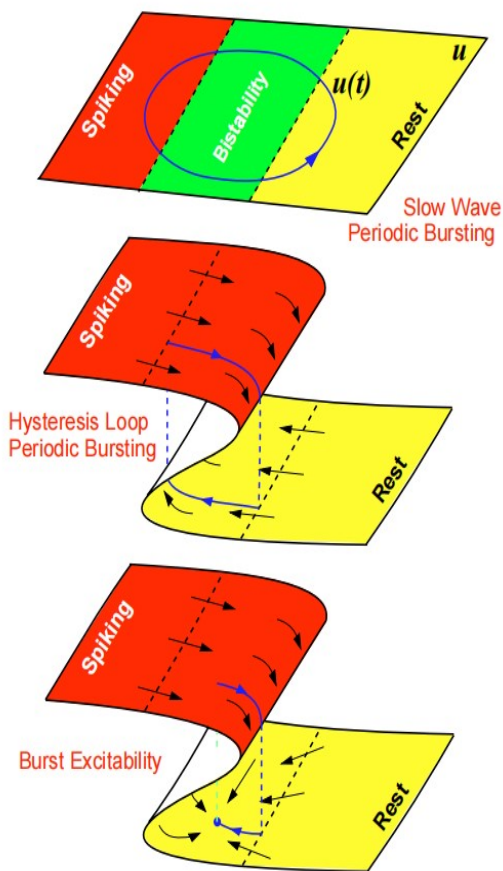


图 43. (20) 中的参数 u 可以控制尖峰行为。当 u 变化缓慢时，神经元会表现出簇发放行为。

如果 u 周期性地访问尖峰和静息区域，神经元就会表现出周期性的簇发放行为。在每次簇发放期间，神经元可以发放许多尖峰，或者只是两次或三次，这取决于参数 u 相对于单个尖峰周期在尖峰区域花费的时间。

u 的周期性活动可能有很多原因，如图 43 所示。

最简单的是当 u 有一个极限环吸引子时，它 (相对) 独立于 x 的值。我们把这种簇发放器称为慢波周期性簇发放器。

一般来说，对于 x 的任何固定值， u 可能没有周期性吸引子。事实上，对于所有相关的 x 来说，它总是可以趋向于一个平衡点；见图 44。然而，平衡的位置可能取决于 x ，这将导致周期性的簇发放。

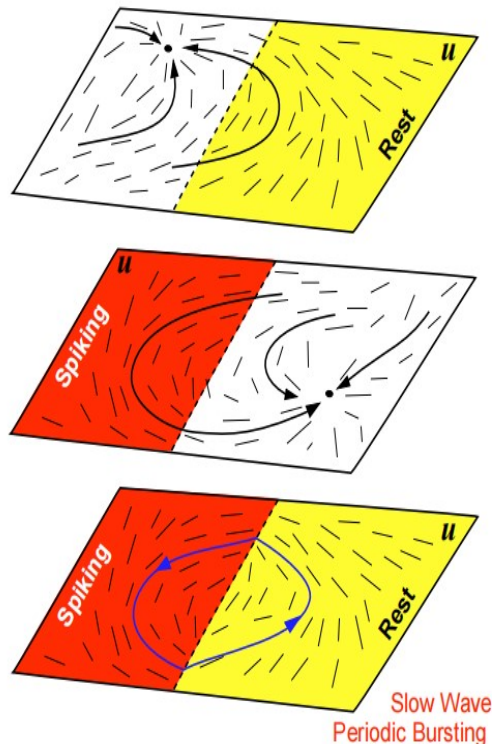


图 44. 即使 (20) 中的参数 u 对任何固定的 x 具有平衡动力学，神经系统也可能表现出慢波周期性簇发放。

通常， u 的值在很大程度上取决于当前状态 $x(t)$ 。 x 的重复发放将 u 推到尖峰区域之外，从而导致发放的终止。此外，如果静息的 x 将 u 推到静息区域之外，那么 u 就会周期性地访问尖峰和静息区域，神经元就会表现出滞后环的周期性簇发放。在这种情况下，参数 u 可能是一个标量。如果静息的 x 不会把 u 推到双稳态区域之外，那么神经元就会表现出簇发放的兴奋性。它具有静息的兴奋动态，但它对扰动的反应不是一个单一的尖峰，而是一连串的尖峰，正如我们在图 45 中所说明的。

1. 快速慢速簇发放

我们说，如果一个神经元的簇发放行为可以由以下形式的奇异扰动系统来描述，那么它就是一个快速慢速簇发放形式

$$\dot{x} = f(x, u) \quad (\text{FastSpiking}) \quad (1)$$

$$\dot{u} = \mu g(x, u) \quad (\text{SlowModulation}) \quad (21)$$

其中 $\mu \ll 1$ 代表尖峰和调制之间的时间尺度的比率。向量 $x \in \mathbb{R}^m$ 描述了与动作电位的产生有关的相对快速的过程，而 $u \in \mathbb{R}^m$ 描述了调制 x 的相对缓慢的过程。分别考虑 x 和 u 的动态构成了神经簇发放的解 [Rinzel & Lee, 1987]，或准静态状态近似 [Hoppensteadt, 1993]。

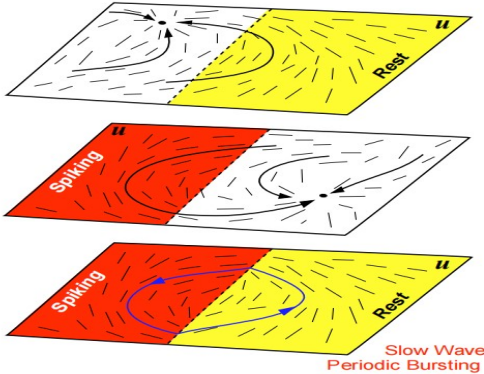


图 45. Morris-Lecar 模型中的簇发放兴奋性，有一个额外的慢速子系统；见图 43 的底部。

当快速子系统为 m 维，慢速子系统为 k 维时，我们说簇发放器为“ $m+k$ ”。在本文中，我们提供了许多“ $2+1$ ”和“ $2+2$ ”簇发放器的例子。

1.1. 经典的奇异扰动理论

奇异扰动动态系统的渐进理论已经很完善 [Hoppensteadt, 1993; Mishchenko 等人, 1994]，人们期望能找到分析形式为 (21) 的快速慢速簇发放器的方法。然而，当神经元开始周期性地发放时，快速子系统只有平衡动力学这一理论的基本假设被违反了。因此，整个理论的主体在研究快慢速簇发放时是无能为力的。（一个例外是 Pontryagin 问题，它与“折环/折环”簇发放有

关；见 [Mishchenko et al., 1994] Sec. 7)。

1.2. 平均

我们可以尝试使用平均法来深入了解系统 (21) 的行为。这种方法被成功地使用，例如 Rinzel 和 Lee [1986]，Pernarowski 等人 [1992]，Smolen 等人 [1993] 和 Baer 等人 [1995]。

让 $x(t) = x(t, u)$ 是 $u = \text{const}$ 时快速子系统的解。在慢速子系统中使用它的结果是

$$\dot{u} = \mu g(x(t, u), u),$$

可以简化为

$$\dot{\omega} = \mu g(\omega), \quad (22)$$

通过变量 $\omega = u + o(\mu)$ 的近乎相同的变化。

这里

$$g(\omega) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T g(x(t, \omega), \omega) dt$$

是 g 的平均值。不幸的是，当 u 通过缓慢的分岔值时，可能会出现许多问题。例如， $x(t, u)$ 的周期可能会变成无穷大，就像在第 1 类系统中发生的那样，或者瞬态可能需要长达 $1/\mu$ 单位的时间，或者平均系统 (22) 不是 Lipchitz。在所有这些情况下，上面讨论的直接的平均法都失败了。当我们讨论“Hopf/Hopf”滞后环簇发放时，我们提供一个例子。

1.3. 等效电压

如果一个神经模型表现出双稳态行为，那么 (22) 中的函数 g 就不是单值的，但它的层问题 (片) 与图 43 中描述的相似。这是完全消除快速动态的平均化的结果。为了研究可能的滞后行为，我们需要至少保留一个“快”变量。这在以下一类重要的快慢速簇发放器中总是可能的

$$\dot{x} = f(x, u) \quad (2)$$

$$\dot{u} = \mu g(h(x), u) \quad (23)$$

其中 $h: \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}$ 是一个任意的函数, 例如, 状态 x 的膜电压。注意, h 的图像是一个标量。

如果慢变量也是一个标量, 那么对于 u 的任何值, 都有另一个标量 v 的 (可能是非唯一的) 值, 使得 $g(v, u) = \bar{g}(u)$, 其中 $\bar{g}(u)$ 是上面定义的平均函数。我们把 v 称为等效电压 [Bertram 等人, 1995]。它允许将 (23) 简化为以下形式的二维系统

$$\dot{v} = s(v, u) \quad (3)$$

$$\dot{u} = \mu g(v, u) \quad (24)$$

其中 g 与 (21) 中完全相同, 而 $s: \mathbb{R}^2 \rightarrow \mathbb{R}$ 是一些可以通过数值找到的函数。它的零斜线集通常具有图 46 中描述的 N 型。如果 (23) 描述了一个滞后环周期性簇发放器, 那么系统 (24) 就是一个松弛振荡器。因此, 大多数关于耦合松弛振荡器同步的结果都可以应用于耦合簇发放器。

2. 分类

下面我们提供一个周期性快慢速簇发放的分类方案。任何这样的簇发放都涉及到至少有两个分岔 (见图 2):

- 静息状态的分岔导致重复峰发放。
- 重复性尖峰的分岔导致静息状态。

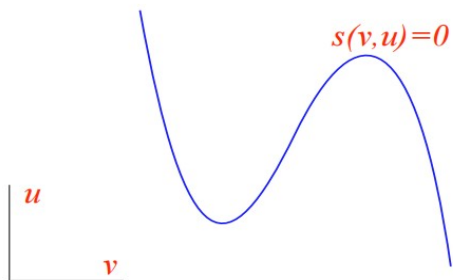


图 46.(24) 中函数 s 的零斜线集通常有一个 N 形。

也可能有其他的分岔, 这些分岔在其余状态和尖峰状态之间没有切换。由于静息状态有 12 个相关的一维分岔, 尖峰状态有 10 个相关的一维分岔, 所以有 120 种不同类型的一维簇发放器; 见表 4。

当快速子系统是二维的, 即簇发放器是 “ $2 + k$ ” 时, 我们称簇发放器为平面的。这对可能的分岔施加了严格的限制。特别是, 只有 24 种不同的平面余维 1 的快慢速簇发放器, 这些簇发放器总结在表 3 中。我们强调平面簇发放器, 因为它们在计算机模拟中遇到的机会更大。

根据分岔处静息和簇发放状态的性质, 各种簇发放器可以被组合成一组。如果静息状态是一个稳定的平衡状态, 而尖峰状态是一个极限环吸引子, 那么我们说簇发放器是点-环的。当静息状态是一个小振幅的 “亚阈值” 极限环吸引子时, 就会发生环-环簇发放。同样地, 点-环面和环-环面簇发放器是当尖峰状态是准周期性的。Sec. 4 第 5 节讨论了一个点-点状簇发放。当 (21) 中的参数 不够小时, 就会出现这种情况。环-点簇发放也是可行的, 但我们在此不作讨论。

2.1. 命名是什么?

我们面临一个具有挑战性的问题: 如何给所有这些簇发放事件贴上标签? 我们希望有易于记忆和理解的不言自明的名字。因此, 我们不应该对它们进行编号 [Bertram 等人, 1995], 因为这将导致, 例如, XXVII 型、LXIII 型、LCXVI 型等的簇发放器。我们不能使用诸如 “椭圆”、“抛物线”、“双曲线”、“三角形”、“矩形” 等描述, 因为它们具有误导性。相反, 我们的命名是基于所涉及的两个分岔的名称。然而, 许多分岔有多种名称。例如, 折分岔也被称为鞍-结点、切线或极限点分岔。只要有可能, 我们就选择最短的名字。例如, 我们把关于不变圆的鞍结分岔 (也称为极限环的折或鞍结) 仅仅称为环分岔, 部分原因是它是环流的唯一一维分岔。我们把 Andronov-Hopf 分岔, 也称为 Poincaré-Andronov-Hopf 分岔, 当它是超临界时只是 Hopf, 当它是亚临界时是亚-Hopf。我们的结果总结在表 4 中。例如, 根据我们的分类, 著名的 “方波” (I 型) 簇发放器是一个 “折/同宿” 簇发放器, 因为静息状态通过折分岔消失了, 极限环吸引子通过鞍同宿轨道分岔消失了; 见图 59。

3. 平面点-环簇发放

在这一节中，我们给出了平面点-环簇发放器的例子。为此，我们在一些著名的神经模型中加入了慢速子系统，如 Morris-Lecar，它具有足够丰富的分岔结构。获得簇发放的最简单方法是取一个具有“慢波”（亚细胞）极限环吸引子的二维慢速子系统，它与快速（尖峰）子系统的所需分岔曲线相交。所有这样的簇发放事件都是“2+2”。这是获得“环/环”（抛物线）簇发放的经典方法 [Ermentrout & Kopell, 1986a, 1986b]。然而，我们表明，每个簇发放器可以是只有一个慢变量的滞后环类型，尽管找到这种“2+1”簇发放器的例子更为困难。为方便起见，我们在表 5 中提供了相关插图的参考清单。

3.1. 慢波簇发放

考虑表 4 左上角所描述的四种类型的平面点-环簇发放。所有这都可以由一个我们在 Sec. 2 中讨论过的一个靠近鞍结点分离矩阵环分岔的系统产生。事实上，分岔参数的二维矢量可以慢慢穿过图 22 中描述的分岔曲线。簇发放的类型将取决于慢速极限环的位置；见图 47。同样，当拓扑标准型 (12) 中的分岔参数 a 和 b 变化缓慢时，靠近 Bautin 分岔的系统可以表现出四种类型的簇发放；见图 48。

这些数字说明了一个重要的问题。许多簇发放器，如“环/同宿、折/环、Hopf/折环”和“亚 Hopf/Hopf”，可能涉及两个以上的分岔。例如，图 47 中的“环/同宿”簇发放现象，在尖峰阶段表现出一个折分岔。分岔并没有关闭尖峰，但它产生了一个稳定的静息状态和一个鞍点，这将参与关闭尖峰的鞍同宿轨道分岔。

由于除了那些负责尖峰阶段的开始和终止的分岔，静息和尖峰状态可能还有许多其他的分岔，后两者并没有唯一地定义簇发放的类型，而是指定了一个大类，它可能有子类型。

3.2. 滞后环簇发放

图 47 和 48 中的分岔参数向量有一个慢速极限环吸引子。因此，所有这些簇发放器都是慢波型的。通过

表 4. 余维 1 的快-慢簇发放的分类。也见图 53 和 126。

分岔	不变圆环上的鞍-结点	鞍同宿轨	超临界 Andronov-Hopf	折极限环	超临界 Neimark-Sacker	鞍-焦同宿轨	焦-焦同宿轨	蓝尖灾难	在同宿环面上的折极限环
折点	折/环	折/同宿	折/Hopf	折/折环	折/Sacker	折/鞍-焦同宿	折/焦-焦同宿	折/蓝尖	折/环面
不变圆环上的鞍-结点	环/环	环/同宿	环/Hopf	环/折环	环/Sacker	环/鞍-焦同宿	环/焦-焦同宿	环/蓝尖	环/环面
超临界 Andronov-Hopf	Hopf/环	Hopf/同宿	Hopf/Hopf	Hopf/折环	Hopf/Sacker	Hopf/鞍-焦同宿	Hopf/焦-焦同宿	Hopf/蓝尖	Hopf/环面
亚临界 Andronov-Hopf	亚临界 Hopf/环	亚临界 Hopf/同宿	亚临界 Hopf/Hopf	亚临界 Hopf/折环	亚临界 Hopf/Sacker	亚临界 Hopf/鞍-焦同宿	亚临界 Hopf/焦-焦同宿	亚临界 Hopf/蓝尖	亚临界 Hopf/环面
折极限环	折环/环	折环/同宿	折环/Hopf	折环/折环	折环/Sacker	折环/鞍-焦同宿	折环/焦-焦同宿	折环/蓝尖	折环/环面
鞍同宿轨	同宿/环	同宿/同宿	同宿/Hopf	同宿/折环	同宿/Sacker	同宿/鞍-焦同宿	同宿/焦-焦同宿	同宿/蓝尖	同宿/环面
超临界 Sacker	翻转/环	翻转/同宿	翻转/Hopf	翻转/折环	翻转/Sacker	翻转/鞍-焦同宿	翻转/焦-焦同宿	翻转/蓝尖	翻转/环面
超临界 Neimark-Sacker	Sacker/环	Sacker/同宿	Sacker/Hopf	Sacker/折环	Sacker/Sacker	Sacker/鞍-焦同宿	Sacker/焦-焦同宿	Sacker/蓝尖	Sacker/环面
鞍-焦同宿轨	鞍-焦同宿/环	鞍-焦同宿/同宿	鞍-焦同宿/Hopf	鞍-焦同宿/折环	鞍-焦同宿/Sacker	鞍-焦同宿/鞍-焦同宿	鞍-焦同宿/焦-焦同宿	鞍-焦同宿/蓝尖	鞍-焦同宿/环面
焦-焦同宿轨	焦-焦同宿/环	焦-焦同宿/同宿	焦-焦同宿/Hopf	焦-焦同宿/折环	焦-焦同宿/Sacker	焦-焦同宿/鞍-焦同宿	焦-焦同宿/焦-焦同宿	焦-焦同宿/蓝尖	焦-焦同宿/环面
蓝尖灾难	蓝尖/环	蓝尖/同宿	蓝尖/Hopf	蓝尖/折环	蓝尖/Sacker	蓝尖/鞍-焦同宿	蓝尖/焦-焦同宿	蓝尖/蓝尖	蓝尖/环面
在同宿环面上的折极限环	环面/环	环面/同宿	环面/Hopf	环面/折环	环面/Sacker	环面/鞍-焦同宿	环面/焦-焦同宿	环面/蓝尖	环面/环面

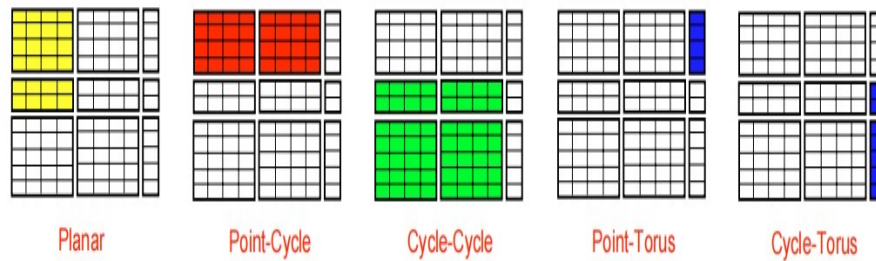


表 5. 一维平面快-慢簇发放的分类。表的上部 (下部) 对应于点-环 (环-环) 簇发放。也见表 4 和图 53 和 126。

分岔	不变圆环上的鞍-结点	鞍同宿轨	超临界 Andronov-Hopf	折极限环
折点	47,61,87	47,59,60,86	63	68,87
不变圆环上的鞍-结点	47,49,52,56,57,58,87	47,62,87	67	64,65,66
超临界 Andronov-Hopf	72	71	48,83,84,85	48,75
亚临界 Andronov-Hopf	73,74,87	69,70,87	48,76,77	48,78,80,82
折极限环	98	97	99	93,94,96
鞍同宿轨	92	88,89	90	92

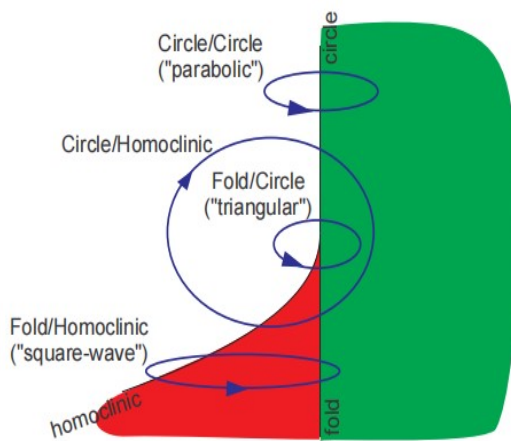


图 47. 一个神经系统在鞍结点附近的分离矩阵环分岔 (见图 22) 可以表现出四种不同类型的快慢速簇发放。

利用吸引子的双稳态性，我们可以很容易地使“折/同宿”和“亚 Hopf/折环”簇发放器成为滞后环型。

与生物物理的民间传说相反，任何簇发放器都可以是具有一维慢速变量的滞后环类型。事实上，考虑到图 49 中左侧描述的快速慢速滞后环路。习惯上 (下) 分支被称为神经元的上状态 (下状态) [Wilson, 1993; Wilson & Kawaguchi, 1996]；见图 50。当快速变量沿上状态移动时，慢速变量可能会穿过一些分岔曲线，从而使平衡可能分岔成一个极限环，然后再回到平衡，从而产生一连串的尖峰；见图 54。我们在图 49 的右侧描述了著名的“环” (抛物线) 簇发放来说明这个问题。

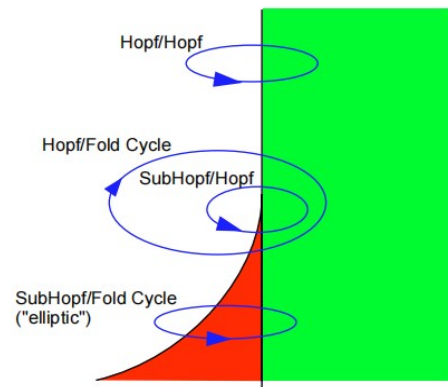
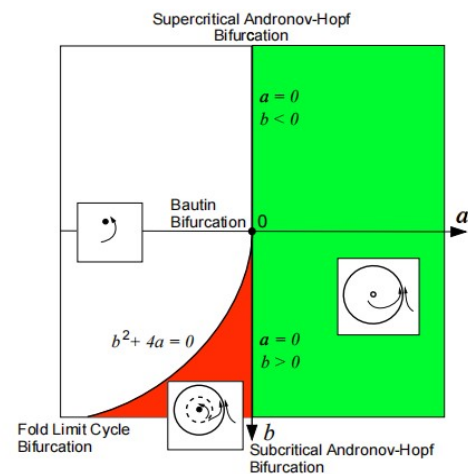


图 48. 靠近 Bautin 分岔的神经系统可以表现出四种不同类型的快慢速簇发放。

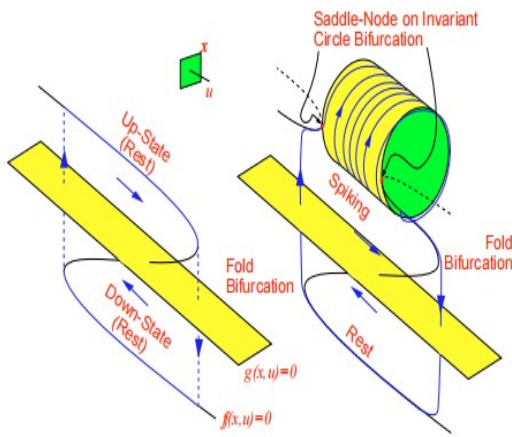


图 49. “环/环” (抛物线) 滞后环周期性簇发放, 具有一维慢速变量: 其余 (上) 态通过不变圆分岔上的鞍节点消失; 尖峰极限环通过不变圆分岔上的另一个鞍节点消失; 滞后行为是由于上态和下态的共存而发生的。另见图 49。

簇发放不是慢波型的, 而是滞后环型的 (“2+1”); 另见图 52。在 53 图中我们表明, 所有的平面点-环簇发放器都可以是滞后环类型。

3.3. 点-点滞后环路

我们把图 49 中描述的滞后环称为一个点-点状滞后环, 因为它由对应于上状态和下状态的两个平衡分支组成。这样的双状态行为表现为平面系统的零斜线相交, 如图 54 所示。请注意, 快速零斜线不是三次方的, 而是五次方的; 也就是说, 它有两个局部最大值和最小值。这通常反映了具有不同激活阈值的两个内向电流的快速激活动态, 例如瞬时的低阈值钙电流和规范的钠电流 [Rush & Rinzel, 1994] 或两个不同的钙电流。这样一个系统可以有五个平衡点。

上和下状态之间的转换不一定完全通过折分岔发生。它们也可以通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔发生。因此, 有四个不同的点-点滞后环, 我们在图 55 中总结了这些环。我们可以修改上层分支的动力学, 使其有一个周期性尖峰活动的窗口, 这将导致一个滞后环路簇发放, 如图 51 所示。例如, 我们可以在任何一个滞后环的上分支上放两个“环”分岔, 就像我们在图 56 中做的那样得到“环/环”簇发放的四个不同亚型。同样, 我们可以有四种子类型: “环/Hopf、Hopf/环”

和“Hopf/Hopf”滞后环形簇发放器。

一个显著的事实是, 尽管没有稳定的极限环, 但点-点滞后环本身可以表现出簇发放行为。当 (21) 中的小参数 μ 不够小时, 就会发生这种情况, 我们将在 Sec. 4 第 5 节讨论。

考虑到点-点的滞后环路, 提出了以下问题。在簇发放的活动阶段, 尖峰状态可能与细胞正在做什么无关。例如, 胰腺 β 细胞在上升状态时分泌胰岛素, 而不管它们的膜是否产生尖峰。同样地, 没有轴突的神经元, 如嗅球的颗粒细胞, 或有短轴突的神经元, 如许多中间神经元, 可能不需要尖峰来激活突触传输。仅仅是过渡到上状态就足以触发神经递质的释放。即使这些细胞表现出簇发放性的动态, 它们的基本神经计算特征可能只取决于滞后环的类型。相反, 如果一个簇发放神经元有一个长的轴突, 那么它可能需要传播尖峰来触发远处突触的突触传输。在这种情况下, 了解簇发放期间重复性尖峰的启动和终止机制是很重要的。

3.4. “环/环” (抛物线) 簇发放

从静息状态到重复尖峰和返回的过渡是通过不变圆分岔上的鞍节点发生的; 见图 47。由于尖峰出现和终止的频率表现为 $\sqrt{\lambda}$, 其中 λ 是到分岔的距离, 尖峰间期“看起来”像一条抛物线 (见图 57), 这也是“抛物线簇发放”这一名称的动机。这种簇发放是由软体 *Aplysia* 的腹部神经节中的 R_{15} 细胞表现出来的, 许多科学家对它进行了研究, 包括 Plant [1981], Rinzel 和 Lee [1987], Ermentrout 和 Kopell [1986a, 1986b], Canavier 等人 [1991], Bertram [1993], Baer 等人 [1995], Bertram 等人 [1995], Soto-Trevino 等人 [1996], 以及 Butera 等人 [1996, 1997], Hoppensteadt [1997], Taylor 和 Holmes [1998]。

在相当一般的条件下, 任何慢波“环/环”簇发放波都可以转换成 Ermentrout-Kopell 标准模型 [Ermentrout & Kopell, 1986a, 1986b; Hoppenstadt & Izhikevich, 1997]

$$\dot{\vartheta} = 1 - \cos\vartheta + (1 + \cos\vartheta)r(\psi)$$

$$\dot{\psi} = \omega$$

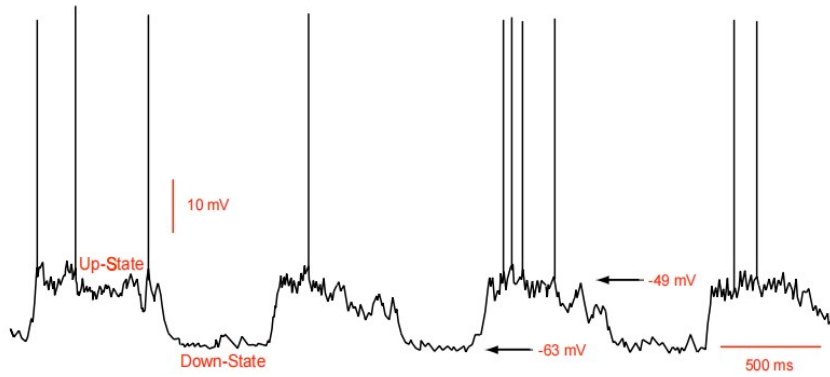


图 50. 细胞内对新纹状体刺细胞细胞自发活动的记录显示了两种状态的行为。请注意，只有上状态是可兴奋的。(由田纳西大学的 Charles Wilson 提供)。

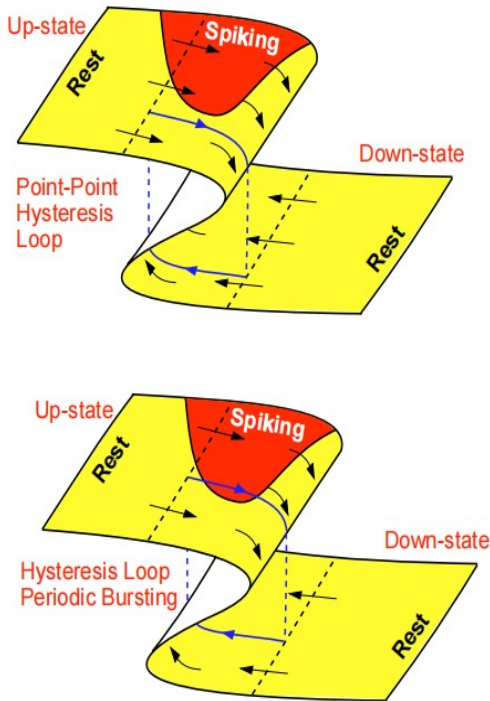


图 51. 修改点-点滞后环上分支的动力学。慢变量穿过分岔曲线，形成一个周期性尖峰活动的窗口，并导致簇发放行为。

其中 $r : \mathbb{S}^1 \rightarrow \mathbb{R}$ 是一个依赖于簇发放的函数，例如 $r(\psi) = \cos\psi$ 。当 $r(\psi) < 0$ 时，细胞处于静息状态；当 $r(\psi) > 0$ 时，细胞周期性地激活；参见图 58。正如 Soto-Trevino 等人 [1995] 所表明的，慢子系统不需要极限环吸引子来表现周期性簇发放；它可能只是易兴奋；见 Hoppenstat 和 Izhikevich [1997] 在 Sec. 8.2.3 的详细讨论。

正如我们上面讨论的，至少可以有四种具有一维慢变量（即“2+1”簇发放）的滞后环“环/环”簇发放的子类型；见图 52 和 56。

3.5. “折/同宿”（“方波”）簇发放

静息状态通过折分岔消失，周期性尖峰通过鞍同宿轨道分岔消失；参见图 47。由于存在共存的吸引子，这种簇发放发生通过“折/同宿”滞后环；见图 59。由于电压幅度分布，它通常被称为“方波”簇发放；然而，参见图 123。

这种类型的簇发放表现为胰腺细胞；参见 [Chay & Keizer, 1983; Pernarowski 等, 1992] 及其参考文献。它在许多系统中无处不在 [亚历山大和蔡, 1991]，包括 Hindmarsh 和罗斯 [1984] 模型 [Wang, 1993]，Chay-Cook [Bertram 等, 1995] 模型，以及简化的 Morris-Lecar 模型

$$\begin{aligned} \dot{V} &= I - g_l(V - E_l) - g_k\omega(V - E_K) \\ &\quad - g_{Ca}m_\infty(V)(V - E_{Ca}) \\ \dot{\omega} &= \lambda(V)(\omega_\infty(V) - \omega) \end{aligned} \quad (25)$$

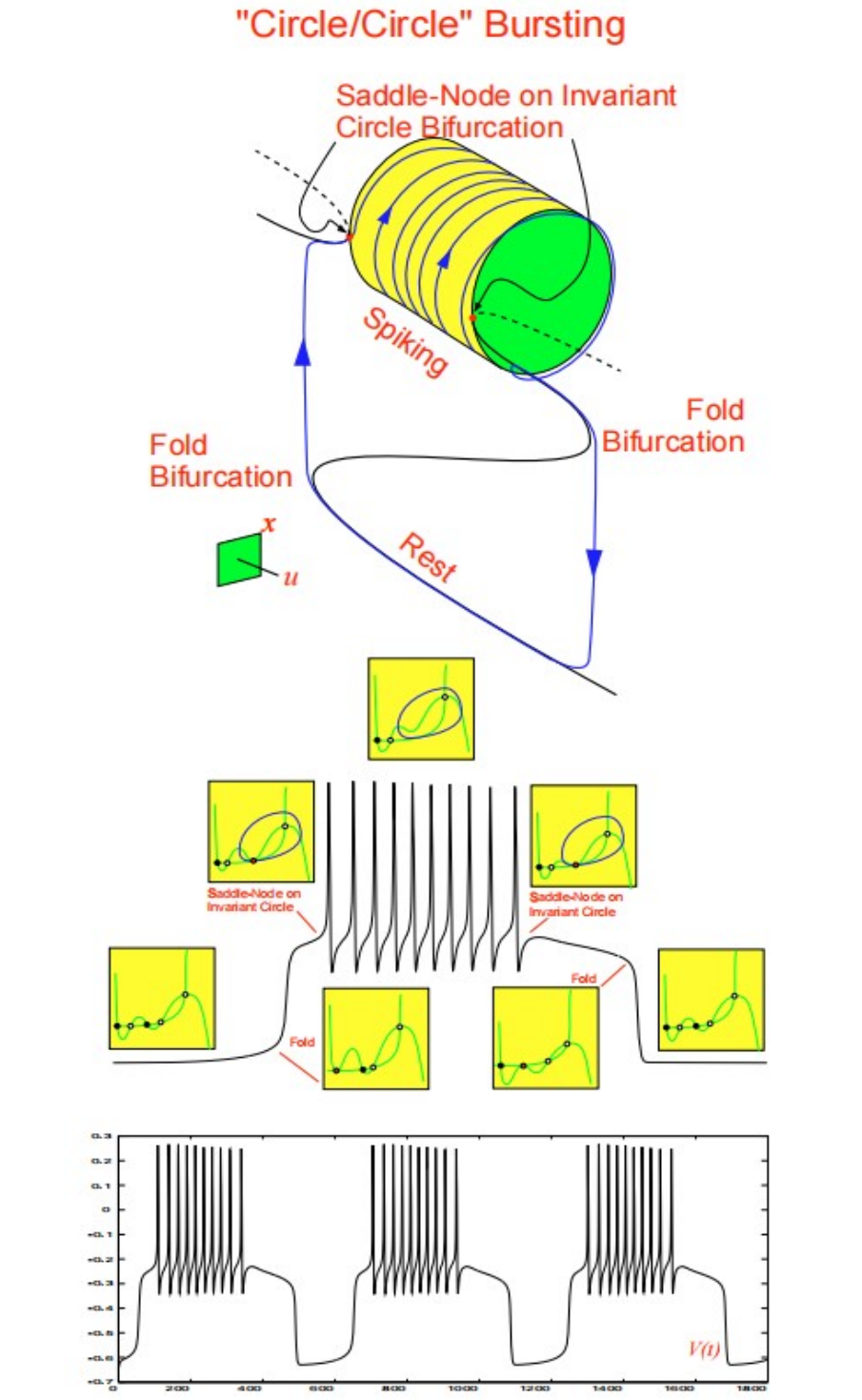


图 52. “环/环” (“抛物线”) 通过“折/折”滞后环簇发放: 从静息状态到重复尖峰和反向的转变发生在不变圆分岔上的鞍点。下层状态 (下层分支) 和上层状态 (上层分支) 之间的转换通过折分岔发生。显示了具有两个额外的低阈值电流的 Morris-Lecar 系统的模拟: 如图 62 所示的内向电流和外向电流

$I_R(V, u) = 0.2(1 + \tanh(V + 0.3)/0.1)u^4(E_k - V)$ 。除了 $I = -0.067$ 和 $\mu = 0.0025$ 之外, 其他参数和变量如图 62 所示。

		Bifurcation of Spiking State			
		Saddle-Node on Invariant Circle	Saddle Homoclinic Orbit	Supercritical Andronov-Hopf	Fold Limit Cycle
Bifurcation of Quiescent State	Fold	"Fold/Circle" Bursting 	"Fold/Homoclinic" Bursting 	"Fold/Hopf" Bursting 	"Fold/Fold Cycle" Bursting
	Saddle-Node on Invariant Circle	"Circle/Circle" Bursting 	"Circle/Homoclinic" Bursting 	"Circle/Hopf" Bursting 	"Circle/Fold Cycle" Bursting
	Supercritical Andronov-Hopf	"Hopf/Circle" Bursting 	"Hopf/Homoclinic" Bursting 	"Hopf/Hopf" Bursting 	"Hopf/Fold Cycle" Bursting
	Subcritical Andronov-Hopf	"SubHopf/Circle" Bursting 	"SubHopf/Homoclinic" Bursting 	"SubHopf/Hopf" Bursting 	"SubHopf/Fold Cycle" Bursting

图 53. 平面点-环快慢余维 1 滞后环簇发放器实例。

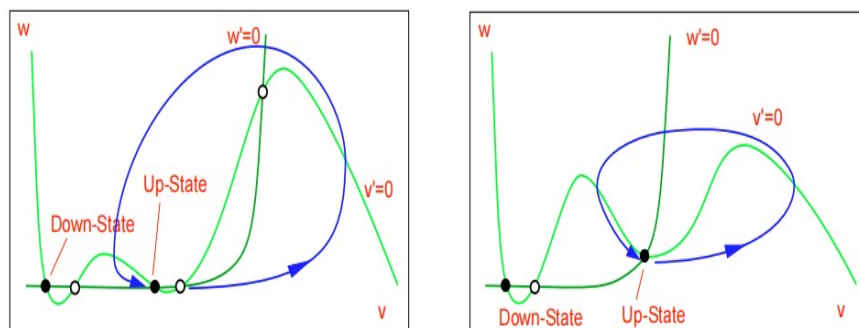


图 54. 平面系统 $v' = f(v, w), w' = \mu g(v, w)$ 中零斜线的可能交集将导致图 50 中描述的两状态行为，只有上态是可兴奋的（注意蓝色的周期性伪轨道）。这里 v 和 w 分别是电压和恢复变量。

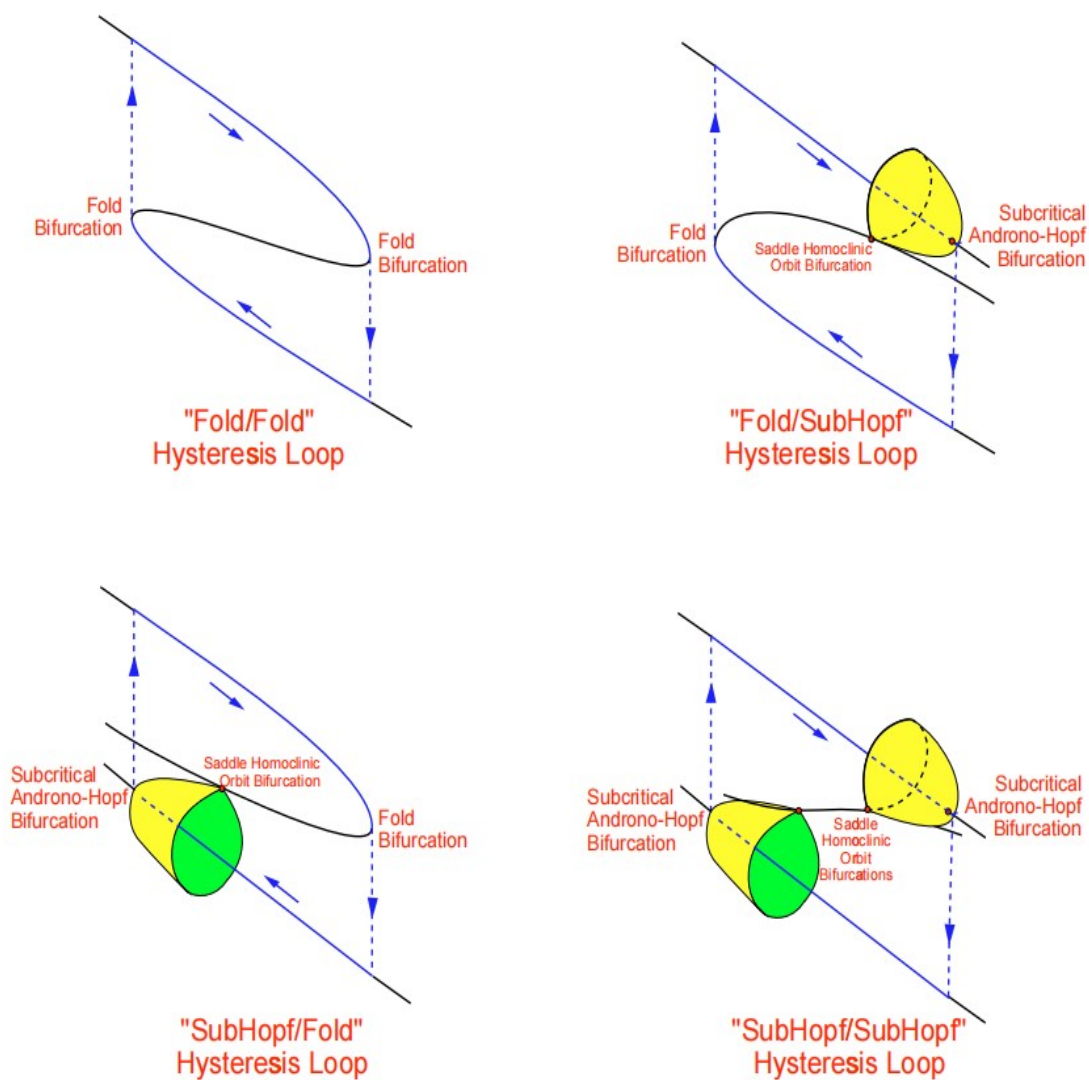


图 55. 点-点滞后环的分类。

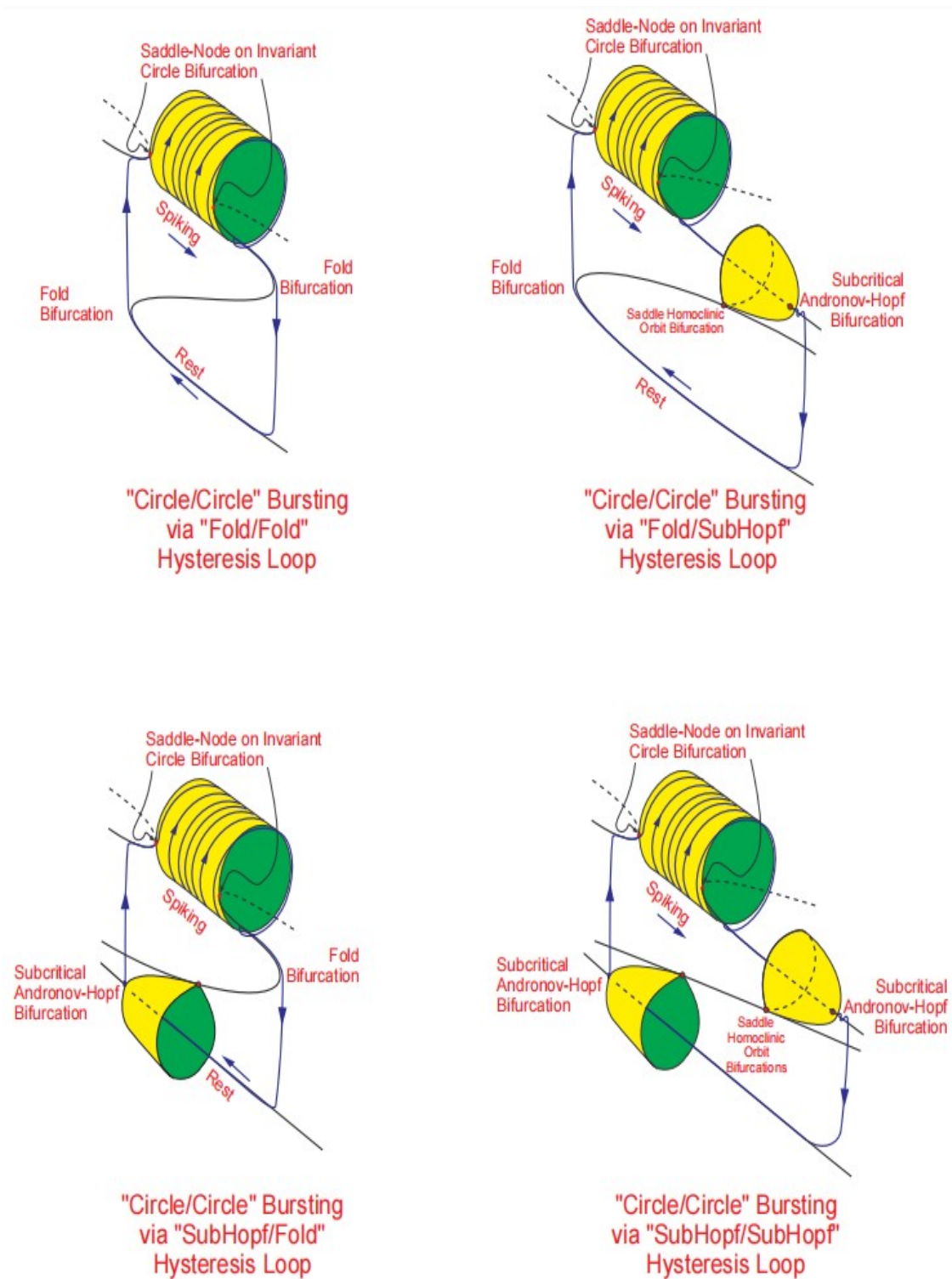


图 56. “环/环” 滞后环簇发放的子类型。参见图 55。

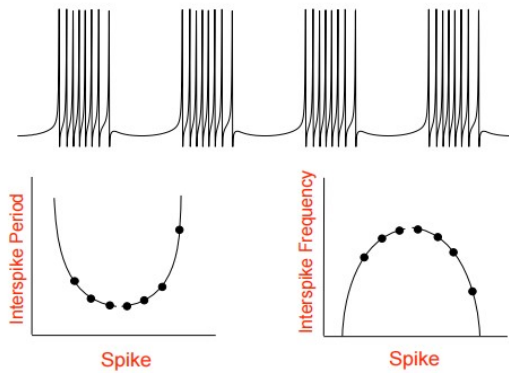


图 57. 在“环/环”簇发放的尖峰间类似于抛物线，这促使了“抛物线簇发放”的名称。

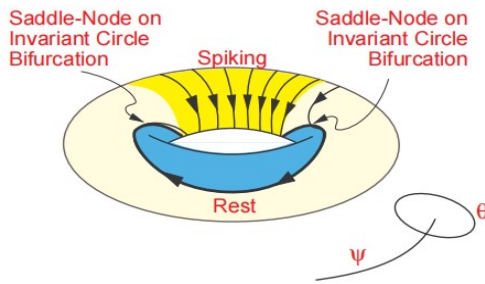


图 58. “环/环”（“抛物线”）慢波簇发放。变量 $\vartheta, \psi \in \mathbb{S}^1$ 。

其中

$$\begin{aligned} m_\infty(V) &= \frac{1}{2} \left(1 + \tanh \frac{V - V_1}{V_2} \right) \\ \omega_\infty(V) &= \frac{1}{2} \left(1 + \tanh \frac{V - V_3}{V_4} \right) \\ \lambda(V) &= \frac{1}{3} \frac{\cosh \frac{V - V_3}{2V_4}}{\cosh \frac{V - V_3}{2V_4}} \end{aligned}$$

我们假设 $I(u) = -u$ ，并使用一个线性慢子系统

$$\dot{u} = \mu(0.2 + V) \quad (26)$$

以获得图 59 所示的“折/同宿主”簇发放，以及许多其他类型。Terman [1991] 对“折/同宿”簇发放的数学方面进行了研究，他指出簇发放可能具有导致混沌动力学的 Smale 马蹄形结构。

当慢变量的邻近值发生两个分岔时，快子系统在鞍结分离环分岔附近；参见 Sec.2 第 3 节。在较一般的慢子系统动力学条件下，簇发放器可以转化为标准模

型

$$\begin{aligned} \dot{\vartheta} &= 1 - \cos \vartheta + (1 + \cos \vartheta)u \\ \dot{u} &= \mu \end{aligned} \quad (27)$$

其中每个尖峰将 ϑ 重置为 a ，并将 u 减少一个常数 b ，即

$$\vartheta(t) \leftarrow a, \quad u(t) \leftarrow u(t) - b$$

只要 $\vartheta(t) = \pi$ 。对于任意 $0 < a < \pi$ ，任意 $b > 0$ 和足够小的 μ ，标准型模型表现出“折/同宿轨”滞环周期性簇发放；参见图 60。

3.6. “折/环”（“三角形”）簇发放

静息状态通过折分岔消失，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过不变圆分岔上的鞍点消失；参见图 47 和 61。Rush 和 Rinzel [1994] 在丘脑神经元模型中研究了这种簇发放，并将其称为“三角形”簇发放 [Wang & Rinzel, 1995]。

簇发放可以通过“折/折”滞后环发生，如图 61 所示，或者通过“折/亚 Hopf”滞后环发生（未显示）。

3.7. “环/同宿”簇发放

静息状态通过不变圆分岔的鞍节点消失，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过鞍同宿轨道分岔消失，参见图 47 和 62。这样的簇发放也可以通过“亚 Hopf/同宿”滞后环发生（未显示）。

3.8. “折/Hopf”（“锥形”）簇发放

静息态通过折分岔消失，周期性尖峰通过超临界 Andronov - Hopf 分岔消失，参见图 63。Holden 和 Erneux [1993a, 1993b] 在超临界 Hopf 分岔缓慢通过的背景下研究了这种簇发放，也被称为“锥形”。它由胰腺 β 细胞模型 [Smolen 等, 1993; Pernarowski, 1994; de Vries, 1998] 和耦合的 Hindmarsh-Rose 神经元 [Abarbanel 等, 1996] 表现出来。它可以通过如图

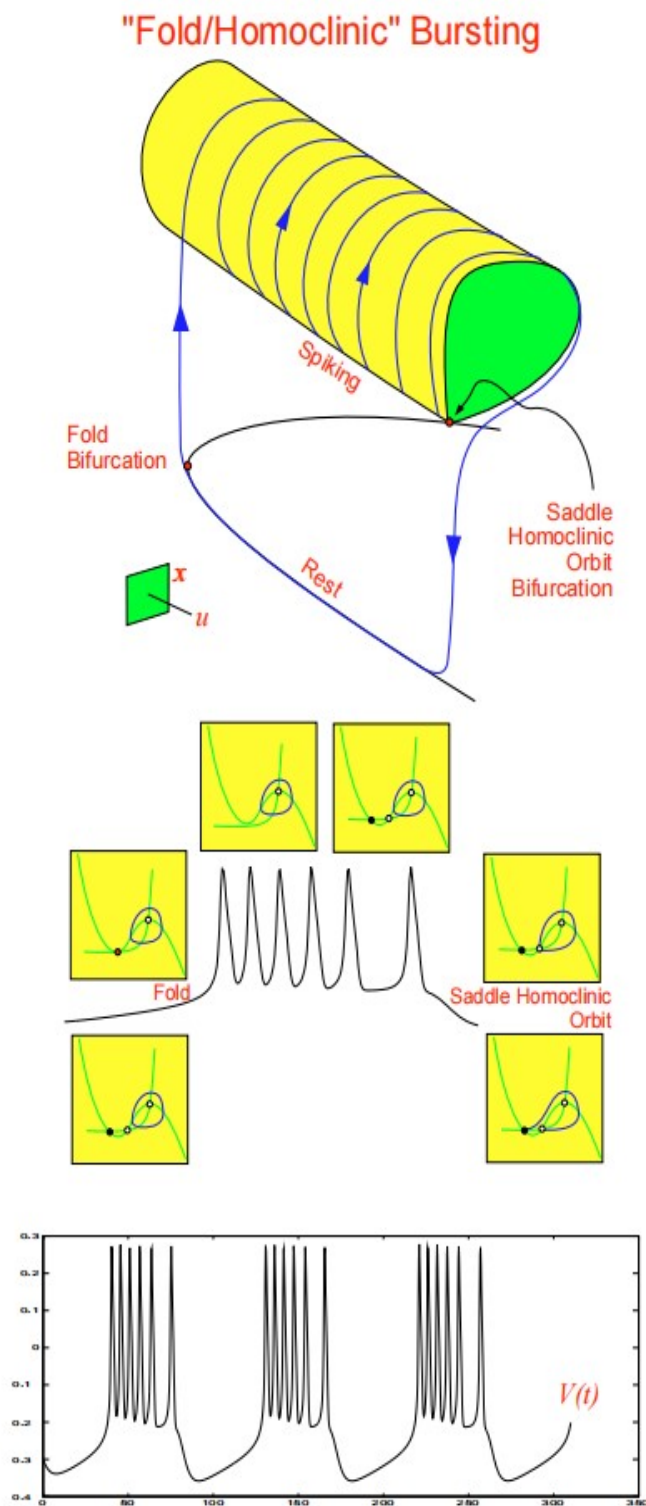


图 59. “折/同宿”（“方波”）簇发放: 静息态通过折分岔消失, 极限环通过鞍同宿轨道分岔消失。同样的分岔形成了“折/同宿”滞回环。(改自 [Hoppenstat & Izhikevich, 1997].) 用慢方程 (26) 模拟 Morris-Lecar (25)。

参数: $(V_1, V_2, V_3, V_4, E_l, E_k, E_{Ca}, g_l, g_k, g_{Ca}) = (-0.01, 0.15, 0.1, 0.05, -0.5, -0.7, 1, 0.5, 2, 1.2)$ 和 $\mu = 0.005$ 。

63 所示的“折/折”滞后环发生，也可以通过图 55 中的任何其他点-点滞后环发生。

3.9. “环/折环”簇发放

静息状态通过不变圆分岔的鞍节点消失，周期性尖峰通过折极限环分岔消失。如图 64 所示，它可以通过“折/折环”滞后环发生，或如图 65 和 66 所示通过“亚 Hopf/折环”滞后环。

3.10. “环/Hopf”簇发放

静息状态通过不变圆上的鞍结分岔消失，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过超临界 Andronov-Hopf 分岔收缩到一点。它可以通过图 67 中描述的“折/折”滞后环发生，也可以通过图 55 中的任何其他点-点滞后环发生。

3.11. “折/折环”簇发放

静息状态通过折分岔消失，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过折极限环分岔消失；参见图 68。这样的簇发放最早是由 Bertram 等人在 Chay-Cook 模型中发现的 [1995]，他们将其称为 *IV* 型簇发放。

3.12. “亚 Hopf/同宿”簇发放

静息态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔消失，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过鞍同宿轨道分岔消失。簇发放可以通过“折/同宿主”滞后环发生，见图 69，或者通过“亚 Hopf/同宿”滞后环发生，如图 70 所示。

3.13. “Hopf/同宿”簇发放

静息态通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过鞍同宿轨道分岔消失。簇发放可以通过“折/同宿”发生滞后环，如

图 71 所示，或通过“亚 Hopf/同宿”滞后环 (未显示)。

3.14. “Hopf/环”簇发放

静息状态通过超临界的 Andronov-Hopf 分岔而消失，而对应于重复尖峰的周期性极限环吸引子则通过不变圆分岔上的鞍结点而消失。如图 72 所示，簇发放可以通过“折/折”滞后环发生或者通过图 55 中任何其他点-点滞后环。

3.15. “亚 Hopf/环”簇发放

静息状态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔消失，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过不变圆分岔上的鞍结消失。如图 73 所示，簇发放可以通过“折/折”滞后环发生，也可以通过“亚 Hopf/折”滞后环发生；见图 74。

3.16. “Hopf/折环”簇发放

静息状态通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过折极限环分岔消失，见图 75。簇发放也可以通过“亚 Hopf/折环”滞后环发生 (未显示)。

3.17. “亚 Hopf/Hopf”簇发放

静息态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔失去稳定性，而周期极限环吸引子通过超临界 Andronov-Hopf 分岔收缩到一个点。簇发放可以通过“折/折”滞后环 (图 76) 或“亚 Hopf/折”滞后环 (图 77) 发生。

3.18. “亚 Hopf/折环”(“椭圆”)簇发放

静息态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔失去稳定性，对应于重复尖峰的周期极限环吸引子通过折极限环分岔消失，如图 78 所示。

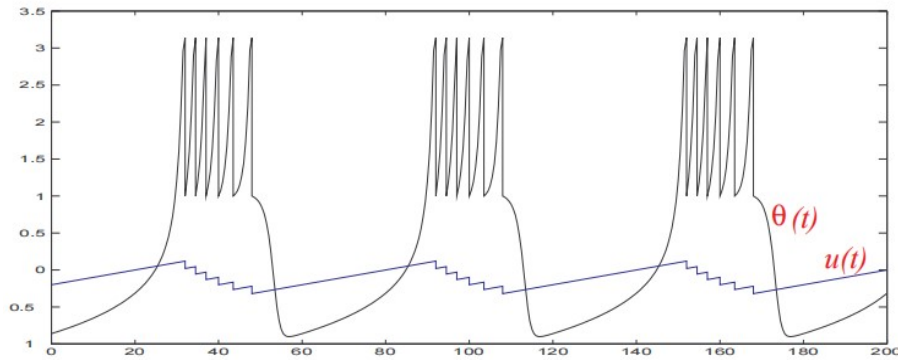


图 60. (27) 的标准型簇发放解。参数: $a = 1, b = 0.1, \mu = 0.01$ 。

当慢变量的邻近值发生两个分岔时, 快子系统在 Bautin 分岔附近, 簇发放器有一个局部规范模型 [Izhikevich, 2000a]

$$\begin{aligned} \dot{z} &= (u + i\omega)z + 2z|z|^2 - z|z|^4 \\ \dot{u} &= \mu(a - |z|^2) \end{aligned} \quad (28)$$

其中 $z \in \mathbb{C}$ 和 $u \in \mathbb{R}$ 分别是标准快变量和慢变量, a, ω 和 $\mu \ll 1$ 是参数。标准模型在 $0 < a < 1$ 时表现出滞后环周期点-环簇发放行为; 参见图 79。由于峰值振幅的轮廓, 此簇发放常被称为“椭圆”。

这种簇发放发生在啮齿动物三叉神经中间神经元 [Del Negro 等, 1998], 并且通过 FitzHugh-Rinzel 模型 [Rinzel, 1987, 参见图 80 和 81], Rush-Rinzel 模型 [1994], Chay-Cook 模型 [Bertram 等, 1995], Wu-Baer [1998] 模型和 Pernarowski [1994] 多项式模型 [de Vries, 1998]。Izhikevich [2000a] 详细研究了弱连接“亚 Hopf/折环”簇发放器的同步行为。我们在 Sec. 4 第 6 节讨论。

最后, 如图 82 所示, 峰极限环可能不包围静息状态。

3.19. “Hopf/Hopf” 簇发放

静息态通过超临界 Andronov-Hopf 分岔失去稳定性, 对应于重复尖峰的极限环吸引子也通过超临界 Andronov-Hopf 分岔收缩到一个点, 参见图 83。如图 84 所示, 簇发放可以通过“折/折”滞后环发生, 也可以通过图 55 中的任何其他点滞后环发生。

当静息状态是神经系统的唯一吸引子时, 可以假设“Hopf/Hopf”簇发放只能是慢波型; 也就是说, 慢子系统至少应该是二维的, 具有慢波极限环 (“2+2”簇发放)。然而, 有一个“2+1”滞后环周期“Hopf/Hopf”簇发放的例子, 对于慢变量的任意值都有唯一的吸引子 [Hoppenstat & Izhikevich, 1997, Sec. 2.9.4], 见图 85 和 Izhikevich [1998] 的详细讨论。

让我们详细说明一下。即使在超临界 Andronov-Hopf 分岔上不存在吸引子共存, 也可能存在一个滞后环现象称为斜坡效应, 记忆效应或缓慢通过分岔的效应 [Nejshtadt, 1985; Baer 等, 1989; Holden & Erneux, 1993a, 1993b; Arnold 等, 1994]。具有一维慢子系统的超临界椭圆簇发放机理可解释为: 当 x 接近静息状态时, 变量 u 增大并缓慢通过分岔值。由于通过缓慢, 快变量 x 即使在 u 通过分岔值后仍然接近静态平衡。过了一会, x 偏离静息电位并开始振荡, 在这种情况下, u 减小 (相对较快) 并通过相反方向的分岔, 从而完成滞后环, 如图 85 的左上角所示。

需要注意的是, 慢通道效应对系统的非平滑性和噪声非常敏感。因此, 无论这种类型的簇发放在计算机模拟中多么普遍, 它可能永远不会在实验中遇到。

图 85 所示的滞后环“Hopf/Hopf”簇发放的例子表明, 在求簇发放系统的平均值时应该多么谨慎。事实上, 如果快子系统有唯一的吸引子, 而慢子系统是一维的, 那么平均系统 (22) 是一维的, 从而不能振荡。因此 (21) 中的滞后环周期性簇发放是不可能的。这个论点失败了, 因为 (22) 准确地描述了 (21) 在 $1/\mu$ 或更小的时间尺度上, 除非施加其他限制。但是由于慢通道效应, $x(t)$ 收敛到唯一吸引子所需的时间可能大于

"Fold/Circle" Bursting

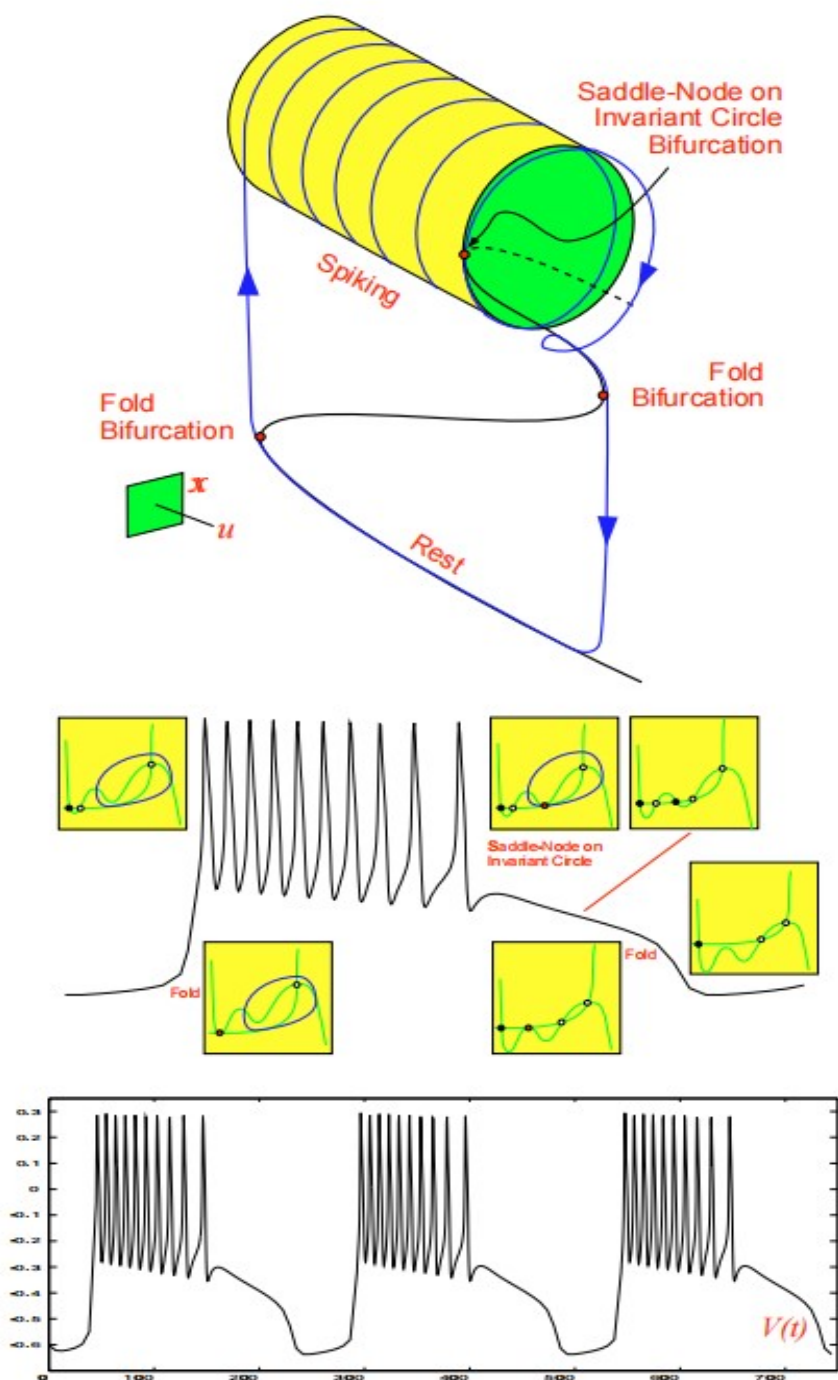


图 61. “折/环” (“三角”) 通过“折/折”滞后环实现的簇发放: 静息状态通过折分岔消失, 重复性尖峰通过不变圆分岔上的鞍点消失。Morris-Lecar 系统 (25) 的模拟, 参数如图 59 所示, 并且的额外缓慢失活低阈值电流 $I_T(V, u) = 0.1|u|(1 + \tanh(V - V_5)/0.1)(E_{Ca} - V)$, 其中 $V_5 = -0.5$, $u' = \mu\lambda(V)(-0.5 - V)$ 和 $\mu = 0.01$ 。

"Circle/Homoclinic" Bursting

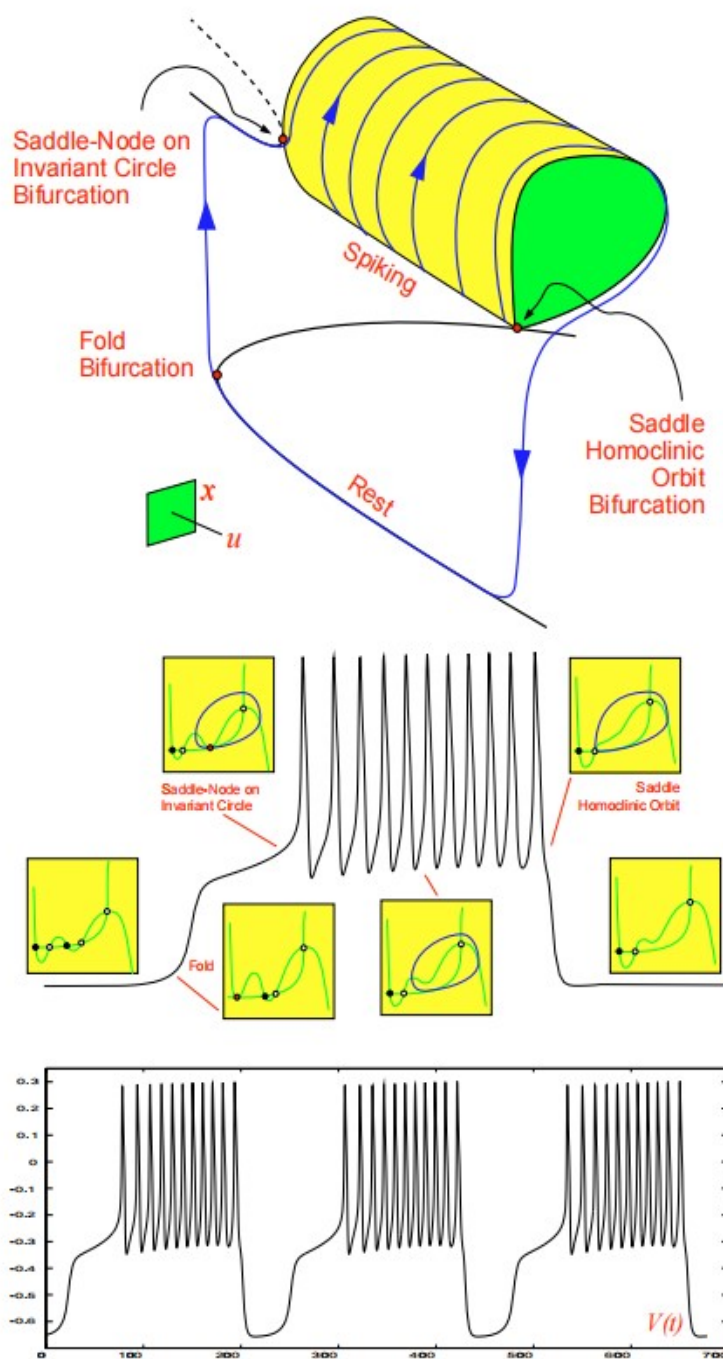


图 62. 通过“折/同宿”滞后环实现的“环-同宿”簇发放：静息状态通过不变圆分岔的鞍节点消失，尖峰状态通过鞍同宿轨道分岔消失。带附加电流的 Morris-Lecar 系统的模拟，如图 61 所示，除了 $V_5(u) = -0.8 - 0.5u$ 。

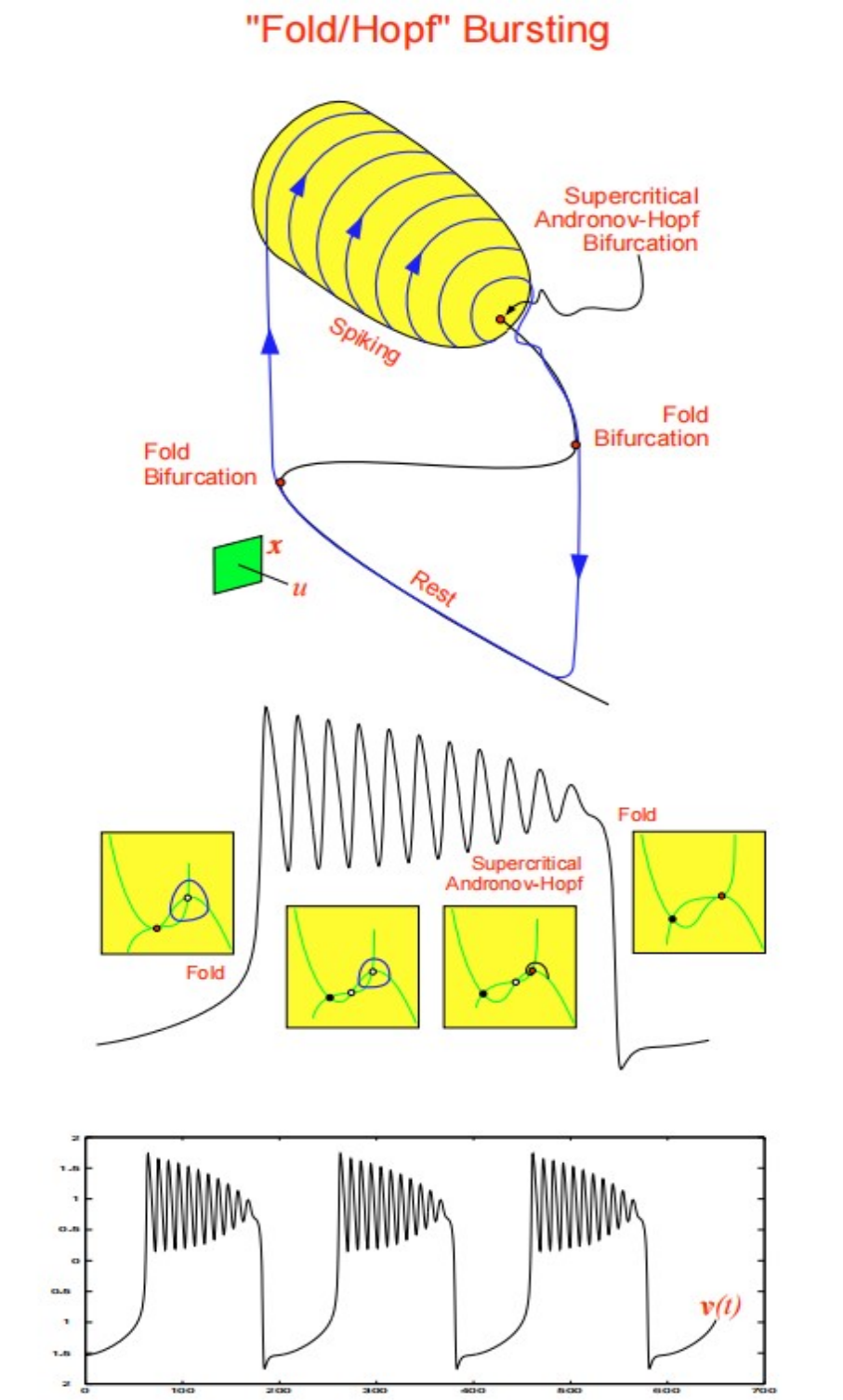


图 63. “折/Hopf” (“锥形”) 通过“折/折”滞后环实现的簇发放: 静息状态通过折分岔消失, 重复的尖峰通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失。(15) 的慢子系统 $\dot{c} = \mu v$ 模拟。参数:

$$(a, b, d, \varepsilon, \mu) = (-1.55, 2.5, 0.1, 0.5, 0.01).$$

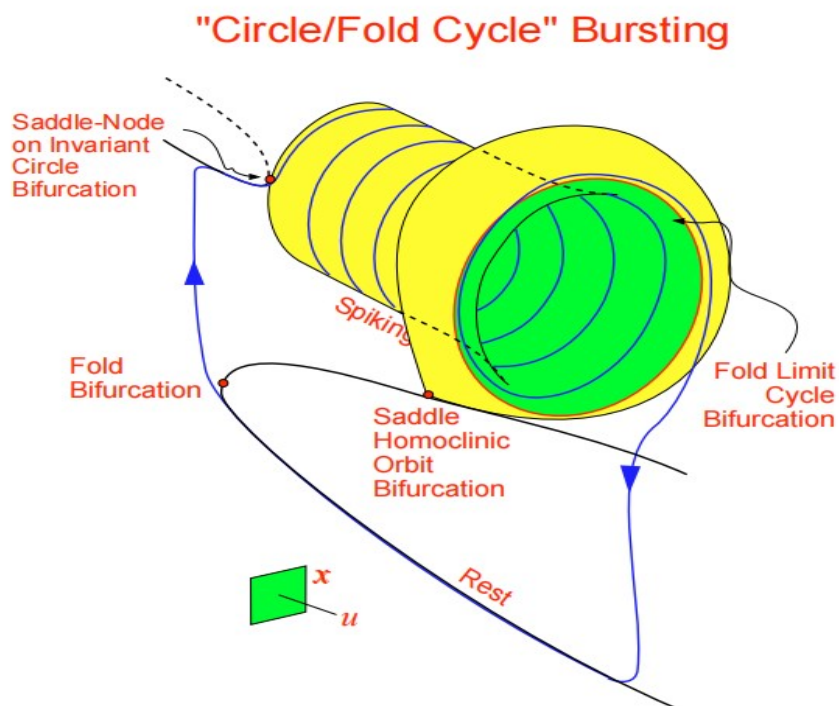


图 64. “环/折环”通过“折/折环”滞后环实现的簇发放: 静息状态通过不变圈分岔处的鞍节点消失, 重复尖峰通过折极限环分岔处消失。另见图 65 和 66。

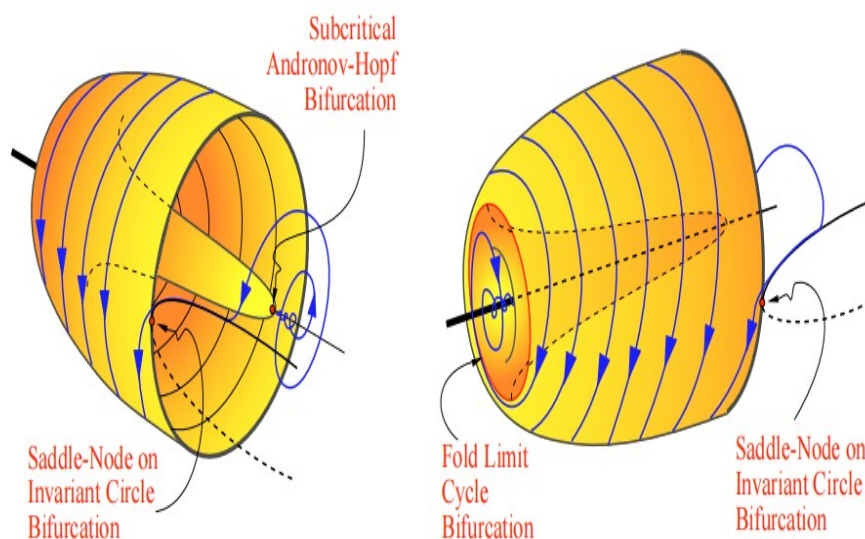


图 65. 通过“亚 Hopf/折环”滞后环实现“环/折环”簇发放: 静息状态通过不变圆分岔上的鞍节点消失, 重复尖峰通过折极限环分岔消失。

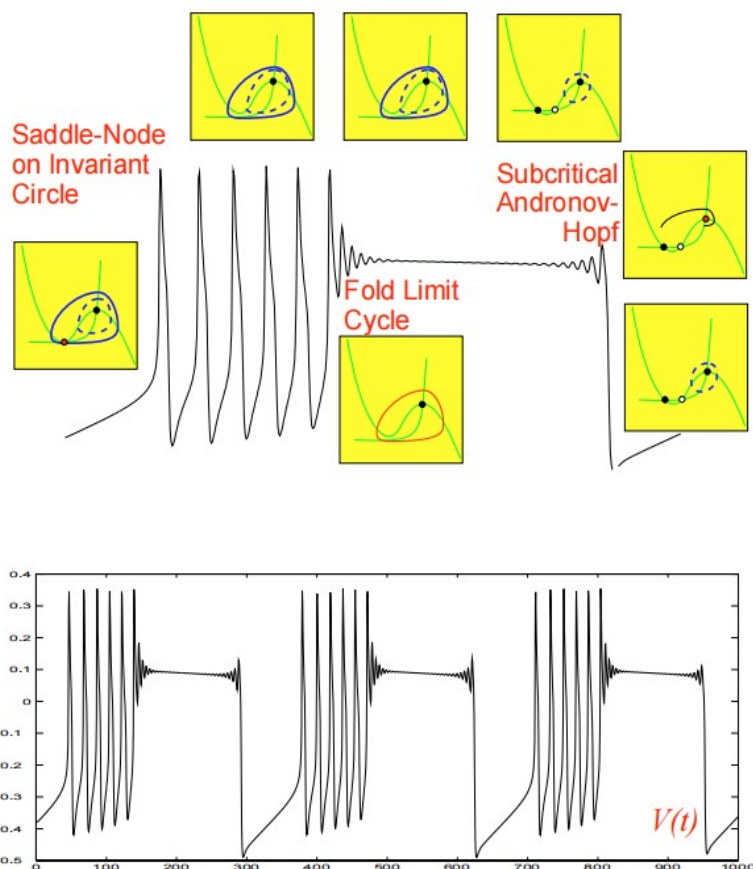


图 66. 在具有慢子系统 $\dot{u} = \mu(0.1 + V)$ 的 Morris-Lecar 系统 (25) 中, 通过“亚 Hopf/折环”滞后环 (参见图 65) 的“圆/折环”簇发放。参数 $g_{Ca} = 1.36, V_4 = 0.16, \mu = 0.003$, 其余如图 59 所示。

$1/\mu$ 。此外, 平均系统 (22) 不是 Lipschitz, 因为 $x(t, u)$ 在 Andronov-Hopf 分岔点 $u = 0$ 附近的表现类似 \sqrt{u} 。因此, 不仅 (22) 是 (21) 的一个糟糕的近似, 而且它还有非唯一的解。因此, 平均不能为这种簇发放提供良好的指导。

两者之间的概念可能没有得到很好的定义。

3.20. 子类型

鞍同宿轨道分岔, 见图 32 和 86。Bertram 等 [1995] 建议将这种“折/同宿”簇发放称为 *Ib* 型, 而不是“正常”的 *Ia* 型。“折/同宿”簇发放也不例外: 其他簇发放可能具有相同的性质, 如图 87 所示。尽管从纯数学的角度来看, 新类型与旧类型是等价的, 但区分它们仍然是有用的, 因为它们可能具有不同的神经计算特性。

最后, 当快速子系统具有 3 维以上的维数时, 这种区别可能具有有限的价值, 因为这里围绕或介于这

4. 平面环-环簇发放

接下来, 我们给出了一些环-环周期平面簇发放的例子。

4.1. “同宿/同宿簇发放

从静息的极限环到尖峰的过渡, 再回到静息的极限环, 是通过鞍同宿轨道分岔发生的; 见图 88 和 89。

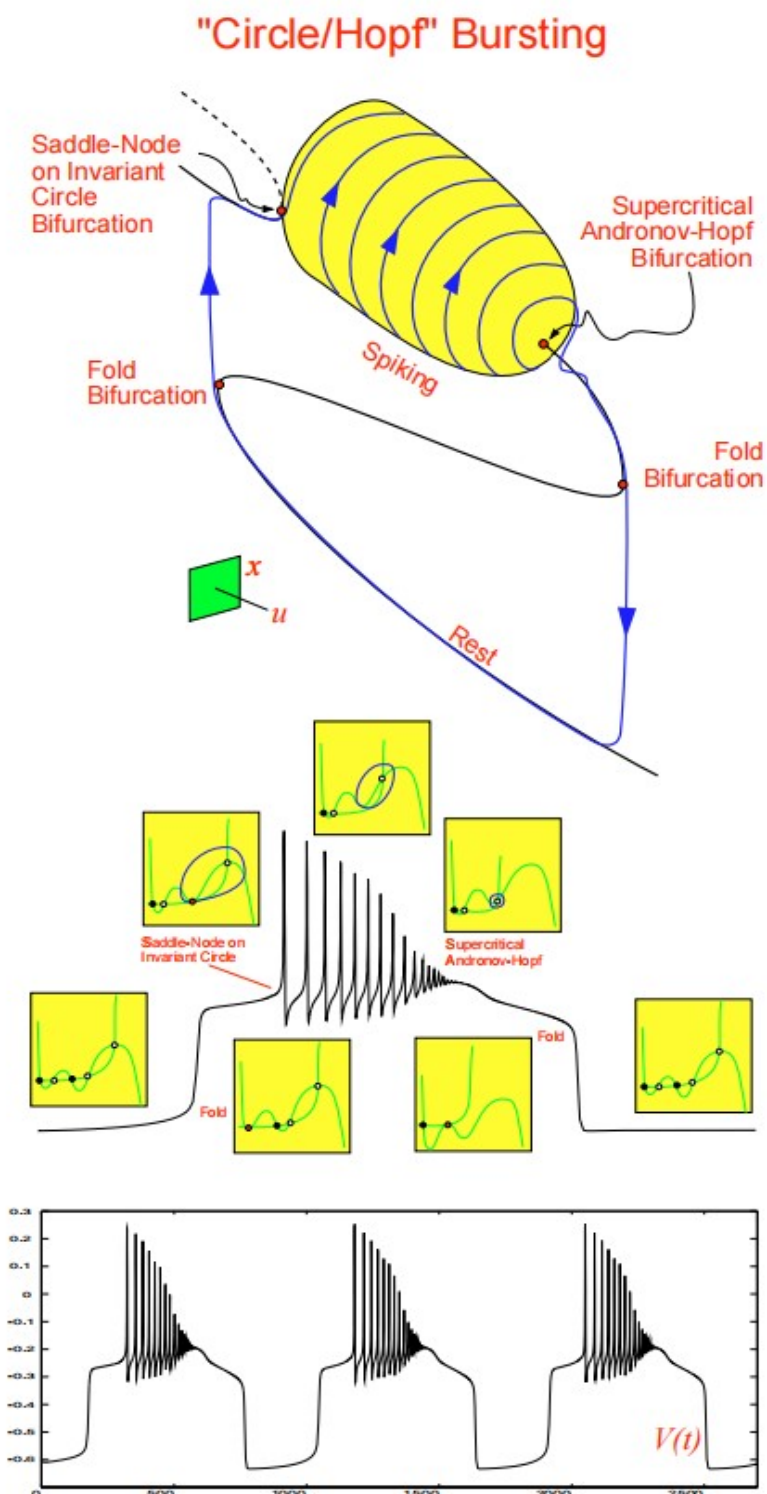


图 67. “环/Hopf”通过“折/折”滞后环实现的簇发放: 静息状态通过不变圆上的鞍结分岔消失, 周期性尖峰通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失。

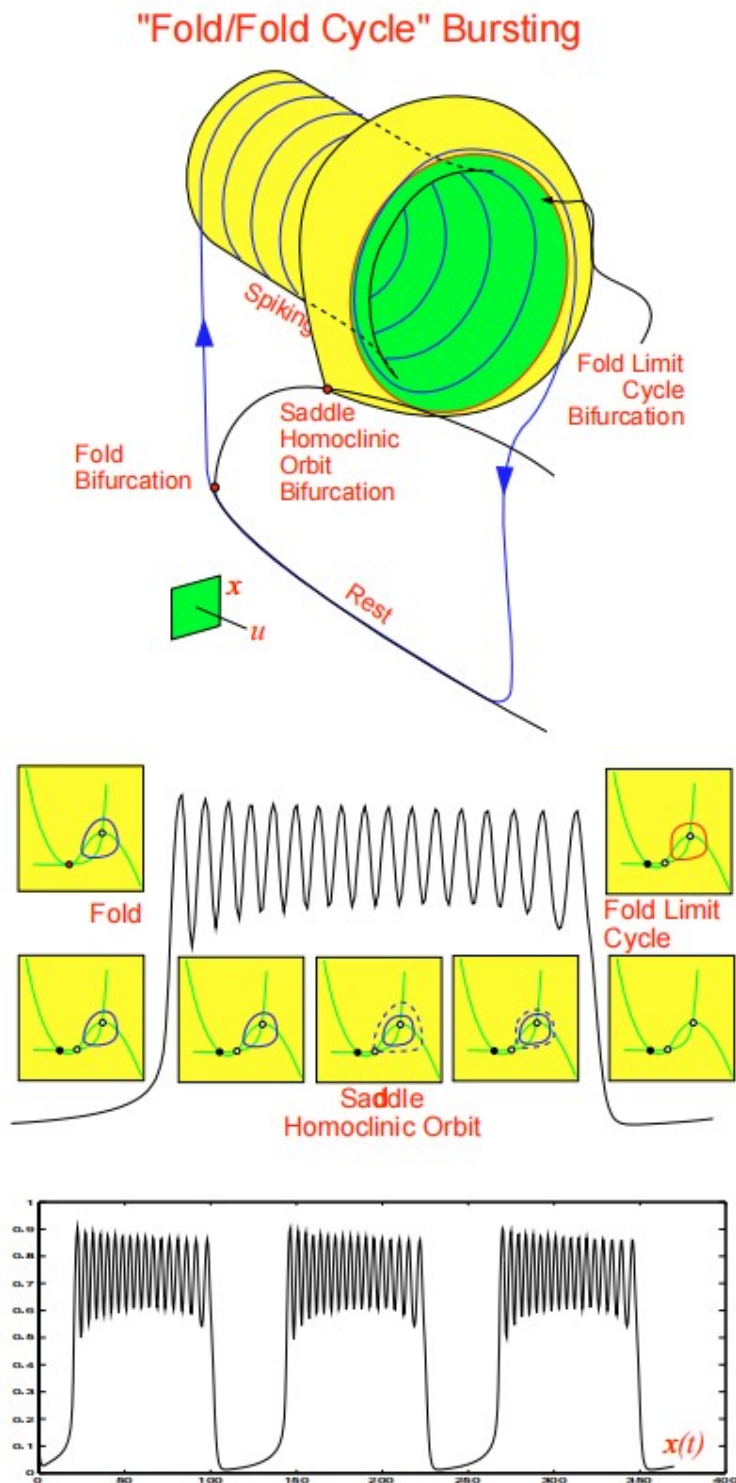


图 68. “折/折环” (第 IV 类) 簇发放: 静息状态通过折分岔消失, 而周期性尖峰则通过折极限环分岔消失。同样的分岔形成了“折/折环”滞后环。图中显示的是 Wilson-Cowan[1972] 模型的模拟结果, 参数取自 [Hoppensteadt & Izhikevich, 1997, Fig.2.12], $r_x(u) = -4.76 + u$, $r_y = -9.7 + 0.3u$, 其中 $\dot{u} = \mu(0.5 - x)$ 是一个慢速子系统, $\mu = 0.1$ 。

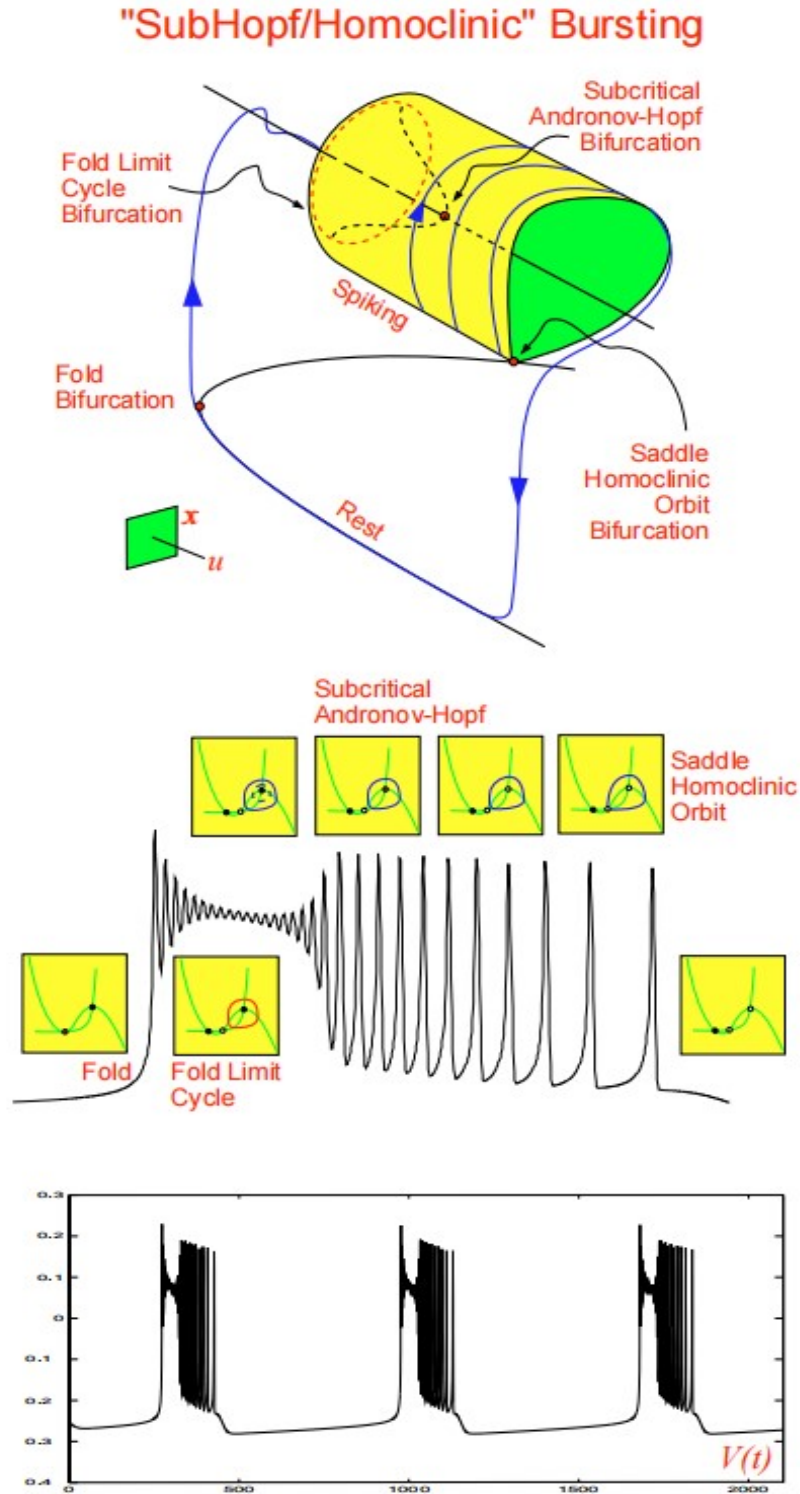


图 69. 通过”折/同宿“滞后环实现的亚 Hopf/同宿簇发放。静息状态通过亚临界 Andronov-Hopf 环形 Hopf 分岔消失，而周期性尖峰则通过马氏同宿轨道分岔消失。Morris 模型的模拟。参数 $g_{Ca} = 0.9$, $V_4 = 0.04$, $V_3(u) = 0.08 - u$, $I(u) = 0.08 - 0.03u$, 其中 $u = \mu(0.22 + V)$ 和 $\mu = 0.003$, 其余如图所示。59.

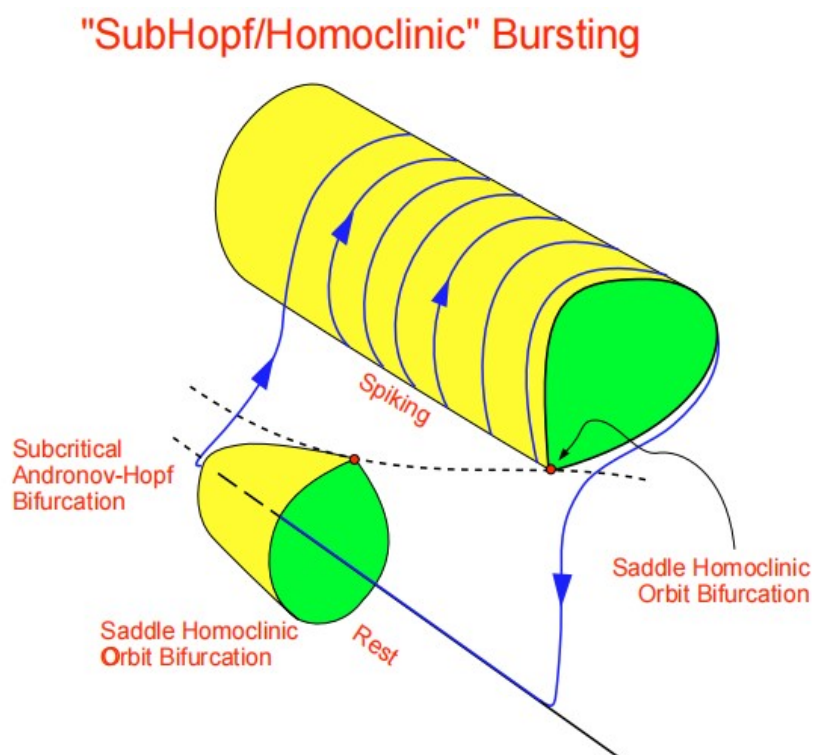


图 70. “亚 Hopf/同宿” 簇发放。静息状态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔消失，而周期性尖峰则通过鞍同宿轨道分岔消失。同样的分岔形成了“亚 Hopf/同宿” 滞后环。

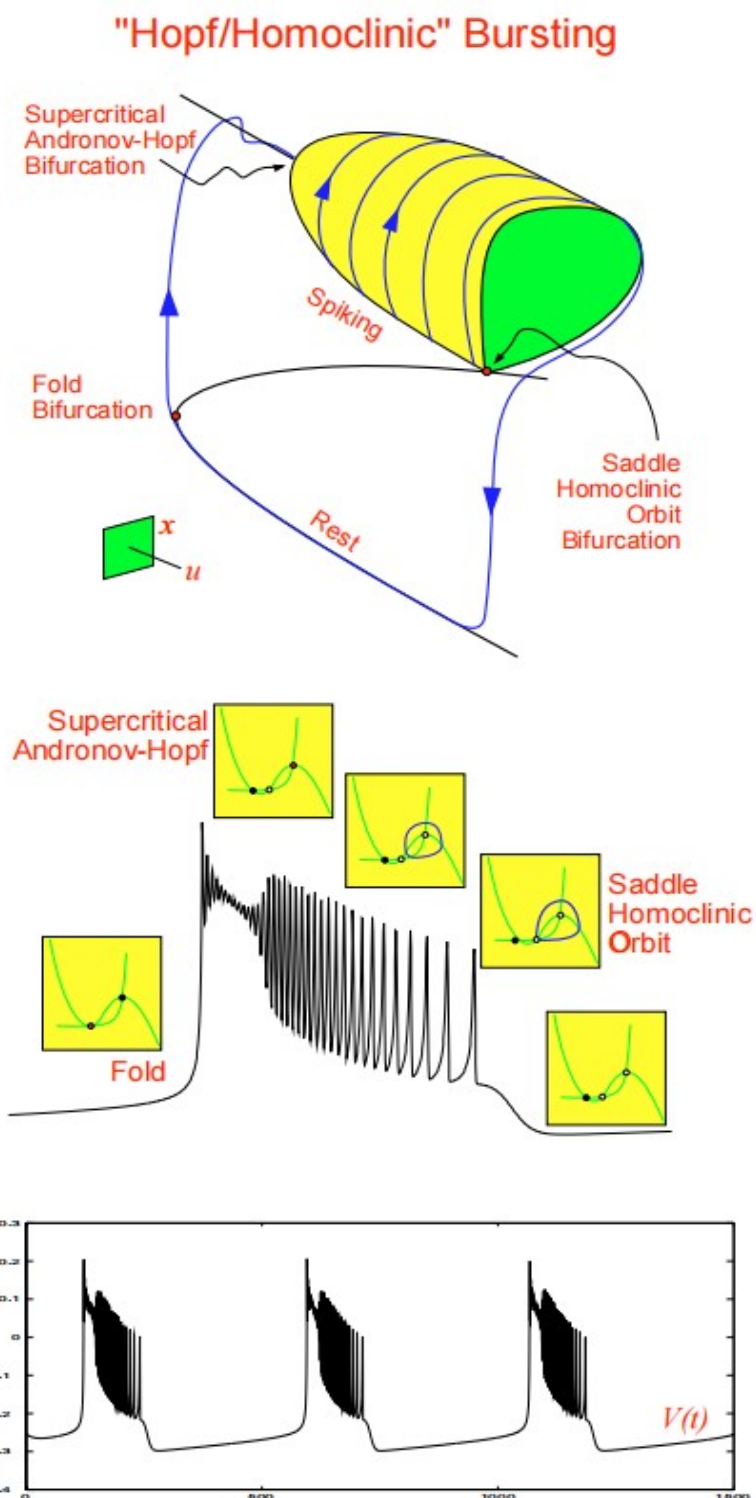


图 71. “Hopf/同宿”通过“折/同宿”滞后环实现的簇发放：超临界 Andronov-Hopf 分岔使静息态消失，鞍同宿轨道分岔使周期性尖峰消失。Morris-Lecar 模型的模拟。参数如图 69 所示，但是 $V_4 = 0.02$ 和 $\mu = 0.01$ 。

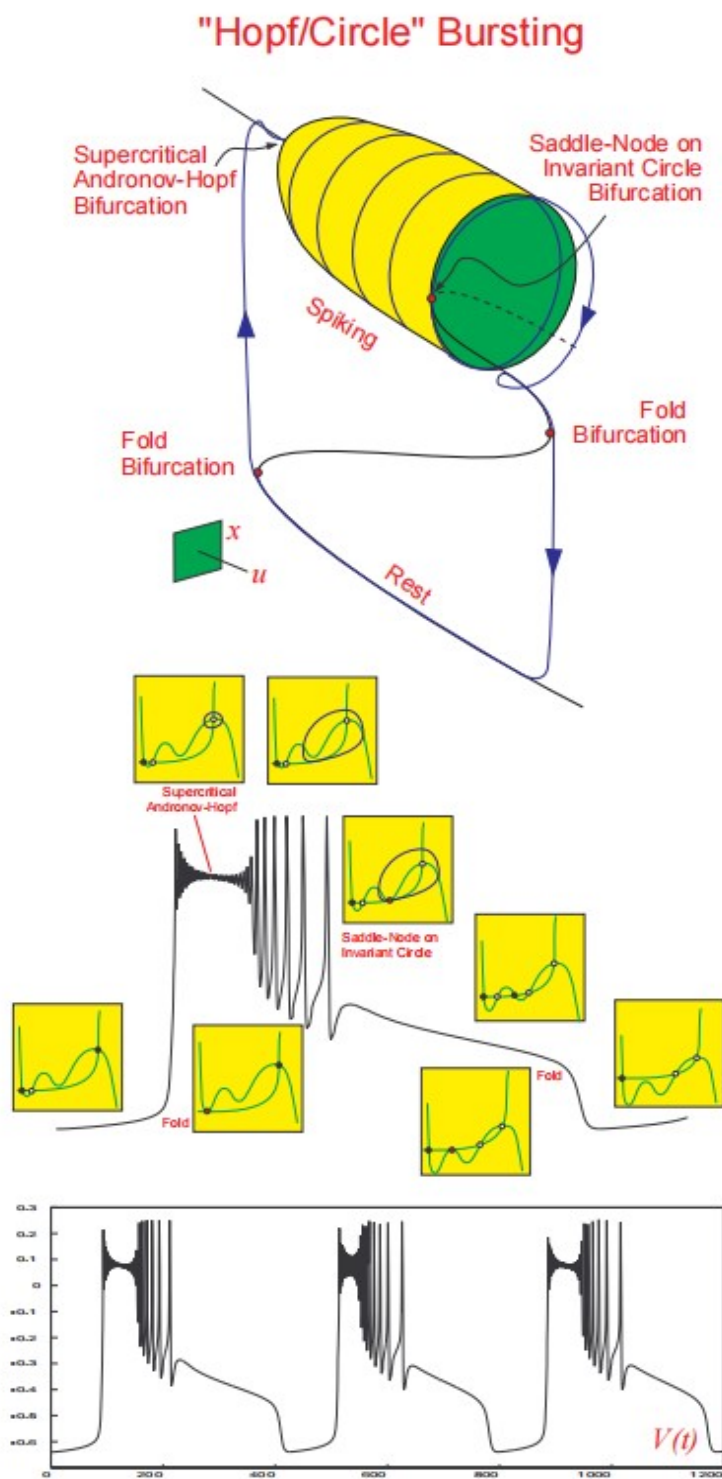


图 72. “Hopf/环”通过“折/折”滞后环实现的簇发放：超临界 Andronov-Hopf 分岔使静息态消失，不变圆分岔处的鞍节点使周期性尖峰消失。

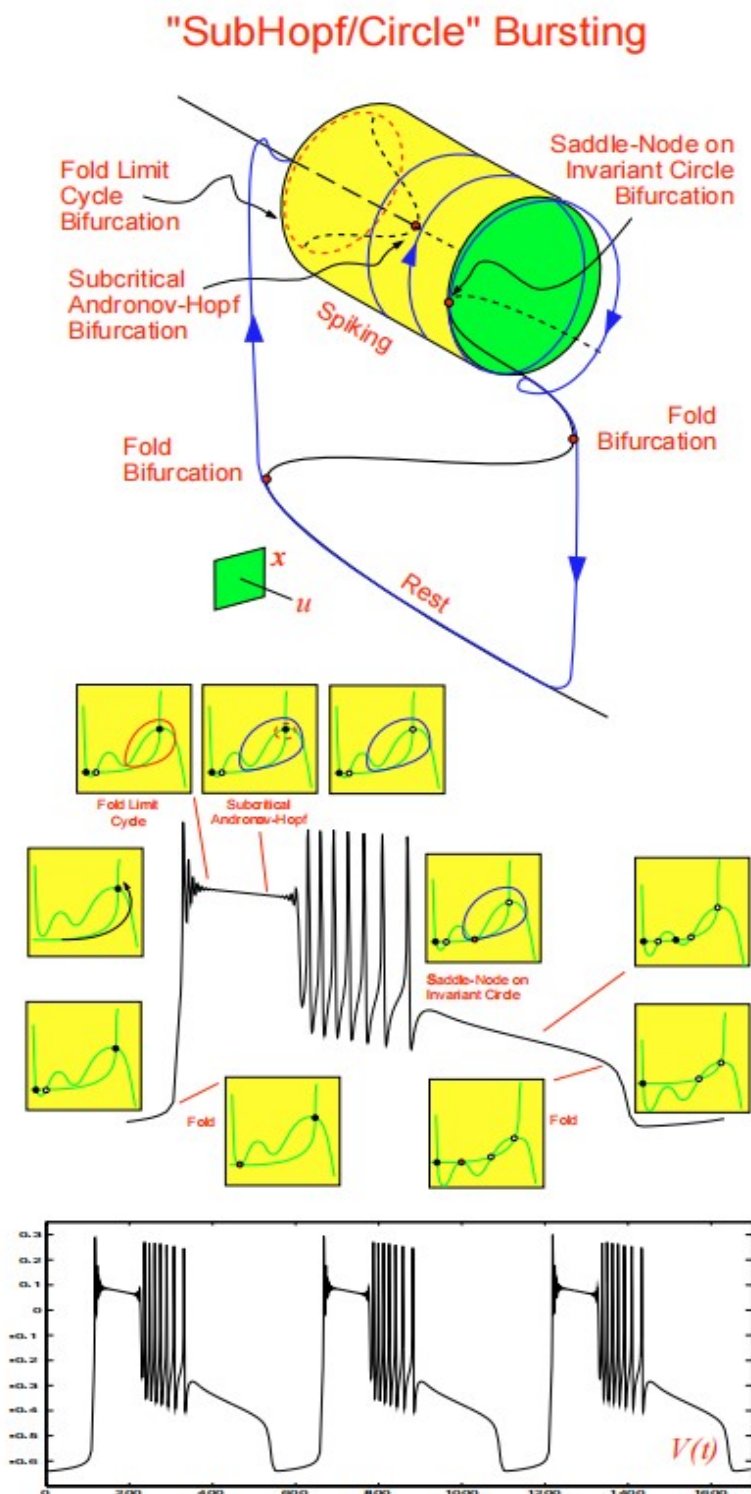


图 73. 通过“折/折”滞后环实现的“亚 Hopf/环”簇发放: 静态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔消失, 周期性尖峰通过不变圆分岔的鞍点消失。图 61 中 $V_3(u) = -0.135 + 0.3u$ 和 $\mu = 0.005$ 的系统模拟。

"SubHopf/Circle" Bursting

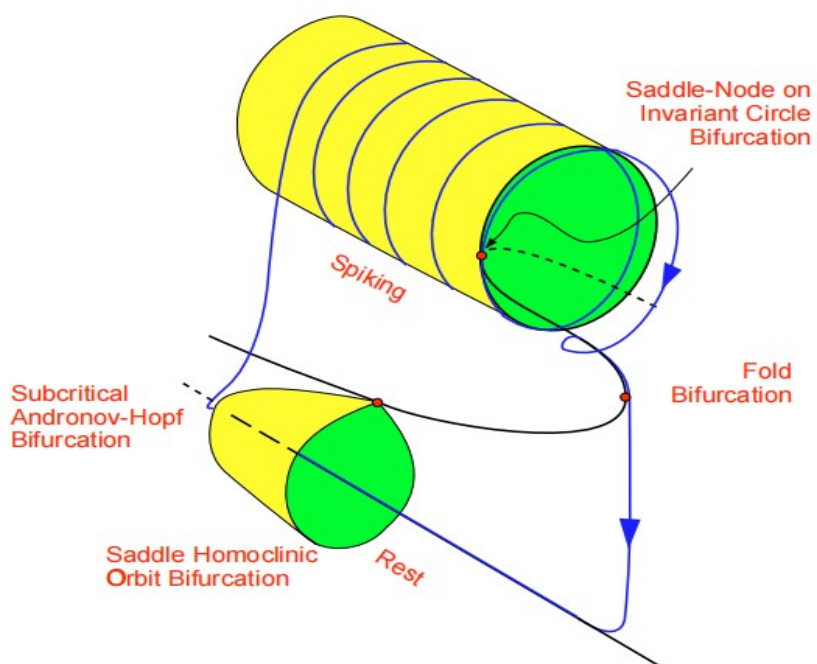


图 74. 通过“亚 Hopf/折”滞后环实现“亚 Hopf/环”簇发放: 静态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔消失, 周期性尖峰通过不变圆分岔的鞍点消失。

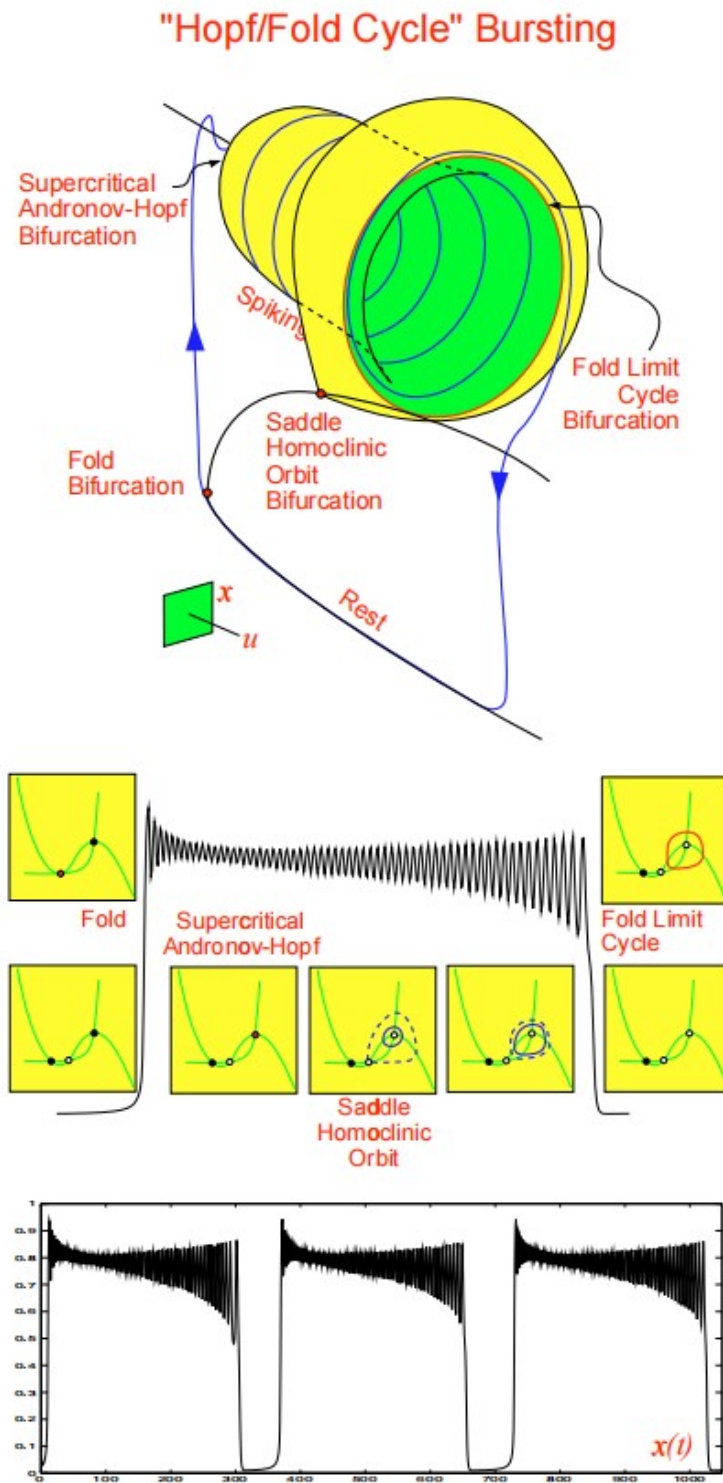


图 75. “Hopf/折环”通过“折/折环”滞后环实现的簇发放：超临界 Andronov-Hopf 分岔使静息态消失，周期性尖峰通过倍周期极限环分岔消失。Wilson-Cowan [1972] 模型的模拟，参数如图 68 所示，除了

$$r_y = -9.7, \mu = 0.5 \text{ 和 } u = \mu(0.745 - x)\sqrt{x}(u + 0.05)。$$

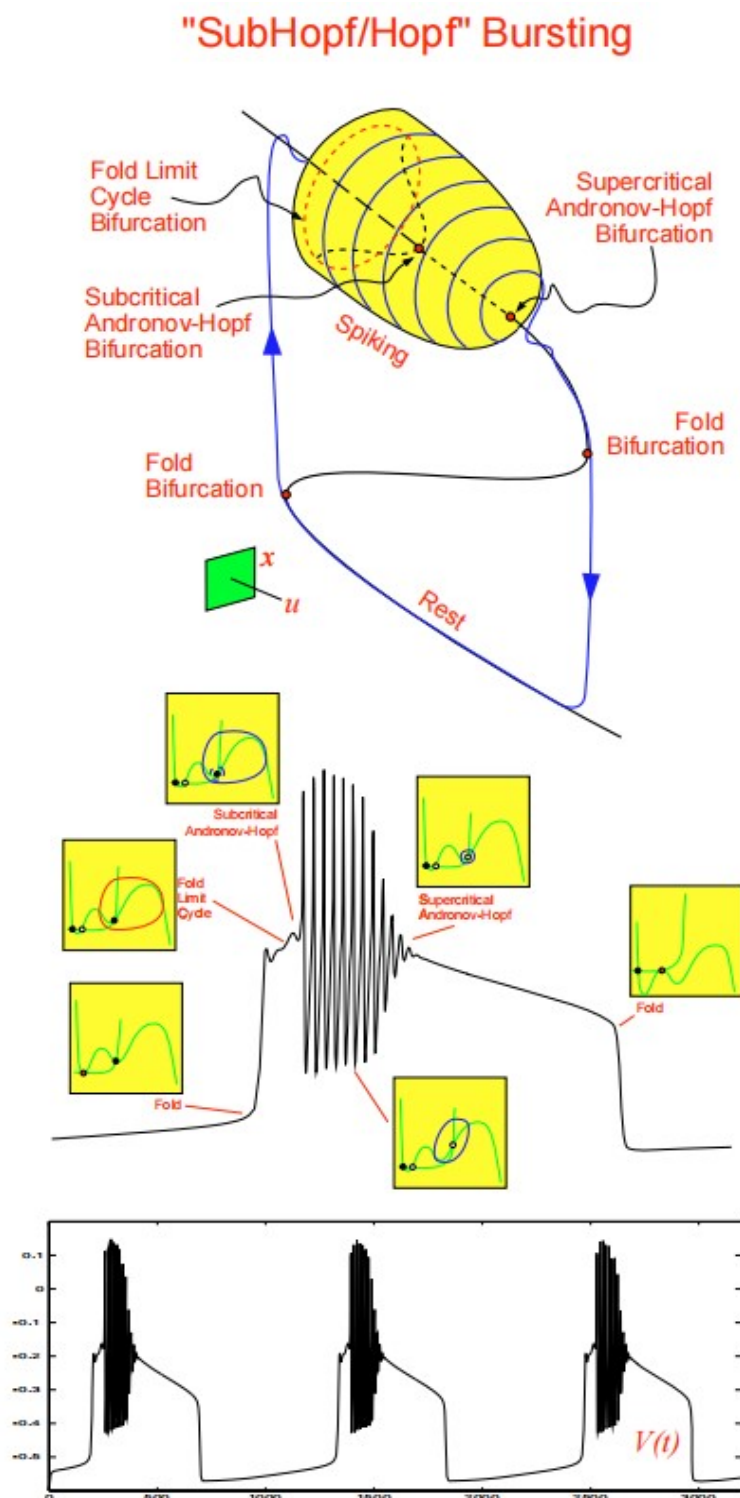


图 76. 通过“折/折”滞后环实现的“亚 Hopf/Hopf”簇发放: 静息态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔失去稳定性, 周期性尖峰通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失。

"SubHopf/Hopf" Bursting

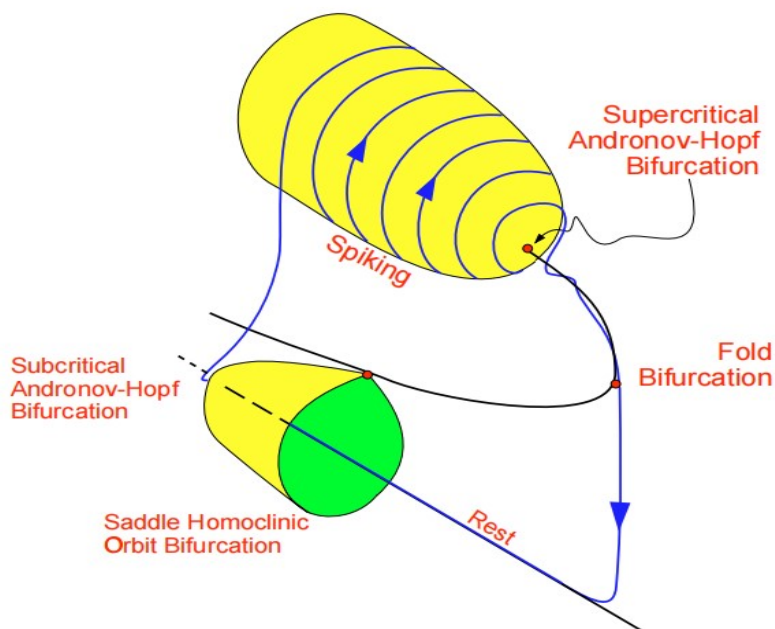


图 77. “亚 Hopf/Hopf” 通过“亚 Hopf/折” 滞后环实现的簇发放: 静态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔失去稳定性, 周期性尖峰通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失。

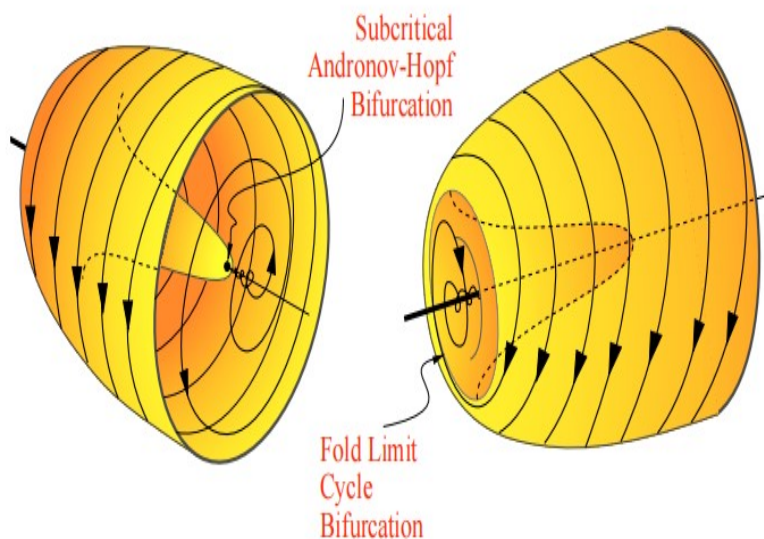


图 78. 当静息状态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔失去稳定性时, 发生“亚 Hopf/折环”(“椭圆”)簇发放, 而与尖峰相对应的周期吸引子通过折极限环分岔消失。同样的分岔形成了“亚 Hopf/折环”滞后环。(修改自 [Hoppenstat & Izhikevich, 1997]。)

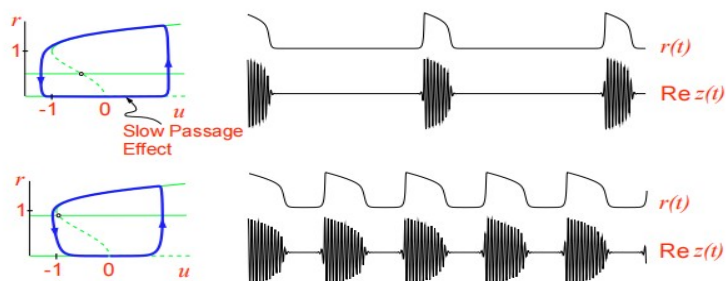


图 79. 标准模型 (28) 的相图和解, 参数 $\mu = 0.1, \omega = 3$, 以及 $a = 0.25$ (上) 和 $a = 0.8$ (下)。改编自 [Izhikevich, 2000a]。

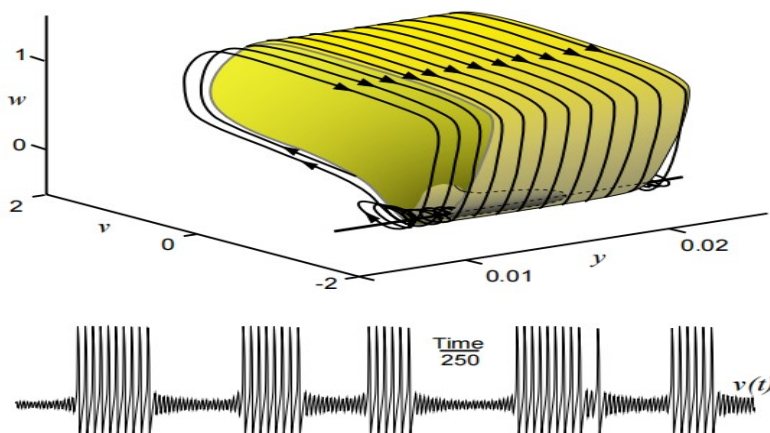


图 80. “亚 Hopf/折环”簇发放的 FitzHugh-Rinzel 模型 (摘自 [Izhikevich, 2000a])。

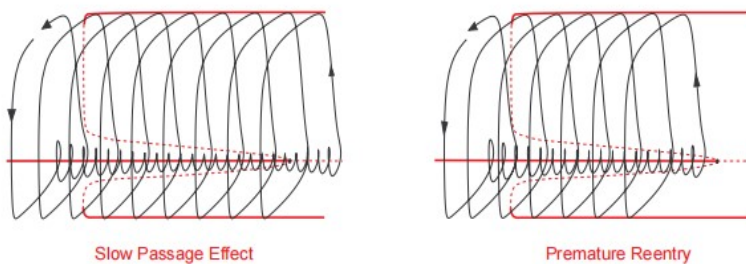


图 81. “亚 Hopf/折环”簇发放的 FitzHugh-Rinzel 模型 (摘自 [Izhikevich, 2000a])。

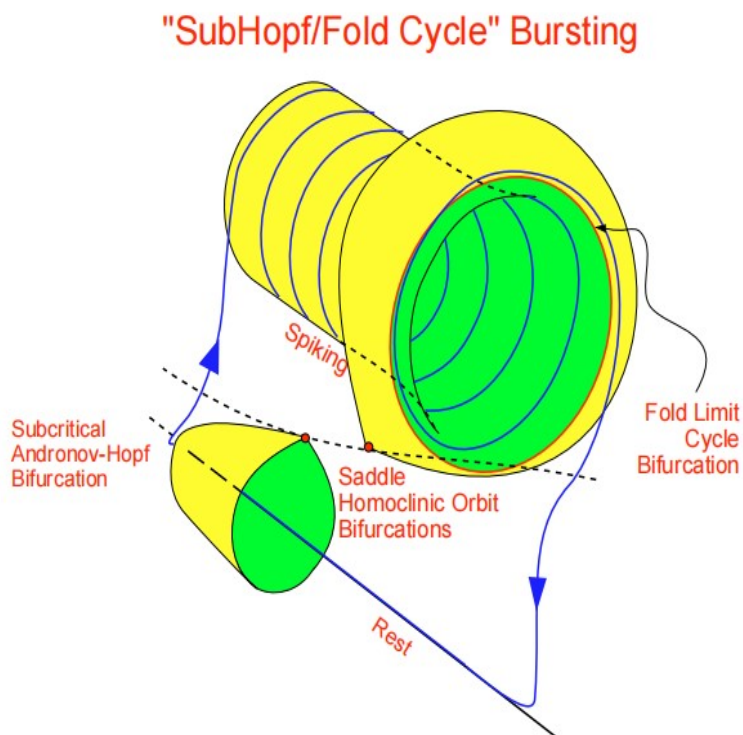


图 82. 当静息状态通过亚临界 Andronov-Hopf 分岔失去稳定性时，发生“亚 Hopf/折环”簇发放，而与尖峰相对应的周期吸引子通过折极限环分岔消失。静息状态可能不在峰值极限环吸引子内。

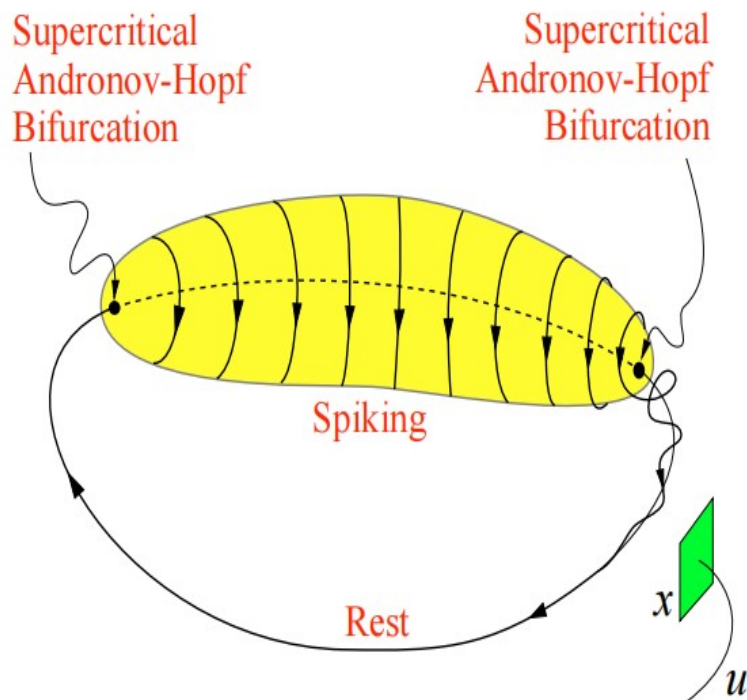


图 83. “Hopf/Hopf”慢波周期性簇发放：静息态失去稳定性，重复的尖峰通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失。慢变量 $u \in \mathbb{S}^1$ 。

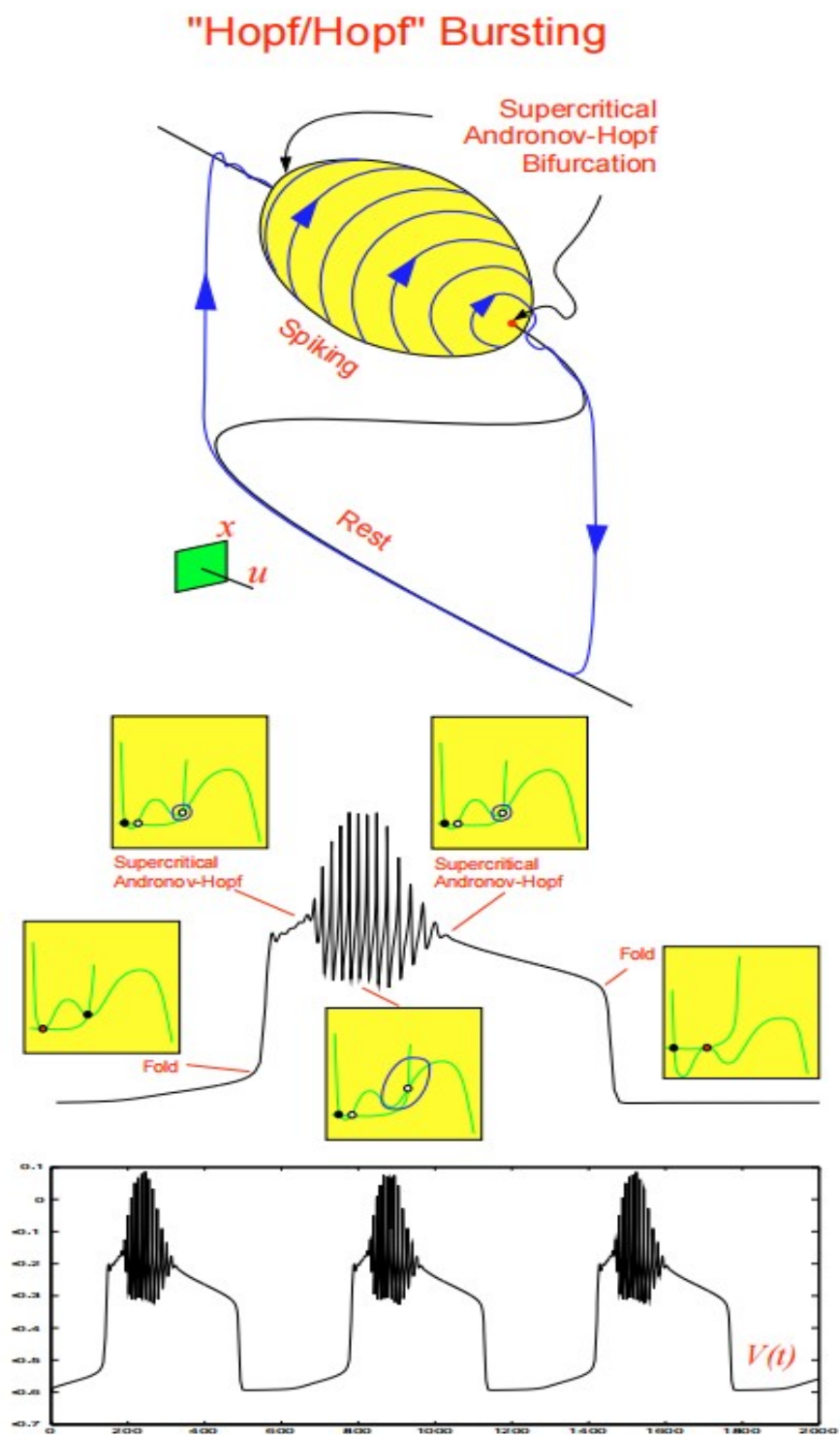


图 84. “Hopf/Hopf” 通过“折/折”滞后环簇发放: 超临界 Andronov-Hopf 分岔发生周期性尖峰和平静之间的转变。

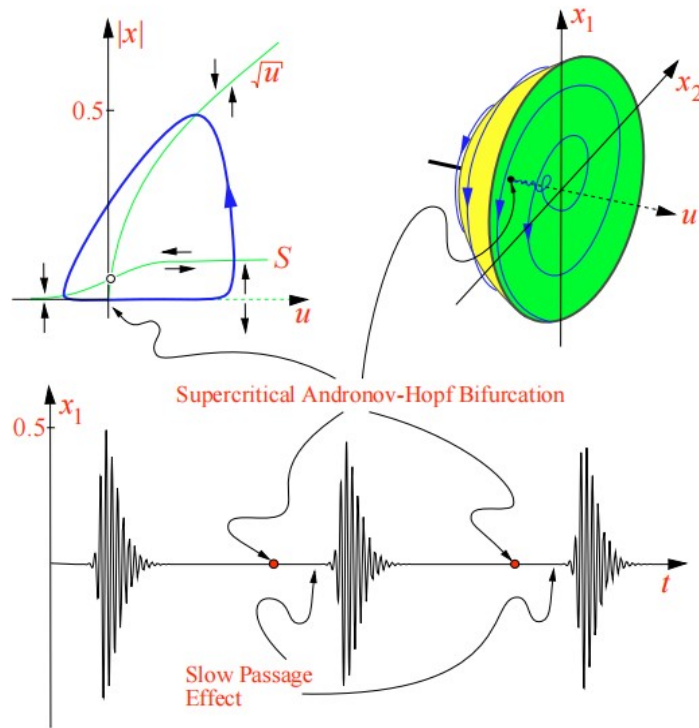


图 85. 在 $\dot{x} = (u + i)x - x|x|^2, \dot{u} = \mu(2\lambda S(u/\lambda - \lambda) - |x|)$ 中的“Hopf/Hopf”滞后环周期簇发放，其中 $x = x_1 + ix_2 \in \mathbb{C}, u \in \mathbb{R}, \mu = 0.05\lambda = \sqrt{\mu/20}$ 和 $S(\rho) = 1/(1 + e^{-\rho})$ 。滞后环是由于缓慢通过作用，而不是由于吸引子的共存 (来自 [Hoppensteadt & Izhikevich, 1997])。这个簇发放器是“2+1”。

4.2. “同宿/Hopf”簇发放

静息的极限环通过鞍同宿轨道分岔消失，而尖峰的极限环通过超临界 Andronov-Hopf 分岔缩小到一个点；见图 90。

4.3. “同宿/折环”簇发放

静息的极限环通过鞍同宿轨道分岔而消失，尖峰的极限环通过折极限环分岔而消失；见图 91。

4.4. “同宿/环”簇发放

静息极限环通过鞍同宿轨道分岔而消失，尖峰极限环通过不变圆分岔上的鞍节点而消失；见图 92。

4.5. “折环/折环”-簇发放

静息和尖峰极限环吸引子之间的转换是通过折极限环分岔发生的；见图 93 和 94。这是唯一环环的类型簇发放，对其存在严格的渐近理论 [Mishchenko 等人, 1994]。在 Shorten 和 Wall[2000] 以及 Wang[1993] 的类似 Hodgkin 的 Huxley 模型中可以看到“折环/折环”的簇发放。后者还表现出“折环/翻转”的簇发放。

做一个“折环/折环”簇发放器的简单例子的一个简单方法是采取任何标准的松弛系统

$$\dot{r} = f(r, u)$$

$$\dot{u} = \mu g(r, u)$$

有 N -型的快速零斜线，与慢速零斜线相交于一点 (见图 95)，并假设 r 是快速振荡的振幅。变量 $z(t) = r(t)e^{i\omega t}$ 将表现出“折环/折环”滞后环簇发放。因此，大多数致力于研究松弛振荡器同步特性的结果 (例如见 [Belair & Holmes, 1984; Storti & Rand, 1986; Gras-

"Fold/BIG Homoclinic" Bursting

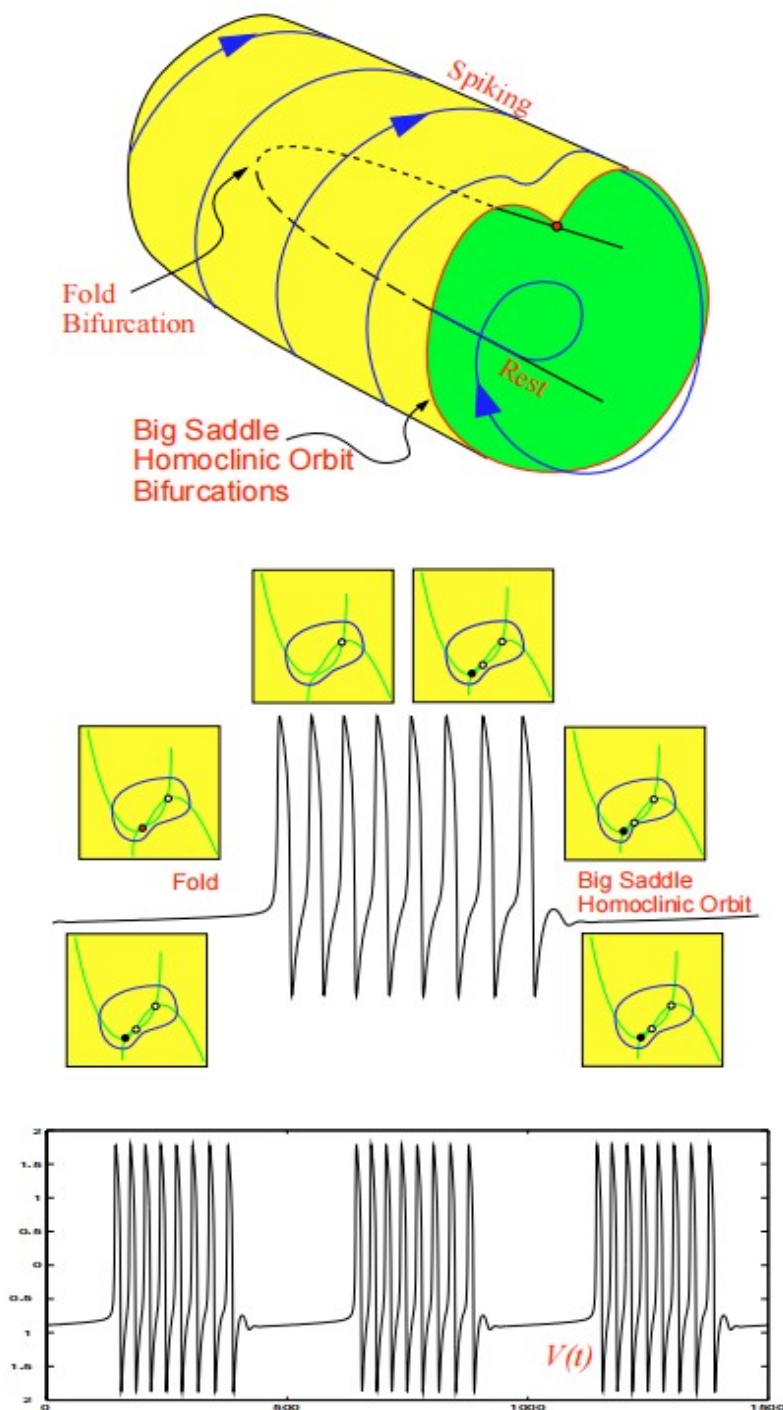


图 86. “折/大同宿” (“方波”) 簇发放: 静息态通过折分岔消失, 极限环通过大鞍同宿轨道分岔消失。
 $a(u) = -u, b = 1.75, c = -0.5, d = 0.1, \varepsilon = 0.15$ (15) 的模拟以及 $\dot{u} = \mu(0.5 + v)$ 的慢子系统, $\mu = 0.0005$ 。

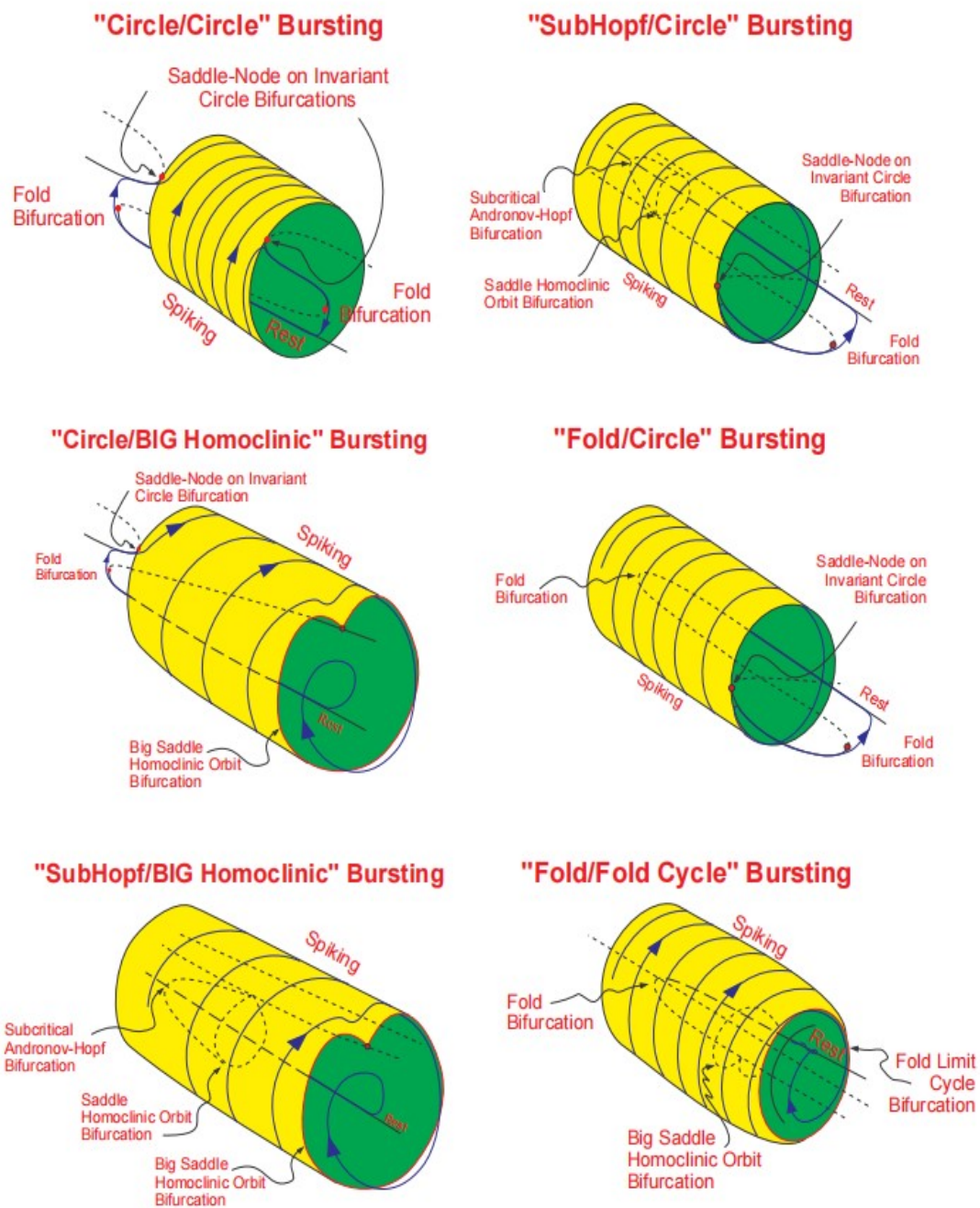


图 87. 对应于重复尖峰的大振幅极限环吸引子可以包围静息状态。

"Homoclinic/BIG Homoclinic" Bursting

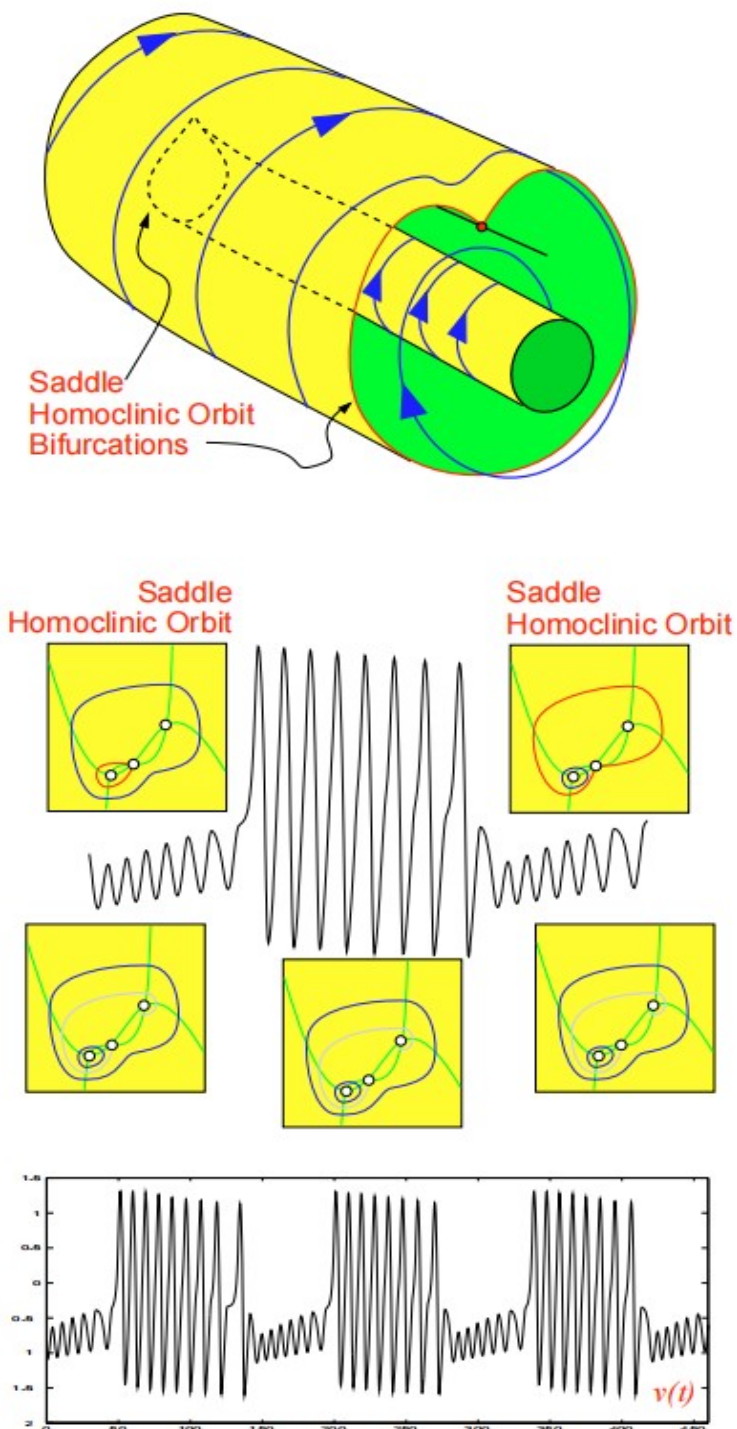


图 88. “同宿/同宿”环簇发放: 静息极限环和峰值极限环之间的转换通过鞍同宿轨道分岔发生。同样的分岔形成了滞后环。 $a(u) = -u, b = 1.3, c = -0.32, d = 0.05, \varepsilon = 1$ (15) 的模拟, 慢子系统 $\dot{u} = \mu(0.4 + v)$, $\mu = 0.01$ 。

"Homoclinic/Homoclinic" Bursting

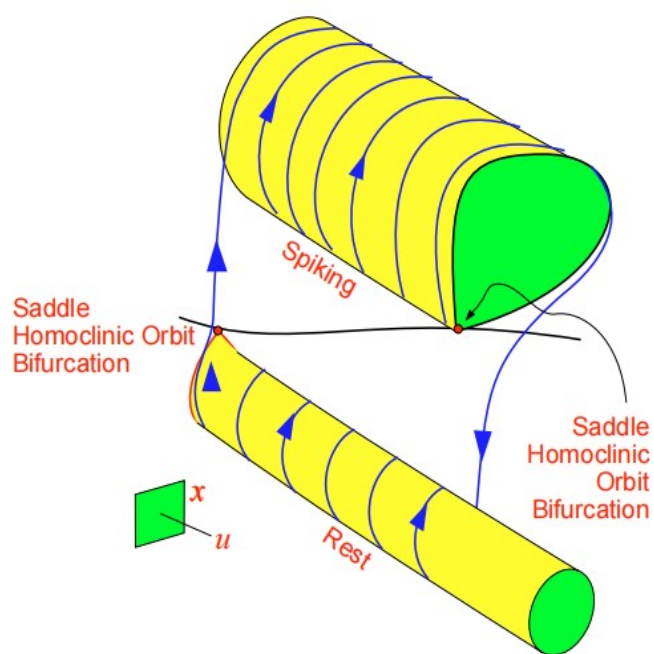


图 89. “同宿/同宿”环-环簇发放: 静息极限环和峰值极限环之间的转换通过鞍同宿轨道分岔发生, 形成一个滞后环。

"Homoclinic/Hopf" Bursting

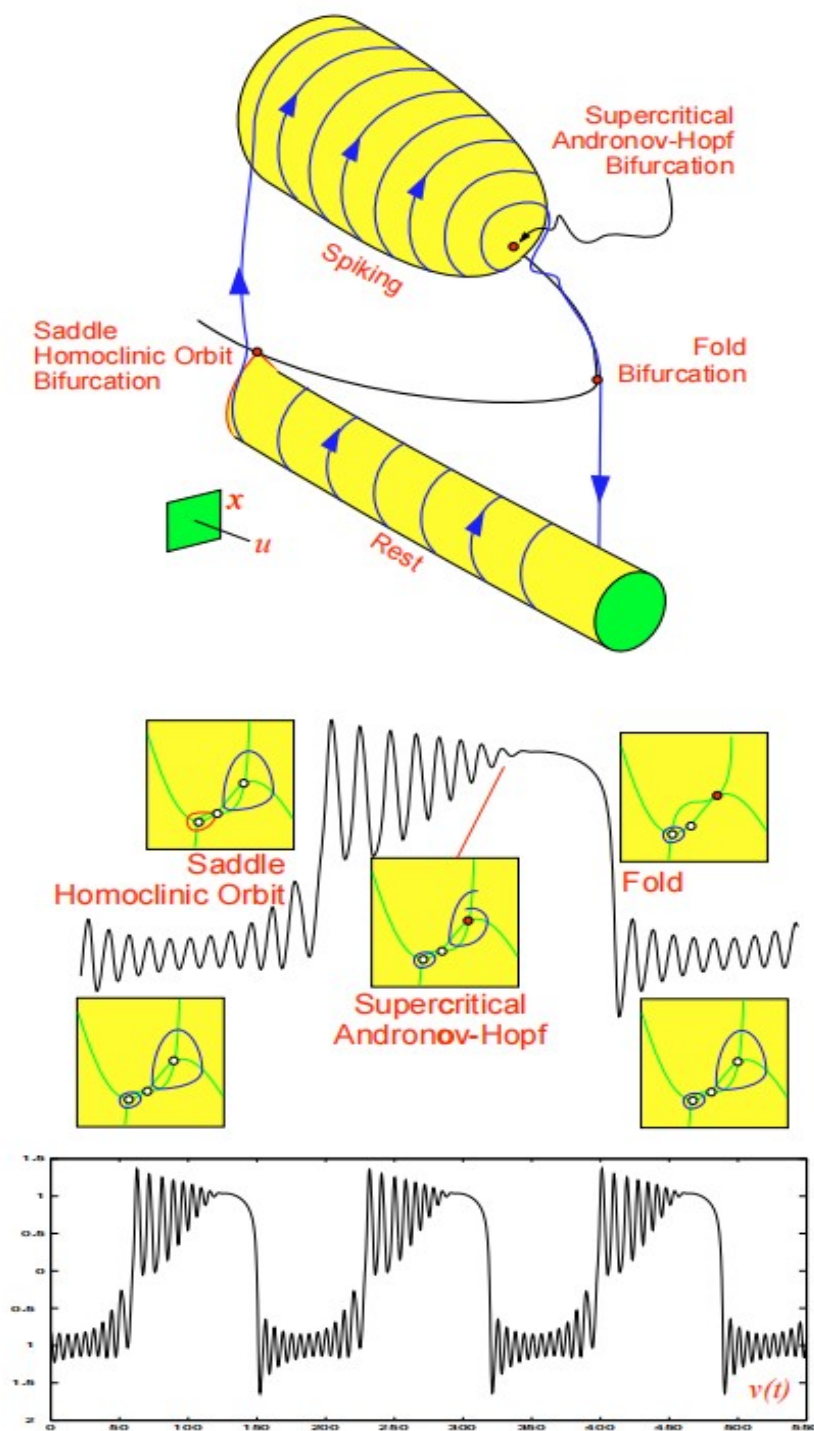


图 90. “同宿/Hopf”环-环通过“同宿/折”滞后环实现的簇发放：静息振荡通过鞍同宿轨道分岔消失，周期性尖峰通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失。对 (15) 进行模拟， $a(u) = -0.77 - 0.33u/(u + 0.15)$, $b(u) = 1.65 + u$, $c = -0.15 + u$, $d = 0.1$, $\varepsilon = 1$ ，慢速子系统 $\dot{u} = \mu v$, $\mu = 0.01$ 。

"Homoclinic/Fold Cycle" Bursting

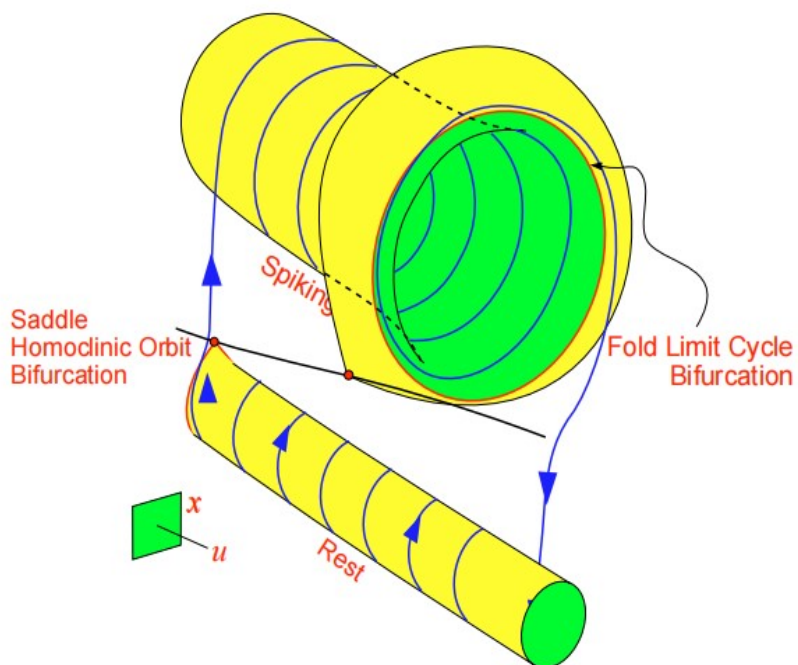


图 91. “同宿/折环”簇发放：静息振荡通过马氏同宿轨道分岔消失，周期性尖峰通过折极限环分岔消失。同样的分岔形成了滞后环。

"Homoclinic/Circle" Bursting

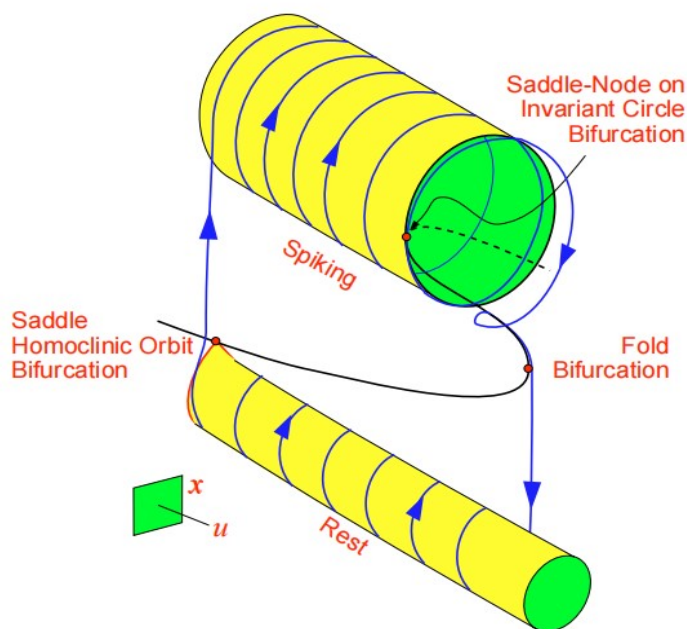


图 92. 通过“同宿/折”滞后环路实现的“同宿/环”环-环簇发放：静息振荡通过鞍同宿轨道分岔消失，周期性尖峰通过不变圆分岔的鞍节点消失。

"Fold Cycle/Fold Cycle" Bursting

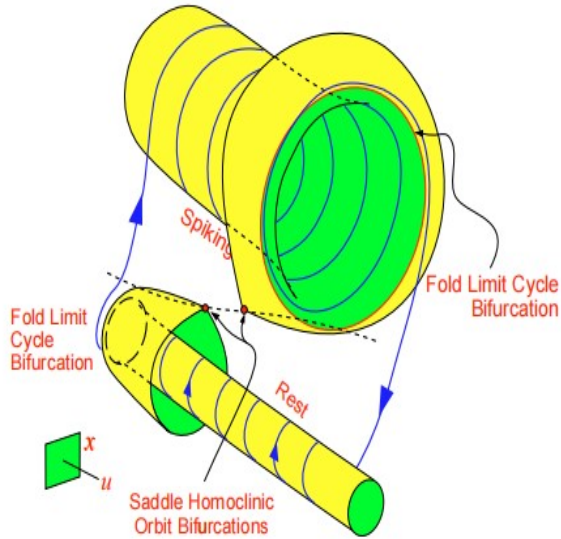


图 93. “折环/折环”簇发放：静息振荡和尖峰振荡之间的转换是通过折极限环分岔发生的，这形成了一个滞后环。

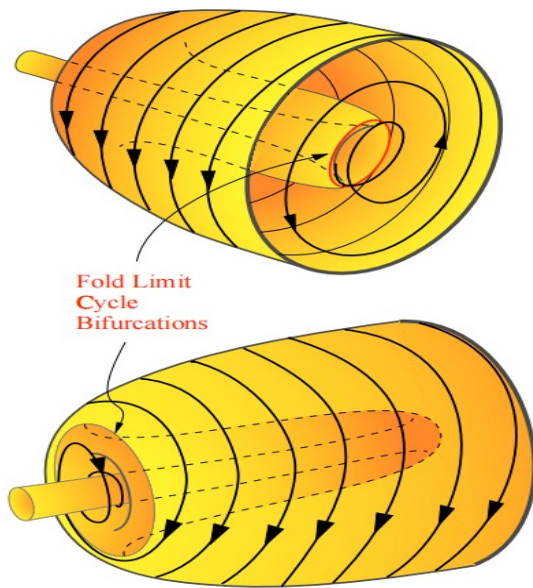


图 94. “折环/折环”簇发放：静息振荡和尖峰振荡之间的转换是通过折极限环分岔发生的，这形成了一个滞后环。

man, 1987; Somers & Kopell, 1993, 1995; Kopell & Somers, 1995; Terman & Wang, 1995; Terman & Lee, 1997; Izhikevich, 2000b]) 可以立即被推广到“折环/折环”簇发放器的结果。

在“折环/折环”和“亚 Hopf/折环”(椭圆)簇发

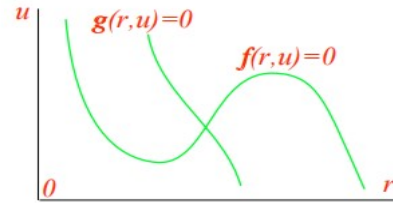


图 95. “折环/折环”滞后环簇发放中零斜线的标准型交点： $r > 0$ 是快速振荡的振幅， u 是慢变量。

放之间存在一种关系。当后者在 Bautin 分岔附近有一个快速的子系统，并且它收到弱的时间依赖性输入时，它由标准型模型 [Izhikevich, 1999] 描述

$$\begin{aligned} \dot{r} &= b + r + 2r^3 + r^5 \\ \dot{\varphi} &= \omega \\ \dot{u} &= \mu(a - r^2) \end{aligned} \quad (29)$$

其中 $z = re^{i\varphi} \in \mathbb{C}$ ，当 $b = 0$ 时与 (28) 重合。其标准型的“折环/折环”簇发放解在图 96 中描述。

4.6. “折环/同宿”簇发放

静息振荡通过折极限环分岔而消失，尖峰振荡通过鞍同宿轨道分岔而消失；见图 97。

4.7. “折环/环”簇发放

静息振荡通过折极限环分岔而消失，尖峰振荡通过不变圆分岔上的鞍节点而消失；见图 98。

4.8. “折环/Hopf”簇发放

静息振荡通过折极限环分岔而消失，尖峰振荡则缩小了通过超临界的 Andronov-Hopf 分岔到一个点；见图 99。

5. 中间的 μ

剖析快速慢速簇发放的基本思路是，(21) 中的弛豫参数 μ 是我们所希望的那样小，这样就可以假定慢

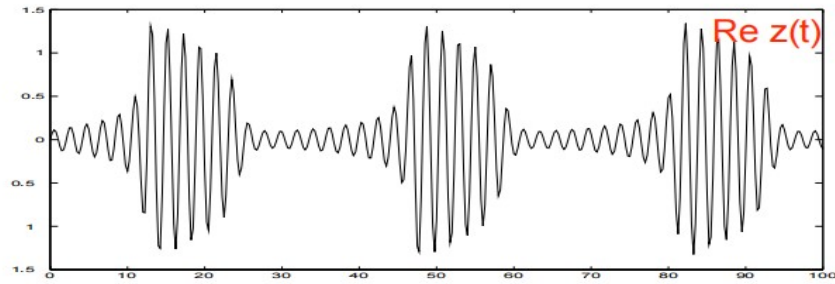


图 96. 倍环/倍环-滞后环路簇发放中零斜线的标准型交点: $r > 0$ 是快速振荡的振幅, u 是慢变量。

"Fold Cycle/Homoclinic" Bursting

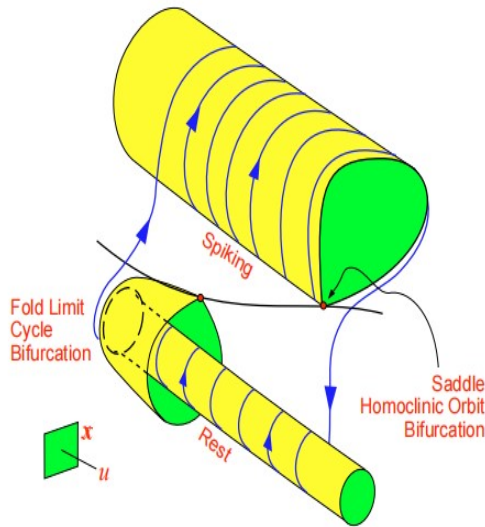


图 97. “折环/同宿环簇发放。静息状态通过折极限环分岔消失, 而尖峰状态通过鞍同宿轨道分岔消失。同样的分岔形成了滞后环。

"Fold Cycle/Circle" Bursting

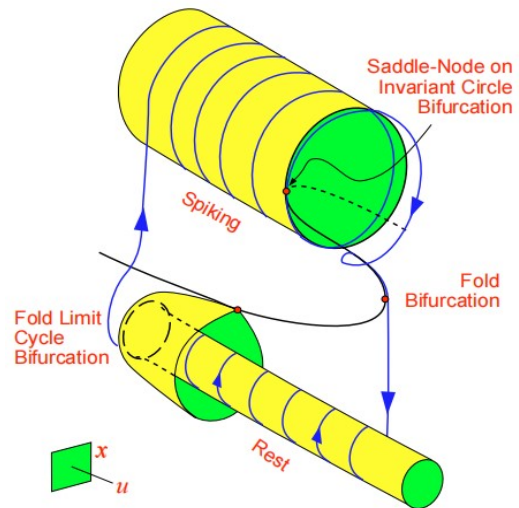


图 98. “折环/折环”滞后环的簇发放: 通过折叠极限环分岔, 静息状态消失, 峰值状态通过不变圆分岔上的鞍节点消失。

速变量 μ 在快速时间尺度上是静态的。在实践中, μ 可能不是无限小的, 而是可以承担中间值; 例如, $\mu = 0.1$ 在图 68 和 79, 在许多其他插图中 $m\mu = 0.01$ 。上面发展的理论对中间的 μ 也是有效的。然而, 我们应该小心, 因为当 μ 不“足够小”时, 会出现许多反直觉的现象 (足够小的程度取决于所考虑模型的细节)。特别是, 一个快速中间慢速系统可以表现出簇发放行为, 即使快速子系统对慢速变量的任何值都没有周期性吸引子。有两种机制可以导致这种奇怪的行为。我们在下面考虑它们。

5.1. 调制的兴奋性

考虑一个具有图 100 中左上角的零斜线的系统。这样的系统有一个唯一的吸引子, 是一个稳定的平衡点, 而且解总是趋近于它。假设系统取决于一个慢速变量 I , 它控制着 N 形零斜线的垂直位置。如果 I 增加, 零斜线就会缓慢向上移动, 解也会缓慢向上移动, 因为它跟踪了平衡点。然而, 如果增加的速度不够慢, 解开始以大振幅振荡。因此, 该系统表现出尖峰行为, 即使它对任何固定的 I 没有极限环吸引子。同样地, 一个具有唯一的全局渐进稳定吸引子的系统也是一个极限环 (见图 100 的右上角) 在零斜线向下移动时可能表现出低振幅的静息行为。

"Fold Cycle/Hopf" Bursting

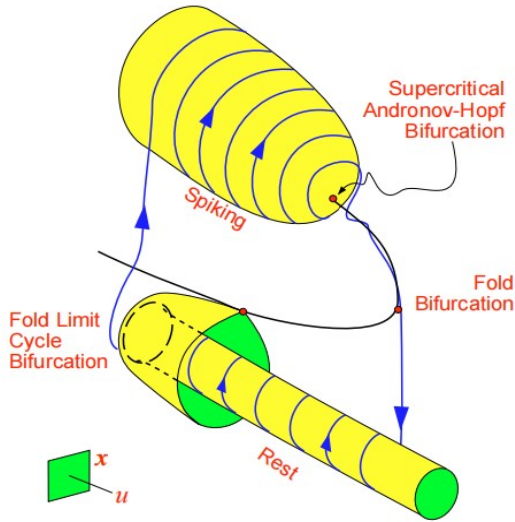


图 99. 通过“折环/折”滞后环实现的“折环/Hopf”簇发放：静息状态通过折极限环分岔消失，尖峰状态通过超临界 Andronov-Hopf 分岔消失。

在所有这些情况下，研究慢速变量固定值的快速子系统的行为，在允许慢速变量演化的情况下可能无法提供足够的信息。我们应该考虑完整的快慢系统。

事实上，考虑到图 100 中平衡动力学的情况。对于 I 的任何固定值，全局渐进稳定的平衡是可兴奋的。它有一个周期性的伪轨道，如图 101 所示。假设 I 是固定的或增加得足够慢。如果一个扰动将解移动到 p 点，那么解决方案就会沿着轨道运行，通过 q 点退出，并停留在平衡的一个小附近，直到下一次强扰动。这相当于一个单一的尖峰。相反，如果 I 增加得更快，那么当解完成旋转时，出口点 q 就成为入口点 p 。因此，尖峰又开始了，以此类推。

这种动力学机制与适应性和正交断裂兴奋的机制密切相关，结合慢变量 I 的适当动力学，它可能导致簇发放行为。Sivan 等人 [1995] 将这种现象称为调制兴奋性。这种簇发放器的神经计算特性将取决于平衡的兴奋性类型，而这又取决于平衡所接近的分岔。因此，人们仍然可以使用上述的分类法来对这种快速中间慢速簇发放器进行分类。

5.2. 点-点簇发放器

考虑到图 55 中描述四个滞后环。如果对上状态的吸引率与 μ 的大小相比相对较弱，那么快速变量就会花费大部分时间趋于平衡。正如我们在图 102 和 103 中所说明的，当收敛以阻尼振荡的形式出现时，系统的行为就类似于簇发放，使用“折/折”和“折/亚 Hopf”滞后环。我们把这种簇发放器称为点-点簇发放器。剩下的“亚 Hopf/折”和“亚 Hopf/亚 Hopf”点-点簇发放事件在其他地方进行了说明。值得注意的是，尽管快速子系统对于慢速变量的任何数值都没有极限环吸引子，但周期性簇发放还是可能发生。

据悉，“折/亚 Hopf”滞后环点-点簇发放是由垂体细胞表现出的，它分泌生长激素 [A.Sherman & A. LeBeau, 个人通信]。

5.3. 簇发放器的同步化

在本节中，我们考虑一个弱连接系统，其形式为

$$\dot{x}_i = f_i(x_i, u_i) + \varepsilon p_i(x, u, \varepsilon) \quad (30)$$

$$\dot{u}_i = \mu [g_i(x_i, u_i) + \varepsilon q_i(x, u, \varepsilon)] \quad (31)$$

其中 $x_i = (x_1, \dots, x_n) \in \mathbb{R}^{mn}$ 和 $u_i = (u_1, \dots, u_n) \in \mathbb{R}^{kn}$ 是快速和慢速的变量，而 $\varepsilon \ll 1$ 是连接的强度。我们假设每个子系统

$$\dot{x}_i = f_i(x_i, u_i)$$

$$\dot{u}_i = \mu g_i(x_i, u_i)$$

表现出周期性的滞后环簇发放行为。我们还假设，与 μ 的大小相比，耦合相对较强；也就是说

$$\mu = O(\varepsilon)$$

这也包括 $\mu \ll \varepsilon$ 的情况。极弱耦合 ($\mu \gg \varepsilon$) 的情况对我们这里的讨论没有兴趣。

每个簇发放事件都有两个节奏过程：重复的尖峰和重复的簇发放事件。因此，至少可以有两种不同的同步制度，如图 104 所示。

- 单个尖峰的同步化。

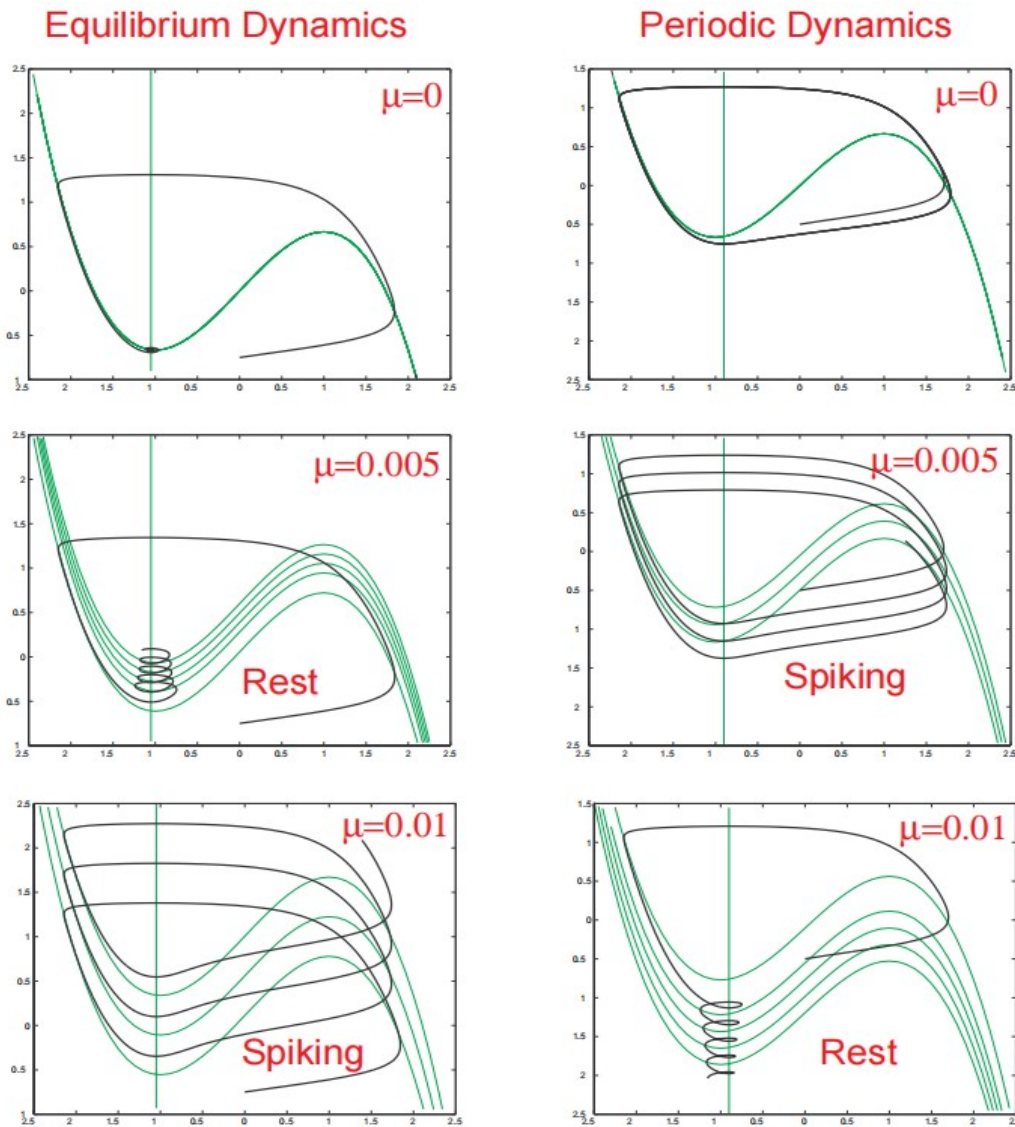


图 100. 左图: 系统有一个独特的吸引子平衡, 然而当 N 形零斜线向上移动时, 它可以表现出重复的尖峰活动。右图: 该系统有一个独特的吸引子-极限环, 然而当 N 形零斜线向下移动时, 它可以表现出低振幅的静息活动。

模拟 Bonhoeffer-Van Der Pol 振荡器 $\dot{x} = I + x - x^3/3 - y, \dot{y} = \varepsilon(x + a)$, 这里 $\varepsilon = 0.1, a = 1.05$ (left) $a = 0.9$ (right), 以及 $\dot{I} = \mu$.

- 簇发放事件的同步化。

其中一个并不意味着另一个。当然, 还有一个额外的制度, 即两种类型的同步同时发生。

5.4. 尖峰同步

研究尖峰同步的一个天真的方法是考虑快速子系统 (30), 它是一个弱连接的极限环振荡器网络。在 Sec. 3 中, 我们展示了振荡器不能锁定, 除非它们有几乎相

等或低阶的谐振频率。因此, 单个尖峰在单个簇发放事件中的同步性主要取决于尖峰间的频率。然而, 频率在簇发放期间可能会有很大的变化, 因为它们取决于慢变量 u_1, \dots, u_n 的值。这类系统的严格平均理论是相当复杂的 [Arnold, 1982]。

尖峰同步可能发生在簇发放的整个持续期间, 也可能发生在簇发放的初始或最后阶段。我们在下面对这些情况进行非严格的讨论。

初始阶段

在簇发放的初始阶段, 尖峰同步通常不会发生在

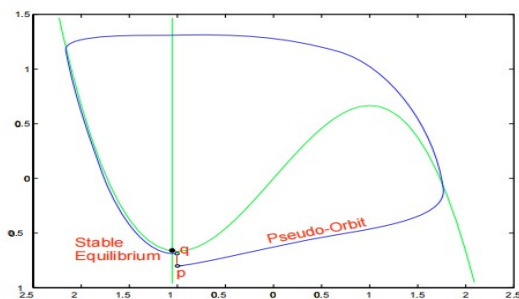


图 101. 图 100 中 BonhoefferVan Der Pol 振荡器中的一个周期性伪轨道。具有 (可兴奋的) 渐进稳定的平衡; 即从点 p 开始, 在附近的点 q 退出的解。

“环/*”簇发放器之间 (其中 * 表示通配符), 原因有以下两个: (i) 在初始阶段, 尖峰间频率变化很大。因此, 慢速变量值的微小偏差可能导致频率的急剧变化。(ii) 第 1 类系统的标准型模型 (11) 没有表现出稳定的锁定。类似的论点也可以应用于“蓝天/*”和“环面/*”簇发放器。

其他类型的簇发放器在簇发放的初始阶段往往有规律的尖峰。因此, 它们可能表现出尖峰同步。然而, 向同步状态的融合需要多达 $O(1/\varepsilon)$ 个尖峰, 并且可能比整个初始阶段更长。

最后阶段

使用与上面类似的非严格论证, 可以得出结论: “*/环”、“*/蓝天”和“*/环面”簇发放器在簇发放的最后阶段通常不表现出尖峰同步。

“*/* 同宿”簇发放的情况更为微妙。尖峰间频率随着函数 $1/|\ln \lambda|$ 的增加而减少 (见表 2), 除非与分岔的距离 λ 非常小, 否则似乎不会消失。因此, 尖峰间频率的突然下降发生在最后几个尖峰期间, 这可能导致它们的不同步, 正如我们在图 106 中看到的那样。

5.5. 簇发放同步

弱耦合簇发放器的簇发放同步动力学在某些方面与强耦合松弛振荡器的动力学相似。

为了理解稳定的簇发放同步的机制, 我们考虑两个平面点-环簇发放器: 一个处于活动 (尖峰) 状态, 另一个仍处于静息的下状态。如果主动簇发放器过早地使静息簇发放器从下状态跳跃, 那么它们可能表现出稳定的簇发放同步。如果它延长了静息的下状态, 那

么同相簇发放同步就不能稳定, 但其他一些制度, 如反相簇发放同步, 可能会发生。

我们区分了两种机制, 它们导致了稳定的簇发放同步, 这取决于静息的簇发放器是积分器还是谐振器。

积分器

如果点-环簇发放是通过“折/*”滞后环发生的, 那么簇发放器就像一个积分器。当慢速变量接近分岔值时, 快速变量准备在响应来自活动簇发放器的传入脉冲时跳升。这种跳跃可能会导致重复的尖峰, 当簇发放属于“折/*”类型, 或者当簇发放属于“环/*”或“Hopf/*”类型时, 属于上状态。在任何情况下, 跳跃都会缩短静息阶段。

如果突触连接是可兴奋的, 那么静息的簇发放器确实会过早地跳跃。传入脉冲的频率越高, 它越早跳跃。相反, 如果连接是抑制性的, 静息的下状态就会延长; 见图 105。

缩短静息状态是稳定同步的必要条件, 但不是充分条件。后者还没有被发现; 它将取决于尖峰状态的分岔, 并且可能类似于强连接的松弛振荡器同步化的快速门限调制 (FTM) 理论中的压缩假说 [Somers & Kopell, 1993, 1995]。跳跃前慢变量的变化率小于跳跃后的变化率。在这种情况下, 簇发放器可能按照一个简单的规则行事, 兴奋性意味着同步, 抑制意味着不同步, 正如我们在图 106 中说明的那样。

谐振器

如果点-环簇发放是通过“亚 Hopf/*”滞后环发生的, 那么簇发放器在静息的下状态下充当谐振器。这样的簇发放器表现出膜电位的阻尼亚阈值振荡, 见 Sec. 2。如果传入脉冲的频率与亚阈值振荡的频率相共振, 那么静息的簇发放器就会过早地跳起来, 这可能导致稳定的同相簇发放同步。共振的阶数越低, 它就越早跳跃, 正如我们在图 107 中所说明的。如果输入脉冲序列没有共振, 静息的下状态就不会受到影响。

一个看似反直觉的观察是, 突触的符号不影响簇发放同步, 但可能只影响尖峰同步, 正如我们在图 108 中所说明的。这一观察结果与共振器可以对兴奋性和抑制性脉冲作出反应的事实一致, 我们在 Sec. 2 讨论。因此, 与在前面讨论的情况一致下, 兴奋和抑制都可以导致簇发放同步。

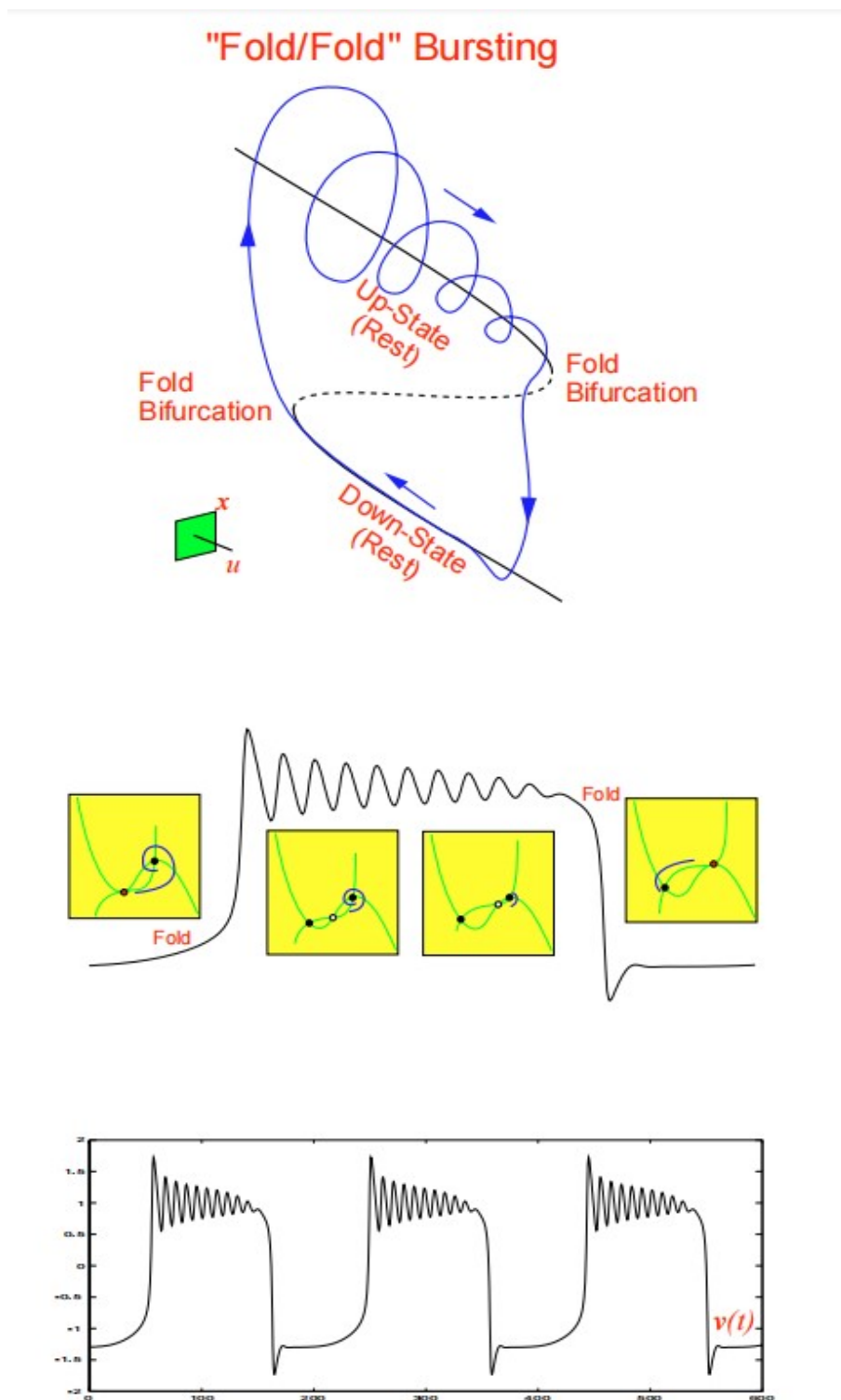


图 102. 点-点型“折/折”滞后环簇发放。请注意，快速子系统对于慢速变量的任何值都没有极限环吸引子。簇发放的发生是因为收敛到向上状态的速度相对较弱。所示是模型 (15) 与慢子系统 $\dot{c} = \mu v$ 。参数：

$$(a, b, d, \varepsilon, \mu) = (-1.3, 2.3, 0.1, 0.5, 0.01)。$$

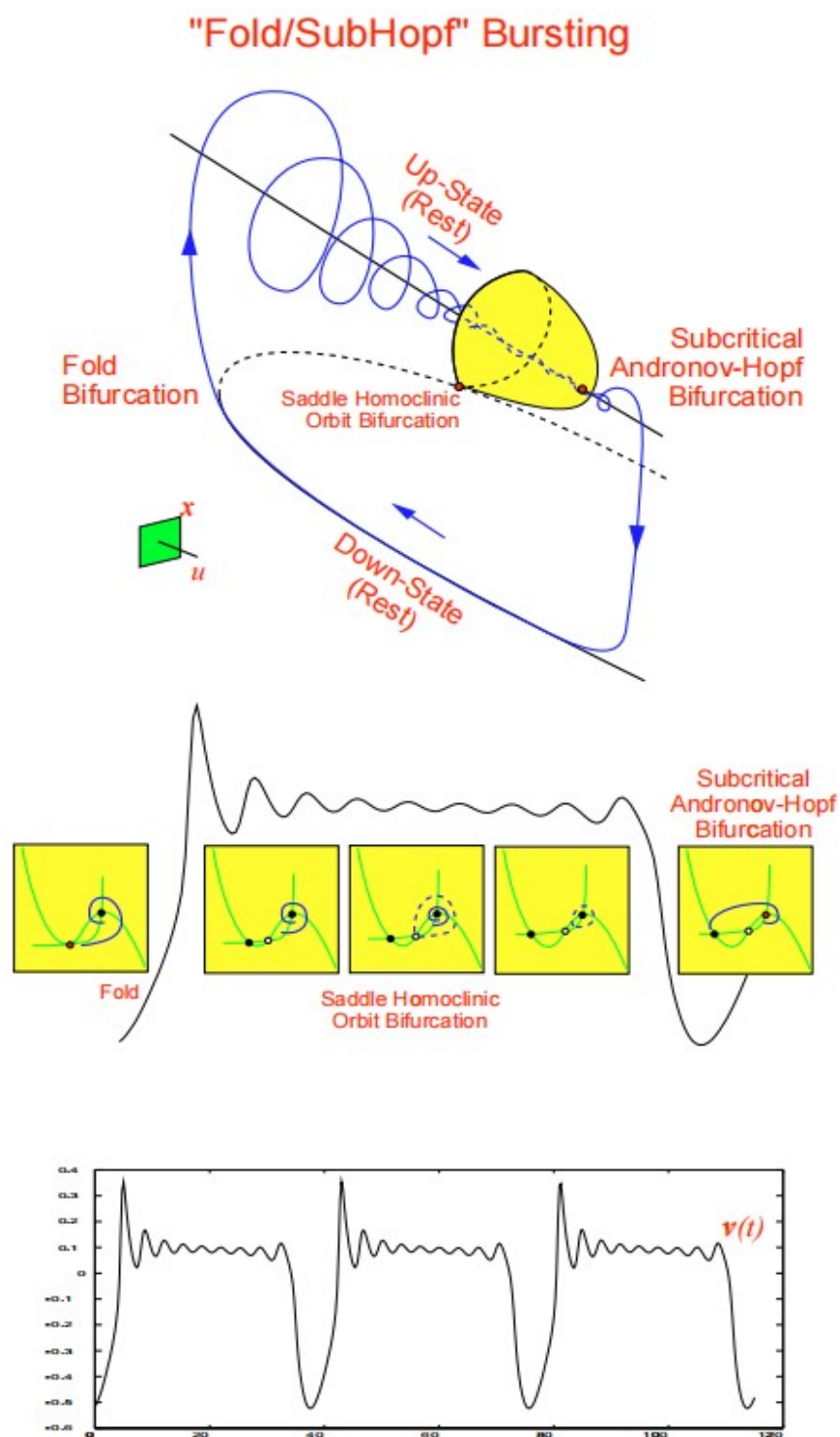


图 103. “折/亚 Hopf” 点-点的滞后环簇发放。快速子系统对于慢变量的任何数值都没有极限环吸引子。簇发放的发生是因为向上状态的趋近率相对较弱。图中显示的是 Morris-Lecar 模型 (25) 的模拟, $I(u) = -u$, 慢速子系统 $\dot{u} = \mu V$ 。参数: $V_3 = 0.107, V_4 = 0.07, g_{Ca} = 1.33, \mu = 1/8$, 其余如图 59 所示。

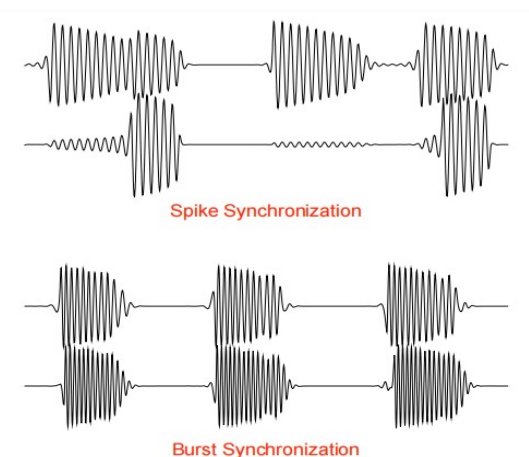


图 104. 簇发放器同步化的各种制度 (从 [Izhikevich, 2000a] 修改)。

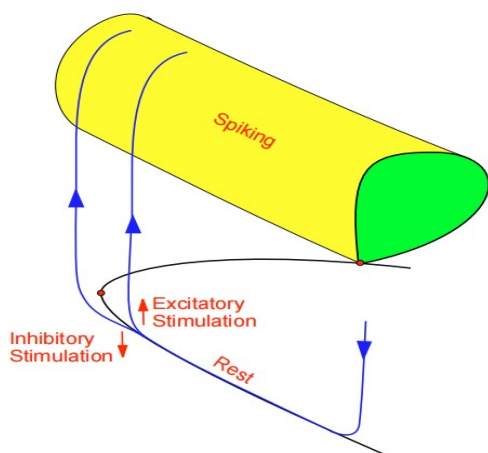


图 105. 兴奋性 (抑制性) 脉冲缩短 (延长) 了“折/*”滞后环形簇发放器中的静息状态。这可能会导致簇发放同步 (不同步)。

5.6. 簇发放的延迟开始

有一个有趣的现象，在计算机模拟簇发放器中无处不在，但在实验中可能从未遇到过。当变量 u 缓慢通过一个分岔值时，簇发放的开始可能会被大大延迟。也就是说，尽管慢变量已经越过分岔值，静息状态已经变得不稳定或消失了，但快变量仍然是静息的。因为这样的静息是非常不稳定的，来自其他簇发放器的小扰动会导致立即过渡到活动状态，这可能导致瞬时同步。

对于这种延迟有两种不同但相关的机制。

缓慢的通过效应

首先，考虑静息状态失去稳定性的情况，例如通

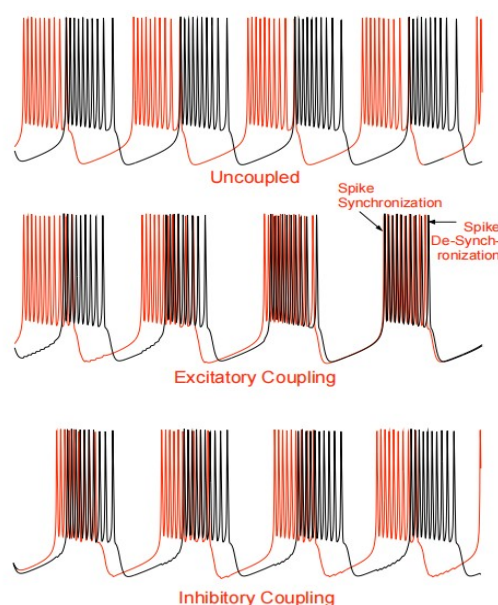


图 106. “折/同宿” (方波) 簇发放器中的簇发放同步和非同步。图中显示的是带有额外慢变量的耦合 Morris-Lecar 系统的模拟结果。

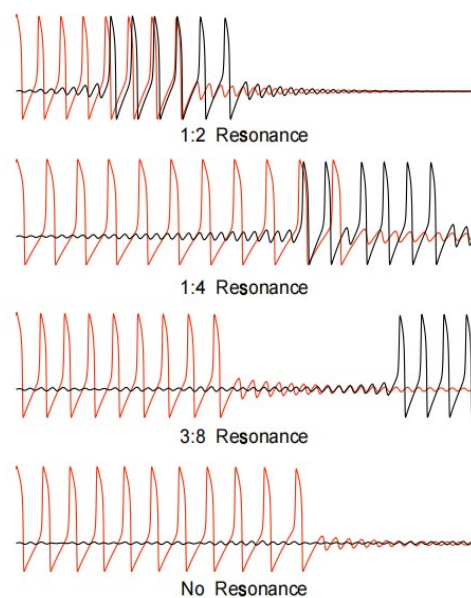


图 107. “亚 Hopf/折环” (椭圆) 簇发放器 (黑色) 的响应取决于传入脉冲的频率 (红色)。低阶共振产生较早的反应。图中显示的是兴奋性耦合 FitzHugh-Rinzel 簇发放器的模拟结果 [Izhikevich, 2000a]。

过 Andronov-Hopf 分岔。当静息状态变得不稳定时，快速变量仍然需要一些时间来偏离平衡，这可能是很重要的，正如我们在图 109 中所说明的。当我们考虑“Hopf/Hopf”和“亚 Hopf/折环”簇发放时，我们会

遇到这种现象。在 Neimark-Sacker 分岔附近也可以观察到缓慢的通过效应。

慢速通过效应对系统是否是理论性非常敏感 [Nejshadt, 1985]。许多簇发放器的数学模型都是理论性的，因此它们在计算机模拟中表现出这样的效果。然而，这种影响可能是一种数学上的假象，因为它还没有在实验中看到。

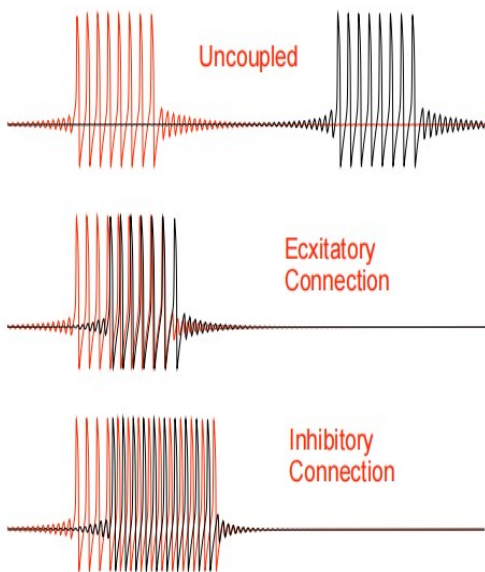


图 108. 突触连接的类型并不影响耦合的“亚 Hopf/折环”（椭圆）簇发放器中的簇发放同步。它只影响尖峰同步，对于兴奋性突触是同相的，对于抑制性突触是反相的。图中显示的是模拟 FitzHugh-Rinzel 簇发放事件 [Izhikevich, 2000a]。

缓慢的通过效应可以通过噪音或来自其他簇发放器的弱输入而大大缩短。后者为簇发放事件的瞬时同步提供了一个强大的机制，即使它们具有基本不同的簇发放间隔频率。例如，图 79 中一对“亚 Hopf/折环”簇发放器可以瞬间同步（如果耦合的话），因为较慢的簇发放器在不稳定的平衡附近花费了一半的静息时间，并准备对来自较快簇发放器的第一个脉冲作出反应。

法国鸭子（鸭解）解

当一个松弛系统有零斜线相交时，如图 110 所示，它可能有一个所谓的法国鸭子（鸭解）周期解 [Eckhaus, 1983]。在快速变量到达左膝点后，它不会跳到右分支，而是在不稳定的中间分支附近停留一段时间。类似的现象也可能发生在“折/*”、“折环/*”和“*同宿/*”簇发放器中 [Booth 等人, 1997]，正如我们在图

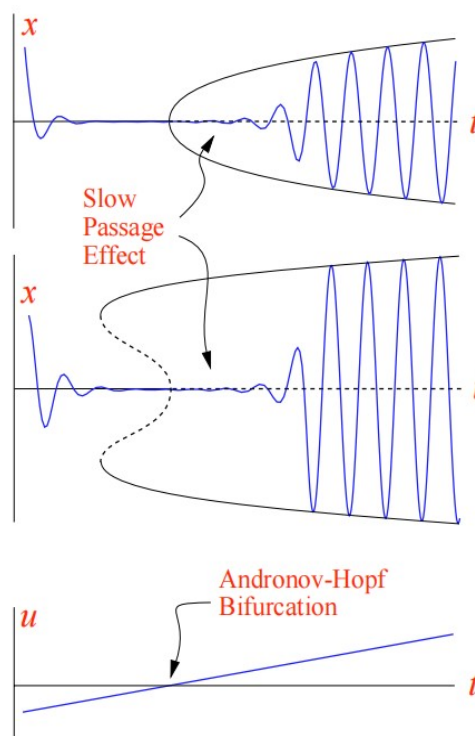


图 109. 通过 Andronov-Hopf 分岔的缓慢过程。（修改自 [Hoppensteadt & Izhikevich, 1997]）。

111 中所说明的。在跳到极限环吸引子之前，快速变量在不稳定状态附近停留了一段时间。这种延迟静息的一个必要条件是，慢速子系统在分岔值附近有一个平衡点。也就是说，图 111 中以黄色平面描述的慢速子系统的平衡流形应该在左膝点附近通过。

不稳定分支附近的快速变量非常容易受到小的扰动，例如来自其他簇发放器的扰动。一个可兴奋的尖峰可以使它发放，导致瞬时同步。相反，一个抑制性尖峰可以使它跳到较低的（稳定的）分支，从而进一步延迟簇发放的开始。

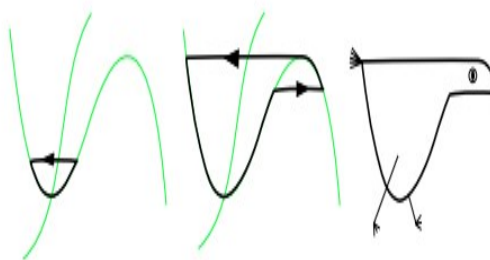


图 110. 法国鸭子（鸭解）在松弛系统中的解。

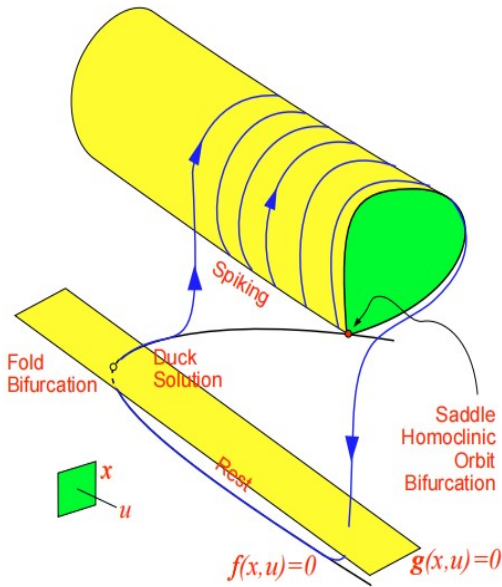


图 111. 由于法国鸭子 (鸭解) 现象, 在“折/同宿” (方波) 簇发放中, 簇发放的开始被延迟了。

由于法国鸭子的解存在于狭窄的参数范围内 [Arnold 等人, 1994], 而且它对噪声很敏感, 因此不清楚真实细胞中是否会出现延迟开始簇发放的现象。

同样, 我们在此不讨论延迟过渡到静息状态的现象, 正如我们在图 112 中所说明的, 这种现象发生在“*/同宿”簇发放器中。在本文介绍的几乎所有“*/同宿”簇发放器的模拟中都可以看到一个微小的过渡延迟。显著的延迟甚至可能影响计算机模拟中簇发放器的同步特性, 但它也不太可能在实际小区中遇到。

5.7. 锁定的速率

在弱连接网络中, 对吸引子的趋近率非常慢; 即它是 $\varepsilon \ll 1$ 阶的, 其中 ε 是连接的强度 [Hoppensteadt & Izhikevich, 1997]。例如, 一个弱连接的振荡网络 (18) 需要多达 $O(1/\varepsilon)$ 个尖峰来同步², 而不管每个元素是平滑振荡器还是松弛振荡器。这是对弱连接模型的主要争论来源, 由于缓慢的收敛速度与一些实验观察结果相矛盾。例如, 七鳃鳗的 CPG 行为具有很强的收敛

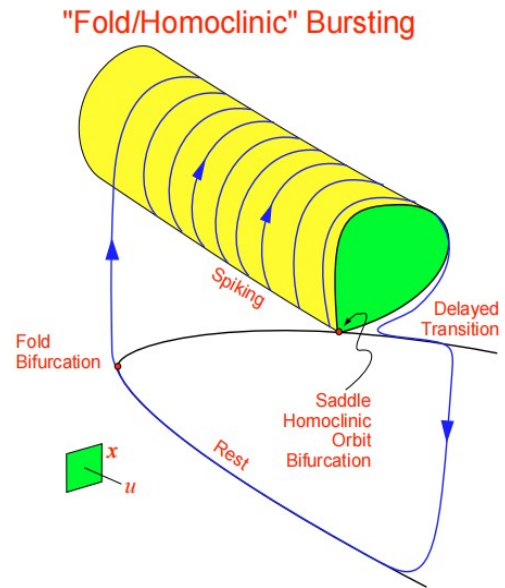


图 112. 在“折/同宿”簇发放期间延迟过渡到静息状态。

速度 (见例如 [Kopell, 1995; Somers & Kopell, 1995; Williams & Sigvardt, 1995]), 但它是由一个相位方程系统建模的, 这是一个弱连接振荡器的标准型模型。

我们对弱连接簇发放器的分析表明, 收敛速度的差异不是由于连接能力较弱的假设, 而是由于七鳃鳗脊髓每个分段的假设可以用一个振荡器来模拟。如果我们用一个簇发放器来模拟它, 那么收敛到一个吸引子的速度与簇发放间周期相比看起来“快”, 尽管簇发放器是弱连接的。事实上, 突触后簇发放器的活动需要 $O(1/\varepsilon)$ 个尖峰来产生 $O(1)$ 个变化, 但每个簇发放中可能有多达 $O(1/\mu)$ 个尖峰。如果 ε 和 μ 的顺序相同, 那么一个或两个簇发放事件通常就足以进行锁定。另一种解释方法是注意到锁定两个簇发放器需要 $O(1/\varepsilon)$ 单位的时间, 但每个簇发放器持续 $O(1/\mu)$ 单位。因此, 锁定在簇发放间期的时间尺度上可能看起来是瞬间的, 特别是当

$mu \ll \varepsilon$ 时。

² 在同步情况下, 我们的意思是收敛到一个适当吸引子的小但有限的邻域, 它需要 $O(1/\varepsilon)$ 的时间单位。完全收敛到吸引子是一个渐近的过程, 除非系统是非 Lipschitz 或初始状态在吸引子上。

参考文献

- Abarbanel, H. D. I., Huerta, R., Rabinovich, M. I., Rulkov, N. F., Rowat, P. F. & Selverston, A. I. [1996] "Synchronized action of synaptically coupled chaotic model neurons," *Neural Comput.* 8, 1567-1602.
- Alexander, J. C. & Cai, D. [1991] "On the dynamics of bursting systems," *J. Math. Biol.* 29, 405-423.
- Alexander, J. C., Doedel, E. J. & Othmer, H. G. [1990] "On the resonance structure in a forced excitable system," *SIAM J. Appl. Math.* 50, 1373 - 1418.
- Arnold, V. I. [1982] *Geometrical Methods in the Theory of Ordinary Differential Equations* (Springer-Verlag, NY); Russian original [1977] *Additional Chapters of the Theory of Ordinary Differential Equations*, Moscow.
- Arnold, V. I., Afrajmovich, V. S., Il' yashenko, Yu. S. & Shil'nikov, L. P. [1994] "Bifurcation theory," in *Dynamical Systems V. Bifurcation Theory and Catastrophe Theory*, ed. Arnold, V. I. (Springer-Verlag, NY).
- Aronson, D. G., Ermentrout, G. B. & Kopell, N. [1990] "Amplitude response of coupled oscillators," *Physica D* 41, 403-449.
- Baer, S. M., Erneux, T. & Rinzel, J. [1989] "The slow passage through a Hopf bifurcation: Delay, memory effects, and resonances," *SIAM J. Appl. Math.* 49, 55-71.
- Baer, S. M., Rinzel, J. & Carrillo, H. [1995] "Analysis of an autonomous phase model for neuronal parabolic bursting," *J. Math. Biol.* 33, 309-333.
- Bedrov, Y. A., Akoev, G. N. & Dick, O. E. [1992] "Partition of the Hodgkin-Huxley type model parameter space into regions of qualitatively different solutions," *Biol. Cybern.* 66, 413-418.
- Belair, J. & Holmes, P. [1984] "On linearly coupled relaxation oscillations," *Quarterly of Appl. Math.* 42, 193-219.
- 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.
- Booth, V., Carr, T. W. & Erneux, T. [1997] "Nearthreshold bursting is delayed by a slow passage near a limit point," *SIAM J. Appl. Math.* 57, 1406-1420.
- Butera Jr., R. J., Clark Jr., J. W. & Byrne, J. H. [1996] "Dissection and reduction of a modeled bursting neuron," *J. Comput. Neurosci.* 3, 199-223.
- Butera Jr., R. J., Clark Jr., J. W. & Byrne, J. H. [1997] "Transient responses of a modeled bursting neuron: Analysis with equilibrium and averaged nullclines," *Biol. Cybern.* 77, 307-322.
- Canavier, C. C., Clark, J. W. & Byrne, J. H. [1991] "Simulation of the bursting activity of neuron-R15 in aplysia —role of ionic currents, calcium balance, and modulatory transmitters," *J. Neurophysiol.* 66, 2107-2124.
- Carpenter, G. A. [1979] "Bursting phenomena in excitable membranes," *SIAM J. Appl. Math.* 36, 334-372.
- Chay, T. R. & Keizer, J. [1983] "Minimal model for membrane oscillations in the pancreatic β -cell," *Biophys. J.* 42, 181-190.
- Connor, J. A. & Stevens, C. F. [1971] "Prediction of repetitive firing behavior from voltage-clamped data on an isolated neurone soma," *J. Physiol. Lond.* 214, 31-53.

- Del Negro, C. A., Hsiao, C.-F., Chandler, S. H. & Garfinkel, A. [1998] "Evidence for novel bursting mechanism in rodent trigeminal neurons," *Biophys. J.* 75, 174-182.
- de Vries, G. [1998] "Multiple bifurcations in a polynomial model of bursting oscillations," *J. Nonlin. Sci.* 8, 281-316.
- Ermentrout, G. B. [1996] "Type I membranes, phase resetting curves, and synchrony," *Neural Comput.* 8, 979-1001.
- Ermentrout, G. B. [1998] "Linearization of F-I curves by adaptation," *Neural Comput.* 10, 1721 - 1729.
- Ermentrout, G. B. & Kopell, N. [1986a] "Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation," *SIAM J. Appl. Math.* 46, 233-253.
- Ermentrout, G. B. & Kopell, N. [1986b] "Subcellular oscillations and bursting," *Math. Biosci.* 78, 265-291.
- Evans, J., Fenichel, N. & Feroe, J. [1982] "Double impulse solutions in nerve axon equations," *SIAM J. Appl. Math.* 42, 219-234.
- Fenichel, N. [1971] "Persistence and smoothness of invariant manifolds for flows," *Ind. Univ. Math. J.* 21, 193-225.
- Feroe, J. A. [1982] "Existence and stability of multiple impulse solutions of a nerve equation," *SIAM J. Appl. Math.* 42, 235-246.
- FitzHugh, R. [1955] "Mathematical models of threshold phenomena in the nerve membrane," *Bull. Math. Biophys.* 17, 257-278.
- Frankel, P. & Kiemel, T. [1993] "Relative phase behavior of two slowly coupled oscillators," *SIAM J. Appl. Math.* 53, 1436-1446.
- Grasman, J. [1987] *Asymptotic Methods for Relaxation Oscillations and Applications* (Springer-Verlag, NY).
- Guckenheimer, J., Harris-Warrick, R., Peck, J. & Willms, A. [1997] "Bifurcations, bursting and spike frequency adaptation," *J. Comput. Neurosci.* 4, 257-277.
- Gutfreund, Y., Yarom, Y. & Segev, I. [1995] "Subthreshold oscillations and resonant frequency in guinea-pig cortical neurons: Physiology and modeling," *J. Physiol. London* 483, 621-640.
- Gutkin, B. S. & Ermentrout, G. B. [1998] "Dynamics of membrane excitability determine interspike interval variability: A link between spike generation mechanisms and cortical spike train statistics," *Neural Comput.* 10, 1047-1065.
- Hansel, D., Mato, G. & Meunier, C. [1995] "Synchrony in excitatory neural networks," *Neural Comput.* 7, 307-335.
- Hassard, B. D. [1978] "Bifurcation of periodic solutions of the Hodgkin - Huxley model for the squid giant axon," *J. Theoret. Biol.* 71, 401-420.
- Hassard, B. D., Kazarinoff, N. D. & Wan, Y. H. [1981] *Theory and Applications of Hopf Bifurcation* (Cambridge University Press, Cambridge).
- Hastings, S. [1976] "On the existence of homoclinic and periodic orbits for FitzHugh-Nagumo equations," *Quart. J. Math. (Oxford)* 27, 123-134.
- Hindmarsh, J. L. & Rose, R. M. [1984] "A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations," *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. B* 221 87-102.
- Hodgkin, A. L. [1948] "The local electric changes associated with repetitive action in a non-medulated axon," *J. Physiol.* 107, 165-181.
- Hodgkin, A. L. & Huxley, A. F. [1952] "A quantitative description of membrane current and application to conduction and excitation in nerve," *J. Physiol.*

117, 500–544.

Holden, L. & Erneux, T. [1993a] "Slow passage through a Hopf bifurcation: From oscillatory to steady state solutions," *SIAM J. Appl. Math.* 53, 1045–1058.

Holden, L. & Erneux, T. [1993b] "Understanding bursting oscillations as periodic slow passages through bifurcation and limit points," *J. Math. Biol.* 31, 351–365.

Holden, A. V., Hyde, J. & Muhamad, M. [1991] "Equilibria. Periodicity, bursting and chaos in neural activity," *Proc. 9th Summer Workshop on Mathematical Physics*, Vol. 1, pp. 96–128.

Hoppensteadt, F. C. [1997] *An Introduction to the Mathematics of Neurons. Modeling in the Frequency Domain* (Cambridge University Press).

Hoppensteadt, F. C. [1993] *Analysis and Simulations of Chaotic Systems* (Springer-Verlag, NY).

Hoppensteadt, F. C. & Izhikevich, E. M. [1996] "Synaptic organizations and dynamical properties of weakly connected neural oscillators: I. Analysis of canonical model," *Biol. Cybern.* 75, 117–127.

Hoppensteadt, F. C. & Izhikevich, E. M. [1997] *Weakly Connected Neural Networks* (Springer-Verlag, NY).

Hoppensteadt, F. C. & Izhikevich, E. M. [1998] "Thalamo-Cortical interactions modeled by weakly connected oscillators: Could brain use FM radio principles?" *BioSyst.* 48, 85–94.

Hutcheon, B., Miura, R. M. & Puil, E. [1996] "Models of subthreshold membrane resonance in neocortical neurons," *J. Neurophysiol.* 76, 698–714.

Hutcheon, B., Miura, R. M., Yarom, Y. & Puil, E. [1994] "Low-threshold calcium current and resonance in thalamic neurons: A model of frequency preference," *J. Neurophysiol.* 71, 583–594.

И' iashenko, Iu. S. & Li, W. [1999] Nonlocal

Bifurcations Mathematical Surveys and Monographs (American Mathematical Society), Vol. 66.

Izhikevich, E. M. [2001] "Resonate-and-fire neurons," *Neural Networks*, submitted.

Izhikevich, E. M. [2000a] "Subcritical elliptic bursting of Bautin type," *SIAM J. Appl. Math.* 60, 503–535.

Izhikevich, E. M. [2000b] "Phase equations for relaxation oscillators," *SIAM J. Appl. Math.*, in press.

Izhikevich, E. M. [1999a] "Weakly connected quasiperiodic oscillators, FM interactions, and multiplexing in the brain," *SIAM J. Appl. Math.* 59, 2193–2223.

Izhikevich, E. M. [1999b] "Class 1 neural excitability, conventional synapses, weakly connected networks, and mathematical foundations of pulse-coupled models," *IEEE Trans. Neural Networks* 10, 499–507.

Izhikevich, E. M. [1999c] "Weakly pulse-coupled oscillators, FM interactions, synchronization, and oscillatory associative memory," *IEEE Trans. Neural Networks* 10, 508–526.

Izhikevich, E. M. [1998] "Supercritical elliptic bursting, slow passage effect, and assistance of noise," preprint.

Jansen, H. & Karnup, S. [1994] "A spectral analysis of the integration of artificial synaptic potentials in mammalian central neurons," *Brain Res.* 666, 9–20. Johnston, D. & Wu, S. M. [1995] *Foundations of Cellular Neurophysiology* (The MIT Press).

Kopell, N. [1995] "Chains of coupled oscillators," in *Brain Theory and Neural Networks*, ed. Arbib, M. A. (The MIT press, Cambridge, MA).

Kopell, N. & Somers, D. [1995] "Anti-phase solutions in relaxation oscillators coupled through excitatory interactions," *J. Math. Biol.* 33, 261–280.

Kowalski, J. M., Albert, G. L., Rhoades, B. K. &

- Gross, G. W. [1992] "Neuronal networks with spontaneous, correlated bursting activity: Theory and simulations," *Neural Networks* 5, 805-822.
- Kuznetsov, Yu. [1995] *Elements of Applied Bifurcation Theory* 2nd edition (Springer-Verlag, NY).
- Levi, M., Hoppensteadt, F. C. & Miranker, W. L. [1978] "Dynamics of the Josephson junction," *Quart. J. Appl. Math.* July, 167-190.
- Llinas, R. R. [1988] "The intrinsic electrophysiological properties of mammalian neurons: Insights into central nervous system function," *Science* 242, 1654-1664.
- Llinas, R. R., Grace, A. A. & Yarom, Y. [1991] "In vitro neurons in mammalian cortical layer 4 exhibit intrinsic oscillatory activity in the 10- to 50-Hz frequency range," *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88, 897-901.
- Mishchenko, E. F., Kolesov, Yu. S., Kolesov, A. Yu. & Rozov, N. K. [1994] *Asymptotic Methods in Singularly Perturbed Systems* (Plenum Press, NY).
- Morris, C. & Lecar, H. [1981] "Voltage oscillations in the Barnacle giant muscle fiber," *Biophys. J.* 35, 193-213.
- Nejshtadt, A. [1985] "Asymptotic investigation of the loss of stability by an equilibrium as a pair of eigenvalues slowly cross the imaginary axis," *Usp. Mat. Nauk* 40, 190-191.
- Pernarowski, M. [1994] "Fast subsystem bifurcations in a slowly varied Liénard system exhibiting bursting," *SIAM J. Appl. Math.* 54, 814-832.
- Pernarowski, M., Miura, R. M. & Kevorkian, J. [1992] "Perturbation techniques for models of bursting electrical activity in pancreatic β -cells," *SIAM J. Appl. Math.* 52, 1627-1650.
- Plant, R. E. [1981] "Bifurcation and resonance in a model for bursting nerve cells," *J. Math. Biol.* 11, 15-32.
- Puil, E., Meiri, H., Yarom, Y. [1994] "Resonant behavior and frequency preference of thalamic neurons," *J. Neurophysiol.* 71, 575-582.
- Rinzel, J. [1987] "A formal classification of bursting mechanisms in excitable systems," *Mathematical Topics in Population Biology, Morphogenesis, and Neurosciences*, eds. Teramoto, E. & Yamaguti, M., Vol. 71 of *Lecture Notes in Biomathematics* (Springer-Verlag, Berlin).
- Rinzel, J. & Ermentrout, G. B. [1989] "Analysis of neural excitability and oscillations," eds. Koch, C. & Segev, I. *Methods in Neuronal Modeling* (The MIT Press, Cambridge).
- Rinzel, J. & Lee, Y. S. [1986] "On different mechanisms for membrane potential bursting," *Nonlinear Oscillations in Biology and Chemistry*, ed. Othmer, H. G., *Lecture Notes in Biomathematics* (Springer-Verlag).
- Rinzel, J. & Lee, Y. S. [1987] "Dissection of a model for neuronal parabolic bursting," *J. Math. Biol.* 25, 653-675.
- Rinzel, J. & Miller, R. N. [1980] "Numerical calculation of stable and unstable periodic solution to the Hodgkin-Huxley equations," *Math. Biosci.* 49, 27-59.
- Rush, M. E. & Rinzel, J. [1995] "The potassium ACurrent, low firing rates and rebound excitation in Hodgkin-Huxley models," *Bull. Math. Biol.* 57, 899-929.
- Rush, M. E. & Rinzel, J. [1994] "Analysis of bursting in a thalamic neuron model," *Biol. Cybern.* 71, 281-291.
- Samoilenko, A. M. [1991] "Elements of the mathematical theory of multi-frequency oscillations," *Mathematics and Its Applications (Soviet Series)*, Vol. 71 (Kluwer Academic, Dordrecht).

- Schechter, S. [1987] "The saddle-node separatrix-loop bifurcation," *SIAM J. Math. Anal.* 18, 1142-1156.
- Sharp, A. A., O'neil, M. B., Abbott, L. F. & Marder, E. [1993] "Dynamic clamp: Computer-generated conductances in real neurons," *J. Neurophysiol.* 69, 992-995.
- Shepherd, G. M. [1981] "Introduction: The nerve impulse and the nature of nervous function," *Neurons Without Impulses*, eds. Roberts & Bush (Cambridge University Press).
- Shepherd, G. M. [1983] *Neurobiology* (Oxford University Press, NY).
- Shorten, P. R. & Wall, D. J. N. [2000] "A Hodgkin - Huxley model exhibiting bursting oscillations," *Bull.Math. Biol.*, accepted.
- Sivan, E., Segel, L. & Parnas, H. [1995] "Modulated excitability: A new way to obtain bursting neurons," *Biol. Cybern.* 72, 455-461.
- Smolen, P., Terman, D. & Rinzel, J. [1993] "Properties of a bursting model with two slow inhibitory variables," *SIAM J. Appl. Math.* 53, 861-892.
- Softky, W. R. & Koch, C. [1993] "The highly irregular firing of cortical-cells is inconsistent with temporal integration of random EPSPs," *J. Neurosci.* 13, 334-350.
- Somers, D. & Kopell, N. [1993] "Rapid synchronization through fast threshold modulation," *Biol. Cybern.* 68, 393-407.
- Somers, D. & Kopell, N. [1995] "Waves and synchrony in networks of oscillators or relaxation and nonrelaxation type," *Physica D89*, 169-183.
- Soto-Trevino, C., Kopell, N. & Watson, D. [1996] "Parabolic bursting revisited," *J. Math. Biol.* 35, 114-128.
- Storti, D. W. & Rand, R. H. [1986] "Dynamics of two strongly coupled relaxation oscillators," *SIAM J. Appl. Math.* 46, 56-67.
- Taylor, D. & Holmes, P. [1998] "Simple models for excitable and oscillatory neural networks," *J. Math.Biol.* 37, 419-446.
- Terman, D. [1991] "Chaotic spikes arising from a model of bursting in excitable membranes," *SIAM J. Appl.Math.* 51, 1418-1450.
- Terman, D. [1992] "The transition from bursting to continuous spiking in excitable membrane models," *J.Nonlinear Sci.* 2, 133-182.
- Terman, D. & Lee, E. [1997] "Partial synchronization in a network of neural oscillators," *SIAM J. Appl. Math.* 57, 252-293.
- Terman, D. & Wang, D. [1995] "Global competition and local cooperation in a network of neural oscillators," *Physica D81*, 148-176.
- Traub, R. D. & Miles, R. [1991] *Neuronal Networks of the Hippocampus* (Cambridge University Press, Cambridge).
- Troy, W. [1978] "The bifurcation of periodic solutions in the Hodgkin-Huxley equations," *Quart. Appl. Math.* 36, 73-83.
- Wang, X.-J. [1993] "Ionic basis for intrinsic 40 Hz neuronal oscillations," *NeuroReport* 5, 221-224.
- Wang, X.-J. [1993] "Genesis of bursting oscillations in the Hindmarsh-Rose model and homoclinicity to a chaotic saddle," *Physica D62*, 263-274.
- Wang, X.-J. [1998] "Calcium coding and adaptive temporal computation in cortical pyramidal neurons," *J.Neurophysiol.* 79, 1549-1566.
- Wang, X. J. & Rinzel, J. [1995] "Oscillatory and bursting properties of neurons," *Brain Theory and Neural Networks*, ed. Arbib, M. A. (The MIT press, Cambridge, MA).

Williams, T. L. & Sigvardt, K. A. [1995] "Spinal cord of lamprey: Generation of locomotor patterns," *Brain Theory and Neural Networks*, ed. Arbib, M.A. (The MIT press, Cambridge, MA).

Wilson, C. J. [1993] "The generation of natural firing patterns in neostriatal neurons," *Progress in Brain Research*, eds. Arbuthnott, G. W. & Emson, P. C. 99, pp. 277-297.

Wilson, C. J. & Kawaguchi, Y. [1996] "The origins of two-state spontaneous membrane potential fluctuations of neostriatal spiny neurons," *J. Neurosci.* 16,

2397-2410.

Wilson, H. R. & Cowan, J. D. [1972] "Excitatory and inhibitory interaction in localized populations of model neurons," *Biophys J.* 12, 1-24.

Wilson, M. A. & Bower, J. M. [1989] "The simulation of large scale neural networks," *Methods in Neuronal Modeling*, eds. Koch, C. & Segev, I. (The MIT Press, Cambridge, MA).

Wu, H.-Y. & Baer, S. M. [1998] "Analysis of an excitable dendritic spine with an activity-dependent stem conductance," *J. Math. Biol.* 36, 569-592.