

平均，折奇异点，和环面鸭解：解释耦合神经元模型中簇与峰的过渡

Kerry-Lyn Roberts¹, Jonathan E. Rubin², and Martin Wechselberger¹

¹School of Mathematics and Statistics, University of Sydney, F07, NSW 2006 Sydney, Australia

²Department of Mathematics and Center for the Neural Basis of Cognition, University of Pittsburgh, Pittsburgh

Received August 11, 2014; accepted July 29 2015; published online: October 20, 2015

Abstract

在本文中，针对耦合的可产生簇放电的神经元模型，我们确定了其簇与峰转换的一般分岔情形，并阐明了折奇异点在这些情形中的中心作用。我们论文中的折奇异点出现在快-慢平均的背景下，因此我们的结果与环面鸭解的研究有关。环面鸭解是一种最近发现的一类常微分方程（ODE）解，具有沿相空间排斥结构的振荡偏移 [J.Burke 等人, J.Math.Neurosci., 2 (2012), 1-30]; 特别的，我们将这项研究扩展到具有两个慢变量和对称性的系统，并大大超出了 Best 等人提出的对活动转换的分析。

关键词: 几何奇异摄动理论; 多时间尺度; 平均化; 折奇异点; 环面鸭解; 簇放电; 神经元动力学

1 引言

神经元的簇行为由于其数学的复杂性和在驱动呼吸和激素释放等重复行为中的核心作用，一直是理论上的关注焦点（见 [9]）。基于快-慢分解，识别快子系统分岔结构，和平均 [27,20]，我们能更好地理解出现在两时间尺度单神经元模型中的各种各样的簇，这些方法也可以用来解释静止，特定形式的簇，和单神经元峰发放之间的转换（见 [36,31,17]）。然而，在神经网络模型中，这种活动模式之间的转换却鲜为人知。在这项工作中，我们确定了一对耦合的神经元模型中对应于簇和峰之间转换的一般分岔情形，并阐明了折奇异点 [13,38,34] 和鸭解在这些情形中的中心作用。在我们的工作中，折奇异点出现在快-慢平均的背景下，因此我们的结果与环面鸭解的研究有关，环面鸭解是一种最近发现的一类常微分方程（ODE）解，具有在相空间 [21,2] 中沿着排斥结构的振荡偏移；特别的，我们的工作将研究内容拓展到了具有两个慢变量和对称型的系统。

大多数神经元模型表现出多时间尺度，导致了所谓的奇异摄动系统。在具有多个时间尺度的模型中，随着参数的变化而发生的活动转变可以产生丰富的动态行为，导致有趣的（有时是违反直觉的）现象。一个典型的例子出现在 II 型（共振器）神经元模型中，例如二维奇异摄动的 FitzHugh-Nagumo 模型。这里，从可兴奋力学到振荡动力学的转换是通过一个奇异的 Andronov-Hopf (AH) 分岔发生的，该分支与整个系统平衡点通过临界流形的折点（即快速动力学的平衡点流形）有关。这种奇异的 AH 分岔在一个中间的时间尺度上产生了小的振幅振荡（即既不慢也不快）。随后，这个奇异的分岔产生了一个鸭解爆炸 [16,23]，在一个指数级小的参数区间内，一个周期轨道族的振幅急剧增长。每一个周期轨道都是一个鸭解环，这意味着它包括一个跟随临界流形排斥部分的成分；随着分岔参数的变化，鸭解幅度增长，直到标准弛豫振荡出现。

在高维多时间尺度模型中，参数的变化可能会导致更复杂的活动转变。例如，具有（至少）两个慢变量的模型可能会表现出从可兴奋状态到混合模式振荡（MMOs）到弛豫振荡的转变。MMO 模式由大小振幅振荡组成。从可兴奋振荡动力学到混合模式振荡动力学的转变也通过一个奇异 AH 分岔 [18] 发生，它在 MMO 模式突然出现之前产生了小的振幅振荡。

因此，在至少有两个慢变量的问题中，奇异 AH 分岔的展开比低维情况更为复杂。已经表明，MMOs 可以涉及通过二（或更高）维临界流形的一（或更高）维折叠附近的鸭解，并沿着一个排斥（超）表面移动，直到最终跳开。位于折叠位置的特殊奇点，称为折奇异点 [34,39]，在跨越曲面的折叠过程中起着至关重要的作用。MMO 模式中的小振幅振荡是由折奇异点 [38] 或者折鞍-结点 II 型 (FSN II) 奇点 [24] 附近的一条通道产生的。FSN II 型是余维 1 的 (codim-1)，与奇异的 AH 分岔 [24,18] 密切相关。我们建议读者参考 [13] 关于 MMOs 和鸭解的综述。在兴奋性的背景下，其他重要的折奇异点是折鞍点 [40,25] 和折鞍结点 I 型 [37] 奇点，其中相应的分支扮演着放电阈值流形的作用。

簇发放解的特点是快速振荡的活动阶段或峰值突然交替以及没有峰值的静息阶段。在一个奇异摄动神经元模型中，至少需要两个快速变量来允许这些快速振荡。同样，折叠结构可能在涉及（某些类型的）簇发放活动的转变中发挥重要作用。一个具有簇放电的 1 慢/2 快系统的主要例子由一个所谓的折/折环簇发放给出，如图 1 所示。在这种模型中，一个典型的活动转变是从静止到簇放电，然后再到峰放电。从静止到簇放电的过渡自然与一个奇异的 AH 分岔和一个鸭解爆炸有关。另一方面，在这个模型中，从峰到簇的转变已经被证明涉及到一个周期解的流形的折叠（图 1 中所示的绿色表面）[21,4]。在这种情况下，随着参数的变化，峰放电的解失去了它的稳定性，例如，当它在周期解的流形上从吸引分支到排斥分支。这与静止状态从临界流形的稳定（较低的）分支（图 1 中的红色曲线）穿过到不稳定的中间分支时失去其稳定性非常相似。本文认为，奇异环面分岔在从峰到簇的转变过程中作为奇异 AH 分岔的对应物。也就是说，峰发放的解在一个奇异的环面分岔中失去了稳定性，从而产生了小的振幅调制峰（AMS）解，然后在环面鸭解爆炸 [21,4,12] 中振幅突然增长。环面可能通过折叠部分从周期解流形的吸引分支到排斥分支。峰发放到簇发放转变的细节是非常微妙的，需要额外的理论：平均的方法可以用来获得一个慢（或减少）平均系统，描述沿着快速子系统周期轨道族的缓慢移动，对应于簇发放中的峰 [27,17,20]，这个系统扮演了一个角色，仍有待完全理解，在分析参数变化如何诱发簇发放和峰放电行为之间的过渡。

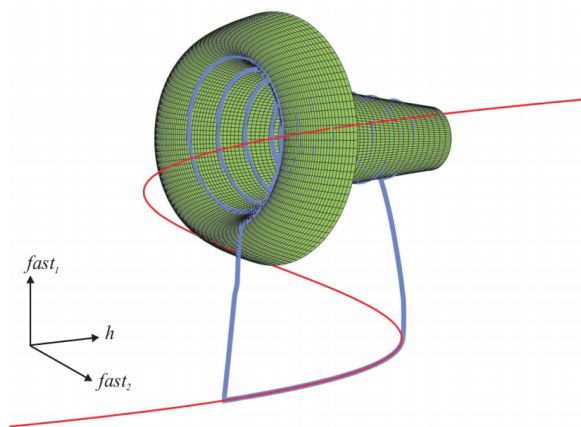


Figure 1: 1 慢/2 快系统相空间中的折/折环簇结构示意图；图改编自 [3]。红色的 S 形曲线是一个关于平衡点的流形，而绿色的曲面是一个关于层问题的周期轨道的流形。注意绿色表面的外部不稳定分支与内部稳定分支之间的折结构。蓝色轨迹代表在低折点附近退出这个阶段之前，跟随低吸引分支的红色流形在静息阶段的一个典型的簇放电的解，在快速过渡到活跃的簇放电状态过程中，解遵循绿色的内部稳定流形分支，然后在靠近上折点的地方退出，然后回到静息阶段，完成周期性运动。

在本文中，我们考虑了哺乳动物脑干 [5,6,7] 的 pre-Botzinger 复合体 (pre-BotC) 的两突触耦合呼吸神经元模型中与簇放电和峰放电活动之间转换相关的问题。在之前的工作中，Best 等人使用具有两个慢变量 [3] 的快-慢分解方法分析了这种转换。数值延拓表明，在两神经网络中，簇放电的活动阶段可以终止于快速子系统中周期轨道 (SNPO) 的鞍结点分岔，作为一个慢变量，可以作为分岔参数进行变化，并推断出该 SNPO 将扩展到二维慢变量参数空间中的分岔曲线 \mathcal{B} 。因此，将平均方法应用于域 $\mathcal{O} \in \mathbb{R}^2$ ， \mathcal{B} 为界（通过直接数值模拟估计）和临界流形的折曲线，其中快速子系统表现出稳定的周期振荡。

Best 等人使用数值模拟来搜索 \mathcal{O} 中简化平均系统的零斜线，并识别它们的交点。基于这些结果，他们改变了模型神经元和另一个模型参数之间的耦合强度，并近似了该双参数空间的边界，该空间分离了具有定性不同的简化问题特征的区域和相应的全系统解 [3]。计算出的几条转换曲线似乎合并了，大概是在一个组织中心。在这项工作中，我们确定了与之前

确定的过渡相关的实际分岔，以及其他之前没有注意到的分岔。我们通过研究一个简化平均问题中的相应分岔来解释整个系统的所有这些分岔。Best 等人将两个体系之间的特殊过渡与简化问题平衡的叉型分岔联系起来。其他的转变则归因于在 \mathcal{O} 中出现的各种简化系统平衡的现象；然而，没有发现与这些转变相关的分岔。我们展示了这些未识别的分岔的发生和折叠结构 \mathcal{B} 有紧密的关系，这形成了简化问题中 \mathcal{O} 的边界。

我们的工作确定鸭解在模型神经元对的活动转变的分岔中起着关键作用。除了在简化平均系统中找到的鸭解外，我们还两神经元模型中定位并跟踪奇异环面分岔的相应曲线。因此，我们认为这些鸭解是环面鸭解 [2,4,21] 的一般对应物，即沿着快子系统周期轨道的排斥族的振荡解，它们存在于具有一个慢变量和一维简化平均动力学的系统的单参数族中。在我们的二维平均系统中，我们识别了在具有两个（或更多）慢变量 [34,38,39] 的奇异摄动系统中，典型的折鞍点和折奇异点。这些一般折奇异点的余维 1 分叉，称为折鞍-结点 [24,18]，与我们在耦合神经元模型中观察到的活动模式的转变密切相关。特别地，我们在我们的系统中发现了两种不同类型的折鞍-结点（FSN）分岔，FSN II 型和 III 型，它们都与完整模型中的奇异环面分岔有关。FSN III 是一种新颖的分岔，是由耦合一对相同神经元引起的对称性的结果，在本工作中首次进行了研究。

在过去，在神经模型中使用平均和几何奇异摄动理论几乎只集中于具有单一慢变量的系统；参见 [27,33,31,10,30,20]。唯一的例外是胰腺 β 细胞模型的分析 [32]，簇放电 R15 神经元的分析 [8]，呼吸神经元的分析等 [3]，在此之上构建了这项工作。我们通过对系统参数的数值持续平均平衡，通过研究折平衡点和它们参与的分岔，以及通过建立全系统和平均系统中相应的分岔现象之间的关系，我扩展了过去对具有两个慢变量的平均系统的工作。这些结果为突触耦合的模型神经元中可能出现的动态类型以及它们之间可能发生的转换类型提供了新的见解，我们非常详细地描述了这一点。那些涉及折奇异点的跃迁表明了附近参数值的鸭解和相关的复杂动力学的存在，我们也提供了这些出现的数值证据。我们想强调的是，在平均快-慢系统中分析折点附近流的正规几何奇异摄动理论迄今为止还没有发展起来，这是未来的主要任务。

本文的其余部分组织如下。在第 2 节中，我们简要描述了在我们的分析中发挥作用的模型 (2.1) 和相关结构，并简要回顾了早期对两神经元模型 [3] 的活动模式进行分析的主要发现。在第 3 节中，我们将两神经元模型系统的分岔结构作为特定的参数，也在过去的工作中考虑，是变化的。识别出对应于模型动力学的变化的分岔，并发现了几个分岔曲线在一个组织中心合并。为了更好地理解突发动力学的来源，在第 4 节中，我们使用几何奇异摄动方法，通过数值连续探讨了平均简化问题中平衡点、折奇异点及其分岔的参数依赖性。在第 5 节中，我们继续通过提出和分析一个规范的模型系统来支持我们的数值结果，该系统可以被分析地看到其准确地包含这些关键的结构和分岔。最后，我们在第 6 节中以讨论结束。

2 Butera 模型

我们关注 pre-BotC[5] 中呼吸神经元的模型。该模型在一个基于电导的框架中制定，每个神经元由一个非线性 ODEs 系统控制，该系统描述其膜电位的时间演化和相关的离子电导激活，忽略了空间结构。对于两个耦合神经元，这个模型采用了这样的形式

$$\begin{aligned} v'_i &= (-I_{NaP} - I_{Na} - I_K - I_L - I_{tonic-e} - I_{syn-e})/C, \\ n'_i &= (n_\infty(v_i) - n_i)/\tau_n(v_i), \\ h'_i &= \epsilon(h_\infty(v_i) - h_i)/\tau_h(v_i), \\ s'_i &= \alpha_s(1 - s_i)s_\infty(v_i) - s_i/\tau_s, \end{aligned} \tag{2.1}$$

这里 $i = 1, 2$ ， $0 < \epsilon \ll 1$ 。系统 (2.1) 的离子电流为 $I_{Na} = g_{Na}m_\infty(v)(1 - n)(v - E_{Na})$ ， $I_K = g_Kn^4(v - E_K)$ ， $I_{NaP} = g_{NaP}m_{P,\infty}(v)h(v - E_{Na})$ ， $I_L = g_L(v - E_L)$ ，其中 $x_\infty(v) = (1 + \exp((v - \theta_x)/\sigma_x))^{-1}$ 对每个 $x \in \{h, m, m_P, n, s\}$ 和 $\tau_x(v) = \bar{\tau}_x / \cosh((v - \theta_x)/(2\sigma_x))$ 对每个 $x \in \{h, n\}$ 。每个神经元接受一个背景驱动 $I_{tonic-e} = g_{ton}(v_i - E_{syn})$ 代表从其他呼吸区域来的持续突触兴奋，还有一个兴奋的突触电流 $I_{syn-e} = g_{syn}s_j(v_i - E_{syn})$ ， $j = 3 - i$ 和 $v_i - E_{syn} < 0$ ，大多与生理相关的 v_i 范围值。表 1 列出了来自 [5,6] 的模型参数值，也在 [3] 中使用。

模型 (2.1) 可以表现出静息、由重复快速振荡组成的峰发放，峰的活动与没有峰的静息相互交替的簇发放。单神经元模型产生方波（或折同宿）簇，当一个轨迹通过快（或层）子系统的同宿分岔时，就会产生活跃过程终止，在双神经元

模型中，簇发放的活跃阶段可以通过快速子系统的 SNPO 分岔附近的通道终止，导致 top hat[3] 或折/折-环簇发放 [20]。SNPO 是将在我们的分析中发挥关键作用的几个分支之一。Butera, Rinzel 和 Smith [5] 在 (g_{ton}, g_{syn}) 参数空间的网格上使用模拟来近似簇发放的边界；见图 2A。在额外的数值模拟之后，Best 等人 [3] 改进了这个相图，并在簇发放和峰状态内添加了额外的边界，以区分每种行为的两种不同形式，对称和不对称；见图 2B。图 2B 中区域对应的四种不同活动模式的时间轨迹如图 3 所示。在簇发放中，簇是同步的，但簇中的两个神经元的峰不同步；神经元在峰发放中也不同步。活动分类为对称与不对称反映了慢变量 (h_1, h_2) 的动力学。我们的第一个目标是在 Butera 模型 (2.1) 中识别与这些不同活动机制之间的转换相关的分岔结构，这在第 3 节中完成。

Table 1: Butera 模型 (2.1) 中的参数值。

参数	值	参数	值	参数	值	参数	值
g_{NaP}	2.8nS	E_{Na}	50.0mV	$\theta_{m,P}$	-40mV	$\sigma_{m,P}$	-6mV
		$\bar{\tau}_h/\epsilon$	10000msec	θ_h	-48mV	σ_h	6mV
g_{Na}	28nS			θ_m	-34mV	σ_m	-5mV
g_K	11.2nS	E_K	-85.0mV				
		$\bar{\tau}_n$	10msec	θ_n	-29mV	σ_n	-4mV
g_L	2.8nS	E_L	-65.0mV	C	21pF	E_{syn}	0mV
α_s	0.2msec^{-1}	τ_s	5msec	θ_s	-10.0mV	σ_s	-5mV

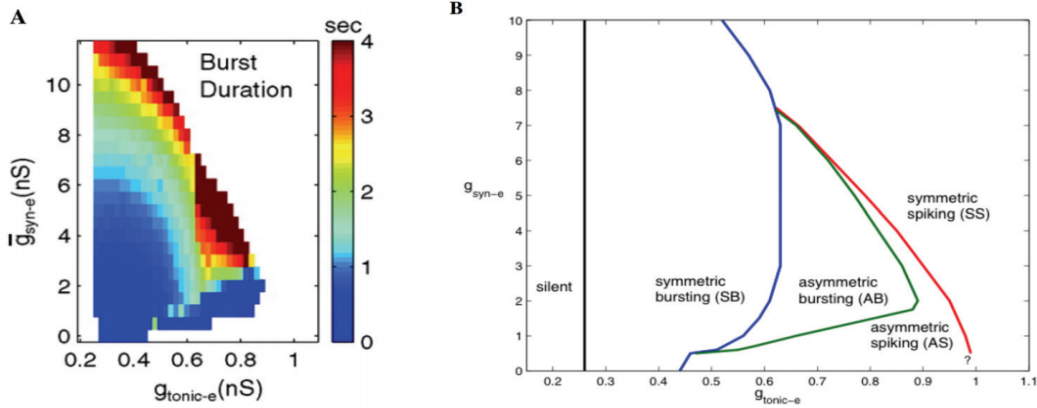


Figure 2: 模型 (2.1) 活动机制的边界。A: (g_{ton}, g_{syn}) 参数空间中的簇放电区域，由 Butera、Rinzel 和 Smith 识别的，按簇放电持续时间进行颜色编码；图改编自 [5] 并经许可使用。B: 由 Best 等人确定的簇放电和峰放电区域；图改编自 [3]。

Best 等人 [3] 使用平均和几何奇异摄动技术来解释簇发放和峰发放。他们的方法是计算一个二维平均简化问题，并确定平衡点及其分岔 (见第 4 节)。虽然这一分析对观察到的四种不同状态给出了明确的解释，但它也留下了一些悬而未决的问题。仔细观察它们的分岔图 ([3] 中的图 15)，我们发现单个平衡分支出现或终止于某些特定参数值。这些不连续点对应平均系统的平衡点达到边界振荡活动的边界 \mathcal{O} 时的参数值。平衡分支在折点处的终止实际上不是合理的，因为动力系统理论告诉我们，这样一个结构变化通常与分岔相关。在这项工作中，我们能够识别出平均简化问题中与活动模式的变化相关的完整的分岔结构，包括之前没有注意到的几个问题，如第 4 节所示。

对于 $g_{syn} = 3.0$ 的全系统 (2.1) 的单参数分岔图 (相对于 g_{ton})。平衡点用灰色线表示，周期轨道用黑色轨道表示 (实心表示稳定，虚线表示不稳定)。对于低的 g_{ton} ，平衡分支在亚临界奇异 AH 分岔 (黑点) 中失去稳定性，随后经历一个不完全的鸭解爆炸，结束于同宿点 (Hom, 灰点)。进一步地，平衡分支经过两个鞍结点分岔 (这里只显示一个)，对于大的 g_{ton} ，出现了另一个亚临界 AH 分岔 (也没有显示)。周期轨道的不稳定分支经过 SNPO 分岔，最终稳定在叉形分岔中。由此产生的主要稳定周期轨道族 (SS) 是 $g_{ton} \approx 0$ 的结果。本文描述了这个周期轨道分支的分岔 (红点: PF, 超临界叉

形分岔；绿点： TR_a ，环面分岔；蓝点： TR_s ，环面分岔）。注意，沿非对称分支经过 TR_a 之后以及沿对称分支经过 TR_s 之后也有其他分支，最终两个分支终止（主要周期轨道终止在一个非常接近黑点的同宿分岔中），但这些分岔与我们无关。插图：在 PF/TR_s 和 AH 附近的放大图。

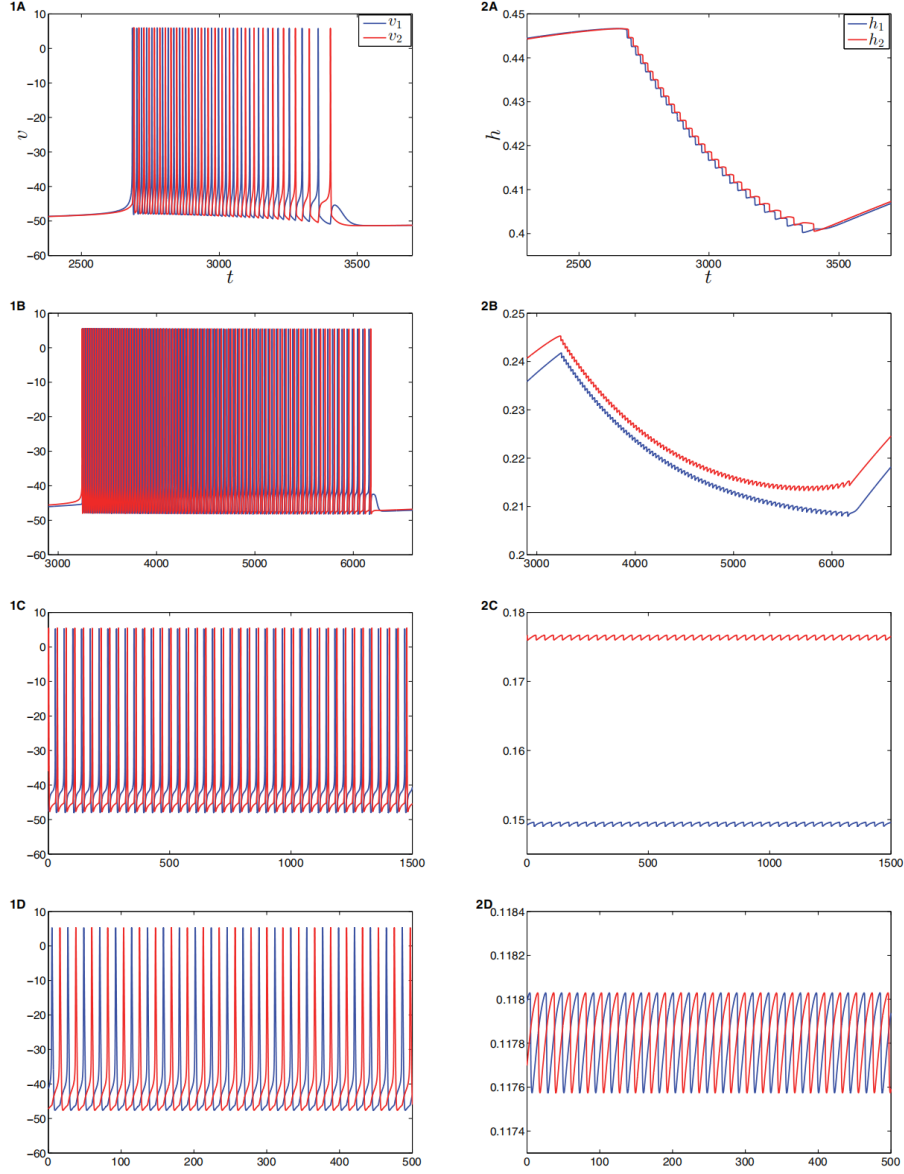


Figure 3: 当 $g_{syn} = 3.0$ 时模型 (2.1) 的活动模式。1A-1D: 对称簇放电 ($g_{ton} = 0.45$)、不对称簇放电 ($g_{ton} = 0.75$)、不对称峰放电 ($g_{ton} = 0.877$) 和对称峰放电 ($g_{ton} = 0.99$) 的 v_1 (蓝色) 和 v_2 (红色) 的时间轨迹。在簇放电的情况下, 只显示了一个簇放电。2A-2D: 在与 1A-1D 相同的 g_{ton} 值下, 慢变量 h_1 (蓝色) 和 h_2 (红色) 的时间轨迹。

3 完整系统的分岔分析

3.1 单参数分岔图与相关的活动模式

虽然完整的 Butera 模型 (2.1) 的分岔结构非常复杂, 但我们只关注那些与活动模式中的转换相关的分岔。图 4 显示了对于固定的 $g_{syn} = 3.0$ 时, 参数 g_{ton} 的单参数分岔图。对于 g_{ton} 的最大值, 我们能够识别出一类稳定的周期轨道, 我们称之为 SS。这个 SS 分支负责在模型中观察到的对称峰放电活动 (见图 3, $g_{ton} = 0.99$, 图中 1D 和 2D)。随着 g_{ton} 值的减小, SS 分支在超临界叉形分岔 (PF) 处失去了稳定性。PF 分岔标志着从对称峰放电到非对称峰放电 (SS 到 AS) 的

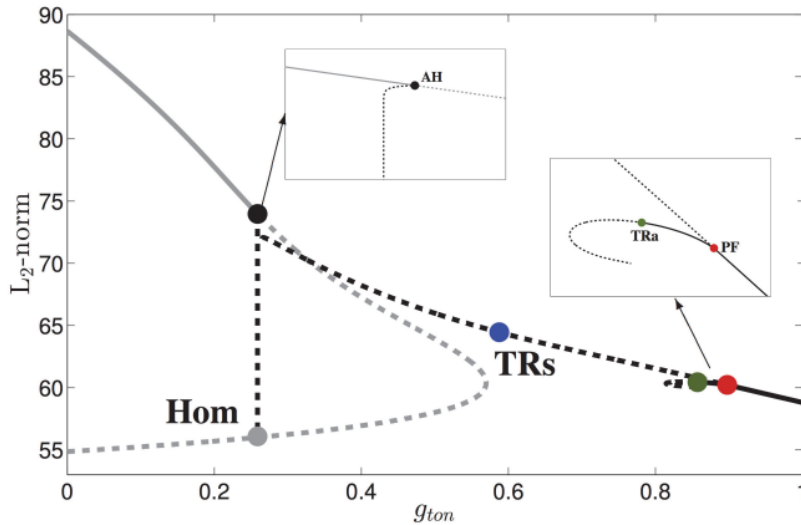


Figure 4: 当 $g_{syn} = 3.0$ 时模型 (2.1) 的活动模式。1A-1D: 对称簇放电 ($g_{ton} = 0.45$)、不对称簇放电 ($g_{ton} = 0.75$)、不对称峰放电 ($g_{ton} = 0.877$) 和对称峰放电 ($g_{ton} = 0.99$) 的 v_1 (蓝色) 和 v_2 (红色) 的时间轨迹。在簇放电的情况下, 只显示了一个簇放电。2A-2D: 在与 1A-1D 相同的 g_{ton} 值下, 慢变量 h_1 (蓝色) 和 h_2 (红色) 的时间轨迹。

转变。我们只继续在叉型分岔的周期轨道的一个稳定分支, 因为第二个分支是相同的, 即具有相同的 L_2 范数, 因为系统 (2.1) 的对称性是由耦合两个相同的神经元引起的。图 3 ($g_{ton}=0.877$, 图中 1C 和 2C) 显示了 AS 模式的一种实现。通过对称性, 第二个实现是简单地通过切换颜色来给出的。

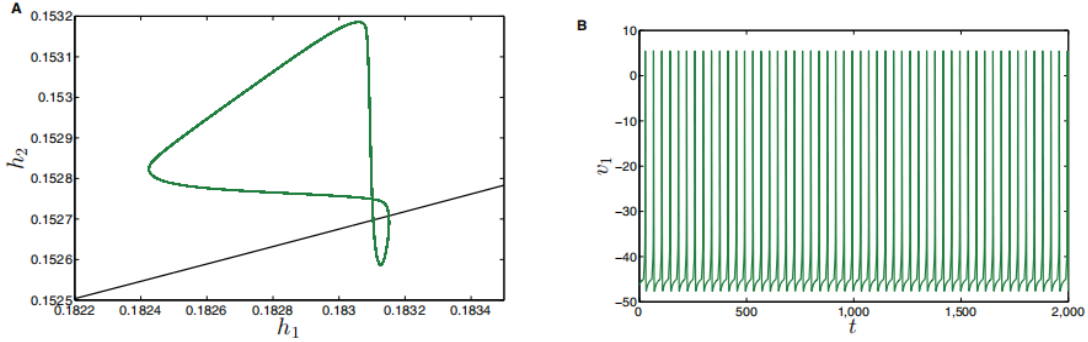


Figure 5: 整个系统在 $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.87, 3)$ 时的轨迹, 就在 TR_a 发生之前。对于这种特殊的参数选择, 整个系统显示为 AS。A: 将整个系统的轨迹投影到慢相平面上。黑色的曲线是层问题的 SNPO 分岔的延续 (见第 4 节)。B: 其中一个神经元的电压时间轨迹; 我们观察 AS, 另一个神经元的电压峰值与这些神经元发生反相位 (未显示)。

随着 g_{ton} 的进一步降低, 稳定的 AS 分支在超临界环面分岔 (TR_a) 中失去了稳定性。图 5 中所示的 AS 模式分岔到图 6 中所示的 AMS 模式。在图 7A 所示的返回图中, 可以清楚地识别出环面结构。返回图是通过设置一个 Poincare 截面并记录流穿过该部分来构建的。在相空间中, 这部分是通过固定一个 (2.1) 的变量, 观察通过环面吸引子余维 1 表面来构造的。我们演化了整个系统, 并在一个适当的瞬态时间后, 记录轨迹横向穿过 Poincare 截面的时间。Poincare 映射本身是通过绘制一个变量的值来构建的, 这个变量在 Poincare 截面不是恒定的, 而不是该变量在前一个交叉的值。这种 AMS 暗示了快速子系统周期轨道分支相遇的折点附近的通道, 这将在第 4 节中考虑。

随着 g_{ton} 进一步下降, 环面开始迅速分解; 参见图 7 的 B-D。观察到复杂的发放模式 (图 8-9), 这标志着从 AS 模式到非对称簇发放模式 (AS 到 AB) 的转变, 最终导致图 3 (面板 1B 和 2B) 和 10 中 $g_{ton} = 0.75$ 中观察到的 AB 模式。因此, TR_a 的分岔与 AS 到 AB 的边界密切相关。

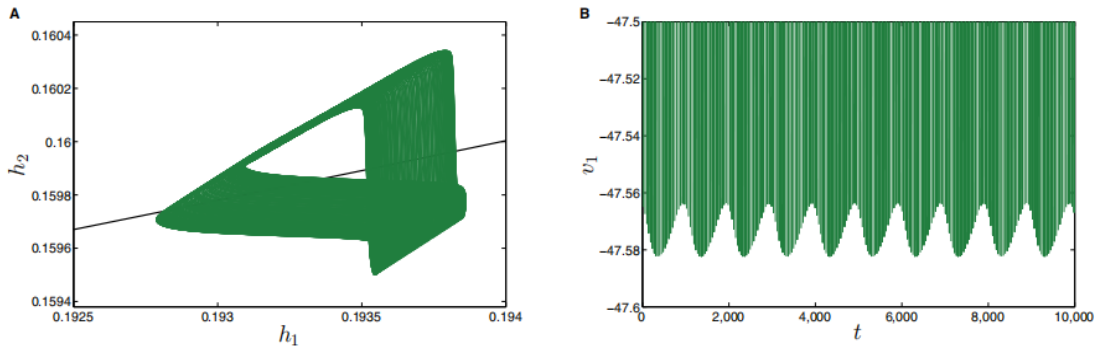


Figure 6: 整个系统在 $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.87, 3)$ 时的轨迹（绿色），其中 g_{ton} 刚好低于 TR_a （如图 7A 所示）。对于这种特殊的参数选择，整个系统显示了 AMS。A: 整个系统的轨迹随着层问题 SNPO 分岔曲线（黑色）投影到慢相平面上。B: 电压时间轨迹，放大后聚焦于峰值波谷。由于相空间环面，我们在电压中看到一个 AMS 模式。

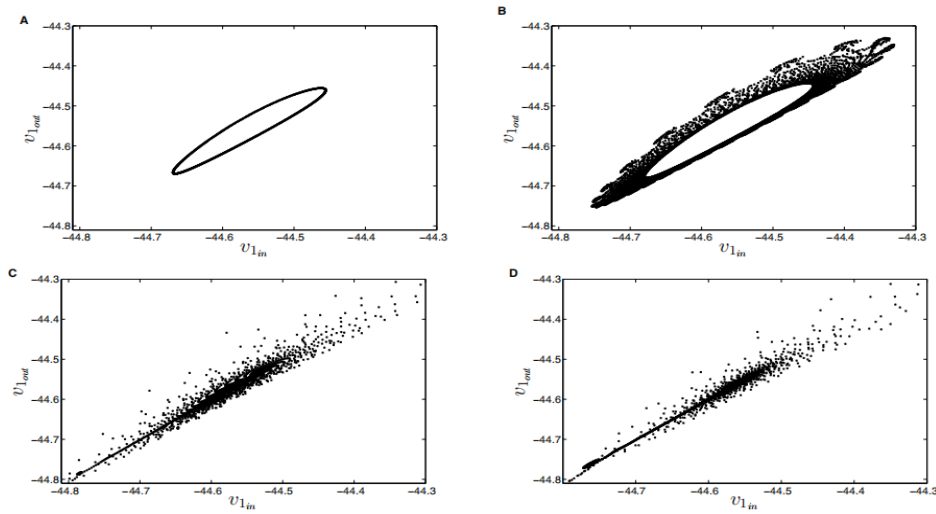


Figure 7: 返回整个系统的流 (2.1)。A: $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.85679, 3)$ 。整个系统显示了 AMS；请参见图 6。我们可以清楚地看到一个环面的形成。B: $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.856765, 3)$ 。这个环面开始分解。C: $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.85676, 3)$ ，就在环面开始分解之后。D: $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.8565, 3)$ 。对于面板 C 和面板 D，整个系统表现出复杂的簇放电模式。

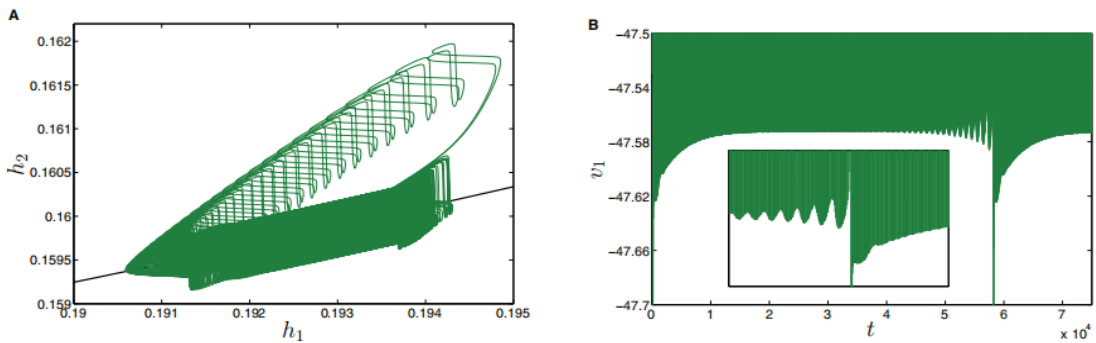


Figure 8: 对于 $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.8565, 3)$ 整个系统的轨迹（绿色），对于刚好低于 TR_a 的 g_{ton} （也如图 7D 所示）。A: 整个系统的轨迹随着层问题 SNPO 分岔曲线（黑色）投影到慢相平面上。B: 轨迹的电压时间轨迹，放大后聚焦于峰值波谷。我们观察到一个复杂的模式，其中振幅调制发生在每个簇放电的结束。

观察到的 AB 模式（例如，参见图 10）实际上并不是周期性的，而且我们不能继续使用像 AUTO [14,15] 这样的连续软件包来持续这些簇发放模式。尽管如此，我们仍然能够识别出一个与从 AB 到对称簇发放（AB 到 SB）的转变密切相关的分岔结构。回忆在 PF 分岔中产生的不稳定的 SS 模式，当我们沿减少 g_{ton} 的方向继续这个不稳定的 SS 分支时，它也经历了一个环面分岔 (TR_s)（见图 4）。这种分岔发生在我们数值观察 AB 到 SB 跃迁的附近。由于两个弗洛凯乘子随着我们通过 TR_s 分岔减小 g_{ton} 而不稳定，并且数值观察到的从 SB 到 AB 的转变发生在附近，但对于比 TR_s 分岔更大的 g_{ton} 值，我们推测 TR_s 分岔有助于跃迁，并且是亚临界的。和以前一样，我们期望一个附近的环面分解（虽然环面是不稳定的，但我们真的接近 TR_a 附近时我们不能观察到这个分解），然后将参与一个不稳定的对称 AMS 模式以及稳定的 SB 模式，根据我们的数值观察。这种关系，以及 TR_a 分岔与 AS 到 AB 跃迁的关系，将在第 4 节中变得更加清晰，在这里我们在几何奇异摄动理论背景下确定了这些环面分岔的相应分岔结构。

当我们进一步减少 g_{ton} 时，我们观察到从 SB 到静息状态的最终转变。细微的数值表明，SB 的静息阶段变得越来越长，这表明终止部分涉及到了一个同宿分岔。另一方面，如果我们继续在增加 g_{ton} 的较低的 g_{ton} 值发现的 Butera 模型的静止（非峰发放）状态，那么稳定平衡态在（亚临界）AH 分岔中失去稳定性（见图 4）。分岔不稳定的小振幅振荡通过不完全鸭解爆炸再次快速分岔，终止在鸭解同宿终止。这一进展暗示了 AH 分岔的奇异性质。它还表明，在 SB 状态和静息状态之间有一个很小的双稳态窗口（我们通过数值观察到的）。同样，向稳定的、高度不规则的 SB 模式的精确分岔序列是未知的。

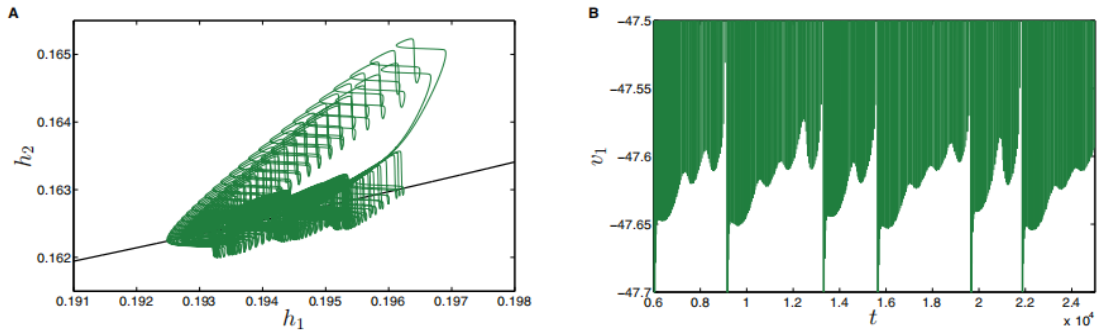


Figure 9: $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.8565, 3)$ 时全系统的轨迹（绿色），低于 TR_a 分岔。A: 整个系统的轨迹随着层问题 SNPO 分岔曲线（黑色）投影到慢相平面上。请注意，真正的吸引子是相当混乱的，我们在这里只显示了它的一部分。B: 电压时间轨迹，放大后聚焦于峰值波谷。

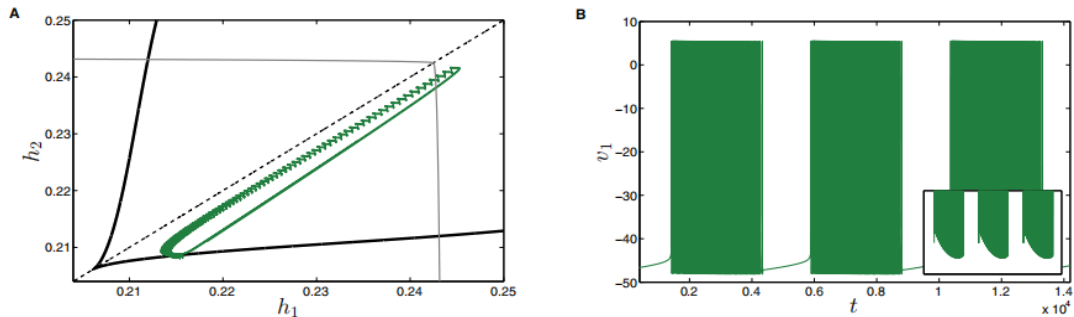


Figure 10: $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.75, 3)$ 的全系统的轨迹（绿色），其中模型显示了一个典型的 AB 模式。A: 整个系统的轨迹随着层问题 SNPO 分岔曲线（黑色）投影到慢相平面上。 $h_1 = h_2$ 对称轴用黑色虚线表示。细灰色线是 F1（层问题的平衡折叠的延续；参见 (h_1, h_2) 中的 4.1 节），它近似于静息阶段的结束。B: 轨迹的电压时间轨迹。右下角的插图显示了底部区域的缩放。

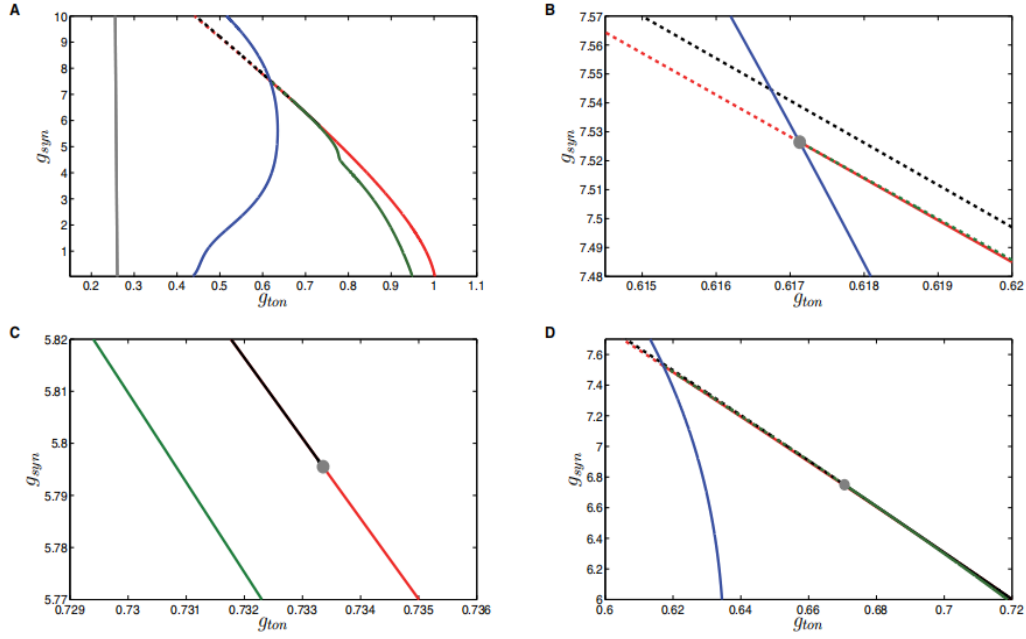


Figure 11: 对整个系统的延续结果。面板 A 到 D 显示了 $\epsilon/\bar{\tau}_h = 10^{-5}$ 的全系统 (2.1) 的两个参数分岔图。不同的颜色表示不同的分叉 (蓝色、 TR_s 、绿色、 TR_a 、红色、PF、黑色、SNPO、灰色、AH)。A: 所考虑的所有参数值范围内的分岔曲线。B: 在组织中心附近缩放 (用灰色圆圈标记), TR_s 、 TR_a 和 SNPO 曲线碰撞。C: 放大图显示了 PF 分岔的临界性的变化。我们看到 SNPO 分支从余维 2 (codim-2) 分岔 (用灰色圆圈标记) 中出现。不幸的是, 红色和黑色曲线之间的角度非常小, 以至于人们无法用眼睛来区分这些曲线 (与图 12 中的图相比)。D: 在余维 2 TR_a -SNPO 分岔附近缩放。同样, 绿色曲线和黑色曲线之间的角度是如此之小, 以至于人们无法用眼睛来区分这些曲线, 尽管人们可能会确信这些曲线更接近 $g_{ton} \approx 0.67$ (与图 12 中的草图相比)。在所有的面板中, 红色和黑色的虚线表示 SNPO 和 PF 分岔曲线对观察到的活动模式没有影响的区域。

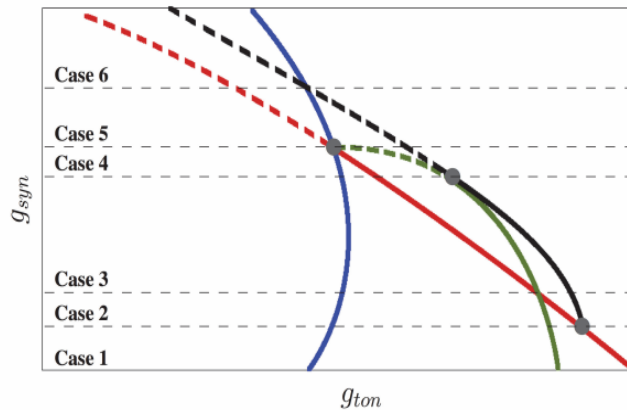


Figure 12: 图 11 的示意图缩放, 突出显示了余维 2 点 (灰色圆圈) 和组织中心附近的结构。请参见图 11 所示的描述的分支。红色和黑色虚线表示 SNPO 和 PF 分岔曲线对观察到的活动模式没有影响的区域, 而绿色虚线表示 TR_a 分岔中没有稳定解的区域。PF 改变了 SNPO 和 PF 曲线相遇时的临界状态。细的黑色虚线表示六种不同情况之间的边界, 将在第 4 节中详细讨论。

总之，我们已经确定了四个重要的分岔 (AH, TR_a, TR_s, PF)，它们可能与图 2B 中观察到的五种活动模式 (静息、SB、AB、AS、SS) 的边界有关。图 11A 显示了在 (g_{ton}, g_{syn}) 参数空间中使用 AUTO 自动完成的四个余维 1 分岔的延续。图 2b 和图 11A 之间的第一个比较显示了良好的一致性，除了较低 g_{syn} 的值。差异的产生是由于使用不同的技术来寻找不同活动区域之间的边界。图 11A 中的边界是基于完整的系统的分岔分析，而图 2B 中的边界是由蛮力模拟产生的，导致难以区分低 g_{syn} 值时的簇发放和峰发放。在第 4 节中，我们对平均简化问题进行了分析，并进一步讨论了我们的结果在哪里分解，以及这可能如何导致图 2B 和图 11A 之间的差异。此外，我们强调，虽然图 11A 中的 PF 分岔曲线清楚地标志了从 SS 到 AS 的转变，但环面分岔曲线仅作为接近其他活动模式之间的转变的替代。

3.2 双参数连续性

在这个模型中有其他以前没有确定过的分岔结构。当我们在 (g_{syn}, g_{ton}) 参数空间中向更大的 g_{syn} 值延续 PF 分支 (从图 12 中的案例 1 开始) 时，我们观察到一个余维 2 分岔 (一个退化的 PF 分岔)，其中 PF 的临界性从超临界变为亚临界 (也见图 11C)。在这个余维 2 点，出现了 SNPO 的一个分支，是一个余维 1 分岔分支。数值生成的分岔曲线 (图 11C) 由于它们的邻近性，难以区分，它们的草图如图 12 所示 (黑色显示为 SNPO)。图 13 显示了固定的 $g_{syn} = 6$ 对应的单参数分岔图，显示了 SNPO 分岔和 PF 分岔向亚临界状态的临界切换 (与图 4 中的超临界情况相比)；在 Best[3] 等人的初步分析中没有发现这种 SNPO 分岔，它具有一些重要的意义。特别是，对于固定的 g_{syn} ，存在一个很小区间的 g_{ton} 值区间，其中 SS 和 AS 分支共存，因此该模型表现出对称模式和 AS 模式的双稳定性 (见图 13)。

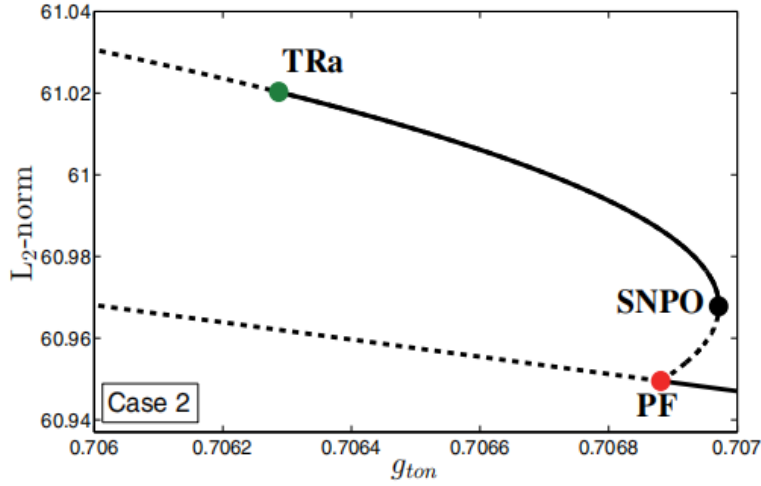


Figure 13: 对于 $g_{syn} = 6$ 时全系统的单参数分岔 (相对于 g_{ton})，Case 2。周期轨道的稳定族用实黑线表示，而不稳定族用虚线表示。对于大的 g_{ton} ，我们看到了主要稳定的周期轨道族 (SS)，它来自于一个亚临界的 AH 分岔 (未显示)。PF 分岔现在是亚临界的，从分岔中产生了一个不稳定的周期轨道族。这些轨道在 SNPO 分岔处与一个稳定的族 (对应于 AS) 合并，在 PF 以上的 g_{ton} 值区间内产生双稳定性。随着 g_{ton} 值的降低，AS 分支在 TR_a 处失去了稳定性。

随着 g_{syn} 的增加， TR_a 分支与 PF 分支交换位置 (图 12 中的案例 3)， TR_a 和 SNPO 分支在另一个案例 3 和 4 之间的余维 2 分岔合并 (折环分岔； TR_a -SNPO)。同样，数值生成的分岔曲线 (图 11A, D) 由于它们的邻近性而难以区分。另一方面，图 14 显示了对于固定的 $g_{syn} = 7$ 相应的单参数分岔图，这表明 TR_a 分岔已经经过了 SNPO 分岔 (与图 13 相比)。在这个分岔之后，AS 族完全失去了其稳定性 (在图 12 中从实线转换为绿色虚线)。与 TR_a 和 SNPO 分支相关联的单参数分岔图不再涉及任何稳定的振荡 (见图 14)。因此，我们将这两个分支显示在图 12 余维 2 分岔点上方虚线部分。

最后，我们观察到另一个余维 2 分岔，其中 TR_s 和 PF 分支相交， TR_a 分支终止 (一个 PF 环面分岔)。这种分岔也可以在数值生成的分岔曲线中观察到 (图 11B)。请注意，PF 分支在这个余维 2 点的两侧仍然是次临界的。与 Best 等人制作的转换图相似 (见图 2B)，我们确定的余维 1 分岔曲线似乎在 $g_{syn} \approx 7.5$ 附近合并，该组织中心是余维 2 的 PF 环

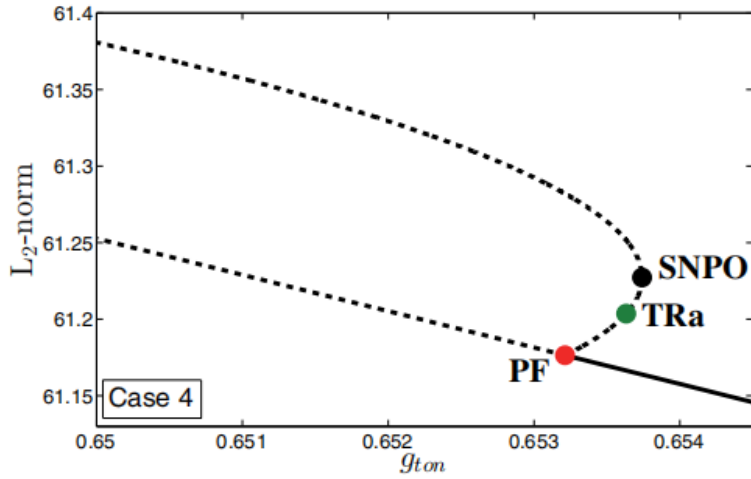


Figure 14: 当 $g_{syn} = 7$ 时全系统的单参数分岔图（关于 g_{ton} ），情况 4。稳定的周期轨道族用实黑线表示，不稳定轨道族用虚线表示。对于大 g_{ton} ，我们看到了主要稳定的周期轨道族（SS），它来自于一个亚临界的 AH 分岔（未显示）。有一个亚临界 PF，周期轨道的两个不稳定分支在一个 SNPO 处合并。请注意，在这种情况下， TR_a 发生在由 PF 发出的周期轨道的较低分支上。因此，除 SS 之外的所有解都是不稳定的。

面分岔点。在 (g_{ton}, g_{syn}) 参数空间中，组织中心显然在调节模型的动态中起着核心作用，特别是我们是否观察到对称或不称的活动模式。

在下一节中，我们将重点转移到几何奇异摄动（GSPT）框架和识别每个余维 1 分岔（ $TR_s, TR_a, PF, SNPO$ ）相应的奇异极限分岔，基于 GSPT 来扩展关于簇发放/峰发放模式（SB, AB, AS, SS）的变化如何发生的解释。奇异极限分岔将同时涉及常规奇点和折叠奇点，因此将与鸭解理论形成一个联系。

4 几何奇异摄动分析

虽然全系统分岔分析是有用的，但这样的分析并不能充分阐明在模型中出现的复杂的簇发放和峰发放模式的起源。虽然我们没有提出一个彻底的维度分析， $\epsilon/\bar{\tau}_h$ 的小尺度导致了 h_1, h_2 的变化率和模型（2.1）其他变量的显著分离，修正 h_1 和 h_2 为慢变量。因此，模型（2.1）有一个六维快速子系统，由 v_i, n_i, s_i 的方程组成，其中两个 h_i 都是固定的。考虑到模型中的时间尺度分离，从 GSPT 的角度来考虑在完整模型中观察到的复杂模式和分岔是有用的。

4.1 层问题

正如 GSPT 中的标准方法一样，我们首先研究了层问题（这里是六维的），它是通过设置（2.1）中的 $\epsilon = 0$ 。层问题的临界点集形成了一个二维临界流形，我们用 \mathcal{S} 来表示，嵌入在 \mathbb{R}^8 中。图 15 显示了该层问题的分岔图，以 $h_1 = h_2 = h$ 为分岔参数，投影到 (v_1, h) 平面上。临界流形由三个分支 $\mathcal{S}_u, \mathcal{S}_m$ ，和 \mathcal{S}_l 组成，由两个鞍结点或折分岔（ F_l 和 F_u ）分开。上分支 \mathcal{S}_u 在大的 h 值时是稳定的，但随着 h 减小通过 AH 分岔失去稳定性。由 AH 发出的周期轨道对应于同相（IP）解，它们总是不稳定的，因此我们忽略了它们。在靠近第一个 AH 的附近，发生了第二个 AH 分岔，从中出现了一类反相（AP）周期轨道。最初，由这第二个 AH 分岔发出的周期轨道分支是不稳定的，但这个分支在 SNPO 上与第二个稳定分支（ \mathcal{P}_s ）合并。当 h 减少时，（ \mathcal{P}_s ）经历另一个 SNPO（标记为 SNPO），在那里它与不稳定周期轨道（ \mathcal{P}_u ）的第三个分支合并。这个不稳定的分支（ \mathcal{P}_u ）终止于 \mathcal{S}_m 上的一个同宿分岔。这个中间分支是鞍型的，具有对称性，有一对不稳定特征值和两对稳定特征值（在同宿时，不稳定对相较稳定特征值有着更大的幅度）。较低分支 \mathcal{S}_l 是稳定的。因此，在较低的平衡点 \mathcal{S}_l 和周期性的折点（SNPO）之间，我们具有双稳定性。这样的双稳态性和周期折点是折/折-环簇发放（见图 15B）的

关键成分。我们继续这些余维 1 分岔，SNPO 和 F_l ，远离对称轴 $h_1 = h_2$ 进入到 (h_1, h_2) 空间。这两个延续都可以看到，在图 10 中，而 SNPO 延续的片段也出现在之前的几个图中。

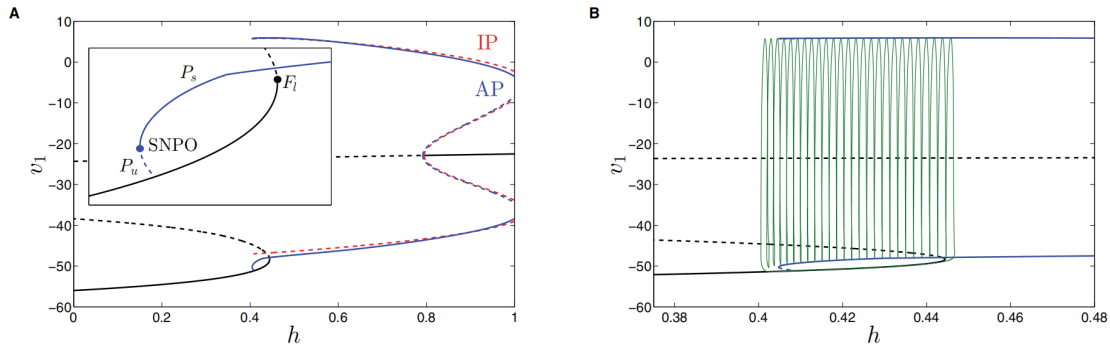


Figure 15: 当 $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.45, 3)$ 时的层问题的单参数分岔图（关于 $h_1 = h_2 = h$ ）。A: 分岔的结构。临界流形用黑色表示。两个周期轨道族来自两个 AH 分支（未标记）——AP 族显示为蓝色，而不稳定的 IP 族显示为红色。稳定（不稳定）周期轨道和平衡族分别用实线（虚线）表示。插入图显示了以周期性折点（SNPO）和平衡点折点（ F_l ）为界的双稳态区间。B: 放大视图，包括 SB 解的投影（绿色）。

4.2 (平均) 简化问题

在 (2.1) 中切换到慢时间尺度 $t = \tau/\epsilon$ ，令 $\epsilon = 0$ 得到下面的简化问题，

$$\begin{aligned}
 0 &= (-I_{NaP} - I_{Na} - I_K - I_L - I_{tonic-e} - I_{syn-e})/C =: f_1, \\
 0 &= (n_\infty(v_i) - n_i)/\tau_n(v_i) =: f_2, \\
 \dot{h} &= (h_\infty(v_i) - h_i)/\tau_h(v_i), \\
 0 &= \alpha_s(1 - s_i)s_\infty(v_i) - s_i/\tau_s =: f_3.
 \end{aligned} \tag{4.1}$$

简化问题的流限制在双折临界流形 $\mathcal{S} := \{f_1 = f_2 = f_3 = 0\}$ 上，由上一小节中出现的层问题的临界点集给出。对于低的 g_{ton} 值，在较低的吸引分支 S_l （几乎）上存在一个稳定的平衡，独立于 g_{syn} ，这定义了神经元的静息膜电位。随着 g_{ton} 的增加，这种稳定的平衡通过较低的折点 F_l 分岔到不稳定的中间分支 S_m 。解现在从附近的静息相过渡到 S_u 附近的活跃相，这代表了一种簇放电活动模式。正规双曲性在较低的折点处丢失，其中轨迹从静息跳跃到活动阶段。这种跳跃行为（通过中间时间尺度从慢时间尺度切换到快时间尺度）在 GSPT 中得到了很好的研究，我们请读者参考相应的文献（详见，如 [23,35]）。

另一方面，在簇发放模式的活跃阶段，解在 \mathcal{S} 附近振荡，但并不密切跟随它。虽然这些振荡是快速的，但它们伴随着在 (h_1, h_2) 空间中的缓慢漂移。振荡运动被限制在层问题中的周期轨道流形 (\mathcal{P}_s) 上。我们想要了解慢变量 h_1, h_2 在 \mathcal{P}_s 附近的演化，主要基于他在区分簇发放和峰发放行为方面的重要性。在过去的工作 [3] 中，我们使用平均 [29,26] 的技术来获得一个平均简化的系统，

$$\begin{aligned}
 \langle \dot{h}_1 \rangle &\equiv \frac{1}{T(h_1, h_2)} \int_0^{T(h_1, h_2)} g(v_{1p}(h_1, h_2; t), h_1) dt =: a_1(h_1, h_2), \\
 \langle \dot{h}_2 \rangle &\equiv \frac{1}{T(h_1, h_2)} \int_0^{T(h_1, h_2)} g(v_{2p}(h_1, h_2; t), h_2) dt =: a_2(h_1, h_2),
 \end{aligned} \tag{4.2}$$

式中 $g(v, h) \equiv (h_\infty(v) - h)/\tau_h(v)$, $T(h_1, h_2)$ 表示存在于 (h_1, h_2) 的层问题周期轨道的周期， v_{1p}, v_{2p} 为 v_1, v_2 围绕该轨道的时间过程。平均简化系统给出了在 \mathcal{P}_s [26, 11] 附近的整个系统轨迹的慢 (h_1, h_2) 动力学的一阶近似。具体来说，我们关注由下式给出的 (4.2) 的平均零斜线

$$\begin{aligned}\mathcal{A}_1 &:= \{(h_1, h_2) : a_1(h_1, h_2) = 0\}, \\ \mathcal{A}_2 &:= \{(h_1, h_2) : a_2(h_1, h_2) = 0\}.\end{aligned}\tag{4.3}$$

\mathcal{A}_1 和 \mathcal{A}_2 的交点表示平均平衡点。如果一个平均平衡是 (4.2) 的双曲不动点，那么对于 $\varepsilon > 0$ 但足够小，在整个系统 (2.1) 中存在一个唯一的双曲周期轨道。这个周期轨道的稳定性类型，相对于慢变量 (h_1, h_2) ，由平均简化系统的平均平衡点的稳定性给出，而快速方向的稳定性是由层问题相应的周期轨道的稳定性 [28,19] 给出。我们利用软件包 AUTO [14,15] 通过延拓计算平均零斜线，最重要的是，我们还延续参数 g_{ton} 和 g_{syn} 的平均平衡点（或零斜交点）（数值实现的描述见附录）。这种技术有助于检测平均简化问题的分岔，这是我们分析的核心。过去，快慢系统的数值平均方法主要用于单一慢变量 [30,10] 的系统，只有少数的例外 [32,8,3]。我们扩展了标准的平均技术，特别是在平均平衡点的延续和其分岔的探测方面。

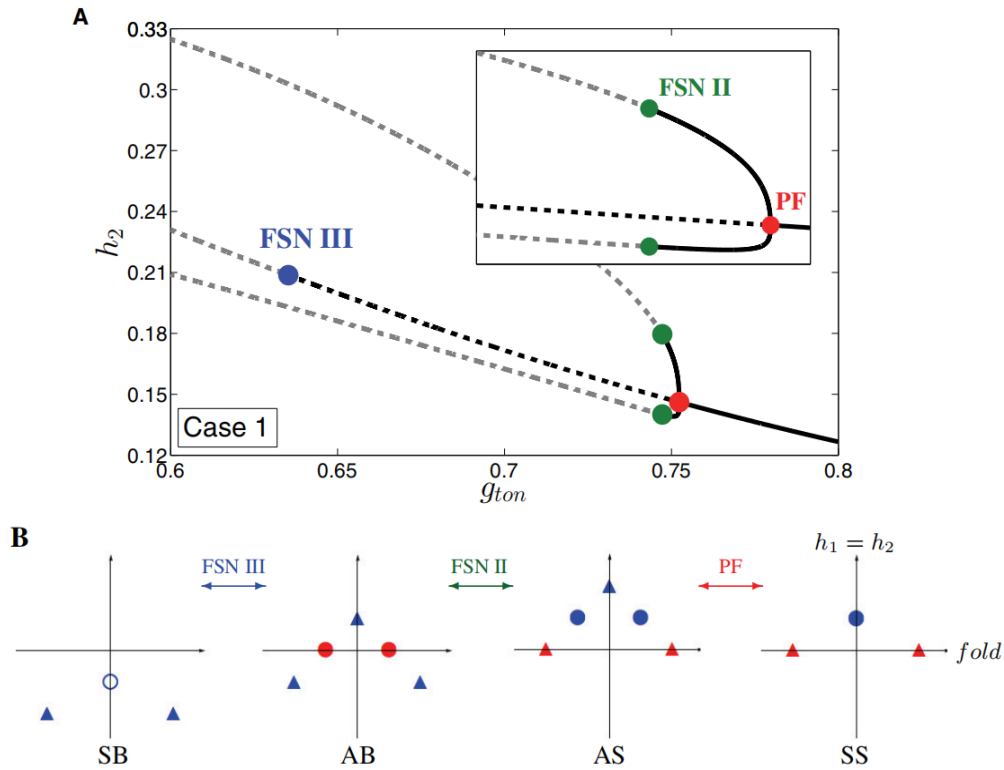


Figure 16: A: $g_{syn} = 5.5$ 时的平均平衡的延续，情况 1，投影到 (g_{ton}, h_2) 平面。平均平衡的分岔在图中标记，稳定（不稳定）平衡分别用实线（虚线）表示。黑色（灰色）的分支表示平衡点分别位于 $\mathcal{P}_f(\mathcal{P}_\Gamma)$ 上的分支。插图显示了在 PF 和 FSN II 分岔附近的放大视图。B: 案例 1 中所有的平均平衡点（蓝色）和折奇点（红色）的总结。每个面板都显示了（按 g_{ton} 递增的顺序）对称簇放电（SB）、非对称簇放电（AB）、非对称峰放电（AS）和对称峰放电（SS）的平均慢子系统的结构。平均平衡点为蓝色，折奇点为红色。封闭的（开放的）圆是稳定的（不稳定的）结点，而三角形表示鞍平衡。红色的圆和三角形分别是折结点和折鞍奇点。横轴表示 (h_1, h_2) 平面上的折点或 SNPO 曲线，纵轴表示对称轴 $h_1 = h_2$ 。

我们分析平均简化问题的关键是层问题（图 15 中的 SNPO）中周期轨道的折结构的存在，它形成了 g_{syn} 远离 0 的活动振荡相位的边界。我们在 (h_1, h_2) 空间中用 \mathcal{B} 表示这个边界的延续。Best 等人 [3] 通过模拟数值逼近这个边界 \mathcal{B} 。此外，他们将平均零斜线的分析限制在 (h_1, h_2) 平面的结构域 \mathcal{O} 上，其中快子系统表现出稳定的周期性振荡，即稳定的分支 \mathcal{P}_s 。我们还考虑了不稳定的振荡分支 \mathcal{P}_u ，这对于理解观察到的活动模式之间的转换分支是至关重要的。

备注 4.1 这是一个惊人的结果，使用 $g_{syn} > 0$ 耦合两个峰发放模型神经元可以导致簇发放出现在神经元对中。虽然对于相当弱的 g_{syn} 簇发放会出现，但对于小的 g_{syn} ，分岔结构可能会开始瓦解；例如，对于足够低的 g_{syn} ，层问题的 SNPO

不会持续存在，因为在非耦合的情况下，我们有一对折/同宿（方波）簇发放器，如 [3] 所述。因此我们避免小的 g_{syn} 造成的弱耦合限制，并限制我们的分析在 $g_{syn} \geq 1$ 时，簇发放和峰发放之间的区别变得更加清晰，神经元相互影响更明显，其中层问题周期轨道分支的折结构存在于所有相关的 g_{ton} 值。

4.3 平均简化系统的分岔分析

在图 16 中，我们看到了对于固定的 $g_{syn} = 5.5$ ，关于参数 g_{ton} 的平均简化问题的分岔图。我们将其称为案例 1（请参见图 11B 和下面讨论的其他案例）。我们确定了三个分岔：一个叉型（PF）分岔，两个折鞍-结点 II 型（FSN II）分岔，和一个折鞍结点 III 型（FSN III）分岔。为了理解 FSN II 和 FSN III 的分岔，回想一下，有一个众所周知的与折点相关的奇点结构（这里是 SNPO），称为折奇点，通常与具有两个（或更多）慢变量的奇异摄动系统中的鸭解结构有关。FSN I 分岔是折奇异点（一个折鞍结点和一个折点）的鞍结分岔，在该模型中不存在。FSN II 型的分岔是折奇异点的跨临界分岔和简化问题的规则平衡点。FSN III 分岔是两个折奇异点的 PF 分岔和平均简化问题的一个平衡点，这很新颖，将在第 5 节中进行更详细的分析。注意，目前我们是基于与 SNPO 曲线相互作用的平均平衡来识别折奇异点的。我们根据实现场景一致性的约束来推断它们的类型和稳定性，并执行数值模拟，显示结果与我们的推断一致。在第 5 节中，我们将介绍一个规范系统的分析，它恰好包含了这里推断的结构和相互作用的集合。

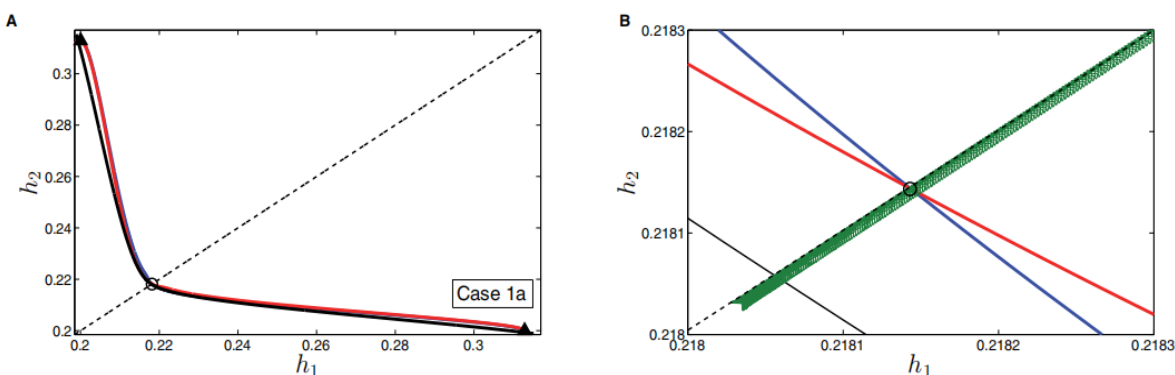


Figure 17: 当 $(g_{ton}, g_{syn}) = (5.5, 0.62)$ 时的平均约化系统 (4.2)，其中整个系统表现为 SB. A: 平均零斜线结构；平均零斜线 \mathcal{A}_∞ 和 \mathcal{A}_ϵ 分别用蓝色和红色表示。SNPO（边界曲线 B）的延续用实心黑色表示，而对称轴 $h_1 = h_2$ 用黑色虚线表示。 \mathcal{A}_∞ 和 \mathcal{A}_ϵ 沿着对称轴相交，导致一个不稳定的结点平衡，用一个开圆表示。还有两个非对称的鞍形平衡点，用实心三角形表示。B: 在不稳定结点附近放大。整个系统的轨迹（绿色）沿着对称轴从右上方接近 SNPO，显示出一个带有小摆动的路径，反映了簇放电的活动阶段。请注意，该轨迹似乎是直接通过该结点的，但不受影响。这实际上是在慢相平面上投影的结果——结点位于周期轨道的不稳定流形 (\mathcal{P}_U) 上，而整个系统的轨迹位于周期轨道的稳定流形 (\mathcal{P}_S) 附近。它们之间明显的分岔是投影的产物（见图 18）。当轨迹穿过 SNPO 曲线（黑色）时，它离开了簇放电的活动阶段，进入了静息阶段，在那里它返回到右上方（没有摆动；在这里不可见，因为在活动阶段和静息阶段中遍历的 $h_1 h_2$ 值的范围是相同的）。

在 g_{syn} 固定的情况下，被识别出的分岔将 g_{ton} 轴划分为四个间隔或子案例，我们称之为情形 1a 到 d。利用平均零斜线和由此产生的平衡，我们现在对 $g_{syn} = 5.5$ 时的每个子案例进行分析，以阐明观察到的活动模式的发生。图 16B 总结了每个子情况下的平均平衡结构和折奇异点。再次注意，折奇异点的存在性和性质在这里得到了推断，并在第 5 节的一个正则系统中得到了证实。

在图 17 中，我们看到了在 $g_{syn} = 5.5$ 和 $g_{ton} = 0.62$ （案例 1a）的平均简化问题的结构。对于这些参数值，整个系统呈现出 SB。在此之前，Best 等人 [3] 使用 $\langle \dot{h}_1 \rangle, \langle \dot{h}_2 \rangle < 0$ 描述 SB 的机制，也就是说，没有任何平均零斜线在 \mathcal{O} 。如图 17 所示，平均零斜线明显存在于 \mathcal{O} 在这种特殊情况下，我们发现三个平均平衡：一个对称不稳定（即 $h_1 = h_2$ ）结点，和两个不对称的鞍点。另一个有趣的观察是整个系统的簇发放轨迹似乎是直接通过结点的，不受影响。仔细研究我们在 $h_1 h_2$ 平面上的投影将有助于阐明这些细微差别。

回想一下，在层子系统中，存在一个稳定的周期轨道流形 (\mathcal{P}_s)，它在 SNPO 分岔处与一个不稳定的周期轨道流形 (\mathcal{P}_u) 合并。它是 SNPO 的延续，投射到慢相平面上，形成了振荡区域的边界。在这个投影中出现的一个问题是，在 $h_1 h_2$ 中对应于 \mathcal{P}_s 和 \mathcal{P}_u 的区域重叠。在 SB 机制中发现的不稳定结点实际上位于 \mathcal{P}_u 上，而系统 (2.1) 的簇发放迹通过 \mathcal{P}_s (也见图 18)。在慢相平面上的投影使两者似乎有重叠，但实际上它们并没有重叠。Best 等人通过数值模拟计算了平均零斜线，并且只沿着 \mathcal{P}_s ，而不是 \mathcal{P}_u 。这就解释了为什么之前在案例 1 中没有发现 SB 机制的平均零斜线或平衡。

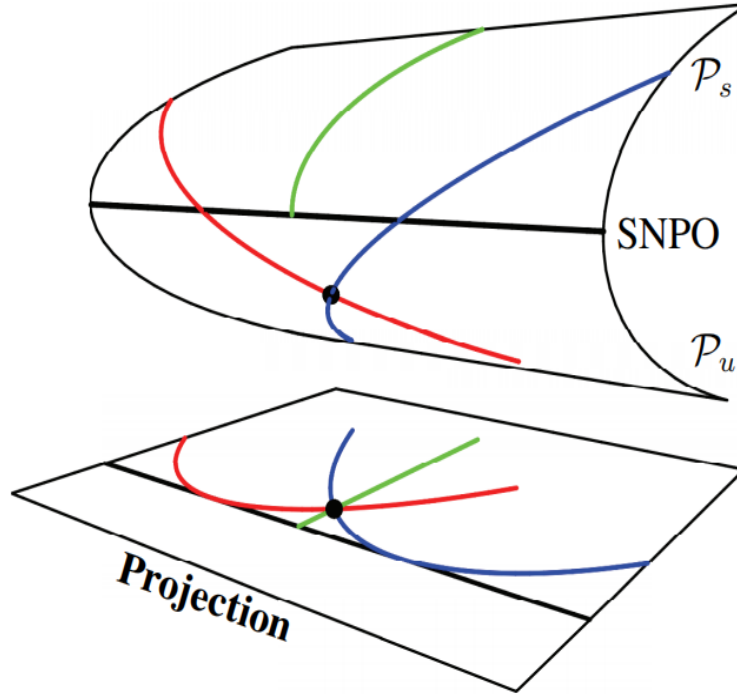


Figure 18: 说明如何从高维投影到慢相平面可能会产生误导。说明性的平均零斜线用蓝色和红色表示，它们的交点（即平均平衡点）用一个黑点表示。任何在 \mathcal{P}_s 附近的，向着 SNPO 曲线（绿色）运动的轨迹都会越过投影的平均平衡点。

如果 g_{ton} 增加到 $g_{ton} = 0.7$ ，那么整个系统将切换到一个 AB 模式，我们称之为例 1b。这种情况下的平均零斜线结构如图 19 所示。例 1a 中的两个非对称鞍点平衡持续存在，我们看到在 \mathcal{P}_s 上的对称鞍点平衡的出现。因此，整个系统的轨迹现在偏离了接近鞍点平衡的对称轴，并继续簇发放，直到越过边界。与情况 1a 相比，这种状态的特征是有更长的簇发放持续时间，这是由于在活动阶段远离对称轴的长时间偏移造成的（也见图 2a 和 [3]）。

注意，对称平衡通过 SNPO 曲线从 \mathcal{P}_u 分岔到 \mathcal{P}_s ，在这样做时，它一定与另一个奇点交换了其稳定性。由于我们的系统的对称性，我们推断出折奇异点和普通奇异点的 PF 分岔的出现，即我们前面提到的 FSN III（另见第 5 节）。在振荡区域 \mathcal{O} ，过去的工作将这种过渡到 AB 解释为突然出现的鞍点平衡。我们现在理解过渡的真正起源：一个平衡总是存在于 SB 机制，但作为一个不稳定的结点 \mathcal{P}_u ，当我们转换到 AB 时，这个结点通过 FSN III 分岔折叠到 \mathcal{P}_s 。

在 FSN III 分岔中，随着对称平衡稳定性的变化，在对称轴上产生了两个折结奇异点。随着 g_{ton} 的增加，这些折结点沿折叠部分移动，远离对称轴。我们怎样才能识别这样的折奇异点呢？仔细看图 19A，似乎有五个平均零斜线的交点，也就是说，比前面的情况多两个。与前面的情况类似，我们看到 AB 轨迹似乎通过了其中的一个交叉点（见图 19B）。这一次，在慢相空间上的投影提供了另一个欺骗性的视图，因为实际上零斜线根本不相交。图 20 中的草图显示了原因。这样的零斜线结构表明了附近存在折奇异点的可能性。请注意，我们实际上能够通过监测弗洛凯乘子来延续平均平衡来定位 FSN III 型奇点，也就是说，我们能够通过平衡来识别折点的相交（见图 16）。然而，我们无法计算出折结点在 $h_1 h_2$ 平面上的确切位置，因为它们并不对应于平均零斜线的真实交点。

另一方面，我们可以通过检查周期性折点（SNPO）附近的瞬态行为来估计折结点的位置。图 21 显示了折点附近的瞬态小振幅振荡，这是折结奇异点 [38,34] 的一个标志。通常情况下，一个折结点通过鸭解形成几个分离体，将相空间划分

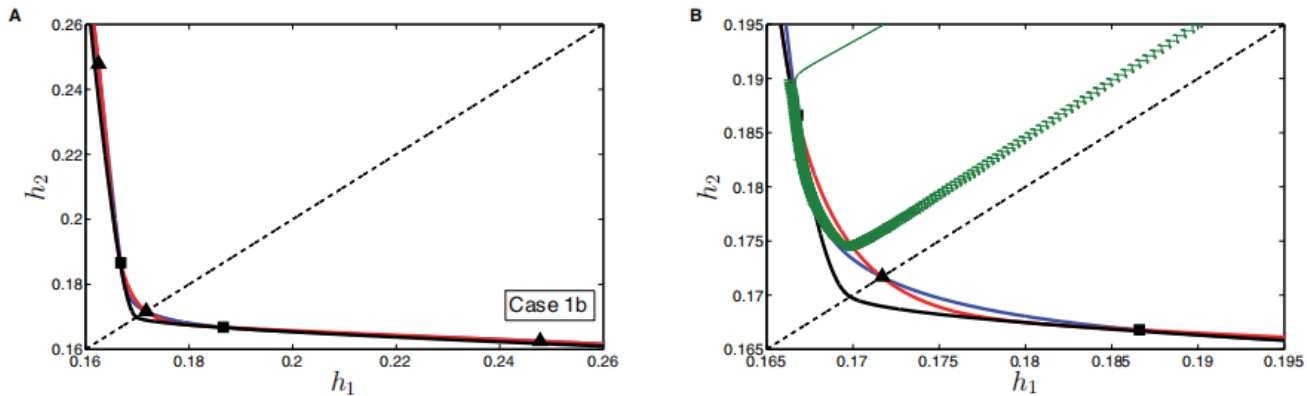


Figure 19: $(g_{ion}, g_{syn}) = (0.7, 5.5)$ 时平均简化系统 (4.2) 的相平面。A: 零斜线结构, 其中 h_1 平均零斜为蓝色, h_2 平均零斜为红色。对称轴 $h_1 = h_2 =$ 用黑色虚线表示。实黑线是投射到慢相平面上的 SNPO 的延续。实心三角形是平均简化子系统的鞍平衡, 而实心方块标记了平均零斜线的投影到慢相平面的交点, 这不是平均慢子系统的真正平衡。B: 在情况 1b 的对称鞍平衡点附近进行缩放。整个系统的 AB 迹用绿色表示。簇放电的两个阶段清晰可见: 有小摆动的轨迹段表示活动阶段, 而没有摆动的轨迹段表示静息阶段。请注意实心正方形的明显交叉, 这是零斜线的假交点 (见图 20)。

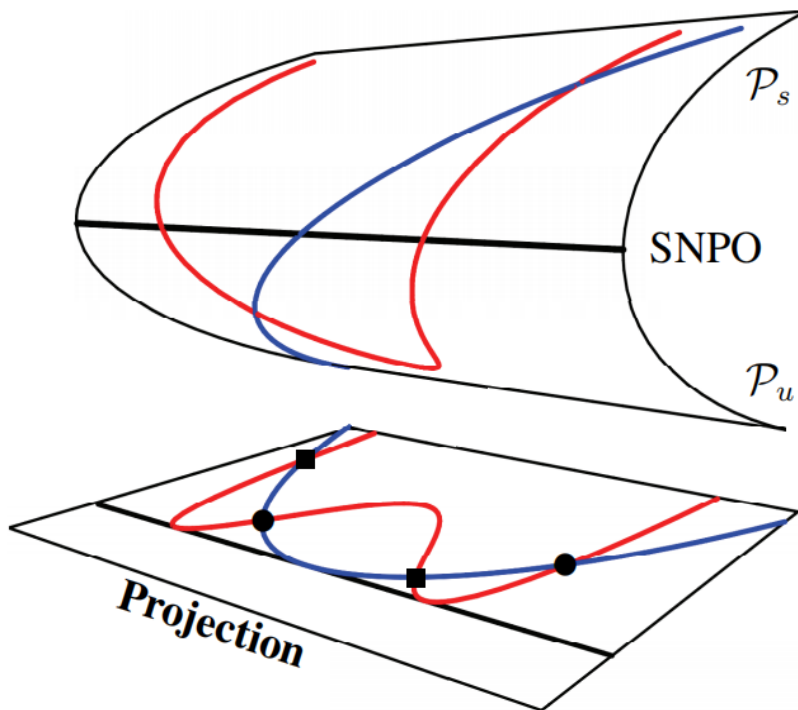


Figure 20: 说明从高维投影到慢相平面如何导致平均零斜线的假交点。示意图中的平均零斜线用蓝色和红色表示, 它们的真实交点 (即平均平衡点) 在投影中用黑色的圆圈标记。请注意, 平均零斜线与折曲线的距离相等, 但在折曲线的相反片段上, 平均零斜线似乎在投影中相交。这些假的交叉点用实心正方形标记出来。

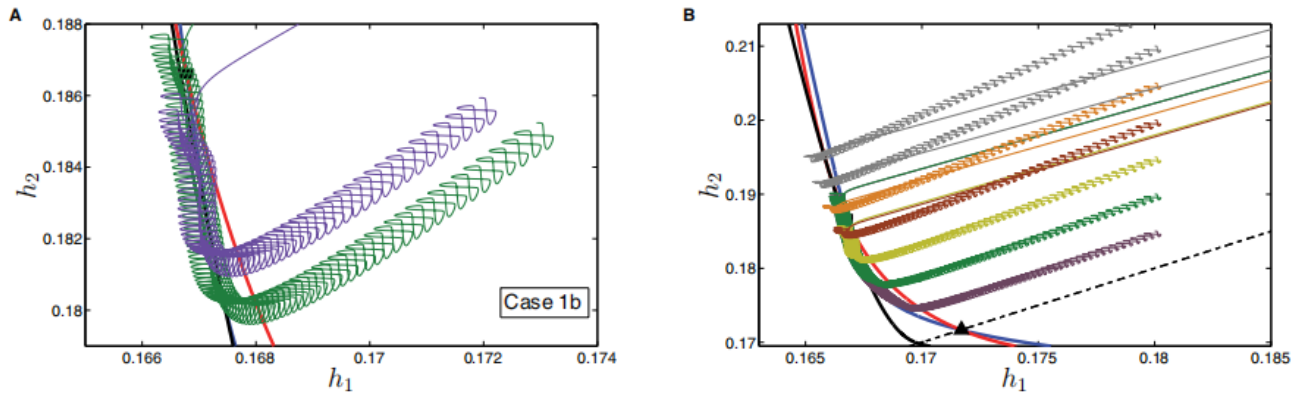


Figure 21: 情况 1b, $(g_{ton}, g_{syn}) = (5.5, 0.62)$ 时的瞬态行为。在前面的图中, 红色和蓝色的曲线是平均的零斜线, 黑色的实心曲线是 SNPO 的延续, 而黑色的虚线曲线是对称轴。A: 整个系统的轨迹片段用紫色和绿色表示。这些簇放电的两个阶段清晰可见: 有小摆动的轨迹片段表示活动阶段, 而没有摆动的部分表示静息阶段。在簇放电的活动阶段, 在折点 (SNPO) 附近的小振幅振荡表明附近存在一个折结点。B: 由于折结点的不同, 慢相平面不同区域的瞬态具有不同的旋转性质。灰色颜色的瞬态没有显示出较小的振幅振荡, 而其他颜色的瞬态则沿着折点进行偏移, 并显示出较小的振幅振荡 (如面板 A 所示)。

为具有不同旋转性质的区域。轨迹离弱鸭解形成的旋转轴越近, 它们所表现出的振荡振幅就越小。进一步, 在所谓的漏斗之外, 轨迹不发生任何旋转。漏斗外轨迹的例子由图 21B 中的灰色轨迹给出, 它在到达 SNPO 曲线后立即反转方向, 而不是像漏斗内的彩色轨迹那样沿着曲线发生偏移。请注意, 由于系统的对称性, 我们在对称轴的另一边也发现了类似的小振幅振荡 (未显示)。结果表明, 情况 1b 除了在 \mathcal{P}_u 上有一对非对称鞍点和在 \mathcal{P}_s 上有一个对称鞍点外, 还具有两个折结奇异点。

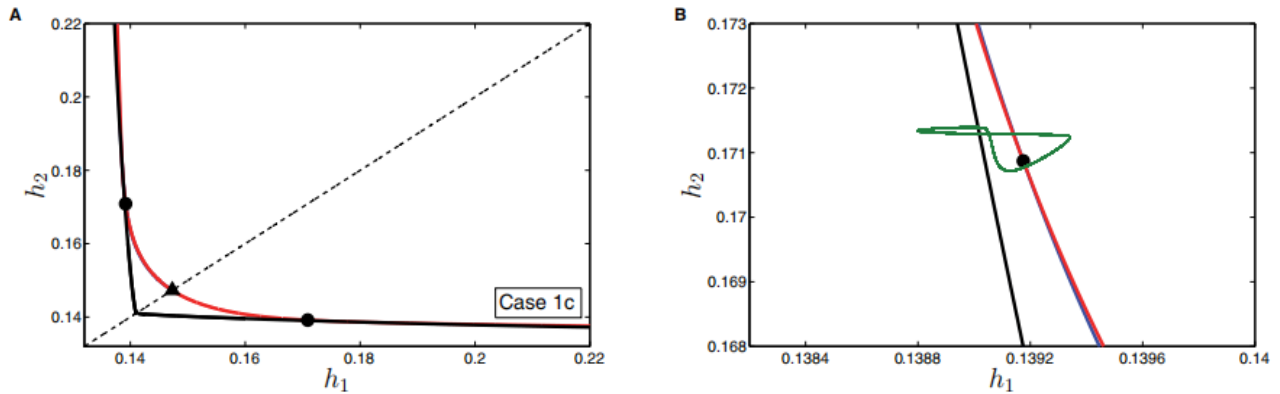


Figure 22: 当 $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.74985, 5.5)$ 的平均零斜线, 案例 1c。A: h_1 和 h_2 的平均零斜线分别用蓝色和红色表示。注意, 零斜线几乎相同, 很难区分它们。在这种情况下, 系统在对称轴上有一个对称的鞍平衡点 (由一个实心三角形表示), 以及两个不对称的稳定结点平衡点 (实心圆)。B: 在左侧非对称稳定结点附近进行缩放。整个系统的稳定尖峰轨迹用绿色表示。这种尖峰模式被称为非对称, 因为解收敛到非对称稳定结点, 远离对称轴, 在 (h_1, h_2) 的不对称稳定结点。

备注 4.1 我们根据平衡流形 [34,39] 的折点和折奇异点理论来解释平均系统的这些和其他结果, 但实际上, 这一理论适用的证明仍用于未来的工作。

将 g_{ton} 增加到 0.74985 (案例 1c), 系统转换为 AS。这种活动模式的特征是沿着 \mathcal{P}_s 存在一对稳定的、不对称的结点

平衡，而案例 1b 中的对称鞍平衡（也在 \mathcal{P}_s 上）仍然存在（图 22）。在这里，非对称平衡通过 SNPO 曲线从 \mathcal{P}_u 分岔到 \mathcal{P}_s ，它们必须与其他奇点交换稳定性。这一次，这种效应可以归因于折奇异点和普通奇点的跨临界分岔，即 FSN II 分岔。这种分岔已经在其他工作 [24,18] 中得到了研究，并且被很好地理解了（在平衡流形的背景下）。

当情况 1b 中存在折结奇异点，我们期望在情况 1c 中存在折鞍奇异点。折鞍点的一个显著特征是形成了一个分隔线（鸭解），它将相空间划分成两个不同的区域。这两个区域的运动轨迹表现出非常不同的行为。例如，图 23 显示了具有两种不同行为的瞬态轨迹。灰色的轨迹会产生簇发放，直到穿过 SNPO，之后它们就会进入静息阶段。另一方面，绿色的轨迹在向周期性的折点移动时产生簇发放，但在接近折点时做了一个急转弯，然后收敛到一个不对称的稳定结点平衡（未显示）。这个结点附近向着平衡流形的行为可以归结于伪鸭解的出现，它阻止了达到折点，因此远离了活动相位。我们得出的结论是，一个折鞍点存在，导致一个分隔线分隔 h_1 h_2 平面（同样，由于对称，实际上有两个折鞍点）。折鞍鸭解的作用最近在一个神经模型研究中被强调，该研究观察到异丙酚麻醉 [25] 引起的反常兴奋，以及在一般 [40] 的神经兴奋性建模中。

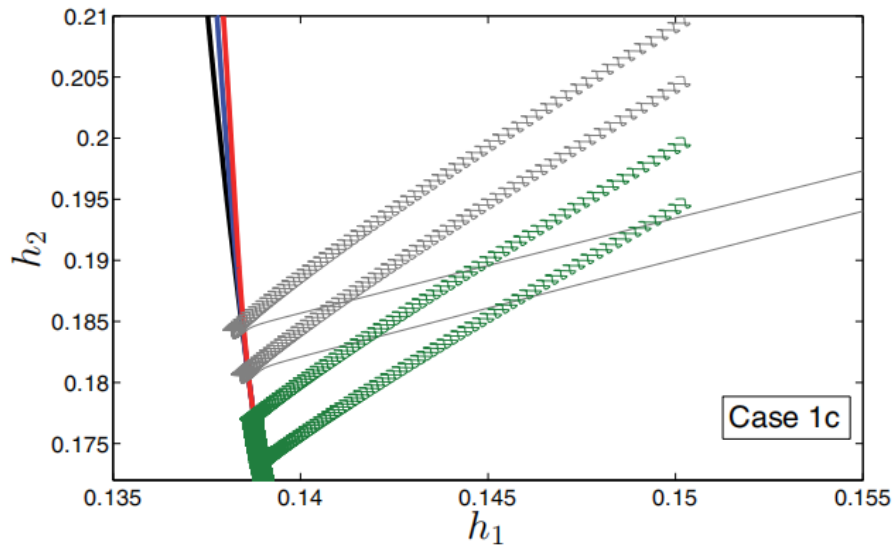


Figure 23: 案例 1c (AS) 的折鞍奇异点附近的瞬态轨迹， $g_{ton} = 0.74985$ 。轨迹清楚地显示了一个分离线的存在，这是一个折鞍点的标志，它分隔了慢相平面。在一个区域的簇放电轨迹（灰色），直到到达 SNPO，在 \mathcal{P}_Π 上脱落，然后进入静息阶段。另一个区域的轨迹（绿色）在折点处转弯，并沿着 h_2 减小的方向收敛到稳定的结点平衡（未显示）。

最后，将 g_{ton} 增加到 0.8（案例 1d），系统过渡到 SS。这种活动模式的特征是沿 \mathcal{P}_s 存在一个单一的、对称的结点平衡（图 24）。在这里，对称平衡的分岔通过对称鞍平衡和一对稳定的非对称平衡的超临界 PF 分岔而发生。这个转换在 [3] 中有详细的描述。请注意，这两个折鞍点仍然存在。

4.4 案例 2-6 的延续

接下来，我们给出了与其他 g_{syn} 值对应的 g_{ton} 延续情况。如果 g_{syn} 增加到 $g_{syn} = 6$ （图 25 的案例 2），平均平衡的分岔图与案例 1 基本相同，除了出现两个鞍结点分岔（SN）和临界叉形的变化，随着 g_{syn} 发生一起增加。在 PF 上出现的非对称平衡的每个分支都是不稳定的，并且在一个 SN 上与第二个稳定的外部非对称分支合并，在对称轴的两侧各有一个 SN。随着 g_{syn} 的进一步增加，我们又增加了其他案例（案例 3-6）。这些案例通过 FSN II、PF、SN 和 FSN III 分岔的相对位置来区分。例如，在案例 3（见图 26）中，FSN II 位于 PF 和 SN 之间的非对称平衡的外部分支。还需要注意的是，与案例 2 相比，FSN III 和 PF 的距离更近。当我们过渡到情况 4（见图 27）时，FSN II 在 SN 上移动到非对称平衡点的内部分支上。如果我们进一步增加 g_{syn} ，FSN II 与 PF 碰撞，在 FSN III 通过 PF 时消失；显然，这些分岔出现在一个组织中心。案例 5 和案例 6 之间唯一的区别（见图 28 和图 29）是 FSN III 相对于 SN 的位置。在案例 5 中，FSN III 位于 PF 和 SN 之间，而在案例中，它相较 SN 发生在更大的 g_{ton} 处。

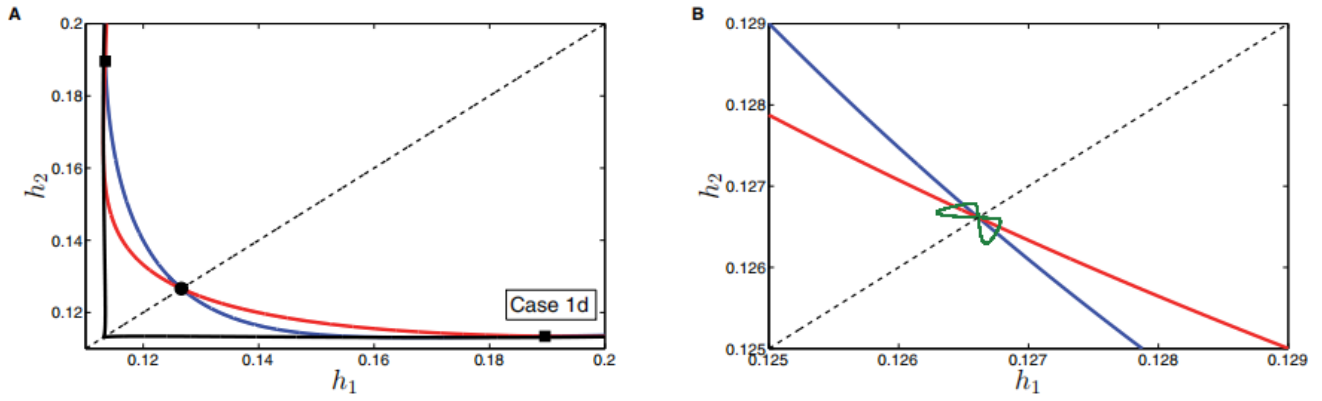


Figure 24: 当 $(g_{ton}, g_{syn}) = (0.74985, 5.5)$ 时的平均零斜线, 案例 1d。A: h_1 平均零斜线显示为蓝色, 而 h_2 平均零斜线为红色。对称轴 $h_1 = h_2$ 用黑色虚线表示。实心黑线是投射到慢相平面上的 SNPO 的延续。实心圆表示平均慢子系统的稳定结点平衡, 而实心圆表示慢相平面投影中平均零斜线的交点。然而, 零斜线实际上并不在后一个点相交, 这是由投影造成的。B: 放大情况 1d 的对称稳定结点平衡附近。整个系统的稳定周期轨道用绿色表示。

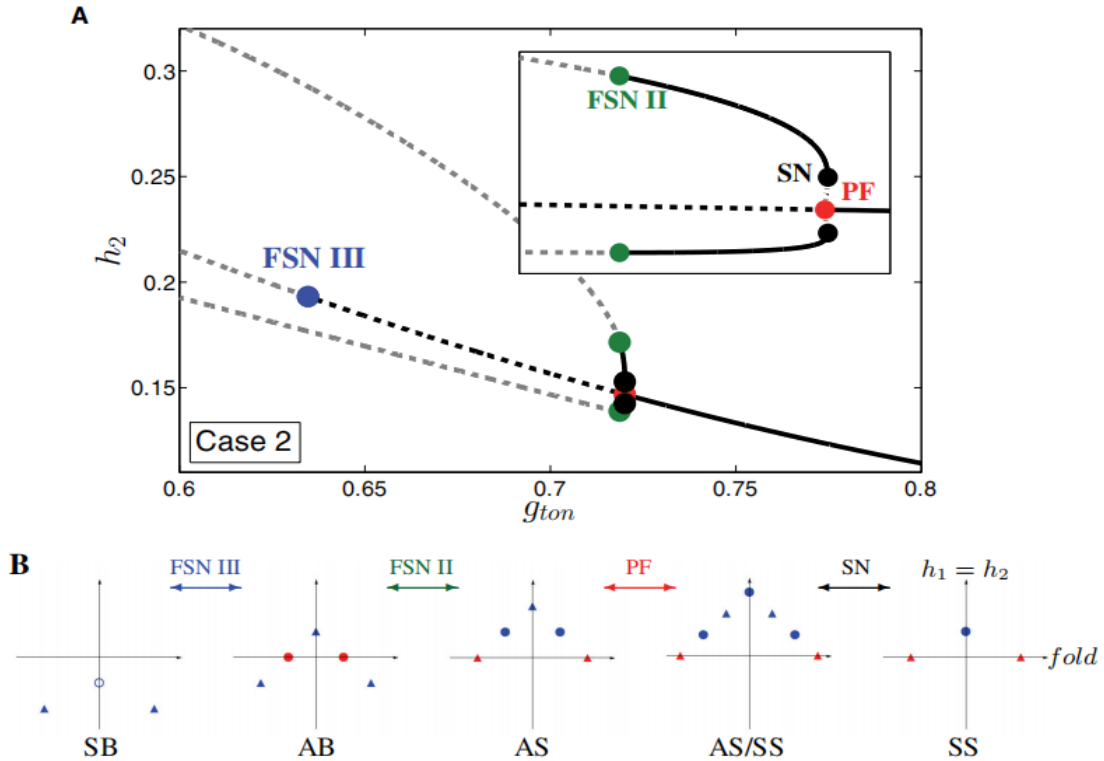


Figure 25: 当 $g_{syn} = 6$ 时的分岔图, 案例 2。A: 平均平衡点的连续性, 投影到 (g_{ton}, h_2) 平面上。平均平衡的分岔在图中标记, 稳定 (不稳定) 平衡分别用实线 (虚线) 表示。黑色 (灰色) 的分支分别表示位于 $\mathcal{P}_f(\mathcal{P}_\cap)$ 上的平衡。B: 情况 2 的所有平均平衡点和折奇异点的总结。平均平衡点为蓝色, 折奇异点为红色。封闭的 (开放的) 圆是稳定的 (不稳定的) 结点, 而三角形表示鞍形平衡。红圆和三角形分别为折结点和鞍奇异点。横轴表示 (h_1, h_2) 平面上的折点或 SNPO 曲线, 纵轴表示对称轴 $h_1 = h_2$ 。

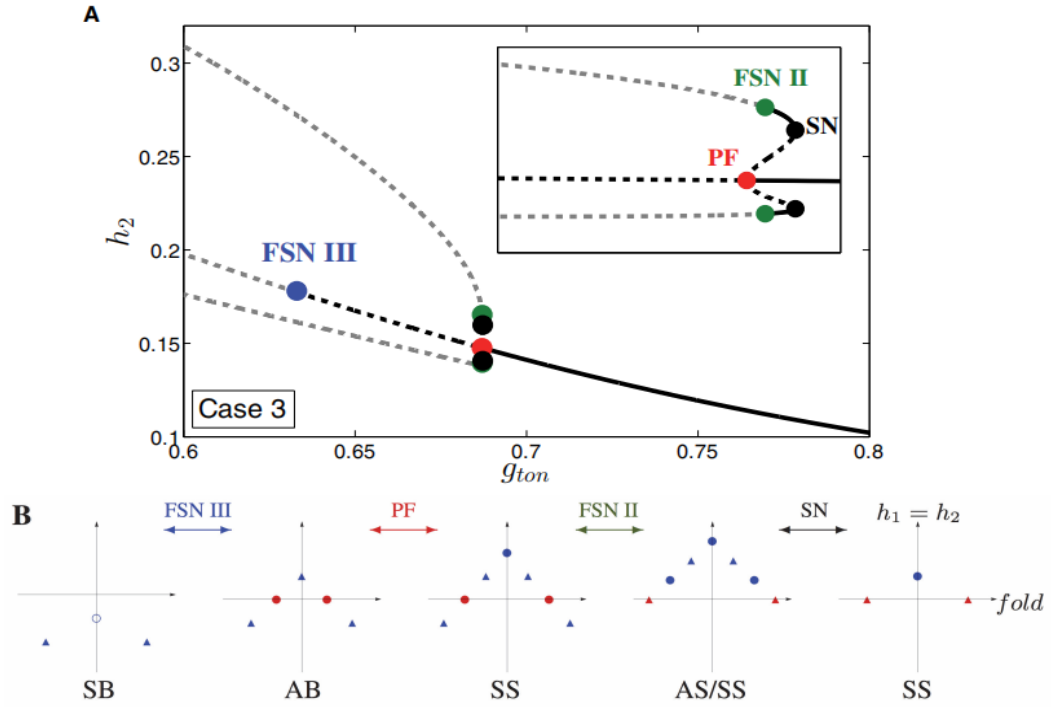


Figure 26: 当 $g_{syn} = 6.5$ 时的分岔，案例 3。A: 平均平衡点的延续，投影到 (g_{ton}, h_2) 平面上。B: 情况 3 的所有平均平衡点和折奇异点的总结。

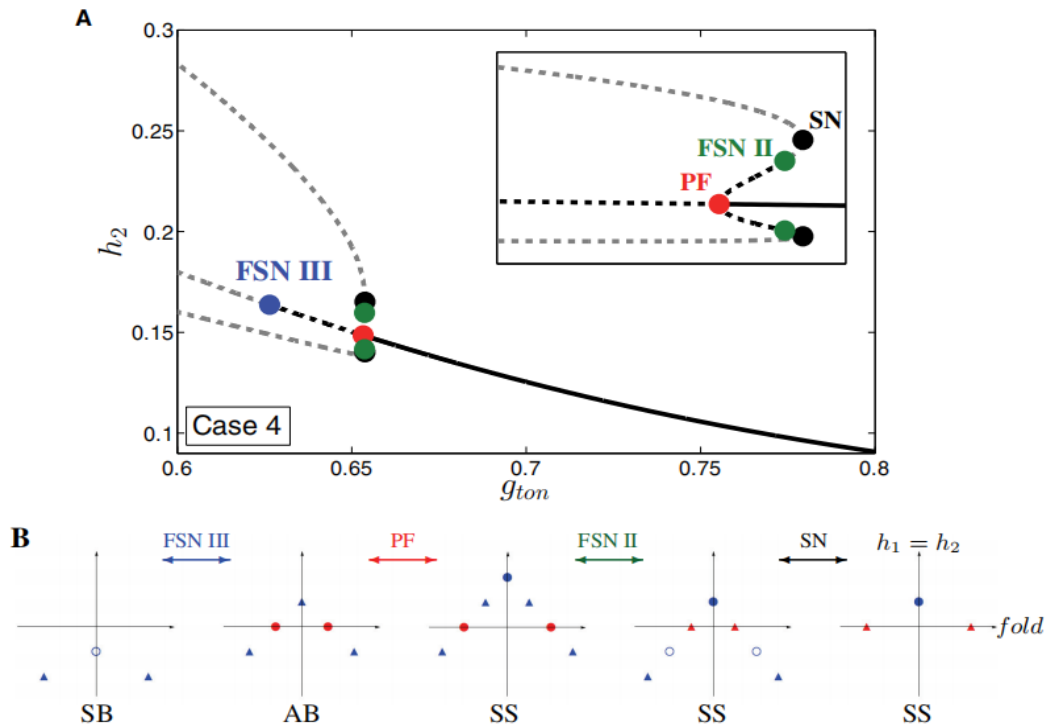


Figure 27: 当 $g_{syn} = 7$ 时的分岔，案例 3。A: 平均平衡点的延续，投影到 (g_{ton}, h_2) 平面上。B: 情况 4 的所有平均平衡点和折奇异点的总结。

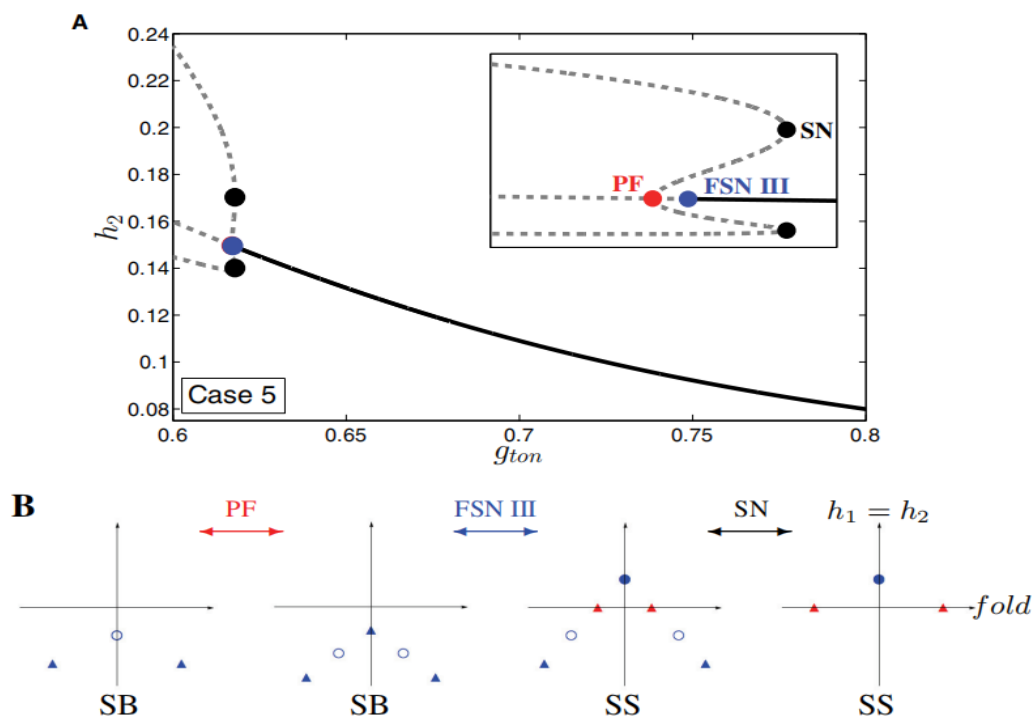


Figure 28: 当 $g_{syn} = 7.528$ 时的分岔，案例 3。A: 平均平衡点的延续，投影到 (g_{ton}, h_2) 平面上。在情况 5 中，FSN III 型位于 PF 和 SN 发生的 g_{ton} 值之间。B: 情况 5 的所有平均平衡点和折奇异点的总结。

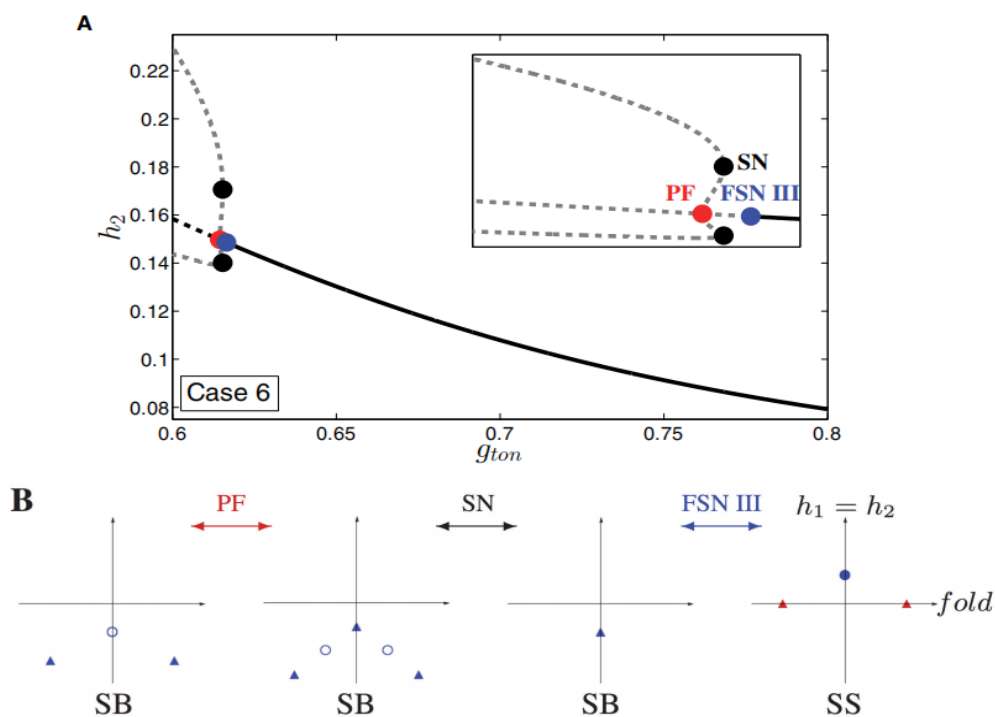


Figure 29: 当 $g_{syn} = 7.565$ 时的分岔，案例 3。A: 平均平衡点的延续，投影到 (g_{ton}, h_2) 平面上。B: 情况 6 的所有平均平衡点和折奇异点的总结。

注意，在这个奇异极限近似中的 FSN II/III 分岔对应于在整个系统中观察到的环面分岔。众所周知，一个 FSN II 分岔表明在整个系统 [18,13] 中存在一个奇异的 AH 分岔。我们在第 5 节中表明，对于 FSN III 的分岔也是如此。由于分岔的“平衡”状态实际上是一个周期轨道，每个 AH 分岔都意味着一个环面的产生。进一步注意，经典的奇异 AH 分岔总是伴随着鸭解爆炸 [16,23]，在一个指数小参数区间内沿周期轨道族的爆炸性增长。在我们所考虑的平均设置下，这些奇异的分岔表明了一个环面的分解，如在第 3 节中所讨论的，以及在观察到的簇发放模式 (SB, AB) 之间的快速过渡。

在某些情况下的转换中，我们在平均简化问题中观察到三个余维 2 分岔，它们与全系统分岔分析中确定的余维 2 分岔密切相关 (见图 13)。在从案例 1 到案例 2 的转变过程中，我们可以看到 PF 的临界性从超临界改为亚临界，随着 g_{syn} 的增加，出现了 SN 的分岔。这个分岔对应于在整个系统中观察到的退化 PF，除了随着 g_{syn} 的增加而出现了 SNPO 分岔，因为我们处理的是周期轨道。当我们从案例 3 移动到案例 4 时，FSN II 和 SN 分岔在第二个余维 2 分岔处合并，类似于整个系统中 TR_a 和 SNPO (折环面分岔, TR_a -SNPO) 的碰撞。最终的余维 2 分岔发生在案例 4 和案例 5 之间的组织中心，在这里 FSN II、FSN III 和 PF 发生碰撞。这种分岔类似于在整个系统的组织中心观察到的 PF-环面分岔 (PF- TR_a - TR_s)。

5 规范系统

在上一节中，我们展示了平均简化问题 (4.2) 是理解 Butera 模型 (2.1) 中观察到的不同活动模式的关键。我们确定了各种平均平衡点，并推断了各种折奇点的存在，其中许多似乎在 g_{ton} 变化时在分岔中相互作用，其顺序取决于 g_{syn} 。特别是，该分析确定了 (g_{ton}, g_{syn}) 空间中四个重要的余维分岔 1 曲线-PF、FSN III、FSN II 和 SN，以及三个相关的余维 2 分岔曲线 (图 11B)，这些曲线都是由于这些余维 1 分岔曲线的相互作用而产生的。由于这些余维 2 点彼此接近，这些观察结果表明，我们正在处理潜在问题中一个余维 3 (或更高) 组织中心的特定展开。

我们现在建立了一个局部规范系统，它描述了在我们已经考虑过的所有情况下，接近这样一个组织中心的参数值的临界流形折点附近的动力学。对于这个规范系统，我们可以解析地确定所有假定的奇点和分岔确实存在，以及参数空间中系统 (4.2) 的覆盖的六种情况的路径。

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -z + \alpha - y^2, \\ \dot{y} &= -y(\beta - \gamma y^2 + y^4), \\ \varepsilon \dot{z} &= x - z^2, \end{aligned} \tag{5.1}$$

其中 (x, y) 为慢变量， z 为快变量， $0 < \varepsilon \ll 1$ 为奇异摄动参数， $(\alpha, \beta, \gamma) \in \mathbb{R}^3$ 为分岔参数。请注意，系统 (5.1) 具有 \mathbb{Z}_2 对称性 $y \leftrightarrow -y$ 。因此， y 表示与对称轴的偏差，因此 $y = 0$ 对应于系统 (2.1) 中的 $h_1 = h_2$ 。快速变量 z 应该被看作是原始的六维快系统的一个代表。虽然簇放电和峰放电活动模式是不可能出现在系统 (5.1) 中出现，我们不提供 (α, β, γ) 之间的映射和神经元模型 (2.1)，这个局部规范系统编码了需要的所有机制来解释临界流形折点附近的动力学行为，以及系统 (4.2) 中观察到的活动模式的转换。

5.1 约化问题的分岔结构

在系统 (5.1) 取极限 $\varepsilon \rightarrow 0$ ，给出了下列的约化系统

$$\begin{aligned} \dot{x} &= -z + \alpha - y^2, \\ \dot{y} &= -y(\beta - \gamma y^2 + y^4), \\ 0 &= x - z^2. \end{aligned}$$

这是一个微分代数问题，描述了慢变量 (x, y) 限制在折临界流形 $\{x = z^2\}$ 的演化。由于临界流形是 (y, z) 坐标空间上的图 (尽管独立于 y)，我们可以通过首先隐式微分关系 $x = z^2$ 获得关于折点附近的约化流的完整信息

$$\begin{aligned} \dot{y} &= -y(\beta - \gamma y^2 + y^4), \\ 2z\dot{z} &= -z + \alpha - y^2 \end{aligned} \quad (5.2)$$

然后通过去奇异化，即通过 $2z$ 重新调整时间尺度（但仍使用上面的点来表示微分），得到

$$\begin{aligned} \dot{y} &= -2zy(\beta - \gamma y^2 + y^4) \\ \dot{z} &= -z + \alpha - y^2. \end{aligned} \quad (5.3)$$

在两个系统 (5.2) 和 (5.3) 中， z 表示与临界流形上的折点 $\{z = 0\}$ 之间的偏差， $z < 0$ 对应于临界流形的排斥部分，其中系统 (5.3) 的流动方向相对于系统 (5.2) 是相反的。当系统 (5.2) 描述了临界流形上的约化流时，可以直接计算出奇异系统 (5.3) 中平衡点、折奇异点及其分岔的存在条件。对称平衡和非对称平衡是由下式给出

$$(y_s, z_s) = (0, \alpha), \quad (y_a, z_a) = (\pm\sqrt{\xi_{\pm}}, \alpha - \xi_{\pm}),$$

其中 $\xi_{\pm} := (\gamma \pm \sqrt{\gamma^2 - 4\beta})/2$ ，假设自由基下的量是非负的。特别的，我们观察到系统 (5.3) 对于 $\beta < 0$ 可能有两个非对称平衡点；对于 $\gamma > 0$ 和 $0 < \beta < \gamma^2/4$ 有四个非对称平衡点；或者当这些条件均不满足时没有非对称平衡点。

系统 (5.3) 的雅可比矩阵有以下的形式

$$J = \begin{pmatrix} -2z(\beta - 3\gamma y^2 + 5y^4) & -2y(\beta - \gamma y^2 + y^4) \\ -2y & -1 \end{pmatrix}. \quad (5.4)$$

计算对称平衡的 J 可以得到一个对角矩阵，表明当我们在 (α, β) 平面上独立于 γ 并通过象限 I、II、III、IV 时，对称平衡从稳定结点到鞍点切换到稳定结点到鞍点。对于非对称平衡， J 变为下三角形，特征值为 -1 和 $-2(\alpha - \xi_{\pm})(\beta - 3\gamma\xi_{\pm} + 5\xi_{\pm}^2)$ 。这里需要注意的是，对于存在非对称平衡的 (γ, β) 值， $\beta - 3\gamma\xi_{\pm} + 5\xi_{\pm}^2 = \sqrt{\gamma^2 - 4\beta}(\sqrt{\gamma^2 - 4\beta} \pm \gamma)$ ，和 $\gamma^2 > 4\beta$ 是有用的。我们观察到两个不同的远离折点 $\{z = 0\}$ 的平衡分支：

- 一个当 $\beta = 0$ 时的 PF 分岔点和
- 一对当 $\beta = \gamma^2/4$ 时的 SN 分岔点，其中 $\gamma > 0$ 。

折奇异点由下式给出

$$(y_f, z_f) = (\pm\sqrt{\alpha}, 0).$$

请注意，折奇异点不是约化问题 (5.2) 的平衡点。如第 4 节所述，在这种折奇异点（结点或鞍点）附近可以观察到有趣的瞬态动力学。在这些折奇异点处， J 的迹等于 -1 且行列式等于 $-2\alpha(\beta - \gamma\alpha + \alpha^2)$ 。注意到折奇异点的存在需要 $\alpha = 0$ ，我们可以看到折奇异点可以从结点切换到鞍点。这些变化是由于两种类型的分岔，包括折奇异点和平衡点：

- 一对在 $\alpha = \pm\xi_{\pm} > 0$ (或对于 $\alpha > 0$ ， $\gamma = \beta/\alpha + \alpha$ ，且始终满足 $\gamma^2 > 4\beta$) 处远离对称轴的 FSN II 型分岔，每个分岔对应于平衡点和折奇异点的跨临界分岔，
- 在 $\alpha = 0$ 处的 FSN III 分岔，它对应于一个平衡点和两个折奇异点的 PF 分岔（FSN III 分岔是由于潜在的 \mathbb{Z}_2 对称，以前在文献中没有被说明过）。

我们用图上说明了系统 (5.3) 的分岔曲线及其对 α, β ，和 γ 的依赖关系，如图 30 所示。这些图表直接来自于上面的公式。我们可以在这些图中挑选出与第 4 节中 g_{ton} 参数延拓得到的情况——对应的路径，如图 11B 所示。重要的是，每个路径所走过的区域中出现的奇点集与图 16B、25B-29B 中的延续图下面显示的奇点集相匹配。我们让读者来检查这个等价性。

有趣的是，我们看到实际上有多个不同的 SB 机制，在某种意义上有几个奇点配置，其中在折点的吸引一侧没有奇点（例如在 $\gamma > 0$ 和 $\alpha < 0$ 下；观察 $\beta < 0$ 与 $0 < \beta < \gamma^2/4$ 与 $\beta > \gamma^2/4$ ），以及多个不同的对称峰放电机理，所有这些都集中在折点的吸引一侧有一个对称的稳定结点。这些区别，以及 $\gamma, \alpha > 0$ 和 $\alpha\gamma - \alpha^2 < \beta < \gamma^2/4$ 的 AS 和 SS 的双稳定机制（见

图 13、25、26)，在早期的工作中并没有被发现。此外，图 30 中的结果非常清楚地表明，对于 $\gamma > 0$ 对应的参数状态，其中包括之前案例 2-6 结果中对应的参数 g_{syn} 的值，SS 和 AS 之间的一般转换涉及到两种解的类型之间的双稳态机制（见案例 2-3）。

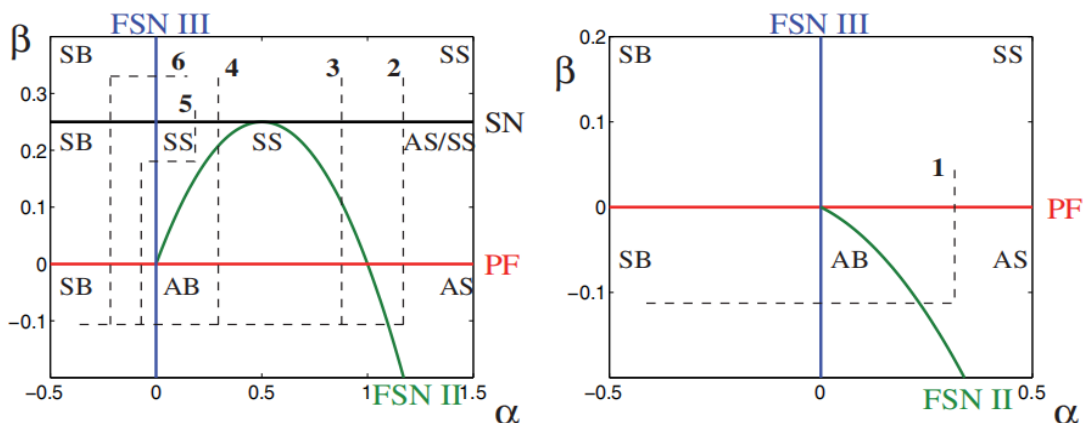


Figure 30: $\gamma > 0$ (上) 和 $\gamma < 0$ (下) 时系统 (5.3) 在 (α, β) 参数平面上的分岔曲线。图中的文本表示了分隔区域的分岔类型（最大的，用颜色编码的字体）和每个区域内的活动模式（中等大小的黑色字体）。路径通过 (α, β) 参数空间对应于第 4 节中编号的情况（参见图 11B）。所有的路径都从象限 III 开始，最初都朝着增加 α 的方向发展。

我们还在 (α, β, γ) 参数空间中确定了三个余维 2 分岔曲线，在第 4 节的结尾描述了 Butera 模型的平均约化流：

- $\{(0, 0, \gamma)\}$ 其中 FSN III 和 PF 分岔相交，FSN II 分岔终止 (图 30)，
- $\{(\alpha, 0, 0)\}$ 其中 SN 分岔在 PF 分岔处终止，PF 分岔改变了临界性 (图 31)，
- $\{(\alpha, \alpha^2, 2\alpha)\}$ 且 $\{\alpha > 0\}$ ，其中 SN 和 FSN II 分岔相遇 (图 30 和 31)。

这三条余维 2 曲线诞生于原点的余维 3 点。

5.2 全系统的分岔结构

为了解系统 (5.1) 中具有奇异 AH 分岔的约化问题的 FSN III 分岔的关系，我们必须研究沿对称平衡 $(x_s, y_s, z_s) = (\alpha^2, 0, \alpha)$ 计算的 $\epsilon > 0$ 时系统 (5.1) 的雅可比矩阵。这个雅可比矩阵是由下式给出

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & -1 \\ 0 & -\beta & 0 \\ 1/\epsilon & 0 & -2\alpha/\epsilon \end{pmatrix} \quad (5.5)$$

对应的特征值为 $\lambda_1 = -\beta$ 和 $\lambda_{2/3} = (-\alpha \pm \sqrt{\alpha^2 - \epsilon})/\epsilon$ 。因此对于 $\alpha = 0$ ，我们有 AH 分岔。这个 AH 是奇异的，因为分岔极限环的开始频率为 $O(1/\sqrt{\epsilon})$ ，这是慢-快问题 (5.1) 的一个中间时间尺度。进一步， $\lambda_{2/3}$ 只是 $|\alpha| < \sqrt{\epsilon}$ 的复共轭特征值，这是问题具有奇异性质的另一个指标。显然，在 $(x_s^{ah}, y_s^{ah}, z_s^{ah}) = (0, 0, 0)$ 处的奇异 AH 分岔对应于 $(\beta \neq 0, \gamma \neq 0)$ 时的约化流的 FSN III 点。

类似地，如果我们看看整个系统的雅可比矩阵 (5.1)，对于 $\epsilon > 0$ 沿着一个可能的非对称平衡 $(x_a, y_a, z_a) = ((\alpha - \xi_{\pm})^2, \pm\sqrt{\xi_{\pm}}, \alpha)$ 计算，且有

$$\begin{pmatrix} 0 & \mp 2\sqrt{\xi_{\pm}} & -1 \\ 0 & -2\xi_{\pm}(2\xi_{\pm} - \gamma) & 0 \\ 1/\epsilon & 0 & -2(\alpha - \xi_{\pm})/\epsilon \end{pmatrix} \quad (5.6)$$

那么我们可以识别出一个 $\alpha = \xi_{\pm}$ 时的奇异 AH 分岔。 $\alpha > 0$ 和 $\beta = \alpha(\gamma - \alpha) \leq \gamma^2/4$ 时在 $(x_a^{ah}, y_a^{ah}, z_a^{ah}) = (0, \pm\sqrt{\alpha}, 0)$ 处的一对奇异 AH 分岔点对应于前面讨论的一对 FSN II 分岔。

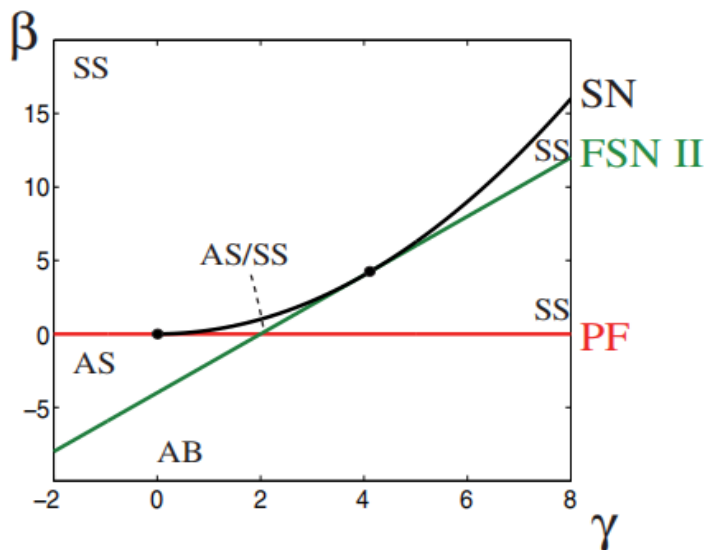


Figure 31: 系统 (5.3) 在 (β, γ) 参数平面上的分岔曲线。图中的文本显示了分隔区域的分支类型（最大的，用颜色编码的字体）和每个区域内的活动模式（中等大小的黑色字体），如图 30 所示。黑点表示余维 2 点。 $\alpha < 0$ 的情况具有与 $\alpha > 0$ 相同的 PF 和 SN 曲线，但没有 FSN II 曲线（未显示）。

我们还确定了先前发现的平衡的两个余维 1 分岔点：在 $(x^{pf}, y^{pf}, z^{pf}) = (\alpha^2, 0, \alpha)$ 点处对于 $\beta = 0$ 和 $\alpha \neq 0$ 的 PF 分岔，在 $(x^{sn}, y^{sn}, z^{sn}) = ((\alpha - \gamma/2)^2, \pm\sqrt{\gamma/2}, \alpha - \gamma/2)$ 点处，对于 $\beta = \gamma^2/4$ 和 $\gamma > 0$ 的 SN 分岔。

这些余维 1 分岔共同参与了三个余维 2 分岔。在对称轴之外，对于 $\gamma = 2\alpha, \beta = \alpha^2$, 和 $\gamma > 0$ ，我们有一对 SN/奇异 AH 分岔点；也就是说，我们有一个零特征值和一对纯虚特征值（图 30 和 31）。在对称轴上，对于 $\beta = \gamma = 0$ 和 $\alpha \neq 0$ ，我们有一个退化的 PF 分岔；也就是说，我们有一个零特征值，决定 PF 分岔临界性的非线性项的系数消失了。因此，PF 的分岔从超临界变为亚临界，鞍结点的相应分支终止（图 31）。对于 $\alpha = \beta = 0$ ，由于 \mathbb{Z}_2 对称，发生了 PF/奇异 AH 分岔（图 30 和 31）。注意，这个 \mathbb{Z}_2 对称的余维 2 点同时涉及奇异的 AH 分岔（FSN II/III）和 PF 分岔 ($\beta = 0$)，也就是说，我们有一个零特征值和一对纯虚特征值以及 \mathbb{Z}_2 对称。

最后，在 $\alpha = \beta = \gamma = 0$ 的情况下，我们处理一个余维 3 退化 PF/奇异 AH 分岔；也就是说，我们有一个零特征值和一对纯虚特征值，以及决定 PF 分岔临界性的非线性项系数也消失了。这个余维 3 点形成了我们已经确定的各种活动模式的组织中心，无论是对称的还是不对称的。

备注 5.1 虽然这种余维 3 分岔已经被研究用于常规摄动问题（例如 [1,22]），但到目前为止还没有在奇异摄动系统的背景下进行分析。对规范模型 (5.1) 的详细研究（包括吹-胀分析）远远超出了这项工作的目的，并留给了未来。

6 讨论

在这项工作中，我们研究了活动模式，以及它们之间的转换，在一对相同的呼吸神经元与突触兴奋相结合的模型中。该模型最初是由 Butera、Rinzel、Smith [5,6] 和 Butera 等人 [7] 介绍的，它描述了 pre-Botzinger 复合体中的神经元，这是一个在呼吸节律的产生中起核心作用的脑干区域。虽然模型神经元可以是静息的、簇发放的或单峰发放的，但模拟显示，在一对由突触兴奋耦合的模型神经元中，簇放电的参数范围比单个孤立的神经元 [5,6] 的放电范围更宽。Best 等人通过揭示双神经网络 [3] 中不同类型的簇放电和峰放电机理，进一步完善了这项研究。他们的分析使用了 GSPT 和平均技术来说明在负责这些不同活动模式的约化相空间中的动态机制。他们还利用数值模拟建立了在参数空间中分离这些解类型的边

界曲线。

我们的工作建立在这些早期研究的基础上的几个方向。我们第一次使用数值延续方法，并遵循分岔曲线与完整的双神经元模型系统，发现某些分支精确对应活动模式特定类型的转换，而其他则近似表示这样的转换发生（只要我们远离对应于小 g_{syn} 的弱耦合机制）。因此，来自完整系统的延续结果提供了一个相对于早期的模拟结果，在参数空间内，活动模式之间的转换发生的观点。此外，我们的直接模拟，在分岔分析结果的指导下，也确定了活动模式的有趣变化，包括峰值振幅的调节，这些变化出现在这些过渡附近，以前没有观察到。

虽然整个系统的分岔分析允许我们仔细估计活动转变发生的位置，但它为我们提供了关于所涉及的解的性质和对解的行为负责的动态机制的有限信息。通过使用 GSPT 方法，在 Best 等人模拟的平均约化系统 [3] 中，我们获得了可能与模型的活动模式相关的结构，以及与他们之间的转换相关的动态的更精确的结构表示，这里数值连续性是通过使用延续软件 AUTO[14,15]。在这种情况下下的延续允许我们在参数空间中跟踪平均简化方程的平衡状态，并揭示导致该系统中活动模式变化的潜在分岔结构。有趣的是，这种方法使我们得到了一个新的观察结果，即平均简化系统的某些平衡曲线与快速子系统的 SNPO 分岔曲线对应的折曲线相互作用并发生交叉。这些相互作用，以及平衡点的稳定性和数量的变化，表明了 FSN II 和 FSN III 类型的折奇异点和分岔的存在，包括规则平衡点和折奇异点。在这种耦合的神经元模型中，检测折奇异点和相应的分岔是本文首次提出的一个新的步骤。此外，FSN III 本身是新颖的，是两个相同的神经元耦合产生的 \mathbb{Z}_2 对称的结果。对 FSN III 分岔的详细分析留给今后的工作。

平均简化模型还需要严格建立其与完整模型之间的关系。虽然平均理论已经发展为快慢系统显示快变量振荡（称为 Pontryagin-Rodygin 理论 [26]），并应用于一个或两个慢变量 [27,20,17] 的簇放电模型，但该理论尚未扩展到通过 SNPO 分岔曲线附近的解。这个复杂性出现在我们考虑的解中，因为我们的计算证据表明，平均约化问题 FSN II 和 FSN III 分岔对应全奇异问题的奇异环面分岔以及与鸭解爆炸密切相关的环面分解。这种对应关系将我们的发现与最近引入的环面鸭解的想法联系起来，该解显示出快速振荡，可以在 SNPO 曲线上缓慢漂移，然后短暂地跟踪周期性轨道的排斥族。过去关于环面鸭解的工作已经展示和探索了环面鸭解在一个慢变量 [21,4,12] 的簇放电模型中的例子。与我们的方法最密切相关的是 Benes 等人的分析，他构建了一个由平面旋转 van der-Pol 型松弛振子组成，但旋转对称破坏了 [2]。在两个快变量和一个慢变量的情况下，使用平均来建立一个（奇异）环面分岔的存在，而在一个快变量和两个慢变量的情况下，使用几何去奇异和吹-胀来识别最大区域。然而，这种一致性的严格建立是一个有待解决的问题。应用平均理论的环面研究的思想是整个系统动力学的漏斗轨迹沿着特定路径附近的不稳定的周期轨道族，所以在这些周期轨道的平均仍然产生平均慢系统，接近完整的系统动力学。要证明这一想法，需要仔细分析，特别是因为快-慢分解在折点（SNPO）附近分解。此外，轨迹从一个吸引周期轨道族到一个不稳定族可以花很长时间，在这个折点附近两个族会合并，所以在经过折点的整个时间内，近似的有效性也需要证明。

在这项工作的最后一个组成部分中，我们通过直接计算提出和分析了我们所说的规范系统，它具有三个参数，包含所有的平衡，折奇异点，以及在 GSPT 方法中观察到和推断的分岔。我们发现，在我们所考虑的所有参数体系中，规范系统动力学与在 GSPT 框架和整个系统中观察到的活动模式一致。此外，我们在规范系统的参数空间中找到的路径对应于神经元模型中参数变化所获得的活动模式之间的所有路径。这些结果验证了 GSPT 分析中关于模型活动模式和它们之间的转换的动态机制的观点。

7 附录：平均零斜线的实现

为了计算平均零斜线，我们在软件包 AUTO [14,15] 中建立了一个基于周期边界条件和积分相位条件的边值问题。考虑层问题（也就是 2.1 中令 $\varepsilon \rightarrow 0$ ）

$$\begin{aligned} v'_i &= T(h_1, h_2) (-I_{NaP} - I_{Na} - I_K - I_L - I_{tonic-e} - I_{syn-e}) / C, \\ n'_i &= T(h_1, h_2) (n_\infty(v_i) - n_i) / \tau_n(v_i), \\ s'_i &= T(h_1, h_2) (\alpha_s (1 - s_i) s_\infty(v_i) - s_i / \tau_s), \end{aligned}$$

其中 $T(h_1, h_2)$ 是对于固定的 h_1, h_2 ，(A.1) 的周期解的周期，我们用 $(v_{i_p}(h, t), n_{i_p}(h, t), s_{i_p}(h, t))$ 表示，其中 $i = 1, 2$ 。

注意，周期区间被重新放缩到了区间 $[0, 1]$ 内，它引入了周期 $T(h_1, h_2)$ 作为显式参数。为了保证周期性，所有快变量都必须实现周期边界条件。

$$\begin{aligned}v_i(0) &= v_i(1), \\n_i(0) &= n_i(1), \\s_i(0) &= s_i(1), \\v_1(0) &= v^*,\end{aligned}$$

其中， $x_i(0)$ 和 $x_i(1)$, $x \in \{v, n, s\}$ ，分别表示我们求解 (A.1) 的区间的左边界和右边界处的解。最后的边界条件需要确定周期轨道的相位，并保证其唯一性。参数 v^* 是由初始周期轨道得到。最后，通过积分条件可以计算出平均的零斜线

$$\begin{aligned}0 &= \int_0^1 (h_\infty(v_{i_p}(h_1, h_2, t)) - h_1) / \tau_h(v_{i_p}(h_1, h_2, t)) dt - \mathcal{C}_1, \\0 &= \int_0^1 (h_\infty(v_{i_p}(h_1, h_2, t)) - h_2) / \tau_h(v_{i_p}(h_1, h_2, t)) dt - \mathcal{C}_2,\end{aligned}$$

其中 $\mathcal{C}_{1,2} = 0$ 定义了平均零斜线的交点，即平均平衡。对于 h_1 零斜线，(A.3a) 可以实现 (使用 $\mathcal{C}_1 = 0$)。类似地，对于 h_2 零斜线，(A.3b) 可以实现。为了计算平均零斜线，当我们继续在 h_1, h_2 和 $T(h_1, h_2)$ 中进行计算时，可以解决了一个两点边值问题。上述方法与 [8] 中 Butera、Clark 和 Byrne 的方法非常相似。为了计算平均平衡点的分岔，(A.3) 是可以实现的 (即两者 (A.3a) 和 (A.3b))，我们延续一个系统参数，如 g_{ton} 。该技术被用于计算图 16、25、26、27 和 29。

参考文献

- [1] A. Algaba, E. Freire, E. Gamero, and A.J. Rodríguez-Luis, A three-parameter study of a degenerate case of the Hopf-pitchfork bifurcation, *Nonlinearity*, 12 (1999), pp. 1177-1206.
- [2] G.N. Benes, A.M. Barry, T.J. Kaper, M.A. Kramer, And J. Burke, An elementary model of torus canards, *Chaos*, 21 (2011), 023131.
- [3] J. Best, A. Borisjuk, J. Rubin, D. Terman, and M. Wechselberger, The dynamic range of bursting in a model respiratory pacemaker network, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.*, 4 (2005), pp. 1107-1139.
- [4] J. Burke, M. Desroches, A.M. Barry, T.J. Kaper, and M.A. Kramer, A showcase of torus canards in neuronal bursters, *J. Math. Neurosci.*, 2 (2012), pp. 1-30.
- [5] R.J. Butera, J. Rinzel, And J.C. Smith, Models of respiratory rhythm generation in the pre-Bötzinger complex. I. Bursting pacemaker neurons, *J. Neurophysiol.*, 82 (1999), pp. 382-397.
- [6] R.J. Butera, J. Rinzel, And J.C. Smith, Models of respiratory rhythm generation in the pre-Bötzinger complex. II. Populations of coupled pacemaker neurons, *J. Neurophysiol.*, 82 (1999), pp. 398-415.
- [7] R. Butera, J. Rubin, D. Terman, and J. Smith, Oscillatory bursting mechanisms in respiratory pacemaker neurons and networks, in *Bursting: The Genesis of Rhythm in the Nervous System*, S. Coombes and P.C. Bressloff, eds., World Scientific, Singapore, 2006, pp. 303-346.
- [8] R.J. Butera, JR., J.W. Clark, JR., And J.H. Byrne, Transient responses of a modeled bursting neuron: Analysis with equilibrium and averaged nullclines, *Biol. Cybernet.*, 322 (1997), pp. 307-322.
- [9] S. Coombes and P.C. Bressloff, Eds., *Bursting: The Genesis of Rhythm in the Nervous System*, World Scientific, Singapore, 2006.
- [10] G.S. Cymbalyuk, R.L. Calabrese, and A. Shilnikov, How a neuron model can demonstrate coexistence of tonic spiking and bursting, *Neurocomputing*, 65 (2005), pp. 869-875.
- [11] G. Cymbalyuk and A. Shilnikov, Coexistence of tonic spiking oscillations in a leech neuron model, *J. Comput. Neurosci.*, 18 (2005), pp. 255-263.
- [12] M. Desroches, J. Burke, T.J. Kaper, and M.A. Kramer, Canards of mixed type in a neural burster, *Phys. Rev. E*, 85 (2012), 021920.

- [13] M. Desroches, J. Guckenheimer, B. Krauskopf, C. Kuehn, H.M. Osinga, and M. WechselBERGER, Mixed-mode oscillations with multiple time scales, *SIAM Rev.*, 54 (2012), pp. 211-288.
- [14] E.J. Doedel, AUTO: A program for the automatic bifurcation analysis of autonomous systems, *Congr. Numer.*, 30 (1981), pp. 265-284.
- [15] E.J. Doedel, A.R. Champneys, F. Dercole, T.F. Fairgrieve, Y.A. Kuznetsov, B. Oldeman, R.C. Paffenroth, B. Sandstede, X.J. Wang, and C.H. Zhang, AUTO-07P, continuation and bifurcation software for ordinary differential equations, 2011.
- [16] F. Dumortier and R.H. Roussarie, Canard cycles and center manifolds, *Mem. Amer. Math. Soc.*, 121 (1996), 577.
- [17] R.E. Griffiths and M. Pernarowski, Return map characterizations for a model of bursting with two slow variables, *SIAM J. Appl. Math.*, 66 (2006), pp. 1917-1948.
- [18] J. GuCKenheimer, Singular Hopf bifurcation in systems with two slow variables, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.*, 7 (2008), pp. 1355-1377.
- [19] J. Guckenheimer and P. Holmes, *Nonlinear Oscillations, Dynamical Systems, and Bifurcations of Vector Fields*, Appl. Math. Sci. 42, Springer-Verlag, New York, 1983.
- [20] E.M. Izhikevich, *Dynamical Systems in Neuroscience*, Comput. Neurosci., MIT Press, Cambridge, MA, 2007.
- [21] M.A. Kramer, R.D. Traub, and N.J. Kopell, New dynamics in cerebellar Purkinje cells: Torus canards, *Phys. Rev. Lett.*, 101 (2008), 068103.
- [22] B. Krauskopf and C. Rousseau, Codimension-three unfoldings of reflectionally symmetric planar vector fields, *Nonlinearity*, 10 (1997), pp. 1115-1150.
- [23] M. Krupa and P. Szmolyan, Relaxation oscillation and canard explosion, *J. Differential Equations*, 174 (2001), pp. 312-368.
- [24] M. Krupa and M. Wechselberger, Local analysis near a folded saddle-node singularity, *J. Differential Equations*, 248 (2010), pp. 2841-2888.
- [25] J. Mitry, M. McCarthy, N. Kopell, and M. Wechselberger, Excitable neurons, firing threshold manifolds and canards, *J. Math. Neurosci.*, 3 (2013), 12.
- [26] L.S. Pontryagin and L.V. Rodygin, Periodic solutions of a system of ordinary differential equations with a small parameter in the terms containing derivatives, *Soviet Math. Dokl.*, 1 (1960), pp. 611-614.
- [27] J. Rinzel, A formal classification of bursting mechanisms in excitable systems, in *Proceedings of the International Congress of Mathematicians*, A.M. Gleason, ed., American Mathematical Society, Providence, RI, 1987, pp. 1578-1594.
- [28] J.A. Sanders and F. Verhulst, *Averaging Methods in Nonlinear Dynamical Systems*, Appl. Math. Sci. 59, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo, 1985.
- [29] J.A. Sanders, F. Verhulst, And J. Murdock, *Averaging Methods in Nonlinear Dynamical Systems*, Springer, New York, 2007.
- [30] A. Shilnikov, Complete dynamical analysis of a neuron model, *Nonlinear Dynam.*, 68 (2012), pp. 305328.
- [31] A. Shilnikov and G. Cymbalyuk, Transition between tonic spiking and bursting in a neuron model via the blue-sky catastrophe, *Phys. Rev. Lett.*, 94 (2005), 048101.
- [32] P. Smolen, D. Terman, and J. Rinzel, Properties of a bursting model with two slow inhibitory variables, *SIAM J. Appl. Math.*, 53 (1993), pp. 861-892.
- [33] J. Su, J. Rubin, and D. Terman, Effects of noise on elliptic bursters, *Nonlinearity*, 17 (2004), pp. 133157.
- [34] P. Szmolyan and M. Wechselberger, Canards in \mathbb{R}^3 , *J. Differential Equations*, 177 (2001), pp. 419453.
- [35] P. Szmolyan and M. Wechselberger, Relaxation oscillations in \mathbb{R}^3 , *J. Differential Equations*, 200 (2004), pp. 69-104.
- [36] D. Terman, The transition from bursting to continuous spiking in excitable membrane models, *J. Nonlinear Sci.*, 2 (1992), pp. 135-182.
- [37] T. Vo and M. Wechselberger, Canards of folded saddle-node type I, *SIAM J. Math. Anal.*, 47 (2015), pp. 3235 – 3283.
- [38] M. Wechselberger, Existence and bifurcation of canards in \mathbb{R}^3 in the case of a folded node, *SIAM J. Appl. Dyn. Syst.*, 4 (2005), pp. 101-139.
- [39] M. Wechselberger, A propos de canards (Apropos canards), *Trans. Amer. Math. Soc.*, 364 (2012), pp. 3289 – 3309.
- [40] M. Wechselberger, J. Mitry, and J. Rinzel, Canard theory and excitability, in *Nonautonomous Dynamical Systems in the Life Sciences*, Springer, Cham, 2013, pp. 89-132.