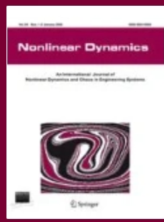
Bursting in a next generation neural mass model with synaptic dynamics: a slow–fast approach

Original Paper | Open access | Published: 19 April 2022

Volume 108, pages 4261–4285, (2022) Cite this article



Nonlinear Dynamics

Aims and scope →

Submit manuscript →

在具有突触动力学的下一代神经质量模型中爆发：一种慢-快速的方法

Bursting in a next generation neural mass model with synaptic dynamics: a slow-fast approach

作者：Halgurd Taher, Daniele Avitabile, and Mathieu Desroches

组织：1.Center for Brain and Cognition, Department of Information and Communication Technologies, Universitat Pompeu Fabra, 08018 E

2.Instituto de Física de Cantabria (IFCA), CSIC-Universidad de Cantabria, 39005 Santander, Spain.

3.Centre de Recerca Matemàtica, Campus de Bellaterra, Edifici C, 08193 Bellaterra, Spain.

时间：Received: 17 November 2021 / Accepted: 23 March 2022 / Published online: 19 April 2022

关键词：Bursting,Spiking neural network,Mean-field theory,Slow-fast dynamics,Canards

Translated by Xinxin Qie, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: Nonlinear Dyn

摘要 [Abstract]

我们报告了一个最近开发的神经质量模型的出现，包括短期突触可塑性。神经质量模型可以通过模拟平均膜电位和放电率等一些宏观变量来模拟大规模神经元种群的集体动力学。目前的一个特别重要，因为它代表了突触耦合二次积分和发射 (QIF) 神经元的精确平均场极限。如果没有突触动力学，具有慢频率 ε 的周期性外部电流可以导致类似爆发的动力学。发射模式可以用奇异微扰理论来理解，特别是慢速解剖。与突触动力学一起，时间尺度分离导致各种慢速现象，它们对破裂的作用变得异常复杂。运河对于理解破裂的途径至关重要。它们描述了系统局部不变集附近的演化轨迹，并存在于阈下动力学和爆发之间的过渡中。在奇异极限 $\epsilon = 0$ 附近，我们报告了特殊的跳跃跳板，它阻止了向破裂的连续过渡。在生物学上更可信的 ϵ 体系中，这种转变变得连续的，爆发通过连续的加峰转变而出现。爆发的开始是复杂的，涉及混合类型的环面运河，它形成爆发的第一个峰值，并遵循快速子系统排斥极限环。我们用数值证明了同样的机制导致了塑料突触的 QIF 网络的爆发。由于平均场极限的精确性，主要结论适用于该网络。

I 引言 [Introduction]

在过去的十年中，平均场理论中的一种新方法，即所谓的奥特-安东森 (OA)ansatz [1,2]，受到了广泛的关注。ansatz 作为一个配方，从一个高维的相互作用的相位振荡器网络精确地还原到系统的低维宏观行为。首先将其应用于同步的原型模型，即仓本模型 [3]。在热力学极限下，我们得到了平均场系统与底层网络的宏观动力学的精确一致。

值得注意的是，OA ansatz 适用于更广泛的一类相位振荡器网络，从而进入了计算神经科学领域。一个令人感兴趣的系统是二次积分和火 (QIF) 神经元，它代表了不变环 (SNIC) 分叉上的鞍节点和所谓的 I 型兴奋性的典型模型。在一定的假设下，QIF 神经元被等同于埃门特-科佩尔模型，也称为 θ 模型 [4]。它代表了一个神经元动力学的相位振荡器模型，它确实适合于可以在 OA 框架内处理的一类问题。在蒙布里奥、Pazo 和 Roxin(MPR) 的工作中，OA ansatz 应用于 QIF 神经元的集合，导致了下一代神经质量模型 [5] 的激增。

这些模型试图捕捉尖峰神经元网络的宏观动态，只使用几个变量，就像这里，种群放电率和平均膜电位。近年来，MPR 模型的各种应用得到了研究。它们包括导致混乱的延迟突触相互作用 [6]，以及多种群模型 [7] 和交叉频率耦合 [8] 中的皮质振荡研究。虽然最初的 MPR 模型解释了化学突触，但该方法可以直接应用于包括由神经元 [9,10] 之间的间隙连接形成的电突触。将 MPR 模型扩展到稀疏网络 [11] 和波动驱动动力学的 [12]。

这些 QIF 网络和它们对应的神经质量的例子可以产生有趣的动态机制，通常由系统中的双稳定性引起。事实上，原始的 MPR 模型展示了一个稳定节点和焦点共存的参数体系 [5]。当神经元集合受到外部电流的影响时，这与它们的宏观反应特别相关：双稳定性意味着一个依赖于时间的外部驱动可以导致有趣的放电节律。

最近的一项研究以指数衰减作用的形式考虑了突触动力学然而，在目前的工作中，我们希望探索一个 QIF 网络，它以短期突触可塑性 (STP) 的形式解释突触动力学，从而增加生物学上的合理性。根据 Tsodyks 和 Markram 的现象学 STP 模型，必须区分两种相反的效应：抑郁，即减弱，促进，即加强，突触连接 [14]。据我们所知，STP 在下一代神经质量模型中的作用还很少受到关注，尽管它在神经科学中高度相关。以往的 STP 宏观模型通常使用 Wilson-Cowan(WC) 模型，因此是具有启发式性质的 [15,16]。尽管如此，他们还是帮助发展了一种新的工作记忆 [17] 的突触理论，这是一种在大脑中进行短期信息存储和操作的认知系统。WM 的突触理论引发了各种理论研究，在多种群拓扑中使用 WC 模型和 STP，以理解基本的 WM 操作，如信息加载和召回，并估计最大 WM 容量 [18,19]。

在最近的一项研究中，提出了将 MPR 发射率方程扩展到 STP，以模拟 WM [20]。在 STP 存在的情况下，平均场极限仍然是精确的。因此，人们可以利用这个限制，以深入了解网络中发射模式的出现。可能导致复杂行为的一个方面是时间尺度分离，它伴随着 STP。抑郁和促进作用可能确实在不同的时间尺度上起作用。例如，对前额叶皮层的测量表明，突触的促进作用可以维持几秒钟，而抑郁则在几百毫秒的 [21] 内衰减。

突触动力学和额外的时间尺度丰富了动态景观，通过产生双稳定性涉及极限环 [20]。这是爆发性节奏出现的基础。爆发是指在静止阶段和快速振荡之间交替的动力学。当缓慢地迫使 QIF 神经元的数量时，通过缓慢漂移的外部电流，系统可以从准静态运动过渡到快速振荡，与恒定的系统中存在稳定循环有关。

在各种实验研究中发现，[22–29] 和理论方法 [30–35] 不仅旨在分类观察到动力学，但也模拟和揭示了爆发的机制。虽然峰值神经网络的爆发是最近 [36,37] 研究的主题，但它们出现的机制往往仍然不清楚：探索大规模网络的状态空间是乏味的，添加慢-快的方面使问题复杂化。MPR 模型的准确性有助于克服这一限制：应

用于神经质量模型的分析工具和分岔分析允许得出微观网络 [38] 的结论。

这项工作的主要结果与 STP 在 QIF 网络中出现的破裂有关。特别地，我们研究了在外部缓慢和周期性电流存在下从阈下振荡到爆发的转变。这种强迫到问题中出现了清晰的时间尺度分离，导致了复杂的慢速现象，并允许应用慢速解剖方法，稍后将描述。作为一种展望，研究结果包括了破裂途径的区别，这取决于时间尺度的分离。对于强分离的时间尺度，远离生物学上可信的场景，路线是复杂的，可能在参数空间中是不连续的，它与某种类型的所谓的运河有关。然而，中等的时间尺度分离揭示了一些混杂的慢-快机制，导致从阈下振荡到爆发的连续过渡，并与不同类型的裂缝有关。我们的结果得到了慢速论证和数值证据的支持。

图 1 首次显示了这项工作中感兴趣的动态状态。面板 (a) 描述了一个由 $N = 10^5$ 个 QIF 神经元组成的大规模网络对一个缓慢的外部正弦电流的响应。第二个面板 (b) 显示了 QIF 网络的发射率，以及平均场极限的发射率。这两个系统都经历了一个低发射活动的静止阶段。当外部电流超过一定水平时，系统开始爆发，其特征是一系列高速同步发射。

为了理解这些爆发是如何出现的，我们必须封装两个主要方面。首先，在即将到来的部分 2 我们将引入带有 STP 的 QIF 网络模型以及相应的平均场极限，并将分析状态空间的结构和动力学。第二，一个缓慢的外部驱动器的存在需要应用慢-快速的解剖。为此，有必要引入一般的慢速-快速框架和修改众所周知的慢-快机制，这对我们的模型起作用，在第三节。下一步，将时间尺度分离问题的通用方法应用于本节的本模型。第四节解剖对于理解第 5 节中的结果至关重要。第五节使用慢速参数研究。这为研究导致破裂出现的机制铺平了道路，就像在 6 节中所做的那样。最后，在第 7 节通过比较爆破状态下的平均场动力学和 QIF 网络动力学，解决了最初提出的宏观尺度上的爆破问题。

II 具有突触动力学的下一代神经质量模型 [A next-generation neural mass model with synaptic dynamics]

峰值神经元模型可以以他们的反应注入电流，这通常是测量的 f-I 曲线，确定发射频率 f 与输入电流的关系我的动态霍奇金-赫胥黎型神经元可以在兴奋或强直状态 [39]。没有输入的可兴奋神经元接近平衡。然而，在回到静止状态之前，足够的输入可以激发膜上超过一个阈值的电位，从而导致单个动作电位的触发。另一方面，紧张性神经元周期性地发射，频率为 f。根据传统的行为从可兴奋动力学到主力动力学，可以区分 (至少) 两类膜。对于第 I 类神经元，f-I 曲线是连续的，从静止状态 (f = 0) 过渡到任意慢频率的重复放电 (f > 0)。它通常发生在 SNIC 分叉处。另一方面，II 类神经元表现出不连续的 f-I 曲线，导致在紧张性放电开始时的非零放电率，它们通常与 Hopf 分岔有关。这种 Hopf 分岔通常是次临界的，例如在 Hodgkin–Huxley、FitzHugh–Nagumo[40,41] 和 Morris–Lecar 模型 [42] 中。

A 尖峰神经元的网络和平均场极限 [Network of spiking neurons and meanfield limit]

我们工作感兴趣的模型是 I 型兴奋性的典型模型：QIF 神经元。在 N 个突触耦合神经元的网络中，膜电位 $V_i(t)$ 服从方程式 (1)。

$$\dot{V}_i = V_i^2 + \eta_i + Jr(t) + I_1(t) \tag{1a}$$

$$\text{if } V_i > V_{\text{thresh}} : V_i \leftarrow V_{\text{r}}$$

$$r(t) = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^{N} \sum_{k:t_j^{(k)}<t} \delta\left(t - t_j^{(k)}\right) \tag{1b}$$

施加于神经元的总电流是恒定分量 η_i，突触电流 $Jr(t)$，突触权重 J 和一个外部的，可能是时间依赖的，电流 $I_1(t)$ 的总和。变量 r 表示瞬时发射率，由单个神经元脉冲序列 $\sum_{k:t_j^{(k)}<t} \delta\left(t - t_j^{(k)}\right)$，其中 $t_j^{(k)}$ 表示 k 进入 Diracδ 函数。QIF 神经元是可兴奋性的还是紧张性的，这取决于 η_i。给定 $r = 0$，神经元对 $\eta_i < 0$ 可兴奋，对 $\eta_i > 0$ 处于紧张性放电状态。当 V_i 超过应用重置规则的阈值 V_{thresh} 时，就会触发，导致潜在的重置为 V_{r}。

当执行热力学极限 $N \to \infty$ 和实施某些条件，上述微观模型的平均动力学导致减少宏观描述的平均膜电位 $v(t)$ 和发射率 $r(t)$，即 MPR 模型 [5]。该推导是基于 OA 的 ansatz 和产生一个精确的减少 [1]。因此，除了有限大小的波动外，QIF 网络的集体行为与 MPR 模型完全一致。根据 OA Ansatz 和 MPR 模型的推导，以下假设必须得到一个精确的发射率公式。

(i) 阈值和重置电压必须在限制 $V_{\text{thresh}} = -V_{\text{r}} \to \infty$，使 QIF 神经元与 θ 模型 [4] 相同。

(ii) 可激性 η_i 来自洛伦兹分布 $g(\eta) = \frac{1}{\pi} \frac{\Delta}{(\eta-\bar{\eta})^2+\Delta^2}$，以 $\bar{\eta}$ 为中心，宽度参数 Δ。

(iii) 神经元是全对全耦合的。这样，每个 QIF 神经元就会接收到相同的突触电流 $Jr(t)$。

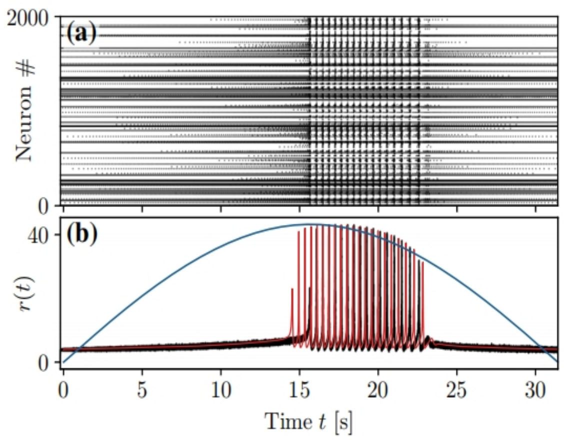


图 1: 尖峰神经元网络和平均场极限：105 个代表性神经元中有 2000 个子集的散点图。每个点代表一个峰值。b 网络的发射率 (黑色) 和相应的平均场极限 (红色)。蓝色的曲线显示了一个时间依赖的外部电流应用于两个系统，是正弦形式。(彩色图形在线版)

(iv)QIF 网络必须考虑在热力学极限 $N \to \infty$ 中。

所得到的 MPR 模型由 $r(t)$ 和 $v(t)$ 的两个常微分方程 (2) 组成。

$\dot{r} = \frac{\Delta}{\pi} + 2rv\ \dot{v} = v^2 - (\pi r)^2 + Jr + \bar{\eta} + I_1(t)$

尽管有一个相当简单的状态空间结构，但没有突触动力学的 MPR 模型在外部强迫时可以产生有趣的周期性模式。在常数 i1 的情况下，周期解不存在，可以找到节点平衡、焦点平衡和鞍平衡。然而，在参数空间区域出现节点和焦点之间的双稳。因此，缓慢的周期性强迫，例如由 $I_1 = A\sin(\varepsilon t), \quad 0 < \varepsilon \ll 1$，可以导致这些区域的滞回，如 [5] 所示。在这种情况下，轨迹由一个低发射率段和一个具有阻尼振荡的高发射率段组成，这与在常数 I_1 的系统中存在焦点有关。这种类型的轨道已经可以被看作是以缓慢漂移和快速振荡交替为特征的爆发模式。然而，在无限慢强迫的极限 $\varepsilon = 0$ 中，快速振荡消失。在这种情况下，所得到的循环可以归类为弛豫振荡，这在第 3 节中引入。

B 具有短期可塑性的神经质量模型 [Neural mass model with short-term plasticity]

我们目前的研究调查了方程 (2) 的扩展版本的爆发模式。这说明 STP 为在索代克斯和马克拉姆 [14] 的现象学模型中描述。短期突触抑制与神经递质耗竭有关。每个神经元 i 都有一个有限数量的 $X_i(t) \in [0,1]$ 的资源 (即准备被释放的囊泡)。峰值之后是突触前动作电位的发射率。当它们到达突触末端时，神经递质的一部分 $U_i(t) \in [U_0, 1]$ 被释放到突触间隙，从而产生突触后电位 (PSPs)。因此，每个突触前峰值都与产生即将到来的 psp 的可用资源的利用和减少有关，从而导致未来突触后兴奋的减少。在 $\tau_{\mathrm{d}} = 200$ ms (抑郁时间尺度) 上，资源 X_i 以指数形式恢复到其 $X_i = 1$ 的基值。

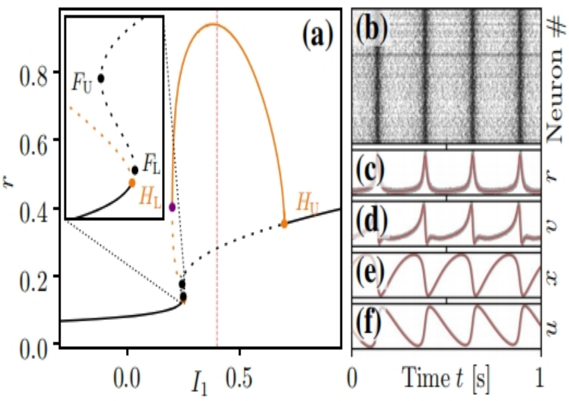


图 2: 具有恒定强迫的系统的解族：方程式 (4) 的分岔图 I_1 与 r 的分岔图。对于 $I_1 \lesssim 0.25$，只存在一个不动点 (FP，实黑线)。在 $I_1 \approx 0.25$ 时，FP 通过亚临界 hopf 分岔 ((H_{L}，下橙色点) 不稳定，形成一个不稳定极限环的分支 (LC，橙色虚线)。不稳定 FP 分支 (虚线黑线) 的两个鞍节点分支 F_{L} 和 F_{U}(黑点) 出现在 I_1 的狭窄范围内，分支折叠两次。在超临界 Hopf-分岔 ((H_{U}，上橙色点) 下，$I_1 \gtrsim 0.7$ 恢复了稳定性。不稳定的 LC 通过循环的鞍节点分叉 (紫色点) 稳定 (实橙色线)，并在第二个 Hopf 分叉处消失。橙色的线表示 LC 分支的最大发射率。插图中显示了在 F_{L} 和 F_{U} 附近的分岔结构的扩大，以及在 Hopf 点 H_{L} 处出现的不稳定的 LC 分支。c-e 面板 (a) 中的周期解 $(r(t), v(t), x(t), u(t))$ 与时间 t 的关系用红色虚线标记。红色曲线表示 NMSTP 方程式 (4) 的模拟结果。灰色的网络方程式 (3)。b N=10 万个网络中 20000 个代表性神经元的峰值散点图。(彩色图形在线版)

与抑郁相反，促进作用会导致 psp 的增强，并与突触末端的神经递质释放概率有关，这是由利用因子 U_i 建模的。释放的概率 (因此是 U_i) 取决于细胞内钙的浓度。神经递质的释放与突触前末端钙离子的积累有关，因此每个峰值都会导致 U_i 的增加。钙浓度和利用因子在促进时间尺度上衰减到基础水平 $U_i = U_0$，$\tau_{\mathrm{f}} = 1500$ ms。

如 [20] 中建议的那样，我们将重点将 STP 实现到宏观水平 $(m\!-\!STP)$ 模型中，以保持发射率模型的准确性。换句话说，分别由 X_i 和 U_i 解释的抑郁和促进作用不会在单神经元水平上处理，而是在群体水平上处理，抑郁和促进作用变量分别为 $x(t)$ 和 $u(t)$。由此得到了 QIF 网络的 N 膜电位方程和两个突触方程，如方程式所示 (3)。对于考虑单神经元水平上 STP 的平均场近似，

我们参考 [43]。

$$
\begin{aligned}
\dot{V}_i &= V_i^2 + \eta_i + Juxr + I_1(t) \\
\dot{x} &= \frac{1-x}{\tau_{\mathrm{d}}} - uxr \\
\dot{u} &= \frac{U_0 - u}{\tau_{\mathrm{f}}} + U_0(1-u)r
\end{aligned}
$$

当种群发射率 r 增加时，QIF 网络的资源量 x 减少，同时，利用率 u 增加。这两个量都进入有效突触重量点。在方程式中给出的扩展系统 (4)，以下称为 STP 神经质量 (NMSTP)，表示了方程 (3) 中给出的 QIF 网络的精确平均场极限。状态变量为放电率 r、平均膜电位 v、资源量 x 和利用因子 u。

$$
\begin{aligned}
\dot{r} &= \frac{\Delta}{\pi} + 2rv \\
\dot{v} &= v^2 - (\pi r)^2 + Juxr + \bar{\eta} + I_1(t) \\
\dot{x} &= \frac{1-x}{\tau_{\mathrm{d}}} - uxr \\
\dot{u} &= \frac{U_0 - u}{\tau_{\mathrm{f}}} + U_0(1-u)r
\end{aligned}
$$

尽管事实是，方程式 (4) 系统已经通过 τ_{d} 和 τ_{f} 拥有多个时间尺度，在存在慢周期驱动的情况下，系统将在整个问题的最快时间尺度上演化。然而，正如我们稍后将讨论的，NMSTP 固有的时间尺度分离是微妙的，在状态空间中到处都不能观察到。然而，它对从阈下 (非爆发) 行为到破裂的转变有重大影响 (参见 5.2 和 6.3)。

C 恒定强迫下的动力学型 [Dynamics under constant forcing]

大多数用于方程式 (4) 的参数值将保持固定，如果没有不同的说明，在表 1 中给出。注意，时间单位由膜的时间常数 τ_{m} 给出。有关数值方法的更多细节，我们请参阅附录 A。

表 1 参数及其值，如果没有不同的说明，在整个工作中是固定的

Symbol	Description	Value
Δ	Width of Lorentzian	0.5
$\bar{\eta}$	Centre of Lorentzian	-1.7
J	Synaptic weight	30
U_0	Baseline utilization	0.1
τ_{m}	Membrane time constant	20 ms
τ_{d}	Depression timescale	200 ms$/\tau_{\mathrm{m}}$
τ_{f}	Facilitation timescale	1500 ms$/\tau_{\mathrm{m}}$

我们将使用上述参数值，概述在恒流 $I_1(t) = const.$ 存在下的不同动态状态。在图 2a 中显示了所得到的分岔图。

扩展的模型方程式 (4) 即使没有时间依赖性的强迫 ($I_1(t) = const.$)，也能由于可塑性突触而产生周期性的振荡，如第 2.2 节所述。它们的存在取决于参数值的精确选择，其中一个重要的选择是由 $\bar{\eta} + I_1$ 给出的总非突触电流。极限环可以通过过多的分岔情况而产生。在这里，我们考虑在将 I_1 作为分岔参数后，出现亚临界 Hopf 分岔的情况，从而产生稳定的振荡行为 (见图 2)。

对于电流 $I_1 \approx 0.25$,我们发现在低发射率下存在稳定节点平衡的一个分支。该分支发展成一个焦点家族，并通过一个亚临界 Hopf 分岔 (H_{L}),然后在 F_{L} 和 F_{U}(黑点) 的两个鞍节点 (折叠) 分岔而不稳定,其中 $F_k = (r_k, v_k, x_k, u_k, I_k)$, {L, U}，表示分岔的平衡值和参数值。这些褶皱也可以在没有 STP 的情况下发现，在这种情况下，上分支是稳定的。然而，在图 2a 中，不稳定性一直持续到整个 s 形曲线上，直到上超临界 Hopf 分岔 (H_{U})。亚临界 Hopf 分岔 (H_{L}) 产生了一系列不稳定的极限环，它经历了一个极限环的折叠分岔，从而产生了稳定的周期解。

其中一个轨迹 $(r_k, v_k, x_k, u_k, I_k)$ 如图 2b-f 作为时间的函数表示。将其叠加到通过模拟由方程式 (3) 控制的 QIF 网络计算出的相应变量上。由 N=100000 个神经元组成。对于这个网络，发射率是通过时间的装箱来估计的，即通过计算宽度为 $\delta_t = 10^{-2}$ 的每个时间装箱的峰值数。网络的平均膜电位读数为 $v(t) = 1/N \sum_{j=1}^{N} V_j(t)$。

驱动这种振荡的主要机制是所谓的种群爆发和随之而来的突触抑制和促进作用之间的相互作用。在微观尺度上，种群爆发通过整个网络中的峰值级联发出，从而导致突触的促进，进一步利用放电活动；见图 2b，c，f。随之而来的抑郁抑制了活动，但在时间尺度 τ_d 上恢复，允许种群以周期性的方式爆发。

值得注意的是，在图 2a 的插图中所示的 $I_1(t)$-区间中，我们发现了平衡环和极限环之间的双稳定性。因此，我们可以预测，一个时间变化的慢电流 $I_1(t)$，在该区域演化，将导致从平衡分支到稳定极限环的动态过渡，从而导致破裂。这个确切的例子可以在图 1 中找到。

总的来说，与没有 STP 的 QIF 网络和原始 MPR 模型的无极限环存在相比，STP 在平衡和环之间产生双稳定性。在参考文献中 [5] 一个缓慢的周期电流导致了网络中宏观弛豫型振荡的出现。我们想研究 STP 的存在如何影响系统对这种输入的响应。QIF 网络的模拟在计算上比较困难。然而，QIF 网络结果和图 2b-f 中描述的 NMSTP 的预期一致性证明了仅使用 NMSTP 进行即将进行的分析。我们将回到 NMSTP 动力学对第 7 部分网络的含义。

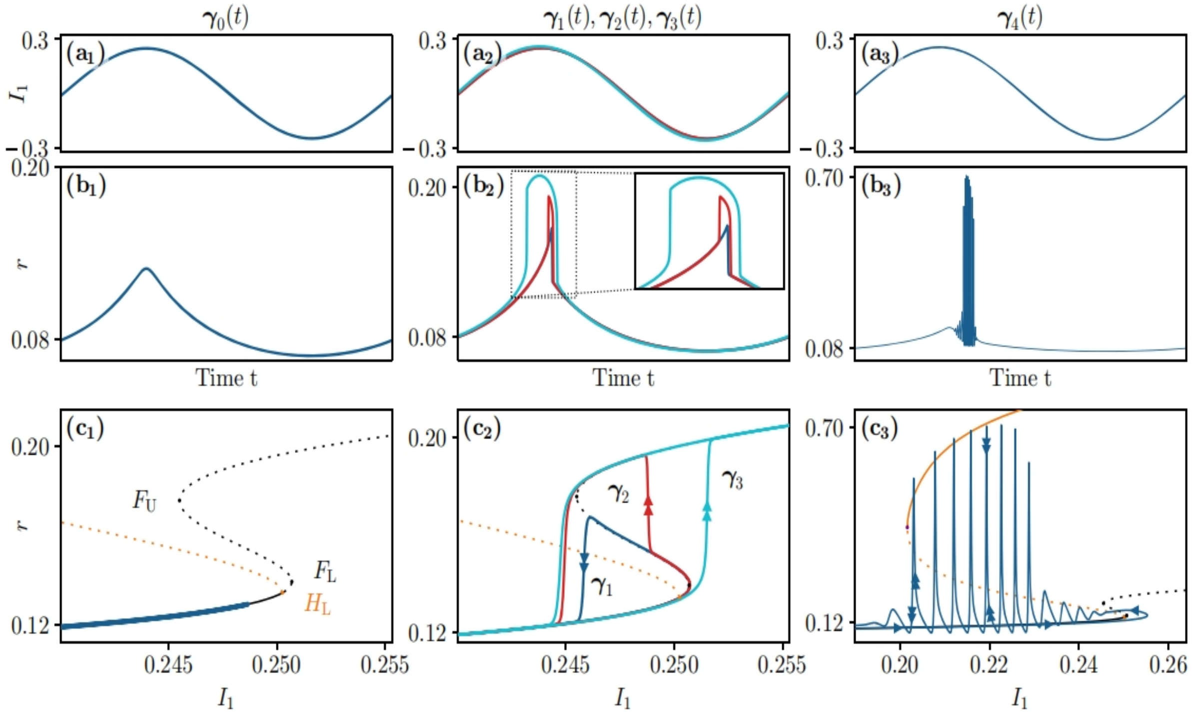


图 3: 整个系统的典型解 $\gamma_0(t)$ 到 $\gamma_4(t)$：周期强迫电流 $I_1(t)$ 和 **b** 发射率 $r(t)$ 与时间 t 的关系。相同的轨迹叠加在 $r-I_1$ 的非强迫系统的分岔图上。在 (c_1) 中，蓝色轨迹在稳定平衡分支附近向较大的 I_1 值演化，并在 Hopf 分支 H_L 附近返回。(c_2) 中的轨迹 $\gamma_3(t)$ 在到达后向更大的 I_1 值移动上不稳定平衡分支向上到一个最大值，由强迫振幅给出，然后再次跟随该分支向下向更小的 I_1 值移动。请注意，在 (3) 列中，发射率轴比例比 $(1,2)$ 列中的值大。参数值如下：$\varepsilon=10^{-5}$; $\gamma_0: A\approx 0.2487$; $\gamma_1 A\approx 0.2507$; γ_1 到 γ_3：按指数递增顺序接近 $\gamma_4: \varepsilon=10^{-3}, A\approx 0.2553$。(彩色图形在线版)

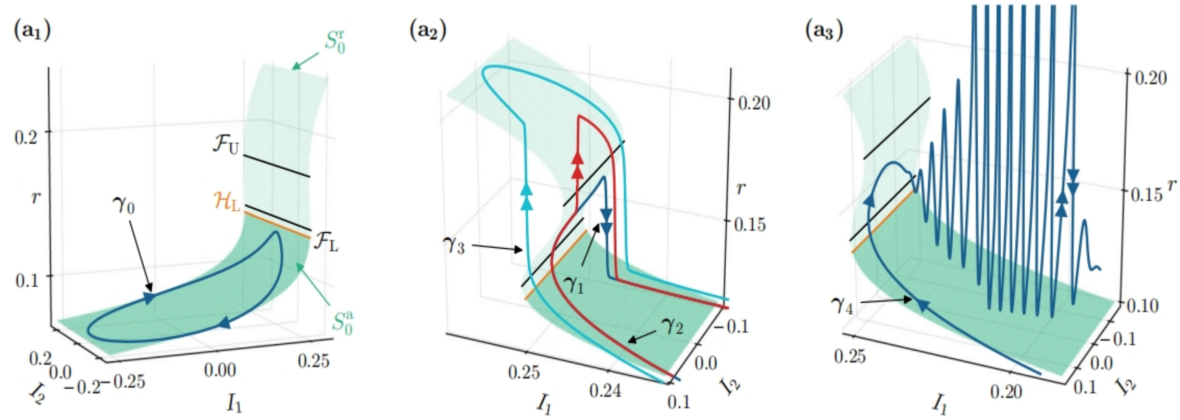


图 4: 慢速解剖和临界流形：整个系统的解 $\gamma_0(t)$ 到叠加在临界流形 S_0 上的 $\gamma_4(t)$。这些参数值与图 3 中的参数值相同。(彩色图形在线版)

D 慢周期强迫下的动力学 [Dynamics under slow periodic forcing]

由于之前在恒定强迫系统中的观察结果，我们将通过外部电流 I_1 在模型中引入一个慢周期驱动。我们强加于它周期性地演化，其时间尺度比神经质量的最慢时间尺度要大得多，即促进衰减时间 τ_f。为了保持在一个总体框架，$I_1(t)$ 将正弦，由 $I_1(t)=A\sin(\varepsilon t)$，周期 $T=\frac{2\pi}{\varepsilon}\gg\tau_f$ 和振幅 A 在这个工作我们设置 $\tau_f=1500\ \mathrm{ms}/\tau_m=75$，因此强迫之间的分离和最慢的快速子系统的内在时间尺度计算为 $\tau_f/T=\varepsilon\frac{\tau_f}{2\pi}\approx 10\varepsilon$。

通过选择 I_1 显式地依赖于时间，系统用方程式 (4) 给出变成非自治的。这反过来也伴随着应用慢速解剖的

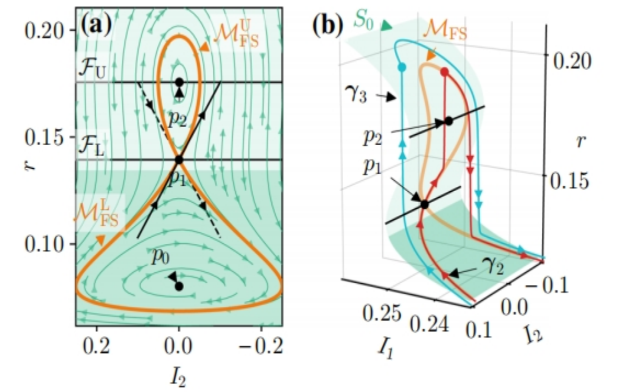


图 5: 折叠鞍形和跳跃形：$r-I_2$ 投影中的临界流形 S_0S0 与慢流叠加 [绿色箭头，见方程式 (17)]. 黑点 p_0(不稳定焦点)、p_1(鞍点)、p_2(中心) 表示 DRS 方程 (19) 的平衡点。点 p_1 表示折叠鞍平衡，相关的稳定 (不稳定) 特征方向由沿慢流的实心 (虚线) 箭头表示。橙色曲线 $\mathcal{M}_{\mathrm{FS}}$ 表示 p_1 的稳定和不稳定流形，通过 p_1 形成异斜连接。(b) S_0 在 (I_1, I_2, r)-空间。曲线 $\gamma_2(t)$ 和 $\gamma_3(t)$ 是整个系统的解。对象 p_1, p_2 和 $\mathcal{M}_{\mathrm{FS}}$ 依赖于 A 的选择，这里它们对应于用于获得 $\gamma_3(t)$ 的值。其他参数值如图 3 和 4 所示。(彩色图形在线版)

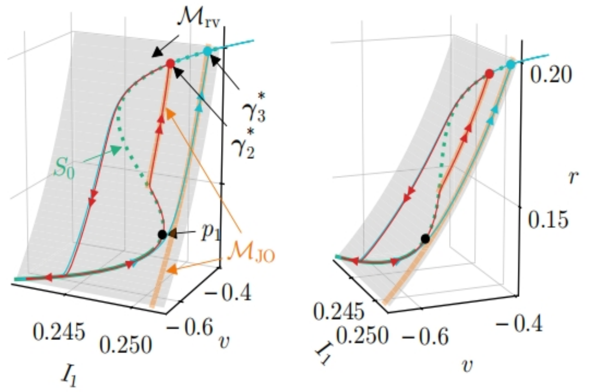


图 6: 折叠鞍和跳跃支架：$I_1 - v - r$ 空间中的 S_0S0(绿色曲线)。灰色表面 $\mathcal{M}_{rv}$ 由 $r = -\frac{\Delta}{2\pi v}$ 定义。曲线 $\gamma_{2,3}^*$ 是整个系统的解，它们在 S_0 表上的跳跃点 $\gamma_{2,3}(t)$ 用点标记。参数值如图 5 所示。(彩色图形在线版)

障碍。因此，为了检索一个自治系统，引入了第二个强迫变量 I_2。(I_1, I_2) 的动力学遵循 Hopf 正态形式，如下所示。

$$\dot{I}_1 = \varepsilon g_1(I_1, I_2) = \varepsilon\left[I_1\left(a - I_1^2 - I_2^2\right) + I_2\right]$$
$$\dot{I}_2 = \varepsilon g_2(I_1, I_2) = \varepsilon\left[I_2\left(a - I_1^2 - I_2^2\right) - I_1\right]$$

在 $a = 0$ 处的 Hopf 分岔产生了形式为 $(I_1, I_2) = A \cdot (\sin\varepsilon t, \cos\varepsilon t)$ 的稳定极限环，振幅为 $A = \sqrt{a}$，角频率为 ε，以下称为强迫循环。为了确保明确定义的 $I_1(t) = A\sin(\varepsilon t)$ 和由 Hopf 形式方程生 (5) 成的的等价性。初始条件 $((I_1(t_0), I_2(t_0))$ 将位于 $(I_1, I_2) = A{\cdot}(\sin\varepsilon t, \cos\varepsilon t)$ 上。整个系统在缓慢的外力作用下由 NMSTP 给出，即方程式 (4) 和 (5)。

为了理解这种缓慢强迫的影响，将整个问题的解叠加在非强迫系统的 r 与 I_1 分岔图上是有利的，这是由 Rinzel[32–34] 引入的慢-快速解剖的核心。图 3a1-c1 显示了一个纯慢轨迹的例子，并标记为 $\gamma_0(t)$。在面板 (b_1)，中所示的发射速率 $r(t)$，按照与面板 (a1) 中的强迫 $I_1(t)$ 相同的模式增加和减少。此外，在 $r - I_1$ 投影中，所示 (c1)，很明显，动力学发生在非强迫系统的平衡分支附近。强迫引入了一个漂移平衡的速度足够慢，可以跟随在分支的 $\mathcal{O}(\varepsilon)$ 附近的动力学。

虽然这个例子可以被理解为一个准静态运动，但在图 3 的第 2 列和第 3 列中，更复杂的解 $\gamma_1(t)$ 到 $\gamma_4(t)$ 分别表现出鸭嘴动力学和爆发。需要进行更严格的分析，包括对模型的慢速解剖。在下一节中，将介绍一个可以处理时间尺度分离问题的通用框架，并将其应用于 NMSTP。

III 慢周期强迫下的动力学 [Slow-fast framework and state of the art]

慢速-快速系统的动力学可以用快速变量 $\mathbf{X}_{\mathrm{f}}(t) \in \mathbb{R}^k$ 和慢速变量 $\mathbf{X}_{\mathrm{s}}(t) \in \mathbb{R}^l$ 来考虑。它们的动力学由方程中给出的微分方程 (6) 控制，在这里被称为全系统。

$$\dot{\mathbf{X}}_{\mathrm{f}} = \mathbf{F}(\mathbf{X}_{\mathrm{f}}, \mathbf{X}_{\mathrm{s}})$$
$$\dot{\mathbf{X}}_{\mathrm{s}} = \varepsilon \mathbf{G}(\mathbf{X}_{\mathrm{f}}, \mathbf{X}_{\mathrm{s}})$$

具有快速时间参数化 t(超点表示关于 t 的微分)，$\mathbf{F}(\mathbf{X}_{\mathrm{f}}, \mathbf{X}_{\mathrm{s}}) : \mathbb{R}^k \times \mathbb{R}^l \to \mathbb{R}^k$ 和 $\mathbf{G}(\mathbf{X}_{\mathrm{f}}, \mathbf{X}_{\mathrm{s}}) : \mathbb{R}^k \times \mathbb{R}^l \to \mathbb{R}^l$。这里，时间尺度的分离反映在一个小参数 $0 < \varepsilon \ll 1$ 的. 上我们将把这种类型的系统称为 k-fast l-slow 系统。

在方程式中得到了全系统的一个不同的公式 (7) 通过参数化它 $\tau := \varepsilon t$，

$$\varepsilon \mathbf{X}_{\mathrm{f}}' = \mathbf{F}(\mathbf{X}_{\mathrm{f}}, \mathbf{X}_{\mathrm{s}})$$
$$\mathbf{X}_{\mathrm{s}}' = \mathbf{G}(\mathbf{X}_{\mathrm{f}}, \mathbf{X}_{\mathrm{s}}).$$

关于慢时间 τ 的导数记为 $(\_)' := \mathrm{d}/\mathrm{d}\tau(\_) = \frac{1}{\varepsilon}\left(\dot{C}_{\_}\right)$。这两个表示方程式 (6) 和方程式 (7) 是等价的，但它们允许以不同的方式利用慢-快系统的前提，即由一个小的 ε 值给出的时间尺度分离。考虑奇异极限 $\varepsilon = 0$，并考虑快时间参数化和慢时间参数化是很自然的。一个得到两个不同的子系统，它们代表了整个系统的慢和快速

动力学的解剖。

在第一种情况下，我们得到了快速子系统的方程式 (8)。这个极限可以用来理解整个系统的动力学，其中 $\mathbf{X}_f$ 的快速演化和结果在下面的 $k+l$ 中，其中 l 是微不足道的：

$$\dot{\mathbf{X}}_f = \mathbf{F}(\mathbf{X}_f, \mathbf{X}_s)$$
$$\dot{\mathbf{X}}_s = \mathbf{0}$$

事实上，慢变量 $\mathbf{X}_s$ 的动态是微不足道的，它们的值不会随时间变化。事实上，它们可以被视为进入 $\mathbf{X}_f$ 动力学的参数。

第二个限制是 $\varepsilon \to 0$，现在在慢速时间内完成参数化方程式 (7)，产生慢速子系统，即：

$$\mathbf{0} = \mathbf{F}(\mathbf{X}_f, \mathbf{X}_s)$$
$$\mathbf{X}_s' = \mathbf{G}(\mathbf{X}_f, \mathbf{X}_s).$$

公式 (9) 也被称为简化系统，它由一个微分代数系统表示，其中慢变量的动力学相对于整个系统保持不变，并由 $\mathbf{X}_s' = \mathbf{G}(\mathbf{X}_f, \mathbf{X}_s)$ 控制。快速变量的动力学另一方面则隐藏在 k 个代数约束等式中 (9a). 它们定义了临界流形：

$$S_0 = \{(\mathbf{X}_f, \mathbf{X}_s) \mid \mathbf{F}(\mathbf{X}_f, \mathbf{X}_s) = 0\}$$

通常是嵌入 $\mathbb{R}^{(k+l)}$ 中的 l 维流形。

在慢子系统中，快变量的动力学属于慢变量，它们的关系由临界流形方程给出，该方程定义了这个极限问题的状态空间：慢子系统的运动发生在 S_0 上。同时 S_0 的时间点对应于快速子系统的平衡，从方程等式可以看出 (8a). 通过在不同子系统的特定点上的解，可以构造奇异轨道。它们是由慢段和快段串联产生的轨迹，其动力学由各自的子系统决定。

具有该方程式类型的系统 (6) 的解。慢段和快段都是奇异轨道的 ϵ 扰动，而典型的慢-快周期是松弛的。这些循环在参数空间中出现的方式是相当奇特的，并涉及到著名的经典解，我们在下面的经典范德波尔 (VdP) 系统的背景下简要回顾一下。

A 范德波尔振荡器中的经典案例 [Classical canards in the van der Pol oscillator]

具有 $0 < \varepsilon \ll 1$ 的 VdP 系统显示了各种动态状态，从一个稳定的平衡分支，通过 Hopf 循环和分支，到弛豫振荡。亚阈状态，即稳定平衡的分支，终止于超临界 Hopf 分岔，在此处产生稳定的小 Hopf 周期。这些循环还不是弛豫类型的，只存在于距离 Hopf 点的 $O(\varepsilon)$ 距离上。在此区域之后是一个指数较窄的参数区间，当参数变化时，轨道以爆炸性的方式增长。这种现象被称为鸭嘴爆炸 [45]，相关的鸭嘴将小 Hopf 循环与弛豫振荡 [46] 分离。它们在 S_0 的一个击退分支附近进化了一段时间，然后跳到其中一个吸引人的分支上。可以区分两种类型的鸭，有头和没有头。在鸭式爆炸之后，一个广泛的弛豫振荡跟随并终止于第二次 (超临界)Hopf 分岔。

环面和混合型 [Torus and mixed-type canards]

术语 canard 不限于发生在 (或在) 吸引和排斥流形附近的动力学，这代表平衡。一般来说，它是指在与快速子系统相关的吸引和排斥不变集附近演化的任何类型的解。这些不变集可以对应平衡点，也可以对应极限环。根据这个定义，在椭圆爆发器 [47] 中可以找到一种特殊类型的鸭嘴，它需要至少一个 2 快 1 慢速系统。在这里，由于亚临界 hopf 分岔 (在快速子系统中)，产生不稳定的极限环，通过环的折叠分叉稳定。Hopf 分岔引发了爆发，而循环的折叠则标志着它们的终止。通常在椭圆突发事件中，全动力学遵循快速子系统的稳定极限环族。然而，所谓的环面鸭鸭可以找到足够小的 ϵ[48,49]。它们描述了轨道遵循一个稳定的快速子系统循环家族，并切换到经过折叠的不稳定的循环。关于不同类型的卡片的概述，我们参考了 [50]。

经典鸭和环面鸭的混合，称为混合类型鸭，在 [51] 被报道。它们描述了在平衡和极限环分支附近花费时间的轨迹，因此可以看作是经典卡和环面卡的混合。这些解的部分在不稳定平衡点附近发展，并连接到快速子系统的不稳定极限环。这些最后类型的鸭是在爆裂系统中发现的，在单细胞和种群水平的神经活动建模中无处不在。

下面，为了了解在缓慢强迫下 NMSTP 中鸭鸭的出现和破裂，即方程式 (4) 和 (5)，我们将在慢速框架内处理这个问题。此外，一种被称为设计线化简化系统 (DRS) 的辅助系统的引入，揭示了所谓的折叠鞍奇点的存在是导致裂缝出现的原因，并对爆破轨迹的形成有影响。

IV 模型的快慢解剖 [Slow-fast dissection of the model]

我们将开始系统地研究整个系统，将其分解为一个慢速子系统。完整的问题代表了一个具有 $\mathbf{X}_f = (r, v, x, u)$ 和 $\mathbf{X}_s = (I_1, I_2)$ 的 4 快 2 慢速系统。它们的动力学由右

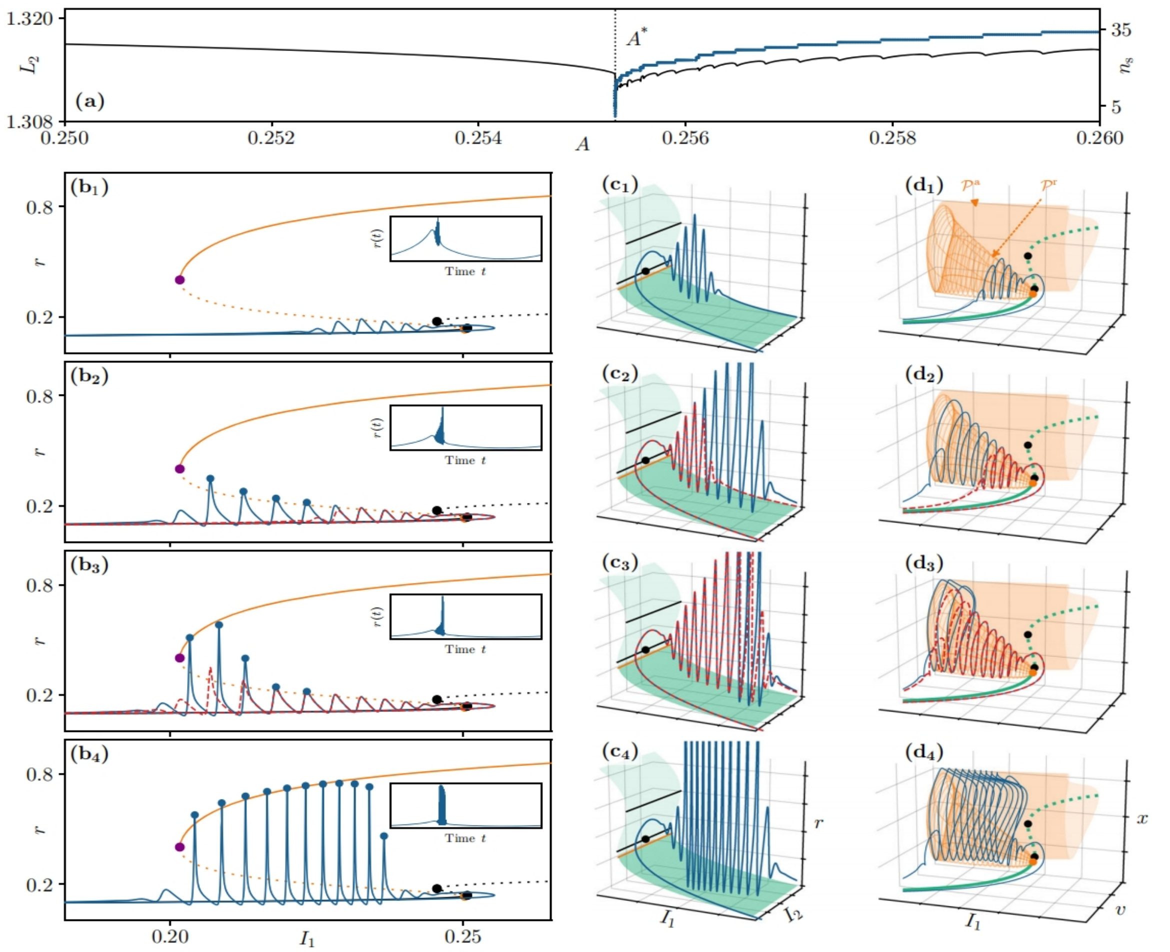


图 7: 破裂的出现：整个系统的分岔图。黑色曲线表示周期解族的 L_2 范数与强迫振幅 a 的关系。蓝点表示峰值 n_s 的数量，定义为其中 $r(t) > 0.21$ 的局部极大值。虚线位于 $A = A^*$。b 叠加在快速子系统分叉图上的 $r - I_1$ 投影中的解 $(r(t), v(t), x(t), v(t), I_1(t), I_2(t))$。插图及时地显示了解决方案。在 (I_1, I_2, r) 空间 (c) 和 (I_1, v, x) 空间 (d) 中，与 (b) 和临界流形 S_0 中相同的解在 (d) 吸引 (击退) 表中 S_0 显示为绿色实线 (虚线)；橙色表面 (线框) 表示快速子系统的稳定 (不稳定) 极限环的族 (列 (b) 中的橙色分支)。请注意，这里的 x 轴是倒置的。在 (b) 中，黑点表示 $\mathcal{F}_\mathrm{L}$ 和 $\mathcal{F}_\mathrm{U}$，橙色的点表示 $\mathcal{H}_\mathrm{L}$，而在 (c) 中的黑点表示折叠的奇异点 p_1，假设为 $A = A^*$。导致 n_s 的尖峰用蓝点标记。红色虚线曲线显示了上面面板的解决方案。(b-d) 中的 A 值从上到下，在 A^* 附近按递增顺序递增。在 $\varepsilon = 10^{-3}$ 上获得的全系统解决方案。(彩色图形在线版)

侧 $\mathbf{F}\left(\mathbf{X}_\mathrm{f}, \mathbf{X}_\mathrm{s}\right)$ 和 $\mathbf{G}\left(\mathbf{X}_\mathrm{s}\right)$ 控制，回顾如下：

$$\mathbf{F}\left(\mathbf{X}_\mathrm{f}, \mathbf{X}_\mathrm{s}\right) = \begin{pmatrix} \frac{\Delta}{\pi} + 2rv \\ v^2 + Juxr - (\pi r)^2 + I_1 \\ (1-x)/\tau_\mathrm{d} - uxr \\ \left(U_0 - u\right)/\tau_\mathrm{f} + U_0(1-u)r \end{pmatrix}$$

$$\mathbf{G}\left(\mathbf{X}_\mathrm{s}\right) = \varepsilon \begin{pmatrix} g_1\left(I_1, I_2\right) \\ g_2\left(I_1, I_2\right) \end{pmatrix} = \varepsilon \begin{pmatrix} \left(I_1\left(a - I_1^2 - I_2^2\right) + I_2\right) \\ \left(I_2\left(a - I_1^2 - I_2^2\right) - I_1\right) \end{pmatrix}.$$

快速子系统的平衡分支，如图 2a 所示，通过 $\left\{\mathbf{X}_\mathrm{f} \mid \dot{\mathbf{X}}_\mathrm{f} = 0\right\}$ 定义，以慢变量坐标作为分岔参数。这自然与等式 (13) 的定义相一致的临界流形 S_0，

$$\mathbf{F}\left(\mathbf{X}_\mathrm{f}, \mathbf{X}_\mathrm{s}\right) = \mathbf{0}.$$

因此，我们已经可以推断出 S_0 的形状。它对应于笛卡尔积 $S^* \times \{I_2 \mid I_2 \in \mathbb{R}\}$，其中 S^* 表示快速子系统平衡点的 S 形分支，在等式 (14) 中给出，

$$S^* := \left\{(r, v, x, u, I_1) \mid \mathbf{F}\left(\mathbf{X}_\mathrm{f}, \mathbf{X}_\mathrm{s}\right) = 0\right\}.$$

因此，相关的折叠集 $\mathcal{F}$ 有两个一维连接组件，即两行 $\mathcal{F}_\mathrm{U} := \{F_\mathrm{U}\} \times \{I_2 \mid I_2 \in \mathbb{R}\}$ 和 $\mathcal{F}_\mathrm{L} := \{F_\mathrm{L}\} \times \{I_2 \mid I_2 \in \mathbb{R}\}$。这意味着这两条折叠线被 I_2 参数化了。这两条 S_0 沿 $\mathcal{F}_\mathrm{L}$ 和 $\mathcal{F}_\mathrm{U}$ 的折线，如图 4 所示，以及 $I_1 - I_2 - r$ 投影中的临界流形 S_0 和图 3 中的轨迹 $\gamma_0(t)$

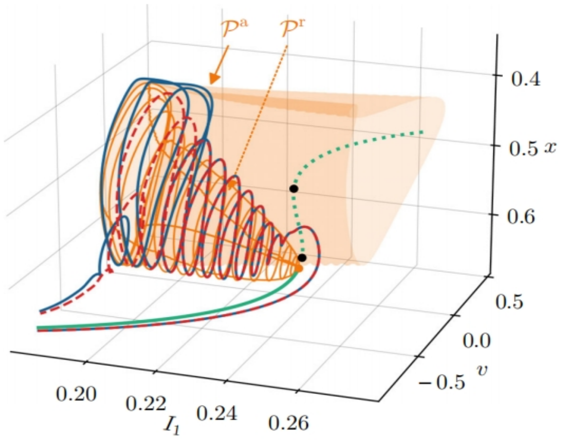


图 8: 破裂的出现：图 7(d3) 的扩大。(I_1, v, x) 空间中的临界流形，具有吸引 (排斥)S_0 片，显示为绿色实线 (虚线);；橙色表面 (线框) 表示快速子系统的稳定 (不稳定) 极限环族，来自下 Hopf 分岔 H_L(橙色点)。蓝色和红色的曲线显示了整个系统在鸭嘴爆炸附近的解。蓝色轨迹的强迫振幅 ($A \approx 0.25531851417$) 比红色轨迹的强迫振幅 ($A \approx 0.2553185136$)，两者都在 A^* 处指数接近鸭式爆炸。为 $\varepsilon = 10^{-3}$ 获得的解决方案。(彩色图形在线版)

到 $\boldsymbol{\gamma}_4(t)$。

A 奇异动力学：快子系统 [Singular dynamics: fast subsystem]

本质上，由于 S_0 由快速子系统平衡组成，图 2a 中的分岔图是 S_0 在 $I_1 - r$ 平面上的投影，我们可以将快速子系统的局部稳定性与临界流形联系起来。图 2a 中平衡分支的稳定 (不稳定) 部分将成为临界流形的吸引 (排斥) 片。这一特性可以看作是整个系统中快速流动的一个指标，远离 S_0。在这里，快速动力学占主导地位，(r, v, x, u) 将被相应地排斥和吸引。由 $\mathcal{H}_L := \{H_L\} \times \{I_2 \| I_2 \in \mathbb{R}\}$ 和 $\mathcal{H}_U := \{H_U\} \times \{I_2 \| I_2 \in \mathbb{R}\}$ 给出的 Hopf 分岔集的稳定性变化。在本章中，S_0 的吸引 (排斥) 部分被标记为绿色 (浅绿色) 表面，如图 4 所示。

我们已经可以利用这一点来进一步研究整个系统的动态。首先，图 4a$_1$ 中的 $\boldsymbol{\gamma}_0(t)$ 完全在临界流形 S_0 的较低吸引片附近演化。这意味着动力学是纯粹缓慢的，并且在近似接近 S_0。对于 $\gamma_1(t)$，我们看到典型的鸭式动力学，因为它跟随 S_0 的中间排斥部分一段时间，然后跳到底部吸引片。此外，图 4a2 中的 $\gamma_2(t)$ 类似于头部鸭的行为。然而，而在 VdP 系统中，快速子系统的上部分支是吸引，我们发现同样的行为，但有一个排斥上面的 S_0。我们将把这个令人惊讶的整个系统的解决方案称为跳跃鸭嘴。类似地，$\gamma_3(t)$ 显示了一个跳转到上面的片，但没有沿中间片的鸭嘴段。最后，图 4a3 中的破裂溶液 $\gamma_4(t)$ 沿 S_0 的底部片有分段，在穿过临界流形 S_0 并开始破裂之前，沿排斥中间片显示一个短鸭段。为了了解鸭、跳鸭和爆裂的出现，我们将在下面对慢子系统进行分析。

B 奇异动力学：慢子系统 [Singular dynamics: slow subsystem]

慢流形 [Slow flow]

通过研究临界流形 S_0 上的慢流问题，我们进一步利用了该解剖方法。在慢子系统方程中。(9) 将状态空间简化为 S_0，用等式 (13) 中的四个代数条件来描述，其解取决于慢变量 I_1 进入膜电位方程。这个极限中的状态变量受到描述它们在 S_0 上的动态的慢流 $(\mathbf{X}_f', \mathbf{X}_s')$ 的影响。对于 $\mathbf{X}_s = (I_1, I_2)$，这是通过 Hopf 正规形式等式显式给出的 (12). 然而，对于快速变量 $\mathbf{X}_f = (r, v, x, u)$，代数约束隐式地定义了 $\mathbf{X}_f$ 和 $\mathbf{X}_f'$。在这种情况下，流量可以通过取等式 (9a) 的总 (慢) 时间导数来得到，如在等式 (15) 中所示,

$$0 = \frac{\mathrm{d}}{\mathrm{d}\tau}\mathbf{F}\left(\mathbf{X}_f(\tau), \mathbf{X}_s(\tau)\right) = \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \mathbf{X}_f}\frac{\mathrm{d}\mathbf{X}_f}{\mathrm{d}\tau} + \frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \mathbf{X}_s}\frac{\mathrm{d}\mathbf{X}_s}{\mathrm{d}\tau},$$

其中，$\partial(\cdot)/\partial \boldsymbol{a}$ 是 $(\cdot)$ 的相对于 $\mathbf{a}$ 的雅可比矩阵。如果雅可比矩阵 $\partial\mathbf{F}/\partial\mathbf{X}_f$ 是可逆的，即 $\det(\partial\mathbf{F}/\partial\mathbf{X}_f) \neq 0$，则可以计算出 $\mathbf{X}_f$ 的慢流，并得到等式 (16),

$$\frac{\mathrm{d}\mathbf{X}_f}{\mathrm{d}\tau} \equiv \mathbf{X}_f' = -\left(\frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \mathbf{X}_f}\right)^{-1}\left(\frac{\partial \mathbf{F}}{\partial \mathbf{X}_s}\mathbf{X}_s'\right)$$

这种慢流只在 S_0 上定义，并表示一个捕获流形上 $\mathbf{X}_f$ 和 $\mathbf{X}_s$ 动力学的 ode 系统。

在神经质量的特殊情况下，我们有 $\mathbf{X}_f = (r, v, x, u), \mathbf{X}_s = (I_1, I_2)$ 和 $\mathbf{F}, \mathbf{G}$ 在方程式 (11) 和 (12) 中给出，分别为 $\mathbf{X}_f$ 在 S_0 上的值是通过代数条件等式 (13) 来确定的，它将快速变量彼此和 I_1。给定 r, v, x 或 u，其他分量可以直接计算。换句话说，只要考虑一个快变量的慢流，这里是 r，来理解慢动力学。考虑到这一点，我们最终得到了方程式 (17) 中给出的慢流 (r', I_1', I_2') 。

$$\begin{aligned} r' &= g_1(I_1, I_2)\, Ar\,(1 + ru\tau_d)\,(1 + rU_0\tau_f)\,/D \\ I_1' &= g_1(I_1, I_2) \\ I_2' &= g_2(I_1, I_2) \end{aligned}$$

我们可以看到分母 D 的相关性，在等式 (18) 中给出，通过注意到 $D = 0$ 定义了 S_0 的折叠集，其中快速子系统雅可比矩阵 $\partial\mathbf{F}/\partial\mathbf{X}_f$ 是奇异的：

$$\begin{aligned} D = 2\left[(\pi r)^2 + v^2\right](r\tau_d u + 1)(r\tau_f U_0 + 1) \\ - Jxr\,(r\tau_f U_0 + u)\,. \end{aligned}$$

快速子系统的鞍节点分叉具有相同的条件 $\det(\partial\mathbf{F}/\partial\mathbf{X}_f) =$,

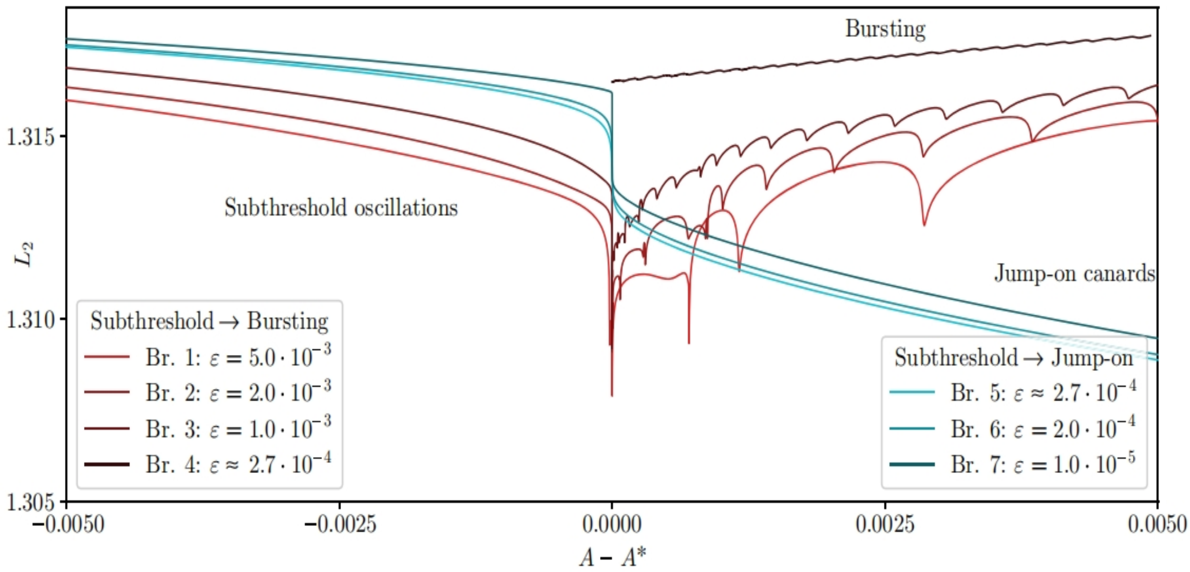


图 9: 爆破解和鸭解：分岔图显示了整个系统的解族，根据 L_2-范数与已移位的强迫振幅 $A-A^*$。对于所有分支机构 (br.) 除了 br.4。A^* 表示鸭爆炸的位置。为 br. 4。另一方面，它标志着由于准确性不足而终止了延续。有两种类型的解族：一种是从阈下振荡到爆发的连续过渡 (红色曲线)，另一种是从阈下振荡过渡到跳跳的鸭式动力学 (青色曲线)。Br.4 和 5 有相同的 $\varepsilon \approx 2.667521298 \times 10^{-4}$。(彩色图形在线版)

相当于图 4 所示的折叠曲线 $\mathcal{F}_{\mathrm{L}}$ 和 $\mathcal{F}_{\mathrm{U}}$。因此，慢流沿着这些线是未细化的，慢子系统不能描述慢动力学。例如，这与图 3 和 4 中的鸭轨迹 $\gamma_1(t)$ 和 $\gamma_2(t)$ 相关，它们横向投影到 (r, I_2) 平面上，穿过 $\mathcal{F}_{\mathrm{L}}$

奇异化 [Desingularization]

这种限制可以通过引入辅助系统和设计方程 (17) 来缓解。通过应用非线性时间调整 $\tau \mapsto D \cdot \tau$。得到了方程 (19) 中给出的目标化简化系统 (DRS)。与 $\hat{\tau} := D\tau$ 一起使用：

$$\frac{\mathrm{d}r}{\mathrm{d}\hat{\tau}} = g_1(I_1, I_2)\, Ar\,(1 + ru\tau_{\mathrm{d}})(1 + rU_0\tau_{\mathrm{f}})$$
$$\frac{\mathrm{d}I_1}{\mathrm{d}\hat{\tau}} = g_1(I_1, I_2) \cdot D$$
$$\frac{\mathrm{d}I_2}{\mathrm{d}\hat{\tau}} = g_2(I_1, I_2) \cdot D.$$

DRS 得益于奇点被解决的事实，允许研究在 $\mathcal{F}_{\mathrm{L}}$ 和 $\mathcal{F}_{\mathrm{U}}$ 折叠线附近和线上的缓慢动力学。同时引入了满足 $D = 0$ 的新平衡点。此外，由于采用了非线性时间重新缩放，流动方向没有保留。在折叠曲线上，当 $D = 0$ 时，D 的符号发生变化。因此，在 $\mathcal{F}_{\mathrm{L}}$ 和 $\mathcal{F}_{\mathrm{U}}$ 之间，即在 S_0 的中间片材上，DRS 的流动与慢流相反。

用慢流方程式可以很容易地理解完全保持在同一 S_0 片上的慢轨迹。(17). 鸭鸭轨道在吸引和排斥 S_0 片上演化，因此需要观察褶皱附近的动力学。为此，我们将进行决定 DRS 方程式 (19) 的平衡点。在下文中，并分析了它们的不变流形。满足 $D = 0$ 的 DRS 的平衡点必然与 S_0 的折叠重合。正如我们将在下一节中展示的，这就产生了所谓的折叠奇点。

奇异化 [鞍点和同宿轨道]

最多三个焦点均衡位于 $p_1 = (I_1, I_2, r) = (0, 0, r_k)$，其中 r_k 是给定的 $S_0(I_1, I_2) = (0, 0)$ 的点。在这项工作中，我们将保持在只有一个平衡 $p_0 = (0, 0, r_0)$。这一点是慢流方程 (17) 的唯一平衡点。在 DRS 中 (方程式 (19)) 然而，条件 $\{g_1(I_1, I_2) = 0, D = 0\}$ 产生额外的固定点 p_1 和 p_2 位于折叠点。

DRS 的三个平衡点在 $r - I_2$ 投影的 S_0 上如图 5a 所示。在整个系统中，对于足够小的 A 和 ε, 解靠近底部，吸引 S_0。当振幅增加时，这些周期可以通过非常接近 p_1，并开始跟随中间，排斥片。理解这种鸭式动力学的一种方法是利用 DRS 中 p_k 的属性以及它们在慢子系统中的作用。

p_0 位于 S_0 的底部，来自方程 (5) 中给出的 Hopf 形式。并且是在 $(I_1, I_2) = (0, 0)$ 上的一个不稳定的焦点。另一方面，p_2 位于上折叠线 $\mathcal{F}_U$ 上，表示一个中心，即它具有纯虚的复共轭特征值。平衡 p_1 可以在下折线 $\mathcal{F}_{\mathrm{L}}$ 上找到，为鞍型。在特定值为 a 时，即当强迫循环与 p_1 相交时，一个 8 形双同斜连接 $\mathcal{M}_{\mathrm{FS}} = \mathcal{M}_{\mathrm{FS}}^{\mathrm{L}} \cup \mathcal{M}_{\mathrm{FS}}^{\mathrm{U}}$ 形成，由两部分组成，通过 p_1 连接；见图 5a、b 中的橙色曲线。连接 $\mathcal{M}_{\mathrm{FS}}^{\mathrm{L}}$ 位于下表上，而 $\mathcal{M}_{\mathrm{FS}}^{\mathrm{U}}$ 跨越 S_0 的中间

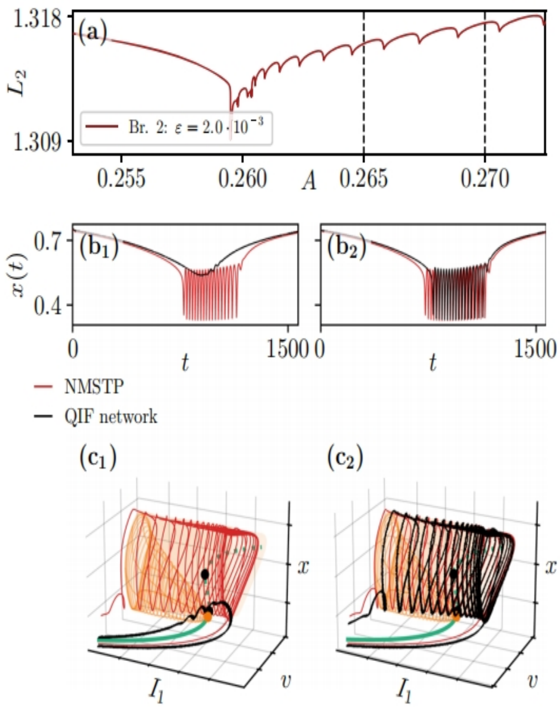


图 10: 在 QIF 网络中爆发：a 分岔图显示了整个神经质量系统的周期轨道家族，根据 L_2l 范数与强迫振幅 $A - A^*$。它对应于 br。图 9 中的 2。黑色虚线分别表示 A = 0.265 和 A = 0.270。b，c 整个系统的轨迹 (红色) 叠加在模拟 QIF 网络方程式得到的结果上。(3)N=100,000 个神经元，并存在正弦强迫 $I_1(t) = A\sin(\varepsilon t)$。在 (b1、c1) 中，强迫振幅由 A = 0.265 表示；在 (b2、c2) 中，由 A = 0.270 表示。第 (b) 行以 x(t) 与时间 t 表示解的时间序列。在第 (c) 行中，它们与临界流形一起显示在 (I_1, v, x) 空间 S_0 中，吸引 (排斥) 片作为实心 (虚线) 绿色线，以及快速子系统的不变流形 P(橙色线框和曲面)。橙色的点表示 $\mathcal{H}_L$，黑色的点表示 $\mathcal{F}_L$ 和 $\mathcal{F}_U$。x 轴在 (c) 中是倒置的

和上页。它们分别围绕不稳定焦点 p_0 和中心 p_2 旋转，是 p_1 的稳定流形和不稳定流形。

点 p_2, p_1，特别是与 p_1 相关的不变流形，对慢子系统起着重要的作用。由于 S_0 中间片上的负号 $D < 0$，慢流相对于 DRS 相反。因此，DRS 鞍座 p_1 和中心 p_2 成为慢速子系统的折叠奇点。这些折叠的鞍座 (p_1) 和折叠的中心 (p_2) 不是慢流的平衡点。然而，对于缓慢的动力学，它们对动力学的影响与已展开的对应物相似，但在 FL 和 FU 之间存在反向流动方向的关键差异。因此，折叠的鞍座 p_1 对沿 $\mathcal{M}_{FS}$ 的慢子系统的动力学有显著影响，如下所述。

(i) 首先，在 $\mathcal{M}_{FS}$ 上演化的 DRS 的轨迹必然从稳定特征向量的方向渐近接近 p_1，但永远不能通过鞍座。

(ii) 然而，在慢速子系统中，折叠的鞍座 p_1 允许沿着这个方向通过。下面的 $\mathcal{F}_L$ 轨迹被 p_1 吸引，上面被 p_1 排斥。

(iii)DRS 的双同斜连接 $\mathcal{M}_{FS}$ 在慢子系统中被称为折叠的同斜连接。对于这个解决方案，通过 p_1 的轨迹发生在有限时间 [52]。

(iv) 使用相同类型的参数，由于慢流方向的逆转，折叠中心 p_2 周围的不变流形 $\mathcal{M}_{FS}^U$ 在与 $\mathcal{F}_U$ 的两个交叉口处断开。在 $\mathcal{M}_{FS}^U$ 上的慢速子系统的解决方案不能跨越这条线。

由于先前的属性 (i)-(iv) 和给定一个特定的 a 值的存在，它沿着折叠线 $\mathcal{F}_L$ 以下演化，并延伸，同时保持在 S_0 上，超过折叠鞍 p_1，直到上折叠 $\mathcal{F}_U$。这个慢子系统的解决方案代表了整个问题上下文中的一个警告段。更具体地说，它与下面介绍的最大标准相关联。

奇异鸭解轨道 [Singular canard orbits]

对于奇异轨道的构造，我们再次注意到 S_0 的中间层是排斥的，而底部的片是吸引的。因此，在快速子系统中存在从中间片出现并连接到底部片的连续快速段。这类快速轨道与 MFS 和上面描述的奇异轨道发生碰撞。因此，通过将 S_0 中间片上任意位置的奇异圆标与快速线段合并，可以构造无限多个奇异轨道。

这些奇异轨道在 S_0 的底片上演化，继续穿过折叠鞍 p_1，同时沿着折叠的同斜方向，以坐标 r 的角度以不同的高度跳跃。图中是完整的系统解决方案 γ_1。图 3 和 4 显示了这种类型的动态。奇异鸭轨道，因此也是奇异鸭轨道族，最多可以到达上折叠线 FU。这里的慢流是未定义的，状态空间减少到 S_0 不能描述动力学。由于 p_2 的折叠特性，$\mathcal{M}_{FS}^U$ 在与 $\mathcal{F}_U$ 相交处断开，这也反映了这一点；见 (iv)。到此为止的奇异轨道轨道是最大轨道。

V 全系统动力学：超越奇异轨道和经典鸭解 [Full system dynamics: beyond singular orbits and classical canards]

解 $\gamma_0(t)$ 到 $\gamma_4(t)$ 是 $\varepsilon > 0$ 的数值计算结果。因此，它们的慢段不是在上进化，而是在 S_0 的 $O(\epsilon)$ 附近进化。这在某种程度上是对芬尼切尔的 [53] 理论的暗示。对于 $0 < \varepsilon \ll 1$，如果 S_0 通常是双曲的，那么它保证了一个慢流形 S_ε 的存在，即在一个 $\mathcal{O}(\varepsilon)$ 邻域中 S_0 的存在 (见下文)。此外，S_ε 在全流条件下是局部不变的系统。该定理还表明，与 S_0 相关的稳定流形和不稳定流

形持续为 $\mathcal{O}(\varepsilon)$ 扰动。换句话说，S_ε 上的流动可以看作是对 S_0 上流动的扰动；而垂直于 S_0 的流量是对快速子系统流量的扰动。对于正常的双曲临界流形，我们可以推导出 ε 的奇异轨道持续存在，并扰动到一个 $\mathcal{O}(\varepsilon)$ 邻域。

正规双曲性要求雅可比矩阵 $(\partial\mathbf{F}/\partial\mathbf{X}_\mathrm{f})|_{S_0}$ 的所有特征值都具有非零实部 [54]。因此，该定理不能应用于 $\mathcal{F}_\mathrm{L}$ 和 $\mathcal{F}_\mathrm{U}$，因为它们描述了鞍节点分岔的线。然而，我们可以分别考虑三张 S_0，每一张都是折叠的 $\mathcal{O}(\varepsilon)$ 邻域。由此我们可以得出结论，$\varepsilon > 0$ 在 S_0 附近的慢段持续存在，包括鸭形溶液中的排斥段，直到接近褶皱。费尼切尔的理论并不包括这些片段之间是否存在联系。然而，$\gamma_1(t)$ 到 $\gamma_3(t)$ 在数值上例证了这样的连接：靠近 S_0 底部的段连接到靠近中间底部的段。对非双曲点附近的这些连接的详细处理，超出了这项工作的范围。对于更严格的方法，我们参考非标准分析 [46]，匹配渐近 [55] 和所谓的爆破技术 [56]。利用这些先进的方法，可以证明不同长度的鸭段轨道在不同的指数窄范围内发生不同参数值的扰动，从而导致整个系统中的鸭段爆炸。

A 跳跃鸭解 [Jump-on canards]

与菲尼切尔定理相关的奇异鸭轨道的构造解释了图 3 和 4 中 $\gamma_1(t)$ 的动力学。其中强迫振幅 A 大到足以超过较低的 Hopf 分岔 HL 和较低的褶皱 $\mathcal{F}_\mathrm{L}$。无头鸭，像这样，有一个跳到底部的分支。慢速系统也可能有头部的解决方案。它们通常出现在有两个折叠的系统中：第一个是不稳定的，第二个是稳定分支的。头部跳到这个稳定的上部。在具有一维或二维 s 型临界流形的三维系统中，上薄片在上褶皱附近通常是不稳定的，从而防止了头状翼板的存在。相反，通过最大的警告，快速振荡与极限环的存在有关，导致破裂解；见第 6 节。

图 3 和 4 中的轨迹 $\gamma_2(t)$。具有头鸭的特征动力学。然而，由于各种原因，它是很特殊的。首先，我们可以将这种类型的动力学归类为跳跃鸭嘴，因为轨迹 (在快速跳跃之后) 落在一个看似令人排斥的慢流形上。此外，跳跃动态可以发生在一个规则的鸭嘴动脉段之后，如 $\gamma_2(t)$ 或独立于它，如 $\gamma_3(t)$。事实上，后一种类型的轨迹类似于松弛振荡，就像在 VdP 中一样，尽管 S_0 的上薄片被排斥。这还有一个额外的结果：对于足够小的 ε，从阈下振荡到爆发的连续过渡被跳板阻止。事实上，除了弛豫振荡之外的快速振荡在最大标准之外是新的和意想不到的现象。在下面，我们将讨论这些解决方案是如何出现的。在 6.3 节中详细讨论了它们对破裂路线的影响。

两种解决方案 $\gamma_2(t)$ 和 $\gamma_3(t)$ 如图 5b 和 6 所示。使用了两种不同的投影。它们举例说明了两种类型的跳转跳板，它们有一种共同的方法来消除快速子系统的全局均衡。青色溶液 $\gamma_3(t)$ 表示一个不与折叠鞍 p_1 相互作用的轨道。它在 S_0 的下薄层上缓慢演化，穿过 Hopf 分岔 $\mathcal{H}_\mathrm{L}$ 的曲线，到达慢子系统奇异的下折叠曲线 $\mathcal{F}_\mathrm{L}$。快速动态开始发挥作用，预期动态将接近快速子系统的吸引子。对于曲线脱离 S_0 的所考虑的 I_1 值，这种吸引子仅是图 2a 中所示的稳定极限环。青色轨迹不是进入一个爆发周期，而是接近不稳定平衡的上分支。一旦它跳到 S_0，慢子系统重新成为一个有效的极限，曲线保持在 S_0 上，直到它到达 $\mathcal{F}_\mathrm{U}$，在那里它跳到稳定的片。

在第二种情况下，图 5b 和 6 中的 $\gamma_2(t)$。轨道有一个鸭式段，从排斥的中间片跳到 S_0 的排斥的上片。与之前的情况类似，它在 S_0 上演化，直到 $\mathcal{F}_\mathrm{U}$ 并最终跳下来。全局运动与 VdP 中带头部的鸭式运动相同。

必须理解这些奇异循环的多个元素。首先，这两种情况都有一个相似的共同点，即在 S_0 的上表上。它们可以用简化的问题方程式 (9) 的解来近似。并由 p_2 的存在来加强，轨迹围绕着 p_2 发展。由于中心 p_2 是折叠的，因此不可能围绕它进行完全旋转，而慢速部分终止于 $\mathcal{F}_\mathrm{U}$，在那里慢速流是不确定的。在这里，轨迹可以连接到一个从 $\mathcal{F}_\mathrm{U}$ 到 S_0 的快速位。在这部分之后，S_0 上的动力学再次受到慢子系统的控制，根据强迫振幅 A，两个轨道走不同的路径。溶液 $\gamma_3(t)$ 穿过远离 p_1 的 $\mathcal{F}_\mathrm{L}$，吸引片上的慢段停止；$\gamma_2(t)$ 穿过 p_1 附近，在跳跃发生之前表现出鸭式动力学。轨道的这些部分完全在慢速子系统的范围内被描述。

B 嵌套时间尺度分离 [Nested timescale separation]

理解将 $\gamma_2(t)$ 和 $\gamma_3(t)$ 引向 S_0 的排斥表的剩余部分需要进行更详细的分析。这两种情况的机制是相同的，我们将在下面进行讨论。由于这些轨道碎片在快速时间尺度上演化，我们在图 6 中展示了 I_1vr 空间中曲线的可视化。在这个投影中，临界流形 S_0 显示为绿色曲线 $r(I_1)$、$v(I_1)$，吸引 (排斥) 部分显示为实线 (虚线)。在奇异极限下，跳跃鸭式解 $\gamma_2(t)$ 和 $\gamma_3(t)$ 的跳跃点 $\gamma^*_{2,3} = (r^*_{2,3}, v^*_{2,3}, x^*_{2,3}, u^*_{2,3})$，以图 6 中的红色和青色点标记为鞍焦点。动力学的线性化揭示了在跳跃点附近的一个弱吸引方向和强吸引方向，以及一个具有复共轭特征值的排斥方向。这表明有一个二维稳定的流形导致 $\gamma^*_{2,3}$。我们将进一步简化这个问题，注意到跳跃跳板的整个动力学发生在等式中定义的表面 $\mathcal{M}_{rv}$ 附近 (20)，通过在等

式 (4a) 中设置 $\dot{r}=0$ 得到。一方面，对于曲线的慢段，这种观察是预期的，因为根据定义，这个条件适用于 S_0：

$$\dot{r}=0 \Rightarrow r=-\frac{\Delta}{2\pi v} \text{ for } v \neq 0.$$

另一方面，轨道上的快速部分也保留在 Mrv 上。这意味着在可以找到跳跃式折板的状态空间部分，快速动力学减少到 Mrv。我们将利用这种约简，并研究一个由快速子系统方程式产生的二次微分代数系统 (4) 其中流 $\dot{r}$ 被平衡。

后一个步骤，没有一个关于时间缩放的完整图片，类似于对快速子系统的额外解剖。换句话说，整个系统展示了三个关于跳跃跳跃的时间尺度：r 的动力学发生在一个快速尺度上，(v,x,u) 发生在一个中间尺度上，(I_1,I_2) 发生在一个缓慢的时间尺度上。平衡 $\dot{r}=0$ 消除了这些尺度中最快的一个，从而产生了方程式 (21)，并近似于发生在 $\mathcal{M}_{rv}$ 附近的跳跃跳板的中间尺度动力学。

$$\begin{aligned}
0 &= \frac{\Delta}{\pi}+2rv\\
\dot{v} &= v^2-(\pi r)^2+Juxr+\bar{\eta}+I_1\\
\dot{x} &= \frac{1-x}{\tau_{\mathrm{d}}}-uxr\\
\dot{u} &= \frac{U_0-u}{\tau_{\mathrm{f}}}+U_0(1-u)r
\end{aligned}$$

在这个新的框架中，$\mathcal{M}_{rv}$ 描述了一个流形，(v,x,u) 的动态发生在上面，而 I_1,I_2 保持冻结。跳跃点 (v^*,x^*,u^*)[图 6 中的红色和青色点] 是 $\mathcal{M}_{rv}$ 和 S_0 的上片的相互点。在 Mrv 上的简化问题中，(v^*,x^*,u^*) 是具有特征值的鞍型问题 $\lambda_1 \gg \lambda_2 \gg -\lambda_3 > 0$ 并且因此有相关的一维稳定流形 $\mathcal{M}_{\mathrm{JO}} \subset \mathcal{M}_{rv}$[图 6 中的橙色曲线]。它们存在于上折叠后的任何值。对于超过下折叠的 I_1 值，它们一直到 $r=0$。

在奇异极限下，可以将这些方程 (21) 连接起来。填充 S_0 的中间板，从而构造奇异的跳跃板。总的来说，与跳跃点相关的一维稳定流形族可以引导轨迹向 S_0 的上排斥板移动，从而导致跳跃板的存在。对于 $0<\varepsilon \ll 1$，奇异的跳跃卡持续为 ε 扰动，类似于经典鸭解。

到目前为止，我们已经讨论了奇异轨道，其中快速段连接临界流形 S_0 的不同片。在规则运河的情况下，对于 $\varepsilon>0$ 足够小，它们对应于快速子系统的稳定平衡。对于跳跃翼翼，它们可能是不稳定的，但拥有一个稳定的方向，允许到达并停留在 S_0 的排斥板上。这些奇异轨道的主要动力学发生在 S_0 上，不显示快速振荡的阶段，而只有单一的快速跳跃。

VI 向破裂的缓慢-快速的过渡：一个关于两条路线的故事 [Slow-fast transition to bursting: a tale of two routes]

与此相反，解决方案 $\gamma_4(t)$(见图 3 和 4)，图 1 中最初所示的情况是爆发：一个缓慢的部分之后是快速的振荡。快速子系统的周期解是破裂的基础要素，因此根据快速子系统的分岔进行分类似乎是合适的。如图 2a 所示，极限环在 Hopf 分岔处产生和终止，在循环折叠处改变稳定性。严格按照 Izhikevich 的分类，该系统中的破裂解为亚临界 Hopf/fold 循环型。然而，亚临界 Hopf 分岔紧接着是潜在平衡分支的一个折叠。由于超过亚临界 Hopf 分岔 [57–59] 时的延迟效应，可在该褶皱处有效启动爆破，见图 7(b4)。我们将把我们的分析局限于这些案例。这里对破裂类型的更恰当的描述是折叠/折叠循环，这对应在 Rinzel [33] 的分类中响应椭圆破裂。

为了理解整个系统的爆破解，我们希望保持慢-快速的解剖。然而，存在周期性强迫的 STP 的神经质量是一个特殊的系统，在数值上难以处理。我们受到两个主要因素的限制。首先，一旦我们离开奇异极限，即对于 $\varepsilon>0$，轨迹的慢段就会敏感地偏离临界流形。换句话，ε 需要非常小，才能保持完整系统轨迹和奇异轨道之间的良好一致性。其次，对于足够小的 ε，数值模拟和整个系统的数值延续是具有挑战性的，因为动力学似乎是僵硬的，需要很高的精度。

因此，在这个框架内不容易获得关于破裂出现的清晰观点。出于这个原因，除了几何论证外，我们还将提供关于当前系统中破裂如何形成的数值证据，通过直接模拟或使用完整系统的延续。一般来说，脉冲可能通过一个脉冲增加机制出现，即当改变一个参数 (例如，强迫振幅) 时，在轨道上连续增加脉冲。对于抛物型爆发，这种峰值峰是由折叠鞍角 [52] 介导的；另一方面，在方波爆发中，通过快速子系统鞍同斜分支和折叠节点的通道决定了爆发前的大振幅振荡和小振幅振荡的数量，分别为 [60]。下面，我们将报道 NMSTP 的峰值增加机制。它的基础是由折叠鞍座 p_1 的存在所引起的鸭翼动力学的相互作用，以及意外的环面-鸭翼动力学。此外，我们将指出跳跃卡板在这种尖峰增加过渡中的作用。

A 鸭解和尖峰增加 [Canard explosion and spike-adding]

首先，我们考虑了 $\varepsilon = 10^{-3}$ 的情况，并通过以强迫振幅 A 为参数来研究整个系统的动力学。我们想强调的是，这个 ε 值虽然非常小，但被证明与奇异极限相当远，而缓慢-快速的解剖论证必须谨慎对待。初始解是一个对应于阈值下振荡的 A 值，如图 3 和 4 中的 $\gamma_0(t)$，并继续向更大的振幅移动。

作为一个解决方案，这个家族的 L_2-范数被绘制成 vs。图 7a 中的 A。第一部分直到 $A = A^* \approx 0.25531851205$ 处于阈下状态。在 A 周围发生了一个非常急剧的转变，类似于鸭式爆炸。在这个过渡区域，轨道已经显示出第一个峰值，这里定义为 $r(t)$ 的局部极大值的数量 n_s，其中 $r(t) > 0.21$。接下来是在 $A > A^*$ 的一系列拱门 (在解决方案分支上)。

拱门显然与在轨道上增加新的尖峰有关：随着拱门的每一个末端，通过曲线的垂直倾斜，尖峰的数量就会增加。这种行为对于较大的 A 可以更好地观察到，因为每个拱门都与恰好添加一个尖峰有关。之前，拱门沿着 A 更密集，穗添加似乎是更复杂的性质。尽管事实上，n_s 和 A 取决于计算一个峰值的 r-阈值的选择，很明显，峰值是连续添加的。同样明显的是，这些破裂解以一种连续的方式从阈下振荡中出现。

图 7 的列 (b-d) 给出了 $A = A^*$ 附近的整个系统动力学的更详细视图。列 (b) 显示了叠加在快速子系统分叉图上的 rI_1 投影的解；(I_1, I_2, r) 空间中的 (c) 列与 S_0 一起；列 (d) 在 (I_1, I_2, r) 空间。

在 (I_1vx) 空间上的投影中，临界流形显示为曲线 $(I_1, v(I_1), x(I_1)))$。此外，我们还展示了快速子系统中出现在下亚临界 Hopf 分岔处的极限环族。该分支的不稳定周期解用 r 表示，循环折叠后的稳定周期解用 a 表示。将这些解 a，$r(I_1t) = (r, v, x, u)$ 嵌入到整个系统的状态空间中，得到表面 $\mathcal{P} = \mathcal{P}^{\dashv} \cup \mathcal{P}^{\nabla}$，它由吸引和排斥部分 $\mathcal{P}^{\mathrm{a,r}} = \{(\Gamma^{\mathrm{a,r}}(I_1, t), I_1) \mid t \in [0, T(I_1)]\} \times \{I_2 \mid I_2 \in \mathbb{R}\}$，分别对应于解家族的稳定和不稳定分支。这些循环的周期 $T(I_1)$ 取决于 I_1。

快速振荡 (b_1, c_1, d_1)[Onset of fast oscillations (b_1, c_1, d_1)]

在 A∗ 附近选择的 A 值的最小值处，我们已经可以观察到快速振荡，包括 5 个未完全发育的峰值。它们发生在轨迹旋转折叠的鞍座 p_1 之后，在)c1) 中用一个黑点标记。这是一个围绕 p_1 的运动，发生在临界流形 S_0 的附近，它有一个转折点的迹象，沿着 S_0 的排斥片引导轨迹。取相当大的 ε 值考虑到，这个转弯暗示了由于折叠鞍座 p_1 的存在而产生的鸭翼段。在这一段之后，在 (I_1, I_2, r) 空间 (面板 c_1) 中，轨迹穿过 S_0 的排斥片，并产生快速振荡。这些结果表明，爆裂是在一个鸭翼段的末端开始的，紧挨着 S_0 的击退中间片。

考虑到快速子系统 LC 族 $\Gamma^{\mathrm{a,r}}$，在 (I_1, v, d) 空间 (面板 (d1)) 中可以看到一个显著的动态特征。爆炸的峰值似乎遵循不稳定极限环家族，因此在排斥表面 Pr 附近演化。出乎意料的是，在穿透临界流形后，破裂的溶液停留在 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 附近，而不是被排斥出来。当 I_1 缓慢地向较小的值漂移时，其轨迹仍然接近于 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$。这些绕着 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 的绕组对应于整个系统解决方案的第一个未完全生长的峰值。随着 I_1 的减少，振幅的峰值增加，但仍然很小；见面板 (b1) 和插图。在 (I_1, v, x) 空间中，两个完整的系统轨迹的放大如图 8 所示，在 A^* 附近有两个指数接近的 A 值。

最后，快速振荡通过 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 逃逸终止。通过接近 S_0 的底片，动力学转变为漂移平衡，从爆发状态过渡到静止状态。

爆炸性和峰值添加 $(\mathrm{b}_2, \mathrm{c}_2, \mathrm{d}_2)$)[Explosivity and spike-adding$(\mathrm{b}_2, \mathrm{c}_2, \mathrm{d}_2)$]

在 A 值稍大一点，接近 A^* 时，相对于之前的 A，大部分轨迹基本保持不变。沿快速子系统底部平衡分支和鸭嘴段缓慢漂移的部分以及第一次振荡出现冻结。通过将蓝色轨迹与面板 $(\mathbf{b}_2, \mathbf{c}_2, \mathbf{d}_2)$ 以及图 8 中的红色虚线曲线进行比较，可以明显看出这一点。事实上，靠近折叠的轨迹部分冻结，而下面的部分发生了显著变化，这强烈表明了在改变参数时解的可利用性。这种对参数变化的强敏感性是鸭动力学的典型。它是由快速子系统中击退物体的存在引起的，典型的，但不完全是平衡，如 S_0 的中间片。

事实上，在面板 $(\mathbf{b}_2, \mathbf{c}_2, \mathbf{d}_2)$ 中，当整个系统轨迹旋转折叠的鞍 p_1 时，有一个鸭齿段保持在 S_0 的中间片附近。因此，灵敏度是可以预见的。此外，在快速振荡期间，破裂解演化接近 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$，从而增加了额外的灵敏度层。

与图 $7(b_1, c_1, d_1)$ 中之前的情况相比，整个系统的解决方案更频繁地围绕 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 旋转，直到 I_1 的值更小，然后跳回 S_0。轨迹本质上保持接近 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$，但达到更高。这样，通过 A^*，越来越多的振幅的峰值被增加到脉冲中。这些峰值还没有完全增长到在这个 I_1 区域出现的稳定极限环的振幅。此外，我们注意到蓝色轨迹到 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 的距离，随着它的缠绕而增加，表明在表面附近有一定程度

的斥力；参见面板 (b2)。这样，完整的动力学就开始逃离 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$，并被 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 所吸引。

出现爆发 $(\mathrm{b}_3, \mathrm{c}_3, \mathrm{d}_3)$[Emergence of bursting$(\mathrm{b}_3, \mathrm{c}_3, \mathrm{d}_3)$]

随着 A 的进一步增加，轨迹开始从 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 中逃逸的点向较低的 Hopf 分岔 H_{L} 转移。事实上，最后两个尖刺已经被足够排斥，进化接近吸引子请参阅面板 (b_3, d_3)。换句话说，$\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 附近的转数减少，而 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 附近的转数增加。$\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 附近的振荡具有很大的振幅，标志着较大 A 的密集爆发的开始。

爆发 $(\mathrm{b}_4, \mathrm{c}_4, \mathrm{d}_4)$)[Bursting$(\mathrm{b}_4, \mathrm{c}_4, \mathrm{d}_4)$]

在面板 $b_4 - d_4$ 的下一步中，$\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 周围的大部分绕组已经消失，快速振荡发生在 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 附近。此外，相对于第一个考虑的 A 值 (面板 (b_1, c_1, d_1))，突发总共由更多的峰值组成。

在这里，一个超过临界值 A^* 的额外的尖峰添加机制起作用，并与 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 的周期 $T(I_1)$ 作为 I_1 的函数有关。当 A 超过 A∗ 的鸭式爆炸时，整个系统动力学在超过低褶皱 FL 后立即接近 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$，而在 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 上没有偏移。随着振幅 A 的增加，这种对 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 的吸引力发生在较大的 I_1 值上。快速子系统极限环的周期 $T(I_1)$ 随着 (I_1) 的增加而减小，最终导致 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 周围的绕组增加。除此之外，轨迹保持在 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 附近的时间分数增加。这两种效应都增加了更多的尖峰，并导致在图 7a 中观察到的尖峰增加拱。

所提出的结果已经显示了爆发是如何产生的复杂性，也就是说，通过一个 $A = A^*$ 的鸭嘴爆炸的过渡，这相当令人惊讶地导致鸭嘴段围绕击退物体 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 进化。随后是通过对 Pr 的排斥和对 Pa 的吸引而产生的峰值增长，直到所有的振荡都在 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$ 附近演化。

B 连续的破裂路径：通过混合类型的环面鸭解 [Continuous route to bursting: spike-adding via mixed-type-like torus canards]

在爆炸过渡之前，整个系统的动力学可以用一个单一的慢频率来描述，由 ε 确定。在过渡之后，一个完整的周期包括一个缓慢的阶段，然后是快速的峰值。因此，它的特点是慢频率和快速频率，由快速子系统的特性提供。在爆发和慢速系统中，快速子系统具有稳定和不稳定周期，这种动力学的变化，从一个频率到两个频率，暗示了整个系统的环面。

这可以表明混合型环面运河 (MTTCs) 的存在。事实上，鸭翼爆炸附近的整个系统动力学不仅沿着 S_0 的排斥片有一个鸭翼段，而且在排斥的高维不变集 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 上也有一个鸭翼段。这显然类似于 [51] 中描述的混合型散板。在 [47] 中也报道了非常相似的 MTTCs，它们明显出现在奇异极限 $\varepsilon \to 0$ 中。特别是 [47] 的图 2 报告了动力学，其中整个系统沿 S_0 吸引片的准静态运动连接到由亚临界 Hopf 分岔产生的一组排斥极限环。然而，在 NMSTP 中，由于各种原因，对混合型环面运河的理解更为复杂，正如我们将展示的，它们只在中间时间尺度分离时观察到。

首先，在我们观察到混合型环面运河的 ε 区域中，时间尺度分离足以使 S_0 中间片上的鸭段作为其奇异对应物的强扰动版本持续存在。我们可以观察到由折叠鞍奇点 p_1 介导的较低折叠 $\mathcal{F}_{\mathrm{U}}$ 的旋转。它迫使轨迹穿透 S_0，使其非常接近 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$；见图 8。

其次，解决方案 $r \subset \mathcal{P}^{\mathrm{r}}$，尽管是全球排斥，但具有两个稳定的弗洛凯乘数。我们认为相关的稳定方向，类似于跳跃鸭的情况 (见 5.2 节)，形式是由于快速子系统的固有时间尺度。因此，这意味着稳定的流形可以与 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 相关联：它可以吸引沿着一定方向的轨迹。

第三，对于足够大的 ε，人们可以期望动力学与奇异轨道非常不同。特别是，解决方案不仅可以在附近进化，而且还可以在快速子系统的不同吸引分支之间切换。我们观察到这种从 S_0 的中间片到 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 的转变。尽管两者都是排斥的，但理由是：折叠鞍形鸭动力学迫使整个系统保持接近 S_0 的中间层；稳定的方向允许 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$ 吸引；大的 ε 允许连接 S_0 和 $\mathcal{P}^{\mathrm{r}}$，最后环面鸭动力学允许紧密跟随 $\mathcal{P}^{\mathrm{a}}$，在周围的过渡区域增加越来越多的尖峰。

C 不连续的爆破路线：由跳跃鸭引发的阻塞 [Discontinuous route to bursting: block evoked by jump-on canards]

当强迫振幅 A 增加时，从阈下振荡到爆发的转变解释了爆发中第一个峰值的出现，这发生在强迫振幅以指数级接近 A^* 时。它们还显示了图 7a 中的拱门所反映的后续的峰值添加过程是如何发生的。在下面，我们将扩展这种过渡的分析，考虑到参数 ε 的不同值。作为一个展望，我们将描述，对于更接近奇异极限的 ε 值，跳跃式鸭翼如何干扰和阻止过渡。然而，在参数空间中，可以观察到爆炸，并可能以不连续的方式出现。

图 9 显示了周期轨道的解族，这是通过全系统方程 (4) 和 (5) 的数值延续得到的。该图包括 ε 值的 7 个分支，范围从 $\varepsilon = 5 \times 10^{-3}$ 到 $\varepsilon = 1 \times 10^{-5}$，它们与 $A = A^*$

的鸭嘴爆炸对齐 (除分支 4 之外)。分支 3 与图 7 所示的相同，经历了从阈下振荡到爆发的连续过渡。

作为一般的结果，我们发现了两种类型的解族，除了鸭爆炸之外，即对于 $A > A^*$，采取不同的路径。对于 $\varepsilon \gtrsim 2.7\times10^{-4}$，分支显示了从阈下振荡到爆发的连续过渡；见图 9 中的红色曲线。另一方面，对于 $\varepsilon \lesssim 2.7\times10^{-4}$，其分支演化为跳跃式鸭科 (图 9 中的青色曲线)。ε 的值分离了两个 ε 状态。

然而，通过考虑具有相同 ε 的分支 4 和分支 5，可以很明显地看到，对于较小的 ε 值，破裂解并不会停止存在。相反，它们与跳跃式类型的解决方案共存。

目前尚不清楚 $\varepsilon \gtrsim 2.7 \times 10^{-4}$ 的破裂形式。然而，跳跃板对爆发出现的作用变得明显：对于奇异或足够小的 $\varepsilon \gtrsim 2.7 \times 10^{-4}$ 规则板，在 S_0 的中间片上演化。除了最大鸭嘴之外，快速子系统的内在时间尺度开始发挥作用，并导致跳转鸭嘴的出现 (见第 5.2 节)。它们阻止了向 $\mathcal{P}$ 的过渡，因此，这些解决方案族仍然没有破裂。

然而，对于 $\varepsilon \gtrsim 2.7\times10^{-4}$，跳转卡不复存在。在预期的振幅范围内，系统接近 $\mathcal{P}^{\rm a}$，而不是爆发。鸭翼爆炸周围的区域由 MTTCs 填充，并将阈下振荡与爆炸状态分开。这仍然是一个悬而未决的问题，未来的工作是，依赖于 ε 的分化如何发生，特别是完整动力学的可能分岔导致了连续爆发过渡和阻塞跳跃斜坡的不同机制。

VII 网络行为 [Network behaviour]

具有 STP 方程 (4) 的神经质量模型。是底层 QIF 网络方程式 (3) 的一个精确极限。如 $N \to \infty$。我们想强调神经质量模型的好处及其在宏观尺度上描述神经元动力学的能力。图 $2b-f$ 显示了使用快速子系统和相应的 QIF 网络的结果。对于原始的神经质量模型 [5]，平均场极限的精确性已被用于各种研究，以理解大型神经元种群的集体动力学 [6-8,20,61,62]。我们想注意的是 STP，而不是参考文献 [13] 中使用的指数突触。导致了对有限尺寸波动和数值误差的显著更高的敏感性，使得网络和神经质量的一致性不那么清楚，特别是在鸭嘴区。我们怀疑额外的状态变量及其对系统非线性的贡献是造成这一点的原因。

在这里，我们想评估导致神经质量模型破裂的机制是否仍然存在于一个有限规模的网络中。据我们所知，这种分析，特别是在存在短期突触可塑性的情况下，还没有进行。为此，我们也在网络方程式中引入了外部周期强迫 $I_1 = A\sin(\varepsilon t)$。(3) 研究神经块鸭嘴爆炸附近的 QIF 种群动态。

图 10a 显示了从阈值振荡过渡到爆发的周期解族，值为 $\varepsilon = 2\cdot10^{-3}$。两条黑色虚线分别表示 $A = 0.265$ 和 $A = 0.27$，其中神经质量 (红色) 和 QIF 网络轨迹 (黑色) 如图 10b，c 所示。第 (b) 行显示了时间序列 $x(t)$ 和 t，第 (c) 行显示了在 (I_1, v, x) 空间中的轨迹。

QIF 网络由 $N = 100000$ 个神经元组成，选择 $\varepsilon = 2\cdot10^{-3}$ 来保持合理的计算时间。在网络中，初始条件是根据从 $I_1 = 0$ 处的神经质量中得到的定点值 (r^*, v^*, x^*, u^*) 来选择的。然而，初始化网络的放电率和平均膜在给定值下的势是一个重要的问题。为了克服这一问题，对于所有的 $i = 1,\dots,N, x = x^*$ 和 $u = u^*$，QIF 网络的初始条件被设置为 $V_i = v^*$。经过一个短暂的瞬态过程后，在时间 $t = 0$ 时，网络已经达到平衡，强迫 $I = A\sin(\varepsilon t)$ 开始进入

我们开始分析，用图 10a 中最左边的虚线标记。它位于神经肿块的棘突弓内，显示出大量成熟的棘突；见图 10 (b_1, c_1) 中的红色曲线。它们主要在不变集合 $\mathcal{P}^{\rm a}$ 附近进化。这个完整问题的周期解并没有突出折叠奇点 p_1 周围的鸭段段，这是可以预料的，因为 A 离 A^* 的鸭段爆炸不够近。

另一方面，我们发现 QIF 网络的宏观状态正好是在峰值增加过程的开始阶段。轨道有一个鸭段：围绕较低的褶皱 $\mathcal{F}_{\rm L}$ 的转弯是明显的。从图 10(c1) 中的黑色曲线就可以明显地看出这一点。更引人注目的是，在排斥不变集 $\mathcal{P}^{\rm r}$ 附近发现了一些低振幅振荡。这意味着，尽管存在差异，在神经质量中观察到的混合型环面裂缝也在 QIF 网络中被发现。可以假设网络中的峰值增加遵循本 6 节中描述的相同机制。

在振幅 $A = 0.270$ 时，如图 10 (b_1, c_1) 所示，神经质量与网络轨迹的一致性更明显。在这两个系统中，鸭翼段都是不存在的，它们都表现出相当数量的大振幅峰值。同时考虑到前面的情况 $A = 0.270$，似乎网络的分岔结构相对于神经质量向更大的振幅移动。

VIII 网络行为 [Network behaviour]

我们利用平均场理论的最新发展，即强大的 OA ansatz，以理解宏观尺度上的尖峰神经元网络的突发动力学。

通过以 STP 的形式包含突触动力学，我们在本工作中采用了一个比原始的 MPR 模型更在生物学上可信的模型，同时保持了相对于 QIF 网络的平均场极限的准确性。这为 QIF 网络和神经质量增加了更多的细节，但同时也使集体动力学复杂化，即使在没有外部强迫的情况下。在这里选择的参数空间部分，STP 允许在原始模型中不存在的存在极限环。正如我们通过大量的数值证据所表明的，当缓慢而周期性地强迫系统时，STP 会导

致各种特性。

这就引出了第三点，我们将重点是：使用奇异微扰理论的方法用 STP 治疗强迫神经质量，特别是慢速解剖。如果没有 STP，缓慢的外部强迫已经会产生爆发，如 [5] 所示。这些轨道的快速振荡在奇异极限中消失，弛豫振荡仍然存在。然而，考虑到 STP，会导致更复杂的动态。

其中一个基本要素是鸭鸭。预期，由于通过 s 形临界流形的缓慢谐波通道，它们出现为折叠鞍翼，在抛物线爆发中起着增加的作用。在这里，尽管平衡不稳定分岔是一个亚临界 Hopf 分岔，但观察到的爆发让人想起椭圆爆发 (即亚临界折叠/循环爆发)，由于通过 Hopf 分岔的缓慢通道。

关于全系统动力学，可以找到一个折叠鞍，与相关的爆炸鸭嘴解。它将具有纯慢动力学的静止轨道与爆炸轨道分开。在这个过渡区域，我们发现了一个有趣的慢-快效应的相互作用:跳转跳板存在于足够接近奇异极限，并与神经质量的一个微妙的时间尺度分离有关，据称是由 STP 调用的。它们连接了临界流形的两个排斥片，更引人注目的是，阻止了从静止到破裂的连续过渡。

跳跃手板是这项工作中令人惊讶的元素之一。然而，当考虑到生物学上更合理的周期性外部电流的频率时，它们就消失了。尽管在这个参数区域的时间尺度分离相当不足，我们发现轨道显示了一个强扰动的鸭嘴鸭段。值得注意的是，与跳跃的情况相反，这些鸭鸭并没有阻止向破裂的持续过渡，但更多地促进了它。具体来说，它们引导轨迹进入快速子系统的不稳定极限环附近。在这里，一个意想不到的机制再次出现，并允许吸引这些全球排斥循环。该区域的峰值增加机制的最后一个元素是围绕不稳定极限环的分支旋转的快速振荡段，并连续地向轨道上增加更多的峰值。

总的来说，鸭翼爆炸附近的完整动力学可以看作是具有特殊性质的混合型状鸭翼：轨道在临界流形的排斥中间层附近演化，以及在附近的不稳定极限环附近演化。典型的混合型坎板被观察到接近奇异极限，因为它们代表一个慢-快效应。具有 STP 的神经团只有在足够大的强迫下才表现出混合类型状的裂缝频率；这种现象在太慢的强迫下消失，并被跳板阻挡。

由于 NMSTP 模型是本工作的主要主题，我们想强调的是，它代表了具有 STP 的 QIF 网络的精确极限。网络和 NMSTP 之间的差异是由于数值误差和有限大小的波动引起的，特别是在缓慢的强迫条件下。然而，我们的结果清楚地显示了两个模型之间的很好的一致性。特别地，网络模拟显示了混合类型的环面鸭嘴鸭动力学，因此这可以被认为是一个强有力的证据，证明相同的机制负责网络中的脉冲峰值添加。

综上所述，NMSTP 是一种有用的方法来研究 STP 存在下神经元种群的集合动力学。快速解剖揭示了种群水平上突发产生的机制。事实证明，突触动力学确实丰富了问题的复杂性，通过产生特殊的跳跃和混合类型，如环面眦，这两者都是由于与 STP 相关的时间尺度。

最后，虽然这项工作是在神经质量模型和 STP 的范围内，OA 减少和慢速解剖的方法，加上数值分岔分析，可以应用于更广泛的相位振荡系统，如仓本模型。这可以导致更好地理解新兴的大型网络的集体慢速动态。

附录 A：数值方法 [Appendix A: Numerical methods]

结果显示在图中。使用延续软件 AUTO-07p [63] 获得 2a 和 3-10，以数值计算快速子系统等式的解和解分支 (11) 和全系统的方程式 (11) 和 (12)。

对于图 1,2b-f，和 10 直接模拟 QIF 网络与 STP 方程 (3) 用 STP 等式 (11)。后者采用 Python 和自适应多曼德-王子方法 [64] 进行集成。QIF 网络模拟使用洛伦兹分布恒定流 ηi 的值，其确定性设置如下所示。

$$\eta_i = \bar{\eta} + \Delta \tan\left(\frac{\pi(2i - N - 1)}{2(N+1)}\right)$$

此外，数值积分需要简化问题，以保持合理的计算时间。为此，我们遵循了 [5] 中建议的方法。首先，该网络使用欧拉方案进行集成，并具有一个时间步长 $dt = 10^{-4}$。其次，极限值 $V_{\text{thresh}} \to \infty$ 在数值上是无法实现的。然而，我们可以将 QIF 神经元的膜电位从一个值 $V_{\max}$ 演化到无穷大所需的时间 T_∞ 近似为 $T_\infty \approx \frac{1}{V_{\max}}$，假设该神经元的总输入 I 满足 $\sqrt{I} \ll V_{\max}$。从负无穷到 $V_i = -V_{\max}$ 的时间由相同的表达式给出。一旦一个神经元超过阈值 $V_i > V_{\max}$，它就被重置为 $V_i = V_{\max}$，并进入 $2T_\infty = 2/V_{\max}$ 的不应期，其动力学失活。这是为了解释从 $V_i = V_{\max}$ 到无穷大和从负无穷大到 $V_i = -V_{\max}$ 的积分。

通过所有膜电位和突触变量的瞬时变化，在这个不应期的一半处出现了一个峰值，如下所述。

$$V_i\left(t^+\right) = \frac{J}{N} u\left(t^-\right) x\left(t^-\right)$$

$$x\left(t^+\right) = x\left(t^-\right) - \frac{1}{N} u\left(t^-\right) x\left(t^-\right)$$

$$u\left(t^+\right) = u\left(t^-\right) + \frac{1}{N} U_0\left(1 - u\left(t^-\right)\right)$$

为清晰起见，增量前的时间用 t^- 表示，之后的时间用 t^+ 表示。

参考文献 [References]

1. Ott, E., Antonsen, T.M.: Low dimensional behavior of large systems of globally coupled oscillators. Chaos An Interdiscipl. J. Nonlinear Sci. 18(3), 037113 (2008). https://doi.org/ 10.1063/1.2930766

2. Ott, E., Antonsen, T.M.: Long time evolution of phase oscillator systems. Chaos: An Interdiscipl. J. Nonlinear Sci. 19(2), 023117 (2009). https://doi.org/10.1063/1.3136851

3. Kuramoto, Y.: International symposium on mathematical problems in theoretical physics. Lect. Notes Phys. 30, 420 (1975)

4. Ermentrout, G.B., Kopell, N.: Parabolic bursting in an excitable system coupled with a slow oscillation. SIAM J. Appl. Math. 46(2), 233-253 (1986)

5. Montbrió, E., Pazó, D., Roxin, A.: Macroscopic description for networks of spiking neurons. Phys. Rev. X 5(2), 021028 (2015)

6. Pazó, D., Montbrió, E.: From quasiperiodic partial synchronization to collective chaos in populations of inhibitory neurons with delay. Phys. Rev. Lett. 116(23), 238101 (2016)

7. Schmidt, H., Avitabile, D., Montbrió, E., Roxin, A.: Network mechanisms underlying the role of oscillations in cognitive tasks. PLoS Comput. Biol. 14(9), 1006430 (2018). https:// doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006430

8. Segneri, M., Bi, H., Olmi, S., Torcini, A.: Theta-nested gamma oscillations in next generation neural mass models. Front. Comput. Neurosci. 14, 47 (2020)

9. Pietras, B., Devalle, F., Roxin, A., Daffertshofer, A., Montbrió, E.: Exact firing rate model reveals the differential effects of chemical versus electrical synapses in spiking networks. Phys. Rev. E 100(4), 042412 (2019)

10. Montbrió, E., Pazó, D.: Exact mean-field theory explains the dual role of electrical synapses in collective synchronization. Phys. Rev. Lett. 125(24), 248101 (2020)

11. di Volo, M., Torcini, A.: Transition from asynchronous to oscillatory dynamics in balanced spiking networks with instantaneous synapses. Phys. Rev. Lett. 121(12), 128301 (2018). https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.121.128301

12. Goldobin, D.S., di Volo, M., Torcini, A.: Reduction methodology for fluctuation driven population dynamics. Phys. Rev. Lett. 127(3), 038301 (2021). https://doi.org/10.1103/ PhysRevLett.127.038301

13. Avitabile, D., Desroches, M., Ermentrout, G.B.: Cross-scale excitability in networks of quadratic integrate-and-fire neurons. https://hal.inria.fr/hal-03326530 (2021)

14. Tsodyks, M.V., Markram, H.: The neural code between neocortical pyramidal neurons depends on neurotransmitter release probability. Proc. Nat. Acad. Sci. 94(2), 719-723 (1997)

15. Wilson, H.R., Cowan, J.D.: Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. Biophys. J . 12(1), 1-24 (1972)

16. Tsodyks, M., Pawelzik, K., Markram, H.: Neural networks with dynamic synapses. Neural Comput. 10(4), 821-835 (1998)

17. Mongillo, G., Barak, O., Tsodyks, M.: Synaptic theory of working memory. Science 319(5869), 1543-1546 (2008)

18. Mi, Y., Katkov, M., Tsodyks, M.: Synaptic correlates of working memory capacity. Neuron 93(2), 323-330 (2017)

19. Trübutschek, D., Marti, S., Ojeda, A., King, J..-R.., Mi, Y., Tsodyks, M., Dehaene, S.: A theory of working memory without consciousness or sustained activity. eLife 6, 23871 (2017). https://doi.org/10.7554/eLife.23871

20. Taher, H., Torcini, A., Olmi, S.: Exact neural mass model for synaptic-based working memory. PLoS Comput. Biol. 16(12), 1008533 (2020)

21. Wang, Y., Markram, H., Goodman, P.H., Berger, T.K., Ma, J., Goldman-Rakic, P.S.: Heterogeneity in the pyramidal network of the medial prefrontal cortex. Nat. Neurosci. 9(4), 534-542 (2006). https://doi.org/10.1038/nn1670

22. Adams, W.B., Benson, J.A.: The generation and modulation of endogenous rhythmicity in the aplysia bursting pacemaker neurone R15. Prog. Biophys. Mol. Biol. 46(1), 1-49 (1985). https://doi.org/10.1016/0079-6107(85)90011-2

23. Connors, B.W., Gutnick, M.J.: Intrinsic firing patterns of diverse neocortical neurons. Trends Neurosci. 13(3), 99-104 (1990). https://doi.org/10.1016/0166-2236(90)90185-D

24. Gray, C.M., McCormick, D.A.: Chattering cells: superficial pyramidal neurons contributing to the generation of synchronous oscillations in the visual cortex. Science 274(5284), 109-113 (1996). https://doi.org/10.1126/ science.274.5284.109

25. Schwindt, P., O'Brien, J.A., Crill, W.: Quantitative analysis of firing properties of pyramidal neurons from layer

5 of rat sensorimotor cortex. J. Neurophysiol. 77(5), 2484-2498 (1997). https://doi.org/10.1152/jn.1997.77.5.2484

26. Su, H., Alroy, G., Kirson, E.D., Yaari, Y.: Extracellular calcium modulates persistent sodium current-dependent burst-firing in hippocampal pyramidal neurons. J. Neurosci. 21(12), 4173-4182 (2001). https://doi.org/10.1523/ JNEUROSCI.21-12-04173.2001

27. Amir, R., Liu, C.-N., Kocsis, J.D., Devor, M.: Oscillatory mechanism in primary sensory neurones. Brain 125(2), 421435 (2002). https://doi.org/10.1093/brain/awf037

28. Wellmer, J., Su, H., Beck, H., Yaari, Y.: Long-lasting modification of intrinsic discharge properties in subicular neurons following status epilepticus. Eur. J. Neurosci. 16(2), 259-266 (2002). https://doi.org/10.1046/j. 1460-9568.2002.02086.x

29. Womack, M., Khodakhah, K.: Active contribution of dendrites to the tonic and trimodal patterns of activity in cerebellar purkinje neurons. J. Neurosci. 22(24), 1060310612 (2002). https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI. 22-24-10603.2002

30. Plant, R.E., Kim, M.: On the mechanism underlying bursting in the Aplysia abdominal ganglion R15 cell. Math. Biosci. 26(3), 357-375 (1975). https://doi.org/10.1016/ 0025-5564(75)90022-X

31. Hindmarsh, J.L., Rose, R.M.: A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations. Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci. 221(1222), 87-102 (1984)

32. Rinzel, J.: Bursting oscillations in an excitable membrane model. In: Sleeman, B.D., Jarvis, R.J. (eds.) Ordinary and Partial Differential Equations (Proceedings of the Eighth Conference Held at Dundee, Scotland, June 25-29, 1984). Lecture Notes in Mathematics, vol. 1511, pp. 304-316. Springer, Berlin (1985)

33. Rinzel, J.: A formal classification of bursting mechanisms in excitable systems. In: Termato, E., Yumaguti, M. (eds.) Mathematical Topics in Population Biology, Morphogenesis and Neurosciences (Proceedings of an International Symposium Held in Kyoto, November 10-15, 1985). Lecture Notes in Biomathematics, vol. 71, pp. 267-281. Springer, Berlin (1987)

34. Rinzel, J.: A Formal Classification of Bursting Mechanisms in Excitable Systems. In: International Congress of Mathematicians, Berkeley, California, USA, August 3-11, 1986 vol. II, pp. 1578-1593. American Mathematical Society, Providence, R.I. (1987)

35. Izhikevich, E.M.: Neural excitability, spiking and bursting. Int. J. Bifurc. Chaos 10(06), 1171-1266 (2000). https://doi. org/10.1142/S0218127400000840

36. Bacak, B.J., Kim, T., Smith, J.C., Rubin, J.E., Rybak, I.A.: Mixed-mode oscillations and population bursting in the preBötzinger complex. elife 5, 13403 (2016)

37. Ersöz, E.K., Desroches, M., Guillamon, A., Rinzel, J., Tabak, J.: Canard-induced complex oscillations in an excitatory network. J. Math. Biol. 80(7), 2075-2107 (2020)

38. Gast, R., Schmidt, H., Knösche, T.R.: A mean-field description of bursting dynamics in spiking neural networks with short-term adaptation. Neural Comput. 32(9), 1615-1634 (2020)

39. Hodgkin, A.L.: The local electric changes associated with repetitive action in a non-medullated axon. J. Physiol. 107(2), 165-181 (1948)

40. FitzHugh, R.: Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. Biophys. J . 1(6), 445-466 (1961)

41. Nagumo, J., Arimoto, S., Yoshizawa, S.: An active pulse transmission line simulating nerve axon. Proc. IRE 50(10), 2061-2070 (1962)

42. Morris, C., Lecar, H.: Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. Biophys. J. 35(1), 193-213 (1981). https://doi.org/10.1016/S0006-3495(81)84782-0

43. Gast, R., Knösche, T.R., Schmidt, H.: Mean-field approximations of networks of spiking neurons with short-term synaptic plasticity. Phys. Rev. E 104(4), 044310 (2021)

44. Van der Pol, B.: LXXXVIII. On ”relaxation-oscillations”. Lond. Edinb. Dublin Philos. Mag. J. Sci. 2(11), 978-992 (1926)

45. Brøns, M.: Bifurcations and instabilities in the Greitzer model for compressor system surge. Math. Eng. Ind. 2(1), 51-63 (1988)

46. Benoît, E., Callot, J.-L., Diener, F., Diener, M.: Chasse au canard. Collect. Math. 32(1-2), 37-119 (1981)

47. Baspinar, E., Avitabile, D., Desroches, M.: Canonical models for torus canards in elliptic bursters. Chaos: An Interdiscipl. J. Nonlinear Sci. 31(6), 063129 (2021). https://doi.org/ 10.1063/5.0037204

48. Benes, G.N., Barry, A.M., Kaper, T.J., Kramer, M.A., Burke, J.: An elementary model of torus canards. Chaos: An Interdiscipl. J. Nonlinear Sci. 21(2), 023131 (2011)

49. Burke, J., Desroches, M., Barry, A.M., Kaper, T.J.,

Kramer, M.A.: A showcase of torus canards in neuronal bursters. J. Math. Neurosci. 2(1), 1-30 (2012)

50. Desroches, M., Guckenheimer, J., Krauskopf, B., Kuehn, C., Osinga, H.M., Wechselberger, M.: Mixed-mode oscillations with multiple time scales. SIAM Rev. 54(2), 211-288 (2012)

51. Desroches, M., Burke, J., Kaper, T.J., Kramer, M.A.: Canards of mixed type in a neural burster. Phys. Rev. E **85**(2), 021920 (2012)

52. Desroches, M., Krupa, M., Rodrigues, S.: Spike-adding in parabolic bursters: the role of folded-saddle canards. Phys. D 331, 58-70 (2016)

53. Fenichel, N.: Geometric singular perturbation theory for ordinary differential equations. J. Differ. Equ. 31(1), 53-98 (1979)

54. Hek, G.: Geometric singular perturbation theory in biological practice. J. Math. Biol. 60(3), 347-386 (2010)

55. Eckhaus, W.: Relaxation oscillations including a standard chase on French ducks, pp. 449-497. Springer, Berlin (1983)

56. Krupa, M., Szmolyan, P.: Extending geometric singular perturbation theory to nonhyperbolic points-fold and canard points in two dimensions. SIAM J. Math. Anal. 33(2), 286314 (2001). https://doi.org/10.1137/S0036141099360919

57. Neishtadt, A.I.: Prolongation of the loss of stability in the case of dynamic bifurcations. I. Differ. Uravnen. 23(12), 2060-20672204 (1987)

58. Neishtadt, A.I.: Prolongation of the loss of stability in the case of dynamic bifurcations. II. Differ. Uravn. 24(2), 226233364 (1988)

59. Baer, S.M., Erneux, T., Rinzel, J.: The slow passage through a Hopf bifurcation: delay, memory effects, and resonance. SIAM J. Appl. Math. 49(1), 55-71 (1989)

60. Desroches, M., Kaper, T.J., Krupa, M.: Mixed-mode bursting oscillations: dynamics created by a slow passage through spike-adding canard explosion in a square-wave burster. Chaos: Interdiscipl. J. Nonlinear Sci. 23(4), 046106 (2013)

61. Devalle, F., Roxin, A., Montbrió, E.: Firing rate equations require a spike synchrony mechanism to correctly describe fast oscillations in inhibitory networks. PLoS Comput. Biol. 13(12), 1005881 (2017). https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005881

62. Ceni, A., Olmi, S., Torcini, A., Angulo-Garcia, D.: Cross frequency coupling in next generation inhibitory neural mass models. Chaos: An Interdiscipl. J. Nonlinear Sci. 30(5), 053121 (2020)

63. Doedel, E.J., Champneys, A.R., Dercole, F., Fairgrieve, T.F., Kuznetsov, Y.A., Oldeman, B., Paffenroth, R.C., Sandstede, B., Wang, X.J., Zhang, C.H.: AUTO-07P: Continuation and bifurcation software for ordinary differential equations (2007)

64. Dormand, J.R., Prince, P.J.: A family of embedded RungeKutta formulae. J. Comput. Appl. Math. 6(1), 19-26 (1980) Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.