
Principle of neural computation

水蛭神经元模型中强直尖峰振荡的共存

Coexistence of Tonic Spiking Oscillations in a Leech Neuron Model



[Published: June 2005](#)

Coexistence of Tonic Spiking Oscillations in a Leech Neuron Model

[Gennady Cymbalyuk](#)  & [Andrey Shilnikov](#)

[Journal of Computational Neuroscience](#) **18**, 255–263 (2005) | [Cite this article](#)

244 Accesses | **58** Citations | [Metrics](#)

原著 Gennady Cymbalyuk, Andrey Shilnikov

翻译 Song Jian (School of Mathematics in SCUT)

Journal of Computational Neuroscience

journal homepage: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10827-005-0354-7>

Author information

Coexistence of Tonic Spiking Oscillations in a Leech Neuron Model

Article history:

Published: June 2005

Gennady Cymbalyuk & Andrey Shilnikov

AFFILIATIONS

Department of Mathematics and Statistics, Georgia State University, Atlanta, GA 30303, USA

摘要【ABSTRACT】

这里研究的水蛭神经元模型具有显著的动力学可塑性。它表现出广泛的活动，包括各种类型的强直峰和迸发。在这项研究中，我们应用动力系统的定性理论和分叉理论的方法来分析水蛭神经元模型的动态，重点是强直迸发机制。我们表明，该模型可以表现出双稳定性，如两种强直性加注模式并存。在一定的参数体系下，两种强直峰模式都由周期性吸引子表示。随着分叉参数的变化，其中一个吸引子通过一连串的周期加倍分叉变得混乱，而另一个则保持周期性。因此，该系统可以显示出周期性强直峰与周期性或混沌性强直峰的共存。庞特里亚金的平均技术被用来定位相空间中的周期轨道。

Keywords: Pontryagin's averaging method, chaos, chaotic tonic spiking, bi-stability, bifurcation, transition, period-doubling

文章导航

1	引言【INTRODUCTION】	5
2	模型	5
3	Finding Periodic Orbits	6
3.1	平均零值线	11
4	总结	12
5	Appendix	12
6	Acknowledgment	13
7	参考文献	13

1 引言【INTRODUCTION】

神经元可以被看作是能够产生复杂活动模式的强非线性动态系统。一个普遍观察到的模式是强直棘波。调性棘波神经元与神经系统的不同功能有关,如感觉信息的编码、信息处理、记忆形成、注意力和运动控制 (Gray 和 Singer, 1989; Bazhenov 等人, 2000; Hoppensteadt 和 Izhikevi, 2000)。2000; Hoppensteadt 和 Izhikevich, 1998; Marder 和 Calabrese, 1996; Marder 等, 1996; Vinogradova, 2001; Borisjuk 和 Kazanovich, 2004; Hounsgaard 和 Kiehn, 1989; Schwarz 和 Thier, 1999; Hopfield 和 Brody, 2001)。

神经元可以表现出多稳定性的活动,如爆发和紧张尖峰以及休息状态。对于动力系统,多稳定性是指系统相空间中多个吸引子的共存。神经元所表现出的特定吸引子(模式)是由初始条件决定的。模型的初始条件代表了膜电位和离子电导的状态。在模拟研究中已观察到活动模式的多稳定性 (Bertram, 1993; Canavier 等人, 1993; Cymbalyuk 和 Calabrese, 2001) 和神经生理学实验 (Hounsgaard 和 Kiehn, 1989; Lechner 等, 1996; Turrigiano et al., 1996)。它为神经元的潜在动态可塑性设定了一个显著的框架,并对动态记忆、信息处理和运动控制产生了影响 (Canavier 等, 1993; Turrigiano 等, 1996; Marder 等, 1996; Hounsgaard 和 Kiehn, 1989; hoppenstead 和 Izhikevich, 1998)。在一个模型中,多稳定性可能出现在一个特定的参数范围内。神经调节剂可以极大地改变神经元的动力学,而且似乎可以认为它们在控制多稳定性方面发挥着重要作用 (Canavier et al., 1994)。

Lechner 等人 (1996 年) 在实验中证明了神经元中强直棘波模式的共存。在此,我们解释这种双稳态是如何发生在水蛭神经元模型中的。我们在特定的药物条件下研究水蛭神经元的模型,这样所有已知的电流,除了瞬时钠电流和非失活钾电流,都被阻断。这个模型拥有丰富的动态,并显示出各种不同的活动。我们以前的研究表明,这个模型可以解释在这些药理条件下观察到的水蛭神经元的长高原状振荡 (Cymbalyuk and Calabrese, 2001)。在不同的参数条件下,它也可以显示出强直性棘波活动、突发或沉默。最近,我们报道并分析了在强直突发和突发之间过渡的两种新情况 (Shilnikov 等人, 2004, 2005a, b)。其中一种情况 (Shilnikov 等人, 2005a) 描述了在强直棘波和突发之间的平稳和可逆的过渡。另一种情况 (Shilnikov 等人, 2004, 2005b) 解释了突发和强直棘波模式的共存,它们被一个马鞍形的周期性轨道分开。这种机制是基于具有非中心同调轨道的鞍节点周期性轨道的 Lukyanov-Shilnikov 分叉。为了定位这些周期性轨道并研究它们的分岔,我们为庞特里亚金的奇异扰动系统的平均方法开发了一个几何框架。在这里,我们报告了在什么条件下这个模型表现出另一种双稳定性,即两个共存的强直棘波模式。所开发的平均化技术给我们提供了对这一现象的清晰的几何学解释。此外,随着分叉参数的变化,我们可以观察到其中一个强直棘波制度的演变,即从周期性棘波通过一连串的周期加倍分叉进入混乱的强直棘波模式。

2 模型

在这里,我们采用我们以前开发的水蛭神经元在某些药理条件下的模型 (Cymbalyuk 和 Calabrese, 2001)。它是基于已确定的水蛭振荡器间神经元的典型模型,是水蛭心跳中心模式发生器的一部分 (Hill 等人, 2001)。它利用了电压钳实验中量化的七种电压依赖性离子电流的动力学,并通过霍奇金-赫胥黎形式主义纳入微分方程系统,见 (Hill 等人, 2001; Opdyke 和 Calabrese, 1994) 和其中的参考文献。除了这些电流外,该模型还采用了 Hodgkin 和 Huxley (1952) 原始工作中的瞬态钠电流。该典型模型已被证明可以复制水蛭振荡器间神经元在不同药理条件和处理下的活动 (Hill 等人, 2001; Cymbalyuk 和 Calabrese, 2001; Cymbalyuk 等人, 2002)。完整的、典型的神经元模型对于综合分析来说似乎是一个相当大的挑战。为了简单起见,我们使

用了药理学上的简化模型。它代表了单个神经元在药物条件下的活动，如所有的 Ca 电流、超极化激活的电流、持续的、非激活的钠电流和两种钾电流（延迟整流的钾电流和快速瞬时的钾电流）被阻断，而持续的钾电流（ I_{K2} ）被部分阻断。

基于 I_{Na} 和 I_{K2} 电流的动力学，我们的简化模型由以下三个微分方程系统描述：

$$\begin{aligned} C\dot{V} &= -(\bar{g}_{K2}m_{K2}^2(V - E_K) + g_l(V - E_l) + \bar{g}_{Na}f(-150, 0.0305, V)^3h_{Na}(V - E_{Na})) \\ \dot{m}_{K2} &= \frac{f(-83, 0.018 + V_{K2}^{\text{shift}}, V) - m_{K2}}{\tau_{K2}} \\ \dot{h}_{Na} &= \frac{f(500, 0.0333, V) - h_{Na}}{\tau_{Na}} \end{aligned} \quad (1)$$

其中变量 V, m_{K2} 和 h_{Na} 是膜电位， I_{K2} 的激活， I_{Na} 的失活变量。参数是： C 是膜电容， $\bar{g}_{K2}$ 是 I_{K2} 的最大电导， E_K 和 E_{Na} 分别是 K^+ 和 Na^+ 的逆转电位； $\bar{g}_{Na}$ 是 I_{Na} 的最大电导； g_l 和 E_l 分别是泄漏电流的最大电导和逆转电位； τ_{K2} 和 τ_{Na} 分别是 I_{K2} 和 I_{Na} 的时间常数； V_{K2}^{shift} 为半激活 I_{K2} 的膜电位与其正则值的偏移。函数 f 是一个玻尔兹曼函数： $f(A, B, V) = 1/(1 + e^{A(B+V)})$ 。本研究使用的参数值为 $C = 0.5\text{nF}$ ， $\bar{g}_{K2} = 30\text{nS}$ ， $E_K = -0.07\text{ V}$ ， $E_{Na} = 0.045\text{ V}$ ， $\bar{g}_{Na} = 200\text{nS}$ ， $g_l = 8\text{nS}$ ， $E_l = -0.046\text{ V}$ ， $\tau_{K2} = 0.25\text{sec}$ 和 $\tau_{Na} = 0.0405\text{sec}$ 。我们使用 V_{K2}^{shift} 作为分支参数。

3 Finding Periodic Orbits

在模型 (1) 中， I_{K2} 的激活几乎比 V 慢十倍， I_{Na} 的失活几乎慢十倍。因此，我们可以把它看作是慢态变量。其他变量 V 和 h_{Na} 将被视为快速状态变量。因此，我们可以把 (1) 看作是一个奇异摄动系统，它被改写成以下适当的形式：

$$\mathbf{x} = \mathbf{f}(\mathbf{x}, z) \quad z = \mu[g(x, \alpha) - z] \quad (2)$$

其中 $\mathbf{x} = (x, y)$ 和 $z \in \mathbb{R}^1$ ， α 是一个单独的控制参数， $0 < \mu \ll 1$ 。由于 z -变量的变化率比 $\mathbf{x}$ 的变化率小得多，(2) 中的方程分别称为快子系统和慢子系统。根据模型 (1)， $x \equiv V$ ， $y \equiv h_{Na}$ ， $z \equiv m_{K2}$ 和 $\alpha \equiv V_{K2}^{\text{shift}}$ 。

让函数 $\mathbf{f}$ 和 g 足够平滑。请注意，慢速方程的右边的写法对于霍奇金-赫胥黎类型的神经元模型来说是非常典型的。 $\mathbf{f}(x, z) = 0$ 和 $z = g(x, \alpha)$ 这两个面分别被称为空线、快线和慢线。通过改变 α ，我们可以在系统的相空间中移动慢速空弦。让它在 (z, x) 平面上的投影有一个典型的对数形状，就像霍奇金-赫胥黎型模型中的生物物理现实的形状。在图 1 中，这条斜线将被标记为 $z = 0$ 。它说明了这样一个事实：由公式 (2) 产生的矢量场的 z 分量在其上等于零。在慢速无效线之上，矢量场的 z 分量是向右的，因为 $z > 0$ ，而在它之下， $z < 0$ ，则向左。在对 (z, x) 空间的投影中，快速无效线 (图 1 中的 M_{eq}) 具有明显的 Z 形，两个膝点在 z_{sn}^1 和 z_{sn}^2 。当 $\mu = 0$ 时，慢速 Z 变量成为独立快速子系统的参数。通过改变 z ，我们可以追踪快速子系统的平衡曲线。它的膝点对应于一个马鞍节点分叉，其中两个平衡状态合并并消灭自己。快速虚线的下部分支，对应于神经元的超极化状态，由快速子系统的稳定平衡形成。中间的分支由马鞍组成，上面的分支对应于神经元的去极化状态，由快速子系统的完全不稳定的平衡组成。

上部分支被一个圆柱形的表面 M_{lc} 所包围，该表面由快速子系统的稳定的 M_{lc}^s 和不稳定的 M_{lc}^u 极限周期组成，见图 1。表面 M_{lc} 在 z_{sn}^{lc} 有一个边缘，两个分支在那里合并，这相当于快速子系统极限周期的马鞍节点分岔。

让我们考虑小 $\mu \neq 0$ 时的完整系统。(2) 的平衡状态位于快慢零值线的交点。当慢速零值线从下面横向穿过 Z 形快速零值线的超极化分支时，在 $\mathbf{x}$ 子空间中已经稳定的平衡状态在 z 方向上也是稳定的。这是因为

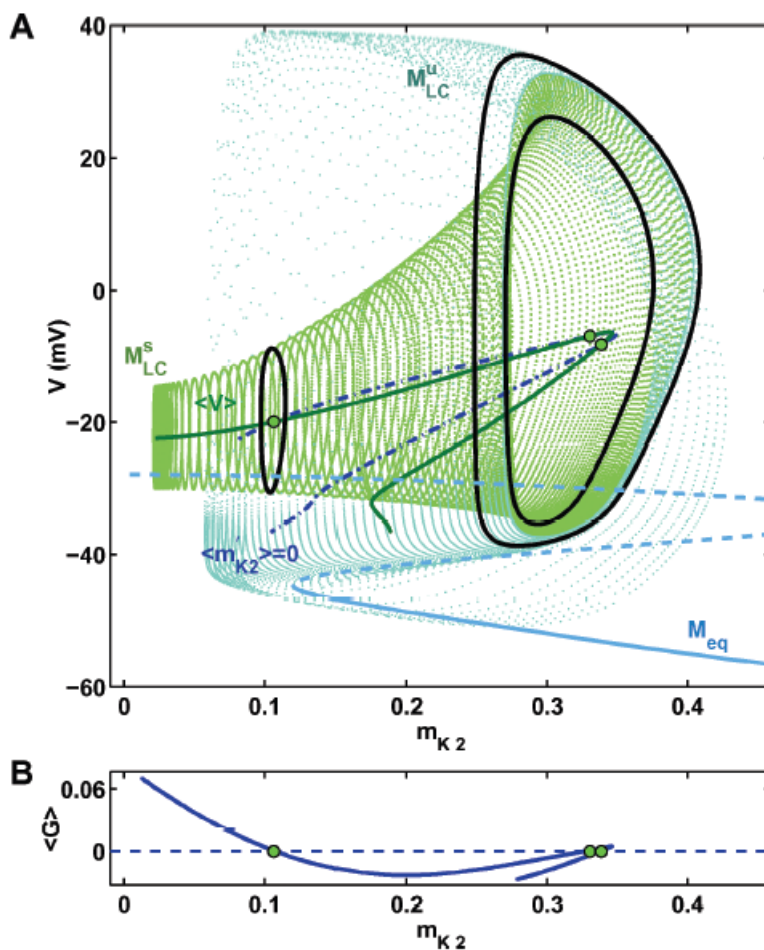


图 2: 神经元模型 (1) 的数值相图及其快速子系统 (A) 的分岔图, 以及函数 $\langle G(m_{K2}) \rangle$ 在 $V_{K2}^s = -0.0254V$ 时的图像。蓝色 z 形线 M_{eq} 由快速子系统的平衡状态组成 (虚线和实线表示不稳定和稳定的部分)。绿色圆柱形表面 $M_{lc} = M_{LC}^s$ M_{LC}^u 由快速子系统的稳定极限环和不稳定极限环组成。 $\langle V \rangle$ 线显示了极限环在其周期内的平均 V 坐标对 $\langle \dot{m}_{K2} \rangle$ 的依赖性。蓝色虚线是平均零斜率 $\langle \dot{m}_{K2} \rangle = 0$ 。 $\langle V \rangle$ 和 $\langle \dot{m}_{K2} \rangle$ 的交点对应于黑色实心闭合曲线呈现的周期轨道。(B) 导数 $\langle \dot{G}|_{z_0} \rangle$ 的符号决定了该周期轨道在 m_{K2} 方向上的稳定性。导数为负时 (左点) 稳定, 为正时 (中点和右点) 不稳定。

和。根据提议的结构,在我们的例子中,这个鞍座值是正的,这意味着只有一个排斥性的极限循环从这个分岔的 z_h 处出现。随着参数的增加,这个不稳定的极限循环拖出表面 M_{lc}^u , 然后在 z_{sn}^{lc} 与稳定的极限循环相遇并消失。让这样一个快速子系统的周期性解由周期为 $T(z)$ 的 $\mathbf{x} = \varphi(t, z)$ 给出。极限循环的指数稳定性是由单一的正 Floquet 乘数的大小决定的

$$\rho_1(z) = e^{\int_0^{T(z)} \text{Div } f(\varphi(t, z)) dt}. \quad (3)$$

如果它严格地在单位圆内,那么极限环是指数稳定的,否则它是排斥的。极限环的其他乘数总是 $+1$, 因为它对应于环上的李亚普诺夫特征指数为零 (Shilnikov et al., 1998, 2001)。由 (3) 可知, 半稳定极限环乘子 ρ_1 为 1 时, 即该轨道上向量场的平均散度为 0 时, 出现鞍节点分岔。

让慢速零值线 $\dot{z} = 0$ 在系统 (2) 的相空间中于 $0 < \mu \ll 1$ 处通过表面 M_{lc}^s 下方, 并与快速空心线 M_{eq} 的中间段相交。在这种情况下, 根据 Izhikevich (2000) 提出的分类方法, 观察到了折叠/折叠循环类型的突发活动 (Cymbalyuk 和 Calabrese, 2001; Shilnikov 等人, 2004, 2005a)。一个相邻的轨迹被吸引到这个圆柱形的表面上, 这样它就开始盘绕 M_{lc}^s 而向右平移。这一部分轨迹是突发波形的尖峰阶段。到达表面 M_{lc} 的褶皱后, 相位点下降到超极化状态并向左移动。这一部分轨迹是突发波形的静止阶段。然后, 相位点在经过曲线 M_{eq} 的左膝点后回到了突发阶段, 从而完成了突发周期。

然而, 如果零值线相交, 情况就不那么清楚了。也就是说, 当相点在零值线 $\dot{z} = 0$ 以上的表面 M_{lc} 上移动时, 它的 z 分量增加, 因此相点缓慢地向右移动。然而, 当它移动到慢速零值线以下时, 矢量场将它推向左边, 因为这里的 $\dot{z} < 0$ 。如果这些因素相互抵消, 相点的 z 分量平均保持不变, 相点就会一次又一次地重复这个路径。结果, 一个完整系统的周期性轨道在表面 M_{lc} 附近诞生。为了与上述平衡状态的演化相提并论, 下面我们引入一个缓慢的、平均的零值线 $\dot{z} = 0$, 如下所示。它来自 Pontryagin 和 Rodygin (1960), 慢速子系统对 M_{lc} 上的轨迹的总体归一化贡献由以下公式给出

$$\langle G(z; \alpha) \rangle = \mu \left[\frac{1}{T(z)} \int_0^{T(z)} g(\mathbf{x}(t; z), \alpha) dt - z \right] = \langle z \rangle \quad (4)$$

我们可以看到, 这个“平均”方程描述了单一变量 z 上的轨迹的 z 分量的动态。这个双值函数的域是由 M_{lc} 的范围定义的。根据结构, z_0 的零点 $\langle G(z) \rangle$ 是系统 (4) 的平衡状态, 因此对应于整个系统的周期轨道。导数的符号 $\langle \dot{G} \rangle|_{z_0}$ 决定了这个周期轨道在 z 方向上的稳定性 (图 2B)。当导数为负时, 它是稳定的, 当导数为正时, 它是不稳定的。与零点对应的全系统的周期性轨道如果位于平面 $z = z_0$ 和稳定分支 M_{lc}^* 的交点上, 则是稳定的。否则, 如果 $\langle \dot{G} \rangle|_{z_0} > 0$, 则周期轨道为鞍型。它有两个二维流形, 稳定的 W^s 和不稳定的 W^u 。在局部, 不稳定流形 W^u 是一个圆柱体, 是 M_{lc}^3 的一部分。鞍型周期轨道的稳定流形是由正向时间内收敛到轨道的轨迹形成的。如果 μ 足够小, 那么与 W^s 相切的平面就由 $z = z_0$ 给出。当 $z_h < z_0 < z_{sn}^{lc}$ 时, 在不稳定分支 M_{lc}^I 上存在另一个周期轨道。它是一个不稳定的, 要么是马鞍型的, 要么是排斥型的周期性轨道, 取决于导数 $\langle \dot{G} \rangle|_{z_0}$ 。

因此, 如果有两个简单的零 $\left(\langle \dot{G} \rangle|_{z_0} \neq 0 \right)$, 那么在 M_{lc}^s 流形上有两个周期轨道: 稳定 L_n 和鞍轨道 L_s 。鞍期轨道的稳定流形定界于稳定轨道的吸引盆。这个周期吸引子代表了可观察到的神经元的周期性紧张刺激活动, 见图 2 和图 3。

此外, 如果存在第二吸引子, 系统还能表现出双稳定性。在下一节中, 我们将讨论它形成的可能情况以及其中第三个周期轨道的作用。

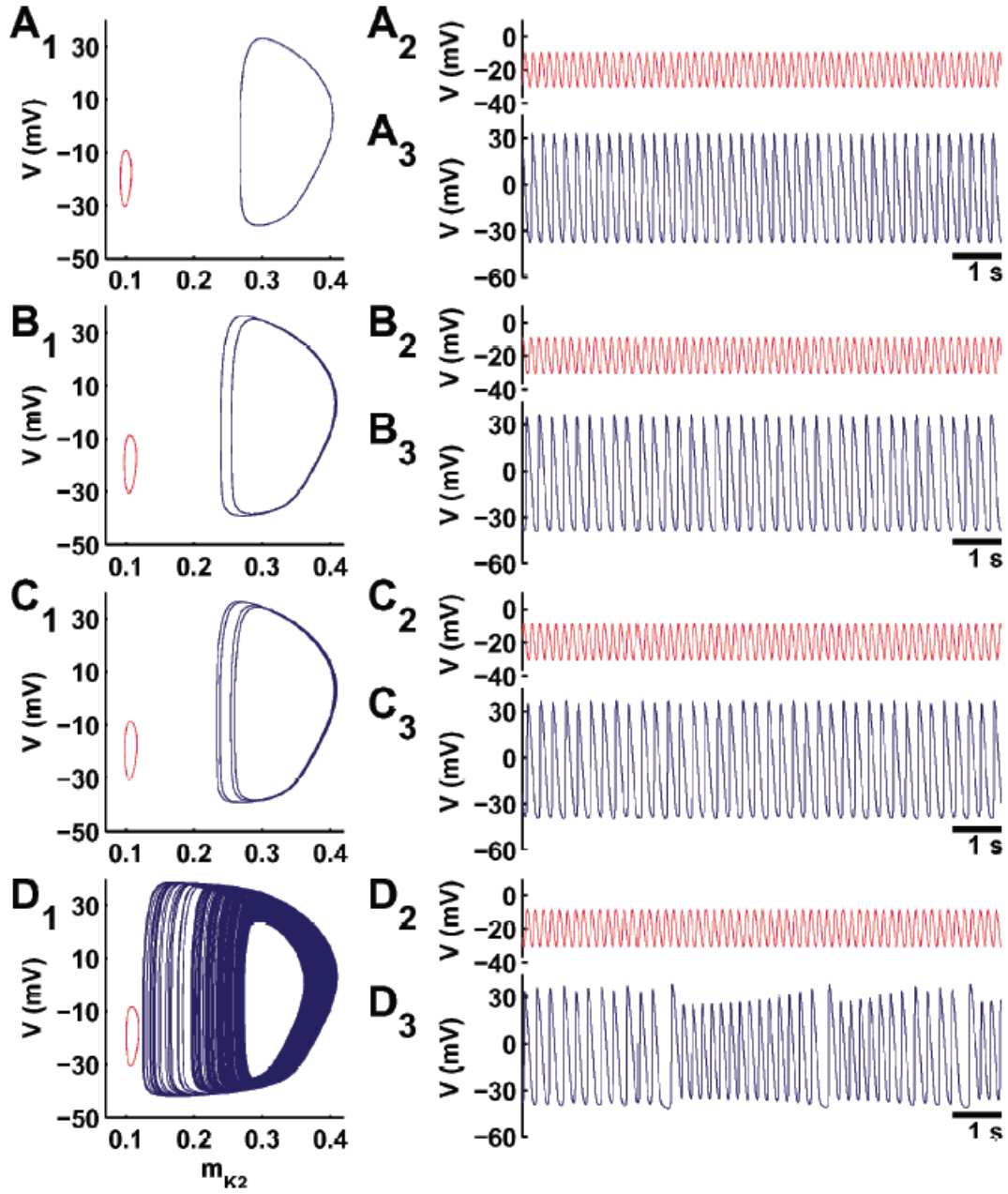


图 3: 两个主音尖峰吸引子对 V_{K2}^{shift} 不同值的双稳定性: (A) $V_{K2}^{shift} = -0.026V$, (B) $V_{K2}^{shift} = -0.0255V$, (C) $V_{K2}^{shift} = -0.0255V$, (D) $V_{K2}^{shift} = -0.025361V$ 。随着参数的变化 (A2、B2、C2、D2), 较小的振幅峰值变化不大, 而较大的振幅峰值经历了一系列倍周期分岔。初始条件见附录。

3.1 平均零值线

为了更好地说明庞特里亚金的平均技术, 让我们引入平均零梯度的概念。为了简单起见, 假设函数 $g(x, \alpha)$ 是线性的, 即缓慢的零渐变是一条直线。 α 的变化决定了它的斜率或者在 (z, x) -平面上平移。设系统 (2) 在 M_{lc} 上有一个周期轨道, 位于 $z = z_0(\alpha)$ 平面上, 那么它的快速 x -坐标的平均值可以定义为 $\langle x(\alpha) \rangle = \frac{1}{T(z)} \int_0^{T(z)} \varphi(T; z(\alpha)) dt$ 。因此, 通过改变 α , 可以定义一条参数曲线 $(z_0(\alpha), \langle x(\alpha) \rangle)$ 。在图 1 和图 2 中, 这条曲线分别标记为 $\langle x \rangle$ 和 $\langle V \rangle$ 。注意, 它有一个容易识别的折叠点, 并终止于快速 Z 型零斜中间分支的同斜分岔处。值得注意的是, 曲线 $\langle x \rangle$ 的形状不依赖于慢零渐变的形状的选择。

通过引入

$$\langle g(\alpha) \rangle = \frac{1}{T(z)} \int_0^{T(z)} g(\varphi(t; z(\alpha))) dt$$

我们可以定义慢平均零梯度如下: 它是一个参数化设置的曲线 $(\langle g(\alpha) \rangle, \langle x(\alpha) \rangle)$ 。注意 $\langle g \rangle = C(\alpha) \cdot \langle x \rangle$, 其中 $C(\alpha)$ 是零线的斜率 $\langle \dot{z} = 0$ 。换句话说, 在线性情况下, 慢平均零梯度与慢零梯度重合。

通常, 由于慢速子系统右侧的函数不是线性的, 所以平均慢速无效线的形状也可以是强非线性的, 因此可以与慢速无效线不同, 如图 2 所示, 它被 $\langle \dot{m}_{K2} \rangle = 0$ 标记。请注意, 慢速平均无效线和 $\langle V \rangle$ 在结构上具有相同的第二变量范围。两条曲线的交点是 (4) 的求零, 只要它发生在相同的 α 。请注意, 重叠可能发生在参数 α 的不同值上, 见图 1; 神经元模型 (1) 也是如此, 其无效曲线显示在图 2。

假设参数 α 的变化保持了左边的前两个交点, 即稳定的 L_n 和鞍 L_s 周期轨道持续存在。稳定的轨道表示神经元内周期性的张力尖峰。如果 M_{lc}^s 在 $z_{sn}^1 < z < z_{sn}^{lc}$ 内没有交点, 那么这个吸引柱流形对于系统的轨迹来说是瞬态的。这支持 burst 活动。当周期轨道通过鞍点分岔从流形 M_{lc}^s 上消失时, 可以发生这种现象。根据分岔的整体结构, 可能出现两种截然不同的情况 (Shilnikov 等人, 2004, 2005a)。在第一种情况下, 由于蓝天灾难的结果, 主音尖峰被爆裂所取代。这种转变是平稳和可逆的。其关键特征是冲击具有周期性, 且冲击持续时间调节为 $1/\sqrt{\alpha - \alpha^*}$, 其中 α^* 为临界参数值。在第二种情况下, 当鞍节点周期轨道具有非中心同形轨道时, 其跃迁具有强直尖峰和爆发模共存的双稳定性。另外, 与前一种情况相比, 爆炸持续时间估计为 $|1 \log / (\alpha - \alpha^*)|$ 。此外, 爆发可以是弱混沌 (Shilnikov et al., 2005b)。

在此, 我们报告, 在神经元模型 (1) 中, 平均零斜率可能确实相交三次, 如图 2 所示。第三个交点可以对应于另一个稳定的周期轨道, 只要它属于曲线 $\langle x \rangle$ 的上分支。当交点位于折叠点下方曲线 $\langle x \rangle$ 的低分支上时, 该周期轨道不稳定。

回顾一下, 一个稳定的周期性轨道可能成为排斥性的唯一途径是通过二次安龙诺夫-霍普夫分岔, 也称为环形分岔。请注意, 环形分岔可能不会发生在具有符号常数发散性的三维系统中。这个条件在流形 M_{lc} 的折线附近可能不被满足, 因为从 (3) 中可以看出, 当 $|\mu| \ll 1$ 时, 慢速子系统对发散的贡献很小, 这就意味着周期性轨道的另一个乘数也接近于 +1。这个环形体可以被称为 Hopf-initiated canard (Guckenheimer 等人, 2000 年), 因为它非常薄, 并迅速分解, 从而导致混沌的发生 (Shilnikov 和 Rulkov, 2003, 2004; Shilnikov 等人, 2004)。随着支配平均慢速空心线的参数的改变, 一对具有正实部的复数共轭乘数, 向内穿过单位圆, 而二维环形体崩溃, 周期性轨道重新获得稳定。因此, 通过降低慢速平均无效线 $\langle \dot{z} \rangle = 0$, 第三个交点滑向 M_{eq} 中间分支上的马鞍平衡状态的同调分叉。从上面的讨论可以看出, 没有一个稳定的、但有马鞍的周期性轨道可以终止于这个同线轨道。因此, 稳定的周期性轨道经历了一些演变, 成为马鞍型。

相空间中两个稳定的周期性轨道的存在意味着神经元模型的强直加压活动的双稳性, 见图 3A。两个吸引子的吸引盆地都被鞍状周期轨道的稳定流形所分隔。即使第二个周期性轨道通过周期加倍的分叉成为马鞍, 情况也是如此, 见图 3。在分叉之后, 它的稳定性被加倍周期的稳定周期轨道所继承 (图 3B1 和 B2)。反过来,

双倍周期的稳定轨道通过随之而来的周期双分叉而失去其稳定性，因此诞生了一个周期为 4 的稳定周期轨道（图 3C2），依此类推。这就产生了一个周期加倍的级联，导致了混沌（图 3D）。因此，该模型可以证明两种强直性棘波模式的共存。一个总是周期性的，另一个可以是周期性的或混乱的，取决于控制参数的值（图 3）。有两种情况可以说明混沌的强直棘波吸引器如何消失。在第一种情况下，当它的轨迹到达流形 M_{lc} 的褶皱处并落到超极化分支 M_{eq} 上时，它经历了内部危机，该分支将其引入主要的周期性强直棘波吸引子的吸引盆地。在第二种情况下，当 M_{lc}^u 上的混沌吸引子接触到鞍状周期轨道的稳定流形时，混沌吸引子的轨迹开始通过分离的鞍状周期轨道逃逸。在任何一种情况下，在混沌吸引子消失后，系统变得单稳，因此在大多数初始条件下都能观察到周期性的强直棘波活动。

4 总结

在神经生理学实验中已经观察到强直性刺激的双稳定性 (Lechner 等, 1996)。在此，我们发现水蛭振荡中间神经元模型中存在张力尖峰的双稳定性。我们已经证明这个模型 (1) 可以证明两种类型的紧张刺激活动共存时的双稳定性。在控制参数变化的情况下，一个主音尖峰模态始终保持周期性，而另一个主音尖峰模态则经历了从周期性到混沌的复杂演化，出现了倍周期分岔的级联现象。

这种级联是通往混沌的典型路线之一。在各种神经元模型中经常观察到周期加倍级联 (Terman, 1992; Feudel 等, 2000; Rowat and Elson, 2004; Wang, 1993; Rinzel and Ermentrout, 1989)。所考虑的模型的一个区别是，混沌吸引子代表了周期性强直突发活动的一个共存的替代物。Terman (1992)、Feudel 等 (2000)、Rowat 和 Elson (2004)、Wang (1993) 以及 Rinzel 和 Ermentrout (1989) 中描述的周期加倍级联也是从强直棘波过渡到爆发的一个特征。

庞特里亚金的平均法为我们提供了共存振荡模式情况下的双稳态现象的清晰的几何解释。我们在此提出的机制与同一模型 (Shilnikov 等人, 2005a, b) 中报告的双稳态不同，在该模型中，周期性的强直棘波和突发活动是并存的。与 Shilnikov 等人 (2004, 2005b) 考虑的双稳定性相似，该系统有几个周期性轨道，其中两个直接对应于稳定的周期性轨道和不稳定的鞍型周期性轨道。在我们以前的工作中 (Shilnikov 等人, 2004)，不稳定的周期性轨道分离了两个共存模式的吸引盆地：强直尖峰周期性轨道和爆裂制度。在这里，它以类似的方式分离了两种模式，只是它有一个强直尖峰制度与另一个尖峰制度共存，而不是与爆裂制度共存。

5 Appendix

The initial conditions for the two tonic spiking regimes presented in Fig. 3 are provided in the form (V, m_{K2}, h_{Na}) as follows:

- (A) $V_{K2}^{shift} = -0.026V$, for (A2) and (A3) the initial conditions are $(-0.0293215, 0.0955228, 0.0997786)$ and $(0.0259645, 0.356993, 0.197492)$ respectively;
- (B) $V_{K2}^{shift} = -0.02555V$, for (B2) and (B3) the initial conditions are $(-0.00893104, 0.103985, 0.0380690)$ and $(-0.0353596, 0.331244, 0.200898)$ respectively;
- (C) $V_{K2}^{shift} = -0.0255V$, for (C2) and (C3) the initial conditions are $(-0.0179769, 0.0986789, 0.0683255)$ and $(-0.0227637, 0.370310, 0.0182421)$ respectively;
- (D) $V_{K2}^{shift} = -0.025361V$, for (D2) and (D3) $(-0.0252204, 0.115693, 0.00855340)$ and $(-0.0376925, 0.297170, 0.524276)$ respectively.

6 Acknowledgment

The numeric analysis of the periodic solutions of system (1) is based on CONTENT (CONTENT) A.S. acknowledges the RFBR grants No. 02-01-00273 and No. 01-01-00975. G.C. was supported by NIH grants NS43098. A.S and G.C. appreciate a GSU internal research team and Brains & Behaviors research initiative grants.

7 参考文献

- Arnold VI, Afrajmovich VS, Ilyashenko YuS, Shilnikov LP (1994) Bifurcation Theory, Dynamical Systems V. Encyclopaedia of Mathematical Sciences. Springer-Verlag.
- Bazhenov M, Timofeev I, Steriade M, Sejnowski TJ (2000) Spikingbursting activity in the thalamic reticular nucleus initiates sequences of spindle oscillations in thalamic networks. *J. Neurophysiology* 84: 1076-1087.
- Bertram R (1993) A computational study of the effects of serotonin on a molluscan burster neuron. *Biol. Cybern.* 69: 257-267.
- Borisyuk RM, Kazanovich YB (2004) Oscillatory model of attention-guided object selection and novelty detection. *Neural Netw.* 17: 899-915.
- Canavier CC, Baxter DA, Clark L, Byrne J (1993) Nonlinear dynamics in a model neuron provide a novel mechanism for transient synaptic inputs to produce long-term alterations of postsynaptic activity. *J. Neurophysiol.* 69: 2252.
- Canavier CC, BaxterDA, ClarkJW, Byrne JH (1994) Multiple modes of activity in a model neuron suggest a novel mechanism for the effects of neuromodulators. Multiple modes of activity in a model neuron suggest a novel mechanism for the effects of neuromodulators. *J. Neurophysiol.* 72: 872-882.
- Cymbalyuk GS, Calabrese RL (2001) A model of slow plateau-like oscillations based upon the fast Na⁺ current in a window mode. *Neurocomputing* 38 40: 159- 166.
- Cymbalyuk GS, Gaudry Q, Masino MA, Calabrese RL (2002) A model of a segmental oscillator in the leech heartbeat neuronal network. *J. Neuroscience* 22: 10580.
- Feudel U, Neiman A, Pei X, WojtenekW, Braun H, Huber M, Moss F (2000) Homoclinic bifurcation in a Hodgkin-Huxley model of thermally sensitive neurons. *Chaos* 10(1): 231-239.
- Gray CM, Singer W (1989) Stimulus-specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 86: 1698-1702.
- Guckenheimer J, Hofman K, Weckesserand W (2000) Numerical computations of canards. *Int. J. Bifurcation and Chaos* 2: 2669-2689.
- Hill A, Lu J, Masino M, Olsen O, Calabrese RL (2001) A model of a segmental oscillator in the leech heartbeat neuronal network. *J. Comput. Neuroscience* 10, 281.
- Hodgkin AL, Huxley AF (1952) A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *J. Physiol.* 117: 500.
- Hopfield JJ, Brody CD (2001) What is a moment? Transient synchrony as a collective mechanism for spatiotemporal integration. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 98: 1282-1287.

- Hoppensteadt FC, Izhikevich EM (1998) Thalamo-cortical interactions modeled by weakly connected oscillators: Could the brain use FM radio principles? *Biosystems*. 48: 85-94.
- Izhikevich EM (2000) Neural Excitability, spiking, and bursting. *International. Journal of Bifurcation and Chaos*. 10: 1171-1266.
- Hounsgaard J, Kiehn O (1989) Serotonin-induced bistability of turtle motoneurons caused by a nifedipine-sensitive calcium plateau potential. *J. Physiol.* 414: 265-282. CONTENT is available at <ftp://ftp.cwi.nl/pub/CONTENT>.
- Lechner H, Baxter D, Clark C, Byrne J (1996) Bistability and its regulation by serotonin in the endogenously bursting neuron R15 in *Aplysia*. *J. Neurophysiol.* 75: 957.
- Marder E, Calabrese RL (1996) Principles of rhythmic motor pattern generation. *Physiol. Rev.* 76: 687.
- Marder E, Abbott L, Turrigiano G, Liu Z, Golowasch J (1996) Memory from the dynamics of intrinsic membrane currents. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 26 93(24), 13481.
- Opdyke CA, Calabrese RL (1994) A persistent sodium current contributes to oscillatory activity in heart interneurons of the medicinal leech. *J. Comp. Physiol.* 175: 781-789.
- Pontryagin LS, Rodygin LV (1960) Periodic solution of a system of ordinary differential equations with a small parameter in the terms containing derivatives. *Sov. Math. Dokl.* 1: 611-614.
- Rinzel J, Ermentrout B (1989) Analysis of neural excitability and oscillations. In: C. Koch and I. Segev, eds., *Methods of Neural Modeling: From Synapses to Networks*. MIT Press, pp. 135-169.
- Rowat PF, Elson RC (2004) State-dependent effects of Na channel noise on neuronal burst generation, *J. of Computational Neuroscience* 16: 87-112.
- Schwarz C, Thier P (1999) Binding of signals relevant for action: Towards a hypothesis of the functional role of the pontine nuclei. *Trends Neurosci.* 22: 443-451.
- Shilnikov AL, Cymbalyuk G (2005) Transition between tonic spiking and bursting in a neuron model via the blue-sky catastrophe. *Phys Rev Letters* 94: 048101.
- Shilnikov AL, Calabrese RL, and Cymbalyuk GS (2004) Mechanism of bi-stability: Tonic spiking and bursting in a neuron model. *Phys. Rev. E*. (submitted).
- Shilnikov AL, Calabrese RL, Cymbalyuk G (2005) How a neuron model can demonstrate coexistence of tonic spiking and bursting? *Neurocomputing* (accepted for publication).
- Shilnikov LP, Shilnikov AL, Turaev DV, Chua LO (1998, 2001) *Methods Qualitative Theory in Nonlinear Dynamics*, Volumes I and II. World Sci. Publ.
- Shilnikov AL, Rulkov NF (2003) Origin of chaos in a twodimensional map modelling spiking-bursting neural activity. *Bifurcations and Chaos* 13(11): 3325-3340.
- Shilnikov AL, Rulkov NF (2004) Subthreshold oscillations in a map-based neuron model. *Physics Letters A* 328: 177-184.
- Shilnikov AL, Shilnikov LP, Turaev DV (2004) Mathematical aspects of classical synchronization theory, Tutorial. *Bifurcations and Chaos* 14(7): 2143-2160.
- Terman D (1992) The transition from bursting to continuous spiking in an excitable membrane model. *J. Nonlinear Science* 2, 135-182.
- Turrigiano G, Marder E, Abbott L (1996) Cellular short-term memory from a slow potassium conductance. *J. Neurophysiol.* 75: 963.

Vinogradova OS. (2001) Hippocampus as comparator: Role of the two input and two output systems of the hippocampus in selection and registration of information. *Hippocampus*. 11(5): 578-598.

Wang XJ (1993) Genesis of bursting oscillations in the Hindmarsh- Rose model and homoclinicity to a chaotic saddle. *Physica D* 62: 263-274.