

Original Paper | Published: 29 April 2011

Complete dynamical analysis of a neuron model

Andrey Shilnikov *Nonlinear Dynamics* **68**, 305–328 (2012) | [Cite this article](#)**797** Accesses | **76** Citations | [Metrics](#)

Abstract

In-depth understanding of the generic mechanisms of transitions between distinct patterns of the activity in realistic models of individual neurons presents a fundamental challenge for the

Download PDF 

Sections

[References](#)[Abstract](#)[References](#)[Author information](#)[Rights and permissions](#)[About this article](#)

神经元模型的完全动力学分析

Complete dynamical analysis of a neuron model

Author: Andrey Shilnikov**Keywords:** 神经元模型, 分岔, 爆发, 双稳态, Poincaré 映射, 参数延续, 复杂动力学.**DOI:** 10.1007/s11071-011-0046-y**Dates:** 4 April 2011 / Accepted: 5 April 2011 / Published online: 29 April 2011

Translated by Ke He, School of Mathematics, SCUT.

Link to the Journal: [10.1007/s11071-011-0046-y](https://doi.org/10.1007/s11071-011-0046-y)

Nonlinear Dyn (2012) 68:305–328

2022 年 11 月 4 日

Complete dynamical analysis of a neuron model

Andrey Shilnikov

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

深入了解单神经元的现实模型中不同活动模式之间的过渡的一般机制是应用动力系统理论的一个基本挑战。有关可能机制的知识将为确定孤立的和联网的神经元功能的基本原理提供有价值的见解和预测。我们演示了一套基于微分方程定性理论开发的计算工具，这是专门为慢-快神经元模型量身定制的。该工具包包括用于在模型中定位慢动作流形的参数延续技术，用于定位周期轨道并确定其稳定性和分支的平均技术，以及用于推导电压区间的 Poincaré 返回映射族的简化装置。这样的返回映射不仅允许对稳定的不动点进行详细的检查，而且允许对系统的不稳定极限解进行详细的检查，包括周期轨道、同斜轨道和异斜轨道。利用区间映射，我们可以计算各种定量特征，如拓扑熵和揉捏不变量，以检验神经元模型中的全局分岔。

关键词：神经元模型，分岔，爆发，双稳态，Poincaré 映射，参数延续，复杂动力学。

Contents

1. 引言	2
2. 简化水蛭心脏中间神经元模型	3
3. 慢-快示例	3
4. 中间神经元模型中的慢流形	5
4.1. 主尖峰流形	5
4.2. 平均	5
5. 慢变量的 Poincaré 映射	8
6. 膜电位的 Poincaré 映射	10
7. 从倍周期到爆发	10
7.1. 符号叙述：揉捏和熵	14
8. 双稳态	17
9. 结论	18
10. 参考文献	22

* ashilnikov@gsu.edu

1. 引言

单个神经元可以产生各种复杂的振荡，称为爆发，由交替快速重复的峰值和静止或阈下振荡相形成。在食物链生态系统、非线性光学、人类免疫系统的医学研究和神经科学等不同的科学领域，都可以观察到爆破率是复合的、多时间尺度动力学的表现。在神经科学中，爆发被观察到，但不限于在病理大脑状态中 [1,2]，特别是在癫痫发作时 [3,4]。

单个神经元可以表现出内在的各种爆发模式，对由突触引起的外部干扰或内部因素（如通道噪声）的反应各不相同。在模型 [5-9] 和实验研究 [10-12] 中都观察到爆裂和补发性爆裂共存，以及几种不同的爆裂模式。爆发的作用对于中枢节律发生器 (Central Pattern generator, CPGs) [13] 决定的节奏运动尤其重要。CPGs 是一种小的多态神经回路，控制着各种重要的重复性运动功能 [14]，如人类的心跳、呼吸和行走、水蛭的游泳和爬行等 [15]。

目前，非常特别的兴趣是多功能 CPG [16] 中的爆发多节奏动力学，其中每个振荡吸引子对应于特定时间尺度上的特定节奏，与动物的特定类型的节奏行为相关。这样的 CPG 可以驱动多种行为，并在不同条件下在不同的神经元节律之间切换 [17,18]。多稳定性增强了神经系统和机车系统的复杂性和灵活性 [19]。例子包括 Tritonia 的游泳类型，在一些动物中在小跑和疾驰之间切换，在水蛭中在爬行和游泳之间切换。

神经动力学中内源性振荡活动的确定性描述，如强韧峰值和爆发，是基于对霍奇金-赫胥黎形式主义导出的各种数学和现实模型的一般特性的检验。一个典型的神经元模型属于一种特殊的动力系统，至少有两个不同的时间尺度，即慢-快系统。由 Rinzel [20] 开创的神经元爆裂模型的几何构型，由 Ermentrout [22]、Bertram 等 [6]、Guckenheimer [23] 和 Izhikevich [24,25] 进一步发展。这种模型的动力学由慢动流形的吸引部分决定并以其为中心，这些吸引部分由快子系统的平衡和极限环组成 [26-32]。这些流形构成了神经元模型中爆发模式的主干。典型的霍奇金-赫胥黎模型具有一对这样的流形 [20]：静止的和充盈的刺突。现有的爆破分类是基于余维-1 分岔，该分岔启动或终止模型三维相空间中慢动作流形之间的快速轨迹转换。这些分类通过将神经元模型细分为以下类型来区分爆裂的类别：

椭圆型或 Hopf-折叠型；方波爆发，或称同斜折波；抛物线类，或圆-圆类描述顶帽模型。

只要神经元远离从爆发到爆发的过渡阶段，慢速分解已经被证明对大多数低阶爆发神经元模型非常有效。然而，它提供了较少的关于爆发分岔的见解，而这种分岔往往是由于涉及慢动力学和快动力学的相互作用，并导致新的动力学现象的出现，这些现象只能发生在整个系统中，而不能发生在它的任何子系统中。此外，接近跃迁时，爆发行为变得相当复杂，常常表现出确定性混沌 [33-41]。

分析爆发变换需要使用非局部分岔工具，包括 Poincaré 返回映射 [42-44]。映射在计算神经科学中被积极应用，见 [38,45-49] 及其参考文献。由时间序列构造的映射的一个缺点是它们的稀疏性，因为它们只反映系统的主要吸引子。在 [52] 之后的 [41,50,51] 中提出了一种新的计算机辅助方法，用于构建霍奇金-赫胥黎神经元模型膜电位的完整映射族。利用这种方法，我们在水蛭心脏中间神经元模型中研究了复杂爆发分岔，揭示了复杂性的原因是鞍形周期轨道 [49] 的同宿缠结。

这篇论文的一个目标是在水蛭心脏中间神经元的简化模型中给出导致复杂的共存爆发模式出现的分岔的全面描述。在数学神经科学中，包括模型和网络中的全局分岔在内的开放问题的数量仍然相当大。引起爆破的分岔和动力学现象的范围超过了现有的分类方案。发生在爆发边缘的分岔包括马鞍的各种同斜倾斜/轨道翻转分岔、蓝天突变、爆发的双稳性和强韧尖峰，以及阈下振荡如 MMOs、环翼-翼的形成和击穿等 [38,41,46,53 - 60]。这种分岔现象在许多神经元模型中经常被观察到，并且不能用慢速分离法来解释。在过去的十年里，人们对方波爆发有一个单一的机制进行了严格的研究：它的关键特征是有限移类型的混沌动力学。最近在这个方向上的突破来自于两个新的通用机制，它们都与鞍节点周期轨道的同斜分岔有关。第一种机制，基于蓝天突变 [42 - 44,58,61]，描述了在强韧峰值和爆发之间的可逆连续过渡。另一种转变机制的特征是神经元的双稳定性，这是由于非中心同诊所 [62] 到鞍态轨道，神经元可以根据初始状态发射强直性峰值或爆发。此外，在过渡边缘的双稳态神经元表现为瞬时混沌，其突发序列的数量不可预测，随后是有规律的紧张性峰值。这一现象是系统中 Smale 马蹄

动力学的直接结果 [63]。这两种转变都不能用慢-快分解来解释。动力神经科学的进一步系统发展需要专门针对多尺度神经元模型的新的分岔方法。

2. 简化水蛭心脏中间神经元模型

文献 [64] 介绍了水蛭心脏中间神经元 [5] 的几个简化模型。通过霍奇金-赫胥黎门控变量形式 [65] 推导出以下三个方程 [39,50,58,64] 给出了“最小”复杂模型:

$$\begin{aligned} C \frac{dV}{dt} &= -I_{Na} - I_{K2} + I_L - I_{app} - I_{syn} \\ I_L &= \bar{g}_L (V - E_L), I_{K2} = \bar{g}_{K2} m_{K2}^2 (V - E_K) \\ I_{Na} &= \bar{g}_{Na} m_{Na}^3 h_{Na} (V - E_{Na}), m_{Na} = m_{Na}^\infty(V) \\ \tau_{Na} \frac{dh_{Na}}{dt} &= h_{Na}^\infty(V) - h \\ \tau_{K2} \frac{dm_{K2}}{dt} &= m_{K2}^\infty(V) - m_{K2} \end{aligned} \quad (1)$$

其中 $C = 0.5\text{nF}$ 为膜电容; V 为膜电位; I_{Na} 为慢失活 h_{Na} 和快激活 m_{Na} ; I_{K2} 为激活的持续钾电流 m_{K2} ; I_L 为漏电流, I_{app} 为恒极化或外加电流。最大电导 $\bar{g}_{K2} = 30\text{nS}$, $\bar{g}_{Na} = 200\text{nS}$ and $g_L = 8\text{nS}$, 反转电压为 $E_{Na} = 0.045\text{ V}$, $E_K = -0.070\text{ V}$ and $E_L = -0.046\text{ V}$ 。门控变量的时间常数为 $\tau_{K2} = 0.25\text{ s}$ 和 $\tau_{Na} = 0.0405\text{ s}$ 。我们需要指出, 当我们在模型中讨论蓝天灾难的发生时 (图5), 钾电流激活的时间常数降低到值 $\tau_{K2} = 0.9$, 施加的电流不再为零: $I_{app} = 0.006\text{nA}$ 。

门控变量 $h_{Na}^\infty(V)$, $m_{Na}^\infty(V)$ $m_{K2}^\infty(V)$ 的稳态值由以下 Boltzmann 方程给出:

$$\begin{aligned} h_{Na}^\infty(V) &= [1 + \exp(500(0.0333 - V))]^{-1}, \\ m_{Na}^\infty(V) &= [1 + \exp(-150(0.0305 - V))]^{-1}, \\ m_{K2}^\infty(V) &= [1 + \exp(-83(0.018 - V + V_{K2}^{\text{shift}}))]^{-1}. \end{aligned} \quad (2)$$

量 V_{K2}^{shift} 成为该模型的一个真正的分岔参数: 它是半激活钾通道对应的实验平均电压值 $V_{1/2} = 0.018\text{ V}$ 的偏差, 即 $m_{K2}^\infty(0.018) = 1/2$ 。 V_{K2}^{shift} 的变体移动 3d 中 V 方向上的慢 nullcline $\frac{dm_{K2}}{dt} = 0$ 。这将延迟/加速 m_{K2} 的激活, 当参数移动到负/正的值时。在动态方面, 这导致神经元分别产生强直放电和超极化静止。在本研

究中, V_{K2}^{shift} 的范围为 $[-0.025, 0.0018]\text{V}$ 。该区间的上边界对应于神经元的超极化静止状态, 而它在较低的 V_{K2}^{shift} 值处有调性放电。当参数在这个区间内变化时, 模型在爆破活动中经历了多次变换。我们必须注意到, 模型的动力学响应对 V_{K2}^{shift} 的变化并不完全等同于应用 (or I_{pol}) 电流, 因为后者影响快速 (v, h_{Na}) 子系统的慢动作流形的拓扑结构, 当 V_{K2}^{shift} 改变时, 该流形保持不变。

3. 慢-快示例

为了进一步分析模型, 我们介绍了慢-快系统理论的一些基础知识。

考虑一个快-慢系统:

$$\begin{aligned} \varepsilon \dot{\mathbf{v}} &= F(\mathbf{v}, m) \\ \dot{m} &= G(\mathbf{v}, m, \alpha) \end{aligned} \quad (3)$$

其中 $\mathbf{v} \in R^n, n \geq 2, m \in R^1$, 简单起见, $|\varepsilon| \ll 1$ 是一个小参数, α 是一个单分岔参数, 函数 F, G 是光滑的。缩放时间 $t = \varepsilon\tau$ 更改 (3) 到以下在新的时间 τ 的形式:

$$\begin{aligned} \mathbf{v}' &= F(\mathbf{v}, m), \\ m' &= \varepsilon G(\mathbf{v}, m, \alpha), \end{aligned} \quad (4)$$

在奇异极限 $\varepsilon = 0$ 时, 静态 (冻结的) 变量 m 成为驱动快速动力子系统动力学特征的控制参数:

$$\mathbf{v}' = F(\mathbf{v}, m). \quad (5)$$

从初始点 $(\mathbf{v}_0, m_0)$ 开始, (5) 的轨迹收敛到给定 m 的吸引子。这样的吸引子可能是一个稳定的平衡态, 或者在 $\mathbf{v} \in R^2$ 是一个稳定的周期轨道, 或者在高维情况下具有更复杂的结构。当快速系统的平衡态或周期轨道在结构上是稳定的 (通常是双曲的), 它平稳地依赖于 m 。因此, 通过改变 m , 可以延续系统 (5) 的光滑不变流形。由快子系统的平衡态组成的流形是 (4) 的扩展相空间 $\mathbf{v} \otimes m$ 中的空间曲线 M_{eq} 。当流形由周期轨道构成时, 它是一个圆柱形二维曲面 M_{lc} 。在局部, 流形的正常双曲部分成为 (4) 的中心流形, 因此对于小的 ε , 在闭合系统 (4) 中持续存在。这意味着 (4) 的解将保持在流形的吸引段附近, 这些吸引段由稳定的

周期轨道或快子系统的稳定平衡组成。

系统 (4) 在 $0 < \varepsilon \ll 1$ 处的轨迹, 由从初始点 $(\mathbf{v}_0, m_0)$ 开始的相位点跟踪, 将以以下方式表现: 在有限的时间间隔内, 它以指数速度快速收敛到所选的吸引流形, M_{eq} 或 M_{lc} , 因此它的 m -坐标保持在 m_0 附近。一旦靠近, 相点沿流形滑动, 其变化速率为 m 方向的订单 ε 。对于系统 (3), 这对应于 $\mathbf{v}$ -变量向不变流形的快速跳跃, 然后在 m 中进行有限速率演化。在接近圆柱形流形 $M_{\text{lc}}(\varepsilon)$ 之后, 相点在 v -空间中环绕它。变量 m 的缓慢漂移方向由绕 $M_{\text{lc}}(\varepsilon)$ 旋转期间的缓慢方程的平均值决定。

通过条件 $F(\mathbf{v}, m) = 0$ 给出了快系统的一个平衡态, 即 $(\mathbf{v}, m)$ -扩展相空间中一维静止流形 M_{eq} 的方程。全系统 (4) 的平衡态位于此流形与由 $G = 0$ 给出的慢零斜函数 $m' = 0$ 的交点。注意平衡态的坐标不依赖于小参数 ε , 但稳定性 (即特征指数) 却依赖于 ε 。

为了探测慢-运动流形, 我们实际上采用了一种新的实用的方法在慢-快神经元模型的相空间中对其进行定位。该方法利用了慢速分解和参数延续技术。令 M_{eq} 由系统在奇异极限下的考虑可知。让筛选或扫描参数 α 引入 (甚至是人为地) 到 (4) 中的慢方程中, 使 α 的变化在系统的相空间中转换慢零斜 $m' = 0$ 。然后, 随着 α 的变化, 整个系统 (4) 在 $\varepsilon \neq 0$ 处的平衡状态沿着 M_{eq} 沿着缓慢的 nullcline $m' = 0$ 滑动。在 M_{eq} 未知的情况下, 我们不需要传统的慢速分解就能找到流形。因此, 我们可以利用“慢参数”延拓技术在模型的相空间中识别出一个慢动静止流形。这种方法对于高维的神经元模型尤其有价值, 在高维的神经元模型中, 由于动力学中涉及的各种离子电流存在多个时间尺度, 因此慢速分解可能存在问题。下面, 我们展示了一种类似的技术可以用来定位由周期轨道组成的慢运动流形。

在 ε 的一阶中, 相点的 m 分量沿 (4) 相空间中流形 M_{eq} 的吸引的、通常为双曲的支路 $\mathbf{v} = \mathbf{v}_{\text{eq}}^s(m)$ (根据 $F = 0$ 的隐函数定理) 的演化由该方程决定:

$$m' = G(\mathbf{v}_{\text{eq}}^s(m), m, \alpha) \quad (6)$$

G 的单个零是 (6) 的双曲平衡态。这个零可以是吸引子, 也可以是排斥子, 它们分别对应于整个系统的稳定或马鞍平衡态。相位点沿支路 $\mathbf{v}_{\text{eq}}^s(m)$ 的缓慢

漂移要么受到稳定点 (6) 的限制, 要么趋近于流形上 $\partial F / \partial m = 0$ 给出的临界 (转折点) 点。回想一下, 在 $\varepsilon = 0$ 时, m -变量是快速系统中的一个参数, 因此, m 的临界值对应于一个编码次元-一个鞍节点或折叠分岔, 通过它一对平衡态-稳定态和鞍态-合并并消失。分岔在 M_{eq} 上的最小值 (最大值) 为 m 时发生, 此后 m 可能不再沿 M_{eq} 减少 (增加)。因此, 在褶皱处, 相点寻找一个新的吸引子, 即快子系统的鞍-节点平衡状态的不稳定分离矩阵的 ω -极限集。

系统 (4) 在 2D 圆柱形流形 M_{lc} 的吸引的通常双曲段附近的轨迹动力学对于 $0 < \varepsilon \ll 1$ 是不那么静态的。几何上, 二维慢零斜线 $m' = 0$ 可以横切 M_{lc} 。因此, 在慢零斜下 (上) M_{lc} 的表面上, 相点的 m -分量增加 ($m' > 0$) (分别在 $m' < 0$ 时减少)。让 $\mathbf{v} = \mathbf{v}_{\text{lc}}(\mathbf{v}_0, m_0; \tau)$ 是快子系统 (4) 在某 m_0 处的 $T(m_0)$ 周期稳定轨道的方程。因此, 如果 $G(\mathbf{v}_{\text{lc}}(m), m, \alpha) > 0 (< 0)$ 上的 M_{lc} 在一个单匝周期 $T(m)$ 上, 则相位点沿流管沿增加 (减少) m 的方向滑动。如果相反的漂移在一个转弯后被抵消, 那么相位点保持在同一轨道上。这一观察结果被形式化为下面由 Pontryagin 和 Rodygin[27] 引入的平均慢速方程:

$$\begin{aligned} \langle m' \rangle &= \langle G(m, \alpha) \rangle \\ &\equiv \frac{\varepsilon}{T(m)} \int_0^{T(m)} G(\mathbf{v}_{\text{lc}}(\tau; m), m, \alpha) d\tau \end{aligned} \quad (7)$$

该方程给出了 (吸引) 脉冲流形 M_{lc} 附近相点的慢 m -动力学的一阶近似。函数 $\langle G \rangle$ 的零点 m^* 是平均系统的平衡态。在流形 M_{lc} 的考虑截面上, (7) 的双曲平衡态对应于全系统 (4) 的双曲周期轨道。平衡态的稳定性 (不稳定性), 以及 m 方向上周期轨道的稳定性是由 $\partial \langle G \rangle / \partial m$ 决定的: 如果是负的, 那么周期轨道是稳定的。如果为正, 则轨道为鞍型, 具有二维稳定流形和不稳定流形。局部不稳定流形为 M_{lc} 的一段。

如果 (7) 没有零解, 则流形 M_{lc} 的吸引段对于绕 M_{lc} 沿 m 增加或减少方向缠绕的系统的解是暂态的, 这取决于 $\langle G(m, \alpha) \rangle$ 是正的还是负的定义。在神经元动力学的背景下, 相应的神经元间模型随时可能爆发。

4. 中间神经元模型中的慢流形

慢参数延续技术在水蛭心脏间神经元模型中的应用如图1所示。静止流形 M_{eq} 在这个 (和许多其他) 霍奇金-赫胥黎型模型的相空间中具有可区分的 Z 形。 M_{eq} 上的两个转折点对应于快子系统鞍态分岔, 其中一对平衡态合并并消失。在折叠之间的区间内, 快速子系统 (5) 有三个平衡。 M_{eq} 的中间部分由鞍座组成。零斜线 M_{eq} 的上分支和下分支分别对应中间神经元的去极化和超极化状态。 M_{eq} 的超极化 (固体) 分支由快速子系统的稳定平衡组成, 因此也由完整系统的稳定平衡组成, 具有给定的慢方程 (零斜), 见图1。我们再次强调, 通过构造, 在模型的相空间中寻找一个 V_{K2}^{shift} 参数空间曲线的慢流形 M_{eq} 。

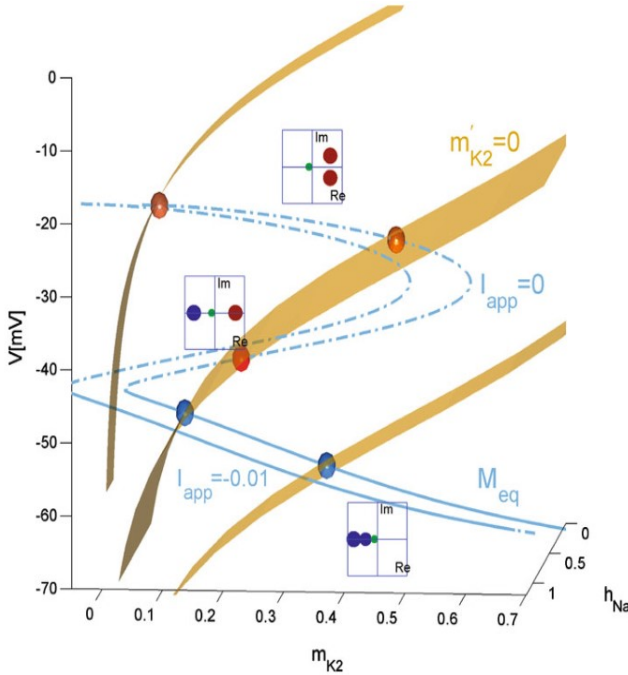


图 1. 给定 V_{K2}^{shift} 时 (1) 的平衡态位于由快速子系统的平衡态与二维 Sigmoid 型慢零斜线 $m'_{K2} = 0$ 。交点的位置 (即平衡态) 取决于 V_{K2}^{shift} : 随着参数的变化, 慢零斜线向 V 方向移动, 从而追踪流形 M_{eq} 。如果 I_{app} 是超极化 (负), 则恒定的外部电流的应用会使 M_{eq} 向左移动。三个插图图解了沿 M_{eq} 的典型平衡的特征指数。

一种类似于寻找 M_{eq} 的方法被用来定位由周期轨道组成的主尖峰流形 M_{lc} 。假设整个模型 (4) 对于某些 α (在假设已知的 M_{lc} 上) 存在一个稳定的圆形周期轨道。 α 在 V 方向上缓慢零斜线上的 V 变化, 使周期轨道沿寻找的流形 M_{lc} 滑动。因此, 通过参数化地延

续周期轨道, 我们可以发现流形 M_{lc} , 而无需事先进行快慢子系统分解。此外, 这种参数延续方法对给定的小参数产生缓慢流形, 而不是奇异极限的近似, 与流形 M_{eq} 相反, M_{eq} 与 ε 无关

4.1. 主尖峰流形

为了揭示中间神经元的脉冲流形 M_{lc} , 我们首先找到了一个与充盈脉冲振荡相对应的稳定周期轨道。例如, 在模型的相空间 $V_{K2}^{shift} = -0.026$ V 处检测到的一个在图 2 中求流形 M_{lc} 的边缘。接下来, 当 V_{K2}^{shift} 从 -0.026 增加到 0.0018 时, 我们通过使用软件包 CONTENT (<http://www.staff.science.uu.nl/kouzn101/CCONTENT/>) 来跟踪周期轨道。接近后一个值时, 稳定流形 M_{lc} 向后折叠, 包裹住静止流形 M_{eq} , 并接触到低超极化褶皱。我们强调, 用慢速解剖 [40] 是不可能揭示尖峰流形的拓扑结构的。因此, 通过构造, 前面提到的中心流形 M_{lc} 是由模型 (1) 的大量 (峰值) 周期轨道所组成的参数化二维曲面。 (1) 在 M_{eq} 和 M_{lc} 之间反复切换的解表示爆发活动。 M_{eq} 上的超极化折叠对应着一个爆发的开始。在 M_{lc} 附近的解在到达尖峰流形上的折叠处之前的完整旋转数是每次爆发的尖峰数。我们用这个圈数来分类爆破状态。

图 2 显示了当分岔参数 V_{K2}^{shift} 从 -0.026 增加到 0.0018 时, 在中间神经元模型 (1) 的三维相空间中, 参数慢动作流形, 峰值 M_{lc} 和静态峰 M_{eq} 。图 3 显示了参数 V_{K2}^{shift} 对增益峰值周期轨道的依赖性的分岔图。图 3 显示, 在 $V_{K2}^{shift} \in [-0.0234; -0.0259]$ 的区间内, 主旋律峰值支具有迟滞, 因此系统 (1) 在 M_{lc} 上共存三个周期轨道时可能表现出双稳定性, 如图2和图3所示。

4.2. 平均

为了研究双稳定性, 我们使用了平均和参数延续技术的结合。图 4 展示了中间神经元模型 (1) 的结果。图中的插图 A1 显示, 当慢零斜 $m' = 0$ 在分岔参数 V_{K2}^{shift} 为负值时, 对应的慢平均方程 (7) 有一个单独的零 $\langle G \rangle$ (插图 A2) 对应于一个稳定的 (进补的) 峰值周期轨道 (绿色所示)。回想一下, 在缓慢的零斜线中, 相

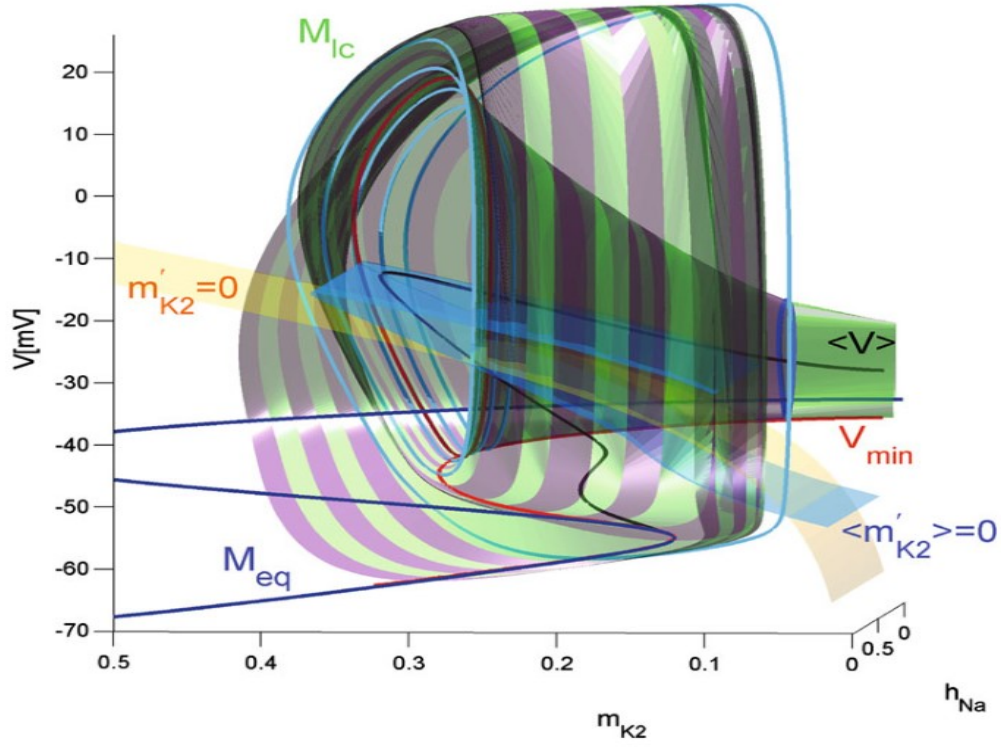


图 2. 模型的慢动作流形和零斜线 (1): 当参数 V_{K2}^{shift} 从 -0.026 增加到 0.0018 时, 二维峰值流形 M_{Lc} 由连续的周期轨道从左到右排列。空间曲线 V_{min} 和 $\langle V \rangle$ 由周期轨道的最小坐标和平均坐标组成。 M_{Lc} 粘在静止流形 M_{eq} 的超极化褶皱上, M_{eq} 由 (1) 的平衡态组成, 其中平均值 $\langle V \rangle$ 终止。(1) 的平衡态是 M_{eq} 与慢 (黄) 零斜线 $\dot{m}_{K2} = 0$ 对于给定 V_{K2}^{shift} 的交点。同样显示 (红色) 的是形成 M_{Lc} 的周期轨道的 V 最小坐标值曲线。该曲线用于定义 Poincaré 映射, 在围绕 M_{Lc} 进行一次循环之后, 将其转化为自身。

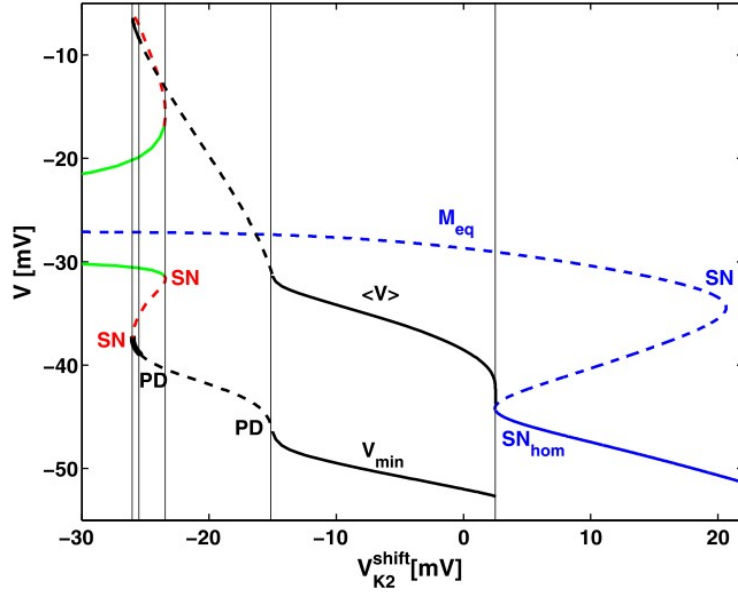


图 3. 慢动作流形和模型的空线 (1): 2D 尖峰流形 M_{Lc} 由从左到右的周期轨道连续排列, 因为参数 V_{K2}^{shift} 从 -0.026 增加到 0.0018 。空间曲线 V_{min} 和 $\langle V \rangle$ 分别由周期轨道的最小坐标和平均坐标构成。 M_{Lc} 黏附在静止流形 M_{eq} 的超极化褶皱上, 由 (1) 的平衡态组成, 其中平均值 $\langle V \rangle$ 的曲线终止。对于给定的 V_{K2}^{shift} , (1) 的平衡态是 M_{eq} 与慢 (黄色) 零斜线 $\dot{m}_{K2} = 0$ 的交点。同样显示 (红色) 的是周期轨道 v -最小坐标值的曲线, 使得 M_{Lc} 。该曲线用于定义 Poincaré 映射, 在围绕 M_{Lc} 进行一次旋转后, 将其移到自身上

点被流推动 ((5) 中的缓慢方程), 因此它的 m -坐标增加或减少。如果相位点保持在一个周期轨道上, 相反的力平均抵消, 在轨道的周期内。这导致相位点绕周期轨道的“重心”作圆周运动。这个中心的 $(\mathbf{v} \ m)$ 坐标由以下方式给出:

$$\begin{aligned} \langle \mathbf{v} \rangle &= \frac{1}{T} \int_0^T \mathbf{v}_{lc}(\tau; m) d\tau \\ \langle m \rangle &= \frac{1}{T} \int_0^T m_{lc}(\tau; v, V_{K2}^{\text{shift}}) d\tau \end{aligned} \quad (8)$$

其中 $(\mathbf{v}_{lc} m_{lc})$ 为周期轨道方程。周期轨道在 M_{lc} 和引力中心上的位置取决于慢零斜线 $m' = 0$ 穿过 M_{lc} 的位置。通过增加参数 V_{K2}^{shift} , 慢零斜线降低, 周期轨道沿 M_{lc} 沿增加 m 的方向滑动。因此, 虽然 V_{K2}^{shift} 是变化的, 但在描述神经元模型相空间的图中, 重心沿着 $\langle V \rangle$ 表示的空间曲线, 它是构成 M_{lc} 的所有周期轨道的平均坐标。曲线 $\langle V \rangle$ (图 3) 的折叠对应于周期轨道的鞍-节点分岔; 有两个这样的分岔发生在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0234$ 和 -0.0259 (图 3)。请注意, 为了准确地描述周期轨道的演化, 必须使用平均的分支, 因为 2D 的投影可能具有误导性。例如, 从图 3 中我们可以看到, 在 $V_{K2}^{\text{shift}} = 0.002471$ 处, 粘在静止流道 M_{eq} 上的超极化褶皱上的是平均支路 $\langle V \rangle$ 。这与同斜鞍点或 SNIC 分岔相对应: 周期轨道越接近平衡态, 相点在鞍点平衡态的“幽灵”附近徘徊的时间越长。这使得轨道的周期更大, 这意味着 $\langle v \rangle$ 更接近分岔平衡态 (折点) 的 v 坐标。观察 $\langle v \rangle$ 分支的另一个特殊特征: 它的拐点 (标记为 PD) 在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0249$ 对应于倍周期分岔。

图 4(B1) 表明, 随着参数 V_{K2}^{shift} 的增加, 慢零斜变低, $\langle V \rangle$ 上升, 接触水平轴。这个 (下凹的) 切线意味着 $\langle G \rangle$ 这对应于鞍结分岔在平均慢速方程中。当参数进一步增大时, 解耦双零时, 在 M_{lc} 上又出现了两个周期轨道: 稳定轨道 (黑色) 和鞍轨道 (红色)。在 -0.0259 和 -0.0234 之间的参数区间中, 有三个周期轨道, 只要新生的大幅周期轨道保持稳定, 就足以使神经元间的进补峰值振荡双稳。注意, 失去新生周期轨道的稳定性会在模型中引发倍周期分岔的级联。通过在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0149$ 处的反向周期加倍分岔, 轨道将进一步恢复其稳定性。由这个振幅较大的周期轨道所延续的尖峰流形 M_{lc} 在通过同斜鞍点分岔接触 M_{eq} 上的超极化膝点后终止。

随着 V_{K2}^{shift} 进一步增加, 当 $\langle G \rangle$ 再次与水平轴二次相切 (上凸) 时, 初始稳定 (绿色) 和鞍形 (红色) 周期轨道在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0234$ 处通过鞍形节点分岔合并; 参见插入 C1 和 C2。在稳定周期轨道湮灭后, 由于流形 M_{lc} 的吸引部分在 M_{K2} -变量的整个范围内不存在暂态解, 因此中间神经元模型已准备好爆发。

与平衡态相比, 周期轨道在 M_{lc} 上的位置仅隐式地由慢零斜决定。原因是 (1) 中的慢方程在 v 中不是线性的; 见模型 (1) 右侧的 Boltzmann 函数 ((2))。由于一维平均支路 $\langle v \rangle$ 与二维慢零斜面 $m' = 0$ 的交点不是周期轨道在给定 V_{K2}^{shift} 上的确切位置 (与平衡态的情况类似), 我们提出了一个新概念, 即平均零斜线 [39, 58]。对于考虑模型, 我们引入的平均慢零斜如下: 定义

$$\langle m_{K2}^\infty \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T m_{K2}^\infty(v_{lc}(\tau; v)) d\tau, \quad (9)$$

通过在给定的 V_{K2}^{shift} 在 M_{lc} 上取周期轨道上相应的 Boltzmann 函数的周期平均值。由于 v_{lc} 依赖于 v_{K2}^{shift} , 通过改变参数, 我们可以在周期轨道上找到 $\langle m_{K2}^\infty \rangle$ 的整个范围。我们观察到:

$$\langle G \rangle \sim \langle m_{K2}^\infty \rangle - \langle m_{K2} \rangle.$$

平均零斜线图由 $(\langle f_{m_{K2}}^\infty \rangle)$ 所得, $\langle v \rangle$ 是一个 2D 圆柱面 (蓝色), 在图 2 中用 $\langle m' \rangle = 0$ 标记。 V_{K2}^{shift} -参数面与 $1D V_{K2}^{\text{shift}}$ 参数支 $\langle v \rangle = 0$ 的交点是寻周期轨道的重心, 只要该点对应 V_{K2}^{shift} 的值相同。通过构造 $\langle m' \rangle = 0$ 和 $\langle v \rangle = 0$, 这个点是 $\langle G \rangle = 0$ 的零点, 如图 4 所示。因此, 平均零斜线的几何形状和相互位置让我们可以确定周期轨道的数量, 如果有的话, 在主音尖峰流形和鞍节点分岔上; 参见图 5。

在本节的最后, 我们指出基于 (7) 的平均方法可以很容易地定位 M_{lc} 附近的周期解, 并确定它们的稳定性, 预测一些局部分岔。这种方法的局限性也很明显: 这些发现提供的关于像爆炸轨道这样的轨道的全局行为的信息很少。此外, 在默认情况下, 考虑一个单一的平均方程排除了轨道可能发生的所有其他分岔, 如周期加倍、同斜, 以及其他复杂的分岔, 这些分岔是通向混沌的各种路径的基础。为了克服这一障碍, 对神经元模型的全局动力学的进一步探索应该通过对慢变

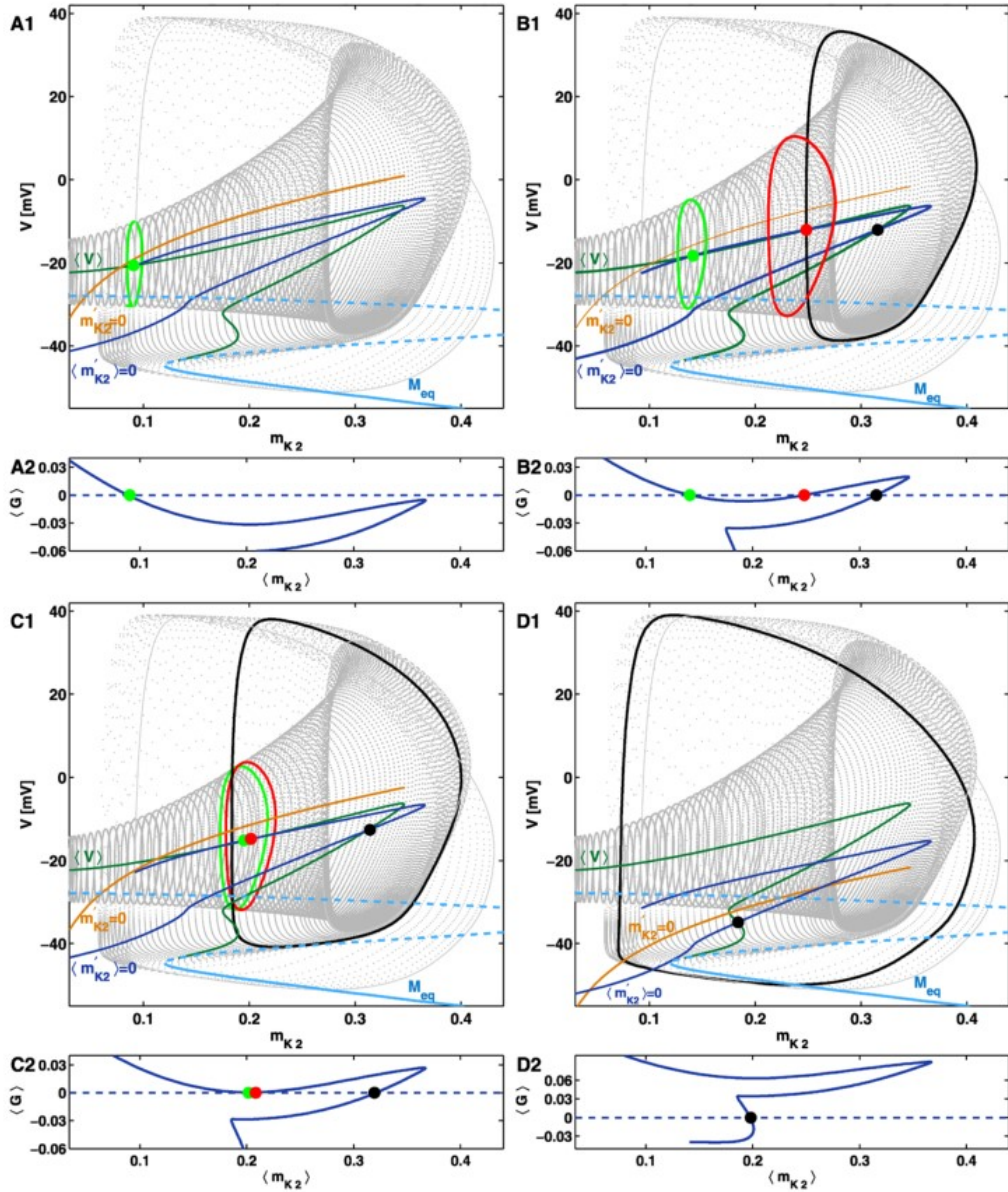


图 4. (A1–D1): (v, m_{K2}) -投影 V_{K2}^{shift} -参数流形 m_{eq} 和 m_{lc} 由中间神经元模型的平衡和周期轨道组成 (1)。(A2–D2): $V_{K2}^{\text{shift}} = \{-0.0255, -0.0245, -0.02468, -0.0207\}$ 的数值发现图 $\langle G \rangle$ (定义在 (7) 中): $\langle G \rangle$ 的零对应模型的周期轨道。 $\langle G \rangle_{m_{K2}}$ 的符号决定了 m_{K2} 的平衡态 (周期轨道 (同色)) 的稳定性。 V_{K2}^{shift} 的变化使 $\langle G \rangle$ 的零点平移, 并且周期轨道沿着 M_{1c} 滑动。 $\langle G \rangle$ 的切线 (在 B2 中) 对应于鞍点分岔, 其中两个相应的周期轨道合并然后消失。

变量 m_{K2} 和快变电压的整个区间使用 Poincaré 返回映射继续进行。

定义的映射采用 [42–44] 的形式:

$$m_{n+1} = m_n + \varepsilon T(m, \alpha) \{G(m, \alpha)\} \quad (10)$$

5. 慢变量的 Poincaré 映射

可以在 2D 横切直线 l_{lc} 中的脉冲流形 M_{lc} 上定义一个缓慢 m -变量的一维 Poincaré 返回映射。在它上面, 围绕 2D 圆柱形流形 M_{kc} 的旋转周期 $T(m, \alpha)$

本质上, (10) 是平均方程 (6) 的离散版本。(10) 的性质由乘积 $T(m, \alpha)(G(m, \alpha))$ 决定, 用 ε 缩放, 只要映射不考虑在同斜鞍点分岔 (SNIC) 附近, 在 M_{lc} 附近的旋转周期无界增长。实际上, 正是 $\langle G \rangle$ 决定了映射的动态。

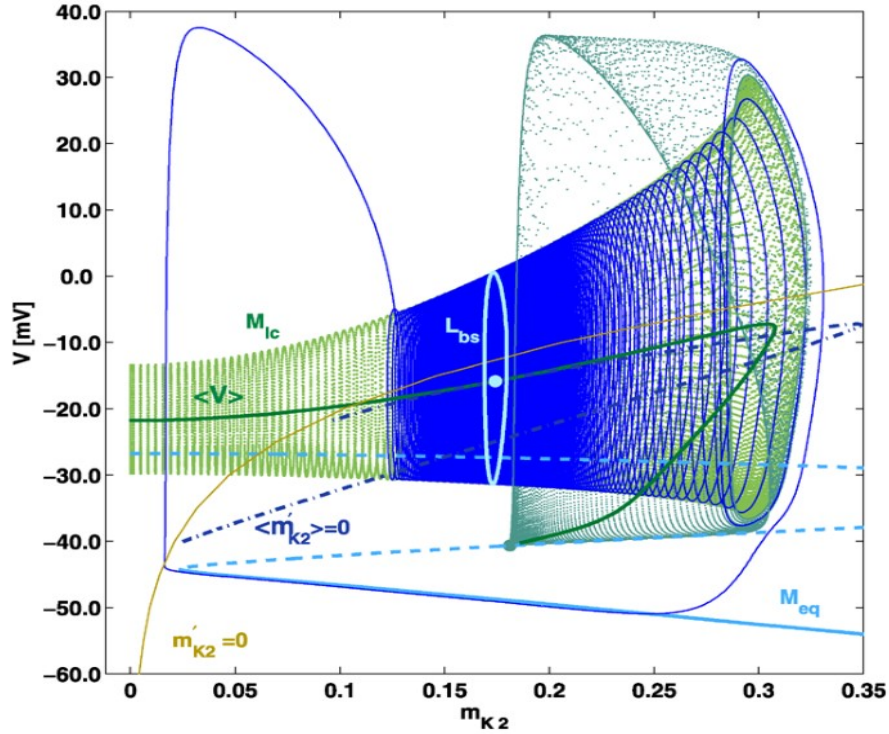


图 5. 在 (m_{K2}, V) -投影 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.02452$ 的 V_{K2} 中的 M_{LC} 上的稳定补峰周期轨道消失时刻的神经元模型 (1)。蓝色的 z 形线 M_{eq} 由快速子系统的平衡状态组成 (虚线和实线段表示不稳定和稳定的状态)。它与慢零斜线 $m'_{K2} = 0$ in 的交点是一个单平衡态。圆柱形曲面 $M_{LC} = M_{LC}^s \cup M_{LC}^u$ 由模型的补峰周期轨道组成。(绿色) 曲线 $\langle V \rangle$ 显示周期轨道的 V -坐标在周期内的平均依赖于 m_{K2} 。虚线 (蓝色) 曲线是平均 nullcline $\langle m'_{K2} \rangle = 0$ 。 $\langle V \rangle$ 与 $\langle m'_{K2} \rangle = 0$ 之间的接触点对应鞍节点周期轨道 L_{bs} 。鞍节点周期轨道 L_{bs} 右侧的 M_{LC}^s 局部是它的不稳定流形 W^u 。红色显示的是与 L_{bs} 同斜的轨迹, 当 L_{bs} 消失后, 该轨迹成为稳定轨道爆发。

注意, 在方波爆发的情况下, 峰值流形由快子系统的鞍部同斜分叉终止, 周期 $T(m, \alpha)$ 对数快速增长, 因此慢映射的形状是由于 $T(m, \alpha)$ 。这导致了假设单峰形状的缓慢映射, 在从主尖峰到爆发 [34, 35, 45, 47, 59] 的过渡中产生了周期加倍分岔的快速级联。

为了得到中间神经元模型的慢映射, 需要 $\langle G \rangle$ (已知), 轨道的周期 T 作为参数 V_{K2}^{shift} 是可变的, $\varepsilon = 1/\tau_{m_{K2}}$ 。后者只是一个缩放因子, 为了可视化, 我们将去掉它。 $\langle G \rangle$ 的变换如图4所示。简而言之, 要创建缓慢的映射, 需要缩放图 $\langle G \rangle$, 然后逆时针旋转图 $\pi/4$ 。通过表达式 (10) 定义的慢门控 m -变量的 ID 映射如图6所示。注意, 映射不是单值的, 因为在 m -坐标上的投影中的尖峰流形 M_{lc} 向后折叠, 这为映射图提供了两个分支。因此, 它的上分支表征了流形 M_{K2} 在流形 M_{lc} 上折叠之前的慢变量 M_{K2} 的动态, 而下分支则对应于流形 M_{lc} 由内向外翻转或折叠后的部分。

尽管如此, 在一定的限制下, 我们仍然可以解释它的一些基本性质。首先是映射 (10) 的不动点, 位于

$\langle G \rangle$ 的零点, 对应于模型的相同周期轨道。例如, 对于 $V_{K2}^{\text{shift}} < -0.0026$, 映射在嵌集 a 中有一个稳定的不动点 (绿色), 对应于以中间神经元去极化能级为中心的稳定的 (突进的) 周期轨道, 如图 a 所示, 随着参数的增加, 映射图首先接触到双线, 并通过鞍节点分岔获得另外两个不稳定的不动点 (红色) 和稳定的不动点 (黑色)。不稳定点是划分两个吸引子盆地的阈值。进一步增加 V_{K2}^{shift} 到 -0.0234 使主音尖峰和不稳定 (中间) 不动点合并并通过次级鞍-节点分岔消失。

一维慢映射的使用让我们克服了单一平均方程 (6) 的一个主要限制, 即除了几何上明显的切线或鞍节点分岔, 我们可以预测周期轨道从哪里开始周期倍级联。当映射在不动点 (黑色对应图4(C1)) 处的斜率小于 -1 时, 就会发生这种情况。为了避免重复, 我们完成了对神经元模型 (1) 的缓慢动态的双值返回映射的相当有限的考虑, 并将注意力转移到快速电压的更有信息的映射上。这种快速映射在神经科学应用中更为自然, 因为膜电位 v 是实验研究中真正可以直接测

量的唯一变量。

让我们用以下关于神经元模型中慢变量的 Poincaré 返回映射的注释来结束本节:

- 优点: 映射仅从 (10) 计算, 前提是它的右侧是先验已知的。该映射可以方便地检测切线或鞍节点分岔, 并有助于识别倍周期分岔。

- 缺点: 对于有问题的模型, 慢映射不是单值的, 对于许多有折叠的 tonic spiking 流形的模型, 如椭圆突发。正因为如此, 不动点的映射和分岔的正确解释可能是有问题的。主要的问题是, 这种缓慢门控变量映射的实现和实现, 在数值研究中看起来是如此自然和可行, 很难与实验研究相比或证明, 在实验研究中电压仍然是唯一可测量的变量, 不包括钙浓度缓慢变化的模型。

6. 膜电位的 Poincaré 映射

人们可能想知道神经元在什么条件下开始爆发, 以及随着控制参数的变化, 这种爆发活动是如何演变成进行性峰值活动的。一个明显的观察是, 主动式尖峰活动和爆发活动都具有振荡特性, 这让人们可以充分利用 Poincaré 返回映射技术来揭示控制活动之间转换的隐藏机制。为了以简单的方式做到这一点, 我们需要一个很长的跟踪来识别一个连续的、局部最小值 V 在其中的序列。

那么, 一维逐点映射 T 可以定义为 $T: V_n \rightarrow V_{n+1}$, 其中 (V_n, V_{n+1}) 是迹中连续的两个极小值。所有这些配对将形成映射图。显然, 在跟踪中这种不同的对越多, 映射将越“连续”和信息丰富。由时间序列构造的映射的一个缺点是它们的稀疏性, 因为它们只反映一个系统的主要吸引子。

在本节中, 我们讨论了在 Hodgkin-Huxley 神经元模型中构造一个单参数 Poincaré 一维返回映射族的数值算法。该方法首次被提出用于 [41,49,50] 中考虑的模型, 并对 [51] 中的椭圆爆发进行了改进。这样的映射不仅能让我们找到和检验系统的稳定解, 而且还能让我们找到和检验系统的不稳定解。利用 onto 映射, 我们可以对神经元模型 (1) 中的爆发及其分岔进行深入研究。这种方法广泛适用于大多数慢-快神经元模型, 因为它利用了这样一个事实, 即这种系统的解徘徊

在低维的慢动作流形周围。

映射构造的第一个阶段开始于主音尖顶流形 M_{lc} 的定位, 如图1和图7所示。接下来, 我们在流形上单独出一条空间曲线 V_{min} , 它对应于构成 M_{lc} 的所有周期轨道的最小 (最大) 电压值 (用 V_0 表示)。返回映射被定义为在绕 M_{lc} 转一次之后将这条曲线移到自身上。实际上, 用点 $\{V_0\}$ 作为模型 (1) 的数值积分出解的初始条件, 每一个这样的解在达到连续最小值 V_1 时停止积分。找到的对 (V_0, V_1) 构成控制参数 V_{K2}^{shift} 所选值的 Poincaré 映射图, 如图7所示。

电压区间的 Poincaré 映射的 V_{K2}^{shift} -参数族如图8所示; 在这里, 我们设置 $\tau_{K2} = 0.25$ 和 $I_{pol} = 0$ 。由于只有一个临界点, 所以这种映射称为单峰映射 [66]。这样的非可逆映射有几个特殊的特征, 例如, 同斜轨道排斥不动点 [67], 这导致系统中混沌动力学的开始。映射的“连续性” (6000 点组成图) 允许检测固定的和周期性的吸引子和排斥子。这种不稳定轨道, 包括同斜和异斜, 是隐藏的组织中心, 在全局上控制模型的动力学。利用电压映射, 我们可以分析周期轨道和非周期轨道的所有局部和全局分岔, 包括鞍节点分岔和倍周期分岔、刺加、爆发内危机等。混沌动力学现在可以通过基于揉捏不变量 [68,69] 理论的符号描述和拓扑熵作为模型中爆发复杂性的定量度量来探索。除了上述内容, 我们可以检查模型中多重稳定性的边界, 其中爆发与其他振荡类型的神经活动共存。

7. 从倍周期到爆发

在耗散系统中, 倍周期或翻转分岔级联是确定混沌的典型途径之一。神经元模型也不例外。倍周期分岔在神经动力学中已被频繁报道, 特别是方波和椭圆脉冲从强直性峰值到爆发的近过渡, 见 [35,36,40,51,57,59,70] 及其文献。在本节中, 我们将演示倍周期级联如何塑造水蛭心脏中间神经元的双稳态动力学 [39,40]。

此时, 我们回到图3中的分岔图和图4中的相位图, 其中周期轨道出现和消失为插图中 (A2 - D2) 的平均方程的双零。周期轨道分支上的两条折线与参数对应, 形成一个迟滞, 表明模型可以有两个共存的周期轨道。这种情况反映在出现了两个切线, 鞍点分岔, 涉及图8中

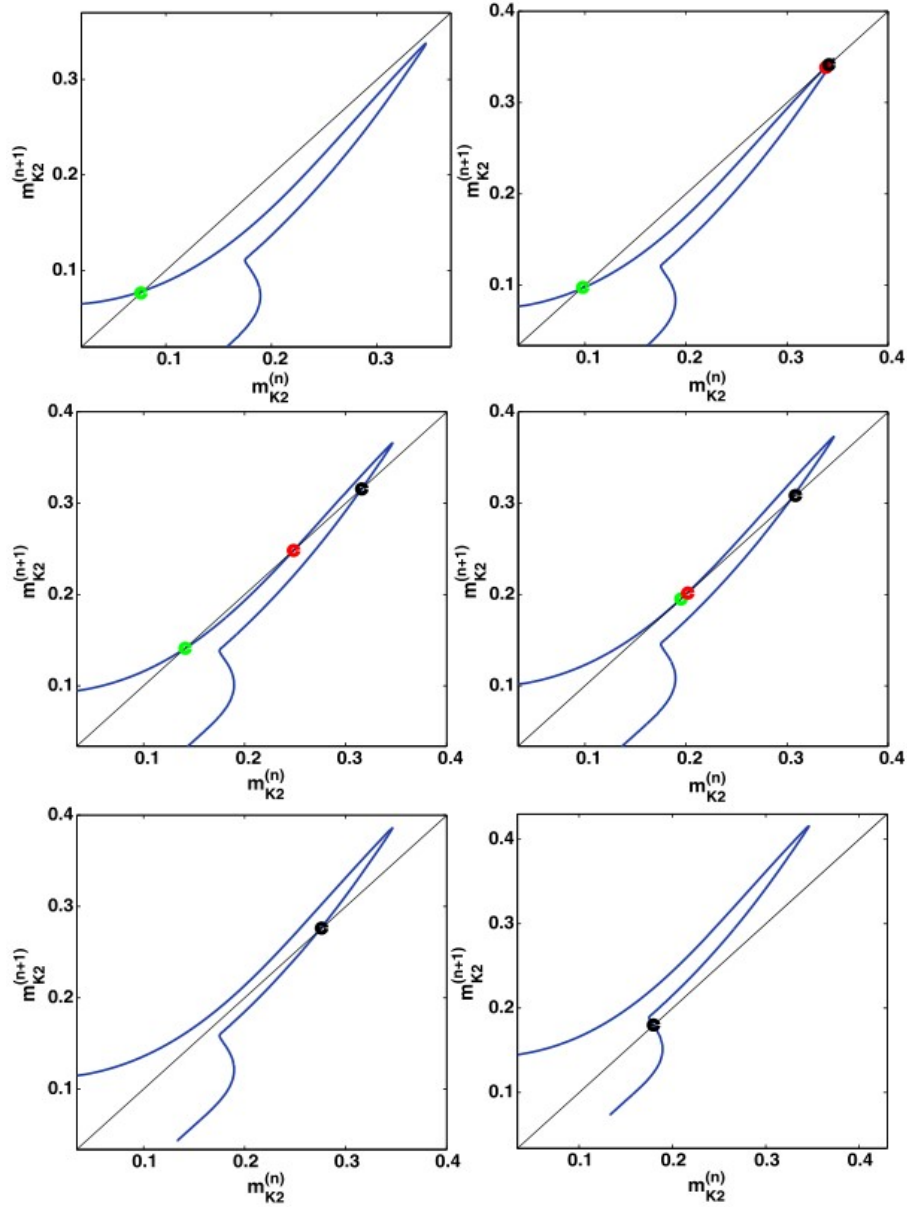


图 6. 当 V_{K2}^{shift} 从 -0.0255 增加到 -0.0018 时, 慢 m_{K2} 变量的 1D Poincaré 映射的分岔阶段。由于主调脉冲流形 M_{Ic} 上的褶皱, 该映射不是单值映射。固定点对应于中间神经元模型 (1) 的周期轨道 (图 4 中同色显示): 稳定的 (绿色) 固定点对应于周期性的紧张性峰值活动。不动点通过切线或鞍结分岔出现和消失。

电压映射的上分支。

在接下来的内容中, 我们将通过检查在低电压值 (-40 mV) 下对应的不动点的分岔, 集中考虑在增益峰值流形褶皱附近的大幅周期轨道的演化。稳定周期轨道和在 $V_{K2}^{shift} = -0.0257$ 处的映射如图9所示。回想一下, 通过构造, 映射描述了膜电位最小值的时间演化。因此, 模型稳定周期轨道的单个 v 最小值对应映射的一个稳定不动点。

当映射图的斜率小于-1 时, 这个不动点就不稳定

了。这种翻转分岔导致了新的周期-2 轨道的出现, 如图10所示。轨道的两个点对应于中间神经元模型相空间中双周期周期轨道的两个 v 最小值。电压迹线开始显示尖峰双联的出现。当参数 V_{K2}^{shift} 增大时, 分岔产生前向倍周期叶栅, 导致爆发振荡。随着参数的进一步增加, 周期加倍分岔发生得越来越频繁, 模型开始生成第一个周期-4 的峰值 (图11), 然后是八周期, 以此类推。

由于跟踪模型相空间中更复杂的周期轨道的连续

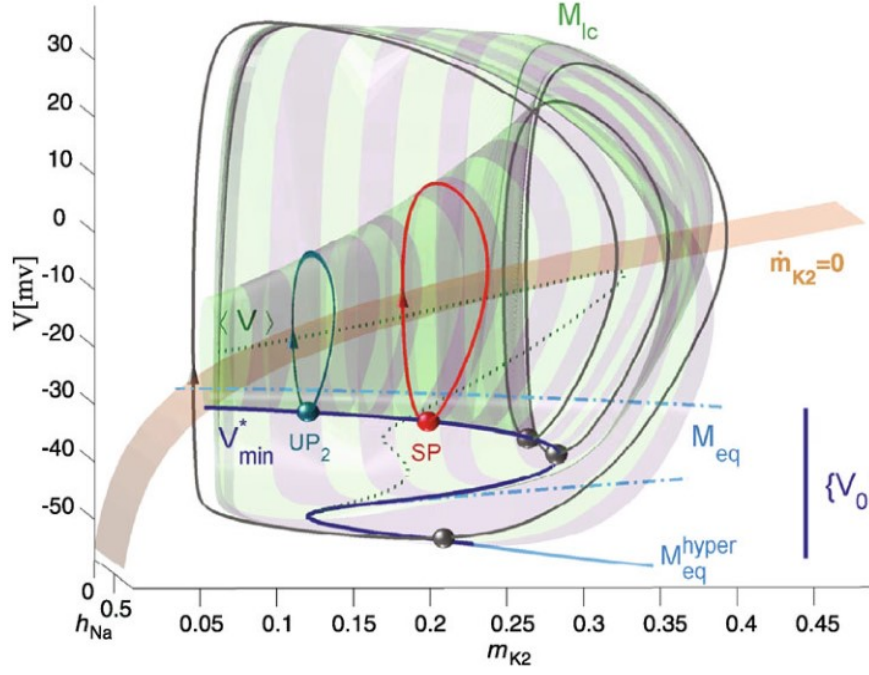


图 7. 在主调尖顶流形 M_{lc} 的底部使用空间曲线 V_{min}^* 作为初始数据来生成输出轨迹，该轨迹定义了 Poincaré 映射，在围绕 M_{lc} 进行一次旋转之后，将 V_{min}^* 引入到自身。初始点在绕 M_{lc} 转一次或多次后返回到自身，是一个不动点 (用球体 UP_2 和 SP 标记)，或分别形成映射的一个周期性爆发轨道 (三个灰色球体)。集合 $\{V_0\}$ 是由循环轨道 M_{lc} 的 V -极小坐标 (在 V_{min}^* 上) 组成的

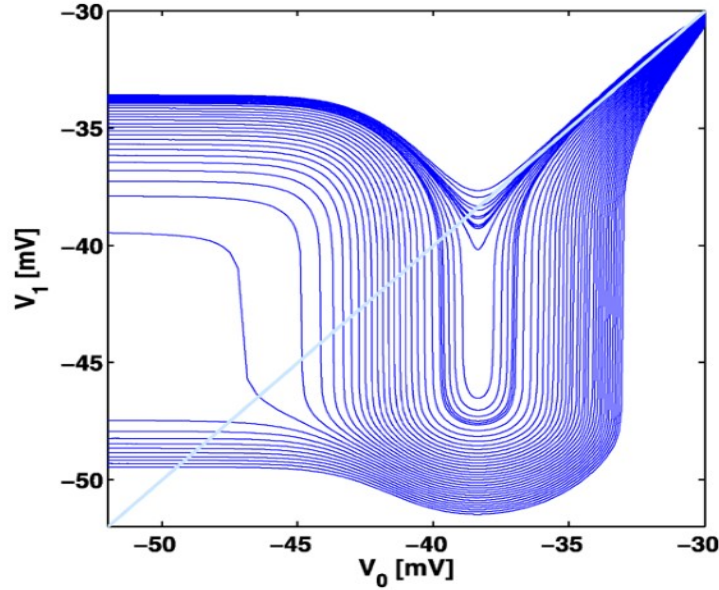


图 8. V_{K2}^{shift} -参数族 onto 单模 Poincaré 映射膜电位 v 。与 45° -线的映射图的交叉点是模型相空间中流形 M_{lc} 上 (圆) 周期轨道的单个 V -最小值的不动点。当映射图 (左下部分) 的形状由下凹变为上凹时，拐点上的固定点改变了稳定性，当其乘数小于 -1 时发生倍周期分岔。具有 45° -线的图的切线对应一个鞍节点分岔，通过它两个固定点合并并消失。

周期加倍分岔在图形上是一项具有挑战性的任务，我们现在可以转向电压区间 Poincaré 映射来检查动力学的演变和潜在的分岔。在周期加倍级联中，主音尖峰在走向爆发的过程中所经历的下两个步骤如图12所示，

图12描述了周期-8 和周期 16 吸引子。

我们跳过了倍周期级联的中间步骤，并在模型显示混沌的紧张性峰值活动时显示终端阶段，如图13所示。由于模型的解尚未达到慢动作流形 M_{eq} 的超极化

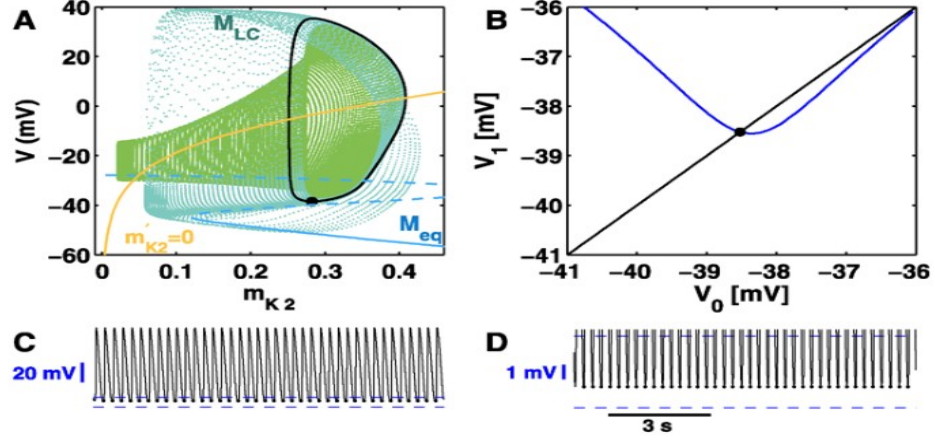


图 9. 在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0257$ 时, 在 (A) 中稳态突进峰值流形 M_{LC} 上的稳定突进峰值周期轨道的单个 v - 最小值, 对应于 (B) 中 Poncaré 电压映射的稳定不动点。(C) 和 (D) 显示了模型的电压迹线和电压 (恒定) 最小值随时间绘制的放大图。

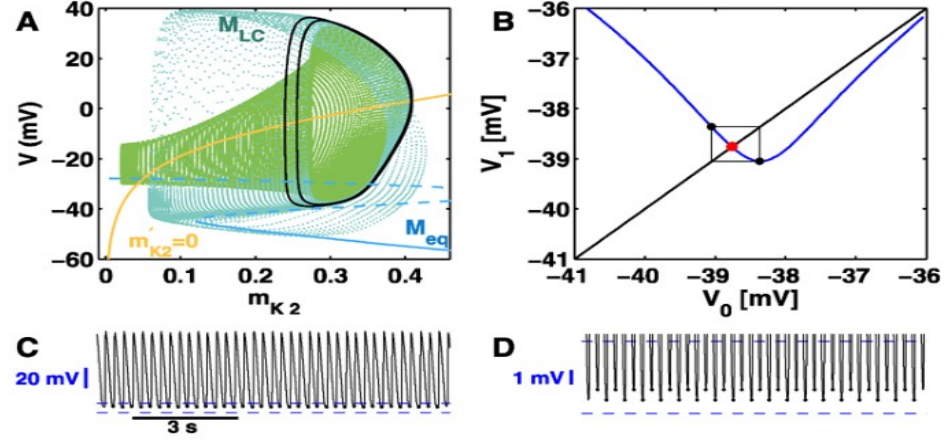


图 10. (A) $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.02555$ 处的稳定双峰轨道对应于 Poncaré 映射的稳定周期-2 极限环。插图 (C) 和 (D) 表示电压波形。

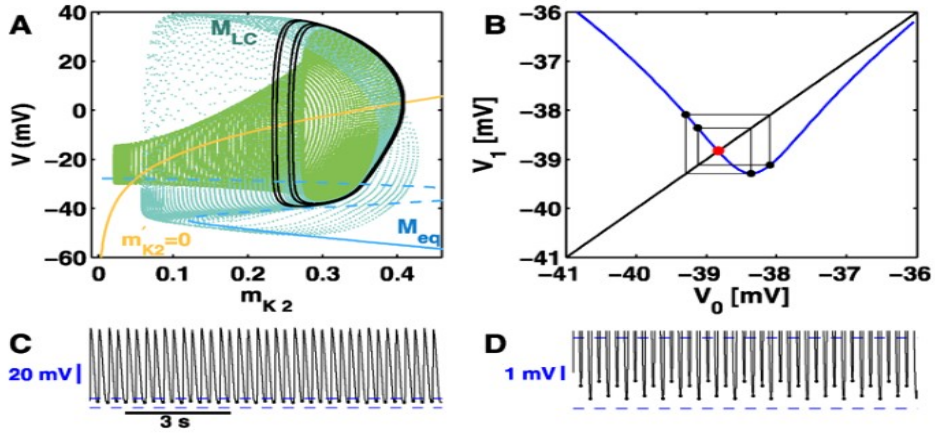


图 11. (A) $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0255$ 处的稳定尖峰周期轨道对应于 Poncaré 映射的稳定-4 周期。插图 (C) 和 (D) 表示电压波形。

分支, 我们在这里使用了“峰值”。下面将展示这种混沌峰值与另一种周期性的紧张性峰值共存, 该峰值由钾电流 m_{K2} 的某些灭活值下的稳定周期轨道表示, 见图4。

为了结束倍周期级联的检验, 我们在图14中给出了两个分岔图。上图显示了水蛭心脏间神经元模型 (1) 电压迹线中峰间间隔的依赖性, 下图显示了 Poincaré 映射的吸引子 V 坐标对参数 V_{K2}^{shift} 的依赖性。可以看到这两个图非常一致。很明显, 尽管构造这样的返回映射在计算上是昂贵的, 但是区间映射为模型中各种振荡活动之间的转换提供了高分辨率的分岔机制细节。

对映射的检查允许对流中尚未发生的转换进行预测。例如, 从两个分岔图中可以看出, 模型和映射都表明, 在混沌中存在稳定窗口, 在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.02545$ 附近, 内部有一个稳定的周期轨道, 对应于峰值三联。这样一个三元组对应于映射中的一个周期-3 轨道。使用电压区间的计算密集映射可以识别出这样一个轨道, 因为它是由 3 度对应映射 T^3 的三个不动点组成的, 如图15所示。从一维映射理论中我们知道, 这样一个周期-3 轨道是混沌动力学的一个指标, Li 和 Yorke[71] 认为“周期-3 意味着混沌”。此外, 由于 Sharkovsky 的排序, 如果映射有一个周期-3 轨道, 那么它也拥有所有其他周期的所有可接受轨道 [66]。

7.1. 符号叙述: 揉捏和熵

倍周期级联在 V_{K2}^{shift} 附近以峰值混沌动力学的出现结束。要知道倍周期级联已经结束, 并且在映射和模型中观察到的混沌动力学是由于其他贡献因素造成的, 一种方法是识别涉及到起始级联的不动点的同斜分岔。即使是三维系统的相空间中鞍形周期轨道的同斜轨道的检测也是目前最先进的技术。电压映射的使用极大地简化了搜索, 因为它利用了单峰映射的一个特定特性 [66,67]。也就是说, 这样的轨道可以通过对唯一临界点进行有限次的前向迭代来探测到。这个临界点使得映射不可逆转, 因为有些映射点有两个预像, 即映射图的每个单调段上都有一个预像。在映射图的左 (递减) 段的限制下, 不稳定的不动点 UP_1 将被吸引到临界点的反向迭代中, 随着时间的增加, 该临界点以

指数速度收敛。另一方面, 由于不动点是不稳定的, 某些临界点的有限前向迭代只能跳到不动点上。这个数定义了主同斜轨道的序数。同斜轨的出现导致了其他同斜轨的丰富 [63]。这种现象被称为同斜爆炸 [42,43], 导致系统中的确定性混沌动力学。

为了量化 1D 映射 $v_{n+1} = f(v_n)$ 的混沌程度, 可以计算由给出的 Lyapunov 指数:

$$\lambda = \lim_{n \rightarrow +\infty} \frac{1}{n} \log \left| \frac{df^n(v_c)}{dv} \right|$$

其中 $f^n(v_c)$ 表示临界点的 n 第 n 次迭代, 或任何其他初始点。图16所示的同宿混沌动力学行为在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.025475$ 处的 Lyapunov 指数为 $\lambda = 0.22$, 而倍周期级联的末端相对应的混沌为 $\lambda = 0.18$ (未显示)。系统具有同斜轨道这一事实暗示了拓扑熵的正性。一维单峰映射的拓扑熵可以通过使用揉捏不变量的符号描述来估计 [68,69]。

映射的临界点 v_c 的正向迭代定义无标记揉捏如下:

$$\tilde{\kappa}_j(f^j(v_c)) = \begin{cases} -1 & \text{if } v < v_c \\ +1 & \text{if } v > v_c \end{cases} \quad (11)$$

也就是说, 临界点的第 j 次迭代是否落在映射图的 (-1) 或升序段上。揉捏不变量被引入为序列 $\{\kappa_n\}$, 其中 κ_n 是有符号的揉捏, 例如:

$$\kappa_n = \prod_{j=1}^n \tilde{\kappa}_j, \quad \text{OR} \quad \kappa_n = \tilde{\kappa}_n \kappa_{n-1}, \quad (12)$$

例如, κ_n 也取决于迭代数 n 。接下来定义一个正式的幂级数:

$$P(s) = \sum_{n=0}^{\infty} \kappa_n s^n \quad (13)$$

A smallest zero $s_{\min}$ of $P_n(s)$ on $s \in (0, 1)$, if any, yields the topological entropy $h = |\log(s_{\min})|$.

考虑图 16 中 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.02542$ 处的映射。前 10 个符号揉元 $\{-1, +1, +1, +1, +1, -1, +1, +1\}$ 给出多项式 P_{10} , 其图如图17所示。多项式的唯一零给出拓扑熵 $h = 0.32$, 而相同映射的 Lyapunov 指数约为 $\lambda = 0.34$; $h = 0.19$ 用于与位于 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.025475$ 的主架映射。

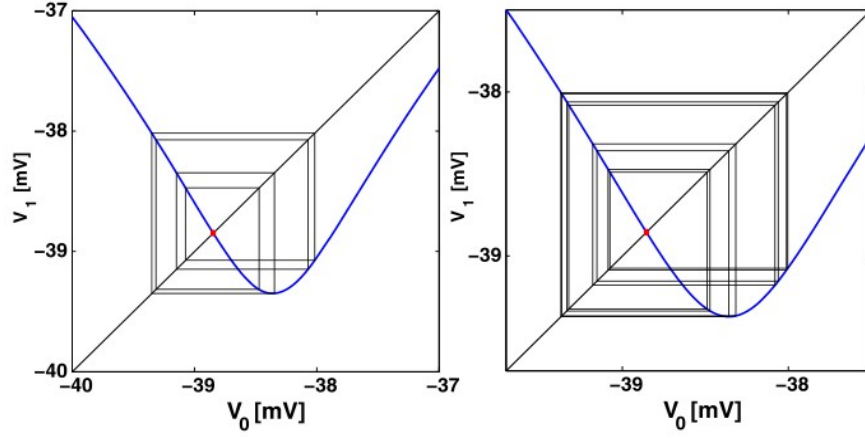


图 12. V_{K2}^{shift} 分别为 -0.025495 , -0.0254948 处电压区间映射的周期-8 和周期-16 尖峰轨道。

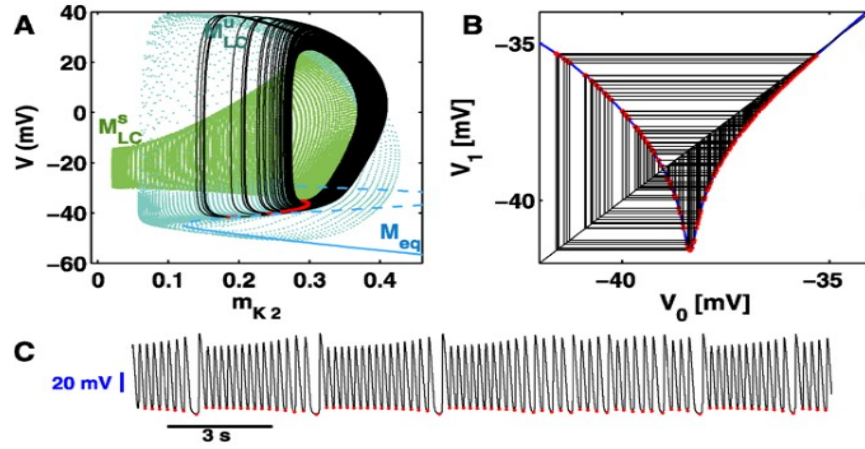


图 13. $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.0255$, 系统的混沌尖峰状态。插图 (C) 表明在电压迹线中, bursting 列的持续时间和每列列车的峰值数不规则变化。。

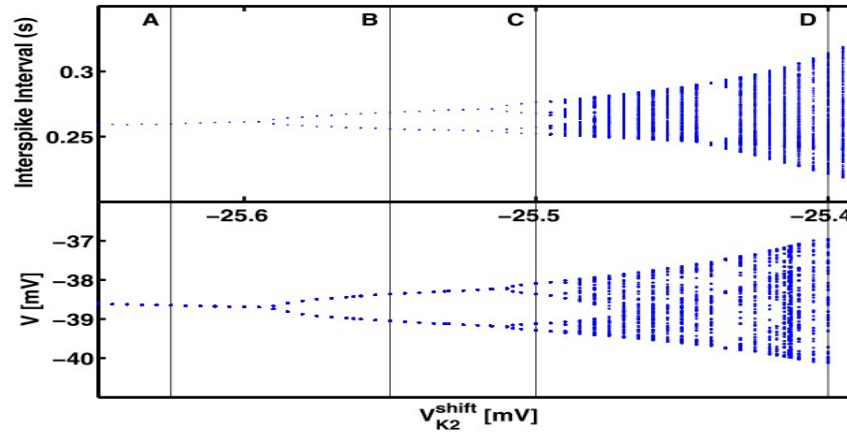


图 14. (上) 模型 (1) 的峰值解的峰值间区间与 V_{K2}^{shift} 的相关性。(下)Poincaré 映射的吸引子的 V 坐标与参数 V_{K2}^{shift} 对应关系。

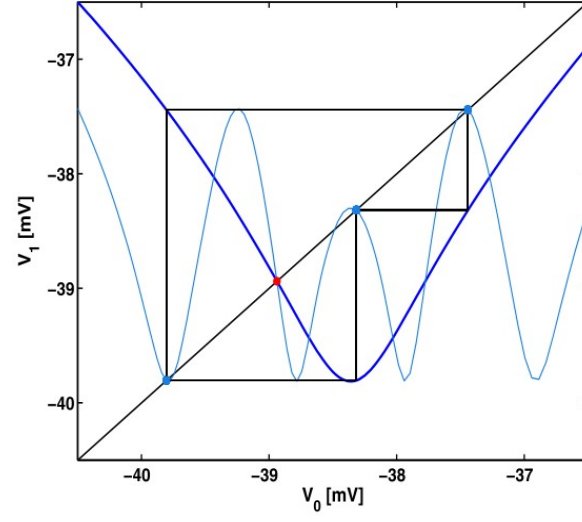


图 15. 在映射 (光曲线) 中, 当 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.025435$ 时, 周期-3 的峰值轨道点是映射 (叠加浅蓝色图) 的不动点。

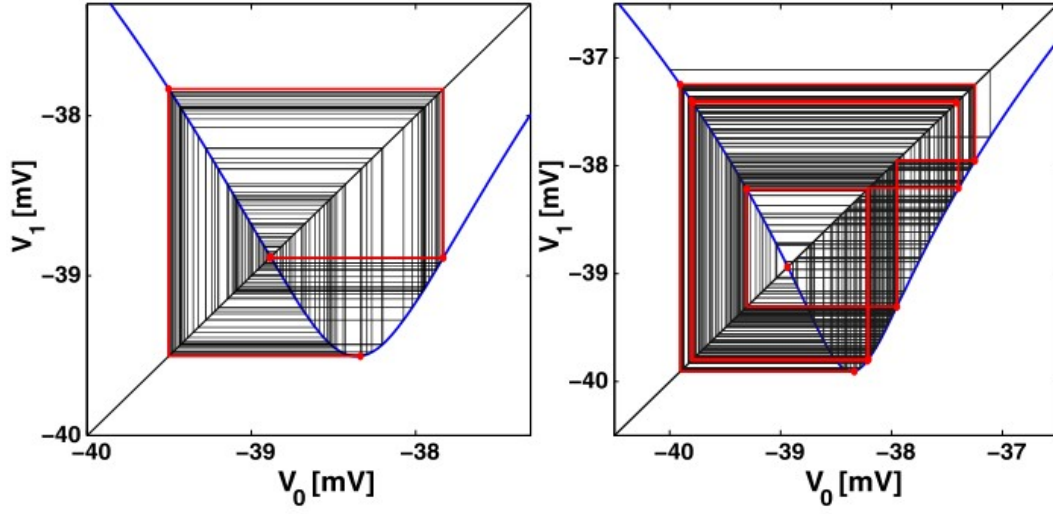


图 16. (上) 在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.2547$ 处主同宿分岔附近的映射混沌, 该映射涉及到在非可逆映射中启动倍周期级联的原始不动点。红色所示为两步后临界点的前向迭代 (连接), 终点为驱虫剂。(下) 混沌峰值在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.025375$ 。迭代临界点的 (黄色) 为映射的符号描述定义了揉捏不变量。

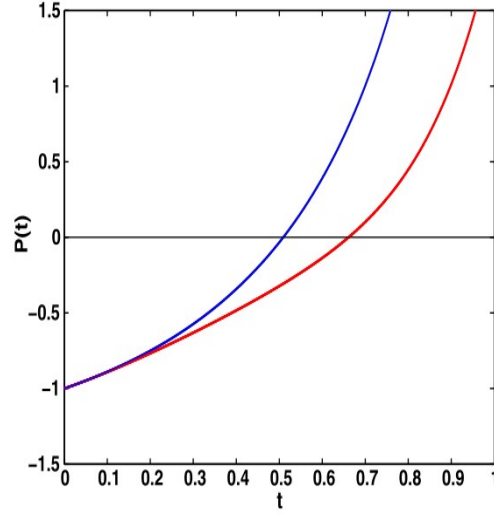


图 17. 图 (蓝色和红色) 分别在 $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.025375, -0.025475$ 处的映射的揉捏不变多项式 P_{10} 。

8. 双稳态

在本节中，我们讨论减少水蛭心脏中间神经元模型可以展示的双稳定性的种类。onto 映射的使用使双稳定性的解释特别清楚。图18显示了共存的峰值和爆发轨道 (A) 以及相应的 Poincaré 映射 (B) 和电压迹线 (C, D)。减小 V_{K2}^{shift} 使慢零斜 $\dot{m}_{K2}$ 提高，从而使其更接近峰值流形 M_{lc} 。这导致相位点的 m_{k2} -分量变慢，以便它能绕着峰值流形 M_{lc} 做额外的转弯。此外，缓零斜的进一步升高可以使峰值流形 M_{lc} 的中段对模型的解无传递性。其原因是鞍-节点分岔导致在尖峰流形上出现两个更多的周期轨道 (稳定轨道和鞍轨道)。鞍节点分岔，也称为一维映射的切线分岔，当映射的图形成为 45° 线切线时发生。新形成的不稳定固定点将模型中同时存在的爆破吸引盆地和补爆吸引盆地分隔开。

由于爆发是一种两倍尺度的现象，由快速的突发性峰值和缓慢的静止阶段交替产生，因此爆发周期为爆发持续时间 τ_{bd} 和爆发间隔 τ_{ii} 之和。这些时间可以独立控制。显然，爆发的持续时间 (以及尖峰的数量) 越长，缓慢的零斜 $m' = 0$ 就越接近相应的主音尖峰 M_{lc} 。另一方面，脉冲间间隔越长，慢零跃层 $m' = 0$ 越接近静止流形 M_{eq} 的超极化褶皱。也就是说，通过改变两个临界值之间的分岔参数对应的鞍节点分岔周期轨道和平衡，我们可以分别平衡 τ_{bd} 和 τ_{ii} ，以设置一个特定值为爆破占空比: $DC = \tau_{bd} / (\tau_{bd} + \tau_{ii})$ 。因此，

如果中间神经元过于去极化，它可能在较低的 V_{K2}^{shift} 值处产生突发性峰值活动，而在较大的值处则进入超极化静止状态。虽然 V_{K2}^{shift} 是模型的一个固有分岔参数，但我们可以将一个外部应用的当前 I_{app} in(1) 作为外部第二个参数。本质上， I_{app} 水平移动模型相空间的 (m_{K2}, v) -投影中的慢动作流形，因为它是在快速电压方程中引入的，与变量 V_{K2}^{shift} 形成对比的是，变量 $V'_{K2} = 0$ 在 v -方向上保持流形不变，但平移了缓慢的零斜线 $m'_{K2} = 0$ 。

图19显示了模型的 $(V_{K2}^{\text{shift}}, I_{app})$ -分岔图。在这个参数空间中，我们挑选出了中间神经元的活动区域: 爆发区、静止区和紧张性峰值区。从图中可以看出，当 V_{K2}^{shift} 太大时，中间神经元被锁定在超极化静止状态; 这对应于阻塞的钾电流，即 m_{K2} 接近于 0。当中间神经元被锁定时，一维静止流形 M_{eq} 的超极化分支在与 2D 慢零斜的交点处存在稳定的平衡态。显然，外部抑制电流也促进了这种状态。相反，正兴奋性电流将中间神经元从锁定去极化状态中释放出来。分岔图的中心部分被爆破占据。分岔曲线 SN_{eq} 对应于鞍节点分岔，将爆发区和超极化静止区分开。在边界附近，脉冲间间隔较长，而脉冲持续时间较短，即占空比较小。这是鞍节点分岔的一个普遍特征，在此附近，贯穿消失鞍节点平衡态的整个幻像的停留时间 (即爆发间间隔) 按比例计算为 $1/\sqrt{\alpha}$ ，其中 α 是到爆发区分岔曲线 SN_{eq} 的距离 (图19)。

爆发与尖峰的边界是由 BSC 和 HB_{lc} 标记的

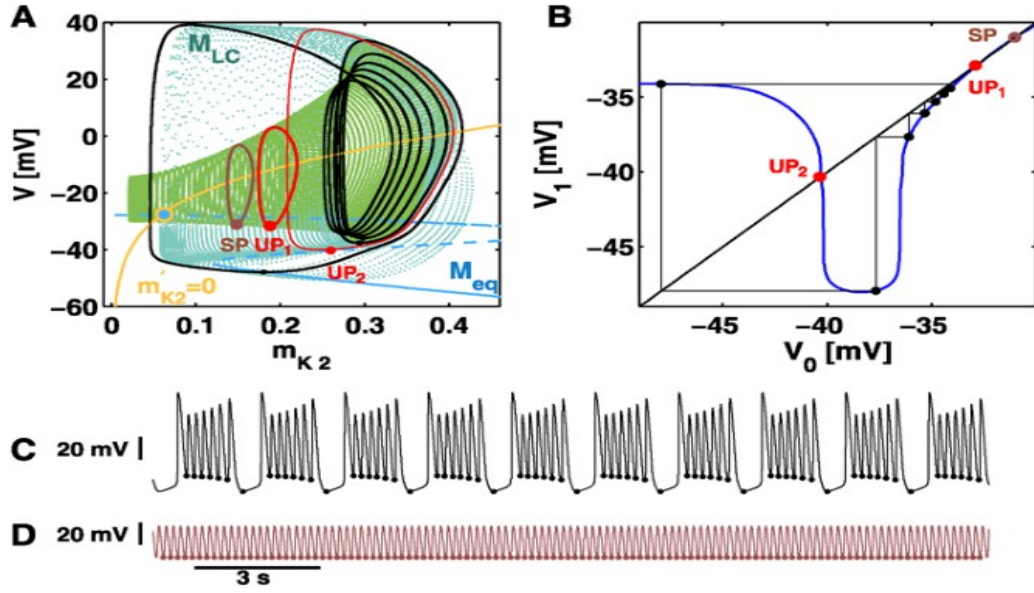


图 18. 在模型 (1) 的相空间中, $V_{K2}^{\text{shift}} = -0.024$ 和 $\tau_{K2} = 0.25$ (panel A) 处, 七刺爆裂轨道 (黑色) 与主发刺爆裂轨道 (蓝色) 共存。红色表示的是鞍形周期轨道, 对应于固定点 UP_1 和 UP_2 , 它们分隔了补峰轨道和爆发轨道的引力盆。面板 C 和 D 显示了 7 条动作电位爆发和突发性峰值电压迹线, 其中的最小值在相应的 Poincaré 映射 (面板 B) 中形成周期轨道和稳定不动点 (SP)。稳定不动点 SP 和另一个不稳定不动点 UP_2 通过突发性峰值流形 M_{lc} 上的鞍-节点分岔出现, 将突发性峰值和突发性峰值的吸引盆分开。

个分支组成的复合边界。第一个是由于蓝天灾难描述了鞍节点周期轨道的同斜分岔; 详见 [42-44, 58, 72]。这种发生在分岔曲线 SN_{lc} 上的分岔, 导致在主音尖峰流形 M_{lc} 上出现两个周期轨道, 马鞍轨道和稳定轨道。蓝天突变的同斜结构是由于相位点在沿静止流形的超极化分支 M_{eq} 完成缓慢漂移后重新注入到峰值相位。同样, 在所有鞍节点分岔中, 由于相位点在消失的鞍节点轨道的“幻影”中缓慢通过, 在这个边界附近爆发内的峰值数量可以任意大。这使得爆发持续时间以及爆发轨道的周期任意长 (图 20)。

蓝天灾难描述了从爆发到强韧峰值过渡的连续可逆机制, 而通过边界 HB_{lc} 的另一段 BSC 的过渡导致了模型中双稳的开始, 这在本节中已经描述过。在这些曲线所限定的楔形内, 主音尖峰和爆发吸引子共存。它们的引力盆地被马鞍周期轨道的稳定流形所隔开, 马鞍-节点分岔后, 马鞍周期轨道和稳定周期轨道一起出现在 SN_{lc} 的左侧。爆发周期, 或更确切地说, 爆发持续时间 τ_{bd} 越接近分离鞍周期轨道, 爆发周期就越长。与所有同宿分岔情况一样, 爆发持续时间服从标度定律 $\tau_{bd} \sim |\log(\alpha)|$, 其中 α 是同宿分岔的参数偏差。

接下来, 我们将展示如何使用突发的临时特性、尖

峰数量、突发持续时间、占空比等来创建如图 19 所示的分岔图。图 21 是这样一张图, 显示了每个突发的尖峰 (动作电位) 数量作为模型参数的函数。右边的色标是从 0 (蓝色) 即静止到 15 (红色) 的数字, 对应于长爆发。人们可以看到图 18 中的分岔图和这个神经科学似是而非的图之间的完美一致性。此外, 后者清楚地表明了模型中加峰序列的边界 [49]。

因此, 还原的中间神经元模型表现出三种类型的双稳态: (A) 爆发和去极化静止, (B) 强直尖峰和爆发, 以及 (C) 强直尖峰和超极化静止。使双稳态可观察到的原因是, 我们可以选择性地选择任何特定的活动类型, 并通过向神经元间施加外部脉冲 (正或负) 在活动类型之间稳健地切换。这种方法在图 22 中得到了实际演示。

9. 结论

本文补充了作者和他的合著者在这一动态丰富的神经元模型中的发现, 这些发现在早期的一系列论文中已经报道过, 包括蓝天灾难、两种类型的强直棘波的双稳态、静止、强直棘波和爆发的共存、走向爆发

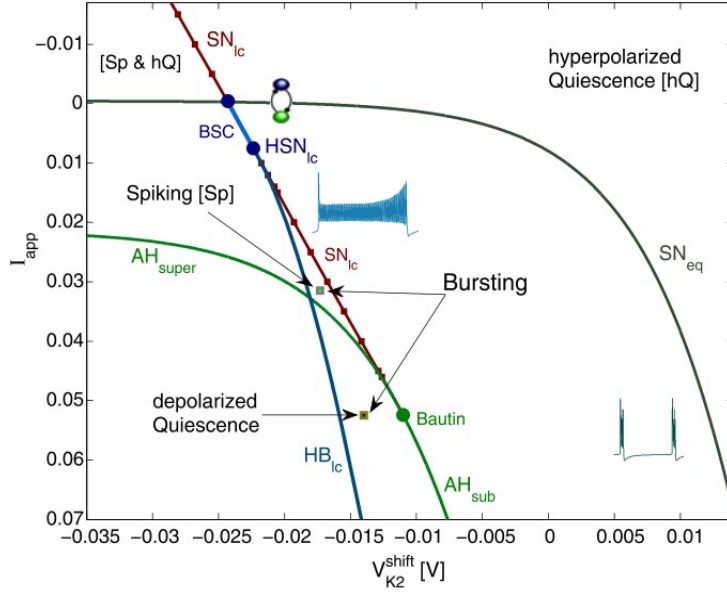


图 19. 在模型 (1) 的相空间中, $V_{K2}^{shift} = -0.024$ 和 $\tau_{K2} = 0.25$ (panel A) 处, 七刺爆裂轨道 (黑色) 与主发刺爆裂轨道 (蓝色) 共存。红色表示的是鞍形周期轨道, 对应于固定点 UP_1 和 UP_2 , 它们分隔了补峰轨道和爆发轨道的引力盆。面板 C 和 D 显示了 7 条动作电位爆发和突发性峰值电压迹线, 其中的最小值在相应的 Poincaré 映射 (面板 B) 中形成周期轨道和稳定不动点 (SP)。稳定不动点 SP 和另一个不稳定不动点 UP_2 通过突发性峰值流形 M_{lc} 上的鞍-节点分岔出现, 将突发性峰值和突发性峰值的吸引盆分开。

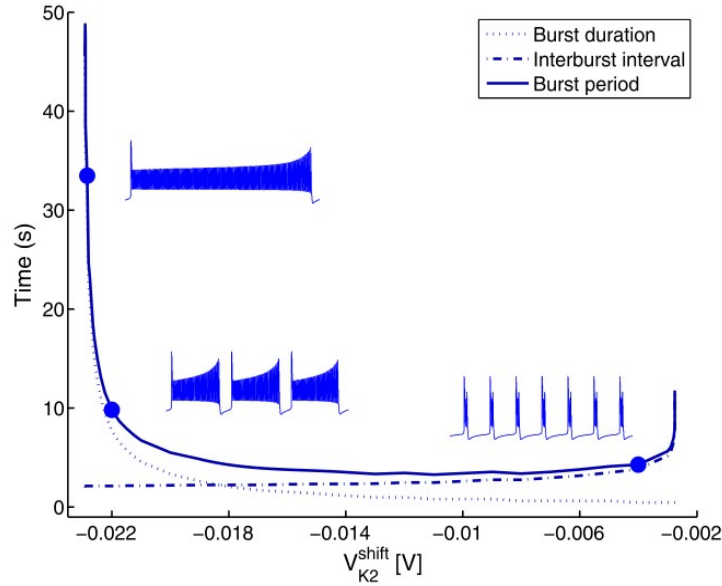


图 20. 爆炸的时间特征与分岔参数 V_{K2}^{shift} 相对应。爆炸周期随 SN_{eq} 边界附近超极化褶皱处同斜鞍点分岔引起的间隔爆发时间的增加, 或随蓝天突变引起的爆发持续时间的增加, 或随 SN_{lc} 边界附近鞍点周期轨道同斜分岔引起的间隔爆发时间的增加单独增加。

的棘波添加级联、爆发模式对离子通道噪声的敏感性, 以及建模。的多节奏网络模式的研究。组成的多功能中央模式发生器的模型研究间神经元组成的多功能中心模式发生器的模型研究。

在这里, 我们展示了由作者开发的几个计算作者开发的几种计算技术, 这些技术被用来对水蛭进行彻底的检查。采用了几种计算技术, 对水蛭心脏间神经元模型。我们想指出的是所有的方法都不是特定的模型,

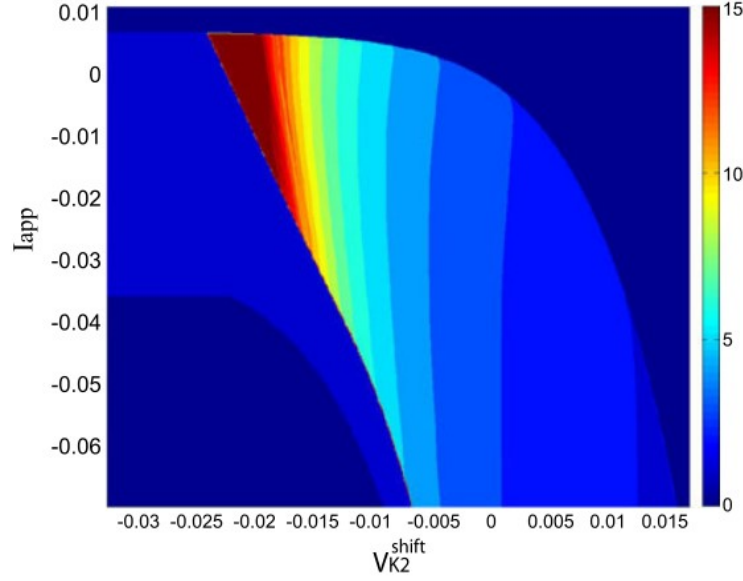


图 21. 除了尖峰、静息和爆发的活动区域外, $(V_{K2}^{\text{shift}}, I_{\text{app}})$ 双参数筛选平面清晰地揭示了增加尖峰级联 [50] 的阶段, 并在模型中挑出了脉冲内尖峰数量电阻恒定的区域。右边的颜色条表示每次爆发的刺钉数量, 从 0(蓝色) 到 1.5(红色)[73]。

因此可以应用于广泛的慢-快神经元模型。模型, 这些模型能够进行强直突发和突发产生。这些方法包括:

- 用于定位的参数延续技术的慢动作流形, 静止的和在模型的相空间中定位慢动作流形, 即静态和强直棘波。需要传统的慢-快剖析。这种方法对检查这种流形具有特别的适用价值这种方法对检查模型中的这种流形具有特别的适用价值。有几个时间尺度的模型, 例如, 如 14D 典范水蛭间神经元模型 [41], 各种椭圆爆裂体 [51], 包括原始的 4D Hodgkin-Huxley 模型, 5-6D Terman-Rubin 基底神经节中的细胞模型, 以及一个 12D 的感觉毛细胞的 12D 模型 [74]。

- 平均法在检测慢速模型 (如水蛭心脏间神经元) 的周期性轨道的鞍节点分岔方面得到了加强。

- 一个电压区间的 Poincaré 回归映射的装置已被开发出来, 以详细研究所有的分岔, 包括非局部的同线, 强直加压和突发, 振荡活动类型之间的转变震荡活动类型、双稳态性和分离性轨道, 以及各种度量属性诸如 Lyapunov 指数的映射。和拓扑熵。通过对动态的符号化表示该模型和其他模型上的揉捏不变式, 包括 FitzHugh-Nagumo-Rinzel 模型的椭圆爆裂体 [51]。

- 我们采用了两种不同的现象学方法。的方法来建立模型的双参数分叉图 [75]。模型的分叉图 [75]。第一种数值方法方法是”分叉”原生的, 而另一种。无微积分的方法, 利用神经科学上可信的工具, 对活动

的时间特征进行实时检查, 这些特征被提取出来。活动的时间特征, 这些特征是直接从电压轨迹中提取的直接从电压轨迹中提取。

- 我们表明, 双稳态是该模型的一个稳健的、真正的现象, 而神经元的动态间神经元的动态状态可以通过施加外部脉冲、超强脉冲等方式进行系统切换。通过应用外部脉冲、超极化或去极化来系统地切换。

致谢

I would to thank Ph.D. students B. Chung, X. Hu, S. Jalil, and J. Wojcik for their assistance and multiple suggestions, and P. Channell, A. Neiman and R. Barrio for many stimulating discussions. The voltage mappings are due to P. Channell. This work has been supported by NSF Grant DMS-1009591, RFFI Grant No. 08-01-00083, the GSU Brains & Behavior Program, and “Grant opportunities for Russian scientists living abroad” project #14.740.11.0919.

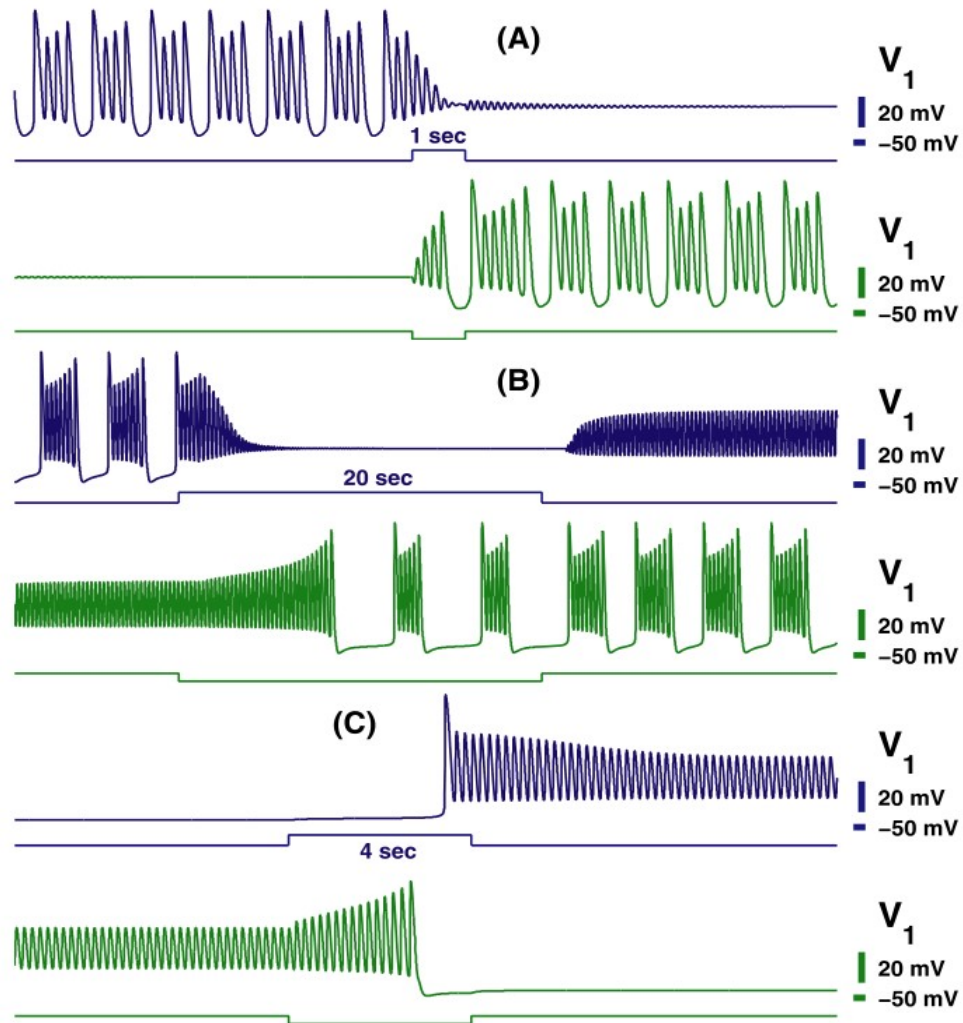


图 22. 水蛭心脏间神经元存在三种类型的双稳态:(A) 爆发和去极化静止, (B) 强韧刺突和爆发, (C) 强韧刺突和超极化静止。通过对目标状态施加一个负脉冲或正脉冲来实现在活动对之间的切换。

10. 参考文献

1. Steriade, M., McCormick, D.A., Sejnowski, T.J.: Thalamocortical oscillations in the sleeping and aroused brain. *Science* 262(5134), 679–685 (1993)
2. Terman, D., Rubin, J.E., Yew, A.C., Wilson, C.J.: Activity patterns in a model for the subthalamopallidal network of the basal ganglia. *J. Neurosci.* 22(7), 2963–2976 (2002)
3. Bazhenov, M., Timofeev, I., Steriade, M., Sejnowski, T.: Spiking-bursting activity in the thalamic reticular nucleus initiates sequences of spindle oscillations in thalamic networks. *J. Neurophysiol.* 84(2), 1076–1087 (2000)
4. Bazhenov, M., Timofeev, I., Fröhlich, F., Sejnowski, T.J.: Cellular and network mechanisms of electrographic seizures. *Drug Discov. Today Dis. Models* 5(1), 45–57 (2008)
5. Cymbalyuk, G.S., Gaudry, Q., Masino, M.A., Calabrese, R.L.: Bursting in leech heart interneurons: Cell autonomous and network-based mechanisms. *J. Neurosci.* 22(24), 10580–10592 (2002)
6. Bertram, R., Butte, M.J., Kiemel, T., Sherman, A.: Topological and phenomenological classification of bursting oscillations. *Bull. Math. Biol.* 57(3), 413–439 (1995)
7. Canavier, C.C., Baxter, D.A., Clark, J.W., Byrne, J.H.: Nonlinear dynamics in a model neuron provide a novel mechanism for transient synaptic inputs to produce longterm alterations of postsynaptic activity. *J. Neurophysiol.* 69(6), 2252–2257 (1993)
8. Butera, R.J.: Multirhythmic bursting. *Chaos* 8(1), 274–284 (1998)
9. Frohlich, F., Bazhenov, M.: Coexistence of tonic firing and bursting in cortical neurons. *Phys. Rev. E, Stat. Nonlinear Soft Matter Phys.* 74(3 Pt 1), 031922 (2006)
10. Hounsgaard, J., Kiehn, O.: Serotonin-induced bistability of turtle motoneurons caused by a nifedipine-sensitive calcium plateau potential. *J. Physiol.* 414, 265 (1989)
11. Lechner, H., Baxter, F., Clark, C., Byrne, J.: Bistability and its regulation by Serotonin in the endogenously bursting neuron r15 in aplysia. *J. Neurophysiol.* 75, 957 (1996)
12. Turrigiano, G., Marder, E., Abbott, L.: Cellular short-term memory from a slow potassium conductance. *J. Neurophysiol.* 75, 963–966 (1996)
13. Kopell, N.: Toward a theory of modelling central pattern generators. In: Cohen, A.H., Rossingol, S., Grillner, S. (eds.) *Neural Control of Rhythmic Movements in Vertebrates*. Wiley, New York (1988)
14. Marder, E., Calabrese, R.L.: Principles of rhythmic motor pattern generation. *Physiol. Rev.* 76(3), 687–717 (1996)
15. Briggman, K.L., Kristan, W.B.: Multifunctional pattern-generating circuits. *Annu. Rev. Neurosci.* 31, 271–294 (2008)
16. Kristan, W.B.: Neuronal decision-making circuits. *Curr. Biol.* 18(19), R928–R932 (2008)
17. Shilnikov, A.L., Gordon, R., Belykh, I.: Polyrhythmic synchronization in bursting networking motifs. *Chaos* 18(3), 037120 (2008)
18. Wojcik, J., Clewley, R., Shilnikov, A.L.: Order parameter for bursting polyrhythms in multifunctional central pattern generators. *Phys. Rev. E, Stat. Nonlinear Soft Matter Phys.* (2011, in press)
19. Rabinovich, M.I., Varona, P., Silverston, A.L., Abarbanel, H.D.: Dynamics principles in neuroscience. *Rev. Mod. Phys.* 78(4), 1213–1265 (2006)
20. Rinzel, J.: Bursting oscillations in an excitable membrane model. In: *Lecture Notes in Mathematics*,

vol. 1151, pp. 304-316 (1985)

21. Rinzel, J., Wang, X.J.: Oscillatory and bursting properties of neurons. In: Arbib, M. (ed.) *The Handbook of Brain Theory and Neural Networks*, pp. 686-691. MIT Press, Cambridge (1995)

22. Rinzel, J., Ermentrout, B.: Analysis of neural excitability and oscillations. In: Koch, C., Segev, I. (eds.) *Computational Neuroscience*, pp. 135 - 169. MIT Press, Cambridge (1998)

23. Guckenheimer, J.: Towards a global theory of singularly perturbed systems. *Prog. Nonlinear Differ. Equ. Appl.* 19, 214-225 (1996)

24. Izhikevich, E.M.: Neural excitability, spiking and bursting. *Int. J. Bifurc. Chaos* 10, 1171 - 1266 (2000)

25. Izhikevich, E.M.: *Dynamical Systems in Neuroscience. The Geometry of Excitability and Bursting*. MIT Press, Cambridge (2007)

26. Tikhonov, A.N.: On the dependence of solutions of differential equations from a small parameter. *Mat. Sb.* 22(64), 193-204 (1948)

27. Pontryagin, L.S., Rodygin, L.V.: Periodic solution of a system of ordinary differential equations with a small parameter in the terms containing derivatives. *Sov. Math. Dokl.* 1, 611-619 (1960)

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

29. Mischenko, E.F., Rozov, N.K.: *Differential Equations with Small Parameters and Relaxation Oscillations*. Plenum, New York (1980)

30. Mischenko, E.F., Kolesov, Yu.S., Kolesov, A.Yu., Rozov, N.Kh.: *Asymptotic Methods in Singularly Perturbed Systems. Monographs in Contemporary Mathematics*. Consultants Bureau, New York (1994)

31. Jones, C.K.R.T., Kopell, N.: Tracking invariant-manifolds with differential forms in singularly perturbed systems. *J. Differ. Equ.* 108(1), 64-88 (1994)

32. Arnold, V.I., Afraimovich, V.S., Ilyashenko, Yu.S., Shilnikov, L.P.: *Dynamical Systems. Vol. V: Bifurcation Theory. Encyclopaedia of Mathematical Sciences*. Springer, Berlin (1994)

33. Terman, D.: The transition from bursting to continuous spiking in excitable membrane models. *J. Nonlinear Sci.* 2(2), 135-182 (1992)

34. Holden, A.V., Fan, Y.S.: From simple to simple bursting oscillatory behaviour via intermittent chaos in the Rose-Hindmarsh model for neuronal activity. *Chaos Solitons Fractals* 2, 349-369 (1992)

35. Wang, X.J.: Genesis of bursting oscillations in the Hindmarsh-Rose model and homoclinicity to a chaotic saddle. *Physica D* 62(1-4), 263-274 (1993)

36. Feudel, U., Neiman, A., Pei, X., Wojtenek, W., Braun, H., Huber, M., Moss, F.: Homoclinic bifurcation in a Hodgkin-Huxley model of thermally sensitive neurons. *Chaos* 10(1), 231-239 (2000)

37. Deng, B., Hines, G.: Food chain chaos due to Shilnikov's orbit. *Chaos* 12(3), 533-538 (2002)

38. Shilnikov, A.L., Rulkov, N.F.: Subthreshold oscillations in a map-based neuron model. *Phys. Lett. A* 328(2-3), 177-184 (2004)

39. Shilnikov, A.L., Calabrese, R.L., Cymbalyuk, G.: Mechanism of bistability: Tonic spiking and bursting in a neuron model. *Phys. Rev. E* 71, 056214 (2005)

40. Cymbalyuk, G., Shilnikov, A.L.: Coexistence of tonic spiking oscillations in a leech neuron model. *J. Comput. Neurosci.* 18(3), 255-263 (2005)

41. Channell, P., Cymbalyuk, G., Shilnikov, A.L.: Applications of the Poincare mapping technique to

analysis of neuronal dynamics. *Neurocomputing* 70, 10-12 (2007)

42. Shilnikov, L.P., Shilnikov, A.L., Turaev, D., Chua, L.O.: *Methods of Qualitative Theory in Non-linear Dynamics*, vol. 1. World Scientific, Singapore (1998)

43. Shilnikov, L.P., Shilnikov, A.L., Turaev, D., Chua, L.O.: *Methods of Qualitative Theory in Non-linear Dynamics*, vol. 2. World Scientific, Singapore (2001)