

双频激励下的两房室神经元模型的动力学分析*

孟盼¹, 季全宝², 陈艳美³, 董健卫¹

1. 广东药科大学医药信息工程学院, 广东 广州 510006
2. 广西民族大学数学与物理学院, 广西南宁 530006
3. 广东技术师范大学数学与系统科学学院, 广东 广州 510665

摘要: 以双频激励下的两房室神经元模型为例, 研究了多频激励下的不同激励频率对快慢耦合系统的复杂动力学行为及其产生机制的影响. 以一个慢变量表达式建模多个外激励项, 将系统转化为耦合的快慢混合系统, 从快慢分析的传统观点探索分岔模式及相应分岔行为与慢变参数之间的关系. 结果表明当两个激励频率均远小于系统的固有频率时, 系统可以产生混合簇振荡行为. 本文的结果说明不同的周期激励对系统的分岔结构有着重要影响, 快子系统在不同激励频率取值下能够产生多个平衡态和多种分岔共存的现象, 从而使得系统存在着混合簇振荡行为.

关键词: 两房室神经元模型; 不同激励频率; 簇模式; 快慢动力学分析; 分岔

中图分类号: Q42 **文献标志码:** A **文章编号:** 2097-0137(2023)04-0158-07

Dynamical analysis in a two-compartment model with multiple-periodic excitations

MENG Pan¹, JI Quanbao², CHEN Yanmei³, DONG Jianwei¹

1. College of Medical Information Engineering, Guangdong Pharmaceutical University, Guangzhou 510006, China
2. School of Mathematics and Physics, Guangxi Minzu University, Nanning 530006, China
3. School of Mathematics and Systems Science, Guangdong Polytechnic Normal University, Guangzhou 510665, China

Abstract: By taking the controlled two-compartment model with two slow excitation frequencies as an example, the influence of different frequency on the dynamics as well as the generation mechanism of the various complex behaviors is investigated. A slow variable expression is used to model multiple external excitation terms, and the system is transformed into a coupled fast and slow hybrid system. From the traditional point of view of fast and slow analysis, the relationship between bifurcation mode and corresponding bifurcation behavior and slow variable parameters is explored. It is found that the system can generate multi-mode bursting oscillations if there exists an order gap between the exciting frequency and the natural one. Our results show that different frequencies have great influence on the

* 收稿日期: 2021-03-25 录用日期: 2022-01-12 网络首发日期: 2023-06-12

基金项目: 国家自然科学基金(11801097, 11402057, 12062004, 11872084);
广西自然科学基金(2020GXNSFAA297240); 广州市科技计划项目(202201010096, 202201011696);
广东技术师范大学2022年博士点建设单位科研能力提升项目(22GPNUZDJS31)

作者简介: 孟盼(1981年生), 女; 研究方向: 神经动力学; E-mail: mengpan@gdpu.edu.cn

通信作者: 董健卫(1979年生), 男; 研究方向: 数学模型、脑功能磁共振成像; E-mail: dongjw@gdpu.edu.cn

bifurcation structure of the system. It is indicated that both of the multi-equilibria states and various bifurcation behaviors are coexisted in the equilibrium curves, thus further multi-mode bursting oscillations can be observed in the controlled system with different stimulus values .

Key words: two-compartment model; different exciting frequencies; bursting; fast-slow analysis; bifurcation

簇放电作为神经元主要的放电模式之一(王青云等,2008),在神经信息的编码和传递活动中起着关键作用(汪云九,2006;Lisman,1997).从多时间尺度系统复杂动力学行为的观点出发,簇放电具有在慢时间尺度的静息态和快时间尺度的激发态之间交替转换的簇发振荡表现(Rinzel,1985;Izhikevich,2000).针对于此,本文使用快慢分析法这一解释簇发振荡产生机理的有效工具(Rinzel,1985),对双频激励下的神经元模型进行动力学分析.在快慢分析法的框架下,多尺度耦合的系统首先被分解为快子系统与慢子系统,接着定义慢变量为慢子系统对应的变量,并将其作为分岔参数,进而得到快子系统的分岔图.根据慢变量的变化对分岔图及分岔行为的影响,阐述簇发振荡的产生机理.

基于快慢动力学分析,人们对含有一个慢变激励的系统进行了许多研究(Han et al.,2011;Bi et al.,2014;Meng et al.,2019;孟盼等,2020),主要方法是外界激励视为慢变参数,从而就可以应用传统的快慢分析来研究系统的复杂动力学行为.由于多种激励共存是现实系统中的普遍现象,因此有大量研究致力于对多频慢变激励系统的动力学分析(Han et al.,2015;Han et al.,2017;张晓芳等,2017;Han et al.,2019;Wei et al.,2021),解决问题的关键是如何将多个慢变量转化为同一慢变量的函数表达式.频率转换方法通过约化手段,将多慢变量问题转化为单慢变量问题,弥补了快慢分析法只能处理单个慢变量参数的缺陷,是多频慢变激励系统研究中进行快慢分析和分岔分析的常用方法之一(Han et al.,2015;Han et al.,2017).

本文以两房室锥体神经元模型为例(孟盼等,2016),通过引入两个周期变化的余弦激励项来构建不同频段尺度的耦合系统,发现在双频激励的作用下系统可以产生复杂的簇发振荡模式,而这些簇模式在以往的研究中是很少见到的,利用数值模拟和分岔分析方法,对这些复杂模式进行详细分析,特别是深入探讨系统簇发振荡模式中由于不同激励频率的所带来的影响.结果表明激励频率的改变会使得快子系统含有多个平衡态,轨线在多个平衡态之间的相互迁就导致了整个系统能够产生复杂的混合簇振荡现象,即几种不同簇模式的交替出现.本文结果为理解外界激励与神经元放电节律之间的关系提供新的看法.

1 计算模型

含双频激励的两房室神经元模型(孟盼等,2016;张晓芳等,2017;严冬梅,2019)描述如下:

$$C \frac{dV_s}{dt} = \frac{A_1 \cos(\omega_1 t)}{p} + \frac{I_{DS}}{p} - I_{Na} - I_K - I_{SL}, \quad (1)$$

$$\frac{dw}{dt} = \varphi \frac{w_\infty(V_s) - w}{\tau_w(V_s)}, \quad (2)$$

$$C \frac{dV_D}{dt} = \frac{A_2 \cos(\omega_2 t)}{1-p} - \frac{I_{DS}}{1-p} - I_{DL}, \quad (3)$$

其中 $A_i \cos(\omega_i t)$ ($i = 1, 2$) 为两个外周期激励项,可理解为胞体房室和树突房室的突触周期输入电流, A_i ($i = 1, 2$) 为激励振幅, ω_i ($i = 1, 2$) 为相应的激励频率,因此方程(1)和(3)分别描述了胞体膜电压 V_s 和树突膜电压 V_D 在不同外激励作用下的动力学行为.胞体房室的电流除了胞体的突触周期输入电流 $A_1 \cos(\omega_1 t)$ 外,还包括树突流向胞体的内部电流 I_{DS} 、外向钠离子电流 I_{Na} 、外向钾离子电流 I_K 和泄漏电流 I_{SL} ;树突房室的电流则相对简单,仅包含三项,分别为输入电流 $A_2 \cos(\omega_2 t)$ 、树突流向胞体的内部电流 I_{DS} 和泄漏电流 I_{DL} .各离子电流表达式为 $I_{Na} = g_{Na} m_\infty(V_s)(V_s - E_{Na})$, $I_K = g_K w(V_s - E_K)$, $I_{SL} = g_{SL}(V_s - E_{SL})$, $I_{DS} = g_c(V_D - V_s)$. E_{Na} 和 E_K 分别为钠离子和钾离子的平衡电位; E_{SL} 和 E_{DL} 分别为胞体和树突膜上泄漏电流的静息膜电位; g_{Na} 、 g_K 、 g_{SL} 和 g_{DL} 分别代表各离子通道的最大电导; g_c 表示两房室之间的连接强度; C 表示膜电容; p 和 $1-p$ 分别表示胞体和树突所占的面积比例.方程(2)为钾离子通道打开概率 w 的表达式, φ 表示温度影响因子.各门控函数为:

$$m_{\infty}(V_S) = 0.5 \left[1 + \tanh \left(\frac{V_S + v_1}{v_2} \right) \right], \quad (4)$$

$$w_{\infty}(V_S) = 0.5 \left[1 + \tanh \left(\frac{V_S}{v_3} \right) \right], \quad (5)$$

$$\tau_w(V_S) = \left[\cosh \left(\frac{V_S}{v_4} \right) \right]^{-1}. \quad (6)$$

选取合适的参数使得激励频率 ω_i ($i = 1, 2$) 远小于系统的固有频率, 这样系统就存在着频域上的多时间尺度耦合(Han et al., 2015; Han et al., 2017; 张晓芳等, 2017; Han et al., 2019, Wei et al., 2021), 从而表现出明显的快慢效应, 其动力学行为复杂且多样, 主要表现为混合簇模式振荡. 快慢分析是用来研究簇行为产生机制的有力工具(Lisman, 1997; Izhikevich, 2000). 然而快慢分析法无法同时考虑多个慢变量, 如这里双周期激励 $\cos(\omega_i t)$ ($i = 1, 2$) 均可视为慢变量, 那么系统就存在着两个不同的慢变量. 如果能够找到一个函数 $\omega(\tau)$ 来分别表示这两个慢变量, 即 $\cos(\omega_i t) = f_i(\cos(\omega t))$, $i = 1, 2$, 那么系统就转化为仅含有单慢变量的快慢系统, 从而就可以利用快慢分析来解释簇模式的产生机制. 例如当 $\omega_1 = 0.03$, $\omega_2 = 0.02$ 时, 相应地, 两外周期激励分别为 $\cos(\omega_1 t) = \cos(0.03t)$ 和 $\cos(\omega_2 t) = \cos(0.02t)$, 根据 Moivre 公式(Han et al., 2015; Han et al., 2017), 有 $\cos(0.03t) = 4\cos^3(0.01t) - 3\cos(0.01t)$, $\cos(0.02t) = 2\cos^2(0.01t) - 1$ 成立, 因此这里就可以将 $\cos(0.01t)$ 看做系统的慢变量, 记为 r .

表 1 列举了几组有代表性的双周期激励的频率, 并且给出了两个慢变量之间的函数关系, 本文主要考察不同的外激励频率对系统吸引子结构的影响, 从而揭示复杂簇模式产生的动力学机制. 整个系统(1)-(3)为快子系统, 其中取单慢变量 r 作为分岔参数. 其他参数取值为: $g_{Na} = 50$, $A_1 = A_2 = 100$, $g_K = 15$, $g_{SL} = 2$, $g_{DL} = 2$, $p = 0.331$, $E_{Na} = 50$, $E_K = -100$, $E_{SL} = -70$, $E_{DL} = -70$, $\varphi = 0.23$, $C = 2$, $v_0 = -22$, $v_1 = 1.2$, $v_2 = 18$, $v_3 = 10$, $v_4 = 6$.

表 1 不同有理激励频率下两个周期慢变量转为单慢参数函数
Table 1 Conversion of the two periodic and slow varying parameters into a single and slow parameter function under different rational excitation frequencies

ω_1	ω_2	$\cos(\omega_1 t)$	$\cos(\omega_2 t)$	慢变参数
0.01	0.01	$\cos(0.01t) = r$	$\cos(0.01t) = r$	$r = \cos(0.01t)$
0.03	0.02	$\cos(0.03t) = 4r^3 - 3r$	$\cos(0.02t) = 2r^2 - 1$	$r = \cos(0.01t)$
0.04	0.01	$\cos(0.04t) = 8r^4 - 8r^2 + 1$	$\cos(0.01t) = r$	$r = \cos(0.01t)$

2 不同激励频率下复合簇振荡模式

图 1~3 给出了系统在表 1 里的 3 组不同激励频率下的时间历程图及其相应的快慢动力学分析. 从中可以看出, 在参激频率改变的情况下, 系统呈现出不同形式的簇放电模式. 接下来利用快慢分析来解释这些周期簇发振荡产生的动力学机制. 从表 1 可见, 现在系统(1)-(3)的慢变参数均为 $r = \cos(0.01t)$, 我们先考察系统的平衡点曲线随该慢变参数变化时的分岔情况.

2.1 $\omega_1 = 0.01, \omega_2 = 0.01$ 时簇发振荡机理分析

通过计算雅可比矩阵的特征值可知, 快子系统(1)-(3)的平衡点在 (r, V) 平面上形成了一条 S 形分岔曲线. 上支由不稳定焦点(虚线)和稳定焦点(实线)构成; 中支由鞍点(虚线)组成; 下支由稳定(实线)结点组成, 这里稳定结点曲线记为 E_1 . 根据数值计算结果(见表 2), 系统产生了两种余维-1 分岔, 即位于 S 形曲线的两个弯曲处的鞍结(fold)分岔点 F_1 和 F_2 , 以及位于上支的霍普夫(Hopf)分岔点 H_1 , 它们分别对应于平衡点的雅可比矩阵具有零特征根和一对纯虚根特征值情形; 此外, 在 H_1 处的第一李亚普诺夫系数为正值, 因此该 Hopf 分岔为亚临界的, 系统产生不稳定极限环(Lisman, 1997), 其稳定性又经由极限环的鞍结分岔 LC 发生改变, 见图 1(b) 的右下角的局部放大图, 其中稳定(不稳定)极限环用实心(空心)圆表示.

表 2 $\omega_1 = 0.01, \omega_2 = 0.01$ 时余维-1 相关数据

Table 2 Related data about the codimension -1 bifurcation points with $\omega_1 = 0.01, \omega_2 = 0.01$

分岔点	(r, V)	特征值
F_1	(0.204 608, -14.917 224)	$\lambda_1 = -4.584 26, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = 3.587 92$
F_2	(0.262 644, -30.427 959)	$\lambda_1 = -6.419 94, \lambda_2 = -0.447 282, \lambda_3 = 0$
H_1	(1.108 215, 0.585 525)	$\lambda_1 = -5.244 58, \lambda_{2,3} = \pm 2.229 64i$ 第一李雅普诺夫系数为 0.000 207 268 3 > 0

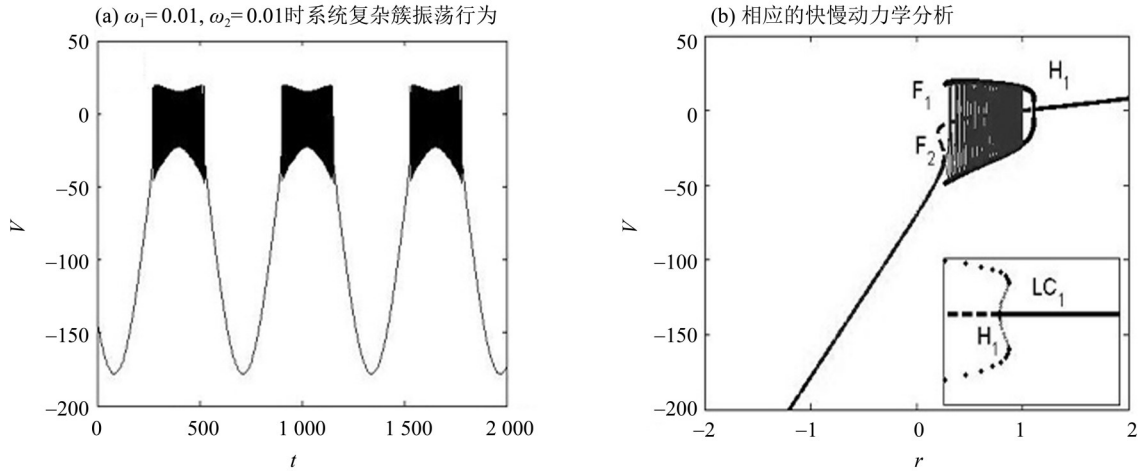


图 1 $\omega_1 = 0.01, \omega_2 = 0.01$ 时的时间序列图及其相应的机理分析

Fig. 1 Time series and the corresponding analysis with $\omega_1 = 0.01, \omega_2 = 0.01$

为了分析簇振荡产生的机制, 我们将系统在 (r, V) 上的相图也叠加在分岔图上. 可以看出, 随着慢变参数 $r = \cos(0.01t)$ 的增加, 系统轨线先沿着稳定的平衡点曲线 E_1 向右运动, 然后经由 fold 分岔 F_2 跳跃到上支, 系统由静息态进入激发态; 随后轨线严格围绕着稳定极限环运动直至慢变量到达其最大值; 接下来轨线沿着极限环折回向左运动, 直到再次和 fold 分岔 F_2 相遇, 这时系统产生不变环上的鞍结分岔 (SNIC, saddle-node on invariant circle), 轨线向下跳跃结束一个周期运动. 系统轨线的静息态经由平衡点的 fold 分岔 F_2 转为激发态, 又经由极限环的 SNIC 分岔回归到静息态, 因此系统产生了“fold/SNIC”型簇振荡 (Izhikevich, 2000). 注意到 H_1 处对应的慢变参数 $r = 1.108 218 > 1$, 因此轨线无法穿越 H_1 点, 系统的双稳结构只能由稳定的极限环和下支稳定的结点构成, 所以簇振荡只由一个子簇构成 (见图 1(a)).

2.2 $\omega_1 = 0.03, \omega_2 = 0.02$ 时簇发振荡机理分析

同样方法可以做出系统在这组频率下的平衡点分岔曲线, 如图 2(b) 所示. 和单频激励不同的是, 由于单频激励将整个周期激励视为慢变参数, 因此单频激励下系统的分岔结构不受频率的变化影响; 而双频激励下由于两个慢变量统一后的函数表达式随着激励频率的不同而发生改变 (见表 1), 因此不同的双频激励对应着不同的快子系统, 从而快子系统的平衡点及其分岔模式都会发生改变. 现在系统共产生了 6 个 fold 分岔和 1 个 Hopf 分岔, 相关数据见表 3. 对比表 2, 可以发现, fold 分岔和 Hopf 分岔处的特征值在前后两组激励频率下分别相同; F_1 、 F_3 和 F_5 处的特征值相同; F_2 、 F_4 和 F_6 处的特征值相同. 由于平衡点数目增多, 相应地, 平衡点分岔曲线向左延伸增加了两条, 分别记为 E_2 和 E_3 , 它们都由稳定的结点构成.

假定轨线一开始位于最左侧曲线 E_3 上. 随着参数 r 的变化, 系统先沿着稳定的平衡点曲线 E_3 向右运动, 在经过 fold 分岔点 F_6 后, 由于平衡点失稳, 系统从静息态进入到激发态. 轨线围绕着不稳定的鞍点振荡一段时间后, 经由 fold 分岔点 F_5 跳跃到稳定的平衡点曲线 E_2 上, 因此轨线再一次进入静息态. 随着慢变参数 r 的增大, 轨线向下运动直至经过极值点 P_1 , 随后系统跳跃到平衡点曲线 E_1 直至抵达 fold 分岔点 F_2 . fold 分岔点 F_2 的出现使得系统再一次进入激发态, 轨线沿着由 Hopf 点 H_1 产生的稳定极限环运动, 直至到达 r 的最大值, 随后轨线折回向左运动. 系统轨线先后两次进入静息态, 因此簇振荡里的激发态由 3 个子簇构成,

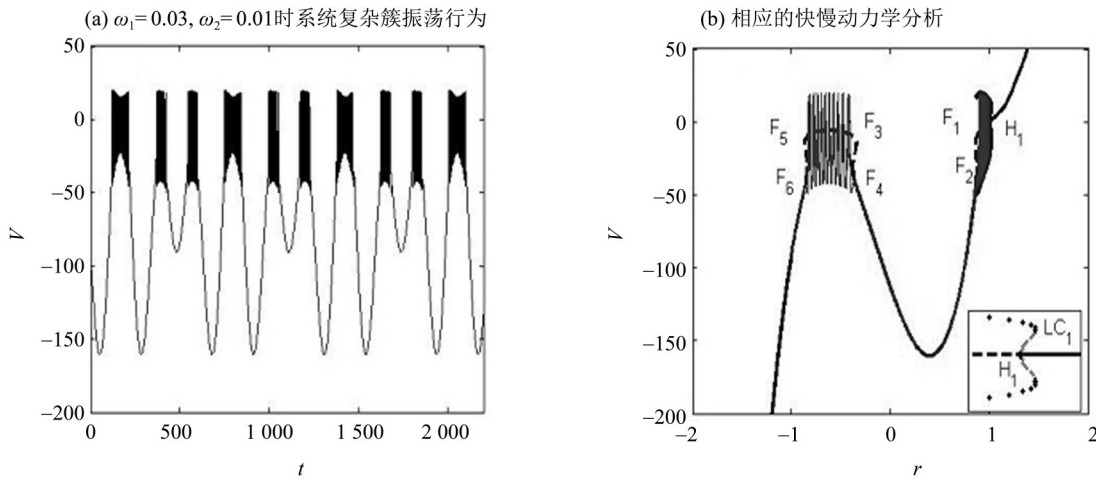


图2 $\omega_1 = 0.03, \omega_2 = 0.02$ 时的时间序列图及其相应的机理分析
 Fig. 2 Time series and the corresponding analysis with $\omega_1 = 0.03, \omega_2 = 0.02$

表3 $\omega_1 = 0.03, \omega_2 = 0.02$ 时余维-1 相关数据

Table 3 Related data about the codimension -1 bifurcation points with $\omega_1 = 0.03, \omega_2 = 0.02$

分岔点	(r, V)	特征值
F_1	$(0.866\ 408\ 35, -14.917\ 224)$	$\lambda_1 = -4.584\ 26, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = 3.587\ 92$
F_3	$(-0.342\ 175, -14.917\ 224)$	$\lambda_1 = -4.584\ 26, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = 3.587\ 92$
F_5	$(-0.865\ 143, -14.917\ 224)$	$\lambda_1 = -4.584\ 26, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = 3.587\ 92$
F_2	$(0.877\ 882\ 97, -30.427\ 961)$	$\lambda_1 = -6.419\ 94, \lambda_2 = -0.447\ 282, \lambda_3 = 0$
F_4	$(-0.382\ 665\ 5, -30.427\ 961)$	$\lambda_1 = -6.419\ 94, \lambda_2 = -0.447\ 287, \lambda_3 = 0$
F_6	$(-0.836\ 127, -30.427\ 961)$	$\lambda_1 = -6.419\ 94, \lambda_2 = -0.447\ 282, \lambda_3 = 0$
H_1	$(1.0152\ 53, 0.585\ 525)$	$\lambda_1 = -5.244\ 58, \lambda_{2,3} = \pm 2.229\ 64i$ 第一李雅普诺夫系数为 $0.000\ 207\ 263\ 9 > 0$

系统产生了混合簇模式振荡(Han et al., 2015)其中2个子簇属于“fold/fold”型簇振荡, 另外一个子簇属于“fold/SNIC”型簇振荡. 系统的分岔图只有一个极值点 P_1 , 这个极值点就对应着整个簇振荡波形的最低点.

2.3 $\omega_1 = 0.04, \omega_2 = 0.01$ 时簇发振荡机理分析

由图3(b)可以看出, 在这组激励频率下, 虽然系统的平衡点曲线有相似的结构, 但平衡点曲线曲折增加, 致使极值点的个数也随之增多, 相应簇振荡的相图也变得复杂. 与图2(b)相比, 平衡点的分岔曲线继续向左延伸, 增加了两个fold分岔点 F_7, F_8 以及一个Hopf分岔点 H_2 . 但由于这3个点对应的慢变参数值均小于-1(见表4). 因此系统的轨线不会经过这3个余维-1分岔点, 但会经过稳定的平衡点分岔曲线 E_4 . 和前面两种情况类似, 假定轨线一开始位于最左侧的平衡点曲线 E_4 上, 则它先沿着稳定的平衡点向极值点 P_2 (右方)移动, 随后轨线跳跃到稳定的平衡点曲线 E_3 上. 之后的运动轨迹和情形B类似, 即依次经过平衡点曲线 $E_3 \rightarrow$ 不稳定的鞍点曲线 \rightarrow 平衡点曲线 $E_2 \rightarrow$ 稳定的极限环, 继续向右运动直至 r 的最大值, 随后折回向左运动, 至此完成半个周期的运动, 剩下半个周期的运动与之对称. 因此在这组频率下系统同样处于混合簇模式振荡放电状态, 并且这里的混合簇模式也由3个子簇构成. 和情形B相比, 现在平衡点的数目增加了, 这就使得轨线在两条稳定的平衡点曲线 E_4 和 E_3 发生了跳跃, 相应地, 系统轨线在静息态中有一次大幅度的弯曲跳跃. 系统的分岔图有两个极值点, 极值点 P_2 对应整个簇振荡波形的最低点, 极值点 P_1 对应子-簇振荡波形的最低点.

3 结 论

当动力系统具有相较于系统固有频率远为更小的周期激励频率时, 系统会表现出明显的多尺度效应,

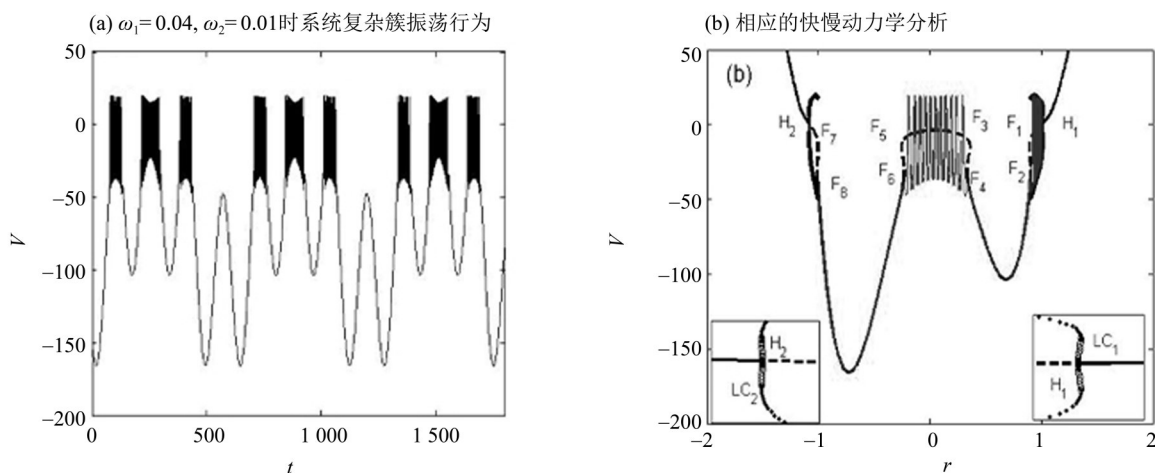


图3 $\omega_1 = 0.04, \omega_2 = 0.01$ 时的时间序列图及其相应的机理分析
 Fig. 3 Time series and the corresponding analysis with $\omega_1 = 0.04, \omega_2 = 0.01$

表 4 $\omega_1 = 0.04, \omega_2 = 0.01$ 时余维-1 相关数据

Table 4 Related data about the codimension -1 bifurcation points with $\omega_1 = 0.04, \omega_2 = 0.01$

分岔点	(r, V)	特征值
F ₁	(0.895 959 81, -14.917 224)	$\lambda_1 = -4.584 26, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = 3.587 92$
F ₃	(0.359 696 16, -14.917 224)	$\lambda_1 = -4.584 26, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = 3.587 92$
F ₅	(-0.253 970 55, -14.917 224)	$\lambda_1 = -4.584 26, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = 3.587 92$
F ₇	(-1.001 685 4, -14.917 224)	$\lambda_1 = -4.584 26, \lambda_2 = 0, \lambda_3 = 3.587 92$
F ₂	(0.906 050 78, -30.427 961)	$\lambda_1 = -6.419 94, \lambda_2 = -0.447 282, \lambda_3 = 0$
F ₄	(0.332 013 3, -30.427 961)	$\lambda_1 = -6.419 94, \lambda_2 = -0.447 287, \lambda_3 = 0$
F ₆	(-0.230 163, -30.427 961)	$\lambda_1 = -6.419 94, \lambda_2 = -0.447 282, \lambda_3 = 0$
F ₈	(-1.007 900 8, -30.427 961)	$\lambda_1 = -6.419 94, \lambda_2 = -0.447 282, \lambda_3 = 0$
H ₁	(1.010 636 3, 0.585 526)	$\lambda_1 = -5.244 58, \lambda_{2,3} = \pm 2.229 64i$ 第一李雅普诺夫系数为 0.000 208 733 9 > 0
H ₂	(-1.082 114 4, 0.585 526)	$\lambda_1 = -5.244 58, \lambda_{2,3} = \pm 2.229 64i$ 第一李雅普诺夫系数为 0.000 203 504 7 > 0

从而会产生复杂的簇振荡模式. 使用 Moivre 公式建立多个周期激励之间的关系, 并将其约化为单一慢变量, 即慢变参数的函数, 并基于此函数分析系统的平衡点与稳定性. 研究表明不同的双激励频率所对应的快子系统不同, 因此相应的系统的平衡点及其分岔结构也有所不同. 通过对比 3 组不同的激励频率下的平衡曲线及其分岔图, 发现不同的参频激励会使得系统的平衡点数目发生改变, 从而致使平衡点曲线产生了更多的曲折次数, 因此系统的簇振荡模式也更加复杂. 本文的研究结果表明不同的双频激励可以导致系统产生丰富的混合簇模式行为, 是外界激励作用于神经元放电活动的新看法.

参考文献:

孟盼, 黄榕波, 董健卫, 2016. 两房室锥体神经元模型的分岔分析[J]. 广东药学院学报, 32(5): 654-657.
 孟盼, 陆启韶, 赵勇, 等, 2016. 两房室神经元模型的同步簇放电的动力学分析[J]. 动力学与控制, 14(6): 566-571.
 孟盼, 陈艳美, 董健卫, 2020. 周期激励下的前包钦格呼吸神经元的簇振荡现象研究[J]. 数学的实践与认识, 50(8): 149-157.
 汪云九, 2006. 神经信息学—神经系统的理论和建模[M]. 北京: 高等教育出版社.
 王青云, 石霞, 陆启韶, 2008. 神经元耦合系统的同步动力学[M]. 北京: 科学出版社.

- 严冬梅, 2019. 周期激励下一类耦合 Duffing 系统快慢动力学行为研究[D]. 金华: 浙江师范大学.
- 张晓芳, 吴磊, 毕勤胜, 2017. 不同激励频率比下复合模态振荡的结构特性分析[J]. 中国科学: 技术科学, 47(6): 666-674.
- BI Q S, ZHANG R, ZHANG Z D, 2014. Bifurcation mechanism of bursting oscillations in parametrically excited dynamical system[J]. Appl Math Comput, 243(1): 482-491.
- HAN X J, BI Q S, 2011. Bursting oscillations in Duffing's equation with slowly changing external forcing[J]. Commun Nonlinear Sci Numer Simul, 16(8): 4146-4152.
- HAN X J, BI Q S, JI P, et al, 2015. Fast-slow analysis for parametrically and externally excited systems with two slow rationally related excitation frequencies[J]. Phys Rev E, 92: 012911.
- HAN X J, LIU Y, BI Q S, et al, 2019. Frequency-truncation fast-slow analysis for parametrically and externally excited systems with two slow incommensurate excitation frequencies[J]. Commun Nonlinear Sci Numer Simul, 72: 16-25.
- HAN X J, XIA F B, ZHANG C, et al, 2017. Origin of mixed-mode oscillations through speed escape of attractors in a Rayleigh equation with multiple-frequency excitations[J]. Nonlinear Dynam, 88(4): 2693-2703.
- IZHIKEVICH E, 2000. Neural excitability, spiking, and bursting [J]. Int J Bifurcat Chaos, 10(6): 1171-1266.
- LISMAN J E, 1997. Bursts as a unit of neural information: Making unreliable synapses reliable[J]. Trends Neurosci, 20(1): 38-43.
- MENG P, JI Q B, DONG J W, 2019. Bursting analysis for the pre-Bötzinger complex with periodic forcing[J]. AIP Adv, 9: 065010.
- RINZEL J, 1985. Ordinary and partial differential equations[M]. Berlin: Springer-Verlag.
- WEI M K, JIANG W A, MA X D, et al, 2021. Compound bursting dynamics in a parametrically and externally excited mechanical system [J]. Chaos, Solitons Fractals, 143: 110605.

(责任编辑 冯兆永)