

# ML神经元的放电模式及时滞对神经元同步的影响\*

张艳娇<sup>1</sup> 李美生<sup>1</sup> 陆启韶<sup>2</sup>

(1. 北京航空航天大学数学系, 数学、信息与行为教育部重点实验室, 北京 100191) (2. 北京航空航天大学理学院, 北京 100191)

**摘要** 研究了单个 ML 神经元的放电模式及其动力学特征. 通过快慢动力学分析得出随着参数的变化, 神经元可以呈现出静息态、簇放电及峰放电等多种放电模式. 本文同时研究了耦合强度和时滞对突触耦合的两个神经元同步的影响. 在无时滞时, 随着耦合强度的增大, 耦合神经元的在相同步得到增强. 而在某段时滞范围内, 神经元在比较小的耦合强度下就能达到同步, 这说明有效的时滞能够增强同步. 此外, 时滞只能在某些耦合强度下才对耦合系统的同步起作用.

**关键词** 簇放电, 峰放电, 快慢动力学分析, 同步, 时滞

## 引言

神经元(neuron)作为神经系统的基本结构单位,本身就是一个复杂的非线性动力系统,其放电活动体现了丰富的非线性动力学行为. 长期以来国内外学者采用多种方法来研究神经元放电的节律模式,文献[1]用快慢动力学方法分析了参数及耦合强度对 Butera 起搏器细胞放电模式的影响,证明了快慢动力分析是一种研究簇放电机理的有效方法. 研究发现单个神经元的放电模式是很复杂的,有时甚至是不规则的<sup>[2]</sup>,但神经元集群则可以通过同步行为来传递生物信息或者产生规则的节律行为. 同步是自然界中一种基本的非线性行为,它广泛的存在于物理界及生物界中,最近已经引起了研究者的广泛关注<sup>[3-6]</sup>. 研究者利用数值模拟或理论证明的方法得到了耦合振子同步的一系列研究成果,这些研究成果在神经生物学中得到了运用. 为了了解信息在大脑中的操作过程,科学家们建立了一系列的神经元模型,如 Hindmarsh-Rose (HR), Fitzhugh-Nagumo (FHN), Morris-Lecar (ML) 和 Chay 模型等. 通过研究这些模型的动力学行为,耦合神经元的集群行为得到了研究.

神经元间信息传递的一种重要方式是突触传递. 突触传递包括电突触传递及化学突触传递. 王青云<sup>[7]</sup>等研究了两个电耦合的 ML 神经元的混沌同步行为,结果发现了一种从非集群行为到完全同

步行为的新的转化模式. 石霞、陆启韶<sup>[8,9]</sup>研究了电耦合的 HR 神经元的完全同步行为,结果表明不管神经元最初是周期放电还是混沌放电,在足够大的耦合强度下,全同的神经元最终都会达到完全同步. 另外,两个电耦合的混沌 Chay 神经元的相位同步在文献[10]中得到了研究,结果表明两个不同的神经元起搏器随着耦合强度的增大经历了从相位同步到几乎完全同步的转迁.

众所周知,耦合神经元间的信息传递并不是瞬时的,神经元间有限的信息传递速度及突触间的信息操作时间造成了传递的延迟,例如树突纤维中信号的传递速率是 1m/s,这就造成了信息在大脑皮层网络中传递时高达 80ms 的时滞<sup>[11]</sup>,因此,在真实神经元间信息的传递过程中时滞是不可避免的. Dhamala 等<sup>[12]</sup>通过对时滞耦合的 HR 神经元的同步稳定性的分析,给出了一个时滞耦合的 HR 神经元网络同步的一个主稳定性方程,通过数值仿真表明有效的时滞对神经元完全同步的促进作用. 文献[13]的研究也证实时滞可以增强耦合神经元系统的同步,同时还发现时滞可以诱发耦合神经元呈现丰富的放电模式,并且达到同步的耦合神经元一定处于周期激发模式. 文献[14]研究了一对混沌 Chay 神经元的同步作用,结果表明在有效的时滞下两神经元的在相簇同步可以得到增强.

本文研究了单个 ML 神经元的放电模式及两个具有抑制性化学突触耦合的 ML 神经元的同步

问题,通过引进相似函数  $S(0)$  研究了时滞对耦合混沌的 ML 神经元同步的影响.

### 1 单个 ML 神经元的快慢动力分析

Morris-Lecar 神经元模型是描述北极鹅肌肉纤维的电活动的一个神经元模型. 这个模型能模拟现实神经元的激发和恢复的特性. 此模型包含了产生快变动作电位的一个  $Ca^{2+}$  流和一个  $K^+$  流. 与此同时,为了维持静息态处的恒定电位,还考虑了一个漏电流. 二维的 ML 神经元模型由下面的微分方程给出:

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= g_{Ca}m_{\infty}(V)(V_{Ca} - V) + g_k W(V_k - V) + g_l(V_l - V) - I \\ \frac{dW}{dt} &= \lambda(V)(W_{\infty}(V) - W) \end{aligned} \quad (1)$$

这里  $m_{\infty}(V)$ ,  $W_{\infty}(V)$  和  $\lambda(V)$  分别表示如下:

$$\begin{aligned} m_{\infty}(V) &= 0.5(1 + \tanh \frac{V - V_a}{V_b}) \\ W_{\infty}(V) &= 0.5(1 + \tanh \frac{V - V_c}{V_d}) \\ \lambda(V) &= \frac{1}{3} \cosh \frac{V - V_c}{2V_d} \end{aligned}$$

这里  $t$  是时间变量,  $V$  是神经元的膜电位,  $W$  是  $K^+$  离子通道的活化概率. 在本章的研究中,系统参数设置为:  $g_{Ca} = 1.2, g_k = 2.0, g_l = 0.5, V_k = -1.1, V_l = -0.5, V_a = -0.01, V_b = 0.15, V_c = 0.1, V_d = 0.05$ . 对这些参数的详细解释可以参考文献[15]. 在这些参数中,我们选择  $V_{Ca}$  作为控制参数. 为了在 ML 模型中产生丰富的放电模式,我们引入一个慢子系统如下:

$$\frac{dI}{dt} = \mu(0.2 + V) \quad (2)$$

这里  $\mu$  是一个小常数,我们取  $\mu = 0.005$ . 在这种情况下,  $I$  是一个慢变量,  $V$  和  $W$  是两个快变量,从而构成了一个双时间尺度系统. 我们把由系统(1)和(2)组成的微分系统称作是改进的 ML 神经元模型,在本文的研究中仍然简称为 ML 模型.

当参数  $V_{Ca}$  改变时,ML 神经元呈现丰富的激发行为. 例如各种各样的周期和混沌模式等等. 图 1 表明了峰峰间期 ( $ISI$ ) 随着参数  $V_{Ca}$  的变化图. 由图可知当  $V_{Ca} \leq 0.338$  时,神经元呈现静息态,此时对应着方程(1)(2)的一个平衡点. 当  $0.338 < V_{Ca} < 0.826$  时,神经元呈周期放电模式. 当  $0.826 \leq V_{Ca} \leq 0.85$  时,神经元经倍周期分岔呈现混沌状态. 当

$V_{Ca} \geq 0.85$  时,峰峰间期序列经逆倍周期分岔又恢复到周期放电模式.

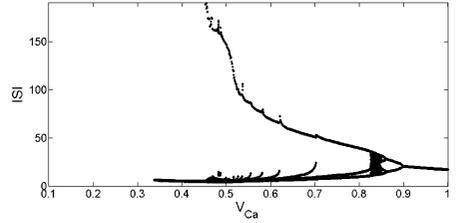


图 1 单个 ML 神经元的峰峰间期 ( $ISI$ ) 随着参数  $V_{Ca}$  变化的分岔图  
Fig. 1 The bifurcation diagram of ISI versus the parameter  $V_{Ca}$  in the ML neuron model

我们可以应用快慢动力学来分析放电模式的动力学行为. 不失一般性,只选取  $V_{Ca} = 0.2, 0.6$  和  $1$  的情况. 快子系统关于慢变量  $I$  的平衡点曲线在  $(I, V)$  平面内构成一条 Z 形曲线(图 2). Z 形曲线由三部分组成:上支、中支和下支. 上支最初是稳定的焦点(实线),随着  $I$  的增加,稳定的焦点经过亚临界 Hopf 分岔点 HB 变为不稳定的焦点(虚线). 中支由不稳定的鞍点(虚线)组成,下支对应着稳定结点. 图中  $V_{min}$  和  $V_{max}$  表示不稳定极限环对应的动作电位的最大值和最小值. 同时周期放电模式对应的闭曲线和慢子系统的零值线也被叠加在图 2(a)(b)中,零值线下方满足  $dI/dt < 0$ ,零值线上方满足  $dI/dt > 0$ .

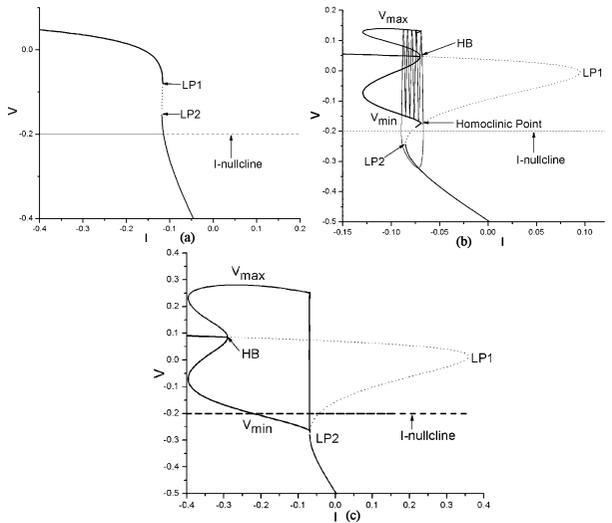


图 2 快子系统关于慢变量  $I$  的分岔图  
(a)  $V_{Ca} = 0.2$  (b)  $V_{Ca} = 0.6$  (c)  $V_{Ca} = 1$   
Fig. 2 The bifurcation diagram for the fast subsystem  
(a)  $V_{Ca} = 0.2$  (b)  $V_{Ca} = 0.6$  (c)  $V_{Ca} = 1$

当  $V_{Ca} = 0.2$  时,慢子系统的零值线交于 Z 形曲线的下支(见图 2(a)),此时,交点对应着整个系统的一个平衡点,神经元处于静息态.

当  $V_{Ca} = 0.6$  时,慢子系统的零值线交  $Z$  形曲线于  $LP2$  及同宿轨分岔点之间(见图 2(b)),此时存在一个双稳区域,即包围不稳定焦点的稳定极限环和稳定结点共存的区域,簇放电发生. 静息态时放电轨道沿着  $Z$  形曲线的下支向左运动,当轨道到达点  $LP2$  时,平衡点发生鞍结分岔,系统由静息态转为连续放电状态,此时极限环是唯一的吸引子. 当运动超过慢子系统的零值线时,  $I$  开始增加,放电轨道向右运动. 随着  $I$  的增加,系统连续发放 5 个放电尖峰,直至遇到由鞍点组成的中支而结束,放电状态经鞍点的同宿轨分岔而消失,因此系统的轨线返回到  $Z$  形分岔曲线的下支,这就完成了一次放电.

当  $V_{Ca} = 1$  时,慢子系统的零值线交  $Z$  形曲线于同宿轨分岔点的上方,此时不存在双稳区域,放电轨道一直在周期轨的附近区域,因此系统持续放电(见图 2(c)).

由图 3 可知,随着  $V_{Ca}$  的增大,慢子系统的零值线与  $Z$  形曲线下支的距离增大,因此,放电轨道在下支上的运动速度越来越快,神经元处于静息态的时间相应变短,当  $V_{Ca}$  足够大时,系统持续放电. 因此随着  $V_{Ca}$  的增大,神经元的放电模式由静息态到簇放电最后变为峰放电.

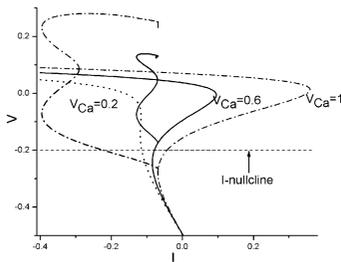


图 3 快子系统的分岔图随着参数  $V_{Ca}$  增长的变化图

Fig. 3 Dependence of the bifurcation structure of (1) on  $V_{Ca}$

## 2 时滞对化学突触耦合的 ML 神经元同步的增强作用

下面我们研究两个具有抑制性化学耦合的混沌 ML 神经元的同步. 它们的动力行为由下面的时滞微分方程组来控制:

$$\begin{aligned} \frac{dW_{1,2}}{dt} &= g_{Ca} m_{\infty}(V)(V_{Ca} - V_{1,2}) + g_k W(V_k - V_{1,2}) + g_1(V_l - V) - I_{1,2} + \\ &\frac{H_{syn}(V_{syn} - V_{1,2})}{1 + \exp\{-\sigma[V_{2,1}(t - \tau) - \theta]\}} \\ \frac{dV_{1,2}}{dt} &= \lambda(V_{1,2})(W_{\infty}(V_{1,2}) - W_{1,2}) \end{aligned}$$

$$\frac{dI_{1,2}}{dt} = \mu(0.2 + V_{1,2}) \quad (3)$$

这里  $H_{syn}$  是耦合强度,  $\tau$  是时滞, 指标 1 (或 2) 代表神经元 1 (或 2),  $V_{syn}$  是神经元突触可逆电位, 它依赖于前突触神经元和受体的类型. 耦合是兴奋的还是抑制的依赖于  $V_{syn}$  的取值, 当  $V_{syn} > V_e$  时, 耦合是兴奋的, 反之是抑制性化学耦合. 此处  $V_e$  是神经元的平衡电位<sup>[16]</sup>.  $\theta$  是突触阈值, 当动作电位超过阈值时, 前突触神经元开始对后突触神经元作用.  $\sigma$  是兴奋或抑制开始的比率常数.

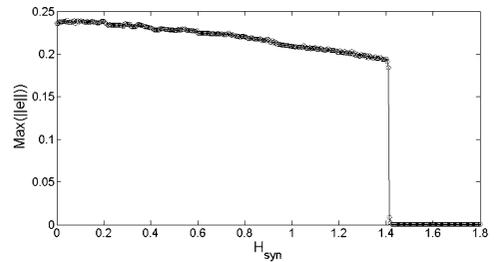


图 4  $\|e\|$  的极大值随着耦合强度的变化图

Fig. 4 The maximum of  $\|e\|$  versus the coupling strength  $H_{syn}$

设置参数如下:  $V_{syn} = -0.5$ , 它保证了神经元之间相互作用是抑制的. 突触阈值  $\theta = -0.35$ , 比率常数  $\sigma = 5$ , 其它参数如前所示. 为了使单个神经元处于混沌的激发模式, 选择参数  $V_{Ca} = 0.84$ .

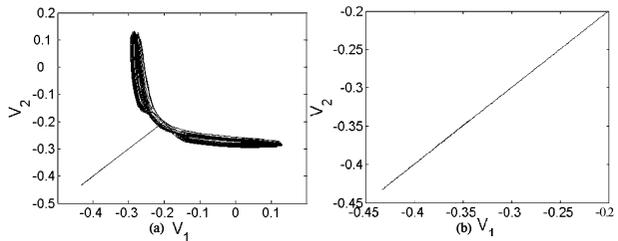


图 5  $(V_1, V_2)$  平面上的相位图 (a)  $H_{syn} = 1.43$ , (b)  $H_{syn} = 1.45$

Fig. 5 The corresponding phase portraits on  $(V_1, V_2)$ .

plane for (a)  $H_{syn} = 1.43$ , (b)  $H_{syn} = 1.45$

首先研究无时滞时两抑制性化学突触耦合的 ML 神经元的同步(即  $\tau = 0$ ). 取  $\|e\| = \frac{1}{3}(|e_1| + |e_2| + |e_3|)$ , 这里  $e_1 = V_2 - V_1, e_2 = W_2 - W_1, e_3 = I_2 - I_1$ , 若  $\lim_{t \rightarrow \infty} \max \|e\| = 0$ , 这意味着耦合神经元完全同步的发生. 图 4 表明了  $\|e\|$  的极大值随着耦合强度的变化情况, 很显然, 当耦合强度  $H_{syn} \geq 1.43$  时, 耦合的神经元达到了完全同步状态. 为了更清楚地看到这一同步过程, 我们分别取  $H_{syn} = 1.4$  和  $1.45$ . 图 5 显示了  $(V_1, V_2)$  平面上的相图. 很显然, 当  $H_{syn} \geq 1.43$

时,两耦合的 ML 神经元实现在相同步.

接着研究时滞对化学耦合的 ML 神经元同步的影响. 由图 4 可知,当  $H_{syn} \in [0, 1.43]$  时,两个无时滞的化学突触耦合的 ML 神经元不能达到完全同步. 为了研究具有时滞的化学突触耦合的 ML 神经元的同步,我们引入一个统计量,相似函数如下<sup>[17]</sup>:

$$S(\tau_1) = \left\{ \frac{\langle (V_1(t) - V_2(t - \tau_1))^2 \rangle}{(\langle V_1^2(t) \rangle \langle V_2^2(t) \rangle)^{1/2}} \right\}^{\frac{1}{2}}$$

这里  $\langle \cdot \rangle$  表示对时间的平均,这个函数度量了两个信号  $V_1(t)$  和  $V_2(t)$  的时间相关. 如果两个信号是独立的,对所有的  $\tau_1, S(\tau_1) \neq 0$ ; 如果对于某个  $\tau_1$ ,使得  $S(\tau_1) \approx 0$ ,那么在两个信号之间存在一个时间滞后  $\tau_1$ ;特别的当耦合系统是完全同步的状态时,那么在  $\tau_1 = 0$  处,  $S(\tau_1) = 0$ . 事实上,  $S(\tau_1)$  越小,两个信号  $V_1(t)$  和  $V_2(t)$  有越大的相关性. 从同步的观点来讲,就是两耦合系统的同步程度增加. 本文中仅研究  $\tau_1 = 0$  的情况. 图 6(a) 给出了相似函数  $S(0)$  在参数平面  $(H_{syn}, \tau)$  上的变化图,可以明显地看到在参数平面  $(H_{syn}, \tau)$  上存在着一些区域,这些区域里相似函数  $S(0)$  的值变成了零,这意味着耦合神经元同步区域的出现. 图 6(b) 为固定  $\tau = 6$  时,  $S(0)$  随着耦合强度  $H_{syn}$  的变化图. 由此可知,时滞的出现使得耦合神经元在较小的耦合强度下就能达到完全同步.

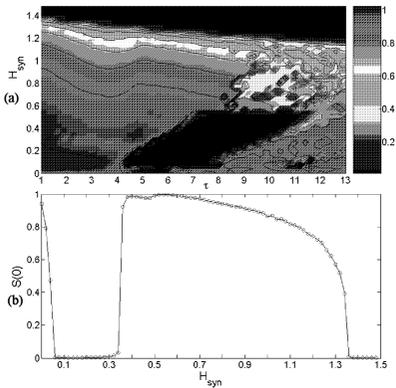


图 6 (a) 在两参数平面  $(\tau, H_{syn})$  上,  $S(0)$  大小的变化; (b) 当固定  $\tau = 6$  时,  $S(0)$  随着耦合强度  $H_{syn}$  的变化

Fig. 6 (a) The contour plot of  $S(0)$  in  $(\tau, H_{syn})$ -parameter plane, where the grey scale table on the bar shows its variation; (b)  $S(0)$  versus the coupling strength  $H_{syn}$  for  $\tau = 6$

为了从数值上更清楚地看这个结果,我们选择耦合强度  $H_{syn} = 0.14$ , 如图 7(a) 所示,如果没有时滞,两耦合混沌的 ML 神经元不能达到完全同步. 然

而,当取时滞  $\tau = 6$  时,两耦合神经元的完全同步发生,因此时滞能增强耦合神经元的同步. 而且从图 6(a) 可以清楚地看到,仅仅在一个有效的时滞区间,它大约是  $\tau \in (5, 10)$ , 完全同步才能有效地被增强,对于较大或者较小的时滞,完全同步不能发生.

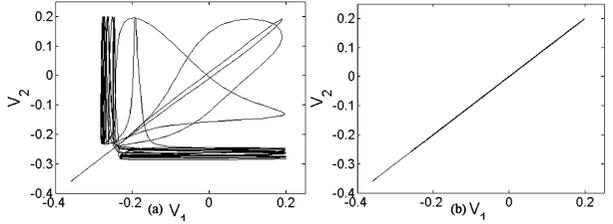


图 7 当固定耦合强度  $H_{syn} = 0.14$  时,膜电位  $V_2$  关于  $V_1$  的相位图: (a)  $\tau = 0$  (b)  $\tau = 6$   
Fig. 7 The membrane potential  $V_1$  versus  $V_2$  for the coupling strength  $H_{syn} = 0.14$  (a)  $\tau = 0$  (b)  $\tau = 6$

研究资料表明,在相距几厘米的脑区之间的神经元同步能发生<sup>[14]</sup>. 上面的结果表明在小时滞耦合情形下,耦合神经元达到集体的同步运动是可能的. 因此,适当的时滞看起来有利于在脑区里实现神经元的同步.

### 3 结论

研究了单个 ML 神经元的放电模式,及时滞对耦合的混沌 ML 神经元同步的影响. 随着参数的增加,单个 ML 神经元表现出丰富的放电模式. 例如静息态、簇放电及峰放电. 我们用快慢动力学的方法研究了神经元放电模式的动力学特征.

然后,我们通过计算相似函数  $S(0)$  研究了时滞对耦合的混沌 ML 神经元同步的影响,表明有效的时滞能增强耦合神经元的同步. 本文的结果对耦合神经元的集群运动的研究有参考价值.

### 参 考 文 献

- 1 Best J, Borisyuk A, Rubin J, et al. The dynamic range of bursting in a model respiratory pacemaker network. *Journal of Applied Dynamical Systems*, 2005, 4: 1107 ~ 1139
- 2 Yang Z Q, Lu Q S, et al. GWN-induced bursting, spiking, and random subthreshold impulsing oscillation before Hopf bifurcations in the Chay model. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2004, 14: 4143 ~ 4159
- 3 S. Boccaletti, J. kurths, G. Osipov, et al. The synchronization of chaotic systems. *Physics Reports*, 2002, 366: 1 ~ 101

- 4 Shuai J W and Durand D W ,Phase synchronization in two coupled chaotic neurons. *Physics Letters A*,1999,264: 289 ~ 297
- 5 Rossoni E,Chen Y H,Ding M Z,et al. Stability of synchronous oscillations in a system of Hodgkin-Huxley neurons with delayed diffusive and pulsed coupling. *Physical Review E*,2005,71: 061904
- 6 郑艳红,陆启韶. 时滞影响下的环式耦合混沌神经元同步. 动力学与控制学报,2008,6(3): 208 ~ 212 (Zheng Yanhong,Lu Qishao. Synchronization in ring coupled chaotic neurons with time delay. *Journal of Dynamics and Control*,2008,6(3): 208 ~ 212 (in Chinese))
- 7 Wang Qingyun,Lu Qishao,Wang Haixia. Transition to complete synchronization in two coupled chaotic neurons. *Chinese Physics*,2005,14: 2189 ~ 2195
- 8 Shi Xia,Lu Qishao. Firing patterns and complete synchronization of coupled Hindmarsh-Rose neurons. *Chinese Physics*,2005,14: 77 ~ 85
- 9 Shi Xia,Lu Qishao. Complete synchronization of coupled Hindmarsh-Rose neurons with ring structure. *Chinese Physics Letters*,2004,21: 1695 ~ 1698
- 10 Shi Xia,Lu Qishao. Phase synchronization in electrically coupled different neuronal pacemakers with the Chay model. *Chinese Physics Letters*,2005,22: 547 ~ 550
- 11 Dhamala M ,Jirsa V K ,Ding M Z. Transitions to synchrony in coupled bursting neurons. *Physical Review Letters*,2004,92: 028101
- 12 Dhamala M ,Jirsa V K ,Ding M Z. Enhancement of neural synchrony by time delay. *Physical Review Letters*,2004,92: 074104
- 13 Wang Qingyun,Lu Qishao. Time delay-enhanced synchronization and regularization in two coupled chaotic neurons. *Chinese Physics Letters*,2005,22: 543 ~ 546
- 14 Wang Qingyun,Lu Qishao,Zheng Yanhong. Conduction delay-aided synchronization in two coupled Chay neurons with inhibitory synapse. *Acta biophysica sinica*,2005,21: 449 ~ 456
- 15 Morris C ,Lecar H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophysical Journal*,1981,35:193 ~ 213
- 16 Tsumoto K,Yoshinaga T,Kawakami H. Bifurcations in synaptically coupled BVP neurons. *International Journal of Bifurcation and Chaos*,2001,11: 1053 ~ 1064
- 17 Rosenblum M G,Pikovsky A S,Kurths J. From phase to lag synchronization in coupled chaotic oscillators. *Physical Review Letters*,1997,78: 4193 ~ 4196

## FIRING PATTERNS AND THE EFFECT OF TIME-DELAY COUPLING ON SYNCHRONIZATION OF TWO COUPLED CHAOTIC ML NEURONS\*

Zhang Yanjiao<sup>1</sup> Li Meisheng<sup>1</sup> Lu Qishao<sup>2</sup>

(1. Department of Mathematics,Beihang University,LIMB of the Ministry of Education,Beijing 100191,China)

(2. Division of General Mechanics,School of Science,Beihang University,Beijing 100191,China)

**Abstract** The firing activities of a single ML neuron was explored according to the fast/slow dynamical analysis, and the synchronization of two coupled chaotic Morris-Lecar(ML) neurons with chemical synaptic was investigated. It is shown that two coupled chaotic neurons with simple inhibition coupling can synchronize in phase when the coupling strength is larger than a certain critical value. When the conduction delay is considered,the two coupled neurons may achieve synchronization at a low coupling strength by an efficient time delay. But the time delay has the effect on synchronization and chaotic motion of coupled neurons only in certain coupling strength ranges.

**Key words** bursting, spiking, fast/slow dynamics analysis, synchronization, time delay