

神经元模型的复杂动力学:分岔与编码*

王海侠¹ 陆启韶² 郑艳红³

(1. 南京理工大学理学院, 南京 210094) (2. 北京航空航天大学理学院, 北京 100191)

(3. 福建师范大学数学与计算机科学学院, 福州 350007)

摘要 研究了改进的 Morris - Lecar (ML) 神经元模型的放电节律模式和模式转化的峰峰间期 (interspike intervals, ISIs) 分岔结构, 通过调节模型中的两个重要参数 μ 和 V_k , 发现对于固定的 μ , 改变 V_k , 神经元呈现出从倍周期级联分岔到加周期分岔的复杂结构, 放电模式从静息态转化为周期、混沌簇放电状态; 若选取此分岔过程中的某一 V_k 值, 对 μ 进行调节, 呈现出的 ISIs 分岔结构在很大程度上取决于单个神经元的放电节律模式, 且单个神经元处于混沌簇放电时, μ 带来的分岔动力学行为较丰富. 由于神经元能够通过动作电位对信息进行编码, 所以我们推测, 研究神经元的放电节律模式和动作电位的 ISIs 分岔结构能为理解神经信息编码机制提供线索.

关键词 分岔, 峰峰间期, 神经编码

引言

神经元所携带的信息蕴含在神经脉冲序列的时间模式之中, 这种模式复杂多变, 表现为各种各样的放电节律. 通过对放电节律模式以及它们之间转化机制的认识, 我们能够认识真实的神经脉冲序列是由怎样的一些基本节律构成的; 反过来, 也能够认识产生这些脉冲序列的神经元所受的外界刺激, 这就是编码和解码的问题^[1].

除了大量的神经电生理实验外, 在国际上, Rinzel, Terman, Wang^[2-4] 等一批神经科学家对各种理论模型进行数值仿真, 发现了丰富的放电模式及其转换方式. Izhikevich 利用快慢动力学分岔分析方法对各种簇放电模式进行了详细的分类^[5]. 在国内, 任维, 李莉, 古华光等通过实验记录到了大鼠坐骨神经脉冲发放的时间间隔及其放电节律的分岔模式^[6], 结果表明数值模拟和实验结果相一致. 杨卓琴, 陆启韶等通过快慢动力学分析和基本分岔分析研究了外界直流电或内在参数引起的各种类型的簇放电和峰放电模式, 并发现一系列的 ISIs 分岔模式^[7]. 徐建学, 谢勇等人也在实验中发现了系统参数改变对神经元放电节律及其分岔结构的影响^[8].

神经系统的功能在于处理和储存信息, 动作电是神经系统信息传递的基本“语言”, 由它构成了信息传递基本过程. 1926年, 诺贝尔奖获得者 Adrian 提出第一个神经编码的假说, 称为同构编码假说, 即所谓的频率编码观点, 认为神经脉冲发放的平均频率编码了外界环境刺激的强度. 此后人们研究发现在很多情况下并非如此, 于是又陆续提出了时间编码、节律编码、时空编码、动态群体编码、簇编码、同步编码和瞬态编码等不同的编码假说^[9,10]. 但是对于神经科学中这个最基本的问题, 至今还没有得到真正解决, 尤其是编码规律尚待探索. 最近, J. M. González - Miranda 在 Physical Review E 上发表了一篇文章^[11], 文中指出具有块分岔结构的 ISIs 分岔序列能够为我们理解神经元如何通过动作电位对神经信息进行编码提供线索. 这对我们研究节律编码的机制也有很好的启发作用.

本文以改进的 Morris - Lecar (ML) 神经元模型为研究对象, 通过调节模型中的参数发现了丰富的簇放电模式和多种模态的动作电位的峰峰间期分岔图, 我们试图从这些复杂而有一定规则结构的分岔图分析和推测神经信息编码的机理, 并进一步阐明神经放电脉冲串和耦合系统同步放电活动在神经信息编码和信息传递中的重要作用.

1 模型描述

二维 ML 模型由于在不同的参数集合下能表现出不同类型的可兴奋性而被广泛研究^[12],为了更好的描述外界直流激励带来的多稳现象,许多研究者将原来的模型进行改进,把膜电位方程中的电流 I 变成由一个动力学方程控制的线性反馈的电流项 $-u$,从而得到如下形式的三维动力学方程^[5,13,14]:

$$\begin{cases} C \dot{V} = -u - g_l(V - V_l) - g_k w(V - V_k) - \\ g_{ca} m_\infty(V)(V - V_{ca}) \\ \dot{w} = \lambda(D)(w_\infty(V) - w) \\ \dot{u} = \mu(0.2 + V) \end{cases} \quad (1)$$

其中

$$\begin{aligned} m_\infty(V) &= \frac{1}{2} \left(1 + \tanh \frac{V - v_1}{v_2} \right) \\ w_\infty(V) &= \frac{1}{2} \left(1 + \tanh \frac{V - v_3}{v_4} \right) \\ \lambda(V) &= \frac{1}{3} \cosh \frac{V - v_3}{2v_1} \end{aligned} \quad (2)$$

一般称上面的方程组为具有电流反馈的 ML 模型或改进的 ML 模型. 这里 V 代表膜电位, w 代表恢复变量, u 代表慢变调节电流, μ 是时间尺度因子,取为充分小的正数以保证 u 的慢变性,其他参数和变量的意义参见文献[5,13]. 膜电位、电导、电容和电流的单位分别取为 mV、mS/cm²、F/cm²、A/cm². 为了简单起见,下文中的参数在取值时将不再叙述单位. 方程(1)(2)中的参数取值为: $C = 1, V_l = -0.5, V_{ca} = 1, g_l = 0.5, g_k = 2, g_{ca} = 1.2, v_1 = -0.01, v_2 = 0.15, v_3 = 0.1, v_4 = 0.05$. 下面我们将考察 V_k 和 μ 变化对神经元动力学的影响.

2 参数带来的复杂动力学分岔分析

2.1 V_k 带来的复杂动力学

我们首先研究 V_k 对单个神经元动力学性质的影响. 取定 $\mu = 0.005$, 让 V_k 在 $[-1, -0.65]$ 范围内变化,会发现丰富的放电节律模式和放电模式的转化规律^[13].

图1给出了相邻动作电位的峰峰间期序列 $ISIs$ 关于 V_k 的分岔图. 从图1我们看到,随着 V_k 的增大,放电模式从整体上呈现出从倍周期分岔到无

混沌的加周期分岔的转化过程. 从动作电位的时间历程图和快慢动力学分岔分析看,会发现在所考虑的参数变化范围内,神经元发放方波簇放电模式. 例如,取 $V_k = -0.87$ 时,对应着倍周期分岔中的混沌放电模式. 当 $V_k = -0.8$ 时,对应着加周期分岔中的周期4放电模式.

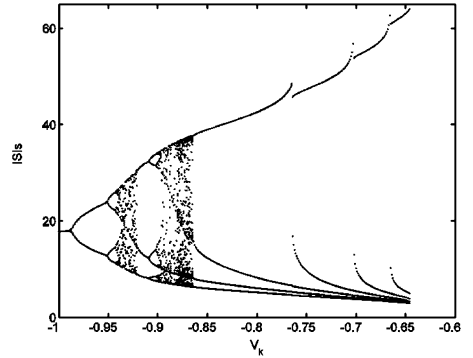


图1 $\mu = 0.005$ 时动作电位的峰峰间期序列 $ISIs$ 关于 V_k 的分岔图
Fig. 1 Bifurcation diagram of interspike intervals (ISIs) vs. V_k with $\mu = 0.005$

倍周期分岔和加周期分岔在神经元模型中是一种非常普遍的分岔结构^[6-8]. 对于本文研究的模型,文献[14,15]中研究了将 V_{ca} 作为控制参数带来的分岔结构,其分岔结构类似于图1.

2.2 μ 带来的复杂动力学

将 V_k 作为参数,调节 V_k 系统呈现出丰富的放电模式和分岔结构,充分显示了系统中参数变化对神经元动力学性质的影响. 下面我们取定某些 V_k 值,让 μ 在区间 $[0, 1]$ 的某个子区间内变化,考察参数 μ 给神经元带来的动力学影响.

首先取 $V_k = -0.87$, 从图1可以看出,当 $\mu = 0.005$ 时,神经元呈现混沌放电模式. 图2(a)给出了动作电位的峰峰间期序列 $ISIs$ 关于 μ 的分岔图. 图2(b)是图2(a)的局部放大图.

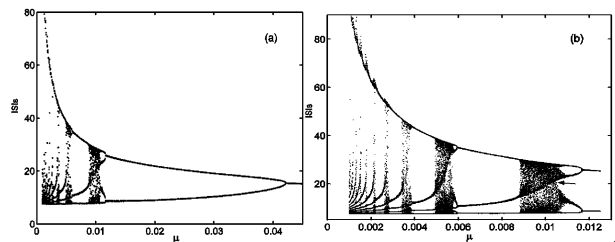


图2 (a) $V_k = -0.87$ 时动作电位的峰峰间期序列 $ISIs$ 关于 μ 的分岔图, (b) (a) 的局部放大图
Fig. 2 (a) Bifurcation diagram of interspike intervals (ISIs) vs. with $V_k = -0.87$, (b) The local enlargement diagram of (a) $\mu = 0.005$

从图2可以发现, μ 从0.001变化到0.045时的分岔结构比较复杂,其分岔结构类似于HR神经元模型中以 r 为参数时的ISIs分岔图^[8].周期1和周期2放电模式分别在 μ 的较大区域内存在,并且 μ 的小扰动不影响整体的分岔结构.随着 μ 的减小,放电模式约在 $\mu=0.0422$ 处从周期1经倍周期分岔,产生周期2放电,接着又经历一个倍周期分岔,产生周期4放电,继而进入混沌放电区域.从图2(b)的局部放大图发现,每片混沌区域分成上下两片,随着参数的变化,两片小的混沌吸引子逐渐合并在一起形成一个片数减半的混沌吸引子,这种现象称为吸引子合并激变现象^[16](图中箭头示意).大约在 $\mu=0.0088$ 附近,第一块混沌区域结束,新的周期3放电区域出现.随着 μ 的进一步减小,系统重复着前面的分岔结构,即周期放电模式通过倍周期分岔进入混沌放电状态,且混沌区域中存在吸引子合并激变现象,然后,混沌放电又经鞍结分岔结束,产生新的周期放电模式,而且每经过一个混沌区域,放电的周期数都增加1,这就是所谓的有混沌的加周期分岔.在参数 μ 的整个变化过程中,周期放电模式和混沌放电模式交替出现.随着 μ 的减小,周期区域的范围在逐渐缩小,而且每一周期区域左边的混沌吸引子的尺寸都比周期区域右边的吸引子的尺寸小,直到最后混沌吸引子消失.

文献[9]中把具有类似于图2的分岔结构称为块结构,其重要特征是放电模式的ISIs分岔图被分成若干个不相邻的块,各个块之间对应着相似的动力学性质.利用统计手段对相邻动作电位峰峰间期的均值、方差等统计量进行统计可初步揭示神经信息编码的机制,这在一定程度上为我们深入理解和探索神经信息编码机制提供线索.

最后我们再选取 $V_k = -0.7$,从图1看出,当 $\mu = 0.005$ 时,神经元呈现周期簇放电模式,且每簇中含有6个放电尖峰.若固定 V_k ,让 μ 变化,图3给出了动作电位的峰峰间期序列ISIs关于 μ 的分岔图.

从图3可以发现,随着参数 μ 的减小,神经元放电模式的转迁过程是典型的无混沌的加周期分岔过程.比较图3和图2,不难发现,从整体上看他们都呈现出比较规则的分岔转迁结构,而且都有加周期分岔,但图2又比图3更复杂,因为在放电模

式的转迁过程中从倍周期分岔进入混沌出现了吸引子合并激变现象.

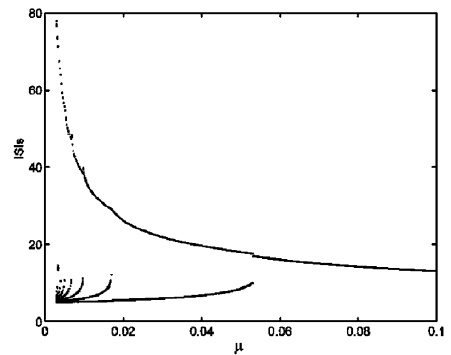


图3 $V_k = -0.7$ 时动作电位的峰峰间期序列ISIs关于 μ 的分岔图

Fig. 3 Bifurcation diagram of interspike intervals (ISIs) vs.

μ with $V_k = -0.7$

3 结论

神经信息处理是当代的科学前沿和热点课题之一,而神经信息的编码问题又是神经信息处理研究中的热点问题.虽然各种编码的机制不同,但是现在普遍认为节律是一种主要的编码方式,因此对神经系统动作电位及其放电模式转化规律的研究就显得尤其重要.本文通过调节改进的三维ML模型中的参数 V_k 和 μ ,结合作电位的ISIs分岔图分析得到几种不同结构的放电模式转化过程,这些不同模式间相互转迁的分岔结构对于阐明节律编码的基本原理有一定的启发作用,这个问题将留待今后解决.

参 考 文 献

- 汪九云等. 神经信息学—神经系统的理论和模型. 北京: 高等教育出版社, 2006 (Wang J Y et. al. Neuroinformatics: theories and models of neural systems. Beijing: Higher Education Press, 2006 (in Chinese))
- Rinzel J, Lee Y S. Dissection of a model for neuronal parabolic bursting. *J. Math. Biol.*, 1987, 25: 653 ~ 675
- Terman D. The transition from bursting to continuous spiking in excitable membrane models. *J. Nonlinear Sci.*, 1992, 2: 135 ~ 182
- Wang X J. Genesis of bursting oscillations in the Hindmarsh-Rose model and homoclinicity to a chaotic saddle. *Physica D*, 1993, 62: 263 ~ 274
- Izhikevich E M. Dynamical systems in neurosciences: the geometry of excitability and bursting. Cambridge: The MIT

- Press, 2005
- 6 Li L, Gu H G et al. A series of bifurcation scenarios in the firing pattern transitions in an experimental neural pacemaker. *Int. J. Bif. and Chaos*, 2004, 14(5): 1813 ~ 1817
 - 7 Yang Z Q, Lu Q S, Li L. The genesis of period – adding bursting without bursting – chaos in the chay mode. *Chaos, Soliton & Fractals*, 2006, 27: 689 ~ 697
 - 8 Xie Y, Xu J X et. al. Dynamical mechanisms for sensitive response of aperiodic firing cells to external stimulation. *Chaos, Soliton & Fractals*, 2004, 22: 151 ~ 160
 - 9 顾凡及, 梁培基. 神经信息处理. 北京: 北京工业大学出版社, 2007 (Gu F J, Liang P J. Neural information processing. Beijing: Beijing University of Technology Press, 2007 (in Chinese))
 - 10 梁培基, 陈爱华. 神经元活动的多电极同步记录及神经信息处理. 北京: 北京工业大学出版社, 2004 (Liang P J, Chen A H. Synchronous recording of multi – electrode in neurons' activity and neural information processing. Beijing: Beijing University of Technology Press, 2004 (in Chinese))
 - 11 González – Miranda J M. Block structured dynamics and neuronal coding. *Phys. Rev. E*, 2005, 72: 051922 – 1 ~ 8
 - 12 Morris C, Lécarr H. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophys. J.*, 1981, 35: 193 ~ 213
 - 13 Wang H X, Lu Q S, Wang Q Y. Generation of firing rhythm patterns and synchronization in the morris – lecar neuron model. *International Journal of Nonlinear Sciences and Numerical Simulation*, 2005, 6(1): 7 ~ 12
 - 14 Wang Q Y, Lu Q S, Wang H X. Transition to complete synchronization via near – synchronization in two coupled chaotic neurons. *Chin. Phys.*, 2005, 14: 2189 ~ 2195
 - 15 张艳娇, 李美生, 陆启韶. ML神经元的放电模式及时滞对神经元同步的影响. 动力学与控制学报, 2009, 7: 19 ~ 23 (Zhang Y J, Li M S and Lu Q S. Firing patterns and the effect of time – delay coupling on synchronization of two coupled chaotic ML neurons. *Journal of Dynamics and Control*, 2009, 7: 19 ~ 23 (in Chinese))
 - 16 Ananthkrishnan N, Sahai T. Crisis critical junctures in the life of a chaotic attractor. *Resonance*, 2001, 6: 19 ~ 33

COMPLEX DYNAMICS OF THE NEURONAL MODEL: BIFURCATION AND ENCODING *

Wang Haixia¹ Lu Qishao² Zheng Yanhong³

(1. School of Science, Nanjing University of Science and Technology, Nanjing 210094, China)

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

(3. School of Mathematics and Computer Science, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China)

Abstract Firing rhythm patterns and the interspike intervals (ISIs) bifurcation structures of the action potential in the modified Morris – Lecar (ML) neuronal model are investigated. By modulating two important control parameters μ and V_k , we find that for some fixed μ , varying V_k , the neuron exhibits a cascade of period doubling bifurcation and period – adding bifurcation leading the system from the silent regime to a periodic and chaotic state dominated by bursting events; While, if we take some peculiar values of V_k based on the former bifurcation diagram, modulating μ can lead to a variety of bifurcation structures which have something to do with the single neuron's firing patterns, moreover, chaotic bursting brings us much richer bifurcation dynamics than periodic bursting. We know that neurons can encode information by use of action potentials, based on this, we infer that study of firing rhythm patterns and ISIs structures can be a clue to understand the mechanism of the neuronal encoding.

Key words bifurcation, interspike intervals (ISIs), neuronal Encoding