

神经元周期放电模式的分岔*

丁学利^{1,2} 李玉叶² 李群宏¹ 古华光² 任维²

(1. 广西大学数学与信息科学学院, 南宁 530004) (2. 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062)

摘要 利用一种可以计算自治非线性系统周期解及周期的改进打靶法, 求解了神经元电活动 Rose - Hindmarsh (R-H) 模型自发放电的周期解和周期; 计算了周期放电的 Floquet 乘子并分析了周期解的分岔, 如倍周期分岔, 鞍 - 结分岔. 研究结果有助于进一步理解神经放电模式转迁的动力学和生物学意义.

关键词 神经放电, 周期解, 分岔, Floquet 乘子, 打靶法

引言

非线性系统的周期解及其分岔是非线性研究的重要的领域之一^[1]. 神经元通过电、化学活动实现神经系统的调节、控制等功能, 是复杂的非线性系统. 其放电活动表现出复杂的非线性现象, 如混沌、随机共振、分岔等^[2-6]. 其中与从平衡点到极限环相关的就有 Hopf 分岔和不变圆的鞍 - 结分岔等^[7,8], 而在不同周期数的周期放电之间的分岔有加周期分岔^[9]等, 还有从周期到混沌的倍周期分岔和切(鞍 - 结)分岔等^[10-12]. 神经元系统是高度的非线性系统, 是含有快慢多个时间尺度的动力系统^[7,8], 这是其能够产生这些复杂非线性现象的原因. 近期的生物学研究表明, 不同的放电模式可能有不同的生物学意义^[13]. 因此, 研究神经元放电模式的分岔具有重要的动力学和生物学意义.

打靶法^[14-16]是广泛地应用于计算各类非线性动力系统的周期解及周期的有效方法, 特别是对于外周期信号激励的非线性系统. 对于自治非线性系统, 由于其周期是未知的, 普通打靶法难以用来求其周期解. 在文献^[16]中, 李德信和徐健学对普通打靶法进行了改进, 将周期也作为一个参数一起参与打靶过程, 可以求解自治非线性系统周期轨道及周期. Floquet 理论^[17,18]通过计算系统周期解的 Floquet 特征乘子是一种有效的判断其稳定性和分岔的方法, 已广泛用于判断周期运动的稳定性及其分岔^[19-21].

到目前为止, 神经系统周期解的分岔的实验和

数值模拟的研究较多^[2-6,10-12], 计算 Floquet 特征乘子进行分岔的研究较少, 虽然已有研究利用软件 Content 或 Matcont 和 XPP 对神经元周期放电模式进行了分岔分析^[22]. 另外, 在实际计算过程中, 对于这类含有多时间尺度的神经元模型, 这些软件在进行周期解分岔研究中表现出了不稳定性, 有时得不出合理的结果, 实用性较弱.

为此, 本文应用文献^[16]提出的改进打靶法, 计算神经元模型 Rose - Hindmarsh (R-H) 模型^[10-12]的周期解, 计算解的 Floquet 特征乘子, 判断周期解的分岔类型(包括倍周期分岔、鞍 - 结分岔等).

1 改进打靶法求解神经元模型周期解和 Floquet 理论

首先一般地讨论如何求解神经元模型周期解的问题. 神经元模型一般都是非线性自治系统. 本文采用李德信和徐健学的改进的打靶法^[16]求神经元模型的周期解. 具体算法思想如下.

一个单参数的神经元模型可以表示成一般的非线性自治微分方程组的形式:

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t, \alpha) \quad x, f \in R^n; t, \alpha \in R \quad (1)$$

式中 α 为物理参数, 其稳态周期解为 x^p , 周期为 T , 即

$$x^p = x^p(t + T) \quad (2)$$

从式(1)中可以看出系统的周期并没有显式地出现在系统方程中. 为使系统的周期 T 值显式地

出现在方程中,对系统(1)实施变换 $t = T\tau$,得

$$\begin{cases} \frac{dx}{d\tau} = Tf(x, T\tau, \alpha) \\ r(s) = x(0, s) - x(1, s) = 0 \end{cases} \quad x, f \in R^n; t, \alpha \in R \quad (3)$$

式中 α 为物理参数,其中 T 即为原系统式(1)的周期轨道的周期,这样系统(3)的周期轨道的周期为 1, $x(0, s)$ 表示初始时刻系统的状态向量, $x(1, s)$ 表示在周期末了时刻系统的状态向量. 系统(1)周期轨道的周期是一个待求值,而系统(3)的周期轨道的周期是一个已知值. 打靶法的实质是把边值问题化为初值问题求解,求非线性自治系统的周期解就是求式(3)形式的边值问题. 可给定初值,然后用四阶龙格-库塔(Runge-Kutta)法求解 s . 满足给定精度,即可得到系统的周期解及周期.

为了考察系统(1)的周期解的稳定性,设(1)的周期解为 $x(t)$, 周期为 T , 下列矩阵初值问题的解为 $\phi(t)$:

$$\dot{\phi} = f_x(x, t, \alpha)\phi, \quad \phi(0) = I \quad (4)$$

其中 $f_x(x, t, \alpha)$ 为式(1)的 Jacobi 矩阵, I 为单位矩阵,则称 $M(\alpha) = \phi(T)$ 为式(1)的单值矩阵(monodromy matrix),该单值矩阵的特征值称为周期解的 Floquet 特征乘子. 周期解的稳定性的判别准则^[16,17]为:除 1 以外的其它特征值决定了周期解的稳定性,即当其它特征值的模都小于 1 时,周期解 $x(t)$ 是稳定的,而当其它特征值中至少有一个特征值的模大于 1 时,则周期解是不稳定的. 这说明有特征值 $|u_j| = 1$ 时,周期解就会发生分岔,具体情况如下:

(i)如果系统所有的 Floquet 特征乘子 $|u_j| < 1$ ($j = 1, 2, \dots, N$) 时,系统(1)周期解为渐近稳定. (ii)如果系统有一个特征乘子 u_k 通过 -1 点穿过单位圆,而系统其它的特征乘子 $|u_j|_{j \neq k} < 1$ 时,则系统(1)稳定的周期解将发生倍周期分岔. (iii)如果系统有一个特征乘子 u_k 通过 +1 点穿过单位圆,而其它的特征乘子 $|u_j|_{j \neq k} < 1$ 时,则系统(1)稳定的周期解将发生鞍-结分岔. (iv)如果系统有一对共轭的复特征乘子 $u_k = a \pm bi$ 穿过单位圆,而系统其它的特征乘子 $|u_j|_{j \neq k} < 1$, 则系统(1)稳定的周期解将发生 Hopf 分岔.

实际计算过程中,一般的数值积分方法较难得到不稳定的周期解. 因此,在数值仿真提示的周期

解分岔点附近,随着分岔参数逐步逼近分岔点,计算稳定轨道的 Floquet 特征乘子,若有特征值 u_j 的模按照(ii)、(iii)、(iv)的三种方式之一接近 1 时,提示该周期解发生了相应的分岔.

2 R-H 神经元模型

R-H 神经元模型是广泛应用于研究神经元放电的数学模型^[10-12],能展示丰富的神经元电活动行为,如周期峰、混沌的峰、周期簇和混沌簇放电模式等^[2, 10-12]. R-H 神经元模型由下列三阶非线性自治微分方程组构成

$$\begin{cases} \dot{x} = y - ax^3 + bx^2 - z + I \\ \dot{y} = c - dx^2 - y \\ \dot{z} = r[s(x - x_0) - z] \end{cases} \quad (5)$$

其中 x 代表神经细胞的膜电位, y 是与内电流(例如 K^+)相关的恢复变量, z 表示与 Ca^{2+} 激活的 K^+ 电流相关的慢变调节电流. a, b, c, d, r, s 以及 x_0 是参数, I 表示背景电流.

设模型(5)的稳态周期解为 $x(t)$, 周期为 T , 则

$$x(t) = x(t + T) \quad (6)$$

从式(5)中可以看出系统的周期 T 并没有显式地出现在系统方程中. 为使系统的周期 T 值显式地出现在方程中,对系统(5)实施变换 $t = T\tau$,得

$$\begin{cases} \dot{x} = T(y - ax^3 + bx^2 - z + I) \\ \dot{y} = T(c - dx^2 - y) \\ \dot{z} = Tr[s(x - x_0) - z] \end{cases} \quad (7)$$

其周期解满足 $x(0, r) = x(1, r)$, $y(0, r) = y(1, r)$, $z(0, r) = z(1, r)$. 其中 T 即为原系统式(5)的周期轨道的周期,这样系统(7)的周期轨道的周期为 1, $x(0, r)$, $y(0, r)$, $z(0, r)$ 表示初始时刻系统的状态向量, $x(1, r)$, $y(1, r)$, $z(1, r)$ 表示在周期末了时刻系统的状态向量. 这样求系统(5)的周期解就转化成求系统(7)的边值问题. $I = 3.28$ 和 $r = 0.0368$ 的 Rose-Hindmarsh 模型边值问题的周期解如图 1 所示.

本文中固定 R-H 神经元模型的参数为 $a = 1.0$, $b = 3.0$, $c = 1.0$, $d = 5.0$, $s = 4.0$, $x_0 = -1.6$, 外激励电流 I 作为条件参数,参数 r 作为分岔参数.

I 分别取 3.28, 2.9, 和 2.65, 从 $r = 0.04$ 开始逐渐减少到 $r = 0.0$, 通过数值仿真得到了神经电活动的三类不同的分岔序列,如图 2 所示,纵标为变

量的极大值(z_{max}).

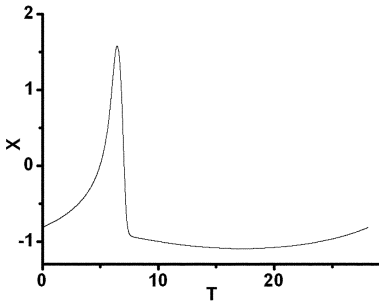


图1 R-H 神经元模型在 $I=3.28, r=0.0368$ 处的边值问题的周期解. 模型的其它参数值为:

$a=1.0, b=3.0, c=1.0, d=5.0, s=4.0$ 和 $x_0 = -1.6$

Fig.1 Periodic solution of boundary value problems in Rose-Hindmarsh model (at $I=3.28, r=0.0368$). Other parameter values are $a=1.0, b=3.0, c=1.0, d=5.0, s=4.0$ and $x_0 = -1.6$

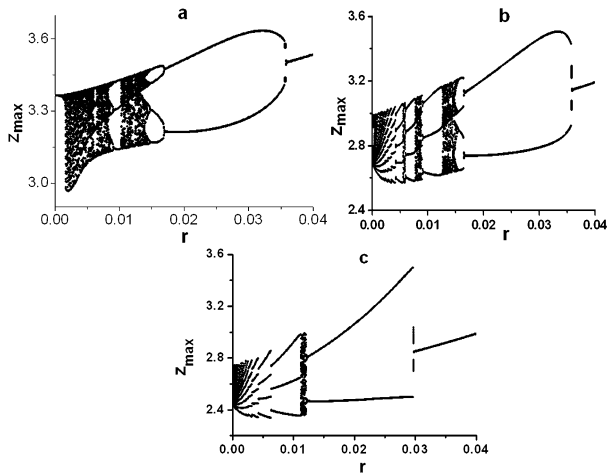


图2 R-H 神经元模型的变量 z_{max} 随参数 r 降低的分岔图.

(a) $I=3.28$; (b) $I=2.9$; (c) $I=2.65$. 模型的其它参数值为:

$a=1.0, b=3.0, c=1.0, d=5.0, s=4.0$ 和 $x_0 = -1.6$

Fig.2 Bifurcation diagrams of x_{max} with respect to the decrease of in Rose-Hindmarsh model. (a) $I=3.28$; (b) $I=2.9$ and (c) $I=2.65$.

Other parameter values are $a=1.0, b=3.0, c=1.0, d=5.0, s=4.0$ and $x_0 = -1.6$

3 R-H 神经元模型中周期解的分岔

当 $I=3.28$ 时, $r \approx 0.0365$ 是从周期一到周期二的分岔点, 在该分岔点的周期一有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.0368$ 处的特征乘子是 $u = -0.9923419$); $r \approx 0.0171$ 是从周期二到周期四的分岔点, 在该分岔点附近的周期二有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.0172$ 处的特征乘子是 $u = -0.9869307$); $r \approx 0.01473$ 是从周期四到周期八的分岔点, 在该分岔点附近的周期四

有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.01475$ 处的特征乘子是 $u = -0.9851788$). $r \approx 0.0091$ 是从周期三到周期六的分岔点, 在该分岔点附近的周期三有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.0092$ 处的特征乘子是 $u = -0.9750491$).

当 $I=2.9$ 时, $r \approx 0.0365$ 是从周期一到周期二的分岔点, 在该分岔点的周期一有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.0368$ 处的特征乘子是 $u = -0.9927019$); $r \approx 0.0168$ 是从周期二到周期四的分岔点, 在该分岔点附近的周期二有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.017$ 处的特征乘子是 $u = -0.9861897$); $r \approx 0.0093$ 是从周期三到周期六的分岔点, 在该分岔点附近的周期三有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.00932$ 处的特征乘子是 $u = -0.9951113$).

当 $I=2.65$ 时, $r \approx 0.03$ 是从周期一到周期二的分岔点, 在该分岔点的周期一有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.032$ 处的特征乘子是 $u = -0.9791484$); $r \approx 0.0063$ 是从周期三到周期四的分岔点, 在该分岔点的周期三有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.0065$ 处的特征乘子是 $u = -0.9760878$); $r \approx 0.00423$ 是从周期四到周期五的分岔点, 在该分岔点的周期四有一个 Floquet 特征乘子接近 -1 (例如, 在 $r=0.00424$ 处的特征乘子是 $u = -0.9958506$). 根据 Floquet 理论, 上述分岔都是倍周期分岔.

当 $I=2.9$ 时, $r \approx 0.012615$ 时, 从图 2(b) 可以看出, 这是周期三到混沌的分岔点. 在该分岔点附近的周期三有一个 Floquet 特征乘子接近 1 (例如在 $r=0.0126145$ 处的特征乘子是 $u=0.9772867$). 根据 Floquet 理论知道, 周期解发生鞍-结分岔, 也就是切分岔现象.

4 讨论与结论

本文运用一种改进打靶法获得了 R-H 神经元模型的周期解, 同时利用 Floquet 理论, 对 R-H 神经元模型在不同参数下的周期解的分岔进行了研究, 获得了倍周期分岔、鞍-结分岔, 给出了转迁规律的动力学概念和机制, 结果对于认识神经元电活动模式的转迁规律, 具有重要的基础性意义; 也为进一步揭示放电节律的生物学意义奠定了基础.

在以前的神经放电实验研究中,人们根据分岔的表现现象就认为分岔是倍周期^[2];在较多的数学模型数值研究中^[10-12],只是根据数值模拟的分岔的表现特征就认定了 $I=3.28$, $I=2.9$ 时的倍周期分岔,以及 $I=2.65$ 时周期一到周期二的倍周期分岔, $I=2.9$ 时从周期三到混沌的切分岔;本文则进一步计算了 Floquet 特征乘子,进一步提高了研究结果的可信度.更为重要的是,在以前,当 $I=2.65$ 时,从周期三到周期四,以及从周期四到周期五的分岔根据表现特征被称为“加周期分岔”,本研究则揭示了其动力学机制,周期三的失稳、周期四的失稳是经过倍周期分岔实现的,这是一个新的结论.

本文结果还说明,改进打靶法结合 Floquet 理论研究复杂的神经元放电节律的转迁模式是可行的.但是,由于打靶法对初值比较敏感,当求解的边值区间较大时易出现打靶不稳定的问题;此外,神经元模型具有强非线性和多时间尺度的特性,在某些分岔点附近需要很高的计算精度才能获得可信的结果,目前采用的数值近似方法还不能对每个分岔点都获得可信的结果;还有,对于非稳定周期解无法求解,这些问题都还有待于进一步研究.

参 考 文 献

- 1 胡海岩. 应用非线性动力学. 北京: 航空工业出版社, 2000 (Hu Haiyan. Applied nonlinear dynamics. Beijing: Aviation Industry Press, 2000 (in Chinese))
- 2 L Li, HG Gu, MH Yang, ZQ Liu, W Ren. A series of bifurcation scenarios in the firing transitions in an experimental neural pacemaker. *Int J Bifurc Chaos*, 2004, 14(5): 1813 ~ 1817
- 3 W Ren, S J Hu, B J Zhang, F Z Wang, Y F Gong, J X Xu. Period-adding bifurcation with chaos in the interspike intervals generated by an experimental neural pacemaker. *Int J Bifurc Chaos*, 1997, 7: 867 ~ 1872
- 4 W Ren, H G Gu, Z Jian, Q S Lu, M H Yang. Different classification of UPOs in the parametrically different chaotic ISI series. *NeuroReport*, 2001, 12: 2121 ~ 2124
- 5 H G Gu, M H Yang, L Li, Z Q Liu, W Ren. The chaotic and ASR induced firing patterns in an experimental neural pacemaker. *Dynamics of Continuous, Discrete and Impulsive Systems, Series B: Applications & Algorithms*, 2004, 11a: 19 ~ 24
- 6 张慧敏, 杨明浩, 化存才, 古华光, 任维. 鞍-结分岔点附近的神经自发放电节律和随机自共振. 动力学与控制学报, 2008, 6(4): 332 ~ 336 (Zhang Huimin, Yang Minghao, Hua Cuncai, Gu Huaguang, Ren Wei. Spontaneous firing rhythms and the autonomous stochastic resonance near saddle-node bifurcation in nervous system. *Journal of Dynamics and Control*, 2008, 6(4): 332 ~ 336 (in Chinese))
- 7 E M Izhikevich. Neural excitability, spiking and bursting. *Int J Bifurc Chaos*, 2000, 10(6): 1171 ~ 1266
- 8 E M Izhikevich. Dynamical systems in neuroscience: The geometry of excitability and bursting. The MIT Press, 2007
- 9 H G Gu, M H Yang, L Li, W Ren, Q S Lu. Period adding bifurcation with chaotic and stochastic bursting in an experimental neural pacemaker. *Dynamics of Continuous, Discrete and Impulsive Systems, Applications & Algorithms*, 2007, 14(S5): 6 ~ 11
- 10 A V Holden, Y S Fan. From simple to simple bursting oscillatory behaviour via chaos in the Rose-Hindmarsh model for neuronal activity. *Chaos, Solitons & Fractals*, 1992, 2(3): 221 ~ 236
- 11 A V Holden, Y S Fan. From simple to complex oscillatory behaviour via intermittent chaos in the Rose-Hindmarsh model for neuronal activity. *Chaos, Solitons & Fractals*, 1992, 2(4): 349 ~ 369
- 12 A V Holden, Y S Fan. Crisis-induced chaos in the Rose-Hindmarsh model for neuronal activity. *Chaos, Solitons & Fractals*, 1992, 2(6): 583 ~ 595
- 13 M H Yang, S C An, H G Gu, Z Q Liu, W Ren. Understanding of physiological neural firing through dynamical bifurcation machineries. *NeuroReport*, 2006, 17(10): 995 ~ 999
- 14 凌复华. 非线性振动系统周期运动及其稳定性的数值研究. 力学进展, 1986, 16(1): 14 ~ 27 (Ling Fuhua. Numerical treatments of a periodic motion and its stability of nonlinear oscillation systems. *Advances In Mechanics*, 1986, 16(1): 14 ~ 27 (in Chinese))
- 15 周纪卿, 朱因远. 非线性振动. 西安交通大学出版社, 1998 (Zhou Jiqing, Zhu Yinyuan. Nonlinear oscillations. Xi'an Jiaotong University Press, 1998 (in Chinese))
- 16 李德信, 徐健学. 求解非线性动力系统周期解推广的打靶法. 应用力学学报, 2003, 20(4): 80 ~ 85 (Li Dexin, Xu Jianxue. Generalized shooting method for determining the periodic orbit of the nonlinear dynamics system.

- Chinese Journal of Applied Mechanics*, 2003, 20 (4): 80 ~ 85 (in Chinese))
- 17 R Seydel. Practical bifurcation and stability analysis. New York: Springer, 1994
- 18 杨忠华, 非线性分岔: 理论和计算. 科学出版社, 2007 (Yang Zhonghua. Bifurcation of nonlinear: theoretical and computational. Science Press, 2007 (in Chinese))
- 19 孙亮, 胡国辉, 孙德军, 尹协远. 旋转振动圆柱绕流周期解和 Floquet 稳定性. 力学学报, 2001, 33(3): 309 ~ 318 (Sun Liang, Hu Guohui, Sun Dejun, Yin Xieyuan. Periodic solutions and their Floquet stabilities of flows around a rotationally oscillating circular cylinder. *Acta Mechanica Sinica*, 2001, 33(3): 309 ~ 318 (in Chinese))
- 20 金俐, 陆启韶, 王琪. 非光滑动力系统 Floquet 特征乘子的计算方法. 应用力学学报, 2004, 21(3): 21 ~ 27 (Jin Li, Lu Qishao, Wang Qi. Calculation methods of Floquet multipliers for non-smooth dynamic system. *Chinese Journal of Applied Mechanics*, 2004, 21(3): 21 ~ 27 (in Chinese))
- 21 张彦梅, 陆启韶. 非稳态油膜力作用下转子振动的分岔与稳定性分析. 航空学报, 2003, 24(1): 36 ~ 38 (Zhang Yanmei, Lu Qishao. Bifurcation and stability analysis on vibrations of rotor systems with unsteady oil film force. *Acta Aeronautica et Astronautica Sinica*, 2003, 24(1): 36 ~ 68 (in Chinese))
- 22 Z Q Yang, Q S Lu, L Li. The genesis of period-adding bursting without bursting-chaos in the Chay model. *Chaos Solitons & Fractals*, 2006, 27: 87 ~ 95

BIFURCATIONS OF PERIODIC FIRING PATTERNS IN NEURONAL MODEL *

Ding Xueli^{1,2} Li Yuye² Li Qunhong¹ Gu Huaguang² Ren Wei²

(1. College of Mathematics and Information Science, Guangxi University, Nanning 530004, China)

(2. College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)

Abstract The periodic solution and its period of spontaneous firing of a neuronal Rose-Hindmarsh (R-H) model, were calculated by a modified shooting method, which can calculate the periodic orbit and its period of the autonomous nonlinear dynamic system. The Floquet multipliers of the periodic solutions were calculated, and the bifurcations of periodic solutions including period doubling bifurcation and saddle-node bifurcation were also analyzed. The results are helpful for understanding the dynamical and biological significances of transition between periodic firing patterns.

Key words neural firing, periodic solution, bifurcation, Floquet multiplier, shooting method