

通道扰动对神经元网络动力学行为的影响*

刘少宝 吴莹

(西安理工大学理学院, 西安 710048)

摘要 利用 Hodgkin-Huxley (H-H) 神经元数学模型, 研究高斯白噪声通过通道扰动对神经网络时空动力学行为的影响. 相同参数条件下, 比较外激励噪声与通道扰动对神经元网络各种时空斑图的影响, 发现通道扰动更有利于神经元网络时空斑图之间的转换和螺旋波的形成. 最后, 进一步分析了温度和耦合强度对神经网络时空动力学行为的影响.

关键词 外激励噪声, 通道扰动, 神经网络, 时空斑图

引言

神经系统是一个庞大的系统, 由大量神经元构成. 神经元的性能与神经系统的功能有着密切的联系, 神经元的放电活动和信息编码过程可描述为非线性耦合系统和波动的复杂动力学问题. 长期以来, 人们通过神经细胞、感受器和大脑等的电生理实验积累了大量的实验材料. 二十世纪五十年代, Hodgkin 和 Huxley 做了“钠离子对枪乌贼大纤维产生的动作电位的作用”的实验, 根据一系列实验结果的分析, 他们确认轴突膜上具有两种主要离子通过的通道, 即钾离子通道和钠离子通道. 基于等效电路和枪乌贼巨轴突的实验结果, 提出了神经元放电活动产生的离子机制, 并由此建立了著名的 Hodgkin-Huxley (H-H) 模型^[1]. 数学神经元模型的建立极大地推动了神经动力学的发展. 文献[2]研究了枪乌贼巨轴突上作用了 Battoxin (箭毒) 的 Na^+ 离子通道的门控力学, 并考虑了电压和温度的影响. 文献[3]研究了随机 Hodgkin-Huxley 系统在通道噪声影响下电容的波动. 文献[4,5]研究了离子通道中毒对耦合随机 Hodgkin-Huxley 神经元集体激发行为的影响. 文献[6-9]研究了噪声对神经网络集群行为的影响, 发现噪声可以诱导或加强神经系统同步行为.

螺旋波是一种特殊的时空斑图. 研究发现, 哺乳动物大脑皮层中存在螺旋波^[10,11], 近年来的心脏实验研究表明: 心动过速及心颤致死与螺旋波的

出现及其不稳定性有密切的关系^[12]. 在兴奋性介质中的螺旋波与心脏组织中的螺旋波有许多相似之处, 因此有许多关于兴奋性介质中螺旋波形成、抑制和消除的研究^[8,13]. 而耦合的神经系统在许多方面可以说明兴奋性介质的某些特性, 近年来神经网络螺旋波的研究受到广泛关注^[14-16]. 真实的神经系统中存在许多背景噪声, 探索神经网络非线性与噪声相互作用的现象并揭示其机理, 是诠释真实神经系统复杂现象的重要途径. 本文旨在探讨高斯噪声通过离子通道扰动对神经网络时空行为的影响, 以便于进一步研究噪声与神经系统非线性共同作用的机理, 以揭示真实神经系统信息传递和编码的机制.

1 神经元网络模型

H-H 神经元模型是由四个变量耦合作用组成的常微分方程组:

$$\begin{cases} C \frac{dV}{dt} = -g_{Na}m^3h(V - V_{Na}) - \\ g_kn^4(V - V_k) - g_L(V - \\ V_L) + I_{ext} \\ \frac{dm}{dt} = \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)_m \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)_n \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)_h \end{cases} \quad (1)$$

其中

$$\begin{cases} \alpha_m = 0.1(V+40)\varphi(T)/(1-\exp(-(V+40)/10)) \\ \alpha_h = 0.07\varphi(T)\exp(-(V+65)/20) \\ \alpha_n = 0.01(V+55)\varphi(T)/(1-\exp(-(V+55)/10)) \\ \beta_m = 4\varphi(T)\exp(-(V+65)/18) \\ \beta_h = \varphi(T)/(1+\exp(-(V+35)/10)) \\ \beta_n = 0.125\varphi(T)\exp(-(V+65)/80) \end{cases} \quad (2)$$

方程中 V 是膜电位, C 为膜电容, g_{Na}, g_K, g_L 分别为钠离子电导、钾离子电导和漏电导; V_{Na}, V_K, V_L 分别为钠离子逆电位、钾离子逆电位和静息膜电位; 门变量 m, n, h 代表在特定条件下打开或关闭相应离子通道的频率; $I_{ext} = I_0 + \sin\omega t$ 为外刺激电流, 其中 I_0 为常电流; 参数 $\varphi(t) = 3^{(T-6.3^\circ C)/10^\circ C}$ 反映温度对神经元的影响。

本研究将二维含噪声的相同神经元与其邻近的神经元进行扩散耦合, 进而构成 $n \times n$ 个节点的神经元网络, 这种连接可以模拟神经元之间电突触连接。方格子网络的方程形式如下。

$$\begin{cases} C \frac{dV_{i,j}}{dt} = -g_{Na}m_{i,j}^3h_{i,j}(V_{i,j} - V_{Na}) - g_L(V_{i,j} - V_L) - g_Kn_{i,j}^4(V_{i,j} - V_K) + I_{ext} + D(V_{i-1,j} + V_{i+1,j} + V_{i,j-1} + V_{i,j+1} - 4V_{i,j}) + S\xi(t) \\ \frac{dm_{i,j}}{dt} = \alpha_{mi,j}(1 - m_{i,j}) - \beta_{mi,j}m_{i,j} \\ \frac{dh_{i,j}}{dt} = \alpha_{hi,j}(1 - h_{i,j}) - \beta_{hi,j}h_{i,j} \\ \frac{dn_{i,j}}{dt} = \alpha_{ni,j}(1 - n_{i,j}) - \beta_{ni,j}n_{i,j} \end{cases} \quad (3)$$

$$\begin{cases} C \frac{dV_{i,j}}{dt} = -g_{Na}m_{i,j}^3h_{i,j}(V_{i,j} - V_{Na}) - g_L(V_{i,j} - V_L) - g_Kn_{i,j}^4(V_{i,j} - V_K) + I_{ext} + D(V_{i-1,j} + V_{i+1,j} + V_{i,j-1} + V_{i,j+1} - 4V_{i,j}) \\ \frac{dm_{i,j}}{dt} = \alpha_{mi,j}(1 - m_{i,j}) - \beta_{mi,j}m_{i,j} + S\xi(t) \\ \frac{dh_{i,j}}{dt} = \alpha_{hi,j}(1 - h_{i,j}) - \beta_{hi,j}h_{i,j} + S\xi(t) \\ \frac{dn_{i,j}}{dt} = \alpha_{ni,j}(1 - n_{i,j}) - \beta_{ni,j}n_{i,j} + S\xi(t) \end{cases} \quad (4)$$

其中方程(3)为施加了外激励白噪声的神经元网络模型, 方程(4)为存在通道扰动的神经元网络模型。方程中 $V_{i,j}$ 是位于 (i, j) 位置神经元膜电位, D 为耦合强度, $\xi(t)$ 为高斯白噪声, S 为噪声强度。本文中取 $I_{ext} = I_0 + \sin\omega t$, 其中 $\omega = 0.0013 \times 2\pi$ 。其它

参数分别为 $C = 1(\mu F/cm^2)$, $g_{Na} = 120(ms/cm^2)$, $g_K = 36(ms/cm^2)$, $g_L = 0.3(ms/cm^2)$, $V_{Na} = 50(mV)$, $V_K = -77(mV)$, $V_L = -54.4(mV)$ 。

2 数值计算与讨论

本文采用 Euler 法对方程(3)和(4)进行数值计算, 积分步长为 0.02。图 1 给出了外刺激电流、耦合强度 $D = 0.26$ 、温度 $T = 1^\circ C$ 、噪声强度分别为 $S = 0$ 、0.01, 在 $t = 50s$ 时 H-H 神经元网络膜电压呈现出的不同时空斑图。图 1(a)为 $S = 0$, 对应没有噪声的情况, 神经元网络膜电压呈现的时空斑图是一个螺旋波。施加强度为 $S = 0.01$ 的噪声, 外激励噪声条件下的螺旋波几乎没有改变, 如图 1(b)所示; 而噪声通过通道扰动却使螺旋波发生了演化, 如图 1(c)所示。说明噪声直接通过通道扰动对神经元网络时空动力学行为影响更大, 更有利于时空斑图的转换。

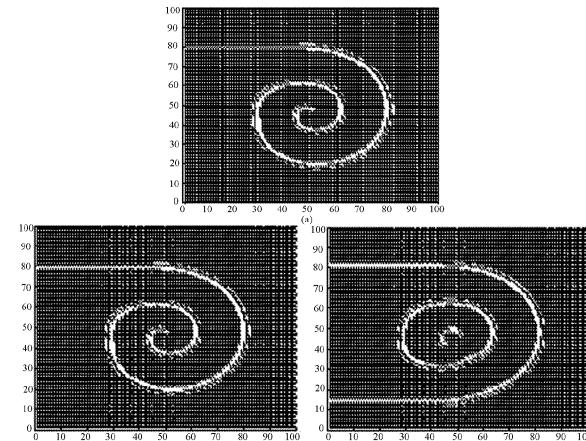


图 1 刺激电流、耦合强度 $D = 0.26$ 、温度 $T = 1^\circ C$ 、噪声强度 $S = 0.01$ (b, c) 在 $t = 50s$ 时 H-H 神经元网络分别在外激励噪声 (b)、通道扰动 (c) 作用下表现出的不同时空斑图

Fig. 1 Spatiotemporal patterns of H-H neuronal networks induced by external noise (b) and channel gauss noise (c) for stimulating current, coupling coefficient $D = 0.26$, temperature $T = 1^\circ C$, at $t = 50s$. The noise intensities are 0 (a) and 0.01 (b, c), respectively

为了进一步分析外激励噪声和通道扰动对时空斑图的影响, 我们考虑其它参数条件。图 2 为刺激电流 $I_0 = 5.0$ 、耦合强度 $D = 0.26$ 、温度 $T = 6^\circ C$ 、噪声强度 $S = 0.01$, 在 $t = 50s$ 时 H-H 神经元网络分别在外激励噪声和通道扰动作用下所表现出的不同时空斑图。图 2(a)对应外激励噪声下神经网络膜电压呈现的时空斑图, 是一个不完整靶波, 而图 2(b)对应的通道扰动情况神经网络膜电压呈现的时空斑图, 是螺旋波。表明在相同的条件下, 通道扰动更有利

规则螺旋波的形成。为了进一步验证这个结论,图3给出了刺激电流 I_0 、耦合强度 $D = 0.5$ 、温度 $T = 6.5^\circ\text{C}$ 、噪声强度 $S = 0.01$,在 $t = 50\text{s}$ 时,H-H 神经元网络膜电压所呈现出的时空斑图。图4给出了刺激电流 I_0 、耦合强度 $D = 0.5$ 、温度 $T = 17.2^\circ\text{C}$ 、噪声强度 $S = 0.01$,在 $t = 50\text{s}$ 时,H-H 神经元网络膜电压呈现的时空斑图。很显然,外激励噪声作用下神经元网络膜电压的时空斑图是不完整的靶波,如图(3,4)a 所示;而通道扰动情况下神经元网络膜电压的时空斑图都呈现为完整的螺旋波,如图(3,4)b 所示。结果进一步说明相同强度噪声通过通道扰动更容易使神经元网络形成规则的螺旋波。

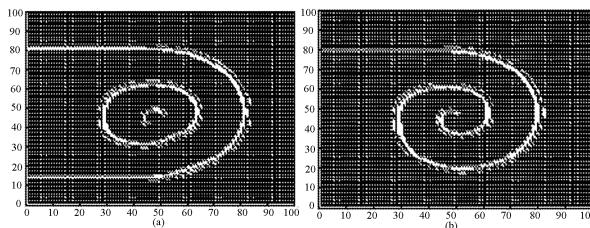


图2 刺激电流 $I_0 = 5.0$ 、耦合强度 $D = 0.26$ 、温度 $T = 6^\circ\text{C}$ 、噪声强度 $S = 0.01$,在 $t = 50\text{s}$ 时 H-H 神经元网络分别在外激励噪声(a)、通道扰动(b)作用下所表现出的不同时空斑图
Fig. 2 Spatiotemporal patterns of H-H neuronal networks induced by external noise (a) and channel gauss noise (b) for stimulated current, coupling coefficient $D = 0.26$, temperature $T = 6^\circ\text{C}$, noise intensity $S = 0.01$, at $t = 50\text{s}$

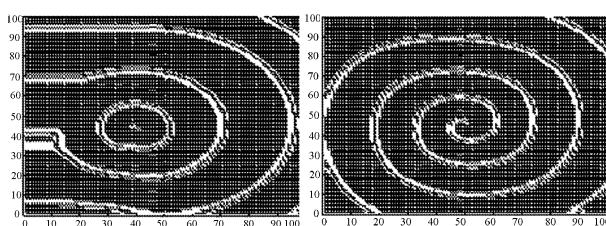


图3 刺激电流 $I_0 = 6.1$ 、耦合强度 $D = 0.5$ 、温度 $T = 6.56^\circ\text{C}$ 、噪声强度 $S = 0.01$,在 $t = 50\text{s}$ 时,H-H 神经元网络分别在外激励噪声(a)、通道扰动(b)作用下所表现出的不同时空斑图
Fig. 3 Spatiotemporal patterns of H-H neuronal networks induced by external noise (a) and channel gauss noise (b), for stimulate current, the coupling coefficient $D = 0.5$, temperature $T = 6.5^\circ\text{C}$, noise intensity $S = 0.01$, at $t = 50\text{s}$

前面是在给定温度、耦合强度的前提下研究噪声对神经元网络时空斑图的影响。已有研究表明,在噪声影响下适当的温度和耦合强度更有利于神经系统的同步行为,而且神经系统的同步放电活动与规则斑图的形成之间存在一定的内在联系^[15,17]。在有通道高斯噪声扰动情况下,温度和耦

合强度对神经网络时空行为又有何影响,也是一个值得探讨的问题。为此,我们在给定噪声强度的情况下分别分析了温度改变和耦合强度改变神经系统时空斑图的演化过程。图5给出了刺激电流,耦合强度 $D = 0.26$,噪声强度 $S = 0.01$,温度分别为 $T = 1^\circ\text{C}$ 、 6°C 、 12°C 、 18°C ,在 $t = 80\text{s}$ 时,H-H 神经元网络在通道扰动下所表现出的不同时空斑图。随着温度的升高,系统逐渐在整个介质中形成规则的螺旋波,如图5(b)所示;但是随着温度继续升高,神经元又呈现出均匀态放电行为,如图5(d)所示。表明在适当的温度区域系统可以形成规则的螺旋波。

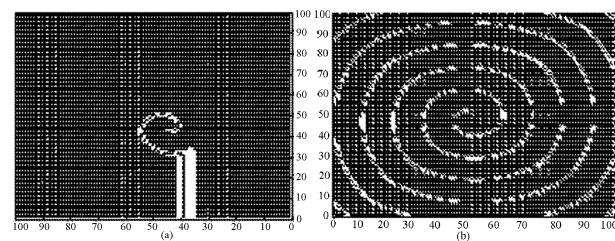


图4 刺激电流 $I_0 = 9.8$ 、耦合强度 $D = 0.5$ 、温度 $T = 17.26^\circ\text{C}$ 、噪声强度 $S = 0.01$ 在 $t = 50\text{s}$ 时,H-H 神经元网络分别在外激励噪声(a)、通道扰动(b)作用下所表现出的不同时空斑图
Fig. 4 Spatiotemporal patterns of H-H neuronal networks induced by external noise (a) and channel gauss noise (b), for stimulated current, coupling coefficient $D = 0.5$, temperature $T = 17.2^\circ\text{C}$, noise intensity $S = 0.01$, at $t = 50\text{s}$

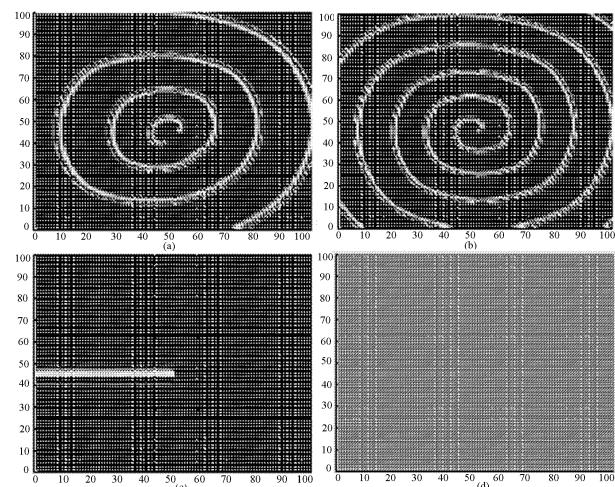


图5 刺激电流 $I_0 = 1.5$ 、耦合强度 $D = 0.26$ 、噪声强度 $S = 0.01$ 、温度 $T = 1^\circ\text{C}$ (a) 6°C (b) 12°C (c) 18°C (d),在 $t = 80\text{s}$ 时,H-H 神经元网络在通道扰动作用下所表现出的不同时空斑图
Fig. 5 Spatiotemporal patterns of H-H neuronal networks with the channel gauss noise, for stimulated current, coupling coefficient $D = 0.26$, the noise intensity $S = 0.01$, temperatures are 1°C (a), 6°C (b), 12°C (c), 18°C (d), respectively, at $t = 80\text{s}$

图6给出了刺激电流、温度 $T = 6^\circ\text{C}$ 、噪声强度 $S = 0.01$ ，耦合强度分别为 $D = 0.14, 0.20, 0.26$ ，在 $t = 80\text{s}$ 时，H-H 神经元网络在通道扰动下所表现出的不同时空斑图。耦合强度较小时，系统放电仅呈一线状波，如图6(a)所示；随着耦合强度增加，逐渐形成规则螺旋波，如图6(c)所示。表明适当的耦合强度可以加强系统规则螺旋波的形成。

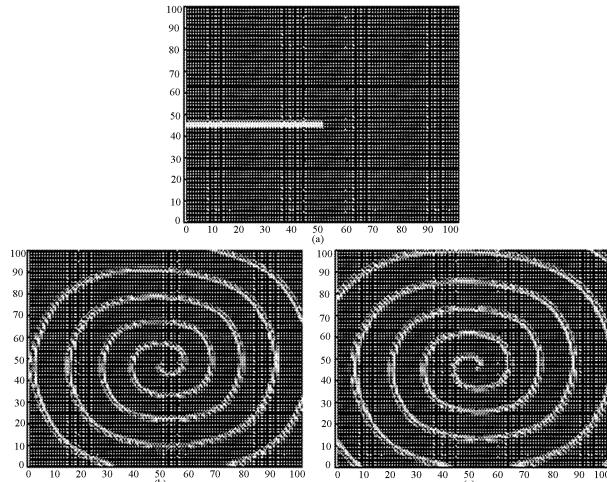


图6 刺激电流 $I_0 = 1.5$ 、温度 $T = 6^\circ\text{C}$ 、噪声强度 $S = 0.01$ 、耦合强度 $D = 0.14$ (a) 0.20 (b) 0.26 (c)，在 $t = 80\text{s}$ 时，H-H 神经元网络在通道扰动作用下所表现出的不同时空斑图

Fig. 6 Spatiotemporal patterns of H-H neuronal networks with the channel gauss noise, for stimulated current $I_0 = 1.5$ ，temperature $T = 6^\circ\text{C}$ ，the noise intensity $S = 0.01$ ，coupling coefficients are 0.14 (a) 0.20 (b) 0.26 (c) respectively, at $t = 80\text{s}$

3 结论

在不同参数情况下，通过对激励噪声和通道扰动的神经元网络时空斑图的分析和比较，发现相同参数下的两种噪声可以诱导神经元网络呈现出不同的动力学行为。相同强度的高斯噪声通过通道扰动比外激励噪声更容易引起神经网络时空斑图的转换，同时在相同的条件下也更容易使神经系统形成规则的螺旋波。本结论意味着噪声直接通过离子通道作用对神经系统动力学行为影响更大，这应该和实际情况相吻合。最后，在噪声强度一定的情况下，改变温度和耦合强度，当温度和耦合强度达到适当的值时，神经系统可以形成规则的螺旋波。已有研究表明适当的温度和耦合强度更有利于神经系统的同步放电行为。由此可见，规则斑图形成与神经系统同步放电行为之间存在一定的对应关系，进一步验证了已有文献的研究结果。本项研

究旨在探讨高斯噪声直接通过离子通道作用对神经系统时空动力学行为的影响，有利于进一步探讨噪声对神经元网络的作用机理。

参 考 文 献

- 1 A L Hodgkin, A F Huxley, *j physiol. A quantitative description of membrane current and application to conduction and excitation in nerve*. *Journal of physiology*, 1952, 117:500 ~ 544
- 2 A M Correa, F Bezanilla, and R Latorre. *Gating kinetics of Batrachotoxin-modified Na⁺ channels in the squid giant axon. Voltage and temperature effects*. *Biophys. J*, 1992, 61: 1332 ~ 1352
- 3 G Schmid, I Goychuk and P Hanggi. *Stochastic resonance as a collective property of ion channel assemblies*. *Europhys. Lett*, 2001, 56:22 ~ 28
- 4 Gong Yubing, Xie Yanhang, Xu Bo and Ma Xiaoguang. *Effect of gating currents of ion channels on the collective spiking activity of coupled Hodgkin-Huxley neurons*. *Sci China Ser B-Chem*, 2009, 52(1):20 ~ 25
- 5 龚玉兵, 徐舶, 马晓光, 韩吉衢. 离子通道中毒对耦合随机 Hodgkin-huxley 神经元集体激发行为的影响. 中国科学 B: 化学, 2008, 38(2):104 ~ 109 (Gong YuBing, Xu Bo, Ma Xiaoguang, Han Jiqu. Effect of channel block on the collective spiking activity of coupled stochastic Hodgkin-Huxley neurons. *Sci China Ser B-Chem*, 2008, 38(2):104 ~ 109 (in Chinese))
- 6 A V Holden. *The restless heart of a spiral*. *Nature*, 1997, 387:655 ~ 657
- 7 A V Panfilov, S C Müller and V S Zykov. *Elimination of spiral waves in cardiac tissue by multiple electrical shocks*. *Phys Rev E*, 2000, 61(4):4644 ~ 4647
- 8 Zhang S L, Hu BB, Zhang H. *An Analytical Approach to the Drift of the Tips of Spiral Waves in the Complex Ginzburg-Landau Equation*. *Phys Rev E*, 2003, 67: 016214
- 9 Wu Ying, Xu Jianxue, Jin Wuyin and Hong Ling. *Detection of mechanism of noise-induced synchronization between two identical uncoupled neurons*. *Chinese Physics Letters*, 2007, 24:3066 ~ 3069
- 10 Huang X Y, Troy W C, Yang Q, Ma H T. *Spiral waves in didinhibited mammalian cortex*. *J Neuroscience*, 2004, 24(44): 9897 ~ 9902
- 11 S J Schiff, X Y Huang and J Y Wu. *Dynamical evolution*

- of spatiotemporal patterns in mammalian middle cortex.
Phys Rev Lett., 2007, 98: 178102
- 12 G N Tang, M Y Deng, B B Hu and G Hu. Active and passive control of spiral turbulence in excitable media. *Phys Rev E*, 2008, 77: 46217
- 13 D Barkley. Spiral-wave dynamics in a simple model of excitable media: the transition from simple to compound rotation. *Phys Rev A*, 1990, 42(4): 2489 ~ 2492
- 14 J Ma, H P Ying, Y Liu, S R Li. Development and transition of Spiral wave in the coupled Hindmarsh-Rose neurons in two-dimensional space. *Chin Phys B*, 2009, 18(1): 98 ~ 105
- 15 Q Y Wang, M Perc, Z S Duan, G R Chen. Delay-enhanced coherence of spiral waves in noisy Hodgkin-Huxley neuronal networks. *Phys Lett A*, 2008, 372: 5681
- 16 Kanakov O I and Osipov G V. Cluster synchronization and spatiotemporal dynamics in networks of oscillatory and excitable Luo-Rudy cells. *Chaos*, 2007, 17: 015111

EFFECT OF CHANNEL GAUSS NOISE ON THE NEURONAL NETWORK DYNAMIC BEHAVIORS^{*}

Liu Shaobao Wu Ying

(School of Science, Xi'an University of Technology, Xi'an 710048, China)

Abstract The spatiotemporal patterns of Hodgkin-Huxley neuronal networks induced by external gauss noise and channel gauss noise were investigated. And the dynamic behaviors of Hodgkin-Huxley neuronal networks under different noise were compared. It is found that the channel gauss noise is more conducive to the transformation of spatiotemporal patterns and the formation of spiral wave in neuronal network. Finally, the effect of temperatures and coupling coefficients on spatiotemporal dynamics of neural network was further analyzed.

Key words external noise, channel gauss noise, neuronal network, spatiotemporal patterns