

# 耦合 Hindmarsh-Rose 神经元的同步放电模式及转迁\*

翟德红<sup>1</sup> 段利霞<sup>1</sup> 唐旭晖<sup>1</sup> 赵勇<sup>2</sup> 樊登贵<sup>1</sup> 陆启韶<sup>2</sup>

(1. 北方工业大学理学院, 北京 100144) (2. 北京航空航天大学动力学与控制实验室, 北京 100191)

**摘要** 通过数值模拟和分岔分析, 探究了具有不同放电模式的两电耦合 Hindmarsh - Rose 神经元的几乎完全同步, 并研究了同步放电模式对单个个体的放电模式的依赖性. 研究结果有助于我们更好地理解神经元放电模式转迁的动力学机理和生物学意义.

**关键词** 分岔, 耦合, 同步, 放电模式, 转迁

## 引言

耦合神经元集群能够以同步的方式传递生物信息. 相关研究表明神经元集群的同步行为与大脑的认知活动密切相关. 例如, 癫痫症、帕金森氏病、老年性痴呆病等都与病态同步相关<sup>[1,2]</sup>.

关于单个 Hindmarsh - Rose (HR) 神经元的分岔和放电有许多研究<sup>[3,4,5]</sup>. 研究耦合神经网络在内在参数变化或外部激励条件下的放电节律模式以及模式之间的转迁, 对于理解生物神经系统中复杂放电模式转迁的动力学机理以及信息编码、解码的实质具有重要的指导意义. Postnova 等人<sup>[6]</sup>研究了两电耦合神经元的同步行为, 证明神经元内在动力学的变化对同步状态有显著影响. Belykh 等<sup>[7]</sup>指出在脉冲耦合 HR 神经元簇放电神经网络中, 完全同步状态的稳定性只取决于每个神经元接受信号的数量. 对于耦合神经元系统的络中, 完全同步状态的稳定性只取决于每个神经元接受信号的数量. 同步及同步转迁已有许多研究<sup>[8-10]</sup>. 以上这些研究, 大多强调同步状态. 然而, 最近的研究表明, 不同的放电模式可能具有不同的动力学特性和生物意义<sup>[11]</sup>, 因此, 同步后放电模式的研究在信息传递中也是非常重要的.

本文中, 通过数值模拟和分岔分析, 我们研究了具有不同放电模式的两电耦合 HR 神经元的几乎完全同步, 探究同步放电模式对单个神经元放电模式的依赖关系.

## 1 单个 HR 神经元的放电模式

由三个变量组成的 HR 神经元模型如下:

$$\dot{x} = y - ax^3 + bx^2 - z + I \quad (1)$$

$$\dot{y} = c - dx^2 - y \quad (2)$$

$$\dot{z} = r[s(x - \chi) - z] \quad (3)$$

这里,  $x$  代表神经元的膜电位,  $y$  是与内电流 (例如  $Na^+$  或  $K^+$ ) 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.  $a, b, c, d, r, s, \chi$  都是系统参数,  $I$  表示外界直流激励. 在接下来的数值模拟中, 参数取值为:  $a = 1.0, b = 3.0, c = 1.0, d = 5.0, r = 0.006, s = 4.0$  和  $\chi = -1.6$ . 为了获得单个 HR 神经元的丰富的放电模式, 我们把电流  $I$  作为控制参数.

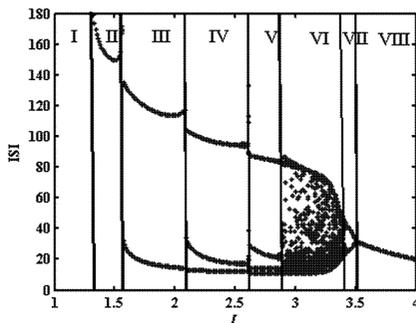


图1 单个 HR 神经元关于电流的峰峰间期 (ISI) 分岔图  
Fig. 1 Bifurcation diagram of ISIs vs the external direct currents in a single HR neuronal model

图1表示单个 HR 神经元关于电流  $I$  的峰峰间期 (ISI) 分岔结构图 [见参考文献 [9] 中图 2]. 随着电流  $I$  的变化, HR 神经元表现出丰富的放电模式.

当电流  $I$  增加到一定值时,发生了 Hopf 分岔,使得神经元由静息态(区域 I)转为周期 -1 的簇放电(区域 II). 当  $I \geq 1.56$  时,神经元经历了加周期分岔,依次产生了周期 -2、周期 -3、周期 -4 的簇放电模式,分别对应图中区域 III, IV, V. 当  $I \geq 2.88$  时,由于一系列的倍周期分岔,使得神经元处于混沌放电态(区域 VI). 当  $I \geq 3.42$  时,由于逆倍周期分岔,神经元表现出周期 -4、周期 -2 以及周期 -1 的峰放电模式,对应图中区域 VII 和 VIII.

## 2 两电耦合 HR 神经元的同步

两电耦合 HR 神经元模型如下:

$$\dot{x}_i = y_i - ax_i^3 + bx_i^2 - z_i + I_i + C(x_j - x_i) \quad (4)$$

$$\dot{y}_i = c - dx_i^2 - y_i \quad (5)$$

$$\dot{z}_i = r[s(x_i - \chi) - z_i] \quad (6)$$

其中,  $i, j = 1, 2$  且  $i \neq j$ ,  $C(x_j - x_i)$  表示耦合项,  $C$  是耦合强度.

### 2.1 “静息态”(区域 I) 耦合“周期 -2 簇放电”(区域 III)

首先,我们探究区域 I 和 III 内两神经元耦合后的同步放电模式. 在这两个区域内我们分别选取  $I_1 = 1.0$  和  $I_2 = 1.7$ , 对应静息态和周期 -2 簇放电模式, 放电模式如图 2(a) 和 (b) 所示. 设  $e(t) = |x_1(t) - x_2(t)|$  ( $e(t)$  被称作同步差), 根据同步理论知识, 当  $\lim_{t \rightarrow \infty} \max(e(t)) = 0$  时, 两神经元达到完全同步. 图 2(c) 是同步差的最大值随耦合强度  $C$  的变化图, 当  $C = 14$  时, 两耦合神经元的放电模式如图 2(d) 所示. 图 2(e) 是图 (d) 的局部放大图, 此时, 膜电位  $x_1$  和  $x_2$  的时间序列并没有完全重合. 即两神经元只能达到几乎完全同步, 而非完全同步.

接下来, 我们将用快慢分岔分析的方法来探究这种现象的动力学行为. 首先, 对单个神经元模型 (1) - (3) 应用快慢分析. 由于  $r$  是一个小常量, 所以  $z$  的变化要比其它变量慢得多. 因此方程 (1) - (2) 构成快子系统, 慢变量  $z$  作为分岔参数.

图 3 是快子系统关于慢变量  $z$  的分岔图. 在平面  $(z, x)$  内, 快子系统的平衡点形成一条 Z-型曲线, 该曲线由上、中、下三支组成. 最初, 上支由稳定的焦点(实线)和不稳定的焦点(虚线)构成. 随着慢变量  $z$  的增加, 快子系统发生了超临界 Hopf 分岔 ( $H_2$ ), 稳定焦点失去稳定性, 同时产生了稳定

极限环.  $x_{max}$  和  $x_{min}$  分别表示膜电位  $x$  的最大值和最小值. Z-型曲线的中支和下支分别由鞍点和稳定结点构成. 全系统 (1) - (3) 的轨线以及慢子系统 (3) 的零等值线(带点的短线)也都叠加在分岔图上, 见图 3(a) 和 (b).

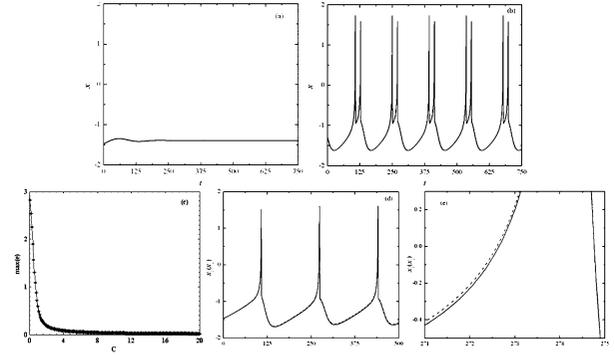


图 2 静息态和周期 -2 簇放电的几乎完全同步: (a)  $I_1 = 1.0$  时, 静息放电模式; (b)  $I_2 = 1.7$  时, 周期 -2 簇放电; (c) 同步差的最大值随耦合强度  $C$  的变化图; (d)  $C = 14$  时, 膜电位  $x_1$  (实线) 和  $x_2$  (虚线) 的时间序列图; (e) 图 (d) 的局部放大图

Fig. 2 The nearly complete synchronization of two coupled neurons with the quiescent state and the period -2 bursting, respectively: (a) quiescent state with  $I_1 = 1.0$ ; (b) period-2 bursting with  $I_2 = 1.7$ ; (c) the change of maximal value of synchronization error with the coupling strength  $C$ ; (d) the synchronous firing patterns for  $x_1$  (the solid curve) and  $x_2$  (the dashed curve) with  $C = 14$ ; (e) the local enlargement of (d)

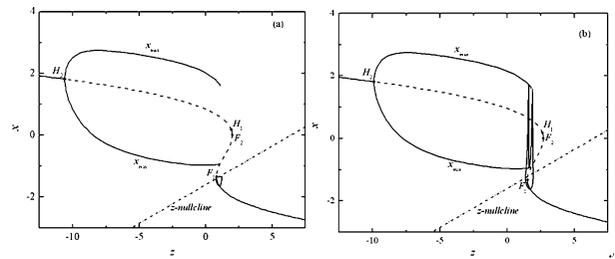


图 3 快子系统 (1) - (2) 关于慢变量的分岔图:

(a)  $I_1 = 1.0$ ; (b)  $I_2 = 1.7$

Fig. 3 The bifurcation diagram of the fast subsystem equations (1) and (2) with respect to the slow variable (a)  $I_1 = 1.0$ ; (b)  $I_2 = 1.7$

对于  $I = 1.0$ , 慢子系统的零等值线与 Z-型曲线的下支相交(见图 3(a)), 交点恰好为全系统 (1) - (3) 的一个稳定平衡点. 于是, 该神经元处于静息状态. 对于  $I_2 = 1.7$ , 慢子系统的零等值线与 Z-型曲线的中支相交(见图 3(b)). 在这种情形, 产生了一个双稳区域, 该双稳区域由一个稳定极限环和稳定结点构成, 其中的稳定极限环来自超临界 Hopf 分岔. 因此这个神经元表现出簇放电模式, 另

外,簇中包含两个尖峰,所以称之为周期-2簇放电模式(period-2 bursting).

图4是两耦合神经元随着耦合强度C变化的峰峰间期分岔图,同步后两耦合神经元表现为周期-1簇放电(period-1 bursting).因此,当区域I和III内的两个神经元耦合时,同步放电模式位于区域II.

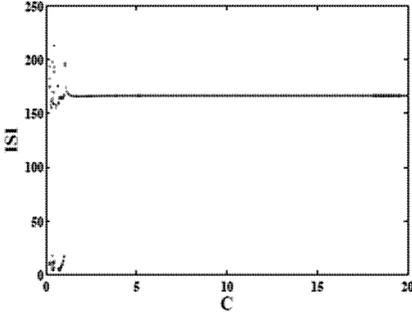


图4 两耦合神经元随着耦合强度C变化的峰峰间期分岔图,其中  $I_1 = 1.0, I_2 = 1.7$

Fig.4 The bifurcation diagram of interspike intervals of the two-coupled neurons with the changing of the coupling strength C with  $I_1 = 1.0$  and  $I_2 = 1.7$

### 2.2 “周期-3簇放电”(区域IV)耦合“周期-2峰放电”(区域VII)

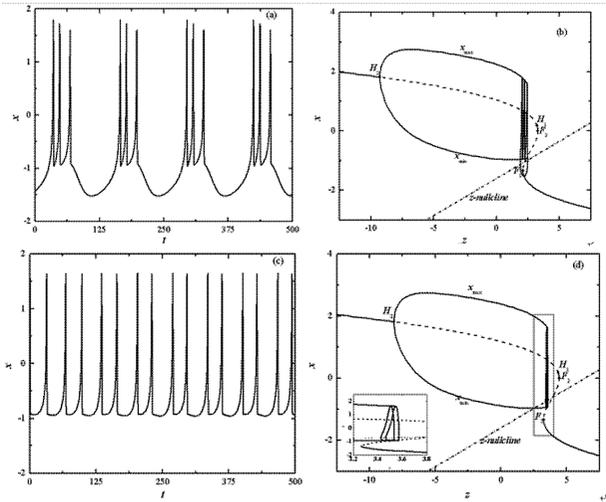


图5 (a)  $I_1 = 2.3$  对应神经元的放电模式;(b)快子系统(1)-(2)关于慢变量z在平面(z,x)内的分岔图,其中  $i = 2.3$ ;  
(c)  $I_2 = 3.45$  对应神经元的放电模式;  
(d)快子系统(1)-(2)关于慢变量z的分岔图,其中  $I = 3.45$

其次,我们探究区域IV和VII内两神经元耦合后的同步放电模式.在区域IV内我们选取  $I_1 = 2.3$ ,区域VII内选取  $I_2 = 3.45$ ,相应的放电模式和分岔分析如图5(a)-(d)中.双稳是产生簇放电的关键[12].在图5(b)中,存在由稳定极限环和稳定结点构成的双稳区域,所以该神经元的放电模式为周期-3的簇(period-3 bursting).然而,在图5(d)中,并不存在双稳区域,所以区域VII内的神经元表现周期-2峰放电(period-2 spiking).

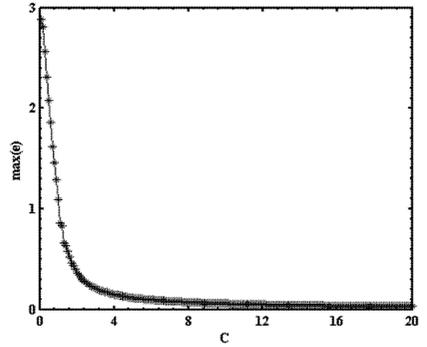


图6 同步差的最大值随耦合强度C的变化图

Fig.6 The maximal value of synchronization error changes with respect to the coupling strength C

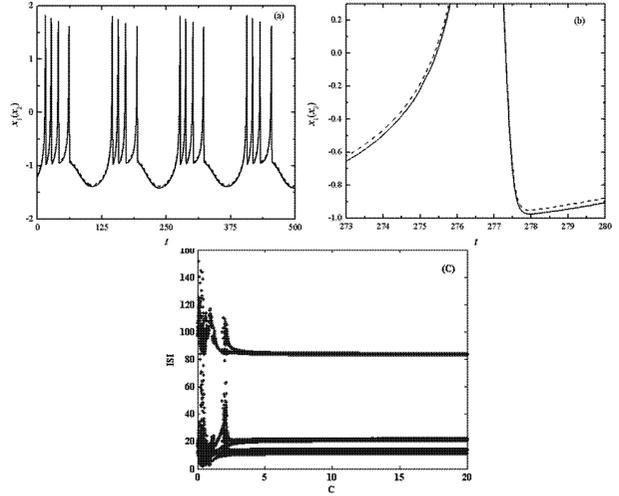


图7 (a)  $C = 18$  时,膜电位  $x_1$  (实线)和  $x_2$  (虚线)的时间序列;  
(b)图(a)的局部放大;(c)两耦合神经元随着耦合强度C变化的峰峰间期分岔图,其中  $I_1 = 2.3, I_2 = 3.45$

当我们把具有周期-3簇放电模式的神经元与具有周期-2峰放电模式的神经元相耦合时,同

步差的最大值随耦合强度  $C$  的变化如图 6 所示. 达到几乎完全同步后, 两神经元表现周期-4 簇放电模式(见图 7). 由此可得, 当我们耦合区域 IV 和 VII 内的两个神经元时, 同步放电模式位于区域 V.

最后, 我们总结两耦合神经元达到几乎完全同步后的放电模式及其所在区域, 见表 1. 可以发现, 电

耦合的 HR 神经元在同步后的放电模式依赖耦合前单个神经元的放电模式. 具体表现为: 耦合同步后的放电模式所在的区域位于耦合前单个神经元所在区域之间. 另外, 如果在两个神经元所在区域之间存在多种放电模式, 比如, 簇、峰以及混沌放电模式等, 耦合神经元常常会表现为簇或混沌放电模式.

表 1 两电耦合神经元的几乎完全同步

Table 1 The nearly complete synchronization of two coupled neurons with different firing patterns

| The region / firing pattern of the first neuron | The region / firing pattern of the second neuron | The region/firing pattern of after synchronizing |
|---|--|--|
| I / quiescent state $I_1 = 1.0$                 | III / period - 2 bursting $I_2 = 1.7$            | II / period - 1 bursting                         |
| II / period - 1 bursting $I_1 = 1.4$            |  | IV / period - 3 bursting                         |
| III / period - 2 bursting $I_1 = 1.7$           | VIII / period - 1 spiking                        | V / period - 4 bursting                          |
| IV / period - 3 bursting $I_1 = 2.3$            | $I_2 = 3.75$                                     | VI / chaotic firing                              |
| V / period - 4 bursting $I_1 = 2.7$             |  | VI / chaotic firing                              |
| II / period - 1 bursting $I_1 = 1.4$            |  | IV / period - 3 bursting                         |
| III / period - 2 bursting $I_1 = 1.7$           | VII / period - 2 spiking                         | V / period - 4 bursting                          |
| IV / period - 3 bursting $I_1 = 2.3$            | $I_2 = 3.45$                                     | VI / chaotic firing                              |
| V / period - 4 bursting $I_1 = 2.7$             |  | VI / chaotic firing                              |
| II / period - 1 bursting $I_1 = 1.4$            |  | IV / period - 3 bursting                         |
| III / period - 2 bursting $I_1 = 1.7$           | VI / chaotic firing                              | V / period - 4 bursting                          |
| IV / period - 3 bursting $I_1 = 2.3$            | $I_2 = 3.0$                                      | VI / chaotic firing                              |
| V / period - 4 bursting $I_1 = 2.7$             |  | VI / chaotic firing                              |

### 3 结论

我们研究了具有不同放电模式的两电耦合神经元的几乎完全同步, 以此为基础, 探究耦合前后神经元放电模式之间的关系. 其中, 对单个神经元采用快慢动力学分析的方法, 而分析耦合神经元时则采用的是描绘峰峰间期分岔图的手段. 研究结果表明, 耦合后神经元的放电模式依赖耦合前单个神经元的放电模式; 而且, 当表现簇放电模式的神经元与具有峰放电模式的神经元相耦合时, 同步后耦合神经元常常表现为簇放电模式, 这也意味着簇放电模式要比峰放电模式稳定得多. 以上这些结论, 对于我们预测耦合神经元的动力学行为以及理解神经信息编码与解码的本质, 将有很大帮助.

### 参 考 文 献

- 1 Borja I, et al. Bursting regimes in map-based neuron models coupled through fast threshold modulation. *Phys. Rev. E*, 2008, 77: 051918
- 2 Uhlhaas P J, Singer W. Neural synchrony in brain disorders; relevance for cognitive dysfunctions and pathophysiology. *Neuron*, 2006, 52: 155 ~ 168

- 3 Hindmarsh J L, Rose R M. A model of neuronal bursting using three coupled first-order differential equations. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 1984, (221): 87 ~ 102
- 4 丁学利, 李玉叶, 李群宏, 古华光, 任维. 神经元周期放电模式的分岔. 动力学与控制学报, 2009, 7(4): 297 ~ 301 (Ding X L, Li Y Y, Li Q H, Gu H G, Ren W. Bifurcations of periodic firing patterns in neuronal model. *Journal of Dynamics and Control*, 2009, 7(4): 297 ~ 301 (in Chinese))
- 5 Duan L X, Lu Q S. Codimension-Two Bifurcation Analysis in Hindmarsh-Rose Model with Two Parameters. *Chinese Physics Letters*, 2005, 22: 1325 ~ 1328
- 6 Postnova S, et al. Neural synchronization at tonic-to-bursting transitions. *J Biol Phys*, 2007, 33: 129 ~ 143
- 7 Belykh I, et al. Synchronization of bursting neurons: What matters in the network topology. *Phys. Rev. Lett.*, 2005, 94: 188101
- 8 王青云, 陆启韶. 兴奋性化学突触耦合的神经元的同步. 动力学与控制学报, 2008, 6(1): 35 ~ 39 (Wang Qingyun, Lu Qishao. Synchronization of coupled neurons with excitatory chemical synapse. *Journal of Dynamics and Control*, 2008, 6(1): 35 ~ 39 (in Chinese))
- 9 Shi X, Lu Q S. Firing patterns and complete synchronization. *Chinese Physics*, 2005, 14(1): 77 ~ 85

- 10 Yu H J , Peng J H. A Chaotic synchronization and control in nonlinear-coupled Hindmarsh-Rose neural systems. *Chaos, Solitons & Fractals*, 2006, 29(2) : 342 ~ 348
- 11 Yang M H, An S C, Gu H G, Liu Z Q, Ren W. Understanding of physiological neural firing through dynamical bifurcation machineries. *NeuroReport*, 2006, 17(10) :995 ~ 999
- 12 Izhikevich E M. Dynamical systems in neuroscience: The geometry of excitability and bursting. The MIT Press, 2005

## SYNCHRONOUS FIRING PATTERNS AND TRANSITIONS IN COUPLED HINDMARSH-ROSE NEURONS \*

Zhai Dehong<sup>1</sup> Duan Lixia<sup>1</sup> Tang Xuhui<sup>1</sup> Zhao Yong<sup>2</sup> Fan Denggui<sup>1</sup> Lu Qishao<sup>2</sup>

(1. College of Science, North China University of Technology, Beijing 100144, China)

(2. Department of Dynamics and Control, Beihang University, Beijing 100191, China)

**Abstract** By means of numerical simulation and bifurcation analysis, we explored the nearly complete synchronization of two electrically coupled Hindmarsh-Rose neurons with different firing patterns. We investigated the dependence of the synchronous firing patterns on that of the individual neurons. The results are instructive for understanding transitions mechanism of the neuronal synchronous firing patterns and its biological significance.

**Key words** bifurcation, couple, synchronization, firing patterns, transition