

不同耦合类型的三维 Hybrid 神经元同步动力学*

刘英[†]

(江西理工大学 能源与机械工程学院,南昌 330013)

摘要 神经网络的信息传递与多个神经元间的耦合同步密切相关.大量研究表明,神经元耦合系统的同步化问题是研究大脑处理信息的关键.本文基于三维混合神经元模型研究了神经元的复杂放电,该模型由 Wilson 模型的快子系统 and H-R 模型的慢子系统组成.该模型能够重现大脑皮层神经元一系列包括规则峰放电、快速峰放电和簇放电等神经动力学行为.本文基于三维混合神经元模型,探讨了三维混合神经元在电突触耦合、化学突触耦合和磁通耦合条件下的同步放电行为,模拟膜电位序列图、相位差图等探讨恒同及非恒同下耦合强度对神经元同步放电的影响.本研究将为人们进一步了解神经系统疾病的发病机制提供指导和帮助,并为神经科学领域提供可能的研究思路.

关键词 同步, 耦合, 三维 Hybrid 神经元模型

中图分类号:N93

文献标志码:A

Synchronization Dynamics of Three-Dimensional Hybrid Neurons with Different Coupling Types*

Liu Ying[†]

(School of Energy and Mechanical Engineering, Institutes of Technology of Jiangxi, Nanchang 330013, China)

Abstract The information transfer of neuronal network is closely related to the coupling synchronization dynamics of multiple neurons. Numerous studies show that the coupling synchronization problem of neuronal is crucial for the process of brain processing information. In this paper, the complex discharge of neurons is studied based on a three-dimensional hybrid neurons model, the model is composed of the fast subsystem of Wilson model and the slow subsystem of Hindmarsh-Rose model. Despite its simplicity, the model is capable of reproducing a range of dynamical behaviors commonly observed in regular spiking, fast spiking, continuous bursting, and intrinsic bursting cells. Based on the three-dimensional hybrid neuron model, this paper explores the synchronous discharge behavior of two neurons under three different types. Explore the different firing states of neurons under different coupling intensities, and compare the synchronous firing states of two neurons through phase difference. This study will provide guidance and help for people to further understand the mechanism of neurological diseases, and provide possible research ideas in the field of neuroscience.

Key words synchronization, coupling, three-dimensional Hybrid neurons

引言

神经系统是一个巨大而复杂的信息网络,由许多神经细胞组成,即神经元能够感受到刺激并传递兴奋.电生理实验表明,神经元是一个高度复杂的非线性动态系统,在不同离子浓度^[1,2]或不同强度的外部刺激电流下^[3],可以表现出丰富的放电模式,如周期性脉冲、脉冲和脉冲等.神经元的复杂放电是由神经元细胞膜内外的离子电流相互作用产生的.神经元数学模型的提出大大简化和方便人们对神经科学的探索.最著名的 Hodgkin-Huxley 神经元模型是由 Hodgkin 和 Huxley 提出的,是基于离子通道的四维模型,在神经计算科学中广泛应用.在此基础上^[4]相继提出了一些简化的神经元模型,可以再现神经元电活动的主要特征^[5-9].人类和哺乳动物的新皮层神经元的动态行为受到大约 12 种离子电流的相互作用^[10-12].这些离子电流的相互作用,可以产生复杂的放电现象^[13-15].本文基于一种三维 Hybrid 神经元模型研究皮层神经元的复杂放电活动,既具有普遍的生物物理意义,又具有三维模型的简化性,并通过改变不同的参数来检测到许多神经元行为^[16,17].

许多实验结果和理论研究表明,同步行为与神经系统的同步行为、认知世界等神经元活动、记忆事务、对事物的选择性注意等有关.一些研究发现,猫和老鼠等视觉皮层中存在着神经元的同步现象^[18-21].研究发现,精神障碍,如癫痫和帕金森综合征,与同步有关.例如海马体中的同步振荡行为会导致癫痫等精神疾病的发作^[22-24].神经网络系统是由大量的神经元通过耦合作用形成的,许多神经元之间的连接方式主要表现为电突触或者化学突触.在二十世纪八十年代,关于耦合同步动力学问题被普遍研讨成果显著.王青云等人以突触相互抑制耦合的一对混沌神经元建立相应数学模型,研究此神经系统下的神经元放电行为的同步性问题.经研究,当把耦合强度取在一个合适状况下,两个抑制的耦合神经元的膜电位序列图趋于一致^[25].Dharmala 等人构建了电突触耦合的 Hindmarsh-Rose (H-R) 神经元数学模型,通过探究发现簇放电同步相对应峰放电这种模式来说是更提前^[26].葛曼玲等人通过构建一类电突触耦合的数学模型,探究在不同的耦合强度下神经元的同步动力学问题^[27].

神经系统内信息的传输大多数是通过化学突触方式来进行的,迄今为止对于化学突触方面耦合系统研究也有广泛探究.例如 Wu 和 Zhang 等人建立了具有脉冲尖峰态的延迟化学耦合神经元模型,研究耦合强度和时间延迟等参数对神经系统同步突发一尖峰动力学同步问题^[28,29].Juang 等人研究了化学突触耦合神经元网络的簇放电同步现象,并给出了稳定同步簇存在的影响因素^[30].王青云等人建立了化学突触耦合的快速尖峰神经元模型,研究突触的耦合强度和衰减率等关键参数在神经元同步行为问题上的作用效应^[31].另外在考虑突触延迟的情况下的同相同步和反相同步问题^[32,33].

另一方面,根据电磁感应定律,神经元细胞膜内部和外部离子浓度具有一定差异性,会在神经元周围诱导产生电磁场,从而使得神经元细胞膜上的电位差发生变化. Lv 等人引入磁通量这个参数用来描述电磁场的波动性质^[34,35].考虑忆阻器这一特殊元件可以用来实现磁通量与神经元膜电位的反馈耦合^[36,37],因此研究磁通耦合的神经元的同步放电行为是十分有必要的.

本文基于三维混合神经元模型,建立了不同耦合类型的神经元模型,并探讨了耦合强度在外界刺激电流下的影响.本文的组织结构如下:第一节介绍了两个神经元的电突触耦合的数学模型,研究恒同及非恒同状态下耦合强度对同步行为的影响.在第二节中,我们探讨了耦合强度对化学突触神经元同步化的影响.第三节研究磁通耦合的混合神经元处于正反馈和负反馈状态时耦合强度对同步动力学的影响.第四节是总结与讨论.

1 电突触耦合神经元同步动力学

1.1 模型的介绍

这部分探究神经元间处于电突触耦合下的同步放电动力学行为.构建电耦合的三维 Hybrid 神经元模型方程如下:

$$\begin{aligned} C \frac{dV_1}{dt} &= -g(V)(V_1 - V_{Na}) - g_R R_1 (V_1 - V_K) - \\ &H_1 + I_1 + G(V_2 - V_1) \\ C \frac{dR_1}{dt} &= -\frac{1}{\tau_R} [R_1 - R_\infty(V_1)] \\ R_\infty &= 0.17 + r_1(V - V_1)^2 \end{aligned}$$

$$\frac{dH_1}{dt} = -\frac{1}{\tau_H} [H_1 - g_H (V_1 - V_H)]$$

$$\frac{dV_2}{dt} = -g(V)(V_2 - V_{Na}) - g_R R_2 (V_2 - V_K) - H_2 + I_2 + G(V_1 - V_2)$$

$$\frac{dR_2}{dt} = -\frac{1}{\tau_R} [R_2 - R_\infty(V_2)]$$

$$R_\infty = 0.17 + r_1(V - V_1)^2$$

$$\frac{dH_2}{dt} = -\frac{1}{\tau_H} [H_2 - g_H (V_2 - V_H)]$$

$$g(V) = v_0 + v_1 V + v_2 V^2$$

变量 C 代表的是单位面积细胞膜上的电容, 变量 V 代表的是神经元膜电位. R 表示钾通道恢复变量, H 表示的是慢调节电流. V_{Na} 表征的是钠离子平衡膜电位, V_K 代表的是钾离子的平衡膜电位, $g(V)$ 是钠离子激活函数, R_∞ 表示恢复变量的平衡函数. 变量 g_R 、 g_H 分别表示的是对应的离子通道电流的最大电导, I 为外界刺激电流. G 代表的是电耦合强度, V_1 、 V_2 、 R_1 、 R_2 、 H_1 、 H_2 代表初始值为 $(0.5, 0.1, 0.01)$ 和 $(1.0, 0.5, 1.0)$, I_1 、 I_2 表征为不同外界刺激电流.

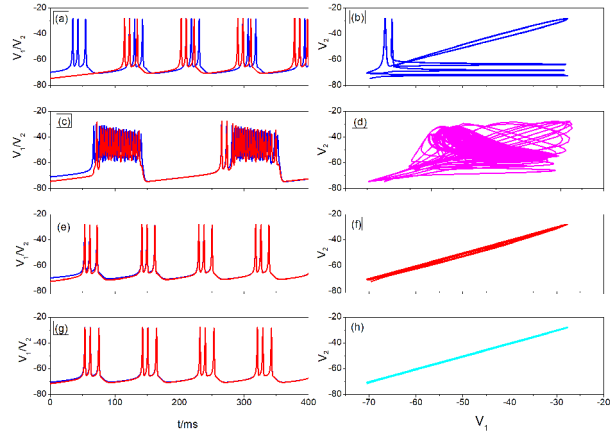
1.2 数值模拟与结果

本文讨论了当两个电耦合混合神经元处于恒同和非恒同状态时耦合强度对同步动力学的影响.

(1) 当两个神经元的外部刺激电流取相同的值, 即 $I_1 = I_2 = 0.35$ 时, 说明这两个神经元处于恒同状态.

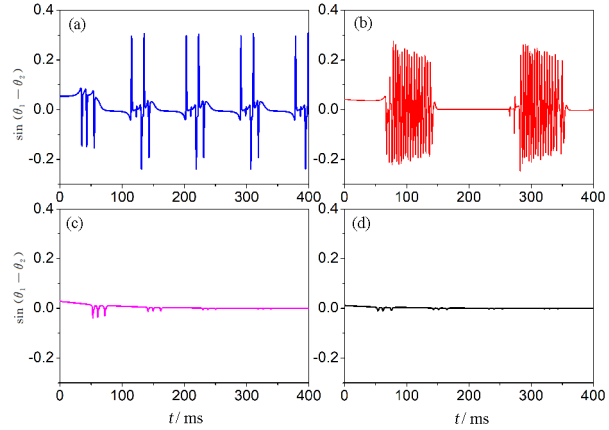
对于两个电耦合神经元系统, 探讨在这种状态下耦合强度的影响. 图 1 描述了处于相同状态下的两个电耦合神经元的时间序列图和 V_1 - V_2 平面上的相位图. 从图中可以看出, 当耦合强度为零时, 两个神经元的放电行为处于异步状态. 当耦合强度逐渐增加时, 两个神经元的放电活动将处于几乎完全同步的状态.

下面引入相位差的概念即 $\sin(\theta_1 - \theta_2)$, 在这里相位的定义我们采用的是轨道投影法, 这种方法适用于三维系统空间, 将其投影到二维平面上, 则相位定义 $\tan\theta = R/V$, 如图 2 所示, 当相位差值近似为零时两神经元为近似完全同步行为. 从图中可以看出随着耦合强度的增大两电耦合神经元近似完全同步行为.



(a, b) $G=0$, (c, d) $G=0.5$, (e, f) $G=5$, (g, h) $G=15$
图 1 膜电位时间序列图和 V_1 - V_2 平面上的相图

Fig. 1 Time series diagram of two electrically coupled neurons and phase diagram on V_1 - V_2 plane



(a) $G=0$, (b) $G=0.5$, (c) $G=5$, (d) $G=15$

图 2 相位差随时间变化图

Fig. 2 Phase difference of two electrically coupled neurons

(2) 当两个神经元的外部刺激电流取不同的值, 即 $I_1 = 0.35$, $I_2 = 0.4$ 时, 说明这两个神经元处于非恒同状态.

这里定义了两个耦合神经元间的误差 $e_1 = V_1 - V_2$, $e_2 = R_1 - R_2$, $e_3 = H_1 - H_2$. 从图 3 可以得出结论, 在耦合强度逐渐加大的条件下, 两非恒同的神经元放电活动近似同步状态, 也就是说在高的耦

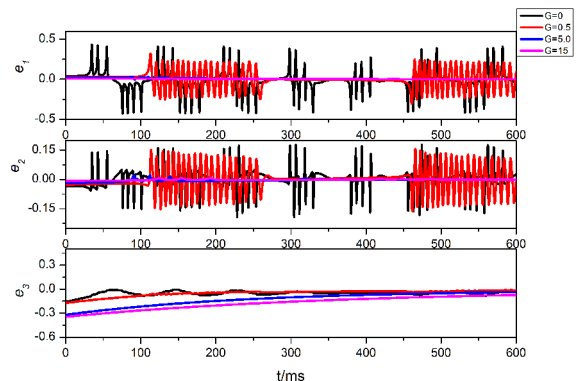


图 3 耦合神经元间的误差 e_1 , e_2 , e_3 的时间变化图
Fig. 3 Time variation diagram of the error e_1 , e_2 , e_3

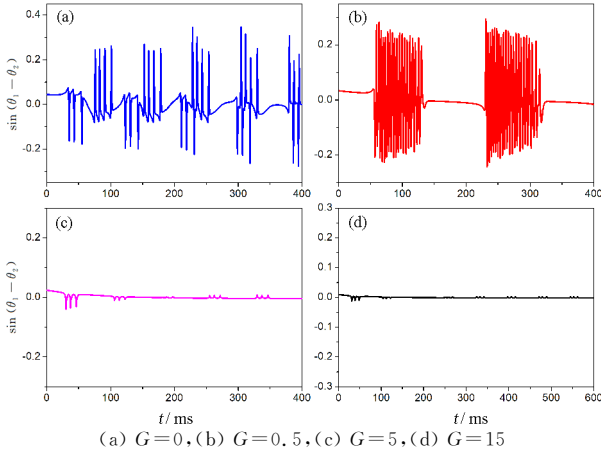


图 4 相位差随时间变化图

Fig. 4 The phase difference of two electrically coupled neurons

合强度下两神经元放电行为表现为同步状态,即恰当的耦合强度可以在一定程度上促进神经元的同步行为.从图 4 两神经元相位差随着时间的变化关系图也可以得到证实,随着耦合强度增大到 5.0 时此时两个电耦合神经元趋于完全同步,继续增大耦合强度不产生明显影响.

2 化学突触耦合神经元同步动力学

2.1 模型的介绍

本节讨论化学突触耦合的三维 Hybrid 神经元的相关同步动力学行为问题,其方程表达如下:

$$C \frac{dV_{1(2)}}{dt} = -g(V)(V_{1(2)} - V_{Na}) - g_R R_{1(2)}(V_{1(2)} - V_K) - H_{1(2)} + I_{1(2)} + G(V_{syn} - V_{1(2)}) / (1 + e^{-\sigma(V_{2(1)} - \theta)})$$

其中 V_{syn} 表示的是化学突触耦合的神经元的反转电位, σ 代表的是一种比率常数, θ 则表示的是突触阈值,参数取值 V_{syn} 取负值代表此时神经元间呈现为抑制相互作用,数值模拟中变量取值为 $V_{syn} = -0.1, \theta = -0.1, \sigma = 10$.

2.2 数值模拟与结果

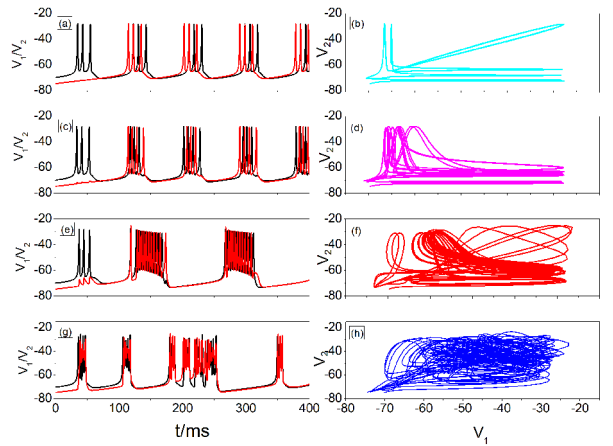
在本节中,我们讨论了当两个化学耦合的混合神经元处于恒同和非恒同状态时耦合强度对同步动力学的影响.

(1)图 5 模拟了处于恒同状态下的两个化学耦合神经元在不同耦合强度下神经元放电行为,外界刺激电流取作 $I_1 = I_2 = 0.35$.

图 5 结果表示,当耦合强度的值取零时,初始

值不同的两个神经元在相同的外界刺激电流下呈现异步行为,继续小幅度的增大耦合强度神经元放电出现紊乱,当耦合强度较大时神经元的放电被抑制呈现静息态.也就是说在化学突触耦合的两个神经元的放电行为受耦合强度的影响较敏感,耦合强度在一定程度上会破坏神经元振荡行为.

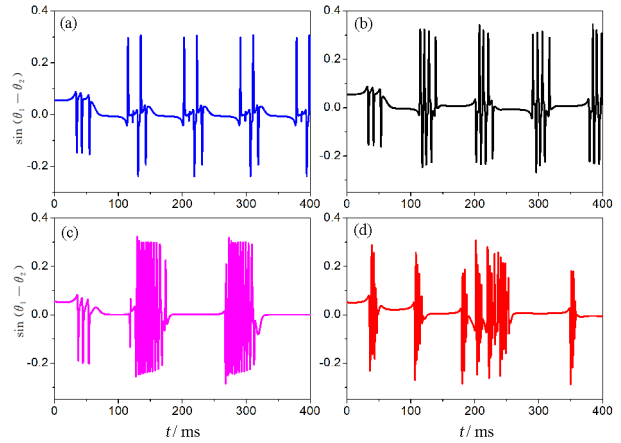
从图 6 可知,当耦合强度的值取零时,两神经元互为反相状态,当耦合强度为 1 时两神经元发生漂移,继续增大则破坏了两神经元放电活动使之成为无序状态,即神经元放电活动较为混乱.



(a, b) $G=0$, (c, d) $G=1.0$, (e, f) $G=2.0$, (g, h) $G=3.0$

图 5 膜电位时间序列图和 V_1-V_2 平面上的相图

Fig. 5 Time series diagram of two electrically coupled neurons and phase diagram on V_1-V_2 plane



(a) $G=0$, (b) $G=1.0$, (c) $G=2.0$, (d) $G=3.0$

图 6 相位差随时间的变化图

Fig. 6 Phase difference of two electrically coupled neurons

(2)当两神经元的外界刺激电流取不同值时 $I_1 = 0.305, I_2 = 0.4$ 两神经元处于非恒同状态,对于两化学耦合的神经元系统,探究此种状态下的耦合强度所施加的效应.

图 7 定义了两个耦合神经元间的误差 $e_1 = V_1 - V_2, e_2 = R_1 - R_2, e_3 = H_1 - H_2$. 图中结果显示,

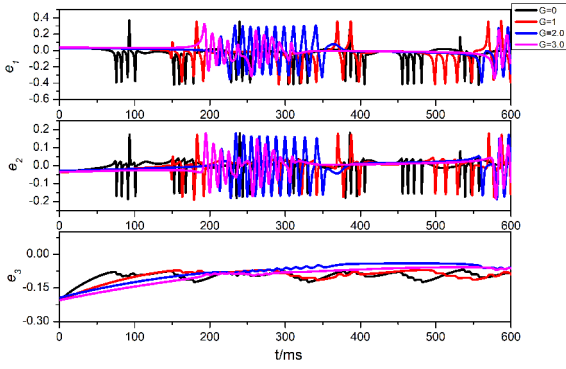
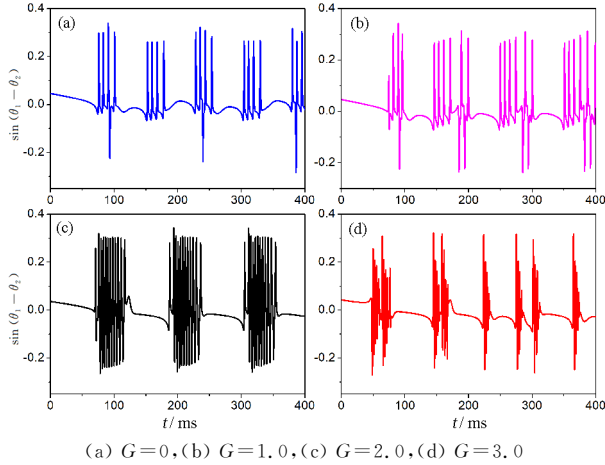


图7 耦合神经元间的误差 e_1, e_2, e_3 时间变化图
Fig. 7 Time variation diagram of the error e_1, e_2, e_3



(a) $G=0$, (b) $G=1.0$, (c) $G=2.0$, (d) $G=3.0$

图8 相位差随着时间的变化图
Fig. 8 Phase difference of two electrically coupled neurons

当耦合强度的取值较小的时候,随着耦合强度的加大,神经元的放电状态表现为更混乱,也就是说处于化学耦合神经元对耦合强度更敏感,易受耦合强度的影响.从图8可以得到证实,两化学耦合的神经元中耦合强度对其放电活动的影响更敏感,影响了神经元的规则放电使之更加无序.

3 磁通耦合神经元同步动力学

3.1 模型的介绍

众所周知,通过选择合适的耦合强度,两个相同的神经元可以达到不同类型的同步放电状态.对于不完全相同神经元,把耦合强度取作一个合适值时,不同神经元的放电行为可以表现为同步状态.在考虑电磁感应效应下耦合神经元的放电行为是一个值得研究的项目.耦合神经元的数学方程表示如下:

$$C \frac{dV_{1(2)}}{dt} = -g(V)(V_{1(2)} - V_{Na}) - g_R R_{1(2)}(V_{1(2)} - V_K) - H_{1(2)} + I_{ext} - k_1(\alpha + 3\beta\varphi_{1(2)})V_{1(2)} + G(V_{2(1)} - V_{1(2)})$$

$$\frac{d\varphi_{1(2)}}{dt} = V_{1(2)} - k_2\varphi_{1(2)}$$

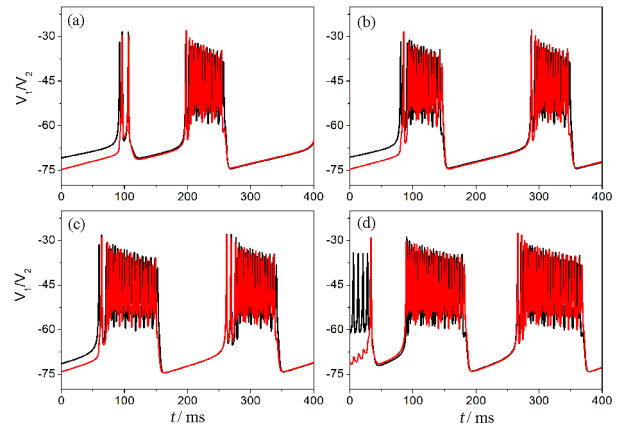
其中变量 G 表示的含义是神经元间的耦合强度,当取正值时对每个神经元产生负反馈,当取负值时对神经元产生正反馈.

3.2 数值模拟与分析

在本节中,我们讨论了两个磁通耦合的混合神经元处于正反馈和负反馈状态时耦合强度对同步动力学的影响

(1)探究耦合强度为正值时神经元放电活动即固定 G 的取值为 0.5 时,神经元同步动力学行为.

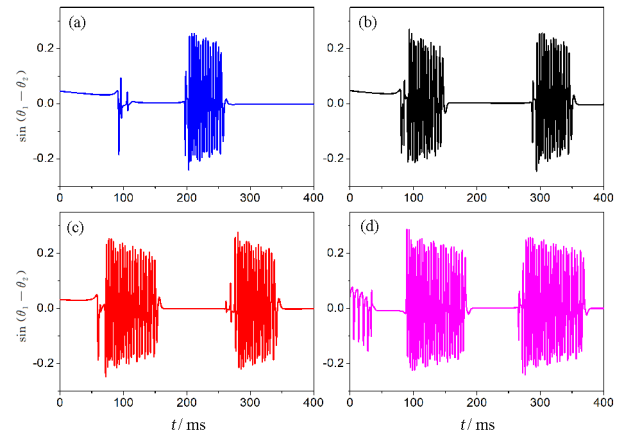
由图9可以看出,当耦合强度的值取作 0.5 时,在电流强度加大的情况下,神经元放电行为较剧烈,混沌簇放电的峰值增多.从图10的相位差随时间变化关系图可以看出,当耦合强度一定时增大外界刺激电流促进了神经元的快速放电.由图11可



(a) $I_{ext} = 0.305$, (b) $I_{ext} = 0.35$, (c) $I_{ext} = 0.4$, (d) $I_{ext} = 0.5$

图9 膜电位的时间序列图

Fig. 9 Time series diagram of two coupled neurons



(a) $I_{ext} = 0.305$, (b) $I_{ext} = 0.35$, (c) $I_{ext} = 0.4$, (d) $I_{ext} = 0.5$

图10 相位差随着时间的变化图

Fig. 10 Phase difference of two coupled neurons

(a) $I_{ext} = 0.305$, (b) $I_{ext} = 0.35$, (c) $I_{ext} = 0.4$, (d) $I_{ext} = 0.5$

图11 膜电位的时间序列图

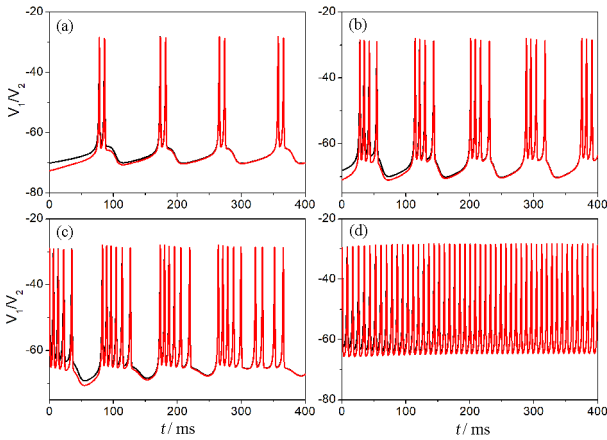
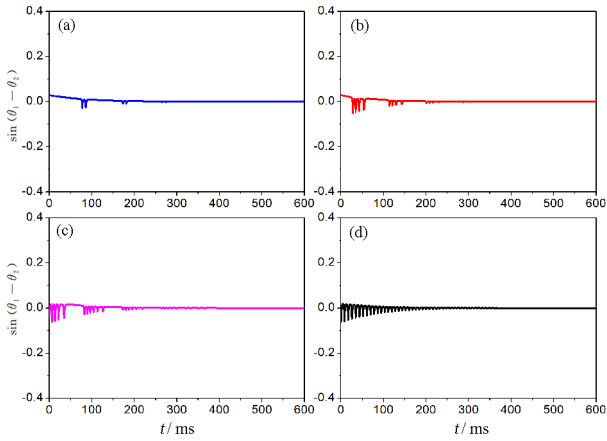


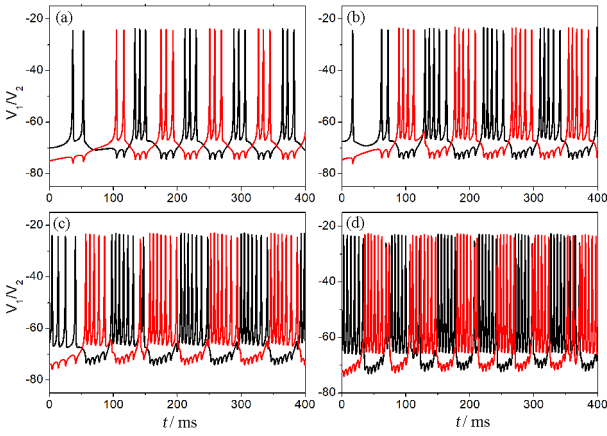
Fig. 11 Time series diagram of two coupled neurons



(a) $I_{ext}=0.305$, (b) $I_{ext}=0.35$, (c) $I_{ext}=0.4$, (d) $I_{ext}=0.5$

图 12 相位差随着时间的变化图

Fig. 12 Phase difference of two coupled neurons



(a) $I_{ext}=0.305$, (b) $I_{ext}=0.35$, (c) $I_{ext}=0.4$, (d) $I_{ext}=0.5$

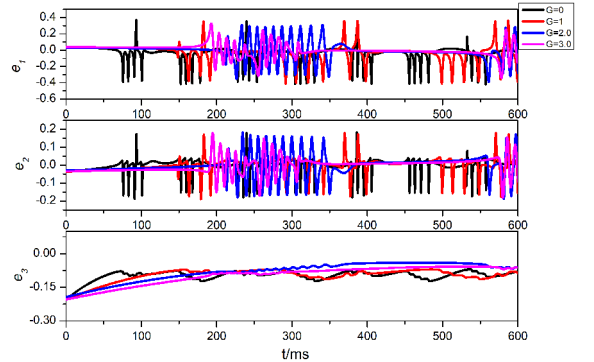
图 13 膜电位的时间序列图

Fig. 13 Time series diagram of two coupled neurons

以得出一致的结论,当固定神经元间耦合强度为 5.0 时,当外界刺激电流为 0.305 时两个神经元表现为一周期放电行为,当外界刺激电流为 0.35 时两个神经元表现为三周期放电行为,当外界刺激电流为 0.4 时两个神经元表现为四周期放电行为,当外界刺激电流为 0.5 时两个神经元表现为快速峰放电行为.图 12 也可以证实,固定耦合强度为较大

值时,两耦合的神经元达到同步放电行为,增大外界刺激电流促进了神经元簇放电的峰值.

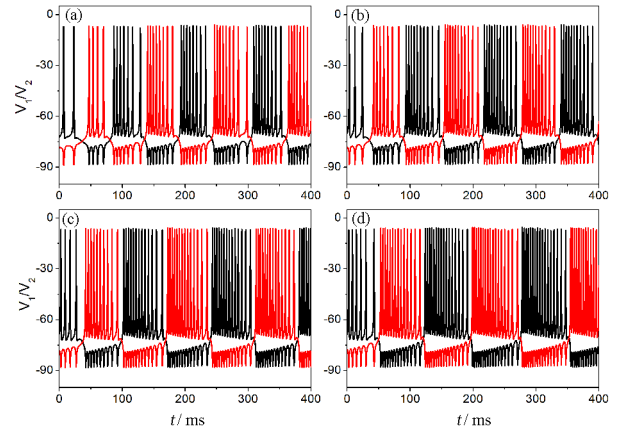
(2)当耦合强度 G 为负值时,神经元同步动力学行为模拟结果如下图所示.图 13 是当耦合强度为 -0.5 时两个耦合神经元在不同外界刺激电流下的同步放电行为,结果显示在外界刺激电流加大的情况,神经元放电的峰值增多,但两个神经元的放



(a) $I_{ext}=0.305$, (b) $I_{ext}=0.35$, (c) $I_{ext}=0.4$, (d) $I_{ext}=0.5$

图 14 相位差随着时间的变化图

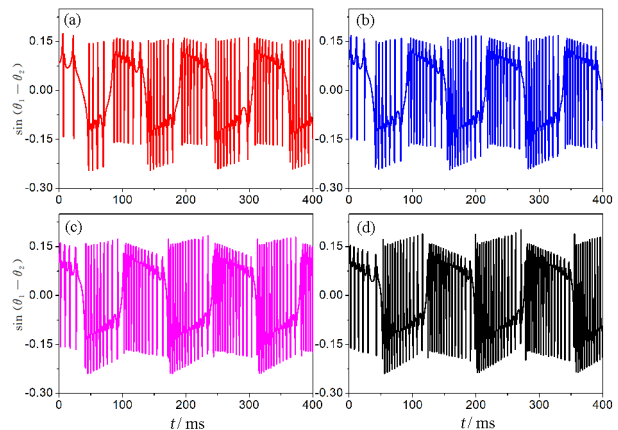
Fig. 14 Phase difference of two coupled neurons



(a) $I_{ext}=0.15$, (b) $I_{ext}=0.2$, (c) $I_{ext}=0.25$, (d) $I_{ext}=0.3$

图 15 膜电位的时间序列图

Fig. 15 Time series diagram of two coupled neurons



(a) $I_{ext}=0.15$, (b) $I_{ext}=0.2$, (c) $I_{ext}=0.25$, (d) $I_{ext}=0.3$

图 16 相位差随着时间的变化图

Fig. 16 Phase difference of two coupled neurons

电行为始终保持在反相同步的放电态. 从图 14 相位差随时间变化关系图也可以得到证实, 当耦合强度增大为 -5.0 时, 模拟结果如图 15 神经元发生振荡的最小阈值减小, 也就是说微小的外界刺激电流也能诱导神经元发生放电行为, 随着外界刺激电流的增大, 神经元混沌簇放电的峰值增多, 但两个神经元放电状态表现出反相同步态, 也就是说当耦合强度为负值时促进了神经元的放电, 然而不影响两神经元的这种异步同步行为. 从图 16 相位差随时间变化关系图也可以得到证实.

4 总结

本文基于三维 Hybrid 神经元模型, 探讨了具有不同耦合类型的三维 Hybrid 神经元的同步放电行为. 对于电突触耦合神经元系统, 当耦合强度较小时, 神经元的放电行为处于异步状态. 随着耦合强度的不断增加, 两个神经元的膜电位曲线趋于近似重合, 即耦合强度可以促进两个电耦合神经元处于恒定状态, 从而实现同步放电行为. 另一方面, 对于化学突触耦合的神经元, 两个化学耦合的神经元的耦合强度对其放电活动的影响更为敏感, 这影响了神经元的规律放电, 使其更加无序. 最后, 磁通量耦合的三维 Hybrid 神经元中, 当耦合强度为正时, 耦合强度从较低的值增加到 5.0 , 神经元的放电行为由簇放电转变为有规律的脉冲放电行为. 当耦合强度为负时, 它会促进神经元的放电, 但它并不影响两个神经元的异步同步行为.

参考文献

- [1] MEARS D, ROJAS E. Properties of voltage-gated Ca^{2+} currents measured from mouse pancreatic beta-cells in situ [J]. *Biological Research*, 2006, 39(3): 505–520.
- [2] RAMRACHEYA R, WARD C, SHIGETO M, et al. Membrane potential-dependent inactivation of voltage-gated ion channels in alpha-cells inhibits glucagon secretion from human islets [J]. *Diabetes*, 2010, 59(9): 2198–2208.
- [3] WANG J, LIU S Q, WANG H C, et al. Dynamical properties of firing patterns in the huber-braun cold receptor model in response to external current stimuli [J]. *Neural Network World*, 2015, 25(6): 641–655.
- [4] HODGKIN A L, HUXLEY A F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1952, 12(3): 201–215.
- [5] FITZHUGH R. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane [J]. *Biophysical Journal*, 1961, 1(6): 445–466.
- [6] HINDMARSH J L, ROSE R M. A model of the nerve impulse using two first-order differential equations [J]. *Nature*, 1982, 296: 162–164.
- [7] BURKITT A N. A review of the integrate-and-fire neuron model: I. homogeneous synaptic input [J]. *Biological Cybernetics*, 2006, 95(1): 1–19.
- [8] TSUMOTO K, KITAJIMA H, YOSHINAGA T, et al. Bifurcations in Morris-Lecar neuron model [J]. *Neurocomputing*, 2006, 69(4/5/6): 293–316.
- [9] WILSON H R. Simplified dynamics of human and mammalian neocortical neurons [J]. *Journal of Theoretical Biology*, 1999, 200(4): 375–388.
- [10] MCCORMICK D A. Membrane properties and neurotransmitter actions [M]//*The Synaptic Organization of the Brain*. Oxford: Oxford University Press, 2004: 39–78.
- [11] BOOTH V, RINZEL J. A minimal, compartmental model for a dendritic origin of bistability of motoneuron firing patterns [J]. *Journal of Computational Neuroscience*, 1995, 2(4): 299–312.
- [12] ERMENTROUT B. Neural networks as spatio-temporal pattern-forming systems [J]. *Reports on Progress in Physics*, 1998, 61(4): 353–430.
- [13] FOEHRING R C, WYLER A R. Two patterns of firing in human neocortical neurons [J]. *Neuroscience Letters*, 1990, 110(3): 279–285.
- [14] GIL Z, AMITAI Y. Properties of convergent thalamocortical and intracortical synaptic potentials in single neurons of neocortex [J]. *Journal of Neuroscience*, 1996, 16(20): 6567–6578.
- [15] GRAY C M, MCCORMICK D A. Chattering cells: superficial pyramidal neurons contributing to the generation of synchronous oscillations in the visual cortex [J]. *Science*, 1996, 274(5284): 109–113.
- [16] LU J, SHERMAN D, DEVOR M, et al. A putative flip-flop switch for control of REM sleep [J]. *Nature*, 2006, 441: 589–594.
- [17] SATO Y D, SHIINO M. Spiking neuron models with excitatory or inhibitory synaptic couplings and synchronization phenomena [J]. *Physical Review*

- E, *Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 2002, 66(4): 041903.
- [18] LAMPL I, REICHOVA I, FERSTER D. Synchronous membrane potential fluctuations in neurons of the cat visual cortex [J]. *Neuron*, 1999, 22(2): 361–374.
- [19] BELOVA E, ISCHENKO I. The role of different class neurons of cat visual cortex in the local synchronization [J]. *International Journal of Psychophysiology*, 2014, 94(2): 196.
- [20] NASE G, SINGER W, MONYER H, et al. Features of neuronal synchrony in mouse visual cortex [J]. *Journal of Neurophysiology*, 2003, 90(2): 1115–1123.
- [21] MALDONADO P, BABUL C, SINGER W, et al. Synchronization of neuronal responses in primary visual cortex of monkeys viewing natural images [J]. *Journal of Neurophysiology*, 2008, 100(3): 1523–1532.
- [22] ISOMURA Y, FUJIWARA-TSUKAMOTO Y, TAKADA M. A network mechanism underlying hippocampal seizure-like synchronous oscillations [J]. *Neuroscience Research*, 2008, 61(3): 227–233.
- [23] FUJIWARA-TSUKAMOTO Y, ISOMURA Y. Neural mechanism underlying generation of synchronous oscillations in hippocampal network [J]. *Brain Nerve*, 2008, 60(7): 755–762.
- [24] RUBCHINSKY L L, PARK C, WORTH R M. Intermittent neural synchronization in Parkinson's disease [J]. *Nonlinear Dynamics*, 2012, 68(3): 329–346.
- [25] 王青云, 陆启韶, 郑艳红. 时滞援助的两抑制性突触耦合的 Chay 神经元的同步 [J]. *生物物理学报*, 2005, 21(6): 449–456.
- WANG Q Y, LU Q S, ZHENG Y H. Conduction delay-aided synchronization in two coupled chay neurons with inhibitory synapse [J]. *Acta Biophysica Sinica*, 2005, 21(6): 449–456. (in Chinese)
- [26] DHAMALA M, JIRSA V K, DING M Z. Transitions to synchrony in coupled bursting neurons [J]. *Physical Review Letters*, 2004, 92(2): 028101.
- [27] 葛曼玲, 郭鸿涌, 王广健, 等. 电突触耦合 Chay 神经元同步振荡的研究 [J]. *生物物理学报*, 2003, 19(2): 135–140.
- GE M L, GUO H Y, WANG G J, et al. Research for synchronous oscillation on electrically coupled chay neurons [J]. *Acta Biophysica Sinica*, 2003, 19(2): 135–140. (in Chinese)
- [28] WU K J, WANG T J, WANG C L, et al. Study on electrical synapse coupling synchronization of Hindmarsh-Rose neurons under Gaussian white noise [J]. *Neural Computing and Applications*, 2018, 30(2): 551–561.
- [29] ZHANG X, YANG J, WU F P, et al. Synchronization of time-delayed chemically coupled burst-spiking neurons with correlated noises [J]. *The European Physical Journal E*, 2014, 37(6): 53.
- [30] JUANG J, LIANG Y H. Cluster synchronization in networks of neurons with chemical synapses [J]. *Chaos*, 2014, 24(1): 013110.
- [31] WANG Q Y, LU Q S, CHEN G R. Synchronization transition induced by synaptic delay in coupled fast-spiking neurons [J]. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 2008, 18(4): 1189.
- [32] BR M, SCHLL E, TORCINI A. Synchronization and complex dynamics of oscillators with delayed pulse coupling [J]. *Angewandte Chemie*, 2012, 51(38): 9489–9490.
- [33] JOERG D J, MORELLI L G, ARES S, et al. Synchronization dynamics in the presence of coupling delays and phase shifts [J]. *Physical Review Letters*, 2014, 112(17): 174101.
- [34] LV M, WANG C N, REN G D, et al. Model of electrical activity in a neuron under magnetic flow effect [J]. *Nonlinear Dynamics*, 2016, 85(3): 1479–1490.
- [35] LV M, MA J. Multiple modes of electrical activities in a new neuron model under electromagnetic radiation [J]. *Neurocomputing*, 2016, 205: 375–381.
- [36] LI Q D, TANG S, ZENG H Z, et al. On hyperchaos in a small memristive neural network [J]. *Nonlinear Dynamics*, 2014, 78(2): 1087–1099.
- [37] PHAM V T, VAIDYANATHAN S, VOLOS C K, et al. A novel memristive time-delay chaotic system without equilibrium points [J]. *The European Physical Journal Special Topics*, 2016, 225(1): 127–136.