混合突触作用下耦合时滞对模块 神经元网络簇同步的影响^{*}

胡丽萍¹ 杨晓丽^{1†} 孙中奎²

(1. 陕西师范大学数学与信息科学学院,西安 710062) (2. 西北工业大学应用数学系,西安 710072)

摘要 针对电突触耦合和化学突触耦合混合作用下含有耦合时滞的模块神经元网络,利用非线性动力学理 论和数值仿真方法,探讨了耦合强度及耦合时滞对模块神经元网络簇同步特性的影响.结果发现,模块神经 元网络中子网络内、子网络间的耦合强度都能促使簇放电神经元取得簇同步,但是时滞却对耦合诱导的簇 同步具有显著的抑制作用.进一步的研究证实了本文所得的研究结果不依赖于子网络的数目与子网络的节 点个数.需要指出的是,耦合时滞对神经元网络簇同步的抑制作用对治疗簇同步引发的一些神经性疾病(如 帕金森病、癫痫等)具有一定的理论指导意义.

关键词 模块神经元网络, 簇同步, 混合突触, 耦合时滞

DOI: 10.6052/1672-6553-2015-007

引言

同步是神经元系统一种重要的非线性现象.随 着复杂网络的兴起,神经元网络上的同步动力学在 不同领域中得到了大量研究^[13].特别对于神经元 网络上的簇同步,近年来也吸引了不少研究者的关 注^[45].文献^[64]分别探讨了全局耦合网络、小世界 网络、无标度网络中耦合强度对簇放电神经元簇同 步的影响,揭示了当耦合强度足够大时,神经元能 够取得簇同步.

神经元之间有两种基本的耦合方式,即电突触 耦合和化学突触耦合.前者通过缝隙连接实现,而 后者通过树突和轴突实现连接.在以往的研究中, 绝大部分文献探讨了电突触耦合或化学突触耦合 对耦合神经元动力学特性的影响.值得注意的是, 近期的研究表明,两种突触耦合方式在耦合神经元 间是可以同时存在的^[9-14],并且突触耦合对神经元 网络的同步动力学行为具有关键性影响.例如 Kopell 等发现电突触耦合和化学突触耦合对神经元 网络的完全同步的影响不同,但却具有相互补充的 作用^[9]. Baptista 等进一步在 Hindmarch-Rose 神经 元构成的小世界网络中,研究了两种突触耦合方式 对神经元完全同步的影响,揭示了混合突触耦合有 助于同步的形成^[10].同时,由于信号传输速度的有 限性和递质释放的滞后,时滞在耦合神经元之间也 是普遍存在的.已有的研究表明,耦合时滞对神经 元网络上的同步、共振、时空有序等动力学特性也 具有促进或增强、抑制或减弱等作用^[15-18].

最新关于猕猴和猫大脑皮层的分析表明,脑皮 层的神经元网络具有模块结构^[19-20].从而关于模块 神经元网络的同步动力学也吸引了一些研究者的 关注.例如,Batista 等针对化学突触耦合的小世界 模块网络,研究了具有簇放电离散神经元的簇同 步^[21];于等在电突触耦合的小世界模块网络中,分 析了子网络间耦合强度和子网络内耦合强度对耦 合簇放电神经元簇同步的影响^[22].

基于以上的分析,我们进一步思考:既然耦合 神经元之间进行信息传递时电突触耦合和化学突 触耦合同时存在^[9-14],并且耦合时滞客观存在于神 经元网络,那么对于簇放电的模块神经元网络,在 电突触耦合和化学突触耦合的混合作用下,耦合神 经元之间能否达到簇同步?耦合时滞对模块神经

²⁰¹⁴⁻¹²⁻¹⁵ 收到第1稿,2015-01-04 收到修改稿.

^{*}国家自然科学基金(11272258,11572180)、中央高校基本科研业务费专项资金(GK201302001)、陕西省自然科学基础研究计划(2014JQ1013)资助项目

[†] 通讯作者 E-mail:yangxiaoli@ snnu. edu. cn

元网络的簇同步又有什么影响?本文针对该问题 展开系统研究.首先,我们构建了子网络是无标度 网络的模块神经元网络模型、引入了刻画神经元簇 同步特性的两种方法;然后,通过数值模拟,我们研 究了子网络内与子网络间耦合强度、耦合时滞对模 块神经元网络簇同步的影响.

1 构建数学模型和诊断分析方法

1.1 模块神经元网络模型

模块网络是由几个子网络构成的复杂网络.子 网络可以是规则网络、小世界网络或无标度网络.本 文假设模块网络中含有 M 个子网络,每个子网络是 N 个节点的无标度网络.首先构建无标度网络:生成 含 m_0 个节点的全连接网络,每隔相等时间间隔增加 一个新的节点,新节点与m 个不同的已经存在于网 络中的旧节点相连产生m 条新边,新节点与旧节点i相连的概率 Π 取决于节点i 的度数,经过n 时间步 后,即可生成一个无标度网络.利用类似的方法,我 们可以产生 M 个无标度网络. 其次,从第I 个和第 $J(I,J = 1,2, \cdots, M, \pm J \neq I)$ 个子网络中随机选择 一对节点,并以概率 p_{inter} 在选取的节点对之间引入 一条边.按照这种方式,我们构造了模块网络.不失 一般性,下文假设网络结构的参数如下:MN = 200, $m_0 = 2, m = 2, p_{inter} = 0.01$.

本文利用二维离散 Rulkov 神经元^[22]来刻画模 块网络中节点上的局部动力学.于是,模块神经元 网络模型的动力学方程组可以描述为

 $\begin{aligned} x_{I,i}(n+1) = &\alpha_{I,i} / (1 + x_{I,i}^2(n)) + y_{I,i}(n) + I_{I,i}^{syn}(n) \end{aligned} \tag{1}$

$$y_{I,i}(n+1) = y_{I,i}(n) - \sigma x_{I,i}(n) - \beta$$
 (2)

这里, (*I*,*i*) 表示第*I*个子网络的第*i*个神经 元, *i* = 1,2,…,*N*, *I* = 1,2,…,*M*; *x*代表神经元 的膜电位, *y* 是恢复变量; $\sigma \pi \beta$ 为模型参数,其取 值为 $\sigma = 0.001 \pi \beta = 0.001$, $\alpha_{I,i}$ 服从区间 [4.1,4.4]上的均匀分布,此时单个神经元具有混 沌簇放电行为. $\Gamma_{i}^{yn}(n)$ 是耦合项,具体表达式为

$$\begin{split} I_{I,i}^{syn}(n) &= \varepsilon_{in} \sum_{j=1}^{N} A_{EI}(i,j) \left(x_{I,i}(n-\tau) - x_{I,j}(n) \right) - \\ & \varepsilon_{in} \sum_{j=1}^{N} A_{CI}(i,j) \left(x_{I,i}(n) - V \right) \Gamma(x_{I,j}(n)) - \\ & \varepsilon_{ex} \sum_{j=1}^{M} \sum_{j=1}^{N} B_{I,j}(i,j) \left(x_{I,i}(n) - V \right) \Gamma(x_{J,j}(n)) \end{split}$$

其中, ε_{in} 刻画子网络内耦合神经元间的耦合 强度(简称内耦合强度); ε_{ex} 刻画子网络间耦合神 经元间的耦合强度(简称为外耦合强度);V代表 突触反电势,取 V = 1.8,此时表示兴奋性化学突 触;如果第1个子网络内的第i个神经元与第j个神 经元通过化学突触作用进行耦合,则 $A_{\alpha}(i,j)$ = $A_{cl}(j,i) = 1$;如果第I个子网络内的第i个神经元 与第 *i* 个神经元通过电突触作用进行耦合,则 $A_{EI}(i,j) = A_{EI}(j,i) = 1$; 否则, $A_{CI}(i,j) = A_{CI}(j,i)$ $= 0, A_{EI}(i,j) = A_{EI}(j,i) = 0.$ 如果第 I 个子网络 的第 i 个神经元与第 J 个子网络的第 j 个神经元通 过化学突触作用进行耦合,则 $B_{I,J}(i,j) = B_{J,I}(j,i)$ = 1,否则, $B_{I,J}(i,j) = B_{J,I}(j,i) = 0$. S型函数为 中 $\Theta_{c} = -1.0$, λ 表示突触前神经元影响突触后神 经元的一个阈值,这里取 $\lambda = 30. \tau$ 表示神经元之 间进行信息传递时的延迟时间.每个子网络内化学 突触耦合转化成电突触耦合的概率为f,本文设定 f = 0.1.

1.2 诊断分析方法

本文借助于数值计算序参数 R^[21-22]来衡量模 块神经元网络的簇同步特性,其定义式为

$$R = \frac{1}{MN} \left| \sum_{J=1}^{M} \sum_{j=1}^{N} e^{i\varphi(J,j,n)} \right|$$
(4)

这里, φ(J,j,n) 表示第 J 个子网络中的第 j 个 神经元在时刻 n 处的簇放电相位,具体为

$$\varphi(\mathbf{J}, \mathbf{j}, \mathbf{n}) = 2\pi \mathbf{k} + 2\pi \frac{\mathbf{n} - \mathbf{n}_{\mathbf{J}, \mathbf{j}, \mathbf{k}}}{\mathbf{n}_{\mathbf{J}, \mathbf{j}, \mathbf{k}+1} - \mathbf{n}_{\mathbf{J}, \mathbf{j}, \mathbf{k}}}$$
$$(\mathbf{n}_{\mathbf{J}, \mathbf{j}, \mathbf{k}} \leqslant \mathbf{n} < \mathbf{n}_{\mathbf{J}, \mathbf{j}, \mathbf{k}+1})$$
(5)

其中, n_{J,j,k} 是第 J 个子网络中第 j 个神经元的 第 k 个簇开始放电的时刻. 一般地, R 的值越大, 表 明神经元网络簇同步的程度越大, 特别的, 当所有 神经元簇放电达到同步时, 簇相位几乎一致, 从而 R 接近于1; 相反的, 当所有簇放电神经元处于完全 不同步状态时, 簇相位几乎不相关, 从而 R ≈ 0.

另外,本文还利用耦合神经元膜电位的平均场 方差 Var(X) 来定量刻画耦合神经元的簇同步特 性,其中 X 表示模块神经元网络的平均场,具体为

$$X(n) = \frac{1}{MN_{J}} \sum_{j=1}^{M} \sum_{j=1}^{N} x_{J,j}(n)$$
(6)

当网络中所有神经元以相同的节律放电时,平均场序列呈现出类似周期的大幅振荡,对应的

Var(X) 值较大;而当网络中所有神经元都自行放 电时,平均场序列表现出近似随机的小幅振荡,相 应的 *Var(X)* 值较小.所以, *Var(X)* 值越大,耦合 神经元之间簇同步的效果越好.

2 簇同步动力学特性分析

在这一部分,我们首先讨论当耦合项(3)不含 时滞(即 $\tau = 0$ 时),模块神经元网络在电突触耦合 和化学突触耦合混合作用下的簇同步动力学.然 后,我们在耦合项中引入时滞,进一步探究耦合时 滞对模块神经元网络簇同步特性的影响.

2.1 耦合强度诱导的簇同步

当 $\tau = 0$ 时,我们分别研究内耦合强度 ε_{in} 、外 耦合强度 ε_{ex} 对模块神经元网络簇同步特性的显著 性影响.



- 图1 序参数 R 和平均场方差 Var(X)随内耦合强度 ε_{in} 的变化曲线: (a)序参数; (b)平均场方差
 - Fig. 1 The order parameter R and the variance of the mean field Var(X) as variation of the intra-coupling strength ε_{in} :

(a) The order parameter, (b) The variance of the mean field $% \left({\left({{{\bf{n}}} \right)_{{\bf{n}}}} \right)$

首先我们通过数值计算序参数 R、平均场方差 Var(X)及网络的时空图来研究内耦合强度 ε_{in} 对模 块神经元网络簇同步的影响. 当 $\varepsilon_{ex} = 0.01, M = 8,$ N = 25 时,图 1 分别刻画序参数 R 和平均场方差 Var(X)随着内耦合强度 ε_{in} 的演化规律. 由图 1(a) 可知,随着 ε_{in} 的增大, R 不断增大, 并且在 ε_{in} 较小 时 R 的增长速度很快,当 ε_{in}超过某一临界值(ε_{in}≈ 0.01)时,R 增长速度减慢并逐渐趋向 1,这表明模 块神经元网络在内耦合强度作用下逐渐达到簇同 步.图 1(b)展示了平均场方差 Var(X)与内耦合强 度 ε_{in}的依赖关系.由该图形不难观察到,Var(X)随 着 ε_{in}的增加而不断增加,这也表明模块网络中耦 合神经元在内耦合强度作用下,放电节律逐渐趋于 一致,从而模块神经元网络的簇同步效果越来越 好.

图 2 刻画了在不同内耦合强度作用下,模块神 经元网络的时空图. 当 $\varepsilon_{in} = 0$ 时,如图 2(a)所示, 此时耦合神经元的簇放电节律不一致,模块神经元 网络的时空图处于混乱状态. 随着 ε_{in} 的增大,如 $\varepsilon_{in} = 0.0025$,如图 2(b)所示,此时耦合神经元的 簇放电节律逐渐趋于一致. 进一步增大内耦合强 度,如 $\varepsilon_{in} = 0.02$,如图 2(c)所示,此时耦合神经 元的簇放电节律基本趋于一致,模块神经元网络的 时空图处于比较有序状态. 不难看出,借助于模块 神经元网络的时空图演化图,我们进一步揭示了内 耦合强度对耦合神经元簇同步的积极作用.





当改变模块神经元网络的子网络个数及节点数目时,如M = 4, N = 50,图1(a)与1(b)中也分别刻画了此情形下序参数R及平均场方差Var(X)随内耦合强度 ε_{in} 的演化曲线.易观察到:随着 ε_{in} 的增加,R 与 Var(X)都呈现不断增加的趋势,并且与M = 8, N = 25情形下的演化曲线基本一致.这一结果表明内耦合强度诱导模块神经元网络达到簇同步对子网络个数及节点数目具有一定的鲁棒性.

本文进一步利用序参数 R、平均场方差

Var(X)讨论了外耦合强度 ε_{ex} 对模块神经元网络 簇同步特性的影响. 当 $\varepsilon_m = 0.012, M = 8, N = 25$ 时,图3分别描述了序参数R、平均场方差Var(X) 和外耦合强度 ε_{ex} 的依赖关系. 从图 3(a) 中我们不 难观察到, R 随 ε_{ex} 的增加而增加,表明在外耦合强 度作用下耦合神经元簇同步效果越来越明显.图3 (b)刻画了平均场方差 Var(X) 随着外耦合强度 ε_{ex} 的变化趋势,显然地,Var(X) 也是随着 ε_{ex} 的增大 而增大,这同样说明较大的外耦合强度对模块神经 网络的簇同步效果具有积极作用. 当改变网络的拓 扑结构时,如M = 4, N = 50,图3也分别刻画了此 情形下序参数 R 及平均场方差 Var(X) 随外耦合强 度 ε_{er} 的演化曲线. 很明显,序参数 R 及平均场方差 Var(X) 随外耦合强度 ε_{ex} 的变化情况与 M = 8, N= 25 的情形基本是一致的. 这一现象说明了较大 的外耦合强度对模块神经元网络簇同步的积极作 用不依赖于子网络的个数及子网络的节点数目.



- 图 3 序参数 R 和平均场方差 Var(X) 随外耦合强度 ε_α 的变化曲线:
 (a) 序参数; (b) 平均场方差
 - Fig. 3 The order parameter R and the variance of the mean field Var(X) as variation of the inter-coupling strength ε_{ex} :

(a) The order parameter, (b) The variance of the mean field $% \left({\left({{{\bf{n}}} \right)_{{\bf{n}}}} \right)$

2.2 时滞对模块神经元网络簇同步的影响

在上一节的研究基础上,本小节我们将在耦合 项中引入时滞,进一步研究耦合时滞对耦合强度诱 导的模块神经元网络簇同步的影响.不失一般性,固定外耦合强度 $\varepsilon_{ex} = 0.01$.



图 4 序参数 R 和平均场方差 Var(X) 随时滞 τ 的变化曲线: (a)序参数; (b)平均场方差. 网络结构参数为 M = 8, N = 50Fig. 4 The order parameter R and the variance of the mean field Var(X) as variation of the timedelay τ :(a) The order parameter, (b) The variance of the mean field.

The parameters of network structure are $M=8\,,\ N=50$



图 5 序参数 R 和平均场方差 Var(X) 随时滞 τ 的变化曲线: (a)序参数;(b)平均场方差. 网络结构参数为 M = 4, N = 50Fig. 5 The order parameter R and the variance of the mean field Var(X) as variation of the timedelay τ :(a) The order parameter, (b) The variance of the mean field.

The parameters of network structure are $M=4\,,\ N=50$

该部分同样利用序参数 *R* 与平均场方差 *Var*(*X*) 来研究耦合时滞 τ 对模块神经元网络簇同 步的影响. 图 4 分别展示了当 *M* = 8, *N* = 25 时, 在不同的内耦合强度 ε_{in} 下,序参数 *R* 及平均场方 差 *Var*(*X*) 随着时滞 τ 的变化曲线. 从图 4(a) 可 知,当 ε_{in} = 0.025 时, *R* 在 τ = 0 处取得最大值, 即 *R* 随着 τ 变化的值都没有超过当 τ = 0 时 *R* 的值. 图 4(b)刻画了平均场方差 *Var*(*X*) 与时滞 τ 的依 赖关系. 显然可见, *Var*(*X*) 同样在 τ = 0 处取得最 大值,即*Var*(*X*) 随着 τ 变化的值都没有超过当 τ = 0 时 *Var*(*X*) 的值. 当 ε_{in} 取其它值时, 如 ε_{in} = 0. 005, $\varepsilon_{in} = 0.01$, $\varepsilon_{in} = 0.02$, $R \approx Var(X)$ 随 τ 的 变化趋势相似于 $\varepsilon_{in} = 0.025$ 的情形. $R \approx Var(X)$ 随 τ 的演化趋势说明了耦合时滞对模块神经元网 络的簇同步具有抑制作用.

当改变模块网络的拓扑结构时,如M = 4, N = 50,图 5 分别展示了不同内耦合强度下,序参数R 及平均场方差 Var(X) 随着时滞 τ 的变化曲线,它 们与M = 8, N = 25 情形下的图形没有定性性质的 改变,这也说明了耦合时滞对模块神经元网络的簇 同步具有消极作用,并且这一消极作用不依赖于子 网络的个数及子网络的节点数目.

3 结论

鉴于电突触耦合、化学突触耦合、耦合时滞在 神经元进行信息传递时普遍存在,并且神经元网络 具有模块特性,本文构建了混合突触作用下含有耦 合时滞的模块神经元网络,借助于序参数、平均场 方差及时空图,利用数值仿真讨论了耦合强度和耦 合时滞对模块神经元网络簇同步特性的影响.研究 结果表明,对于不同的子网络个数及子网络节点个 数,子网络内和子网络间的耦合均能诱导模块神经 元网络的簇同步,但是耦合时滞却对簇同步具有抑 制作用.本文的研究结果丰富了神经科学的理论成 果,特别地,耦合时滞对神经元网络簇同步的抑制 作用对治疗簇同步引发的一些神经性疾病(如帕金 森病、癫痫等)具有一定的理论指导意义.

老 参 文 献

- Tsukamoto Y, Isomura Y, Nambu A et al. Excitatory gaba input directly drives seizure-like rhythmic synchronization in mature hippocampal CA1 pyramidal cells. *Neuroscience*, 2003,119(1):265~275
- 2 Osipov G V, Kurths J, Zhou C. Synchronization in oscillatory networks. Berlin:Springer, 2007
- 3 Arenas A, Diaz-Guilera A, Perez-Vicente C J. Synchronization processes in complex networks. *Physica D*, 2006, 224(1-2):27 ~ 34
- 4 Belykh I, Lange E, Hasler M. Synchronization of bursting neurons: what matters in the network topology. *Physical Re*view Letters, 2005,94(18):188101
- 5 Shen Y, Hou Z, Xin H. Transition to burst synchronization in coupled neuron networks. *Physical Review E*, 2008,77

(3):031920

- 6 Ivanchenko M V, Osipov G V, Shalfeev V D et al. Phase synchronization in ensembles of bursting oscillators. *Physi*cal Review Letters, 2004,93(13):134101
- 7 Yu H T, Wang J, Deng B et al. Chaotic phase synchronization in small-world networks of bursting neurons. *Chaos*, 2011,21(1):013127
- 8 Batista C A S, Batista A M, Pontes J A C de et al. Chaotic phase synchronization in scale-free networks of bursting neurons. *Physical Review E*, 2007,76(1):016218
- 9 Kopell N, Ermentrout B. Chemical and electrical synapses perform complementary roles in the synchronization of interneuronal networks. In: Proceedings of the National Academy of Sciences, 2007,101(42):15482 ~15487
- 10 Baptista M, Kakmeni F, Grebogi C. Combined effect of chemical and electrical synapses in Hindmarsh-Rose neural networks on synchronization and the rate of information. *Physical Review E*, 2010,82(3):036203
- 11 Gibson J R, Beierlein M, Connors B W. Two networks of electrically coupled inhibitory neurons in neocortex. *Na*ture, 1999, 402 (6757): 75 ~ 79
- 12 Hestrin S, Galarreta M. Electrical synapses define networks of neocortical GABAergic neurons. *Trends in Neuro*sciences, 2005,28(6):304 ~ 309
- 13 Galarreta M, Hestrin S. Electrical synapses between Gaba-Releasing interneurons. Nature Reviews Neuroscience, 2001,2(6):425~433
- Connors B W, Long M A. Electrical synapses in the mammalian brain. Annual Review of Neuroscience, 2004, 27 (1):393 ~ 418
- 15 Wang Q Y, Perc M, Duan Z et al. Synchronization transitions on scale-free neuronal networks due to finite information transmission delays. *Physical Review E*, 2009,80(2): 026206
- 16 Liu C, Wang J, Wang L et al. Multiple synchronization transitions in scale-free neuronal networks with electrical and chemical hybrid synapses. *Chaos*, *Solitons & Fractal*, 2014,59(1):1~12
- 17 Wang Q Y, Perc M, Duan Z et al. Delay-induced multiple stochastic resonances on scale-free neuronal networks. *Chaos*, 2009,19(2):023112
- 18 Wu H, Hou Z, Xin H. Delay-enhanced spatiotemporal order in coupled neuronal systems. *Chaos*, 2010, 20(4): 043140
- 19 Huang L, Lai Y, Gatenby R. Alternating synchronizabili-

ty of complex clustered networks with regular local structure. *Physical Review E*, 2008,77(1):016103

- 20 Zamora-Lopez G, Zhou C S, Kurths J. Graph analysis of cortical networks reveals complex anatomical communication substrate. *Chaos*, 2009, 19(1):015117
- 21 Batista C A S, Lameu E L, Batista A M et al. Phase synchronization of bursting neurons in clustered small-world

networks. Physical Review E, 2012,86(1):016211

- 22 Yu H T, Wang J, Deng B et al. Bursting synchronization in clustered neuronal networks. *Chinese Physics B*, 2013, 22(1):018701
- 23 Rulkov N. Regularization of synchronized chaotic bursts. *Physical Review Letters*, 2001,86(1):183 ~186

EFFECT OF COUPLED TIME-DELAY ON BURSTING SYNCHRONIZATION IN MODULAR NEURONAL NETWORK WITH HYBRID SYNAPSES*

Hu Liping¹ Yang Xiaoli^{1†} Sun Zhongkui²

College of Mathematics and Information Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China)
 Department of Applied Mathematics, Northwestern Polytechnical University, Xi'an 710072, China)

Abstract We explore the nontrivial effects of coupling strength and time-delayed coupling on bursting synchronization of modular neuronal network with hybrid chemical and electrical synapses by nonlinear dynamics and numerical simulation. The results show that the intra and inter-coupling between different neurons can induce bursting neurons to achieve bursting synchronization in modular neuronal network. However, time delays in the coupling have negative influences on the coupling-induced bursting synchronization. Furthermore, these two results are verified to be robust against the number of subnetworks and the number of neurons within each subnetwork. Note that the degraded impact of time-delayed coupling on bursting synchronization may have potential theoretical significance for curing some neuronal diseases (such as Parkinson's Disease, epilepsy) caused by bursting synchronization.

Key words modular neuronal network, bursting synchronization, hybrid synapses, time-delayed coupling

Received 15 December 2014, revised 4 January 2015.

^{*} The project supported by the National Natural Science Foundation of China (11272258,11572180), the Fundamental Funds Research for the Central Universities (GK201302001) and the NSF of Shaanxi Province (2014JQ1013)

[†] Corresponding author E-mail: yangxiaoli@ snnu. edu. cn