

最小神经元模型放电起始动态控制与分析*

金淇涛 王江[†] 魏熙乐 邓斌 车艳秋

(天津大学电气与自动化工程学院, 天津 300072)

(2010年8月11日收到;2010年12月10日收到修改稿)

本文采用最小神经元模型,从生理学角度设计 wash-out 滤波器,实现了不同放电起始动态机理之间的转换,并证明 wash-out 滤波器控制通过影响阈下电流的竞争结果改变了神经元的放电起始动态机理.

关键词: 放电起始动态机理, 阈下电流竞争, 最小神经元模型, wash-out 滤波器

PACS: 87.19.L, 87.85.Ng, 87.85.dm

1. 引言

神经元是神经系统中信息传递的基本单位,理解神经元如何将外界刺激的信息进行编码并传输出去的过程是神经科学中关键的问题^[1]. 动作电位担负着在神经系统中传递信息的任务,神经元通过产生具有不同放电模式的动作电位序列对由树突输入的信息进行编码,同时通过轴突的动作电位传导将信息传递到其他神经元^[2-5]. 根据神经元的放电频率与刺激电流强度($f-I$)的曲线, Hodgkin 将神经元分为三类: I 类神经元的放电模式具有连续的 $f-I$ 曲线; II 类神经元的放电模式具有不连续的 $f-I$ 曲线; III 类神经元放电模式的 $f-I$ 曲线还未定义^[5,6]. 从非线性动力学角度看,不同的放电模式的产生原因是神经元通过不同的放电起始动态机理产生放电^[3,5-7]. 在 Hodgkin 定义三类神经元中, I 类神经元的放电起始动态机理是不变环上的鞍结分岔(saddle node on invariant circle bifurcation, SNIC)^[8,9], II 类神经元的放电起始动态机理是亚临界 Hopf 分岔(sub-critical Hopf bifurcation)^[10,11], III 类神经元的放电起始动态机理是准分界线穿越(quasi-separatrix crossing, QSC)^[8,9,12]. Prescott 等人提出 Hodgkin 的三类神经元放电模式的生理学基础,即在阈下电位处具有不同动力学特性的离子电流之间竞争的不同结果使得不同的神经元以不同

的放电起始动态机理产生放电,进而产生了不同的放电模式^[1,2,8,13]. 因此,本文从生理学角度研究神经元放电起始动态机理,以提供一种对神经编码的深刻理解.

由于神经元能够产生丰富多样的放电模式,因此建立不同的神经元模型描述神经元的各种放电模式是神经科学的主要研究手段^[14-19]. 目前已经建立的神经元模型中,有些模型能完美的复现神经元的各种放电模式,但由于考虑到了影响神经元放电的诸多因素,因此模型复杂,不利于采用简单的分析方法(如相平面分析)对神经元的放电起始动态机理进行分析和计算,例如 Hodgkin-Huxley (HH) 模型^[20]. 而简单的神经元模型又难以产生神经元的各种放电现象,不能对神经元放电动态机理进行全面描述,例如 FitzHugh-Nagumo (FHN) 模型^[21,22]. Prescott 等人在研究 Hodgkin 的三类神经元放电模式时,提出一个能很好复现 Hodgkin 的三类神经元放电模式的二维最小神经元模型^[8],在这个模型中,只需改变模型的一个关键参数,就能使神经元在三种不同放电起始动态机理之间转换,而且模型仅包含两个变量,结构很简单,在二维相平面上可以仅通过观察这两个变量的零线相交方式得到模型的不同放电起始动态机理. 本文采用这个最小神经元模型对不同放电模式的放电起始动态机理进行研究.

放电起始动态机理决定了神经元的放电模式,

* 国家自然科学基金重点项目(批准号:50537030),国家自然科学基金青年科学基金(批准号:50707020,50907044,60901035)和国家自然科学基金(批准号:61072012)资助的课题.

[†] 通讯联系人. E-mail: jiangwang@tju.edu.cn

而不同的放电起始动态机理也即是动力学上的不同的分岔类型^[12,13]. 如果改变神经元的分岔类型, 神经元的放电起始动态机理也会随之改变, 从而使神经元的放电模式发生变化. 因此, 分岔控制是改变神经编码的有效途径. 分岔控制方法有很多种, 例如, 状态反馈控制方法、谐波平衡近似方法、标准型的二次不变性理论等^[23-27]. 但是传统的分岔控制方法改变了开环系统的运行状态, 可能造成控制能量的浪费, 导致系统行为的退化^[28]. 而采用 wash-out 滤波器可以克服这些缺点, wash-out 滤波器保证开环系统的平衡点在加入控制之后不发生变化, 并且当系统达到稳定状态后, wash-out 滤波器的控制能量将随时间衰减^[14,29]. 本文采用 wash-out 滤波器进行放电起始动态的控制, 以达到改变神经编码的目的.

wash-out 滤波器分岔控制的基本思想是控制神经元在指定点处产生 Hopf 分岔, 从而提前或延后原系统的 Hopf 分岔点^[18,19,25]. Xie 等人从动力学角度研究了神经元模型 Hopf 分岔的产生机理, 提出了 Hopf 分岔的判定准则^[14-16], 但是他们的研究没有讨论神经元的生理基础, 难以解释控制作用对神经元放电起始动态机理的影响. 另外, 他们提出的基于赫尔维茨判据的 Hopf 分岔判定准则需要计算 Jacobian 矩阵的特征方程及其系数组成的各阶行列式, 计算上较为复杂. 本文研究控制作用对神经元生理的影响, 并提出一种 Hopf 分岔的生理学判定准则, 通过该方法设计 wash-out 滤波器可大大降低计算复杂度.

本文采用最小神经元模型, 分析不同神经元放电模式对应的放电起始动态机理, 从生理学角度设计 wash-out 滤波器, 通过对神经元放电起始动态的控制, 实现神经元放电模式的改变, 同时利用二维相平面分析、分岔分析方法对本文提出的控制器设计方法进行验证, 并且通过对控制结果的阈下电流竞争分析, 研究 wash-out 滤波器控制的生理学基础.

2. 最小神经元模型的放电起始动态机理分析

2.1. 最小神经元模型结构

最小神经元模型如方程组为^[8]

$$CdV/dt = I_{stim} - I_{fast} - I_{slow} - I_{leak},$$

$$\begin{aligned} I_{fast} &= g_{fast} m_{\infty}(V)(V - E_{Na}), \\ I_{leak} &= g_{leak}(V - E_{leak}), \\ I_{slow} &= g_{slow} w(V - E_K), \\ dw/dt &= \varphi_w \frac{w_{\infty}(V) - w}{\tau_w(V)}, \\ m_{\infty}(V) &= 0.5 \left[1 + \tanh\left(\frac{V - \beta_m}{\gamma_m}\right) \right], \\ w_{\infty}(V) &= 0.5 \left[1 + \tanh\left(\frac{V - \beta_w}{\gamma_w}\right) \right], \\ \tau_w(V) &= 1 / \cosh\left(\frac{V - \beta_w}{2\gamma_w}\right), \end{aligned} \quad (1)$$

其中 V 代表神经元膜电压, w 代表慢电流 I_{slow} 的慢激活变量. I_{fast} 表示包含具有快动力学的电流的集合, I_{slow} 表示包含具有慢动力学的电流的集合, I_{stim} 代表刺激电流. τ_w 是 w 的时间常数, β_w 为模型的关键参数.

在模型中仅改变 β_w 就能复现 Hodgkin 定义的三种神经元放电模式. 图 1(a) 和 (b) 分别表示三类神经元的放电模式及其对应的 $f-I$ 曲线. 图 1(a) 左图表示神经元的关键参数 $\beta_w = -20$ 时的放电模式, 其 $f-I$ 曲线未定义, 为 Hodgkin 定义的 III 类神经元; 中图表示神经元的关键参数 $\beta_w = -10$ 时的放电模式, 其 $f-I$ 曲线是不连续的, 为 Hodgkin 定义的 II 类神经元; 右图表示神经元的关键参数 $\beta_w = 0$ 时的放电模式, 其 $f-I$ 曲线是连续的, 为 Hodgkin 定义的 I 类神经元.

2.2. 最小模型不同放电模式的放电起始动态机理分析

为了揭示每一类放电模式产生所对应的放电起始动态机理, 首先分析不同放电模式产生的动力学基础. 因为模型是二维的, 神经元的放电起始动态机理可以由零线和零线的相交方式来解释^[30-32]. 零线是相空间中一切使变量的导数为 0 的点相互连接而成的曲线.

图 2(a), (c), (e) 分别表示三类神经元放电起始动态机理相平面分析, 图中灰色和黑色的实线代表加入刺激电流前后的 V 零线, 粗虚线代表 w 零线. 图 2(b), (d), (e) 分别表示对应的神经元分岔分析, 图中实线和虚线分别代表稳定的和不稳定的平衡点或极限环. 从相平面分析和分岔分析得到 III 类神经元的放电起始动态机理是 QSC (准分界线穿越), II 类神经元的放电起始动态机理产生是亚临

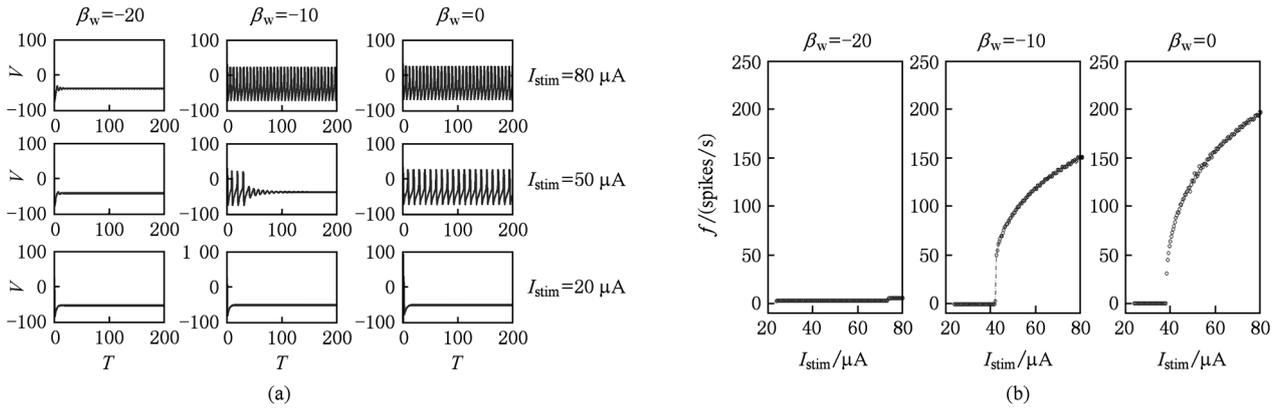


图1 Hodgkin 三类放电模式及 $f-I$ 曲线 (a) 三类放电模式; (b) $f-I$ 曲线

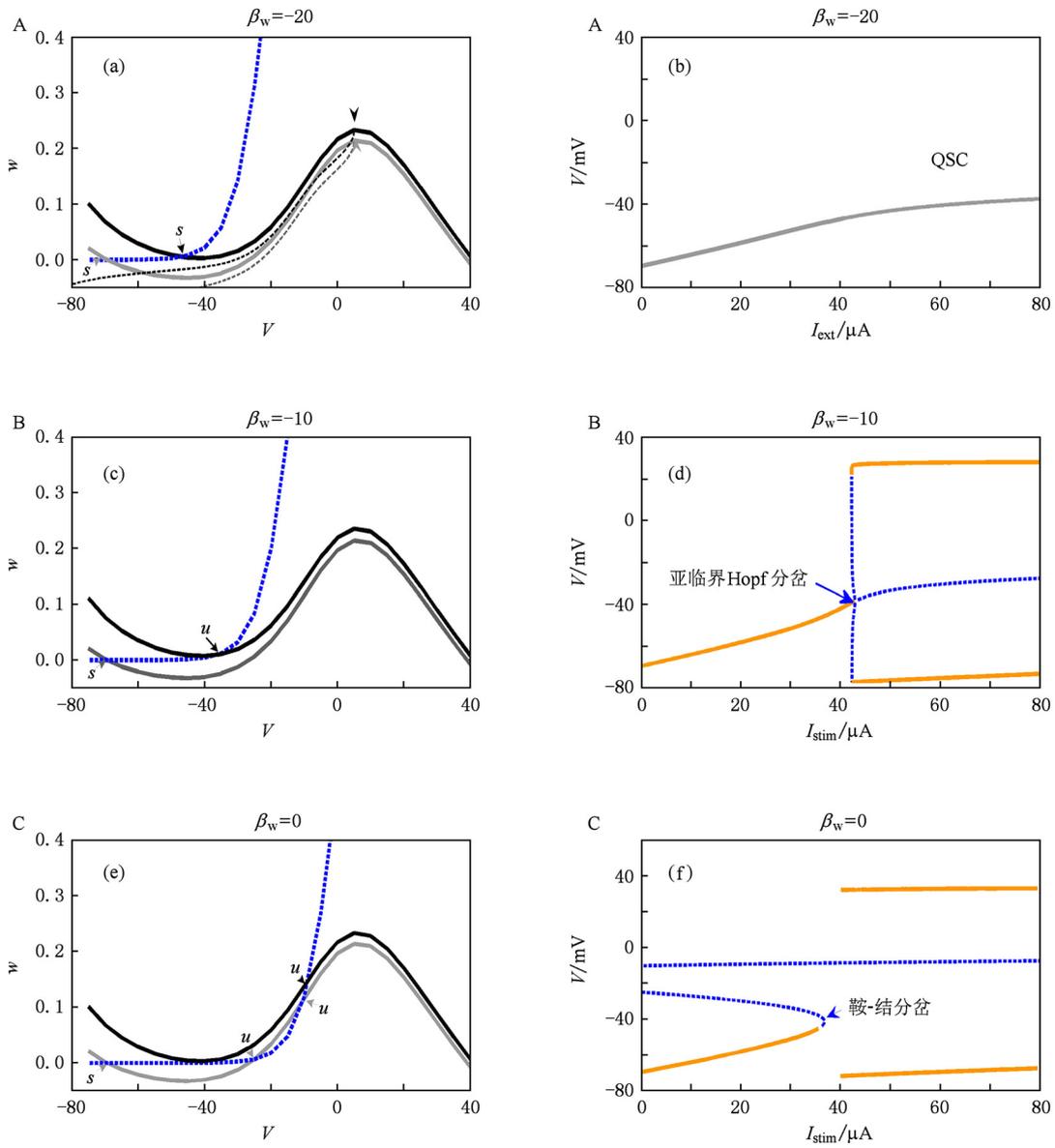


图2 不同神经元放电起始动态机理相平面分析与分岔类型分析 (a), (c), (e) 三种放电模式相平面分析; (b), (d), (f) 三种放电模式分岔分析

界 Hopf 分岔, I 类神经元的放电起始动态机理是鞍-结点分岔.

3. 神经元放电起始动态的 wash-out 滤波器控制

3.1. wash-out 滤波器作用下的三维神经元模型

wash-out 滤波器作用下的三维神经元模型如下方程组所示:

$$\begin{aligned} dV/dt &= 1/C(I_{stim} - I_{fast} - I_{slow} - I_{leak} + u), \\ I_{fast} &= \bar{g}_{fast} m_{\infty}(V)(V - E_{Na}), \\ I_{leak} &= g_{leak}(V - E_{leak}), \\ I_{slow} &= g_{slow} w(V - E_K), \\ dw/dt &= \varphi_w \frac{w_{\infty}(V) - w}{\tau_w(V)}, \\ dv/dt &= V - dv = y, \\ u &= k_l(V - dv) = g(y), \end{aligned} \quad (2)$$

其中 u 是控制器的输出; v 和 y 是 wash-out 滤波器的状态变量; g 代表需要设计的非线性控制函数, 本文中取线性控制器; d 表示滤波器时间常数的倒数, 一般取 0.1. 方程组 (2) 中其余变量和参数与方程组 (1) 中的相同.

3.2. 神经元放电起始动态控制目标

本文控制的目标是实现不同神经元放电模式之间的转换. 因此, 分别选取从 I 类神经元放电模式向 II 类转换和从 II 类神经元放电模式向 III 类转换作为控制目标, 通过以下方法实现: 1) 在 I 类神经元的鞍-结分岔点前引入一个 Hopf 分岔, 使原鞍-结分岔失去效果, 神经元只发生 Hopf 分岔, 从而将神经元放电模式从 I 类转换到 II 类. 2) 采用延后 Hopf 分岔的方法, 将原 II 类神经元的生理电流范围之外的分岔点移动到生理电流范围之外, 从而将神经元放电模式从 II 类转换到 III 类.

3.3. 生理学角度设计 wash-out 滤波器分岔控制

从前面的动力学基础分析得出: 神经元的重复放电是由平衡点的稳定性被破坏所产生, 而不同的放电起始动态机理破坏平衡点稳定性的途径是不同的^[33-35]. 因此, 可以从破坏系统平衡点稳定性角度, 研究不同放电起始动态机理产生的原因.

为了方便研究, 将方程组 (2) 中的神经元膜电

压方程写成以下形式:

$$C \frac{dV}{dt} = I_{stim} - I_{ion}(V, w, \nu), \quad (3)$$

其中 $I_{ion}(V, w, \nu) = I_{slow} + I_{fast} + I_{leak} + k_l(V - dv)$, 即是神经元所有离子电流和 wash-out 滤波器的集合.

考虑一个对平衡状态的扰动 $(v(t), \omega(t), \delta(t))$ 的作用, 受到扰动后系统的平衡点为 $(V(t), w(t), \nu(t)) = (V_0 + v(t), w_0 + \omega(t), \nu_0 + \delta(t))$.

经过计算可以得到

$$\begin{aligned} C \frac{dv}{dt} &= I_{stim} - I_{ion}(V_0, w_0, \nu_0) - \frac{\partial I_{inst}}{\partial V} \Big|_{(V_0, w_0, \nu_0)} v \\ &\quad - \frac{\partial I_{inst}}{\partial w} \Big|_{(V_0, w_0, \nu_0)} \omega \\ &\quad - \frac{\partial I_{inst}}{\partial \nu} \Big|_{(V_0, w_0, \nu_0)} \delta, \end{aligned} \quad (4)$$

其中 $I_{inst} = I_{ion}(V, w_0, \nu_0)$, 为神经元的瞬态电流. 对于方程组 (2) 中的其余两个变量同样有

$$\frac{d\omega}{dt} = \phi \frac{w'_{\infty}}{\tau_w} v - \frac{\phi}{\tau_w} \omega, \quad (5)$$

$$\frac{d\delta}{dt} = \nu - d\delta. \quad (6)$$

则平衡点处的雅各比矩阵 P 为

$$P = \begin{pmatrix} -\frac{1}{C} \left(\frac{\partial I_{inst}}{\partial V} + k_l \right) & -\frac{1}{C} \frac{\partial I_{inst}}{\partial w} & -\frac{1}{C} k_l d \\ \phi \frac{w'_{\infty}}{\tau_w} & -\frac{\phi}{\tau_w} & 0 \\ 1 & 0 & -d \end{pmatrix} \times I (V_0, w_0, \nu_0). \quad (7)$$

基于平衡点稳定性分析, 我们提出一种基于瞬态电流 I_{inst} 激活曲线的 wash-out 滤波器设计方法, 只采用雅各比矩阵 P 的对角线上的元素就能判定在指定点处是否发生 Hopf 分岔^[35-37], 计算步骤如下.

平衡点的稳定性由雅各比矩阵 P 的特征值 $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ 决定:

$$\det P = \lambda_1 \cdot \lambda_2 \cdot \lambda_3, \quad (8)$$

$$\text{tr} P = \lambda_1 + \lambda_2 + \lambda_3. \quad (9)$$

使平衡点失去稳定性的途径有两种:

1) $\lambda_1, \lambda_2, \lambda_3$ 中有一个为 0, 即 $\det P = 0$, 即发生鞍-结分岔;

2) $\text{Re}(\lambda_1) = \text{Re}(\lambda_2) = 0, \text{Im}(\lambda_{1,2}) \neq 0$, 即 $\text{tr} P = 0$, 即发生 Hopf 分岔.

在第一种产生鞍-结分岔情况中, 由于

$$\det P = \frac{\phi}{\tau_w} \frac{1}{C} \frac{\partial I_{ss}}{\partial V}, \quad (10)$$

其中 $I_{ss}(V) = I_{ion}(V, w_{\infty}(V))$, 为神经元的稳态电流. 所以有

$$\det P = 0 \Leftrightarrow \frac{\partial I_{ss}}{\partial V} = 0. \quad (11)$$

因此, 放电起始动态机理为鞍-结分岔的 I 类神经元具有非单调且存在极值点的稳态电流激活曲线.

如果神经元的稳态电流激活曲线是单调的, 即 $\frac{\partial I_{ss}}{\partial V} \neq 0$, 则只能通过发生 Hopf 分岔破坏平衡点的稳定性, 经过计算得到

$$\begin{aligned} \text{tr} P = & -\frac{1}{C} \left(\frac{\partial I_{inst}}{\partial V} | (V_0, w_0, \nu_0) + k_l \right) \\ & - \frac{\phi}{\tau_w} | (V_0) - d. \end{aligned} \quad (12)$$

当(12)式的结果为正值时, 平衡点的稳定性通过 Hopf 分岔被破坏, 即

$$-\frac{1}{C} \left(\frac{\partial I_{inst}}{\partial V} | (V_0, w_0, \nu_0) + k_l \right) > \frac{\phi}{\tau_w} | (V_0) + d. \quad (13)$$

因此, 放电起始动态机理为 Hopf 分岔的 II 类神经元在阈下电压处具有陡峭的瞬态电流激活曲线.

当(12)式的结果为负值时, 平衡点保持稳定, 不发生 Hopf 分岔, 即

$$\begin{aligned} & -\frac{1}{C} \left(\frac{\partial I_{inst}}{\partial V} | (V_0, w_0, \nu_0) + k_l \right) \\ & < \frac{\phi}{\tau_w} | (V_0) + d. \end{aligned} \quad (14)$$

因此, 放电起始动态机制为准分界线穿越 (QSC) 的 III 类神经元在阈下电压处具有较为平缓的瞬态电流激活曲线.

因此, 只需将平衡点代入(13)式, 就可以从中解出发生 Hopf 分岔 k_l 的取值, 得到相应的控制器.

4. 神经元放电起始动态控制结果与分析

4.1. 神经元放电起始动态控制结果

4.1.1. 从 I 类神经元放电模式到 II 类神经元放电模式转换

图 3 表示加入控制前后 I 类神经元放电模式及 $f-I$ 曲线的变化, 从加入控制前后的放电模式和 $f-I$ 曲线的分析中可以看出, 加入控制前后神经元的放电模式发生了从 I 类到 II 类的转换, 达到了控制目标.

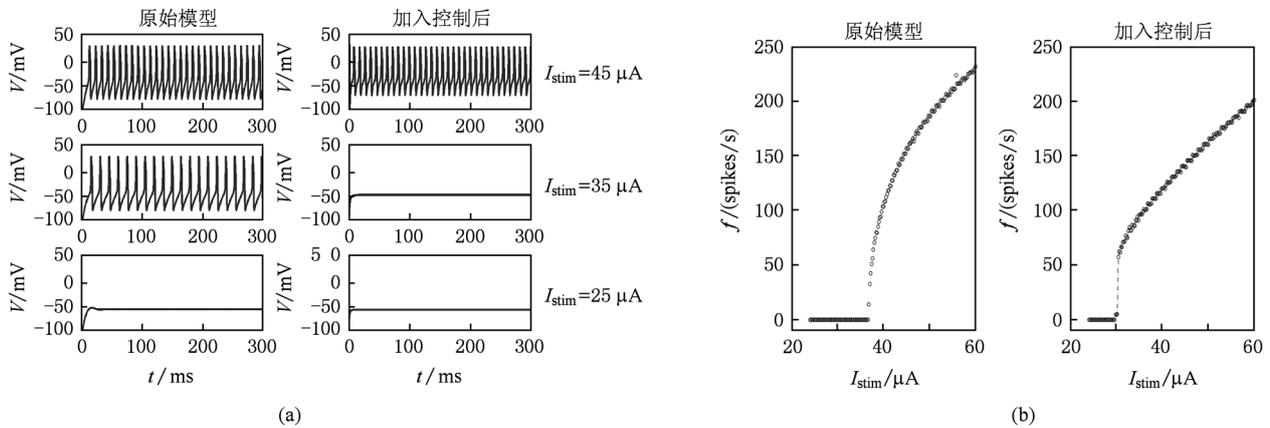


图 3 控制神经元放电模式从 I 类向 II 类转换及对应的 $f-I$ 曲线 (a) 神经元放电模式转换; (b) $f-I$ 曲线转换

4.1.2. 从 II 类神经元放电模式向 III 类神经元放电模式转换

图 4 表示加入控制前后 II 类神经元放电模式及 $f-I$ 曲线的变化, 从加入控制前后的放电模式和 $f-I$ 曲线的分析中可以看出, 加入控制前后神经元的放电模式发生了从 II 类到 III 类的转换, 达到了控制目标.

4.2. 神经元放电起始动态控制相平面分析和分岔分析

4.2.1. 从 I 类神经元放电模式到 II 类神经元放电模式转换

图 5 为 I 类神经元在加入控制前后的相平面分析和分岔分析图. 从图 5(a) 的相平面分析和 (b) 的分岔分析可以看出, 神经元的放电起始机理发生了

从鞍-结点分岔(SNIC)到亚临界 Hopf 分岔的变化, 对应着神经元放电模式从 I 类到 II 类的转换.

4.2.2. 从 II 类神经元放电模式到 III 类神经元放电模式转换

图 6 为 II 类神经元在加入控制前后的相平面

分析和分岔分析图. 从图 6 (a) 的相平面分析和 (b) 的分岔分析可以看出, 神经元的放电起始机理发生了从亚临界 Hopf 分岔到准分界线穿越(QSC)的变化, 对应着神经元放电模式从 II 类到 III 类的转换.

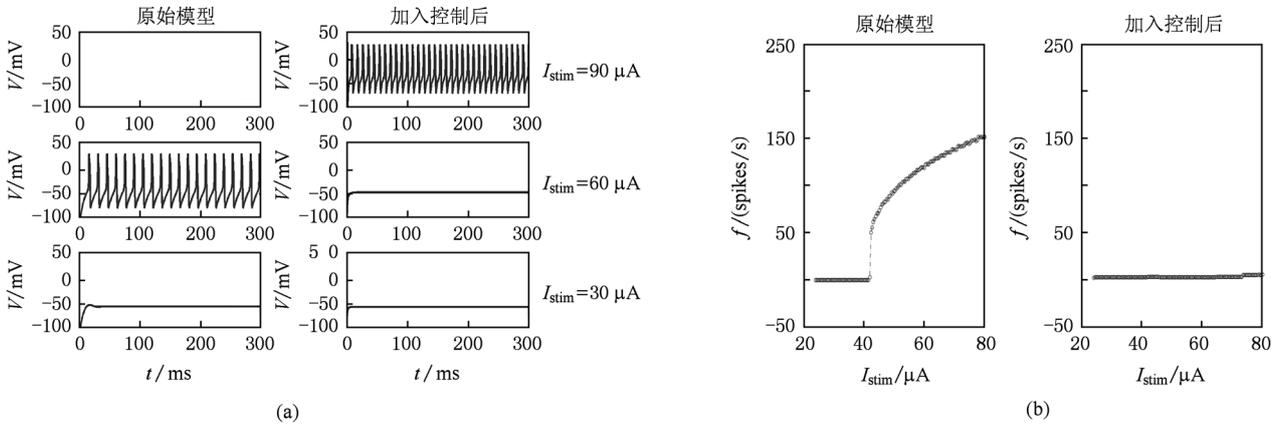


图 4 控制神经元放电模式从 II 类向 III 类转换及对应的 $f-I$ 曲线 (a) 神经元放电模式转换; (b) $f-I$ 曲线转换

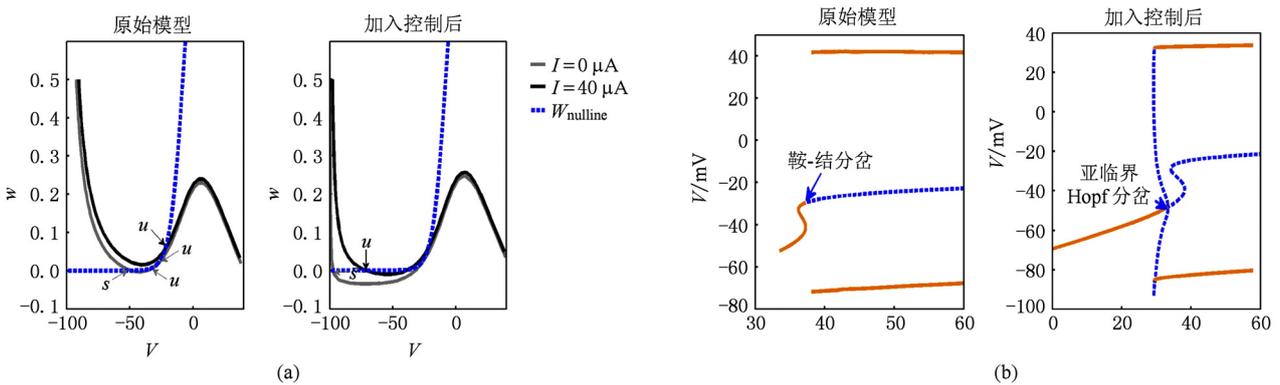


图 5 控制神经元放电模式从 I 类向 II 类转换的相平面分析和分岔分析 (a) 相平面转换; (b) 分岔类型转换

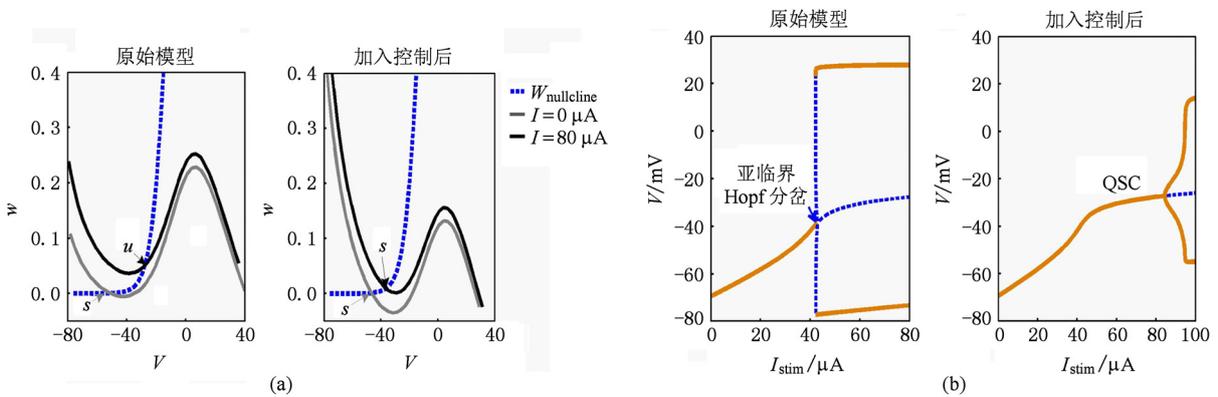


图 6 控制神经元放电模式从 II 类向 III 类转换的相平面分析和分岔分析 (a) 相平面转换; (b) 分岔类型转换

4.3. 神经元放电起始动态控制阈下电流竞争分析

从生理角度看,最小模型中动作电位的产生机理如下:在膜电压处于阈下电位时,快电流依靠其快的动力学比慢电流更快激活,促使膜电压从阈下电位处升高,产生动作电位的上升相,而在阈上电位处慢电流被完全激活,占据主导地位,促使膜电压回到阈下电位处,形成动作电位的下降相. 因此,

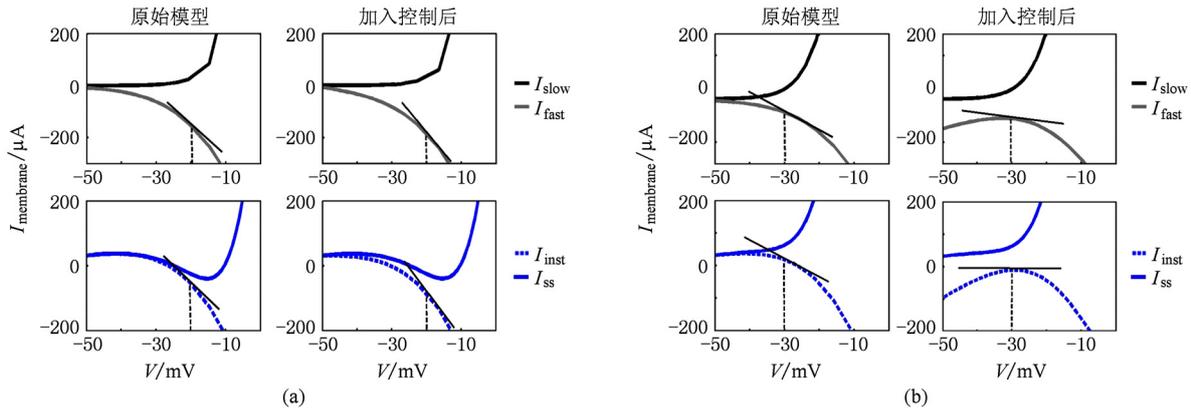


图7 控制神经元放电模式转换阈下电流竞争分析 (a) 从I类向II类放电模式转换阈下电流竞争分析; (b) 从II类向III类放电模式转换阈下电流竞争分析

图7代表控制神经元放电模式转换的阈下电流竞争分析图. 图7(a), (b)的上面图像中的黑色和灰色实线分别代表快慢离子电流的激活曲线;下面图像中的虚线和实线分别代表瞬态电流和稳态电流的激活曲线. 图7(a)中,加入控制前I类神经元的慢电流在阈下没有被激活,因此在阈下电位处快电流无需与慢电流竞争便可引发重复放电. 这导致了左下图中稳态电流的激活曲线是非单调的并且在阈下电压处存在极小值,在极小值处满足(11)式,发生鞍-结点分岔. 加入控制后新的快电流 $I'_{fast} = I_{fast} + k_f(V - dv)$ 的激活曲线在阈下电位更加陡峭,负斜率增加,在阈下电流的竞争快电流远远超过慢电流,导致瞬态电流 I_{inst} 的激活曲线在阈下电位处更加陡峭,满足(13)式的条件. 因此,神经元膜电压在到达稳态电流的激活曲线极小值前,也即发生鞍-结点分岔前发生了 Hopf 分岔. 控制作用使得神经元的放电起始动态机理从I类转化为II类. 图7(b)中,加入控制前II类神经元的快电流与慢电流在大致上相同的阈下电位处激活,当刺激电流强度增加到足够大以驱动膜电压到达满足(13)式的阈下电位处时,产生 Hopf 分岔,稳态时快电流可以超过慢速负反馈产生重复放电,II类模型具有较为陡

神经元的放电起始动态过程与阈下电位处离子电流的竞争有关^[38,39]. 由于决定神经元放电起始动态机理的稳态电流 I_{ss} 和瞬态电流 I_{inst} 都是由快慢离子电流以及漏电流组成,因此,快慢离子电流的激活曲线可以决定神经元放电起始动态的产生机理,从而导致了不同的放电模式^[40-42]. 通过分析 wash-out 滤波器控制对阈下离子电流竞争的影响,可以揭示神经元放电起始动态机理控制的生理学基础.

峭的瞬态电流激活曲线. 加入控制后新的快电流的激活曲线在阈下电位处变得更平缓,在阈下电流的竞争慢电流占据优势,使得右下图中瞬态电流 I_{inst} 的激活曲线在阈下电位处的斜率降低. 通过计算得到当刺激电流强度处于生理电流范围之内时,在阈下电位处都满足(14)式. 因此,生理电流范围之内神经元不发生分岔,对应着III类的放电起始动态机理. 控制作用使得神经元的放电起始动态机理从II类向III类转变.

5. 结 论

不同的神经元在相同的刺激作用可能产生具有完全不同放电模式的动作电位序列,也即对刺激进行不同的编码. 这种放电模式差异产生的原因是在阈下电位处具有不同动力学特性的离子电流之间竞争的结果不同,使得神经元以不同的放电起始动态机理产生放电. 本文采用最小神经元模型,分析了不同神经元放电模式对应的放电起始动态机理,提出一种 wash-out 滤波器控制的生理学设计方法,实现了神经元放电起始动态机理的控制. 通过对控制结果的分析,本文证明了 wash-out 滤波器控

制的生理学基础是通过影响阈下电流的竞争结果改变了神经元的放电起始动态机理。

本文的结果具有理论意义和实践意义:1) 应用于中医针灸领域. 在中医针灸试验中, 针刺作为一种机械刺激作用于神经元时, 这种刺激可以改变神经元的生理参数, 导致神经冲动并最终引发放电. 我们通过对针刺神经元膜电压数据进行非线性时间序列分析发现, 不同的中医针刺手法不仅能够使神经元产生不同的放电模式, 也会影响神经元放电的起始状态. 而本文采用最小神经元模型, 分析了不同神经元放电模式对应的放电起始动态机理, 并且揭示了不同放电起始机理产生的生理学基础. 因此, 结合本文的研究结果, 可以通过研究针刺作用对神经元放电起始动态机理的

影响, 建立生物物理基础与神经编码之间的桥梁, 从而揭示针刺刺激的神经编码规律. 2) 应用于神经疾病治疗领域. 目前的研究已经表明: 某些神经疾病, 例如癫痫, 其产生的微观基础是大脑中神经元在外界刺激作用下突发性异常放电, 导致神经信息编码方式的改变. 深度脑刺激 (DBS) 是一种新型的神经疾病治疗方案, 然而刺激作用改善疾病症状的机理尚不清楚. 本文对神经元不同类型放电的生理基础的分析可以应用到神经疾病的生理基础研究中, 并且利用本文 wash-out 滤波器的控制方法, 可以设计神经疾病的控制方案, 即将本文中的控制器输出作为深度脑刺激脉冲输出, 作用于深部脑组织区域的神经元, 达到治疗疾病的目的.

- [1] Prescott S A, Stéphanie Ratté, Yves De Koninck, Sejnowski T J 2006 *J. Neurosci.* **26** 9084
- [2] Prescott S A, Stéphanie Ratté, Yves De Koninck, Sejnowski T J 2008 *J. Neurophysiol.* **100** 3030
- [3] Natalia Toporikova, Jö el Tabak, Freeman M E, Richard Bertram 2008 *Neural Computation* **20** 436
- [4] Somjen G G, Kager H, Wadman W J 2009 *J. Comput. Neurosci.* **26** 139
- [5] Santos D O C, Rodrigues A M, de Almeida A C G, Dickman R 2009 *Phys. Biol.* **6** 046019
- [6] Cressman J R, Jr, Ghanim Ullah, Jokubas Ziburkus, Schiff S J, Ernest Barreto 2009 *J. Comput. Neurosci.* **26** 159
- [7] Ghanim Ullah, Cressman J R Jr, Ernest Barreto, Schiff S J 2009 *J. Comput. Neurosci.* **26** 171
- [8] Prescott S A, Yves De Koninck, Sejnowski T J 2008 *PLoS Comput. Biol.* **4** e1000198
- [9] Colwell L J, Brenner M P 2009 *PLoS Comput. Biol.* **5** e1000265
- [10] Izhikevich E M 2005 *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting* (Cambridge: The MIT Press) p1
- [11] Per Danzl, João Hespanha, Jeff Moehlis 2009 *Biol. Cybern.* **101** 387
- [12] Wang J, Chen L Q, Fei X Y 2007 *Chaos, Solitons and Fractals* **31** 247
- [13] Wang J, Chen L Q, Fei X Y 2007 *Chaos, Solitons and Fractals* **33** 217
- [14] Xie Y, Kazuyuki Aihara, Kang Y M 2008 *Phys. Rev. E* **77** 021917
- [15] Xie Y, Luonan Chen, Kang Y M, Kazuyuki Aihara 2008 *Phys. Rev. E* **77** 061921
- [16] Ding L, Hou C 2009 *Nonlinear Dyn* doi:10.1007
- [17] Ozgur R Doruk 2010 *Computer Methods and Programs in Biomedicine* **99** 98
- [18] Ozgur R Doruk 2010 *Turk. J. Elec. Eng. & Comp. Sci.* **18** doi: 10.3906
- [19] Fidel Santamaria, Tripp P G, Bower J M 2007 *J. Neurophysiol.* **97** 248
- [20] Hodgkin, A, Huxley A 1952 *J. Physiol.* **117** 500
- [21] FitzHugh R 1961 *Biophysical J.* **1** 445
- [22] Nagumo J, Arimoto S, Yoshizawa S 1962 *Proc IRE* **50** 2061
- [23] Liang X B, Liu X S, Liu A Z, Wang B L 2009 *Acta Phys. Sin.* **58** 5065 (in Chinese) [梁晓冰、刘希顺、刘安芝、王博亮 2009 物理学报 **58** 5065]
- [24] Yu H J, Tong W J 2009 *Acta Phys. Sin.* **58** 2977 (in Chinese) [于洪洁、童伟君 2009 物理学报 **58** 2977]
- [25] Liu Y, Xie Y 2010 *Acta Phys. Sin.* **59** 2147 (in Chinese) [刘勇、谢勇 2010 物理学报 **59** 2147]
- [26] Wang B Y, Xu W, Xing Z C 2009 *Acta Phys. Sin.* **58** 6590 (in Chinese) [王宝燕、徐伟、邢真慈 2009 物理学报 **58** 6590]
- [27] Hilaire M, St Longtin A 2004 *J. Comput. Neurosci.* **16** 299
- [28] Izhikevich E M 2004 *IEEE Transactions on Neural Networks* **15** 1063
- [29] Hann P J, Durang D M 2001 *J. Comput. Neurosci.* **11** 5
- [30] Jean Marc Goaillard, Eve Marder 2005 *Physiology* **21** 197
- [31] Kepecs A, Wang X J 2000 *Neurocomputing* **32** 81
- [32] Olypher A V, Prinz A A 2010 *J. Comput. Neurosci.* **8** 20
- [33] Huber M T, Braun H A 2006 *Phys. Rev. E* **73** 1
- [34] Tateno T, Robinson H P C 2005 *J. Neurophysiol.* **95** 2650
- [35] Dudman J T, Nolan M F 2009 *PLoS Comput Biol* **5** e1000290;1-20
- [36] Stefanescu R A, Jirsa V K 2008 *PLoS Comput. Biol.* **4** e1000219

- [37] Yang Z Q 2010 *Acta Phys. Sin.* **59** 5319 (in Chinese) [杨卓琴 2010 物理学报 **59** 5319]
- [38] Borisjuk A, Rinzel J 2005 *Models and Methods in Neurophysics* **19**
- [39] Shi X, Lu Q S 2005 *Chin. Phys.* **14** 77
- [40] Zhao D J, Zeng S Y, Zhang Z Z 2010 *Chin. Phys. B* **19** 108701
- [41] Xie Y, Xu J X, Kang Y M, Hu S J, Duan Y B 2004 *Chin. Phys.* **13** 1396
- [42] Yang Z Q, Lu Q S 2006 *Chin. Phys.* **15** 518

Action potential initial dynamical control and analysis of a minimum neuron model*

Jin Qi-Tao Wang Jiang[†] Wei Xi-Le Deng Bin Che Yan-Qiu

(School of Electrical and Automation Eng., Tianjin University, Tianjin 300072, China)

(Received 11 August 2010; revised manuscript received 10 December 2010)

Abstract

Neuron is a basic unit of information transmission in the nervous system. Neuron encodes the information input from the dendrites by generating action potential sequences of different firing patterns. The different firing patterns result from different action potential initial dynamic mechanisms for neurons to generate spikes. The result of competition between neuron ion currents with different dynamic features in the sub threshold potential determines the action potential initial dynamic mechanism. In this paper, we adopt a minimum neuron model to design the wash-out filter from a physiological view for achieving the transition between different action potential initial dynamic mechanisms and for verifying that the wash-out filter control changes the action potential initial dynamic mechanism of neuron by affecting the result of competition between currents with different dynamic features in the sub-threshold potential.

Keywords: action potential initial dynamic mechanism, sub-threshold current competition, minimum neuron model, wash-out filter

PACS: 87.19.L, 87.85.Ng, 87.85.dm

* Project supported by the Key Program of the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 50537030), the Young Scientists Fund of the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 50707020, 50907044 and 60901035), and the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 61072012)

[†] Corresponding author. E-mail: jiangwang@tju.edu.cn