

“Hopf/homoclinic”簇放电和“SubHopf/homoclinic”簇放电之间的同步*

王付霞 谢勇†

(西安交通大学航天航空学院, 机械结构强度与振动国家重点实验室, 西安 710049)

(2012年6月18日收到; 2012年7月30日收到修改稿)

以修正过的 Morris-Lecar 神经元模型为例, 讨论了“Hopf/homoclinic”簇放电和“SubHopf/homoclinic”簇放电之间的同步行为. 首先, 分别考察了同一拓扑类型的两个耦合簇放电神经元的同步行为, 发现“Hopf/homoclinic”簇放电比“SubHopf/homoclinic”簇放电达到膜电位完全同步所需要的耦合强度小, 即前者比后者更容易达到膜电位完全同步. 其次, 对这两个不同拓扑类型的簇放电神经元的耦合同步行为进行了讨论. 通过数值分析发现随着耦合强度的增加, 两种不同类型的簇放电首先达到簇放电同步, 然后当耦合强度足够大时甚至可以达到膜电位完全同步, 并且同步后的放电类型更接近容易同步的簇放电类型, 即“Hopf/homoclinic”簇放电. 然而令人奇怪的是此时慢变量并没有达到完全同步, 而是相位同步; 慢变量之间呈现为一种线性关系. 这一点和现有文献的结果截然不同.

关键词: 簇放电, 同步, 分岔, 神经元

PACS: 05.45.-a, 87.19.lm

DOI: 10.7498/aps.62.020509

1 引言

簇放电 (bursting) 和同步之间的关系是神经动力学研究的中心问题之一. 在引起突触后神经元的响应上, 簇放电比单个峰放电 (spiking) 更加可靠^[1]. 现存的事实表明神经元集群同步放电活动是构成神经特性绑定 (binding) 的最可能的机理^[2]. 然而, 许多生理实验也证实并非所有的神经元集群同步放电活动都是有利的. 大范围的同步往往会导致神经系统的某些重大疾病, 比如海马神经元的大范围同步会导致颞叶癫痫, 引起相关的病理性神经网络重建和脑的高级功能损害^[3]. 而簇放电是神经元极其重要的放电模式, 特别地, 在灵长类动物的海马 CA3 区 95% 的神经元都是簇放电的^[4]. 因此, 簇放电神经元之间的同步放电活动^[5-8] 与人类生命质量和健康等重大问题关系密切. 从而从理论上研究簇放电神经元的同步动力学机理是相当重要的和

必要的. 神经元簇放电的动力学行为有着极其丰富多样的类型, Rinzel 首次对簇放电的模式给出了系统的理论研究^[9,10], 提出了快慢子系统的分析方法, 认识到慢变量对快变量的调节作用引起快变动力学的静息态和振荡状态的相互转迁. Izhikevich 在前人的基础上, 考察了簇放电的静息态和放电状态之间的所有分岔, 提出了更为全面完整的理论分类方法^[11,12], 即“top-down”快慢动力学分岔分析方法, 概括了比较全面的拓扑类型. Dhamala 和 Ding 等人考察了两个电耦合的簇放电神经元的同步转迁过程, 揭示了簇同步先于峰同步^[13]. 王青云和陆启韶等人研究了两个电耦合混沌的 Morris-Lecar 神经元同步, 发现在实现稳定的完全同步之前同步转迁出现了簇同步、近似同步和完全同步交替的过程^[2], 也就是说峰同步也能先于簇同步. Su 等人揭示了两个混沌簇放电的神经元经过突触耦合后能产生同步的规则簇放电^[14]. 杨卓琴等人以神经元 Chay 模型为例, 通过快慢动力学分析, 深入探讨 K^+

* 国家自然科学基金 (批准号: 10972170, 11272241) 资助的课题.

† 通讯作者. E-mail: yxie@mail.xjtu.edu.cn

离子的可逆电位 V_K , Ca^{2+} 离子的可逆电位 V_C , 时间常数 λ_n , 以及外界电流 I 作为分岔参数时, 神经元 Chay 模型所表现的簇放电模式的动力学性质及其所属的不同拓扑类型^[15]. 石霞以 Rulkov 提出的映射模型为例考察了两个化学突触耦合的簇放电神经元的同步及其簇动力学性质, 并指出短簇放电的神经元对于耦合作用具有稳定性, 而长簇放电神经元最终的放电模式取决于耦合方式^[16]. 徐健学等人给出了电突触耦合与化学突触耦合单独和联合作用时, 两个耦合神经元实现完全同步、反相同步和相位同步的规则和不规则振荡, 及其依赖于耦合强度的转迁^[17,18]. 侯中怀等人研究了随着耦合强度增加神经元集群放电活动从时空混沌到簇放电同步以及簇放电同步转迁的过程^[19]. 事实上, 王海霞和陆启韶等人已经考察了两个 fold/homoclinic 簇放电之间以及一个 fold/homoclinic 簇放电和一个 fold/hopf 簇放电之间的同步问题^[20], 发现同步转迁在两个相同拓扑类型耦合的簇放电神经元之间和两个不同拓扑类型耦合的簇放电之间是不同的. Izhikevich 也研究了 SubHopf/fold cycle 簇放电耦合同步问题^[21]. 然而, 研究神经元簇放电的不同拓扑类型对其同步特征的影响的结果仍然不多.

由于修正过的 Morris-Lecar (ML) 神经元模型比较简单, 并且当参数改变时能产生多种不同的簇放电拓扑类型, 因此本文以修正过的 ML 神经元模型为例, 讨论了两种不同拓扑类型的簇放电, 即“Hopf/homoclinic”簇放电和“SubHopf/homoclinic”簇放电之间的同步行为. 首先考察同一拓扑类型的两个耦合簇放电神经元之间的同步行为, 发现“Hopf/homoclinic”簇放电比“SubHopf/homoclinic”簇放电容易达到同步. 其次对不同拓扑类型的两个耦合簇放电神经元之间的同步行为进行了讨论. 通过数值分析发现随着耦合强度的增加, 两种不同的簇放电先达到簇放电同步, 当耦合强度足够大时甚至可以达到膜电位完全同步; 并且同步后的放电类型更接近容易同步的簇放电类型. 本文的结果为以后研究神经网络节点的簇放电拓扑类型对神经网络同步行为的影响打下一定的基础.

2 修正过的 ML 神经元模型及其两种不同的拓扑类型的簇放电

Morris-Lecar (ML) 模型是 HH 神经元模型的变体, 它是针对一种经常附着在船底或岩石上的贝类

生物名为藤壶的肌肉纤维而建立起来的模型. 因为它的放电行为和神经元类似, 因此现在许多文献中均把它认为是神经元模型.

原始的 ML 神经元模型为

$$\begin{aligned} C\dot{V} &= I - g_l(V - E_l) - g_k\omega(V - E_k) \\ &\quad - g_{Ca}m_\infty(V)(V - E_{Ca}), \\ \dot{\omega} &= \lambda(V)(\omega_\infty(V) - \omega). \end{aligned} \quad (1)$$

其中, V 表示膜电位; ω 是一个恢复变量, 表示 K 离子通道开放概率的演化过程; C 是膜电容, 在本文中取 $C = 1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$. $\lambda(V)$ 为离子通道打开和关闭之间构象变化的弛豫时间, g_{Ca} , g_k , g_l 分别是钙电流, 钾电流和漏电流通道的最大电导, E_{Ca} , E_k , E_l , 表示平衡电压, I 为外加电流强度.

$m_\infty(V)$, $\omega_\infty(V)$ 分别为钙离子和钾离子通道开放概率的稳态值. 满足微分方程如下:

$$\begin{aligned} m_\infty(V) &= \frac{1}{2} \left(1 + \tanh \left(\frac{V - U_1}{U_2} \right) \right), \\ \omega_\infty(V) &= \frac{1}{2} \left(1 + \tanh \left(\frac{V - U_3}{U_4} \right) \right), \\ \lambda(V) &= \frac{1}{3} \cosh \left(\frac{V - U_3}{2U_4} \right). \end{aligned} \quad (2)$$

其中 U_1 和 U_3 是系统的参数, 其取值依赖于 U_2 和 U_4 的取值, U_2 和 U_4 分别表示依赖于电压的 $m_\infty(V)$ 和 $\omega_\infty(V)$ 的斜率的倒数. 簇放电是神经元放电的一个重要行为. 但是二维的 ML 模型中是不会出现簇放电的现象, 所以 Izhikevich 提出在二维 ML 模型中加入慢变量一项, 取 $U_3(u) = 0.08 - u$, $I(u) = 0.08 - 0.03u$, $\dot{u} = \mu(0.22 + V)$, 得到修正过的 ML 神经元模型如下^[11]:

$$\begin{aligned} C\dot{V} &= 0.08 - 0.03u - g_l(V - E_l) \\ &\quad - g_k\omega(V - E_k) - g_{Ca}m_\infty(V)(V - E_{Ca}), \\ \dot{\omega} &= \lambda(V)(\omega_\infty(V) - \omega), \\ \dot{u} &= \mu(0.22 + V), \end{aligned} \quad (3)$$

其中参数 $(U_1, U_2, E_l, E_k, E_{Ca}, g_l, g_k, g_{Ca}) = (-0.01, 0.15, -0.5, -0.7, 1, 0.5, 2, 0.9)$. 当 $U_4 = 0.04$, $\mu = 0.003$ 时, 神经元呈现“SubHopf/homoclinic”簇放电; 当 $U_4 = 0.02$, $\mu = 0.01$ 时, 神经元呈现为“Hopf/homoclinic”簇放电. 它们的膜电位时间历程分别如图 1(a) 和 2(a) 所示.

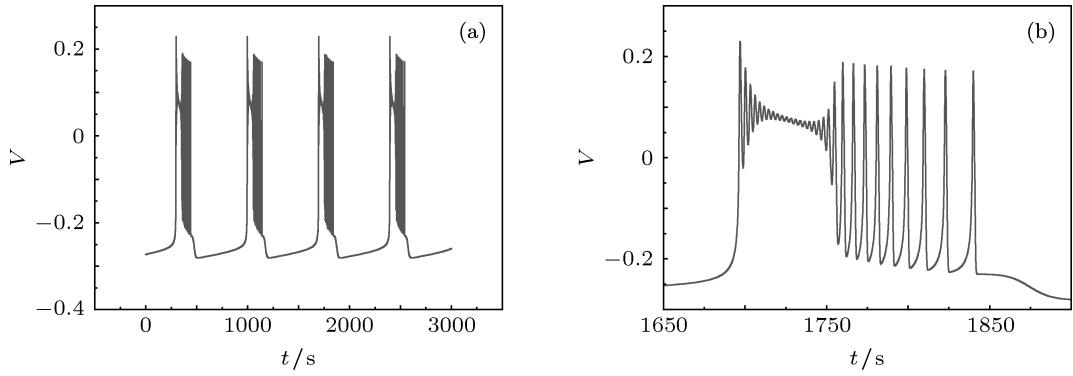


图1 (a) “SubHopf/homoclinic”簇放电的膜电位时间历程图; (b) “SubHopf/homoclinic”簇放电的膜电位时间历程放大图

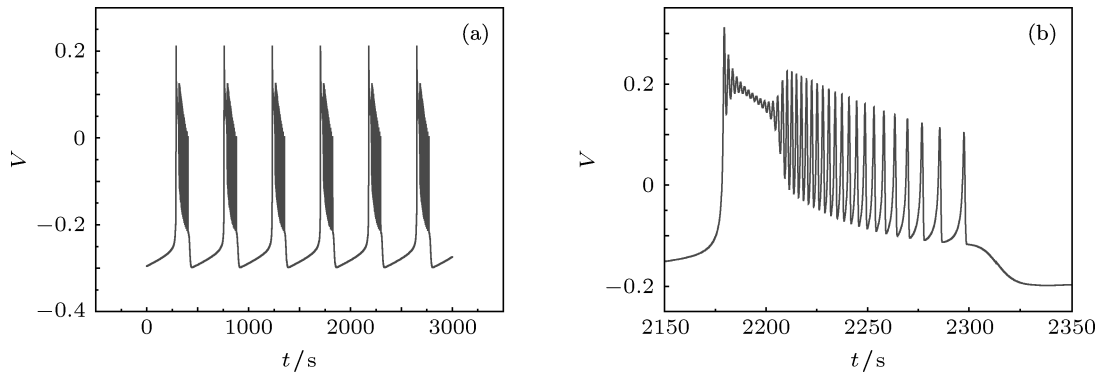


图2 (a) “Hopf/homoclinic”簇放电的膜电位时间历程图; (b) “Hopf/homoclinic”簇放电的膜电位时间历程放大图

3 同一拓扑类型的两个耦合簇放电神经元之间的同步行为

同一拓扑类型的两个耦合簇放电神经元采用修正过的 ML 神经元模型描述如下:

$$\begin{aligned}
 C\dot{V}_1 &= I(u_1) - g_l(V_1 - E_l) - g_k\omega_1(V_1 - E_k) \\
 &\quad - g_{Ca}m_\infty(V_1)(V_1 - E_{Ca}) + g(V_2 - V_1), \\
 \dot{\omega}_1 &= \lambda(V_1)(\omega_\infty(V_1) - \omega_1), \\
 \dot{u}_1 &= \mu(0.22 + V_1), \\
 C\dot{V}_2 &= I(u_2) - g_l(V_2 - E_l) - g_k\omega_2(V_2 - E_k) \\
 &\quad - g_{Ca}m_\infty(V_2)(V_2 - E_{Ca}) + g(V_1 - V_2), \\
 \dot{\omega}_2 &= \lambda(V_2)(\omega_\infty(V_2) - \omega_2), \\
 \dot{u}_2 &= \mu(0.22 + V_2).
 \end{aligned} \tag{4}$$

本文利用两个耦合 ML 神经元之间的 $\|e\| = \|V_2 - V_1\|$ 的极大值随耦合强度变化趋势来判断是否同步, 两个神经元的初始状态分别选取为

(0.1, 0.2, 0.01) 和 (0.2, 0.5, 0.05).

由图 3(a) 和 (b) 可清楚地看到 “Hopf/homoclinic” 簇放电在耦合强度为 0.1 处所对应的同步差的极大值已经为零, 意味着膜电位达到完全同步; 而对于 “SubHopf/homoclinic” 簇放电, 在误差容许范围内同步差的极大值可认为零, 即膜电位也可达到完全同步, 但所需的耦合强度却比 “Hopf/homoclinic” 簇放电大得很多. 因此, “Hopf/homoclinic” 簇放电比 “SubHopf/homoclinic” 簇放电更容易同步.

4 不同拓扑类型的两个耦合簇放电神经元之间的同步行为

由不同拓扑类型的两个簇放电神经元所耦合而成的神经网络的数学表达式如下:

$$\begin{aligned}
 C\dot{V}_1 &= I(u_1) - g_l(V_1 - E_l) - g_k\omega_1(V_1 - E_k) \\
 &\quad - g_{Ca}m_\infty(V_1)(V_1 - E_{Ca}) + g(V_2 - V_1),
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\dot{\omega}_1 &= \lambda_1(V_1)(\omega_{1\infty}(V_1) - \omega_1), \\
\dot{u}_1 &= \mu_1(0.22 + V_1), \\
C\dot{V}_2 &= I(u_2) - g_l(V_2 - E_l) - g_k\omega_2(V_2 - E_k) \\
&\quad - g_{Ca}m_\infty(V_2)(V_2 - E_{Ca}) + g(V_1 - V_2), \\
\dot{\omega}_2 &= \lambda_2(V_2)(\omega_{2\infty}(V_2) - \omega_2), \\
\dot{u}_2 &= \mu_2(0.22 + V_2). \quad (5)
\end{aligned}$$

为更好地观察神经元的同步转迁模式,特地

画出随耦合强度 g 在 $[0, 1]$ 变化的 $\max(\|e_b\|)$ 图, 如图 4(a) 所示. 其中 $\|e_b\| = \|\text{IBI}_2 - \text{IBI}_1\|$ 为簇簇间期差. 这里 $\text{IBI}^{[22,23]}$ (interburst interval) 是指簇簇间期. 但只利用 $\max(\|e_b\|)$ 还不能作为判断簇同步的指标, 它还需要结合 $\max(\|e_b\|)$ 达到零时所对应的此耦合强度下的膜电位的时间历程图来判断, 如果此时两个耦合神经元在每一簇中同时开始放电, 并且同时结束放电, 就认为它达到了簇同步.

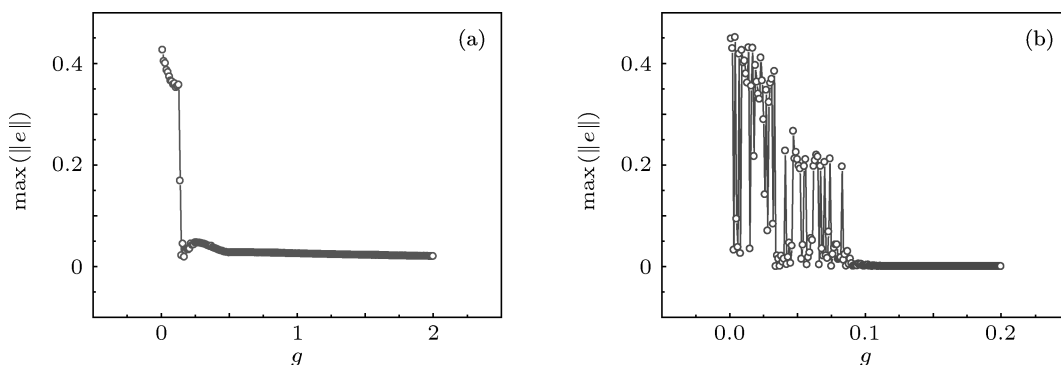


图 3 (a) “SubHopf/homoclinic” 簇放电的 $\max(\|e\|)$ 对耦合强度; (b) “Hopf/homoclinic” 簇放电的 $\max(\|e\|)$ 对耦合强度

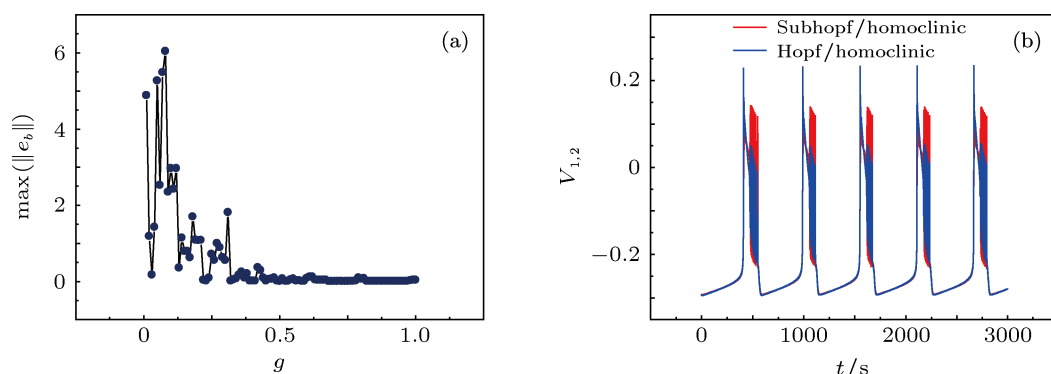


图 4 (a) $\max(\|e_b\|)$ 对耦合强度; (b) $g = 0.82$ 对应的膜电位的时间历程图

从图 4(a) 中可以看出随耦合强度的增加, 在耦合强度为 0.82 左右时, 所对应的同步差的极大值就已经为零; 并结合图 4(b) 可知此时两个耦合神经元在每一簇中同时开始放电, 并且同时结束放电. 也就是说, 两种不同类型的簇放电达到簇同步. 从图 4(b) 可以看出在此耦合强度下膜电位还没有达到完全同步.

为了进一步观察这两类拓扑结构不同的耦合簇放电神经元的同步现象, 考察膜电位是否可以达到完全同步, 特意地选取足够大的耦合强度. 由

图 5(a) 可知当耦合强度 $g = 100$ 时膜电位已经同步的非常好, 并在此耦合强度下分别考察了膜电位的同步和慢变量的同步现象. 这里的膜电位为快变量.

由图 5(a)—(c) 可知当耦合强度很大时, 两种类型的簇放电可达到膜电位完全同步. 红色曲线代表的 “SubHopf/homoclinic” 的膜电位时间历程图, 它几乎完全被蓝色曲线代表的 “Hopf/homoclinic” 膜电位时间历程图所覆盖, 即这两种类型的簇放电神经元的膜电位完全重合在一起. 由图 5(d) 可

知同步后的放电类型更接近于如图 2(b) 所示的“Hopf/homoclinic”簇放电, 即更接近于容易达到同步的簇放电类型. 从图 5(c) 和 (f) 可知当耦合强度很大时两种簇放电类型的膜电位已经完全同步, 即快变量已经完全同步, 但慢变量还没完全同步; 由图 5(e) 和 (f) 可知此时慢变量呈现相位同步, 并且它们之间存在一种线性关系. 因此可得快变量先于慢

变量达到完全同步, 其中的机理还有待进一步研究. 通过对“SubHopf/homoclinic”和“Hopf/homoclinic”两类拓扑结构的簇放电神经元的同步行为的研究, 我们大胆猜测当两类拓扑结构不同的耦合簇放电神经元达到膜电位完全同步时, 其同步后的放电类型更接近于这两类中更容易达到同步的那种簇放电类型.

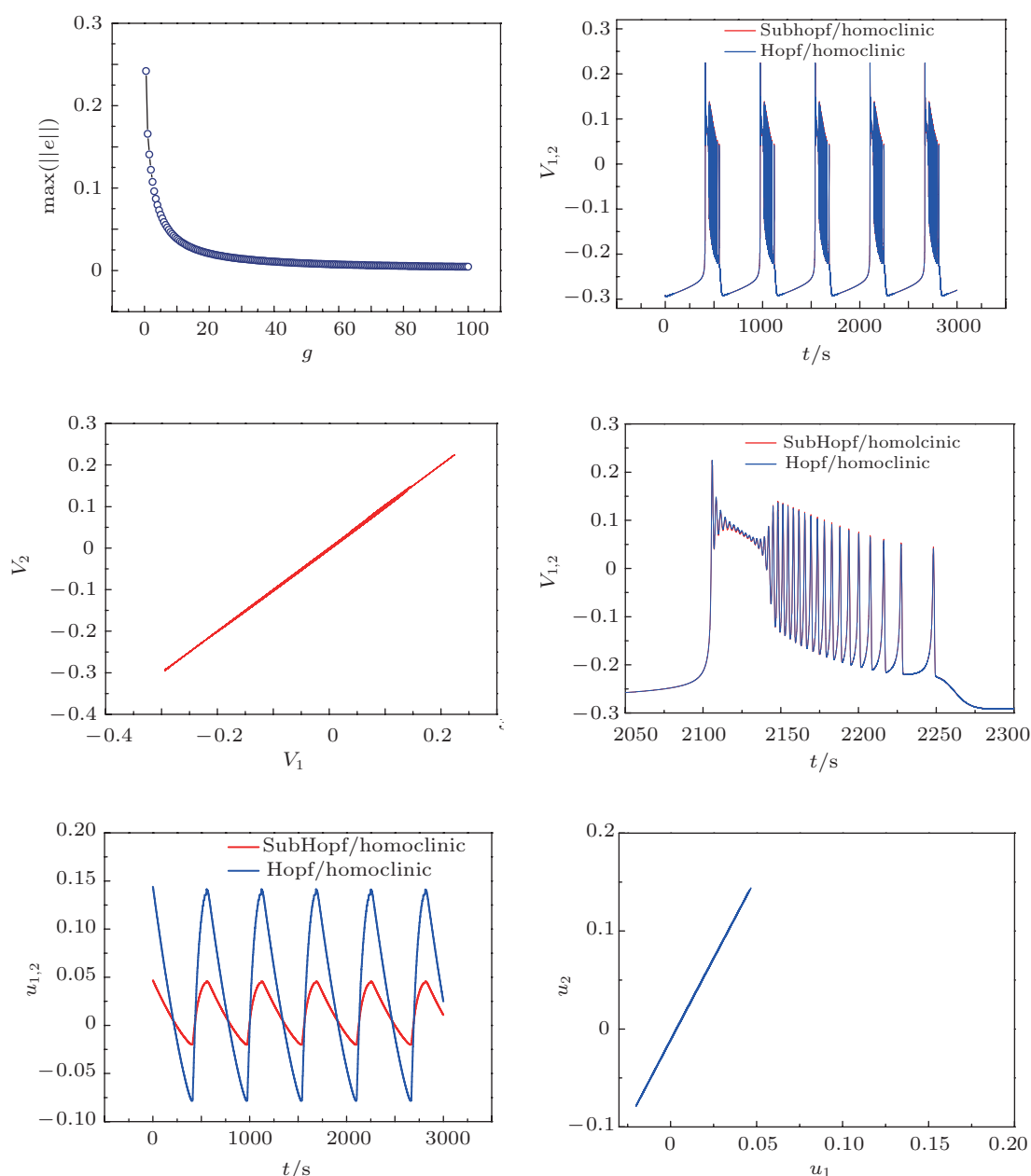


图5 (a) $\max ||e||$ 对耦合强度 g ; (b) 耦合神经元膜电位的时间历程图; (c) 在 (V_1, V_2) 平面上的相图; (d) 耦合神经元膜电位的时间历程放大图; (e) 耦合神经元慢变量的时间历程图; (f) 在 (u_1, u_2) 平面上的相图

5 结 论

通过对修正过的 Morris-Lecar 模型的不同类型的簇放电类型“Hopf/homoclinic”簇放电和“SubHopf/homoclinic”簇放电的研究可知,“Hopf/homoclinic”簇放电比“SubHopf/homoclinic”簇放电容易达到膜电位完全同步;而这两种不同类

型的耦合簇放电神经元随耦合强度的增加先达到簇同步,当耦合强度足够大时可达到膜电位完全同步;而且同步后的放电类型更接近容易同步的簇放电类型.然而此时的慢变量并没有达到完全同步而是呈现一种线性关系的相位同步,这与通常认为的慢变量比快变量先达到同步的现象不同,其中的机理还有待进一步研究.

-
- [1] Lisman J 1997 *Trends in Neuroscience* **20** 38
- [2] Wang Q Y, Shi X, Lu Q S 2008 *Synchronization dynamics in the coupled system of neurons* (1st Ed.) (Beijing: Science Press) p46 (in Chinese) [王青云, 石霞, 陆启韶 2008 神经元耦合系统的同步动力学 (第一版)(北京: 科学出版社) 第 46 页]
- [3] Wang W T, Hu S J, H D 2005 *Progress in Physiological Sciences* **36** 137 (in Chinese) [王文挺, 胡三觉, 韩丹 2005 生物力学进展 **36** 137]
- [4] Xu J, Clancy C E 2008 *PLoS ONE* **3** e2056
- [5] Xie Y, Xu J X, Kang Y M, Hu S J, Duan Y B 2003 *Acta Phys. Sin.* **52** 1112 (in Chinese) [谢勇, 徐建学, 康艳梅, 胡三觉, 段玉斌 2003 物理学报 **52** 1112]
- [6] Yu H J, Tong W J 2009 *Acta Phys. Sin.* **58** 2977 (in Chinese) [于洪结, 童伟君 2009 物理学报 **58** 2977]
- [7] Lü L, Li G, Zhang M, Li Y S, Wen L L, Yu M 2011 *Acta Phys. Sin.* **60** 090505 (in Chinese) [吕翎, 李刚, 张檬, 李雨珊, 韦琳玲, 于淼 2011 物理学报 **60** 090505]
- [8] Wu Y, Xu J X, He D H, Jin W Y 2005 *Acta Phys. Sin.* **54** 3457 (in Chinese) [吴瑛, 徐建学, 何岱海, 靳伍银 2005 物理学报 **54** 3457]
- [9] Sleeman B D, Jarvis R J 1985 *Ordinary and Partial Differential Equations* (Berlin: Springer-Verlag) p304
- [10] Teramoto E, Yamaguti M 1987 *Mathematical Topics in Population Biology, Morphogenesis and Neurosciences* (Berlin: Springer-Verlag) p267
- [11] Izhikevich E M 2000 *Int. J. Bifurcation and Chaos* **10** 1171
- [12] Izhikevich E M 2007 *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting* (London: The MIT Press) p325
- [13] Dhamala M, Jirsa V K, Ding M Z 2004 *Phys. Rev. Lett.* **92** 028101
- [14] Su J Z, Perez-Gonzalez H, He M 2007 *Discrete and Continuous Dynamical Systems*, Suppl 946
- [15] Yang Z Q, Lu Q S 2007 *Sci. China Ser. G: Physics, Mechanics Astronomy* **37** 440 (in Chinese) [杨卓琴, 陆启韶 2007 中国科学 G 辑: 物理学、力学、天文学 **37** 440]
- [16] Shi X 2010 *Chinese Quarterly of Mechanics* **1** 52 (in Chinese) [石霞 2010 力学季刊 **1** 52]
- [17] Wu Y, Xu J X, Jin W Y 2005 *Lecture Notes in Computer Science* **3496** 302
- [18] Wu Y, Xu J X, He M 2005 *Lecture Notes in Computer Science* **3610** 508
- [19] Shen Y, Hou Z H, Xin H W 2008 *Phys. Rev. E* **77** 031920
- [20] Wang H X, Lu Q S, Wang Q Y 2008 *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation* **13** 1668
- [21] Izhikevich E M 2001 *SIAM Review* **43** 315
- [22] Gu H G, Li L, Yang M H, Liu Z Q, Ren W 2003 *Acta Biophysica Sinica* **19** 69 (in Chinese) [古华光, 李莉, 杨明浩, 刘志强, 任维 2003 生物物理学报 **19** 69]
- [23] Wang H X, Lu Q S, Shi X 2010 *Chin. Phys. B* **19** 06059

Synchronization of “Hopf/homoclinic” bursting with “SubHopf/homoclinic” bursting*

Wang Fu-Xia Xie Yong[†]

(State Key Laboratory for Strength and Vibration of Mechanical Structures, School of Aerospace, Xi'an Jiaotong University, Xi'an 710049, China)

(Received 18 June 2012; revised manuscript received 30 July 2012)

Abstract

Taking the modified Morris-Lecar neuron model for example, we consider the synchronous behaviour between “Hopf/homoclinic” bursting and “SubHopf/homoclinic” bursting. Firstly, the synchronization between two coupled bursting neurons with the same topological type is investigated numerically, and the results show that the coupling strength reaching the synchronization of the membrane potential of “Hopf/homoclinic” bursting is smaller than that of “SubHopf/homoclinic” bursting, that is to say, the former can reach complete synchrony of the membrane potential more easily than the latter. Secondly, we study the synchronous behavior of two coupled bursting neurons with different topological types by numerical analysis, and find that with the increase of the coupling strength the two different types of bursting neurons reach the bursting-synchrony first, and then they can reach complete synchrony of the membrane potential when the coupling strength is strong enough, and the type of synchronous state is inclined to the type of easy synchronization, namely, “Hopf/homoclinic” bursting. To our surprise, the slow variables exhibit phase synchronization instead of complete synchronization. Moreover, there is a linear relationship between the both slow variables. This point is distinctly different from the results of the existing documents.

Keywords: bursting, synchronization, bifurcation, neuron

PACS: 05.45.-a, 87.19.lm

DOI: 10.7498/aps.62.020509

* Project supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 10972170, 11272241).

[†] Corresponding author. E-mail: yxie@mail.xjtu.edu.cn