

兴奋性作用诱发神经簇放电个数不增反降的分岔机制

曹奔 关利南 古华光

Bifurcation mechanism of not increase but decrease of spike number within a neural burst induced by excitatory effect

Cao Ben Guan Li-Nan Gu Hua-Guang

引用信息 Citation: *Acta Physica Sinica*, 67, 240502 (2018) DOI: 10.7498/aps.67.20181675

在线阅读 View online: <http://dx.doi.org/10.7498/aps.67.20181675>

当期内容 View table of contents: <http://wulixb.iphy.ac.cn/CN/Y2018/V67/I24>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

[五阶压控忆阻蔡氏混沌电路的双稳定性](#)

Bi-stability in a fifth-order voltage-controlled memristor-based Chua's chaotic circuit

物理学报.2018, 67(23): 230502 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.67.20181283>

[窄带随机激励双稳压电悬臂梁响应机制与能量采集研究](#)

Mechanism of a nonlinear bistable piezoelectric cantilever beam under narrow-band random excitations and its energy harvesting

物理学报.2018, 67(21): 210502 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.67.20180072>

[分数阶 Willis 环脑迟发性动脉瘤时滞系统混沌分析](#)

Chaotic analysis of fractional Willis delayed aneurysm system

物理学报.2018, 67(15): 150501 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.67.20180262>

[半导体激光器输出混沌光的延时特性和带宽](#)

Time delay characteristics and bandwidth of chaotic laser from semiconductor laser

物理学报.2018, 67(14): 140501 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.67.20180035>

[分段 Filippov 系统的簇发振荡及擦边运动机理](#)

Bursting oscillations and mechanism of sliding movement in piecewise Filippov system

物理学报.2018, 67(11): 110501 <http://dx.doi.org/10.7498/aps.67.20172421>

兴奋性作用诱发神经簇放电个数不增反降的分岔机制*

曹奔 关利南 古华光†

(同济大学航空航天与力学学院, 上海 200092)

(2018年9月8日收到; 2018年11月12日收到修改稿)

非线性动力学在识别神经放电的复杂现象、机制和功能方面发挥了重要作用. 不同于传统观念, 本文提出了兴奋性作用可以降低而不是增加簇内放电个数的新观点. 在簇放电模式休止期的适合相位施加强度合适的脉冲或自突触电流, 能诱发簇内放电个数降低; 电流的施加相位越早, 所需的强度阈值越大, 簇内放电个数越少. 进一步, 利用快慢变量分离获得的簇放电的动力学性质进行了理论解释. 簇放电模式表现出低电位的休止期和高电位的放电的交替, 存在于快子系统的鞍结分岔点和同宿轨分岔点之间; 放电起始于鞍结分岔、结束于同宿轨分岔; 越靠近同宿轨分岔从休止期跨越到放电所需的电流强度越大. 因此, 电流在休止期上的作用相位越早, 就越靠近同宿轨分岔, 因而从休止期跨越到放电需要的电流强度阈值越大, 放电起始相位到同宿轨分岔之间的区间变小导致放电个数变少. 研究结果丰富了非线性现象及机制, 对兴奋性作用提出了新看法, 给出了调控簇放电模式的新途径.

关键词: 神经簇放电, 分岔, 兴奋性自突触, 时滞**PACS:** 05.45.-a, 87.19.lg**DOI:** 10.7498/aps.67.20181675

1 引言

非线性动力学在揭示自然界的复杂物理、化学、生命乃至经济系统的运动规律中发挥了重要的作用. 特别是非线性动力学与神经科学相结合, 形成了前沿学科方向——神经动力学^[1,2]. 神经元是神经系统的基本结构和功能单元, 其电活动是实现脑高级功能乃至意识和思维的基础, 涉及与 Na^+ , K^+ 和 Ca^{2+} 相关的快、慢变量间的非线性作用^[2]. 大量实验和理论研究已经揭示, 神经电活动会表现出簇和峰及周期、混沌和随机等放电模式, 以及放电模式的复杂分岔序列, 包括倍周期分岔到混沌、带有混沌或随机模式的加周期分岔序列和混沌簇到峰放电模式的转迁等^[3-6]. 这些放电模式和分岔在神经信息处理中发挥了重要的作用, 例如编码感觉信息等^[1,3,4,7]. 这说明非线性动力学有助于神经科学的研究.

另一方面, 神经系统中越来越多的复杂乃至反常规概念的非线性现象及机制被发现和揭示^[8-19], 丰富了非线性动力学的内涵. 例如, 在传统观念中, 兴奋性作用或正反馈会引起神经簇放电模式的簇内放电个数增加, 抑制性作用或负反馈会引起放电个数降低或是放电参数区间变小. 但是, 最近的一系列研究发现, 抑制性刺激可以引起簇内放电数量的增加^[15-17], 或者是增大放电的参数区间^[18,19], 对传统观念提出了挑战. 其中, 抑制性刺激诱发放电数量增加的研究是在簇放电模式(bursting)上开展的. 簇放电模式的动力学行为是连续快速的放电峰(spike)构成的簇(burst)和长休止期的交替, 是由神经元动力系统的慢变量调控快变量引起的分岔决定的. 在簇放电模式的休止期上, 施加强度合适的抑制性自突触介导的负反馈电流, 可以引起簇内放电数量的增加; 通过快慢变量分离和分岔分析, 结合簇放电模式的相轨迹理论, 解释了这一反常现象的产生机制^[15-17]. 此外, 在网络层次, 传统

* 国家自然科学基金(批准号: 11872276, 11572225, 11372224)资助的课题.

† 通信作者. E-mail: guhuaguang@tongji.edu.cn

观念认为抑制性耦合通常诱发反相同步, 而近期研究也给出了抑制性耦合能够引起同相同步 [8-17] 的现象, 也用快慢变量分离进行了理论解释 [14-17].

除了丰富非线性动力学的内涵这一理论意义, 这些反常规概念的非线性动力学行为也有现实意义或对应. 首先, 网络层次的抑制性耦合诱发的同相同步已经在与消化功能相关的龙虾口胃神经节的幽门网络的实验中被验证 [13]. 其次, 抑制性作用能促进放电与自突触 (autapse) 密切相关 [15-17]. 自突触是一类特殊的突触, 起始和结束于同一个神经元, 在大脑皮层、新皮质层、小脑、纹状体及视觉皮层等区域广泛存在 [20-26]. 实验证明, 自突触通常是慢突触, 就是某个放电峰引起的耦合电流不是即时而是要经过一段延迟才能再作用到该神经元 [21,23], 相当于存在时滞; 抑制性自突触可以引起放电精确性增强 [23], 而具有兴奋性自突触的神经元在受到扰动后可以在产生一段长时程的放电后返回到静息 [24]. 理论研究结果揭示了自突触起着广泛的作用: 可以调控自发和外界周期激励下的放电模式和分岔, 调控网络的时空行为, 如同步和螺旋波等 [27-37]. 这些结果可以为自突触的实验研究提供参照和方向. 最后, 簇放电作为一种最常见的神经放电模式, 可以作为神经信息传递的基本单元, 也可以增加神经元间突触传递的可靠性 [38,39].

到目前为止, 反常规概念的非线性动力学行为的研究主要关注抑制性作用. 本文关注兴奋性作用, 揭示了合适的兴奋性刺激可以引起簇内放电个数降低. 研究选取 Rulkov 模型的簇放电, 在休止期上施加强度合适的兴奋性脉冲电流和兴奋性自突触介导的正反馈电流, 导致簇内放电个数降低; 研究还给出了个数降低与电流强度和作用相位的关系. 进一步, 通过快慢变量分离和分岔分析给出理论解释. 研究结果揭示了新的非线性现象和机制, 将产生反常规现象的条件由抑制性作用拓展到兴奋性作用, 提供了调控放电模式的新机制和可行途径, 为全面深入认识兴奋性作用奠定了基础.

2 模型和方法

2.1 非混沌的 Rulkov 神经元模型

Rulkov 提出的基于映射的非混沌神经元模型被广泛用于研究神经元的动力学行为 [16,17,40,41]. 其方程式如下 [40]:

$$x_{n+1} = f(x_n, y_n), \quad (1)$$

$$y_{n+1} = y_n - \mu(x_n + 1) + \mu\sigma, \quad (2)$$

其中 x_n 表示神经元的膜电位, y_n 表示神经元细胞膜上离子通道的门控离子浓度. $n = 1, 2, 3, \dots$, 代表迭代次数, 对应于时间. 当 μ 为小参数 ($0 < \mu \ll 1$) 时, 变量 y_n 缓慢变化, 为慢变量, 可称为慢子系统; 相较于 y_n , x_n 是快变量时, 称为快子系统. 该类由快、慢变量构成的非线性系统能够产生簇放电. σ 为外部刺激的调节参数. 其中 (1) 式中的 $f(x, y)$ 为非线性函数, 其表达式为

$$f(x, y) = \begin{cases} a/(1-x) + y, & x \leq 0, \\ a + y, & 0 < x < a + y, \\ -1, & x \geq a + y, \end{cases} \quad (3)$$

其中 α 为模型的控制参数, 决定系统是处于簇放电、峰放电模式还是静息状态. 本研究中取 $\mu = 0.001$, $\sigma = -0.18$, $\alpha = 5$, 模型的动力学行为是簇放电模式.

2.2 不同激励下的 Rulkov 模型

考虑不同激励下的 Rulkov 模型如下:

$$x_{n+1} = f(x_n, y_n) + I_c + I, \quad (4)$$

$$y_{n+1} = y_n - \mu(x_n + 1) + \mu\sigma, \quad (5)$$

其中 I_c 为恒定不变的值, 决定着神经元的对照状态. I_c 不同, 可得到周期数不同的簇放电模式. 本文选取 $I_c = 0.15$, 簇放电模式为周期 11. I 代表激励, I 不同, 代表激励不同. 本文研究的 3 类激励如下.

1) 定常激励. 令 I 为一常值量.

2) 脉冲激励. 令 $I = I_n$, I_n 随着时间 n 是变化的, 其特征如下: 脉冲时间宽度为 ΔT 、脉冲强度为 A , 即在 ΔT 时间内, I_n 为 A , 在 ΔT 时间外, I_n 为 0. 其中 $A > 0$ 代表 I_n 为正向或兴奋性脉冲激励. 脉冲作用在簇后的休止期上的时刻或相位记为 Δt .

本研究中脉冲宽度 $\Delta T = 8$, A 和 Δt 是控制参数.

3) 自突触电流激励. 在 Rulkov 模型中引入自突触形成具有自突触的模型, 相应地, 模型会接受自突触介导的电流 I_n^{aut} 的刺激. 即令

$$I = I_n^{\text{aut}} = -g(x_n - x_{\text{syn}})\Gamma(x_n - \tau), \quad (6)$$

其中 g 为自突触的电导, x_{syn} 为自突触电流的反转电位, $\Gamma(x_n - \tau) = 1/\{1 + \exp[-\lambda(x_n - \tau - \theta_s)]\}$.

τ 表示突触电流和膜电位之间的时间延迟; θ_s 为一阈值, 膜电位 $x_{n-\tau}$ 高于 θ_s 的时段对应的耦合电流不为0, 低于 θ_s 的时段对应的耦合电流为0, 因此耦合电流 I_n^{aut} 也是脉冲式的; λ 控制耦合电流变化的速度. 与定常激励和脉冲激励不同, 自突触电流依赖于系统的自身变量, 是一种自反馈刺激.

本文中, $x_{\text{syn}} = 2$, 对应于兴奋性自突触, $\theta_s = -0.5$, $\lambda = 30$ 对应耦合电流的快速变化; g 和 τ 为控制参数.

2.3 快慢变量分离

因 Rulkov 模型的动力学行为是簇放电模式, 可以通过快慢变量分离方法分析其内在动力学特性, 步骤如下 [2,42]:

- 1) 对于 Rulkov 模型的快子系统 $x_{n+1} = f(x_n, y_n) + I_c + I$, 以 y_n 为分岔参数, 记为 y , 记 x_n 为 x , 分析快子系统 $f(x, y) + I_c + I = x$ 的平衡点分岔, 并进一步分析快子系统 $x_{n+1} = f(x_n, y_n) + I_c + I$ 的周期解或极限环分岔; 将分岔画在 (y, x) 平面内;
- 2) 对 Rulkov 模型的全系统, 计算出簇放电的

相轨迹 (y_n, x_n) , 并将相轨迹以 y_n 对应 y , x_n 对应 x , 与快子系统的分岔画在一张图中, 通过分析簇放电的相轨线与快子系统分岔结构之间的关系, 可以深入认识簇放电的动力学特性.

应当指出的是, 在定常激励下, 求解快慢变量分离和 Rulkov 模型的簇放电模式时都考虑 I ; 在脉冲电流和自突触电流作用时, 求解快慢变量分离时令 $I = 0$, 而求解 Rulkov 模型的簇放电模式时, 要考虑 I (即 I_n 或 I_n^{aut}).

3 仿真结果

3.1 抑制性和兴奋性定常激励分别降低和增加簇内放电的个数

固定 $I_c = 0.15$, $I = 0$ 时的 Rulkov 模型表现出周期 11 簇放电, 如图 1(a) 所示, 放电周期 $T = 426$. 若以簇放电第一个峰的上升支的 $x_n = \theta_s = -0.5$ (图中空心圆圈) 处作为 0 时刻重新计时, 则一个周期的簇内放电的持续时间 $t_s = 86$, 因此休止期的时间范围大约是 87—426.

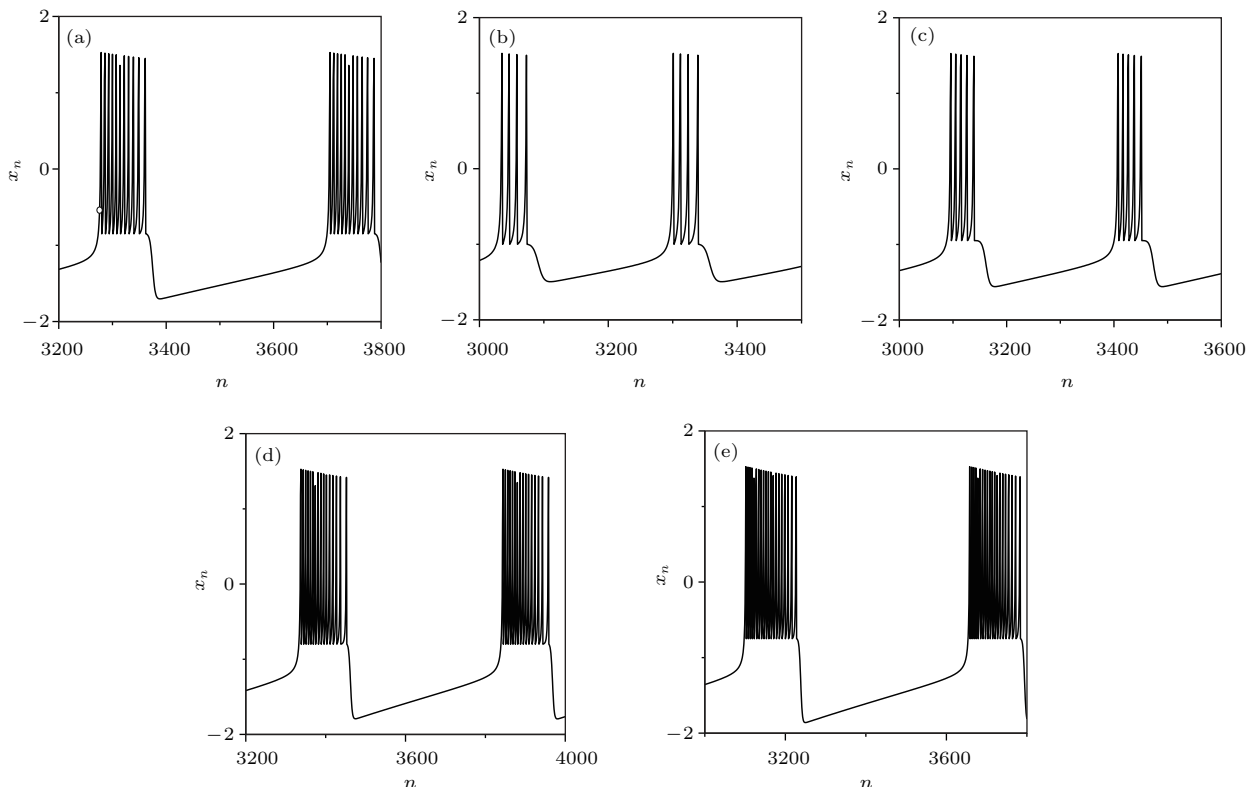


图 1 $I_c = 0.15$ 时的 Rulkov 模型在定常激励 I 作用下的不同簇放电模式 (a) $I = 0$, 周期 11 (空心圆圈对应 $x_n = \theta_s = -0.5$); (b) $I = -0.15$, 周期 4; (c) $I = -0.1$, 周期 5; (d) $I = 0.05$, 周期 16; (e) $I = 0.1$, 周期 20
 Fig. 1. Different bursting patterns of the Rulkov model stimulated by steady current I when $I_c = 0.15$: (a) Period-11 when $I = 0$ (the position of the hollow circle corresponds to $x_n = \theta_s = -0.5$); (b) period-4 when $I = -0.15$; (c) period-5 when $I = -0.1$; (d) period-16 when $I = 0.05$; (e) period-20 when $I = 0.1$.

当定常激励电流 I 为负向或抑制性时, 簇放电的周期数会降低, I 越小, 簇放电周期数越小. 例如, 当 $I = -0.15$ 和 -0.1 时, 簇放电的周期数分别变为 4 和 5, 放电变弱, 如图 1 (b) 和图 1 (c) 所示. 当电流 I 为兴奋性电流时, 簇放电的周期数大于 11, 放电增强. 例如, $I = 0.05$ 和 0.1 时, 簇放电的周期数为 16 和 20, 如图 1 (d) 和图 1 (e) 所示. 这些兴奋性作用增强放电、抑制性作用减弱放电的结果就是神经生理学中的传统观念.

3.2 不同簇放电模式的快慢变量分离

$I = 0$ 时的周期 11 簇放电的快慢变量分离的结果如下.

1) 快子系统随参数 y 变化的平衡点和极限环分岔的结构如图 2 (a) 所示. 快子系统有两个平衡点, 一个鞍点 (N_u , 点线) 和一个稳定结点 (N_s , 粗实线), 存在于 $y < y_{SN} \approx -3.62212$ 的参数范围内; 鞍点在上, 结点在下. 快子系统在 $y = y_{SN}$ 处存在一个平衡点的鞍结分岔 (SN), 鞍点和结点碰撞后平衡点消失. 在 $y = y_H \approx -3.69969$ 处, 快子系统存在一个同宿轨分岔 (H), 对应于稳定极限环和鞍点 N_u 的碰撞. 快子系统的稳定极限环存在于 $y > y_H$ 的参数范围, 稳定极限环为一周期振荡, 振荡的最小值和最大值分别标记为 X_{min} (下部的细实线) 和 X_{max} (上部的细实线). 同一 y 值下膜电位振荡的最小值 X_{min} 高于鞍点的膜电位水平.

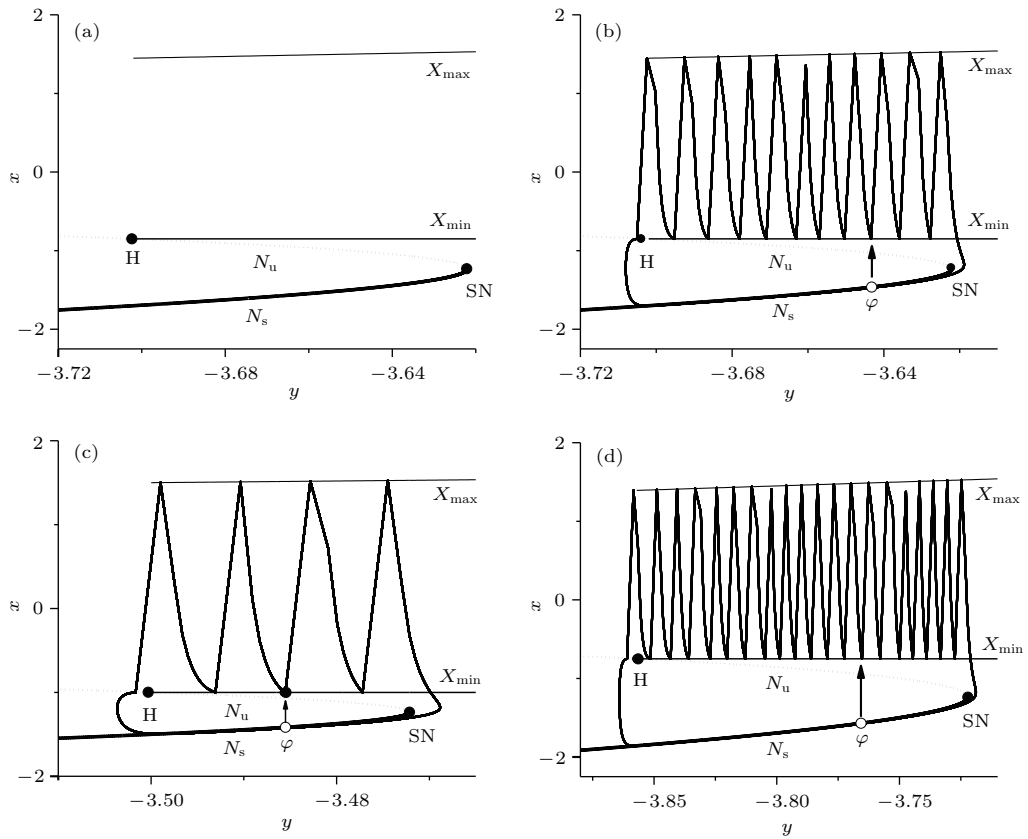


图 2 $I_c = 0.15$ 时不同定常激励下 Rulkov 模型的簇放电模式的快慢变量分离 (a) $I = 0$ 时快子系统随 y 的分岔 (稳定结点 N_s (粗实线)、鞍点 N_u (点线)、鞍结分岔点 SN、同宿轨分岔点 H、极限环的最大值 X_{max} (上细实线) 和最小值 X_{min} (下细实线)); (b) 图 (a) 与 $I = 0$ 周期 11 簇放电的轨线 (中等粗的实线) 的叠加; (c) $I = -0.15$ 的周期 4 簇放电轨线 (中等粗的实线) 和快子系统的分岔; (d) $I = 0.1$ 时的周期 20 簇放电轨线 (中等粗的实线) 和快子系统的分岔

Fig. 2. Fast/slow variable dissection of the bursting patterns of the Rulkov model stimulated by steady current with different values when $I_c = 0.15$: (a) The bifurcations of the fast subsystem when $I = 0$; the stable node N_s (bold solid line), the saddle N_u (dotted line), the saddle-node bifurcation point SN, the homoclinic bifurcation point H, and the maximal (X_{max} , the upper thin solid line) and minimal (X_{min} , the lower thin solid line) values of the stable limit cycle; (b) the trajectory of period-11 bursting (middle solid line) when $I = 0$ and panel (a) plotted in one figure; (c) the trajectory of the period-4 bursting (middle solid line) and bifurcations of the fast subsystem when $I = -0.15$; (d) the trajectory of the period-20 bursting (middle solid line) and bifurcations of the fast subsystem when $I = 0.1$.

因此, 快子系统在鞍结分岔和同宿轨分岔之间, 即 $y_H < y < y_{SN}$ 时, 存在两个稳定行为的共存, 即稳定结点和稳定极限环的共存, 而鞍点是两个共存行为的分界线. 随着 y 的增加, 稳定结点和鞍点间的距离逐步缩小, 直到鞍结分岔点 SN, 两个平衡点碰撞, 说明能够引起从结点 N_s 跨越鞍点 N_u 到极限环的扰动的阈值降低.

2) 将 Rulkov 模型的周期 11 簇放电模式的轨迹也画在 (y, x) 平面内, 如图 2(b) 中的中等粗的实线所示. 周期 11 的簇放电的轨迹是逆时针方向的, 因此其 11 个放电峰从鞍结分岔点 SN 附近开始, 在极限环的 X_{max} 和 X_{min} 之间振荡并从右向左依次出现, 结束于同宿轨分岔点 H 附近, 然后相轨线会向下跳跃越过鞍点 N_u 后至稳定结点 N_s 开始形成休止期, 然后沿着 N_s 向右运行达到鞍结分岔点 SN 附近时结束休止期, 轨线向上跃迁到达极限环, 开始下一个周期的电活动. 两个放电簇之间的休止期对应于 N_s 曲线.

周期 4 ($I = -0.15$) 和周期 20 ($I = 0.1$) 簇放电模式表现出与周期 11 模式定性相似的动力学特性, 如图 2(c) 和图 2(d) 所示.

基于上述周期 N ($N = 11, 4, 20$) 簇放电模式的快慢变量分离的结果, 可以进行如下预测: 在休止期或 N_s 的合适相位 (在相图上记为 φ 在时间历程上记为 Δt), 给予足够强的正向或兴奋性的扰动或脉冲电流刺激, 受扰后的电活动的相轨线会增加 (向上) 偏离 N_s , 进而穿越 N_u , 达到原先周期 N 簇放电模式的簇内的第 k 个谷值附近, 记为放电初始相位 P_k , 从 P_k 开始向上产生放电, 形成新的簇放电模式; 由于相位 P_k 到放电结束点 H 点的范围变窄, 因此每个簇只能产生小于 N 的 $N - k$ 个放电峰, 即簇内放电个数减少. 下面分别通过兴奋性脉冲电流和兴奋性自突触作用来验证该预测.

3.3 兴奋性脉冲电流刺激降低簇内放电个数及相应的动力学机制

本研究以 $I_c = 0.15$ 和 $I = 0$ 时的周期 11 簇放电模式为例展开. 其中的重要参数为兴奋性脉冲电流在休止期上的作用相位 Δt , 从休止期前的簇放电的第 1 个 $x_n = \theta_s = -0.5$ (即图 3 的空心圆圈处) 作为 0 时刻来记录时间. 4 个主要结果如下.

1) 脉冲强度 A 不够大时, 不能诱发新的节律

例如, $\Delta t = 306$ 时 (即脉冲作用到休止期的相位较晚), 当 $A = 0.03$ 时, 膜电位在 Δt 附近的 N_s 上有较小的抬升, 如下部水平箭头位置所示, 但没有能够穿越 N_u , 因此没有诱发新的簇放电模式, 放电模式仍为周期 11, 如图 3(a1) 和图 3(a2) 所示. 图 3(a1) 为快慢变量分离, 周期 11 簇放电、脉冲激励后的簇放电轨迹、 N_s 和 N_u 如虚线、中等粗的实线、粗实线和点线所示. 如图 3(a1) 所示, 除了休止期的膜电位抬升, 新、老周期 11 簇放电是基本重合的. 图 3(a2) 为膜电位和脉冲电流, 周期 11 簇放电的膜电位、脉冲激励后的簇放电的膜电位和脉冲电流如虚线、中等粗的实线和点线所示.

2) 脉冲强度 A 足够强时, 能够诱发簇内放电个数小于 11 的新模式

Δt 保持在 306, A 增加到 0.1 时, 轨线将会从 N_s 快速上升进而穿越 N_u , 然后达到周期 11 簇放电的簇内的第 1 个谷值处开始放电, 记为 P_1 , 从 P_1 开始向左到 H 点的区间变小, 只能依次产生 $11 - 1 = 10$ 个峰, 放电结束后向下穿越 N_u 再到达 N_s 形成下一个周期的休止期, 如图 3(b1) 和图 3(b2) 所示. 该兴奋性脉冲诱发的新簇的簇内放电个数比原先的周期 11 簇的少 1 个, 原先的第 1 个峰不再出现在新的簇中, 形成包含 10 个峰的新放电簇, 如图 3(b1) 和图 3(b2) 实线所示, 这就验证了 3.2 节中的预测结果.

3) 随着 Δt 减小, 新诱发的放电簇的簇内放电个数减小

当 A 保持在 0.1 时, 依次减小 Δt 至 276, 256, 226 和 216 时, 脉冲作用结束后膜电位快速上升, 穿越 N_u 达到不同的放电初相位 P_k ($k = 2, 3, 4, 5$), P_k 到 H 点区间变窄, 因此, 会诱发出簇内包含 $11 - 2 = 9, 11 - 3 = 8, 11 - 4 = 7$ 和 $11 - 5 = 6$ 个峰的放电簇. 其中周期 8 簇和 6 簇分别如图 3(c) 和图 3(d) 所示.

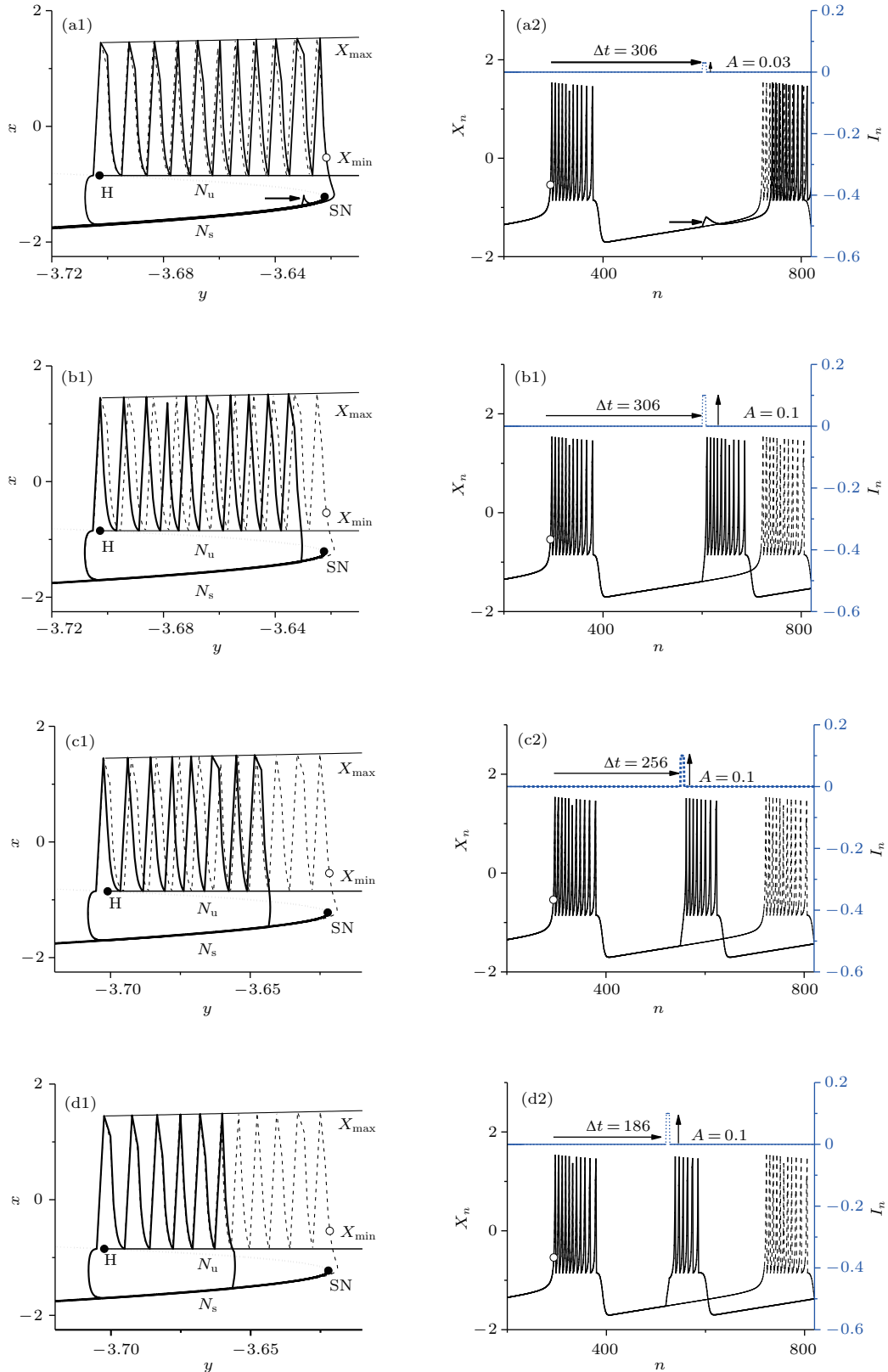
4) 随着 Δt 减小, 能诱发出新放电簇所需的脉冲强度增大

当 Δt 继续降低至 186 时, $A = 0.1$ 已经不能诱发出新的放电簇, 类似图 3(a1) 和图 3(a2), 放电仍然为周期 11 簇, 说明 $A = 0.1$ 低于 $\Delta t = 186$ 时的脉冲强度阈值. 若增加 A 至 0.15, 在 $\Delta t = 186, 176$ 和 156 时, 即脉冲电流作用到休止期的相位变晚, 放电的初始相位分别为 P_6, P_7 和 P_8 , 诱发出具有 5, 4 和 3 个峰的簇, 其中周期 5 簇如图 3(e) 所示. 当 Δt 降

低至126和116时,即脉冲作用相位更晚,要继续增大 A 至0.17,才能够诱发出具有两个和1个峰的簇,如图3(f)和图3(g)所示.

结果说明兴奋性脉冲的 Δt 和 A 共同决定着新

诱发出的簇的放电个数,兴奋性脉冲可以诱发簇内放电个数降低. 这是与神经生理学的传统概念不同的新观点. 是基于分岔预测的新结果,是复杂非线性动力学行为的新表征.



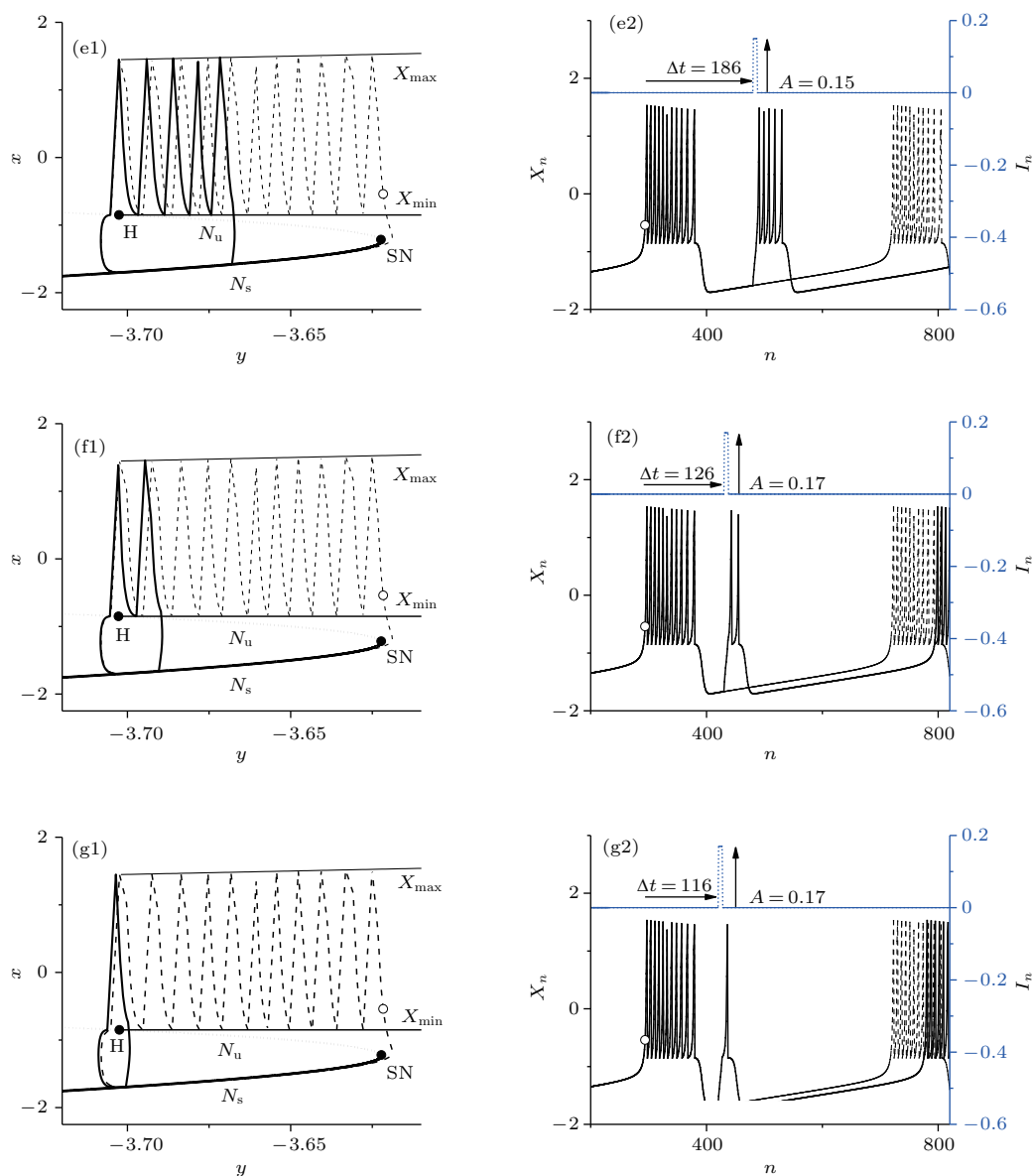


图3 强度 (A) 合适的兴奋性脉冲电流 (点线, 右图) 作用在周期 11 簇放电模式 (虚线) 的休止期的合适相位 (Δt) 诱发出的新模式 (实线) (a1) 和 (a2) $\Delta t = 306$, $A = 0.03$, 周期 11; (b1) 和 (b2) $\Delta t = 306$, $A = 0.1$, 周期 10; (c1) 和 (c2) $\Delta t = 256$, $A = 0.1$, 周期 8; (d1) 和 (d2) $\Delta t = 216$, $A = 0.1$, 周期 6; (e1) 和 (e2) $\Delta t = 186$, $A = 0.15$, 周期 5; (f1) 和 (f2) $\Delta t = 126$, $A = 0.17$, 周期 2; (g1) 和 (g2) $\Delta t = 116$, $A = 0.17$, 周期 1; 其中左列对应于快慢变量分离; 右列对应于膜电位和脉冲电流; 空心圆圈对应兴奋性脉冲作用相位 Δt 的 0 计时点, 对应 $x_n = \theta_s = -0.5$ 处, $\Delta T = 8$

Fig. 3. A new burst pattern (solid line) can be induced by excitatory impulse current (dotted line) with suitable strength (A) applied at suitable phase (Δt) within the quiescent state of the period-11 bursting (the dashed line): (a1) and (a2) Burst with 11 spikes when $\Delta t = 306$ and $A = 0.03$; (b1) and (b2) burst with 10 spikes when $\Delta t = 306$ and $A = 0.1$; (c1) and (c2) burst with 8 spikes when $\Delta t = 256$ and $A = 0.1$; (d1) and (d2) burst with 6 spikes when $\Delta t = 216$ and $A = 0.1$; (e1) and (e2) burst with 5 spikes when $\Delta t = 186$ and $A = 0.15$; (f1) and (f2) burst with 2 spikes when $\Delta t = 126$ and $A = 0.17$; (g1) and (g2) burst with 1 spike when $\Delta t = 116$ and $A = 0.17$. Left panels correspond to fast/slow variable dissection; right panels correspond to membrane potential and impulse current. The hollow circle is set as the zero time point of the application phase of the excitatory pulse, which corresponds to $x_n = \theta_s = -0.5$ locating on the ascending branch of the first spike, $\Delta T = 8$.

3.4 兴奋性自突触电流诱发簇内放电个数减少及其动力学机制

兴奋性脉冲电流的两个关键参数, 脉冲强度 A

和作用相位 Δt , 对应于自突触介导的兴奋耦合电流的耦合电导 g (决定着耦合电流的强弱) 和时滞 τ (决定着耦合电流的作用相位). 本文将研究兴奋性自突触电流对周期 11 簇放电的影响.

3.4.1 放电模式在 (τ, g) 平面的分布

为了全面揭示簇内放电个数与参数 τ 和 g 的关系, 计算了簇放电模式在双参数平面 (τ, g) 的分布, 结果如图 4 所示. 图中的数字 4—11 代表新放电模式的簇内放电个数.

在图 4 所示的参数平面范围内, 放电模式的特征在很大程度上与兴奋脉冲电流诱发的簇相类似, 包括以下 4 点:

1) g 较小时, 因为耦合电流较弱不能诱发新的簇放电模式, 放电模式保持在周期 11; 如图 4 中位于底部的 11 所示;

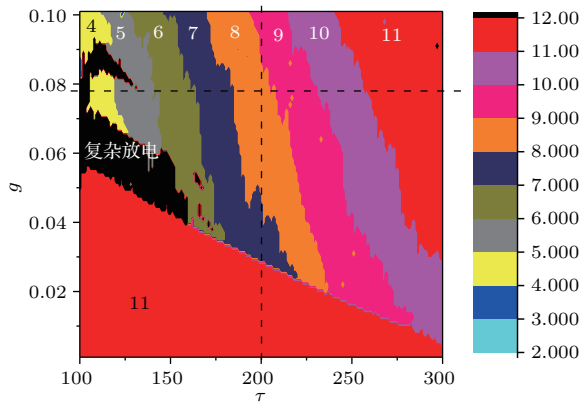


图 4 具有兴奋性自突触的 Rulkov 模型的簇放电模式在双参数平面 (τ, g) 内的分布, 其中数字表示簇放电模式的簇内放电个数黑色区域表示具有复杂簇放电模式

Fig. 4. Distribution of the bursting pattern in the (τ, g) -plane for the Rulkov model with excitatory autapse. The numbers 4–11 represent the number of spikes within a burst, and black corresponds to complex bursting pattern.

2) g 大到一定程度, 能够诱发出簇内放电数减少的新模式, 比如图 4 中上部的周期 4, 5, 6, 7, 8, 9 和 10 的区域;

3) τ 越小, 簇内放电个数越小, 如图 4 所示随着 τ 的降低从 11 变化到 4;

4) τ 越小, 引起新放电模式的 g 的阈值越大, 如图 4 底部的周期 11 区域的上边界线.

此外, 当 $300 < \tau < 426$ 时, 会出现簇内放电数大于 11 放电模式; $g > 0.1$ 时, 右上角标记为 11 的区域的上方会出现簇内放电数大于 11 的放电, 本文不关注这些区域.

下面的研究会展示图 4 所示的新放电模式随 g 或 τ 变化的动力学机制.

3.4.2 随自突触强度 g 增加簇内放电个数变化的动力学机制

先了解释簇内放电个数随 g 的变化, 不失一般性, 选取 $\tau = 200$ 为例 (图 4 中的竖虚线), 结果如

图 5 所示.

随着 g 从 0 增加到 0.029 以上, 簇放电从周期 11 变为簇内放电个数小于 11 的周期 7, 8 和 9 簇放电模式, 如图 5 左列 (图 5 (a1)—图 5 (d1)) 所示, 膜电位和耦合电流分别如实线和虚线所示. 图 5 右列 (图 5 (a2)—图 5 (d2)) 为对应左图的快慢变量分离, 虚线为周期 11 簇放电模式, 实线为新的簇放电模式. 图 5 (a)—(d) 的具体特征如下.

当 $g = 0.02$ 时, 耦合电流极大值低于 0.1, 耦合电流较小, 仅仅引起了休止期上的膜电位的增加, 没有引起新的簇放电, 放电仍为周期 11 簇, 如图 5 (a1) 和图 5 (a2) 所示. 如图 5 (a2) 所示, 除了休止期的膜电位抬升, 新、老周期 11 簇放电是基本重合的.

当 $g = 0.03, 0.08$ 和 0.09 时, 兴奋性耦合电流较大, 在接受到耦合电流刺激后, 簇放电活动的相轨线从休止期 N_s 快速增加, 穿越 N_u 达到极限环, 放电初始相位分别为 P_4, P_5 和 P_4 , 与兴奋性脉冲刺激的结果不同, 放电结束点比周期 11 的 H 点略向左, 诱发出 7, 8, 9 (小于 11) 个放电峰, 然后轨线向下下降至 N_s , 进入下一周期的电活动, 如图 5 (b2)—图 5 (d2) 所示. 这一动力学过程与图 3 所示的兴奋性脉冲诱发的新簇放电的动力学过程定性一致.

但是, 在具体的动力学过程和特征上, 簇内 7 个峰的放电模式 (图 5 (b)) 与兴奋性脉冲激励的相接近放电结束相位与周期 11 相同, 但簇内 8 与 9 个峰的放电模式与兴奋性脉冲激励的不同, 比如放电结束的相位比周期 11 的 H 点附近更靠左. 对于兴奋性脉冲刺激, 若放电初始相位为 P_5 和 P_4 , 簇内应该有 $11 - 5 = 6$ 和 $11 - 4 = 7$ 个峰, 而自突触电流诱发的簇放电则分别有 8 和 9 个峰. 这是因为自突触电流与兴奋性脉冲电流不同. 兴奋性脉冲电流是外界施加的, 不依赖于 Rulkov 模型的自身变量, 在新诱发的簇放电的放电期内的刺激电流为 0, 如图 3 所示; 而兴奋性自突触电流是依赖于 Rulkov 模型的膜电位的, 在新诱发的放电期内的自突触电流不为 0, 而是持续性兴奋性脉冲串如图 5 (a1)—图 5 (d1) 所示, 并且随着 g 的增加, 该持续性兴奋性脉冲串的持续期和强度也增加. 因此, 随着 g 的增加, 簇内放电个数依次增加, 产生了 7, 8 和 9 个峰的簇放电模式. 这就是自突触电流激励比脉冲电流激励的结果复杂的原因.

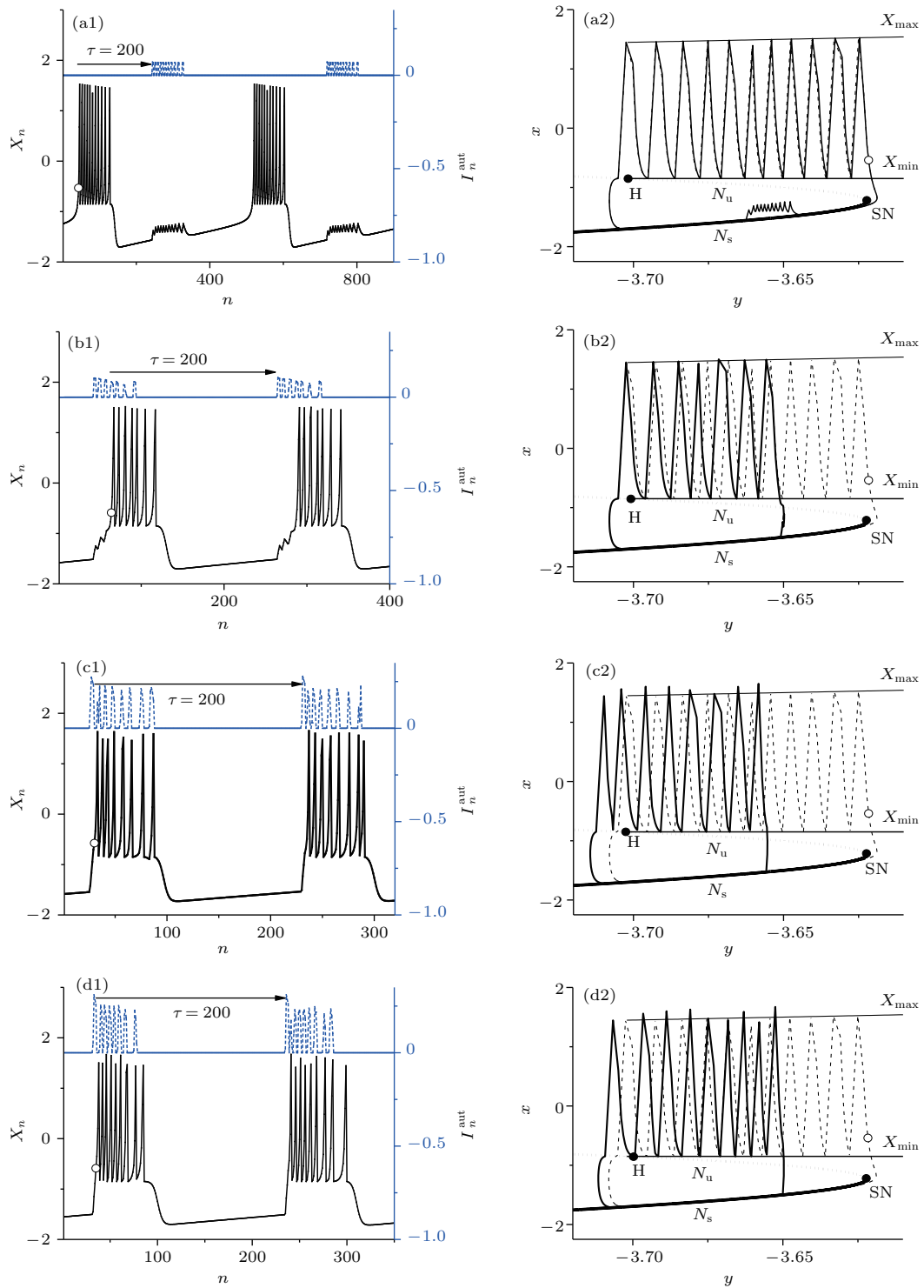


图5 当 $\tau = 200$ 时, 具有兴奋性自突触的 Rulkov 模型在不同 g 下的簇放电模式和相应的快慢变量分离 (a1) 和 (a2) $g = 0.02$, 周期 11 簇; (b1) 和 (b2) $g = 0.03$, 周期 7 簇; (c1) 和 (c2) $g = 0.08$, 周期 8 簇; (d1) 和 (d2) $g = 0.09$, 周期 9 簇; 左列图对应于膜电位 (实线) 和自突触电流 (虚线); 右列图对应于快慢变量分离包括周期 11 簇放电 (虚线); 空心圆圈为时滞 τ 的 0 计时点, 对应 $x_n = \theta_s = -0.5$ 处

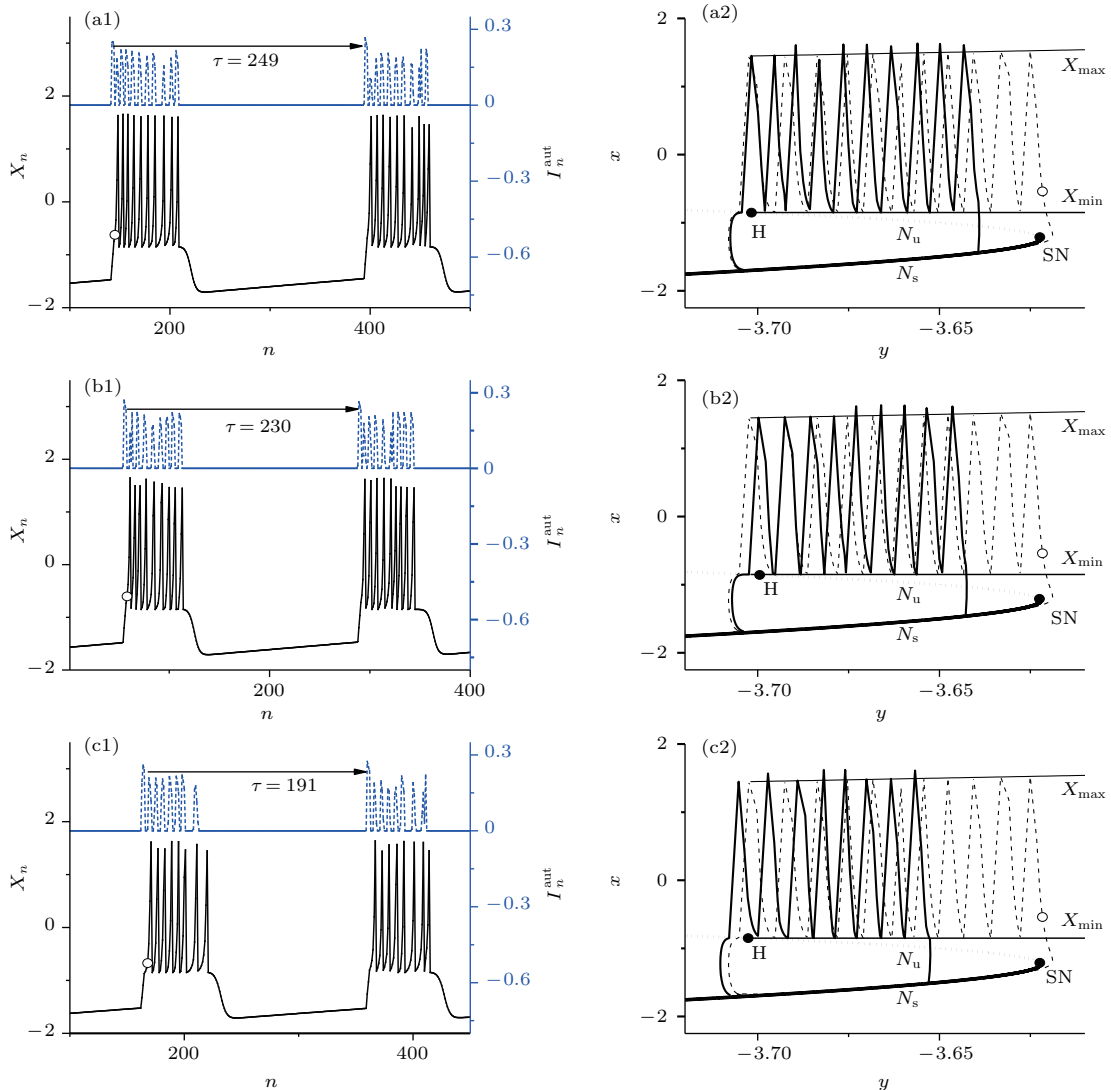
Fig. 5. Bursting patterns and the corresponding fast/slow variable dissection of the Rulkov model with excitatory autapse at different g values when $\tau = 200$: (a1) and (a2) Period-11 bursting when $g = 0.02$; (b1) and (b2) period-7 bursting when $g = 0.03$; (c1) and (c2) period-8 bursting when $g = 0.08$; (d1) and (d2) period-9 bursting when $g = 0.09$. Left panels correspond to membrane potential (solid line) and coupling current (dashed line); right panels correspond to fast/slow variable dissection (including period-11 bursting (the dashed line)). The hollow circle corresponding to $x_n = \theta_s = -0.5$, which is the zero time point of time delay τ .

3.4.3 随自突触的时滞 τ 降低簇内放电个数变化的动力学机制

再介绍新放电模式随 τ 的变化, 不失一般性, 以 $g = 0.078$ (图4中的横虚线) 为例, 结果如图6所示.

$\tau = 249, 230, 191, 177, 149, 129$ 和 110 时, 分别诱发出周期10, 9, 8, 7, 6, 5和4簇放电模式. 如图6左列(图6(a1)—图6(g1))所示. 对应左图的快慢变量分离如图6右列(图6(a2)—图6(g2))所示, 新的簇放电的动力学过程和特征与图3所示的兴奋性脉冲诱发的新放电的结果和动力学过程定性相似. 从图6可以看出, 随着 τ 的降低, 簇内放电个数降低, 这与兴奋性脉冲刺激的结果一致. 这是因为随着 τ 的降低, 新放电模式的放电起始相位也向左移动而趋近于H点, 而结束相位虽然比H点略靠左但差别不大, 导致放电区间变小、放电个数变少.

但是, 由于在新的簇放电的放电期内, 还受到持续性的兴奋性耦合脉冲电流的作用, 这就使得自突触电流诱发的新簇放电比图3所示的兴奋性脉冲诱发的新簇放电复杂, 与图5所示的相类似. 例如, 图6(a1)—图6(g1)中的新放电的起始相位 P_k 中的 k 为2—3, 3, 4—5, 5, 6—7, 7—8和8, 但新放电的簇内放电个数分别为10, 9, 8, 7, 6, 5和4, 这是由新放电的放电期间内的兴奋性自突触耦合电流引起了放电增强导致的, 类似图5(d)和图5(e)的结果. 该放电增强的另一个表现就是自突触电流在 τ 较小时并没有诱发出周期1, 2和3等簇内放电个数较少的放电模式, 而3.3节中的兴奋性脉冲在较小 Δt 下能够诱发出周期1, 2和3簇放电模式. 这是兴奋性自突触比兴奋性脉冲电流的结果更复杂的又一个表现.



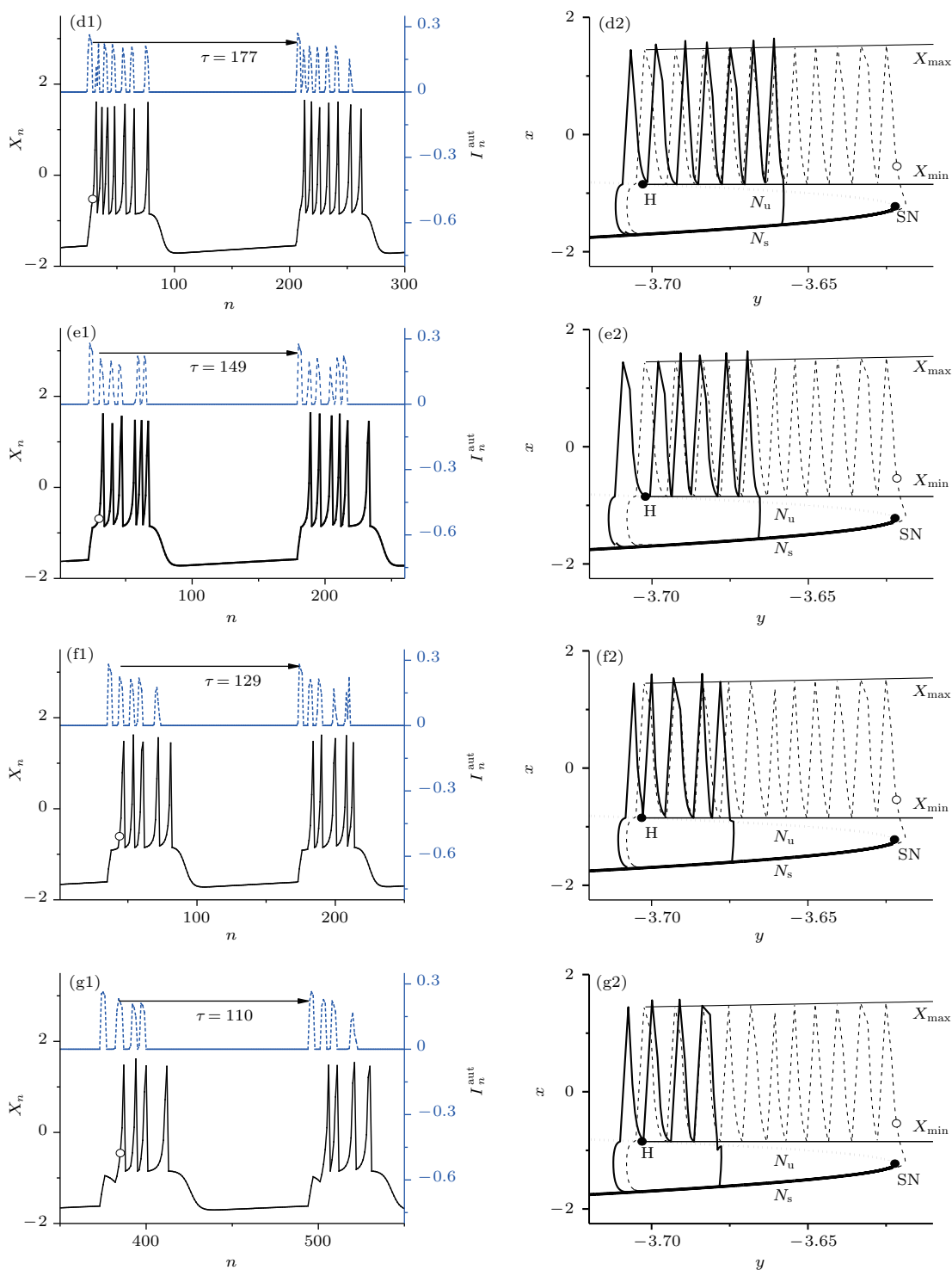


图6 当 $g = 0.078$ 时, 具有自突触的 Rulkov 模型在不同 τ 下的簇放电模式和快慢变量分离 (a1) 和 (a2) $\tau = 249$, 周期 10 簇; (b1) 和 (b2) $\tau = 230$, 周期 9 簇; (c1) 和 (c2) $\tau = 191$, 周期 8 簇; (d1) 和 (d2) $\tau = 177$, 周期 7 簇; (e1) 和 (e2) $\tau = 149$, 周期 6 簇; (f1) 和 (f2) $\tau = 129$, 周期 5 簇; (g1) 和 (g2) $\tau = 110$, 周期 4 簇; 左列图对应于膜电位 (实线) 和自突触电流 (虚线); 右列图对应于快慢变量分离 (包括周期 11 簇放电 (虚线)); 空心圆圈为时滞 τ 的 0 计时点, 对应 $x_n = \theta_s = -0.5$ 处

Fig. 6. Bursting patterns and the corresponding fast/slow variable dissections of the Rulkov model with excitatory autapse at different τ values when $g = 0.078$: (a1) and (a2) Period-10 bursting when $\tau = 249$; (b1) and (b2) period-9 bursting when $\tau = 230$; (c1) and (c2) period-8 bursting when $\tau = 191$; (d1) and (d2) period-7 bursting when $\tau = 177$; (e1) and (e2) period-6 bursting when $\tau = 149$; (f1) and (f2) period-5 bursting when $\tau = 129$; (g1) and (g2) period-4 bursting spikes when $\tau = 110$. Left panels correspond to the membrane potential (solid line) and the coupling current (dashed line); right panels correspond to fast/slow variable dissection (including period-11 bursting (the dashed line)). The hollow circle corresponding to $x_n = \theta_s = -0.5$, which is the zero time point of time delay τ .

3.4.4 复杂放电模式的动力学机制

此外图4黑色区域还展示出复杂簇放电模式, 对应 τ 较小、 g 中等的参数区间, 最后通过图7来介绍该复杂放电模式的动力学机制.

以 $\tau = 125$, $g = 0.06$ 时为例, 此时复杂簇放电模式的膜电位和耦合电流如图7(a)所示, 在每个包含11峰的簇放电后跟随着一个包含7个峰的簇放电, 相应的快慢变量分离如图7(b)所示.

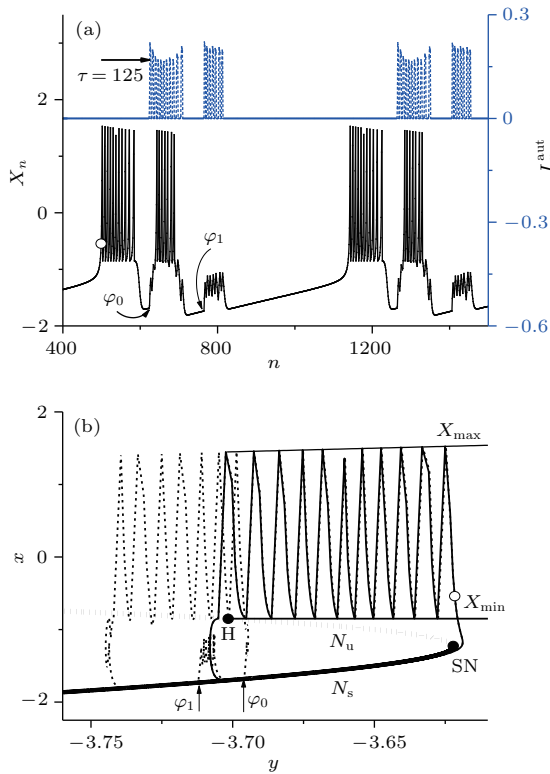


图7 具有自突触的Rulkov模型在 $\tau = 125$ 和 $g = 0.06$ 时的复杂放电模式 (a)膜电位(实线)和兴奋性自突触电流(虚线); (b)快慢变量分离(虚线为复杂簇放电实线为原周期11簇放电); 空心圆圈为时滞 τ 的0计时点, 对应 $x_n = \theta_s = -0.5$

Fig. 7. Complex bursting pattern of the Rulkov model with excitatory autapse when $\tau = 125$ and $g = 0.06$: (a) Membrane potential (solid line) and excitatory coupling current (dashed line); (b) fast/slow variable dissection (the complex firing pattern (the dashed line) and the origin period-11 bursting (the solid line)). The hollow circle corresponding to $x_n = \theta_s = -0.5$, which is the zero time point of time delay τ .

对比图7(a)和图7(b), 可以发现在休止期的相位 φ_0 处, 3个兴奋性脉冲的连续作用诱发出新的包含7个峰的放电, 该放电的起始相位位于周期11簇的 P_{10} , 也就是第10个谷值处, 但是由于受到持续性的强兴奋性脉冲串的作用, 放电结束相位已经向左偏离了H点较远的距离, 不是产生一个峰而是

产生了7个峰, 包括在H点后产生的6个峰, 然后放电轨迹脱离 N_u 达到 N_s 形成休止期; 休止期的相位 φ_1 处, 比原先的周期11簇的休止期的起始相位还要靠左, 如图7(b)所示, 再次受到兴奋性耦合电流刺激, 由于此相位下能诱发新放电所需的电流强度的阈值很大, 因此, 该电流强度没有达到阈值, 只能引起膜电位的抬升但并未穿越 N_u , 放电仍为包含11个峰的簇放电, 这就利用快慢变量分离解释了11个峰的簇和7个峰的簇连续产生的复杂动力学机制.

4 结 论

通过本文的研究, 主要得到以下结论.

- 1) 兴奋性定常电流激励没有引起簇内放电个数降低, 这与传统观念相符.
- 2) 合适的非定常的兴奋性作用可以引起簇内放电个数降低, 这是与常规概念不同的新观点. 非定常激励包括兴奋性脉冲电流和自突触电流, 在强度合适和作用在休止期上的相位合适时, 可以引起簇内放电个数降低. 电流的作用相位越早, 簇内放电个数越少, 引起簇内放电个数降低的所需的电流强度的阈值越大.
- 3) 诱发簇内放电个数降低的内因是簇放电的复杂非线性动力学特征, 可以通过快慢变量分离和分岔分析获得.

兴奋性作用诱发簇内放电个数降低的现象及机制的发现, 有以下意义.

- 1) 拓展了产生反常规概念的非线性现象的条件. 到目前为止, 已有研究主要关注了抑制性作用及其诱发的反常规现象, 比如诱发同相而不是反相同步^[14-17], 扩大而不是缩小放电的参数区间^[18,19], 以及诱发簇内放电个数增加而不是降低^[15-17]. 而本研究则将诱发反常规概念现象的条件拓展到了兴奋性作用, 证明兴奋性作用能够诱发簇内放电个数降低而不是增加.

2) 提供了调控神经簇放电活动的新手段

传统观念中, 主要通过抑制性作用调控放电个数的降低, 而本研究则提示, 强度和作用相位合适的兴奋性脉冲电流和自突触电流也能调控放电个数的降低. 这对于自突触的电路设计^[30]而言是尤为重要和可行的, 因为作用相位的调控也就是时滞的调控, 是电路设计中最容易实现的技术环节之一.

3) 为全面深入认识兴奋性作用奠定了基础

与抑制性作用能诱发多种反常规概念的现象^[8-19]相比较, 兴奋性作用诱发反常规现象的研究刚刚起步. 除了本文映射模型的结果, 我们还发现了基于离子通道的Chay模型也会有类似的结果. 噪声已被证明是影响动力学行为的重要因素^[43-45], 我们还初步研究Rulkov模型在噪声作用下的结果, 在噪声强度较低时, 基本不影响本文的结果; 还发现控制耦合电流变化速度的重要参数入较大时, 也不影响本文的结果. 但限于篇幅的限制, 本文不再提供这些结果. 此外, 今后应该全面研究兴奋性作用还能引起什么样的反常规概念的现象, 并深入揭示其动力学机制, 以及研究自突触的复杂动力学^[46-48]. 特别地, 在关注动力学规律的同时, 还要尽可能探讨这些反常规现象的生理功能及意义.

参考文献

- [1] Glass L 2001 *Nature* **410** 277
- [2] Izhikevich E M 2000 *Int. J. Bifurcation Chaos* **10** 1171
- [3] Braun H A, Wissing H, Schäfer K, Hirsch M C 1994 *Nature* **367** 270
- [4] Braun H A, Schwabedal J, Dewald M, Finke C, Postnova S, Huber M T, Wollweber B, Schneider H, Hirsch M C, Voigt K, Feudel U, Moss F 2011 *Chaos* **21** 047509
- [5] Gu H G, Pan B B 2015 *Nonlinear Dyn.* **81** 2107
- [6] Gu H G, Zhu Z, Jia B 2011 *Acta Phys. Sin.* **60** 100505 (in Chinese) [古华光, 朱洲, 贾冰 2011 物理学报 **60** 100505]
- [7] Jia B, Gu H G 2017 *Int. J. Bifurcation Chaos* **27** 1750113
- [8] Wang X J, Rinzal J 1992 *Neural Comput.* **4** 84
- [9] Wang X J, Rinzal J 1993 *Neuroscience* **53** 899
- [10] van V C, Abbott L F, Bard E G 1994 *J. Comput. Neurosci.* **1** 313
- [11] Cobb S R, Buhl E H, Halasy K, Paulsen O, Somogyi P 1995 *Nature* **378** 75
- [12] Bose A, Kunec S 2001 *Neurocomputing* **38** 505
- [13] Elson R C, Selverston A I, Abarbanel H D I, Rabinovich M 2002 *J. Neurophysiol.* **88** 1166
- [14] Belykh I, Shilnikov A 2008 *Phys. Rev. Lett.* **101** 078102
- [15] Gu H G, Zhao Z G 2015 *PloS One* **10** e0138593
- [16] Ding X L, Li Y Y 2016 *Acta Phys. Sin.* **65** 210502 (in Chinese) [丁学利, 李玉叶 2016 物理学报 **65** 210502]
- [17] Jia B, Wu Y C, He D, Guo B H, Xue L 2018 *Nonlinear Dyn.* **93** 1599
- [18] Zhao Z G, Jia B, Gu H G 2016 *Nonlinear Dyn.* **86** 1549
- [19] Jia B 2018 *Int. J. Bifurcation Chaos* **28** 1850030
- [20] Tamas G, Buhl E H, Somogyi P 1997 *J. Neurosci.* **17** 6352
- [21] Bacci A, Huguenard J R, Prince D A 2003 *J. Neurosci.* **23** 859
- [22] Bacci A, Huguenard J R, Prince D A 2005 *Trends Neurosci.* **28** 602
- [23] Bacci A, Huguenard J R 2006 *Neuron* **49** 119
- [24] Saada R, Miller N, Hurwitz I, Susswein A J 2009 *Curr. Biol.* **19** 479
- [25] Deleuze C, Paziienti A, Bacci A 2014 *Curr. Opin. Neurobiol.* **26** 64
- [26] Straiker A, Dvorakova M, Zimmowitch A, Mackie K 2018 *Mol. Pharmacol.* **94** 743
- [27] Qin H X, Ma J, Wang C N, Wu Y 2014 *PloS One* **9** e100849
- [28] Qin H X, Ma J, Wang C N, Chu R T 2014 *Sci. China Phys. Mech. Astron.* **57** 1918
- [29] Wang H T, Ma J, Chen Y L, Chen Y 2014 *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simul.* **19** 3242
- [30] Ren G D, Wu G, Ma J, Chen Y 2015 *Acta Phys. Sin.* **64** 058702 (in Chinese) [任国栋, 武刚, 马军, 陈旻 2015 物理学报 **64** 058702]
- [31] Wang H T, Chen Y 2015 *Chin. Phys. B* **24** 128709
- [32] Guo D Q, Chen M M, Perc M, Wu S D, Xia C, Zhang Y S, Xu P, Xia Y, Yao D Z 2016 *Europhys. Lett.* **114** 30001
- [33] Guo D Q, Wu S D, Chen M M, Perc M, Zhang Y S, Ma J L, Cui Y, Xu P, Xia Y, Yao D Z 2016 *Sci. Rep.* **6** 14
- [34] Ma J, Xu Y, Wang C N, Jin W Y 2016 *Physica A* **461** 586
- [35] Yilmaz E, Baysal V, Ozer M, Perc M 2016 *Physica A* **444** 538
- [36] Gong Y, Wang B, Xie H 2016 *Biosystems* **150** 132
- [37] Yang X, Yu Y, Sun Z 2017 *Chaos* **27** 083117
- [38] Lisman J E 1997 *Trends Neurosci.* **20** 38
- [39] Izhikevich E M, Desai N S, Walcott E C, Hoppensteadt F C 2003 *Trends Neurosci.* **26** 161
- [40] Rulkov N F 2002 *Phys. Rev. E* **65** 041922
- [41] Rulkov N F 2001 *Phys. Rev. Lett.* **86** 183
- [42] Rinzal J 1987 *Lecture Notes in Biomathematics* (Berlin: Springer-Verlag) p267
- [43] Buschle L R, Kurz F T, Kampf T, Wagner W L, Dueer J, Stiller W, Konietzke P, Wünnemann F, Mall M A, Wielpütz M O, Schlemmer H P, Ziener C H 2017 *Phys. Rev. E* **95** 022415
- [44] Tsutome H, Yuichi H, Takao O, Masahiro T 2009 *Phys. Rev. E* **80** 051921
- [45] Guo D Q 2011 *Cogn. Neurodyn.* **5** 293
- [46] Chen F, Xia L, Li C G 2012 *Chin. Phys. Lett.* **29** 070501
- [47] Guo D Q, Wang Q Y, Perc M 2012 *Phys. Rev. E* **85** 061905
- [48] Wang Q Y, Murks A, Perc M, Lu Q S 2011 *Chin. Phys. B* **20** 040504

Bifurcation mechanism of not increase but decrease of spike number within a neural burst induced by excitatory effect*

Cao Ben Guan Li-Nan Gu Hua-Guang[†]

(School of Aerospace and Applied Mechanics, Tongji University, Shanghai 200092, China)

(Received 8 September 2018; revised manuscript received 12 November 2018)

Abstract

Nonlinear dynamics is identified to play very important roles in identifying the complex phenomenon, dynamical mechanism, and physiological functions of neural electronic activities. In the present paper, a novel viewpoint that the excitatory stimulus cannot enhance but reduce the number of the spikes within a burst, the novel viewpoint which is different from the traditional viewpoint, is proposed and is explained with the nonlinear dynamics. When the impulse current or the autaptic current with suitable strength is used in the suitable phase within the quiescent state of the bursting pattern of the Rulkov model, a novel firing pattern with reduced number of spikes within a burst is evoked. The earlier the application phase of the current within the quiescent state, the higher the threshold of the current strength to evoke the novel firing pattern is and the less the number of the spikes within a burst of the novel firing pattern. Moreover, such a novel phenomenon can be explained by the intrinsic nonlinear dynamics of the bursting combined with the characteristics of the current. The nonlinear behaviors of the fast subsystem of the Rulkov model are acquired by the fast and slow variable dissection method, respectively. For the fast subsystem, there exist a stable node with lower membrane potential, a stable limit cycle with higher membrane potential, a saddle serving as the border between the stable node and limit cycle, a saddle-node bifurcation, and a homoclinic orbit bifurcation. When external simulation is not received, the bursting pattern of the Rulkov model exhibits behavior alternating between the spikes corresponding to the limit cycle of the fast subsystem and quiescent state of the fast subsystem, which is located within the parameter region between the saddle-node bifurcation point and the homoclinic orbit bifurcation point of the fast subsystem. The spikes begin with the saddle-node bifurcation and end with the homoclinic orbit bifurcation. As the bifurcation parameter turns close to the homoclinic orbit bifurcation, the disturbance or stimulus that can induce the transition from the quiescent state to the spikes becomes strong. Therefore, as the application phase of the current within the quiescent state becomes earlier, the strength threshold of the current that can induce the transition from the quiescent state to the spikes becomes stronger, and the initial phase of the spikes becomes closer to the homoclinic orbit bifurcation, which leads the parameter region of the spikes to become shorter and then leads the number of spikes within a burst to turn less. It is the dynamical mechanism of the decrease of the spike number induced by the excitatory currents. The results enrich the nonlinear phenomenon and dynamical mechanism, present a novel viewpoint for the excitatory effect, and provide a new approach to modulating the neural bursting patterns.

Keywords: neural bursting, bifurcation, excitatory autapse, time delay

PACS: 05.45.-a, 87.19.lg

DOI: 10.7498/aps.67.20181675

* Project supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 11872276, 11572225, 11372224).

[†] Corresponding author. E-mail: guhuaguang@tongji.edu.cn