



神经网络中局部同步引发的各种效应

白婧 关富荣 唐国宁

Various effects induced by local synchronization in neural networks

Bai Jing Guan Fu-Rong Tang Guo-Ning

引用信息 Citation: *Acta Physica Sinica*, 70, 170502 (2021) DOI: 10.7498/aps.70.20210142

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.7498/aps.70.20210142>

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

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

在具有排斥耦合的神经网络中有序斑图的熵测量

Entropy measurement of ordered patterns in neuronal network with repulsive coupling

物理学报. 2019, 68(11): 110503 <https://doi.org/10.7498/aps.68.20190231>

Hindmarsh-Rose神经元阵列自发产生螺旋波的研究

Spontaneous generation of spiral wave in the array of Hindmarsh-Rose neurons

物理学报. 2018, 67(3): 030502 <https://doi.org/10.7498/aps.67.20172140>

在兴奋-抑制混沌神经网络中有序波的自发形成

Spontaneous formation of ordered waves in chaotic neuronal network with excitatory-inhibitory connections

物理学报. 2018, 67(17): 170501 <https://doi.org/10.7498/aps.67.20180506>

光电管耦合FitzHugh-Nagumo神经元的同步

Synchronization between FitzHugh-Nagumo neurons coupled with phototube

物理学报. 2021, 70(9): 090502 <https://doi.org/10.7498/aps.70.20201953>

具有早期后除极化现象的可激发系统中螺旋波破碎方式研究

Spiral wave breakup manner in the excitable system with early afterdepolarizations

物理学报. 2018, 67(9): 090501 <https://doi.org/10.7498/aps.67.20172505>

两层老化心肌组织中螺旋波和时空混沌的控制

Control of spiral wave and spatiotemporal chaos in two-layer aging cardiac tissues

物理学报. 2021, 70(9): 098202 <https://doi.org/10.7498/aps.70.20201294>

神经网络中局部同步引发的各种效应*

白婧 关富荣 唐国宁†

(广西师范大学物理科学与技术学院, 桂林 541004)

(广西师范大学, 广西核物理与核技术重点实验室, 桂林 541004)

(2021年1月21日收到; 2021年4月12日收到修改稿)

在大脑皮层中, 神经元大范围的同步放电可以引发癫痫, 而癫痫发作期间可以自发出现螺旋波, 大量神经元的同步放电与螺旋波自发产生之间的关系目前仍不清楚. 本文通过增加水平长程连接构造了具有局域长程耦合区的二维神经网络, 采用 Morris-Lecar 神经元模型研究了具有多个长方形长程耦合区的神经网络中波的传播, 数值模拟结果表明: 传播方向与长程耦合朝向平行的平面波和靶波经过长程耦合区会导致长程耦合区内的神经元同步激发, 这种同步激发伴随一部分神经元延迟激发, 而另一部分提前激发; 当长程耦合区宽度超过临界宽度时, 长程耦合区所有神经元延迟激发; 当长程耦合区宽度超过最大导通宽度时, 波将不能通过长程耦合区. 当适当选择长方形长程耦合区的尺寸时, 神经元同步激发可使网络出现波回传效应和具有波传播方向的选择性, 而且这种波传播方向的选择性对神经元是否处于定态和耦合强度变化很敏感, 以致高频平面波列可以部分通过宽度超过最大导通宽度的长程耦合区, 因此可以通过对长程耦合区内的神经元施加微扰来控制低频波是否可以通过一定宽度的长程耦合区. 对于适当选取的神经网络结构, 当平面波或靶波经过长程耦合区时, 网络可自发出现自维持平面波、螺旋波和靶波等现象. 本文对产生这些现象的物理机制作了分析.

关键词: 同步, 螺旋波, 长程耦合

PACS: 05.45.Xt, 82.40.Ck, 89.75.Kd

DOI: 10.7498/aps.70.20210142

1 引言

非线性波可以在各种反应扩散系统中自发产生^[1-3], 如心脏中的窦房结自发产生靶波, 当心肌组织出现疤痕、波传导阻塞区和心肌细胞电性质改变时, 心脏中还会自发产生螺旋波, 这会导致心动过速, 如果螺旋波破碎成时空混沌, 还会导致心室纤维性颤动而危及生命^[3]. Chen 等^[4]采用 Bär-Eiswirth 可激发介质模型, 研究了平面波与缺陷相互作用, 观察到高频平面波通过缺陷后会自发产生螺旋波. Zimik 和 Pandit^[5]采用心脏模型研究了平面波与局部异质性团块(由心肌细胞和成纤维细胞

组成)的相互作用, 发现高频平面波通过异质性团块也会自发产生螺旋波, 但是这些情况下螺旋波自发产生机制与同步无关.

非线性波(如螺旋波、行波)也可以自发出现在神经网络中^[6-8], 如癫痫发作时神经网络中可出现螺旋波^[6,9], 癫痫发作的两个特征是神经元大范围的同步振荡和出现特定的节律^[10], 这意味着癫痫发作时自发形成的螺旋波可能与神经元的同步有关; 在低血糖鸡视网膜中也观察到螺旋波自发产生和螺旋波导致的视网膜受损^[11]的现象, 由于大脑神经网络中出现螺旋波往往与某种神经疾病有关, 掌握神经网络中螺旋波自发产生的机制, 有助于有效治疗相关神经疾病, 所以螺旋波自

* 国家自然科学基金(批准号: 11565005, 12047567)资助的课题.

† 通信作者. E-mail: tanguoning@sohu.com

发产生机制的研究受到科学工作者的极大关注, 虽然人们已经发现噪声^[12]、自突触^[13]、兴奋-抑制性耦合^[14]、排斥耦合^[15]等都可以在神经网络自发产生螺旋波, 由于神经网络的复杂性, 神经网络中螺旋波的自发产生机制仍未完全清楚, 需要进一步研究.

心脏系统和大脑神经网络系统的结构、工作细胞的电生理性质、细胞之间耦合方式等都是不相同的, 但是它们有共同特点, 都需要细胞的同步电活动, 都会出现螺旋波, 如心脏需要心肌细胞同步激发收缩来完成泵血功能, 很多大脑的活动都要靠同步来实现^[16–18], 如神经元间信息的传递. 研究发现: 时滞不仅会促进神经元同步, 还会抑制同步^[19]; 参数的异质性^[20]、网络的拓扑结构^[21,22]都会影响神经元的同步. 神经元在适当的噪声作用下也会实现同步^[23]; 噪声还会在神经网络中诱发随机共振现象^[24,25], 部分时滞也可以在小世界神经网络中诱发随机多共振现象^[26], 噪声和延迟耦合共同作用也会使神经网络出现随机共振^[27–29], 但是迄今为止, 同步在神经网络自发出现螺旋波中所扮演的角色仍缺乏研究.

目前对癫痫研究已经取得许多研究成果, 研究结果表明^[30]: 1) 电突触耦合在癫痫发作时仍然高水平地存在; 2) 癫痫发作时会出现网络重组现象, 例如在局域癫痫中, 在癫痫刚发作时会出现一个大的网络, 在癫痫传播中, 这个大网络会破碎成更小的子网络, 在局部癫痫将要终止时, 这些小的子网络又会形成一个大网络; 3) 在海马切片中, 局部放电可以将局部网络变成不应区, 以防止随后的癫痫活动在整个网络中扩散. 为了透过现象看本质, 了解神经网络中螺旋波的自发产生机制, 本文构造一个具有局域长程耦合的二维神经网络, 它是通过在二维近邻耦合神经网络上增加了局域水平长程连接产生, 而且只考虑电耦合, 然后使用 Morris-Lecar 神经元模型^[31]研究了平面波和靶波与局域长程耦合形成的神经元集团的相互作用, 数值模拟结果表明波的传播情况与长程耦合区的朝向有关. 当波的传播方向与长程耦合区的朝向垂直时, 波的传播不受影响. 当波的传播方向与长程耦合区的朝向平行时, 波的传播情况会受长程耦合区的影响, 表现在: 当平面波和靶波经过局域长程耦合区时, 波与神经元集团相互作用导致神经元集团内的神经元几乎同步激发, 出现集团内一些神经元比无长

程耦合时提前激发, 另一些神经元比无长程耦合时延迟激发, 当长程耦合区足够宽时, 延迟激发时间将超过神经元细胞从峰值回到静息态的时间, 产生波回传效应; 并且当长程耦合区宽度超过最大导通宽度时, 长程耦合区将阻碍波的传播, 这时长程耦合区具有波传播方向的选择性; 在这两种行为共同作用下, 当平面波和靶波通过不同形状和尺寸的长程耦合区时会自发产生平面波 (或行波)、螺旋波、靶波等现象. 这些研究结果对了解脑神经系统中螺旋波产生的机制有积极意义. 此外, 我们还发现长程耦合区的波传播方向选择性对神经元偏离定态十分敏感, 可以利用这个性质制作生物器件, 控制生物体中信号的传播. 下面先介绍我们的模型, 然后给出模拟结果, 最后给出结论.

2 模型

本文使用一个包含 $N \times N = 200 \times 200$ 个节点的二维方形神经网络, Morris-Lecar 神经元分布在网络的每个节点上, 每个神经元与其近邻神经元存在电突触耦合, 在网络中存在一块或多块长方形长程耦合区, 在长程耦合区内神经元之间在水平方向与左、右 (即双边) 8 个邻居有电突触耦合, 为了使得所有神经元的耦合都是双向耦合, 以及长程耦合区域内的神经元不能与区域外神经元有长程耦合, 因此在该长程耦合区的边界附近, 一个神经元与其他位于长程耦合区的神经元耦合的数量逐渐减少到 4 个 (假设长程耦合区长和宽足够大), 如图 1 所示. 在网络只有一个长方形长程耦合区且其左和右边界分别在 i_{\min} 和 i_{\max} 这一列上时, 网络的动力学方程如下^[31,32]:

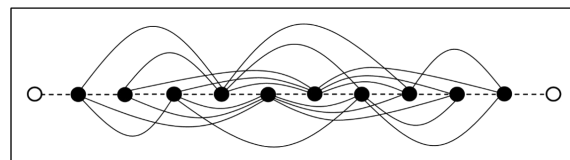


图 1 神经元之间的长程耦合示意图, 虚线代表近邻耦合, 实线代表长程耦合, 空心圆代表长程耦合区外的神经元, 实心圆代表长程耦合区内的神经元

Fig. 1. Schematic diagram of long-range coupling between neurons. Dashed and solid lines represent the nearest neighbor and long-range coupling, respectively. Hollow and solid circles represent the neurons outside and inside the long-range coupling region, respectively.

$$\begin{aligned} \frac{dV_{ij}}{dt} = & - [g_L (V_{ij} - V_L) + g_{Ca} m_\infty (V_{ij}) (V_{ij} - V_{Ca}) \\ & + g_K \omega_{ij} (V_{ij} - V_K) - I] / C \\ & + \varepsilon (V_{i-1,j} + V_{i+1,j} + V_{i,j-1} + V_{i,j+1} - 4V_{ij}) \\ & + \varepsilon \sum_{l=2}^4 [H(i-l-i_{\min})(V_{i-l,j} - V_{i,j}) \\ & + H(i_{\max}-i-l)(V_{i+l,j} - V_{i,j})], \end{aligned} \quad (1)$$

$$\frac{d\omega_{ij}}{dt} = \phi \frac{[\omega_\infty(V_{ij}) - \omega_{ij}]}{\tau_\omega(V_{ij})}, \quad (2)$$

$$m_\infty(V) = \{1 + \tanh[(V - V_1)/V_2]\} / 2, \quad (3)$$

$$\omega_\infty(V) = \{1 + \tanh[(V - V_3)/V_4]\} / 2, \quad (4)$$

$$\tau_\omega(V) = 1 / \cosh[(V - V_3)/(2V_4)], \quad (5)$$

其中 V_{ij} 分别表示网络节点 (i, j) 上神经元的膜电位 (mV); I 为背景电流; t 代表时间 (ms); $\omega_{i,j}$ 代表恢复变量; C 代表膜电容; g_K , g_{Ca} 和 g_L 分别表示钾、钙离子电流和漏电电流的最大电导率; V_K , V_{Ca} 和 V_L 分别表示钾、钙和漏电电流的反转电位; ε 为耦合强度; $H(\rho)$ 为阶跃函数, 当 $\rho \geq 0$ 时, $H(\rho) = 1$, 否则 $H(\rho) = 0$; d 为长程耦合区的宽度, $d = i_{\max} - i_{\min}$. 当 j 不在长程耦合区时, (1) 式最后一项为 0. 本文各参量取值如下: $I = 39.7 \mu\text{A}/\text{cm}^2$, $C = 20 \mu\text{F}/\text{cm}^2$, $g_K = 8 \mu\text{S}/\text{cm}^2$, $g_{Ca} = 4 \mu\text{S}/\text{cm}^2$, $g_L = 2 \mu\text{S}/\text{cm}^2$, $V_K = -84 \text{ mV}$, $V_{Ca} = 120 \text{ mV}$, $V_L = -60 \text{ mV}$, $V_1 = -1.2 \text{ mV}$, $V_2 = 18 \text{ mV}$, $V_3 = 12 \text{ mV}$, $V_4 = 17.4 \text{ mV}$, $\phi = 0.067$. 在这些参数下, 单个神经元是可激发的, 其定态为 $V_s = -31.17625$, $\omega_s = 0.00694$.

在数值模拟中, 使用四阶龙格库塔法解微分方程, 时间步长取 $\Delta t = 0.01$ 单位时间, 采用无流边界条件, 取神经元的定态为网络的初态.

3 数值模拟结果

首先在神经网络中构造一块长度 $L = N$ 个格点和宽度为 d 个格点的长方形长程耦合区, 然后在系统左边界 $i \in [1, 10]$ 范围内通过外部刺激使神经元瞬间处于激发态, 产生一系列向右传播平面波, 研究平面波的传播, 接着在神经网络中构造一到两个长方形长程耦合区, 研究平面波与不同大小的神经元集团的相互作用, 最后在系统左边界通过外部刺激产生一个向右传播的靶波, 研究靶波与不同大小的神经元集团的相互作用.

3.1 平面波的传播与同步产生的效应

假设神经网络中有一块长度 $L = N$ 个格点和宽度为 d 个格点的长方形长程耦合区, 该长程耦合区左边界在 $i_{\min} = 20$ 这一列上, 在平面波向右传播过程中, 记录在长程耦合区 $j = 100$ 这一行上各格点的激发时刻, 这些格点从左到右分别记为 $l = 1, 2, \dots, d$, 当 $d = 1$ 时, 表示网络中无长程耦合区, 当 $d = 2$ 时, 网络中只有次近邻长程耦合. 图 2 给出不同耦合强度 ε 和不同宽度 d 下神经元的激发时刻随神经元位置的变化, 图 2 中水平直线所包含的黑点数就是长程耦合区的宽度, 斜线对应 $d = 1$ (即无长程耦合), 图 2(b) 是等间隔选取宽度 d 做图.

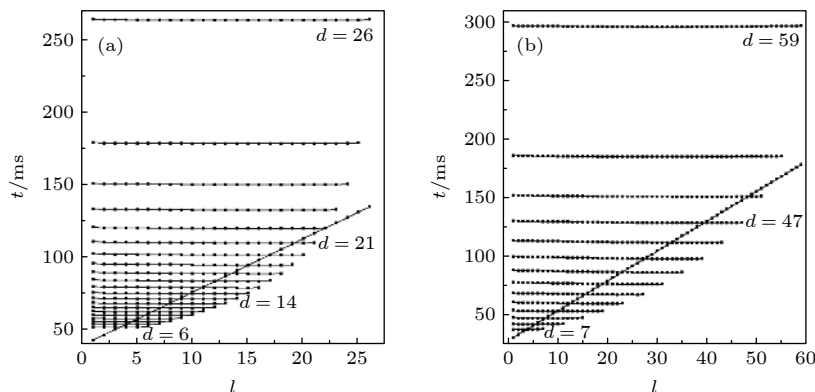


图 2 不同耦合强度和不同宽度下神经元激发时刻随位置 l 的变化, 斜线对应无长程耦合情况, 不同水平线上的黑点个数对应不同宽度的长程耦合区 (a) $\varepsilon = 0.2$; (b) $\varepsilon = 0.4$

Fig. 2. The firing time point of neurons varies with location l for different coupling strengths and different widths of the long-range coupling region. The oblique line corresponds to the network without long-range coupling, and the number of black dots on different horizontal lines is the width of the corresponding coupling region: (a) $\varepsilon = 0.2$; (b) $\varepsilon = 0.4$.

图 2(a) 最下方曲线对应 $d = 6$, 图 2(b) 最下方曲线对应 $d = 7$. 从图 2 可以看出, 长程耦合区内的神经元激发时刻随 d 增加而延迟, 因为当波传播到长程耦合区左边界时, 与长程耦合区左边界相邻的神经元处于激发态, 其膜电位大大高于波峰前方与之有耦合的神经元的膜电位, 因此这个神经元产生刺激电流, 依次使波前方由近到远的神经元偏离静息态, 从而使长程耦合区内所有神经元获得几乎相近的正刺激电流, 因为长程耦合区内的神经元耦合成一个整体, 显然 d 越大, 各神经元获得的刺激电流就越小, 需要更长的时间才能激发, 这就是延迟激发的原因. 我们称这个处于激发态的神经元为产生刺激电流的源, 波前方的神经元起到吸收刺激电流的作用, 称为吸收电流的汇. 显然, 当一个神经元获得的刺激电流小于其临界值时, 源与汇严重不匹配, 神经元不能被激发, 表现为波不能通过长程耦合区.

从图 2 还可以看出以下三点. 1) 无长程耦合区时, 神经元的激发时刻随神经元位置的变化呈斜线, 表明神经元从左到右依次激发. 但是有长程耦合区时, 神经元的激发时刻随神经元位置的变化呈水平直线, 而且耦合强度和长程耦合区宽度越大直线越平直, 这个结果表明神经元几乎同步激发, 水平线与斜线交点的左侧神经元延迟激发, 交点右侧神经元提前激发, 随着 d 的增加, 神经元延迟激发的比率逐渐增加. 2) 存在一个长程耦合区临界宽度 d_{th} , 当 $d \geq d_{th}$, 长程耦合区内所有神经元都会延迟激发, 耦合强度 $\varepsilon = 0.2, 0.4$ 对应的临界值分别是

$d_{th} = 23, 53$. 可见增大神经元之间的耦合强度, 可提高 d_{th} 的值. 3) 存在最大导通宽度 d_{max} , 当长程耦合区宽度超过其最大导通宽度 d_{max} 时, 波将不能通过长程耦合区, 耦合强度 $\varepsilon = 0.2, 0.4$ 对应长程耦合区最大导通宽度分别是 $d_{max} = 26, 59$. 数值模拟发现, 最大导通宽度敏感依赖神经元之间耦合强度变化, 如 ε 从 0.2 增加到 0.2005, d_{max} 从 26 增加到 27.

图 2 给出了波传播方向与长程耦合朝向平行时平面波传播情况, 如果波传播方向与长程耦合朝向是垂直的, 我们不难看出波可以无延迟通过长程耦合区. 为了对长程耦合区具有对波传播方向的选择性有直观印象, 图 3 给出了在水平方向和竖直方向上施加一次刺激产生的平面波通过长程耦合区时不同时刻的斑图, 斑图的灰度值与神经元的膜电位成正比 (在无特别指出下, 后面的斑图同样处理), 白色对应神经元处于激发态 (即波前), 深黑色区对应神经元处于超极化状态 (波背), 浅黑色区对应神经元处于静息态, 图 3(a)–(c) 为水平方向的平面波通过长程耦合区的斑图, 也就是波传播方向与长程耦合朝向平行时平面波传播情况, 可以看到只有一列平面波向右传播时, 在长程耦合区宽度 $d \geq d_{max}$ 情况下, 平面波不能通过长程耦合区; 图 3(d)–(f) 为竖直方向的平面波通过长程耦合区的斑图, 也就是波传播方向与长程耦合朝向垂直时平面波传播情况, 在长程耦合区宽度 $d \geq d_{max}$ 情况下, 平面波的传播没有受到影响, 与无长程耦合区相同, 这说明长程耦合区对波传播方向有选择性.

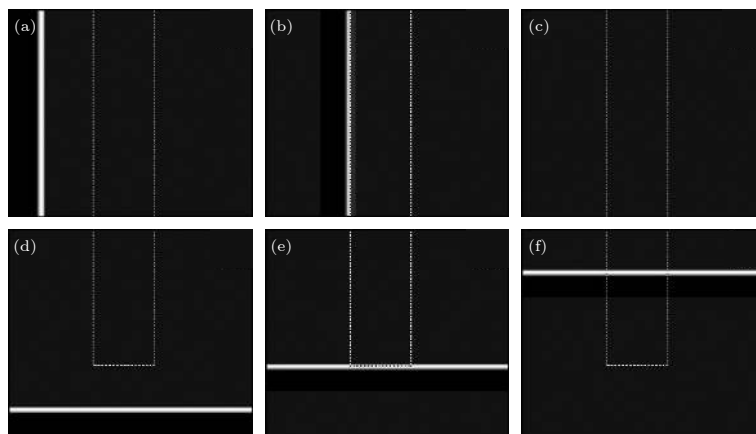


图 3 在 $\varepsilon = 0.2$ 的情况下不同时刻的膜电位斑图, 白色虚线矩形框内为长程耦合区, 其宽度 $d = 50$. 上下两排图的波传播方向分别与长程耦合方向平行和垂直 (a), (d) $t = 74$ ms; (b), (e) $t = 228$ ms; (c), (f) $t = 556$ ms

Fig. 3. Membrane-potential patterns at different time points for $\varepsilon = 0.2$. The box marked by a white dotted rectangle shows the long-range coupling region, and its width is equal to 50. The wave propagation directions in the upper and lower row panels are parallel and perpendicular to the long-range coupling direction, respectively: (a), (d) $t = 74$ ms; (b), (e) $t = 228$ ms; (c), (f) $t = 556$ ms.

长程耦合区除了对波的传播方向有选择性外,还具有波回传效应,为了对此有直观印象,使用图2选取的网络结构并选取不同的长程耦合区宽度,记录 $j = 100$ 这一行上从 $i = 1$ 列到 $i = 80$ 列这些神经元的膜电位随时间的变化,得到膜电位时空斑图如图4所示,图4(a)对应的长程耦合区宽度为 $d = 6$,可以看出,长程耦合区左右两边只出现一条倾斜线,表明平面波从系统左边界向右传播,产生向右的倾斜线,当平面波传播到长程耦合区边界时,平面波终止在边界处,经过一段延时后,长程耦合区内的神经元同时被激发,由于长程耦合区左侧神经元还未回到静息态,所以同步激发形成的波只能向右传播,那么这样只出现向右的倾斜线;图4(b)和图4(c)对应的长程耦合区宽度分别为 $d = 14$, $d = 21$,在这两张图中可以观察到:长程耦合区的左边出现两条倾斜线,右边出现一条倾斜线,长程耦合区内的神经元同时被激发,一方面产生向右传播的波,形成向右倾斜的直线,另一方面产生向左传播的波,形成向左倾斜的直线,我们把这种现象称为波回传效应.图4(d)长程耦合区宽

度为 $d = 27$,此时耦合区宽度已经超过最大导通宽度,波无法通过长程耦合区.可见神经元的同步激发可导致长程耦合区具有波传播方向的选择性及神经网络具有波回传效应.

通过数值模拟发现:长程耦合区的波传播方向的选择性不仅与耦合强度有关,还与神经元偏离定态的幅度有关,例如在图2(a)情况下,将长程耦合区宽度取为 $d > d_{\max}$ ($d = 27, d_{\max} = 26$),神经网络的初态改为 $V_0 = -31.09658$, $\omega_0 = 0.00696$,这个初态只比定态值高一点,这时平面波依然可以通过长程耦合区,我们把这种现象称为波传播方向选择性对神经元偏离定态幅度的敏感性,正是这种敏感性,导致周期大于等于 480 ms 的低频平面波不能通过长程耦合区,因为在图2(a)情况下延迟时间超过 260 ms,神经元动作电位持续时间约 120 ms,在平面波扰动下,长程耦合区的神经元可以在 480 ms 内回到定态,使平面波不能通过长程耦合区.周期小于等于 470 ms 平面波波列可以部分通过长程耦合区,例如外部刺激产生周期为 450 ms 的平面波,第1至第3列波无法通过长程

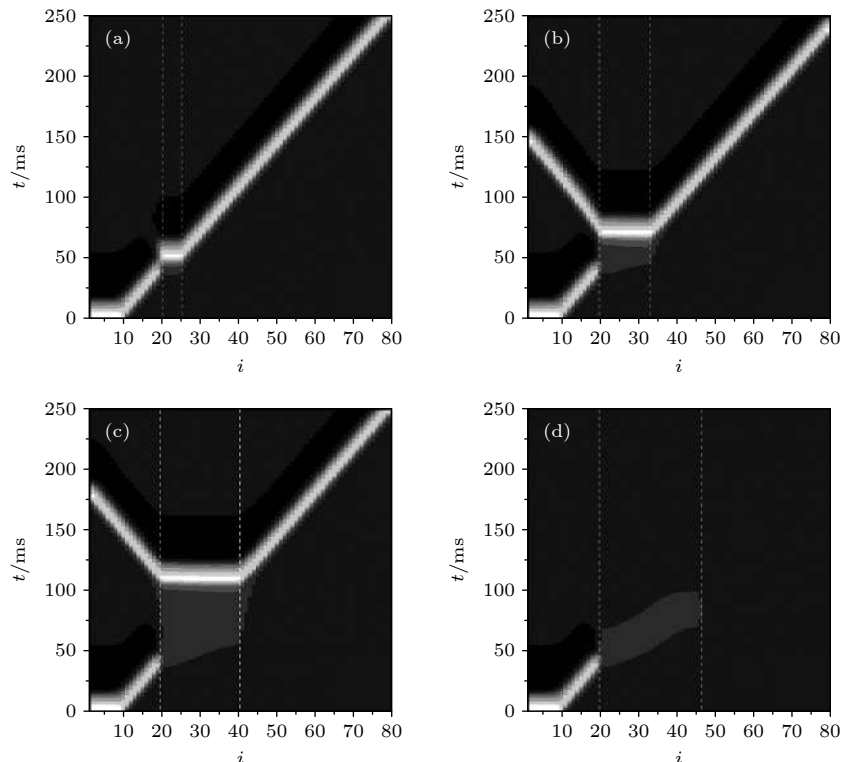


图4 在 $\varepsilon = 0.2$ 和不同的长程耦合区宽度的情况下一行格点的膜电位的时空斑图,两白色虚线之间的区域为长程耦合区 (a) $d = 6$; (b) $d = 14$; (c) $d = 21$; (d) $d = 27$

Fig. 4. Spatiotemporal patterns of membrane potential of a row of grid points for $\varepsilon = 0.2$ and different widths of long-range coupling region. The region between the two white dotted lines is the long-range coupling region: (a) $d = 6$; (b) $d = 14$; (c) $d = 21$; (d) $d = 27$.

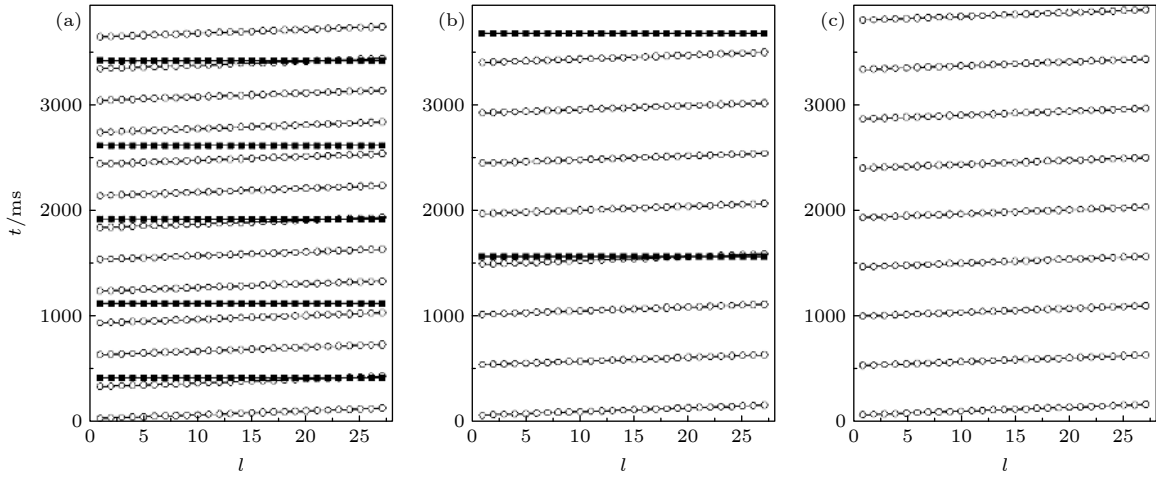


图 5 在 $d = 27$, $\varepsilon = 0.2$ 和不同周期 T 平面波下神经元的激发时刻随位置 l 的变化. 空心圆对应无长程耦合结果, 实心方块对应有长程耦合的结果 (a) $T = 300$ ms; (b) $T = 450$ ms; (c) $T = 480$ ms

Fig. 5. The firing time point of neurons varies with location l for $d = 27$, $\varepsilon = 0.2$ and different periods of planar wave. The hollow circles show the results obtained without long-range coupling, while the solid squares show the results obtained with long-range coupling: (a) $T = 300$ ms; (b) $T = 450$ ms; (c) $T = 480$ ms.

耦合区, 在这几列波扰动下, 第 4 列波就可以通过长程耦合区, 以后类似现象重复出现, 每 4 列波通过 1 列波. 如果外部刺激产生周期为 300 ms 的平面波, 则第 1 列平面波不能通过长程耦合区, 其产生的扰动使长程耦合区内神经元偏离了定态, 所以第 2 列平面波能够通过长程耦合区. 但是当第 3 列平面波达到长程耦合区左边界时, 长程耦合区内的神经元刚好处于不应期, 从而阻止了平面波通过, 同时也为第 4 列平面波通过长程耦合区创造了条件, 使第 4 列波可以通过长程耦合区. 以后会观察到第 7, 9, 12 列平面波可以通过长程耦合区, 波通过长程耦合区无规律的原因是, 有些波列遇到回传波而不能通过长程耦合区. 不同周期平面波通过长程耦合区情况如图 5 所示. 图 5 是在系统左边界 $i \in [1, 10]$ 范围内通过周期外部刺激产生周期为 T 、向右传播平面波得到的结果, 在无长程耦合区情况下, 每 1 列波通过情况用空心圆连线表示, 有长程耦合情况下平面波通过情况用黑方块连线表示.

对于周期更小的平面波, 主要出现平面波遇到长程耦合区神经元处于不应态和平面波遇到回传波而不能通过长程耦合区. 如果增加长程耦合区的宽度 d , 只要平面波的周期足够小, 同样出现部分平面波列可以通过长程耦合区.

由于长程耦合区的波传播方向的选择性敏感依赖神经元偏离定态的幅度, 我们可以通过对耦合区内的部分神经元施加一个微扰让原来不能通过长程耦合区的平面波能通过该区域, 例如在 (1) 式右

边第一项方括号内加一个刺激电流 $I' = 1.4 \mu\text{A}/\text{cm}^2$, 这个电流只施加在第 20 列到第 24 列这 5 列格点上. 当平面波传播到长程耦合区左边界, 第 20 列的神经元偏离定态达到 -15.5 mV 时, 开始加电流刺激, 刺激持续时间为 10 ms, 刺激结束时第 20 列的神经元的膜电位只比没有刺激电流时增加了约 0.17 mV, 这时平面波可以通过长程耦合区. 减少刺激神经元的数量, 相应要增加刺激电流强度或刺激时间, 也能使平面波通过长程耦合区. 这些结果表明, 可以利用长程耦合区的波传播方向选择性对神经元偏离定态的幅度, 以及对耦合强度变化的敏感性制作生物控制器件, 通过调节耦合强度或对神经元施加扰动控制波的通行.

3.2 平面波和靶波与不同尺寸的神经元集团的相互作用

在二维点阵神经网络中构造一个或两个不同尺寸的长方形长程耦合区, 在网络中存在一个或两个神经元集团, 研究平面波、靶波与神经元集团的相互作用, 这种作用称为波-集团相互作用, 我们发现这种相互作用会在神经网络中产生各种自维持有序波. 为了简单起见, 下面的研究中, 将耦合强度固定在 $\varepsilon = 0.2$.

3.2.1 平面波与神经元集团相互作用诱发平面波

在二维点阵网络构造两块相同的长方形长程

耦合区, 长程耦合区的长度 $L = N$ 个格点, 宽度为 $d = 14$ 个格点, 长程耦合区与系统左边界平行, 两块区相距 $\Delta = 13$ 个格点, 这样在神经网络中存在左右两个神经元集团. 在系统左边界 $i \in [1, 10]$ 范围内通过一次刺激产生一系列向右传播的平面波, 当平面波与左边长程耦合区接触时, 平面波与左边神经元集团相互作用, 由于同步激发, 将产生向左和向右传播的平面波, 向左传播的平面波最终运动出系统的左边界, 向右传播的平面波与右边长程耦合区的神经元集团相互作用, 又经同步激发产生向左和向右传播的平面波, 向右传播的平面波最终运动出系统的右边界, 向左传播的波与左边神经元集团相互作用, 又经同步激发产生向左和向右传播的平面波, 这种相互激发作用, 导致自维持平面波出现, 其产生过程如图 6 所示.

在上述平面波与集团相互作用中, 改变长程耦合区之间的距离 Δ , 原则上不会影响平面波的自发产生. 但是当 $\Delta \leq 10$ 时, 则不能产生自维持平面波. 原因是: 当波回传效应产生的波进入两块长程耦合区之间的空间后, 波前面的长程耦合区内的神经元处于静息态, 波后面的长程耦合区内的神经元处于超极化状态, 其膜电位更负, 这时处于激发态的神经元受到波后方处于超极化神经元的拖累, 使其更快复极化, 导致其无法向波前方神经元提供足够长时间的电流刺激 (即损失部分激发能), 从而无法使波前方处于静息态的神经元激发, 结果两块长程耦合区内的神经元不能相互激发产生平面波.

3.2.2 平面波与神经元集团相互作用诱发螺旋波

本节研究平面波与小一些的神经元集团的相互作用. 使用类似产生自维持平面波的网络结构, 适当选取两块相同的长程耦合区, 其长度为 L 、宽度为 d , 两个长程耦合区之间的距离为 Δ , 通过平面波与这两个神经元集团相互作用可产生螺旋波, 而且是许多小螺旋波. 当 Δ 比较大时, 由于波回传效应, 产生稳定的螺旋波斑图需要的时间会更长, 当 Δ 比较小时, 可以快速得到稳定的螺旋波斑图, 例如取 $L = 35$ 个格点, 宽度 $d = 14$ 个格点, 两块区相距 $\Delta = 1$ 个格点, 则平面波与这两个神经元集团相互作用会较快自发产生螺旋波, 其产生过程如图 7 所示.

从图 7 可以看出, 由于延迟激发的原因, 平面波到达左边长程耦合区的左边界时, 并不会立即导致该耦合区内的神经元激发, 平面波只能沿该长程耦合区的上下边界向右传播, 在传播过程中诱发耦合区上下边界附近的神经元激发, 形成向耦合区中间传播的波, 当平面波即将到达该长程耦合区右边界线时, 该耦合区内其他神经元同步激发, 一方面产生向前传播的波, 导致右边长程耦合区内神经元激发, 另一方面产生向后传播的行波, 该行波的两端沿左边耦合区边界运动, 在耦合区的上下边界附近形成小螺旋波波头, 最后逐渐形成稳定的两个小螺旋波.

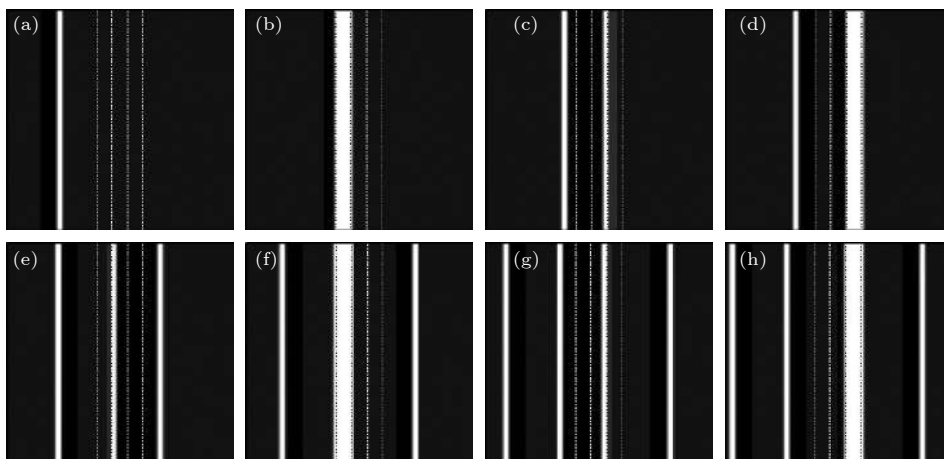


图 6 在 $L = N$, $d = 14$ 和 $\Delta = 13$ 的情况下不同时刻的膜电位斑图, 左边 (右边) 两条白色虚线之间为长程耦合区 (a) $t = 150$ ms; (b) $t = 292$ ms; (c) $t = 342$ ms; (d) $t = 370$ ms; (e) $t = 428$ ms; (f) $t = 478$ ms; (g) $t = 528$ ms; (h) $t = 570$ ms.

Fig. 6. Patterns of the membrane potential at different time points for $L = N$, $d = 14$ and $\Delta = 13$. The region between two white dotted lines on the left (right) is the long-range coupling region: (a) $t = 150$ ms; (b) $t = 292$ ms; (c) $t = 342$ ms; (d) $t = 370$ ms; (e) $t = 428$ ms; (f) $t = 478$ ms; (g) $t = 528$ ms; (h) $t = 570$ ms.

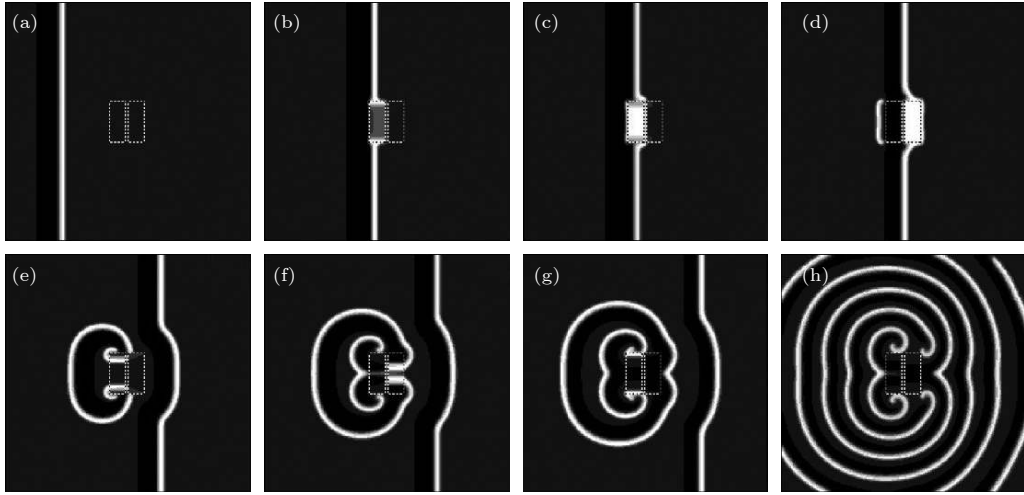


图 7 在 $L = 35$, $d = 14$, $\Delta = 1$ 的情况下不同时刻的膜电位斑图, 两个白色虚线框内为长程耦合区 (a) $t = 150$ ms; (b) $t = 306$ ms; (c) $t = 318$ ms; (d) $t = 346$ ms; (e) $t = 442$ ms; (f) $t = 490$ ms; (g) $t = 514$ ms; (h) $t = 816$ ms

Fig. 7. Patterns of the membrane potential at different time points for $L = 35$, $d = 14$ and $\Delta = 1$. The two boxes marked by white dotted rectangle show the long-range coupling regions: (a) $t = 150$ ms; (b) $t = 306$ ms; (c) $t = 318$ ms; (d) $t = 346$ ms; (e) $t = 442$ ms; (f) $t = 490$ ms; (g) $t = 514$ ms; (h) $t = 816$ ms.

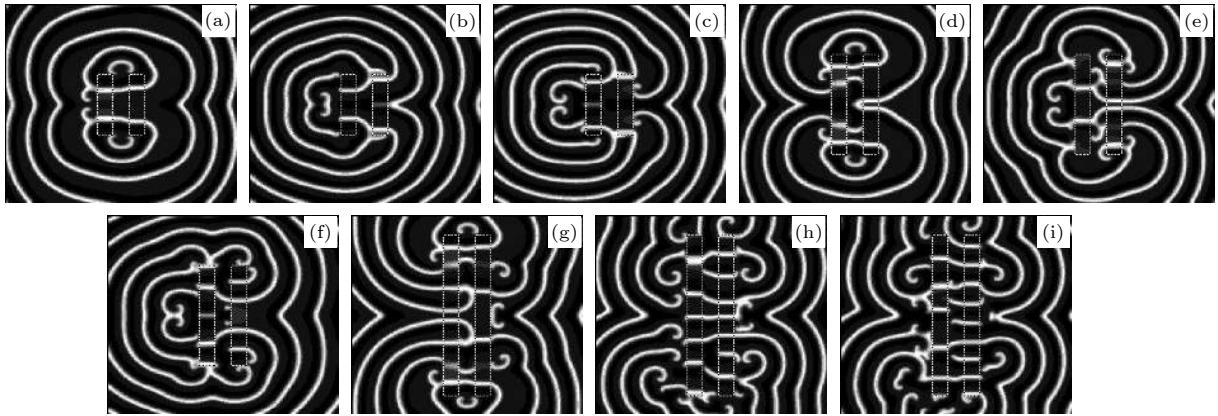


图 8 在 $d = 14$, $\Delta = 13$ 和不同 L 下不同时刻的膜电位斑图, 两个白色虚线框内为长程耦合区. 三个长程耦合区的长度分别为 $L = 61, 101, 161$ (a) $t = 1308$ ms; (b) $t = 2890$ ms; (c) $t = 3718$ ms; (d) $t = 1370$ ms; (e) $t = 2690$ ms; (f) $t = 3710$ ms; (g) $t = 1296$ ms; (h) $t = 2400$ ms; (i) $t = 3750$ ms

Fig. 8. Patterns of the membrane potential at different time points for $d = 14$, $\Delta = 13$ and different L . The two boxes marked by white dotted rectangle show the long-range coupling regions. The lengths of the three long-range coupling regions are equal to 60, 101, 161, respectively: (a) $t = 1308$ ms; (b) $t = 2890$ ms; (c) $t = 3718$ ms; (d) $t = 1370$ ms; (e) $t = 2690$ ms; (f) $t = 3710$ ms; (g) $t = 1296$ ms; (h) $t = 2400$ ms; (i) $t = 3750$ ms.

如果保持 $d = 14$, 将 Δ 改为 13, 取长程耦合区的长度分别为 $L = 61, 101, 161$, 得到不同时刻膜电位斑图如图 8 所示. 从图 8 可以看出, 适当选择长度, 都可以得到螺旋波, 只是由于 L, Δ 比较大, 斑图长时间没有稳定, 始终在变化, 形成的螺旋波只有波头, 无法形成大螺旋波. 图 8(a)—(f) 是对称的斑图, 图 8(g)—(i) 随着时间的演化, 斑图上下部分不再对称, 这主要是由于长程耦合区上下边界到系统边界距离不相等引起的, 如果取 $L = 162$,

使长程耦合区上下边界到系统边界距离相等, 就可以得到对称的斑图, 这个结果表明, 当 L 较大时会有边界效应.

在固定 $d = 14$ 的情况下, 能够产生螺旋波的最小 L 与两块长程耦合区的间隔 Δ 有关, 当 $\Delta = 1$ 时, 只要 $L \geq 7$, 平面波经过长程耦合区一般都可以产生螺旋波, 其他间隔 Δ 对应的最小 L 值也接近 7. 如果网络中只有一块长方形长程耦合区, 适当选择 L 值也可以得到与图 8 类似的小螺旋波.

3.2.3 平面波与神经元集团相互作用诱发靶波

前面我们讨论了平面波与两个神经元集团的相互作用, 下面我们讨论网络中只有一个长程耦合区. 适当选取长方形长程耦合区的长度, 并且让其宽度足够宽, 则平面波与神经元集团相互作用可诱发靶波. 这是一种由小螺旋波对为振源的靶波, 例如当网络中有一块长度为 $L = 41$ 个格点、宽度为 $d = 21$ 个格点的长程耦合区时, 平面波经过该区后, 网络中会自发产生靶波, 其形成过程如图 9 所示. 可以看出, 由于延迟激发的原因, 平面波不能从耦

合区左边界进入耦合区, 在沿着该耦合区上下边界向右传播过程中, 在竖直方向形成向长程耦合区中间传播的平面波, 平面波一端逐渐形成螺旋波波头沿耦合区边界运动 (参见图 9(c)). 当运动到耦合区的右边界时, 螺旋波波臂在耦合区右边界拐角处从波头附近折断 (参见图 9(d)), 形成小螺旋波对, 最终演化成了靶波.

3.3 靶波与神经元集团相互作用诱发有序波

现在将平面波换成靶波, 仍使用图 6、图 7、图 9 的网络结构研究靶波与神经元集团的相互作用. 考

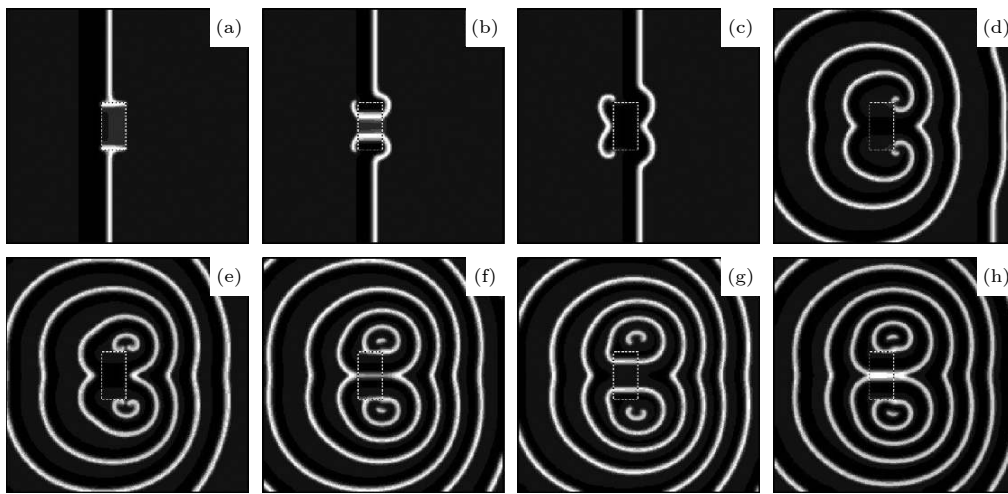


图 9 在 $\varepsilon = 0.2$, $L = 41$ 和 $d = 21$ 的情况下不同时刻的膜电位斑图. 白色虚线框内为长程耦合区 (a) $t = 292$ ms; (b) $t = 320$ ms; (c) $t = 348$ ms; (d) $t = 640$ ms; (e) $t = 758$ ms; (f) $t = 854$ ms; (g) $t = 890$ ms; (h) $t = 932$ ms

Fig. 9. Patterns of the membrane potential at different time points for $\varepsilon = 0.2$, $L = 41$ and $d = 21$. The box marked by white dotted rectangle shows the long-range coupling region: (a) $t = 292$ ms; (b) $t = 320$ ms; (c) $t = 348$ ms; (d) $t = 640$ ms; (e) $t = 758$ ms; (f) $t = 854$ ms; (g) $t = 890$ ms; (h) $t = 932$ ms.

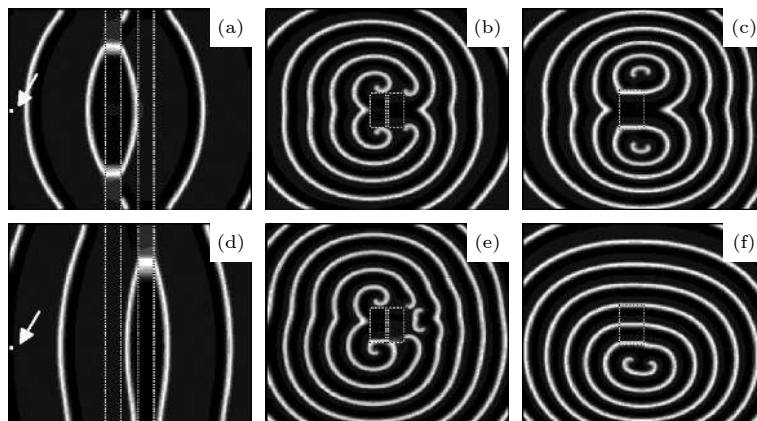


图 10 某时刻膜电位斑图, 白色虚线框内为长程耦合区. 第一排图 (第二排图) 使用靶波源 S_1 (S_2), 箭头所指为靶波源位置 (a) $t = 760$ ms; (b) $t = 858$ ms; (c) $t = 1082$ ms; (d) $t = 1992$ ms; (e) $t = 1862$ ms; (f) $t = 1390$ ms

Fig. 10. Membrane potential patterns at a certain time point. The box marked by white dotted rectangle shows the long-range coupling region. The first row (second row) panel use the target wave source S_1 (S_2). The arrow indicates the location of the target wave source: (a) $t = 760$ ms; (b) $t = 858$ ms; (c) $t = 1082$ ms; (d) $t = 1992$ ms; (e) $t = 1862$ ms; (f) $t = 1390$ ms.

考虑两种情况. 第一种情况, 产生靶波的外部刺激施加在系统左边界正中间, 覆盖 9 个格点, 其坐标如下: $i \in [1, 3]$, $j \in [99, 101]$, 该靶波源记为 S_1 . 第二种情况, 产生靶波的外部刺激施加在系统左边界中间偏下方, 覆盖 9 个格点, 其坐标如下: $i \in [1, 3]$, $j \in [77, 79]$, 该靶波源记为 S_2 . 在三种网络结构下, 靶波源 S_1 产生的一个靶波与神经元集团相互作用, 分别得到图 10(a)—(c) 所示的结果, 靶波源 S_2 产生的一个靶波与神经元集团相互作用, 分别得到图 10(d)—(f) 所示的结果. 从图 10 可以看出, 改用靶波与神经元集团相互作用, 得到与图 6、图 7、图 9 类似结果, 只是在靶波作用下不能形成平面波, 而只能形成行波, 它的波面有一定的弯曲.

上述数值模拟结果表明: 特定结构的神经网络可以产生波回传效应和具有波传播方向的选择性, 这种网络结构极易产生有序波, 有序波产生的本质是波与神经元集团相互作用结果必须满足神经元的同步激发条件, 因为长程耦合将许多神经元连接成一个整体. 由于脑神经网络是具有可塑性的, 在病态情况下有可能出现本文提出的这种网络结构, 使网络出现螺旋波.

4 结 论

本文采用 Morris-Lecar 神经元模型研究了具有特殊结构的神经网络中平面波的传播和平面波、靶波与神经元集团的相互作用, 发现具有特殊结构的长程耦合区具有波回传效应和波传播方向的选择性, 它是由于神经元的同步激发产生的, 此外我们还发现这种长程耦合区的波传播方向选择性对神经元偏离定态和耦合强度的变化十分敏感, 当平面波传播方向与长程耦合方向一致时, 导致足够高频率的平面波波列可部分通过宽度超过最大导通宽度的长程耦合区. 适当选择网络结构, 当平面波和靶波与具有一定形状的神经元集团相互作用时, 可以在网络中自发产生平面波、行波、螺旋波和靶波, 同步在其中扮演了重要角色, 这些结果有助于我们理解在脑神经网络中自发出现的螺旋波和行波.

参考文献

- [1] Ouyang Q, Flesselles J M 1996 *Nature* **379** 143
- [2] Ecke R E, Hu Y C, Mainieri R, Ahlers G 1995 *Science* **269** 1704
- [3] Davidenko J M, Pertsov A V, Salomonsz R, Baxter W, Jalife J 1992 *Nature* **355** 349
- [4] Chen X W, Li P F, Yuan X P, Zhao Y H, Ma J, Chen J X 2019 *Commun. Theor. Phys.* **71** 334
- [5] Zimik S, Pandit R 2017 *Sci. Rep.* **7** 15350
- [6] Huang X Y, Xu W F, Liang J M, Takagaki K, Gao X, Wu J Y 2010 *Neuron* **68** 978
- [7] Huang X Y, Troy W C, Yang Q, Ma H T, Laing C R, Schiff S J, Wu J Y 2004 *J. Neurosci.* **24** 9897
- [8] Sato T K, Nauhaus I, Carandini M 2012 *Neuron* **75** 218
- [9] Stacey W 2012 *Epilepsy Curr.* **12** 147
- [10] Isomura Y, Fujiwara-Tsukamoto Y, Takada M 2008 *Neurosci. Res.* **61** 227
- [11] Yu Y F, Santos L M, Mattiace L A, et al. 2012 *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **109** 2585
- [12] Jung P, Cornell-Bell A, Madden K S, Moss F 1998 *J. Neurophysiol.* **79** 1098
- [13] Qin H X, Ma J, Wang C N, Chu R T 2014 *Sci. China Phys. Mech.* **57** 1918
- [14] Wang P, Li Q Y, Huang Z J, Tang G N 2018 *Acta Phys. Sin.* **67** 170501 (in Chinese) [汪芃, 李倩昀, 黄志精, 唐国宁 2018 物理学报 **67** 170501]
- [15] Huang Z J, Li Q Y, Bai J, Tang G N 2019 *Acta Phys. Sin.* **68** 110503 (in Chinese) [黄志精, 李倩昀, 白婧, 唐国宁 2019 物理学报 **68** 110503]
- [16] Gunji A, Ishii R, Chau W, Kakigi R, Pantev C 2007 *NeuroImage* **34** 426
- [17] Baptista M S, Szmoski R M, Pereira R F, Pinto S E D S 2016 *Sci. Rep.* **6** 22617
- [18] Antonopoulos C G, Srivastava S, Pinto S E D S, Baptista M S 2015 *Plos Comput. Biol.* **11** e1004372
- [19] Wang Q Y, Lu Q S 2005 *Chin. Phys. Lett.* **22** 543
- [20] Yanchuk S, Perlikowski P, Popovych O V, Tass P A 2011 *Chaos* **21** 047511
- [21] Belykh I, Lange E D, Hasler M 2005 *Phys. Rev. Lett.* **94** 188101
- [22] Sun X J, Yang B H, Wu Y, Xiao J H 2014 *Acta Phys. Sin.* **63** 180507 (in Chinese) [孙晓娟, 杨白桦, 吴晔, 肖井华 2014 物理学报 **63** 180507]
- [23] Shi X, Wang Q Y, Lu Q S 2008 *Cogn. Neurodyn.* **2** 195
- [24] Manjarrez E, Rojas-Piloni J G, Mendez I, Martinez L, Velez D, Vazquez D, Flores A 2002 *Neurosci. Lett.* **326** 93
- [25] Glatt E, Busch H, Kaiser F, Zaikin A 2006 *Phys. Rev. E* **73** 026216
- [26] Sun X J, Li G F 2016 *Acta Phys. Sin.* **65** 120502 (in Chinese) [孙晓娟, 李国芳 2016 物理学报 **65** 120502]
- [27] Gan C B, Matjaz P, Wang Q Y 2010 *Chin. Phys. B* **19** 040508
- [28] Yu H T, Guo X M, Wang J 2017 *Commun. Nonlinear Sci. Numer. Simulat.* **42** 532
- [29] Wang Q Y, Zhang H H, Chen G R 2012 *Chaos* **22** 043123
- [30] Wu Y, Liu D, Song Z 2015 *Neuroscience* **287** 175
- [31] Morris C, Lecar H 1981 *Biophys. J.* **35** 193
- [32] Tang Z, Li Y Y, Xi L, Jia B, Gu H G 2012 *Commun. Theor. Phys.* **57** 61

Various effects induced by local synchronization in neural networks^{*}

Bai Jing Guan Fu-Rong Tang Guo-Ning[†]

(College of Physical Science and Technology, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China)

(Guangxi Key Laboratory of Nuclear Physics and Nuclear Technology, Guangxi Normal University, Guilin 541004, China)

(Received 21 January 2021; revised manuscript received 12 April 2021)

Abstract

In the cerebral cortex, the large-scale synchronous firing of neurons can cause epilepsy, during which spiral waves can spontaneously occur. The relationship between the synchronous firing of a large number of neurons and the spontaneous generation of spiral waves is still unclear. In this paper, a two-dimensional neuronal network with the long-range coupling regions generated by adding long-range horizontal connections is constructed. The Morris-Lecar neuron model is used to study the propagation of waves in the two-dimensional neuronal network with the rectangular long-range coupling regions. Numerical simulation results show that the plan and target waves whose propagation directions are both parallel to that of the long-range coupling can lead the neurons to be excited synchronously in the long-range coupling region. This synchronous firing is accompanied by delayed firing of some neurons and premature firing of others. When the width of the long-range coupling region exceeds the critical width, all the neurons in the long-range coupling region delay firing. When the width of the long-range coupling region exceeds a maximum conduction width, the waves will not pass through the long-range coupling region. When the size of the rectangular region of the long-range coupling is selected appropriately, the synchronous excitation of neurons can cause network to present the backfiring effect and to have the selectivity of wave propagation direction. Furthermore, the selectivity of wave propagation direction is very sensitive to whether the neuron is in the stationary state and also to the change of coupling strength, so that the high frequency plane wave train can partially pass through the long-range coupling region whose width exceeds the maximum conduction width. So we can control whether the wave can pass through the long-range coupling region of a certain width by giving the neurons in the long-range coupling region a tiny perturbation. When one or two long-range coupling regions are constructed in the neural network and the size of the long-range coupling regions is selected appropriately, the self-sustaining plane wave, spiral wave and target wave can appear spontaneously in the network when the wave passes through the long-range coupling regions. The physical mechanisms behind those phenomena are also analyzed.

Keywords: synchronization, spiral wave, long-range coupling

PACS: 05.45.Xt, 82.40.Ck, 89.75.Kd

DOI: 10.7498/aps.70.20210142

^{*} Project supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant Nos. 11565005, 12047567).

[†] Corresponding author. E-mail: tanguoning@sohu.com